

MARCOS ANTÔNIO MATIELLO FADINI

**INTERAÇÕES EM TEIAS ALIMENTARES DE ÁCAROS NO
MORANGUEIRO (*Fragaria x ananassa*)**

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

F145i
2005

Fadini, Marcos Antonio Matiello, 1972-
Interações em teias alimentares de ácaros no moranguei-
ro (*Fragaria x ananassa*) / Marcos Antonio Matiello
Fadini. – Viçosa : UFV, 2005.
ix, 77f. : il. ; 29cm.

Orientador: Angelo Pallini Filho.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Ácaro - Ecologia. 2. Ácaro - Controle biológico.
3. Acarologia. 4. *Tretranychus urticae*.
5. *Oligonychus ilicis*. 6. *Phytoseiulus macropilis*.
7. Morango - Doenças e pragas - Controle biológico.
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 595.4217

MARCOS ANTÔNIO MATIELLO FADINI

**INTERAÇÕES EM TEIAS ALIMENTARES DE ÁCAROS NO
MORANGUEIRO (*Fragaria x ananassa*)**

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: 14 de novembro de 2005.

**Prof. Evaldo Ferreira Vilela
(Conselheiro)**

**Dra. Madelaine Venzon
(Conselheira)**

Prof. José Henrique Schoereder

Prof. Arnoldus Rudolf Maria Janssen

**Prof. Angelo Pallini Filho
(Orientador)**

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade de realização do curso e à Fapemig pela concessão da bolsa de estudo.

À Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais pela oportunidade de realizar o treinamento e pelo apoio logístico durante o período.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais pela concessão da bolsa de estudo e pelo financiamento do projeto de pesquisa.

Ao Prof. Angelo Pallini pelo estímulo, amizade, orientação e oportunidades oferecidas.

Ao Prof. Evaldo Ferreira Vilela pelas sugestões, estímulo e confiança.

À Dra. Madelaine Venzon e ao Prof. Arne Janssen pelas críticas e sugestões .

Aos colegas da Epamig, Cristina Franco, Daniel Amorim, Enilson Abrahão, Geraldo M. Cançado, Jaime Duarte Filho, Juliana Vieccelli, Luis Eduardo C. Antunes e Murillo A. Regina pelo apoio durante o treinamento.

À minha esposa Gabriela pelo apoio e companheirismo sem os quais essa tese não seria realizada.

Aos colegas da Entomologia Adenir, Ádrian, Amir, Anderson, Badji, Berghen, Cláudia, Claudinei, Denise, Ethel, Hamilton, Ilka, Jeanne, João Alfredo, Marcy, Marco, Marcio, Renato, Samir, Romero e Walkymário pela agradável convivência.

ÍNDICE

Páginas

RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
Introdução Geral	1
Literatura Citada	10
Capítulo 1 - Distribuição espacial de ácaros fitófagos em plantas de morangueiro	
Resumo	14
Abstract	16
Introdução	17
Material e Métodos	19
Resultados	22
Discussão	27
Literatura Citada	30
Capítulo 2 - Atração de ácaros predadores por plantas infestadas por múltiplos fitófagos	
Resumo	33
Abstract	34
Introdução	35
Material e Métodos	37

Resultados	39
Discussão	42
Literatura Citada	45

Capítulo 3 – Efeitos indiretos do predador *Phytoseiulus macropilis* Banks (Acari: Phytoseiidae) sobre o forrageamento de ácaros tetraniquídeos

Resumo	48
Abstract	49
Introdução	50
Material e Métodos	51
Resultados	55
Discussão	57
Literatura Citada	60

Capítulo 4 – Herbivoria de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induz defesa direta em morangueiro?

Resumo	63
Abstract	64
Introdução	65
Material e Métodos	66
Resultados	67
Discussão	70
Literatura Citada	73

Conclusões Gerais	76
--------------------------	----

RESUMO

FADINI, Marcos Antonio Matiello, D.S., Universidade Federal de Viçosa, novembro de 2005. **Interações em teias alimentares de ácaros no morangueiro (*Fragaria x ananassa*)**. Orientador: Angelo Pallini Filho. Conselheiros: Evaldo Ferreira Vilela e Madelaine Venzon.

As plantas têm papel ativo no controle do processo de herbivoria pela influência sobre as populações de fitófagos e/ou de inimigos naturais, atuando diretamente sobre o comportamento dos herbívoros ou indiretamente, atraindo populações de inimigos naturais. As investigações dessa tese tiveram como objetivo estudar interações em uma teia alimentar formada pelo morangueiro, *Fragaria x ananassa*, pelo ácaro-rajado *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), pelo ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* e pelo predador *Phytoseiulus macropilis*. Espera-se que tais estudos sirvam de base para a definição de um programa de controle biológico de ácaros fitófagos na cultura do morangueiro em sistemas de produção orgânica ou integrada. No capítulo I, investigou-se a interação direta entre *O. ilicis* e *T. urticae* sobre plantas de morangueiro avaliando-se os padrões de escolha de *O. ilicis* e *T. urticae* por sítios de alimentação nessas plantas. Duas hipóteses foram formuladas: a primeira, que a escolha por sítios de alimentação estaria relacionada à aptidão das espécies; a segunda, que essa escolha seria determinada pela presença do ácaro heteroespecífico. Essas hipóteses foram testadas avaliando-se a preferência, a biologia e o sucesso reprodutivo de *O. ilicis* e *T. urticae* sobre as faces abaxial e adaxial de folhas de morangueiro infestadas ou não pelo heteroespecífico. Os resultados obtidos permitiram discutir a possibilidade de interação entre *O. ilicis* e *T. urticae* sobre plantas de morangueiro. No capítulo II, estudou-se em laboratório a

resposta olfativa do ácaro predador *P. macropilis* à planta de morangueiro infestada por *T. urticae* e/ou por *O. ilicis*, com o objetivo de avaliar o efeito da infestação simples e múltipla de plantas por ácaros fitófagos sobre a atração do ácaro predador. Hipotetizou-se que, plantas de morangueiro infestadas por mais de uma espécie de ácaro fitófago seriam menos atrativas ao ácaro predador *P. macropilis* quando exposto aos voláteis da planta. No capítulo III, testou-se a hipótese de que o risco de predação afetaria a escolha por sítios de alimentação. Primeiramente, foi avaliado o desempenho do predador *P. macropilis* alimentado com adultos e ovos de *O. ilicis* e *T. urticae*. Tal informação forneceu indicativos sobre o valor nutricional dessas espécies para o predador. Em seguida, foi avaliada a escolha de *T. urticae* e *O. ilicis* por faces de folhas de morangueiro com pistas do predador *P. macropilis*. Previamente, era conhecido que *T. urticae* e *O. ilicis* possuem maior sucesso reprodutivo sobre as faces abaxial e adaxial de folha de morangueiro, respectivamente. Isto devido, provavelmente, à qualidade do alimento nessas respectivas faces foliares. No capítulo IV, testou-se a hipótese que plantas de morangueiro que sofressem infestações prévias por *T. urticae* seriam capazes de responder às injúrias com maior rapidez em comparação àquelas que não foram atacadas. As plantas que apresentam defesa direta podem reduzir o desempenho dos predadores pela redução da quantidade e qualidade de presas. Nesse caso, haveria um efeito oposto entre defesas diretas e indiretas em plantas de morangueiro. Ou seja, enquanto as defesas diretas reduzem o efeito do ataque dos fitófagos, os predadores, atraídos pelas defesas indiretas, teriam menor disponibilidade de alimento.

ABSTRACT

FADINI, Marcos Antonio Matiello, D.S., Universidade Federal de Viçosa, November of 2005. **Interactions in mite food webs on strawberry plant (*Fragaria x ananassa*)**. Adviser: Angelo Pallini Filho. Committee Members: Evaldo Ferreira Vilela and Madelaine Venzon.

Plants can affect herbivores or natural enemies to reduce the effects of herbivory. This can be done directly through reduction of the population growth of herbivorous population, or indirectly, by attracting or arresting natural enemies to the plant. The interactions in a food web composed of strawberry plants, *Fragaria x ananassa*, the Two-Spotted Spider Mite *Tetranychus urticae* Koch, the Southern Red Mite *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) and the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* have been studied. The results will provide information that is useful in defining a biological control program for spider mites on organically produced strawberries and in integrated production systems. In the first chapter, the direct interaction and choice for feeding sites of *O. ilicis* and *T. urticae* on strawberry plants are investigated, using two hypotheses: 1. the choice of feeding site is related to the fitness of the individual; 2. the choice of feeding site is affected by the presence of a heterospecific mite. The preference, biology and reproductive success of *O. ilicis* and *T. urticae* were evaluated on both sides of strawberry leaves either infested by the heterospecific mite or without previous damage. *O. icilis* preferred to stay on the upper side while *T. urticae* preferred the underside. The preference for the leaf surface correlated with the reproductive success of the species. The results provide information on the interaction between *O. ilicis* and *T. urticae* on strawberry plants. In

the second chapter, the attraction of predatory mites by plants damaged by *T. urticae* and/or by *O. ilicis* was studied under laboratory conditions. The role of multiple infestations in the attraction of predatory mite was studied. In the third chapter, the hypothesis that predation risk is an important factor on food site selection by spider mites was tested. An experiment on the effect of predation risk by *Phytoseiulus macropilis* on the food site choice of the spider mites *Tetranychus urticae* and *Oligonychus ilicis* was carried out on strawberry plants. The performance of the predator *P. macropilis* fed with adults and eggs of *O. ilicis* and *T. urticae* was evaluated. The effect of pre-infestation of strawberry plants by *Tetranychus urticae* on the development and reproduction of the mite species was discussed in the fourth chapter. The preinfestation induced the production of direct defenses, which can reduce the population growth rate of the herbivores. Possibly, an opposite effect between direct and indirect defenses in strawberry plants could occur. Whereas direct defenses reduce the effects of herbivore attack, predators attracted by indirect defenses could have low food availability. This requires further investigation.

1. INTRODUÇÃO GERAL

As plantas apresentam mecanismos constitutivos ou induzidos de defesas contra ação dos fitófagos (Price et al., 1980, Karban & Baldwin, 1997; Agrawal, 2005). Nos mecanismos constitutivos, a planta expressa defesa de forma contínua e não depende da ação dos fitófagos. Nos induzidos, a planta expressa defesa contra o fitófago após ser injuriada (Thaler et al., 1999). Nesse tipo de defesa pode-se ainda identificar as defesas induzidas direta e indireta. Na defesa induzida direta as plantas expressam mecanismos de defesa contra os fitófagos, reduzindo o potencial reprodutivo e a longevidade da população. Na defesa induzida indireta as plantas, em resposta ao ataque de fitófagos, sofrem alterações morfológicas e/ou químicas que atraem e ou estimulam a presença de inimigos naturais que poderão exercer controle da população de fitófagos (Agrawal, 2000; Norton et al., 2000).

O papel desses mecanismos de defesa na estruturação de comunidades de artrópodes, a evolução dos mecanismos de defesa induzida e os custos energéticos associados à indução de defesa em plantas são linhas de pesquisa que devem ser exploradas para o aumento do conhecimento da área de defesa induzida de plantas. A abordagem dos estudos a serem executados deve considerar a influencia das condições de campo nas interações multitróficas e nos padrões ecológicos e evolutivos das espécies envolvidas (Agrawal, 2005).

Defesa induzida

As plantas têm papel ativo no controle do processo de herbivoria pela a influência sobre as populações de fitófagos e/ou de inimigos naturais (Price et al., 1980), atuando

diretamente sobre comportamento dos herbívoros por meio de modificações morfológicas e químicas (Thaler et al., 1999; Steinite & Ievinsh, 2002) ou indiretamente atraindo populações de inimigos naturais (Agrawal 2000, 2005).

Na agricultura, a indução de defesa de plantas pode ser ativada através de populações de fitófagos que causam injúrias, mas que não compromete o crescimento ou a produção das plantas. Essas populações não são controladas para que induzam nas plantas resistência aos fitófagos que causam injúrias drásticas (Karban, 1999; Walling 2001). Essa técnica é pouco adotada devido à baixa capacidade de sincronia entre as populações dos fitófagos secundários e primários (English-Loeb et al., 1993). Outra técnica de indução de defesas em plantas é por meio de compostos sintéticos. Um dos indutores químicos de resistência contra herbívoros mais estudados é o ácido jasmônico. Este composto induz a produção de voláteis capazes de atrair inimigos naturais (Agrawal, 1998, 2000, 2005; Arimura et al., 2005) e a produção de enzimas oxidativas que atuam diretamente sobre o desenvolvimento e reprodução dos fitófagos (Karban & Baldwin, 1997).

Defesa induzida direta

As plantas podem ser induzidas à defesas que atuam diretamente sobre os fitófagos reduzindo o crescimento populacional e alterando a biologia. Estudo realizado por Shanks & Doss (1989) revelou que populações do ácaro rajado *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) sobre plantas de morangueiro declinaram, tanto em campo como em casa de vegetação, quando as plantas foram previamente infestadas por co-específicos daquele ácaro. Esse resultado sugere que as populações de *T. urticae* declinaram devido à indução de defesas pela infestação prévia do fitófago. Possivelmente, as defesas das plantas alteraram os parâmetros biológicos e reduziram o crescimento da população dos fitófagos. As plantas do morangueiro *Fragaria grandiflora*, previamente atacadas por *T. urticae*, tornaram-se menos atrativas ao co-específico, possivelmente devido ao estímulo de defesas induzidas (Kielkiewicz, 1988). Entretanto, ainda não está elucidado de que forma as defesas induzidas diretas de plantas de morangueiro atuam sobre os parâmetros biológicos de *T. urticae*.

Acredita-se que *T. urticae* tenha o desenvolvimento e a reprodução alterados em plantas previamente atacadas. Possivelmente, plantas que sofrem infestações prévias por *T. urticae* sejam capazes de responder às injúrias induzindo defesas em comparação àquelas que não foram atacadas (Balwin & Schmelz, 1996).

Defesa induzida indireta

Plantas infestadas por fitófagos produzem voláteis que atraem predadores e parasitóides (Dicke, 1990a, 1999, Janssen et al. 1999). A produção de voláteis está associada ao sistema hormonal das plantas; sob herbivoria, as plantas tendem a aumentar as concentrações endógenas do hormônio ácido jasmônico (Gols et al. 1999, Thaler et al. 2001, Thaler 2002). Esse fitohormônio é responsável pela indução de voláteis por plantas atacadas por fitófagos e por defesa direta contra fitófagos e fitopatógenos (Thaler et al. 2002). A emissão de voláteis é um mecanismo indireto de defesa induzida pelas plantas e que pode ser eficiente quando o gasto energético decorrente da produção dos voláteis correlaciona-se com redução na taxa de herbivoria (Agrawal 1998). Neste sentido, deve haver correlação entre a atração de inimigos naturais por voláteis de plantas e a presença dos mesmos sobre as plantas, para que aquele mecanismo de defesa induzida seja funcional em condições naturais (Janssen, 1999). Pois, caso contrário, o gasto energético e ecológicos empregados para emissão de voláteis pela planta não reduzirá a taxa de herbivoria.

Um sistema de resistência induzida indireta bem estudado é o de lagartas que possuem elicitores específicos na secreção oral capazes de induzir a emissão de voláteis (Paré & Tumlinson, 1999, Alborn et al., 1997). Plantas de milho emitem voláteis quando atacadas por *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) atraindo vespas parasitóides e ácaros predadores para a planta infestada (Alborn et al., 1997, Schmelz et al., 2003a, b). Dicke et al. (1990a) mostraram que plantas de feijão atacadas pelo ácaro rajado *T. urticae* produzem voláteis, a maioria terpenóides, atrativos aos ácaros predadores. Plantas artificialmente injuriadas não produziram esses voláteis. Entretanto, houve emissão de voláteis por partes não infestadas quando outras partes foram injuriadas pelo ácaro (Dicke et al., 1990b). Tais

resultados demonstram que a indução de voláteis no sistema feijão/ácaro rajado depende da injúria do ácaro para que haja emissão de voláteis, uma vez que injúrias mecânicas não afetaram a planta, e ainda que a emissão de voláteis é sistêmica, ou seja, partes não infestadas pelo ácaro emitem voláteis.

Alterações em teias alimentares de artrópodes mediadas por defesa de plantas

As interações entre organismos em uma comunidade biológica podem ser analisadas por meio de sua organização trófica, ou seja, como os organismos buscam seus recursos alimentares, como interagem com outros organismos nessa busca e quais as conseqüências desses processos na estruturação (e.g. abundância, diversidade, estabilidade, etc.) dos diferentes níveis tróficos na comunidade (Begon et al., 1996). As interações dos organismos ou populações por recursos alimentares pode ser definida por teia alimentar (Winemiller & Polis, 1996). As teias alimentares podem ser compostas por várias cadeias alimentares.

Nas teias alimentares formadas por artrópodes em agroecossistemas, a redução da taxa de herbivoria pode ocorrer devido às alterações na abundância, diversidade e estabilidade de populações de espécies de fitófagos e de inimigos naturais mediadas por defesa de planta (Janssen et al., 1998; Agrawal, 2005). Tais como:

i) Redução da preferência dos fitófagos - Plantas previamente atacadas por fitófagos se tornam menos atrativas aos coespecíficos devido à produção de compostos fenólicos de ação repelente, deterrente e/ou tóxicos que aumentam a concentração nas folhas atacadas e fazem com que fitófagos evitem a planta (Kielkiewicz, 1988);

ii) Atração de inimigos naturais - Plantas infestadas por fitófagos produzem voláteis que atraem predadores e parasitóides que irão atuar sobre os fitófagos infestantes;

iii) Fornecimento de abrigo aos inimigos naturais - A morfologia das plantas pode influenciar o desempenho de predadores. Por exemplo, as domácias, que são pequenos tufo de pêlos ou cavidades encontradas na face abaxial das folhas, servem como abrigo para inimigos naturais e fitófagos (Agrawal, 2000);

iv) Redução da qualidade nutricional dos tecidos vegetais - As plantas injuriadas podem diminuir o potencial biótico de crescimento da população dos fitófagos devido à produção de enzimas oxidativas (e.g. polifenol oxidase, peroxidase, etc.), que atuam diretamente sobre os fitófagos podendo reduzir a sobrevivência e o potencial reprodutivo desses (Steinte & Levinsh, 2002).

A teia alimentar estudada: ácaros fitófagos e predador no morangueiro

Os ácaros fitófagos são as principais pragas do morangueiro (Chiavegato & Mischan 1981). As injúrias causadas às plantas são perfurações da epiderme foliar, morte das células atacadas e aparecimento de manchas descoradas nas folhas. Dentre os métodos de manejo das populações de ácaros fitófagos, o controle biológico é um método de baixo impacto ambiental. Entretanto, poucos casos de sucesso na implantação de programas de controle biológico de ácaros fitófagos na cultura do morangueiro são relatados no Brasil (Watanabe et al. 1994). Atribuíse esse fato a falta de estudos da ecologia e do comportamento de ácaros fitófagos e predadores em sistemas mais realísticos como em teias alimentares.

Os ácaros predadores são os inimigos naturais mais eficientes no controle dos ácaros fitófagos (Moraes 2002). Algumas famílias de ácaros predadores, como Anystidae, Bdellidae, Cheyletidae, Tarsonemidae, Tydeidae e Stigmaeidae, podem realizar o controle de ácaros fitófagos; contudo, a família Phytoseiidae destaca-se como a mais importante (Easterbrook et al., 2001). Na Europa e na América do Norte, o controle biológico de ácaros que atacam o morangueiro é uma técnica utilizada pelos produtores (Decou 1994; Croft et al. 1998; Garcia-Mari & Gonzalez-Zamora 1999; Easterbrook et al. 2001; Cross et al. 2001). Além dos ácaros predadores da família Phytoseiidae, outros agentes de controle biológico, como joaninhas (*Stethorus* spp.), tripes (*Scolothrips* spp.) e percevejos predadores (*Orius* spp.), são utilizados em programas de controle biológico de ácaros fitófagos na cultura do morango na Europa e Estados Unidos (Frescata & Mexia 1996; Garcia-Mari & Gonzalez-Zamora 1999; Cross et al. 2001).

Dentre as espécies de ácaros fitófagos associados ao morangueiro destacam-se o ácaro-rajado *T. urticae* que, em altas densidades, diminui a taxa fotossintética das plantas, reduzindo o número e o peso dos frutos (Chiavegato & Mischan 1981), e o ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae). Este, apesar de não ser relatado como praga chave, é observado com frequência em plantios de morango em cultivo protegido em sistema de produção orgânica provocando injúrias às folhas (obs. pes.). Associado às espécies de ácaros fitófagos, o ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae) tem sido observado em plantio de morango onde os sistemas de produção restringem o uso de pesticidas.

Em sistemas de produção orgânica, a diversidade e abundância de artrópodes são maiores que nos sistemas convencionais (Bengtsson et al. 2005), aumentando a chance de se formar teias alimentares de artrópodes complexas e de fitófagos de importância secundária, em sistema convencional de produção, assumirem importância econômica (e.g. *O. ilicis* no morangueiro) (Letourneau & Goldstein 2001). O controle biológico aplicado é o método de manejo de pragas mais indicado nesses sistemas de produção devido às restrições ao uso de pesticidas. No caso do morangueiro, entretanto, ainda não se tem definido um programa de controle biológico de ácaros fitófagos para os sistemas de produção orgânica e integrada. Para definição de tal programa, deve-se levar em consideração as interações entre plantas de morangueiro, ácaros de importância econômica e ácaros ocasionais de importância secundária e seus possíveis predadores em teias alimentares.

As investigações dessa tese tiveram como objetivo estudar interações tritróficas em uma teia alimentar formada pelo morangueiro, *Fragaria x ananassa*, pelo ácaro-rajado *T. urticae*, pelo ácaro-vermelho *O. ilicis* e pelo predador especialista *P. macropilis*, mediadas por resposta induzida de plantas (Figura 1). Espera-se que tais informações sirvam de base para a definição de um programa de controle biológico de ácaros fitófagos na cultura do morangueiro em sistemas de produção orgânica ou integrada.

No capítulo I, investigou-se a interação direta entre *O. ilicis* e *T. urticae* sobre planta de morangueiro [figura 1 c)], estudaram-se os padrões de escolha de *O. ilicis* e *T. urticae* por sítios de alimentação em plantas de morangueiro. Duas hipóteses foram formuladas: a primeira, que a escolha por sítios de alimentação estaria relacionada à aptidão das espécies; a segunda, que essa escolha seria determinada pela presença do heteroespecífico. Essas hipóteses foram testadas avaliando-se a preferência, a biologia e o sucesso reprodutivo de *O. ilicis* e *T. urticae* sobre a face abaxial e a adaxial de folhas de morangueiro infestadas ou não pelo heteroespecífico. Os resultados obtidos permitiram discutir a possibilidade de interação entre *O. ilicis* e *T. urticae* sobre plantas de morangueiro.

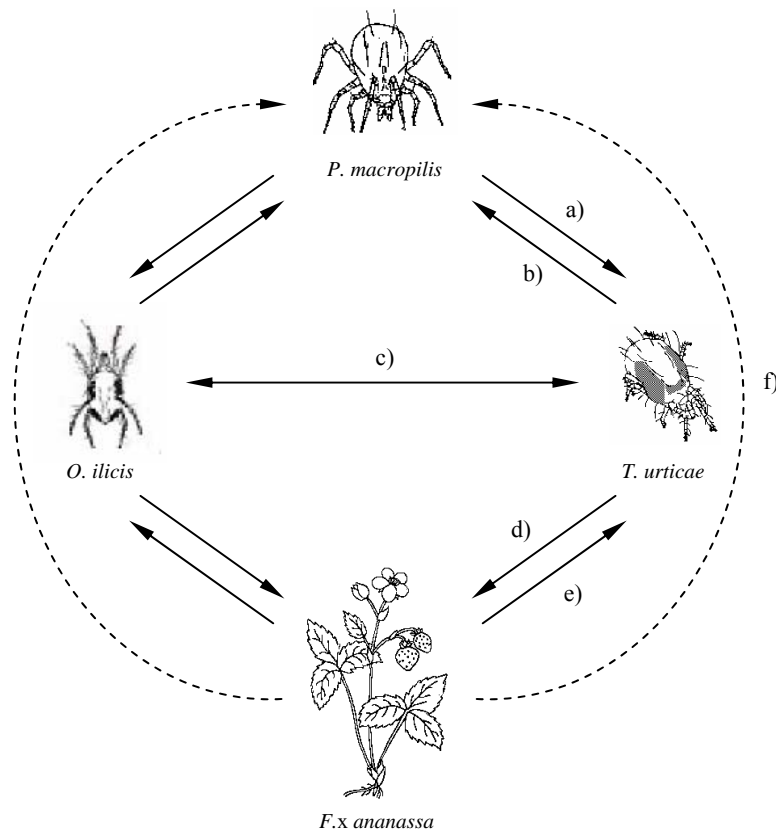


Figura 1. Teia alimentar formada pelo morangueiro, *Fragaria x ananassa*, pelo ácaro-rajado *Tetranychus urticae*, pelo ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* e pelo predador especialista *Phytoseiulus macropilis*. As setas representam as interações entre as espécies estudadas em laboratório. Interações diretas [i.e. a) predação, b) comportamento de resposta ao predador, c) competição, d) herbivoria, e) defesa direta] são representadas por linhas cheias e, interações indiretas [i.e. f) defesa indireta] mediadas por defesa induzida de plantas, são representadas por linhas tracejadas.

No capítulo II, estudou-se em laboratório a resposta olfativa do ácaro predador *P. macropilis* à planta de morangueiro infestada por *T. urticae* e/ou por *O. ilicis* [figura 1 f)], com o objetivo de avaliar o efeito da infestação simples e múltipla de plantas por ácaros fitófagos sobre a atração do ácaro predador. Hipotetizou-se que, plantas de morangueiro

infestadas por múltiplos ácaros fitófagos seriam menos atrativas ao ácaro predador *P. macropilis* quando exposto aos voláteis da planta.

No capítulo III, testou-se a hipótese de que o risco de predação seja fator preponderante sobre a qualidade do alimento na escolha de sítios de alimentação. Primeiramente, foi avaliada a desempenho do predador *P. macropilis* alimentado com adultos e ovos de *O. ilicis* e *T. urticae*. Tal informação forneceu indicativos sobre o valor nutricional dessas espécies para o predador. Em seguida, foi avaliada a escolha de *T. urticae* e *O. ilicis* por faces de folhas de morangueiro com pistas do predador *P. macropilis* [figura 1 a) e b)]. Previamente, era conhecido que *T. urticae* e *O. ilicis* possuem maior sucesso reprodutivo sobre as faces abaxial e adaxial de folha de morangueiro, respectivamente (Capítulo I), provavelmente, devido à qualidade do alimento nessas respectivas faces foliares;

No capítulo IV, testou-se a hipótese que plantas de morangueiro que sofressem infestações prévias por *T. urticae* seriam capazes de responder às injúrias com maior rapidez em comparação àquelas que não foram atacadas [figura 1 d) e e)]. As plantas que apresentam defesa direta podem reduzir o desempenho dos predadores pela redução da quantidade e qualidade de presas (Thaler et al. 2002). Nesse caso, haveria um efeito oposto entre defesas diretas e indiretas em plantas de morangueiro. Ou seja, enquanto as defesas diretas reduzem o efeito do ataque dos fitófagos, os predadores, atraídos pelas defesas indiretas (i.e. voláteis), teriam menor disponibilidade de alimento.

O estudo das interações de artrópodes em teias alimentares, como o realizado nessa tese, permite conclusões que não seriam possíveis de serem obtidas quando se estuda o efeito da predação ou das defesas de plantas sobre fitófagos separadamente (Ehler 1996). Em programas de controle biológico aplicado, estudos dessa natureza podem fornecer as bases para tomada de decisão na escolha de predadores e na definição das presas principais e secundárias.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento do projeto de pesquisa. Ao professor Arne Janssen pelas sugestões e correções.

Literatura Citada

- Agrawal, A.A. 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115: 97-105.
- Agrawal, A.A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201-1202.
- Agrawal, A.A. 2000. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 329-335.
- Alborn, H.T., Turlings, T.C., Jones, T.H.; Stenhagen, G., Loughrin, J.H. and Tumlinson, J.H. 1997. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science* 276: 945-949.
- Arimura, G.I., C. Kost & W. Boland. 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta* 1734: 91-111.
- Baldwin, I.T. and Schmelz, E.A. 1996. Immunological “memory” in the induced accumulation of nicotine in wild tobacco. *Ecology* 77: 236-246.
- Begon, M., Townsend, C.R. and Harper, J. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Oxford: Balckwell Science. 1068p.
- Bengtsson, J., Ahnström, J. and Weibull, A.C. 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 42: 261-269.
- Chiavegato, L.G. and Mischán, M.M. 1981. Efeito do *Tetranychus (T.) urticae* (Koch, 1836) Boudreaux & Dosse, 1963 (Acari, Tetranychidae) na produção do morangueiro (*Fragaria* sp) cv. ‘Campinas’. *Científica* 9: 257-266.

- Croft, B.A., Pratt, P.D. Koskela G. and Kaufman D. 1998. Predation, reproduction, and impact of phytoseiid mites (Acari:Phytoseiidae) on cyclamen mite (Acari:Tarsonemidae) on strawberry. *Journal of Economic Entomology* 91: 1307-1314.
- Cross, J.V., Easterbrook, M.A., Crook, A.M., Crook, D., Fitzgerald, J.D., Innocenzi, P.J., Jay, C.N. and Solomon, M.G. 2001. Natural enemies and biocontrol of pests of strawberry in northern and central Europe. *Biocontrol Science and Technology* 11: 165-216.
- Decou, G.C. 1994. Biological control of the 2-spotted spider-mite (Acarina, Tetranychidae) on commercial strawberries in Florida with *Phytoseiulus persimilis* (Acarina-Phytoseiidae). *Florida Entomologist* 77: 33-41.
- Dicke, M. 1999. Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 131-142.
- Dicke, M., van Beek, T.A., Posthumus, M.A., Ben Dom, N., van Bokhoven, H. and de Groot, A.E. 1990a. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions: involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology* 16:381-396.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Takabayashi, J., Bruin, J. and Posthumus, M.A. 1990b. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *Journal of Chemical Ecology* 16: 3091-3118.
- Easterbrook, M.A., Fitzgerald, J.D. and Solomon, M.G. 2001. Biological control of strawberry tarsonemid mite *Phytonemus pallidus* and two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* on strawberry in the UK using species of *Neoseiulus* (Amblyseius) (Acari:Phytoseiidae). *Experimental and Applied Acarology* 25: 25-36.
- Ehler, L.E. 1996. Structure and impact of natural enemy guilds in biological control of insect pests. In: *Food webs integration of patterns and dynamics*, K.O. Winemiller and G.A. Polis (eds), p.337-342. Chapman & Hall, New York.

- English-Loeb, G.M., Karban, R. and Hougren-Eitzaman, D. 1993. Direct and indirect competition between spider mites feeding on grapes. *Ecological Application* 3: 699-707.
- Frescata, C. and Mexia A. 1996. Biological control of thrips (Thysanoptera) by *Orius laevigatus* (Heteroptera: Anthocoridae) in organically-grown strawberries. *Biological Agriculture and Horticulture* 13: 141-148.
- Garcia-Mari, F. and Gonzalez-Zamora, J.E. 1999. Biological control of *Tetranychus urticae* (Acari:Tetranychidae) with naturally occurring predators in strawberry plantings in Valencia, Spain. *Experimental and Applied Acarology* 23: 487-495.
- Gols, R., Posthumus M.A. and Dicke, M. 1999. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93: 77-86.
- Janssen, A. 1999. Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 90: 191-189.
- Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M. and Sabelis, M.W. 1998. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. *Experimental and Applied Acarology* 22: 497-521.
- Karban, R. and Baldwin, I.T. 1997. *Induce responses to herbivory*, The University of Chicago, Chicago.
- Karban, R. 1999. Future use of plant signals in agricultural and industrial crops. *Novartis Foundation Symposium* 223, p.223-238.
- Kielkiewicz, M. 1988. Susceptibility of previously damaged strawberry plants to mite attack. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 47: 201-203.
- Letourneau, D.K. and Goldstein, B. 2001. Pest damage and arthropod community structure in organic vs. conventional tomato production in California. *Journal of Applied Ecology* 38: 557-570.

- Moraes, G.J. 2002. Controle biológico de ácaros fitófagos com predadores. In: Controle biológico no Brasil: Parasitóides e predadores, J.R.P. Parra, P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira and J.M.S. Bento (eds), p.225-237. Manole, São Paulo.
- Norton, A.P., English-Loeb, G., Gadoury, D. and Seem, R.C. 2000. Mycophagous mites and foliar pathogens: leaf domatia mediate tritrophic interactions in grapes. *Ecology* 81: 490-499.
- Paré, P. and Tumlinson, J.H. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology* 121: 325-331.
- Price, P.W., Bouton, C.E., McPherson, B.A., Thompson, J.N. and Weis, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insects herbivores and natural enemies. *Annual Review Ecology and Systematic* 11: 41-65.
- Schmelz, E.A., Alborn, H.T., Banchio, E. and Tumlinson, J.H. 2003a. Quantitative relationships between induced jasmonic acid levels and volatile emission in *Zea mays* during *Spodoptera exigua* herbivory. *Planta* 216: 665-673.
- Schmelz, E.A., Alborn, H.T. and Tumlinson, J.H. 2003b. Synergistic interactions between volicitin, jasmonic acid and ethylene mediate insect-induced volatile emission in *Zea mays*. *Physiologia Plantarum* 117: 403-412.
- Shanks, C.H., Doss and R.P. 1989. Population fluctuations of twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) on strawberry. *Environmental Entomology* 18: 641-645.
- Steinite, I., Ievinsh, G. 2002. Wound-induced responses in leaves of strawberry cultivars differing in susceptibility to spider mite. *Journal of Plant Physiology* 159: 491-497.
- Thaler, J., Stout, M.J., Karban, R. and Duffey, S. 2001. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecological Entomology* 26: 312-324.
- Thaler, J.S. 2002. Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. *Journal of Animal Ecology* 71: 141-150.
- Thaler, J.S., Farag, M.A., Pare, P.W. and Dicke, M. 2002. Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defences against herbivores. *Ecology Letters* 5: 764-774.

- Thaler, J.S., Fidantsef, A.L., Duffey, S.S. and Bostock, R.M. 1999. Tradeoffs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1597-1609.
- Venzon, M., Janssen, A., Pallini, A., Sabelis and M.W. 2000. Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey. *Animal Behaviour* 60: 369-375.
- Walling, L.L. 2001. Induced resistance: from the basic to the applied. *Trends in Plant Science* 6: 445-447.
- Watanabe, M.A., Moraes, G.J., Gastaldodo Jr., I. and Nicolella, G. 1994. Controle biológico do ácaro rajado com ácaros predadores fitoseídeos (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) em cultura de pepino e morango. *Scientia Agricola* 51: 75-81.
- Winemiller, K.O. and Polis, G.A. 1996. Food web: what can they tell us about the world? In: *Food webs integration of patterns and dynamics*, K.O. Winemiller and G.A. Polis (eds), pp. 1-22. Chapman & Hall, New York.

Capítulo I

Distribuição espacial de ácaros fitófagos em plantas de morangueiro

RESUMO – O morangueiro *Fragaria x ananassa* pode ser atacado por diferentes espécies de ácaros fitófagos, dentre elas o ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* e o ácaro-rajado *Tetranychus urticae*. Essas espécies são encontradas juntas, se alimentando, com maior frequência, sobre a epiderme adaxial e abaxial das folhas, respectivamente. Neste trabalho estudou-se o padrão de escolha de *O. ilicis* e *T. urticae* por sítio de alimentação em plantas de morangueiro. Duas hipóteses foram formuladas: a primeira, que a escolha por sítios de alimentação estaria relacionada à aptidão das espécies; a segunda, que esta escolha seria determinada pela presença do heteroespecífico. Com o objetivo de testar tais hipóteses, avaliou-se a preferência, biologia e sucesso reprodutivo de *O. ilicis* e *T. urticae* sobre a face abaxial e adaxial de folhas de morangueiro infestadas ou não pelo heteroespecífico. *O. ilicis*

preferiu permanecer sobre a face adaxial enquanto *T. urticae* preferiu permanecer sobre a face abaxial de folhas de morangueiro. A preferência pelas faces foliares correlacionou-se com o sucesso reprodutivo das espécies, avaliado pela taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m). O padrão de escolha não se alterou quando as espécies foram submetidas ao teste de escolha entre as faces foliares previamente infestadas pelo heteroespecífico. É discutida a possibilidade de *T. urticae* induzir defesas da planta capazes de reduzir a aptidão de *O. ilicis*.

PALAVRAS-CHAVE: Herbivoria, interações interespecíficas, teias alimentares, *Tetranychus urticae*, *Oligonychus ilicis*, *Fragaria*.

Spatial distribution of phytophagous mites in strawberry plants

ABSTRACT - Many phytophagous mites can attack strawberry plants *Fragaria x ananassa*, among them the southern red mite *Oligonychus ilicis* and the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae*. They are found together feeding on the same plant on the upper and underside of the leaves, respectively. Here we studied the choice for feeding sites of *O. ilicis* and *T. urticae* on strawberry plants. The first hypothesis tested whether the feeding site choice would be related to the fitness of the species. The second hypothesis dealt whether the feeding site would be determined by the presence of a heterospecific mite. We evaluated the preference, biology and reproductive success of *O. ilicis* and *T. urticae* on the under and upper side surface of strawberry leaves infested or not by the heterospecific. *O. ilicis* preferred to stay on the upper side surface while *T. urticae* preferred the underside. The preference for the leaf surface correlated with the reproductive success of the species (measured by the intrinsic growth rate). The choice pattern of feeding sites did not alter when the choice test was applied using sites previously infested by heterospecific. Although *O. ilicis* and *T. urticae*, apparently, do not interact directly for feeding sites, there is a chance that the first species induces defenses in strawberry plant enabling to reduce the fitness of the second species.

KEY WORDS: Herbivory, interespecific interaction, food web, *Tetranychus urticae*, *Oligonychus ilicis*, *Fragaria*.

Introdução

A distribuição espacial de herbívoros sobre as plantas pode ser afetada pela interação direta ou indireta entre heteroespecíficos (Janssen et al. 1998). Essas interações, por sua vez, podem ser mediadas pela alteração da qualidade nutricional, fisiologia, morfologia, crescimento ou aleloquímicos dos tecidos atacados na planta co-ocupada (Inbar et al. 1999a, b).

Apesar da ocorrência simultânea de diferentes espécies de ácaros fitófagos sobre plantas ser relatada na literatura há décadas (Foott 1962, 1963), é pequeno o número de estudos que investiga as interações entre ácaros fitófagos heteroespecíficos e suas conseqüências na distribuição desses herbívoros sobre as plantas (Shiojiri et al. 2002, Dorn et al. 2003).

O morangueiro *Fragaria x ananassa* pode ser atacado por diferentes espécies de ácaros, dentre elas o ácaro-rajado *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) é praga primária. Em altas densidades, essa espécie diminui a taxa fotossintética das plantas reduzindo o número e o peso dos frutos (Chiavegato & Mischán 1981). O ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae), apesar de não ser relatado como praga primária, também é observado com freqüência em plantios de morango em cultivo protegido, em sistema de produção orgânica provocando injúrias às folhas (obs. pes.).

Para caracterizar o modo de vida das espécies da família Tetranychidae, Saitô (1983) utiliza critérios como estrutura e densidade da teia, sítio de oviposição, tipo de cobertura para os ovos e sítio preferido de alimentar e defecação. Seguindo tais critérios, as espécies do gênero *Tetranychus* são classificadas como ácaros que constroem teias irregulares e complicadas, nas folhas da planta hospedeira e acumulam fezes e ovos no emaranhado das teias (Saitô 1985). No gênero *Oligonychus* o modo de vida das espécies depende da planta hospedeira (Saitô 1985).

Em plantas de morangueiro, *O. ilicis* e *T. urticae* são encontrados e se alimentam, com maior freqüência, sobre a epiderme adaxial e abaxial das folhas, respectivamente. Os

sítios de oviposição e de deposição de fezes correspondem aos sítios de alimentação, podendo ser simultâneo o ataque dessas espécies às plantas de morangueiro (obs. pes.). Dessa forma, apesar de explorarem recursos alimentares similares, ou seja, a epiderme foliar, *O. ilicis* e *T. urticae* são capazes de permanecerem sobre plantas de morangueiro sem, aparentemente, interagirem por alimento e espaço. A escolha por sítios de alimentação diferentes, por espécies de nichos semelhantes, como *O. ilicis* e *T. urticae*, pode ser uma forma de evitar interação direta por recursos (e.g. alimento, espaço, refúgio etc.) (Morris 2003).

Como exemplo de espécies de herbívoros que têm comportamentos para evitar interação direta por recursos, a mosca branca, *Bemisia argentifolii* Bellows & Perring (Homoptera: Aleyrodidae), que é sugadora da seiva do floema se alimenta com maior frequência sobre a face abaxial de tomateiro. Enquanto que, a mosca minadora, *Liriomyza trifolii* (Burgess) (Diptera: Agromyzidae), que ocorre junta à *B. argentifolii*, se alimenta construindo minas sobre a face adaxial de folhas de tomateiro. As duas espécies de herbívoros têm a mobilidade das fases imaturas limitadas. As ninfas de *B. argentifolii* são estacionárias, com movimentação limitada ao primeiro instar, enquanto que as larvas de *L. trifolii* têm a mobilidade restrita às minas, o que reduz a probabilidade de interação direta entre esses herbívoros nas folhas de tomateiro (Parrella 1987). Tais comportamentos podem reduzir a probabilidade de interação direta entre os herbívoros.

Para investigar a possibilidade de interação direta entre *O. ilicis* e *T. urticae* sobre planta de morangueiro, estudou-se o padrão de escolha de *O. ilicis* e *T. urticae* por sítios de alimentação em plantas de morangueiro. Duas hipóteses foram formuladas: a primeira seria que a escolha por sítios de alimentação estaria relacionada à aptidão das espécies. A segunda hipótese seria que a escolha por sítios de alimentação seria determinada pela presença do heteroespecífico. Com o objetivo de testar tais hipóteses avaliou-se a preferência, a biologia e o sucesso reprodutivo de *O. ilicis* e *T. urticae* sobre as duas faces das folhas de morangueiro infestadas ou não pelo heteroespecífico.

Material e Métodos

Criações estoque

Adultos de *O. ilicis* e *T. urticae* foram coletados em plantas de morangueiro, cultivar 'IAC Campinas', em casa de vegetação e transferidos para laboratório de Acarologia da Universidade Federal de Viçosa, visando obter as progênes a serem utilizadas no estudo. Em média, dez casais de *O. ilicis* e *T. urticae* foram criados sobre a face abaxial e adaxial de discos foliares de morangueiro (30 mm Ø) da cultivar 'IAC Campinas', respectivamente. Esses discos foram colocados para flutuar, individualmente, em caixas do tipo Gerbox[®] (3,5 x 11,5 x 11,5 cm) contendo água. No centro de cada disco foi feito um pequeno orifício para passagem de um alfinete entomológico fixado no fundo da caixa por meio de cola de silicone. Desta forma, os discos permaneceram imóveis, sem tocar na parede da caixa, deslocando-se, somente, para cima e para baixo conforme o nível da água (Reis & Alves 1997). As caixas foram mantidas em câmara climatizada, tipo BOD, à temperatura de 25°C, umidade relativa de 70 ± 10% e fotofase de 14 horas.

Preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* pela face adaxial ou abaxial de folhas de morangueiro

Para o estudo da preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* pela face adaxial ou abaxial de folhas, foram recortados 80 discos (13 mm Ø) de folhas de morangueiro, cultivar 'IAC Campinas'. Os discos foram cortados ao meio e colados, por meio de fita plástica adesiva, com faces invertidas. De forma que, tanto a face abaxial quanto a face adaxial estavam presentes em ambos os lados do disco. Posteriormente, os discos foram colocados, individualmente, em placas de Petri de plástico (35 mm Ø; 15 mm altura). Para fixar os discos às placas, preparou-se solução de carragenina (2g / 100 ml de água) aquecida durante 60 seg. em forno de microondas. A solução de carragenina foi vertida no interior de 80 placas de Petri até formar uma camada de espessura aproximada de 5 mm. Os discos foram colocados sobre essa solução antes que a solução solidificasse. Foi retirado o excesso de

carragenina, ao redor dos discos foliares preenchendo-se o espaço formado com água. Tal procedimento impediu que os ácaros saíssem dos discos foliares.

No centro de cada disco foi fixado um alfinete entomológico que serviu como base para a liberação de um indivíduo de *O. ilicis* ou de *T. urticae*. Após 24 horas da liberação, foi registrada a face em que o indivíduo havia permanecido. Durante o experimento as placas de Petri foram mantidas em câmara climatizada, tipo BOD, à temperatura de 25°C, umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotofase de 14 horas. Para avaliar a preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* às faces abaxial e adaxial de morangueiro utilizou-se o teste binomial (Siegel & Castellan 1988).

Biologia de *O. ilicis* e *T. urticae* sobre a face adaxial e abaxial de folhas de morangueiro

Para o estudo de *O. ilicis* e *T. urticae* foram recortados 80 discos (13 mm Ø) de folhas de morangueiro, cultivar ‘IAC Campinas’. Os discos foram colocados, individualmente, em placas de Petri de plástico (35 mm Ø; 15 mm altura), conforme procedimento descrito no experimento anterior. Quarenta discos foliares foram colocados com a face adaxial para cima e, outros 40 discos foliares, foram colocados com a face abaxial para cima.

Adicionou-se em cada disco foliar dois ovos de um dia de idade de *O. ilicis* ou de *T. urticae*. Após a eclosão da primeira larva, retirou-se o ovo remanescente. O acompanhamento do desenvolvimento da fase imatura foi realizado duas vezes ao dia, no período da manhã e da tarde, para registrar a duração do desenvolvimento das fases imaturas dos ácaros. As fases observadas durante o estudo foram ovo, larva, proto-crisálida, proto-ninfa, deuto-crisálida, deuto-ninfa, telo-crisálida e adulto. Quantificou-se a produção diária de ovos e a sobrevivência de fêmeas adultas sobre os mesmos discos foliares utilizados para a biologia das fases imaturas.

A duração média das fases imaturas de *O. ilicis* e *T. urticae* mantidas sobre face abaxial e adaxial de folhas de morangueiro foi comparada pelo teste de “Mann-Whitney” ao nível de 5% de probabilidade (Sokal & Rohlf 1995). As análises de sobrevivência foram

realizadas através do teste de “Kaplan-Meier - Long Rank Test” ao nível de 5% de probabilidade (Hosmer & Lemeshow 1999).

Para o estudo do sucesso reprodutivo utilizou-se a taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m). Esta taxa considera parâmetros de reprodução e sobrevivência para avaliar o sucesso reprodutivo das populações em diferentes condições bióticas e abióticas. Para o cálculo da r_m foi utilizada a equação de Lotka (Carey 1993):

$$\sum_{x=0}^T l_x m_x e^{-r_m(x+1)} = 1$$

Onde, x = intervalo de tempo; T = classe etária mais velha; l_x = taxa de sobrevivência durante o estágio x ; m_x = número de descendentes fêmeas produzidas no estágio x .

Os valores de r_m foram comparados pelo teste de “Mann-Whitney”, ao nível de 5% de probabilidade, a partir da variância gerada pelo método de Jackknife (Sokal & Rohlf, 1995). Neste método, recalcularam-se os valores de r_m retirando uma repetição (=fêmea) por vez, o que possibilitou verificar quanto cada repetição contribuiu na variância total do experimento, gerando-se uma média e um erro padrão associado (Maia et al. 2000).

Preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* pela face adaxial ou abaxial de folhas de morangueiro previamente infestadas pelo heteroespecífico

Para avaliar a preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* entre face abaxial ou face adaxial, previamente infestadas com o heteroespecífico, foram recortados 80 discos (13 mm Ø) de folhas de morangueiro, cultivar ‘IAC Campinas’. Os discos foram preparados, acondicionados e individualizados em placas de Petri conforme procedimento descrito no primeiro experimento.

Para pré-infestação, foram adicionados 5 adultos de *T. urticae* na metade adaxial em 40 discos foliares e, nos 40 discos foliares restantes foram adicionados 5 adultos de *O. ilicis*

na metade abaxial. Este procedimento permitiu que ovos, fezes e teias fossem depositados sobre as faces pré-infestadas. Para evitar que os adultos passassem para a metade ao lado, uma camada de algodão úmido foi colocado sobre esta. Após 24 horas os adultos do heteroespecífico e o algodão úmido foram retirados. No centro de cada disco foi fixado um alfinete entomológico que serviu como base para a liberação das fêmeas de *O. ilicis* ou *T. urticae*. Após 24 horas da liberação foi registrada a face em que as fêmeas haviam permanecido. As placas de Petri foram mantidas em câmara climatizada, tipo BOD, à temperatura de 25°C, umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotofase de 14 horas. Para avaliar a preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* às faces abaxial ou adaxial de morangueiro, previamente infestadas pelo heteroespecífico, utilizou-se o teste binomial (Siegel & Castellan 1988).

Resultados

Preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* pela face adaxial ou abaxial de folhas de morangueiro

Após 24 horas, 20 indivíduos de *O. ilicis* e 31 indivíduos de *T. urticae* foram recuperados sobre os discos foliares. Os indivíduos restantes estavam sobre a água e não foram incluídos no cálculo da preferência. Apesar da perda, o número de indivíduos registrado sobre os discos foliares foi suficiente para realizar o teste binomial de preferência.

Indivíduos de *O. ilicis* preferiram permanecer sobre a face adaxial (g.l.= 19; P= 0,037), enquanto indivíduos de *T. urticae* preferiram permanecer sobre face abaxial (g.l.= 30; P= 0,001) de folhas de morangueiro (Fig. 1).

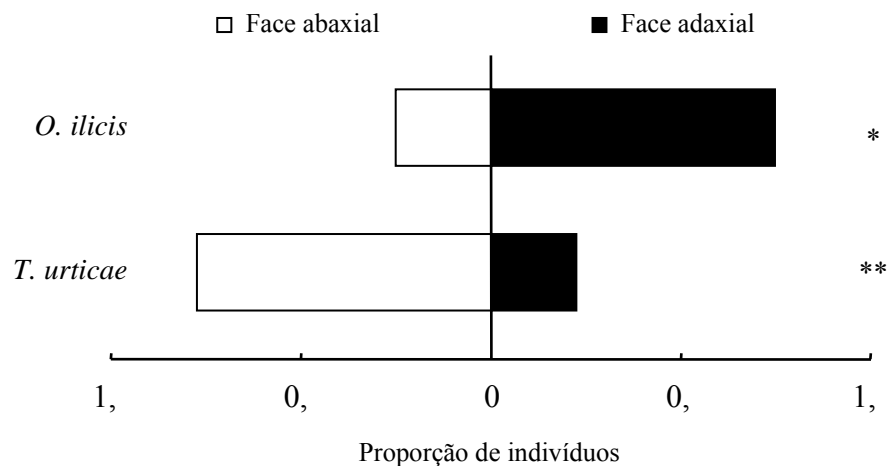


Figura 1. Proporção de indivíduos de *O. ilicis* e *T. urticae* que preferiram a face abaxial ou adaxial de folhas de morangueiro (teste Binomial; * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$).

Desenvolvimento, sobrevivência e sucesso reprodutivo de *O. ilicis* e *T. urticae* sobre face adaxial e abaxial de folhas de morangueiro

Com exceção da fase de larva, a duração das fases imaturas de *O. ilicis* não diferiram quando mantidas sobre a face abaxial em relação às mantidas sobre a face adaxial de folhas de morangueiro (Fig. 2). Fato semelhante ocorreu com *T. urticae*, ou seja, as durações das fases imaturas dessa espécie não diferiram quando mantidas sobre a face abaxial em relação às mantidas sobre a face adaxial (Fig. 3). As curvas de sobrevivência de *O. ilicis* diferiram quando mantidos sobre face abaxial em relação aos mantidos sobre a face adaxial de folhas de morangueiro (KM= 2,62; $P = 0,008$). Os indivíduos mantidos sobre a face abaxial apresentaram tempo para morte aproximado de 20 dias, enquanto que aqueles mantidos sobre a face adaxial morreram próximo aos 30 dias (Fig. 4). As curvas de sobrevivência de *T. urticae* não diferiram quando mantidos sobre face abaxial e adaxial (KM= -1,71; $P = 0,087$). Os indivíduos mantidos sobre a face abaxial ou adaxial apresentaram tempo para morte aproximado de 40 dias (Fig. 5).

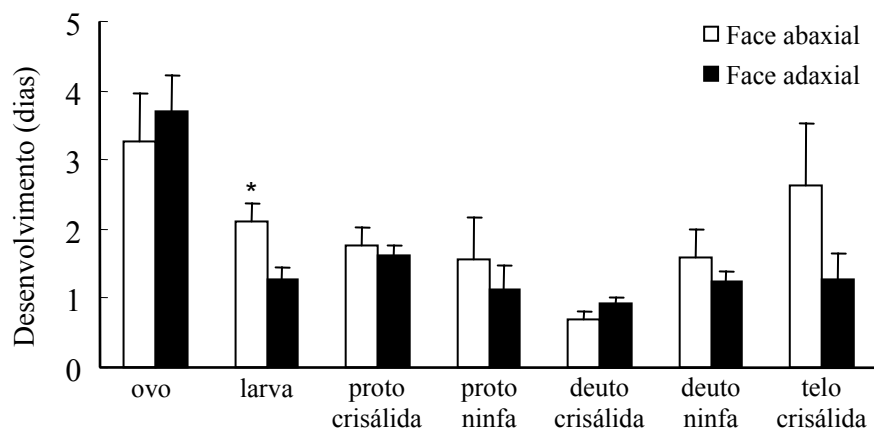


Figura 2. Duração em dias das fases imaturas de *O. ilicis* mantidas sobre face abaxial e adaxial de folhas de morangueiro (teste de “Mann-Whitney”; *P<0,05).

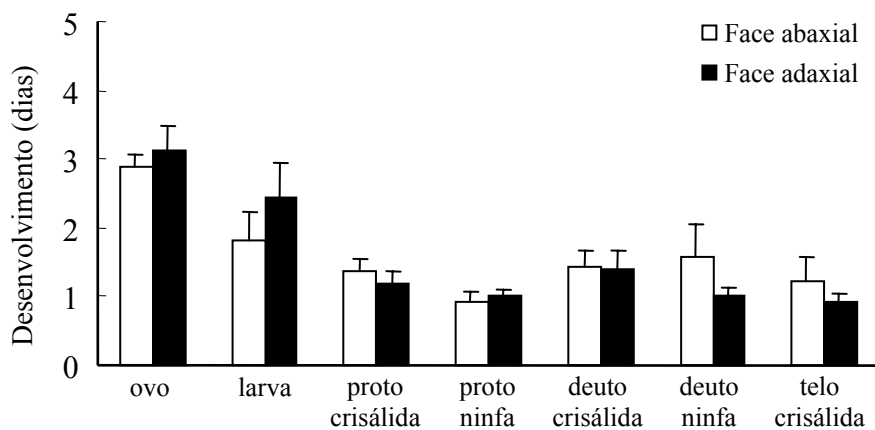


Figura 3. Duração em dias das fases imaturas de *T. urticae* mantidas sobre face abaxial e adaxial de folhas de morangueiro (teste de “Mann-Whitney”; *P<0,05).

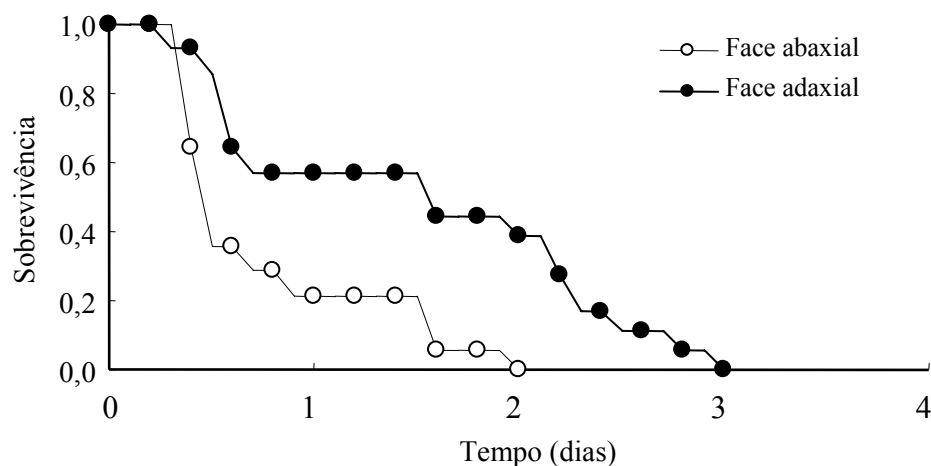


Figura 4. Curvas de sobrevivência de *O. ilicis* mantidos sobre face abaxial e adaxial de folhas de morangueiro (KM= 2,62; P= 0,008) (teste de “Kaplan-Meier - Long Rank Test”).

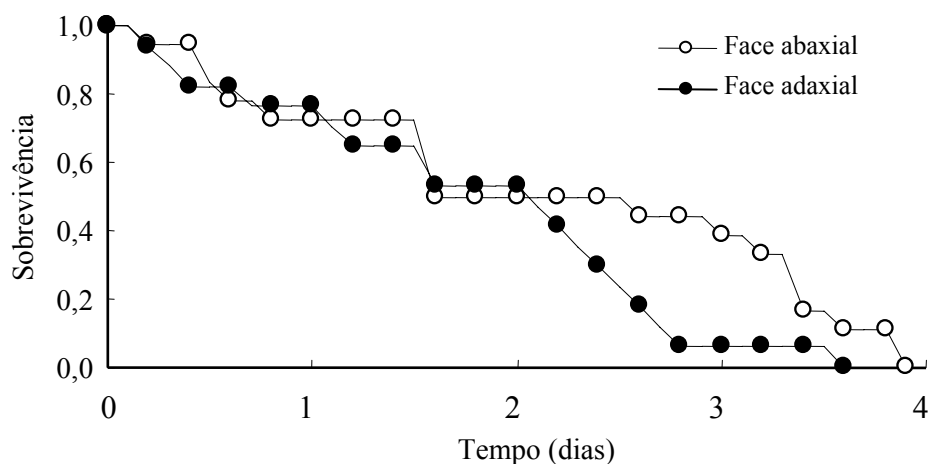


Figura 5. Curvas de sobrevivência de *T. urticae* mantidos sobre face abaxial e adaxial de folhas de morangueiro (KM= -1,71; P= 0,087) (teste de “Kaplan-Meier - Long Rank Test”).

Os valores da r_m para fêmeas de *O. ilicis* diferiram entre as faces foliares de morangueiro. Fêmeas mantidas na face abaxial morreram antes de iniciar a oviposição, impossibilitando o cálculo da r_m , enquanto que, aquelas da face adaxial apresentaram r_m de $0,128 \pm 0,002 \text{ dia}^{-1}$. Os valores da r_m para as fêmeas de *T. urticae* também diferiram com a face foliar (Z= 3,57; P= 0,0003) (teste de “Mann-Whitney”). As fêmeas mantidas sobre a face abaxial apresentaram r_m de $0,205 \pm 0,008 \text{ dia}^{-1}$ e adaxial $0,196 \pm 0,001 \text{ dia}^{-1}$ (Fig. 6).

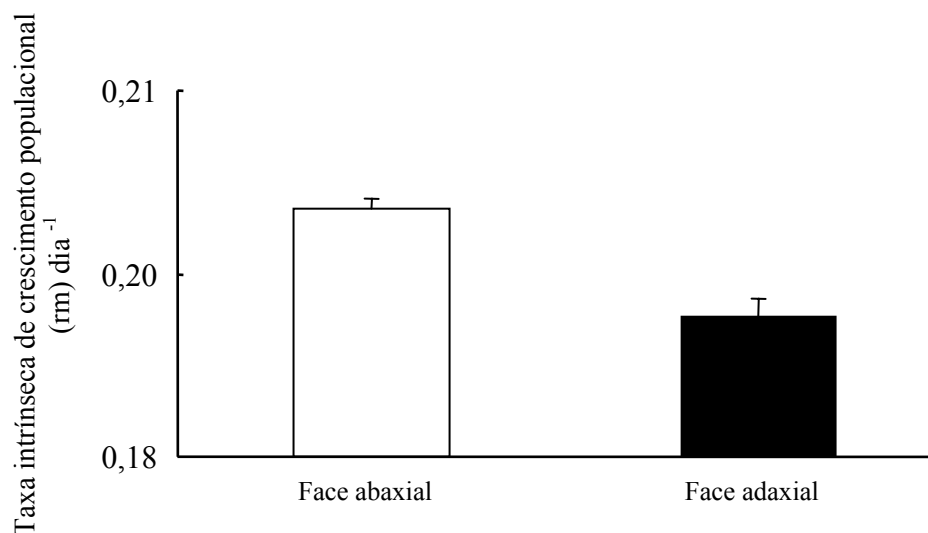


Figura 6. Taxa intrínseca de crescimento populacional de *T. urticae* sobre face abaxial ($r_m = 0,205 \pm 0,008 \text{ dia}^{-1}$) e adaxial ($r_m = 0,196 \pm 0,001 \text{ dia}^{-1}$) de morangueiro (teste de “Mann-Whitney”; $Z = 3,57$; $P = 0,0003$).

Preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* pela face adaxial ou abaxial de folhas de morangueiro previamente infestadas pelo heteroespecífico

Após 24 horas, 19 indivíduos de *O. ilicis* e 29 indivíduos *T. urticae* foram recuperados sobre os discos foliares. Os indivíduos restantes estavam sobre a água e não foram incluídos no cálculo da preferência. Apesar da perda, o número de indivíduos registrado sobre os discos foliares foi suficiente para realizar o teste binomial de preferência.

Os indivíduos de *O. ilicis* permaneceram sobre face adaxial (g.l.= 18; $P = 0,007$) e os *T. urticae* permaneceram sobre face abaxial de folhas de morangueiro (g.l.= 28; $P < 0,001$) (Fig. 7).

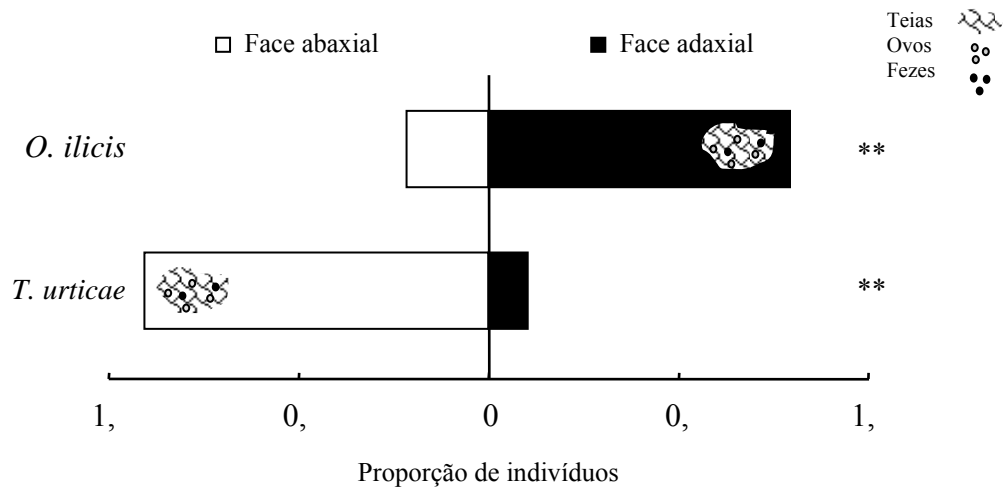


Figura 7. Proporção de indivíduos de *O. ilicis* e *T. urticae* que preferiram face abaxial ou adaxial de folhas de morangueiro pré-infestadas pelo heteroespecífico (teste Binomial; ** $P < 0,01$).

Discussão

Oligonychus ilicis e *T. urticae* são capazes de permanecerem juntos, sobre a mesma planta, mesmo possuindo modos de vida semelhantes e explorando o mesmo recurso alimentar. Possivelmente, este fato está relacionado à escolha de diferentes sítios de alimentação na planta. *Oligonychus ilicis* permanece sobre a face adaxial enquanto *T. urticae* permanece sobre a face abaxial de folhas de morangueiro. O fato de se alimentarem de faces diferentes das folhas permite às espécies explorarem, simultaneamente, a mesma fonte de recursos e reduzirem a probabilidade de interação.

As faces escolhidas por *O. ilicis* e *T. urticae* foram aquelas em que as espécies apresentaram maior aptidão, avaliada pela taxa intrínseca de crescimento (r_m). Para *O. ilicis* a maior r_m foi verificada na fase adaxial, enquanto, para *T. urticae*, a maior r_m foi verificada na face abaxial, correspondendo às faces preferidas pelas espécies. O padrão de escolha não se alterou quando as espécies foram submetidas ao teste de escolha entre as faces foliares

previamente infestadas pelo heteroespecífico. Ou seja, as faces preferidas pelas espécies de ácaros continuaram sendo aquelas em que foi verificada maior r_m . Tal fato demonstra que, a existência de indicativos do heteroespecífico sobre a folha não interfere na escolha do sítio de alimentação dos ácaros. A duração das fases imaturas de *O. ilicis* e *T. urticae* não apresentou diferença significativa com a face foliar. Enquanto a sobrevivência de *O. ilicis* foi maior sobre a face adaxial do que sobre face abaxial, a sobrevivência de *T. urticae* não se alterou com a face em que os indivíduos foram mantidos.

Apesar da não interferência da pré-infestação sobre a escolha dos sítios de alimentação de *O. ilicis* e *T. urticae*, dados da literatura (Foott 1962, 1963) relatam que a permanência de espécies de ácaros fitófagos da família Tetranychidae sobre a mesma face foliar é pouco provável de ocorrer. Tais populações não são capazes coexistir por longo período sobre a mesma planta, devido às altas taxas de crescimento populacional e capacidade de ácaros da família Tetranychidae explorarem recursos alimentares até o esgotamento e a extinção local (van Baalen & Sabelis 1995).

Foott (1962) e (1963) observaram comportamento semelhante ao relatado neste estudo para *Tetranychus telarius* Koch (Acari: Tetranychidae) e *Panonychus ulmi* Koch (Acari: Tetranychidae). Essas espécies podem ocorrer juntas sobre plantas de pêra *Pirus* sp. Quando isso acontece, *T. telarius* move-se para a face adaxial das folhas, enquanto *P. ulmi* move-se para a face abaxial das folhas. Este comportamento diferenciado de escolha das faces retarda, contudo não impede que a população de *P. ulmi* seja suprimida por *T. telarius*. Foott (1963) atribui este fato à capacidade de *T. telarius* apresentar maior produção de teias, maior fecundidade, desenvolvimento rápido e maior habilidade de causar injúria às folhas em comparação à *P. ulmi*. Isso mostra que, a estratégia de explorar diferentes sítios para alimentação sobre mesma planta é comum em outras espécies de ácaros fitófagos.

Alternativamente, a escolha por sítios de alimentação diferenciados também pode estar relacionada à morfologia do empódio e, conseqüentemente, à capacidade das espécies fixarem-se nas folhas das plantas hospedeiras (Gutierrez & Helle 1985). Espécies do gênero

Oligonychus têm menor capacidade de fixarem-se nas folhas da planta hospedeira devido à morfologia do empódio. Desta forma, a maior parte das espécies deste gênero permanece sobre a face adaxial das folhas. As espécies do gênero *Tetranychus*, por sua vez, têm maior capacidade de fixarem-se às folhas das plantas hospedeiras. Neste gênero, todas as espécies descritas exploram a face abaxial das folhas das plantas hospedeiras (Gutierrez & Helle 1985).

A competição por recurso foi, no passado, o fator mais usual para explicar a estruturação de comunidades. Entretanto, Hairston et al. (1960) sugeriu que os herbívoros, em particular, não são sujeitos à competição. Aquele autor argumentou que as populações de fitófagos seriam controladas por níveis tróficos superiores (e.g. predadores) e não seriam limitadas por recurso alimentar (i.e. plantas). Esse ponto de vista foi defendido por ecólogos durante o longo período (Lawton & Strong 1981). Entretanto existe a possibilidade teórica de fitófagos competirem indiretamente por recursos alimentares (Agrawal, 2005). Com o desenvolvimento de estudos na área de defesa induzida de plantas (Karban & Baldwin, 1997), observou-se que essas defesas são sistêmicas, ou seja, translocam pela planta uma vez ativadas. Dessa forma, existe possibilidade das defesas induzidas por uma espécie de fitófago ser deletéria à outra espécie sobre a mesma planta (e.g. Moran & Whitham, 1990).

Apesar de *O. ilicis* e *T. urticae* não interagirem diretamente por sítios de alimentação, existe ainda possibilidade de uma espécie induzir defesas da planta capazes de reduzir a aptidão da outra espécie. Ou seja, indução de defesa direta de planta, por uma espécie de ácaro fitófago, atuaria sobre a população heteroespecífica. Ou ainda, a indução de defesa indireta de planta por uma espécie de ácaro fitófago, atuaria sobre a população de inimigos naturais que, por sua vez, seriam capazes de reduzir a densidade da população heteroespecífica.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (**FAPEMIG**) pelo financiamento do projeto de pesquisa. Ao professor Arne Janssen pelas sugestões e correções.

Literatura Citada

Carey, J.R. 1993. Applied demography for biologists with special emphasis on insects. Oxford University Press, New York.

Chiavegato, L.G. & Mischán, M.M. 1981. Efeito do *Tetranychus (T.) urticae* (Koch, 1836) Boudreaux & Dosse, 1963 (Acari, Tetranychidae) na produção do morangueiro (*Fragaria* sp) cv. 'Campinas'. Científica, 9:257-266.**Dorn, B., L. Mattiacci, A.C. Bellotti & S. Dorn. 2003.** Effects of a mixed species infestation on the cassava mealybug and its encyrtid parasitoids. Biol. Contr., 27:1-10.

Foott, W.H. 1962. Competition between two species of mites. I. Experimental results. Can. Ent., 94:365-375.

Foott, W.H. 1963. Competition between two species of mites. II. Factors influencing intensity. Can. Ent., 95:45-57.

Gutierrez, J. & W. Helle. 1985. Evolutionary changes in the Tetranychidae, p. 91-107. In: W. Helle & M.W. Sabelis (eds.), Spider mites their biology, natural enemies and control. Amsterdam, Elsevier, 405p.

Hairston, N.G., F.E. Smith & L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. Am. Nat., 94:421-425.

Hosmer, D.W. & S. Lemeshow. 1999. Applied survival analysis: regression modeling of time to event data. New York, Wiley, 408p.

Inbar, M., H. Doostdar & G.L. Mayer. 1999a. Effects of sessile whitefly nymphs (Homoptera: Aleyrodidae) on leave-chewing larvae (Lepidoptera: Noctuidae). Environ. Entomol., 28: 353-357.

Inbar, M., H. Doostdar, H. Leibe & G.L. Mayer. 1999b. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. J. Chem. Ecol., 25: 1961-1979.

- Janssen, A., A. Pallini & M. Venzon. 1998.** Behaviour and indirect interactions in food webs of plant - inhabiting arthropods. *Exp. Appl. Acarol.*, 22:497-521.
- Karban, R. & T. Baldwin. 1997.** Induced responses to herbivory. University of Chicago Press, Chicago. 317p.
- Moran, N.A. & T.G. Whitham. 1990.** Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance. *Ecology*, 71:1050-1058.
- Lawton, J. & D. Strong. 1981.** Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.*, 118:317-338.
- Maia, A.H.N., A.J.B. Luiz & C. Campanhola. 2000.** Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. *J. Econ. Entomol.* 93:511-518.
- Morris, D.W. 2003.** Toward and ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136:1-13.
- Parrella, M.P. 1987.** Biology of *Liriomyza*. *Annu. Rev. Entomol.*, 32:201-224.
- Reis, P.R. & E.B. Alves. 1997.** Criação do ácaro predador *Iphiseiodes zuluagai* Denmark & Muma (Acari: Phytoseiidae) em laboratório. *An. Soc. Entomol. Brasil* 26: 565-568.
- Saitô, Y. 1983.** The concept of 'life type' in Tetranychidae – An attempt to classify the spinning behaviour of Tetranychinae. *Acarologia*, 24: 377-391.
- Saitô, Y. 1985.** Life types of spider mites, p. 253-264. In. W. Helle & M.W. Sabelis (eds.), *Spider mites their biology, natural enemies and control*. Amsterdam, Elsevier, 405p.
- Shiojiri, K, J. Takabayashi, S.Yano & A. Takafuji. 2002.** Oviposition preference of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecol. Let.*, 5: 186-192.
- Siegel, S. & N.J. Castellan. 1988.** Nonparametric statistics for the behavioral sciences. New York, McGraw-Hill, 395p.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995.** Biometry. New York, Freeman, 887p.

van Baalen, M. & M.W. Sabelis. 1995. The milker-killer in spatially structured predator-prey interactions. *Oikos*, 74: 391-400.

Capítulo II

Atração de ácaros predadores por plantas infestadas por múltiplos fitófagos

RESUMO – As plantas atacadas por ácaros fitófagos induzem voláteis que atraem predadores. Esse mecanismo indireto de defesa torna-se eficiente quando o gasto energético empregado correlaciona-se com redução na taxa de herbivoria. A maioria dos trabalhos que avalia a atração de predadores por voláteis utiliza plantas atacadas por uma espécie de fitófago. Objetivou-se avaliar a resposta olfativa do ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* à planta de morangueiro infestada pelo ácaro-rajado *Tetranychus urticae* e/ou pelo ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* em laboratório. Em olfatômetro em “Y”, utilizou-se como fonte de odores plantas de morangueiro não atacadas *versus* plantas atacadas por *T. urticae*; plantas atacadas por *O. ilicis*; e plantas atacadas por *T. urticae* e *O. ilicis*. O predador *P. macropilis* foi atraído por plantas infestadas por *T. urticae*. No entanto, foi repelido por plantas infestadas por *O. ilicis*. Quando as plantas de morangueiro foram infestadas, simultaneamente, por *T. urticae* e *O. ilicis* a resposta olfativa do predador foi ao acaso. Isso demonstra *P. macropilis* é capaz de discriminar voláteis de plantas atacadas por diferentes espécies de ácaros fitófagos. Estudos sobre a resposta olfativa de ácaros predadores aos odores de plantas atacadas por mais de uma espécie de ácaro fitófago em teias alimentares produzem resultados mais realísticos.

PALAVRAS-CHAVE: Defesa induzida, *Fragaria*, herbivoria, interações interespecíficas, *Tetranychus urticae*, teias alimentares, *O. ilicis*.

Predatory mite attraction by multiple phytophagous infestation plant

ABSTRACT – Plants attacked by phytophagous mites can attract predators by induced volatiles. This indirect defense mechanisms can be useful when energetic cost relates with the reduction herbivory rate. Studies investigated the attraction of predatory mites by plants damaged by one phytophagous. We investigated the response of predatory mite *Phytoseiulus macropilis* to strawberry plants infested by two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* or/and southern red mite *Oligonychus ilicis* in laboratory. In a Y-tube olfactometer, we used clean strawberry plants *versus* plants attacked by *T. urticae*, *O. ilicis*, and *T. urticae* plus *O. ilicis*. *Phytoseiulus macropilis* was attracted by volatiles from *T. urticae* attacked plants. However, *P. macropilis* was repulsed by *O. ilicis* attacked plants. When strawberry plants were attacked, simultaneity, by *T. urticae* and *O. ilicis* the predator olfactive response was random. It demonstrates that *P. macropilis* can discriminate between phytophagous mite species using volatiles induced by plants and that the phytophagous assemblage on the plant can influence the induced plant defenses. Studies about olfactive response in predator mites to odors from damaged plant for more than one phytophagous mite can produce more realistic results.

WORD-KEYS: Induced defense, *Fragaria*, herbivory, interespecific interactions, *Tetranychus urticae*, food web, *Oligonychus ilicis*.

Introdução

As plantas, quando infestadas por fitófagos, induzem a produção de voláteis que atraem inimigos naturais (Dicke et al. 1998, Dicke et al. 2003, Arimura et al. 2005). Este é um mecanismo indireto de defesa que pode ser eficiente quando o gasto energético decorrente da produção de voláteis correlaciona-se com redução na taxa de herbivoria (Agrawal 1998, 2005). Para que o mecanismo de defesa induzida seja funcional em condições naturais deve haver correlação entre a atração de inimigos naturais por voláteis e a presença dos mesmos sobre as plantas (Janssen 1999).

A produção de voláteis está associada ao sistema hormonal das plantas (Thaler 2002). Plantas infestadas por fitófagos tendem a aumentar as concentrações endógenas do hormônio ácido jasmônico (Thaler et al. 2001, Thaler 2002). Este é responsável pela indução de voláteis de plantas e de defesas que atuam diretamente contra fitófagos e fitopatógenos (Thaler et al. 2002, Arimura et al. 2005).

O papel dos voláteis sobre a atração de inimigos naturais pode ser estudado experimentalmente em laboratório (Pallini et al. 1997, Takabayashi et al. 2000), em casa de vegetação (Janssen, 1998; Holtz et al. 2003) ou no campo (Shimoda et al. 1997, De Moraes et al. 1998). Nos experimentos realizados em casa de vegetação e campo o grau de complexidade dos sistemas estudados aumenta (Janssen 1999) e o número de variáveis envolvidas na atração de inimigos naturais também pode aumentar, por exemplo, número de fitófagos infestantes, presença de competidores, patógenos, condições abióticas etc. (Dicke et al., 1998).

A maioria dos trabalhos que avalia a atração de predadores por voláteis de plantas foi realizada em laboratório e utiliza olfatômetro e/ou casa de vegetação com plantas infestadas por uma espécie de fitófago (Pallini et al. 1997, Janssen, 1998, Takabayashi et al. 2000, Drukker et al., 2000, Holtz et al. 2003). Sabe-se, no entanto, que as plantas em condições naturais podem ser infestadas simultaneamente por diversas espécies de fitófagos (Shiojiri et

al. 2002, Dorn et al. 2003). Assim, investigar o efeito de infestações múltiplas forneceria informações sobre os processos envolvidos na atração de inimigos naturais (Shimoda et al. 1997; De Moraes et al. 1998.) e poder-se-ia ainda avaliar a eficiência dos mecanismos de defesa induzida indireta de planta na redução da taxa de herbivoria (Shiojiri et al. 2002).

São escassos os trabalhos sobre efeito da infestação de plantas por mais de um fitófago sobre o desempenho de inimigos naturais (Shiojiri et al. 2002). Estes autores investigaram a preferência de dois parasitóides, *Cotesia plutellae* Kurdjumov e *Cotesia glomerata* (L.) (Hymenoptera: Braconidae), por ovipositar sobre lagartas de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) e *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) em plantas de repolho *Brassica oleracea*. Tanto *C. plutellae* quanto *C. glomerata* causaram menor porcentagem de parasitoidismo quando *P. xylostella* e *P. rapae* infestavam a mesma planta. Este resultado demonstra que infestações simultâneas de diferentes espécies de fitófagos podem alterar comportamento/desempenho de inimigos naturais em comparação a infestações simples.

O morangueiro *Fragaria x ananassa* pode ser atacado simultaneamente por diferentes espécies de ácaros fitófagos. A ácaro-rajado *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), praga chave na cultura (Chiavegato & Mischán 1981). O ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) que, apesar de não ser relatado como praga chave, também é observado com frequência em plantios de morango em cultivo protegido em sistema de produção orgânica provocando injúrias às folhas (obs. pes.). Essas espécies de ácaros são encontradas e se alimentam, com maior frequência, sobre a epiderme adaxial e abaxial das folhas, respectivamente (Capítulo I). Associado a esse sistema fitófago-planta, o ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae) é encontrado com grande frequência em campos de produção é responsável pelo controle biológico daqueles ácaros fitófagos (Watanabe et al., 1994; McMurtry & Croft, 1997). Assim, investigar o efeito do ataque de *T. urticae* e *O. ilicis* em morangueiro sobre a atração de *P.*

macropilis forneceria informações sobre o processo de forrageamento do predador *P. macropilis* em infestações múltiplas de fitófagos.

Estudou-se a resposta olfativa do ácaro predador *P. macropilis* à planta de morangueiro *F. ananassa* infestada pelo ácaro-rajado *T. urticae* e/ou pelo ácaro-vermelho *O. ilicis* em laboratório com o objetivo de avaliar o efeito da infestação simples e múltipla de plantas por ácaros fitófagos sobre a atração do ácaro predador. Testou-se a hipótese que plantas infestadas com *T. urticae* e *O. ilicis* teriam a atratividade alterada ao predador *P. macropilis*, devido à *O. ilicis* não ser presa preferencial de *P. macropilis* (Capítulo III).

Material e Método

O predador *P. macropilis* foi coletado em lavouras de morango no município de Barbacena, MG (21° 13' S; 43° 46' W; altitude de 1.165 m) em de agosto de 2003. Após as coletas, os ácaros foram levados para o laboratório de Acarologia da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil. Parte dos predadores coletados foi criada sobre folhas de feijoeiro destacadas das plantas e colocadas sobre espuma plástica embebida em água, dentro de caixas do tipo Gerbox[®] (3,5 x 11,5 x 11,5 cm), com a face abaxial voltada para cima. Sobre as folhas foram adicionadas fêmeas de ácaro rajado, *T. urticae*, que serviam de alimento para o ácaro predador *P. macropilis*. Nas bordas das folhas foram colocadas faixas de algodão umedecidas para impedir que os ácaros saíssem da folha. As folhas de feijoeiro foram trocadas após a perda da turgidez. Durante o período de criação, as caixas Gerbox[®] foram mantidas em câmara climatizada, tipo B.O.D., à temperatura de 25°C, umidade relativa de 70 ± 10 % e fotofase de 14 horas. A outra parte dos predadores coletada no campo foi criada em casa de vegetação em gaiolas teladas (100 x 50 x 90 cm) sobre plantas de feijoeiro e morangueiro var. “IAC Campinas” (5 - 10 folhas por planta). As gaiolas de criação foram confeccionadas com armação de madeira e tela de organza para isolar as colônias e evitar a contaminação por outros artrópodes. As criações dos predadores, tanto em B.O.D. quanto em casa de vegetação, foram mantidas por quatro meses até a realização dos testes.

O forrageamento de *P. macropilis* foi estudado em olfatômetro em “Y” (Sabelis e van de Baan, 1983; Pallini et al., 1997). O aparelho é constituído por um tubo de vidro em forma de “Y”, sendo que cada braço é conectado, através de uma mangueira de borracha, a uma caixa de acrílico transparente (50 x 36 x 43 cm). Dentro de cada caixa foram colocadas as fontes de odores. O fluxo de ar foi produzido por um aspirador de pó conectado a base do tubo de vidro, formando uma corrente de ar pela qual o predador se guiava dentro do tubo em direção a fonte de odor e fazia a tomada de decisão quando atingia a junção do “Y”. A velocidade da corrente de ar no interior do olfatômetro foi de 0,40 m/s em cada braço, medida por fluxômetros digitais e calibrada por registros manuais. Antes dos experimentos os ácaros predadores foram privados de alimento por aproximadamente uma hora. *Phytoseiulus macropilis* foi liberado e testado individualmente no olfatômetro, num total de 20 ácaros por repetição, totalizando três repetições por tratamento. A cada cinco ácaros testados, as posições das fontes de odores foram invertidas com o objetivo de anular qualquer interferência da luminosidade. As fontes dos odores foram trocadas a cada repetição para se evitar pseudorepetição (Ramírez et al., 2000).

Como fontes de odores foram utilizadas mudas de morangueiro var. “IAC Campinas” (5 – 10 folhas) não infestadas e mudas infestadas com cerca de 1000 formas imaturas (ovos, larvas, protoninfas e deutoninfas) e adultos (machos e fêmeas) de *T. urticae* e/ou *O. ilicis* por planta. As plantas infestadas de *T. urticae* e/ou *O. ilicis* apresentavam sintomas visíveis de infestação e com teias produzidas.

Em cada experimento foram testadas as seguintes fontes de odores: i) ar *versus* plantas de morangueiro não infestadas; ii) plantas de morangueiro não infestadas *versus* plantas de morangueiro infestadas por *T. urticae*; iii) plantas de morangueiro não infestadas *versus* plantas de morangueiro infestadas por *O. ilicis*; e iv) plantas de morangueiro não infestadas *versus* plantas e morangueiro infestadas por *T. urticae* e *O. ilicis*.

Para avaliar a preferência de *P. macropilis* nos testes em olfatômetro, utilizou-se o teste G ao nível de 5% de probabilidade. A atratividade entre tratamentos foi avaliada pela

análise de variância das porcentagens de indivíduos atraídos por plantas infestadas e as médias comparadas pelo teste Tukey ao nível de 5% de probabilidade (Sokal & Rohlf, 1995).

Resultados

Nos testes de olfatômetro, o predador *P. macropilis* preferiu a fonte de odor contendo ar em relação à planta morangueiro não infestada ($G_p = 5,48$; g.l. = 1; $p = 0,019$) (Fig. 1). Quando foram testadas plantas infestadas, o predador *P. macropilis* foi atraído por plantas infestadas por *T. urticae* ($G_p = 13,59$; g.l. = 1; $p < 0,001$) (Fig. 2) e repellido por plantas infestadas por *O. ilicis* ($G_p = 6,79$; g.l. = 1; $p = 0,009$) (Fig. 3).

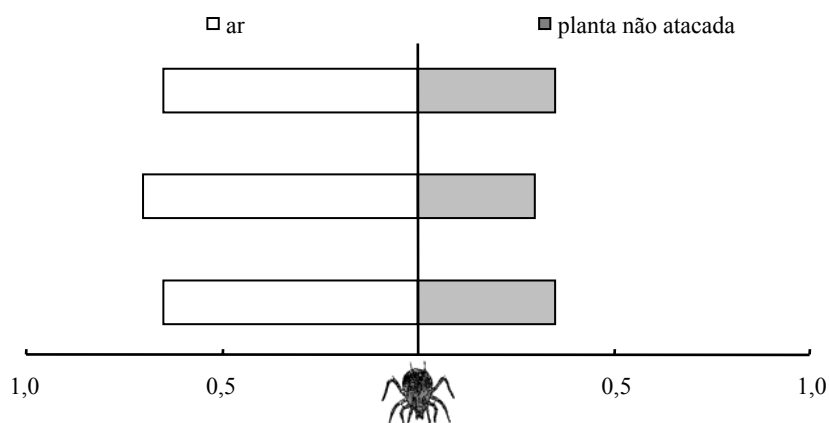


Figura 1. Resposta do predador *P. macropilis* ao ar e aos odores plantas morangueiro não infestadas em olfatômetro tipo "Y". Cada barra corresponde a uma repetição ($n = 20$ ácaros). ($G_p = 5,48$; g.l. = 1; $p = 0,019$).

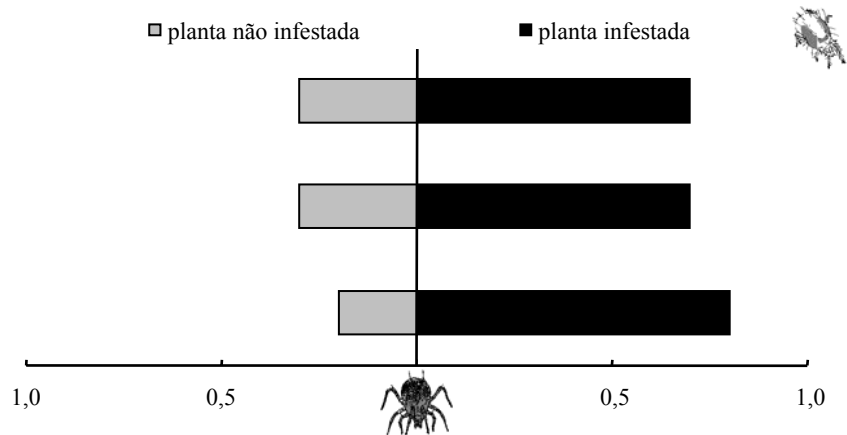


Figura 2. Resposta do predador *P. macropilis* aos odores de plantas não infestadas e plantas infestadas de morangueiro por *T. urticae* em olfatômetro tipo "Y". Cada barra corresponde a uma repetição (n = 20 ácaros). (Gp = 13,59; g.l. = 1; p < 0,001).

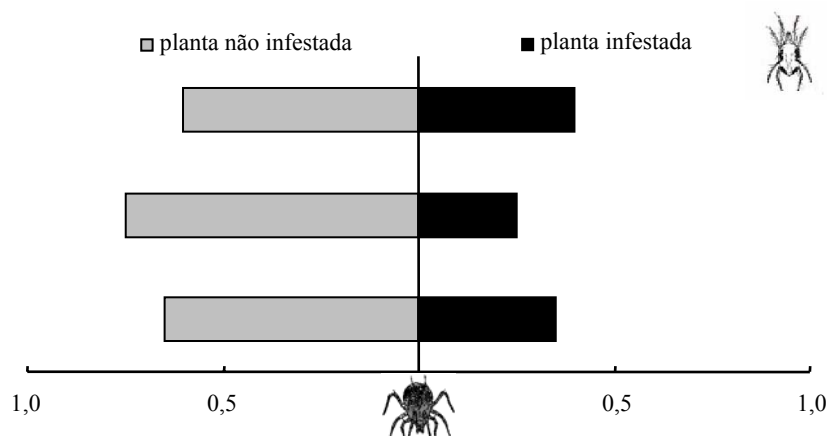


Figura 3. Resposta do predador *P. macropilis* aos odores de plantas não infestadas e plantas infestadas de morangueiro por *O. ilicis* em olfatômetro tipo "Y". Cada barra corresponde a uma repetição (n = 20 ácaros). (Gp = 6,79; g.l. = 1; p = 0,009).

Quando as plantas de morangueiro foram infestadas por ambas as espécies, *T. urticae* e *O. ilicis*, simultaneamente, o predador não apresentou preferência pelas fontes de odores (Gp = 1,07; g.l. = 1; p = 0,300) (Fig. 4).

Os testes de olfatômetro mostraram também que plantas de morangueiro infestadas com *T. urticae* foram as mais atrativas ao predador *P. macropilis* em relação aos outros tratamentos. A porcentagem de indivíduos de *P. macropilis* que preferiram plantas de morangueiro infestadas por *T. urticae* ($73,3 \pm 3,3$ %) foi significativamente maior do que os que preferiram plantas limpas ($35 \pm 13,2$ %), plantas infestadas por *O. ilicis* ($33,3 \pm 4,4$ %) e, infestadas por *T. urticae* e *O. ilicis* juntas ($43,3 \pm 4,4$ %) ($F = 12,74$; g.l. = 8; $p = 0,002$; teste Tukey) (Fig. 5).

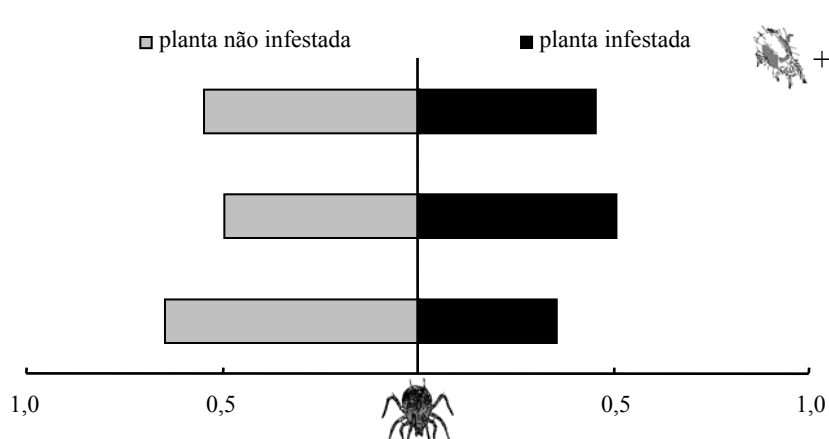


Figura 4. Resposta do predador *P. macropilis* aos odores de plantas não infestadas e plantas infestadas de morangueiro por *O. ilicis* e *T. urticae* em olfatômetro tipo "Y". Cada barra corresponde a uma repetição ($n = 20$ ácaros). ($Gp = 1,07$; g.l. = 1; $p = 0,300$).

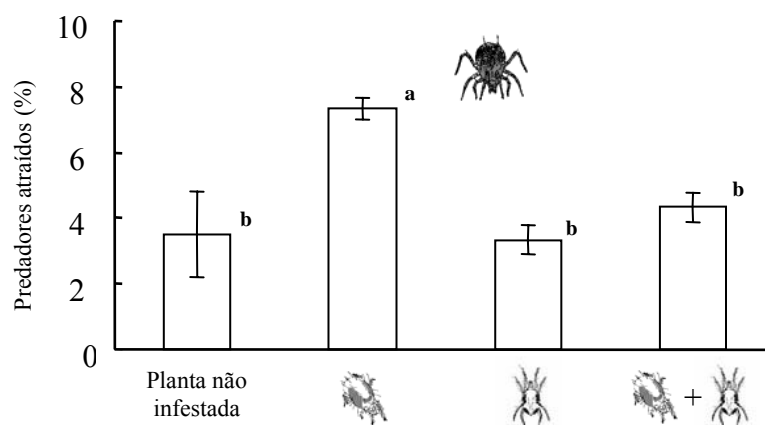


Figura 5. Porcentagem do predador *P. macropilis* que preferiu voláteis de plantas de morangueiro infestadas por *T. urticae* e/ou *O. ilicis* em olfatômetro tipo "Y" ($F= 12,74$; g.l.= 8; $p= 0,002$). Barras seguidas de mesma letra não diferem pelo teste Tukey ($\alpha= 5\%$).

Discussão

A presença de *T. urticae* e *O. ilicis* sobre plantas de morangueiro reduziu atratividade ao predador *P. macropilis* comparada à infestação *T. urticae* somente. Em condições naturais, as plantas podem ser infestadas por mais de uma espécie de ácaro e, nesse caso, a atração de ácaros predadores pode ser reduzida, como apresentado. Esse resultado pode ser explicado por ácaros predadores utilizarem, além dos voláteis produzidos por plantas infestadas por fitófagos, também os odores das presas para localização de recursos alimentares, como odores de fezes, ovos, teias, exúvias, adultos e formas imaturas, pelo menos em curtas distâncias (Dicke et al., 1998). Assim, quando a produção de voláteis por plantas infestadas não se correlaciona com a atração de inimigos naturais, o gasto energético investido em defesa induzida pode não corresponder à redução da taxa de herbivoria.

As espécies do gênero *Phytoseiulus* são relatadas como predadoras de ácaros fitófagos do gênero *Tetranychus*, sendo, contudo, também observadas, em menor frequência, associadas a algumas espécies do gênero *Oligonychus* (McMurtry & Crolft, 1997). Espécies do gênero *Phytoseiulus*, quando associadas à *T. urticae*, apresentam maior taxa de

oviposição, maior tempo de forrageamento e maior taxa de predação em relação à densidade (Zhang et al. 1992; Zhang & Sanderson, 1993). Esta preferência também pode ser observada pela capacidade de espécies do gênero *Phytoseiulus* em diferir voláteis de plantas induzidos por espécies de *Tetranychus* e *Oligonychus*, como verificado neste trabalho.

O predador *P. macropilis* foi atraído por voláteis quando plantas de morangueiro foram infestadas com *T. urticae* e repellido quando foram infestadas com *O. ilicis*. Quando *T. urticae* e *O. ilicis* atacaram simultaneamente plantas de morangueiro, *P. macropilis* não apresentou preferência entre plantas infestadas e não infestadas. Este resultado demonstra que o predador é capaz de distinguir, através de voláteis de plantas, espécies de fitófagos que lhe darão maior potencial reprodutivo (Capítulo III). Entretanto, não são capazes de diferirem voláteis quando as espécies de ácaros fitófagos preferidas, i.e. *T. urticae*, e não preferidas, i.e. *O. ilicis*, estão juntas sobre a mesma planta.

Janssen (1999) observou resultado semelhante para o ácaro predador *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae), o qual preferiu plantas de pepino infestadas por *T. urticae* em relação a plantas não infestadas. Janssen (1999) também observou que a preferência de *P. persimilis* em experimentos de olfatômetro correlacionou-se positivamente com a presença daquele predador sobre as plantas. Ou seja, a produção de voláteis e, conseqüentemente, o gasto energético e ecológico empreendido pela planta neste tipo de defesa induzida, reduziu o potencial de herbivoria de *T. urticae*.

Alguns fatores fisiológicos e ecológicos podem interferir na atratividade de plantas infestadas sobre ácaros predadores, como privação de alimento, deficiência nutricional, experiência/aprendizagem, patógenos, presença de competidores, etc. (Dicke et al. 1998); Entretanto, os odores das presas têm baixa percepção à longa distância em comparação com os voláteis produzidos pelas plantas. Isto devido à maior biomassa das plantas em relação aos fitófagos. Dessa forma a atração de predadores a longas distâncias estaria mais relacionada aos voláteis produzidos pelas plantas do que os liberados pelas presas e aos associados a elas.

Oligonychus ilicis é uma presa de menor qualidade para *P. macropilis* (Capítulo III). Essa informação possivelmente é acessada pelo predador através dos voláteis provenientes das plantas de morangueiro e do ácaro fitófago. Entretanto, nos resultados de Shimoda & Dicke (1999, 2000), verifica-se que, em testes de olfatômetro, *P. persimilis* é atraído por plantas infestadas por *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) que não é presa para aquele predador. Esse resultado sugere que haveria uma perda de energia no forrageamento de presas que não seriam consumidas. Então, ter-se-ia um valor adaptativo negativo para o predador ser atraído por uma planta infestada com herbívoro que não seja presa.

As chances de localização de *T. urticae* por *P. macropilis* são reduzidas quando existe *O. ilicis* sobre plantas de morangueiro. Ou seja, a infestação múltipla de plantas de morangueiro por *O. ilicis* e por *T. urticae* parece reduzir o risco de predação para *T. urticae*. Isto sugere que, apesar dessas espécies ocuparem nichos semelhantes e serem potenciais competidoras, *O. ilicis* e *T. urticae* podem ter vantagens adaptativas por estarem juntas sobre a mesma planta sobre a mesma planta de morangueiro por redução do risco de predação por *P. macropilis*.

A eficiência de um inimigo natural em programa de controle biológico de ácaros fitófagos pode ser reduzida em função das espécies existentes no sistema. Como nos resultados apresentados, o predador *P. macropilis* é capaz de localizar a praga-chave *T. urticae* em testes de forrageamento. No entanto, a capacidade de localização da presa é alterada quando outra espécie de fitófago, como *O. ilicis*, está infestando a planta. Como em situações de campo, as plantas geralmente não são infestadas por apenas um fitófago (Shiojiri et al. 2002, Dorn et al. 2003), predadores que têm capacidade de localização da praga-chave em laboratório, podem apresentar redução dessa capacidade quando plantas são infestadas por outras espécies de fitófagos. Assim, os testes de forrageamento de inimigos naturais apresentariam resultados mais reais caso fossem realizados com plantas em infestação com mais de uma espécie de fitófagos.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (**FAPEMIG**) pelo financiamento do projeto de pesquisa. Ao professor Arne Janssen pelas sugestões e correções.

Literatura Citada

- Agrawal, A.A. 1998. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201-1202.
- Agrawal, A.A. 2005. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 115: 97-105.
- Arimura, G.I., Kost C. and Boland, W. 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta* 1734: 91-111.
- Chiavegato, L.G. and Mischán, M.M. 1981. Efeito do *Tetranychus (T.) urticae* (Koch, 1836) Boudreaux & Dosse, 1963 (Acari, Tetranychidae) na produção do morangueiro (*Fragaria* sp) cv. 'Campinas'. *Científica* 9: 257-266.
- De Moraes, C.M., Lewis, W.J., Paré, P.W., Alborn H.T. and Tumlinson, J.H. 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature* 393: 570-573.
- Dicke M., Boer, J.G., Höfte M. and Rocha-Granados, M.C. 2003. Mixed blends of herbivore-induced plant volatiles and foraging success of carnivorous arthropods. *Oikos* 101: 38-48.
- Dicke, M., Takabayashi, J., Posthumus, M.A., Schüte C. and Krips, O.E. 1998. Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predators mites. *Experimental and Applied Acarology* 22: 311-333.
- Dorn, B., Mattiacci, L., Bellotti A.C. and Dorn, S. 2003. Effects of a mixed species infestation on the cassava mealybug and its encyrtid parasitoids. *Biological Control* 27: 1-10.

- Drukker, B., Bruin, J., Jacobs, G., Kroon A. and Sabelis, M.W. 2000. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. *Experimental and Applied Acarology* 24: 881–895.
- Holtz, A.M., Oliveira, H.G., Pallini, A., Marinho, J.S., Zanuncio J.C. and Oliveira, C.L. 2003. Adaptação de *Thyriniteina arnobia* em novo hospedeiro e defesa induzida por herbívoros em eucalipto. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 38: 453-458.
- Janssen, A. 1999. Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90: 191-189.
- McMurtry J. A. and Croft, B.A. 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review Entomology* 42: 291–321.
- Pallini, A., Janssen A. and Sabelis, M.W. 1997. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia* 110: 179-185.
- Ramírez, C.C., Fuentes-Contreras, E., Rodríguez L.C. and Niemeyer, H.M. 2000. Pseudoreplication and its frequency in olfactometric laboratory studies. *Journal of Chemical Ecology* 26: 1423-1431.
- Sabelis, M.W. and van de Baan, H.E. 1983. Location of distant spider mite colonies by phytoseiid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 33: 303-314.
- Shimoda, T. and Dicke, M.. 1999. Volatile stimuli related to feeding activity of nonprey caterpillars. *Spodoptera exigua*, affect olfactory response of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1585-1595.
- Shimoda, T. and Dicke, M. 2000. Attraction of a predator to chemical information related to nonprey: when can it be adaptive? *Behaviour Ecology* 11: 606-613.
- Shimoda. T., Takabayashi, J., Ashihara W. and Takafuji, A. 1997. Response of predatory insect Scolothrips takahashii toward herbivore-induced plant volatiles under laboratory and field conditions. *Journal of Chemical Ecology* 23: 2003-2048.

- Shiojiri, K., Takabayashi, J., Yano S. and Takafuji, A. 2002. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecology Letters* 5: 186-192.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. Freeman, New York.
- Takabayashi, J., Shimoda, T., Dicke, M., Ashihara W. and Takafuji, A. 2000. Induced response of tomato plants to injury by green and red strains of *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology* 24: 377–383.
- Thaler, J., Stout, M.J., Karban R. and Duffey, S. 2001. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecological Entomology*, 26: 312-324.
- Thaler, J.S. 2002. Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 71: 141–150.
- Thaler, J.S., Fidantsef, L. and Bostock, R.M. 2002. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. *Journal of Chemical Ecology* 28: 1131-1159.
- Watanabe, M.A., Moraes, G.J., Gastaldodo Jr. I. and Nicolella, G. 1994. Controle biológico do ácaro rajado com ácaros predadores fitoseídeos (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) em cultura de pepino e morango. *Scientia Agricola* 51: 75-81.
- Zhang Z.Q. and Sanderson, J.P. 1993. Behavioral responses to prey density by three acarine predator species with different degrees of polyphagy. *Oecologia* 96: 147–56.
- Zhang Z.Q., Sanderson, J.P. and Nyrop, J.P.. 1992. Foraging time and spatial patterns of predation in experimental populations. A comparative study of three mite predator-prey systems (Acari: Phytoseiidae, Tetranychidae). *Oecologia* 90: 185–96.

Capítulo III

Efeitos indiretos do predador *Phytoseiulus macropilis* Banks (Acari: Phytoseiidae) sobre o forrageamento de ácaros tetraniquídeos

RESUMO – O risco de predação e custo energético associados ao comportamento de forrageamento de ácaros fitófagos podem ser minimizados pela pré-avaliação de sítios de alimentação. Para tanto, aqueles organismos podem utilizar pistas químicas associadas aos seus recursos alimentares e aos seus predadores para reduzir os riscos do forrageamento. Hipotetizou-se que o risco de predação afetaria a escolha por sítios de alimentação. Para testar tal hipótese, avaliou-se a de *Tetranychus urticae* e de *Oligonychus ilicis* por faces de folhas de morangueiro com pistas do ácaro predador *Phytoseiulus macropilis*. Previamente, era conhecido que *T. urticae* e *O. ilicis* possuem maior sucesso reprodutivo sobre as faces abaxial e adaxial de folha de morangueiro, respectivamente. *Oligonychus ilicis* preferiu a face adaxial de folhas de morangueiro contendo pista de predação de *P. macropilis*. Aparentemente, a presença de *P. macropilis* tem efeito positivo sobre a preferência de *O. ilicis* na face adaxial. *Tetranychus urticae* não apresentou preferência significativa entre face abaxial contendo pistas de predação de *P. macropilis* ou adaxial de folhas de morangueiro. A adição de pistas do predador *P. macropilis* à face preferida, faz com que *T. urticae* reduza a preferência. Tais resultados podem ser, parcialmente, explicados pela menor desempenho de *P. macropilis* sobre *O. ilicis* do que sobre *T. urticae*, o que sugere maior valor nutritivo da última presa. Esses resultados sugerem que a presença de pistas do predador pode afetar a escolha por sítios de alimentação. As implicações desses resultados no controle biológico de ácaros fitófagos são discutidas.

PALAVRAS-CHAVE: predação, interações interespecíficas, teias alimentares, *Tetranychus urticae*, *Oligonychus ilicis*, *Fragaria*.

**Indirect effects of predator *Phytoseiulus macropilis* Banks (Acari: Phytoseiidae) on
spider mite foraging**

ABSTRACT - Predation risk and energetic costs are associated to foraging behaviour of mites. Spider mites can use chemical cues from food and from predators to reduce the predation risk and energy expenditure cost during their foraging. We tested the hypothesis that predation risk is an important factor on food site selection by spider mites. To test this hypothesis, we carried out an experiment on the effect of predation risk by *Phytoseiulus macropilis* on the food site choice of the spider mites *Tetranychus urticae* and *Oligonychus ilicis* on strawberry plants. Earlier studies showed that *T. urticae* and *O. ilicis* had a higher reproductive success when feeding on the underside and the upper side of strawberry leaves, respectively. Here, we show that cues from the predator had not effect on the preference of *O. ilicis* for under side of the leaf. Maybe *P. macropilis* is not a dangerous predator for *O. ilicis*. Additionally, we found that *T. urticae* show no significant preference for underside of the leaf with predator cues or the clean upper side of a leaf. Previously, we observed that *T. urticae* preferred to the underside of leaves. These results can be explained for *O. ilicis* has a lower nutritional quality than *T. urticae* like suggest the biology predator results. These results suggest that predation risk can affect the food site selection by spider mites. We discuss the implication of our results for biological control of spider mites.

KEY WORDS: predation, interespecific interaction, food web, *Tetranychus urticae*, *Oligonychus ilicis*, *Fragaria*.

Introdução

Os animais utilizam pistas do ambiente com a qualidade do alimento, condições abióticas para o desenvolvimento, disponibilidade de parceiros para reprodução, o risco de interação com competidores e predadores para avaliarem e escolherem seus sítios de alimentação (Stephens & Krebs 1986, Krebs & Davies 1987, Lima & Dill 1990, Janssen et al. 1997, Grostal & Dicke 1999). Durante o processo de escolha de sítios de alimentação deve-se reduzir o tempo, uma vez que esse comportamento está associado a um custo energético e um risco de predação (Krebs & Davies 1987, Stephens & Krebs 1986). Para tanto, os animais podem utilizar pistas químicas associadas aos seus recursos alimentares preferenciais e aos seus predadores para reduzir os riscos do forrageamento (Dicke & Grostal 2001). Animais que sofrem pressão de predação podem apresentar comportamentos para reduzir o risco de predação (Magalhães et al. 2002).

As pistas que indicam risco de predação podem ser diretas, quando emitidas pelos predadores, ou indiretas, quando se relacionam às atividades dos predadores (e.g. coespecíficos mortos) (Grostal & Dicke 2000). A avaliação prévia e a escolha de sítios de alimentação com recursos alimentares de qualidade e livres de predadores é um comportamento decisivo para a sobrevivência de animais (Lima & Dill 1990; Lima 1998), existindo uma forte pressão de seleção para que animais sejam capazes que reconhecerem seus predadores e acionarem mecanismos antipredação (Dicke & Grostal, 2001).

O ácaro fitófago *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) é capaz de diferir entre pistas provenientes de ácaros predadores e de não-predadores (Dicke & Grostal 2001). Grostal & Dicke (1998) mostraram que *T. urticae* tende a escolher sítios que não foram infestados previamente por seu predador *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae). No entanto, o mesmo comportamento não é observado quando sítios de alimentação foram infestados pelo o ácaro *Tyophagus putrescentia* (Schrank) (Acari: Acaridae), que não representa risco de predação à *T. urticae*. Tão importante quanto acionar mecanismos antipredação é não acioná-los para organismos inofensivos. Essa diferenciação

comportamental deve-se, possivelmente, a capacidade de *T. urticae* em reconhecimento de pistas químicas provenientes do predador e dos coespecíficos predados (Grostal & Dicke 1998).

O ácaro-vermelho *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae) e o ácaro-rajado *T. urticae* são encontrados e se alimentam, com maior freqüência, sobre a epiderme adaxial e abaxial das folhas, respectivamente. Os sítios de oviposição e de deposição de fezes correspondem aos sítios de alimentação. Fadini et al. (Capítulo I) verificaram que a preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* pelas faces foliares correlaciona-se com o sucesso reprodutivo das espécies. Associado a esses ácaros fitófagos, o ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae) é encontrado em campos de produção de morango e, aparentemente, é responsável pelo controle biológico daquelas espécies de ácaros fitófagos (Watanabe et al. 1994; McMurtry & Croft 1997). O predador *P. macropilis* é observado com maior freqüência sobre a face abaxial do que sobre a face adaxial das folhas de morangueiro.

Consta na literatura que, além da qualidade da fonte de alimento, o risco de predação seria fator importante sobre a na escolha de sítios de alimentação (Ohsaki & Sato 1994). Esta hipótese tem como premissa o fato da predação ser um fator que atua imediatamente sobre a sobrevivência dos organismos do que a qualidade do alimento. Para avaliar o efeito do risco de predação sobre a escolha de sítios de alimentação, foram utilizados os ácaros fitófagos *O. ilicis* e *T. urticae* e o ácaro predador *P. macropilis* sobre plantas de morangueiro *F. ananassa*. Primeiramente, foi avaliada a capacidade do predador *P. macropilis* em se alimentar e completar seu ciclo sobre os fitófagos *T. urticae* e *O. ilicis*. Em seguida, foram avaliados os padrões de escolha de *T. urticae* e *O. ilicis* por faces de folhas de morangueiro que apresentavam pistas do predador *P. macropilis*.

Material e Método

Criações estoque

Adultos de *O. ilicis* e *T. urticae* foram coletados em plantas de morangueiro em casa de vegetação e transferidos para laboratório para obter as progênes a serem utilizadas no estudo. Em média, dez casais de *O. ilicis* e *T. urticae* foram criados sobre a face adaxial e abaxial de discos foliares de morangueiro (30 mm Ø), respectivamente. Esses discos foram colocados para flutuar, individualmente, em caixas do tipo Gerbox[®] (3,5 x 11,5 x 11,5 cm) contendo água. No centro de cada disco foi feito um pequeno orifício para passagem de um alfinete entomológico fixado no fundo da caixa por meio de cola de silicone. Desta forma, os discos permaneceram imóveis, sem tocar na parede da caixa, deslocando-se, somente, para cima e para baixo conforme o nível da água (Reis & Alves 1997). As caixas foram mantidas em câmara climatizada, tipo BOD, à temperatura de 25°C, umidade relativa de 70% ± 10% e fotofase de 14 horas.

O predador *P. macropilis* foi coletado em lavouras de morango nos municípios de Barbacena e de Caldas, Minas Gerais, entre de agosto de 2003 e julho de 2004. Parte dos predadores coletados foi criada sobre folhas de feijoeiro, *Phaseolus vulgaris* L., destacadas das plantas e colocadas sobre espuma plástica embebida em água, dentro de caixas do tipo Gerbox[®], com a face abaxial voltada para cima. Sobre as folhas foram adicionadas fêmeas de *T. urticae*. Nas bordas das folhas foram colocadas faixas de algodão umedecido para impedir que os ácaros saíssem da folha. As folhas de feijoeiro foram trocadas após a perda da turgidez. Durante o período de criação, as caixas Gerbox[®] foram mantidas em câmara climatizada, tipo B.O.D., à temperatura de 25°C, umidade relativa de 70% ± 10% e fotofase de 14 horas. A outra parte dos predadores coletados no campo foi criada em casa de vegetação em gaiolas teladas (100 x 50 x 90 cm) sobre plantas de morangueiro (5 - 10 folhas por planta). As gaiolas de criação foram confeccionadas com armação de madeira e tela de organza para isolar as colônias e evitar a contaminação por outros artrópodes.

Biologia do predador

Essa etapa objetivou verificar sobre qual das presas, *O. ilicis* ou *T. urticae*, o predador *P. macropilis* apresenta melhor desempenho. Esses resultados forneceram informações sobre a qualidade nutricional de *O. ilicis* e *T. urticae* para o predador *P. macropilis*.

Foram recortados 60 discos (13 mm Ø) de folhas de morangueiro. Os discos foram colocados, individualmente, em placas de Petri de plástico (35 mm Ø; 15 mm altura). Para fixar os discos às placas, preparou-se solução de carragenina (2g / 100 ml de água) aquecida durante 60 s em forno de microondas. A solução de carragenina foi vertida no interior de 60 placas de Petri até formar uma camada de espessura aproximada de 5 mm. Os discos foram colocados sobre essa solução antes que a solução solidificasse. Foi retirado o excesso de carragenina, ao redor dos discos foliares preenchendo-se o espaço formado com água. Tal procedimento impediu que os ácaros saíssem dos discos foliares.

Trinta discos foliares foram colocados com a face adaxial para cima e outros 30 discos foliares foram colocados com a face abaxial para cima. Adicionou-se em cada disco foliar 5 fêmeas adultas de *O. ilicis* ou de *T. urticae* que serviram de fonte de alimento ao predador. Adicionou-se também em cada disco foliar dois ovos de um dia de idade de *P. macropilis*. Após a eclosão da primeira larva, retirou-se o ovo remanescente. O acompanhamento do desenvolvimento da fase imatura foi realizado duas vezes ao dia, no período da manhã e da tarde, para registrar a duração do desenvolvimento dos ácaros e adicionar novas presas. As fases observadas durante o estudo foram ovo, larva, proto-ninfa, deuto-ninfa e adulto. Quantificou-se a produção diária de ovos e a sobrevivência de fêmeas adultas sobre os mesmos discos foliares utilizados para a biologia das fases imaturas.

Para o estudo do sucesso reprodutivo utilizou-se a taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m). Esta taxa considera parâmetros de reprodução e sobrevivência para avaliar o sucesso reprodutivo das populações em diferentes condições bióticas e abióticas. Para o cálculo da r_m foi utilizada a equação de Lotka (Carey 1993):

$$\sum_{x=0}^T l_x m_x e^{-r_m(x+1)} = 1$$

Onde, x = intervalo de tempo; T = classe etária mais velha; l_x = taxa de sobrevivência durante o estágio x ; m_x = número de descendentes fêmeas produzidas no estágio x .

Preferência dos fitófagos pelas faces de foliares ocupadas pelo predador

Para avaliar a preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* entre face adaxial ou face abaxial, previamente ocupadas pelo predador *P. macropilis*, foram recortados 60 discos (13 mm Ø) de folhas de morangueiro. Os discos foram cortados ao meio e colados, por meio de fita plástica adesiva, com faces invertidas. De forma que, tanto a face abaxial quanto a face adaxial estavam presentes em ambos os lados do disco (Figura 1). Os discos foram preparados, acondicionados e individualizados em placas de Petri conforme procedimento descrito no experimento de biologia do predador.

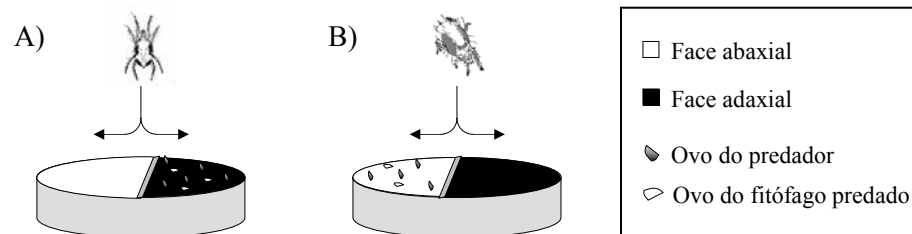


Figura 1. Discos foliares de morangueiro (13 mm Ø) utilizados para avaliar a preferência de A) *O. ilicis* e B) *T. urticae* por face abaxial ou face adaxial, contendo pista do predador *P. macropilis*.

Para pré-infestação, foram adicionados 5 adultos de *O. ilicis* na metade adaxial em 30 discos foliares e, nos 30 discos foliares restantes foram adicionados 5 adultos de *T. urticae* na metade abaxial. Foi adicionada uma fêmea do predador *P. macropilis* por disco na metade infestada. Este procedimento permitiu que ovos, fezes e teias fossem depositados sobre as

faces pré-infestadas. Uma camada de algodão úmido foi colocada sobre metade ao lado para evitar que os adultos do fitófago e do predador passassem sobre esta. Após 48 horas os adultos dos fitófagos, dos predadores e a camada de algodão úmido foram retirados.

Em cada disco foi liberada uma fêmea de *O. ilicis* ou *T. urticae* sobre um alfinete entomológico que serviu como base e foi fixado no centro de cada disco. Após 30 minutos e 24 horas da liberação, foi registrada a face em que as fêmeas permaneceram. As duas leituras, em tempos diferentes, permitiram avaliar a preferência imediata (i.e. 30 minutos) e a permanência (i.e. 24 horas) dos fitófagos. As placas de Petri foram mantidas em câmara climatizada, tipo BOD, à temperatura de 25°C, umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotofase de 14 horas. Para avaliar a preferência de *O. ilicis* e *T. urticae* às faces abaxial ou adaxial, previamente infestadas pelo predador *P. macropilis*, utilizou-se o teste Binomial (Siegel & Castellan 1988).

Resultados

Biologia do predador

O predador *P. macropilis* não foi capaz de completar a fase imatura quando alimentado com ovos e adultos de *O. ilicis*. A sobrevivência média das larvas de *P. macropilis* eclodidas foi de 4,5 dias, entretanto essas não alcançaram a fase adulta.

Quando alimentado com ovos e adultos de *T. urticae*, *P. macropilis* foi capaz de completar o ciclo. Vinte e dois os ovos de *P. macropilis* adicionados eclodiram larvas, correspondendo a 73,3% de viabilidade. Com relação à fase desenvolvimento, as fases de ovo, larva, proto-ninfa e deuto-ninfa apresentaram a $1,0 \pm 0,1$; $1,4 \pm 0,4$; $2,5 \pm 0,2$ e $0,6 \pm 0,1$ dias, respectivamente. A sobrevivência média da fase adulta foi de aproximadamente 20 dias e o rm apresentou o valor de $0,295 \text{ dia}^{-1}$.

Preferência dos fitófagos pelas faces de folhas ocupadas pelo predador

Dezenove indivíduos de *O. ilicis* foram recuperados sobre os discos foliares após 30 minutos da liberação. Houve preferência pela face adaxial previamente ocupadas pelo predador *P. macropilis* em todas as observações. O mesmo foi observado após 24 horas da liberação, 11 indivíduos de *O. ilicis* foram recuperados sobre os discos foliares e todos preferiram a face adaxial previamente infestada pelo predador (Figura 2). Não foram realizados testes binomiais para avaliar a preferência uma vez que em todos os casos os indivíduos prefeririam a face com pistas do predador.

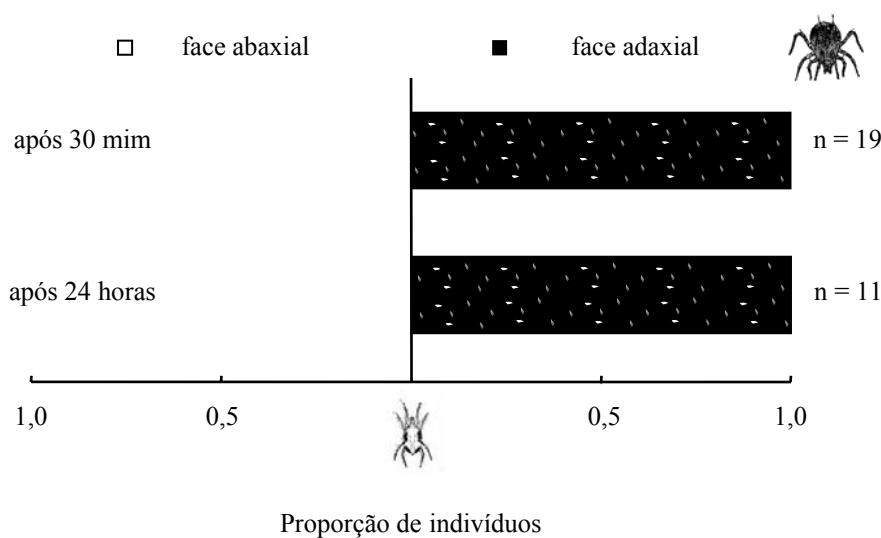


Figura 2. Proporção de indivíduos de *O. ilicis* que preferiram a face adaxial com pistas de predação de *P. macropilis* (i.e. ovos do predador e ovos predados do fitófago coespecífico) ou abaxial limpa de folhas de morangueiro após 30 minutos e 24 horas.

Dentre os indivíduos de *T. urticae*, 23 foram recuperados sobre os discos foliares após 30 minutos da liberação. Não houve preferência por face abaxial ou adaxial (teste Binomial; g.l.= 22; P= 0,097). O mesmo foi observado após 24 horas da liberação, 20 indivíduos de *T. urticae* foram recuperados sobre os discos foliares após 24 horas da liberação e não houve preferência por face abaxial ou adaxial (teste Binomial; g.l.= 19; P= 0,120) (Figura 3).

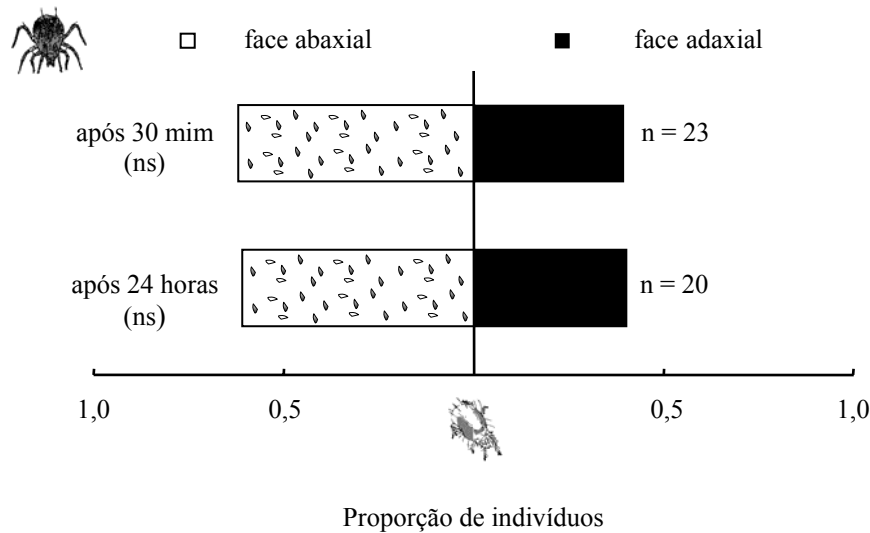


Figura 3. Proporção de indivíduos de *T. urticae* que preferiram a face abaxial com pistas de predação de *P. macropilis* (i.e. ovos do predador e ovos predados do fitófago coespecífico) ou adaxial limpa de folhas de morangueiro, após 30 minutos e 24 horas (teste Binomial).

Discussão

Oligonychus ilicis preferiu a face adaxial de folhas de morangueiro contendo pista de predação de *P. macropilis*. Em trabalhos anteriores também foi verificado a mesma preferência quando oferecidos discos livres de pistas do mesmo predador (Capítulo I). Entretanto, com menor proporção do que observado no presente trabalho. Esses resultados indicam que, aparentemente, *P. macropilis* não representa risco de predação para *O. ilicis* o que também é corroborado pelo baixo desempenho do predador sobre essa presa.

O ácaro predador *P. macropilis* não foi capaz de completa o seu ciclo se alimentando exclusivamente de *O. ilicis*. As larvas eclodidas dos ovos do predador não passaram para fase seguinte. Esse resultado sugere que *O. ilicis* seja uma presa de baixo valor nutritivo para *P. macropilis*. Em testes de olfatométrica o predador *P. macropilis* demonstrou repelência por plantas de morangueiro infestadas com *O. ilicis*. Tal resultado sugere que o predador seja

capaz de avaliar os odores das presas às quais lhe proporciona maior ganho nutricional (Capítulo II).

Ainda, a presença de *P. macropilis* teve efeito positivo sobre a preferência de *O. ilicis* na face adaxial. A presença de *P. macropilis* poderia representar para *O. ilicis* não somente baixo risco de predação *per se*, mas também diminuir risco de interagir com tetraniquídeos potenciais competidores (e.g. *T. urticae*). Ou ainda, *O. ilicis* não foi capaz de identificar o risco de predação nas pistas deixadas nas faces adaxiais uma vez que as criações de *P. macropilis* foram mantidas sendo alimentadas com *T. urticae*. É sabido que a alimentação de predadores influencia a percepção de pistas pelas presas (Venzon et al. 2000). O tripses fitófago/onívoro *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) apresenta comportamento antipredação quando exposto ao percevejo predador generalista *Orius laevigatus* (Fieber) (Rhynchota: Anthocoridae) quando esse é alimentado com coespecíficos do tripses. O mesmo comportamento antipredação não é observado quando *O. laevigatus* é alimentado com *T. urticae*. Com esses resultados Venzon et al. (2000) demonstraram que a alimentação dos predadores influencia o comportamento antipredação das presas.

Tetranychus urticae não apresentou preferência entre face abaxial contendo pistas de predação de *P. macropilis* ou adaxial de folhas de morangueiro. Em trabalhos anteriores (Capítulo I), verificou-se *T. urticae* tem preferência por face abaxial e, essa preferência correlaciona-se com maior taxa intrínseca de crescimento. Isso sugere que a epiderme da face abaxial seja um melhor sítio de alimentação para *T. urticae*. Entretanto, a adição de pistas do predador *P. macropilis* à face preferida, faz com que *T. urticae* reduza a preferência. Ao nível populacional, provavelmente, pode haver redução da taxa de crescimento populacional uma vez que presença do predador provocará um comportamento fuga, deslocando os fitófagos para sítios de alimentação de menor qualidade.

Quando alimentado com *T. urticae*, o predador *P. macropilis* foi capaz de completar seu ciclo. Também em testes de olfatométrica o predador *P. macropilis* demonstrou maior preferência por plantas de morangueiro infestadas com *T. urticae* do *O. ilicis*. Isso sugere que

o predador seja capaz de avaliar os odores das presas às quais lhe proporciona maior ganho nutricional (Capítulo II). A partir de tais resultados, espera-se que *P. macropilis* represente um maior risco de predação para *T. urticae* do que para *O. ilicis*.

O comportamento de fuga dos ácaros fitófagos de seus predadores é encontrado em outras espécies. O ácaro verde da mandioca *Mononychellus tanajoa* Bondar (Acari: Tetranychidae) é capaz de diferir entre odores de ácaros predadores ou não-predadores e responder com diferentes comportamentos a estes odores, modificando sua distribuição espacial sobre plantas de mandioca (*Manihot esculenta* Cranz) para reduzir o risco de serem predados (Magalhães et al. 2002). Quando exposto aos odores do predador *Typhlodromalus manihoti* (DeMoraes) (Acari: Phytoseiidae), *M. tanajoa* se desloca para as partes superiores das plantas, livres de *T. manihoti*. Quando exposto aos odores do predador *T. aripo* (DeLeon) (Acari: Phytoseiidae), *M. tanajoa* se desloca tanto para as partes superiores quanto para as partes inferiores plantas, livres de *T. aripo*. Quando exposto aos odores do predador *Euseius fustis* (Pritchard & Baker) (Acari: Phytoseiidae), que apresenta baixo risco de predação, *M. tanajoa* não altera a sua distribuição espacial sobre a planta.

Existem duas implicações desses resultados apresentados para o controle biológico de ácaros fitófagos. A primeira é que, a atuação dos ácaros predadores sobre os fitófagos parece ter um efeito direto (i.e. predação) e um efeito indireto (i.e. comportamento de fuga) que reduz o fitness dessa espécie. No primeiro caso, há redução imediata da população pela perda do número de indivíduos devido à predação. No segundo caso, a redução da população se dá pelo efeito do gasto energético com o comportamento de fuga ou pelo deslocamento dos fitófagos para sítios de alimentação de qualidade inferior. A segunda implicação para o controle biológico de ácaros fitófagos é que, a presença de predador *P. macropilis* pode facilitar o crescimento populacional de pragas secundárias, como *O. ilicis*, por reduzir a competição entre ácaros fitófagos. No caso apresentado, a presença de *P. macropilis* aumentou a preferência de *O. ilicis* na face adaxial onde há maior taxa de crescimento populacional.

Esse tipo de análise somente é possível quando se trabalha levando-se em consideração as interações possíveis em teias alimentares em contraste com a análise onde os organismos são dispostos em uma cadeia alimentar linear (Ehler 1996). Dessa forma, a introdução de um inimigo natural, mesmo especialista, pode provocar efeitos inesperados sobre a praga alvo bem como sobre pragas consideradas de importância secundárias.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (**FAPEMIG**) pelo financiamento do projeto de pesquisa. Ao professor Arne Janssen pelas sugestões e correções.

Literatura Citada

Carey, J.R. 1993. Applied demography for biologists with special emphasis on insects. Oxford University Press, New York.

Dicke, M. and Grostal, P. 2001. Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective. *Annual Review Ecology and Systematic* 32: 1-23.

Dovnes, S. and Hofer, A.M. 2004. Antipredatory behaviour in lizards: interactions between group size and predation risk. *Animal Behaviour* 67: 485-492.

Ehler, L.E. 1996. Structure and impact of natural enemy guilds in biological control of insect pests In: Food webs integration of patterns and dynamics, K.O. Winemiller, G.A. Polis (eds), pp.337-342, Chapman & Hall, New York.

Grostal, P. and Dicke, M. 1999. Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case for acarine interactions. *Behavioral Ecology* 10: 422-427.

Grostal, P. and Dicke, M. 2000. Recognising one's enemies: a functional approach to risk assessment by prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 258-264.

- Janssen, A., Bruin, J., Jacobs, G., Schraag, R. and Sabelis, M.W. 1997. Predators use volatiles to avoid prey patches with conspecific. *Journal of Animal Ecology* 66: 223-232.
- Krebs, J.R. and Davies, N.B, 1997. *An introduction to behavioural Ecology*. Blackwell, Oxford.
- Lima, S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* 48: 25-34.
- Lima, S.I. and Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 6418-6440.
- Magalhães, S., Janssen, A., Hanna, R. and Sabelis, M.W. 2002. Flexible antipredator behaviour in herbivorous mites through vertical migration in a plant. *Oecologia* 132: 143-149.
- McMurtry, J. A. and Croft, B. A. 1997. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review Entomology* 42: 291–321.
- Ohsaki, N. and Sato, Y. 1994. Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology* 75: 59-68.
- Pallini, A., Janssen, A. and Sabelis, M.W. 1999. Spider mites avoid plants with predators. *Experimental and Applied Acarology* 23: 803-815.
- Reis, P.R. and Alves, E.B. 1997. Criação do ácaro predador *Iphiseiodes zuluagai* Denmark & Muma (Acari: Phytoseiidae) em laboratório. *Anais Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 565-568.
- Siegel, S. and Castellan, N.J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Sthens D.W. and Krebs, J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Venzon, M., Janssen, A., Pallini, A. and Sabelis, M.W. 2000. Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey. *Animal Behaviour* 60: 369-375.

Watanabe, M.A., Moraes, G.J., Gastaldodo Jr.,I. and Nicolella, G. 1994. Controle biológico do ácaro rajado com ácaros predadores fitoseídeos (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) em cultura de pepino e morango. *Scientia Agricola* 51: 75-81.

Capítulo IV

Herbivoria de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induz defesa direta em morangueiro?

RESUMO – Plantas de morangueiro *Fragaria x ananassa* podem apresentar mecanismos de defesa direta e indireta contra herbívoros. Tais defesas podem alterar o comportamento e o desenvolvimento dos ácaros fitófagos e seus inimigos naturais, reduzindo a taxa de herbivoria. Testou-se o efeito da pré-infestação de plantas de morangueiro por *Tetranychus urticae* sobre seu o desenvolvimento e reprodução. Plantas de morangueiro foram divididas em dois grupos: plantas limpas e plantas pré-infestadas por *T. urticae*. A infestação prévia de plantas de morangueiro por *T. urticae* não alterou a duração das fases imaturas, a fecundidade e a sobrevivência de fêmeas do ácaro. Tais resultados podem estar associados ao baixo nível de resistência induzida da cultivar ‘IAC Campinas’ ou ao fato de a pré-infestação ter sido insuficiente para induzir defesa. Assim, a resistência relatada na cultivar ‘IAC Campinas’ a *T. urticae* pode estar relacionada às defesas indiretas.

PALAVRAS-CHAVE: *Fragaria*, ácaro rajado, resistência induzida.

**Does herbivory of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induce direct
defence in strawberry?**

ABSTRACT - Plants of strawberry *Fragaria x ananassa* may present mechanisms of direct and indirect defenses against herbivores. Such defenses may influence behaviour and development of phythophagous mites and their natural enemys, thereby reducing herbivory rate. We tested the effect of pre-infestation of strawberry plants by *Tetranychus urticae* on the development and reproduction of the mite species. Strawberry plants were divided into two groups: plants without and plants with pre-infestation of *T. urticae*. The length of imature phases, the number of eggs per female and survivalship of mites were not altered by the pre-infestation. Theses results may be associated to low level of induced resistance of the tested cultivar 'IAC Campinas' or the pre-infestation was insufficient to induce defenses. The resistance of this cultivar to *T. urticae* could be related to indirect defenses.

KEY WORDS: *Fragaria*, two spotted spider mite, induced resistance.

Introdução

As plantas apresentam defesas constitutivas e induzidas contra herbívoros (Price *et al.* 1980, Karban & Baldwin 1997). Na defesa constitutiva, a planta expressa resistência de forma contínua e não depende da presença ou ação de herbívoros. Na defesa induzida, a planta expressa resistência contra o herbívoro somente após a injúria, podendo atuar diretamente sobre os herbívoros ou inimigos naturais (Thaler *et al.* 1999). As defesas diretas podem atuar sobre os herbívoros produzindo barreiras físicas à alimentação, como espinhos, tricomas, ceras com metabólitos secundários (e.g. terpenóides, alcalóides, ácidos graxos), ou como via proteínas especializadas de defesa (e.g. inibidores de protease) (Arimura *et al.* 2005). A redução da preferência e da performance dos herbívoros devido às defesas induzidas pode afetar o crescimento das populações e a estrutura das comunidades de herbívoros e inimigos naturais (Agrawal 2005).

O morangueiro *Fragaria x ananassa* possui mecanismo de defesa constitutivo e induzido ao ataque do ácaro rajado *Tetranychus urticae* Koch (Karban & Baldwin 1997, Steinite & Ievinsh 2002). *T. urticae* é praga chave na cultura do morangueiro (Chiavegato & Mischan, 1981). As injúrias causadas pelo ácaro rajado são provocadas pela perfuração das células da epiderme inferior das folhas e dos frutos verdes. Em alta população, o ácaro rajado reduz a taxa fotossintética das plantas, por causar danos às células do mesófilo foliar e o fechamento dos estômatos, acarretando redução no número e no peso dos frutos. O controle dessa praga é realizado por meio de acaricidas e do controle biológico (Watanabe *et al.* 1994, Sato *et al.* 2002). A indução de defesa pode apresentar resultados promissores no controle de *T. urticae* (Karban 1999).

Estudo realizado por Shanks & Doss (1989) revelou que populações de *T. urticae* sob morangueiro declinaram, tanto em campo como em casa de vegetação, quando as plantas foram previamente infestadas por co-específicos do ácaro. Este resultado sugere que a população de *T. urticae* declinou em decorrência da indução de defesas provocada pela infestação prévia. Embora os autores não tenham avaliado como as respostas das plantas

alteraram os parâmetros biológicos e reduziram o crescimento da população dos ácaros, plantas de *Fragaria grandiflora*, previamente atacadas, tornam-se menos atrativas a *T. urticae*, possivelmente devido ao estímulo de defesas induzidas nessas plantas (Kielkiewicz 1988).

Apesar de a literatura sobre defesa induzida pela herbivoria de ácaros em morangueiro (Green *et al.* 1987, Kielkiewicz 1988, Shanks & Doss 1989, Steinite & Ievinsh 2002), ainda não está elucidado de que forma as defesas induzidas diretas de plantas atuam sobre os parâmetros biológicos de *T. urticae* e se essa é uma estratégia presente em todas as cultivares de morangueiro. Acredita-se que *T. urticae* tenha o desenvolvimento e a reprodução alterados em plantas previamente atacadas. Hipotetisa-se que plantas que sofreram infestações prévias por *T. urticae* são capazes de responder às injúrias com maior rapidez em comparação àquelas que não foram atacadas (Balwin & Schmelz 1996).

Material e Métodos

Para verificar a possibilidade da indução de defesa direta em plantas de morangueiro, estudou-se a biologia de *T. urticae* sobre plantas de morangueiro pré-infestadas por co-específicos de *T. urticae* e sobre plantas não-infestadas. Uma forma de verificar o surgimento de defesa induzida direta em plantas é infestá-las e submetê-las a re-infestações, medindo-se parâmetros biológicos e reprodutivos dos herbívoros durante a re-infestação (Karban & Baldwin 1997). Desta forma, utilizaram-se plantas de morangueiro cultivar 'IAC Campinas', com três meses de idade, consideradas resistentes à *T. urticae* (Lourenção *et al.*, 2000). As plantas utilizadas no estudo foram divididas em dois grupos: plantas limpas (i.e. não atacadas) e plantas pré-infestadas durante dez dias por cerca de 60 fêmeas adultas do *T. urticae* as quais foram mantidas em gaiolas teladas em casa de vegetação. Nos dois grupos de plantas, foram isoladas, por meio de cola Bio-Controle[®] e de sacolas de papel, folhas de morangueiro que não receberam infestação de ácaros. Após dez dias de infestação, foram

recortados 24 discos (13 mm Ø) das folhas isoladas (i.e. sem infestação de ácaros), sendo 13 discos provenientes de plantas pré-infestadas e 11 discos de plantas limpas.

Os discos foliares foram colocados para flutuar, individualmente, em caixas do tipo Gerbox[®] (3,5 x 11,5 x 11,5 cm) contendo água. No centro de cada disco foi feito um pequeno orifício para passagem de um alfinete entomológico fixado no fundo da caixa por meio de cola de silicone. Desta forma, os discos permaneciam imóveis, sem tocar na parede da caixa, deslocando-se, somente, para cima e para baixo conforme o nível da água (Reis & Alves 1997). As caixas foram mantidas em câmara climatizada, tipo B.O.D. à temperatura de 25°C, umidade relativa de 70 ± 10% e fotofase de 14 horas.

Adicionaram-se em cada disco foliar dois ovos de um dia de idade de *T. urticae*. Após a eclosão da primeira larva, retirou-se o ovo remanescente. O acompanhamento do desenvolvimento da fase imatura foi realizado duas vezes ao dia, no período da manhã e da tarde, para registrar a duração do desenvolvimento das fases imaturas do ácaro. As fases observadas durante o estudo foram ovo, larva, proto-crisálida, proto-ninfa, deuto-crisálida, deuto-ninfa, telo-crisálida e adulto. Quantificou-se a produção diária de ovos e a sobrevivência das fêmeas adultas sobre os mesmos discos foliares utilizados para a biologia das fases imaturas.

A duração média de cada uma das fases imaturas foi comparada pelo teste t ao nível de 5% de significância. O número de ovos produzidos por fêmea de *T. urticae*, em plantas limpas e pré-infestadas, foi comparado utilizando o teste de U Mann-Whitney a 5% de significância (Sokal & Rohlf 1995). A análise de sobrevivência foi realizada através do teste de Kaplan-Meier (Hosmer & Lemeshow 1999).

Resultados

A infestação prévia das plantas de morangueiro não alterou a duração das fases imaturas de *T. urticae* (Fig. 1). O número de ovos produzidos por fêmea de *T. urticae* não foi influenciado pela infestação prévia de plantas de *F. x ananassa*. A postura variou de 53,2 ±

5,48 ovos fêmea em discos foliares de plantas pré-infestadas a $57,7 \pm 8,12$ ovos por fêmea em discos foliares de plantas limpas ($U_{(1;21)} = 68$; $P = 0,84$).

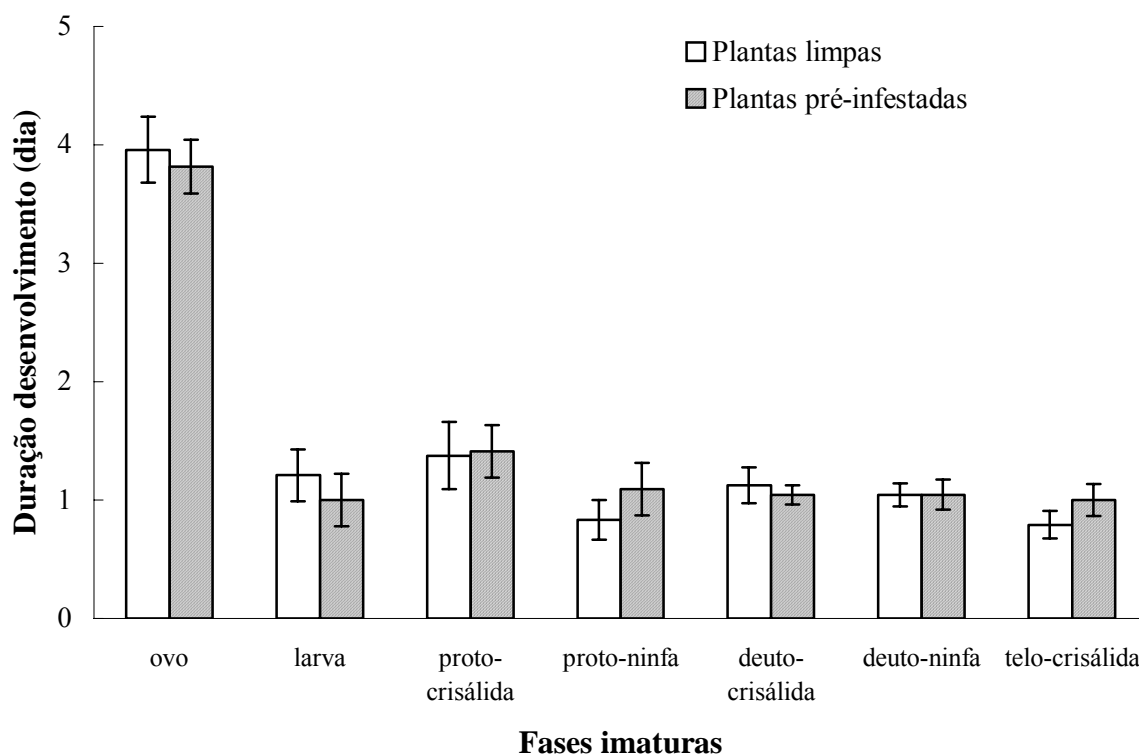


Figura 1. Duração das fases imaturas do ácaro rajado *T. urticae*, em discos foliares provenientes de plantas limpas e de plantas pré-infestadas (25°C, UR 70 ± 10% e fotofase de 14 h). Os valores representam a média de 11 (plantas limpas) e 13 (plantas pré-infestadas) repetições, que não diferiram pelo teste t ($p < 0,05$).

A maior produção de ovos por fêmea de *T. urticae* em folhas limpas de morango ocorreu até o nono dia de idade de fêmeas adultas. Fêmeas de *T. urticae*, quando mantidas em folhas limpas, apresentaram a maior fecundidade com cinco dias de idade, com produção diária de 6,36 ovos por fêmea. Em seguida, um novo pico de produção de ovos de menor intensidade foi observado entre os dias 12 e 18, demonstrando que fêmeas *T. urticae* quando criadas sobre folhas limpas de morangueiro são capazes de apresentar dois picos de produção de ovos e um prolongamento desse período (Fig. 2A). Quando tiveram como substrato alimentar folhas pré-infestadas de morango, a maior produção de ovos por fêmea de *T. urticae* ocorreu até o sétimo dia de idade. Porém, ao contrário do observado para fêmeas

criadas sobre plantas limpas, a partir do sétimo dia de idade ocorreu decréscimo gradativo no número de ovos produzidos por fêmea. Fêmeas de *T. urticae*, quando mantidas em folhas pré-infestadas, apresentaram a maior fecundidade no sexto dia após a emergência do adulto, com produção diária de 8,2 ovos por fêmea (Fig. 2B).

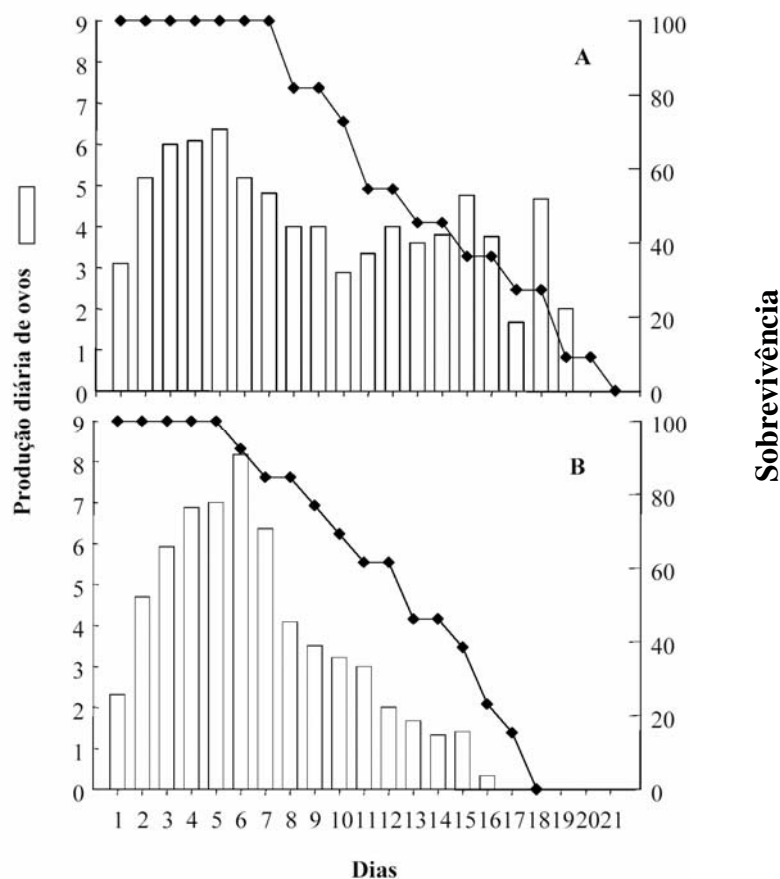


Figura 2. Produção diária de ovos e sobrevivência de fêmeas do ácaro rajado *T. urticae*, em discos foliares provenientes de plantas limpas A e plantas pré-infestadas B (25°C, UR 70 ± 10% e fotofase de 14 h).

Apesar da pequena produção de ovos, fêmeas de *T. urticae* foram capazes de ovipositar até o 19º e 16º dias de idade em folhas de morango limpas e pré-infestadas, respectivamente, fato que pode estar associado, possivelmente, à maior longevidade das fêmeas criadas em plantas limpas (20 dias) do que em plantas pré-infestadas (17 dias) (Figs. 2A e B).

As curvas de sobrevivência para fêmeas de *T. urticae* mantidas em discos foliares de plantas limpas e pré-infestadas não diferiram. A sobrevivência, nos dois substratos, foi de aproximadamente 50% durante os 14 primeiros dias (Figs. 2A e B). A pré-infestação de plantas de morangueiro não alterou a sobrevivência de fêmeas *T. urticae* (Kaplan-Meier = 1,07; P = 0,28), sendo sua longevidade média de 12 dias (Fig. 3). A distribuição dos resíduos foi aleatória, sugerindo que o modelo escolhido ajustou-se aos dados.

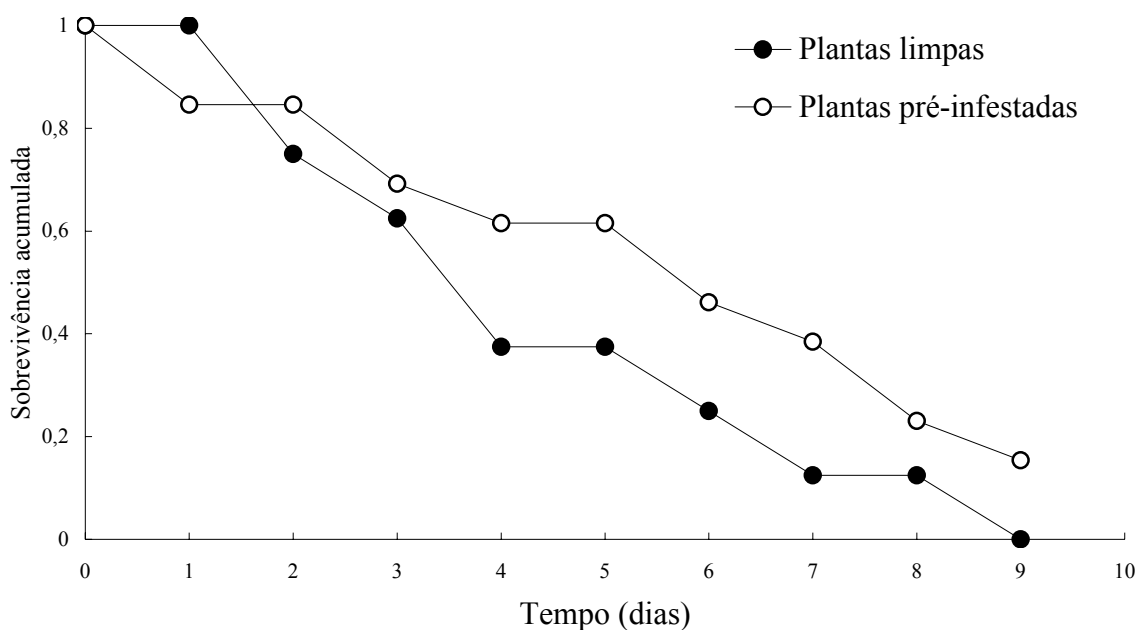


Figura 3. Sobrevivência de fêmeas do ácaro rajado *T. urticae*, em discos foliares provenientes de plantas limpas (—○—) e pré-infestadas (—●—) (25°C, UR 70 ± 10% e fotofase de 14 h) não diferiram pelo teste de Kaplan-Meier ($p < 0,05$).

Discussão

Não foram verificadas alterações nos parâmetros biológicos e reprodutivos de *T. urticae* que corroborassem a hipótese de que plantas de morangueiro apresentassem defesa induzida direta ao ataque do ácaro *T. urticae*. Os resultados obtidos são relevantes por demonstrarem que a indução de defesa direta em morangueiro não pode ser generalizada

como apresentada na literatura (Kielkiewicz, 1988; Shanks & Doss, 1989; Steinite & Ievinsh, 2002). Com base em conhecimentos sobre defesa de plantas a herbívoros, três explicações foram formuladas para justificar a não existência de diferença no número de ovos e na longevidade de *T. urticae* mantidos sobre discos foliares provenientes de plantas de morangueiro limpas e pré-infestadas por coespecífico de *T. urticae*.

A primeira explicação seria que plantas de morangueiro, cultivar 'IAC Campinas', não apresentam resistência induzida à pré-infestação de *T. urticae*. Ou seja, esta cultivar não possui defesa induzida por herbivoria, uma vez que não foram observadas diferenças na duração das fases imaturas, longevidade e produção de ovos por fêmeas mantidas nas duas situações estudadas. A resistência à *T. urticae*, conforme proposta por Lourenção *et al.* (2000), possivelmente está ligada às características morfológicas e às defesas constitutivas. De acordo com Kielkiewicz (1988) a resposta induzida em morangueiro caracteriza-se pelo aumento quantitativo e/ou qualitativo de defesas químicas ou físicas, resultando na redução da taxa de herbivoria. Dessa forma, caso as plantas de morangueiro apresentassem resposta induzida à *T. urticae*, fato não observado no estudo, o desenvolvimento, sobrevivência e fecundidade, seriam maiores em plantas não expostas ao ataque prévio de *T. urticae*. Estudos demonstram que folhas de morangueiro, previamente atacadas por *T. urticae*, alteraram a concentração de compostos secundários, resultando assim em defesa da planta contra os herbívoros, caracterizados por efeitos tóxicos ou repelentes (Kielkiewicz 1988). Portanto, seria esperado que plantas de morangueiro, previamente infestadas, fossem capazes de alterar o desenvolvimento e a fecundidade de fêmeas de *T. urticae*.

A segunda explicação seria que plantas de morangueiro pré-infestadas por *T. urticae* apresentaram resposta induzida, contudo essas defesas não foram suficientemente intensas para alterar os parâmetros biológicos e reprodutivos estimados. A intensidade das respostas poderia estar relacionada ao fato de que, a pré-infestação de *T. urticae* (p.e. número de ácaros por folha, tempo de injúria) não foi suficiente para induzir defesas nas plantas.

O tipo e a intensidade da injúria causada pelos fitófagos pode afetar a indução de defesa em plantas (Karban & Baldwin 1997). As plantas são capazes de acessar o risco de herbivoria através de pistas do ambiente (i.e. presença de fitófagos e predadores, luz, temperatura, etc.) para induzir defesas (Karban *et al.* 1999). Quanto maior a acurácia em avaliar o risco de herbivoria menor a chance de gasto energético desnecessário pela planta. A principal pista ambiental de herbivoria futura é a herbivoria passada e atual (Karban *et al.* 1999). Por exemplo, injúrias causadas por lagartas em primeiro instar representam maior probabilidade de herbivoria futura do que as causas por lagartas em final do desenvolvimento, isso faz com que plantas possam otimizar gastos energéticos acessando o tipo de herbivoria sofrida. O mesmo ocorre com relação á intensidade da herbivoria, Brown *et al.* (1991) verificaram que em plantas de soja a indução de defesa aumentou até à adição de dez ácaros por folha. No caso de morangueiro, ainda não existem estudos relacionando tipo e a intensidade do ataque de ácaros com a indução de defesa pela planta.

A terceira explicação seria que tanto plantas de morangueiro que sofreram pré-infestação quanto aquelas que não sofreram apresentaram defesa induzida. Ou seja, não foi possível detectar diferenças entre o número de ovos produzidos e a longevidade de fêmeas de *T. urticae*, uma vez que os dois tratamentos não diferiram. Essa justificativa está associada ao fato das gaiolas teladas que continham os grupos de plantas limpas e pré-infestadas distarem de 1 m, existindo desta forma a possibilidade todas plantas pré-infestadas terem liberado voláteis que induziriam defesas em plantas não infestadas (Bruin *et al.* 1995, Dicke *et al.* 2003).

O teste das hipóteses sugeridas acima forneceria informações para o maior entendimento dos mecanismos de indução de defesas de plantas atacadas por ácaros fitófagos. Esse conhecimento poderia ainda, ser utilizado para a melhor aplicabilidade e eficiência da técnica de indução de defesa de plantas no manejo de populações de ácaros fitófagos.

Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo financiamento do projeto de pesquisa. Ao professor Arne Janssen pelas sugestões e correções.

Literatura Citada

- Agrawal, A.A. 2005.** Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115:97-105.
- Arimura, G.I., C. Kost & W. Boland. 2005.** Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1734:91-111.
- Baldwin, I.T. & E.A. Schmelz. 1996.** Immunological “memory” in the induced accumulation of nicotine in wild tobacco. *Ecology* 77: 236-246.
- Brown, G.C., F. Nurdin, J.G. Rodriguez & D.F. Hildebrand. 1991.** Inducible resistance of soybean (var “Williams”) to two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). *J. K. Entomol. Soc.* 64: 388-393.
- Bruin, J., M.W. Sabelis & M. Dicke. 1995.** Do plants tap SOS signals from their infested neighbors? *Trends Ecol. Evol.* 10: 167-170.
- Chiavegato, L.G., Mischan, M.M. 1981.** Efeito do *Tetranychus (T.) urticae* (Koch, 1836) Boudreaux & Dosse, 1963 (Acari, Tetranychidae) na produção do morangueiro (*Fragaria* sp) cv. ‘Campinas’. *Científica*, 9:257-266.
- Dicke, M., A.A. Agrawal & J. Bruin. 2003.** Plants talk, but are they deaf? *Trends in plant science*, 8:403-405.
- Green, R.H., M.R. Butcher, D.R. Penman & R.R. Scott. 1987.** Population dynamics of two-spotted spider mite in multiple year strawberry crops in Canterbury. *New Zeal. J. Zool.* 14: 509-517.

- Hosmer, D.W. & S. Lemeshow. 1999.** Applied survival analysis: regression modeling of time to event data. New York, Wiley, 408p.
- Karban, R. & I.T. Baldwin. 1997.** Induce responses to herbivory. Chicago, University of Chicago Press, 317p.
- Karban, R. 1999.** Future use of plant signals in agricultural and industrial crops. Novartis Foundation Symposium. 223: 223-238.
- Kielkiewicz, M. 1988.** Susceptibility of previously damaged strawberry plants to mite attack. Entomol. Exp. Appl. 47: 201-203.
- Lourenção, A.L., G.J. Moraes, F.A. Passos, G.M.B. Ambrosano & L.V. Silva. 2000.** Resistência de morangueiro a *Tetranychus urticae* Kock (Acari: Tetranychidae). An. Soc. Entomol. Brasil 29: 339-346.
- Price, P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPherson, J.N. Thompson & A.E. Weis. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insects herbivores and natural enemies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 11: 41-65.
- Reis, P.R. & E.B. Alves. 1997.** Criação do ácaro predador *Iphiseiodes zuluagai* Denmark & Muma (Acari: Phytoseiidae) em laboratório. An. Soc. Entomol. Brasil 26: 565-568.
- Sato, E.S., M. Silva, L.R. Gonçalves, M.F. Souza Filho & A. Raga. 2002.** Toxicidade diferencial de agroquímicos a *Neoseiulus californicus* (McGregor) (Acari: Phytoseiidae) e *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) em morangueiro. Neotrop. Entomol. 31: 449-456.
- Shanks, C.H. & R.P. Doss. 1989.** Population fluctuations of twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) on strawberry. Environ. Entomol. 18: 641-645.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1995.** Biometry. New York, Freeman, 887p.
- Steinitz, I., & G. Ievinsh. 2002.** Wound-induced responses in leaves of strawberry cultivars differing in susceptibility to spider mite. J. Plant Phys. 159: 491-497.

Thaler, J.S., A.L. Fidantsef, S.S. Duffey & R.M. Bostock. 1999. Trade-offs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. *J. Chem. Ecol.* 25: 1597-1609.

Watanabe, M.A., G.J. Moraes, I. Gastaldo Jr & G. Nicolella. 1994. Controle biológico do ácaro rajado com ácaros predadores fitoseídeos (Acari: Tetranychidae, Phytoseiidae) em cultura de pepino e morango. *Scient. Agric.* 51: 75-81.

2. CONCLUSÕES GERAIS

A eficiência de um inimigo natural em programa de controle biológico de ácaros fitófagos pode ser reduzida em função das espécies existentes no sistema. Na elaboração de um plano de controle biológico de ácaros fitófagos, utilizando ácaros predadores, deve-se considerar outras espécies fitófagas de importância secundária pré-existentes no sistema. Isso foi evidenciado com o estudo das interações entre o morangueiro, os ácaros fitófagos *T. urticae* e *O. ilicis* e o ácaro predador *P. macropilis*. *Oligonychus ilicis* e *T. urticae* são capazes de permanecerem juntos, sobre a mesma planta, mesmo possuindo modos de vida semelhantes e explorando o mesmo recurso alimentar. Possivelmente, este fato está relacionado à escolha de sítios de alimentação diferentes na planta. *Oligonychus ilicis* permanece sobre a face adaxial enquanto *T. urticae* permanece sobre a face abaxial de folhas de morangueiro. O fato de se alimentarem de faces diferentes das folhas permite às espécies explorarem, simultaneamente, a mesma fonte de recursos e reduzirem a probabilidade de interação sendo capazes de coabitar plantas de morangueiro. O predador *P. macropilis* é capaz de localizar a praga-chave *T. urticae* em testes de forrageamento. No entanto, a capacidade de localização da presa é alterada quando outra espécie de fitófago, como *O. ilicis*, está infestando a planta. Como em situações de campo as plantas geralmente não são infestadas por apenas um fitófago, predadores que têm capacidade de localização da praga-chave em laboratório, podem apresentar redução dessa capacidade quando plantas são

infestadas por outras espécies de fitófagos. Assim, os testes de forrageamento de inimigos naturais apresentariam resultados mais reais caso fossem realizados com plantas em infestação com múltiplos fitófagos. As chances de localização de *T. urticae* por *P. macropilis* são reduzidas quando existe *O. ilicis* sobre plantas de morangueiro. Ou seja, a infestação múltipla de plantas de morangueiro por *O. ilicis* e por *T. urticae* parece reduzir o risco de predação para *T. urticae*. Isto sugere que, apesar dessas espécies ocuparem nichos semelhantes e serem potenciais competidoras, *O. ilicis* e *T. urticae* podem ter vantagens adaptativas por estarem juntas sobre a mesma planta de morangueiro por redução do risco de predação por *P. macropilis*. Quando submetidos à teste de escolha, *Oligonychus ilicis* preferiu a face adaxial de folhas de morangueiro contendo pista de predação de *P. macropilis*. Esses resultados indicam que, aparentemente, *P. macropilis* não representa risco de predação para *O. ilicis* o que também é corroborado pelo baixo desempenho do predador sobre essa presa. *Tetranychus urticae* não apresentou preferência entre face abaxial contendo pistas de predação de *P. macropilis* ou adaxial de folhas de morangueiro. Em trabalhos anteriores, verificou-se *T. urticae* tem preferência por face abaxial e, essa preferência correlaciona-se com maior taxa intrínseca de crescimento. Isso sugere que, a epiderme da face abaxial seja um melhor sítio de alimentação para *T. urticae*. Entretanto, a adição de pistas do predador *P. macropilis* à face preferida, faz com que *T. urticae* reduza a preferência. Ao nível populacional, provavelmente, pode haver redução da taxa de crescimento populacional uma vez que presença do predador provocará um comportamento fuga, deslocando os fitófagos para sítios de alimentação de menor qualidade. Não foram verificadas alterações nos parâmetros biológicos e reprodutivos de *T. urticae* que corroborassem a hipótese de que plantas de morangueiro apresentassem defesa induzida direta ao ataque do ácaro *T. urticae*. Os resultados obtidos são relevantes por demonstrarem que a indução de defesa direta em morangueiro não pode ser generalizada como apresentado na literatura. O estudo das interações de artrópodes em teias alimentares, como o realizado nessa tese, permite conclusões que não seriam possíveis de serem obtidas quando se estuda o

efeito da predação ou das defesas de plantas sobre fitófagos separadamente. Em programas de controle biológico aplicado, estudos dessa natureza podem fornecer as bases para tomada de decisão na escolha de predadores e na definição das presas primárias e secundárias.