



PATRÍCIA PEREIRA

**FERTILIZAÇÃO COM SILÍCIO ALTERA A DEFESA DIRETA
E INDIRETA DA PLANTA DE MILHO (*ZEA MAYS L.*)
CONTRA A LAGARTA-DO-CARTUCHO *SPODOPTERA
FRUGIPERDA* (JE SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)**

**LAVRAS-MG
2018**

PATRÍCIA PEREIRA

**FERTILIZAÇÃO COM SILÍCIO ALTERA A DEFESA DIRETA E INDIRETA DA
PLANTA DE MILHO (*ZEA MAYS* L.) CONTRA A LAGARTA-DO-CARTUCHO
SPODOPTERA FRUGIPERDA (JE SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia, área de concentração
em Entomologia, para a obtenção
do título de Mestre.

Prof^ª: Dr^ª. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflo
Orientadora

Prof: Dr. Bruno H. Sardinha de Souza
Coorientador

**LAVRAS-MG
2018**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Pereira, Patrícia.

Fertilização com silício altera a defesa direta e indireta da
planta de milho (*Zea mays* L.) contra a lagarta-do-cartucho
Spodoptera frugiperda (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) /
Patrícia Pereira. - 2018.

62 p.

Orientador(a): Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor.

Coorientador(a): Bruno Henrique Sardinha de Souza.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Defesas de plantas induzidas. 2. Indutor de resistência de
plantas. 3. Ácido silícico. I. Peñaflor, Maria Fernanda Gomes
Villalba. II. Souza, Bruno Henrique Sardinha de. III. Título.

PATRÍCIA PEREIRA

**FERTILIZAÇÃO COM SILÍCIO ALTERA A DEFESA DIRETA E INDIRETA DA
PLANTA DE MILHO (*ZEA MAYS L.*) CONTRA A LAGARTA-DO-CARTUCHO
SPODOPTERA FRUGIPERDA (JE SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)**

**SILICON FERTILIZATION CHANGES PLANT DIRECT AND INDIRECT IN
MAIZE (*ZEA MAYS L.*) DEFENSE AGAINST ARMYWORM *SPODOPTERA*
FRUGIPERDA (JE SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)**

Dissertação apresentada à
Universidade Federal de Lavras,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia, área de concentração
em Entomologia, para a obtenção
do título de Mestre.

APROVADA em 28 de março de 2018.

Dr.^a. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflo UFLA

Dr.^a. Rosangela Cristina Marucci UFLA

Dr. Marcus Vinicius Sampaio UFU

Prof.^a: Dr.^a. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflo
Orientadora

Prof: Dr. Bruno H. Sardinha de Souza
Coorientador

**LAVRAS-MG
2018**

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela presença constante em minha vida me dando força e permitindo a realização deste trabalho.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Entomologia, pela realização do mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), pela concessão da bolsa de estudos.

À Prof^a. Dra. Maria Fernanda G. V. Peñaflores, pela paciência na orientação, incentivo, amizade e por todos os ensinamentos.

Ao Prof. Dr. Bruno pela paciência na coorientação, atenção e ensinamentos.

À Prof^a. Dra. Maria Ligia de Souza Silva e sua equipe de laboratório, pela disponibilidade em fornecer a análise foliar do conteúdo de Silício nas folhas de milho.

Ao Danilo e ao Rodrigo, pelo fornecimento das sementes de milho.

À Amanda, pela amizade, paciência, disponibilidade e apoio incondicional.

À Lívia, pela amizade, pelo acolhimento no laboratório e toda a ajuda.

À Marina, pela amizade e ajuda na condução dos experimentos.

Aos meus queridos amigos de Laboratório, pela amizade, companheirismo, por todas as risadas compartilhadas e ajuda na condução dos experimentos.

Às técnicas do Departamento de Entomologia, Andréa, Elaine e Dona Irene e ao técnico Raul, pela ajuda oferecida.

À Larissa e a Ana Paula, pelo acolhimento na UFLA, amizade, pelas horas de estudos compartilhadas, pela torcida e apoio em todos os momentos.

À minha família pelo incentivo e orações.

Ao Daniel, pelo carinho, apoio e companheirismo.

RESUMO

O Silício (Si) tem sido utilizado na agricultura como um meio de aumentar a resistência das plantas contra fatores abióticos e bióticos, tais como estresse hídrico, patógenos e insetos pragas. A princípio, acreditava-se que a resistência contra herbívoros era somente devido ao acúmulo do mineral na epiderme foliar, formando uma barreira mecânica. Entretanto, descobriu-se que o Si também atua na ativação de rotas bioquímicas envolvidas na síntese de compostos defensivos da planta contra a herbivoria, que incluem a emissão de voláteis induzidos pela herbivoria que recrutam os inimigos naturais das pragas. Esta nova informação indica que a fertilização com Si é uma tática promissora no manejo integrado de pragas, pois não só aumenta a defesa direta da planta contra a praga, mas também atua como aliada do controle biológico. Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi testar o Si como indutor de resistência direta e indireta da planta de milho contra a praga-chave *Spodoptera frugiperda*. O Si foi fornecido pelo método “*drench*” na forma de Ácido silícico a 1%, na dosagem equivalente a 0,93 ton Si ha⁻¹ (2 ton SiO₂ ha⁻¹). Para avaliar as defesas diretas da planta, foram determinados parâmetros do início do ciclo de *S. frugiperda*, como preferência de oviposição, mortalidade e consumo foliar de lagartas de 1º instar, além da mortalidade e ganho de peso de lagartas de 3º instar. Já na avaliação das defesas indiretas da planta, foi examinada a resposta olfativa do percevejo predador de lagartas neonatas de *S. frugiperda*, *Orius insidiosus*, frente aos odores da planta de milho infestada, ou não infestada. Em ensaios de dupla escolha, as fêmeas de *S. frugiperda* preferiram plantas não fertilizadas com Si (Si-) para a oviposição em comparação a plantas fertilizadas com Si (Si+). Apesar das lagartas de 1º instar de *S. frugiperda* consumirem quantidades similares de plantas Si- e Si+, houve uma maior mortalidade das neonatas nas plantas Si+. Lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* tiveram menor ganho de massa quando alimentadas em plantas Si+ em relação às das plantas Si-, mas não houve mortalidade em nenhum dos tratamentos. O predador *O. insidiosus* não orientou-se pelos voláteis constitutivos da planta de milho e a fertilização com Si não induziu a emissão de voláteis atrativos em plantas não infestadas. Como esperado, *O. insidiosus* foi atraído pelos voláteis das plantas infestadas pelas lagartas neonatas de *S. frugiperda* frente a plantas não infestadas, independente do regime de Si. No entanto, quando *O. insidiosus* foi exposto aos voláteis das plantas Si- e Si+ infestadas, o predador preferiu os voláteis induzidos pela herbivoria das plantas Si+. Dessa maneira, o presente estudo indica que a fertilização de plantas de milho com o Si tem um grande potencial para reduzir a colonização por *S. frugiperda*, já que o inseto prefere depositar seus ovos em plantas não fertilizadas, e a mortalidade das neonatas em plantas fertilizadas com Si é alta devido às defesas diretas e indiretas (recrutamento do percevejo predador) induzidas pelo Si.

Palavra-chave: Defesas de plantas induzidas. Indutor de resistência de plantas. *Orius insidiosus*. Ácido silícico.

ABSTRACT

Silicon (Si) has been used in agriculture as a tactic to enhance plant resistance against abiotic and biotic stress, such as water deficit, pathogen and insect pests. At first, researchers believed that deposit of Si on leaf epidermal cells provided a mechanical barrier against herbivory. Nevertheless, Si amendment has been shown to activate biochemical chain events involved in the synthesis of plant defensive compounds against herbivory, including herbivore-induced plant volatiles, which recruit pest natural enemies. This novel piece of information indicates that Si amendment is a potential tactic for integrated pest management given that deposit of Si in the plant not only increases direct defenses, but can also be used together with biological control. In this context, the goal of this work was to test Si as an elicitor of direct and indirect plant resistance in corn against the main pest *Spodoptera frugiperda*. Si was given to plants through drench method as Silicic Acid at 1% and dosage of 0.93 ton Si ha⁻¹ (2 ton SiO₂ ha⁻¹). To assess plant direct defenses, parameters of the early stages of developmental cycle were determined, such as host preference for oviposition, mortality and leaf consumption of *S. frugiperda* neonate caterpillars, as well as weight gain by third instar caterpillars. Indirect plant defenses were assessed by examining olfactory response of the minute pirate bug *Orius insidiosus*, a predator of *S. frugiperda* neonates, towards odors emitted by corn plants either infested, or not, by first instar caterpillars. In dual choice assays, *S. frugiperda* female adults preferred non-fertilized plants (Si-) over Si-fertilized plants (Si+) as hosts for oviposition. Despite *S. frugiperda* neonate equally consumed leaves from Si- and Si+, larval mortality was higher in Si+. Third-instar caterpillars that fed on Si+ plants gained less weight than those fed on Si-. The minute pirate bug did not orient to constitutive corn plant volatiles, and fertilization with Si did not trigger in uninfested plants the emission of attractive volatiles. Expectedly, *O. insidiosus* was attracted to volatiles of neonate-infested plants over uninfested ones, irrespective of Si fertilization. Nonetheless, *O. insidiosus* exposed to volatiles of Si- and Si+ plants, both infested, preferred the herbivore-induced volatile blend emitted by Si+. Therefore, this work indicates that Si amendment in corn plants shows a great potential to reduce crop colonization by the fall armyworm as females prefer to deposit eggs on non-fertilized plants, and neonate mortality is high due to direct and indirect (recruitment of minute pirate bug) induced by Si.

Keywords: Induced plant defenses. Plant resistance elicitor. *Orius insidiosus*. Silicic acid.

SUMÁRIO

1- INTRODUÇÃO.....	9
1.1- A cultura do Milho.....	9
1.2- <i>Spodoptera frugiperda</i>	10
1.3- <i>Orius insidiosus</i>	12
1.4- Interações tritróficas mediadas por voláteis.....	13
1.5- Indutores de resistência de plantas.....	14
1.6- O Silício.....	16
REFERÊNCIAS.....	20
2- ARTIGO 1.....	31
2.1- Introdução.....	33
2.2- Material e métodos.....	36
2.3- Resultados.....	41
2.4- Discussão.....	42
REFERÊNCIAS.....	46
FIGURAS.....	53
ANEXO A- Análise de solo- Rotina.....	61
ANEXO B- Análise de solo- Silício.....	62

1- INTRODUÇÃO

1.1- A cultura do Milho

O milho, *Zea mays* L. (Fam. Poaceae), é uma das culturas comerciais mais importantes no mundo devido às diversas finalidades de seus produtos e subprodutos, sendo utilizado desde a alimentação animal até a indústria de alta tecnologia (GARCIA et al., 2006). O Brasil é o terceiro maior produtor mundial deste grão, estando atrás apenas dos EUA e China (DEAGRO/FIESP, 2017). Entre os países exportadores, o Brasil ocupa a segunda colocação (DEAGRO/FIESP, 2017), evidenciando a importância da cultura do milho para a economia nacional.

Na última safra (2016/17), a produção de milho brasileira atingiu 98 milhões de toneladas produzidos em, aproximadamente, 17 milhões de hectares. Dentre os estados brasileiros, Mato Grosso, Paraná e Mato Grosso do Sul são os responsáveis pela maior parte da produção de milho no país (CONAB, 2017). O consumo interno de milho está em crescente ascensão e, em 2016, o país alcançou recorde de consumo, totalizando 61 milhões de toneladas de milho consumidos, o que o colocou na quarta posição referente ao consumo mundial do grão (DEAGRO/FIESP, 2017). A indústria de produção de ração para suínos, bovinos e aves é o principal ramo consumidor de milho nacional, sendo responsável pelo consumo de 70% a 80% da produção (GARCIA et al., 2006).

O milho é uma monocotiledônea de ciclo anual, pertencente à família Poaceae. É cultivado em grande parte do território brasileiro em duas épocas de semeadura e em diversos níveis de tecnologia (PEREIRA FILHO; CRUZ, 2011). A primeira safra, ou semeadura de verão, é realizada no período chuvoso, época que varia entre fim de agosto, na região Sul, até os meses de outubro/novembro, no Sudeste e Centro-Oeste, e no início do ano no Nordeste. Já a segunda safra, ou “safrinha”, refere-se ao milho de sequeiro, plantado em fevereiro ou março logo após uma cultura de verão. Entretanto, nesta época, as condições climáticas são geralmente desfavoráveis para o desenvolvimento da cultura. Para contornar essas dificuldades, o cultivo do milho “safrinha” tem sido conduzido dentro de sistemas de produção sob condições mais adaptadas, o que tem contribuído para elevar os rendimentos das lavouras (GARCIA et al., 2006).

Diversos fatores interferem na produção do milho, como o clima, a fertilidade e umidade do solo, o tipo de solo, os fitopatógenos e os insetos pragas que atacam a cultura

(SANTOS et al., 2006). No entanto, alguns fatores afetam diretamente o crescimento e desenvolvimento do milho como a água, temperatura e radiação solar (CRUZ et al., 2006).

O desenvolvimento ótimo da cultura, da emergência à floração, ocorre em áreas com temperatura variando entre 24 e 30°C. A exigência hídrica do milho é elevada, consumindo durante todo seu ciclo cerca de 600 mm de água por planta. A fase entre o espigamento e o enchimento dos grãos é o período em que o consumo de água pela planta é mais elevado. No entanto, a ocorrência de déficit hídrico na plantação pode ocasionar perdas em todas as fases da cultura. A radiação solar é um parâmetro essencial para o processo fotossintético da planta de milho, onde cerca de 90% da matéria seca do milho provém da fixação de CO₂ através da fotossíntese. Reduções de 30 a 40% na radiação solar por longos períodos podem levar a atrasos na maturação dos grãos ou, até mesmo, queda na produção (CRUZ et al., 2006).

A cultura do milho é hospedeira de diversas espécies de insetos que atacam os diversos órgãos vegetais, como as folhas, o colmo, a espiga, o pendão e o sistema radicular (WORDELL FILHO et al., 2016). Entre os insetos-pragas sugadores que ocorrem com maior frequência nos cultivos, pode-se citar a cigarrinha do milho *Dalbulus maidis* (Delong e Wolcott, 1923) (Hemiptera: Cicadellidae), o pulgão, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae), e a cigarrinha-da-pastagem, *Deois flavopicta* (Stall, 1954) (Hemiptera: Cercopidae) (CRUZ et al., 2013). Já, entre os insetos mastigadores considerados pragas-chave do milho estão a broca-do-colmo (lagarta-elasma), *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller, 1848) (Lepidoptera: Pyralidae), a lagarta-da-espiga, *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850) (Lepidoptera: Noctuidae), a lagarta-do-velho-mundo, *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1809) (Lepidoptera: Noctuidae), a larva-alfinete, *Diabrotica speciosa* (Germar, 1824) (Coleoptera: Chrysomelidae) e a lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* (JE Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) (CRUZ et al., 2013).

1.2- *Spodoptera frugiperda*

A lagarta-do-cartucho, *S. frugiperda*, é um inseto de desenvolvimento holometábolo, apresentando fase de ovo, larva (lagarta), pupa e adulto. As fêmeas podem ovipositar cerca de 30 a 300 ovos por postura, formando uma massa de ovos distribuídos em camadas. Após aproximadamente três dias, as lagartas eclodem e passam por seis ou sete estádios até empupar, o que leva aproximadamente 18 dias, à 25°C (CRUZ, 1995).

Apesar de ser um inseto polífago, tendo mais de 80 espécies de hospedeiros registrados (POGUE, 2002), no milho, *S. frugiperda* é considerada a principal praga

(BARROS et al., 2005; CRUZ, 2008). As lagartas atacam todos os estágios de desenvolvimento da planta, podendo gerar perdas na produção de 55% dependendo da cultivar e do estágio fonológico do milho (FIGUEIREDO; MARTINS-DIAS; CRUZ, 2006).

A injúria no milho causada pela *S. frugiperda* se deve à alimentação das lagartas, que, ao eclodirem, raspam as folhas e, à medida que vão se desenvolvendo, podem ocasionar danos severos (CRUZ; MONTEIRO, 2004). A partir do segundo instar, a lagarta dirige-se para o cartucho do milho, onde permanece até próximo ao estágio de pupa. É usual encontrar apenas uma lagarta no cartucho da planta, pois lagartas de *S. frugiperda* apresentam canibalismo (CRUZ, 1995). No cartucho, as lagartas podem penetrar no colmo, causando o sintoma conhecido como “coração morto”, que leva à morte da planta (CRUZ, 1995). As espigas de milho também podem ser atacadas pela lagarta, acarretando em má formação, ou na não formação dos grãos. Além dos danos diretos provocado pela lagarta-do-cartucho, também podem ocorrer danos indiretos, pois os orifícios gerados podem servir como porta de entrada de fungos e bactérias, agentes causadores de várias doenças, afetando o potencial de produção e a qualidade dos grãos (CRUZ, 1995).

A população de *S. frugiperda* estava sob controle por alguns anos com o uso de híbridos de milho Bt, sendo atualmente comercializadas tecnologias que expressam principalmente os eventos Cry1Ab, Cry1F, Cry1A.105/Cry2Ab2 e Vip3Aa20. Mas, com a seleção de populações resistentes a algumas proteínas Bt (STORER et al., 2010; FARIAS et al., 2014; HUANG et al., 2014; TABASHNIK et al., 2014), a principal forma de controle é por meio de inseticidas. No campo, os inseticidas químicos, são empregados com frequência para o controle desta praga (CRUZ, 2002), porém, muitas vezes não são utilizados de forma correta, o que prejudica sua ação no controle da praga e contribui para a seleção de populações de insetos resistentes (YU; NGUYEN; ABO-ELGHAR, 2003). Além disso, o uso dos inseticidas químicos geralmente reduzem as populações de inimigos naturais, propiciando uma baixa mortalidade natural de *S. frugiperda*.

Devido aos conhecidos problemas do controle químico de insetos para o ambiente e saúde humana, é de extrema importância a busca por métodos alternativos para o controle de *S. frugiperda*. Uma vasta variedade de agentes de controle biológico da lagarta-do-cartucho, como vírus, bactérias, fungos e nematóides entomopatogênicos (VALICENTE; BARRETO, 1999), assim como parasitoides e predadores dos estágios imaturos (PARRA et al., 2002), são conhecidos, de modo que o controle biológico pode vir a ser uma alternativa viável ao controle químico. Além disso, se inseticidas mais seletivos forem empregados nas plantações

de milho de forma mais racional, o controle biológico pode ser integrado e, assim, melhorar a supressão populacional de *S. frugiperda*.

Diversos parasitoides e predadores são considerados importantes agentes reguladores da população da lagarta-do-cartucho em campo. Dentre os inimigos naturais, destacam-se os insetos pertencentes às ordens Coleoptera, Diptera, Hemiptera e Hymenoptera (CRUZ, 1995).

Apesar de existirem elevada diversidade de predadores e parasitoides de *S. frugiperda*, poucas espécies têm sido realmente pesquisadas no Brasil visando o controle biológico na cultura do milho. Nos últimos anos, a maior parte dos trabalhos publicados concentram-se no uso dos parasitoides de ovos *Trichogramma* spp. (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (SA; PARRA, 1994; CRUZ, 1995; CRUZ et al., 1999; OLSON; ANDOW, 2006; SILVA et al., 2006) e *Telenomus remus* Nixon, 1937 (Hymenoptera: Scelionidae) (CRUZ; FIGUEIREDO, 1994; CRUZ, 1995; FIGUEIREDO; CRUZ; LUCIA, 1999; OLSON; ANDOW, 2006; SILVA et al., 2006), nos parasitoides larvais *Chelonus insularis* Cresson, 1865 (Hymenoptera: Braconidae) (ASHLEY, 1983; CRUZ, 1995; REZENDE; CRUZ; LUCIA, 1995) e *Campoletis flavicincta* (Ashmead, 1890) (Hymenoptera: Ichneumonidae) (ASHLEY, 1983; CRUZ, 1995, CRUZ et al., 1997; MATRANGOLO; MARTINS-DIAS; CRUZ, 2008), e nos predadores *Orius insidiosus* Say, 1832 (Hemiptera: Anthocoridae) (ISENHOOR; WISEMA; LAYTON, 1989; CRUZ, 1995; BUENO, 2000; ARGOLO; BUENO; SILVEIRA, 2002; DE BORTOLI; OLIVEIRA 2006) e *Doru luteipes* (Scudder, 1876) (Dermaptera: Forficulidae) (REIS; OLIVEIRA; CRUZ, 1988; CRUZ, 1995; CRUZ; OLIVEIRA, 1997). A principal vantagem desses inimigos naturais é que atuam sobre ovos e/ou lagartas pequenas, eliminando a praga antes que ocorram danos significativos a cultura (CRUZ, 1995).

1.3- *Orius insidiosus*

Orius insidiosus é um percevejo predador generalista que pode se alimentar de vários artrópodes presas, como tripes, ácaros, afídeos, ovos de lepidópteros e lagartas jovens (BUENO, 2000; ARGOLO; BUENO; SILVEIRA, 2002). Estudos têm demonstrado que *O. insidiosus* é a espécie do gênero *Orius* mais promissora para utilização em programas de controle biológico de pragas (MENDES; BUENO, 2001; CARVALHO; BUENO; MENDES, 2005). Esse inseto possui alta capacidade de busca e predação, além da habilidade de sobrevivência mesmo em situações de ausência ou escassez de presas, pois consome fontes

alimentares alternativas como pólen e seiva (BURGIO; TOMMASINI; VAN LENTEREN, 2004; CARVALHO; BUENO; CASTAÑÉ, 2011).

Em cultivos de milho, diferentemente de algodão, a densidade populacional de *O. insidiosus* é crescente ao longo do desenvolvimento fenológico da cultura e atinge 3,2 insetos/planta, em média, 60 dias após a emergência das plantas (DE BORTOLI; OLIVEIRA, 2006). Os mesmos autores também observaram que a presa mais consumida por *O. insidiosus*, em milho, é *S. frugiperda* (ovos e lagartas), seguido de *H. zea* e pulgões.

Alguns estudos destacam o predador *O. insidiosus* como potencial agente de controle biológico de ovos e lagartas neonatas de *S. frugiperda*, porém não de lagartas mais velhas (ISENHOOR; WISEMAN; LAYTON, 1989; DE BORTOLI; OLIVEIRA, 2006). Tanto fêmeas quanto machos de *O. insidiosus* predam, em média, 4,5 lagartas de *S. frugiperda* neonatas/indivíduo, mas essa taxa é significativamente reduzida quando são oferecidas lagartas mais velhas como presas (ISENHOOR; WISEMAN; LAYTON, 1989).

1.4- Interações tritróficas mediadas por voláteis

Parasitoides e predadores, no processo de localização hospedeira/presa, exploram as pistas químicas emitidas pelos insetos herbívoros hospedeiros/presas, como odores do próprio corpo, das fezes, seda, escamas e feromônio (BEEVERS, et al., 1981; AUGER, et al., 1989; COLAZZA; ROSI; CLEMENTE, 1997), assim como das plantas hospedeiras dos herbívoros (TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990; DICKE; SABELIS; TAKABAYASHI, 1990; TURLINGS, et al., 1991; VET; DICKE, 1992). Os compostos derivados do hospedeiro/presa são, em geral, pouco detectáveis por serem compostos de baixa volatilidade e liberados em quantidades reduzidas, pois os herbívoros estão sob pressão seletiva dos seus inimigos naturais (VET; DICKE, 1992; DICKE; VAN LOON, 2000).

Já os odores das plantas hospedeiras das presas são mais abundantes e voláteis e, por isso, detectáveis a longas distâncias. Constitutivamente, as plantas emitem compostos orgânicos voláteis (COVs) que são explorados, principalmente, pelos insetos herbívoros na localização hospedeira (JOLIVET, 1998; DICKE; VAN LOON, 2000). Após serem atacadas por herbívoros, as plantas emitem uma mistura de voláteis diferente, os voláteis de planta induzidos pela herbivoria (VPIH), que têm sua diversidade e proporções alteradas em relação à emissão constitutiva. Os inimigos naturais, parasitoides e predadores, são particularmente atraídos pelos VPIH, que conferem uma vantagem tanto para as plantas quanto para os inimigos naturais (PARÉ; TUMLINSON, 1999; HOWE; JANDER, 2008). Esta comunicação

mais sofisticada entre plantas e inimigos naturais mediada pelos VPIH foi relatada como um “pedido de socorro” (DICKE; SABELIS; TAKABAYASHI, 1990), pois recrutam os inimigos naturais para ajudarem as plantas na defesa contra os herbívoros.

Em geral, os VPIH são misturas complexas e bastante variáveis contendo compostos das classes: derivados de ácidos graxos (compreendem os voláteis de folhas verdes - aldeídos, álcoois e seus ésteres com 6 carbonos na cadeia), terpenos e fenilpropanoides/benzenoides (DUDAREVA et al., 2013). Os inimigos naturais exploram a variação na mistura de VPIH de modo que são capazes de identificar a adequação do herbívoro; por exemplo, parasitoides são capazes de discriminar misturas voláteis de plantas danificadas por seus hospedeiros específicos (DE MORAES et al., 1998), a fase de desenvolvimento do hospedeiro (TAKABAYASHI et al., 1995), e mesmo se o hospedeiro já foi parasitado ou não (FATOUROS et al., 2005b).

A resposta induzida nas plantas contra a herbivoria é desencadeada pela combinação do dano celular (HEIL, 2009) e o contato com substâncias da secreção oral dos herbívoros (MATTIACCI; DICKE; POSTHUMUS, 1995; HALITSCHKE et al., 2001; TRUITT; WEI; PARÉ, 2004), que se ligam a receptores na célula vegetal e irão ativar rotas bioquímicas de sinalização coordenadas por três hormônios principais da planta: ácido jasmônico (AJ), ácido salicílico (AS) e etileno (ET) (WALLING, 2000; ERB; MELDAU; HOWE, 2012; PIETERSE et al., 2012).

As plantas não só detectam a herbivoria como uma ameaça, mas também a oviposição dos insetos herbívoros. Desta forma, como acontece com a indução pela herbivoria, a oviposição dos insetos herbívoros desencadeia na planta a liberação de voláteis capazes de atrair parasitoides e predadores de ovos (HILKER et al., 2002; FATOUROS et al., 2005a; TAMIRU et al., 2011; SALERNO et al., 2013).

A compreensão das defesas induzidas em plantas abre caminho para o desenvolvimento de novas estratégias a serem incorporadas no Manejo Integrado de Pragas (MIP), visto que, os odores de plantas são as pistas mais importantes utilizadas pelos insetos para a localização da sua presa/hospedeiro a longas distâncias. Dessa forma, o uso de semioquímicos ou de estratégias que melhorem a eficácia do inimigo natural em encontrar sua presa/hospedeiro, ou recrutá-los para as áreas de plantio, podem levar ao incremento do parasitismo e predação em campo.

1.5- Indutores de resistência de plantas

Determinados produtos químicos (indutores) podem ser utilizados para induzir o aumento da resistência de plantas a herbívoros (STOUT; ZEHNDER; BAUR, 2002). Em geral, os indutores tornam as plantas mais resistentes devido à síntese de toxinas, deterrentes ou repelentes aos herbívoros (defesas diretas), ou compostos voláteis atraentes para os inimigos naturais dos herbívoros (defesas indiretas).

Os indutores de resistência em plantas são ferramentas promissoras do MIP, pois não apresentam risco de desenvolvimento de resistência das pragas (STOUT; ZEHNDER; BAUR, 2002; SOBHY et al., 2014). Atualmente, os indutores mais estudados são os derivados do ácido jasmônico (AJ) e ácido salicílico (AS), ambos fitohormônios vegetais associados à indução de defesas. Esses indutores agem como um sinal falso da herbivoria, ativando as defesas induzidas da planta sem que elas estejam de fato danificadas pelo herbívoro.

O AJ está geralmente associado à resistência da planta contra a herbivoria de insetos (WASTERACK; HAUSE, 2013), enquanto que o AS está relacionado à resistência contra patógenos (KESSMANN et al., 1994). Apesar do AS estar associado a resistência a patógenos de plantas, diversos trabalhos mostram que a herbivoria de insetos sugadores de seiva, como pulgões, e sugadores de conteúdo celular, como ácaros, ativam, além da rota do AJ, a do AS (MORAN; THOMPSON, 2001; DE BOER; DICKE, 2004).

A aplicação exógena de AJ e/ou AS (incluindo seus derivados, como jasmonato e salicilato de metila) estimula a emissão de uma mistura volátil semelhante à mistura liberada pelas plantas quando estão danificadas por herbívoros, promovendo o recrutamento de inimigos naturais (HOPKE et al., 1994; BOLAND et al., 1995). Ao mesmo tempo, a indução pelos derivados de AJ ou AS ativam as defesas diretas da planta afetando a biologia (THALER et al., 1996; BRUINSMA et al., 2007) e comportamento dos herbívoros (BIRKETT et al., 2000; BRUCE et al., 2003) de modo a reduzir a injúria da planta.

A aplicação uniforme destes indutores geralmente aumenta a abundância de inimigos naturais nos cultivos (THALER, 1999a; THALER et al., 2002; BRUINSMA et al., 2009). Porém, os inimigos naturais são atraídos tanto para as plantas infestadas, quanto para as plantas não infestadas, o que pode dificultar a localização do hospedeiro/presa. Alguns estudos mostram que esse problema não deve ocorrer, pois os inimigos naturais são capazes de discriminar a mistura de voláteis liberados pelas plantas induzidas pelo indutor e o herbívoro em relação às plantas induzidas somente pelo indutor (DICKE et al., 1999; BRUINSMA et al., 2009; SANCHES et al., 2017).

É importante ressaltar que a aplicação do AJ, AS e seus catabólitos podem apresentar alguns efeitos indesejáveis nas plantas, pois são também moduladores de outros mecanismos

fisiológicos da planta, como o amadurecimento de frutos, produção de pólen e crescimento de raízes (CREELMAN; MULLET, 1997). Por exemplo, plantas tratadas com análogos do AJ podem apresentar redução no número de flores (THALER, 1999b), frutas e sementes (REDMAN; CIPOLLINI; SCHULTZ, 2001). Por isso, parâmetros de produtividade das plantas tratadas com os indutores devem ser avaliados afim de estimar o custo-benefício dessa estratégia.

Um outro risco potencial do uso de indutores derivados do AJ e AS está associado à interação antagônica entre as duas rotas ativadas pelos dois fitohormônios, um fenômeno conhecido como “*cross-talk* negativo”. Por exemplo, plantas tratadas com AJ (ou derivados) ficam mais resistentes ao ataque de herbívoros, porém, devido à interação negativa do AJ com a rota do AS, se tornam mais suscetíveis ao ataque de patógenos (STOUT et al., 1998, THALER, 1999a). Da mesma forma, plantas tratadas com AS (ou derivados) se tornam mais resistentes contra patógenos em geral, mas, em contrapartida, ficam suscetíveis aos herbívoros (DOARES et al., 1995; FELTON et al., 1999; PRESTON et al., 1999). Esse antagonismo (“*trade-off*”) entre as rotas de sinalização provavelmente regula as defesas das plantas contra as várias ameaças à sua sobrevivência. Sendo assim, devido ao seu papel na regulação de processos fisiológicos da planta, o uso do AJ, AS e seus derivados, devem ser utilizados como indutores com prudência (BOSTOCK et al., 2001).

Um outro indutor de resistência de plantas que vem sendo estudado há décadas é o Silício (Si). Diferentemente dos fitohormônios e seus análogos, o Si, aparentemente, não altera negativamente o crescimento e reprodução da planta, além de prover resistência a patógenos e herbívoros, como será detalhado a seguir.

1.6- O Silício

O Silício (Si) não é um mineral considerado essencial para o desenvolvimento da maioria das plantas, no entanto o seu uso tem se tornado uma tática conhecida por promover o aumento da resistência de plantas contra fungos e insetos (EPSTEIN, 1994; MARSCHNER, 1995; REYNOLDS; KEEPING; MEYER, 2009). No Brasil, ele foi classificado como micronutriente em 2004, de acordo com a Legislação Brasileira de Fertilizantes (BRASIL, 2004).

O Si é absorvido pelas plantas por absorção passiva e ativa através do fluxo de transpiração na forma de ácido monossilícico (H_4SiO_2), se acumulando, principalmente, nas

partes áreas de máxima transpiração na forma de ácido silícico polimerizado (sílica amorfa) (JONES; HANDRECK, 1967; REYNOLDS et al., 2016). O Si é incorporado, em maior quantidade na parede celular das células da epiderme, estômatos e tricomas, ou em depósitos amorfos chamados de fitólitos ou sílica biogênica (MITANI; MA, 2005). Logo após ser absorvido pelas plantas, o Si é facilmente translocado pelo xilema e tem tendência natural de se polimerizar (KORNDORFER; PEREIRA; CAMARGO, 2004).

Este mineral tende a se concentrar nos tecidos de suporte do caule e das folhas, podendo também ser encontrado em pequenas quantidades nos grãos. Desta forma, as plantas podem ser classificadas como acumuladoras, intermediárias e não acumuladoras de Si, sendo avaliadas de acordo com a relação molar Si:Ca encontrada nos tecidos. As plantas com relações acima de 1,0 são consideradas acumuladoras, entre 1,0 e 0,5 são consideradas intermediárias e menores do que 0,5 não acumuladoras (MA; MIYAKE; TAKAHASHI, 2001).

São representantes do grupo das plantas acumuladoras o milho, arroz, cana de açúcar, trigo, sorgo e as gramíneas em geral, a absorção elevada do Si está relacionada à respiração aeróbia destas plantas. Cucurbitáceas e soja são consideradas plantas de absorção intermediária. Já o morangueiro, o tomateiro, o cafeeiro e as dicotiledôneas em geral são plantas que representam o grupo das não acumuladoras de Si (KORNDORFER; PEREIRA; CAMARGO, 2004).

O acúmulo do Si na parede celular da planta, logo abaixo da epiderme, leva à formação de uma camada dupla de sílica, agindo como barreira mecânica denominada “dupla camada silício-cutícula”. Essa barreira ajuda a manter as folhas mais eretas, diminuindo a transpiração, além de proteger mecanicamente as plantas contra a penetração de microrganismos patogênicos e o aparelho bucal dos herbívoros (LANNING; LINKO, 1961; COMHAIRE, 1965; CHERIF et al., 1992; SAVANT; DATNOFF; SNYDER, 1997; KORNDORFER; PEREIRA; CAMARGO, 2004).

Essa barreira mecânica proporcionada pelo Si protege as plantas contra uma variedade de artrópodes herbívoros, tanto de mastigadores, como as lagartas desfolhadoras (DATNOFF; SNYDER; KORNDORFER, 2001; GOUSSAIN et al., 2002; KVEDARAS et al., 2009), sugadores de seiva, como os pulgões (MA; TAKAHASHI, 2002; GOMES et al., 2008; COSTA; MORAES; DA COSTA, 2009; FERREIRA; MORAES; ANTUNES, 2011; KORNDORFER; GRISOTO; VENDRAMIN, 2011), e sugadores de conteúdo celular, como ácaros (NIKPAY; NEJADIAN, 2014). O aparelho bucal de insetos mastigadores pode apresentar desgaste acentuado na região incisora das mandíbulas, devido à ação da barreira

mecânica proporcionada pela deposição de Si na parede celular das folhas de plantas fertilizadas (GOUSSAIN et al., 2002). Já nos insetos sugadores, a deposição de Si na epiderme da folha dificulta a penetração dos estiletes bucais (MA; TAKAHASHI, 2002).

Dentre os efeitos diretos provocados pelo Si na biologia, fisiologia e comportamento dos herbívoros, estão o aumento da mortalidade e canibalismo (GOUSSAIN et al., 2002), diminuição da eficiência alimentar e taxas de crescimento (MASSEY; HARTLEY, 2009), devido a reduzida palatabilidade e digestibilidade dos alimentos (GOUSSAIN; PRADO; ANDMORAES, 2005; KVEDARAS et al., 2007; MASSEY; HARTLEY, 2009), além da redução da fecundidade (CORRÊA, et al., 2005, ALVARENGA, 2017; NASCIMENTO, 2018).

Até pouco tempo atrás, acreditava-se que a barreira mecânica das plantas conferida pelo acúmulo de Si era o único mecanismo de resistência contra herbívoros e patógenos. No entanto, o estudo pioneiro de Fawer et al. (1998) indicou que o Si induz, na célula vegetal, uma sequência de reações bioquímicas que levam ao aumento da resistência da planta. Estudos posteriores deram maior suporte à hipótese de que a deposição de Si desencadeia mecanismos químicos de defesa da planta. Por exemplo, Gomes et al. (2005) mostraram um aumento de enzimas relacionadas à via do AJ em plantas fertilizadas com o Si em comparação com o controle, particularmente, após a herbivoria. Mais recentemente, Ye et al. (2013) demonstraram que o acúmulo de Si na planta intensifica a resposta da planta à herbivoria, pois os níveis de AJ após a herbivoria são maiores em plantas fertilizadas com o Si. Dessa forma, o Si também atua como indutor bioquímico, induzindo as defesas químicas da planta.

A rota de defesa modulada pelo AJ inclui a emissão dos VPIH e, por isso, é plausível que o acúmulo de Si influencie nas defesas induzidas indiretas da planta. Reynolds et al. (2016) sugerem que, apesar de existir relatos sobre o efeito da fertilização com Si no aumento do parasitismo do herbívoro (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009; MORAES et al., 2004), pouco se sabe sobre o mecanismo envolvido nessa interação. O primeiro estudo a demonstrar que a deposição de Si aumenta as defesas indiretas da planta contra a herbivoria relatou brevemente que o tratamento com o Si em plantas de pepino induziu a emissão de voláteis atraentes a predadores e, conseqüentemente, proporcionou maiores taxas de predação da praga em campo (KVEDARAS et al., 2010). Um estudo recente pelo mesmo grupo de pesquisa relatou que plantas de arroz fertilizadas com Si e induzidas pela herbivoria, foram significativamente mais atraentes para os parasitoides *Trathala flavo-orbitalis* (Cameron, 1907) (Hymenoptera: Ichneumonidae) e *Microplitis mediator* (Haliday, 1834) (Hymenoptera: Braconidae), do que plantas de arroz não fertilizadas com Si e igualmente induzidas pela

herbivoria, onde foi observado uma alteração na proporção dos compostos na mistura volátil de ambos tratamentos (LIU et al., 2017). Este estudo juntamente com as evidências mostradas por Ye et al. (2013) indicam o potencial do Si em induzir não só defesas físicas da planta contra pragas, como químicas também.

Dentro deste contexto, o objetivo deste trabalho foi investigar o efeito da fertilização do Si na defesa direta e indireta da planta de milho contra a lagarta-do-cartucho, *S. frugiperda*. A resistência direta da planta foi avaliada em ensaios de biologia e comportamento de *S. frugiperda* com foco no início do ciclo de desenvolvimento do inseto, da oviposição até o 3º instar larval. Já a resistência indireta da planta foi avaliada por meio da resposta olfativa do predador de lagartas neonatas, *O. insidiosus* frente aos VPIH, em ensaios de olfatometria.

REFERÊNCIAS

- ALVARENGA, R.; MORAES, J. C.; AUAD, A. M.; COELHO, M.; NASCIMENTO, A. M. Induction of resistance of corn plants to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) by application of silicon and gibberellic acid. **Bulletin of Entomological Research**, v. 107, p.527-533, 2017.
- ARGOLO, V. M.; BUENO, V. H. P.; SILVEIRA, L. C. P. Influência do fotoperíodo na reprodução e longevidade de *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae). **Neotropical Entomology**, v. 31, p. 257-261, 2002.
- ASHLEY, T. R. Growth Pattern Alterations in Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda*, Larvae after Parasitization by *Apanteles marginiventris*, *Campoletis grioti*, *Chelonus insularis*, and *Eiphosoma vitticole*. **Florida Entomological Society**, v. 66, p. 260-266, 1983.
- AUGER, J.; LECOMTE, C.; PARIS, J.; THIBOUT, E. Identification of leekmoth and diamond back-moth frass volatiles that stimulate parasitoid, *Diadromus pulchellus*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 15, p. 1391- 1398, 1989.
- BARROS, R. G.; ALBERNAZ, K. C.; TAKATSUKA, F. S.; CZEPAK, C.; FERNANDES, P. M.; TOFOLI, G. R. Eficiência de inseticidas no controle de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) na cultura do algodoeiro. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 35, p. 179-182, 2005.
- BEEVERS, M.; LEWIS, W. J.; GROSS, H. R.; NORLUND, D. A. Kairomones and their use for management of entomophagous insects: X. Laboratory studies on manipulation of host-finding behavior of *Trichogramma pretiosum* Riley with a kairomone extracted from *Heliothis zea* (Boddie) moth scales. **Journal of Chemical Ecology**, v. 7, p. 635-648, 1981.
- BIRKETT, M. A.; CAMPBELL, C. A. M.; CHAMBERLAIN, K.; GUERRIERI, E.; HICK, A. J.; MARTIN, J. L.; MATTHES, M.; NAPIER, J. A.; PETTERSSON, J.; PICKETT, J. A.; POPPY, G. M.; POW, E. M.; PYE, B. J.; WADHAMS, L. J.; WOODCOCK, C. M. New roles of cisjasmone as an insect semiochemicals and in plant defense. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 97, p. 9329-9334, 2000.
- BOLAND, W.; HOPKE, J.; DONATH, J.; NÜSKE, J.; BUBLITZ, F. Jasmonic acid and coronation induce odor production in plants. **Angewandte Chemie International Edition**, v. 34, p. 1600-1602, 1995.
- BOSTOCK, R. M.; KARBAN, R.; THALER, J. S.; WEYMAN, P. D.; GILCHRIST, D. Signal interactions in induced resistance to pathogens and insect herbivores. **European Journal of Plant Pathology**, v. 107, p. 103-111, 2001.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Decreto nº 4.954, de 14 de janeiro de 2004**. Trata da atribuição do Ministério da Agricultura para fiscalizar a produção e o comércio de fertilizantes, corretivos e inoculantes. Brasília, DF, 2004. Disponível em: <<http://www.agricultura.gov.br/vegetal/fertilizantes/legislacao>>. Acesso em: 03 nov. 2017.
- BRUCE, T. J. A.; MARTIN, J. L.; PICKETT, J. A.; PYE, B. J.; SMART, L. E.; WADHAMS, L. J. Cis-Jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid,

Sitobion avenae (Fabricius) (Homoptera: Aphididae). **Pest Management Science**, v. 59, p. 1031-1036, 2003.

BRUINSMA, M.; POSTHUMUS, M. A.; MUMM, R.; MUELLER, M. J.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. Jasmonic acid-induced volatiles of *Brassica oleracea* attract parasitoids: effects of time and dose, and comparison with induction by herbivores. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 2575-2587, 2009.

BRUINSMA, M.; VAN DAM, N. M.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. Jasmonic acid-induced changes in *Brassica oleracea* affect oviposition preference of two specialist herbivores. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, p. 655-668, 2007.

BUENO, V. H. P. **Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade**. Lavras: UFLA, p. 69-90, 2000.

BURGIO, G.; TOMMASINI, M.G.; VAN LENTEREN, J.C. Population dynamics of *Orius laevigatus* and *Frankliniella occidentalis*: a mathematical modeling approach. **Bulletin of Insectology**, v. 57, p. 131-135, 2004.

CARVALHO, L. M.; BUENO, V. H. P.; CASTAÑÉ, C. Olfactory response towards its prey *Frankliniella occidentalis* of wild and laboratory-reared *Orius insidiosus* and *Orius laevigatus*. **Journal of Applied Entomology**, v. 135, p. 177-183, 2011.

CARVALHO, L. M.; BUENO, V. H. P.; MENDES, S. M. Desenvolvimento, Consumo Ninfal e Exigências Térmicas de *Orius thyeses* Herring (Hemiptera: Anthocoridae). **Neotropical Entomology**, v. 34, p. 607-612, 2005.

CHERIF, M.; BENHAMOU, N.; MENZIES, J. G.; BELANGER, R.R. Silicon induced resistance in cucumber plants against *Phytophthora ultimum*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 41, p. 411-425, 1992.

COLAZZA, S.; ROSI, M. C.; CLEMENTE, A. Response of egg parasitoid *Telenomus busseolae* to sex pheromone of *Sesamia nonagrioides*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 23, p. 2437-2444, 1997.

COMHAIRE, M. El papel de la sílica para los vegetales. **Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional del México**, v. 25, p. 35-38, 1965.

CONAB (ACOMPANHAMENTO DA SAFRA BRASILEIRA DE GRÃOS), Safra 2016/17, v. 4 -, n. 12 - Décimo segundo levantamento, 2017.

CORRÊA, R. S. B.; MORAES, J. C.; AUAD, A. M.; CARVALHO, G. A. Silicon and acibenzolar-s-methylas resistance inducer sin cucumber, against the white fly *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) Biotype B. **Neotropical Entomology**, v. 34, p. 429-433, 2005.

COSTA, R. R.; MORAES, J. C.; DA COSTA, R. R. Feeding behaviour of the greenbug *Schizaphis graminum* on wheat plants treated with imidacloprid and/or silicon. **Journal of Applied Entomology**, v. 135, p. 115-120, 2009.

- CREELMAN, R. A.; MULLET, J. E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 48, p. 355-381, 1997.
- CRUZ, I. A lagarta-do-cartucho na cultura do milho. EMBRAPA-CNPMS, (Circular técnica, 21), p. 45, 1995.
- CRUZ, I. Manejo da resistência de insetos-praga a inseticidas, com ênfase em *Spodoptera frugiperda* (Smith). Embrapa Milho e Sorgo (Documentos, 21), p. 15, 2002.
- CRUZ, I. Manual de identificação de pragas do milho e de seus principais agentes de controle biológico. EMBRAPA, p. 192, 2008.
- CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M. L. C. Estudos preliminares do parasitóide *Telenomus* sp. Nixon sobre ovos de *Spodoptera frugiperda*. Relatório Técnico Anual do Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo (Sete Lagoas, MG), v. 6, p. 104-105, 1994.
- CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M. L. C.; GONÇALVES, E. P.; LIMA, D. A. N.; DINIZ, E. Efeito da idade de lagartas de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) no desempenho do parasitóide *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae) e consumo foliar por lagartas parasitadas e não parasitadas. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 26, p. 229-234, 1997.
- CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M. L. C.; OLIVEIRA, A. C.; VASCONCELOS, C. A. Damage of *Spodoptera frugiperda* (Smith) in different maize genotypes cultivated in soil under three levels of aluminium saturation. **International Journal of Pest Management**, v. 45, p. 293-296, 1999.
- CRUZ, I.; MONTEIRO, M. A. R. Controle biológico da lagarta do cartucho do milho, *Spodoptera frugiperda*, utilizando o parasitóide *Trichogramma pretiosum*. EMBRAPA/CNPMS, (Circular técnica, 98), 2004.
- CRUZ, I.; OLIVEIRA, A. C. Flutuação populacional do predador *Doru luteipes* Scudder em plantas de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 32, p. 363-368, 1997.
- CRUZ, J. C; PEREIRA FILHO, I. A; ALVARENGA, R. C; GONTIJO NETO, M. M; VIANA, J. H. M; DE OLIVEIRA, M. F; SANTANA, D. P. Manejo da cultura do Milho. EMBRAPA (Circular técnica, 87), 2006.
- CRUZ, I; VALICENTE, F. H; VIANA, P. A; MENDES, S. M. Risco potencial das pragas de milho e de sorgo no Brasil. Embrapa Milho e Sorgo (Documentos, 150), 2013.
- DATNOFF, L. E.; SNYDER, G. H.; KORNDORFER, G. H. Silicon on agriculture. **Elsevier Science**, p. 424, 2001.
- DEAGRO/ FIESP-DEPARTAMENTO DO AGRONEGOCIO. Safra Mundial de Milho 2017/18 - 6º Levantamento do USDA, 2017.
- DE BORTOLI, S. A.; OLIVEIRA, J. E. M. Densidade populacional e comportamento de predação de *Orius insidiosus* (Say, 1832) (Hemiptera: Anthocoridae) em agroecossistemas de algodoeiro e milho. **Boletín de Sanidad Vegetal - Plagas**, v. 32, p. 465-471, 2006.

- DE BOER, J. G.; DICKE, M. Three role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, p. 255-271, 2004.
- DE MORAES, C. M.; LEWIS, W. J.; PARÉ, P. W.; ALBORN, H. T.; TUMLINSON, J. H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, v. 393, p. 570-573, 1998.
- DICKE, M.; GOLS, R.; LUDEKING, D.; POSTHUMUS, M. A. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore attracting plant volatiles in *Lima bean* plants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, p. 1907-1922, 1999.
- DICKE, M.; SABELIS, M. W.; TAKABAYASHI, J. Do plants cry for help? Evidence related to a tritrophic system of predatory mites, spider mites and their host plants. **Symposia Biologica Hungarica**, v. 39, p. 127-134, 1990.
- DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 97, p. 237-249, 2000.
- DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A.; SOLER, R. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. **Nature Chemical Biology**, v. 5, p. 317-324, 2009.
- DOARES, S. H.; NARVÁEZ-VÁSQUEZ, J.; CONCONI, A.; RYAN, C. A. Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid. **Plant Physiology**, v. 108, p. 1741-1746, 1995.
- DUDAREVA, N.; KLEMPIEN, A.; MUHLEMANN, J. K.; KAPLAN, I. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. **New Phytologist**, v. 198, p.16-32, 2013.
- EPSTEIN, E. Anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings National of Academy Science**, v. 91, p. 11-17, 1994.
- ERB, M.; MELDAU, S.; HOWE, G. A. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. **Trends in Plant Science**, v. 17, p. 250-259, 2012.
- FARIAS, J. R.; ANDOW, D. A.; HORIKOSHI, R. J.; SORGATTO, R. J.; FRESIA, P.; SANTOS, A. C.; OMOTO, C. Field-evolved resistance to Cry1F maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. **Crop Protection**, v. 64, p. 150-158, 2014.
- FATOUROS, N. E.; BUKOVINSZKINE'KISS, G.; KALKERS, L. A.; GAMBORENA, R. S.; DICKE, M.; HILKER, M. Oviposition-induced plant cues: do they arrest *Trichogramma* wasps during host location? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 115, p. 207-215, 2005a.
- FATOUROS, N. E.; VAN LOON, J. J. A.; HORDIJK, K. A.; SMID, H. M.; DICKE, M. Herbivore-induced plant volatiles mediate in-flight host discrimination by parasitoids. **Journal of Chemical Ecology**, v. 31, p. 2033-2047, 2005b.

FAWER, A.; ABOU-ZAID, M.; MENZIES, J. G.; BÉLANGER, R. R. Silicon mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in Cucumber. **Phytopathology**, v. 88, p. 396-401, 1998.

FELTON, G. W.; KORTH, K. L.; BI, J. L.; WESLEY, S. V.; HUHMAN, D. V.; MATHEWS, M. C.; MURPHY, J. B.; LAMB, C.; DIXON, R. A. Inverse relationship between systemic resistance of plants to microorganisms and to insect herbivory. **Current Biology**, v. 9, p. 317-320, 1999.

FERREIRA, R. S.; MORAES, J. C.; ANTUNES, C. S. Silicon influence on resistance induction against *Bemisia tabaci* biotype B (Genn.) (Hemiptera: Aleyrodidae) and on vegetative development in two soybean cultivars. **Neotropical Entomology**, v. 40, p. 495-500, 2011.

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

FIGUEIREDO, M. L. C.; MARTINS-DIAS, A. M. P.; CRUZ, I. Relação entre a lagarta-do-cartucho e seus agentes de controle biológico natural na produção de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, p. 1693-1698, 2006.

GARCIA, J. C.; MATTOSO, M. J.; DUARTE, J. O.; CRUZ, J. C. Aspectos Econômicos da Produção e Utilização do Milho. EMBRAPA (Circular técnica, 74), 2006.

GOMES, F. B.; MORAES, J. C.; SANTOS, C. D.; ANTUNES, C. S. Uso de silício como indutor de resistência em batata a *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, v. 37, p. 185-190, 2008.

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

GOUSSAIN, M. M.; MORAES, J. C.; CARVALHO, J. G.; NOGUEIRA, N. L.; ROSSI, M. L. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). **Neotropical Entomology**, v. 31, p. 305-310, 2002.

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

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

HEIL, M. Damaged-self recognition in plant herbivore defense. **Trends in Plant Sciences**, v. 14, p. 356-363, 2009.

HILKER, M.; KOBBS, C.; VARAMA, M.; SCHRANK, K. Insect egg deposition induces Pinus to attract egg parasitoids. **Journal of Experimental Biology**, v. 205, p. 455-46, 2002.

HOPKE, J.; DONATH, J.; BLECHERT, S.; BOLAND, W. Herbivore-induced volatiles: the emission of acyclic homoterpenes from leaves of *Phaseolus lunatus* and *Zea mays* can be triggered by a β - glucosidase and jasmonic acid. **FEBS Letters**, v. 352, p. 146-150, 1994.

HOWE, G. A.; JANDER, G. Plant immunity to insect herbivores. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 41-66, 2008.

HUANG, F.; QURESHI, J. A.; MEAGHER JR., R. L.; REISIG, D. D.; HEAD, G. P.; ANDOW, D. A.; NI, X.; KERNS, D.; BUNTIN, G. D.; NIU, Y.; YANG, F.; DANGAL, V. Cry1F resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: single gene versus pyramided Bt maize. **PLoS ONE**, 2014.

ISENHOUR D. J.; WISEMAN B. R.; LAYTON R. C. Enhanced predation by *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) on larvae of *Heliothis zea* and *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) caused by prey feeding on resistant corn genotypes. **Environmental Entomology**, v. 18, p. 418-422, 1989.

JOLIVET, P. Interrelationship between insects and plants. **CRC Press**, p. 309, 1998.

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

KESSMANN, H.; STAUB, T.; HOFMANN, C.; MAETZKE, T.; HERZOG, J.; WARD, E.; UKNES, S.; RYALS, J. Induction of systemic acquired disease resistance in plant by chemicals. **Annual Review of Phytopathology**, v. 32, p. 439-459, 1994.

KORNDORFER, A. P.; GRISOTO, E.; VENDRAMIN, J. D. Induction of insect plant resistance to the spittlebug *Mahanarva fimbriolata* Stål (Hemiptera: Cercopidae) in sugarcane by silicon application. **Neotropical Entomology**, v. 40, p. 387-392, 2011.

KORNDORFER, G. H.; PEREIRA, H. S.; CAMARGO, M. S. **Silicatos de cálcio e magnésio na agricultura**. 3. ed. Uberlândia: UFU/ICIAG (Boletim técnico, 01), 2004.

KVEDARAS, O. L.; AN, M.; CHOI, Y. S.; GURR, G. M. Silicon enhances natural enemy attraction and biological control through induced plant defences. **Bulletin of entomological research**, v. 100, p. 367-371, 2010.

KVEDARAS, O. L.; BYRNE, M. J.; COOMBES, N. E.; KEEPING, M. G. Influence of plant silicon and sugarcane cultivar on mandibular wear in the stalk borer *Eldana saccharina*. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 11, p. 301-306, 2009.

KVEDARAS, O. L.; KEEPING, M. G.; GOEBEL, F. R.; BYRNE, M. J. Larval performance of the pyralid borer *Eldana saccharina* walker and stalk damage in sugarcane: influence of plant silicon, cultivar and feeding site. **International Journal of Pest Management**, v. 53, p. 183-195, 2007.

- LANNING, F. C.; LINKO, Y. Absorption and deposition of silica by four varieties of sorghum. **Journal Agricultural Food Chemical**, v. 9, p. 463-465, 1961.
- LIU, J.; ZHU, J.; ZHANG, P.; HAN, L.; REYNOLDS, O. L.; ZENG, R.; WU, J.; SHAO, Y.; YOU, M.; GURR, G. M. Silicon supplementation alters the composition of herbivore induced plant volatiles and enhances attraction of parasitoids to infested rice plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p.1265, 2017.
- MA, J. F.; MIYAKE, Y.; TAKAHASHI, E. Silicon as a beneficial element for crop plants. In: DATINOFF, L. E.; SNYDER, G. H.; KORNDORFER, G. H. (Ed.). Silicon in agriculture. **Elsevier Science**, p. 17-39, 2001.
- MA, J. F.; TAKAHASHI, E. Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan. **Elsevier Science**, 2002.
- MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2^o ed. London: Academic, p. 889, 1995.
- MASSEY, F. P.; HARTLEY, S. E. Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 281-291, 2009.
- MATRANGOLO, W. J. R.; MARTINS-DIAS, A. M. P.; CRUZ, I. Aspectos biológicos de *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae) e interações com o vírus da poliedrose nuclear de *Spodoptera frugiperda*. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, v. 6, p. 1-16, 2007.
- MATTIACCI, L.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M. A. Beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy USA**, v. 92, p. 2036-2040, 1995.
- MENDES, S. M.; BUENO, V. H. P. Biologia de *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) alimentado com *Caliothrips phaseoli* (Hood) (Thysanoptera: Thripidae). **Neotropical Entomology**, v. 30, p. 423-428, 2001.
- MITANI, N.; MA, J. F. Uptake system of silicon in different plant species. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 1255- 1261, 2005.
- MORAES, J. C.; GOUSSAIN, M. M.; BASAGLI, M. A. B.; CARVALHO, G. A.; ECOLE, C. C.; SAMPAIO, M. V. Silicon influence on the tritrophic interaction: wheat plants, the greenbug *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae), and its natural enemies, *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera: Chrysopidae) and *Aphidius colemani* viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). **Neotropical Entomology**, v. 33, p. 619-624, 2004.
- MORAN, P. J.; THOMPSON, G. A. Molecular responses to aphid feeding in Arabidopsis in relation to plant defense pathways. **Plant Physiology**, v. 125, p. 1074-1085, 2001.

- NASCIMENTO, A. M.; ASSIS, F. A.; MORAES, J. C.; SOUZA, B. H. S. Silicon application promotes rice growth and negatively affects development of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith). **Journal of Applied Entomology**, v. 142, p. 241-249, 2018.
- NIKPAY, A.; NEJADIAN, E. S. Field applications of silicon-based fertilizers against sugarcane yellow mite *Oligonychus sacchari*. **Sugar Technology**, v. 16, p. 319-324, 2014.
- OLSON, D. M.; ANDOW, D. A. Walking pattern of *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera; Trichogrammatidae) on various surfaces. **Biological Control**, v. 39, p. 329-335, 2006.
- PARÉ, P. W.; TUMLINSON, J. H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology**, v. 121, p. 325-332, 1999.
- PARRA, J. R. P.; BOTELHO, P. S. M.; CORREA-FERREIRA, B. S.; BENTO, J. M. S. **Controle biológico no Brasil: parasitoides e predadores**. Editora Manole, São Paulo, p. 609, 2002.
- PEREIRA FILHO, I.; CRUZ, J.C. Cultivo do milho. Sistemas de Produção- EMBRAPA, 2011.
- PIETERSE, C. M.; VAN DER DOES, D.; ZAMIOUDIS, C.; LEON-REYES, A.; VAN WEES, S. C. Hormonal modulation of plant immunity. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**, v. 28, p. 489-521, 2012.
- POGUE, G. M. A world revision of the genus *Spodoptera* Guenée (Lepidoptera: Noctuidae). **Memoirs of the American Entomological Society**, p. 1-202, 2002.
- PRESTON, C. A.; LEWANDOWSKI, C.; ENYEDI, A. J.; BALDWIN, I. T. Tobacco mosaic virus inoculation inhibits wound-induced jasmonic-acidmediated responses within but not between plants. **Planta**, v. 209, p. 87-95, 1999.
- REDMAN, A. M.; CIPOLLINI, D. F.; SCHULTZ, J. C. Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. **Oecologia**, v. 126, p. 380-385, 2001.
- REIS, L. L.; OLIVEIRA, L. J.; CRUZ, I. Biologia e potencial de Doru luteipes no controle de *Spodoptera frugiperda*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 23, p. 333-342, 1988.
- REYNOLDS, O. L.; KEEPING, M. G.; MEYER, J. H. Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. **Annals of Applied Biology**, v. 155, p. 171-186. 2009.
- REYNOLDS, O. L.; PADULA, M. P.; ZENG, R.; GURR, G. M. Silicon: Potential to Promote Direct and Indirect Effects on Plant Defense Against Arthropod Pests in Agriculture. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 2016.
- REZENDE, M. A. A; CRUZ, I.; LUCIA, T. M.C. D. Aspectos biológicos do parasitóide *Chelonus insularis* (Cresson) (Hymenoptera, Braconidae) criados em ovos de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 12, p. 779-784, 1995.

SÁ, L. A. N.; PARRA, J. R. P. Natural Parasitism of *Spodoptera frugiperda* and *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) Eggs in Corn by *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in Brazil. **Florida Entomological Society**, v. 77, p. 185-188, 1994.

SALERNO, G.; DE SANTIS, F.; IACOVONE, A.; BIN, F.; CONTI, E. Short-range cues mediate parasitoid searching behavior on maize: the role of oviposition-induced plant synomones. **Biological control**, v. 64, p. 247-254, 2013.

SANCHES, P. A.; SANTOS, F.; PEÑAFLORES, M. F. G. V.; BENTO, J. M. S. Direct and indirect resistance of sugarcane to *Diatraea saccharalis* induced by jasmonic acid. **Bulletin of entomological research**, v. 107, p. 828-838, 2017.

SANTOS, M. L.; CARVALHO, M. P.; RAPASSI, R. M. A.; MURAISHI, C. T.; MALLER, A.; MATOS, F. A. Correlação linear e espacial entre produtividade de milho (*Zea mays* L.) e atributos físicos de um Latossolo Vermelho distroférrico sob plantio direto do Cerrado Brasileiro. **Acta Science**, v. 28, p. 313-321, 2006.

SAVANT, N. K.; DATNOFF, L. E.; SNYDER, G. H. Depletion of plant available silicon in soils: A possible cause of declining rice yields. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 28, p. 1245-1252, 1997.

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

SOBHY, I. S.; ERB, M.; LOU, Y.; TURLINGS, T. C. The prospect of applying chemical elicitors and plant strengtheners to enhance the biological control of crop pests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 369, 2014.

STORER, N. P.; BABCOCK, J. M.; SCLENZ, M.; MEADE, T.; THOMPSON, G. D.; BING, J. W.; HUCKABA, R. Discovery and characterization of field resistance to Bt maize: *spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico. **Journal of Economic Entomology**, v. 103, p. 1031-1038, 2010.

STOUT, M. J.; WORKMAN, K. V.; BOSTOCK, R. M.; DUFFEY, S. S. Stimulation and attenuation of induced resistance by elicitors and inhibitors of chemical induction in tomato (*Lycopersicon esculentum*) foliage. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 86, p. 267-279, 1998.

STOUT, M. J.; ZEHNDER, G. W.; BAUR, M. E. Potential for the use of elicitors of plant resistance in arthropod management programs. **Arch Insect Biochemistry**, v. 51, p. 222-235, 2002.

TABASHNIK, B. E.; BRÉVAULT, T.; CARRIÈRE, Y. Insect resistance to genetically engineered crops: successes and failures. **Agricultural and Environmental Biotechnology**, 2014.

TAKABAYASHI, J.; TAKAHASHI, S.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M. A. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 21, p. 273-287, 1995.

TAMIRU, A.; BRUCE, T. J. A.; WOODCOCK, C. M.; CAULFIELD, J. C.; MIDEGA, C. A. O.; OGOL, C. K. P. O.; MAYON, P.; BIRKETT, M. A.; PICKETT, J. A.; KHAN, Z. R. Maize landraces recruit egg and larval parasitoids in response to egg deposition by a herbivore. **Ecology Letters**, v. 14, p. 1075-1083, 2011.

THALER, J. S. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores. **Nature**, v. 399, p. 686-688, 1999a.

THALER, J. S. Induced resistance in agricultural crops: effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. **Environmental Entomology**, v. 28, p. 30-37, 1999b.

THALER, J. S.; FARAG, M. A.; PARÉ, P. W.; DICKE, M. Jasmonate-deficient plants have reduced direct and indirect defenses against herbivores. **Ecology Letters**, v. 5, p. 764-774, 2002.

THALER, J. S.; STOUT, M. J.; KARBAN, R.; DUFFEY, S. S. Exogenous jasmonates stimulates insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. **Journal of Chemical Ecology**, v. 22, p. 1767-1781, 1996.

TRUITT, C. L.; WEI, H. X.; PARÉ, P. W. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. **Plant Cell**, v. 16, p. 523-532, 2004.

TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H.; LEWIS, W. J. Exploitation of herbivore induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. **Science**, v. 250, p. 1251-1253, 1990.

TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H.; HEATH, R. R.; PROVEAUX, A. T.; DOOLITTLE, R. E. Isolation and identification of allelic chemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. **Journal of Chemical Ecology**, v. 17, p. 2235-2251, 1991.

VALICENTE, F. H.; BARRETO, M. R. Levantamento dos Inimigos Naturais da Lagarta do Cartucho do Milho, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), na Região de Cascavel, PR. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 28, p. 333-337, 1999.

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

WALLING, L. L. The myriad plant response to herbivores. **Journal of Plant Growth Regulation**, v. 19, p. 195-216, 2000.

WASTERNAK, C.; HAUSE, B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. **Annals of Botany**, v. 111, p. 1021-1058, 2013.

WORDELL FILHO, J. A.; RIBEIRO, L. P.; CHIARADIA, L. A.; MADALÓZ, J. C.; NESI, C. N. Pragas e doenças do milho: Diagnose, danos e estratégias de manejo. Epagri (Boletim técnico, 170), 2016.

YE, M.; SONG, Y.; LONG, J.; WANG, R.; BAERSON, S. R.; PAN, Z.; ZHU-SALZMAN, K.; XIE, J.; CAI, K.; LUO, S.; ZENG, R. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. **PNAS**, v. 110, p. 631-639, 2013.

YU, S. J.; NGUYEN, S. N.; ABO-ELGHAR, G. E. Biochemical characterization of insecticide resistance in the fall armyworm. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v. 77, p. 1-11, 2003.

2- ARTIGO 1

FERTILIZAÇÃO COM SILÍCIO ALTERA A DEFESA DIRETA E INDIRETA DA PLANTA DE MILHO (*ZEA MAYS* L.) CONTRA A LAGARTA-DO-CARTUCHO *SPODOPTERA FRUGIPERDA* (JE SMITH) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

Patrícia Pereira¹; Amanda Maria Nascimento¹; Marina Chaves de Oliveira¹; Bruno Henrique Sardinha de Souza¹; Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor^{1*}

¹Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras-MG, Brasil, Câmpus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000

* *Autora correspondente*: Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras-MG, Brasil, Câmpus Universitário, Caixa Postal 3037, CEP 37200-000, Telefone (35) 3829- 5128/ (35) 3829-1287
Email: fernanda.penaflor@den.ufla.br

Esse manuscrito será traduzido para a língua inglesa e formatado de acordo com as normas do periódico *Arthropod-Plant Interactions Journal*

Resumo: O Silício (Si) parece ser um dos indutores de resistência de planta mais promissores, pois, além de tornar a planta mais resistente às pragas, fornece uma série de benefícios, como resistência contra patógenos e estresses abióticos, além de melhorar o vigor da planta. Apesar de estar bem estabelecido na literatura que a fertilização com o Si induz a resistência direta da planta contra insetos pragas, pouco se sabe sobre o efeito do Si no início do ciclo de desenvolvimento do inseto, como na seleção hospedeira de oviposição e no desempenho de larvas neonatas, parâmetros que devem ser estudados para prever a colonização de pragas de lepidópteros. O objetivo deste trabalho foi testar o Si como indutor de resistência direta e indireta da planta de milho contra a praga-chave *Spodoptera frugiperda*. Para avaliar as defesas diretas da planta, foram determinados parâmetros do início do ciclo de *S. frugiperda*, como preferência de oviposição, mortalidade e consumo foliar de lagartas de 1º instar, além da mortalidade e ganho de peso de lagartas de 3º instar. Já na avaliação das defesas indiretas da planta, foi examinada a resposta olfativa do percevejo predador de lagartas neonatas de *S. frugiperda*, *Orius insidiosus*, frente aos odores da planta de milho infestadas, ou não infestadas. Em ensaios de dupla escolha, as fêmeas de *S. frugiperda* preferiram plantas não fertilizadas com Si (Si-) para a oviposição em comparação a plantas fertilizadas com Si (Si+). Apesar das lagartas de 1º instar de *S. frugiperda* consumirem quantidades similares de plantas Si- e Si+, houve uma maior mortalidade das neonatas nas plantas Si+. Lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* tiveram menor ganho de massa quando alimentadas em plantas Si+ em relação às das plantas Si-, mas não houve mortalidade em nenhum dos tratamentos. O predador *O. insidiosus* não orientou-se pelos voláteis constitutivos da planta de milho e a fertilização com Si não induziu a emissão de voláteis atrativos em plantas não infestadas. Como esperado, *O. insidiosus* foi atraído pelos voláteis das plantas infestadas pelas lagartas neonatas de *S. frugiperda* frente a plantas não infestadas, independente do regime de Si. No entanto, quando *O. insidiosus* foi exposto aos voláteis das plantas Si- e Si+ infestadas, o predador preferiu os voláteis induzidos pela herbivoria das plantas Si+. Dessa maneira, o presente estudo indica que a fertilização de plantas de milho com o Si tem um grande potencial para reduzir a colonização por *S. frugiperda*, já que o inseto prefere depositar seus ovos em plantas não fertilizadas, e a mortalidade das neonatas em plantas fertilizadas com Si é alta, devido às defesas diretas e indiretas (recrutamento do percevejo predador) induzidas pelo Si.

Palavra-chave: Defesas de plantas induzidas. Indutor de resistência de plantas. *Orius insidiosus*. Ácido silícico.

2.1- Introdução

O Silício (Si) é um elemento conhecido por promover o aumento da resistência de plantas contra fungos fitopatogênicos e insetos pragas (EPSTEIN, 1994; MARSCHNER, 1995; REYNOLDS; KEEPING; MEYER, 2009). A resistência proporcionada pelo Si é, em parte, devido à incorporação do mineral na parede celular, principalmente das células da epiderme, estômatos e tricomas, ou em depósitos amorfos chamados de fitólitos (MITANI; MA, 2005), que funciona como uma barreira mecânica denominada “dupla camada silício-cutícula” e contribui, assim, com o aumento da rigidez e abrasividade do tecido foliar. Como consequência, o tecido foliar torna-se mais rígido e abrasivo e, por isso, menos palatável e digerível para os insetos herbívoros (GOUSSAIN et al., 2002; GOUSSAIN; PRADO; MORAES, 2005; VILELA et al., 2014), além de causar o desgaste das mandíbulas (GOUSSAIN et al., 2002), o que prejudica a habilidade de cortar o tecido foliar.

Anos atrás, acreditava-se que a barreira mecânica das plantas conferida pelo acúmulo de Si era o único mecanismo de resistência contra herbívoros e patógenos. No entanto, o estudo pioneiro de Fawer et al. (1998) indicou que o Si induz, na célula vegetal, uma sequência de reações bioquímicas que levam ao aumento da resistência da planta. Estudos posteriores deram maior suporte à hipótese de que a deposição de Si desencadeia mecanismos químicos de defesa da planta. Por exemplo, Gomes et al. (2005) mostraram um aumento de enzimas relacionadas à via do ácido jasmônico (AJ) em plantas fertilizadas com o Si, particularmente, após a herbivoria. Mais recentemente, Ye et al. (2013) demonstraram que o acúmulo de Si na planta intensifica a resposta da planta à herbivoria, pois os níveis de AJ após a herbivoria são maiores em plantas fertilizadas com o Si do que em plantas não fertilizadas. Dessa forma, o acúmulo de Si na planta não só fornece uma resistência mecânica, mas também atua como indutor bioquímico, aumentando os níveis de defesas das plantas induzidas pela herbivoria.

A rota de defesa modulada pelo AJ inclui a emissão de voláteis de planta induzidos pela herbivoria (VPIH). Os VPIH são compostos orgânicos voláteis (COVs) diferentes daqueles emitidos constitutivamente pela planta, e que constituem pistas químicas para predadores e parasitoides na localização de presas e hospedeiros. Portanto, é plausível que o acúmulo de Si influencie nas defesas induzidas indiretas da planta. Reynolds et al. (2016) sugerem que, apesar de existir relatos sobre o efeito da fertilização com Si no aumento do parasitismo do herbívoro (NIKPAY et al., 2017), pouco se sabe sobre o mecanismo envolvido nessa interação. O primeiro estudo sobre os efeitos do Si nas defesas indiretas da planta

relatou brevemente que o tratamento com o Si em plantas de pepino induziu a emissão de voláteis atraentes a predadores e, conseqüentemente, proporcionou maiores taxas de predação da praga em campo (KVEDARAS et al., 2010). Um estudo mais recente e mais detalhado mostrou que o aumento da atratividade dos VPIH de plantas de arroz fertilizadas com Si para parasitoides foi resultante de alterações quantitativas na mistura de VPIH em relação ao perfil de VPIH de plantas não fertilizadas (LIU et al., 2017). Este estudo juntamente com as evidências mostradas por Ye et al. (2013) indicam o efeito potencializador do Si sobre as defesas químicas induzidas moduladas pelo AJ.

O jasmonato de metila (MeJA) e o salicilato de metila (MeSA), derivados do AJ e do ácido salicílico (AS), são substâncias estudadas devido ao seu potencial como indutores de resistência de plantas contra herbívoros e patógenos (DICKE et al., 1999; GOLS; POSTHUMUS; DICKE, 1999; THALER, 1999a; BIRKETT et al., 2000; STOUT et al., 2002; BRUCE et al., 2003; HEIDEL; BALDWIN, 2004; OZAWA et al., 2004; LOU et al., 2005; DEGENHARDT; LINCOLN, 2006; ARIMURA et al., 2009; BRUINSMA et al., 2009; WU; BALDWIN, 2009). A aplicação desses produtos nas plantas sinalizam que a planta está sob ataque ou infecção, induzindo as rotas bioquímicas de síntese de defesas, tornando-as mais resistentes a um iminente ataque. Apesar da sua eficácia em reduzir a herbivoria devido à ativação de defesas diretas e indiretas contra os insetos herbívoros (STOUT; ZEHNDER; BAUR, 2002; ARIMURA et al., 2009; WU; BALDWIN, 2009), o AJ e AS são moduladores de diversos mecanismos fisiológicos da planta, como amadurecimento de frutos, produção de pólen e crescimento de raízes (CREELMAN; MULLET, 1997) e a aplicação de MeJA e MeSA podem prejudicar o rendimento da cultura (THALER, 1999b; REDMAN; CIPOLLINI; SCHULTZ, 2001) em detrimento do aumento da resistência contra insetos pragas. Além disso, o uso do MeJA, ou do AJ, pode resultar em um aumento de suscetibilidade da planta a patógenos devido a uma interação negativa com a rota mediada pelo AS (“*cross-talk* negativo”), que é responsável pelas defesas induzidas contra a infecção de patógenos (STOUT et al., 1998; THALER, 1999a).

Diferentemente dos derivados dos fitohormônios, o uso do Si como indutor de resistência de plantas parece ser mais vantajoso por proporcionar uma série de benefícios às plantas, aumentando o vigor e a produtividade (CREELMAN; MULLET, 1997). O acúmulo de Si, por exemplo, torna as folhas mais eretas e rígidas, favorecendo uma maior interceptação de luz, o que leva ao incremento da eficiência fotossintética (MARSCHNER, 1995) e do uso da água, alongamento celular e, conseqüentemente, ao crescimento e aumento da biomassa da planta (HOSSAIN et al., 2002; ISA et al., 2010). Além disso, ao mesmo tempo que o Si provê

resistência aos insetos pragas, também aumenta a resistência contra infecção por fitopatógenos e estresses abióticos, como vento e déficit hídrico (EPSTEIN, 1994; MARSCHNER, 1995; REYNOLDS; KEEPING; MEYER, 2009).

Uma das limitações do uso do Si é a capacidade da planta em acumular o mineral, característica que varia entre as espécies. O milho (*Zea mays* L.), assim como todas as espécies da Família Poaceae, é uma espécie vegetal acumuladora de Si, ou seja, a relação molar Silício: Cálcio nos tecidos é acima de 1,0 (MA; MIYAKE; TAKAHASHI, 2001). Por isso, a fertilização com o Si em plantações de milho é uma tática viável e que deve contribuir para um manejo mais sustentável da cultura.

O milho é uma das culturas comerciais mais importantes no mundo devido às diversas finalidades de seus produtos e subprodutos, sendo utilizado desde a alimentação animal até a indústria de alta tecnologia (GARCIA et al., 2006). No Brasil (BARROS et al., 2005; CRUZ, 2008), o terceiro produtor de milho mundial, e em diversos países da América do Sul (CRUZ, 1993; EPPO, 2018), a produção desse cereal é reduzida pelo ataque da lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae), cuja injúria resulta em um alto índice de desfolha, má formação ou não formação dos grãos; no caule as lagartas podem penetrar no colmo, causando o sintoma conhecido como “coração morto”, que leva à morte da planta (CRUZ, 1995). O prejuízo ocasionado pelo seu ataque pode gerar perdas na produção de 55% dependendo da cultivar e do estágio fenológico do milho (FIGUEIREDO; MARTINS-DIAS; CRUZ, 2006). A população da praga estava sob controle por alguns anos com o uso de híbridos de milho Bt, sendo atualmente comercializadas tecnologias que expressam principalmente os eventos Cry1Ab, Cry1F, Cry1A.105/Cry2Ab2 e Vip3Aa20. Mas, com a seleção de populações resistentes a algumas proteínas Bt (STORER et al., 2010; FARIAS et al., 2014; HUANG et al., 2014; TABASHNIK et al., 2014), a principal forma de controle é por meio de inseticidas. O uso irracional do controle químico prejudica sua ação no controle da praga, pois contribui para a seleção de populações de insetos resistentes (YU; NGUYEN; ABO-ELGHAR, 2003) e diminui as populações de agentes entomófagos, cuja ação é importante para a manutenção do controle populacional das pragas.

O percevejo *Orius insidiosus* (Say, 1832) (Hemiptera: Anthocoridae) é um predador generalista que consome vários artrópodes presas, como tripes, ácaros, afídeos, ovos de lepidópteros e lagartas jovens (BUENO, 2000; ARGOLO; BUENO; SILVEIRA, 2002). Esse inseto possui alta capacidade de busca e predação, além da habilidade de sobrevivência mesmo em situações de ausência ou escassez de presas, pois consome fontes alimentares alternativas como pólen e seiva (BURGIO; TOMMASINI; VAN LENTEREN, 2004;

CARVALHO; BUENO; CASTAÑÉ, 2011). Em cultivos de milho, a densidade populacional de *O. insidiosus* é crescente ao longo do desenvolvimento fenológico da cultura, onde as principais presas consumidas são os estágios imaturos de *S. frugiperda* (ovos e lagartas) (DE BORTOLI; OLIVEIRA, 2006). Tanto fêmeas quanto machos de *O. insidiosus* têm alta capacidade de predação de lagartas neonatas de *S. frugiperda*, porém não predam lagartas mais velhas (ISENHOUR; WISEMAN; LAYTON, 1989; DE BORTOLI; OLIVEIRA, 2006)

Neste contexto, o objetivo deste trabalho foi testar o Si como indutor de resistência direta e indireta da planta de milho contra a praga-chave, *S. frugiperda*. Diferentemente da grande parte dos estudos publicados até hoje (DATNOFF; SNYDER; KORNDORFER, 2001; GOUSSAIN et al., 2002; KVEDARAS et al., 2009; KEEPING; KVEDARAS; BRUTON, 2009; MASSEY; HARTLEY, 2009; HOU; HAN, 2010; SIDHU et al., 2013; NASCIMENTO et al., 2014; HAN et al., 2015; ALARENGA et al., 2017; NASCIMENTO et al., 2018), os quais avaliaram parâmetros biológicos de lagartas de estádios mais avançados alimentadas em plantas tratadas com Si, o presente trabalho focou no efeito da fertilização com Si no início do ciclo de desenvolvimento do inseto praga, ou seja, na preferência de oviposição e mortalidade das lagartas neonatas de *S. frugiperda*. É de extrema importância considerar tais parâmetros em um cenário de colonização pela praga em cultivos fertilizados com Si, já que comumente inicia-se pela deposição de ovos da mariposa e, conseqüentemente, o primeiro estágio larval é o mais suscetível às defesas diretas e indiretas da planta induzida pelo Si. Além disso, pouco se sabe a respeito das defesas indiretas das plantas fertilizadas com o Si (KVEDARAS et al., 2010; LIU et al., 2017), e este estudo examinou o efeito do Si sobre a atratividade da emissão de voláteis induzidos pela herbivoria de *S. frugiperda* para o predador de lagartas neonatas *O. insidiosus*.

2.2- Material e métodos

Cultivo das plantas, fertilização com Si e criação dos insetos

Sementes de milho, híbrido convencional P2530 (Pioneer), foram semeadas em vasos de polietileno (capacidade de 2L) preenchidos com, aproximadamente, 1,5 kg de solo (latossolo vermelho escuro) (ANEXO A e B) em cada vaso. Foram colocadas duas sementes em cada vaso e, cinco dias após a emergência, realizou-se o desbaste, deixando apenas uma plântula por vaso. O Si foi aplicado ao solo (“*drench*”) na forma de Ácido Silícico (H_4SiO_2) (Vertec Quimica Fina, Duque de Caxias, Brasil) a 1%, na dosagem equivalente a 0,93 ton Si

ha⁻¹ (2 ton SiO₂ ha⁻¹) (1,5 g de H₄SiO₂ dissolvido em 150 mL de água) (ALVARENGA et al., 2017) em plântulas com 5 dias após emergência (estádio fenológico V2). Ao mesmo tempo, as plantas do tratamento que não foram fertilizadas com Si (controle) receberam o mesmo volume de água.

Em todos os ensaios, foram usadas plantas de milho com 15-20 dias após emergência (estádio fenológico V4). As plantas foram mantidas durante todo o cultivo na casa-de-vegetação, sob iluminação natural e sem controle de temperatura ou umidade. As plantas foram irrigadas em dias intercalados, conforme a necessidade. Um dia antes do início dos experimentos ou da infestação com as lagartas, as plantas foram transferidas para o laboratório.

Os insetos, *S. frugiperda* e *O. insidiosus* usados nos experimentos foram obtidos de criações estabelecidas no Laboratório de Resistência de Plantas a Insetos e Laboratório de Controle Biológico, respectivamente (UFLA, Lavras, MG, Brasil). As metodologias de criação de *S. frugiperda* e *O. insidiosus* estão descritas detalhadamente em Parra (2001) e Bueno et al. (2000). Em resumo, as lagartas de *S. frugiperda* da criação foram alimentadas em dieta artificial feita a base de feijão carioca, e os adultos mantidos em gaiolas cilíndricas com solução aquosa de mel 10% e folha sulfite como substrato para oviposição. O percevejo predador foi alimentado com ovos de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879) (Lepidoptera: Pyralidae) e hastes da planta de picão (*Bidens pilosa* L.) (Asteraceae) em floração com todas as folhas retiradas, as quais também serviam para oviposição.

Análise do conteúdo de Si

Plantas de milho com 15 dias após emergência (estádio fenológico V4), foram cortadas na base do caule e armazenadas em sacos de papel (24 x 13 cm). Posteriormente, foram secas em estufa a 60 °C por um período de 48 h e moídas em moinho de facas Tipo Willey (TECNAL, equipamentos para laboratórios, Piracicaba, SP, Brasil), identificadas e acondicionadas em sacos plásticos (5 x 23 cm), sendo então encaminhadas para análise no Laboratório de Nutrição de Plantas/ Relação Solo-Planta (UFLA, Lavras, MG, Brasil). A determinação da concentração de silício na parte aérea das plantas fertilizadas com Si e controle (sem fertilização) foi determinado segundo metodologia descrita por Korndorfer et al. (2004). O experimento contou com 5 repetições.

Preferência de oviposição de *S. frugiperda*

Pupas de *S. frugiperda* foram sexadas com base no dimorfismo sexual (LUGINBILL, 1928) com o auxílio de um microscópio estereoscópico. Foram montadas gaiolas com copos de polietileno (capacidade para 50 ml) com pequenos furos em suas tampas contendo um casal em cada gaiola por um período de 48h para a cópula. Após o período de cópula, quatro fêmeas foram colocadas dentro de cada gaiola de acrílico (30 x 30 x 60 cm) onde havia duas plantas de milho, uma fertilizada com Si (Si+) e outra não (Si-). O substrato e o vaso de planta foram cobertos com papel alumínio para evitar a oviposição no solo e vaso. No interior de cada gaiola, foi colocado a base de uma placa de Petri (6 cm Ø) contendo algodão embebido com uma solução aquosa de mel a 10% para alimentação das mariposas (Figura 1A). Após 48h da liberação das fêmeas, foram contados os números de massas e de ovos nas plantas. As massas de ovos foram retiradas das plantas com um pincel fino umedecido e transferidas para placas de Petri para contagem dos ovos no microscópio estereoscópico. Os ovos foram separados da massa com o auxílio de dois pincéis finos, onde cuidadosamente foram removidos da massa através de toques suaves. Foram conduzidas 15 repetições em sala climatizada (Fitotron) (25 ± 2 °C, UR 60 ± 10 %, e fotofase de 12h).

Mortalidade de lagarta de 1º instar de *S. frugiperda*

Neste bioensaio, 20 lagartas de 1º instar foram liberadas dentro do cartucho de cada planta de milho, fertilizada ou não com Si (Si- ou Si+), e envolvida com uma gaiola de tecido “voile” para evitar o escape dos insetos. Após um intervalo de 48 h, com o auxílio de um pincel, as lagartas foram retiradas das plantas e o número de lagartas mortas foi estimado por meio da subtração do número inicial de lagartas pelo número de lagartas recuperadas em cada planta. Plantas de ambos tratamentos foram dispostas aleatoriamente no interior do laboratório (25 ± 2 °C, UR 60 ± 10 %, e fotofase de 10h), totalizando 11 repetições.

Consumo foliar por lagartas de 1º instar de *S. frugiperda*

O consumo foliar de plantas de milho Si- e Si+ por lagartas 1º instar de *S. frugiperda* foi avaliado em um ensaio sem chance de escolha em arena. A arena consistiu em uma placa de Petri (9 cm de diâmetro) com um corte horizontal no fundo da placa, de aproximadamente 1,5 cm de comprimento, para a passagem da terceira folha da planta de milho (Si- ou Si+). Foi colocado algodão entre a folha e o corte da placa para evitar o escape dos insetos (Figura 1B). Em seguida, foram liberadas 20 lagartas de primeiro instar de *S. frugiperda* dentro da placa,

que foi fechada. Desse modo, em cada repetição, as lagartas tiveram acesso a, aproximadamente, 8 cm de comprimento da porção apical da folha da planta de milho, sem secção do material vegetal. Após 7 h do início da herbivoria, as lagartas foram retiradas, e a folha cortada e fotografada para posterior análise da área foliar consumida usando o *software* ImageJ (National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, EUA). As plantas foram dispostas aleatoriamente no interior do laboratório (25 ± 2 °C, UR 60 ± 10 %, e fotofase de 10h), totalizando 10 repetições de cada tratamento.

Ganho de massa de lagartas de 3º instar de *S. frugiperda*

Inicialmente, 10 lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* foram colocadas por 12h em estufa a 60 °C e, em seguida, individualmente pesadas em balança analítica (Marte AY220) (Marte balanças e aparelhos de precisão Ltda., Santa Rita do Sapucaí, MG, Brasil), para estimativa da massa seca inicial, que foi considerada a média das 10 repetições. Um segundo grupo de lagartas vivas de 3º instar, da mesma geração que as lagartas anteriores, de *S. frugiperda* foram colocadas em plantas de milho (Si- ou Si+) (1 lagarta/planta) envoltas por uma gaiola cilíndrica do tipo “clip-cage” (1 cm de altura x 2 cm de diâmetro) (Figura 1C), totalizando 13 repetições de cada tratamento. Diariamente, as gaiolas com as lagartas foram deslocadas na planta para que sempre houvesse alimento disponível. Após 72h, as lagartas foram coletadas e desidratadas em estufa (12h a 60°C) e pesadas para a obtenção da massa seca. O ganho de massa foi estimado subtraindo a massa seca final pela massa seca média inicial (obtido com a alíquota das 10 lagartas). As plantas foram dispostas aleatoriamente no interior do laboratório (25 ± 2 °C, UR 60 ± 10 %, e fotofase de 10h).

Preferência olfativa de *O. insidiosus*

Avaliou-se a resposta olfativa de fêmeas e machos adultos (razão sexual 2:1) do predador *O. insidiosus*, com 1 a 7 dias de idade, frente aos odores da planta de milho em um olfatômetro em ‘Y’ (18 cm de comprimento, 3 cm Ø interno e um ângulo de 120° entre os braços). A parte aérea das plantas foram cobertas com sacos de Polietileno tereftalato (PET) (41 cm x 33 cm) (Wyda, Sorocaba, SP, Brasil) com duas aberturas para conexões de mangueiras para entrada e saída de ar. Um compressor succionou o ar do ambiente para o interior do sistema de olfatometria. Ao entrar no sistema, o ar foi purificado pela passagem por um filtro de carvão ativado, umidificado, e conduzido para os sacos com as plantas e, por

último, para os braços distais do olfatômetro. O fluxo de ar no sistema foi calibrado em 0,6 L/min. Um inseto foi introduzido no braço central do olfatômetro em cada repetição e a escolha foi avaliada por até 5 min. Registrou-se a escolha por um dos tratamentos quando o inseto ultrapassou a linha tracejada de um dos braços distais, localizada a 7,5 cm da intersecção, e permaneceu por, pelo menos, 10 segundos nessa região. Se, após os 5 minutos, o inseto não tivesse escolhido um dos braços, ele era descartado e considerado como “não resposta”. Os insetos foram usados nos ensaios apenas uma vez e, a cada 10 repetições, as plantas e o olfatômetro foram trocados.

Foi avaliada a resposta olfativa do *O. insidiosus* frente às seguintes combinações de tratamentos: (i) planta intacta não fertilizada (Si-) *versus* ar limpo; (ii) planta intacta fertilizada (Si+) *versus* ar limpo; (iii) planta não fertilizada e infestada por *S. frugiperda* (Si-SF) *versus* planta Si-; (iv) planta fertilizada e infestada por *S. frugiperda* (Si+ SF) *versus* planta Si+; (v) planta Si- *versus* planta Si+; (vi) planta Si+SF *versus* planta Si-SF. A infestação das plantas (Si- ou Si+) por *S. frugiperda* foi realizada no laboratório, baseada em testes preliminares, com 50 lagartas de 1º instar de *S. frugiperda* 24h antes do início dos experimentos. As lagartas foram colocadas no cartucho de plantas de milho, que foram envolvidas com uma gaiola de tecido “voile” para evitar o escape dos insetos. As plantas intactas (Si- ou Si+) permaneceram sob as mesmas condições que as plantas infestadas (engaioladas e nas mesmas condições abióticas), porém sem a adição das lagartas.

Os experimentos foram conduzidos em laboratório (25 ± 2 °C, UR 60 ± 10 %, e fotofase de 10h) entre 09 e 16h, cada ensaio de olfatométrica consistiu em, pelo menos, 38 respostas usando 4 plantas de cada tratamento.

Análise estatística

Os dados foram submetidos aos testes Shapiro-Wilk e Bartlett para verificação dos pressupostos de normalidade e homocedasticidade, respectivamente. As médias obtidas nos experimentos de fertilização com Si, mortalidade de lagartas e do consumo foliar foram comparadas pelo teste *t* de Student. Os dados de escolha nos ensaios de preferência de oviposição e ganho de massa das lagartas, foram analisados por modelos lineares generalizados (generalized linear models – glm) com distribuição quasipoisson e gamma, respectivamente. As proporções de escolha do *O. insidiosus* nos ensaios de olfatométrica foram analisadas pelo teste binomial. As análises foram realizadas no pacote estatístico RStudio (University of Auckland, Auckland, Nova Zelândia).

2.3- Resultados

Análise do conteúdo de Si

Plantas fertilizadas com Si (Si+) apresentaram, em média, duas vezes mais Si em suas folhas do que plantas não fertilizadas com Si (Si-) (Figura 2, teste t , $P = 0,002$).

Preferência de oviposição de *S. frugiperda*

Em testes de dupla escolha, fêmeas de *S. frugiperda* depositaram um maior número de posturas (≈ 2 vezes maior) (massas de ovos), assim como número total ovos, em plantas Si+ em relação às plantas Si- (Figura 3A e B, glm, massas de ovos: $P = 0,001$; total de ovos: $P = 0,015$).

Mortalidade de lagartas de 1º instar de *S. frugiperda*

A mortalidade de lagartas de 1º instar de *S. frugiperda*, após um período de 48 h, foi maior (≈ 6 vezes maior) em plantas Si+ em comparação com Si- (Figura 4, teste t , $P = 0,003$).

Consumo foliar de lagartas de 1º instar de *S. frugiperda*

Em testes sem chance de escolha, as lagartas de 1º instar de *S. frugiperda* consumiram uma área foliar semelhante em plantas Si- e Si+, após um período de 7 h do início do ensaio (Figura 5, teste t , $P = 0,630$).

Ganho de massa de lagartas de 3º instar de *S. frugiperda*

As lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* alimentadas em plantas Si-, após um período de 72h, ganharam mais massa (≈ 2 vezes maior) em relação àquelas alimentadas em plantas Si+ (Figura 6, glm, $P = 0,006$). Diferentemente das lagartas de 1º instar, não houve mortalidade de lagartas de 3º instar alimentadas em Si- ou Si+, durante 72 h.

Resposta olfativa de *O. insidiosus*

O predador *O. insidiosus* não foi atraído pelos voláteis de plantas de milho não infestadas com ou sem fertilização com Si (Figura 7, teste binomial, Si- vs. ar limpo: $P = 0,143$; Si+ vs. ar limpo: $P = 0,417$). No entanto, quando os predadores foram expostos aos odores das plantas não infestadas *versus* plantas infestadas, eles preferiram as plantas infestadas pelas lagartas de *S. frugiperda*, independentemente da aplicação do Si (Figura 7, Si- vs. Si- infestada: $P = 0,033$; Si+ vs. Si+ infestada: $P = 0,044$). O predador não diferenciou entre os voláteis das plantas Si- ou Si+ não infestadas (Figura 7, $P = 0,417$). Contudo, quando *O. insidiosus* teve chance de escolha entre os odores liberados pelas plantas Si- e Si+, ambas infestadas pela sua presa, o percevejo se orientou preferencialmente pelos voláteis induzidos pela herbivoria das plantas Si+ (Figura 7, $P = 0,005$).

2.4- Discussão

Diversos estudos demonstraram que o acúmulo de Si na planta leva ao aumento da resistência direta da planta contra lagartas, diminuindo o consumo foliar, e afetando negativamente a sua biologia (GOUSSAIN et al., 2002; KVEDARAS et al., 2009; KEEPING; KVEDARAS; BRUTON, 2009; HOU; HAN, 2010; SIDHU et al., 2013; NASCIMENTO et al., 2014; HAN et al., 2015; HAN et al., 2016; JEER et al., 2016; REYNOLDS, et al., 2016; ALVARENGA et al., 2017; NASCIMENTO et al., 2018). No entanto, essa literatura carece de informações sobre o período inicial do desenvolvimento do inseto em plantas fertilizadas com Si, como a seleção hospedeira de oviposição e o desempenho das lagartas neonatas, parâmetros importantes considerando que a colonização de novas áreas por lepidópteros ocorre, principalmente, pelas fêmeas adultas.

O presente estudo mostrou que as fêmeas de *S. frugiperda* preferem depositar seus ovos em plantas não fertilizadas frente a plantas fertilizadas com Si (Figura 3), indicando que a probabilidade de infestação inicial em plantios de milho tratados com Si é menor do que áreas sem fertilização pelo mineral. Esse efeito da fertilização com Si na seleção hospedeira para a oviposição foi reportado anteriormente para mosca branca *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemiptera: Aleyrodidae) biótipo B em plantas da categoria de acúmulo intermediário de Si (CORRÊA et al., 2005; ALMEIDA et al., 2008; PEIXOTO et al., 2011), mas não para lepidópteros.

A oviposição reduzida em plantas fertilizadas com Si pode estar relacionada ao fato das fêmeas de *S. frugiperda* preferirem depositar seus ovos em plantas que assegurem o desenvolvimento e a sobrevivência da prole (hipótese de preferência da fêmea-desempenho da

prole de Thompson, 1988). Plantas fertilizadas com o Si reduzem a sobrevivência e ganho de peso das lagartas de *S. frugiperda* (GOUSSAIN et al., 2002; NASCIMENTO et al., 2014; ALVARENGA et al., 2017), como também confirmados no presente estudo. Apesar do consumo do tecido vegetal ter sido similar nos dois tratamentos (Figura 5), houve uma maior mortalidade de lagartas neonatas em plantas fertilizadas com Si em relação às plantas controle (Figura 4), sugerindo um efeito de antibiose. Dessa forma, em adição ao menor número de ovos depositados por *S. frugiperda*, ocorre também uma maior mortalidade das lagartas neonatas em plantas fertilizadas com Si, o que deve contribuir para reduzir os níveis de infestação pela *S. frugiperda* em comparação com áreas não fertilizadas com Si.

Lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* foram menos suscetíveis que neonatas às defesas induzidas pelo acúmulo de Si na planta de milho, já que não houve mortalidade nos ensaios. Apesar disso, lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* tiveram um menor ganho de peso quando alimentadas em plantas fertilizadas com Si em relação às lagartas do controle (Figura 6). Esta aparente ineficiência em converter o alimento ingerido em massa corporal também foi relatada para outros lepidópteros, como *Eldana saccharina* Walker, 1865 (Lepidoptera: Pyralidae) (KVEDARAS; KEEPING, 2007), *Spodoptera exempta* Walker, 1857 (Lepidoptera: Noctuidae) (MASSEY; HARTLEY, 2009) e *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée, 1854) (Lepidoptera: Pyralidae) (HAN, et al., 2015).

A alta concentração de Si nas folhas pode aumentar o volume da dieta, visto que os insetos não conseguem ingerir quantidades suficientes de nutrientes e água (PETERSON; SCRIBER; COORS, 1988), levando a um aumento da taxa de consumo alimentar em função da má qualidade da dieta. Contudo, não foi observado diferença significativa na área foliar consumida por lagartas de primeiro instar de *S. frugiperda* em plantas de milho fertilizadas ou não com Si, evidenciando a capacidade limitada deste inseto em aumentar a taxa de consumo em função de uma dieta de má qualidade, resultados congruentes com os estudos de Lee et al. (2003) e Massey e Hartley (2009).

Esses efeitos deletérios da fertilização do milho com o Si nas lagartas de *S. frugiperda* devem ser resultantes do acúmulo do próprio mineral na folha, que aumenta a resistência física da planta contra herbívoros, e da interação do Si com a rota do AJ (YE et al., 2013), que resultam em defesas químicas com propriedades antibióticas (BOWLES, 1990; STOUT; WORKMAN; DUFFEY, 1994; GOMES et al., 2008; RANGER et al., 2009) e que reduzem a qualidade nutricional dos alimentos e digestibilidade (FELTON; DUFFEY, 1990; FELTON; SUMMERS; MUELLER, 1994).

Além das defesas diretas, a fertilização com Si alterou as defesas indiretas da planta de milho, o que dá suporte à interação do Si com a rota do AJ (GOMES et al., 2005; YE et al., 2013), visto que a emissão de voláteis induzidos pela herbivoria são, na maior parte, derivados de rotas moduladas por esse fitohormônio (WASTERACK; HAUSE, 2013).

Em olfatométria, o predador, *O. insidiosus*, preferiu a mistura de voláteis de plantas que continham sua presa (lagartas neonatas de *S. frugiperda*) frente a plantas não infestadas, independentemente do regime de Si (Figura 7). Já era esperado que o predador fosse atraído pelos voláteis da planta infestada sem a fertilização com o Si (CARVALHO; BUENO; CASTAÑÉ, 2011). Mas, devido à carência de estudos do efeito do Si sobre as defesas indiretas das plantas, era possível que a fertilização com Si ativasse as defesas induzidas nas plantas não infestadas de modo que o predador fosse atraído por essas plantas e o Si tivesse um impacto negativo na localização da presa. Essa hipótese foi descartada, pois o predador não discriminou entre a planta não infestada fertilizada com Si vs. ar limpo. Por outro lado, o acúmulo de Si na planta aumentou a atratividade dos voláteis induzidos pela herbivoria, já que *O. insidiosus* preferiu a emissão de plantas fertilizadas e infestadas frente a plantas não fertilizadas e infestadas. Esta maior atratividade da emissão de voláteis da planta fertilizada com Si deve ser resultante da interação sinérgica do Si com a rota do AJ (Ye et al., 2013), já que a magnitude da injúria foliar pelas neonatas foi similar em plantas fertilizadas ou não fertilizadas.

O aumento da atratividade das plantas infestadas com as presas para o predador é mais um efeito benéfico, sob o ponto de vista aplicado, da fertilização de plantas com Si. Alguns estudos mostram que a fertilização com Si aumenta o parasitismo e a predação de lepidópteros (KVEDARAS et al., 2010; LIU et al., 2017), mas, pouco se sabe sobre o mecanismo responsável por esse incremento no controle biológico. Recentemente, Liu et al. (2017) demonstraram efetivamente que o aumento do parasitismo em plantios fertilizados com Si deve-se a alterações sutis em proporções de alguns compostos na mistura de voláteis induzidos pela herbivoria que são modulados pela via do AJ. Nesse estudo, os autores verificaram que a fertilização com Si não tem efeito em plantas mutantes com genes sensíveis ao AJ silenciados, demonstrando como a interação entre Si e AJ é importante na expressão de defesas contra herbívoros.

Dessa maneira, o presente estudo indica que o uso do Si como indutor de resistência contra pragas deve ser mais vantajoso do que se acreditava, pois a fertilização com Si deve reduzir a colonização e a infestação inicial pela lagarta-do-cartucho em áreas de milho (Figura 8). De acordo com os resultados apresentados, as fêmeas de *S. frugiperda* devem depositar um

número reduzido de ovos em plantas fertilizadas com Si. Após a eclosão das neonatas, parte delas irá morrer devido à resistência direta da planta induzida pelo Si. Se houver inimigos naturais dos estágios iniciais de *S. frugiperda*, como *O. insidiosus*, na área, haverá uma redução ainda maior da população de lagartas neonatas devido ao recrutamento desses inimigos pelos VPIH das plantas fertilizadas com Si e infestadas. Espera-se, ainda, que os indivíduos de *S. frugiperda* sobreviventes e que atinjam a maturidade sexual reproduzam-se menos, já que a alimentação em plantas fertilizadas com Si reduz a fecundidade das fêmeas (ALVARENGA et al., 2017; NASCIMENTO et al., 2018). Todos esses efeitos do acúmulo do Si na planta sobre a biologia e o comportamento do inseto devem reduzir a infestação inicial de *S. frugiperda* em áreas de milho, além de manter a densidade populacional em níveis baixos de modo que não haja danos econômicos às lavouras. Estudos, em campo, devem avaliar a potencialidade da fertilização do Si integrado ao controle biológico em controlar a população de *S. frugiperda* a um nível que não cause dano econômico à cultura do milho e que reduza a dependência do controle químico. Além disso, os resultados desse estudo abrem caminhos para novas investigações sobre quais são os mecanismos responsáveis pela não preferência de fêmeas de *S. frugiperda* por plantas fertilizadas com o Si (aspectos táteis e/ou químicos voláteis), e as modificações na emissão de VPIH das plantas de milho fertilizada com Si que aumentam a atratividade do terceiro nível trófico.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, G. D.; PRATISSOLI, D.; HOLTZ, A. M.; VICENTINI, V. B. Fertilizante organomineral como indutor de resistência contra a colonização da mosca branca no feijoeiro. **IDESIA**, v. 26, p. 29-32, 2008.
- ALVARENGA, R.; MORAES, J. C.; AUAD, A. M.; COELHO, M.; NASCIMENTO, A. M. Induction of resistance of corn plants to *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) by application of silicon and gibberellic acid. **Bulletin of Entomological Research**, v. 107, p.527-533, 2017.
- ARGOLO, V. M.; BUENO, V. H. P.; SILVEIRA, L. C. P. Influência do fotoperíodo na reprodução e longevidade de *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae). **Neotropical Entomology**, v. 31, p. 257-261, 2002.
- ARIMURA, G. I.; MATSUI, K.; TAKABAYASHI, J. Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: proximate factors and their ultimate functions. **Plant Cell Physiology**, v. 50, p. 911-923, 2009.
- BARROS, R. G.; ALBERNAZ, K. C.; TAKATSUKA, F. S.; CZEPAK, C.; FERNANDES, P. M.; TOFOLI, G. R. Eficiência de inseticidas no controle de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) na cultura do algodoeiro. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 35, p. 179-182, 2005.
- BIRKETT, M. A.; CAMPBELL, C. A. M.; CHAMBERLAIN, K.; GUERRIERI, E.; HICK, A. J.; MARTIN, J. L.; MATTHES, M.; NAPIER, J. A.; PETTERSSON, J.; PICKETT, J. A.; POPPY, G. M.; POW, E. M.; PYE, B. J.; WADHAMS, L. J.; WOODCOCK, C. M. New roles of cisjasmone as an insect semiochemicals and in plant defense. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 97, p. 9329-9334, 2000.
- BOWLES D. J. Defense-related proteins in higher plants. **Annual Review of Biochemistry**, v.59, p. 873-907, 1990.
- BRUCE, T. J. A.; MARTIN, J. L.; PICKETT, J. A.; PYE, B. J.; SMART, L. E.; WADHAMS, L. J. Cis-Jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius) (Homoptera: Aphididae). **Pest Management Science**, v. 59, p. 1031-1036, 2003.
- BRUINSMA, M.; POSTHUMUS, M. A.; MUMM, R.; MUELLER, M. J.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. Jasmonic acid-induced volatiles of *Brassica oleracea* attract parasitoids: effects of time and dose, and comparison with induction by herbivores. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, p. 2575-2587, 2009.
- BUENO, V. H. P. **Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade**. Lavras: UFLA, p. 69-90, 2000.
- BURGIO, G.; TOMMASINI, M.G.; VAN LENTEREN, J.C. Population dynamics of *Orius laevigatus* and *Frankliniella occidentalis*: a mathematical modeling approach. **Bulletin of Insectology**, v. 57, p. 131-135, 2004.

CARVALHO, L. M.; BUENO, V. H. P.; CASTAÑÉ, C. Olfactory response towards its prey *Frankliniella occidentalis* of wild and laboratory-reared *Orius insidiosus* and *Orius laevigatus*. **Journal of Applied Entomology**, v. 135, p. 177-183, 2011.

CORRÊA, R. S. B.; MORAES, J. C.; AUAD, A. M.; CARVALHO, G. A. Silicon and Acibenzolar-S-Methyl as Resistance Inducers in Cucumber, against the Whitefly *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) Biotype B. **Neotropical Entomology**, v. 34, p. 429-433, 2005.

CREELMAN, R. A.; MULLET, J. E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 48, p. 355-381, 1997.

CRUZ, I. A lagarta-do-cartucho na cultura do milho. EMBRAPA-CNPMS (Circular técnica, 21), p. 45, 1995.

CRUZ, I. Manual de identificação de pragas do milho e de seus principais agentes de controle biológico. EMBRAPA, p. 192, 2008.

CRUZ, I. Recomendações técnicas para o cultivo do milho: principais pragas e seu controle. EMBRAPA, SPI (Recomendação Técnica, 1), p. 204, 1993.

DATNOFF, L. E.; SNYDER, G. H.; KORNDORFER, G. H. Silicon on agriculture. **Elsevier Science**, p. 424, 2001.

DE BORTOLI, S. A.; OLIVEIRA, J. E. M. Densidade populacional e comportamento de predação de *Orius insidiosus* (Say, 1832) (Hemiptera: Anthocoridae) em agroecossistemas de algodoeiro e milho. **Boletín de Sanidad Vegetal - Plagas**, Madrid, v. 32, p. 465-471, 2006.

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

DICKE, M.; GOLS, R.; LUDEKING, D.; POSTHUMUS, M. A. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore attracting plant volatiles in *Lima bean* plants. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, p. 1907-1922, 1999.

EPPO Global Database. *Spodoptera frugiperda* (LAPHFR). Disponível em: <<https://gd.eppo.int/taxon/LAPHFR/distribution>> Acesso em: 09 fev. 2015.

EPSTEIN, E. Anomaly of silicon in plant biology. **Proceedings National of Academy Science**, v. 91, p. 11-17, 1994.

FARIAS, J. R.; ANDOW, D. A.; HORIKOSHI, R. J.; SORGATTO, R. J.; FRESIA, P.; SANTOS, A. C.; OMOTO, C. Field-evolved resistance to Cry1F maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. **Crop Protection**, v. 64, p. 150-158, 2014.

FAWER, A.; ABOU-ZAID, M.; MENZIES, J. G.; BÉLANGER, R. R. Silicon mediated accumulation of flavonoid phytoalexins in Cucumber. **Phytopathology**, v. 88, p. 396-401, 1998.

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

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

FIGUEIREDO, M. L. C.; MARTINS-DIAS, A. M. P.; CRUZ, I. Relação entre a lagarta-do-cartucho e seus agentes de controle biológico natural na produção de milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, p. 1693-1698, 2006.

GALLO, D. et al. **Manual de entomologia agrícola**. Piracicaba: FEALQ, p. 920, 2002.

GARCIA, J. C.; MATTOSO, M. J.; DUARTE, J. O.; CRUZ, J. C. Aspectos Econômicos da Produção e Utilização do Milho. EMBRAPA (Circular técnica, 74), 2006.

GOLS, R.; POSTHUMUS, M. A.; DICKE, M. Jasmonic acid induces the production of gerbera volatiles that attract the biological control agent *Phytoseiulus persimilis*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 93, p. 77-86, 1999.

GOMES, F. B.; MORAES, J. C.; SANTOS, C. D. D.; ANTUNES, C. S. Use of silicon as inductor of the resistance in potato to *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, v. 37, p. 185-190, 2008.

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

GOUSSAIN, M. M.; MORAES, J. C.; CARVALHO, J. G.; NOGUEIRA, N. L.; ROSSI, M. L. Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). **Neotropical Entomology**, v. 31, p. 305-310, 2002.

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

HAN, Y.; LEI, W.; WEN, L.; HOU, M. Silicon-mediated resistance in a susceptible rice variety to the rice leaf folder, *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée (Lepidoptera: Pyralidae). **PLoS ONE**, v. 10, p. 1-13, 2015.

HAN, Y.; LI, P.; GONG, S.; YANG, L.; WEN, L.; HOU, M. Defense responses in rice induced by silicon amendment against infestation by the leaf folder *Cnaphalocrocis medinalis*. **PloS ONE**, v. 11, 2016.

HEIDEL, A. J.; BALDWIN, I. T. Microarray analysis of salicylic acid- and jasmonic acid-signalling in responses of *Nicotiana attenuata* to attack by insects from multiple feeding guilds. **Plant, Cell Environment**, v. 27, p. 1362-1373, 2004.

HUANG, F.; QURESHI, J. A.; MEAGHER JR., R. L.; REISIG, D. D.; HEAD, G. P.; ANDOW, D. A.; NI, X.; KERNS, D.; BUNTIN, G. D.; NIU, Y.; YANG, F.; DANGAL, V. Cry1F resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: single gene versus pyramided Bt maize. **PLoS ONE**, 2014.

HOSSAIN, M. T.; MORI, R.; SOGA, K.; WAKABAYASHI, K.; KAMISAKA, S.; FUJII, S.; YAMAMOTO, R.; HOSON, T. Growth promotion and an increase in cell wall extensibility by silicon in rice and some other Poaceae seedlings. **Journal of Plant Research**, v. 115, p. 23-27, 2002.

HOU, M.; HAN, Y. Silicon-mediated rice plant resistance to the *Asiatic rice* borer (Lepidoptera: Crambidae): Effects of silicon amendment and rice varietal resistance. **Journal of Economic Entomology**, v. 103, p. 1412-1419, 2010.

ISA, M.; BAI, S.; YOKOYAMA, T.; MA, J. F.; ISHIBASHI, Y.; YUASA, T.; IWAYA-INOUE, M. Silicon enhances growth independent of silica deposition in a low-silica rice mutant, lsi1. **Plant and Soil**, v. 331, p. 361-375, 2010.

ISENHOUR D. J.; WISEMAN B. R.; LAYTON R. C. Enhanced predation by *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) on larvae of *Heliothis zea* and *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) caused by prey feeding on resistant corn genotypes. **Environmental Entomology**, v. 18, n. 2, p. 418–422, 1989.

JEER, M.; TELUGU, U. M.; VOLETI, S. R.; PADMAKUMARI, A. P. Soil application of silicon reduces yellow stem borer, *Scirpophaga incertulas* (Walker) damage in rice. **Journal of Applied Entomology**, v. 141, n. 3, p. 189-201, 2017.

KEEPING, M. G.; KVEDARAS, O. L.; BRUTON, A. G. Epidermal silicon in sugarcane: Cultivar differences and role in resistance to sugarcane borer *Eldana saccharina*. **Environmental and Experimental Botany**, v. 66, p. 54-60, 2009.

KORNDORFER, G. H.; PEREIRA, H. S.; NOLLA, A. Análise de silício no solo, planta e fertilizante. Uberlândia: GPSi-ICIAG-UFU (Boletim técnico, 02), 2004.

KVEDARAS, O. L.; AN, M.; CHOI, Y. S.; GURR, G. M. Silicon enhances natural enemy attraction and biological control through induced plant defences. **Bulletin of entomological research**, v. 100, p. 367-371, 2010.

KVEDARAS, O. L.; BYRNE, M. J.; COOMBES, N. E.; KEEPING, M. G. Influence of plant silicon and sugarcane cultivar on mandibular wear in the stalk borer *Eldana saccharina*. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 11, p. 301-306, 2009.

KVEDARAS, O. L.; KEEPING, M. G. Silicon impedes stalk penetration by the borer *Eldana saccharina* in sugarcane. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 125, p. 103110, 2007.

LEE, K. P.; RAUBENHEIMER, D.; BEHMER, S. T.; SIMPSON, S. J. A correlation between macronutrient balancing and insect host-plant range: evidence from the specialist caterpillar *Spodoptera exempta* (Walker). **Journal of Insect Physiology**, v. 49, p. 1161-1171, 2003.

LIU, J.; ZHU, J.; ZHANG, P.; HAN, L.; REYNOLDS, O. L.; ZENG, R.; WU, J.; SHAO, Y.; YOU, M.; GURR, G. M. Silicon supplementation alters the composition of herbivore induced plant volatiles and enhances attraction of parasitoids to infested rice plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p.1265, 2017.

LOU, Y. G.; MA, B.; CHENG, J. A. Attraction of the parasitoid *Anagrus nilaparvatae* to rice volatiles induced by the rice brown planthopper *Nilaparvata lugens*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 31, p. 2357-2372, 2005.

LUGINBILL, P. The Fall Armyworm. Washington: United States Department of Agriculture. (United States Department of Agriculture. Technical Bulletin, 34), p. 91, 1928.

MA, J. F.; MIYAKE, Y.; TAKAHASHI, E. Silicon as a beneficial element for crop plants. In: DATINOFF, L. E.; SNYDER, G. H.; KORNDORFER, G. H. (Ed.). Silicon in agriculture. **Elsevier Science**, p. 17-39, 2001.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants**. 2^o ed. London: Academic, p. 889, 1995.

MASSEY, F. P.; HARTLEY, S. E. Physical defences wear you down: progressive and irreversible impacts of silica on insect herbivores. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 281-291, 2009.

MITANI, N.; MA, J. F. Uptake system of silicon in different plant species. **Journal of Experimental Botany**, v. 56, p. 1255- 1261, 2005.

NASCIMENTO, A. M.; ASSIS, F. A.; MORAES, J. C.; SAKOMURA, R. Não preferência a *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) induzida em arroz pela aplicação de silício. **Brazilian Journal of Agricultural Science**, v. 9, p. 215-218, 2014.

NASCIMENTO, A. M.; ASSIS, F. A.; MORAES, J. C.; SOUZA, B. H. S. Silicon application promotes rice growth and negatively affects development of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith). **Journal of Applied Entomology**, v. 142, p. 241-249, 2018.

NIKPAY, A.; NEJADIAN, E. S.; GOLDASTE, S.; FARAZMAND, H. Efficacy of Silicon Formulations on Sugarcane Stalk Borers, Quality Characteristics and Parasitism Rate on Five Commercial Varieties. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, India Section B: Biological Sciences, v. 87, p. 289-297, 2017.

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

PEIXOTO, M. L.; MORAES, J. C.; SILVA, A. A.; ASSIS, F. A. Efeito do silício na preferência para oviposição de *Bemisia tabaci* biótipo b (GENN.) (Hemiptera: Aleyrodidae) em plantas de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 35, p. 478-481, 2011.

PETERSON, S. S.; SCRIBER, J. M.; COORS, J.G. Silica, cellulose and their interactive effects on the feeding performance of the southern armyworm *Spodoptera eridania* (Cramer)

(Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 61, p. 169-177, 1988.

OZAWA, R.; SHIOJIRI, K.; SABELIS, M. W.; ARIMURA, G.; NISHIOKA, T.; TAKABAYASHI, J. Corn plants treated with jasmonic acid attract more specialist parasitoids, thereby increasing parasitization of the common armyworm. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, p. 1797-1808, 2004.

RANGER, C. M.; SINGH, A. P.; FRANTZ, J. M.; CAÑAS, L.; LOCKE, J. C.; REDING, M. E.; VORSA, N. Influence of silicon on resistance of *Zinnia elegans* to *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). **Environmental Entomology**, v. 38, p. 129-136, 2009.

REDMAN, A. M.; CIPOLLINI, D. F.; SCHULTZ, J. C. Fitness costs of jasmonic acid-induced defense in tomato, *Lycopersicon esculentum*. **Oecologia**, v. 126, p. 380-385, 2001.

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

REYNOLDS, O. L.; PADULA, M. P.; ZENG, R.; GURR, G. M. Silicon: Potential to Promote Direct and Indirect Effects on Plant Defense Against Arthropod Pests in Agriculture. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, 2016.

SIDHU, J. K.; STOUT, M. J.; BLOUIN, D. C.; DATNOFF, L. E. Effect of silicon soil amendment on performance of sugarcane borer, *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) on rice. **Bulletin of Entomological Research**, v. 103, p. 656-664, 2013.

STORER, N. P.; BABCOCK, J. M.; SCLENZ, M.; MEADE, T.; THOMPSON, G. D.; BING, J. W.; HUCKABA, R. Discovery and characterization of field resistance to Bt maize: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico. **Journal of Economic Entomology**, v. 103, p. 1031-1038, 2010.

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

STOUT, M. J.; WORKMAN, K. V.; BOSTOCK, R. M.; DUFFEY, S. S. Stimulation and attenuation of induced resistance by elicitors and inhibitors of chemical induction in tomato (*Lycopersicon esculentum*) foliage. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 86, p. 267-279, 1998.

STOUT, M. J.; ZEHNDER, G. W.; BAUR, M. E. Potential for the use of elicitors of plant resistance in arthropod management programs. **Arch Insect Biochemistry**, v. 51, p. 222-235, 2002.

TABASHNIK, B. E.; BRÉVAULT, T.; CARRIÈRE, Y. Insect resistance to genetically engineered crops: successes and failures. **Agricultural and Environmental Biotechnology**, 2014.

THALER, J. S. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores. **Nature**, v. 399, p. 686-688, 1999a.

THALER, J. S. Induced resistance in agricultural crops: effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants. **Environmental Entomology**, v. 28, p. 30-37, 1999b.

THOMPSON, J. N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of off spring in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 47, p. 3-14, 1988.

VILELA, M.; MORAES, J. C.; ALVES, E.; SANTOS-CIVIDANES, T. M.; SANTOS, F. A. Induced resistance to *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae) via silicon application in sugarcane. **Revista Colombiana de Entomología**, v.40, p. 44-48, 2014.

WASTERNAK, C.; HAUSE, B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. **Annals of Botany**, v. 111, p. 1021-1058, 2013.

WU, J. Q.; BALDWIN, I. T. Herbivory-induced signaling in plants: perception and action. **Plant, Cell Environment**, v. 32, p. 1161-1174, 2009.

YE, M.; SONG, Y.; LONG, J.; WANG, R.; BAERSON, S. R.; PAN, Z.; ZHU-SALZMAN, K.; XIE, J.; CAI, K.; LUO, S.; ZENG, R. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. **PNAS**, v. 110, p. 631-639, 2013.

YU, S. J.; NGUYEN, S. N.; ABO-ELGHAR, G. E. Biochemical characterization of insecticide resistance in the fall armyworm. **Pesticide Biochemistry and Physiology**, v. 77, p. 1-11, 2003.

FIGURAS



A



B



C

Figura 1- Experimentos de defesa direta da planta de milho fertilizada, ou não, com o Si contra *Spodoptera frugiperda*. Preferência de oviposição de *S. frugiperda* (A), Consumo foliar por lagartas de 1º instar de *S. frugiperda* (B), Ganho de peso de lagartas de 3º instar de *S. frugiperda* (C).

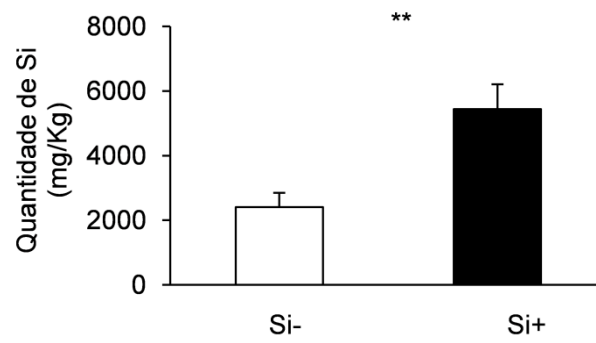


Figura 2- Conteúdo de Silício translocado na parte aérea (mg/Kg) (média \pm erro padrão) de plantas de milho não fertilizadas (Si-) e fertilizadas com Si (Si+).

** diferença significativa em 1% de acordo com o teste *t* de Student.

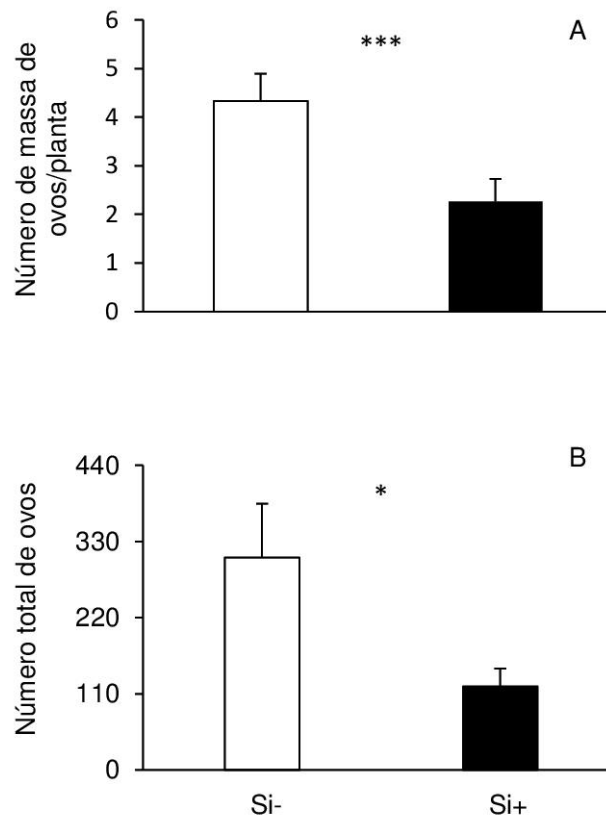


Figura 3- Preferência de oviposição de *Spodoptera frugiperda* em plantas de milho não fertilizadas (Si-) e fertilizadas com Si (Si+). Número total de massa de ovos/planta (média \pm erro padrão) (A), Número total de ovos por planta (média \pm erro padrão) (B).

* diferença significativa em 5% de acordo com o teste de modelos lineares generalizados (generalized linear models – glm) com distribuição quasipoisson, *** diferença significativa em 0,1% de acordo com o teste de modelos lineares generalizados (generalized linear models – glm) com distribuição quasipoisson.

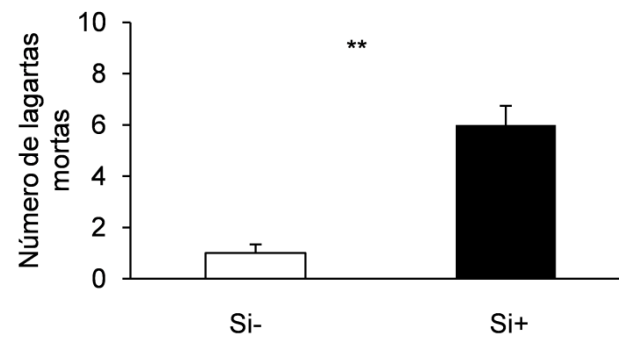


Figura 4- Mortalidade de lagarta de 1º instar de *Spodoptera frugiperda* (média \pm erro padrão) em plantas de milho não fertilizadas (Si-) e fertilizadas com Si (Si+).

** diferença significativa em 1% de acordo com o teste *t* de Student.

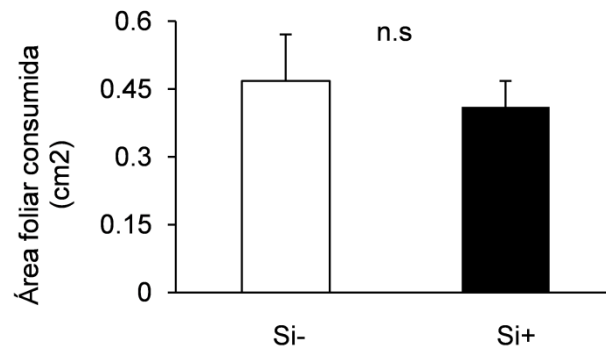


Figura 5- Consumo foliar por lagartas de 1º instar de *Spodoptera frugiperda* (média \pm erro padrão cm²) em plantas de milho não fertilizadas (Si-) e fertilizadas com Si (Si+).
n.s não significativo.

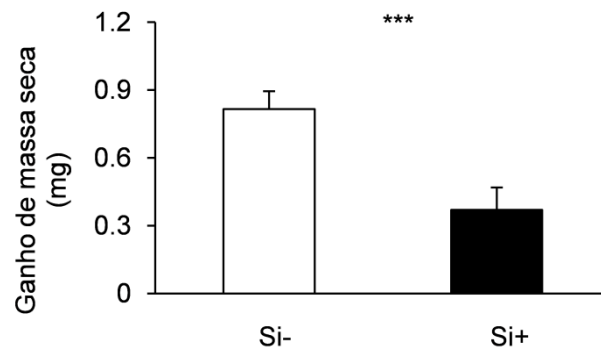


Figura 6- Ganho de massa seca de lagartas de 3º instar de *Spodoptera frugiperda* (média \pm erro padrão mg) em plantas de milho não fertilizadas (Si-) e fertilizadas com Si (Si+).
*** diferença significativa em 1% de acordo com o teste de modelos lineares generalizados (generalized linear models – glm) com distribuição gamma.

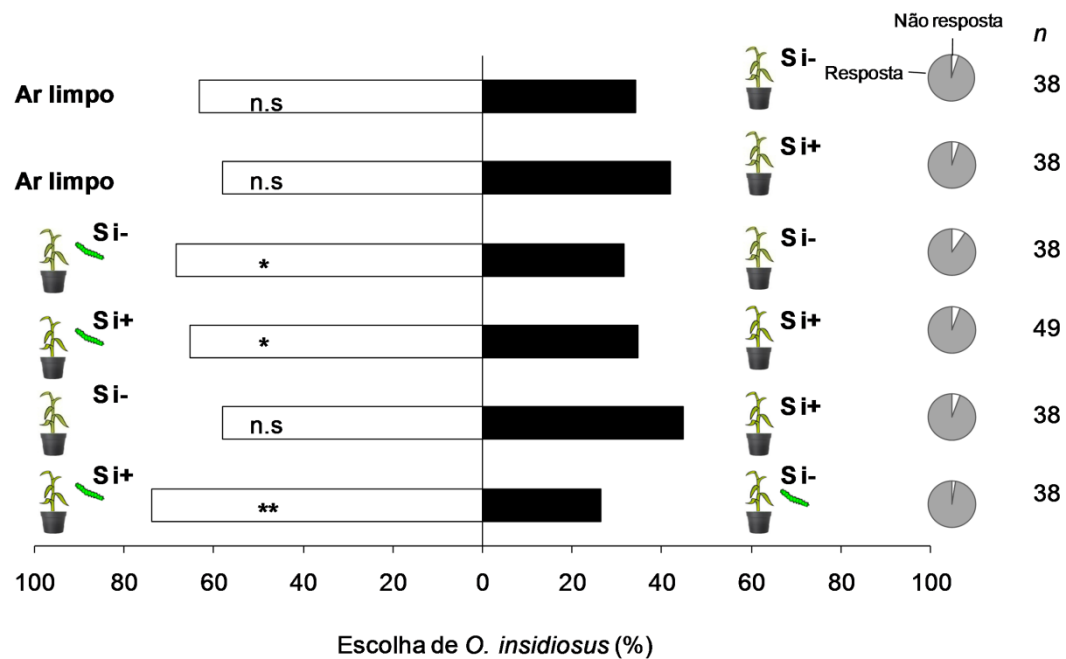


Figura 7- Preferência olfativa de *Orius insidiosus* frente aos voláteis da planta de milho. As fontes de odor consistiram em: (i) planta intacta não fertilizada (Si-) versus ar limpo; (ii) planta intacta fertilizada (Si+) versus ar limpo; (iii) planta Si- e infestada por *Spodoptera frugiperda* versus planta Si-; (iv) planta Si+ e infestada por *S. frugiperda* versus planta Si+; (v) planta Si- versus planta Si+; (vi) planta Si+ e infestada por *S. frugiperda* versus planta Si- e infestada por *S. frugiperda*. Os gráficos de pizza à direita representam proporções de insetos “não resposta” (sem escolha: branco) e insetos responsivos (escolha: cinza). As imagens das lagartas representam os tratamentos infestados pelas lagartas neonatas de *S. frugiperda*.

* diferença significativa em 5% de acordo com o teste binomial, ** diferença significativa em 1% de acordo com o teste binomial; n.s não significativo; n número de repetições.

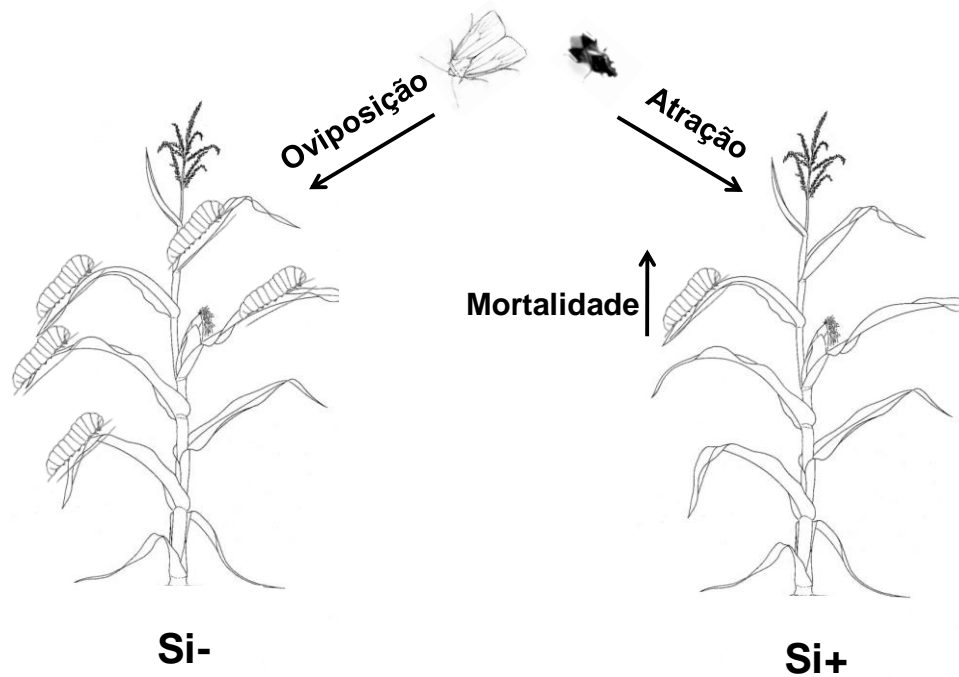


Figura 8- Fêmeas de *Spodoptera frugiperda* preferem ovipositar em plantas de milho não fertilizadas com Si (Si-). Após a eclosão das neonatas, parte delas irá morrer devido à resistência direta da planta induzida pelo Si (planta Si+). As lagartas sobreviventes nas plantas Si+ têm maior probabilidade de serem predadas por *Orius insidiosus*, que prefere os voláteis induzidos pela herbivoria emitidos pelas plantas Si+. Esses resultados indicam que o nível de infestação por *S. frugiperda* em áreas fertilizadas com Si será menor que em áreas não fertilizadas devido às defesas diretas e indiretas da planta de milho.

ANEXO A- Análise de solo- Rotina



Universidade Federal de Lavras
Laboratório de Análises de Solo
Departamento de Ciência do Solo



Nome: PATRÍCIA PEREIRA
Cidade: Lavras - MG
Endereço: ENTOMOLOGIA
Telefone:

Bairro:
Município: Lavras - MG
Valor: 30,00

Entrada: 06/06/2017
Saída: 12/06/2017
CEP:

Resultados Analíticos

Protocolo	Identificação Amostra	pH(KCl)	pH	K	P	Na	Ca	Mg	Al	H+Al
				--- mg/dm ³ ---			--- cmol/dm ³ ---			
3415	SOLO 1	-	6,8	63,69	8,45	-	2,80	0,29	0,03	2,12
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-


Protocolo	SB	t	T	V	m	M.O.	P-Rem	Zn	Fe	Mn	Cu	B	S
	--- cmol/dm ³ ---			--- % ---		dag/kg	mg/L	--- mg/dm ³ ---					
3415	3,25	3,28	5,37	60,58	0,91	-	10,73	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Protocolo	Classificação do Solo	Argila	Silte	Areia	Areia(Grossa)	Areia(Fina)
		--- dag/kg ---				
3415	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-

pH em água, KCl e CaCl₂ - Relação 1:2,5
Ca - Mg- Al- Extrator: KCl - 1 mol/L
SB= Soma de Bases Trocáveis
CTC (T) - Capacidade de Troca Catiônica a pH 7,0
m= Índice de Saturação de Alumínio
P-rem: Fósforo Remanescente
S - Extrator - Fosfato monocálcio em ácido acético

P- Na - K- Fe - Zn- Mn- Cu- Extrator Mehlich 1
H + Al- Extrator: SMP
CTC (t) - Capacidade de Troca Catiônica Efetiva
V= Índice de Saturação de Bases
Mat. Org. (MO) - Oxidação: Na₂Cr₂O₇ 4N+ H₂SO₄ 10N
B- Extrator água quente
Solo Tipo 1: Textura Arenosa
Solo Tipo 2: Textura Média
Solo Tipo 3: Textura Argilosa

Bruno da Silva Moretti
Engenheiro Agrônomo
Departamento de Ciência do Solo/UFLA
CREA/MG172035D



Márcio da Silva Marques
Departamento de Ciências do Solo/ UFLA
Químico responsável CRQ: 02102206

Laboratório de Análises de Solo - Caixa Postal 30371-900 - Lavras - MG - Telefone/Fax: (35) 3829-1604 - E-mail: analises@dc.s.ufla.br

ANEXO B- Análise de solo- Silício

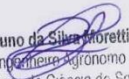


Universidade Federal de Lavras
Departamento de Ciência do Solo
Laboratório de Análise de Solo
Caixa Postal 3037, 37.200-000 Lavras-MG
Tel-(35)3829-5157/Tel-Fax (35) 3829-1264 e-mail:analises@dcs.ufla.br

PATRICIA PEREIRA
ENTOMOLOGIA/UFLA

	Protocolo	silício mg/kg
SOLO 1	3415	2,6

* todas as metodologias e medidas feitas em nossos laboratórios foram desenvolvidas unicamente para a análise de solos , portanto o DCS não se responsabiliza por resultados obtidos a partir de quaisquer outros tipos de matrizes.


Bruno da Silva Moretti
Engenheiro Agrônomo
Departamento de Ciência do Solo/UFLA
CREA/MG172035D