



FERNANDA MOREIRA ANDRADE

INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS ENVOLVENDO *Coffea arabica*, DOIS HERBÍVOROS E UM INIMIGO NATURAL

**LAVRAS – MG
2019**

FERNANDA MOREIRA ANDRADE

**INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS ENVOLVENDO *Coffea arabica*, DOIS
HERBÍVOROS E UM INIMIGO NATURAL**

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

Profa. Dra. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor
Orientadora
Dra. Erika da Carla Silveira
Coorientadora

**LAVRAS – MG
2019**

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

Andrade, Fernanda Moreira.

Interações multitróficas envolvendo *Coffea arabica*, dois herbívoros e um inimigo natural / Fernanda Moreira Andrade. - 2019.

56 p. : il.

Orientador(a): Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor.

Coorientador(a): Erika da Carla Silveira.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Herbivoria múltipla. 2. Defesas induzidas. 3. Terceiro nível trófico. I. Peñaflor, Maria Fernanda Gomes Villalba. II. Silveira, Erika da Carla. III. Título.

FERNANDA MOREIRA ANDRADE

**INTERAÇÕES MULTITRÓFICAS ENVOLVENDO *Coffea arabica*, DOIS
HERBÍVOROS E UM INIMIGO NATURAL
MULTITROPHIC INTERACTIONS INVOLVING *Coffea arabica*, TWO
HERBIVORES AND A NATURAL ENEMY**

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

APROVADA em 15 de fevereiro de 2019.
Dr. Lucas Del Bianco Faria UFLA
Dr. Marcos Antonio Matiello Fadini UFSJ

Profa. Dra. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor
Orientadora
Dra. Erika da Carla Silveira
Coorientadora

**LAVRAS – MG
2019**

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada da Universidade Federal de Lavras pela oportunidade de crescimento, por todo suporte e formação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, pela concessão da minha bolsa de estudos.

À Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais - EPAMIG Sul de Minas/EcoCentro e ao Departamento de Entomologia da Universidade Federal de Lavras por todo suporte durante a realização deste trabalho.

A Deus, por abrir meus caminhos, me guiar, me sustentar e me permitir conhecer pessoas que foram essenciais nessa jornada de quase dois anos.

À minha amada mãe, Vanilda, por me apoiar em minhas decisões, me acompanhar durante mais esta etapa da minha caminhada, por ser meu alicerce e por compreender os momentos “longe de casa”. Obrigada por sonhar e realizar junto comigo.

À minha querida orientadora Dra. Maria Fernanda Peñaflores, pelo cuidado, atenção, paciência, ensinamentos e confiança. Muito obrigada por acreditar em mim.

À Dra. Erika, minha coorientadora, por ter me transmitido seu conhecimento sobre os ácaros, pela amizade, pelo carinho e por todo incentivo.

Ao meu companheiro, amigo e parceiro, Thiago, pela paciência, compreensão, cuidado e amor. Obrigada por dividir comigo minhas preocupações e alegrias durante este período. Seu apoio foi fundamental!

Aos queridos amigos do LEQIIP, Livia, Ramom, Marina, Pat, Marvin e Tati pelos momentos de descontração, almoços, risadas, por todo o auxílio e trocas de conhecimento. Tenho muito orgulho de fazer parte desta equipe!

À Lara, por ser tão companheira e amiga neste mestrado conjunto. Sem você este trabalho não seria possível.

Aos amigos do mestrado 2017/1 da Ecologia, Rute, Lorena, Matheus, Lilith, Flávio e Lud, vocês com certeza fizeram a caminhada ser mais leve e divertida. Nossas brincadeiras, conversas e risadas foram fundamentais.

Às amigas Nina, Sene, Nayara e Raíssa por estarem sempre na torcida, pelo carinho e por compreenderem os momentos de ausência.

Ao querido casal, Tatau e Ivo, por me incentivarem em minhas decisões, pelos conselhos e amizade.

Ao Dr. Paulo Rebeles Reis por todos os ensinamentos e atenção durante a realização deste trabalho.

Ao técnico Bruno Marques por nos auxiliar no plantio das mudas.

À Ellen por toda a ajuda e suporte neste período, principalmente neste finalzinho. Obrigada pela paciência e atenção.

Ao pessoal que me ajudou com as criações, Carol, Anna e Nathan, vocês foram fundamentais para que os experimentos fossem realizados.

Às minhas amigas, Aninha, Lelet e Jô, que dividiram comigo momentos importantes nesses dois anos. Vocês com certeza me ajudaram chegar até aqui.

À minha família pelo amor e orações.

À querida Dona Ignez, que tanto me ensina e motiva com poucas palavras e com muito carinho. Obrigada pelo incentivo de sempre!

Às Irmãs Maria José e Celina pelas orações, carinho e conselhos. Afinal, coloquei meu ideal em uma estrela e estou seguindo em frente.

Este foi um grande desafio, e só foi possível chegar até aqui porque recebi a ajuda, o acolhimento e o apoio de muitas pessoas especiais. **A todos vocês, muito obrigada!**

RESUMO

Sob o ataque de herbívoros, as plantas ativam mecanismos de defesas induzidos que desencadeiam a produção de compostos químicos, os quais atuam diretamente sobre o herbívoro ou indiretamente no recrutamento dos seus inimigos naturais. Em contrapartida, os herbívoros desenvolveram estratégias de escape e manipulação das defesas do hospedeiro para se estabelecer nele. Assim, como resultado da herbivoria por uma determinada espécie, a planta pode se tornar mais suscetível à colonização de uma segunda espécie e propiciar a herbivoria múltipla, cenário bastante comum em ambientes naturais, mas que ainda é pouco estudado. A herbivoria múltipla, particularmente por herbívoros de guildas alimentares distintas, induz na planta uma resposta defensiva diferente àquela sob ataque de apenas uma das espécies, de forma que é difícil prever as consequências sobre as interações tritróficas. Neste sentido, com este trabalho buscamos investigar se a infestação prévia por *Planococcus minor* (Maskell) (Hemiptera: Pseudococcidae), um inseto sugador de seiva que potencialmente manipula as defesas de plantas, em *Coffea arabica* L., facilita a infestação por *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae); e se a herbivoria múltipla por estes artrópodes (sugador de floema e sugador de conteúdo celular) altera a atratividade dos voláteis de plantas induzidos pela herbivoria ao ácaro predador *Euseius concordis* (Chant) (Acari: Phytoseiidae). Em ensaios de arena com chance de escolha, fêmeas de *O. ilicis* foram testadas frente a pares de plantas não infestadas e infestadas por *P. minor*, e não demonstraram preferência por um dos hospedeiros, depositando números semelhantes de ovos em ambos os tratamentos. No entanto, em ensaios sem chance de escolha, nos quais foram avaliados os números de ovos, larvas, ninfas e adultos do ácaro, foi verificado que *O. ilicis* teve um desempenho superior em plantas não infestadas comparado às plantas infestadas por *P. minor*. Em relação ao terceiro nível trófico, ensaios em arena testando apenas a influência das pistas olfativas mostraram que o predador *E. concordis* orientou-se por voláteis emitidos pelas plantas infestadas com a sua presa *O. ilicis*, mas não foi atraído pelos voláteis emitidos pelas plantas infestadas pela cochonilha-branca, que não é considerada sua presa. Por fim, os voláteis da planta sob herbivoria múltipla (*O. ilicis* + *P. minor*) foram tão atraentes quanto os da planta infestada pela presa. Desse modo, ao contrário da nossa hipótese inicial, nosso trabalho mostrou que a infestação pela cochonilha não alterou a preferência hospedeira do ácaro e impactou o seu crescimento populacional. Apesar disso, a herbivoria múltipla por um sugador de conteúdo celular (*O. ilicis*) e um sugador de floema (*P. minor*) teve um efeito neutro sobre a resposta de *E. concordis* em relação à defesa indireta das plantas infestadas somente com a presa. Esse estudo fornece informações iniciais sobre as interações multitróficas na planta de café envolvendo duas pragas e um importante agente de controle biológico de ácaros fitófagos que poderão ser exploradas no desenvolvimento de táticas de manejo mais sustentáveis. Sendo assim, futuros estudos serão realizados a fim de caracterizarmos a mistura de voláteis e os níveis de fitohormônios das plantas de café sob herbivoria simples e múltipla.

Palavras-chave: Ácaro predador. Ácaro-vermelho-do-cafeeiro. Guildas alimentares. Herbivoria múltipla. Seleção hospedeira.

ABSTRACT

Plants upon herbivory damage activate induced defense mechanisms that trigger the production of chemical compounds, which act directly by affecting the herbivore itself, or indirectly through recruitment of herbivore natural enemies. In contrast, herbivores developed strategies for escaping or manipulating host defenses and therefore settling on the host. As a result of herbivory by a particular species, plants can become more susceptible to the colonization of a second herbivore, facilitating multiple herbivory, which is a very common scenario in natural environments, but still poorly studied. Multiple herbivory, particularly by herbivores from different feeding guilds, induces in the plant a different defensive response from that upon attack of only one species, in a way that it is difficult to predict the consequences on tritrophic interactions. Thus, we investigated whether previous infestation in *Coffea arabica* L. by *Planococcus minor* (Maskell) (Hemiptera: Pseudococcidae), a sap-sucking insect that potentially manipulates plant defences, facilitates infestation by *Oligonychus ilicis* McGregor) (Acari: Tetranychidae); and whether multiple herbivory by these arthropods (phloem-sucking and cell-content feeder) alters the attractiveness of herbivore-induced plant volatiles to the predatory mite *Euseius concordis* (Chant) (Acari: Phytoseiidae). Preference of *O. ilicis* females to non-infested and *P. minor*-infested plants was evaluated in arena choice tests. Results showed no preference of the mite for one of the hosts and females deposited similar numbers of eggs in both treatments. However, in performance assays, in which the numbers of eggs, larvae, nymphs and adults of each plant were counted, *O. ilicis* did better in non-infested plants compared to *P. minor*-infested plants. In regard to the third trophic level, in arena tests where mites were exposed only to olfactory cues, the predator *E. concordis* oriented to volatiles emitted by plants infested with its prey *O. ilicis*, but was not attracted to volatiles emitted by plants infested with the mealybug, which is not considered their prey. Finally, volatiles released by multiple infested plants (*O. ilicis* + *P. minor*) were as attractive as those emitted by plant infested with only *O. ilicis*. Thus, contrary to our initial hypothesis, our study showed that infestation by the mealybug did not alter host preference of the phytophagous mite and impacted its population growth. Despite this, multiple herbivory by herbivores from distinct feeding guilds exerted a neutral effect on the natural enemy's response compared to indirect defences of prey-infested plants. This study provides initial information about multitrophic interactions in coffee involving two pests and an important biological control agent of phytophagous mites, that can be explored for developing more sustainable management tactics. Therefore, future studies will be carried out in order to characterize volatile blend and phytohormone levels of coffee plants upon single and multiple herbivory.

Key words: Food guilds. Host selection. Multiple herbivory. Predator mite. Southern Red Mite.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

SEGUNDA PARTE

ARTIGO

- Figura 1 - *Coffea arabica* L. (cv Mundo Novo) em diferentes estádios fenológicos cultivadas em casa de vegetação.....47
- Figura 2 - Criações dos ácaros *Oligonychus ilicis* e *Euseius concordis* em laboratório sob condições controladas.....48
- Figura 3 - Ensaio de seleção hospedeira de *Oligonychus ilicis*.....49
- Figura 4 - Ensaio de desempenho de *Oligonychus ilicis*.....50
- Figura 5 - Ensaios de preferência olfativa de *E. concordis* aos voláteis de plantas.....51
- Figura 6- Ilustração da arena utilizada para o ensaio de resposta olfativa de *Euseius concordis* aos voláteis emitidos pelas plantas de café.....52
- Figura 7 - Escolha hospedeira das fêmeas de *Oligonychus ilicis* e número de ovos depositados em plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e plantas não infestadas (PNI).....53
- Figura 8 - Desempenho de *Oligonychus ilicis* avaliado em termos de número de ovos, larvas, ninfas e adultos (fêmeas e machos) em plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e não infestadas (PNI).....54
- Figura 9 - Preferência olfativa das fêmeas de *E. concordis* aos voláteis de plantas infestadas por ácaros (PIA), por cochonilhas (PIC), sob infestação múltipla (PIM), não infestadas (PNI) e branco.....55

LISTA DE TABELAS

SEGUNDA PARTE ARTIGO

Tabela 1 – Tempo e sequência de indução utilizados para obter os tratamentos testados nos ensaios de Escolha hospedeira e Desempenho de <i>Oligonychus ilicis</i> , e de Resposta Olfativa de <i>Euseius concordis</i> . Os tempos de indução foram definidos a partir de pré-testes, e a sequência de infestação múltipla a partir dos dados obtidos do trabalho de Sales, L. (Dados não publicados).....	46
--	----

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	
1	INTRODUÇÃO.....11
	REFERÊNCIAS.....16
SEGUNDA PARTE	
ARTIGO - A herbivoria múltipla pelo ácaro fitófago e inseto sugador de floema não prejudica a atratividade dos voláteis da planta de café para o terceiro nível trófico	
	RESUMO.....23
	ABSTRACT.....24
1	INTRODUÇÃO.....25
2	MATERIAL E MÉTODOS.....28
3	RESULTADOS.....31
4	DISCUSSÃO.....32
5	AGRADECIMENTOS.....35
	REFERÊNCIAS.....37

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

A coevolução de plantas e artrópodes fez com que as interações entre eles moldassem a grande variedade de compostos químicos que medeiam as interações hoje existentes (FUTUYMA; AGRAWAL, 2009). Devido à suscetibilidade das plantas ao ataque de herbívoros e/ou patógenos seus mecanismos de defesa (constitutivos e induzidos) foram adaptados a fim de suportar ou tolerar tais ataques (PRICE et al., 1980; KARBAN; BALDWIN, 1997; GATEHOUSE, 2002). Em contrapartida, herbívoros desenvolveram estratégias para diminuir os efeitos negativos das defesas das plantas e potencializar o seu próprio desenvolvimento e de sua progênie (KARBAN; AGRAWAL, 2002). Essas estratégias vão desde a manipulação das defesas do hospedeiro até o sequestro de compostos tóxicos pelo herbívoro (DUFFEY, 1980; SARMENTO et al., 2011a; ZHANG et al., 2015; ERB; ROBERT, 2016; P. GODINHO et al., 2016; VILLARROEL et al., 2016).

Os mecanismos constitutivos promovem a defesa de forma contínua nas plantas (ARIMURA; KOST; BOLAND, 2005), ou seja, sua expressão é independente da ação de herbívoros (GATEHOUSE, 2002). Já os mecanismos de defesa induzidos são ativados, principalmente, pela herbivoria e oviposição de insetos (KARBAN; BALDWIN, 1997; HILKER; MEINERS, 2002, 2006; HILKER; FATOUROS, 2015), e conferem às plantas plasticidade fenotípica, permitindo-as alterar o seu fenótipo em resposta a estresses (SCHLICHTING, 1986; KARBAN; BALDWIN, 1997). Dessa forma, estes mecanismos proporcionam vantagens para a planta que investe recursos energéticos somente quando está sob ameaça, além de reduzir as chances de adaptação dos herbívoros (AGRAWAL; KARBAN, 1999).

As defesas químicas induzidas podem afetar o herbívoro diretamente por meio de substâncias tóxicas ou repelentes, ou de forma indireta por meio da emissão de voláteis, denominados voláteis de plantas induzidos pela herbivoria (*herbivore-induced plant volatiles*, HIPVs), que recrutam inimigos naturais (predadores ou parasitoides) dos herbívoros (DICKE et al., 1990b; TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990; KESSLER; BALDWIN, 2002; HEIL, 2008; DICKE, 2009b). Essa emissão é desencadeada pelo dano mecânico aliado ao contato dos tecidos vegetais com substâncias presentes na oviposição e na secreção oral dos herbívoros (MATTIACCI; DICKE; POSTHUMUS, 1995; TRUITT; WEI; PARÉ, 2004; ALBORN et al., 2007; CARROLL; SCHMELZ; TEAL, 2008). Logo após o ataque, os voláteis são emitidos somente no local do dano e, após algum tempo, essa emissão passa a ser

sistêmica, aumentando a sinalização para o terceiro nível trófico (DICKE et al., 1990a; TURLINGS; TUMLINSON, 1992; DICKE, 2009).

A composição dos HIPVs varia de acordo com a espécie da planta (VAN DEN BOOM et al., 2004), seu órgão atacado (RASMANN et al., 2005; CLAVIJO MCCORMICK; UNSICKER; GERSHENZON, 2012) e com a espécie e estágio de desenvolvimento do herbívoro (DE MORAES et al., 1998; YONEYA; KUGIMIYA; TAKABAYASHI, 2009). Além disso, a emissão de HIPVs pode ser influenciada por fatores abióticos como fotoperíodo, umidade do solo e do ar, nível de fertilização e intensidade luminosa (GOUINGUENÉ; TURLINGS, 2002). Apesar da variabilidade dessa composição, os inimigos naturais são geralmente capazes de identificar a mistura de voláteis induzidas pelo dano da sua espécie presa/hospedeira de maneira inata (DE MORAES et al., 1998) ou após a experiência e aprendizado (TAKABAYASHI; DICKE, 1992; DE BOER; SNOEREN; DICKE, 2005).

Ao primeiro sinal de herbivoria diferentes vias de sinalização podem ser acionadas para mediar as respostas de defesas. As principais vias e seus principais fitohormônios são: a via do octadecanóide modulada pelo ácido jasmônico (AJ), a via do ácido chiquímico pelo ácido salicílico (AS) e a via do etileno (REYMOND; FARMER, 1998; THALER, 1999; KESSLER; BALDWIN, 2002; PIETERSE; DICKE, 2007; PINTO-ZEVALLOS et al., 2013). No entanto, artrópodes herbívoros pertencentes a diferentes guildas alimentares acionam diferentes vias de sinalização (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009). Herbívoros mastigadores ativam predominantemente a via AJ enquanto que herbívoros sugadores de floema e xilema ativam a via do AS (MORAN; THOMPSON, 2001; KEMPEMA et al., 2007; ZARATE; KEMPEMA; WALLING, 2007). Já os artrópodes sugadores de conteúdo celular, como os ácaros, podem ativar ambas as vias (DICKE et al., 1999; AMENT et al., 2004; KANT et al., 2004; ERRARD et al., 2015). Essa especificidade é ecologicamente importante, pois, geralmente, na natureza as plantas são atacadas simultaneamente por diferentes herbívoros e isto pode influenciar toda uma comunidade ao gerar consequências nas interações entre o primeiro, segundo e terceiro níveis tróficos (STRAUSS, 1991; VOS et al., 2001).

Mesmo sendo uma condição generalizada na natureza (POELMAN; VAN LOON; DICKE, 2008), ainda pouco se sabe a respeito das respostas das plantas quando são atacadas por múltiplos herbívoros simultaneamente. Sabe-se que as vias do AJ e AS de plantas atacadas por herbívoros de guildas alimentares diferentes podem atuar de maneira antagônica, na qual a expressão de uma pode suprimir a outra (*cross-talk* negativo) (NIKI et al., 1998;

THALER, 1999; KOORNNEEF et al., 2008; ZHANG et al., 2009). Além disso, alguns herbívoros têm a capacidade de manipular o seu hospedeiro ao induzir uma via de sinalização que não medeia as defesas à sua espécie (ZARATE; KEMPEMA; WALLING, 2007), enquanto outros suprimem essas defesas (SARMENTO et al., 2011). Diante disto, o ataque prévio ou manipulação de um herbívoro pode tornar uma planta mais atrativa e suscetível ou repelente e de má qualidade nutricional para um herbívoro subsequente (KESSLER; HALITSCHKE, 2007).

Em geral, os estudos mostram que plantas sob herbivoria múltipla respondem de modo diferente que aquelas sob herbivoria simples, o que reflete em diferenças nas misturas de HIPVs (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009). Até o momento, não foi possível estabelecer um padrão sobre o efeito da herbivoria múltipla sobre o terceiro nível trófico (PAREJA; PINTO-ZEVALLOS, 2016), ou seja, a atratividade da planta ao inimigo natural pode aumentar (SHIOJIRI et al., 2001; MOAYERI et al., 2007), reduzir (SHIOJIRI et al., 2001; ZHANG et al., 2009) ou não ser alterada (ERB; FORESTI; TURLINGS, 2010).

No contexto de herbivoria múltipla, as informações obtidas são de grande relevância tanto para o contexto ecológico quanto aplicado. A facilidade para obter sementes, cultivar as plantas e criar artrópodes pragas em laboratório, além da viabilidade para execução de bioensaios, são vantagens que favorecem a realização de estudos de interações em plantas de interesse agrícola. As interações multitróficas são importantes sob o ponto de vista aplicado devido ao crescente interesse no controle biológico como tática de manejo de pragas em cultivos agrícolas. E sob o ponto de vista ecológico devido a necessidade de identificar padrões bem como de entender a maneira pela qual essas interações são mediadas.

No ranking mundial, o Brasil aparece em primeiro lugar na produção e exportação de café, e o estado de Minas Gerais aparece como o maior produtor do país, especialmente de *Coffea arabica* L. (CONAB, 2018). A atual demanda tem pressionado o produtor a aumentar a produtividade e a qualidade do café que são frequentemente prejudicados pelo ataque de diversas pragas (REIS; SOUZA; VENZON, 2002).

Uma das principais pragas na cultura do café é o ácaro-vermelho-do-cafeeiro *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1917) (Acari: Tetranychidae) (FRANCO et al., 2008). O primeiro relato desse artrópode em cafezais brasileiros ocorreu em São Paulo em 1950, quando na época foi referido como *Paratetranychus ununguis* Jacobi, 1905 (AMARAL, 1951). O ácaro-vermelho-do-cafeeiro vive principalmente na face superior das folhas, e quando atacadas, apresentam aspecto de sujeira devido à fina teia tecida por esse ácaro que adere poeira, detritos e exúvias (FLECHTMANN, 1967; REIS; ALVES; SOUSA, 1997).

Quanto maior a população desse ácaro, mais densas são as teias produzidas (CALZA; SAUER, 1952). Este artrópode perfura as células da epiderme e do mesófilo das folhas e absorve o conteúdo celular extravasado (MORAES; FLECHTMANN, 2008). Esse dano torna as folhas bronzeadas e, conseqüentemente, diminui a taxa fotossintética (REIS, 2005) acarretando perdas na produção. San Juan et al. (2007) verificaram que 60% de folhas infestadas por essa praga reduziu 65% da produção. Desde a sua descoberta no Brasil, *O. ilicis* é geralmente encontrado em cafeeiros, no entanto, existem relatos para cultivos de morango e eucalipto (FLECHTMANN, 1983; FADINI et al., 2007).

Além do ácaro-vermelho-do-cafeeiro, as cochonilhas-farinentas (Hemiptera: Pseudococcidae) são reconhecidas pragas dos cafezais brasileiros, e *Planococcus minor* (Maskell) (Hemiptera: Pseudococcidae), ou cochonilha-branca, destaca-se como a principal espécie. Este é um inseto sugador de seiva que infesta preferencialmente a parte aérea da planta. Porém, sob altas infestações, podem ser encontrados também nas raízes, causando o definhamento das plantas e perdas superiores a 30% em cultivos de café (SANTA-CECÍLIA; REIS; SOUZA, 2002). Esta é uma praga capaz de se alimentar de várias espécies de hospedeiros selvagens e cultivados (WILLIAMS; DE WILLINK, 1992), sendo já observada em cultivos de banana, citros, cacau, milho, uva, manga, batata, berinjela e soja (REDDY; BHAT; NAIDU, 1997; REDDY; SEETHARAMA, 1997; LIT JR; LIT; CALILUNG, 1998; VENETTE; DAVIS, 2004).

O método mais utilizado no controle de pragas no cafeeiro é o uso de produtos fitossanitários. Para o ácaro-vermelho-do-cafeeiro, o uso desses produtos pode ser problemático, pois podem provocar o aumento de suas populações. Por exemplo, o uso irracional de fungicidas cúpricos para controle de doenças fúngicas (REIS; SILVA; CARVALHO, 1974) e de piretroides utilizados no controle de bicho-mineiro (PAULINI; D'ANTONIO; MATIELLO, 1980) estimulam o crescimento populacional de ácaros em plantas de café.

Tanto as cochonilhas-farinentas quanto o ácaro-vermelho-do-cafeeiro possuem inimigos naturais que podem ser explorados como agentes de controle biológico. No caso do ácaro, a família Phytoseiidae compreende espécies importantes de ácaros predadores (PALLINI FILHO; DE MORAES; BUENO, 1992; MCMURTRY; CROFT, 1997) como *Euseius concordis* (Chant) (Acari: Phytoseiidae). Este predador apresenta grande relevância no controle de ácaros das famílias Eriophyidae, Tetranychidae e Tenuipalpidae (MORAES; LIMA, 1983). Além disso, é um dos fitoseídeos mais importantes e abundantes em cafeeiros e matas associadas a esta cultura (FRANCO et al., 2008). O que destaca a importância da

conservação de fragmentos florestais como ambientes favoráveis para a manutenção das espécies deste inimigo natural.

Mesmo a herbivoria múltipla sendo comum em ambientes naturais e agrícolas, apenas dois trabalhos trazem informações sobre as interações entre artrópodes sugadores de conteúdo celular e de floema (MOAYERI et al., 2007; ZHANG et al., 2009). Porém, dada a especificidade das respostas das plantas frente ao ataque de seus herbívoros, existe a dificuldade de se estabelecer padrões. Tornando necessários novos estudos sobre infestações simples e múltiplas em diferentes culturas. O cafeeiro, apesar da sua importância em escala mundial, ainda carece de dados sobre seus mecanismos de defesas induzidos por artrópodes pragas. Esses dados são de grande relevância para medidas de manejo integrado de pragas, que busca uma agricultura mais sustentável e menos agressiva ao meio ambiente.

Considerando estes fatores, nós investigamos se a infestação por um inseto sugador de floema (cochonilha-branca) interfere na atratividade e desempenho de um artrópode sugador de conteúdo celular (ácaro-vermelho-do-cafeeiro), propiciando a infestação múltipla em plantas de café. Além disso, avaliamos o efeito da herbivoria múltipla na atratividade do terceiro nível trófico (ácaro predador). Pressupomos que a infestação prévia do inseto sugador tornasse a planta mais suscetível à infestação do ácaro propiciando um desempenho superior, já que pertencem a guildas alimentares distintas. E, também, que as plantas sob infestação múltipla fossem menos atrativas ao predador que aquelas infestadas apenas pelo ácaro-vermelho-do-cafeeiro.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. In: TOLLRIAN, R.; HARVELL, C. D. **The ecology and evolution of inducible defenses**. (Ed.). Princeton: Princeton University Press, 1999, p. 45–61.
- ALBORN, H. T.; HANSEN, T. V.; JONES, T. H.; BENNETT, D. C.; TUMLINSON, J. H.; SCHMELZ, E. A.; TEAL, P. E. A. Disulfoxy fatty acids from the american bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 32, p. 12976–12981, 2007.
- AMARAL, J. F. do. O ácaro dos cafezais. **Boletim da Superintendência dos Serviços do Café**, São Paulo, v. 26, n. 296, p. 846–848, 1951.
- AMENT, K.; KANT, M. R.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A.; SCHUURINK, R. C. Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. **Plant Physiology**, v. 135, n. 4, p. 2025–37, 2004.
- ARIMURA, G.; KOST, C.; BOLAND, W. Herbivore-induced, indirect plant defences. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids**, v. 1734, n. 2, p. 91–111, 2005.
- CALZA, R.; SAUER, H. F. G. A aranha vermelha dos cafezais. **Biológico**, v. 18, n. 12, p. 201–208, 1952.
- CARROLL, M. J.; SCHMELZ, E. A.; TEAL, P. E. A. The attraction of *Spodoptera frugiperda* neonates to cowpea seedlings is mediated by volatiles induced by conspecific herbivory and the elicitor inceptin. **Journal of Chemical Ecology**, v. 34, n. 3, p. 291–300, 2008.
- CLAVIJO MCCORMICK, A.; UNSICKER, S. B.; GERSHENZON, J. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 5, p. 303–310, 2012.
- CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira: Café**. Brasília: Conab, v. 5, n. 4, p. 84, 2018.
- DE BOER, J. G.; SNOEREN, T. A. L.; DICKE, M. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and nonprey herbivores. **Animal Behaviour**, v. 69, n. 4, p. 869–879, 2005.
- 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, n. 6685, p. 570–573, 1998.
- DICKE, M. Behavioural and community ecology of plants that cry for help. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 6, p. 654–665, 2009.
- 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, n. 8, p. 1907–1922, 1999.
- DICKE, M.; SABELIS, M. W.; TAKABAYASHI, J.; BRUIN, J.; POSTHUMUS, M. A. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for

- application in pest control. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 11, p. 3091–3118, 1990a.
- DICKE, M.; VAN BEEK, T. A.; POSTHUMUS, M. A.; BEN DOM, N.; VAN BOKHOVEN, H.; DE GROOT, A. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions Involvement of host plant in its production. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 2, p. 381–396, 1990b.
- DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A.; SOLER, R. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. **Nature Chemical Biology**, v. 5, n. 5, p. 317–324, 2009.
- DUFFEY, S. S. Sequestration of plant natural products by insects. **Annual Review of Entomology**, v. 25, n. 1, p. 447–477, 1980.
- ERRARD, A.; ULRICHS, C.; KÜHNE, S.; MEWIS, I.; DRUNGOWSKI, M.; SCHREINER, M.; BALDERMANN, S. Single- versus multiple-pest infestation affects differently the biochemistry of tomato (*Solanum lycopersicum* ‘Ailsa Craig’). **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 63, n. 46, p. 10103–10111, 2015.
- ERB, M.; FORESTI, N.; TURLINGS, T. C. A tritrophic signal that attracts parasitoids to host-damaged plants withstands disruption by non-host herbivores. **BMC Plant Biology**, v. 10, n. 1, p. 247, 2010.
- ERB, M.; ROBERT, C. A. Sequestration of plant secondary metabolites by insect herbivores: molecular mechanisms and ecological consequences. **Current Opinion in Insect Science**, v. 14, p. 8–11, 2016.
- FADINI, M. A. M.; OLIVEIRA, H. G.; VENZON, M.; PALLINI, A.; VILELA, E. F. Distribuição espacial de ácaros fitófagos (Acari: Tetranychidae) em morangueiro. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 5, p. 783–789, 2007.
- FLECHTMANN, C. A. H. Dois ácaros novos para o eucalipto, com uma lista daqueles já assinalados para esta planta. **Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais**, Piracicaba, n. 23, p. 43–46, 1983.
- FLECHTMANN, C. H. W. Os ácaros do cafeeiro. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luis de Queiroz**, Piracicaba, v. 24, p. 91–95, 1967.
- FRANCO, R. A.; REIS, P. R.; ZACARIAS, M. S.; ALTOÉ, B. F.; NETO, M. P. Population dynamics of *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1917) (Acari: Tetranychidae) in coffee plants and of their associated phytoseiids. **Coffee Science**, v. 3, n. 1, p. 38–46, 2008.
- FUTUYMA, D. J.; AGRAWAL, A. A. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 43, p. 18054–61, 2009.
- GATEHOUSE, J. A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. **New Phytologist**, v. 156, n. 2, p. 145–169, 2002.
- GODINHO, D. P.; JANSSEN, A.; DIAS, T.; CRUZ, C.; MAGALHÃES, S. Down-regulation of plant defence in a resident spider mite species and its effect upon con- and heterospecifics. **Oecologia**, v. 180, n. 1, p. 161–167, 2016.
- GOINGUENÉ, S. P.; TURLINGS, T. C. J. The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. **Plant Physiology**, v. 129, n. 3, p. 1296–1307, 2002.

- HEIL, M. Indirect defence via tritrophic interactions. **New Phytologist**, v. 178, n. 1, p. 41–61, 2008.
- HILKER, M.; FATOUROS, N. E. Plant responses to insect egg deposition. **Annual Review of Entomology**, v. 60, p. 493–515, 2015.
- HILKER, M.; MEINERS, T. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. In: NIELSEN, J. K., KJAER, C., SCHOONHOVEN, L. M. **Proceedings of the 11th International Symposium on Insect-Plant Relationships**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2002, p. 181–192.
- HILKER, M.; MEINERS, T. Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, n. 7, p. 1379–1397, 2006.
- KANT, M. R.; AMENT, K.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A.; SCHUURINK, R. C. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. **Plant Physiology**, v. 135, n. 1, p. 483–95, 2004.
- KARBAN, R.; AGRAWAL, A. A. Herbivore Offense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 641–664, 2002.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I. T. **Induced Responses to Herbivory**. Chicago: The University Of Chicago Press, 1997, 330 p.
- KEMPEMA, L. A.; CUI, X.; HOLZER, F. M.; WALLING, L. L. Arabidopsis transcriptome changes in response to phloem-feeding silverleaf whitefly nymphs. Similarities and distinctions in responses to aphids. **Plant Physiology**, v. 143, n. 2, p. 849–65, 2007.
- KESSLER, A.; BALDWIN, I. T. Plant responses to insect herbivory : The emerging molecular analysis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 53, n. 1, p. 299–328, 2002.
- KESSLER, A.; HALITSCHKE, R. Specificity and complexity: the impact of herbivore-induced plant responses on arthropod community structure. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 10, n. 4, p. 409–414, 2007.
- KOORNNEEF, A.; LEON-REYES, A.; RITSEMA, T.; VERHAGE, A.; DEN OTTER, F. C.; VAN LOON, L. C.; PIETERSE, C. M. J. Kinetics of salicylate-mediated suppression of jasmonate signaling reveal a role for redox modulation. **Plant Physiology**, v. 147, n. 3, p. 1358–1368, 2008.
- LIT JR, I. L.; LIT, C. M.; CALILUNG, V. J. The mealybugs (Pseudococcidae, Coccoidea, Hemiptera) in the Philippines. **Philippines Entomology**, v. 12, p. 29–41, 1998.
- 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 of Sciences**, v. 92, n. 6, p. 2036–40, 1995.
- MCMURTRY, J. A.; CROFT, B. A. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. **Annual Review of Entomology**, v. 42, n. 1, p. 291–321, 1997.
- MOAYERI, H. R. S.; ASHOURI, A.; POLL, L.; ENKEGAARD, A. Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. **Journal of Applied Entomology**, v. 131, n. 5, p. 326–332, 2007.

MORAES, G. J.; FLECHTMANN, C. H. W. **Manual de acarologia: acarologia básica e ácaros de plantas cultivadas no Brasil**. Holos, 2008.

MORAES, G. J.; LIMA, H. C. Biology of *Euseius concordis* (Chant)(Acarina: Phytoseiidae), a predator of the tomato Russet Mite. **Acarologia**, v. 24, n. 3, p. 251-255, 1983.

MORAN, P. J.; THOMPSON, G. A. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. **Plant Physiology**, v. 125, n. 2, p. 1074–85, 2001.

NIKI, T.; MITSUHARA, I.; SEO, S.; OHTSUBO, N.; OHASHI, Y. Antagonistic effect of salicylic acid and jasmonic acid on the expression of pathogenesis-related (PR) protein genes in wounded mature tobacco leaves. **Plant and Cell Physiology**, v. 39, n. 5, p. 500–507, 1998.

PALLINI FILHO, A.; DE MORAES, G. J.; BUENO, V. H. P. Ácaros associados ao cafeeiro (*Coffea arabica* L.) no Sul de Minas Gerais. **Ciência e Prática (Brasil)**, v. 16, n. 3, p. 303-307, 1992.

PAREJA, M.; PINTO-ZEVALLOS, D. M. Impacts of induction of plant volatiles by individual and multiple stresses across trophic levels. In: BLANDE, J. D.; GLINWOOD, R. (Eds.). **Deciphering chemical language of plant communication**. Cham: Springer International Publishing, 2016. p. 61–93.

PAULINI, A. E.; D'ANTONIO, A. M.; MATIELLO, J. B. Efeito de inseticidas e acaricidas sobre a população de acaro vermelho, *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1919). In: 8º CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEIRAS, n. 633.73063, Campos do Jordão. **Anais...** Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro do Café, 1980, p. 299-301.

PIETERSE, C. M. J.; DICKE, M. Plant interactions with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology. **Trends in Plant Science**, v. 12, n. 12, p. 564–569, 2007.

PINTO-ZEVALLOS, D. M.; MARTINS, C. B. C.; PELLEGRINO, A. C.; ZARBIN, P. H. G. Compostos orgânicos voláteis na defesa induzida das plantas contra insetos herbívoros. **Química Nova**, v. 36, n. 9, p. 1395–1405, 2013.

POELMAN, E. H.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. **Trends in Plant Science**, v. 13, n. 10, p. 534–541, 2008.

PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMPSON, J. N.; WEIS, A. E. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 41–65, 1980.

RASMANN, S.; KÖLLNER, T. G.; DEGENHARDT, J.; HILTPOLD, I.; TOEPFER, S.; KUHLMANN, U.; GERSHENZON, J.; TURLINGS, T. C. J. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. **Nature**, v. 434, n. 7034, p. 732, 2005.

REDDY, K. B.; BHAT, P. K.; NAIDU, R. Suppression of mealybugs and green scale infesting coffee with natural enemies in Karnataka. **Pest Management and Economic Zoology**, v. 5, n. 2, p. 119–121, 1997.

REDDY, K. B.; SEETHARAMA, H. G. Integrated management of mealybugs in coffee. **Indian Coffee**, v. 61, n. 3, p. 26–28, 1997.

- REIS, P. R.; SILVA, C.; CARVALHO, J. G. de. Fungicida cúprico atuando como fator de aumento da população do ácaro *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1919)(Acari: Tetranychidae) em cafeeiro. **Fitopatologia**, v. 9, n. 2, p. 67, 1974.
- REIS, P.R.; ALVES, E.B.; SOUSA, E.O. Biologia do ácaro vermelho do cafeeiro, *Oligonychus ilicis* (McGREGOR, 1917). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 21, n. 3, p. 260-266, 1997.
- REIS, P. R.; SOUZA, J. C. de; VENZON, M. Manejo ecológico das principais pragas do cafeeiro. **Informe Agropecuário**, v. 23, n. 214/215, p. 83–99, 2002.
- REIS, P.R. Ácaro-vermelho. **Cultivar Grandes Culturas**, Pelotas, v.7, n.72, p.14-17, 2005.
- REYMOND, P.; FARMER, E. E. Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 1, n. 5, p. 404–411, 1998.
- SAN JUAN, R.C.C. et al. Quantificação do nível de dano pelo ataque do ácaro vermelho do cafeeiro no sul de Minas. In: 33º CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, 2007, Lavras. **Anais...** Brasília: Embrapa Café, 2007, p. 72-73.
- SANTA-CECÍLIA, L. V. C.; REIS, P. R.; SOUZA, J. C. Sobre a nomenclatura das espécies de cochonilhas-farinhas do cafeeiro nos Estados de Minas Gerais e Espírito Santo. **Neotropical Entomology**, v. 31, n. 2, p. 333–334, 2002.
- SARMENTO, R. A.; LEMOS, F.; BLEEKER, P. M.; SCHUURINK, R. C.; PALLINI, A.; OLIVEIRA, M. G. A.; LIMA, E. R.; KANT, M.; SABELIS, M. W.; JANSSEN, A. A herbivore that manipulates plant defence. **Ecology Letters**, v. 14, n. 3, p. 229–236, 2011.
- SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 667–693, 1986.
- SHIOJIRI, K.; TAKABAYASHI, J.; YANO, S.; TAKAFUJI, A. Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. **Population Ecology**, v. 43, n. 1, p. 23–29, 2001.
- STRAUSS, S. Y. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 6, n. 7, p. 206–210, 1991.
- TAKABAYASHI, J.; DICKE, M. Response of predatory mites with different rearing histories to volatiles of uninfested plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 64, n. 2, p. 187–193, 1992.
- THALER, J. S. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. **Nature**, v. 399, n. 6737, p. 686–688, 1999.
- TRUITT, C. L.; WEI, H.-X.; PARÉ, P. W. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. **The Plant Cell**, v. 16, n. 2, p. 523–532, 2004.
- TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 17, p. 8399–8402, 1992.
- TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H.; LEWIS, W. J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. **Science**, v. 250, n. 4985, p. 1251–3, 1990.

- VAN DEN BOOM, C. E. M.; VAN BEEK, T. A.; POSTHUMUS, M. A.; DE GROOT, A.; DICKE, M. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, n. 1, p. 69–89, 2004.
- VENETTE, R. C.; DAVIS, E. E. **Mini risk assessment: passionvine mealybug: *Planococcus minor* (Maskell)[Pseudococcidae: Hemiptera]**. 2004, 30 p. University of Minnesota, Saint Paul.
- VILLARROEL, C. A.; JONCKHEERE, W.; ALBA, J. M.; GLAS, J. J.; DERMAUW, W.; HARING, M. A.; VAN LEEUWEN, T.; SCHUURINK, R. C.; KANT, M. R. Salivary proteins of spider mites suppress defenses in *Nicotiana benthamiana* and promote mite reproduction. **The Plant Journal**, v. 86, n. 2, p. 119–131, 2016.
- VOS, M.; BERROCAL, S. M.; KARAMAOUNA, F.; HEMERIK, L.; VET, L. E. M. Plant-mediated indirect effects and the persistence of parasitoid–herbivore communities. **Ecology Letters**, v. 4, n. 1, p. 38–45, 2001.
- WILLIAMS, D. J.; DE WILLINK, M. C. G. **Mealybugs of Central and South America**. Walingford: CABI, 1992, 629 p.
- YONEYA, K.; KUGIMIYA, S.; TAKABAYASHI, J. Can herbivore-induced plant volatiles inform predatory insect about the most suitable stage of its prey? **Physiological Entomology**, v. 34, n. 4, p. 379–386, 2009.
- ZARATE, S. I.; KEMPEMA, L. A.; WALLING, L. L. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. **Plant Physiology**, v. 143, n. 2, p. 866–75, 2007.
- ZHANG, P.-J.; HUANG, F.; ZHANG, J.-M.; WEI, J.-N.; LU, Y.-B. The mealybug *Phenacoccus solenopsis* suppresses plant defense responses by manipulating JA-SA crosstalk. **Scientific Reports**, v. 5, n. 1, p. 9354, 2015.
- ZHANG, P.-J.; ZHENG, S.-J.; VAN LOON, J. J. A.; BOLAND, W.; DAVID, A.; MUMM, R.; DICKE, M. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 50, p. 21202–7, 2009.

SEGUNDA PARTE – ARTIGO

A herbivoria múltipla pelo ácaro fitófago e inseto sugador de floema não prejudica a atratividade dos voláteis da planta de café para o terceiro nível trófico

(Artigo redigido sob as normas do MANUAL DE NORMALIZAÇÃO E ESTRUTURA DE TRABALHOS ACADÊMICOS: TCCS, MONOGRAFIAS, DISSERTAÇÕES E TESES - 2a edição revista, atualizada e ampliada seguindo a norma para publicação periódica científica NBR 6022 (ABNT, 2003a))

Fernanda M. Andrade¹, Lara Sales², Erika C. Silveira³, Maria Fernanda G. V. Peñaflo²

¹Departamento de Biologia, Setor de Ecologia, Universidade Federal de Lavras – UFLA, 37200-000 Lavras, MG, Brasil

²Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras - UFLA, 37200-000 Lavras, MG, Brasil

³Escola de Agronomia, Universidade Federal de Goiás – UFG, Campus Samambaia, 74690-900, Goiânia, GO, Brasil

RESUMO

As plantas são comumente infestadas por múltiplos herbívoros em ambientes naturais e agrícolas. Apesar disso, ainda não é claro o efeito da herbivoria múltipla, em particular por espécies de diferentes guildas alimentares, nas defesas induzidas indiretas, que consistem em sinais importantes na localização de presas por inimigos naturais. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar se a infestação prévia por *Planococcus minor* (Maskell) (Hemiptera: Pseudococcidae) torna as plantas de *Coffea arabica* L. mais atrativas e suscetíveis ao desenvolvimento de *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae); e se a herbivoria múltipla altera a atratividade dos voláteis induzidos pela herbivoria ao inimigo natural do ácaro *Euseius concordis* (Chant) (Acari: Phytoseiidae). Em ensaios em arena, as fêmeas de *O. ilicis* não discriminaram entre planta infestada por *P. minor* e não infestada e depositaram números semelhantes de ovos em ambas. Porém, o desempenho do ácaro foi superior nas plantas não infestadas do que em plantas infestadas por *P. minor*. O ácaro predador foi atraído pelos voláteis da planta infestada pelo ácaro ou sob infestação múltipla. Porém, *E. concordis* preferiu voláteis da planta não infestada em relação àqueles da planta infestada pela cochonilha, que não constitui uma presa. Já a herbivoria múltipla induziu voláteis tão atrativos quanto os emitidos pelas plantas infestadas somente por *O. ilicis*. Estes resultados sugerem que a infestação pela cochonilha seguida do ácaro é um cenário possível, e essa co-ocorrência dos artrópodes não interfere na atratividade dos voláteis ao ácaro predador.

Palavras chave: Ácaro-vermelho-do-cafeeiro. Defesas induzidas. Guildas alimentares. Herbivoria múltipla. Interações tritróficas.

ABSTRACT

Plants are commonly infested by multiple herbivores in both natural and agricultural environments. Even though the effect of multiple herbivory, particularly involving species of different feeding guilds, on indirect induced defenses, which are important signals in prey finding by natural enemies, has yet to be investigated. Thus, the aim of this study was to determine whether the previous infestation by *Planococcus minor* (Maskell) (Hemiptera: Pseudococcidae) makes *Coffea arabica* L. plants more attractive and susceptible to the development of *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae); and whether multiple herbivory changes the attractiveness of the induced herbivory volatiles to the natural enemy of the mite *Euseius concordis* (Chant) (Acari: Phytoseiidae). In arena assays, *O. ilicis* females did not discriminate between *P. minor*-infested and non-infested plants and deposited similar numbers of eggs on both. However, the mites performed better in non-infested plants than *P. minor*-infested plants. The predatory mite was attracted to the volatiles emitted by prey-infested plants or multiple-infested plants. However, *E. concordis* preferred volatiles of the non-infested plants over those of the plants infested by mealybugs, which is not a suitable prey. Multiple herbivory induced attractive plant volatiles as much as those emitted by plants infested with only *O. ilicis*. These results suggest that infestation by mealybugs followed by mites is a potential scenario in the field, and this co-occurrence of arthropods does not interfere in the attractiveness of the volatiles to the predatory mite.

Key words: Food guilds. Induced defenses. Multiple herbivory. Tritrophic interactions. Southern red mite.

1 INTRODUÇÃO

As defesas induzidas pela herbivoria podem afetar diretamente os artrópodes herbívoros a partir da produção de metabólitos secundários tóxicos, deterrentes ou antinutritivos (KESSLER; BALDWIN, 2002; WU; BALDWIN, 2010; WAR et al., 2012), e indiretamente mediante o recrutamento de inimigos naturais por voláteis de plantas induzidos pela herbivoria (*herbivore-induced plant volatiles*, HIPVs) (DICKE et al., 1990; VET; DICKE, 1992; DICKE; BALDWIN, 2010). Estudos mostram que a resposta induzida da planta é espécie-específica e modulada por três fitohormônios principais: o ácido jasmônico (AJ), ácido salicílico (AS) e etileno (REYMOND; FARMER, 1998; THALER, 1999; KESSLER; BALDWIN, 2002; PIETERSE; DICKE, 2007). Em geral, o dano de insetos mastigadores ativa as rotas de síntese de metabólitos dependentes do AJ, enquanto dos sugadores de floema induzem aquelas dependentes do AS (MORAN; THOMPSON, 2001; KEMPEMA et al., 2007; ZARATE; KEMPEMA; WALLING, 2007; WALLING, 2008; THALER; HUMPHREY; WHITEMAN, 2012). Já a herbivoria por ácaros, que são sugadores de conteúdo celular, induzem a elevação dos níveis de AJ e AS (DICKE et al., 1999; AMENT et al., 2004; KANT et al., 2004).

Essas alterações nos níveis de fitohormônios causadas por herbívoros podem constituir um mecanismo de manipulação das defesas das plantas, o que é comum na interação com insetos sugadores de floema, porém mais raro com mastigadores (CHUNG et al., 2013). Moscas-branca e pulgões são exemplos de sugadores de floema que induzem o aumento de AS, causando uma interação antagonista com a rota do AJ (*cross-talk* negativo) (ZARATE; KEMPEMA; WALLING, 2007; DUBEY et al., 2013), que é responsável pela modulação de defesas contra herbivoria (KESSLER; BALDWIN, 2002), e conseqüentemente, torna a planta mais suscetível.

Os ácaros fitófagos, principalmente da família Tetranychidae, também são conhecidos por manipularem o sistema de defesa da planta, porém, diferentemente dos insetos sugadores de floema, o mecanismo envolvido não está associado a alterações nos níveis de fitohormônios. Os poucos estudos existentes mostram que a herbivoria dos ácaros suprime a expressão dos genes regulados pelo AJ e AS, ou seja, uma etapa abaixo na cascata bioquímica da síntese de defesas induzidas (GLAS et al., 2014; ALBA et al., 2015, DE OLIVEIRA; PALLINI; JANSSEN, 2019).

Neste contexto, a infestação por uma espécie de herbívoro que manipula as defesas da planta pode promover condições ideais para o estabelecimento de uma segunda espécie,

favorecendo a herbivoria múltipla (STAM et al., 2014). Na última década, houve um crescente interesse por informações sobre herbivoria múltipla por ser comumente observada em ambientes naturais e agrícolas (KROES et al., 2016; PAREJA; PINTO-ZEVALLOS, 2016; SILVA et al., 2017). Estudos mostraram que a resposta induzida da planta sob herbivoria múltipla difere em relação à herbivoria por apenas uma das espécies, podendo afetar o terceiro nível trófico devido a mudanças na composição de HIPVs (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009).

Apesar da infestação múltipla geralmente alterar a emissão de voláteis, a atratividade ao inimigo natural pode ser igual, maior ou menor em relação aos voláteis emitidos por plantas infestadas por apenas um herbívoro (SHIOJIRI et al., 2001; MOAYERI et al., 2007; RASMANN; TURLINGS, 2007; DE BOER et al., 2008; DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009b; ERB; FORESTI; TURLINGS, 2010; DA SILVA; FRANÇA; PAREJA, 2016). Ainda é difícil estabelecer um padrão sobre o efeito da herbivoria múltipla nas defesas induzidas de plantas com base na literatura, particularmente, em relação à herbivoria múltipla por herbívoros com diferentes modos de alimentação (PAREJA; PINTO-ZEVALLOS, 2016).

A herbivoria pelos ácaros fitófagos *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) e *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) em plantas de importância econômica, como tomate e feijão, tem se tornado modelo da investigação sobre a indução e supressão de defesas, com importantes implicações para coespecíficos e ácaros heteroespecíficos (SARMENTO et al., 2011; ALBA et al., 2015; GODINHO et al., 2016; PAULO et al., 2018; DE OLIVEIRA; PALLINI; JANSSEN, 2019). Diferentemente de *T. evansi*, que é um especialista e consistentemente suprime as defesas, a indução ou supressão de defesas da planta pelo ácaro polífago *T. urticae* parece variar de acordo com a população (ALBA et al., 2015), a espécie hospedeira (HARRISON; KARBAN, 1986; KIELKIEWICZ, 1988; PALLINI; JANSSEN; SABELIS, 1997) e a densidade (HORIUCHI et al., 2003). Devido a essas particularidades da interação entre planta e ácaros fitófagos, além das apresentadas anteriormente, a herbivoria múltipla por ácaros, que são sugadores do conteúdo celular, e herbívoros com outro modo de alimentação deve ser melhor investigada no contexto das interações tritróficas (DE BOER et al., 2008; MENZEL et al., 2014).

Somente os trabalhos de Moayeri et al. (2007) e Zhang et al. (2009) abordaram o efeito da herbivoria múltipla por ácaros (*T. urticae*) e insetos sugadores de floema sobre o terceiro nível trófico e encontraram resultados diferentes. No primeiro caso, a infestação múltipla em plantas de pimenta por *T. urticae* e *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) aumentou a atratividade dos voláteis para o predador *Macrolophus caliginosus*

Wagner (Heteroptera: Miridae). Enquanto no sistema estudado por Zhang et al. (2009), plantas de feijão infestadas simultaneamente por *T. urticae* e *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) foram menos atrativas para o ácaro predador *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) que aquelas infestadas apenas pela sua presa. Em vista disso, mais informações são necessárias sobre a herbivoria múltipla combinando ácaros fitófagos e sugadores de floema, especialmente envolvendo outras espécies de ácaros, além do ácaro-rajado.

O ácaro-vermelho-do-cafeeiro, *Oligonychus ilicis* (McGregor) (Acari: Tetranychidae), parece ser nativo dos Estados Unidos, onde se alimenta de uma ampla gama de hospedeiros (PRITCHARD; BAKER, 1955; JEPSON; KEIFER; BAKER, 1975; DENMARK; WELBOURN; FASULO, 2006). No Brasil, a espécie foi detectada em plantas de café em 1950 (AMARAL, 1951) e logo se estabeleceu como praga secundária, acarretando em perdas significativas na produtividade (SAN JUAN et al., 2007). Diferentemente das populações do hemisfério norte, no Brasil, *O. ilicis* é encontrado predominantemente em plantas de café e raramente em outras plantas hospedeiras, sugerindo ser especialista (FLECHTMANN, 1983; FADINI et al., 2007; FRANCO et al., 2008).

Um outro herbívoro comumente encontrado em cafeeiros é o inseto sugador de floema *Planococcus minor* (Maskell) (Hemiptera: Pseudococcidae), conhecido como cochonilha-branca que também pode ser uma importante praga em algumas regiões do Brasil (SANTA-CECÍLIA; REIS; SOUZA, 2002). Os estudos que trataram da indução de defesas de plantas por cochonilhas mostram que a herbivoria por esses insetos promove a supressão de defesas moduladas pelo AJ por meio do *cross-talk* negativo via ativação do AS (ZHANG et al., 2011, 2015; TIMM; REINEKE, 2014), assim como outros insetos da mesma guilda alimentar.

Ácaros predadores da família Phytoseiidae são importantes agentes de controle de ácaros praga (DE MORAES et al. 2004), o que destaca a importância do controle biológico no manejo destes artrópodes em campo. O ácaro predador *Euseius concordis* (Chant) (Acari: Phytoseiidae), um dos fitoseídeos mais importantes e abundantes em cafeeiros, foi escolhido como inimigo natural do ácaro-vermelho-do-cafeeiro no sistema em estudo (FRANCO et al., 2008). Mesmo sendo um ácaro generalista, que se alimenta de pólen, néctar e diferentes espécies de ácaros, este é considerado um predador bastante voraz e tem papel fundamental no controle das populações de ácaros (MORAES; LIMA, 1983; MCMURTRY; CROFT, 1997).

Dada a importância econômica mundial do café e a escassez de informações sobre as interações ácaro-inseto sugador de floema mediadas pelas defesas das plantas, o nosso estudo

investigou duas questões centrais: (i) a infestação prévia por um herbívoro sugador de floema (*P. minor*) influencia a colonização e estabelecimento de *O. ilicis*?; (ii) a herbivoria múltipla por estes dois herbívoros de guildas alimentares distintas interferem na atratividade do inimigo natural do ácaro pelos HIPVs? Considerando que a cochonilha suprime as defesas da planta hospedeira via *cross-talk* negativo entre as rotas do AJ e AS, nós esperávamos que: (i) a infestação prévia de *P. minor* propiciasse a colonização e crescimento populacional de *O. ilicis* e, conseqüentemente, a herbivoria múltipla pelas duas espécies em plantas de café; (ii) a planta sob infestação múltipla emitisse uma mistura de HIPVs menos atrativa ao predador *E. concordis* que a planta infestada apenas pela sua presa. As informações obtidas neste estudo agregam conhecimentos à literatura sobre os efeitos da herbivoria múltipla por artrópodes herbívoros de guildas alimentares distintas (sugador de conteúdo celular e sugador de floema) na resposta do inimigo natural aos voláteis das plantas. Já no contexto aplicado, os resultados fornecem um entendimento inicial sobre as interações multitróficas em plantas de café que serve de base para futuros estudos com foco no desenvolvimento de táticas de manejo sustentável de pragas cafeeiras.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Plantas e Artrópodes

Sementes de *Coffea arabica* L. (cv Mundo Novo) foram semeadas e cultivadas em casa de vegetação livre de artrópodes e sem controle de temperatura e luz (Lavras, MG, Brasil) (FIGURA 1). Para a semeadura foram utilizados sacos de polietileno perfurados (14 x 18 cm) contendo uma mistura de solo, substrato comercial (TropStrato HT, Vida Verde, Mogi Mirim, SP, Brasil) e areia, em uma proporção de 2:1:1. As plantas foram irrigadas diariamente e adubadas quinzenalmente com fertilizante mineral (FH 460, Fertilizantes Heringer S.A., Paulínea, SP, Brasil) até a realização dos ensaios. Nos experimentos foram usadas plantas de café com 5 a 7 pares de folhas.

As criações dos ácaros fitófago (*O. ilicis*) e predador (*E. concordis*) foram iniciadas a partir de indivíduos adultos coletados em campos de *C. arabica* isento de aplicação de produtos fitossanitários (Lavras, MG, Brasil). Ambas criações foram mantidas no laboratório com condições controladas ($25^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, $70 \pm 10\%$ de UR e 12 horas de fotofase) seguindo os métodos descritos em Reis et al. (1997) para o ácaro fitófago, e Reis e Alves (1997) para o ácaro predador (FIGURA 2).

A criação da cochonilha-branca (*P. minor*) foi iniciada a partir de indivíduos coletados em frutos de cacau (*Theobroma cacao* L.) que foram identificados pelo Dr. Ernesto Prado. A criação foi mantida em abóboras (*Cucurbita maxima* L. cv Cabotchá) em sala climatizada ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 10\%$ de UR) utilizando metodologia semelhante à de Lepage (1942).

2.2 Seleção hospedeira de *O. ilicis*

Foi avaliada a preferência hospedeira de fêmeas adultas de *O. ilicis* entre plantas infestadas por cochonilha (PIC) e plantas não infestadas (PNI) em testes com chance de escolha em arenas. Trinta dias antes dos ensaios, as plantas de café foram infestadas com 10 fêmeas de *P. minor* com ovissaco e cobertas individualmente por sacos de tecido *voile*. Paralelamente, foram obtidas plantas não infestadas, que foram cobertas individualmente por sacos de tecido *voile* e mantidas sob as mesmas condições e período de tempo que PIC (Tabela 1). Os experimentos foram conduzidos em arenas retangulares de poliestireno (22 x 24 x 28 cm), as quais continham, nas bases, dois orifícios circulares (7 cm de diâmetro), por onde foram inseridas as plantas, uma de cada tratamento. Assim, o solo do vaso das plantas ficou na altura do assoalho da arena que foi revestido com papel alumínio até a base do caule, facilitando o acesso dos ácaros às plantas (FIGURA 3). Entre cada par de plantas foi disposta uma arena circular confeccionada com folha de cafeeiro contendo 60 fêmeas adultas de *O. ilicis*, isoladas da criação 24 h antes dos ensaios. Em seguida, a parte superior das gaiolas foi coberta por *voile*. Após 48 h da liberação das fêmeas, os testes foram encerrados e as folhas de cada plantas foram destacadas para contagem das fêmeas e ovos em laboratório sob o microscópio estereoscópio. O experimento foi conduzido em casa de vegetação sob condições não controladas e contou com 10 repetições.

2.3 Desempenho de *O. ilicis*

Foi avaliado o crescimento populacional do ácaro-vermelho-do-cafeeiro em plantas infestadas por cochonilha (PIC) e plantas não infestadas (PNI), obtidas da maneira descrita anteriormente (TABELA 1). Para a infestação inicial, foi colocada uma arena circular de folha de cafeeiro contendo 50 fêmeas de *O. ilicis* no terço médio de cada planta, que foi coberta individualmente por um saco de tecido *voile* (FIGURA 4). Após 15 dias, as folhas de cada planta foram destacadas e os ovos, larvas, ninfas e adultos (machos e fêmeas) contados em

laboratório sob o microscópio estereoscópio. O experimento foi realizado em casa de vegetação e continha 10 repetições.

2.4 Tratamentos dos testes com *E. concordis*

De acordo com os resultados de ensaios comportamentais da cochonilha-branca (L. Sales, dados não publicados) e os obtidos neste estudo, é mais provável que plantas de café sejam infestadas primeiramente por *O. ilicis*, que induz a suscetibilidade do hospedeiro à *P. minor*, do que na sequência inversa. Dessa maneira, para o ensaio de preferência olfativa do ácaro predador *E. concordis*, o tratamento planta sob infestação múltipla (PIM) foi infestado primeiramente por 75 fêmeas e 8 machos de *O. ilicis*, considerando a razão sexual da espécie (REIS; ALVES; SOUSA, 1997), e no 11º dia, infestado com 10 fêmeas de *P. minor* com ovissaco que permaneceram, juntamente com os ácaros, até o 30º dia. Seguindo esses tempos das infestações aos quais a PIM foi submetida, a planta infestada pela cochonilha (PIC) recebeu 10 fêmeas de *P. minor* com ovissaco por 20 dias, e a planta infestada por ácaro (PIA) 75 fêmeas e 8 machos de *O. ilicis* por 30 dias (TABELA 1). Após as infestações, as plantas de todos os tratamentos foram cobertas individualmente por saco de tecido *voile* e mantidas na casa de vegetação até o uso nos ensaios. As plantas não infestadas (PNI) foram também recobertas por sacos de *voile* e permaneceram sob as mesmas condições dos tratamentos anteriores.

2.5 Preferência olfativa de *E. concordis* aos voláteis de plantas

A resposta olfativa das fêmeas de *E. concordis* foi avaliada em ensaios comportamentais em arena, nos quais foram testadas as seguintes combinações de tratamentos: (i) branco vs. planta não infestada (PNI); (ii) planta não infestada (PNI) vs. planta infestada por ácaro (PIA); (iii) planta infestada por cochonilha (PIC) vs. planta não infestada (PNI); (iv) branco vs. planta não infestada (PNI); (v) planta infestada por cochonilha (PIC) vs. planta infestada por ácaro (PIA); (vi) planta não infestada (PNI) vs. planta sob infestação múltipla (PIM); (vii) planta infestada por ácaro (PIA) vs. planta sob infestação múltipla (PIM); e, (viii) planta infestada por cochonilha (PIC) vs. planta sob infestação múltipla (PIM). O branco constituiu em um papel cartão de cor e formato similares à folha de café (FIGURA 5).

Os ensaios foram realizados no laboratório durante período diurno, entre 8:00 – 17:00. Foram confeccionadas arenas circulares (16 cm de diâmetro) com lâminas plásticas de cor preta, cujas extremidades continham dois orifícios (3 cm de diâmetro cada) cobertos por tecido de *voile* (Figura 6A). As folhas das plantas, uma de cada tratamento, foram posicionadas acima da cobertura de *voile*, permitindo a passagem de ar e impedindo o contato direto do predador com a planta. As arenas foram sustentadas por três hastes de madeira inseridas em uma placa de poliestireno, sendo a haste central o ponto de liberação dos ácaros e superfície para a movimentação até sua escolha (FIGURA 6B). Uma fêmea de *E. concordis* foi liberada individualmente na haste central em um ponto a 10 cm da lâmina preta com os tratamentos. A escolha do ácaro predador foi considerada se ele: (i) caminhava sobre o *voile* de um dos orifícios, (ii) se a fêmea permanecia durante 10 segundos no raio de 1 cm no entorno de um dos orifícios; ou (iii) se a fêmea saísse da lâmina preta na região correspondente à área na qual a folha do tratamento estava posicionada (FIGURA 6A). Se em 10 minutos a fêmea não respondesse ou saísse da arena em regiões não especificadas anteriormente, foi considerada “sem resposta” e, conseqüentemente, excluída das análises estatísticas. A cada fêmea testada, os tratamentos foram invertidos de lado a fim de evitar qualquer tipo de viés ou tendência devido a pistas ambientais. Cada fêmea foi testada uma única vez. Foram realizadas 5 repetições para cada ensaio, que consistiram em pares de plantas, e testadas 10-13 fêmeas por par de planta.

2.6 Análises Estatísticas

Os dados de contagem dos ensaios de seleção hospedeira e desempenho de *O. ilicis* foram analisados através de modelos lineares generalizados (GLM). Para a escolha do melhor modelo, foi utilizado o critério do parâmetro de dispersão dos resíduos. Os dados se ajustaram melhor à distribuição *Poisson*, no entanto, foi detectada *overdispersion* e posterior escolha do modelo *Quasi-Poisson*. Já os dados de escolha das fêmeas de *E. concordis* foram analisados pelo teste binomial, considerando a distribuição de 50% para cada tratamento. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software estatístico R (versão 3.4.0) (Vienna, Austria).

3 RESULTADOS

3.1 Seleção hospedeira e desempenho de *O. ilicis*

As fêmeas de *O. ilicis* não discriminaram entre plantas infestadas pela cochonilha (PIC) e não infestadas (PNI) como hospedeira (teste F , $F_{1,16} = 2,308$, $P = 0,1482$, Figura 7A) e depositaram números similares de ovos nos dois tratamentos (teste F , $F_{1,16} = 1,239$, $P = 0,2831$, Figura 7B).

Quando avaliados individualmente, os números de ovos, ninfas, fêmeas e machos foram maiores em PNI do que PIC (teste F , ovos: $F_{1,17} = 14,198$, $P < 0,01$ (A); larvas: $F_{1,17} = 2,7316$, $P = 0,1167$ (B); ninfas: $F_{1,17} = 8,9742$, $P < 0,01$ (C); fêmeas: $F_{1,17} = 5,818$, $P < 0,05$ (D); machos: $F_{1,17} = 8,5996$, $P < 0,01$ (E), Figura 8), evidenciando o desempenho 2,3 vezes superior de *O. ilicis* em PNI.

3.2 Preferência olfativa de *E. concordis* aos voláteis emitidos pelas plantas de café

O ácaro predador *E. concordis* não foi atraído pelos voláteis da planta não infestada (PNI) frente ao branco (papel cartão verde) (teste binomial, $P = 0,6718$), mas foi atraído pelos voláteis da planta infestada pela sua presa, *O. ilicis* (planta infestada pelo ácaro, PIA) (teste binomial, $P < 0,001$). Por outro lado, o ácaro predador preferiu os voláteis liberados pela PNI a plantas infestadas pela não presa, a cochonilha *P. minor* (PIC) (teste binomial, $P < 0,01$). Para avaliar uma possível repelência dos odores de PIC, esse tratamento foi contrastado com o branco, mas os ácaros não foram atraídos por PIC (teste binomial, $P = 0,6718$). Quando os ácaros foram simultaneamente expostos aos odores emitidos pela PIC e PIA, eles preferiram a planta infestada pela sua presa (PIA) (teste binomial, $P < 0,001$). Em relação à herbivoria múltipla pela presa e a não presa, o predador preferiu os voláteis emitidos pelas plantas sob infestação múltipla (PIM) quando expostas aos emitidos por PNI (teste binomial, $P < 0,01$) ou PIC (teste binomial, $P < 0,001$). Porém, o ácaro predador não discriminou os voláteis de PIM frente àqueles emitidos por PIA (teste binomial, $P = 0,098$, Figura 9).

4 DISCUSSÃO

Em geral, a herbivoria por insetos sugadores de floema, como a cochonilha-branca, induz a suscetibilidade das plantas aos herbívoros devido ao *cross-talk* negativo com a rota do AJ, principal modular dessas defesas induzidas contra herbívoros (ZARATE; KEMPEMA; WALLING, 2007; WALLING, 2008). Com base nisso, esperávamos que a infestação pela cochonilha em plantas de café favorecesse a colonização e multiplicação do ácaro. No

entanto, os resultados contrariaram a nossa hipótese, já que a herbivoria pela cochonilha não alterou a escolha hospedeira do ácaro-vermelho-do-cafeeiro *O. ilicis* e afetou negativamente o seu desempenho.

A falta de discriminação de um hospedeiro adequado para a sua alimentação e desenvolvimento da prole sugere que a seleção hospedeira por fêmeas de *O. ilicis* contraria a teoria de forrageamento ótimo (STEPHENS; JOHN, 1986) e hipótese de preferência-desempenho (THOMPSON, 1988). Estudos prévios mostram que o comportamento de seleção hospedeira por uma espécie de tetraniquídeo modelo (*T. urticae*) é complexo e raramente concorda com a hipótese de preferência-desempenho (AGRAWAL, 2000; EGAS; NORDE; SABELIS, 2003). Os ácaros possuem alta capacidade de adaptação em hospedeiros menos adequados devido a diversas características, entre elas, a alta taxa de reprodução e a limitada habilidade de dispersão nos ambientes, que pode ser dependente de correntes de ar (BOYKIN; CAMPBELL, 1984; MAGALHÃES et al., 2007). Desse modo, o gasto energético para procurar por um hospedeiro de maior qualidade deve ser maior do que os custos para lidar com as defesas de plantas (AGRAWAL, 2000) e a preferência hospedeira não deve exercer uma pressão seletiva relevante aos ácaros.

A menor adequabilidade hospedeira da planta infestada pela cochonilha para o ácaro-vermelho-do-cafeeiro pode ter sido resultante de um efeito direto da presença da cochonilha, e/ou indireto devido à indução de alterações na planta. Aparentemente, os dois herbívoros não competem pelo mesmo recurso alimentar, já que o ácaro se alimenta de células parenquimáticas e a cochonilha de seiva do floema. Porém, o grande volume de *honeydew* excretado pelas cochonilhas pode ter reduzido a área disponível para oviposição, alimentação e, até mesmo, movimentação dos ácaros, impactando a sobrevivência e reprodução. Além do efeito direto, é possível que o próprio aumento do AS, induzido pela herbivoria da cochonilha como mecanismo manipulativo das defesas da planta (ZHANG et al., 2015), tenha desencadeado o aumento da resistência da planta ao ácaro-vermelho-do-cafeeiro. De maneira contrária ao padrão estabelecido na literatura de que o AJ é a principal molécula sinalizadora das defesas contra herbívoros, alguns estudos mostram que o AS também desempenha papel importante na regulação de defesas induzidas de plantas contra ácaros (AMENT et al., 2004; SARMENTO et al., 2011; ALBA et al., 2015). Dessa forma, estudos futuros devem avaliar, isoladamente, os efeitos direto e indireto da infestação pela cochonilha-branca sobre o desempenho do ácaro e, assim, revelar a contribuição de cada um deles na interação entre os dois herbívoros com o seu hospedeiro. Ao contrário do nosso estudo, no qual verificamos que a infestação pela cochonilha não interfere na colonização inicial pelo ácaro-vermelho-do-

cafeeiro, um outro estudo do nosso grupo de pesquisa (Sales L., dados não publicados) verificou que ninfas de 3º instar da cochonilha-branca exibem forte preferência por plantas infestadas pelo ácaro-vermelho-do-cafeeiro. Em vista disso, apesar da probabilidade de colonização pelo ácaro em uma planta com cochonilha ser aparentemente igual à de uma planta não infestada, é mais provável que a infestação múltipla em plantas de café resulte da infestação pelo ácaro seguida da cochonilha. Por esse motivo, nós adotamos a sequência de infestação mais provável (ácaro seguida de cochonilha) para testar a resposta do predador frente aos HIPVs emitidos pela planta sob infestação múltipla.

A resposta olfativa do predador *E. concordis* aos HIPVs foi congruente com a presença da presa na planta. Os voláteis da planta infestada pelo ácaro foram atraentes frente aos emitidos pela planta não infestada ou planta infestada pela cochonilha (não presa). No entanto, quando o ácaro predador foi exposto aos voláteis de plantas infestadas por cochonilha e plantas não infestadas, o predador preferiu as plantas não infestadas. Esse resultado poderia ser devido a um efeito repelente, porém, os ácaros predadores não tiveram qualquer preferência entre os odores da planta infestada pela cochonilha vs. branco. Ademais, os odores da planta não infestada não foram atraentes para os ácaros predadores, sugerindo que os voláteis da planta infestada pela cochonilha devem ser menos preferidos em relação aos da planta não infestada.

Sob o ataque de múltiplos herbívoros, presas e não presas, mecanismos de defesa dependentes dos diferentes fitohormônios poderiam ser supressos ou induzidos sob maior intensidade, alterando as respostas defensivas das plantas quando comparadas àquelas induzidas por apenas um herbívoro (SHIOJIRI et al., 2001; MOAYERI et al., 2007) e gerar efeitos positivos (MOAYERI et al., 2007), negativos (ZHANG et al., 2009) ou neutros (ERB; FORESTI; TURLINGS, 2010) na atratividade ao predador. Nossos resultados mostraram que, apesar do efeito de não preferência dos odores da planta infestada pela cochonilha, a herbivoria múltipla pelo ácaro presa e a cochonilha-branca induziu a emissão de voláteis igualmente atrativos àqueles emitidos pela planta sob herbivoria simples pelo ácaro-vermelho-do-cafeeiro para *E. concordis*. O efeito atenuante na atratividade dos voláteis, sob herbivoria múltipla do ácaro e da cochonilha, era esperado devido à redução dos níveis de AJ como resultado da ativação de AS pelo ataque do inseto sugador, como demonstrado por Zhang et al. (2009). No entanto, como a herbivoria pelo ácaro pode também induzir o AS, além do AJ, o ácaro predador pode se orientar por voláteis resultantes de rotas moduladas pelo AS e AJ, como é o caso do salicilato de metila (AMENT et al. 2004), que é conhecido

pela sua atratividade a alguns ácaros predadores fitoseídeos (DE BOER; DICKE, 2004; ISHIWARI; SUZUKI; MAEDA, 2007; GADINO; WALTON; LEE, 2012).

A vantagem da falta de habilidade do ácaro predador *E. concordis* em discriminar os HIPVs emitidos das plantas infestadas somente pela sua presa daquelas infestadas com a presa e cochonilha é questionável. Primeiramente, a abundância da presa é cerca de 2,3 vezes menor em plantas sob herbivoria múltipla do que plantas infestadas somente com ácaros. Além disso, a movimentação dos ácaros predadores nas plantas sob infestação múltipla deve ser prejudicada pela cobertura de folhas e galhos pelo *honeydew* excretado pelas cochonilhas, podendo levá-los à morte, caso fiquem aderidos. Em vista disso, o custo energético no forrageamento pelos ácaros predadores deve ser superior em plantas sob herbivoria múltipla do que em plantas infestadas somente pelo ácaro presa.

Em conclusão, nosso estudo mostrou que a infestação pela cochonilha-branca em plantas de café não interfere na probabilidade de colonização pelo ácaro-vermelho-do-cafeeiro. O compartilhamento da planta pelos dois herbívoros tem efeito neutro sobre a atratividade dos HIPVs para o ácaro predador *E. concordis*, o que difere dos dois estudos sobre a resposta do terceiro nível trófico aos voláteis induzidos pelo ataque simultâneo de ácaros e insetos sugadores de floema (MOAYERI et al., 2007; ZHANG et al., 2009). Isso demonstra que a indução de defesas por herbívoros sugadores de conteúdo celular e de floema apresenta efeitos variáveis na atratividade de inimigos naturais, o que não permite o estabelecimento de padrões e corrobora com a necessidade de maiores informações. Estudos futuros irão investigar a regulação dos fitohormônios das plantas de café sob infestação simples e múltipla com os dois herbívoros, bem como o perfil químico dos voláteis liberados por essas plantas com o objetivo de identificar compostos candidatos responsáveis pela atração do ácaro predador. Ademais, destacamos a importância de mais estudos que tratem da herbivoria múltipla envolvendo ácaros fitófagos e sugadores de floema a fim de entendermos melhor as interações tritróficas em cenários mais complexos e próximos à realidade dos ambientes naturais.

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Além disso, contou com o apoio e estrutura da Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais

(EPAMIG/EcoCentro, Lavras) e do Departamento de Entomologia da Universidade Federal de Lavras, UFLA.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A. Host-range evolution: Adaptation and trade-offs in fitness of mites on alternative hosts. **Ecology**, v. 81, n. 2, p. 500–508, 2000.
- AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. In: TOLLRIAN, R.; HARVELL, C. D. **The ecology and evolution of inducible defenses**. (Ed.). Princeton: Princeton University Press, 1999, p. 45–61.
- ALBA, J. M.; SCHIMMEL, B. C. J.; GLAS, J. J.; ATAIDE, L. M. S.; PAPPAS, M. L.; VILLARROEL, C. A.; SCHUURINK, R. C.; SABELIS, M. W.; KANT, M. R. Spider mites suppress tomato defenses downstream of jasmonate and salicylate independently of hormonal crosstalk. **New Phytologist**, v. 205, n. 2, p. 828–840, 2015.
- ALBORN, H. T.; HANSEN, T. V.; JONES, T. H.; BENNETT, D. C.; TUMLINSON, J. H.; SCHMELZ, E. A.; TEAL, P. E. A. Disulfooxy fatty acids from the american bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 32, p. 12976–12981, 2007.
- AMARAL, J. F. O ácaro dos cafezais. **Boletim da Superintendência dos Serviços do Café**, São Paulo, v. 26, n. 296, p. 846–848, 1951.
- AMENT, K.; KANT, M. R.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A.; SCHUURINK, R. C. Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. **Plant Physiology**, v. 135, n. 4, p. 2025–37, 2004.
- ARIMURA, G.; KOST, C.; BOLAND, W. Herbivore-induced, indirect plant defences. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids**, v. 1734, n. 2, p. 91–111, 2005.
- BOYKIN, L. S.; CAMPBELL, W. V. Wind dispersal of the twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) in north Carolina Peanut fields. **Environmental Entomology**, v. 13, n. 1, p. 221–227, 1984.
- BUKOVINSZKY, T.; POELMAN, E. H.; KAMP, A.; HEMERIK, L.; PREKATSAKIS, G.; DICKE, M. Plants under multiple herbivory: consequences for parasitoid search behaviour and foraging efficiency. **Animal Behaviour**, v. 83, n. 2, p. 501–509, 2012.
- CALZA, R.; SAUER, H. F. G. A aranha vermelha dos cafezais. **Biológico**, v. 18, n. 12, p. 201–208, 1952.
- CARROLL, M. J.; SCHMELZ, E. A.; TEAL, P. E. A. The attraction of *Spodoptera frugiperda* neonates to cowpea seedlings is mediated by volatiles induced by conspecific herbivory and the elicitor inceptin. **Journal of Chemical Ecology**, v. 34, n. 3, p. 291–300, 2008.
- CHUNG, S. H.; ROSA, C.; SCULLY, E. D.; PEIFFER, M.; TOOKER, J. F.; HOOVER, K.; LUTHE, D. S.; FELTON, G. W. Herbivore exploits orally secreted bacteria to suppress plant defenses. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 39, p. 15728–15733, 2013.
- CLAVIJO MCCORMICK, A.; UNSICKER, S. B.; GERSHENZON, J. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 5, p. 303–310, 2012.

CONAB - Companhia Nacional de Abastecimento. **Acompanhamento da safra brasileira: Café**. Brasília: Conab, v. 5, n. 4, p. 84, 2018.

DA SILVA, S. E. B.; FRANÇA, J. F.; PAREJA, M. Olfactory response of four aphidophagous insects to aphid- and caterpillar-induced plant volatiles. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 10, n. 4, p. 331–340, 2016.

DE BOER, J. G.; DICKE, M. The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, n. 2, p. 255–271, 2004.

DE BOER, J. G.; HORDIJK, C. A.; POSTHUMUS, M. A.; DICKE, M. Prey and non-prey arthropods sharing a host plant: Effects on induced volatile emission and predator attraction. **Journal of Chemical Ecology**, v. 34, n. 3, p. 281–290, 2008.

DE BOER, J. G.; SNOEREN, T. A. L.; DICKE, M. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and nonprey herbivores. **Animal Behaviour**, v. 69, n. 4, p. 869–879, 2005.

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, n. 6685, p. 570–573, 1998.

DE MORAES, G. J.; MCMURTRY, J. A.; DENMARK, H. A.; CAMPOS, C. B. A revised catalog of the mite family Phytoseiidae. **Zootaxa**, v. 434, n. 1, p. 1-494, 2004.

DE OLIVEIRA, E. F.; PALLINI, A.; JANSSEN, A. Herbivore performance and plant defense after sequential attacks by inducing and suppressing herbivores. **Insect Science**, v. 26, n. 1, p. 108–118, 2019.

DENMARK, H. A.; WELBOURN, W. C.; FASULO, T. R. Southern Red Mite, *Oligonychus ilicis* (McGregor)(Arachnida: Acari: Tetranychidae). **DPI Entomology Circular**, v. 79, 2006.

DICKE, M. Behavioural and community ecology of plants that cry for help. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 6, p. 654–665, 2009.

DICKE, M.; BALDWIN, I. T. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the “cry for help”. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 167–175, 2010.

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, n. 8, p. 1907–1922, 1999.

DICKE, M.; SABELIS, M. W.; TAKABAYASHI, J.; BRUIN, J.; POSTHUMUS, M. A. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: Prospects for application in pest control. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 11, p. 3091–3118, 1990a.

DICKE, M.; VAN BEEK, T. A.; POSTHUMUS, M. A.; BEN DOM, N.; VAN BOKHOVEN, H.; DE GROOT, A. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions Involvement of host plant in its production. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 2, p. 381–396, 1990b.

DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A.; SOLER, R. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. **Nature Chemical Biology**, v. 5, n. 5, p. 317–324, 2009.

- DUBEY, N. K.; GOEL, R.; RANJAN, A.; IDRIS, A.; SINGH, S. K.; BAG, S. K.; CHANDRASHEKAR, K.; PANDEY, K. D.; SINGH, P. K.; SAWANT, S. V. Comparative transcriptome analysis of *Gossypium hirsutum* L. in response to sap sucking insects: aphid and whitefly. **BMC Genomics**, v. 14, n. 1, p. 241, 2013.
- DUFFEY, S. S. Sequestration of plant natural products by insects. **Annual Review of Entomology**, v. 25, n. 1, p. 447–477, 1980.
- EGAS, M.; NORDE, D.-J.; SABELIS, M. W. Adaptive learning in arthropods: spider mites learn to distinguish food quality. **Experimental and Applied Acarology**, v. 30, n. 4, p. 233–247, 2003.
- ERB, M.; FORESTI, N.; TURLINGS, T. C. A tritrophic signal that attracts parasitoids to host-damaged plants withstands disruption by non-host herbivores. **BMC Plant Biology**, v. 10, n. 1, p. 247, 2010.
- ERB, M.; ROBERT, C. A. Sequestration of plant secondary metabolites by insect herbivores: molecular mechanisms and ecological consequences. **Current Opinion in Insect Science**, v. 14, p. 8–11, 2016.
- FADINI, M. A. M.; OLIVEIRA, H. G.; VENZON, M.; PALLINI, A.; VILELA, E. F. Distribuição espacial de ácaros fitófagos (Acari: Tetranychidae) em morangueiro. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 5, p. 783–789, 2007.
- FLECHTMANN, C. A. H. Dois ácaros novos para o eucalipto, com uma lista daqueles já assinalados para esta planta. **Instituto de Pesquisa e Estudos Florestais**, Piracicaba, n. 23, p. 43-46, 1983.
- FLECHTMANN, C. H. W. Os ácaros do cafeeiro. **Anais da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, v. 24, p. 91-95, 1967.
- FRANCO, R. A. et al. Population dynamics of *Oligonychus ilicis* (McGREGOR, 1917)(Acari: Tetranychidae) in coffee plants and of their associated phytoseiids. **Coffee Science**, v. 3, n. 1, p. 38-46, 2008.
- FUTUYMA, D. J.; AGRAWAL, A. A. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 43, p. 18054–61, 2009.
- GADINO, A. N.; WALTON, V. M.; LEE, J. C. Olfactory response of *Typhlodromus pyri* (Acari: Phytoseiidae) to synthetic methyl salicylate in laboratory bioassays. **Journal of Applied Entomology**, v. 136, n. 6, p. 476–480, 2012.
- GATEHOUSE, J. A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. **New Phytologist**, v. 156, n. 2, p. 145–169, 2002.
- GLAS, J. J.; ALBA, J. M.; SIMONI, S.; VILLARROEL, C. A.; STOOPS, M.; SCHIMMEL, B. C.; SCHUURINK, R. C.; SABELIS, M. W.; KANT, M. R. Defense suppression benefits herbivores that have a monopoly on their feeding site but can backfire within natural communities. **BMC Biology**, v. 12, n. 1, p. 98, 2014.
- GODINHO, D. P.; JANSSEN, A.; DIAS, T.; CRUZ, C.; MAGALHÃES, S. Down-regulation of plant defence in a resident spider mite species and its effect upon con- and heterospecifics. **Oecologia**, v. 180, n. 1, p. 161–167, 2016.

GOUINGUENÉ, S. P.; TURLINGS, T. C. J. The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. **Plant Physiology**, v. 129, n. 3, p. 1296–1307, 2002.

HARRISON, S.; KARBAN, R. Behavioural response of spider mites (*Tetranychus urticae*) to induced resistance of cotton plants. **Ecological Entomology**, v. 11, n. 2, p. 181–188, 1986.

HEIL, M. Indirect defence via tritrophic interactions. **New Phytologist**, v. 178, n. 1, p. 41–61, 2008.

HILKER, M.; MEINERS, T. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. In: NIELSEN, J. K., KJAER, C., SCHOONHOVEN, L. M. **Proceedings of the 11th International Symposium on Insect-Plant Relationships**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2002, p. 181–192.

HILKER, M.; MEINERS, T. Early herbivore alert: Insect eggs induce plant defense. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, n. 7, p. 1379–1397, 2006.

HORIUCHI, J.-I.; ARIMURA, G.-I.; OZAWA, R.; SHIMODA, T.; DICKE, M.; TAKABAYASHI, J.; NISHIOKA, T. Lima bean leaves exposed to herbivore-induced conspecific plant volatiles attract herbivores in addition to carnivores. **Applied Entomology and Zoology**, v. 38, n. 3, p. 365–368, 2003.

ISHIWARI, H.; SUZUKI, T.; MAEDA, T. Essential compounds in herbivore-induced plant volatiles that attract the predatory mite *Neoseiulus womersleyi*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, n. 9, p. 1670–1681, 2007.

JEPPSON, L. R.; KEIFER, H. H.; BAKER, E. W. **Mites injurious to economic plants**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1975.

KANT, M. R.; AMENT, K.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A.; SCHUURINK, R. C. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. **Plant Physiology**, v. 135, n. 1, p. 483–95, 2004.

KARBAN, R.; AGRAWAL, A. A. Herbivore offense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, n. 1, p. 641–664, 2002.

KARBAN, R.; BALDWIN, I. T. **Induced responses to herbivory**. Chicago: University of Chicago Press, 1997.

KEMPEMA, L. A.; CUI, X.; HOLZER, F. M.; WALLING, L. L. Arabidopsis transcriptome changes in response to phloem-feeding silverleaf whitefly nymphs. Similarities and distinctions in responses to aphids. **Plant Physiology**, v. 143, n. 2, p. 849–65, 2007.

KESSLER, A.; BALDWIN, I. T. Plant responses to insect herbivory : The emerging molecular analysis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 53, n. 1, p. 299–328, 2002.

KESSLER, A.; HALITSCHKE, R. Specificity and complexity: the impact of herbivore-induced plant responses on arthropod community structure. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 10, n. 4, p. 409–414, 2007.

KIELKIEWICZ, M. Susceptibility of previously damaged strawberry plants to mite attack. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 47, n. 2, p. 201–203, 1988.

KOORNNEEF, A.; LEON-REYES, A.; RITSEMA, T.; VERHAGE, A.; DEN OTTER, F. C.;

- VAN LOON, L. C.; PIETERSE, C. M. J. Kinetics of salicylate-mediated suppression of jasmonate signaling reveal a role for redox modulation. **Plant Physiology**, v. 147, n. 3, p. 1358–1368, 2008.
- KROES, A.; STAM, J. M.; DAVID, A.; BOLAND, W.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M.; POELMAN, E. H. Plant-mediated interactions between two herbivores differentially affect a subsequently arriving third herbivore in populations of wild cabbage. **Plant Biology**, v. 18, n. 6, p. 981–991, 2016.
- LEPAGE, H. S. Abóboras, cobaias para o estudo das pragas dos vegetais. **O Biológico**, São Paulo, v.8, n. 9, p.221-224, 1942.
- LIT JR, I. L.; LIT, C. M.; CALILUNG, V. J. The mealybugs (Pseudococcidae, Coccoidea, Hemiptera) in the Philippines. **Philippines Entomology**, v. 12, p. 29–41, 1998.
- MAGALHÃES, S.; FORBES, M. R.; SKORACKA, A.; OSAKABE, M.; CHEVILLON, C.; MCCOY, K. D. Host race formation in the Acari. **Experimental and Applied Acarology**, v. 42, n. 4, p. 225–238, 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 of Sciences**, v. 92, n. 6, p. 2036–40, 1995.
- MCMURTRY, J. A.; CROFT, B. A. Life-styles of phytoseiid mites and their roles in biological control. **Annual Review of Entomology**, v. 42, n. 1, p. 291–321, 1997.
- MENZEL, T. R.; HUANG, T.-Y.; WELDEGERGIS, B. T.; GOLS, R.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. Effect of sequential induction by *Mamestra brassicae* L. and *Tetranychus urticae* Koch on lima bean plant indirect defense. **Journal of Chemical Ecology**, v. 40, n. 9, p. 977–985, 2014.
- MOAYERI, H. R. S.; ASHOURI, A.; POLL, L.; ENKEGAARD, A. Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. **Journal of Applied Entomology**, v. 131, n. 5, p. 326–332, 2007.
- MORAES, G. J.; LIMA, H. C. Biology of *Euseius concordis* (Chant)(Acarina: Phytoseiidae), a predator of the tomato Russet Mite. **Acarologia**, v. 24, n. 3, p. 251-255, 1983.
- MORAN, P. J.; THOMPSON, G. A. Molecular responses to aphid feeding in Arabidopsis in relation to plant defense pathways. **Plant Physiology**, v. 125, n. 2, p. 1074–85, 2001.
- NIKI, T.; MITSUHARA, I.; SEO, S.; OHTSUBO, N.; OHASHI, Y. Antagonistic effect of salicylic acid and jasmonic acid on the expression of pathogenesis-related (PR) protein genes in wounded mature tobacco leaves. **Plant and Cell Physiology**, v. 39, n. 5, p. 500–507, 1998.
- PALLINI, A.; JANSSEN, A.; SABELIS, M. W. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. **Oecologia**, v. 110, n. 2, p. 179–185, 1997.
- PALLINI FILHO, A.; DE MORAES, G. J.; BUENO, V. H. P. Ácaros associados ao cafeeiro (*Coffea arabica* L.) no Sul de Minas Gerais. **Ciência e Prática**, v. 16 n. 3, p. 303-307, 1992.
- PAREJA, M.; PINTO-ZEVALLOS, D. M. Impacts of induction of plant volatiles by individual and multiple stresses across trophic levels. In: BLANDE, J. D.; GLINWOOD, R.

(eds) **Deciphering chemical language of plant communication**. Cham: Springer International Publishing, 2016, p. 61–93.

PAULINI, A. E.; D'ANTONIO, A. M.; MATIELLO, J. B. Efeito de inseticidas e acaricidas sobre a população de acaro vermelho, *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1919). In: 8º CONGRESSO BRASILEIRO DE PESQUISAS CAFEEIRAS, n. 633.73063, Campos do Jordão. **Anais...** Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro do Café, 1980, p. 299-301.

PAULO, J. T.; GODINHO, D. P.; SILVA, A.; BRANQUINHO, C.; MAGALHÃES, S. Suppression of plant defenses by herbivorous mites is not associated with adaptation to host plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 19, n. 6, p. 1783, 2018.

PIETERSE, C. M. J.; DICKE, M. Plant interactions with microbes and insects: from molecular mechanisms to ecology. **Trends in Plant Science**, v. 12, n. 12, p. 564–569, 2007.

PINTO-ZEVALLOS, D. M.; MARTINS, C. B. C.; PELLEGRINO, A. C.; ZARBIN, P. H. G. Compostos orgânicos voláteis na defesa induzida das plantas contra insetos herbívoros. **Química Nova**, v. 36, n. 9, p. 1395–1405, 2013.

POELMAN, E. H.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. Consequences of variation in plant defense for biodiversity at higher trophic levels. **Trends in Plant Science**, v. 13, n. 10, p. 534–541, 2008.

PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMPSON, J. N.; WEIS, A. E. Interactions among three trophic levels: Influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, n. 1, p. 41–65, 1980.

PRITCHARD, A. E.; BAKER, E. W. **A revision of the spider mite family Tetranychidae**. (2 Eds.). San Francisco: Pacific Coast Entomological Society, 1955.

R Core Team. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017.

RASMANN, S.; KÖLLNER, T. G.; DEGENHARDT, J.; HILTPOLD, I.; TOEPFER, S.; KUHLMANN, U.; GERSHENZON, J.; TURLINGS, T. C. J. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. **Nature**, v. 434, n. 7034, p. 732, 2005.

RASMANN, S.; TURLINGS, T. C. J. Simultaneous feeding by aboveground and belowground herbivores attenuates plant-mediated attraction of their respective natural enemies. **Ecology Letters**, v. 10, n. 10, p. 926–936, 2007.

REDDY, K. B.; BHAT, P. K.; NAIDU, R. Suppression of mealybugs and green scale infesting coffee with natural enemies in Karnataka. **Pest Management and Economic Zoology**, v. 5, n. 2, p. 119–121, 1997.

REDDY, K. B.; SEETHARAMA, H. G. Integrated management of mealybugs in coffee. **Indian Coffee**, v. 61, n. 3, p. 26–28, 1997.

REIS, R. P.; ALVES, E. B. Criação do ácaro predador *Iphiseiodes zuluagai* Denmark & Muma (Acari: Phytoseiidae) em laboratório. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 26, p. 565–568, 1997.

- REIS, P. R.; ALVES, E. B.; SOUSA, E. O. Biologia do ácaro-vermelho-do-cafeeiro *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1917). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 21, n. 3, p. 260–266, 1997.
- REIS, P. R.; SILVA, C.; CARVALHO, J. G. de. Fungicida cúprico atuando como fator de aumento da população do ácaro *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1919)(Acari: Tetranychidae) em cafeeiro. **Fitopatologia**, v. 9, n. 2, p. 67, 1974.
- REIS, P. R.; SOUZA, J. C. de; VENZON, M. Manejo ecológico das principais pragas do cafeeiro. **Informe Agropecuário**, v. 23, n. 214/215, p. 83–99, 2002.
- REYMOND, P.; FARMER, E. E. Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 1, n. 5, p. 404–411, 1998.
- SANTA-CECÍLIA, L. V. C.; REIS, P. R.; SOUZA, J. C. Sobre a nomenclatura das espécies de cochonilhas-farinhas do cafeeiro nos Estados de Minas Gerais e Espírito Santo. **Neotropical Entomology**, v. 31, n. 2, p. 333–334, 2002.
- SARMENTO, R. A.; LEMOS, F.; BLEEKER, P. M.; SCHUURINK, R. C.; PALLINI, A.; OLIVEIRA, M. G. A.; LIMA, E. R.; KANT, M.; SABELIS, M. W.; JANSSEN, A. A herbivore that manipulates plant defence. **Ecology Letters**, v. 14, n. 3, p. 229–236, 2011.
- SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 17, n. 1, p. 667–693, 1986.
- SHIOJIRI, K.; TAKABAYASHI, J.; YANO, S.; TAKAFUJI, A. Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. **Population Ecology**, v. 43, n. 1, p. 23–29, 2001.
- SILVA, R.; WALTER, G. H.; WILSON, L. J.; FURLONG, M. J. Effects of single and dual species herbivory on the behavioral responses of three thrips species to cotton seedlings. **Insect Science**, v. 24, n. 4, p. 684–698, 2017.
- STAM, J. M.; KROES, A.; LI, Y.; GOLS, R.; VAN LOON, J. J. A.; POELMAN, E. H.; DICKE, M. Plant interactions with multiple insect herbivores: From community to genes. **Annual Review of Plant Biology**, v. 65, n. 1, p. 689–713, 2014.
- STEPHENS, D. W.; JOHN R. K. **Foraging theory**. New Jersey: Princeton University Press, 1986.
- STRAUSS, S. Y. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 6, n. 7, p. 206–210, 1991.
- TAKABAYASHI, J.; DICKE, M. Response of predatory mites with different rearing histories to volatiles of uninfested plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 64, n. 2, p. 187–193, 1992.
- THALER, J. S. Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. **Nature**, v. 399, n. 6737, p. 686–688, 1999.
- THALER, J. S.; HUMPHREY, P. T.; WHITEMAN, N. K. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. **Trends in Plant Science**, v. 17, n. 5, p. 260–270, 2012.
- THOMPSON, J. N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference

and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 47, n. 1, p. 3-14, 1988.

TIMM, A. E.; REINEKE, A. First insights into grapevine transcriptional responses as a result of vine mealybug *Planococcus ficus* feeding. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 8, n. 6, p. 495–505, 2014.

TRUITT, C. L.; WEI, H.-X.; PARÉ, P. W. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. **The Plant Cell**, v. 16, n. 2, p. 523–532, 2004.

TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, n. 17, p. 8399–8402, 1992.

TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H.; LEWIS, W. J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. **Science**, v. 250, n. 4985, p. 1251–3, 1990.

VAN DEN BOOM, C. E. M.; VAN BEEK, T. A.; POSTHUMUS, M. A.; DE GROOT, A.; DICKE, M. Qualitative and quantitative variation among volatile profiles induced by *Tetranychus urticae* feeding on plants from various families. **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, n. 1, p. 69–89, 2004.

VENETTE, R. C.; DAVIS, E. E. **Mini risk assessment: passionvine mealybug: *Planococcus minor* (Maskell)[Pseudococcidae: Hemiptera]**. 2004, 30 p. University of Minnesota, Saint Paul.

VET, M. E. L.; DICKE, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology**, v. 37, n. 1, p. 141–172, 1992.

VILLARROEL, C. A.; JONCKHEERE, W.; ALBA, J. M.; GLAS, J. J.; DERMAUW, W.; HARING, M. A.; VAN LEEUWEN, T.; SCHUURINK, R. C.; KANT, M. R. Salivary proteins of spider mites suppress defenses in *Nicotiana benthamiana* and promote mite reproduction. **The Plant Journal**, v. 86, n. 2, p. 119–131, 2016.

VOS, M.; BERROCAL, S. M.; KARAMAOUNA, F.; HEMERIK, L.; VET, L. E. M. Plant-mediated indirect effects and the persistence of parasitoid–herbivore communities. **Ecology Letters**, v. 4, n. 1, p. 38–45, 2001.

WALLING, L. L. Avoiding effective defenses: strategies employed by phloem-feeding insects. **Plant Physiology**, v. 146, n. 3, p. 859–866, 2008.

WAR, A. R.; PAULRAJ, M. G.; AHMAD, T.; BUHROO, A. A.; HUSSAIN, B.; IGNACIMUTHU, S.; SHARMA, H. C. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. **Plant Signaling & Behavior**, v. 7, n. 10, p. 1306–1320, 2012.

WILLIAMS, D. J.; DE WILLINK, M. C. G. **Mealybugs of Central and South America**. Wallingford: CAB International, 1992.

WU, J.; BALDWIN, I. T. New Insights into plant responses to the attack from insect herbivores. **Annual Review of Genetics**, v. 44, n. 1, p. 1–24, 2010.

YONEYA, K.; KUGIMIYA, S.; TAKABAYASHI, J. Can herbivore-induced plant volatiles inform predatory insect about the most suitable stage of its prey? **Physiological Entomology**, v. 34, n. 4, p. 379–386, 2009.

ZARATE, S. I.; KEMPEMA, L. A.; WALLING, L. L. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. **Plant Physiology**, v. 143, n. 2, p. 866–75, 2007.

ZHANG, P.-J.; HUANG, F.; ZHANG, J.-M.; WEI, J.-N.; LU, Y.-B. The mealybug *Phenacoccus solenopsis* suppresses plant defense responses by manipulating JA-SA crosstalk. **Scientific Reports**, v. 5, n. 1, p. 9354, 2015.

ZHANG, P.-J.; ZHENG, S.-J.; VAN LOON, J. J. A.; BOLAND, W.; DAVID, A.; MUMM, R.; DICKE, M. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 50, p. 21202–7, 2009.

ZHANG, P.; ZHU, X.; HUANG, F.; LIU, Y.; ZHANG, J.; LU, Y.; RUAN, Y. Suppression of jasmonic acid-dependent defense in cotton plant by the mealybug *Phenacoccus solenopsis*. **Plos One**, v. 6, n. 7, p. e22378, 2011.

TABELAS

Tabela 1 – Tempo e sequência de indução utilizados para obter os tratamentos testados nos ensaios de Escolha hospedeira e Desempenho de *Oligonychus ilicis*, e de Resposta Olfativa de *Euseius concordis*. Os tempos de indução foram definidos a partir de pré-testes, e a sequência de infestação múltipla a partir dos dados obtidos do trabalho de Sales, L. (Dados não publicados).

Tratamentos	Ensaio		
	Escolha hospedeira de <i>O. ilicis</i>	Desempenho de <i>O. ilicis</i>	Resposta olfativa de <i>E. concordis</i>
Planta não infestada (PNI)	Ausência de herbivoria	Ausência de herbivoria	Ausência de herbivoria
Planta infestada com <i>P. minor</i> (PIC)	10 fêmeas de <i>P. minor</i> com ovissaco por 30 dias	10 fêmeas de <i>P. minor</i> com ovissaco por 30 dias	10 fêmeas de <i>P. minor</i> com ovissaco por 20 dias
Planta infestada com <i>O. ilicis</i> (PIA)	-	-	75 fêmeas e 8 machos de <i>O. ilicis</i> por 30 dias
Planta infestação com <i>O. ilicis</i> + <i>P. minor</i> (PIM)	-	-	75 fêmeas e 8 machos de <i>O. ilicis</i> por 10 dias e 10 fêmeas de <i>P. minor</i> com ovissaco por 20 dias, totalizando 30 dias de indução

FIGURAS

Figura 1 – *Coffea arabica* L. (cv Mundo Novo) em diferentes estádios fenológicos cultivadas em casa de vegetação.



Cultivo de *Coffea arabica* L. (cv Mundo Novo) em sacos de polietileno perfurados (14 x 18 cm) contendo uma mistura de solo, substrato comercial e areia, em uma proporção de 2:1:1, respectivamente.

Fonte: do autor (2019).

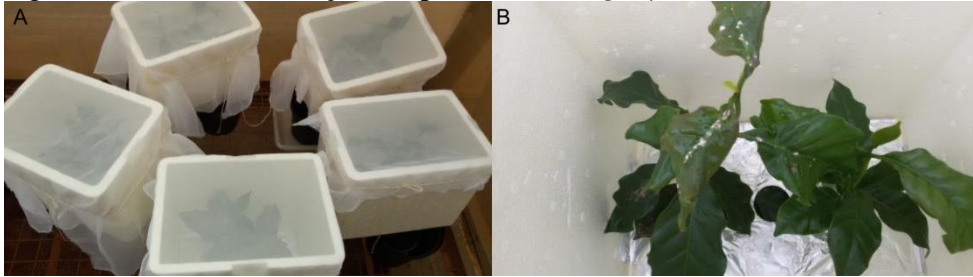
Figura 2 – Criações dos ácaros *Oligonychus ilicis* e *Euseius concordis* em laboratório sob condições controladas.



Criações mantidas no Laboratório de Acarologia da EPAMIG Sul de Minas/EcoCentro. A) Criação do ácaro-vermelho-do-cafeeiro *Oligonychus ilicis* em arenas confeccionadas com folhas de cafeeiro. C) Criação do ácaro predador *Euseius concordis* em lâminas plásticas pretas. B e D) Ácaros observados em microscópio estereoscópio .

Fonte: do autor (2019).

Figura 3 – Ensaio de seleção hospedeira de *Oligonychus ilicis*.



Ensaio de seleção hospedeira de *O. ilicis* conduzido em casa de vegetação. (A) Arenas retangulares de poliestireno contendo dois tratamentos em seu interior (PIC vs. PNI). (B) Interior de uma arena, cujo assoalho foi revestido com papel alumínio. Do lado esquerdo o tratamento PIC, do lado direito o tratamento PNI e entre eles está depositada a arena circular confeccionada com folha de cafeeiro contendo 60 fêmeas do ácaro-vermelho-do-cafeeiro. (PIC = Planta infestada com cochonilha-branca; PNI = Planta não infestada).

Fonte: do autor (2019).

Figura 4 – Ensaio de desempenho de *Oligonychus ilicis*



Ensaio de desempenho de *O. ilicis* conduzido em casa de vegetação. Foram colocadas arenas circulares confeccionadas com folhas de cafeeiro contendo 50 fêmeas de *O. ilicis* no terço médio das plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e plantas não infestadas (PNI). As plantas foram cobertas individualmente por sacos de *voile* e permaneceram 15 dias sob as mesmas condições. (PIC = Planta infestada com cochonilha-branca; PNI = Planta não infestada)

Fonte: do autor (2019).

Figura 5 – Ensaio de preferência olfativa de *E. concordis* aos voláteis de plantas



Ensaio de preferência olfativa de *E. concordis* aos voláteis de plantas conduzido em laboratório. As fêmeas foram separadas e privadas de alimentação 24h antes do início de cada experimento. Foram avaliados no mínimo 10 ácaros por par de plantas, sendo que cada ácaro foi avaliado uma única vez, e cada combinação de tratamentos apresentou 5 repetições (5 pares de plantas). Nesta imagem podemos observar os seguintes ensaios de escolha: PIA vs. PIC (A), PIA vs. PNI (B) e PIM vs. Branco (C). PIA = Planta infestada por ácaros; PIC = planta infestada por cochonilha; PNI = Planta não infestada; PIM = Planta sob infestação múltipla. Fonte: do autor (2019).

Figura 6 – Ilustração da arena utilizada para o ensaio de resposta olfativa de *Euseius concordis* aos voláteis emitidos pelas plantas de café

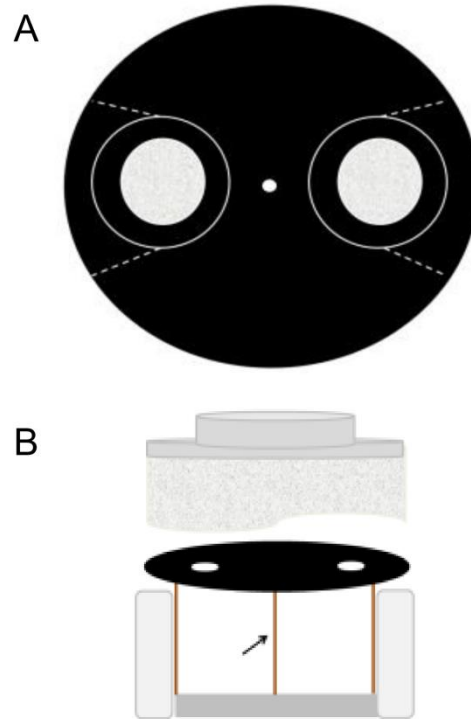
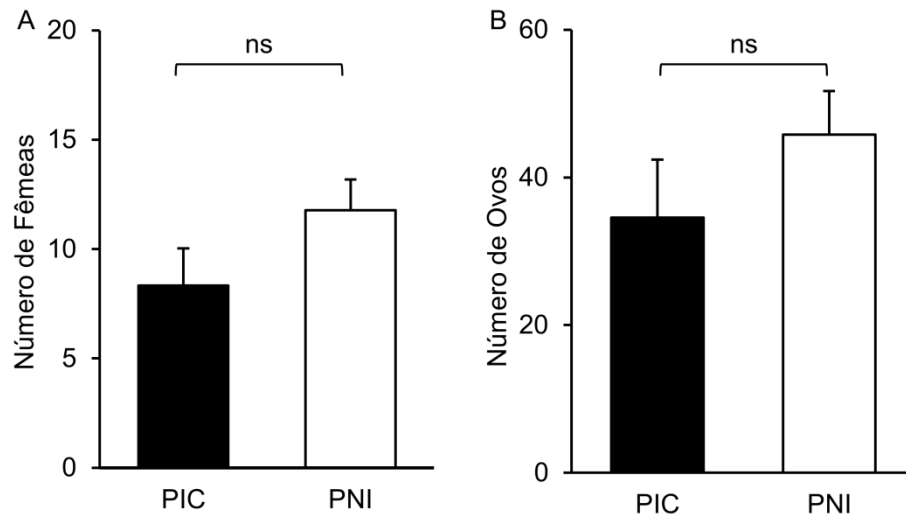


Ilustração da arena circular confeccionada com lâmina plástica preta, cujas extremidades contêm dois orifícios cobertos por tecido de *voile* onde foram posicionadas as folhas das plantas. A escolha de cada fêmea é considerada se ela: (i) caminha sobre o *voile* de um dos orifícios, (ii) se permanece durante 10 segundos no raio de 1 cm no entorno de um dos orifícios; ou (iii) se sai da lâmina preta na região correspondente à área na qual a folha do tratamento é posicionada (A). Esquema da estrutura como um todo, em que três hastes de madeira fixadas em uma placa de poliestireno sustentam a arena, sendo a haste central o ponto de liberação dos ácaros (indicado com uma seta). Após o posicionamento das folhas nos orifícios, três camadas de tecido *voile* e duas lacas de Petri são sobrepostas com o intuito de permitir a passagem dos voláteis através do tecido e estabilizar as folhas nos locais determinados impedindo qualquer tipo de deslocamento, respectivamente. Além disso, duas placas são colocadas nas laterais a fim de impedir que os ácaros se movimentem a partir de pistas visuais (B).
 Fonte: do autor (2019).

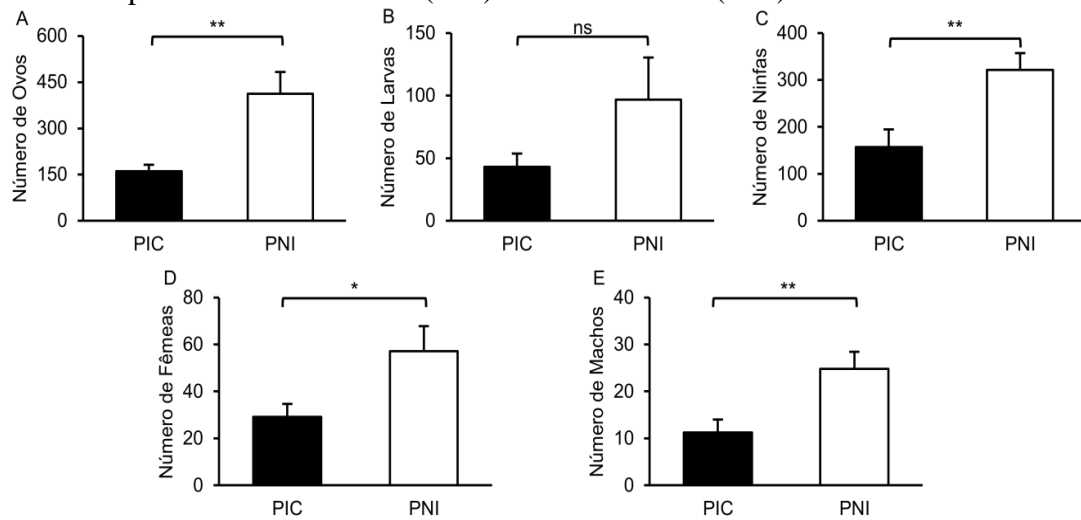
Figura 7 – Escolha hospedeira das fêmeas de *Oligonychus ilicis* e número de ovos depositados em plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e plantas não infestadas (PNI).



Número médio (+ erro padrão, N = 18 plantas) de fêmeas (A) e ovos (B) encontrados em plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e plantas não infestadas (PNI). Não houve diferença significativa no número de fêmeas (teste t, $P = 0,115$) e ovos (teste t, $P = 0,266$) entre os tratamentos. ns = não houve diferença significativa.

Fonte: do autor (2019).

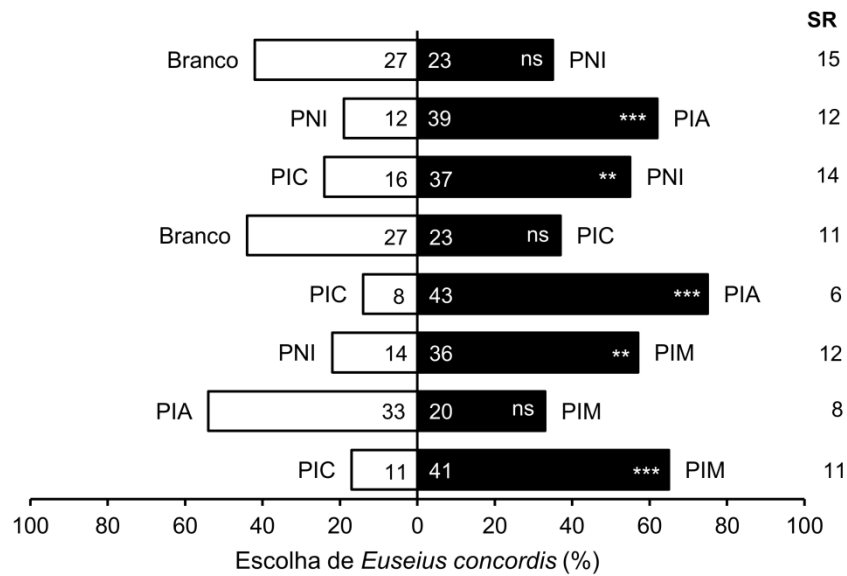
Figura 8 - Desempenho de *Oligonychus ilicis* avaliado em termos de número de ovos, larvas, ninfas e adultos (fêmeas e machos) em plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e não infestadas (PNI).



Número médio (+ erro padrão, N= 19 plantas) de ovos (A), larvas (B), ninfas (C), fêmeas (D) e machos (E) encontrados em plantas infestadas por cochonilha-branca (PIC) e plantas não infestadas (PNI). Quando avaliadas separadamente (teste F) as variáveis ovos ($F_{1,17} = 14,198$, $P = 0,001534$), ninfas ($F_{1,17} = 8,9742$, $P = 0,006094$), fêmeas ($F_{1,17} = 5,818$, $P = 0,02745$) e machos ($F_{1,17} = 8,5996$, $P = 0,009052$) foram significativamente maiores em PNI. Enquanto a variável larvas ($F_{1,17} = 2,7316$, $P = 0,1167$) não diferiu significativamente entre os tratamentos. * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, ns = não houve diferença significativa.

Fonte: do autor (2019).

Figura 9 – Preferência olfativa das fêmeas de *E. concordis* aos voláteis de plantas infestadas por ácaros (PIA), por cochonilhas (PIC), sob infestação múltipla (PIM), não infestadas (PNI) e branco.



Os ácaros foram submetidos a ensaios de escolha em arena frente a pares de plantas de diferentes tratamentos. Cada fêmea foi testada uma única vez, e, se, não apresentasse uma preferência era considerada “sem resposta”. Os tratamentos estão indicados dentro das barras. PNI = Planta não infestada; PIA = Planta infestada por ácaro; PIC = Planta infestada por cochonilha-branca; PIM = Planta sob infestação múltipla; N = número de fêmeas testadas; SR = sem resposta; ns = não houve diferença significativa, * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

Fonte: do autor (2019).