

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

INFLUÊNCIA DO HOSPEDEIRO DE ORIGEM E DO APRENDIZADO SOBRE
O COMPORTAMENTO QUIMIOTÁXICO E O PARASITISMO DE *Telenomus*
podisi Ashmead (HYMENOPTERA: PLATYGASTRIDAE)

Roberta Tognon
Bióloga/UCS

Dissertação apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia
Ênfase Entomologia

Porto Alegre (RS), Brasil
Março de 2013

CIP - Catalogação na Publicação

Tognon, Roberta

Influência do hospedeiro de origem e do
aprendizado sobre o comportamento quimiotático e o
parasitismo de *Telenomus podisi* Ashmead
(Hymenoptera: Platygastridae) / Roberta Tognon. --
2013.

58 f.

Orientador: Josué Sant'Ana.

Coorientadora: Simone Mundstock Jahnke.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa
de Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS,
2013.

1. *Telenomus podisi*. 2. Controle biológico. 3.
Aprendizagem. 4. Influência hospedeira. I. Sant'Ana,
Josué, orient. II. Mundstock Jahnke, Simone,
coorient. III. Título.

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UFRGS com os
dados fornecidos pelo(a) autor(a).

ROBERTA TOGNON
Bióloga - Universidade de Caxias do Sul

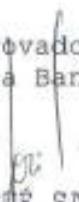
DISSERTAÇÃO

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

MESTRE EM FITOTECNIA

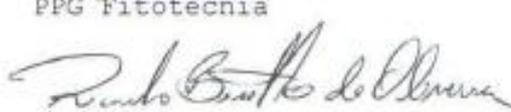
Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

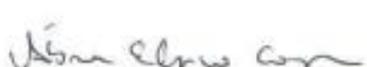
Aprovado em: 06.03.2013
Pela Banca Examinadora


JOSÉ SANT'ANA
Orientador - PPG Fitotecnia

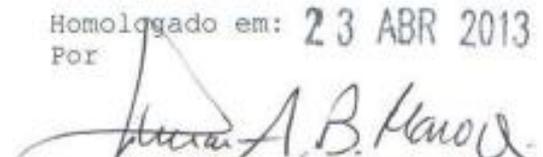

SIMONE MUNDSTOCK JAHNKE
Coorientadora - PPG Fitotecnia


LUIZA RODRIGUES REDAELLI
PPG Fitotecnia


RICARDO BISOTTO DE OLIVEIRA
Bolsista PRODOC-CAPES/UFRGS


ÁBNER ELPINO CAMPOS
Instituto de Biociências
Departamento de Zoologia/UFRGS

Homologado em: 23 ABR 2013
Por


GILMAR ARDUINO BETTIO MARODIN
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia


PEDRO ALBERTO SELBACH
Diretor da Faculdade de
Agronomia

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por mais esta conquista, pela força em superar os obstáculos que até aqui encontrei.

À minha família, especialmente aos meus pais, Teresa e Lóris pela dedicação e incentivo na minha formação.

Ao meu companheiro Rogério, por estar sempre ao meu lado tornando minha vida muito mais feliz e compreendendo meus momentos de ausência.

Ao meu orientador, Dr. Josué Sant'Ana e à minha coorientadora, Dr^a. Simone Mundstock Jahnke, pela oportunidade, dedicação, confiança e paciência.

À todos os colegas e professores do Laboratório de Biologia, Ecologia e Controle Biológico de Insetos, pela amizade.

Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida.

À UFRGS pelo curso oferecido.

À todos que de uma forma ou de outra me apoiaram e deram inspiração durante esta fascinante etapa, contribuindo para a realização deste trabalho.

INFLUÊNCIA DO HOSPEDEIRO DE ORIGEM E DO APRENDIZADO SOBRE O COMPORTAMENTO QUIMIOTÁXICO E O PARASITISMO DE *Telenomus podisi* Ashmead (HYMENOPTERA: PLATYGASTRIDAE)¹

Autor: Roberta Tognon

Orientador: Josué Sant'Ana

Coorientadora: Simone Mundstock Jahnke

Resumo

O parasitoide de ovos, *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Platygasteridae) é um importante agente de controle natural de percevejos e seu sucesso de parasitismo está relacionado ao comportamento de busca de posturas. Este estudo teve como objetivos avaliar a influência do hospedeiro de origem no comportamento de busca e parasitismo de *T. podisi*, bem como a aprendizagem e memória do parasitoide. Foram avaliadas as respostas quimiotáxicas (olfatômetro tipo "Y") de fêmeas acasaladas de *T. podisi*, com 48 horas de idade, oriundas de ovos de *Tibraca limbativentris* Stål (percevejo-do-colmo) coletados em lavouras de arroz, ou emergidas a partir de ovos de *Euschistus heros* (Fabricius) (percevejo-marrom) (Hemiptera: Pentatomidae) provenientes de uma criação de laboratório, tanto ao feromônio sexual de *T. limbativentris*, como a voláteis de ovos. Além disso, foi averiguado o sucesso de parasitismo em ambos pentatomídeos e a capacidade de aprendizagem e tempo de retenção da memória deste parasitoide ao extrato de capim-limão. Fêmeas oriundas de ovos dos dois heterópteros responderam mais ao feromônio sexual do que ao hexano (controle). No entanto, não houve diferença quimiotáxica significativa ao feromônio, para parasitoides oriundos de ambos hospedeiros. Fêmeas procedentes do percevejo-marrom foram mais responsivas aos voláteis de ovos não lavados do hospedeiro de origem do que aos do percevejo-do-colmo, nas mesmas condições. As provenientes de *T. limbativentris*, não distinguiram entre os voláteis das posturas das duas espécies de pentatomídeos. *Telenomus podisi*, oriundos de *E. heros*, não parasitaram ovos de *T. limbativentris*, entretanto, parasitoides provenientes deste percevejo parasitaram ovos de *E. heros*. Além disso, a presença do capim-limão, durante toda a fase imatura, alterou a orientação quimiotáxica de *T. podisi*, desencadeando aprendizagem nestes organismos, a qual se manteve por até 72 horas. O conhecimento da interferência dos fatores que intermediam a comunicação hospedeiro-parasitoide poderá auxiliar em programas de controle biológico, possibilitando maior adequação e confiabilidade na utilização desta ferramenta com o uso de *T. podisi*.

¹ Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (58p.) Março, 2013.

INFLUENCE OF ORIGIN HOST AND LEARNING ON THE CHEMOTAXIC BEHAVIOR AND PARASITISM OF *Telenomus podisi* Ashmead (HYMENOPTERA: PLATYGASTRIDAE)¹

Author: Roberta Tognon
Advisor: Josué Sant'Ana
Co-advisor: Simone Mundstock Jahnke

Abstract

Parasitism success in the egg parasitoid *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Platygasteridae), an important natural control agent for stink bug eggs, depends on its host-searching behavior. This study aimed to assess the influence of parasitoid host origin, learning, and memory on *T. podisi* search behavior and parasitism. Chemotactic responses to the *T. limbativentris* sex pheromone and to egg volatiles were tested in a Y-tube olfactometer for mated, 48-hour old *T. podisi* females, reared from eggs of *Tibraca limbativentris* Stål (Rice-stalk-stink-bug) (RSSB) collected in rice plantations, or from eggs of *Euschistus heros* (Fabricius) (Neotropical-brown-stink-bug) (NBSB) (Hemiptera: Pentatomidae). Parasitism success was quantified in both pentatomids, and learning capacity and memory retention time of the parasitoid were tested with lemongrass extract. Females reared from eggs of the two stink bug species responded more strongly to the sex pheromone than to hexane (control), but there was no significant chemotactic difference in pheromone response between parasitoids reared in different hosts. Females reared from the NBSB were more responsive to unwashed egg volatiles of their host of origin than to those of the RSSB under the same conditions. Females reared from *T. limbativentris* did not distinguish between egg volatiles of the two pentatomid species. *Telenomus podisi* reared from *E. heros* did not parasitize *T. limbativentris* eggs, but those reared from *T. limbativentris* did parasitize *E. heros* eggs. The presence of lemongrass throughout the immature phase altered the chemotactic orientation of *T. podisi* and prompted learning in these organisms that lasted for up to 72 hours. Understanding how the factors that mediate host-parasitoid communication are interrelated can help biological control programs establish more effective and reliable tools with *T. podisi*.

¹ Master of Science dissertation in Agronomy, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (58p.) March, 2013.

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	3
2.1 Percevejo-do-colmo (<i>Tibraca limbativentris</i>) – Aspectos bioecológicos e danos.....	3
2.2 Percevejo-marrom (<i>Euschistus heros</i>) - Aspectos bioecológicos e danos.....	5
2.3 Inimigos naturais: parasitoides.....	7
2.4 Aspectos biológicos e ecológicos de <i>Platygastridae</i>	9
2.5 Comunicação química e aprendizagem.....	11
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
3.1 Obtenção e criação dos insetos.....	15
3.1.1 <i>Tibraca limbativentris</i>	15
3.1.2 <i>Euschistus heros</i>	16
3.1.3 <i>Telenomus podisi</i>	16
3.2 Bioensaios.....	17
3.2.1 Ação cairomonal do feromônio sexual de <i>Tibraca limbativentris</i> em fêmeas de <i>Telenomus podisi</i>	17
3.2.1.1 Olfatometria.....	17
3.2.1.2 Semicampo.....	19
3.2.2 Respostas quimiotáxicas de <i>Telenomus podisi</i> a voláteis de ovos de pentatomídeos.....	21
3.2.3 Parasitismo de <i>Telenomus podisi</i> em ovos de <i>Tibraca limbativentris</i> e <i>Euschistus heros</i>	22
3.2.4 Aprendizagem e memória de <i>Telenomus podisi</i>	23
3.3 Análise estatística.....	25

	Página
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	26
4.1 Ação cairomonal do feromônio sexual de <i>Tibraca limbativentris</i> em fêmeas de <i>Telenomus podisi</i>	26
4.2 Respostas quimiotáticas de <i>Telenomus podisi</i> a voláteis de ovos de pentatomídeos.....	31
4.3 Parasitismo de <i>Telenomus podisi</i> em ovos de <i>Tibraca limbativentris</i> e <i>Euschistus heros</i>	35
4.4 Aprendizagem e memória de <i>Telenomus podisi</i>	38
5. CONCLUSÕES.....	45
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	46
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	48

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Adulto de <i>Tibraca limbativentris</i>	3
2. Adulto de <i>Euschistus heros</i>	6
3. <i>Telenomus podisi</i> em ovos de <i>Euschistus heros</i>	10
4. Esquema do sistema de olfatometria: a) bomba a vácuo; b) fluxímetro; c) umidificador; d) arena; e) detalhe da extremidade do olfatômetro tipo “Y” com papel filtro.....	18
5. A) gaiola com plantas de arroz; B) planta de arroz: 1) suporte com ovos de <i>Euschistus heros</i> e papel filtro.....	20
6. Olfatômetro tipo “Y”: detalhe da extremidade do olfatômetro com ovos de: a) <i>Tibraca limbativentris</i> ; b) <i>Euschistus heros</i>	22
7. a) tubos de vidro com posturas e parasitoides; b) ovos de <i>Tibraca limbativentris</i> ; c) ovos de <i>Euschistus heros</i> ; d) <i>Telenomus podisi</i>	23

8. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*) testadas em olfatômetro de dupla escolha ao feromônio sexual (Zingiberenol) de *T. limbativentris* na concentração 0,001 µg/µL e ao hexano (controle). Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em cada hospedeiro..... 27
9. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Tibraca limbativentris*) testadas em olfatômetro de dupla escolha aos voláteis de ovos lavados e não lavados de *Euschistus heros* e *T. limbativentris*. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em cada hospedeiro..... 31
10. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Euschistus heros*) testadas em olfatômetro de dupla escolha aos voláteis de ovos lavados e não lavados de *E. heros* e *Tibraca limbativentris*. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valor seguido de asterisco difere significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em fêmeas oriundas de ovos de *E. heros*..... 32
11. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*) testadas em olfatômetro de dupla escolha aos voláteis dos ovos não lavados de *E. heros* e *T. limbativentris*. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valor seguido de asterisco difere significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em fêmeas oriundas de ovos de *E. heros*..... 33

12. Percentuais do sucesso de parasitismo de fêmeas de *Telenomus podisi* (provenientes de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*) em teste de escolha a ovos de ambos os hospedeiros. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos emergidos. Barras seguidas de letras distintas, dentro de cada tratamento, indicam diferença significativa (χ^2 , $P < 0,05$)..... 36
13. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* tratadas com extrato de capim-limão por todo o período do desenvolvimento imaturo, testadas em olfatômetro de dupla escolha e submetidas aos voláteis de capim-limão e acetona (controle). Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle ou do extrato em cada hora..... 42
14. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas inatas de *Telenomus podisi* testadas em olfatômetro de dupla escolha e submetidas aos voláteis de capim-limão e acetona (controle). Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em cada hora..... 43

1 INTRODUÇÃO

O sucesso no uso de parasitoides de ovos para controle biológico está diretamente relacionado a uma série de estudos que avaliem os aspectos que interferem na interação hospedeiro-parasitoide. Dentre estes, fazem parte os fatores que intermediam a comunicação química entre inimigos naturais e herbívoros, assim como, a influência do hospedeiro de origem e da aprendizagem no comportamento de busca de espécie(s) alvo e, possivelmente, no sucesso de parasitismo. O conhecimento das interações tróficas é fundamental para viabilizar de forma adequada o uso de insetos benéficos no controle de pragas, evitando que esta ferramenta caia em descrédito no meio rural.

Sendo assim, este trabalho teve os seguintes objetivos: avaliar as respostas quimiotáticas de *Telenomus podisi* Ashmead [Hymenoptera: Platygasteridae (= Scelionidae)] oriundos de *Tibraca limbativentris* Stål (Hemiptera: Pentatomidae) e *Euschistus heros* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae) a voláteis de ovos de ambos hospedeiros e ao feromônio sexual de *T. limbativentris*; determinar o impacto do hospedeiro de origem no sucesso de parasitismo de *T. podisi* nas duas espécies de pentatomídeos e avaliar a capacidade de aprendizagem e tempo de retenção da memória ao extrato de

capim-limão, *Cymbopogon citratus* (DC.) Stapf. (Poales: Poaceae), em *T. podisi*.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Percevejo-do-colmo (*Tibraca limbativentris*) – Aspectos bioecológicos e danos

Os pentatomídeos são considerados o principal problema na cultura do arroz [*Oryza sativa* L. (Poales: Poaceae)] com destaque para *T. limbativentris* (Figura 1), o qual ataca em todos os estádios da cultura, podendo já estar presente na lavoura a partir do perfilhamento (Domiciano, 2001; Martins *et al.*, 2004; Reunião Técnica da Cultura do Arroz Irrigado, 2012).



FIGURA 1. Adulto de *Tibraca limbativentris*

Os ovos de *T. limbativentris* apresentam uma coloração esverdeada, escurecendo com a proximidade da eclosão. A oviposição ocorre

preferencialmente na face inferior das folhas do arroz, sendo dispostos alternadamente em duas a seis fileiras (Ferreira *et al.*, 1997).

A fase de ovo, em casa de vegetação, tem duração média de sete dias e viabilidade de 99%. (Botton *et al.*, 1996). Em condições controladas ($24 \pm 0,5$ °C; $70 \pm 10\%$ UR; fotofase de 14 horas), Silva *et al.* (2004) observaram que este período foi de $6,9 \pm 1,2$ dias; sendo que os tempos de desenvolvimento do primeiro ao quinto instares foram de $5,5 \pm 1,66$; $7,2 \pm 2,65$; $10,4 \pm 3,66$; $15,4 \pm 3,61$ e $19,8 \pm 1,6$ dias, respectivamente.

A longevidade de *T. limbativentris* na fase adulta é de cerca de 60 dias tanto para fêmeas como para machos. Fêmeas de *T. limbativentris* atingem a maturidade sexual entorno de 14 dias e machos, em 11. A fecundidade, em condições controladas (26 ± 1 °C; $60 \pm 10\%$ UR; fotofase de 14 horas) é de, aproximadamente, 90 ovos/fêmea (Silva *et al.*, 2004).

O percevejo-do-colmo encontra-se amplamente distribuído na Região Neotropical (Fernandes & Grazia, 1998). No Brasil, é encontrado em todos os agrossistemas de arroz: terras altas, irrigado por inundação e várzea úmida. De acordo com Ferreira *et al.* (1997) e Farias (2012), durante o período normal de permanência do arroz no campo, é provável que *T. limbativentris* complete duas gerações e inicie uma terceira. Nesta última os insetos entram em diapausa reprodutiva nos restos da cultura ou em plantas hospedeiras alternativas localizadas nas proximidades da lavoura, como *Andropogon bicornis* L. (Klein, 2012) e *Paspalum urvillei* (Steudel) (Oliveira *et al.*, 2005) completando o ciclo ao retornarem para a lavoura no início do perfilhamento da cultura.

Os danos são causados pela alimentação dos percevejos adultos e das ninfas, a partir do segundo instar, cuja picada na base das plantas provoca o aparecimento do sintoma conhecido como “coração-morto” na fase vegetativa e “panícula-branca” na reprodutiva, provocando perdas consideráveis na produção, principalmente se o ataque ocorrer nas fases de pré-floração e formação dos grãos. Os percevejos alimentam-se ativamente quando as plantas atingem aproximadamente 30 cm, pois o inseto necessita de um suporte da planta para poder apoiar as pernas anteriores e forçar a introdução das peças bucais nos tecidos do colmo, assumindo a posição característica de cabeça para baixo (Ferreira *et al.*, 1997; Silva *et al.*, 2004). Estudos realizados no Rio Grande do Sul indicaram que o nível de dano econômico desta praga está associado à fase fenológica da planta, sendo que um percevejo/m² reduz a produção em 58,7 e 65,16 kg/ha, nas fases vegetativa e reprodutiva, respectivamente (Costa & Link, 1992).

2.2 Percevejo-marrom (*Euschistus heros*) – Aspectos bioecológicos e danos

Inúmeras espécies de pentatomídeos estão associadas à cultura da soja [*Glycine max* L. (Fabales: Fabaceae)] sendo, *E. heros* (Figura 2), a mais abundante (Panizzi & Niva, 1994; Panizzi & Slansky Jr, 1985).

As posturas deste pentatomídeo são constituídas de cinco a oito ovos de cor amarela, depositados, principalmente, nas folhas ou nas vagens da soja (Hoffmann-Campo *et al.*, 2000).



FIGURA 2. Adulto de *Euschistus heros*

Costa *et al.* (1998) observaram que a fase de ovo de *E. heros* tem duração aproximada de sete dias, sendo que os tempos de desenvolvimento do primeiro ao quinto instares foram de $4,6 \pm 0,9$; $7,1 \pm 0,6$; $5,7 \pm 1,5$; $7,0 \pm 2,2$ e $7,1 \pm 1,3$ dias, respectivamente. Fêmeas e machos possuem uma longevidade média de 50 dias atingindo a maturidade sexual por volta de 11, com fecundidade aproximada de 130 ovos/fêmea ($24 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$; $70 \pm 10\%$ UR; fotofase de 14 horas).

O percevejo-marrom é nativo da Região Neotropical e no Brasil está presente em abundância nas regiões mais quentes como no Norte do Paraná e na Região Centro-Oeste, o que favorece um maior número de gerações dessa espécie (Panizzi & Slansky Jr, 1985).

Na época de entressafra, entre os meses de abril a outubro, alimentam-se de plantas alternativas como *Amaranthus retroflexus* L. e *Vassobia breviflora* (Sendtn.) (Medeiros & Megier, 2009) ou deslocam-se para abrigos de sobrevivência, alojando-se sob folhas secas de plantas como *Mangifera indica* L. (Godoy *et al.*, 2010; Panizzi & Niva, 1994), *Cajanus cajan* L.; *Helianthus annuus* L.; *Acanthospermum hispidum* L. e *Pterogyne nitens* Tul. (Panizzi &

Niva, 1994; Mourão & Panizzi, 2000) permanecendo em estado de diapausa até a próxima safra de verão.

O complexo de percevejos, incluindo *E. heros*, ocorre na cultura da soja desde a fase vegetativa e é prejudicial a partir do início da formação das vagens até a maturação dos grãos (Corrêa-Ferreira, 2005). Estes pentatomídeos atingem as sementes através da introdução do aparelho bucal nos legumes, tornando-as murchas e enrugadas, causando perdas significativas no rendimento, na qualidade, no potencial germinativo e alterando teores de proteínas e ácidos graxos (Corrêa-Ferreira & Panizzi, 1999; Corrêa-Ferreira & Azevedo, 2002).

A principal forma de controle para *E. heros* e *T. limbativentris* ainda é o químico. Os principais produtos registrados no Sistema de Agrotóxicos Fitossanitários (AGROFIT, 2012) para o manejo destas pragas na cultura da soja e arroz, são defensivos dos seguintes grupos químicos: neonicotinoides, piretroides e organofosforados. No entanto, os efeitos indesejáveis desse método podem ser evitados ou minimizados com a adoção de técnicas que fazem parte do Manejo Integrado de Pragas (MIP) (Oliveira & De Bortoli, 2006).

O controle biológico é uma das técnicas que vem assumindo grande importância em programas de manejo, devido à preocupação relacionada à qualidade do ambiente e da saúde pública (Parra *et al.*, 2002).

2.3 Inimigos naturais: parasitoides

Os inimigos naturais, agentes utilizados no controle biológico de pragas, são provenientes de diversas classes de organismos e incluem parasitoides, patógenos e predadores (Costa *et al.*, 2006).

Os parasitoides são insetos que se desenvolvem em um hospedeiro, alimentando-se do mesmo e obrigatoriamente causando sua morte (Vinson, 1976).

O parasitismo pode ocorrer em diferentes fases de desenvolvimento do hospedeiro, deste modo, os insetos são classificados em parasitoides de ovo, larva, pupa ou do estágio adulto (Costa *et al.*, 2006).

Micro-himenópteros da família Platygastriidae são agentes de controle natural de insetos na cultura do arroz (Martins *et al.*, 2004) e da soja (Medeiros *et al.*, 1997; Pacheco & Corrêa-Ferreira, 2000) As principais espécies de parasitoides de ovos registradas em *T. limbativentris* e *E. heros*, pertencem aos gêneros *Telenomus* e *Trissolcus* (Maciel *et al.*, 2007; Riffel *et al.*, 2010; Idalgo, 2011; Medeiros *et al.*, 1997; Pacheco & Corrêa-Ferreira 2000; Godoy *et al.*, 2005).

O parasitismo em ovos do percevejo-do-colmo foi constatado por Maciel *et al.* (2007) no estado do Maranhão, no qual os autores observaram a ocorrência de três espécies de parasitoides, *T. podisi*, *Trissolcus urichi* Crawford (Hymenoptera: Platygastriidae) e *Oencyrtus submetallicus* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae), com índice de parasitismo natural de 23,4%. Estudo semelhante foi realizado por Riffel *et al.* (2010) em arrozais localizados no estado de Santa Catarina com a dominância de *T. podisi* e *T. urichi*. Segundo os autores, 80% dos ovos de *T. limbativentris* estavam parasitados por estas espécies. No entanto para *E. heros* na cultura da soja, Pacheco & Corrêa-Ferreira (2000) observaram, no estado do Paraná, índice superior a 80% no parasitismo de *T. podisi* durante o período de enchimento de grãos até a maturação, alcançando 100% de ovos parasitados no final do ciclo da cultura.

2.4 Aspectos biológicos e ecológicos de Platygasteridae

Os platigastriídeos são pequenos micro-himenópteros (na maioria, inferiores a 2,5 mm de comprimento) encontrados em todos os habitats, com exceção das regiões polares, sendo estes diversos e abundantes em florestas úmidas, tropicais e subtropicais (Austin *et al.*, 2005). Esta família possui 4.500 espécies descritas (Masner & Hanson, 2006ab; Murphy *et al.*, 2007) as quais, na maioria, são endoparasitoides de ovos de aranhas e de insetos dos grupos Hemiptera, Odonata, Orthoptera, Mantodea, Neuroptera, Coleoptera, Diptera e Lepidoptera (Austin *et al.*, 2005; Masner & Hanson, 2006ab). Muitas espécies apresentam um alto grau de especificidade hospedeira, restringindo-se, normalmente, a apenas uma família de artrópode (Masner & Hanson, 2006ab).

No contexto agrícola, a principal subfamília de Platygasteridae é Telenominae, devido ao fato de representantes deste grupo terem sido relatados como agentes de controle biológico de pragas, tais como Heteroptera e Lepidoptera. A maioria dos insetos deste grupo evita o superparasitismo, pois as fêmeas detectam ovos já parasitados através de marcadores externos (feromônio de oviposição) (Masner & Hanson, 2006ab).

Dentre os telenomíneos, *Trissolcus basalís* (Wollaston) e *Telenomus remus* Nixon, já foram introduzidos em alguns países para combater, respectivamente, *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) (Hoffmann *et al.*, 1991) e *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) (Ferrer, 1998). No Brasil, *T. basalís* já foi utilizado em programas de controle biológico de percevejos na cultura da soja (Corrêa-Ferreira & Moscardi, 1996). No entanto, outras espécies, como *T. podisi* (Figura 3), também podem atuar como reguladores populacionais de pentatomídeos, tais como *Piezodorus*

guildinii (Westwood), *N. viridula* (Pacheco & Corrêa-Ferreira, 2000) e *E. heros* (Medeiros *et al.*, 1997; Pacheco & Corrêa-Ferreira, 2000) na cultura da soja, *Euschistus servus* (Say) e *Oebalus pugnax pugnax* (Fabricius) (Tillman, 2010) na do milho, e *T. limbativentris*, (Maciel *et al.*, 2007; Riffel *et al.*, 2010; Idalgo, 2011) em lavouras de arroz.



FIGURA 3. *Telenomus podisi* em ovos de *Euschistus heros*

O potencial reprodutivo e a longevidade de *T. podisi* foi registrada por Pacheco & Corrêa-Ferreira (1998) em ovos de *E. heros*, *P. guildinii* e *N. viridula* ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $65 \pm 10\%$ UR e fotofase 14 horas). Segundo os autores, a maior produção de descendentes por fêmea ocorreu nos primeiros 10 dias de vida, em ovos de *E. heros* e *P. guildinii*. Fêmeas com até dois dias de vida geraram maior número de fêmeas do que de machos, ocorrendo proporção inversa com o avanço da idade. De acordo com os mesmos, a longevidade dos adultos varia de acordo com a espécie hospedeira, sendo que a de fêmeas é de 19,9; 30,9 e 40,6 dias e a de machos, de 32,0; 34,5 e 43,5 dias, em ovos de *P. guildinii*, *E. heros* e *N. viridula*, respectivamente. No entanto, a longevidade de adultos de *T. podisi*, em condições naturais, oriundos de ovos de *E. heros*, nos meses de entressafra da soja, foi superior a sete meses, indicando que os

mesmos hibernam no estágio adulto em condições adversas de temperatura (Doetzer & Foerster, 2007).

2.5 Comunicação química e aprendizagem

As substâncias químicas envolvidas na comunicação entre os organismos são denominadas semioquímicos, definidos como qualquer substância que, quando liberada por um determinado organismo no ambiente, provoque uma mudança fisiológica e/ou comportamental em outro (Vilella & Della Lúcia, 2001). Nos insetos, estes são os principais responsáveis pelo comportamento reprodutivo, localização e seleção do hospedeiro, do habitat e, no caso de insetos sociais, da organização da colônia. Estas substâncias podem ter ação intraespecífica (feromônio) ou interespecífica (aleloquímico) (Corrêa & Sant'Ana, 2007).

Em pentatomídeos, os feromônios são produzidos por três tipos de glândulas exócrinas, denominadas de: glândulas metatorácicas, unicelulares e dorsais abdominais. Estas estão presentes somente na fase adulta e suas secreções geralmente desencadeiam comportamentos de alarme e/ou defesa e podem estar relacionadas com o comportamento sexual (Borges & Aldrich, 2001).

O feromônio sexual de *T. limbativentris*, assim como em outros pentatomídeos (Borges *et al.*, 1999a; Silva *et al.*, 2006), é produzido pelo macho e no percevejo-do-colmo é designado pelo nome de Zingiberenol. É um sesquiterpenoide, composto por dois estereoisômeros de quatro isômeros, 1S zingiberenol, chamado (1R,4R,1'R)-4-(1',5'-dimethylhex-4'-enyl)-1-methylcyclohex-2-en-1-ol, e 1'S zingiberenol, chamado (1R,4R,1'S)-4-(1',5'-

dimethylhex-4'-enyl)-1-methylcyclohex-2-en-1-ol, conhecidos como Zingiberenol I e II (Borges *et al.*, 2006).

Os aleloquímicos, sinais mediadores de interações entre dois indivíduos de espécies diferentes, diferenciam-se de acordo com o tipo de organismo que está sendo beneficiado na comunicação. Alomônios são sinais químicos que somente favorecem o emissor, tais como as substâncias de defesa dos artrópodes. Os sinomônios favorecem tanto o agente emissor como o receptor do sinal e é comum nas interações planta-herbívoro-inimigo natural. Já os cairomônios, são sinais que, quando liberados, beneficiam somente o agente receptor, sendo este utilizado por parasitoides na localização de hospedeiros (Vilella & Della Lúcia, 2001; Corrêa & Sant'Ana, 2007).

A interação cairomonal envolvendo pentatomídeos foi proposta por Silva *et al.* (2006), os quais observaram que *T. podisi* desencadeia resposta motora positiva frente ao feromônio sexual proveniente de machos de *E. heros*. Laumann *et al.* (2009) também constataram comportamento semelhante para as substâncias sintéticas de defesa de *N. viridula* e *E. heros*, (2E)-4-oxo-2-hexenal e tridecano, identificadas a partir de glândulas metatorácicas, em *T. basalis* e *T. podisi*.

Substâncias presentes nas posturas e no córion de ovos também podem atuar como cairomônios (Vet *et al.*, 1995). De acordo com Borges *et al.* (1999b) fêmeas de *T. podisi* localizam ovos de *E. heros* e são capazes de distinguir o odor de posturas férteis e inférteis deste pentatomídeo.

A busca do parasitoide por hospedeiros inicia com um comportamento inato. No entanto, este pode ser modificado através do contato sucessivo com

determinado hospedeiro (experiência), podendo resultar em uma aprendizagem (Vinson, 1998; Vet *et al.*, 1995).

Segundo Matthews & Matthews (2010), a aprendizagem é definida como uma mudança permanente ou com durabilidade longa do comportamento. A ocorrência de aprendizagem já foi observada em parasitoides braconídeos, tais como *Aphidius ervi* Haliday (Du *et al.*, 1997), *Biosteres arisanus* (Sonan) (Dukas & Duan, 2000) e *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead) (Segura *et al.*, 2007).

A aprendizagem e o forrageamento de *T. basalis* utilizando substâncias cairomonais de *N. viridula*, foi estudada por Dauphin *et al.* (2009). De acordo com os autores, fêmeas experientes deste parasitoide, ou seja, que já tiveram contato com o feromônio do hospedeiro, foram mais atraídas a este odor do que as inexperientes, evidenciando que aquelas são capazes de ajustar o comportamento de busca a sítios de hospedeiros, de acordo com experiências do passado.

Rains *et al.* (2006) constataram que o estímulo olfativo ao odor de 3-octanona, recebido na fase larval pode influenciar o comportamento quimiotático de adultos de *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae), evidenciando que a memória olfativa pode persistir após a metamorfose. Fato semelhante já tinha sido relatado por Sujii *et al.* (2002) os quais observaram que o parasitismo de *T. podisi* provenientes de ovos de *E. heros* foi maior nesta espécie do que em *N. viridula* e *Acrosternun aseedum* Rolston (Hemiptera: Pentatomidae). Segundo os autores, o parasitismo é influenciado pelo hospedeiro de origem, podendo este fornecer pistas químicas

que teriam influência direta na escolha e desempenho reprodutivo do parasitoide.

3 MATERIAL E MÉTODOS

A criação, manutenção e bioensaios laboratoriais foram realizados em câmara climatizada (26 ± 1 °C, $65 \pm 10\%$ UR, fotofase 12 horas), no Laboratório de Biologia, Ecologia e Controle Biológico de Insetos da UFRGS.

3.1 Obtenção e criação dos insetos

3.1.1 *Tibraca limbativentris*

Insetos adultos foram coletados em lavouras de arroz irrigado no município de Eldorado do Sul, RS ($30^{\circ} 01' 22,73''$ S, $51^{\circ} 20' 49,25''$ O), nos meses de novembro de 2011 a fevereiro de 2012. Estes foram mantidos em uma gaiola retangular de madeira (27 X 16 X 19 cm) com aberturas frontais e laterais forradas com tecido do tipo voile, com tampa de acrílico na parte superior e mantidos em casa de vegetação com condições ambientais não controladas. Utilizou-se touceiras de arroz (IRGA 417) como substrato de oviposição e alimentação, sendo estas substituídas a cada cinco dias. A gaiola era vistoriada diariamente para manutenção e retirada de posturas para uso em bioensaios.

3.1.2 *Euschistus heros*

Foi estabelecida uma criação do percevejo-marrom a partir de ovos fornecidos pelo Dr. Miguel Borges do Laboratório de Ecologia e Semioquímicos da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Núcleo Temático Controle Biológico em Brasília (DF). Ninfas foram criadas em caixas Gerbox (11 x 11 x 3 cm) e colocadas em câmara climatizada. Os insetos foram alimentados com sementes de amendoim cru, *Arachis hypogaea* (L.), grãos secos de soja, *Glycine max* (L.), sementes de girassol, *Helianthus annuus* (L.), vagens verdes de feijão, *Phaseolus vulgaris* (L.) e frutos de ligustro, *Ligustrum lucidum* Ait. Os grãos foram fixados em cartelas de papel (10 X 8 cm), com cola branca, não tóxica. A cada três dias foi realizada a limpeza das caixas, assim como a troca dos alimentos. Ao atingirem o estágio adulto, os percevejos eram transferidos para gaiolas de madeira (30 X 22 X 19 cm) e mantidos em condições controladas, recebendo o mesmo alimento das ninfas, além de água destilada em potes de plástico de 350 ml, disponibilizada através de um pavio de algodão hidrófilo inserido em tampa perfurada. Diariamente era realizada a manutenção das gaiolas e retirada dos ovos, os quais eram transferidos para caixas Gerbox, com metade de uma vagem, até a eclosão das ninfas. Ao passarem para o segundo instar, era adicionado o alimento descrito acima. Parte desses ovos eram destinados para manutenção da colônia de *T. podisi* ou separados para uso em bioensaios.

3.1.3 *Telenomus podisi*

Para obtenção de *T. podisi* em ovos de *T. limbativentris*, posturas parasitadas do percevejo-do-colmo foram coletadas em lavoura de arroz

irrigado no mesmo município e período relatado no item 3.1.1. Estas eram acondicionadas em tubos de vidro (7,5 x 1,3 cm) e mantidas em câmara climatizada até a emergência, em seguida, machos e fêmeas eram alimentados, com uma gota de mel e permaneciam juntos nos tubos, fechados com parafilme, por aproximadamente 48 horas, sendo após esse período, testados em bioensaios.

Ovos de *E. heros* parasitados por *T. podisi* foram fornecidos pelo Dr. Miguel Borges. Posteriormente foi estabelecida uma criação em laboratório em posturas do percevejo-marrom.

Para manutenção da criação, após a emergência, machos e fêmeas dos parasitoides permaneciam juntos nos tubos de vidro (7,5 x 1,3 cm), conforme descrito acima. Diariamente eram oferecidas posturas de *E. heros* (aproximadamente 80 ovos), coladas em cartelas de papel (2 x 1,5 cm) com fita dupla face e inseridas nos tubos contendo machos e fêmeas de parasitoides (aproximadamente 30 insetos). As posturas permaneciam expostas ao parasitismo, por aproximadamente 24 horas, em seguida eram individualizadas em novos tubos de vidro até a emergência e incluídos na criação ou utilizados em bioensaios.

3.2 Bioensaios

3.2.1 Ação cairomonal do feromônio sexual de *Tibraca limbativentris* em fêmeas de *Telenomus podisi*

3.2.1.1 Olfatometria

O comportamento de fêmeas de *T. podisi* acasaladas e com aproximadamente 48 horas de idade, provenientes de ovos de *T. limbativentris*

ou *E. heros*, foi observado em olfatômetro tipo “Y” de vidro de dupla escolha (Figura 4), com diâmetro de 1,4 cm, arena inicial de 16 cm, bifurcada em dois “braços” de 19 cm cada, sob luz fluorescente (60W, luminância igual a 290 lux).

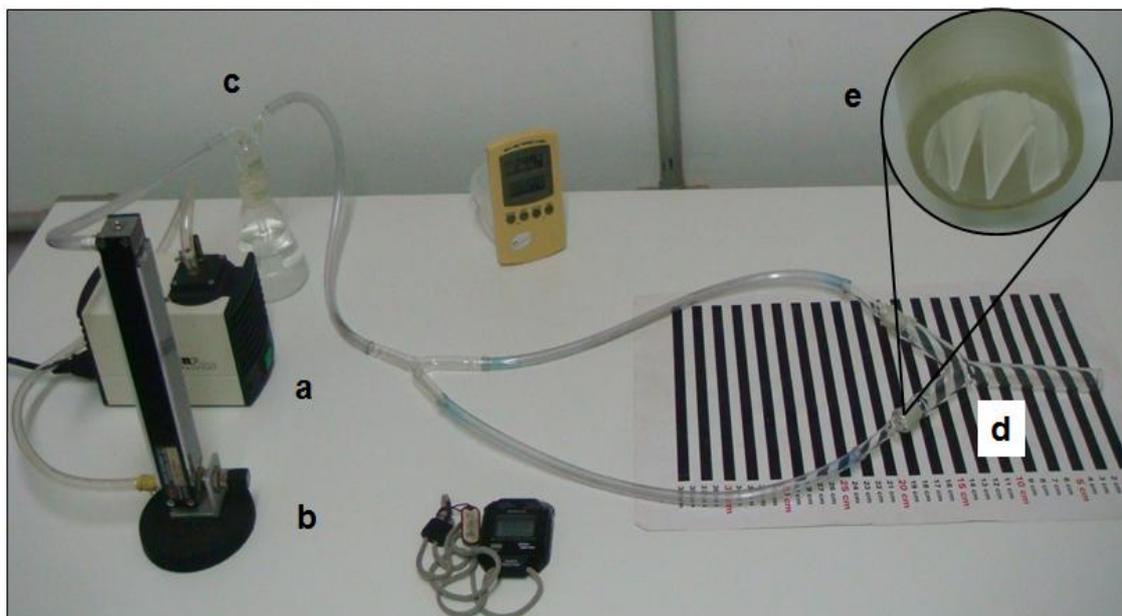


FIGURA 4. Esquema do sistema de olfatometria: a) bomba a vácuo; b) fluxímetro; c) umidificador; d) arena; e) detalhe da extremidade do olfatômetro tipo “Y” com papel filtro.

Um fluxo de ar, previamente filtrado com carvão ativo, era conduzido para dentro do sistema com o auxílio de uma bomba a vácuo conectada a um fluxímetro e um umidificador, a uma taxa de 0,8 L/min. Antes do início dos experimentos, as fêmeas foram individualizadas em frascos de acrílico (5 mL), alimentadas com uma gota de mel e aclimatados por 30 minutos na sala de testes, sendo, após este período, inseridos individualmente na arena com o auxílio de um pincel nº 0.

Os insetos foram submetidos à escolha entre o feromônio sexual sintético de *T. limbativentris*, 1S zingiberenol (1RS,4RS,1'R)-4-(1',5'-dimetilhex-2-en-ol) e 1'S zingiberenol (1RS,4RS,1'S)-4-(1',5'-dimetilhex-2-en-ol 1:1) e o

solvente hexano (controle). Na extremidade de um dos braços do olfatômetro foi adicionado um papel filtro de 4 x 15 cm, dobrado em forma de gaita, contendo 5 µL da solução. Foram avaliadas, em teste piloto, as concentrações de 0,1; 0,01; 0,001 µg/µL, para parasitoides emergidos de *E. heros* e com base nestes resultados, apenas 0,001 µg/µL para os oriundos de *T. limbativentris*. Na outra extremidade, foi adicionado um papel com o mesmo volume de hexano (controle).

As respostas foram consideradas positivas quando os parasitoides alcançavam a fonte de odor ou percorriam, pelo menos, 4 cm dentro dos braços e permaneciam nesta área por, no mínimo, 1 minuto. Considerou-se não responsivos os insetos que não se movimentaram nos primeiros 5 minutos ou que não alcançaram nenhum dos dois braços do olfatômetro em 10 minutos.

O olfatômetro era invertido no sentido horizontal (rotação de 180°), a cada três repetições e a cada seis, este era lavado com sabão neutro e hexano, sendo posteriormente seco em estufa de esterilização a 150 °C. Após este procedimento, eram renovadas as substâncias teste. Para cada concentração realizou-se no mínimo 40 repetições.

3.2.1.2 Semicampo

O experimento foi realizado em uma gaiola (0,9 x 0,9 x 2,0 m) (Figura 5A) estabelecida em ambiente aberto (27 ± 2 °C, $72 \pm 20\%$ UR) na Faculdade de Agronomia da UFRGS, Porto Alegre, RS (30°01'S; 51°13'O). Dentro da gaiola foram dispostas quatro plantas de arroz, com aproximadamente 30 cm de altura, semeadas em substrato comercial Plantmax[®], adubado com NPK 5-20-20, em potes plásticos de 500 mL, com irrigação diária.

Os ovos de *E. heros* ($n = 20$) foram colados em uma cartela de papel e esta fixada em um suporte de madeira de 30 cm dentro do vaso, próximo a planta (Figura 5B). Ao lado da postura foi colado um papel filtro de 4 x 15 cm, dobrado em forma de gaita e a dois destes era adicionado ou 10 μL de feromônio sexual sintético de *T. limbativentris* (descrito no item 3.2.1.1.) na concentração 0,001 $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ ou o mesmo volume do solvente hexano (controle).

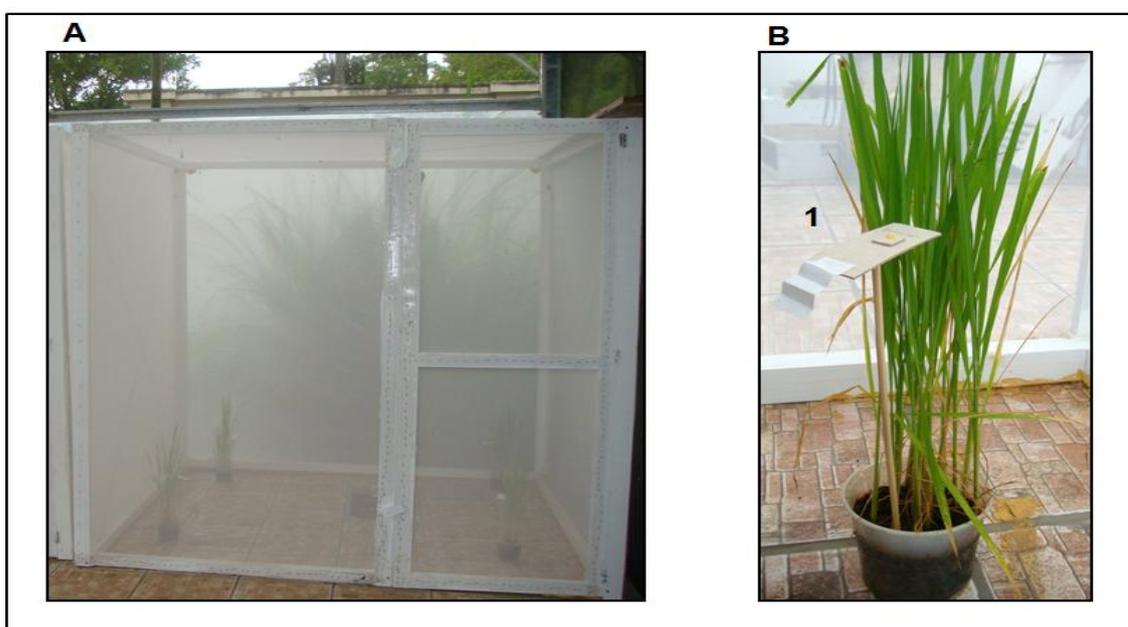


FIGURA 5. A) gaiola com plantas de arroz; B) planta de arroz: 1) suporte com ovos de *Euschistus heros* e papel filtro.

Na gaiola foram liberadas 30 fêmeas de *T. podisi* criadas em *E. heros* com aproximadamente 48 horas de idade, ficando os ovos expostos por 24 horas. Ao final deste período, as posturas foram recolhidas e individualizadas em tubos de vidro fechados com parafilme, sendo estas vistoriadas diariamente. Realizou-se um total de 15 repetições.

3.2.2 Respostas quimiotáticas de *Telenomus podisi* a voláteis de ovos de pentatomídeos

Os testes foram conduzidos em olfatômetro tipo “Y”, seguindo a mesma metodologia descrita no item 3.2.1.1. Foram avaliadas fêmeas acasaladas de *T. podisi* oriundas de ovos de *T. limbativentris* ou *E. heros*, com aproximadamente 48 horas de idade submetidas à escolha entre ovos de ambas as espécies de percevejo (Figura 6). Posturas de até 24 horas de idade foram retiradas das gaiolas de criação, sendo que parte destas passaram por um procedimento de limpeza de voláteis, no qual eram submersas em hexano por cinco minutos e secas em temperatura ambiente. Tanto posturas lavadas como não lavadas, contendo 20 ovos, foram colocadas na extremidade de cada um dos braços do olfatômetro. Os parasitoides foram submetidos a combinação dos seguintes tratamentos: a) ovos de *T. limbativentris* x ovos de *E. heros* (não lavados); b) ovos de *T. limbativentris* lavados x ovos de *T. limbativentris* não lavados; c) ovos de *E. heros* lavados x ovos de *E. heros* não lavados. Foram realizadas, no mínimo, 42 repetições/tratamento.

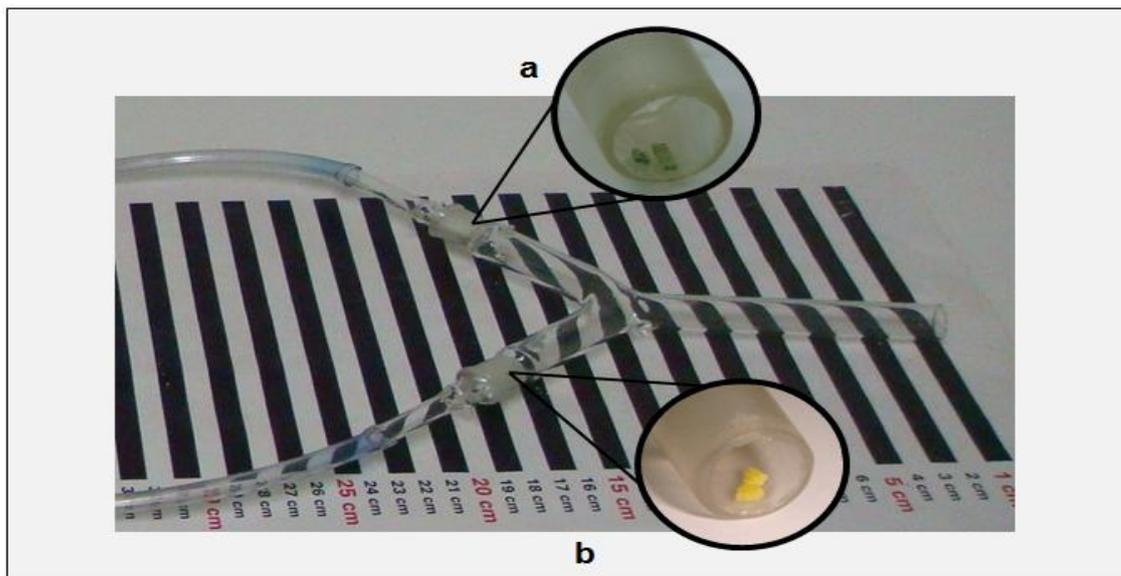


FIGURA 6. Olfatômetro tipo “Y”: detalhe da extremidade do olfatômetro com ovos de: a) *Tibraca limbativentris*; b) *Euschistus heros*.

3.2.3 Parasitismo de *Telenomus podisi* em ovos de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*

Utilizou-se fêmeas acasaladas de *T. podisi*, com aproximadamente 48 horas de idade, oriundas de ovos de *T. limbativentris* ou *E. heros* para avaliar o sucesso de parasitismo em ambos hospedeiros. Os parasitoides foram submetidos a testes com escolha em ovos de, no máximo, 24 horas de idade.

Para a realização dos experimentos, inicialmente machos e fêmeas oriundos de cada hospedeiro permaneceram juntos por 48 horas. Após este período, fêmeas provenientes de ovos de cada uma das espécies de percevejo foram individualizadas, por três horas, em tubos de vidro (7,5 x 1,3 cm), com uma gota de mel, fechado com parafilme, sendo a estas, oferecidos 10 ovos de *E. heros* e 10 de *T. limbativentris*, colados sobre uma cartela de papel (1 x 1,5 cm) com fita dupla face (Figura 7). Também foi realizado um teste de escolha com fêmeas provenientes de ovos de *T. limbativentris* que foram criadas por

uma geração em ovos de *E. heros*. Para cada tratamento, realizou-se, no mínimo, 30 repetições.

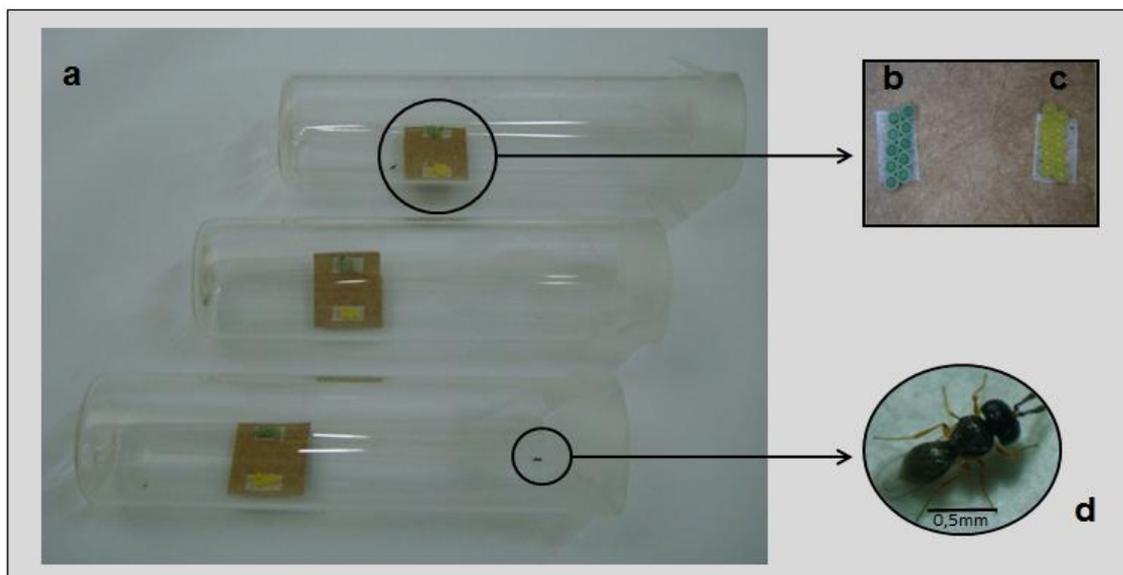


FIGURA 7. a) tubos de vidro com posturas e parasitoides; b) ovos de *Tibraca limbativentris*; c) ovos de *Euschistus heros*; d) *Telenomus podisi*.

3.2.4 Aprendizagem e memória de *Telenomus podisi*

Ovos de *E. heros* ($n = 20$) com, no máximo, 24 horas de idade foram colados sobre uma cartela de papel (1 x 1,5 cm) com fita dupla face e expostos a fêmeas de *T. podisi*, com aproximadamente 20 horas de idade, por um dia. Os lotes contendo os ovos supostamente parasitados foram individualizados em tubos de vidro e fechados com parafilme. A este recipiente foi adicionado, em diferentes períodos do desenvolvimento imaturo do parasitoide, um papel filtro contendo 5 μL de extrato de capim-limão da marca Tecpon, na concentração de 2,5 $\mu\text{L}/\text{mL}$. Após a emergência, as fêmeas foram individualizadas e testadas com, no máximo 24 horas de idade, em olfatômetro tipo “Y” seguindo a metodologia descrita no item 3.2.1.1. Na extremidade de

um dos braços do olfatômetro foi adicionado um papel filtro de 4 x 15 cm, dobrado em forma de gaita, contendo 5 µL do extrato de capim-limão na mesma concentração em que foram anteriormente expostos aos ovos, e na outra, adicionado um papel com o mesmo volume de acetona.

Os períodos de exposição dos ovos ao capim-limão foram os seguintes: a) todo o período de desenvolvimento até a emergência (aproximadamente 12 dias); b) apenas no início (três a quatro dias); c) somente na fase intermediária (seis a sete dias) ou; d) apenas no final (nove a 11 dias) do desenvolvimento imaturo do parasitoide. Com exceção do primeiro tratamento, o extrato permanecia com os ovos por 24 horas, sendo então removido do tubo. O mesmo procedimento descrito com capim-limão foi realizado com o solvente acetona (controle). Foram também conduzidos bioensaios com fêmeas inexperientes, ou seja, àquelas provenientes de ovos que não foram expostos ao capim-limão ou à acetona. Além de serem submetidas entre a escolha ao capim-limão e acetona, também foram avaliadas frente a cada um destes odores separadamente e, neste caso, contrastado com papel filtro seco, desprovido destes voláteis.

Para avaliar a memória desses insetos, fêmeas de *T. podisi*, com no máximo 24 horas de idade, oriundas de ovos que permaneceram em contato com o extrato de capim-limão por todo o período de desenvolvimento, foram avaliadas, em olfatômetro tipo “Y”, após 24, 48, 72 e 96 horas de idade. Estes insetos foram submetidos ao odor de capim-limão e acetona na mesma concentração e/ou volume descritos anteriormente. Nos intervalos de 24 horas entre os testes, as fêmeas permaneceram em tubos de vidro (7,5 x 1,3 cm), com uma gota de mel, fechado com parafilme, sem a presença dos odores.

Fêmeas inexperientes, as quais nunca tiveram contato com os voláteis testados, foram também submetidas ao mesmo procedimento experimental. Dessa forma, realizou-se no mínimo 40 repetições/tratamento.

3.3 Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do programa estatístico BioEstat 5.0® (Ayres *et al.*, 2007). Em todos os experimentos as diferenças nos percentuais de resposta foram comparadas pelo teste de Qui-quadrado de heterogeneidade ($P < 0,05$).

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Ação cairomonal do feromônio sexual de *Tibraca limbativentris* em fêmeas de *Telenomus podisi*

A percentagem de fêmeas de *T. podisi*, oriundas de *E. heros*, que se locomoveram no olfatômetro em direção ao feromônio sexual de *T. limbativentris* na concentração 0,1 µg/µL, foi de 46,66%, não apresentando diferença significativa em relação ao controle (hexano) 51,11% ($\chi^2 = 0,182$; gl = 1; P = 0, 8312). O mesmo ocorreu quando o composto foi diluído 10 vezes (0,01 µg/µL), ou seja, 52,27% foram responsivas ao feromônio e 43,18% ao controle ($\chi^2 = 0,762$; gl = 1; P = 0,5127). No entanto, na concentração 0,001 µg/µL, tanto fêmeas oriundas de *E. heros* responderam mais ao feromônio (69,04%) em relação ao controle (26,19%) ($\chi^2 = 16,2$; gl = 1; P = 0, 0001), quanto as provenientes de ovos de *T. limbativentris*, com 75% e 20,45% de respostas positivas aos respectivos tratamentos ($\chi^2 = 27,429$; gl = 1; P = 0,0001) (Figura 8). Nesta mesma concentração, não houve diferença quimiotática significativa ao feromônio, de parasitoides oriundos de ambos hospedeiros ($\chi^2 = 0,516$; gl = 1; P = 0,5900).

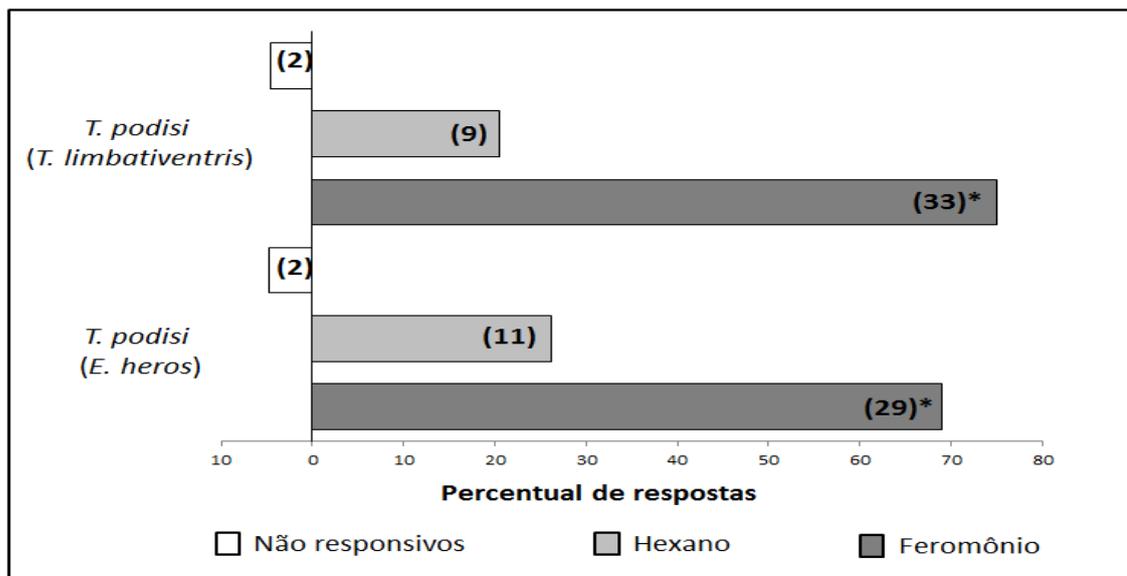


FIGURA 8. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*) testadas em olfatômetro de dupla escolha ao feromônio sexual (Zingiberenol) de *T. limbativentris* na concentração 0,001 µg/µL e ao hexano (controle). Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em cada hospedeiro.

A presença do feromônio sexual sintético de *T. limbativentris* junto a posturas de *E. heros*, em bioensaios de semicampo, propiciou um maior sucesso de parasitismo (68,16%) de *T. podisi* oriundos de ovos do percevejo-marrom em relação ao hexano (44,5%) ($\chi^2 = 59,657$; $gl = 1$; $P = 0,0001$).

A ação cairomonal a feromônios sexuais de herbívoros na orientação de parasitoides já foi observada em diversos grupos de insetos, como Lepidoptera (Arakaki *et al.*, 1996; Rutledge, 1996; Boo & Yang, 2000; Fatouros *et al.*, 2007; Bruce *et al.*, 2009; Milonas *et al.*, 2009ab; Arakaki *et al.*, 2011), Hemiptera (Franco *et al.*, 2011), Hymenoptera (Hilker *et al.*, 2000). A ação do feromônio sexual de *E. heros* sobre *T. podisi* já foi comprovada em bioensaios de laboratório (Borges *et al.*, 1999b; Silva *et al.*, 2006) e campo (Borges *et al.*, 1998). Outros estudos também constataram a ação de odores emitidos pelos

pentatomídeos *N. viridula* (Colazza *et al.*, 1999; Salerno *et al.*, 2006; Mattiacci *et al.*, 1993) e *Murgantia histrionica* (Hahn) (Conti *et al.*, 2003; 2004; Salerno *et al.*, 2009) em relação a *Trissolcus* spp., bem como a atividade do feromônio de *N. viridula* em *Ooencyrtus telenomicida* (Vassiliev) (Hymenoptera: Encyrtidae) (Peri *et al.*, 2011).

A interação bitrófica mediada por caïromônios, observada neste estudo e por diversos autores aqui referenciados, está provavelmente relacionada às estratégias evolutivas de parasitoides. A interceptação das mensagens químicas intraespecíficas (feromônios), associadas com a presença do hospedeiro, propiciaram maior sucesso reprodutivo de suas populações, o qual está relacionado a uma localização mais rápida e eficaz de posturas dos herbívoros (Vinson, 1984).

Um dos fatores que pode influenciar a quimiotaxia de parasitoides a substâncias caïromonais, é a concentração de feromônio exposto a estes insetos. De acordo com os nossos resultados, concentrações muito elevadas, ou seja, acima de 0,01 µg/µL, inibem a resposta motora de fêmeas de *T. podisi*. Idalgo (2011) observou que tanto *T. podisi* como *T. basalis* não responderam ao feromônio de *T. limbativentris* na concentração de 1 µg/µL, fortalecendo a hipótese de que concentrações elevadas podem mascarar a resposta de parasitoides a estas substâncias. Sendo assim, supõem-se que altas concentrações destes compostos provoquem a saturação de proteínas receptoras, denominadas de *Odor Binding Proteins* (OBPs), presentes na hemolinfa de *T. podisi*, como já constatado em fêmeas de outros parasitoides, como *Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (Milonas *et al.*, 2009a).

Outro fator que pode mediar a comunicação química herbívoro-parasitoide é o grau de especialização desta interação, a qual pode ter relação com os mecanismos de percepção a diferentes odores, ou seja, parasitoides generalistas normalmente utilizam pistas químicas de diversos hospedeiros, enquanto que nos especialistas e/ou foréticos estas pistas são restritas à espécie alvo (Vet & Dicke, 1992; Meiners *et al.*, 2000; Steidle & Van Loon, 2002; Fatouros *et al.*, 2008). Segundo Bruni *et al.* (2000) o feromônio sintético de agregação do predador *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) atraiu o parasitoide forético especialista *Telenomus calvus* Johnson (Hymenoptera: Platygastriidae) e não desencadeou comportamento quimiotático na espécie não forética e generalista, *T. podisi*.

Conforme observado neste estudo, fêmeas de *T. podisi*, oriundas de *E. heros*, apresentaram resposta positiva ao feromônio de *T. limbiventris*, evidenciando que esta espécie pode utilizar feromônio de diferentes hospedeiros fitossuccívoros, como já previamente relatado para *E. heros* (Borges *et al.*, 1998). Segundo estes autores, um dos componentes do feromônio sexual deste percevejo, metil-2,6,10-trimetiltridecanoato, atua como caimônio para *T. podisi* e outras duas espécies do gênero *Trissolcus*, enfatizando, desta forma, que diferentes espécies também podem perceber odores de um mesmo hospedeiro.

Neste trabalho não houve influência do hospedeiro de origem nas respostas quimiotáticas de *T. podisi* ao feromônio sexual de *T. limbiventris*. Resultado semelhante foi obtido por Hilker *et al.* (2000) para o parasitoide *Chrysonotomyia ruforum* Krausse (Hymenoptera: Eulophidae) criado em ovos de *Diprion pini* L. (Hymenoptera: Diprionidae) ao feromônio sexual de

Neodiprion sertifer Geoffroy (Hymenoptera: Diprionidae). Conforme Vinson (1998) e Steidle & Van Loon (2002), os insetos podem responder a estímulos químicos os quais nunca tiveram contato anteriormente, desde que esta informação esteja geneticamente programada em seu sistema quimiosensorial. Sendo assim, supõe-se que a resposta de fêmeas de *T. podisi*, oriundas de *E. heros*, ao feromônio sexual de *T. limbativentris* ocorra de forma inata.

De forma contrária ao constatado na interação *T. limbativentris*/*T. podisi*, Arakaki *et al.* (1997) observaram influência do hospedeiro de origem em duas populações de *Telenomus euproctidis* Wilcox (Hymenoptera: Platygastridae) as quais desenvolveram-se em duas espécies de lepidópteros, sendo que as mesmas apresentaram preferência pelo feromônio sexual da espécie de origem. Estas variações nas respostas quimitáxicas indicam que os fatores envolvidos no sistema quimiorreceptivo de parasitoides pode diferir entre espécies.

Além do uso de feromônio sexual na localização de hospedeiros por parasitoides de ovos como constatado no presente trabalho, essa orientação pode ser mediada por outros tipos de feromônios ou aleloquímicos (Borges & Aldrich, 1992; Bruni *et al.*, 2000).

De acordo com Mattiacci *et al.* (1993), as respostas comportamentais de *T. basalis* frente aos compostos presentes na glândula de atração sexual de *N. viridula* são baixas quando comparadas ao alomônio (E)-2-decenal, principal volátil de defesa desta espécie. Mais recentemente, *T. basalis* e *T. podisi* foram observados por Laumann *et al.* (2009) sendo, respectivamente, atraídos por compostos de defesa de seus hospedeiros preferenciais, *N. viridula* e *E. heros*. Cairomônios, tais como voláteis oriundos de posturas, também podem exercer

um importante papel na interação hospedeiro-parasitoide, sendo este o próximo assunto a ser tratado neste trabalho.

4.2 Respostas quimiotáticas de *Telenomus podisi* a voláteis de ovos de pentatomídeos

Fêmeas emergidas de *T. limbativentris* foram mais atraídas por posturas não lavadas, em comparação às submersas em hexano, de ambos hospedeiros ($P < 0,05$) (Figura 9). Em parasitoides provenientes de *E. heros* foi evidenciada uma maior resposta quimiotática somente a ovos não lavados do próprio hospedeiro de origem, *E. heros* ($P = 0,0001$) (Figura 10).

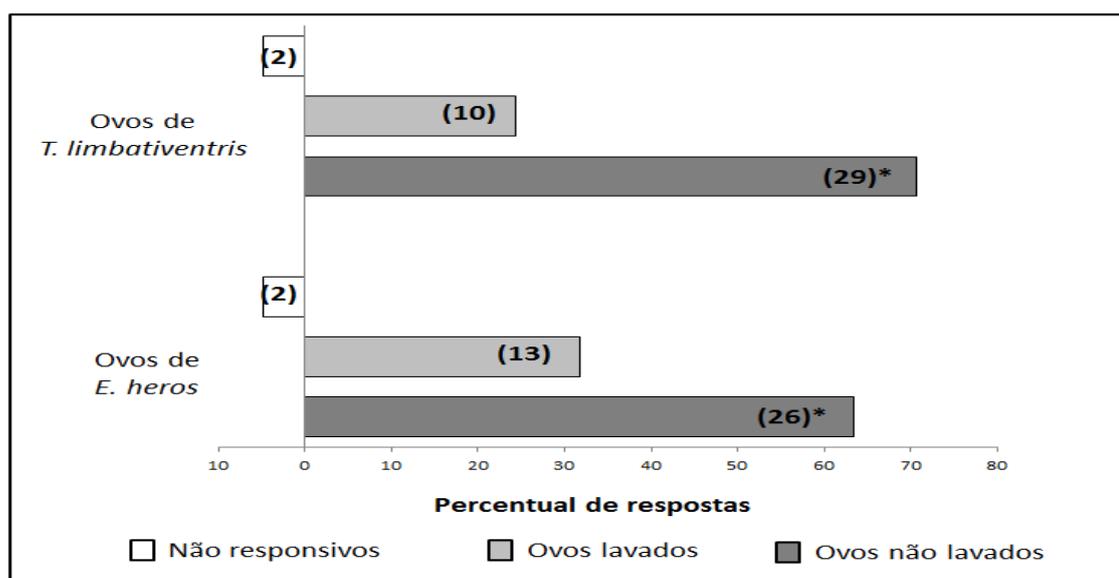


FIGURA 9. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Tibraca limbativentris*) testadas em olfatômetro de dupla escolha aos voláteis de ovos lavados e não lavados de *Euschistus heros* e *T. limbativentris*. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em cada hospedeiro.

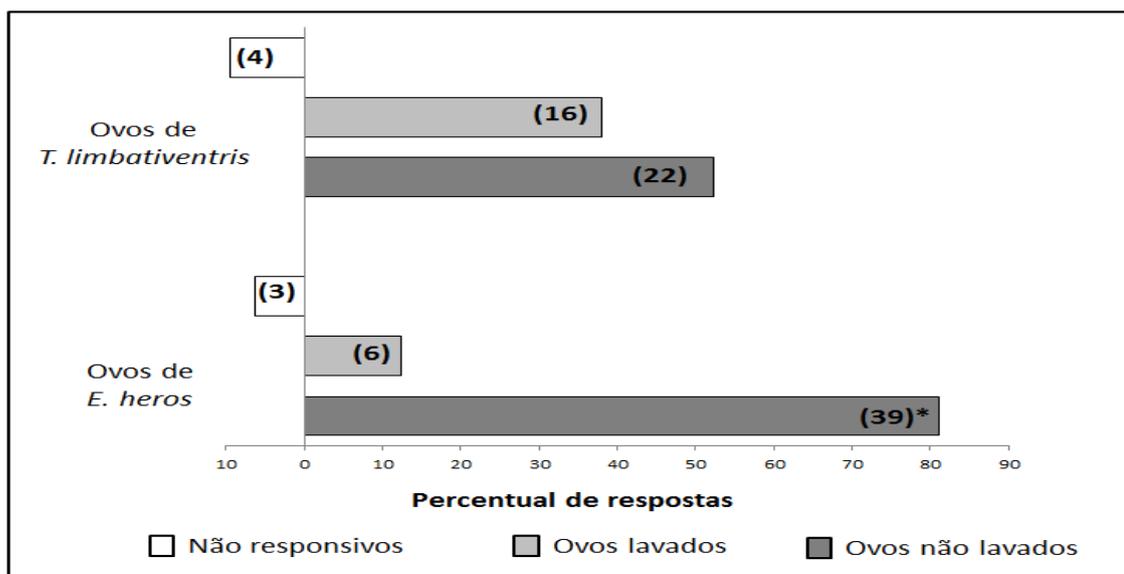


FIGURA 10. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Euschistus heros*) testadas em olfatômetro de dupla escolha aos voláteis de ovos lavados e não lavados de *E. heros* e *Tibraca limbativentris*. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valor seguido de asterisco difere significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em fêmeas oriundas de ovos de *E. heros*.

Fêmeas oriundas de *T. limbativentris*, não distinguiram entre os voláteis das posturas das duas espécies de pentatomídeos ($\chi^2 = 0,762$; $gl = 1$; $P = 0,5127$). Já as provenientes do percevejo-marrom foram mais responsivas aos voláteis de ovos não lavados do hospedeiro de origem (64,28%), do que aos do percevejo-do-colmo (28,57%), nas mesmas condições ($\chi^2 = 11,538$; $gl = 1$; $P = 0,0015$) (Figura 11).

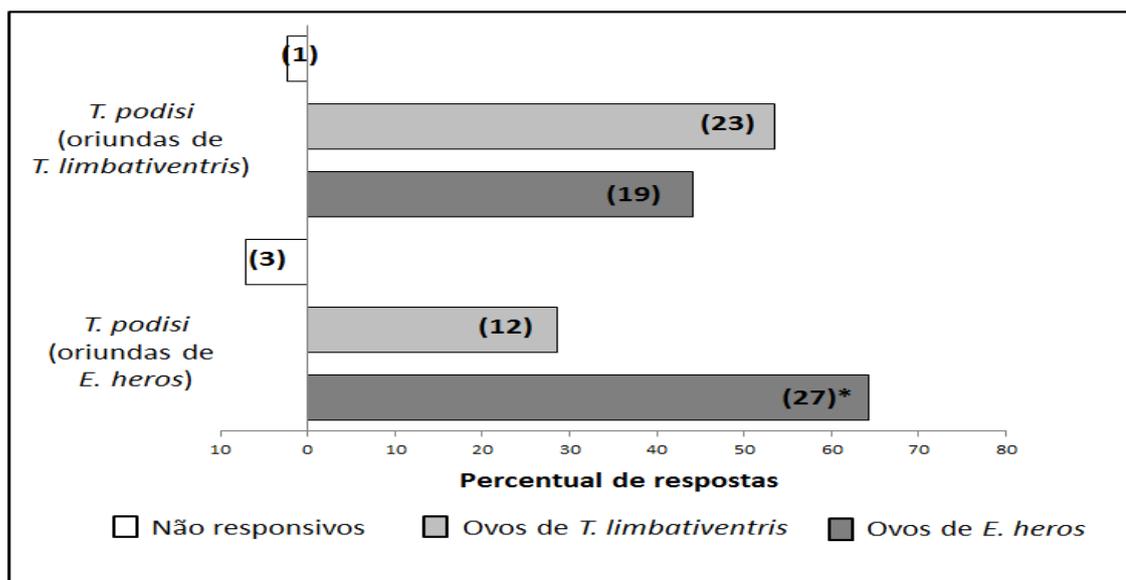


FIGURA 11. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* (oriundas de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*) testadas em olfatômetro de dupla escolha aos voláteis dos ovos não lavados de *E. heros* e *T. limbativentris*. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valor seguido de asterisco difere significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em fêmeas oriundas de ovos de *E. heros*.

Assim como no presente estudo, a interação entre voláteis de ovos e quimiotaxia de inimigos naturais foram observadas nos seguintes hospedeiros e parasitoides, respectivamente: *N. viridula*/*T. basalis* (Bin *et al.*, 1993; Mattiacci *et al.*, 1993); *S. frugiperda*/*T. remus* (Gazit *et al.*, 1996); *M. histrionica*/*Trissolcus brochymenae* (Ashmead) (Hymenoptera: Platygastridae) (Conti *et al.*, 2003); *Sesamia nonagrioides* Lefebvre (Lepidoptera: Noctuidae)/*Telenomus busseolae* Gahan (Hymenoptera: Platygastridae) (Santis *et al.*, 2008).

Esta atividade cairomonal de ovos a parasitoides está associada ao material adesivo presente nestes, o qual fixa uns aos outros e os mesmos ao substrato (Bin *et al.*, 1993; Borges *et al.*, 1999b). Este material é uma secreção de proteínas e lipídeos produzido por glândulas coletéricas presentes no sistema reprodutor de fêmeas (Gillot, 2002). Segundo Bin *et al.* (1993), o

caiomônio liberado pela substância encontrado nas posturas de *N. viridula* tem um importante papel no reconhecimento de ovos por *T. basalis* a curtas distâncias e o mesmo pode ser facilmente removido por solventes químicos. Costa *et al.* (1997) enfatizaram que odores de ovos de *E. heros* possuem substâncias químicas atraentes para o parasitoide *T. podisi*, mas que estímulos visuais e/ou físicos também parecem influenciar na aceitação de posturas por estes organismos.

Outro fator relevante que atua nesta interação, está associado ao hospedeiro de origem. Neste estudo foi constatado que fêmeas de *T. podisi* oriundas de *E. heros* são menos atraídas a voláteis de ovos de *T. limbativentris*, em relação aos de *E. heros*.

Este comportamento pode estar relacionado ao fato desses parasitoides serem mantidos neste hospedeiro por várias gerações em criação artificial, fazendo com que os mesmos adquiram uma memória química a estes odores. Vet & Dicke (1992) e Vinson (1998) relataram que a orientação de parasitoides pode ter uma estreita relação com pistas associadas aos voláteis do hospedeiro de origem, adquiridos através da aprendizagem durante o desenvolvimento do estágio imaturo, permanecendo assim com uma memória olfativa após a emergência. Este fato também foi observado por Salmanova *et al.* (1993) em espécies de *Trichogramma* spp. De acordo com os mesmos, a resposta deste parasitoide generalista aos voláteis de ovos de diversos hospedeiros pode diminuir após um longo período de criações em laboratório sobre uma única espécie.

De forma contrária, insetos oriundos do campo, por estarem expostos ao parasitismo em mais de uma espécie, possuem uma percepção mais

generalista aos voláteis de ovos de diferentes hospedeiros, como o observado no presente estudo e também constatado por Hilker *et al.* (2000) para espécimes de *C. ruforum* em relação à quimiotaxia ao feromônio sexual de duas espécies de vespas Diprionidae.

4.3 Parasitismo de *Telenomus podisi* em ovos de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*

O sucesso de parasitismo, em testes de escolha, de fêmeas de *T. podisi* emergidas de *T. limbativentris* foi de 15% em ovos de *E. heros* e 55,29% em ovos de *T. limbativentris* ($\chi^2 = 46,188$; gl = 1; P = 0,0001). Em fêmeas de *T. podisi* oriundas de *E. heros* obtidas em criação laboratorial, foi constatado parasitismo de 82,75 %, apenas nesta espécie (Figura 12).

No entanto, quando fêmeas de *T. podisi* oriundas de *T. limbativentris* se desenvolveram, por uma única geração, em ovos de *E. heros*, o sucesso em ovos do percevejo-do-colmo foi de apenas 10,62%, em comparação ao percevejo-marrom, 40,62% ($\chi^2 = 35,129$; gl = 1; P = 0,0001).

As estratégias de busca e o sucesso do parasitismo dependem de uma série de estímulos que podem ser de natureza química, física e/ou morfológica (Vinson, 1984; Vet *et al.*, 1995; Afsheen *et al.*, 2008; Conti & Colazza, 2012). Um dos fatores relevantes refere-se à seleção do hospedeiro de origem, ou seja, parasitoides teriam preferência em ovipositar em ovos da espécie da qual emergiram, sendo que este comportamento estaria relacionado à memória química de adultos relativo a estímulos recebidos durante a fase embrionária (Vet & Dicke, 1992), como já comentado anteriormente.

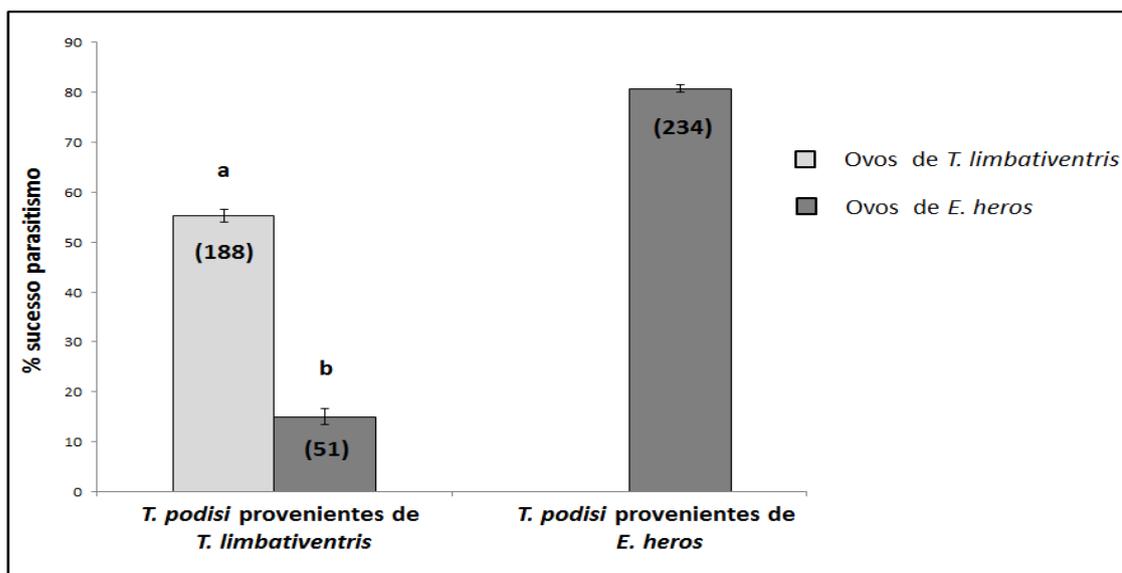


FIGURA 12. Percentuais do sucesso de parasitismo de fêmeas de *Telenomus podisi* (provenientes de *Tibraca limbativentris* e *Euschistus heros*) em teste de escolha a ovos de ambos os hospedeiros. Números entre parênteses representam a quantidade de insetos emergidos. Barras seguidas de letras distintas, dentro de cada tratamento, indicam diferença significativa (χ^2 , $P < 0,05$).

Neste estudo foi constatado que fêmeas oriundas de *T. limbativentris* têm maior preferência em parasitar ovos desta espécie que os de *E. heros*. Resultado semelhante foi obtido por Goulart *et al.*, (2011) os quais avaliaram a seleção hospedeira de fêmeas de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) a ovos de diferentes espécies e observaram que estas preferiram ovos de *Anagasta kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), hospedeiro da qual provieram. Neste mesmo estudo, *T. pretiosum*, criados por várias gerações em ovos de *A. kuehniella*, após passarem uma geração em *S. frugiperda*, preferiram parasitar ovos desta segunda espécie, o mesmo foi observado quando esses insetos passaram por uma geração em ovos de *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae).

A inexistência de parasitismo em ovos de *T. limbativentris* por fêmeas de *T. podisi* oriundas de *E. heros*, indica, conforme Matthews & Matthews (2010), um condicionamento pré-imaginal, ou seja, uma aprendizagem adquirida durante o desenvolvimento larval e manifestada no estágio adulto. Este condicionamento pode influenciar a preferência por determinadas pistas (Turlings *et al.*, 1993) o que, segundo Cobert (1985) e Pratisoli *et al.* (2005), pode ocorrer, como neste estudo, quando um parasitoide é criado por várias gerações em um único hospedeiro. Siqueira *et al.* (2012) também constataram ausência de parasitismo de *T. pretiosum*, parasitoide considerado generalista, em ovos dos noctuídeos *Spodoptera albula* (Walker), *Spodoptera eridania* (Cramer) e *Spodoptera cosmioides* (Walker), após serem mantidos por várias gerações em ovos de *A. kuehniella*. Sujii *et al.*, (2002), de forma semelhante, também não registraram parasitismo em ovos de *N. viridula* quando o hospedeiro de origem de *T. podisi* e *T. urichi* foi *E. heros*, no entanto foi constatado sucesso destas mesmas espécies em ovos de *E. heros* e *P. guildinii*.

Outros fatores que influenciam o parasitismo podem estar relacionados ao volume, forma, espessura, cor, dureza do córion e conteúdo nutricional, como já registrado em diferentes interações herbívoro-parasitoide (Hoffmann *et al.*, 2001; Roriz *et al.*, 2006; Rukmowati-Brotodjojo & Walter, 2006). No entanto, estas variáveis provavelmente não influenciaram nos resultados deste experimento, pois houve um aumento de parasitismo de *T. podisi*, oriundos de *T. limbativentris*, em ovos de *E. heros*, após uma única geração neste último hospedeiro.

4.4 Aprendizagem e memória de *Telenomus podisi*

Quando fêmeas inexperientes de *T. podisi* foram expostas, em olfatômetro, ao extrato de capim-limão e à acetona (controle), 64,28% destas, direcionaram-se ao controle, diferindo significativamente das que escolheram o capim-limão (16,66%) ($\chi^2 = 23,529$; gl = 1; P = 0,0001). Da mesma forma, apenas 19,04% responderam ao extrato, em comparação ao papel filtro sem odor (73,8%) ($\chi^2 = 27,128$; gl = 1; P = 0,0001). Não foi observada diferença significativa nas respostas de *T. podisi* ao papel filtro sem odor contrastado com o solvente acetona ($\chi^2 = 1,351$; gl = 1; P = 0,3524).

A ausência de atratividade aos voláteis de capim-limão era uma resposta esperada, tendo em vista que estes, em sua composição, possuem o citral, substância repelente a diversos insetos, como *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) (Tawatsin *et al.*, 2001) e *Delia antiqua* Meigen (Diptera: Anthomyiidae) (Cowles, 1990).

A exposição de ovos parasitados de *E. heros* ao extrato de capim-limão, durante diferentes períodos da fase jovem de *T. podisi*, influenciou de forma diferenciada o comportamento quimiotático de fêmeas desta espécie. Os tempos de exposição com os respectivos resultados foram os seguintes: a) quando os voláteis estiveram presentes durante todo o período do desenvolvimento imaturo (aproximadamente 12 dias), observou-se que 21,42% das fêmeas responderam ao controle e 66,66% ao extrato de capim-limão ($\chi^2 = 19,514$; gl = 1; P = 0,0001); b) apenas no início (três a quatro dias), 52,38% direcionaram-se ao controle e 28,57% ao extrato ($\chi^2 = 5,882$; gl = 1; P = 0,0290); c) somente no meio do período (seis a sete dias), 40,47% foram responsivas ao controle e 50% ao extrato ($\chi^2 = 0,842$; gl = 1; P = 0,4913) e d)

apenas no final (nove a 11 dias) do desenvolvimento imaturo do parasitoide, 42,85% dos insetos responderam ao controle e 47,61% ao extrato ($\chi^2 = 0,211$; gl = 1; P = 0,8185).

Avaliando os diferentes períodos de permanência dos parasitoides ao solvente acetona, foram observados os seguintes resultados: a) quando o solvente esteve presente durante todo o período da fase imatura, foi verificado que 61,9% das fêmeas responderam ao solvente e 26,19% ao extrato de capim-limão ($\chi^2 = 12,162$; gl = 1; P = 0,0011); b) apenas no início, 64,28% direcionaram-se ao solvente e 21,42% ao extrato ($\chi^2 = 18$; gl = 1; P = 0,0001); c) somente no meio do período, 64,28% foram responsivas à acetona e 26,19% ao extrato ($\chi^2 = 13,474$; gl = 1; P = 0,0006) e d) apenas no final da fase imatura do parasitoide, 61,9% dos insetos responderam ao solvente e 28,57% ao extrato ($\chi^2 = 10,316$; gl = 1; P = 0,0029).

Estes resultados apontam que independentemente do período de exposição à acetona, fêmeas de *T. podisi* mantém o comportamento inato, observado nas inexperientes. No entanto, a presença do capim-limão durante todo ou a partir da metade do período de desenvolvimento larval do parasitoide, altera sua orientação quimiotóxica, desencadeando um processo de aprendizagem nestes organismos. Desta forma, o parasitoide provavelmente passa a relacionar o odor, mesmo sendo originalmente adverso ao inseto, à presença da planta e/ou do hospedeiro relacionado a esta.

A relação entre o odor com o qual o parasitoide esteve em contato durante o estágio imaturo e seu hospedeiro foi relatada por Bjorksten & Hoffmann (1998) os quais comprovaram a aprendizagem em uma linhagem de *Trichogramma nr. brassicae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae).

Neste experimento, fêmeas que se desenvolveram e emergiram de ovos de *Sitotroga cerealella* Oliver (Lepidoptera: Gelechiidae) depositados sobre folhas de tomateiro, buscaram pelo odor desta planta após a emergência, de forma contrária, às que receberam o estímulo da planta somente após a emergência não apresentaram comportamento de busca a este odor. Resultado semelhante foi obtido por Dukas & Duan (2000) os quais observaram que o parasitoide de ovos, *B. arisanus* associa os voláteis de goiaba com a presença do hospedeiro.

Nas interações tritróficas (planta-herbívoro-inimigo natural), uma substância liberada pela planta pode atuar como sinomônio, atraindo inimigos naturais do herbívoro que a está atacando (Vinson, 1984). Sendo assim, os sinomônios são de grande importância não só para a planta que os utiliza como um mecanismo de defesa contra o ataque do herbívoro, mas também para os inimigos naturais, que fazem uso destas pistas químicas para o encontro de hospedeiros (Conti & Colazza, 2012). Dessa forma, é possível que *T. podisi* tenha aprendido a relacionar o odor de capim-limão a um sinomônio, em estratégias de localização de ovos.

A aprendizagem a pistas relacionadas ao hospedeiro é um importante processo no ciclo de vida de parasitoides, pois auxiliam a localização do hospedeiro através de experiências do passado, maximizando as chances de desenvolvimento da prole (Lewis & Martin, 1990; Papaj & Vet, 1990; Vet & Groenewold, 1990; Vet & Dicke, 1992; Steidle, 1998). Este processo pode ocorrer durante a fase imatura, dentro do hospedeiro, bem como na fase adulta, através de experiências bem sucedidas de oviposição (Cortesero *et al.*, 1995; Vet *et al.*, 1995).

A mudança de comportamento de fêmeas aos voláteis do capim-limão somente ocorreu a partir da metade ou quando toda a fase imatura esteve na presença do odor e não no início do estágio de desenvolvimento. Resultado semelhante foi observado para *Hyssopus pallidus* (Askew) (Hymenoptera: Eulophidae), um parasitoide de larvas de *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) (Matthews & Matthews, 2010). De acordo com os autores, adultos que não haviam sido expostos ao extrato de maçã na fase imatura, não apresentaram resposta significativa a este odor, mas quando permaneceram em contato com o extrato durante todo o estágio imaturo, responderam positivamente ao tratamento.

Na avaliação da memória, 63,63% das fêmeas de *T. podisi* com 24 horas de idade, nas quais todo o período do desenvolvimento imaturo foi exposto ao tratamento capim-limão, responderam mais ao extrato em comparação às 29,54% responsivas ao controle ($\chi^2 = 10,976$; gl = 1; P = 0,0020). Este comportamento quimiotático em direção ao extrato se manteve após 48 horas ($\chi^2 = 10,976$; gl = 1; P = 0,0020). No entanto, passadas 72 horas de emergência, a resposta aos tratamentos não diferenciou estatisticamente ($\chi^2 = 0,545$; gl = 1; P = 0,6225), havendo uma reversão desta aos tratamentos após 96 horas, ou seja, 58,53% responderam mais para acetona e 34,14% ao capim-limão ($\chi^2 = 5,263$; gl = 1; P = 0,0389) (Figura 13). Os últimos dados caracterizam o reestabelecimento do comportamento quimiotático inato desta espécie, ou seja, a preferência ao odor de acetona em detrimento ao capim-limão.

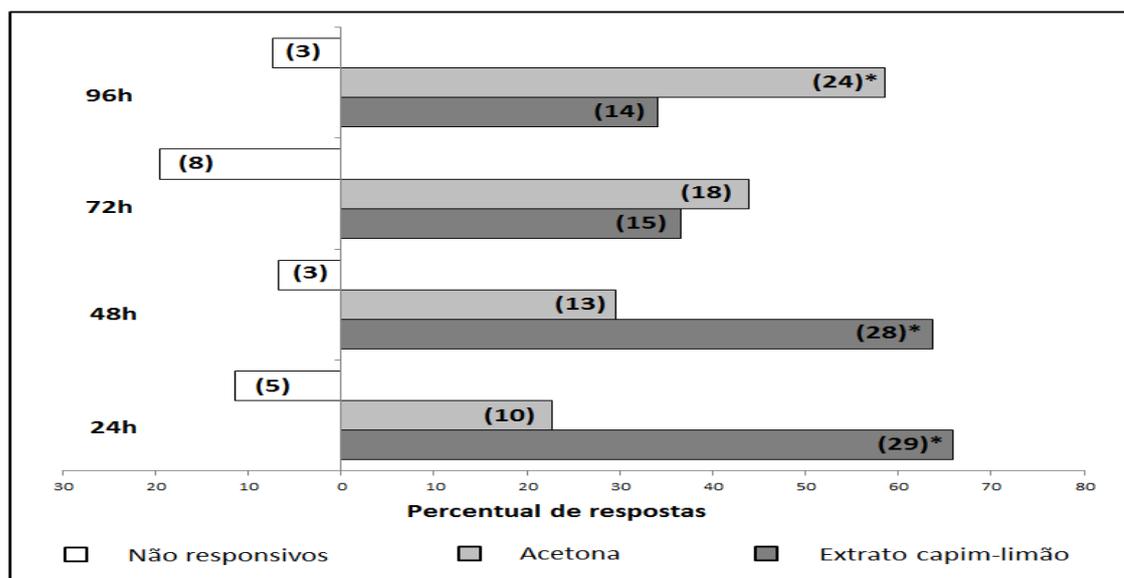


FIGURA 13. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas de *Telenomus podisi* tratadas com extrato de capim-limão por todo o período do desenvolvimento imaturo, testadas em olfatômetro de dupla escolha e submetidas aos voláteis de capim-limão e acetona (controle). Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle ou do extrato em cada hora.

Fêmeas de *T. podisi* inexperientes, as quais na fase jovem não foram expostas aos tratamentos descritos anteriormente, foram mais responsivas à acetona (controle), independentemente da idade em que foram testadas ($P < 0,05$) (Figura 14).

Foi constatado que a presença do capim-limão durante todo o desenvolvimento imaturo de fêmeas de *T. podisi* resultou em um aprendizado, o qual se manteve por até 72 horas, caracterizando a memória a este odor.

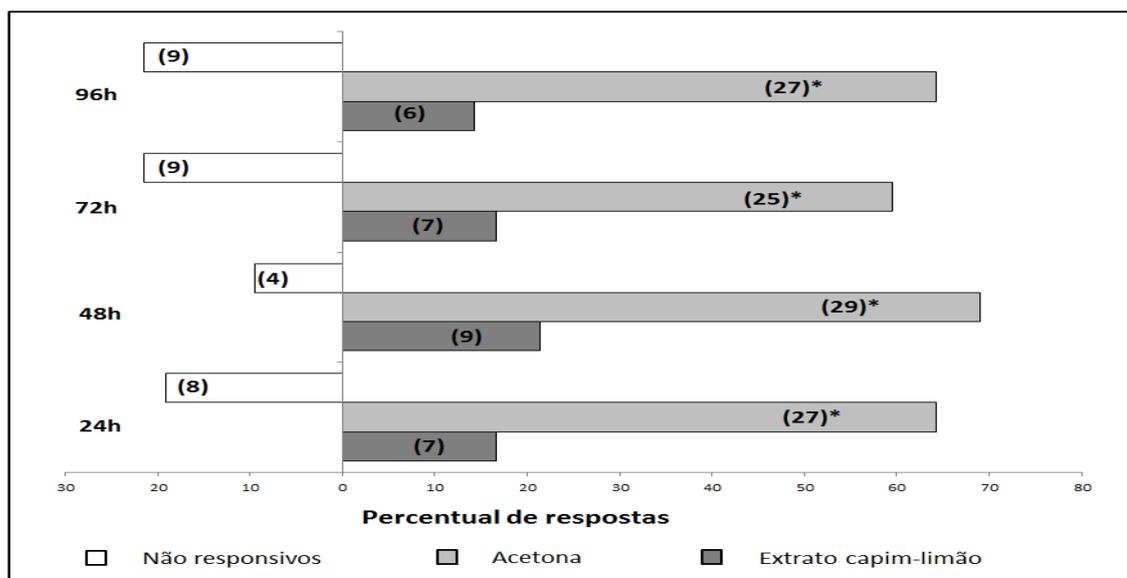


FIGURA 14. Percentuais de respostas quimiotáticas de fêmeas inatas de *Telenomus podisi* testadas em olfatômetro de dupla escolha e submetidas aos voláteis de capim-limão e acetona (controle). Números entre parênteses representam a quantidade de insetos responsivos, ou não, aos tratamentos. Valores seguidos de asterisco diferem significativamente (χ^2 , $P < 0,05$) do controle em cada hora.

A persistência da aprendizagem, ou seja, a retenção da memória em insetos parasitoides é descrita para várias espécies. Peri *et al.* (2006) constataram que a memória de *T. basalis* foi mantida por até 23 horas após o primeiro contato deste inseto com pistas químicas deixadas no substrato pelo andar de *N. viridula*. Fêmeas de *Eupelmus vuilleti* Crw (Hymenoptera: Eupelmidae), mantiveram a memória por seis e sete dias, quando expostas aos voláteis de *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera: Bruchidae) e aos odores de sementes hospedeiras do inseto herbívoro, respectivamente (Cortesero *et al.*, 1995). Resultado semelhante foi constatado para fêmeas de *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae), pois as mesmas mantiveram a memória por até sete dias ao odor de cerejeira silvestre, a qual estava associada ao seu hospedeiro *Manduca sexta* (L.) (Lepidoptera: Sphingidae) (Kester & Barbosa, 1991). Para *M. croceipes* a aprendizagem a três odores

específicos (extrato de baunilha, cariofileno e extrato de laranja), oferecidos juntamente com a alimentação, mas isolados entre si, durou aproximadamente cinco dias (Takasu & Lewis, 1996).

A aquisição da aprendizagem pode variar de acordo com o estágio de desenvolvimento imaturo, o qual está relacionado à formação de lóbulos cerebrais. Segundo Barron & Corbet (1999) durante o processo de desenvolvimento, os insetos holometábolos passam por uma série de transformações, as quais também resultam em alterações no sistema nervoso. Lee *et al.* (1999) rastrearam, através da metamorfose, os neurônios do corpo cogumelar (CC) do sistema nervoso de *Drosophila* sp. (Diptera: Drosophilidae). Segundo os autores o desenvolvimento dos três lóbulos do CC ocorre de maneira sequencial: o lóbulo γ é formado na fase larval, o lóbulo α'/β' se desenvolve apenas antes da pupação, na metade do terceiro instar, e a neurogênese do α/β começa no início da formação da pupa. Durante esta fase os neurônios do lóbulo γ sofrem histólise, desaparecendo, enquanto os neurônios α'/β' e α/β mantêm suas projeções intactas após a metamorfose.

Se em *T. podisi* o processo de desenvolvimento for análogo ao de *Drosophila* sp., tanto os ovos expostos aos odores durante todo o período imaturo, quanto os expostos ao odor após a metade deste, sofreram o processo de condicionamento após a formação do lóbulo α'/β' , o qual se mantém intacto através do processo de metamorfose.

5 CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos no presente estudo, nas condições em que os experimentos foram realizados, conclui-se que:

- *Telenomus podisi* oriundos de *Euschistus heros* e *Tibraca limbativentris*, fazem uso do feromônio sexual de *T. limbativentris* como caimônio, na busca pelo hospedeiro;
- parasitoides criados em ovos de *Euschistus heros* não são atraídos por voláteis de ovos de *Tibraca limbativentris*, no entanto, *Telenomus podisi* oriundos de *T. limbativentris* são atraídos pelo odor de ovos de ambos pentatomídeos;
- fêmeas de *Telenomus podisi*, provenientes de *Euschistus heros*, não parasitam ovos de *Tibraca limbativentris*, entretanto, de forma contrária, parasitoides provenientes de *T. limbativentris* são capazes de parasitar ovos de *E. heros*;
- fêmeas de *Telenomus podisi* aprendem a reconhecer e apresentam uma retenção de memória por, até, 72 horas após a emergência, quando tratadas com extrato de capim-limão durante toda a fase imatura. A memória nesta espécie de parasitoide é adquirida ao longo de todo o estágio do seu desenvolvimento imaturo.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho fornece informações sobre a quimiotaxia e a influência do hospedeiro de origem no comportamento de busca e parasitismo de *T. podisi*, bem como sobre a aprendizagem e memória deste parasitoide. Dentre os fatores a serem discutidos a partir destes resultados, os mais relevantes referem-se a duas questões. Qual o impacto do hospedeiro de origem em uma situação de liberação massal de *T. podisi* para o controle de ovos de *T. limbativentris*? É possível fazer com que o parasitoide aprenda a reconhecer determinado odor durante o estágio imaturo e isto acarrete em uma mudança de comportamento quimiotáxico e, possivelmente, no sucesso de parasitismo?

Consideramos importante enfatizar que a criação em laboratório de *T. podisi* em um mesmo hospedeiro, por várias gerações, pode fazer com que este parasitoide, que na natureza, de forma inata, tem um comportamento generalista, torne-se especialista, podendo inviabilizar sua utilização em programas de controle biológico para pragas no qual o mesmo não passou por um processo de aprendizagem.

Contudo os resultados nos fornecem indícios de que é possível fazer com que *T. podisi* aprenda a reconhecer odores durante o desenvolvimento

larval. Neste caso, posturas poderiam ser expostas a odores de ovos ou mesmo ao feromônio de hospedeiros aos quais se destinaria ao controle, maximizando seu potencial como agentes de controle biológico.

O conhecimento da interferência dos fatores que intermediam a comunicação hospedeiro-parasitoide poderá auxiliar em programas de controle biológico, possibilitando maior adequação e confiabilidade na utilização desta ferramenta com o uso de *T. podisi*.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AFSHEEN, S. et al. Differential attraction of parasitoids in relation to specificity of kairomones from herbivores and their by-products. **Insect Science**, Malden, v. 15, n. 5, p. 381-397, 2008.

AGROFIT. Sistema de Agrotóxicos Fitossanitários. **Consulta de praga/doença**. Disponível em: <http://extranet.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons>. Acesso em: 08 out. 2012.

ARAKAKI, N.; WAKAMURA, S.; YASUDA, T. Phoretic egg parasitoid, *Telenomus euproctidis* (Hymenoptera: Scelionidae), uses sex pheromone of tussock moth *Euproctis taiwana* (Lepidoptera: Lymantriidae) as a kairomone. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 22, n. 6, p. 1079-1085, 1996.

ARAKAKI, N.; WAKAMURA, S.; YASUDA, T. Two regional strains of a phoretic egg parasitoid, *Telenomus euproctidis* (Hymenoptera: Scelionidae), that use different sex pheromones of two allopatric tussock moth species as kairomones. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 23, n. 1, p. 153-161, 1997.

ARAKAKI, N.; YAMAZAWA, H.; WAKAMURA, S. The egg parasitoid *Telenomus euproctidis* (Hymenoptera: Scelionidae) uses sex pheromone released by immobile female tussock moth *Orgyia postica* (Lepidoptera: Lymantriidae) as kairomone. **Applied Entomology and Zoology**, Oxford, v. 46, n. 2, p.195-200. 2011.

AUSTIN, A. D.; JOHNSON, N. F.; DOWTON, M. Systematics, evolution, and biology of Scelionid and Platygastriid wasps. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 50, p. 553-582, 2005.

AYRES, M. et al. **BioEstat 5.0 aplicações estatísticas nas áreas da ciências bio-médicas**. Belém, 2007. 339 p.

BARRON, A. B.; CORBET, S. A. Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited. **Animal Behaviour**, Sunderland, v. 58, p. 621-628, 1999.

BIN, F. et al. A. Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalus* a parasitoid of *Nezara viridula*. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 18, n. 1, p. 7-15, 1993.

BJORKSTEN, T. A.; HOFFMANN, A. A. Plant cues influencing searching behaviour and parasitism in the egg parasitoid *Trichogramma nr. brassicae*. **Ecological Entomology**, Malden, v. 23, n. 4, p. 355-362, 1998.

BOO, K. S.; YANG, J. P. Kairomones used by *Trichogramma chilonis* to find *Helicoverpa assulta* eggs. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, n. 2, p. 359-375, 2000.

BORGES, M. et al. Field responses of stink bugs to the natural and synthetic pheromone of the Neotropical brown stink bug, *Euschistus heros*, (Heteroptera: Pentatomidae). **Physiological Entomology**, Oxford, v. 23, n. 3, p. 202-207, 1998.

BORGES, M. et al. Pheromone sharing: species specific blends based on the same compounds for *Euschistus heros* (F.) and *Piezodorus guildini* (W.) (Heteroptera: Pentatomidae). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 25, n. 3, p. 629-634, 1999a.

BORGES, M. et al. Semiochemical and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae). **Physiological Entomology**, Oxford, v. 24, n. 3, p. 227-233, 1999b.

BORGES, M. et al. Sex attractant pheromone from the rice stalk stink bug, *Tibraca limbativentris* Stal. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 32, n. 12, p. 2749-2761, 2006.

BORGES, M.; ALDRICH, J. R. Instar-specific defensive secretions of stink bugs (Heteroptera: Pentatomidae). **Experientia**, Basileia, v. 48, p. 205-212, 1992.

BORGES, M.; ALDRICH, J. R. Feromônio de Heteroptera: Oportunidades para o manejo de Insetos benéficos. In: VILELA, E. F.; DELLA LÚCIA, T. M. C. (Ed.). **Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas**. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 93-98.

BOTTON, M. et al. Biologia de *Tibraca limbativentris* Stal, 1860 em plantas de arroz. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 25, n. 1, p. 21-26, 1996.

BRUCE, A. Y. et al. Olfactory attraction of egg parasitoids to virgin females of noctuid stemborers. **Biocontrol**, Dordrecht, v. 54, n. 4, p. 763-772, 2009.

BRUNI, R. et al. Influence of host pheromone on egg parasitism by scelionid wasps: comparison of phoretic and nonphoretic parasitoids. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 13, n. 2, p. 165-173, 2000.

COBERT, S. A. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. **Ecological Entomology**, Malden, v.10, n. 2, p.143-153, 1985.

COLAZZA, S.; SALERNO, G.; WAJNBERG, E. Volatile and contact chemicals released by *Nezara viridula* (Heteroptera: Pentatomidae) have a kairomonal effect on the egg parasitoid *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). **Biological Control**, Orlando, v. 6, n. 3, p. 310-317, 1999.

CONTI, E. et al. Chemical cues from *Murgantia histrionica* eliciting host location and recognition in the egg parasitoid *Trissolcus brochymenae*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, n. 1, p. 115-130, 2003.

CONTI, E. et al. The role of host semiochemicals in parasitoid specificity: a case study with *Trissolcus brochymenae* and *Trissolcus simoni* on pentatomid bugs. **Biological Control**, Orlando, v. 29, n. 3, p. 435-444, 2004.

CONTI, E.; COLAZZA, S. Chemical ecology of egg parasitoids associated with true bugs. **Psyche**, New York, v. 2012, p. 1-11, 2012.

CORRÊA, A.; SANT'ANA, J. Ecologia química de insetos. In: CORRÊA, A. G.; VIEIRA, P. C. (Ed.). **Produtos naturais no controle de insetos**. São Carlos: UFSCar, 2007. p. 9-17.

CORRÊA-FERREIRA, B. S. Suscetibilidade da soja a percevejos na fase anterior ao desenvolvimento das vagens. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 11, p. 1067-1072, 2005.

CORRÊA-FERREIRA, B. S.; AZEVEDO, J. Soybean seed damage by diferente species of stink bugs. **Agricultural and Forest Entomology**, Oxford, v. 4, n. 1, p. 145-150, 2002.

CORRÊA-FERREIRA, B. S.; MOSCARDI, F. Biological control of soybean stink bugs by inoculative releases of *Trissolcus basalis*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 79, n. 1, p.1-7, 1996.

CORRÊA-FERREIRA, B. S.; PANIZZI, A. R. **Percevejos da soja e seu manejo**. Londrina: EMBRAPA-CNPSo, 1999. 45p. (EMBRAPA-CNPSo. Circular técnica, 24).

CORTESERO, A. M.; MONGE, J. P.; HUIGNARD, J. Influence of two successive learning processes on the response of *Eupelmus villeti* Crw (Hymenoptera: Eupelmidae) to volatile stimuli from hosts and host plants. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 8, n. 6, p. 751-762, 1995.

COSTA, A. V.; BERTI, E.; SATO, M. E. Parasitoides e predadores no controle de pragas. In: PINTO, A. S. et al. (Ed.). **Controle biológico de pragas: na prática**. Piracicaba: ESALQ/USP, 2006. p. 25-34.

COSTA, E. C.; LINK, D. Avaliação de danos de *Tibraca limbativentris* Stal, 1860 (Hemiptera, Pentatomidae) em arroz irrigado. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 21, n. 1, p. 187-195, 1992.

COSTA, M. L. M. et al. Respostas de fêmeas de *Telenomus podisi* (Hymenoptera, Scelionidae) a diferentes extratos de ovos de *Euschistus heros* (Heteroptera, Pentatomidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 16., 1997, Salvador. **Resumos...** Salvador: SEB, 1997. p. 133.

COSTA, M. L. M.; BORGES, M.; VILELA, E. F.. Biologia reprodutiva de *Euschistus heros* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 27, n. 4, p. 559-568, 1998.

COWLES, R. S. **Manipulating oviposition of the onion fly, *Delia antiqua* (Meigen) by stimulo deterrent diversion**. 1990. 150 f. Thesis (Doctoral) – Department of Entomology, Michigan State University, East Lansing, 1990.

DAUPHIN, G. et al. Host kairomone learning and foraging success in an egg parasitoid: a simulation model. **Ecological Entomology**, Malden, v. 34, n. 2, p. 193-203, 2009.

DOETZER, A. K.; FOERSTER, L. A. Desenvolvimento, longevidade e reprodução de *Trissolcus basalís* (Wollaston) e *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) em condições naturais durante a entressafra da soja no Sul do Paraná. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 36, n. 2, p. 233-242, 2007.

DOMICIANO, N. L. Manejo de pragas. In: IAPAR. **Arroz irrigado: práticas de cultivo**. Londrina: IAPAR, 2001. p. 101-125. (Circular, 119).

DU, Y. et al. Chemically mediated associative learning in the host foraging behavior of the aphid parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 10, n. 4, p. 509-522, 1997.

DUKAS, R.; DUAN, J. J. Potential fitness consequences of associative learning in a parasitoid wasp. **Behavioral Ecology**, New York, v. 11, p. 536-543, 2000.

FARIAS, P. M. **Pentatomídeos e seus inimigos naturais na cultura do arroz irrigado no Rio Grande do Sul**. 2012. 75 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

FATOUROS, N. E. et al. The response specificity of *Trichogramma* egg parasitoids towards infochemicals during host location. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 20, n. 1, p. 53-65, 2007.

FATOUROS, N. E. et al. Foraging behavior of egg parasitoids exploiting chemical information. **Behavioral Ecology**, New York, v. 19, n. 3, p. 677-689, 2008.

FERNANDES, J. A. M.; GRAZIA, J. Revision of the genus *Tibraca* Stål (Heteroptera, Pentatomidae, Pentatominae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 15, n. 4, p. 1049-1060, 1998.

FERREIRA, E. et al. **O percevejo-do-colmo na cultura do arroz**. Goiânia, Embrapa-CNPAP, 1997. 43 p. (Documentos, 75).

FERRER, F. The use of *Telenomus remus* Nixon on commercial corn fields in Venezuela. In: HASSAN, S. A. (Ed.). **Egg parasitoids**. Parey: Berlin, 1998. p. 125-130.

FRANCO, C. J. et al. Vine mealybug sex pheromone increases citrus mealybug parasitism by *Anagyrus* sp. near *pseudococci* (Girault). **Biological Control**, Orlando, v. 58, n. 3, p. 230-238, 2011.

GAZIT, Y.; LEWIS, W. J.; TUMLINSON, J. H. Arrestement of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) by a kairomone associated with eggs of its host, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). **Biological Control**, Orlando, v. 6, n. 3, p. 283-290, 1996.

GILLOT, C. Insect accessory reproductive glands: keys players in production and protection of eggs. In: HILKER, M.; MEINERS, T. **Chemoecology of insect eggs and egg deposition**. Berlin: Blackwell Publishing, 2002. p. 35-59.

GODOY, K. B. et al. Parasitismo e sítios de diapausa de adultos do percevejo marrom, *Euschistus heros* na região da Grande Dourados, MS. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 40, n. 5, p. 1199-1202, 2010.

GODOY, K. B.; GALLI, J. C.; ÁVILA, C. J. Parasitismo em ovos de percevejos da soja *Euschistus heros* (Fabricius) e *Piezodorus guildinii* (Westwood) (Hemiptera: Pentatomidae) em São Gabriel do Oeste, MS. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 35, p. 455-458, 2005.

GOULART, M. M. P. et al. Host preference of the egg parasitoids *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum* in laboratory. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 55, n. 1, p. 129-133, 2011.

HILKER, M. et al. Kairomonal effects of sawfly sex pheromones on egg parasitoids. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, n. 11, p. 2591-2601, 2000.

HOFFMANN, M. P. et al. Imported wasp helps control southern green stink bug. **California Agriculture**, Richmond, v. 45, n. 3, p. 20-22, 1991.

HOFFMANN, M. P. et al. Performance of *Trichogramma ostrinia* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) reared on factitious hosts, including the target host, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae). **Biological Control**, Orlando, v. 21, n. 1, p.1-10, 2001.

HOFFMANN-CAMPO, C. B. et al. **Pragas da soja no Brasil e seu manejo integrado**. Londrina: EMBRAPA-SOJA, 2000. 70 p. (Embrapa Soja. Circular técnica, 30).

IDALGO, T. D. N. ***Tibraca limbativentris* Stal (Hemiptera: Pentatomidae): parasitismo em lavouras de arroz irrigado (*Oryza sativa*) e interações mediadas por semioquímicos**. 2011. 56 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2011.

KESTER, K. M.; BARBOSA, P. Post-emergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 4, n. 6, p. 727-742, 1991.

KLEIN, J. T. ***Andropogon bicornis* L. (Poaceae): um sítio de hibernação para Pentatomoidea (Hemiptera, Heteroptera) em área orizícola no Sul do Brasil**. 2012. 95 f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

LAUMANN R. A. et al. Response of the egg parasitoids *Trissolcus basalus* and *Telenomus podisi* to compounds from defensive secretions of stink bug. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 35, n. 1, p. 8-19, 2009.

LEE, T.; LEE, A.; LUO L. Q. Development of the *Drosophila* mushroom bodies: sequential generation of three distinct types of neurons from a neuroblast. **Development**, Cambridge, v, 126, p. 4065-4076, 1999.

LEWIS, W. J.; MARTIN, W. R. Jr. Semiochemicals for use with parasitoids: status and future. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n. 11, p. 3067-3089, 1990.

MACIEL, A. A. S. et al. Parasitismo de ovos de *Tibraca limbativentris* Stal (Hemiptera: Pentatomidae) na cultura do arroz no Maranhão. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 36, n. 4, p. 616-618, 2007.

MARTINS, J. F. da S.; GRÜTZMACHER, A. D.; CUNHA, U. S. Descrição e manejo integrado de insetos-pragas em arroz irrigado. In: GOMES, A. S.; MAGALHÃES Jr., A. M. (Ed.). **Arroz irrigado no Sul do Brasil**. Brasília: Embrapa Informações Tecnológicas, 2004. p. 635-675.

MASNER, L.; HANSON, P. E. Familia Scelionidae. In: HANSON, P. E.; GAULD, I. (Ed.). **Hymenoptera de la región neotropical**. Gainesville: The American Entomological Institute, 2006a. p. 254-265. Issue 77 of Memoirs of the American Entomological Institute.

MASNER, L.; HANSON, P. E. Familia Platygasteridae. In: HANSON, P. E.; GAULD, I. (Ed.). **Hymenoptera de la Región Neotropical**. Gainesville: The American Entomological Institute, 2006b. p. 266-270. Issue 77 of Memoirs of the American Entomological Institute.

MATTHEWS, R. W.; MATTHEWS, J. R. **Insect behavior**. New York: John Wiley & Sons, 2010. 514 p.

MATTIACI, L. et al. A long-range attractant kairomone for egg parasitoid *Trissolcus basalus*, isolated from defensive secretion of its host, *Nezara viridula*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 19, n. 6, p. 1167-1181, 1993.

MEDEIROS, L.; MEGIER, G. A. Ocorrência e desempenho de *Euschistus heros* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae) em plantas hospedeiras alternativas no Rio Grande do Sul. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 38, n. 4, p. 459-463, 2009.

MEDEIROS, M. A. et al. Parasitismo e predação em ovos de *Euschistus heros* (Fab.) (Heteroptera: Pentatomidae) no Distrito Federal, Brasil. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 26, n. 2, p. 397-401, 1997.

MEINERS, T.; WESTERHAUS, C.; HILKER, M. Specificity of chemical cues used by a specialist egg parasitoid during host location. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 95, n. 2, p. 151-159, 2000.

MILONAS, P. G. et al. Attraction of different *Trichogramma* species to *Prays oleae* sex pheromone. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 102, n. 6, p. 1145-1150, 2009a.

MILONAS, P. G.; MAZOMENOS, B. E.; KONSTANTOPOULOU, M. A. Kairomonal effect of sex pheromone components of two lepidopteran olive pests on *Trichogramma* wasps. **Insect Science**, Malden, v. 16, n. 2, p. 131-136, 2009b.

MOURÃO, A. P. M.; PANIZZI, A. R. Estágios ninfais fotossensíveis à indução da diapausa em *Euschistus heros* (Fabr.) (Hemiptera: Pentatomidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 29, n. 2, p. 219-225, 2000.

MURPHY, N. P. et al. Phylogeny of the platygastroid wasps (Hymenoptera) based on sequences from the 18S rRNA, 28S rRNA and cytochrome oxidase I genes: implications for the evolution of the ovipositor system and host relationships. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 91, n. 4, p. 653-669, 2007.

OLIVEIRA, J. E. M.; DE BORTOLI, S. A. Metodologia de criação do percevejo predador *Podisus nigrispinus*. In: DE BORTOLI, S. A.; BOIÇA Jr, A. L.; OLIVEIRA, J. E. M. (Ed.). **Agentes de controle biológico: metodologias de criação, multiplicação e uso**. Jaboticabal: Funep, 2006. p. 39-50.

OLIVEIRA, J. V.; DOTTO, G. M.; SANTOS, J. L. R. Levantamento populacional do percevejo *Tibraca limbativentris* (Hemiptera: Pentatomidae) na região da Depressão Central do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ARROZ IRRIGADO, 4.; REUNIÃO DA CULTURA DO ARROZ IRRIGADO, 26., 2005, Santa Maria. **Anais... Orium**, 2005. p. 103-104.

PACHECO, D. J. P.; CORRÊA-FERREIRA, B. S. Potencial reprodutivo e longevidade do parasitóide *Telenomus podisi* Ashmead, em ovos de diferentes espécies de percevejos. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 27, n. 4, p. 585-591, 1998.

PACHECO, D. J. P.; CORRÊA-FERREIRA, B. S. Parasitismo de *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) em populações de percevejos pragas da soja. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 29, n. 2, p. 295-302, 2000.

PANIZZI, A. R.; NIVA, C. C. Overwintering strategy of the brown stink bug in northern Paraná. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 3, p. 509-511, 1994.

PANIZZI, A. R.; SLANSKY Jr., F. Review of phytophagous pentatomids (Hemiptera: Pentatomidae) associated with soybean in the Americas. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 68, n. 1, p. 184-214, 1985.

PAPAJ, D. R.; VET, L. E. M. Odor learning and foraging success in the parasitoid, *Leptopilina heterotoma*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n.11, p. 3137-3150, 1990.

PARRA, J. R. P. et al. Controle biológico: terminologia. In: PARRA, J. R. P. et al. (Ed.). **Controle biológico no Brasil**: parasitoides e predadores. São Paulo: Manole, 2002. p. 1-13.

PERES, W. A. A.; CORRÊA-FERREIRA, B. S. Methodology of mass multiplication of *Telenomus podisi* Ash. and *Trissolcus basalisi* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae) on eggs of *Euschistus heros* (Fab.) (Hemiptera: Pentatomidae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 33, n. 4, p. 457-462, 2004.

PERI, E. et al. Effect of host kairomones and oviposition experience on the arrestment behavior of an egg parasitoid. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 209, n. 18, p. 3629-3635, 2006.

PERI, E. et al. Behavioral response of the egg parasitoid *Ooencyrtus telenomicida* to host related chemical cues in a tritrophic perspective. **Biocontrol**, Dordrecht, v. 56, n. 2, p. 163-171, 2011.

PRATISSOLI, D. et al. Biological characteristics of *Trichogramma pretiosum* and *Trichogramma acacioi* (Hym.:Trichogrammatidae), parasitoids of the avocado defoliator *Nipteria panacea* (Lep.: Geometridae), on eggs of *Anagasta kuehniella* (Lep.: Pyralidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 48, n. 1, p. 7-13, 2005.

RAINS, G. C.; UTLEY, S. L.; LEWIS, W. J. Behavioral monitoring of trained insects for chemical detection. **Biotechnology Progress**, Malden, v. 22, n. 1, p. 2-8, 2006.

REUNIÃO TÉCNICA DA CULTURA DO ARROZ IRRIGADO, 29., 2012, Gravatal. **Arroz irrigado**: recomendações técnicas da pesquisa para o Sul do Brasil. Itajaí: SOSBAI, 2012. 179 p.

RIFFEL, C. T.; PRANDO, H. F.; BOFF, M. I. C. Primeiro relato de ocorrência de *Telenomus podisi* (Ashmead) e *Trissolcus urichi* (Crawford) (Hymenoptera: Scelionidae) como parasitóides de ovos do percevejo-do-colmo-do-arroz, *Tibraca limbativentris* (Stål) (Hemiptera: Pentatomidae), em Santa Catarina. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 39, n. 3, p.447-448, 2010.

RORIZ, V.; OLIVEIRA, L.; GARCIA, P. Host suitability and preference studies of *Trichogramma cordubensis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Biological Control**, Orlando, v. 36, n. 3, p. 331-336, 2006.

RUKMOWATI-BROTODJOJO, R. R.; WALTER, G. H. Oviposition and reproductive performance of a generalist parasitoid (*Trichogramma pretiosum*) exposed to host species that differ in their physical characteristics. **Biological Control**, Orlando, v. 39, n. 3, p. 300-312, 2006.

RUTLEDGE, C. E. A survey of identified kairomones and synomones used by insect parasitoids to locate and accept their hosts. **Chemoecology**, Switzerland, v. 7, n. 3, p. 121–131, 1996.

SALERNO, G. et al. Kairomone involvement in the host specificity of the egg parasitoid *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). **European Journal of Entomology**, Branisovska, v. 103, n. 2, p. 311-318, 2006.

SALERNO, G. et al. A finely tuned strategy adopted by an egg parasitoid to exploit chemical traces from host adults. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 212, n. 12, p. 1825-1831, 2009.

SALMANOVA, L. M. et al. Gradual changes of *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) during laboratory rearing. **Entomological Review**, New York, v. 72, n. 1, p. 92-99, 1993.

SANTIS, F. et al. Colleterial glands of *Sesamia nonagrioides* as a source of the host-recognition kairomone for the egg parasitoid *Telenomus busseolae*. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 33, n.1, p. 7-16, 2008.

SEGURA, D. F. et al. Role of visual information and learning in habitat selection by a generalist parasitoid foraging for concealed hosts. **Animal Behaviour**, Sunderland, v. 74, n. 1, p. 131-142, 2007.

SILVA, C. C. A. et al. **Ciclo de vida e metodologia de criação de *Tibraca limbativentris* Stal, 1860 (Heteroptera: Pentatomidae) para estudos de ecologia química**. Brasília: Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, 2004. 16 p. (Boletim de pesquisa e desenvolvimento).

SILVA, C. C. et al. Sensory response of the egg parasitoid *Telenomus podisi* to stimuli from the bug *Euschistus heros*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, n. 7, p. 1093-1098, 2006.

SIQUEIRA, J. R. et al. Preferência hospedeira do parasitoide de ovos *Trichogramma pretiosum*. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 42, n. 1, p. 1-5, 2012.

STEIDLE, J. L. M. Learning pays off: influence of experience on host finding and parasitism in *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Ecological Entomology**, Malden, v. 23, n. 4, p. 451-456, 1998.

STEIDLE, J. L. M.; VAN LOON, J. J. A. Chemoecology of parasitoid and predator oviposition behaviour. In: HILKER, M.; MEINERS, T. (Ed.). **Chemoecology of insect eggs and egg deposition**. Berlin: Blackwell Publishing, 2002. p. 291-317.

SUJII, E. R. et al. Inter and intra-guild interactions in egg parasitoid species of the soybean stink bug complex. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 37, n. 11, p. 1541-1549, 2002.

TAKASU, K.; LEWIS, W. J. The role of learning in adult food location by the larval parasitoid, *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 9, n. 2, p. 265-281, 1996.

TAWATSIN, A. et al. Repellency of volatile oils from plants against three mosquito vectors. **Journal of Vector Ecology**, Malden, v. 26, n. 1 p. 76-82, 2001.

TILLMAN, P. G. Parasitism and predation of stink bug (Heteroptera: Pentatomidae) eggs in Georgia corn fields. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 39, n. 4, p. 1184-1194, 2010.

TURLINGS, T. C. J. et al. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: PAPA, D. R.; LEWIS, A. C. (Ed.). **Insect learning: ecological and evolutionary perspectives**. New York: Chapman & Hall, 1993. p. 51-78.

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

VET, L. E. M.; GROENEWOLD, L. Learning in insect parasitoids: The role of kairomones. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n. 11, p. 3119-3136, 1990.

VET, L. E. M.; LEWIS, W. J.; CARDÉ, R. T. Parasitoid foraging and learning. In: CARDÉ, R. T.; BELL, W. J. **Chemical ecology of insects 2**. New York: Chapman & Hall, 1995. p. 65-101. v. 2.

VILELA, F. E.; DELLA LUCIA, T. M. C. Introdução aos semioquímicos e terminologia. In: VILELA, F. E.; DELLA LUCIA, T. M. C. (Ed.). **Feromônios de insetos**: biologia, química e aplicação. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 9-12.

VINSON, S. B. Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 21, p. 109-33, 1976.

VINSON, S. B. Parasitoid-host relationships. In: CARDÉ, R. T.; BELL, W. J. (Ed.). **Chemical ecology of insects**. New York: Chapman & Hall, 1984. p. 205-233. v. 1.

VINSON, S. B. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. **Biological Control**, Orlando, v. 11, n. 2, p. 79-96, 1998.