

AÇÃO DE PLANTAS POR MEIO DE INFOQUÍMICOS SOBRE O SEGUNDO E TERCEIRO NÍVEIS TRÓFICOS

ACTION OF PLANTS BY INFOCHEMICALS ON THE SECOND AND THIRD TROPHIC LEVEL

Anderson Mathias HOLTZ¹, Hamilton Gomes de OLIVEIRA¹, José Cola ZANUNCIO², Renato de Almeida SARMENTO¹, Arildisson Nunes RIBEIRO³, Claudinei Lima OLIVEIRA⁴, Jeanne Scardini MARINHO⁴

RESUMO: As plantas não estão passivas frente a ação de insetos herbívoros. Elas se defendem do ataque de herbívoros através de mecanismos físicos e químicos. Por meio de compostos químicos as plantas atraem inimigos naturais de insetos herbívoros ou tornam-se menos palatáveis aos insetos. Estes compostos podem ser encontrados naturalmente nas plantas e conseqüentemente pertencem ao sistema de defesa constitutivo das plantas. Este trabalho objetivou descrever como as plantas influenciam, por meio do sistema de defesa, o segundo e o terceiro níveis tróficos. Foi realizada uma revisão da literatura que aborda esse tema. Com base nesta revisão, conclui-se que o manejo adequado de populações de inimigos naturais deve-se basear na interação destes com a praga que se deseja combater e principalmente nas interações destes com as plantas presentes.

UNITERMOS: Herbivoria; Defesa constitutiva; Defesa induzida; Inimigos Naturais; Voláteis.

INTRODUÇÃO

As relações tróficas ou de alimentação são marcantes entre insetos e plantas. O crescimento, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos dependem diretamente da quantidade e da qualidade do alimento que utilizam (HAGEN *et al.*, 1984). É também conhecido que as plantas apresentam em sua estrutura compostos químicos, que quando atacadas por herbívoros, tais compostos funcionam como defesa da planta, prejudicando a performance da praga e/ou servindo como guia (voláteis) para inimigos naturais encontrar estes herbívoros (EDWARDS; WRETTEN, 1981; DICKE *et al.*, 1993; AGRAWAL, *et al.*, 2002; TAYLOR *et al.*, 2002).

Substâncias químicas, usadas na comunicação entre organismos, são denominadas semioquímicos. Essas substâncias podem fazer parte de interações fisiológicas e comportamentais, e podem ser intraespecíficas (feromônios) ou interespecíficas (aleloquímicos). De modo geral, as plantas são ricas em substâncias químicas do metabolismo secundário, que são utilizadas para a própria defesa do vegetal, agindo diretamente contra o inseto ou atraindo os inimigos naturais destas pragas através de voláteis, afetando, assim, a performance das populações de insetos herbívoros, seja diretamente com os compostos químicos e/ou indiretamente através dos voláteis para a atração de inimigos naturais (DE MORAIS *et al.*, 1998). Assim, o

objetivo deste trabalho foi realizar uma revisão sobre os tipos de defesas existentes nas plantas.

Defesa Constitutiva

A defesa constitutiva de plantas é formada por compostos ou substâncias produzidas pelas próprias plantas que afetam a biologia, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos herbívoros (KARBAN; BALDWIN, 1997). Esses compostos são longamente conhecidos e utilizados, inclusive, como inseticidas. Lara (1991) cita como exemplo a *nicotina*, que é um excelente aficida e também a causa de resistência de algumas variedades de *Nicotiana* a certos insetos. Estima-se que atualmente o número desses compostos químicos deve estar entre 100 e 400 mil; a maioria deles enquadra-se quimicamente nas classes de compostos nitrogenados, terpenóides e fenólicos (LARA, 1991).

A presença desses compostos nas plantas faz com que os insetos as evitem, porque funcionam como repelentes (DE MORAIS *et al.*, 1998), sendo muitas vezes, responsáveis pela sua resistência à herbivoria. Isso foi testado por Hubbell; Wiemer (1983) com formigas para verificar porque elas evitam algumas plantas, como por exemplo o jatobá, *Hymenea courbaril* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). Após alguns ensaios, os autores verificaram que o epóxido de cariofileno era o único composto responsável pela resistência nessa espécie de

¹ Doutorando em Entomologia Agrícola, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa.

² Professor, Ph. D., Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa.

³ Graduando em Agronomia, Departamento de Fitotecnia, Universidade Federal do Espírito Santo.

⁴ Graduando em Agronomia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa.

Received: 11/07/02 Accept: 10/02/03

planta. Substâncias químicas repelentes são mais comuns do que substâncias químicas atrativas em plantas potencialmente hospedeiras. Tal afirmação foi comprovada por Hubbell; Howard (1984) quando estudaram a resistência química das folhas de 42 espécies de plantas a *Atta cephalotes*.

Os compostos relacionados à resistência química constitutiva das plantas (também chamados de compostos secundários) podem ser encontrados em uma ou mais partes da planta e, normalmente, suas concentrações variam com a idade da mesma (AGRAWAL, 2000).

A folhagem de *Eucalyptus* contém altas concentrações de compostos secundários, tais como taninos, fenóis e óleos essenciais. Trabalhos com outros sistemas inseto/planta indicam que esses compostos poderiam ter uma influência significativa nas interações inseto-eucalipto. Para os insetos estudados, compostos secundários parecem influenciar padrões e quantidades de herbívoros e a performance larval (OHMART; EDWARDS, 1991). Por exemplo, uma alta concentração de tanino e fenol não afeta o crescimento e eficiência no uso do nitrogênio (N) por *Parapsis atomaria* (Coleoptera, Chrysomelidae) (FOX; MACAULEY 1977). Isto é surpreendente na medida que N é o componente que mais influencia o desenvolvimento dos insetos desfolhadores de eucalipto (OHMART; EDWARDS, 1991). Quando alimentadas em *Eucalyptus viminialis*, com um teor de 2,33% de N, larvas de *Parapsis charybdis* assimilaram 59% do N, mas só 7% da energia do alimento, e adultos assimilaram 55% do N, mas 39% de energia (OHMART; EDWARDS, 1991). As folhas de eucalipto têm menor teor de N, e por isso os desfolhadores de eucalipto podem necessitar consumir maior quantidade para obter N suficiente para o desenvolvimento (FOX; MACAULEY, 1977).

Muitas plantas utilizam defesas múltiplas, as quais variam em intensidade e efetividade e podem atuar sobre diferentes escalas espaciais e temporais e sobre diferentes agressores (AGRAWAL, 2000). Por exemplo, as folhas de algumas solanáceas possuem tricomas que produzem toxinas, ou seja, junto com a defesa constitutiva, podem ocorrer caracteres físicos que ajudam na defesa da planta ao ataque de insetos herbívoros (CRUZ-RIVERA, 2001).

Cutículas espessas têm sido relatadas como causa de resistência de certas plantas a insetos herbívoros, reduzindo a sua alimentação, ou impedindo (ou dificultando) sua penetração. Esse fator, *espessura*, parece atuar principalmente em insetos de pequeno porte e sobre seus primeiros ínstares. Epidermes de textura rígida (dureza) também constituem barreiras mecânicas a algumas espécies (LARA, 1991).

O comportamento do inseto herbívoro pode ser afetado pela *textura* da epiderme da planta, principalmente no que se refere à oviposição. Sabe-se que as fêmeas de *Callosobruchus maculatus* (F.), por exemplo, preferem colocar seus ovos em substratos (sementes) lisos, evitando as superfícies rugosas (FORDYCE; AGRAWAL, 2001).

Lara (1991) observou que nas folhas com baixa ou moderada pilosidade, as lagartas apresentam um movimento linear e direcional, que é interrompido de tempo em tempo, quando a lagarta levanta sua cabeça e tórax e efetua movimentos laterais, após o quê, torna a caminhar na mesma direção. Já nas variedades pilosas, resistentes, as lagartas mudam de direção com muita frequência, sobem nos tricomas individuais e despendem alguns minutos movimentando a cabeça, para em seguida caminhar novamente em círculos, mostrando estarem desorientadas. Concluiu, então, que essa característica é altamente promissora como fonte de resistência a uma praga do algodão, *Pectinophora gossypiella* (Saund.), pois além de sua atuação direta, a pilosidade faz com que as lagartas fiquem mais tempo expostas aos inimigos naturais e às variações climáticas.

Defesa Induzida

A defesa induzida pode ser definida como qualquer mudança na qualidade da planta, que é resultado de dano causado pelo inseto herbívoro e tem um efeito negativo na preferência do inseto herbívoro ou no seu desempenho na planta (KARBAN; BALDWIN, 1997). Muitas características das plantas podem variar, em resposta ao dano causado pelo inseto herbívoro (CORTESE; LEWIS, 2000). Essas mudanças podem ocorrer nos constituintes químicos, formando substâncias repelentes a insetos herbívoros, ou constituir variações na densidade de espinhos apresentados por determinadas plantas, ou ainda, variações na quantidade de tricomas nas folhas de algumas plantas. Karban; Baldwin (1997), encontraram resistência induzida em uma variedade de sistemas de planta – herbívoro, envolvendo plantas anuais e perenes, ervas e plantas lenhosas, e insetos herbívoros sedentários e móveis. Um exemplo de mudança nos constituintes químicos, num sistema planta – herbívoro, foi estudado por Koptur (1985), observando que plantas altas de ingá utilizavam um novo complexo de defesas, incluindo altas concentrações de fenóis, quando ausente a proteção das formigas. O estímulo da atividade enzimática com produção de substâncias induzidas ocorre ao redor do tecido vegetal recém – necrosado. As defesas agem localmente, pois fitoalexinas não são transportadas no tecido vegetal.

Dois aspectos do período de resistência induzida devem influenciar a interação entre a resistência e a dinâmica do inseto herbívoro: o atraso entre o dano e a resistência induzida, e a decadência na taxa de resistência induzida na ausência de herbivoria. Um atraso entre dano e resposta da planta, retarda a ação de resistência induzida. Esta demora deveria aumentar os ciclos na população de insetos herbívoros em longo prazo (MYERS, 1988), desde que, o atraso na dependência de densidade cause uma dinâmica cíclica em ambos os modelos de populações de uma única espécie (BERRYMAN *et al.*, 1987). Atrasos poderiam surgir se o mecanismo para resistência aumen-

tada não trabalhasse instantaneamente (por exemplo, se a resistência induzida só se expressa em partes da planta produzida depois do dano), ou, se um grau de dano deve ser excedido para provocar resistência induzida (GOULD, 1998). Isso significa que a planta, uma vez induzida, torna-se resistente, e essa resistência pode diminuir na ausência de dano. Se não houvesse essa decadência, deveria ser reduzido o “feed-back” para o tamanho da população do inseto herbívoro, pois as plantas só podem responder a aumentos na população do inseto herbívoro, não a diminuições do mesmo. A decadência na taxa de resistência induzida pode afetar a regulação na população de inseto herbívoro em longo prazo. Respostas induzidas auxiliam a defesa fenotípica e talvez produzam um ambiente não propício para o desenvolvimento dos insetos herbívoros (KARBAN; BALDWIN 1997; AGRAWAL 1998; KAHL *et al.*, 2000; HOLTZ *et al.*, 2003).

Estudos que mediram o impacto de resistência induzida em populações de insetos herbívoros no campo mostram que a resistência induzida é capaz de reduzir a taxa de crescimento da população (KARBAN; BALDWIN 1997; HOLTZ *et al.*, 2003). No entanto, a resistência induzida pode ser aumentada através da combinação com outros fatores (como os físicos), que provavelmente estão agindo nas populações de insetos herbívoros no campo.

Outros fatores que afetam o impacto de resistência induzida em dinâmica de insetos herbívoros são sua mobilidade e sua seletividade (habilidade para descobrir e responder à variação na qualidade da planta; BERNAYS; CHAPMAN 1994). Muitos modelos de resistência induzida, estudados por Lewis (1994), assumiram que insetos herbívoros são móveis e não seletivos. Porém, são conhecidos insetos herbívoros que podem variar sua mobilidade e sua seletividade. A velocidade relativa de resistência induzida e o movimento do inseto podem afetar o impacto de resistência induzida em populações de insetos herbívoros e o grau de heterogeneidade em resistência induzida entre plantas. Insetos herbívoros seletivos poderiam ser menos afetados por resistência induzida porque eles podem escolher plantas menos resistentes, assumindo que a resistência induzida varia entre plantas.

Com menos insetos herbívoros na população, algumas plantas estão livres de insetos herbívoros e voltam a abaixar os níveis de resistência induzida. Flutuações nas populações de insetos herbívoros também mantêm variância em resistência induzida, porque flutuações populacionais às vezes são pequenas. A variação da qualidade entre plantas pode causar herbivoria seletiva para promover mais a procura de hospedeiros satisfatórios (KOPTUR, 1992).

O Papel dos Voláteis de Plantas contra Herbivoria

As plantas desempenham um papel importante para a localização de pragas pelos IN. As plantas quando atacadas liberam compostos voláteis para atração de predadores e parasitóides (VET; DICKE, 1992; DICKE *et al.*, 1999).

Portanto, predadores e parasitóides frequentemente necessitam que as plantas liberem informações para que estes localizem suas presas ou hospedeiros. Além dos voláteis que as plantas liberam para a atração dos IN, estes também podem ser atraídos por sinais visuais, tais como arquitetura e coloração das folhas das plantas (NORLUND *et al.*, 1988; DICKE *et al.*, 1993; POWELL *et al.*, 1998).

Os voláteis liberados pelas plantas atacadas são denominados de infoquímicos e são utilizados como guia pelos inimigos naturais para a localização de suas presas (DICKE *et al.*, 1993). Esses voláteis agem como um dos mecanismos de defesa das plantas, afetando, portanto, a performance do herbívoro em determinado hospedeiro (KARBAN *et al.*, 1995; AGRAWAL; KARBAN, 1997; DICKE *et al.*, 1999; AGRAWAL *et al.*, 2002).

Muito se tem estudado sobre o papel dos infoquímicos na atração de inimigos naturais de insetos herbívoros (NASAVERO; ELZEN, 1989; TAKABAYASHI *et al.*, 1998; BRUXELLES; ROBERTS, 2001; AGRAWAL *et al.*, 2002). Esses mesmos autores determinam que muitas espécies de inimigos naturais utilizam esses voláteis liberados pelas plantas para localizarem seu hospedeiro e suas presas (TAKABAYASHI *et al.*, 1994). Os voláteis liberados são resultado da injúria sofrida pelas plantas atacadas por herbívoros, e estes voláteis são conhecidos como atrativos aos inimigos naturais (STEINBERG *et al.*, 1993; AGRAWAL *et al.*, 2002). Pistas químicas produzidas por plantas são informações indiretas da presença de herbívoros. Enquanto que pistas químicas produzidas por herbívoros são informações confiáveis da presença dos mesmos, apesar de serem menos detectáveis a longas distâncias e, voláteis de plantas fornecem pistas a distâncias mais longas da provável presença de herbívoros, porém, não são tão confiáveis (VET; DICKE, 1992). Esses mesmos autores determinam que os IN, todavia, podem combinar essas duas características vantajosas: confiabilidade e detectabilidade da informação. Quando plantas são infestadas por herbívoros liberam voláteis e produzem informações confiáveis sobre a presença deles, sendo também, mais fácil sua detecção a distâncias mais longas.

Dicke *et al.*; 1993; 1990 mostraram que plantas de feijão atacadas pelo ácaro rajado (*Tetranychus urticae*) produzem uma série de voláteis, a maioria terpenóides, que são atrativos a ácaros predadores do ácaro rajado. Plantas artificialmente injuriadas não produziram estes voláteis (DICKE *et al.*, 1990). Adicionalmente, foi descoberto um ativador que é produzido em partes infestadas e que, uma vez adicionado à água, dispara a produção dos mesmos voláteis (DICKE *et al.*, 1993). Os herbívoros também podem tirar vantagem da comunicação das plantas com os IN. Pallini *et al.* (1997) verificaram que o ácaro rajado é atraído por plantas de pepino infestadas por coespecíficos, mas rejeita fortemente plantas infestadas por heteroespecíficos (os tripes *Frankliniella occidentalis*). Neste caso, os ácaros utilizam voláteis produzidos pela

interação planta – herbívoro para evitar tanto a competição por alimento em plantas já atacadas previamente por um competidor como também a predação, pois esta espécie de tripes é um predador “intraguilda” (PALLINI *et al.*, 1997).

Além disso, em alguns casos, as plantas unicamente não sinalizam o ataque do herbívoro, mas também fornecem informação específica da identidade ou do estágio de desenvolvimento do ataque causado pelo herbívoro (DE MORAIS *et al.*, 1998). Em tais casos, esses sinais podem facilitar o “recrutamento” de inimigos naturais especialistas.

Recentemente, várias revisões foram feitas a respeito das interações tritróficas enfocando, principalmente, como as interações entre plantas e inimigos naturais podem ser usadas para melhorar as práticas do controle biológico (DICKE *et al.*, 1990, 1993, 1999; TUMLINSON *et al.*, 1992; AGRAWAL *et al.*, 2002; TAYLOR *et al.*, 2002). Em todas essas revisões, a idéia expressa é que as plantas e os inimigos naturais cooperam mutuamente: as plantas auxiliam os inimigos naturais facilitando o seu acesso a presa/hospedeiro e os inimigos naturais livram estas de seus herbívoros. Essas idéias, no entanto, são baseadas em interações de cadeias alimentares tritróficas lineares consistindo de uma espécie de planta, uma espécie de praga e uma espécie de inimigos naturais (PALLINI *et al.*, 1997).

Inimigos Naturais

O controle biológico assume maior importância no combate a pragas de grandes culturas, sendo uma das medidas utilizadas para manter as pragas com baixo nível populacional sem o uso de agrotóxicos, juntamente com os métodos de controle como resistência constitutiva e induzida de plantas a insetos. O apoio à evidência de predadores e parasitóides como fatores reguladores, vem de várias fontes. Os modelos de predação sugerem que populações de presa podem ser completamente reguladas por predadores ou parasitóides. Mortalidade alta pode ser causada por parasitóides em populações de insetos (PRICE; TRIPP, 1972; FAETH; SIMBERLOFF 1981b; BERRYMAN, 1996) têm discutido que parasitóides provavelmente são os agentes geradores de ciclos de Lepidoptera em florestas.

Faeth; Simberloff (1981a) colocaram em gaiola uma pequena árvore de carvalho e aumentaram a densidade de uma espécie de traça minadora de folhas, *Cameraria* sp., preparando, também, uma árvore de controle fora da gaiola. Observaram que a emergência de adultos na geração seguinte foi muito mais alta na gaiola do que na árvore fora da gaiola em dois anos consecutivos, e não havia nenhuma evidência de um efeito densidade-dependente de competição intraespecífica. Porém, predadores e parasitóides foram considerados responsáveis por, aproximadamente, 60-70% da mortalidade da larva da traça na árvore fora da gaiola, considerando-os largamente excluídos da população na gaiola.

Em uma infestação de vespa, *Xanthoteras politum*, sobre um carvalho de crescimento rápido, brotando depois de uma queimada, parasitóides e predadores eram constantemente o principal fator de mortalidade. O seu impacto no hospedeiro causou um aumento de 31 para 74% de mortalidade em 3 anos consecutivos e, provavelmente, causou a extinção local da vespa (PRICE, 1997).

A vasta literatura sobre controle biológico também indica a importância dos inimigos naturais. Quando espécies de herbívoros migram para áreas novas, na ausência de inimigos naturais, eles se tornam pragas (ELTON, 1958). Segundo Price *et al.* (1980), é necessário considerar a atuação de inimigos naturais nas interações inseto – planta quando se associam culturas: a) pela influência das plantas associadas sobre os inimigos naturais; b) e devido à presença de presas e hospedeiros alternativos sobre as espécies de plantas associadas.

Altieri (1988) explicou a diminuição na abundância de insetos herbívoros em ecossistemas diversificados em relação a monoculturas, através de vários fatores: 1) aumento nas taxas de imigração de herbívoros; 2) dificuldade na localização do hospedeiro; 3) diminuição no tempo de permanência nas plantas e 4) incremento na pressão de predação e atividade de parasitóides. Ressalta-se, ainda, a existência de uma interação entre vários fatores, o que culmina na menor ocorrência de pragas em ecossistemas diversificados. Em particular comenta-se a hipótese da “atuação de inimigos naturais” prevê, nesses sistemas, um aumento na abundância e eficácia dos predadores e parasitóides. A hipótese da “concentração de recursos”, segundo terminologia do autor, sugere que a maior abundância de insetos herbívoros em monoculturas é devida à maior probabilidade de localização da planta hospedeira, ao maior tempo de permanência e taxa de alimentação, e ao maior sucesso reprodutivo de insetos herbívoros. Esses processos (inimigos naturais e “concentrações de recursos”) podem estar atuando em plantios de eucalipto no Brasil e podem ser os responsáveis pela geração dos ciclos de Lepidoptera na cultura.

O eucalipto é originário da Austrália e pertencente à família Myrtaceae. Por ser uma espécie exótica no Brasil, sofre ataques de insetos que migram de hospedeiros nativos da rica flora brasileira. Isso é facilitado pela fonte constante de alimento e pela fragilidade desse novo ecossistema que dificulta o desenvolvimento dos inimigos naturais das pragas (ANJOS *et al.*, 1986). Como os plantios de eucalipto, no Brasil, caracterizam-se por áreas extensas e contíguas, isto promove uma maior quantidade de abrigos para insetos daninhos, ocasionando surtos, cada vez mais freqüentes e significativos desses indivíduos (ANJOS *et al.*, 1987). Esta é a explicação destes autores; porém, não é só devido às áreas de plantio de eucalipto serem extensas, que irão promover maior quantidade de abrigos para insetos – praga. Se há abrigo para insetos – praga, deveria haver alimento para seus predadores. A razão pela qual a quantidade de inimigos naturais é menor em monoculturas que além das

presas e hospedeiros, os predadores e parasitos necessitam de certas condições para acasalamento e de espécies de plantas alternativas para alimentação de adultos (parasitos), como pólen e néctar de flores, e também liberação de odores emitidos pelas plantas ou até mesmo pelos próprios insetos herbívoros (infoquímicos), servindo de pista para a atração dos predadores. Além de serem usados para a comunicação intraespecífica (feromônios), os infoquímicos também são usados em relações interespecíficas (aleloquímicos) e na detecção de fonte alimentar (DICKE *et al.*, 1990). Insetos vivem em um mundo de odores e esses odores sinalizam a presença de um indivíduo e seu estado a outros “amigos ou inimigos” (PRICE, 1981).

Na verdade, existem estudos que apóiam fortemente a hipótese de que as plantas começam a produzir voláteis específicos somente quando elas são atacadas por herbívoros e que esses voláteis são atrativos aos inimigos naturais dos herbívoros. Nadel; van Alphen (1987) obtiveram algumas evidências de que plantas de mandioca atacadas pela cochonilha *Phenacoccus manihoti* podem ativamente atrair os inimigos naturais desta cochonilha através da produção de voláteis. Além disso, os autores mostraram que em uma planta infestada, folhas superiores não infestadas também são atrativas ao parasitóide da cochonilha.

A defesa constitutiva e a induzida, juntamente com a ação de inimigos naturais, é considerada útil para o controle ou diminuição das populações de insetos herbívoros. O potencial para resistência induzida e constitutiva é forte para causar redução de herbivoria local, e conseqüente redução de injúrias nas plantas. Porém, a regulação pode ser menos comum em sistemas de colheitas anuais do que

em sistemas de florestas naturais ou agrícolas, conforme sugere Karban (1991). O que parece confuso neste cenário, é a causa da ausência de inimigos naturais em hospedeiros novos. Com a formação de populações de herbívoros em hospedeiros novos, qualquer predador que começasse explorando estas populações escaparia da competição intraespecífica e interespecífica. Porém, a localização de presas em plantas hospedeiras novas pode não ser fácil. Presas são freqüentemente difíceis de serem encontradas e, muitos predadores conseqüentemente confiam em voláteis de plantas induzidos por herbívoros, para descobrirem plantas com presas (SABELIS *et al.*, 1999). Esses voláteis são específicos para espécie de planta hospedeira e espécie de herbívoro (DICKE *et al.*, 1999), e as novas misturas de voláteis produzidas através de plantas hospedeiras novas, simplesmente podem não ser reconhecidas pelo inseto predador.

CONCLUSÃO

Por meio desta revisão, observa-se que as plantas não estão passíveis, apenas como suporte, à interação entre herbívoro e inimigos naturais. As plantas produzem compostos secundários que as tornam menos palatáveis aos herbívoros, e simultaneamente à ocorrência dos danos atraem os inimigos naturais dos herbívoros por meio de compostos voláteis. Estes voláteis atuam como indicadores precisos aos inimigos naturais da presença de herbívoros. Assim, ao implantar um sistema de manejo integrado de pragas, deve sempre observar a importância que tem as plantas ros ativos no sistema que a abrange.

ABSTRACT: The plants are not passive under the action of herbivore insects. They defend themselves from herbivore attack through physical and chemical mechanisms. Through chemical composts, plants attract natural enemies of herbivore insects or become less palatable. These composts can be found naturally in plants and, consequently, belong to the constituent plant defense system. Thereby, this work described how plants influence, through the defense system, the second and third trophic levels. A review was done about this issue. Based in this review, we can conclude that the suitable management of natural enemies populations should be based in the interaction between natural enemies and the pest that need to be controlled and mainly in the interactions between these pests and the plants present.

UNITERMS: Herbivory, Constitutive defense, Induced defense, Natural enemies, Volatile.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRAWAL, A. A.; JANSSEN, J. BRUIN, M. A. POSTHUMUS. & M. W. SABELIS. An ecological cost of plant defence: attractiveness of bitter cucumber plants to natural enemies of herbivores. *Ecol Lett*, Londres, v5, n8, p377–385, 2002.

AGRAWAL, A. A.. Specificity of induced resistance in wild radish: causes e consequences for two specialist and two generalist caterpillars. *Oikos* v89: p493-500, 2000.

AGRAWAL, A. A. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, Oxford. v. 279, n. 12, p. 1201-1202, 1998.

- AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. Domatia mediate plant-arthropod mutualism. **Nature**, Londres, v. 387, n. 143, p. 562-563, 1997.
- ALTIERI, M. A. A ecologia dos herbívoros tropicais em ecossistemas de policultivo. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ECOLOGIA EVOLUTIVA DE HERBÍVOROS TROPICAIS, 1., 1988, Campinas: **Anais...** Campinas, UNICAMP, 1988. p. 69.
- ANJOS, N.; SANTOS, G. P.; ZANUNCIO, J. C. A lagarta-parda, *Thyrintea arnobia* Stoll, 1782 (Lepidoptera: Geometridae) desfolhadora de eucaliptos. Viçosa: EPAMIG, 1987. 56p. (**Boletim Técnico**, 25).
- ANJOS, N.; SANTOS, G. P.; ZANUNCIO, J. C. Pragas do eucalipto e seu controle. **Inf. Agropec.** Viçosa, v. 12, n. 6, p. 50-58. 1986.
- BERNAYS, E. A. ; CHAPMAN, R. G. **Host-plant selection by phytophagous insects**. New York: Chapman & Hall, 1994. p. 35, 46p.
- BERRYMAN, A. A. What causes population cycles of forest Lepidoptera. **Trends Ecol. Evol.**, Wiley, v. 11, n. 28-32, 1996.
- BERRYMAN, A. A.; STENSETH, N. C.; ISAEV, A. S. Natural regulation of herbivorous forest insect populations. **Oecol.**, Londres, v. 71, n. 156, p. 174-184, 1987.
- BRUXELLES, G. L.; ROBERTS, M. R. Signals regulation multiple responses to wounding and herbivores. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 20, n. 5, p. 487-521, 2001.
- CORTESERO, A. M; LEWIS, W. J. Understanding and Manipulating Plant Attributes to Enhance. **Biol Contr.**, Montana, v.17, p. 35-49, 2000.
- CRUZ-RIVERA, E., 2001. **Generality and specificity in the feeding and decoration preferences of three Mediterranean crabs**. Journal of Experimental Marine Biology and Ecol, **Sydney**, n 266, p 17-31
- DE MORAIS, C. M.; LEWIS, W. J.; PARE, P. W.; ALBORN, H. T.; TUMLINSON, J. H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, Londres v. 393, n. 112, p. 570-573, 1998.
- DICKE, M.; SABELIS, M. W.; TAKABAYASHI, J.; BRUIN, J.; POSTHUMUS, M. A. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. **J. Chem. Ecol.**, v. 16, n. 18, p. 3091-3118, 1990.
- DICKE, M.; VAN BAARLEN, P.; WESSELS, R.; DIJKMAN, H. Herbivory induces systematic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: extraction of endogenous elicitor. **J. Chem. Ecol.**, v. 19, n. 12, p. 581-599, 1993.
- DICKE, M.; GOLS, R.; LUDEKING, D.; POSTHUMUS, M. A. Jasmonic acid and herbivory differentially induced carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. **J. Chem. Ecol.**, v. 25, n. 8, p. 1907-1922, 1999.
- EDWARDS, P. J.; WRETTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: EDUSP, 1981, 35p.
- ELTON, C. S. **The ecology invasions by animals and plants**. London: Methuen, 1958, 45p.
- FAETH, S. H.; SIMBERLOFF, D. Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities. **Ecology**, While, v. 62, n. 65, p. 620-624, 1981a.
- FAETH, S. H.; SIMBERLOFF, D. Experimental isolation of oak host plants: Effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects. **Ecology**, While, v. 62, n. 29, p. 625-635, 1981b.

- FORDYCE, F. A.; AGRAWAL, A. A. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail. **Jour of Anim Ecol**, California, v. 17, n. 70, p. 997-1005, 2001.
- FOX, L. R.; MACAULEY, B. J. Insect grazing on Eucalyptus in response to variation in leaf tannins and nitrogen. **Oecol.**, Londres, v. 29, n. 12, p. 145-162, 1977.
- GOULD, F. 1998. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. **Annu. Rev. Entomol.**, Palo Alto, v43, p 701-726.
- HAGEN, K. S.; DADD, R. H.; REESE, J. The food of insects. In: Huffaker, C. B.; Rabb, R. L. (Ed.): **Ecological Entomology**. New York: J. Wiley & Sons, 1984. p. 79-112.
- HOLTZ, A.M.; DE OLIVEIRA, H.G.; PALLINI, A.; MARINHO, J.S.; ZANUNCIO, J.C.; OLIVEIRA, C.L. Adaptação de *Thyriniteina arnobia* em novo hospedeiro e defesa induzida por herbívoros em eucalipto. **Pesq. Agropec. Bras.**, Brasília, v. 38, n. 70, p 453-458, 2003.
- HUBBELL, S. P.; WIEMER, D. F. Host plant selection by an attini ant. **Social Insects In The Tropics**, New York, v. 2, n. 26, p. 133-153, 1983.
- HUBBELL, S. P.; HOWARD, J. J. Chemical leaf repellency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. **Ecology**, While, v. 65, n. 97, p. 1076-1080, 1984.
- KAHL, J.; SIEMENS, D. H.; AERTS, R. J.; GABLER, R.; KUHNEMANN, F.; PRESTON, C. A.; BALDWIN, I. T. Herbivore-induced ethylene suppresses a direct defense but not a putative indirect defense against an adapted herbivore. **Plante**, v. 210, n. 2, p. 336-342, 2000.
- KARBAN, R. Inducible resistance in agricultural systems. In Tallamy D. W.; Raupp M. J. (E.d.). **Phytochemical induction by herbivores**. New York: Wiley, 1991. p. 403-419.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I. T. Induced responses to herbivory. **Phytochemical induction by herbivores**. New York: Wiley, 1997. p. 320-328.
- KARBAN, R.; ENGLISHLOEB, G.; WALKER, M. A.; THALER, J. Abundance of phytoseiid mites on *Vitis* species- Effects of leaf hairs, domatia, prey abundance, and plant phylogeny. **Exp. Appl. Acar.**, Amsterdam, v. 19, n. 135, p. 189-197, 1995.
- KOPTUR, S. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: Insect-Plant Interactions IV (ed. Bernays, E.). **CRC Press**, Boca Raton, FL, pp. 81-129. *Behav Ecol.*, v. 11, p. 606-613, 1992.
- KOPTUR, S. Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. **Ecology**, Wiley, v. 66, n. 1639-1650, 1985.
- LARA, F. M. **Princípios de resistência de plantas a insetos**. 2.ed. São Paulo: Ícone, 1991. 336p.
- LEWIS, M.A. Spatial coupling of plant and herbivore dynamics: the contribution of herbivore dispersal to transient and persistent "waves" of damage. **Theoretical Population Biology**, Oxford, v. 45, n. 135, p. 277-312, 1994.
- MYERS, J. H. The induced defence hypothesis: does it apply to the population dynamics of insects? In: Spencer K. C. (Ed.). **Chemical mediation of coevolution**. San Diego: Academic Press, 1988. p. 345-365.
- NADEL, H.; VAN ALPHEN, J. J. M. The role of host and host-plant odours in the attraction of a parasitoid *Epidinocarsis lopezei* to the habitat of its host the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. **Entomol. Exp. Appl.**, Amsterdam, v. 45, n. 18, p. 181-186, 1987.

- NAVASERO, R. C.; ELZEN, G. W. Responses of *Microplitis croceipes* to host and nonhost plants of *Heliothis virescens* in a windtunnel. **Entomol. Exp. Appl.**, Amsterdam, v. 53, n. 27, p. 57-63, 1989.
- NORDLUND, D. A.; LEWIS, W. J.; ALTIERI, M. A. Influences of plant-induced allelochemicals on the host/prey selection behavior of entomophagous insects; In: Barbosa, P.; Letourneau D. K. (Ed.). **Novel aspects of insect-plant interactions**. New York: Wiley, 1988. p. 65-90.
- OHMART, C. P.; EDWARDS, P. B. Insect herbivory on *Eucalyptus*. **Annu. Rev. Entomol.**, Oxford, v. 36, n. 143, p. 637-657, 1991.
- PALLINI, A.; JANSSEN, A.; SABELIS M. W. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. **Oecol.**, Londres, v. 110, n. 138, p. 179-185, 1997.
- POWELL, W.; PENNACCHIO, F.; POPPY, G. M.; TREMBLAY, E. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiidae). **Biol. Control**, Canadá, v. 11, n. 118, p. 104-112, 1998.
- PRICE, P. W. **Insect ecology**. 3. ed. New York: John Wiley, 1997, 874p.
- PRICE, P. W. Semiochemicals in evolutionary time. In: Norlund, D. A.; Jones, R. L.; Lewis, W. J. (Ed.). **Semiochemicals - their role in pest control**. New York: Wiley, 1981, p. 251-279.
- PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; Thompson, J. N.; Weis, A. E. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Ann. Rev. of Ecol. and System.**, Londres, v. 11, n. 129, p. 45-65, 1980.
- PRICE, P. W.; TRIPP, H. A. Activity patterns of parasitoids on the Swaine jack pine sawfly, *Neodiprion swainei* (Hymenoptera: Diprionidae), and parasitoid impact on the host. **Can. Entomol.**, Oxford, v. 104, n. 198, p. 1003-1016, 1972.
- SABELIS, M. W.; JANSSEN, A.; PALLINI, A.; Venzon, M.; Bruin, J.; Drukker, B.; Scutareanu, P. In: Agrawal, A.; Tuzun, S.; Bent, E. (Ed.). **Induced plant defenses against pathogens and herbivores**. Washington: **American Phytopathology Society**, 1999. p. 269-296.
- STEINBERG, S.; DICKE, M.; VET, L.E.M. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in longrange host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. **J. Chem. Ecol.**, Londres, v. 19, n. 118, p. 47-59, 1993.
- TAKABAYASHI, J., DICKE, M., TAKAHASHI, S., POSTHUMUS, M. A. & VAN BEEK, T. A. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites **J. Chem. Ecol.**, Oxford, v. 20, n. 14, p.373-386, 1994.
- TAKABAYASHI, J.; SATO, Y.; HORIKOSHI, M.; YAMAOKA, R.; YANO, S.; OHSAKI, N.; DICKE, M. Plant effects on parasitoid foraging: differences between two tritrophic systems. **Biol. Control**, Canadá, v. 11, n. 14, p. 97-103, 1998.
- TAYLOR, R. B.; SOTKA, E.; HAY, M. E. Tissue-specific induction of herbivory resistance: seaweed response to amphipod grazing. **Oecologia**, v. 132, n. 1, p. 68-76, 2002.
- TUMLINSON, J. H.; TURLINGS, T. C. J.; LEWIS, W. J. The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. **Agric. Zool. Rev.**, Washington, v. 5, n. 12, p. 221-52, 1992.
- VET, L. E. M.; DICKIE, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Ann. Rev. Entomol.**, Londres, v. 37, n. 25, p. 141-172, 1992.