



ERIKA CARLA DA SILVEIRA

**DEFESAS DIRETA E INDIRETA CONTRA *TETRANYCHUS*
URTICAE KOCH, 1836 (ACARI: TETRANYCHIDAE) EM
TOMATEIROS TRATADOS COM INDUTORES**

**LAVRAS - MG
2017**

ERIKA CARLA DA SILVEIRA

**DEFESAS DIRETA E INDIRETA CONTRA *TETRANYCHUS URTICAE* KOCH, 1836
(ACARI: TETRANYCHIDAE) EM TOMATEIROS TRATADOS COM INDUTORES**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração em Manejo Integrado de Pragas, para a obtenção do título de Doutora.

Dr. Paulo Rebelles Reis

Orientador

Profa. Dra. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor

Prof. Dr. Martín Francisco Pareja Piaggio

Coorientadores

**LAVRAS – MG
2017**

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

Silveira, Erika Carla da.

Defesas direta e indireta contra *Tetranychus urticae* Koch,
1836 (Acari: Tetranychidae) em tomateiros tratados com indutores /
Erika Carla da Silveira. - 2017.

75 p.

Orientador(a): Paulo Rebelles Reis.

Coorientador(a): Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor,
Martin Pareja.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Fitohormônios. 2. Ácaro-rajado. 3. Resistência induzida. I.
Reis, Paulo Rebelles. II. Peñaflor, Maria Fernanda Gomes Villalba.
III. Pareja, Martin. IV. Título.

ERIKA CARLA DA SILVEIRA

**DEFESAS DIRETA E INDIRETA CONTRA *TETRANYCHUS URTICAE* KOCH, 1836
(ACARI: TETRANYCHIDAE) EM TOMATEIROS TRATADOS COM INDUTORES**

**DIRECT AND INDIRECT DEFENSES AGAINST *TETRANYCHUS URTICAE* KOCH,
1836 (ACARI: TETRANYCHIDAE) IN TOMATO PLANTS TREATED WITH
INDUCTORS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, área de concentração em Manejo Integrado de Pragas, para a obtenção do título de Doutora.

APROVADA em 28 de abril de 2017.

Dr. Prof. Marcos Antonio Matiello Fadini - UFSJ

Dr. Prof. Bruno Henrique Sardinha de Souza - UFLA

Dr. Mauricio Sergio Zacarias - EMBRAPA/Café

Dra. Monica F. Kersch-Becker - UNICAMP

Dr. Paulo Rebelles Reis

Orientador

Profa. Dra. Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor

Prof. Dr. Martín Francisco Pareja Piaggio

Coorientadores

**LAVRAS – MG
2017**

Aos meus pais (in memoriam), por toda educação e formação pessoal.

AMOR ETERNO

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus e Nossa Senhora Aparecida por terem iluminado e guiado o meu caminho até a vitória deste dia.

Aos meus pais, Ana Maria e Geraldo (*in memoriam*), que me ensinaram e fizeram de tudo para eu chegar até aqui, pelo amor eterno. Em especial, à Lizete e ao Gualter, pelo incentivo, conselhos e apoio nos momentos difíceis.

Ao meu orientador, professor Paulo Rebelles Reis, pelos anos de ensinamentos e, principalmente, por sua amizade e carinho. Muito obrigado pela dedicação e, sobretudo, por acreditar que eu seria capaz de chegar até aqui.

Aos meus coorientadores e professores Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor pelo carinho e apoio e Martín Francisco Pareja Piaggio pela acolhida. Obrigado por confiar em meu trabalho, pela amizade e confiança.

Ao professor Mauricio Bento, que me acolheu em seu laboratório na ESALQ-USP, para a realização de um experimento. Obrigado pela confiança.

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Entomologia (DEN), pela oportunidade concedida para a realização do doutorado.

À Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais - EPAMIG Sul de Minas/EcoCentro, pela acolhida durante longo tempo da minha vida acadêmica e pela oportunidade de realização deste trabalho.

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

Aos demais professores do Departamento de Entomologia, pelos conhecimentos transmitidos. Agradeço a todos.

Ao Dr. Diego B. Silva, pela amizade e grande ajuda na condução do experimento de coleta e análise de voláteis.

À toda a minha família, tios, tias e primos, em especial Alexandre e Sara que, em todos os momentos, torceram por mim. Todos moram em meu coração.

Às minhas amigas de escola, Amanda, Ana Luiza e Rafaella, sem vocês essa etapa não teria sentido. Em especial a Amanda, pelos conselhos, ajudas, caronas e longas conversas.

Aos grandes amigos que a vida me deu Babi, Hudson, Juliana, Oliver, Rafael, Stela, Yasmim, vocês são extremamente importantes na minha caminhada, em especial Juliana e Rafael.

Aos amigos do Laboratório de Acarologia da EPAMIG/EcoCentro, pela paciência, apoio e aprendizado. E em especial aos bolsistas, Edson, Luana, Luciano, Mariana, Vandimilli, pela grande ajuda no decorrer deste trabalho, pelas horas de alegria e momento de aprendizado.

Aos funcionários da EPAMIG Sul de Minas/EcoCentro, que se tornaram minha família e fizeram a minha caminhada ser muito mais gratificante. Agradeço, em especial, a Cláudia pelo amor incondicional dedicado a mim, Ana Paula, Dra. Ester, Isabella, Dr. Rogério, Dra. Sara, Dra. Vanda e Ivanilde. A todos, obrigada, principalmente, pela amizade, vocês também são muito importantes e, claro, não poderia deixar de lhes agradecer.

A todos que, mesmo não sendo nominalmente lembrados, que de alguma forma, durante estes anos, contribuíram, direta ou indiretamente, para a realização deste sonho, **MUITO OBRIGADO!**

RESUMO GERAL

Os fitohormônios, ácido jasmônico (AJ) e ácido salicílico (AS), têm papel importante na regulação de respostas de defesa das plantas contra o ataque de herbívoros. Eles se mostram eficazes na potencialização das respostas defensivas induzidas das plantas. Aumentam a expressão de genes relacionados à produção de compostos tóxicos e à emissão de compostos orgânicos voláteis atraentes aos inimigos naturais dos herbívoros. No presente estudo, foi investigada a preferência hospedeira e o desempenho do ácaro-rajado *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) às plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) infestadas por herbívoros coespecíficos e/ou lagartas da traça *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) e a indução de resistência direta e indireta ao ácaro-rajado, *T. urticae*, via aplicação exógena de jasmonato de metila (MeJA) e/ou salicilato de metila (MeSA) em tomateiro. Em ensaios com chance de escolha, fêmeas do ácaro-rajado preferiram ovipositar em plantas infestadas por *T. absoluta* em relação as plantas não infestadas ou infestadas com coespecíficos. Em testes sem chance de escolha, as fêmeas depositaram maior número de ovos tanto nas plantas infestadas por *T. absoluta* quanto pelos coespecíficos em comparação com as plantas não infestadas. Porém, o ácaro-rajado teve um desempenho superior, medido em termos de número de imaturos, somente em plantas infestadas pelos coespecíficos. Em ensaios de olfatométrica, o comportamento olfativo do ácaro não explicou a preferência hospedeira para oviposição, pois as fêmeas não discriminaram os voláteis das plantas dos diferentes tratamentos. Quanto a aplicação dos indutores, ensaios comportamentais em casa de vegetação mostraram que o número de ovos e adultos do ácaro-rajado foi menor em plantas tratadas com MeJA e MeJA/MeSA em relação ao controle (Tween). Já em relação aos imaturos do ácaro-rajado, os números foram inferiores em plantas tratadas com os indutores comparado com o controle. Em relação às defesas indiretas, medidas em termos de atração do ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae), as fêmeas do predador foram recapturadas em maior número nas plantas tratadas com MeSA em relação aos demais tratamentos. As fêmeas do predador também depositaram maior número de ovos nas plantas tratadas com MeSA em relação a MeJA/MeSA. A aplicação dos indutores reduziu as concentrações de fenóis totais nas plantas de tomates tratadas em relação ao controle na primeira coleta, porém, na segunda coleta houve redução somente nas plantas tratadas com MeJA. Em relação a lignina, na primeira coleta houve redução nas plantas tratadas com os indutores em relação ao Tween, entretanto na segunda coleta não houve diferença entre os tratamentos. Assim, este estudo mostrou que a seleção hospedeira por *T. urticae* para oviposição não está associada ao melhor desempenho da prole e que a infestação de *T. urticae* induz suscetibilidade aos coespecíficos. Os resultados ainda sugerem que pistas químicas não voláteis sejam responsáveis pela seleção hospedeira de *T. urticae* para plantas de tomate infestadas pelos coespecíficos e/ou *T. absoluta*. Os resultados, também, indicam que MeJA promoveu a resistência direta da planta de tomate contra *T. urticae*, ao passo que a resistência indireta foi induzida somente pela aplicação isolada de MeSA.

Palavras-chave: Jasmonato de metila, salicilato de metila, ácaro-rajado, fitohormônios, resistência induzida, *Phytoseiulus macropilis*

ABSTRACT

The jasmonic acid (JA) and salicylic acid (SA) play an important role in the regulation of plant defense responses against herbivorous attack. It has been shown that JA and SA are effective in potentiating the induced defensive responses of plants. They increase the expression of genes related to the production of toxic compounds and the emission of volatile organic compounds attractive to the natural enemies of herbivores. In the present study, it was investigated the host preference and the performance of *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) on tomato plants (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) infested by co-specific herbivores and/or *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) and also, the induction of direct and indirect resistance to *T. urticae*, via exogenous application of methyl jasmonate (MeJA) and / or methyl salicylate (MeSA) in tomato. In test with chance of choice, the *T. urticae* females preferred to oviposit in plants infested by *T. absoluta* in relation to non-infested or infested plants with co-specific. In test with no chance of choice, the females deposited a larger number of eggs in plants infested by *T. absoluta* as well as by the co-specific ones in compare with as non-infested plants. However, the spider mite had a superior performance, measured in terms of the number of immature, only in plants infested by the co-specifics. In olfactometry tests, the olfactory behavior of the mite did not explain the host preference for oviposition, since females did not discriminate the volatiles of plants in the different treatments. As for the application of the inducers, behavioral tests in a greenhouse showed that the number of eggs and adults of the spider mite was smaller in plants treated with MeJA and MeJA/MeSA in comparison to the control (Tween). Regarding the immature of the spider mite, the numbers were lower in treated plants with the inductor when compared to control. In relation to the indirect defenses, measured in terms of predator mite *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae) attraction, the predator females were recaptured in a greater number in plants treated with MeSA in comparison to the other treatments. The predator females also deposited a larger number of eggs in plants treated with MeSA in relation to those treated with MeJA/MeSA. The application of the inducers reduced the concentration of total phenols in treated tomato plants when compared to control in the first collect, in spite of this, in the second collect there was a reduction only in plants treated with MeJA. About the lignin, in the first collect there was a reduction in plants treated with the inductors in relation to Tween, however, in the second collect there was not any difference between treatments. Thereby, this study has shown that a host selection by *T. Urticae* for oviposition it is not associated with improved offspring performance, and, also showed that infestation of *T. Urticae* induces susceptibility to the co-specifics. As well, the results suggest that non- volatile chemical tracks are responsible for host selection of *T. urticae* for tomato plants infested with co- specific and/or *T. absoluta*. The results also indicates that MeJA promoted direct resistance of the tomato plant against *T. urticae* while the indirect resistance was induced only by the isolated application of MeSA.

Key words: Methyl jasmonate, Methyl salicylate, Twospotted spider mite, Phytohormones, Induced resistance, *Phytoseiulus macropilis*.

“Talvez não tenha conseguido fazer o melhor, mas lutei para que o melhor fosse feito. Não sou o que deveria ser, mas Graças a Deus, não sou o que era antes”.

(Marthin Luther King)

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

- Figura 1 – Preferência hospedeira de fêmeas de *Tetranychus urticae* frente a plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestas por *Tuta absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT), em testes com chance de escolha. (A) número de fêmeas adultas (média ± erro padrão); (B) número de ovos (média ± erro padrão). Letras distintas indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey HSD ($P < 0,05$)45
- Figura 2 – Teste sem chance de escolha. Número de ovos (média ± erro padrão) de *Tetranychus urticae* em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestas por *Tuta absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). Letras distintas indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey HSD ($P < 0,05$).....46
- Figura 3 – Desempenho reprodutivo de *Tetranychus urticae* medido em termos de número de imaturos (média ± erro padrão) em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestadas por *T. absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *Tuta absoluta* (PIAT) após sete dias. Letras distintas indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey HSD ($P < 0,05$).....47
- Figura 4 – Preferência olfativa de *Tetranychus urticae* pelos voláteis liberados pela planta de tomate não infestada (PNI), infestada por *T. urticae* (PIA), infestada por *Tuta absoluta* (PIT) e planta infestada por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). 60 fêmeas/combinção. AL = ar limpo. As barras representam a porcentagem de escolha do ácaro entre os tratamentos; n.s. = não significativo; *** $P < 0,001$ de acordo com o teste de qui-quadrado.48
- Figura 5 – Análise dos componentes principais (ACP) da composição de voláteis emitidos por plantas de tomate não infestadas (PNI), plantas infestadas por *T. urticae* (PIA), plantas infestadas por *T. absoluta* (PIT) e plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). A identidade dos compostos em relação aos números nas flechas se referem à Tabela 1.....49

ARTIGO 2

- Figura 1 – Número médio (± erro padrão) de adultos (A); ovos (B) e imaturos (C) de *Tetranychus urticae* encontrados em folhas de tomateiro *Solanum lycopersicum* após serem submetidas aos tratamentos: Tween (Tween), Jasmonato de metila (MeJA), Salicilato de metila (MeSA) e Jamonato e salicilato de metila (MeJA/MeSA) Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de acordo com o Teste de Tukey, a 5% de significância.....72

Figura 2 – Número médio (\pm erro padrão) de adultos (A) e ovos (B) de *Phytoseiulus macropilis*, recapturados em folhas de tomateiro *Solanum lycopersicum* após serem submetidas aos tratamentos: Tween (Tween), jasmonato de metila (MeJA), salicilato de metila (MeSA) e jasmonato mais salicilato de metila (MeJA/MeSA). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de acordo com o Teste de Tukey, a 5% de significância.....73

LISTA DE TABELAS

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

Tabela 1 – Quantificação baseada na área do pico em relação ao padrão interno Quantidade de emissão de voláteis (média \pm SE ng.g⁻¹ de massa seca) emitida por plantas de tomate não infestadas (PNI), plantas infestadas por *T. urticae* (PIA), plantas infestadas por *T. absoluta* (PIT) e plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). Quantificação baseada na área do pico em relação ao padrão interno.....44

ARTIGO 2

Tabela 1 – Número médio (\pm erro padrão) de ovos, imaturos e adultos de *Tetranychus urticae* nas médias dos terços em plantas de tomateiro *Solanum lycopersicum* após serem submetidas aos tratamentos: Tween (Tween), jasmonato de metila (MeJA), salicilato de metila (MeSA) e jamonato e salicilato de metila (MeJA/MeSA)..... 70

Tabela 2 – Média (\pm erro padrão) do efeito de jasmonato e salicilato de metila sobre a quantificação de fenóis solúveis totais e lignina, após 48 horas de aplicação e cinco dias após a liberação de *Tetranychus urticae* em tomateiro *Solanum lycopersicum*. Tween aplicação de Tween mais álcool, MeJA aplicação de jasmonato de metila, MeSA aplicação de salicilato de metila e MeJA/MeSA aplicação de jasmonato e salicilato de metila.....71

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	14
1	INTRODUÇÃO GERAL	14
	REFERÊNCIAS	20
	SEGUNDA PARTE - ARTIGOS	25
	ARTIGO 1 – Preferência hospedeira e desempenho de <i>Tetranychus urticae</i> Koch (Acari: Tetranychidae) em tomateiros infestados por coespecíficos e/ou <i>Tuta absoluta</i> (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae).....	25
	RESUMO	26
1	INTRODUÇÃO	27
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3	RESULTADOS.....	34
4	DISCUSSÃO.....	36
	AGRADECIMENTOS.....	39
	REFERÊNCIAS	39
	ARTIGO 2 – Efeito da aplicação exógena de jasmonato e salicilato de metila na indução de defesas direta e indireta a <i>Tetranychus urticae</i> Koch (Acari: Tetranychidae) em tomateiro	50
	RESUMO	51
1	INTRODUÇÃO	52
2	MÉTODOS.....	54
3	RESULTADOS.....	59
4	DISCUSSÃO.....	60
	AGRADECIMENTOS.....	62
	REFERÊNCIAS	63
	CONSIDERAÇÕES FINAIS	74

PRIMEIRA PARTE

INTRODUÇÃO GERAL

As plantas sofrem constantes ameaças por mais de uma espécie de herbívoro simultaneamente, cada um com sua forma específica de alimentação (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009). Assim, elas desenvolveram, evolutivamente, por meio de mudanças nos constituintes moleculares, mecanismos para reconhecer e responder de forma distinta a diferentes tipos de ataques, induzindo expressões gênicas diferentes (HOWE; JANDER, 2008; THALER; AGRAWAL; RAYKO, 2010; WASTERACK; HAUSE, 2013).

As defesas podem ser de forma direta ou indireta, sendo estas constitutivas ou induzidas, o que pode promover a não-preferência, antibiose ou tolerância aos herbívoros (TON et al., 2007). Defesas constitutivas são aquelas inerentes da planta, ou seja, barreiras físicas ou químicas que tendem a expressar resistência aos herbívoros (WAR et al., 2012). Já as defesas induzidas são dependentes da presença do herbívoro e geram respostas de defesa por meio da produção de vários compostos do metabolismo secundário (DICKE; BALDWIN, 2010). As defesas diretas exercem impacto negativo sob os herbívoros por meio da proteção mecânica de espinhos, tricomas, ceras etc. e/ou aumento de compostos antinutricionais ou tóxicos, como compostos fenólicos, terpenos, alcaloides, inibidores de proteases, polifenoxidase e peroxidase (WAR et al., 2012; ZHANG et al., 2017). Por outro lado, indiretamente, as plantas emitem compostos denominados voláteis induzidos por herbivoria (VPIH ou *herbivore-induced plant volatiles*, HIPVs), compostos orgânicos que podem repelir ou atrair herbívoros e inimigos naturais (DICKE; BALDWIN, 2010; HOIUCHI et al., 2003). Já as defesas indiretas consistem na emissão de compostos orgânicos voláteis induzidos pela herbivoria.

Muitos trabalhos relatam a forte atração de inimigos naturais aos HIPV's liberados mediante ataque de herbívoros. Plantas injuriadas por *Tetranychus urticae* Koch 1836 (Acari: Tetranychidae), liberam HIPV's que atraem os ácaros predadores, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (DICKE; SABELIS, 1988; DICKE et al., 1990; TAKABAYASHI et al., 1994) e *Phytoseiulus macropilis* (Banks), importantes agentes de controle biológico do ácaro-rajado

(KAPLAN; MCART; THALER, 2014; OLIVEIRA et al., 2007; PALLINI; JANSSEN; SABELIS, 1997). O entendimento do comportamento dos ácaros predadores é um fato importante para a eficiência no controle biológico (MELO et al., 2011), haja vista que *P. macropilis* é um predador especialista (MCMURTRY; CROFT, 1997) e muito utilizado no controle biológico de *T. urticae*, no Brasil (OLIVEIRA et al., 2009).

Para a produção das defesas induzidas ocorre a ativação de rotas metabólicas complexas e organizadas, as quais são desencadeadas por sinais indutores (*elicitor*/indutor), que podem ser de natureza biótica (herbivoria) ou abiótica (AGRAWAL, 1999). Dessa forma, esses sinais se ligam a receptores presentes na membrana plasmática da parede celular e mediante as alterações, ocorre a sinalização e síntese de compostos de defesa (ADIE et al., 2007; BARI; JONES, 2009). Além da herbivoria, alguns compostos aplicados de forma exógena induzem as plantas a sintetizar grandes quantidades de compostos de defesa (SARMENTO et al., 2011; SHI et al., 2016; THALER et al., 1996; ZHANG et al., 2017). Dentre eles, compostos do metabolismo secundário das plantas, a exemplo dos fitohormônios, vem sendo utilizados como estimuladores externos específicos para aumentar o nível de resistência das plantas (ADIE et al., 2007; BOSTOCK et al., 2001; CAMPBELL et al., 2014; THALER et al., 1996, 2002; ZHANG et al., 2017).

Os fitohormônios são compostos orgânicos de ocorrência natural nas plantas, que inibem ou estimulam modificações morfológicas e fisiológicas e são essenciais na regulação das respostas de defesa (BARI; JONES, 2009; DENANCÉ et al., 2013). O ácido jasmônico (AJ) e o ácido salicílico (AS) são os principais fitohormônios envolvidos nos mecanismos de defesa contra herbívoros e patógenos (THALER; FIDANTSEF; BOSTOCK, 2002; ZHANG et al., 2017). Em geral, o aumento dos níveis do AJ é induzido por injúrias de herbívoros mastigadores e patógenos necrotróficos, enquanto que o AS pelo dano de insetos sugadores ou infecção de patógenos biotróficos (CAVALCANTI et al., 2006; GLAZEBROOK, 2005; SPLETZER; ENYEDI, 1999; THALER et al., 2001; WAR et al., 2012). No caso da herbivoria pelos ácaros e tripes, tanto os níveis de AJ como de AS são aumentados (ABE et al., 2008; KANT et al., 2004)

A resposta de defesa por meio da aplicação desses reguladores químicos depende da sua composição e da percepção dos tecidos-alvo. O mesmo hormônio vegetal pode causar

diferentes efeitos dependendo do local (diferentes tecidos e órgãos), da concentração e do estágio de desenvolvimento de um mesmo tecido (BOSTOCK, 1999; DENANCÉ et al., 2013; STOUT et al., 1999).

O jasmonatos e seus derivados são formados a partir do ácido linolênico, e depende da ação da enzima lipoxigenase (LOX), que promove a oxigenação do ácido linolênico até a formação do ácido 13-hidroxiperoxilinolênico. O ácido 12-oxo-fitodienóico é formado a partir de reações oxidativas que encurtam a cadeia lateral, com a produção final de AJ e derivados (WASTERACK, 2014; ZHANG et al., 2017). Esses compostos estão envolvidos nos processos de senescência, no crescimento e germinação de sementes, formação de raiz e tricomas glandulares e no desenvolvimento de pólen (WASTERACK, 2014).

A herbivoria e/ou aplicação exógena de jasmonatos, como jasmonato de metila (MeJA), leva a degradação de lipídeos iniciada pela via da LOX, a qual rapidamente metaboliza o AJ (FARMER; RYAN, 1992; ZHANG et al., 2017), induzindo a expressão de genes relacionados à defesa (BARI; JONES, 2009; SARMENTO et al., 2011; THALER et al., 1996; THALER; OLSEN; KAPLAN, 2015). O AJ é responsável por regular genes que aumentam a capacidade de produzir compostos fenólicos (polifenoloxidase), estimular biossíntese de flavonoides e sesquiterpenoides, além de aumentar a produção de inibidores de proteases (IP) que reduzem a digestibilidade das proteínas por herbívoros (CREELMAN; MULLET, 1997; WASTERACK, 2014). AJ, também, atua como sinalizadores químicos na atração de inimigos naturais, induzindo a liberação de compostos atrativos pelas plantas (DICKE et al., 1998; PARE; TUMLINSON, 1999). Por exemplo, a alimentação de *T. urticae* induz a expressão de vários compostos de defesa, como IP, polifenoloxidase, e aumenta a atividade da LOX (KANT et al., 2004; OLIVEIRA; PALLINI; JANSSEN, 2016; SARMENTO et al. 2011), similar aos reportados para alguns lepidópteros (KAWAZU et al., 2012; THALER et al., 1996). Porém, alguns herbívoros conseguem suprimir as defesas das plantas, tornando-as mais suscetíveis a herbívoros coespecíficos ou interespecíficos, como já relatado para o ácaro *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) (KAWAZU et al., 2012; SARMENTO et al., 2011).

Análogo ao ácido jasmônico, o ácido salicílico também está envolvido em processos fisiológicos das plantas e na sinalização de defesa a estresses abióticos e bióticos (GRANT;

LAMB, 2006; VAN LOON; VAN STRIEN, 1999; VLOT; DEMPSEY; KLESSIG, 2009). Em consequência ao estresse, ocorre a síntese de AS, o que leva à expressão de genes ligados a várias proteínas de resistência a patógenos, chamadas *pathogen related protein* (PR) (VLOT; DEMPSEY; KLESSIG, 2009). O AS pode ser produzido por duas vias enzimáticas distintas, como a via da fenilalanina e/ou a via do isocorismato, ambas derivadas do metabólito primário corismato. Na via da fenilalanina, o AS é formado pela ação da enzima fenilalanina amônia liase (PAL), enquanto na via do isocorismato a sua síntese é catalisada por ação de duas enzimas, a isocorismato sintase (ICS) e isocorismato piruvato liase (IPL) (CHEN et al., 2009; SEYFFERTH; TSUDA, 2014; VLOT; DEMPSEY; KLESSIG, 2009). O AS tem papel importante na liberação de HIPV's. O salicilato de metila (MeSA), composto derivado do AS, é emitido por plantas após herbivoria de *T. urticae*, sendo sinalizador para a atração de vários predadores (DICKE; SABELIS, 1988; DICKE et al., 1990; THALER et al., 1996).

Dessa forma, as respostas mediadas pelas vias AJ e AS são necessárias para a resistência de plantas contra herbívoros e patógenos (THALER et al., 1996, 2002; THALER; AGRAWAL; RAYKO, 2010; ZHANG et al., 2017). Contudo, a ativação dessas rotas pode ser isolada, sinérgica ou antagônica (KALOSHIAN; WALLING, 2005; MAO et al., 2007; THALER; AGRAWAL; RAYKO, 2010), sendo alvo de vários estudos relacionando as defesas induzidas por eles (O'DONNELL et al., 2003; OZAWA et al., 2000; THALER; FIDANTSEF; BOSTOCK, 2002; THALER et al., 1996; THALER; OWEN; HIGGINS, 2004). Por exemplo, o BTH, acilbenzolar-s-methyl, indutor sintético análogo ao AS, age de forma antagônica à via do AJ, inibindo a ativação desta rota metabólica (THALER; FIDANTSEF; BOSTOCK, 2002; BOSTOCK, 2001).

Visto que herbívoros causam sérios prejuízos às diversas culturas, o entendimento das defesas de plantas e a manipulação de indutores poderá ser uma ferramenta eficaz no manejo de pragas.

A cultura do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae), representa grande importância econômica no Brasil, sendo cultivada o ano todo. A produtividade e a variação do preço estão ligados diretamente ao ataque de pragas à cultura, uma vez que estas, a maioria

delas atacam o fruto, produto final que é comercializado (FIGUEIRA 2000; PICANÇO; GUEDES, 1999).

O ácaro-rajado *T. urticae* é um fitófago polífago, considerado um dos ácaros de maior importância econômica mundial, sendo praga de várias culturas, onde causa consideráveis prejuízos (MORAES; FLECHTMANN, 2008). Embora não seja considerado praga-chave da cultura do tomateiro, é muito comum ser encontrado atacando as folhas (MORAES; MCMURTRY, 1985). Com a alimentação do ácaro-rajado, as folhas perdem água e clorofila, resultando em redução da assimilação da fotossíntese, o que leva a queda de folhas e conseqüentemente redução da produção. Conforme mencionado, o ácaro-rajado induz resposta de defesa mediadas pelas vias do AJ e AS, além de ser capaz de suprimir alguns compostos de defesa (KANT et al., 2004; OLIVEIRA; PALLINI; JANSSEN, 2016; SARMENTO et al., 2011). Essa supressão pode influenciar de forma positiva ou negativa outros herbívoros, uma vez que, as plantas podem se tornar mais suscetíveis a danos sucessivos (OLIVEIRA; PALLINI; JANSSEN, 2016; SARMENTO et al., 2011; THALER; FIDANTSEF; BOSTOCK, 2002).

Ácaros do gênero *Tetranychus* ocorrem geralmente na superfície inferior das folhas, onde tecem grande quantidade de teia, isso facilita a dispersão que se dá em “massa”, auxiliada pelo vento. O ciclo biológico de ovo a adulto tem duração de aproximadamente 10 dias. Apresenta facilidade de adaptação e alta capacidade de evolução de resistência aos produtos fitossanitários (REIS; SILVA; ZACARIAS, 2005; SATO et al. 1994). O ácaro *T. urticae* apresenta coloração esverdeada, exibindo duas manchas laterais no dorso do idiossoma, sendo por isso conhecido como ácaro-rajado. Em seu desenvolvimento, passa pelo estágio de ovo, larva, protoninfa, deutoninfa e adulto. Cada fêmea pode ovipositar 100 ovos ou mais, apresentando grande potencial biótico, o que favorece rápido aumento da população em condições ideais para seu desenvolvimento (FLECHTMANN, 1989; MORAES; FLECHTMANN, 2008).

A traça-do-tomateiro *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) é considerada a praga de maior importância da cultura (PICANÇO et al., 2007; SOUZA; REIS, 2003). Similar ao ácaro-rajado, reduz a área de assimilação fotossintética, pois se alimenta do mesófilo foliar, causando danos aos botões florais e aos frutos (PICANÇO et al., 1999; 2007;

SOUZA; REIS 2003). As fêmeas colocam cerca de 50 ovos e as lagartas medem em média 9 cm, fase que causa maior dano a cultura. As mariposas são pequenas e de coloração cinza-prateada e o ciclo de ovo a adulto é em torno de 70 dias, variando com a temperatura (BARRIENTOS, 1998).

Com base no exposto, torna-se interessante investigar as respostas induzidas por injúrias de herbívoros com diferentes formas de alimentação e pela aplicação de MeJA e MeSA em tomateiro ao ácaro-rajado, permitindo o desenvolvimento de estratégias eficazes de controle, visando à redução do uso de pesticidas.

Baseado nisso, os objetivos deste trabalho foram:

- 1) Avaliar se a herbivoria por *T. urticae* e/ou *T. absoluta* em tomateiro altera a preferência hospedeira pelo ácaro-rajado.

Hipóteses: (i) a preferência hospedeira para oviposição do ácaro está relacionada com a qualidade da planta para a prole (hipótese “desempenho da prole-preferência hospedeira para oviposição”, Thompson 1988); (ii) a preferência hospedeira para oviposição do ácaro é mediada pelos voláteis da planta.

- 2) Avaliar a indução de resistência direta e indireta ao ácaro-rajado, *T. urticae* via aplicação exógena de MeJA e/ou MeSA em tomateiro.

Hipóteses: (i) MeJA e/ou MeSA reduzem o desempenho de *T. urticae*; (ii) MeJA e/ou MeSA atraem o ácaro predador *P. macropilis*; (iii) MeJA e/ou MeSA aumentam os teores de fenóis totais e ligninas em tomateiro.

REFERÊNCIAS

- ABE, H. et al. Function of jasmonate in response and tolerance of Arabidopsis to thrip feeding. **Plant and Cell Physiology**, v. 49, n. 1, p. 68–80, 2008.
- ADIE, B. A. T. et al. ABA is an essential signal for plant resistance to pathogens affecting JA biosynthesis and the activation of defenses in Arabidopsis. **The Plant Cell Online**, v.19, p. 1665-1681, 2007.
- AGRAWAL, A. A. Induced plant defense: evolution of induction and adaptive phenotypic plasticity. **Induced plant defenses against pathogens and herbivores: ecology and agriculture.**, p. 251–268, 1999.
- BARI, R.; JONES, J. D. G. Role of plant hormones in plant defense responses. **Plant Molecular Biology**, v. 69, n. 4, p. 473–488, 2009.
- BARRIENTOS, Z. R. et al. Temperatura base y constante térmica de desarrollo de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae). **Ciência e Investigación Agraria**, v.25, n.3, p.133- 137,1998.
- BOSTOCK, R. Signal conflicts and synergies in induced resistance to multiple attackers. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 55, p. 99–109, 1999.
- BOSTOCK, R. M. et al. Signal interactions in induced resistance to pathogens and insect herbivores. **European Journal of Plant Pathology**, v. 107, n. 1, p. 103–111, 2001.
- CAMPBELL, S. A. et al. Plant mating systems affect adaptive plasticity in response to herbivory. **Plant Journal**, v. 78, n. 3, p. 481–490, 2014.
- CAVALCANTI, F. R. et al. Acibenzolar-S-Metil e Ecolife® na indução de respostas de defesa do tomateiro contra a mancha bacteriana (*Xanthomonas vesicatoria*). **Fitopatologia Brasileira**, v. 31, n. 4, p. 372–380, 2006.
- CHEN, Z. et al. Biosynthesis of salicylic acid in plants. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 6, p. 493–496, 2009.
- CREELMAN, R. A.; MULLET, J. E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 48, p. 355–381, 1997.
- DENANCÉ, N. et al. Disease resistance or growth: the role of plant hormones in balancing immune responses and fitness costs. **Frontier in Plant Science**, v. 4, n. May, p. 155, 2013.
- DICKE, M.; BALDWIN, I. T. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the “cry for help”. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 167–175, 2010.

- DICKE, M.; SABELIS, M. W. How plants obtain predatory mites as bodyguards. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 38, n. 2, p. 148–165, 1988.
- DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A; SOLER, R. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. **Nature Chemical Biology**, v. 5, n. 5, p. 317–324, 2009.
- DICKE, M. et al. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 2, p. 381–396, 1990.
- DICKE, M.; et al. Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. **Experimental & Applied Acarology**, v. 22, p. 311–333, 1998.
- FARMER, E. E.; RYAN, C. A. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. **The Plant Cell American Society of Plant Physiologists**, v. 4, n. February, p. 129–134, 1992.
- FILGUEIRA, F. A. R. Novo manual de olericultura: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças. Viçosa: UFV, 2000. 402 p.
- FLECHTMANN, C. H. W. **Ácaros de importância agrícola**. 6. ed. São Paulo: Nobel, 1989. 189 p.
- GLAZEBROOK, J. Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. **Annual Review of Phytopathology**, v. 43, n. 1, p. 205–227, 2005.
- GRANT, M; LAMB, C. Systemic immunity. **Current Opinion Plant Biology**, v. 9, p. 414–420, 2006
- HORIUCHI, J. I. et al. Lima bean leaves exposed to herbivore-induced conspecific plant volatiles attract herbivores in addition to carnivores. **Applied Entomology and Zoology**, v. 38, n. 3, p. 365–368, 2003.
- HOWE, G. A.; JANDER, G. Plant immunity to insect herbivores. **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 41–66, 2008.
- KALOSHIAN, I.; WALLING, L. L. Hemipterans as plant pathogens. **Annual Review of Phytopathology**, v. 43, p. 491–521, 2005.
- KANT, M. R., et al. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. **Plant Physiology**, v. 135, n. 1, p. 483–495, 2004.
- KAPLAN, I.; MCART, S. H.; THALER, J. S. Plant defenses and predation risk differentially shape patterns of consumption, growth, and digestive efficiency in a guild of leaf-chewing insects. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, 2014.

KAWAZU, K. et al. Different expression profiles of jasmonic acid and salicylic acid inducible genes in the tomato plant against herbivores with various feeding modes. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 6, n. 2, p. 221–230, 2012.

MAO, P. et al. WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression. **Plant and Cell Physiology**, v. 48, n. 6, p. 833–842, 2007.

MCMURTRY, J. A.; CROFT, B. A. Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. **Annual Review of Entomology**, v. 42, p. 291–321, 1997.

MELO, J. W. S. et al. Olfactory response of predatory mites to vegetative and reproductive parts of coconut palm infested by *Aceria guerreronis*. **Experimental and Applied Acarology**, v.55, p.191-202, 2011.

MORAES, G.J., FLECHTMANN, C.H.W. **Manual de acarologia**: acarologia básica e ácaros de plantas cultivadas no Brasil. Ribeirão Preto: Holos Editora, 2008. 308p.

MORAES, G. J.; MCMURTRY, J. A. Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of phytoseiid mites. **Entomophaga**, v. 30, n. 4, p. 393–397, 1985.

O'DONNELL, P. J. et al. Multiple hormones act sequentially to mediate a susceptible tomato pathogen defense response. **Plant Physiology**, v. 133, n. 3, p. 1181–1189, 2003.

OLIVEIRA, E. F.; PALLINI, A.; JANSSEN, A. Herbivores with similar feeding modes interact through the induction of different plant responses. **Oecologia**, v. 180, n. 1, p. 1–10, 2016.

OLIVEIRA, H. et al. A phytoseiid predator from the tropics as potential biological control agent for the spider mite *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). **Biological Control**, v. 42, n. 2, p. 105–109, 2007.

OLIVEIRA, H. et al. Evaluation of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) as a biological control agent of the two-spotted spider mite on strawberry plants under greenhouse conditions. **Experimental and Applied Acarology**, v. 47, n. 4, p. 275–283, 2009.

OZAWA, R. et al. Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. **Plant & Cell Physiology**, v. 41, n. 4, p. 391–398, 2000.

PALLINI, A.; JANSSEN, A.; SABELIS, M. W. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. **Oecologia**, v. 110, n. 2, p. 179–185, 1997.

- PARE, P. W.; TUMLINSON, J. H. Update on plant-insect interactions plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology**, v. 121, n. October, p. 325–331, 1999.
- PICANÇO, M. C.; GUEDES, R. N. C. Manejo integrado de pragas no Brasil: situação atual, problemas e perspectivas. **Ação Ambiental**, Viçosa, v.2, n.4, p.23-26, 1999.
- PICANÇO, M. C. et al. Effect of integrated pest management practices on tomato production and conservation of natural enemies. **Agricultural and Forest Entomology**, v.9, n.4, p.327-335. 2007.
- REIS, P. R.; SILVA, E. A. da; ZACARIAS, M. S. Controle biológico de ácaros em cultivos protegidos. **Informe Agropecuário, Belo Horizonte**, v. 26, n. 225, p. 58-67, 2005.
- SARMENTO, R. A. et al. A herbivore that manipulates plant defence. **Ecology Letters**, v. 14, n. 3, p. 229–236, 2011.
- SATO, M. E. et al. Resistência do ácaro rajado *Tetranychus urticae* (Koch, 1836) (Acari: Tetranychidae) a diversos acaricidas em morangueiro (*Fragaria* sp.) nos municípios de Atibaia-SP e Piedade-SP. **Ecossistema**, Espírito Santo do Pinhal, v. 19, p. 40-46, 1994.
- SEYFFERTH, C.; TSUDA, K. Salicylic acid signal transduction: the initiation of biosynthesis, perception and transcriptional reprogramming. **Frontiers in Plant Science**, v. 5, n. December, p. 697, 2014.
- SHI, X. et al. The salicylic acid-mediated release of plant volatiles affects the host choice of *Bemisia tabaci*. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 17, n. 7, 2016.
- SOUZA, J. C.; REIS, P. R. Principais pragas do tomate para mesa: bioecologia, dano e controle. **Informe Agropecuário**, v.24, n.219, p.79-92, 2003.
- SPLETZER, M. E.; ENYEDI, A J. Salicylic acid induces resistance to *Alternaria solani* in hydroponically grown tomato. **Phytopathology**, v. 89, n. 9, p. 722–727, 1999.
- STOUT, M. J. et al. Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of the tomato, *Lycopersicon esculentum*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 54, p. 115–130, 1999.
- TAKABAYASHI, J. et al. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. **Journal of Chemical Ecology**, v. 20, n. 2, p. 373–386, 1994.
- THALER, J. S.; FIDANTSEF, A. L.; BOSTOCK, R. M. Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: Effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. **Journal of Chemical Ecology**, v. 28, n. 6, p. 1131–1159, 2002.

- THALER, J. S.; AGRAWAL, A. A.; RAYKO, H. Salicylate-mediated interactions between pathogens and herbivores. **Ecology**, v. 91, n. 4, p. 1075–1082, 2010.
- THALER, J. S.; OLSEN, E. L.; KAPLAN, I. Jasmonate-induced plant defenses and prey availability impact the preference and performance of an omnivorous stink bug, *Podisus maculiventris*. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 9, n. 2, p. 141–148, 2015.
- THALER, J. S.; OWEN, B.; HIGGINS, V. J. The role of the jasmonate response in plant susceptibility to diverse pathogens with a range of lifestyles. **Plant Physiology**, v. 135, n. 1, p. 530–8, 2004.
- THALER, J. S. et al. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. **Journal of Chemical Ecology**, v. 22, n. 10, p. 1767–1781, 1996.
- THALER, J. S. et al. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. **Ecological Entomology**, v. 26, n. 3, p. 312–324, 2001.
- THALER, J. S. et al. Cross-talk between jasmonate and salicylate plant defense pathways: Effects on several plant parasites. **Oecologia**, v. 131, n. 2, p. 227–235, 2002.
- TON, J. et al. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. **Plant Journal**, v. 49, n. 1, p. 16–26, 2007.
- VAN LOON, L. C.; VAN STRIEN, E. A. The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 55, p. 85–97, 1999.
- VLOT, A. C.; DEMPSEY, D. A.; KLESSIG, D. F. Salicylic Acid, a Multifaceted Hormone to Combat Disease. **Annual Review of Phytopathology**, v. 47, n. 1, p. 177–206, 2009.
- WAR, A. R. et al. Mechanisms of plant defense against insect herbivores. **Plant Signaling & Behavior**, v. 7, n. 10, p. 1306–20, 2012.
- WASTERNAACK, C. Action of jasmonates in plant stress responses and development - Applied aspects. **Biotechnology Advances**, v. 32, n. 1, p. 31–39, 2014.
- WASTERNAACK, C.; HAUSE, B. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in Annals of Botany. **Annals of Botany**, v. 111, p. 1021-1058, 2013.
- ZHANG, L. et al. Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 6, p. 1371- 1385, 2017.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS**ARTIGO 1****Preferência hospedeira e desempenho reprodutivo de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) em tomateiro infestado por coespecíficos e/ou *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae)**

Artigo preparado de acordo com as normas Journal of Applied Entomology, inclusive as referências

Erika C. Silveira^{1,*}, Paulo R. Reis², Maria Fernanda G. V. Peñaflo¹, Mariana L. M. Silva¹, Luana B. O. Campos¹, Diego B. Silva³, José Maurício S. Bento³, Martín Pareja⁴

¹Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras - UFLA, Caixa Postal 3037, 37200-000 Lavras, MG, Brasil

²Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – EPAMIG Sul, Caixa Postal, 37200-000, Lavras, MG, Brasil

³Departamento de Entomologia e Acarologia, Laboratório de Ecologia Química e Comportamento de Insetos, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ, da Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, Brasil

⁴ Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Paulista - UNICAMP, Caixa Postal, 1399-017, Campinas, SP, Brasil

*Autor correspondente: Tel.: +55 35 991256774; fax: +55 35 3829 1190

E-mail: erika.silveira@yahoo.com.br (Erika Silveira)

Resumo:

O ataque de plantas por artrópodes herbívoros induz alterações químicas no hospedeiro, modificando, assim, as interações planta-herbívoro. A colonização da planta por um herbívoro altera a seleção hospedeira de coespecíficos ou de outras espécies de herbívoros. No presente estudo, foi investigada a preferência hospedeira e o desempenho reprodutivo do ácaro-rajado *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) infestadas por coespecíficos e/ou lagartas da traça-do-tomateiro *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). Foram testadas as hipóteses de que a preferência hospedeira para oviposição do ácaro está relacionada com a qualidade da planta para a prole e que a preferência hospedeira para oviposição do ácaro é mediada pelos voláteis da planta. Em ensaios com chance de escolha, fêmeas do ácaro-rajado preferiram ovipositar em plantas infestadas por *T. absoluta* em relação a plantas não infestadas ou infestadas com coespecíficos. Em teste sem chance de escolha, as fêmeas depositaram maior número de ovos tanto nas plantas infestadas por *T. absoluta* quanto pelos coespecíficos em comparação com as plantas não infestadas. Porém, o ácaro-rajado teve um desempenho reprodutivo superior, medido em termos de número de imaturos gerados, em plantas infestadas pelos coespecíficos. Em ensaios de olfatométrica, o comportamento olfativo do ácaro não explicou a preferência hospedeira para oviposição, pois as fêmeas não discriminaram os voláteis das plantas dos diferentes tratamentos. Assim, a seleção hospedeira pelo *T. urticae* para oviposição não está associada ao melhor desempenho reprodutivo da prole, e que a infestação de *T. urticae* induz suscetibilidade a coespecíficos. Os resultados ainda sugerem que pistas químicas não voláteis possam ser responsáveis pela seleção hospedeira de *T. urticae* para plantas de tomate infestadas pelos coespecíficos e/ou *T. absoluta*.

Palavras-chave: Injúria múltipla; ácaro-rajado; traça-do-tomateiro; voláteis induzidos por herbivoria; *Solanum lycopersicum*; Solanaceae

1. Introdução

As plantas estão sujeitas ao ataque de herbívoros, os quais podem ameaçar sua sobrevivência e sucesso reprodutivo. As plantas desenvolveram uma série de estratégias defensivas contra o ataque dos herbívoros, como barreiras físicas e químicas (Pallini et al. 1997; Agrawal 1999; Fürstenberg-Hägg et al. 2013). As defesas das plantas podem ser constitutivas, quando estão sempre presentes nos tecidos (Arimura et al. 2005; Howe e Jander 2008), ou induzidas quando são ativadas após o ataque do herbívoro (Bari e Jones 2009). As plantas podem apresentar respostas específicas de acordo com a espécie de herbívoro, pois a resposta induzida é desencadeada não só por injúria mecânica, mas também por contato com substâncias da saliva do herbívoro (Wu e Baldwin 2010).

As defesas induzidas pelas plantas podem modificar de forma direta o comportamento e/ou fisiologia do herbívoro por meio da síntese de compostos tóxicos e antinutricionais (Agrawal 1999; Hopkins et al. 2009; Wu e Baldwin 2010; Price et al. 2011) ou indireta pela emissão de voláteis de plantas induzida por herbivoria (VPIH ou *herbivore-induced plant volatiles*, HIPVs) que atraem os inimigos naturais dos herbívoros (Dicke et al. 1990; Arimura et al. 2000; Dicke e Baldwin 2010; Kaplan et al. 2014).

No entanto, a herbivoria de artrópodes nem sempre induz na planta a síntese de defesas eficazes. Herbívoros especialistas, por exemplo, podem apresentar estratégias para suprimir as defesas da planta, facilitando o ataque de coespecíficos e/ou espécimes de outras espécies (Walling 2008). O mecanismo da supressão de defesas induzidas por herbívoros é ainda pouco compreendido. Em alguns sistemas, já foi demonstrado que enzimas ou bactérias da secreção oral dos herbívoros são responsáveis pela inibição de defesas (Musser et al. 2005; Bede et al. 2006; Chung et al. 2013). Um exemplo clássico sobre a supressão das defesas é a herbivoria de insetos sugadores que, em geral, induz o aumento dos níveis de ácido salicílico na planta, podendo causar um efeito de *cross-talk* negativo sobre a rota regulada pelo ácido jasmônico, tornando a planta mais suscetível tanto para os próprios insetos sugadores (Zarate et al. 2006; Walling 2008), como para mastigadores (Soler et al. 2012).

A inibição de defesas induzidas pelas plantas é desencadeada pela herbivoria de uma espécie específica. Por exemplo, o ataque de ácaros da família Tetranychidae geralmente induz as rotas do ácido jasmônico e salicílico na planta (Kant 2004; Sarmiento et al. 2011;

Oliveira et al. 2016). Porém, a herbivoria por *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae) em tomateiro não causa alterações dos níveis dos dois fitohormônios e reduz a síntese de inibidores de proteinases, tornando as plantas mais suscetíveis aos coespecíficos (Sarmiento et al. 2011). Por outro lado, a herbivoria de outra espécie de tetraniquídeo do mesmo gênero, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), induz a resistência da planta de tomate contra seus coespecíficos (Sarmiento et al. 2011).

Além de ácaros, a planta de tomate é hospedeira de lepidópteros-praga, como a traça-do-tomateiro, *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae), que escava galerias no parênquima foliar. O dano causado por *T. absoluta* aumenta os níveis de lipoxigenases nas plantas de tomate (Vargas 2014). Estas enzimas estão envolvidas na síntese de intermediários do ácido jasmônico (Vick e Zimmerman 1983; Zhang et al. 2017). Em plantações de tomate, são observadas plantas atacadas simultaneamente por *T. absoluta* e ácaro-rajado, *T. urticae* (Silveira E.C., observação pessoal). Assim, é possível que o ataque por uma das pragas altere a colonização pela outra espécie.

Neste contexto, foi investigado se a herbivoria por *T. urticae* e/ou *Tuta absoluta* em tomateiro altera a preferência do ácaro-rajado. Foram testadas as hipóteses: (i) a preferência hospedeira para oviposição do ácaro está relacionada com a qualidade da planta para seus descendentes [hipótese “desempenho da prole-preferência hospedeira para oviposição”, (Thompson 1988)]; (ii) a preferência hospedeira para oviposição do ácaro é mediada pelos voláteis da planta. Para testar essas hipóteses, foram realizados experimentos para avaliar a preferência hospedeira para oviposição e o desempenho do ácaro-rajado nos seguintes tratamentos: 1) Plantas controle (não infestadas), (2) plantas infestadas por coespecíficos, (3) infestadas com *Tuta absoluta*, (4) plantas infestadas por coespecíficos e *T. absoluta*. A resposta olfativa do ácaro-rajado foi testada em ensaios de olfatométrica e também foi caracterizado o perfil químico dos voláteis das plantas de tomate.

2. Material e métodos

2.1. Cultivo das plantas

Mudas de tomateiro *Solanum lycopersicum* L., cultivar Santa Clara I-5300 foram cultivadas em vasos (4 L) que continham uma mistura de solo (Latossolo Vermelho Escuro –

LV), esterco bovino (3:1) e fertilizante NPK (4-14-8). As plantas foram mantidas em casa de vegetação livre de infestação de artrópodes até serem utilizadas nos testes, quando possuíam cinco a seis folhas expandidas, com aproximadamente 30 a 40 dias de idade. Essas plantas de tomate foram utilizadas tanto nos experimentos quanto para a criação de *T. absoluta*.

No ensaio de coleta de voláteis, as plantas de tomate foram cultivadas na casa de vegetação da ESALQ/USP (Piracicaba, SP), usando o mesmo substrato de plantio descrito acima.

2.2 Criações dos artrópodes em laboratório

A criação de *T. urticae* foi iniciada com a coleta dos ácaros em folhas de roseiras (*Rosa alba* L., Rosaceae), livres da aplicação de produtos químicos fitossanitários, cultivadas na casa de vegetação da Fazenda Experimental da EPAMIG em Lavras, MG. Após a confirmação da espécie usando a chave dicotômica de Pritchard e Baker (1955), os ácaros foram criados em plantas de feijão-de-porco [*Canavalia ensiformis* (L.) DC., Fabaceae], pelo método adaptado de McMurtry e Scriven (1965). Foram utilizadas arenas confeccionadas com folíolos inteiros, nos quais os ácaros foram confinados e colocados sobre uma esponja (1 cm de espessura) que ocupava todo o fundo de uma placa de Petri (20 cm de diâmetro), sem tampa, umedecida diariamente com água destilada. As bordas dos folíolos foram recobertas por uma fina camada de algodão hidrófilo de aproximadamente 2 cm de largura, ficando também em contato com a esponja umedecida, mantendo a turgescência foliar e evitando o escape dos ácaros.

A criação de *T. absoluta* foi iniciada com a coleta de espécimes, aproximadamente 15 adultos e imaturos, em plantas de tomate na área experimental do Campus da Universidade Federal de Lavras, MG. Os espécimes foram levados ao laboratório e transferidos para folhas de tomateiro fixadas em espuma floral (3 x 22 x 10 cm) umedecida com água destilada e mantidas em gaiolas quadradas de policloreto de vinila (47 cm). A cada três dias, novas folhas de tomateiro foram adicionadas à criação.

As criações do ácaro-rajado e da traça-do-tomate foram mantidas em salas climatizadas na temperatura de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 10\%$ de UR e 14 horas de fotofase.

2.3 Teste de oviposição de *Tetranychus urticae* com chance de escolha

Foi avaliada a preferência de oviposição por fêmeas adultas de *T. urticae*, previamente acasaladas, em plantas de tomate não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestadas por *T. absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). O experimento foi conduzido em casa de vegetação, usando o delineamento em blocos casualizados com quatro tratamentos (PNI, PIA, PIT, PIAT) e 12 repetições.

Uma folha da região mediana da planta de cada tratamento foi isolada por um saco de tecido *voile* para impedir que fosse danificada pelos artrópodes, e garantir que os ovos encontrados na folha fossem das fêmeas em teste. Em seguida, as plantas foram infestadas com *T. urticae* e/ou *T. absoluta*. Nos tratamentos que receberam o ácaro-rajado foram liberados 60 ácaros (adultos e imaturos), distribuídos uniformemente nos três terços da planta (20 ácaros/terço da planta). A infestação com *T. absoluta* foi realizada liberando três lagartas de terceiro ínstar (1 lagarta/terço). A infestação por ambos os herbívoros foi realizada usando o mesmo método e quantidade de espécimes das infestações individuais.

Após 48 h de herbivoria, as folhas que haviam sido previamente isoladas da planta de cada tratamento, sem destacá-las, foram encaixadas em aberturas localizadas em cada ângulo de uma arena quadrada (30 cm), feita de papelão e aberta na face superior. Dessa forma, na arena havia uma folha de cada tratamento em cada ângulo.

Foram liberadas 20 fêmeas de *T. urticae* adultas, acasaladas e com cinco dias de idade no centro das arenas, que foram tampadas com filme plástico transparente para evitar a fuga dos ácaros. Após 24 horas da liberação, as folhas foram destacadas e levadas para o laboratório para contagem dos ovos e adultos presentes.

2.4 Teste de oviposição de *Tetranychus urticae* sem chance de escolha

No teste sem chance de escolha, foi avaliado o número de ovos depositados por *T. urticae* em plantas de tomate não infestadas (PNI), plantas de tomate infestadas por *T. urticae* (PIA), plantas infestadas por *T. absoluta* (PIT) e plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). O ensaio foi conduzido em casa de vegetação, usando o delineamento em blocos casualizados com quatro tratamentos (PNI, PIA, PIT, PITA) e 12 repetições.

A infestação das plantas para obtenção dos tratamentos foi feita de modo diferente do método descrito no experimento com chance de escolha, pois, na infestação pelo ácaro, foram utilizados imaturos de *T. urticae* (larvas e protoninfas) para garantir que os ovos encontrados fossem provenientes das fêmeas testadas e não dos espécimes introduzidos na infestação. Além disso, a planta inteira foi infestada, sem isolamento de uma das folhas da planta, como realizado no ensaio com chance de escolha.

Após 48 h da infestação, foram liberadas 60 fêmeas adultas acasaladas (cinco dias de idade) do ácaro-rajado por planta, distribuídas uniformemente nos terços da planta (20 fêmeas/terço). Após sete dias, foram coletadas duas folhas de cada terço da planta e levadas ao laboratório, onde foi registrado o número total de ovos.

2.5 Desempenho reprodutivo de *Tetranychus urticae*

O desempenho reprodutivo do ácaro-rajado foi avaliado por meio da contagem de imaturos nas mesmas folhas selecionadas para o ensaio de oviposição sem chance de escolha, descrito acima.

2.6 Preferência olfativa de *Tetranychus urticae*

A resposta olfativa de fêmeas de *T. urticae* aos voláteis das plantas de tomate foi avaliada em um olfatômetro de vidro em “Y” (18 cm de comprimento x 3 cm Ø interno e ângulo de 120° entre os braços), utilizando metodologia adaptada de Pallini et al. (1997). Para facilitar o caminamento do ácaro no olfatômetro foi colocado um fio de arame de cobre no interior e em toda a extensão do tubo (Pallini et al., 1997).

A parte aérea de cada uma das plantas de tomate foi ensacada individualmente com sacos transparentes de poliéster (40 x 50 cm) (Stewart-Jones e Poppy 2006), que por sua vez foram conectados ao sistema de olfatometria por mangueiras de silicone. O ar foi empurrado para dentro do sistema por uma bomba de aquário que, anteriormente à entrada nos sacos de poliéster, foi limpo pela passagem em um filtro de carvão ativado e, em umidificadores. Após a passagem pelas plantas (fontes de odor), o ar foi conduzido para os braços laterais do olfatômetro a uma vazão de 0,5 L/min/braço. Foram utilizadas mangueiras de silicone em todas as conexões entre as partes do sistema de olfatometria.

Foram testadas fêmeas acasaladas do ácaro-rajado (cinco dias de idade) e privadas de alimento por 24 h. Elas foram introduzidas individualmente na base do fio de arame do olfatômetro com auxílio de pincel e observadas por no máximo 10 minutos. Foi considerada uma escolha quando o ácaro alcançou o fim de um dos braços e lá permaneceu por 20 segundos. Se, após esse intervalo, o ácaro não tivesse escolhido um dos braços, a repetição foi considerada uma “não resposta” e descartada da análise.

Foi avaliada a resposta olfativa do ácaro-rajado frente às seguintes combinações de tratamentos: (1) PNI *versus* ar limpo (AL), (2) PNI *versus* PIA, (3) PNI *versus* PIT, (4) PNI *versus* PIAT, (5) PIA *versus* PIT, (6) PIA *versus* PIAT e (7) PIT *versus* PIAT. A forma de infestação dos tratamentos foi a mesma descrita para o ensaio de oviposição com chance de escolha.

Foram obtidas 60 respostas do ácaro-rajado por combinações. Cada espécime foi utilizado uma só vez nos ensaios de olfatométrica. A cada 10 ácaros testados, foi testado um novo par de plantas, e o olfatômetro e as mangueiras foram lavados com detergente e secos em estufa a 120° C. A cada dois ácaros testados, os lados de apresentação das fontes de odores foram alternados. Os ensaios foram conduzidos em laboratório em condições de temperatura de $25 \pm 3^\circ\text{C}$ e $50 \pm 10\%$ de UR, no período entre 08h00min às 12h00min e 14h00min às 18h00min.

2.7 Coleta e análise de voláteis

A coleta e identificação de voláteis foram realizadas no Laboratório de Ecologia Química e Comportamento de Insetos da Escola Superior Luiz de Queiroz, ESALQ/USP, Piracicaba, SP. As plantas de tomate foram colocadas em sacos de poliéster e mantidas sob luz artificial em uma sala climatizada a $25 \pm 1^\circ\text{C}$ de temperatura e $70 \pm 10\%$ UR. Filtros contendo 30 mg de polímero adsorvente HayeSep® (Supelco, Bellefonte, PA, USA) foram acoplados aos sacos de poliéster, os quais foram conectados a um sistema de coleta de voláteis (ARS, Gainesville, FLA, USA). Foram coletados os voláteis de seis plantas por tratamento durante 4 h (08h00min até 12h00min e 14h00min até 18h00min) em uma sala climatizada a $25 \pm 1^\circ\text{C}$ de temperatura e $70 \pm 10\%$ UR. Após a coleta, os filtros foram eluídos com 150 μL de hexano (Merck, Kenilworth, NJ, USA) misturado com 5 μL de acetato

de nonil (Sigma-Algdrich, Sto Louis, Mo, USA) a 50ng/ μ L, utilizado como padrão interno. As amostras foram armazenadas em freezer a -80°C até a análise.

As análises dos voláteis foram realizadas por cromatografia gasosa (Shimadzu, GC-2010 Gas Chromatograph) com detecção de ionização por chama (GC-FID) a 280°C. A quantificação foi baseada na comparação da área sob o pico GC-FID com o padrão interno e corrigida pelo peso seco (g) de cada planta. Injetou-se uma alíquota de 1 μ L de cada amostra no modo sem divisão pulsada em uma coluna capilar HP-1 (Agilent J & W GC Columns, Santa Clara, CA, EUA – 30 m, 0,25 mm ID, 0,25 μ m de espessura de película). O gás de arraste foi o hélio de alta pureza com um caudal de 0,9 mL/min. O forno foi programado com uma temperatura inicial de 40°C durante 5 min, aumentando a 5°C/min até 150°C, e depois mantido durante 1 minuto subsequentemente a 200°C a 20°C/min seguido de uma pós-corrída de 5 minutos a 250°. A solução GC (versão 2.32.00, Shimadzu) foi utilizada para aquisição de sinal e integração de pico.

A amostra mais representativa de cada tratamento, selecionada com base na média da quantidade de compostos e aquela que apresentou menos contaminantes em comparação com a amostra em branco, foi também analisada por cromatografia em fase gasosa (Agilent 6890 Series GC system G1530A) acoplada a um espectrômetro de massa (GC-MS). O GC-MS operou em modo de impacto de elétrons (Agilent 5973 Network Mass Selective Detector, linha de transferência 230°C, fonte 230°C, potencial de ionização 70 eV, faixa de varrimento 33-28 amu). Resumidamente, uma alíquota de 2 μ L de cada amostra foi injetada no modo sem divisão pulsada em uma coluna capilar HP-1 (Alltech Associates, Deerfield, IL, EUA - 30 m, 0,25 mm ID, 0,25 μ m de espessura de película). Utilizou-se hélio (0,9 ml/min) como gás de arraste. A temperatura do forno GC foi inicialmente mantida a 40°C durante 3 minutos, aumentada para 100°C a 8°C/min e subsequentemente para 200°C a 5°C/min seguida por um pós-processamento de 5 min a 250°C. Os voláteis detectados foram identificados por comparação dos seus espectros de massa com os da biblioteca NIST 11. Além disso, a injeção de padrões sintéticos e o cálculo do índice de retenção linear (IRL) de cada composto também foram utilizados como critério adicional para a identificação dos compostos.

2.8 Análises estatísticas

A normalidade e a homocedasticidade dos dados dos testes de oviposição com e sem chance de escolha e desempenho foram, primeiramente, verificados pelo teste Shapiro-Wilk. Como eles atenderam as premissas da distribuição paramétrica, foi utilizada a análise de variância (ANOVA) e posteriormente caso a Anova tenha gerado um resultado significativo foram comparadas as médias usando o teste Tukey HSD ($P < 0,05$). Os dados de escolha do ácaro nos ensaios de olfatosmetria foram analisados pelo teste de qui-quadrado (χ^2) com uma resposta esperada de 50% de *T. urticae* para cada fonte de odor.

Os dados de emissões dos voláteis (quantidades de compostos individuais corrigidos pelo peso seco da planta) foram testados quanto à normalidade e homogeneidade das variâncias utilizando os testes de Shapiro-Wilk e Bartlett, respectivamente. Como as distribuições, mesmo após as transformações, não atenderam aos pressupostos para os testes paramétricos, os dados foram analisados pelo teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e seguido por comparações múltiplas corrigidas por Bonferroni ($\alpha = 0,05$ e $\alpha = 0,01$). A emissão total de voláteis foi analisada pela ANOVA One-way e as médias foram comparadas pelo teste Tukey ($\alpha = 0,05$). A composição de voláteis das misturas foi analisada pela análise multivariada de componentes principais (ACP). Análises estatísticas foram realizadas utilizando o software estatístico R (R Core Team 2016).

3. Resultados

3.1 Teste de oviposição de *Tetranychus urticae* com chance de escolha

Foi encontrado maior número de fêmeas de *T. urticae* em plantas previamente infestadas por *T. absoluta* (PIT) em relação às plantas não infestadas (PNI) ou infestadas por *T. urticae* (PIA) (Fig. 1A, $F = 4,66$, GL = 3, $P < 0,006$). No entanto, não houve diferença significativa no número de fêmeas do ácaro nas plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT) em comparação aos demais tratamentos.

Foi encontrado maior número de ovos de *T. urticae* nas plantas infestadas por *T. absoluta* (PIT) em comparação às plantas não infestadas (PNI) ou infestadas por *T. urticae* (PIA) (Fig. 1B, $F = 5,256$, GL = 3, $P < 0,003$). Porém, foram observadas médias semelhantes do número de ovos nas plantas infestadas pelo *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT) com os demais tratamentos.

3.2 Teste de oviposição de *Tetranychus urticae* sem chance de escolha

Após um período de sete dias, a média do número de ovos de *T. urticae* foi maior nas plantas infestadas por coespecíficos (PIA) ou por *T. absoluta* (PIT) em relação às plantas não infestadas (PNI) (Fig. 2, $F = 8,922$, $GL = 3$, $P < 0,001$, Tukey $P < 0,05$). Foi também encontrado um maior número de ovos em plantas infestadas por coespecíficos (PIA) do que nas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). As médias do número de ovos de *T. urticae* foram semelhantes nas plantas não infestadas e infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT).

3.2 Desempenho reprodutivo de *Tetranychus urticae*

Foi encontrado número superior de imaturos nas plantas infestadas pelo ácaro (PIA) em relação aos demais tratamentos (PNI, PIT e PIAT) (Fig. 3, $F = 17,015$, $GL = 3$, $P < 0,001$). Além disso, o número de imaturos nas plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT) foi maior em relação às plantas não infestadas (PNI).

3.2 Preferência olfativa de *Tetranychus urticae*

As fêmeas de *T. urticae* preferiram os odores liberados pelas plantas não infestadas ($P < 0,001$) em comparação com o ar limpo (Fig. 4). No entanto, elas não discriminaram os odores liberados pelas plantas nas combinações: (i) planta não infestada (PNI) *versus* planta infestada por *T. urticae* (PIA) ($P = 0,30$); planta não infestada (PNI) *versus* planta infestada por *T. absoluta* (PIT) ($P = 0,69$); planta não infestada (PNI) *versus* planta infestada por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT) ($P = 0,51$); planta infestada por *T. urticae* (PIA) *versus* planta infestada por *T. absoluta* (PIT) ($P = 1,00$); planta infestada por *T. urticae* (PIA) *versus* planta infestada por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT) ($P = 0,69$); planta infestada por *T. absoluta* (PIT) *versus* planta infestada por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT) ($P = 0,36$) (Fig. 4).

3.3 Coleta e análise dos voláteis

Foram identificados um total de 15 compostos voláteis emitidos por plantas de tomate não infestada (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestadas por *T. absoluta*, infestadas por

T. urticae + *T. absoluta* (PIAT) (Tabela 1). A análise individual de compostos da mistura mostrou que as plantas infestadas pelo ácaro-rajado (PIA) emitiram uma quantidade significativamente maior de β -Mirceno, 2 Careno, β -Ocimeno, γ -Terpineno, δ -Elemeno em relação à planta não infestada (PNI) (Tabela 1, Kruskal-Wallis, $P < 0,05$). De modo similar, a infestação por *T. absoluta* induziu o aumento dos mesmos compostos liberados pela infestação com o ácaro em comparação ao perfil constitutivo. A infestação dupla (*T. urticae* + *T. absoluta*) promoveu o aumento de β -Mirceno, α -Terpineno e, ao mesmo tempo, suprimiu 2-Careno em relação às infestações simples (*T. urticae* ou *T. absoluta*) (Tabela 1, Kruskal-Wallis, $P < 0,05$). A planta infestada por *T. urticae* + *T. absoluta* liberou, exclusivamente, o composto não identificado 1 e maior quantidade de β -Mirceno e α -Terpineno em relação aos outros tratamentos.

A análise multivariada de componentes principais (ACP) mostrou que existem 3 componentes principais que mais bem representam a variação dos dados; dos quais os dois primeiros (PC1 e PC2) agregaram 71,2% da variação total, sendo 45,3% para PC1 e 25,9% para PC2. Um gráfico baseado no primeiro e segundo componente principal (Fig. 5) revelou a separação da composição de voláteis emitidos por plantas de tomate sob herbivoria múltipla (*T. urticae* + *T. absoluta*) com os demais tratamentos ao longo do PC2, sendo que Mesitileno, β -Mirceno, 2-Careno, α -Terpineno, não identificado 1 e 2, e δ -Elemeno tiveram uma importante contribuição para essa separação.

4. Discussão

A seleção de plantas hospedeiras para oviposição é um processo crucial para o sucesso reprodutivo dos artrópodes pois, as fases imaturas apresentam mobilidade restrita e são mais suscetíveis aos fatores de mortalidade do que os adultos (Thompson 1988). Neste contexto, era esperado que a planta preferida para oviposição por fêmeas de *T. urticae* fosse a mais adequada para o desenvolvimento da prole, porém, essa hipótese não foi confirmada.

O ácaro-rajado preferiu plantas infestadas pela lagarta *T. absoluta* para oviposição em relação às plantas não infestadas. De modo semelhante, em testes sem chance de escolha, a fêmea de *T. urticae* depositou um maior número de ovos em plantas infestadas por *T. absoluta* em comparação ao controle. Apesar disso, plantas infestadas pelas lagartas tiveram

um número similar de imaturos em relação ao controle, sugerindo que não é um hospedeiro de qualidade superior para o ácaro-rajado.

As fêmeas do ácaro-rajado não detectaram, pelo menos inicialmente, que a planta infestada pelos coespecíficos constitui um hospedeiro de qualidade superior para sua prole. Porém, quando as fêmeas não tiveram chance de escolha e permaneceram na planta por um tempo maior (sete dias), o número de ovos foi superior ao controle, e o número de imaturos foi maior do que em todos os tratamentos. Essa diferença de resposta da fêmea nos diferentes períodos de avaliação (um e sete dias, ou com e sem chance de escolha, respectivamente) pode ser explicada pelo fato de a população testada ter sido mantida em feijão-de-porco, de modo que os ácaros não estavam aclimatados às plantas de tomate (Agrawal et al. 2002), que é naturalmente um hospedeiro com vários compostos de defesa contra o ácaro-rajado (Chatzivasileiadis e Sabelis 1998). Uma vez nas plantas de tomate previamente infestadas pelo coespecífico por um intervalo de tempo maior, *T. urticae* pode ter se adaptado à planta e suprimido suas defesas, como alguns trabalhos com tetraniquídeos sugerem (Egas e Sabelis 2001; Agrawal et al. 2002; Kant et al. 2008; Sarmiento et al. 2011; Alba et al. 2015; Oliveira et al. 2016).

Diferentemente do tomateiro, em pepino (*Cucumis sativus* L., Cucurbitaceae), *T. urticae* discrimina e prefere se estabelecer em plantas infestadas por coespecíficos do que as não infestadas, ou infestadas por tripes (Pallini et al. 1997). Já em algodoeiro (*Gossypium hirsutum* L., Malvaceae), o ácaro-rajado prefere plantas não infestadas às infestadas por coespecíficos (Harrison e Karban 1986). Em morangueiro (*Fragaria* spp., Rosaceae), a preferência do ácaro-rajado por plantas infestadas por coespecíficos depende da cultivar (Kielkiewicz 1988). Assim, além da aclimação dos ácaros nas plantas, como exposto acima, os diferentes comportamentos de seleção hospedeira do ácaro-rajado pode também depender da resposta induzida de cada espécie e genótipo, o que deve estar associado ao histórico coevolutivo entre a planta e o artrópode herbívoro.

A indução da suscetibilidade de plantas de tomate a *T. urticae* foi encontrada em plantas danificadas por coespecíficos, já que o desempenho larval foi inferior em plantas infestadas por *T. absoluta* e infestadas simultaneamente com os dois artrópodes. Essa diferença de efeito sobre a planta pode ser resultante da regulação das rotas sinalizadas pelo

ácido jasmônico, ácido salicílico e etileno induzidas pela herbivoria do ácaro e do lepidóptero. Tanto o ataque do ácaro-rajado como da lagarta induzem aumento dos níveis de ácido jasmônico (AJ) nas plantas (Farmer et al. 1992; Thaler et al. 1996; Vargas 2014; Kant et al. 2015). Porém, a atividade de lipoxigenase é três vezes maior em plantas de tomate infestada por *T. urticae* do que por *T. absoluta* (Vargas 2014), sugerindo que a intensidade da indução da rota do AJ é maior nas plantas induzidas pelo ácaro-rajado e, conseqüentemente, a interação do AJ com o etileno (Von Dahl e Baldwin 2007). Além disso, diferentemente da herbivoria de lepidópteros, a herbivoria pelo ácaro-rajado induz também a rota do ácido salicílico (AS) (Ozawa et al. 2000). Apesar de conhecido que a regulação hormonal na planta ativada pela herbivoria do ácaro e do lepidóptero é distinta, pouco se sabe sobre o mecanismo de supressão das defesas das plantas induzidas pelos tetraniquídeos (Sarmiento et al. 2011).

A segunda hipótese deste trabalho de que a preferência hospedeira para oviposição do ácaro-rajado seria mediada por pistas voláteis liberadas pelas plantas também foi descartada. Esse resultado foi inesperado, pois estudos prévios mostram que *T. urticae* orienta-se por voláteis de plantas durante a seleção hospedeira (Harrison e Karban 1986; Dicke et al. 1990; Pallini et al. 1997; Dicke e Loon 2000; Horiuchi et al. 2003). Uma das possibilidades seria de que o ensaio de olfatosmetria não estava adequado para a detecção e resposta do ácaro-rajado aos voláteis, porém, o sistema de olfatosmetria utilizado mostrou-se funcional, o ácaro preferiu voláteis da planta de tomate frente ao ar limpo. Além disso, foi verificado perfis de voláteis distintos entre plantas infestadas e não infestadas, assim como entre as plantas infestadas com uma das espécies frente à infestação múltipla, de acordo com a ACP.

A resposta olfativa de *T. urticae* à plantas infestadas pelos coespecíficos é dependente da densidade de ácaros na planta (resposta dose-dependente) (Horiuchi et al. 2003). De modo semelhante aos resultados obtidos, os voláteis de plantas de feijão-de-lima *Phaseolus lunatus* L. (Fabaceae) sob infestação moderada do ácaro-rajado (100 espécimes) foram tão atrativos quanto de plantas não infestadas para fêmeas de *T. urticae*. Esse efeito foi distinto quando as fêmeas foram expostas aos voláteis de plantas sob baixa infestação (20 espécimes), que são atraentes, ou alta infestação (300 espécimes), que são repelentes. Dessa forma, o ácaro é capaz de discriminar o nível de infestação pelos coespecíficos, provavelmente para evitar a competição intraespecífica. Além disso, os mesmos autores mostraram que o ácaro-rajado não

discrimina os odores de plantas infestadas com lagartas e não infestadas, de modo semelhante aos resultados aqui encontrados nos ensaios de olfatomетria para a resposta do ácaro frente a plantas de tomate infestadas por *T. absoluta* (Horiuchi et al. 2003).

Dessa maneira, os resultados sugerem que as fêmeas de *T. urticae* selecionam as plantas de tomate para oviposição com base em outras características das plantas, como defesas ou pistas químicas não voláteis (e.g., inibidores de proteases, rutina, ácido clorogênico) (Kielkiewicz 1998; Omer et al. 2000; Li et al. 2002; Thaler et al. 2002) ou níveis nutricionais (DeAngelis 1992), características que os ácaros identificaram no experimento com chance de escolha. Estudos futuros devem investigar a dinâmica temporal das alterações dessas pistas químicas da planta induzidas pelo ácaro e/ou lagarta de *T. absoluta*, assim como a capacidade de adaptação ou de supressão de *T. urticae* frente às defesas induzidas da planta de tomate. Adicionalmente, este estudo sugere que a infestação pela *T. absoluta* em tomateiros favorece a colonização pelo ácaro-rajado, aumentando a chance da planta ser infestada por ambas as espécies e, conseqüentemente, impactando a produtividade da cultura.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos e à Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG Sul/EcoCentro), pelas facilidades oferecidas para a execução dos trabalhos em suas dependências em Lavras.

Referências

Agrawal AA, 1999. Induced plant defense: Evolution of induction and adaptive phenotypic plasticity. In A. A. Agrawal, S. Tuzun, and E. Bent, editors. Inducible plant defenses against pathogens and herbivores: Biochemistry, ecology, and agriculture. American Phytopathol. Soc. Press. 251-268.

- Agrawal AA, Vala F, Sabelis MW, 2002. Induction of preference and performance after acclimation to novel hosts in a phytophagous spider mite: adaptive plasticity? *Am. Nat.* 159, 553–565.
- Alba JM, Schimmel BCJ, Glas JJ, Ataide LMS, Pappas ML, Villarroel CA, Schuurink RC, Sabelis MW, Kant MR, 2015. Spider mites suppress tomato defenses downstream of jasmonate and salicylate independently of hormonal crosstalk. *New Phytol.* 205, 828–840.
- Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W, Takabayashi J, 2000. Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature* 406, 512–5.
- Arimura GI, Kost C, Boland W, 2005. Herbivore-induced, indirect plant defences. *Biochim. Biophys. Acta - Mol. Cell Biol. Lipids* 1734, 91–111.
- Bari R, Jones JDG, 2009. Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant Mol. Biol.* 69, 473–488.
- Bede JC, Musser RO, Felton GW, Korth KL, 2006. Caterpillar herbivory and salivary enzymes decrease transcript levels of *Medicago truncatula* genes encoding early enzymes in terpenoid biosynthesis. *Plant Mol. Biol.* 60, 519–531.
- Chatzivasileiadis EA, Sabelis MW, 1998. Variability in susceptibility among cucumber and tomato strains of *Tetranychus urticae* Koch to 2-tridecanone from tomato trichomes: Effects of host plant shift. *Exp. Appl. Acarol.* 22, 455–466.
- Chung SH, Rosa C, Scully ED, Peiffer M, Tooker JF, Hoover K, Luthe DS, Felton GW, 2013. Herbivore exploits orally secreted bacteria to suppress plant defenses. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110, 15728–33.
- DeAngelis D, 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. New York: Chapman & Hall, 270p.
- Dicke M, Baldwin IT, 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: beyond the “cry for help”. *Trends Plant Sci.* 15, 167–175.
- Dicke M, Van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, Van Bokhoven H, De Groot A, 1990. Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. *J. Chem. Ecol.* 16, 381–396.

- Dicke M, van Loon JJ a, 2000. Multitrophic effects of herbive-induced plant volatile in an evolutionary context. *Entomol. Exp. Appl.* 97, 237–249.
- Egas M, Sabelis MW, 2001. Adaptive learning of host preference in a herbivorous arthropod. *Ecol. Lett.* 4, 190–195.
- Farmer EE, Johnson RR, Ryan CA, 1992. Regulation of expression of proteinase inhibitor genes by methyl jasmonate and jasmonic Acid. *Plant Physiol.* 98, 995–1002.
- Fürstenberg-Hägg J, Zagrobelny M, Bak S, 2013. Plant defense against insect herbivores. *Int. J. Mol. Sci.*
- Harrison S, Karban R, 1986. Behavioural response of spider mites (*Tetranychus urticae*) to induce resistance of cotton plants. *Ecol. Entomol.* 11, 181–188.
- Hopkins RJ, Van Dam NM, Van Loon JJA, 2009. Role of glucosinolates in insect-plant relationships and multitrophic interactions. *Annu. Rev. Entomol* 54, 57–83.
- Horiuchi JI, Arimura GI, Ozawa R, Shimoda T, Dicke M, Takabayashi J, Nishioka T, 2003. Lima bean leaves exposed to herbivore-induced conspecific plant volatiles attract herbivores in addition to carnivores. *Appl. Entomol. Zool.* 38, 365–368.
- Howe GA, Jander G, 2008. Plant immunity to insect herbivores. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 41–66.
- Kant MR, Ament K, Sabelis MW, Haring MA, Schuurink RC, 2004. Differential Timing of Spider Mite-Induced Direct and Indirect Defenses in Tomato Plants. *Plant Physiol.* 135, 483–495.
- Kant MR, Jonckheere W, Knecht B, Lemos F, Liu J, Schimmel BCJ, Villarroel CA, Ataíde LMS, Dermauw W, Glas JJ, Egas M, Janssen A, Van Leeuwen T, Schuurink RC, Sabelis MW, Alba JM, 2015. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. *Ann. Bot.* 115, 1015–1051.
- Kant MR, Sabelis MW, Haring M a, Schuurink RC, 2008. Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 443–452.

- Kaplan I, McArt SH, Thaler JS, 2014. Plant defenses and predation risk differentially shape patterns of consumption, growth, and digestive efficiency in a guild of leaf-chewing insects. *PLoS One* 9.
- Kielkiewicz M, 1988. Susceptibility of previously damaged strawberry plants to mite attack. *Entomol. Exp. Appl.* 47, 201–203.
- Li C, Williams MM, Loh Y-T, Lee GI, Howe G a, 2002. Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivores is regulated by the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiol.* 130, 494–503.
- Musser RO, Cipollini DF, Hum-Musser SM, Williams SA, Brown JK, Felton GW, 2005. Evidence that the caterpillar salivary enzyme glucose oxidase provides herbivore offense in solanaceous plants. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 58, 128–137.
- Oliveira EF, Pallini A, Janssen A, 2016. Herbivores with similar feeding modes interact through the induction of different plant responses. *Oecologia* 180, 1–10.
- Omer AD, Thaler JS, Granett J, Karban R, 2000. Jasmonic acid induced resistance in grapevines to a root and leaf feeder. *J. Econ. Entomol.* 93, 840–845.
- Ozawa R, Arimura G, Takabayashi J, Shimoda T, Nishioka T, 2000. Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. *Plant Cell Physiol.* 41, 391–398.
- Pallini A, Janssen A, Sabelis MW, 1997. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia* 110, 179–185.
- Sarmiento RA, Lemos F, Bleeker PM, Schuurink RC, Pallini A, Oliveira MGA, Lima ER, Kant M, Sabelis MW, Janssen A, 2011. A herbivore that manipulates plant defence. *Ecol. Lett.* 14, 229–236.
- Soler R, Badenes-Pérez FR, Broekgaarden C, Zheng SJ, David A, Boland W, Dicke M, 2012. Plant-mediated facilitation between a leaf-feeding and a phloem-feeding insect in a brassicaceous plant: From insect performance to gene transcription. *Funct. Ecol.* 26, 156–166.
- Stewart-Jones A, Poppy GM, 2006. Comparison of glass vessels and plastic bags for enclosing living plant parts for headspace analysis. *J. Chem. Ecol.* 32, 845–864.

- Thaler JS, Karban R, Ullman DE, Boege K, Bostock RM, 2002. Cross-talk between jasmonate and salicylate plant defense pathways: Effects on several plant parasites. *Oecologia* 131, 227–235.
- Thaler JS, Stout MJ, Karban R, Duffey SS, 1996. Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *J. Chem. Ecol.* 22, 1767–1781.
- Thompson J., 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offsprings in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl.* 47, 3–14.
- Vargas MAS, 2014. Impacto de *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae* e *Tuta absoluta* sobre a via das lipoxigenases do tomateiro e as proteases digestivas destes herbívoros. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, 59.
- Vick BA, Zimmerman DC, 1983. The biosynthesis of jasmonic acid: A physiological role for plant lipoxygenase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 111, 470–477.
- Von Dahl CC, Baldwin IT, 2007. Deciphering the role of ethylene in plant-herbivore interactions. *J. Plant Growth Regul.* 26, 201–209.
- Walling LL, 2008. Avoiding Effective Defenses: Strategies Employed by Phloem-Feeding Insects. *Plant Physiol.* 146, 859–866.
- Wu J, Baldwin IT, 2010. New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annu. Rev. Genet.* 44, 1–24.
- Zarate SI, Kempema LA, Walling LL, 2006. Silverleaf whitefly induces salicylic acid defenses and suppresses effectual jasmonic acid defenses. *Plant Physiol.* 143, 866–75.
- Zhang L, Zhang F, Melotto M, Yao J, He SY, 2017. Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. *J. Exp. Bot.* 68:1371-1385.

Tabela

Tabela 1. Quantidade de emissão de voláteis (média \pm SE ng.g⁻¹ de massa seca) emitida por plantas de tomate não infestadas (PNI), plantas infestadas por *T. urticae* (PIA), plantas infestadas por *T. absoluta* (PIT) e plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). Quantificação baseada na área do pico em relação ao padrão interno.

N	Compostos	Classe Química	Tratamentos*			
			Não infestada (N = 7)	Infestada <i>T. urticae</i> (N = 7)	Infestada <i>T. absoluta</i> (N = 7)	Infestada <i>T. urticae</i> + <i>T. absoluta</i> (N = 7)
1	α -Pineno	M	0,15 \pm 0,07 a	0,32 \pm 0,13 a	0,34 \pm 0,07 a	1,45 \pm 0,35 a
2	β -Pineno	M	0,00 \pm 0,00 b	0,02 \pm 0,01 ab	0,01 \pm 0,01 a	0,01 \pm 0,00 a
3	Mesitileno	M	0,02 \pm 0,001 a	0,01 \pm 0,003 a	0,01 \pm 0,00 a	0,02 \pm 0,01 a
4	β - Mirceno	M	0,00 \pm 0,00 c	0,03 \pm 0,01 b	0,03 \pm 0,01 b	1,45 \pm 0,35 a
5	2-Careno	M	1,21 \pm 0,56 b	2,79 \pm 1,14 a	2,85 \pm 0,64 a	0,06 \pm 0,02 b
6	α -Terpineno	M	0,05 \pm 0,02 b	0,15 \pm 0,07 b	0,16 \pm 0,04 b	4,02 \pm 1,02 a
7	β – Felandreno	M	3,33 \pm 1,54 a	0,01 \pm 0,006 b	0,01 \pm 0,01 b	0,01 \pm 0,01 b
8	Limoneno	M	0,31 \pm 0,08 a	0,28 \pm 0,03 a	0,73 \pm 0,20 a	0,40 \pm 0,07 a
9	β –ocimeno	M	0,00 \pm 0,00 c	0,01 \pm 0,01 a	0,01 \pm 0,01 a	0,01 \pm 0,00 ab
10	γ -Terpineno	M	0,00 \pm 0,00 b	0,04 \pm 0,01 a	0,03 \pm 0,01 a	0,02 \pm 0,01 a
11	Não identificado 1	-	0,00 \pm 0,00 b	0,00 \pm 0,00 b	0,00 \pm 0,00 b	0,05 \pm 0,01 a
12	Não identificado 2	-	0,00 \pm 0,00 c	0,08 \pm 0,04 a	0,11 \pm ,03 a	0,01 \pm 0,02 b
13	δ -Elemeno	S	0,02 \pm 0,01 b	0,10 \pm 0,03 a	0,12 \pm 0,03 a	0,09 \pm 0,05 ab
14	(<i>E</i>) Cariofileno	S	0,26 \pm 0,14 a	0,33 \pm 0,11 a	0,38 \pm 0,12 a	0,23 \pm 0,10 a
15	α -Humuleno	S	0,05 \pm 0,03 a	0,06 \pm 0,02 a	0,06 \pm 0,02 a	0,04 \pm 0,02 a
Tot al	-	-	5,44 \pm 2,40 a	4,29 \pm 1,60 a	4,93 \pm 0,93 a	6,63 \pm 1,60 a

*Médias seguidas por letras diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos de acordo com o teste não paramétrico de Kruskal Wallis e comparações múltiplas corrigidas por Bonferroni (P<0,05). M= monoterpeno, S= sesquiterpeno e – não identificado.

Figuras

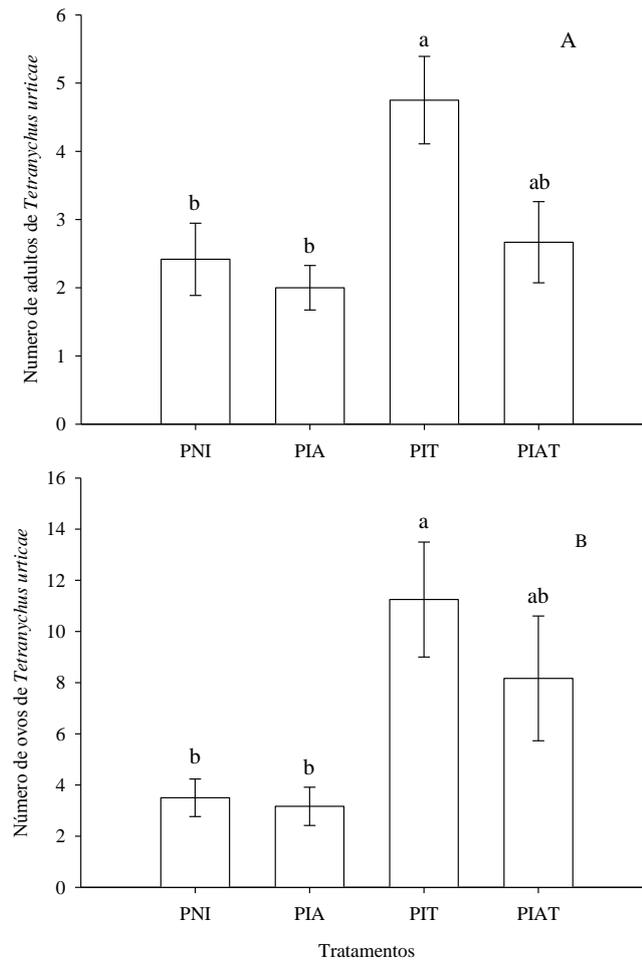


Fig. 1. Preferência hospedeira de fêmeas de *Tetranychus urticae* frente a plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestadas por *Tuta absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT), em testes com chance de escolha. (A) número de fêmeas adultas (média \pm erro padrão); (B) número de ovos (média \pm erro padrão). Letras distintas indicam diferenças significativas pelo teste Tukey HSD ($P < 0,05$).

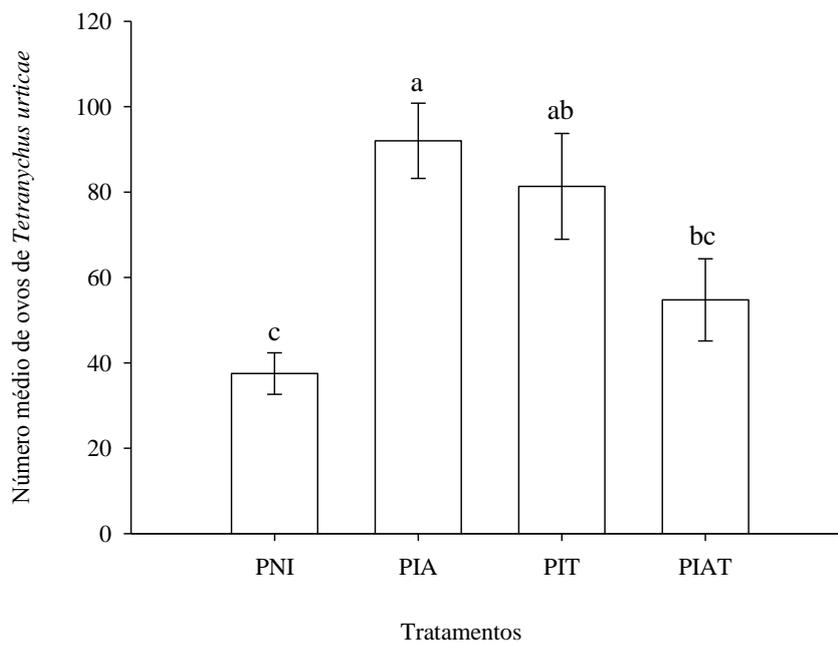


Fig. 2. Teste sem chance de escolha. Número de ovos (média \pm erro padrão) de *Tetranychus urticae* em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestadas por *Tuta absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT), em testes sem chance de escolha. Letras distintas indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey HSD ($P < 0,05$).

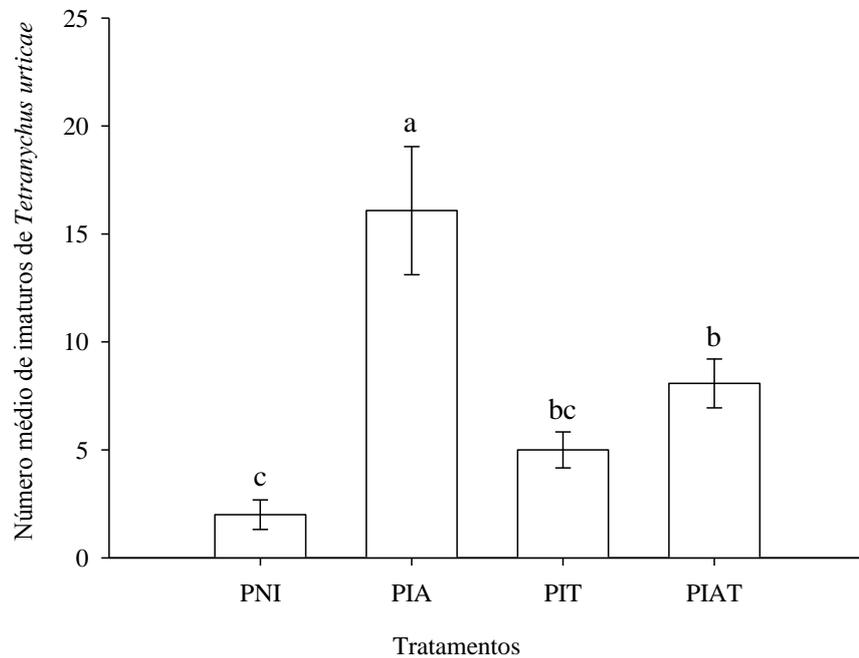


Fig. 3. Desempenho reprodutivo de *Tetranychus urticae* medido em termos de número de imaturos (média \pm erro padrão) em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum*) não infestadas (PNI), infestadas por *T. urticae* (PIA), infestadas por *T. absoluta* (PIT) e infestadas por *T. urticae* + *Tuta absoluta* (PIAT) após sete dias. Letras distintas indicam diferenças significativas pelo teste de Tukey HSD ($P < 0,05$).

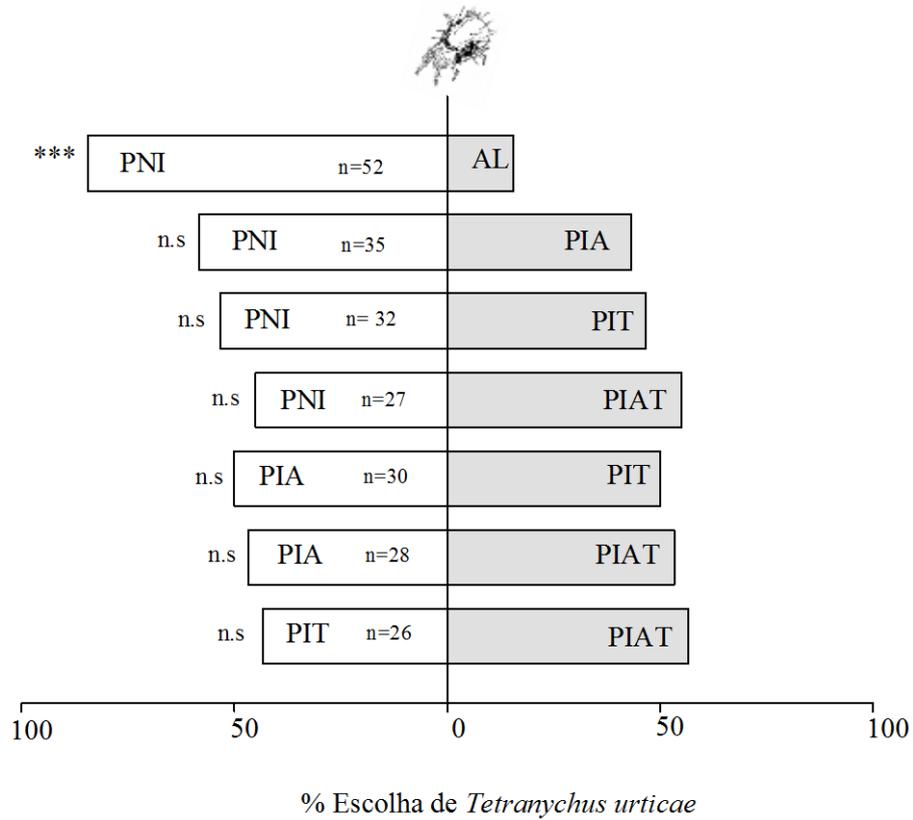


Fig. 4. Preferência olfativa de *Tetranychus urticae* pelos voláteis liberados pela planta de tomate não infestada (PNI), infestada por *T. urticae* (PIA), infestada por *Tuta absoluta* (PIT) e planta infestada por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). 60 fêmeas/combinção AL = ar limpo. As barras representam a porcentagem de escolha do ácaro entre os tratamentos; n.s. = não significativo; *** $P < 0,001$ de acordo com o teste de qui-quadrado.

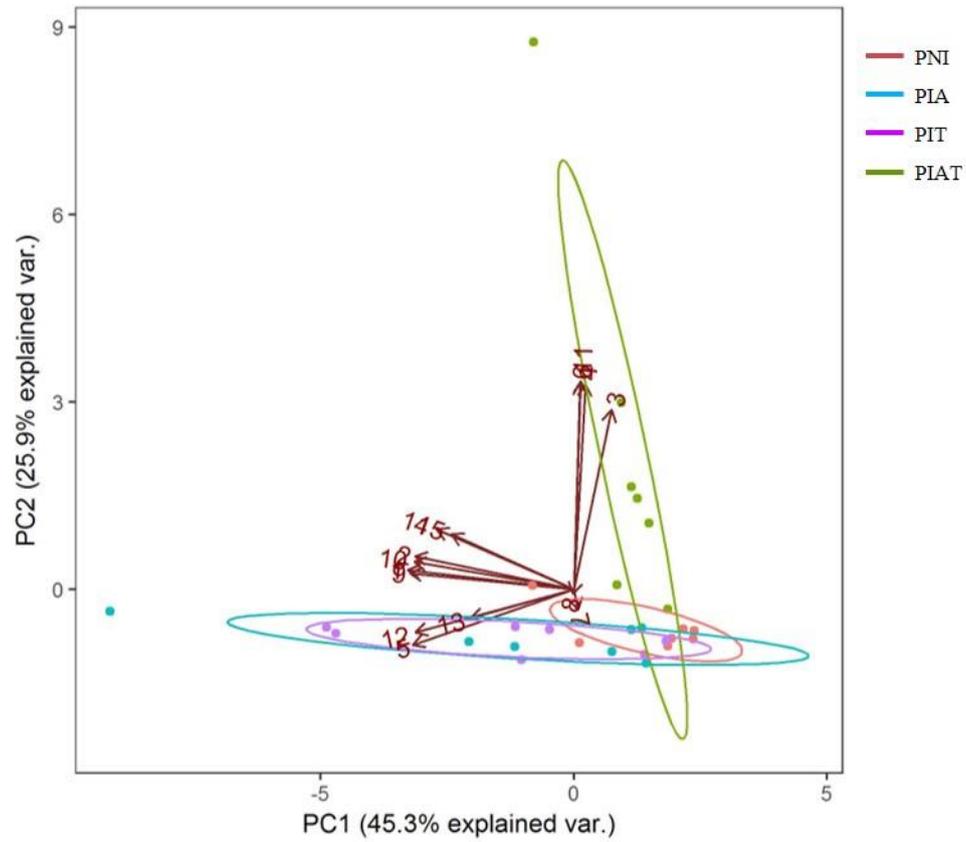


Fig. 5. Análise dos componentes principais (ACP) da composição de voláteis emitidos por plantas de tomate não infestadas (PNI), plantas infestadas por *T. urticae* (PIA), plantas infestadas por *T. absoluta* (PIT) e plantas infestadas por *T. urticae* + *T. absoluta* (PIAT). A identidade dos compostos em relação aos números nas flechas se referem à Tabela 1.

ARTIGO 2**Efeito da aplicação exógena de jasmonato e salicilato de metila na indução de defesas direta e indireta a *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) em tomateiro**

Artigo redigido conforme normas da revista *Entomologia Experimentalis et Applicata*, inclusive as referências

Erika C. Silveira^{1*}, Paulo R. Reis², Maria Fernanda G. V. Penãflor¹, Luciano Moreira², Edson C. A. Luz², Gilberto R. Liska³, Martin Pareja⁴

¹Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras - UFLA, Caixa Postal 3037, 37200-000 Lavras, MG, Brasil

²Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais - EPAMIG SUL, Lavras, Minas Gerais, Brasil

³Universidade Federal do Pampa, Itaqui, Rio Grande do Sul, Brasil

⁴Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, Campinas, São Paulo, Brasil

*Autor correspondente: Tel.: +55 35 991256774; fax: +55 35 3821 6431

E-mail: erika.silveira@yahoo.com.br (Erika Silveira)

Resumo

Os fitohormônios têm papel importante na regulação de respostas de defesa das plantas contra o ataque de herbívoros. A aplicação dos ácidos jasmônico e salicílico mostram-se eficazes na potencialização das respostas induzidas das plantas. Uma vez que aumentam a expressão de genes relacionados à produção de compostos tóxicos e emissão de compostos orgânicos voláteis atraentes aos inimigos naturais dos herbívoros. Neste estudo foi avaliada a indução de resistência direta e indireta ao ácaro-rajado, *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) tratadas com jasmonato de metila (MeJA) e salicilato de metila (MeSA), isoladamente ou em combinação. Ensaios comportamentais em casa de vegetação mostraram que o número de ovos e adultos do ácaro-rajado foi menor em plantas tratadas com MeJA e MeJA/MeSA. Em relação aos imaturos do ácaro-rajado, os números foram inferiores em plantas tratadas com os indutores comparado com a testemunha. Em relação às defesas indiretas, medidas em termos de atração do ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae), mostraram que as fêmeas do predador foram recapturadas em maior número nas plantas tratadas com MeSA em relação aos demais tratamentos. As fêmeas do predador também depositaram maior número de ovos nas plantas tratadas com MeSA em relação a MeJA/MeSA. A aplicação dos indutores reduziu as concentrações de fenóis totais nas plantas de tomate tratadas em relação ao controle na primeira amostragem, porém, na segunda amostragem houve redução nas plantas tratadas com MeJA. Em relação à lignina, na primeira amostragem houve redução nas plantas tratadas com os indutores em relação ao controle, entretanto, na segunda não houve diferença entre os tratamentos. Aplicação de MeJA, isolado ou em combinação com MeSA, promove resistência direta em tomateiro contra *T. urticae*, ao passo que a resistência indireta foi induzida somente pela aplicação isolada de MeSA.

Palavras-chave: ácido salicílico, compostos fenólicos, ácido jasmônico, ácaro-rajado, *Phytoseiulus macropilis*, indução de resistência

1. Introdução

As plantas desenvolveram estratégias de defesas em resposta aos ataques de herbívoros por meio de defesas químicas, biológicas e físicas. As defesas de plantas podem ser constitutivas e induzidas, e podem afetar os herbívoros de forma direta ou indireta (Karban & Myers, 1989). As defesas diretas afetam os herbívoros por meio de barreiras físicas (e.g. tricomas e espinhos), que dificultam a alimentação, ou compostos químicos, como alcaloides, fenóis, inibidores de proteinases (PI) e polifenoloxidase, que alteram a fisiologia e/ou comportamento dos herbívoros (Howe & Jander, 2008; Rohwer & Erwin, 2010; Wu & Baldwin, 2010). As defesas indiretas consistem na emissão de compostos orgânicos voláteis induzidos pela herbivoria (VPIH ou *herbivore-induced plant volatiles*, HIPVs) que, geralmente, atraem aos inimigos naturais dos herbívoros (Dicke & Sabelis, 1988; Dicke et al., 1998).

Defesas induzidas pela herbivoria são desencadeadas por injúrias e/ou contato com substâncias da secreção oral dos herbívoros, que se conectam a receptores específicos na membrana celular das plantas (Howe & Jander, 2008). O reconhecimento do herbívoro pela planta ativará processos bioquímicos (Zhang et al., 2017) que culminam na síntese de defesas diretas e indiretas contra o ataque dos herbívoros. Os fitohormônios ácido jasmônico (AJ), ácido salicílico (AS) e etileno são os principais moduladores da resposta induzida da planta contra a herbivoria (Reymond & Farmer, 1998; Pare & Tumlinson, 1999; Zhang et al., 2017).

O AJ e seus derivados, como o seu éster metílico, jasmonato de metila (MeJA) são sintetizados pela rota dos octadecanoides, dependente da ação de lipoxigenases, enzimas que promovem a oxigenação do ácido linolênico (Reymond & Farmer, 1998; Cheong & Choi, 2003; Zhang et al., 2017). Por outro lado, AS, bem como o seu éster metílico, salicilato de metila (MeSA) tem sua biossíntese formada por meio da rota de sinalização do fenilpropanoides, onde o ácido cinâmico age como precursor (Vlot et al., 2009). Em geral, o aumento dos níveis do AJ é induzido por injúrias de herbívoros mastigadores e patógenos necrotróficos, enquanto que os do AS por injúrias de insetos sugadores ou infecção de patógenos biotróficos (Spletzer & Enyedi, 1999; Thaler et al., 2001; Glazebrook, 2005; Cavalcanti et al., 2006; War et al., 2012). No caso da herbivoria por ácaros e tripses, tanto os níveis de AJ como de AS podem ser aumentados (Kant, et al., 2004; Abe et al., 2008).

Dessa forma, as vias AJ e AS são importantes na indução da resistência da planta contra os herbívoros (Thaler et al., 1996, 2002a, 2010; Zhang et al., 2017). Contudo, pode haver interação entre as duas rotas, podendo o efeito ser sinérgico ou antagônico (Kaloshian & Walling, 2005; Mao et al., 2007; Thaler et al., 2010). As interações antagônicas entre as rotas do AJ e AS podem impedir a expressão máxima dos genes que codificam as respostas de defesa (Thaler et al., 1996, 2004, 2002b; Ozawa et al., 2000; O'Donnell et al., 2003). Por exemplo, acilbenzolar-S-methyl sintético (BTH), que induz a rota associado ao AS, age de forma antagônica com o AJ, porém, o efeito é mais pronunciado na via do AJ do que o AJ na via do AS (Thaler et al., 2002a).

A aplicação de jasmonatos e salicilatos simulam a herbivoria, aumentando a resistência de plantas por meio da produção de metabólitos secundários e ativação de enzimas de defesa (Reymond & Farmer, 1998; Brown et al., 2014; Zhang et al., 2017). Por exemplo, a indução de resistência em plantas de tomate, *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae), por jasmonatos aumenta a atividade de inibidores de proteinases (PI), polifenoloxidase, peroxidase e lipoxigenase reduzindo o desempenho reprodutivo dos herbívoros (Farmer & Ryan, 1992; Thaler et al., 1996, 2001; Stout et al., 1999; Li et al., 2002; Thaler et al., 2002b; Gonzales-Vigil et al., 2011). Além disso, a aplicação dos indutores induz as plantas a liberarem HIPVs, sinalizadores para os inimigos naturais (Takabayashi et al., 1994; Dicke, et al., 1998; Ament, 2004; Kant et al., 2004), pois o perfil de voláteis induzidos por esses fitohormônios são similares aos induzidos pela herbivoria (Stout et al., 2002; Peñaflores & Bento, 2013).

Apesar de vários estudos comprovarem a eficácia dos indutores no uso como uma tática no manejo integrado de pragas, ainda existem poucos estudos sobre seus usos no controle de pragas. Assim, para que um composto seja considerado um indutor de resistência, primeiro deve ser sintetizado, ser móvel no floema, aumentar compostos tóxicos nas plantas, bem como diminuir a infestação de herbívoros (Bostock, 1999). Essa prática não deve ser uma tática isolada, mas sim uma alternativa que viabilize o manejo integrado de pragas, e a eficácia da resistência deve ser similar às estratégias já utilizadas como controle (Karban & Baldwin, 1997). Além disso, um indutor deve aumentar as defesas direta e indireta da planta por si só (Stout et al., 2002).

A aplicação de AJ induz resistência a herbívoros em uma variedade de plantas, já a aplicação de AS não tem o mesmo efeito em algodoeiro e tomateiro, sendo seu efeito mais pronunciado em resposta a patógenos (Inbar et al., 2001; Thaler et al., 1999). Muitos trabalhos relatam a aplicação de MeJA e MeSA de forma isolada, e não foi relatado, ainda, a utilização de ambos na defesa direta a *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) e na indireta por meio da atração do ácaro predador *Phytoseiulus macropilis* (Banks) (Acari: Phytoseiidae) em tomateiro, ou em outra espécie de planta. O ácaro predador *P. macropilis* é um predador especialista (McMurtry & Croft, 1997) e muito utilizado no controle biológico de *T. urticae* (Oliveira et al., 2009). Assim, a utilização de indutores de resistência pode tornar as plantas de tomate mais resistentes a *T. urticae* e aumentar a permanência de *P. macropilis* na cultura.

Embora não seja considerado praga-chave da cultura do tomateiro, o ácaro-rajado *T. urticae* é um importante fitófago polífago (Moraes & McMurtry, 1985; Leite et al., 2003) que ataca essa cultura, causando prejuízos, como redução da produção e a depreciação do produto final. A alimentação de *T. urticae* em plantas de tomate é capaz de induzir, simultaneamente, rotas de defesa dos JA e AS (Li et al., 2002; Kant et al., 2004; Sarmiento et al., 2011). Assim a combinação de ambos indutores pode induzir voláteis atrativos a *P. macropilis*.

Dessa forma, torna-se importante conhecer os mecanismos de resistência por meio da aplicação de indutores no desempenho de pragas e na atratividade de inimigos naturais, visando potencializar a ação destes e reduzir a utilização de pesticidas.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a indução de resistência direta e indireta de tomateiro ao ácaro-rajado, *T. urticae*, via aplicação exógena de MeJA e/ou MeSA.

2. Métodos

2.1. Cultivo das plantas

Mudas de tomateiro *Solanum lycopersicum* L, cultivar Santa Clara I-5300, foram cultivadas) e mantidas em casa de vegetação do Departamento de Entomologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA), Lavras, Minas Gerais, Brasil. As mudas foram plantadas em vasos de polietileno (4 L) que continham uma mistura de solo (Latosolo Vermelho Escuro – LV), esterco bovino (3:1) e fertilizantes NPK (4-14-8). Foram utilizadas plantas com 30 a 40 dias após o transplante, livres de infestação.

2.2 Criações dos ácaros

O ácaro-rajado *T. urticae* e o ácaro predador *P. macropilis* foram criados no Laboratório de Acarologia do Centro de Pesquisa em Manejo Ecológico de Pragas e Doenças de Plantas – EcoCentro, Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais – EPAMIG, Lavras, Minas Gerais, a $25 \pm 2^\circ\text{C}$ de temperatura, $70 \pm 10\%$ de UR e 14 horas de fotofase.

O ácaro-rajado foi criado em plantas de feijão-de-porco (*Canavalia ensiformis* L., Fabaceae). Folíolos infestados foram colocados em placas de Petri (15 cm de diâmetro), sobre espuma de polietileno, envolvida em algodão hidrofílico. Tanto a espuma quanto o algodão foram umedecidos com água destilada, para evitar a fuga de ácaros e manter a turgescência da folha. Quando necessário, eram feitas novas unidades de criação e sobre estas eram colocados folíolos infestados, permitindo assim, o deslocamento dos ácaros para as novas unidades.

O ácaro predador foi mantido em arenas de lâminas plásticas de PVC flexível e de cor preta sobre isopor de mesmo tamanho (25 X 16 cm), envolto com algodão úmido e colocados dentro de bandejas plásticas com água. A cada dois dias, folhas de feijão-de-porco infestadas com ácaro-rajado foram colocadas como alimento.

2.3 Tratamentos com os indutores MeJA e MeSA

As soluções de MeJA e MeSA (Sigma-Aldrich, São Paulo, Brasil) foram preparadas adicionando-se Tween[®]80 (Polyoxyethylene sorbitan monostearate) (Sigma-Aldrich, São Paulo, Brasil) como solubilizante, na concentração de $0,1 \text{ mL.L}^{-1}$, e etanol 95% na concentração $2,5 \text{ mL.L}^{-1}$, baseando-se na metodologia utilizada por Moraes et al. (2009). As soluções dos fitohormônios foram preparadas na concentração de 1,0 mM.

As aplicações da solução de fitohormônio foram realizadas com auxílio de pulverizador manual com capacidade de 500 mL e munido de bico cônico, utilizando-se 25 mL de solução por planta, até o ponto de escorrimento. As plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: 1) planta de tomate pulverizada com água destilada (tratamento controle); 2) planta de tomate pulverizada com solução de Tween e álcool (tratamento Tween); 3) planta de tomate pulverizada com solução de MeJA (tratamento MeJA); 4) planta de tomate pulverizada com solução de MeSA (tratamento MeSA) e 5) planta de tomate

pulverizada com a solução de MeJA e MeSA (tratamento MeJA/MeSA). No tratamento de indução conjunta MeJA/MeSA, a aplicação foi realizada separadamente, sendo aplicada a mesma quantidade dos tratamentos MeJA e MeSA isoladamente (25mL de MeJA e 25 mL de MeSA). No tratamento Tween, o preparo dessa solução foi realizado conforme descrito anteriormente, entretanto, sem a incorporação dos fitohormônios, anulando qualquer efeito de outras substâncias. No tratamento controle, as plantas foram pulverizadas com 25 mL de água destilada.

2.4 Efeito da aplicação de MeJA e/ou MeSA no desempenho de *Tetranychus urticae*

A fim de avaliar o potencial dos fitohormônios contra a infestação de *T. urticae* em plantas de tomate, foi realizado experimento em blocos casualizados, em casa de vegetação. Foram montados 12 blocos, com uma repetição de cada tratamento por bloco (Controle, Tween, MeJA, MeSA e MeJA/MeSA).

Após 48 horas da aplicação dos indutores, foram liberadas 60 fêmeas do ácaro-rajado/planta, distribuídos uniformemente nos terços da planta, inferior, médio e superior, respectivamente (20 fêmeas/terço da planta). Quinze dias após a liberação das fêmeas, foram coletadas duas folhas de cada terço da planta, e contados os ovos, imaturos e adultos de ácaro-rajado.

2.5 Efeito da aplicação de MeJA e/ou MeSA na atratividade e recaptura de *Phytoseiulus macropilis*

A atratividade e recaptura do predador *P. macropilis* foi avaliada em casa de vegetação. Após 48h da aplicação dos indutores, cada planta foi infestada com 60 fêmeas do ácaro-rajado, distribuídas uniformemente nos terços da planta, e em seguida, os predadores foram liberados. Para avaliar a resposta de *P. macropilis*, foi montada uma arena pentagonal feita de cartolina branca. Sete dias após a infestação, a arena foi colocada, apoiada em um vaso, de tal forma que o caule de uma planta de cada tratamento tocava cada um dos cinco ângulos do pentágono. No centro da cartolina, e com auxílio de um pincel, foram liberadas 20 fêmeas de *P. macropilis*, em jejum por 24 horas. Após sete dias, foram coletadas duas folhas de cada terço da planta e contados os ovos e adultos recapturados do predador em cada

tratamento. Cada grupo de cinco plantas constituiu um bloco, e foi adotado o delineamento em 12 blocos casualizados, resultando em 12 repetições por tratamento.

2.6 Efeito da aplicação de MeJA e/ou MeSA no conteúdo de fenóis totais e lignina

Para a análise de teores de compostos fenólicos e lignina em plantas de tomate, foi realizado um experimento em blocos casualizados, em casa de vegetação. Foram montados seis blocos, com uma repetição de cada tratamento por bloco (Tween, MeJA, MeSA e MeJA/MeSA), totalizando 24 plantas. Após 48 horas da aplicação dos indutores foi realizada a primeira coleta de folíolos em 12 plantas de tomate ao acaso, e as plantas descartadas. Nas 12 plantas restantes foram liberadas 60 fêmeas do ácaro-rajado por planta, e após 5 dias da aplicação dos indutores e mais 4 dias da liberação do ácaro-rajado foi realizada a segunda coleta, semelhante à coleta anterior.

Os tecidos foliares coletados foram triturados em nitrogênio líquido, com almofariz e pistilo até a obtenção de um pó fino. Posteriormente, as amostras foram liofilizadas por 24 horas. Uma alíquota de 30 mg do material liofilizado foi transferida para microtubo de 2 mL, homogeneizada com 1,5 mL de metanol a 80% e mantida sob agitação por 15 horas, em agitador rotativo, protegido da luz, à temperatura ambiente. A suspensão foi centrifugada, a 12.000 g (rpm), por 5 minutos. O sobrenadante (extrato metanólico) foi transferido para um novo microtubo, com o qual se realizou a determinação de fenóis solúveis totais, enquanto o precipitado foi utilizado para determinação de lignina.

Para a determinação da lignina, foi adicionado ao resíduo sólido 1,5 mL de metanol a 80%, e conteúdo foi homogeneizado e centrifugado a 12.000 g por 5 minutos a 4 °C. O sobrenadante foi descartado e o resíduo foi seco a 65 °C por 15 horas. Foi acrescentado 1,5 mL de solução de ácido tioglicólico:HCl 2M (1:10). Em seguida, os microtubos foram agitados suavemente para hidratar o resíduo e colocados em banho-maria a 100 °C por 4 horas. Posteriormente, os microtubos foram centrifugados a 12.000 g por 10 minutos a 4 °C. O sobrenadante foi descartado e o precipitado lavado com 1,5 mL de água ultrapura e novamente centrifugado a 12.000 g por 10 minutos a 4 °C. A seguir, o sobrenadante foi descartado e o precipitado foi ressuspenso em 1,5 mL de NaOH 0,5 M e mantido em agitador rotativo por 15 horas à temperatura ambiente. A mistura foi centrifugada a 12.000 g por 10

minutos a 4 °C, o sobrenadante foi transferido para um novo microtubo, ao qual foram adicionados 200 µL de HCl concentrado. A suspensão obtida foi mantida em câmara fria a 4°C por 4 horas para permitir a precipitação da lignina ligada ao ácido tioglicólico. Em seguida, a mistura foi centrifugada a 12.000 g por 10 minutos a 4 °C, o sobrenadante descartado e o precipitado ressuspensão em 2,0 mL de NaOH 0,5 M. Uma alíquota de 20 µL da suspensão foi transferida para microplacas, onde se completou o volume para 200 µL de NaOH 0,5 M. A absorvância desta solução foi determinada em espectrofotômetro, a 280 nm e os valores calculados com base em curva de lignina e expressos em µg de lignina solúvel por miligrama de massa seca.

O método desenvolvido por Spanos e Wrolstad (1990) com modificações, foi utilizado para a determinação de concentração de compostos fenólicos solúveis totais. Em microplacas, alíquotas de 15 µL do extrato metanólico foram misturadas a 15 µL de metanol 80% e a 30 µL do reagente de Folin-Ciocalteu 0,25 N por 5 minutos, homogeneizadas com 30 µL de Na₂CO₃ 1 M por 10 minutos, e diluídas com 110 µL de água destilada, à temperatura ambiente, por uma hora. Os valores de absorvância da reação foram determinados a 725 nm, em espectrofotômetro e calculados com base em curva de calibração com ácido clorogênico. Os compostos fenólicos totais foram expressos em equivalente µg de ácido clorogênico por miligrama de massa seca.

2.8 Análise estatística

Para avaliar o efeito dos tratamentos no desempenho reprodutivo e oviposição de *T. urticae*, os dados foram analisados mediante Análise de Variância (ANAVA) sob o delineamento blocos casualizados em esquema fatorial duplo. Para atender os pressupostos de normalidade e homocedasticidade dos resíduos da ANAVA, foi aplicada a transformação do tipo raiz quadrada nos dados. Posteriormente, caso houvesse interação significativa entre os fatores, seria realizado o desdobramento das médias em cada nível dos fatores e, caso a interação não tenha sido significativa, avaliou-se os efeitos principais de cada fator. A comparação entre as médias foi feita pelo teste de Tukey a 5% de significância.

Para analisar o efeito da aplicação dos tratamentos na atratividade e recaptura do *P. macropilis*, os dados foram analisados mediante ANAVA sob delineamento blocos

casualizados. A comparação entre as médias foi feita pelo teste de Tukey. Considerou-se 5% como nível de significância em todos os testes.

Para a análise de fenóis totais e lignina as médias dos tratamentos foram comparadas entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de significância.

As análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team, 2016).

3. Resultados

3.1 Efeito da aplicação de MeJA e/ou MeSA no desempenho reprodutivo de *Tetranychus urticae*

Todas as fases de *T. urticae* concentraram-se nos terços inferior e médio da planta (Tabela 1). Não houve diferença no desempenho reprodutivo de *T. urticae* em plantas controle e plantas tratadas com Tween, demonstrando que o adjuvante não teve efeito sobre a indução de defesas na planta de tomate. Diante disso, foi utilizado o tratamento Tween como controle (Tabela 1).

Plantas tratadas com MeJA e MeJA/MeSA apresentaram redução de 68 e 81%, respectivamente, no número de adultos de *T. urticae* (Figura 1A, $F = 5,787$, $P < 0,002$) e redução de 50 e 63%, respectivamente, no número de ovos (Figura 1B, $F = 5,161$, $P < 0,003$), quando comparados ao Tween. Quanto à fase imatura de *T. urticae*, os tratamentos MeJA, MeSA e MeJA/MeSA reduziram o número de espécimes quando comparados ao Tween (Figura 1A, $F = 9,047$, $P < 0,001$).

3.2 Efeito da aplicação de MeJA e/ou MeSA na atratividade e recaptura *Phytoseiulus macropilis*

Fêmeas de *P. macropilis* foram mais atraídas e recapturadas nas plantas que foram submetidas à pulverização com MeSA quando comparadas aos demais tratamentos (Figura 2, $F = 6,107$, $P < 0,001$). A oviposição do predador foi maior nas plantas tratadas com MeSA, quando comparadas a MeJA/MeSA (Figura 2, $F = 3,003$, $P < 0,040$, Tukey $P < 0,05$). Apesar do número de ovos ter sido 62% maior nas plantas pulverizadas com MeSA em relação ao Tween e MeJA, a diferença entre os tratamentos não foi significativa.

3.3 Efeito da aplicação de MeJA e/ou MeSA no conteúdo de fenóis totais e lignina

Plantas tratadas com MeJA e/ou MeSA apresentaram redução na concentração de compostos fenólicos no primeiro dia de coleta, sendo maior nas plantas tratadas com MeSA (Tabela 2, $F = 27,211$, $P = 0,05$). Na segunda coleta houve redução na concentração de compostos fenólicos somente nas plantas tratadas com MeJA em relação aos demais tratamentos (Tabela 2, $F = 3,4711$, $P = 0,0273$).

Na primeira coleta, os tratamentos MeJA, MeJA e MeJA/MeSA reduziram o teor de lignina quando comparada ao Tween, porém, o efeito foi mais pronunciado no tratamento MeJA/MeSA (Tabela 2, $F = 11,74$, $P = 0,05$). Na segunda coleta, não houve diferença significativa entre os tratamentos (Tabela 2, $F = 2,7712$, $P = 0,0575$).

4. Discussão

Os resultados indicam que a aplicação exógena de MeJA induziu resistência direta na planta de tomate contra o ácaro-rajado *T. urticae*, ao passo que o tratamento com MeSA induziu resistência indireta, pois aumentou a presença do ácaro predador *P. macropilis*. Além disso, a aplicação dos indutores não aumentou as concentrações de compostos fenólicos e lignina em plantas de tomate, demonstrando que estes não são responsáveis pela resistência direta ao ácaro-rajado.

Assim, a redução no desempenho de *T. urticae* confirmam que MeJA aumentou a resistência de plantas de tomate e induziu resistência direta contra o ácaro-rajado. Esta resposta possivelmente está relacionada com o aumento da atividade de algumas proteínas que interferem no processo digestivo dos herbívoros (Thaler et al., 1996; Thaler, 1999; Zhang et al., 2015, 2017), como os inibidores de protease, enzimas oxidativas (Thaler et al., 1996; Stout et al., 2006; Sarmiento et al., 2011; Zhang et al., 2013, 2017) e compostos derivados do metabolismo secundário (Stout et al., 1996; Omer et al., 2001), exceto os níveis de fenóis totais e lignina, como observados neste estudo.

Os fenóis e ligninas não mediaram a resistência direta a *T. urticae*. No entanto, a redução na concentração de fenóis totais e lignina também demonstra a ação dos indutores nas respostas de defesa, uma vez que a aplicação de MeJA e MeSA promovem reações de oxirredução que leva a degradação de compostos fenólicos via ativação de enzimas oxidativas

(Thaler et al., 1996; Reyes et al., 2007). Provavelmente tiveram aumento da atividade das enzimas ligadas a defesa, como polifenoloxidase e peroxidase, resultando no substrato da enzima desses compostos fenólicos (Thangavelu et al., 2003), de modo semelhante ao reportado em outros trabalhos com indutores (Reyes et al., 2007; Heredia & Cisneros-Zevallos, 2009). Desta forma, a qualidade do hospedeiro pode ter sido alterada, o que resultou em menores taxas de crescimento e desenvolvimento do ácaro-rajado (Agrawal, 1999).

Similar ao verificado neste trabalho, plantas ornamentais (Rohwer & Erwin, 2010) e tomateiro (Li et al., 2002; 2004; Rohwer & Erwin, 2010) repeliram e diminuiu a fecundidade do ácaro-rajado, após serem induzidas por jasmonatos, assim como algodoeiro (Omer et al., 2001) e videira (Omer et al., 2000) induzidas por AJ reduziram a preferência e oviposição de *T. urticae*. Plantas de tomate induzidas por jasmonatos reduziram o número total de *T. urticae* devido à diminuição na oviposição (Thaler et al., 2002), mas não foram observados efeitos na redução de imaturos e adultos, de forma contrária ao que foi observado neste estudo.

A indução promovida por MeSA não interferiu diretamente no desempenho reprodutivo de *T. urticae*, semelhante ao relatado por Thaler et al. (2002), provavelmente, por não induzir a expressão de genes que codificam compostos de defesa específicos a *T. urticae*, no entanto, já foi relatado como indutor de resposta de defesa direta a outros herbívoros, como afídeos (Boughton et al., 2006; Thaler et al., 2010).

Em relação à indução por jasmonatos e salicilatos, existem relatos que as rotas sejam antagônicas (Fidantsef et al., 1999; Thaler et al., 2002). No entanto, alguns estudos observaram efeito sinérgico na resposta de defesa após à herbivoria (Pieterse & Van Loon 1999), indicando que essas respostas nem sempre são previsíveis. Dessa forma, os resultados observados estão em conformidade com os apresentados por Thaler et al. (2002), sugerindo que os dois indutores associados se assemelham ao MeJA isolado, que confere redução no número de *T. urticae*, e se opõe à hipótese de que as rotas sejam antagônicas. Além disso, a aplicação de MeSA não induziu maior suscetibilidade da planta ao ácaro-rajado comparado com o controle, sugerindo que não houve interação antagônica entre as rotas do AJ e AS.

Com relação às defesas indiretas, a aplicação de MeJA não promoveu o recrutamento do ácaro predador. Por outro lado, a aplicação de MeSA induziu respostas de defesas indiretas da planta de tomate, aumentando o recrutamento do ácaro predador *P. macropilis*. O MeSA é

um volátil de plantas comumente induzido pela injúria de *T. urticae* (Dicke et al., 1990; Dicke et al., 1998; Arimura et al., 2000) e é responsável pela atração de um outro ácaro predador, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Phytoseiidae) (Dicke et al., 1990), para plantas infestadas pela presa. Estudos conduzidos por Dicke et al. (1999) mostram que a ausência de MeSA em plantas induzidas pelo AJ é uma das maiores diferenças quando comparada com a mistura volátil induzida por *T. urticae*, o que indica papel de MeSA na atração de *P. persimilis* (Boer & Dicke, 2004). Embora não verificado efeito da aplicação exógena do MeJA na atração da fêmea de *P. macropilis*, trabalhos demonstram a atratividade de plantas induzidas por MeJA para diferentes espécies de inimigos naturais (Thaler, 1999) e que a alimentação de *T. urticae* induz as vias de sinalização por AJ e AS (Sarmiento et al., 2011; Oliveira et al., 2016). Já foi verificado que plantas de algodão, de feijão e de tomate após aplicação de jasmonato emitiram compostos voláteis semelhantes aos liberados pela herbivoria do ácaro-rajado (Hopke et al., 1994; Boland et al., 1995; Thaler et al., 1996).

Desta forma, o uso desses indutores deve ser realizado de forma isolada, uma vez que os resultados positivos observados para cada indutor não se somam quando aplicados conjuntamente. Estudos devem ser conduzidos para verificar o tempo de indução para cada um desses compostos, bem como sua ação em estudos de campo, visto que a aplicação de MeJA aumenta a resistência direta das plantas de tomate, enquanto que MeSA induz resistência indireta. É necessário a compreensão aprofundada em níveis genéticos e molecular, que pode resultar no controle mais eficaz e sustentável de *T. urticae*, e o estudo do volátil MeSA na atração de *P. macropilis*.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos e à Empresa de Pesquisa Agropecuária de Minas Gerais (EPAMIG/EcoCentro, Lavras) pela realização do estudo. Ao laboratório de fitopatologia da Universidade Federal de Lavras, UFLA, pela disponibilidade de recursos para as análises químicas (fenóis e lignina) dos experimentos.

Referências

- Abe H, Ohnishi J, Narusaka M, Seo S, Narusaka Y, Tsuda S & Kobayashi M (2008) Function of jasmonate in response and tolerance of *Arabidopsis* to thrip feeding. *Plant and Cell Physiology* 49:68–80.
- Agrawal AA (1999). Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80:1713–1723.
- Ament K (2004) Jasmonic Acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. *Plant Physiology* 135:2025–2037.
- Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W & Takabayashi J (2000) Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature* 406:512–5.
- Boer JG & Dicke M (2004) The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Journal of Chemical Ecology* 30:255–271.
- Boland W, Hopke J, Donath J, Nueske J & Bublitz F (1995) Jasmonic acid and coronatin induce odor production in plants. *Angewandte Chemie International Edition English* 34:1600–1602.
- Bostock R (1999) Signal conflicts and synergies in induced resistance to multiple attackers. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 55:99–109.
- Boughton AJ, Hoover K & Felton GW (2006) Impact of chemical elicitor applications on greenhouse tomato plants and population growth of the green peach aphid, *Myzus persicae*. *Control Solutions*:175–188.
- Brown GC, Nurdin F, Rodriguez JG, Hildebrand DF (2014) Inducible resistance of soybean (var “Williams”) to twospotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch). *Journal of the Kansas Entomological Society* 64:388–393.
- Cavalcanti FR, Resende MLV, Zacaroni AB, Ribeiro Júnior PM, Costa JDCB & Souza RM De (2006) Acibenzolar-S-Metil e Ecolife® na indução de respostas de defesa do tomateiro contra a mancha bacteriana (*Xanthomonas vesicatoria*). *Fitopatologia Brasileira* 31:372–380.
- Cheong JJ & Choi Y Do (2003) Methyl jasmonate as a vital substance in plants. *Trends in Genetics* 19:409–413.

- Dicke, M & Sabelis MW (1988) How plants obtain predatory mites as bodyguards. *Netherlands Journal of Zoology* 38:148–165.
- Dicke M, Gols R, Ludeking D & Posthumus MA (1999) Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *Journal Chemical Ecology* 25:1907–1922.
- Dicke, M.; Takabayashi, J., Posthumus, M. A., Schutte, C., Krips OE (1998) Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Experimental & applied Acarology* 22:311–333.
- Dicke M, Van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, Van Bokhoven H & De Groot A (1990) Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions. *Journal of Chemical Ecology* 16:381–396.
- Farmer EE & Ryan CA (1992) Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *The Plant Cell American Society of Plant Physiologists* 4:129–134.
- Fidantsef AL, Stout MJ, Thaler JS, Duffey SS & Bostock RM (1999) Signal interactions in pathogen and insect attack: expression of lipoxygenase, proteinase inhibitor II, and pathogenesis-related protein P4 in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 54:97–114.
- Glazebrook J (2005) Contrasting mechanisms of defense against biotrophic and necrotrophic pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 43:205–227.
- Gonzales-Vigil E, Bianchetti CM, Phillips GN & Howe G a (2011) Adaptive evolution of threonine deaminase in plant defense against insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108:5897–5902.
- Heredia JB & Cisneros-Zevallos L (2009) The effects of exogenous ethylene and methyl jasmonate on the accumulation of phenolic antioxidants in selected whole and wounded fresh produce. *Food Chemistry* 115:1500–1508.
- Hopke J, Donath J, Blechert S & Boland W (1994) Herbivore- induced volatiles: the emission of acyclic homoterpenes from leaves of *Phaseolus lunatus* and *Zea mays* can be triggered by a β -glucosidase and jasmonic acid. *FEBS Letters* 352:146–150.

- Howe GA & Jander G (2008) Plant immunity to insect herbivores. *Annual Review of Plant Biology* 59:41–66.
- Inbar M, Doostdar H, Gerling D, Mayer RT (2001) Induction of systemic acquired resistance in cotton by BTH has a negligible effect on phytophagous insect. *Entomologia Experimentalis Applicata* 99:65-70.
- Kaloshian I & Walling LL (2005) Hemipterans as plant pathogens. *Annual Review of Phytopathology* 43:491–521.
- Kant MR, Ament K, Sabelis MW, Haring MA & Schuurink RC (2004) Differential Timing of Spider Mite-Induced Direct and Indirect Defenses in Tomato Plants. *Plant Physiology* 135:483–495.
- Karban R, Baldwin IT (1997) *Induced responses to herbivory*. University of Chicago, Chicago.
- Karban R & Myers JH (1989) Induced Plant Responses to Herbivory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:331–348.
- Leite GLD, Almeida CIMA, Rocha S, Costa CA & Veloso RVdosS (2003) Insetos, ácaros e aranhas associados à soja hortaliça, em quatro espaçamentos entre plantas, em Montes Claros – MG. *Unimonte Científica* 5:1–5.
- Li X, Schuler MA & Berenbaum MR (2002) Jasmonate and salicylate induce expression of herbivore cytochrome P450 genes. *Nature* 419:712–715.
- Li C, Williams MM, Loh Y-T, Lee GI & Howe G a (2002) Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivores is regulated by the octadecanoid-signaling pathway. *Plant Physiology* 130:494–503.
- Li L, Zhao Y, Mccaig BC, Wingerd BA, Wang J, Whalon ME, Pichersky E & Howe GA (2004) The Tomato Homolog of Coronatine-Insensitive1 is required for the maternal control of seed maturation, jasmonate-signaled defense responses, and glandular trichome development. *The Plant Cell* 16:126–143.
- Mao P, Duan M, Wei C & Li Y (2007) WRKY62 transcription factor acts downstream of cytosolic NPR1 and negatively regulates jasmonate-responsive gene expression. *Plant and Cell Physiology* 48:833–842.

- McMurtry JA & Croft BA (1997) Life-styles of Phytoseiid mites and their roles in biological control. *Annual Review of Entomology* 42:291–321.
- Moraes GJ & McMurtry JA (1985) Comparison of *Tetranychus evansi* and *T. urticae* [Acari: Tetranychidae] as prey for eight species of phytoseiid mites. *Entomophaga* 30:393–397.
- Moraes MCB, Laumann RA, Pareja M, Sereno FTPS, Michereff MFF, Birkett MA, Pickett JA & Borges M (2009) Attraction of the stink bug egg parasitoid *Telenomus podisi* to defence signals from soybean activated by treatment with cis-jasmone. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 131:178–188.
- O'Donnell PJ, Schmelz E, Block A, Miersch O, Wasternack C, Jones JB & Klee HJ (2003) Multiple hormones act sequentially to mediate a susceptible tomato pathogen defense response. *Plant Physiology* 133:1181–1189.
- Oliveira H, Fadini MAM, Venzon M, Rezende D, Rezende F & Pallini A (2009) Evaluation of the predatory mite *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) as a biological control agent of the two-spotted spider mite on strawberry plants under greenhouse conditions. *Experimental and Applied Acarology* 47:275–283.
- Oliveira EF, Pallini A & Janssen A (2016) Herbivores with similar feeding modes interact through the induction of different plant responses. *Oecologia* 180:1–10.
- Omer AD, Granett J, Karban R & Villa EM (2001) Chemically-induced resistance against multiple pests in cotton. *International Journal of Pest Management* 47:49–54.
- Omer AD, Thaler JS, Granett J & Karban R (2000) Jasmonic acid induced resistance in grapevines to a root and leaf feeder. *Journal of Economic Entomology* 93:840–845.
- Ozawa R, Arimura G, Takabayashi J, Shimoda T & Nishioka T (2000) Involvement of jasmonate- and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. *Plant & Cell Physiology* 41:391–398.
- Pare PW & Tumlinson JH (1999) Update on plant-insect interactions plant volatiles as a defense against insect herbivores. *Plant Physiology* 121:325–331.
- Peñaflor MFG V & Bento JMS (2013) Herbivore-induced plant volatiles to enhance biological control in agriculture. *Neotropical Entomology* 42:331–343.
- Pieterse CMJ & van Loon LC (1999) Salicylic acid-independent plant defence pathways. *Trends Plant Sci* 4:52–58

- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reyes, FL, Villarreal, EJ, Cisneros-Zevallos L (2007) The increase in antioxidant capacity after wounding depends on the type of fruit or vegetable tissue. *Food Chemistry* 101:1254–1262.
- Reymond P & Farmer EE (1998) Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. *Current Opinion in Plant Biology* 1:404–411.
- Rohwer CL & Erwin JE (2010) Spider mites (*Tetranychus urticae*) perform poorly on and disperse from plants exposed to methyl jasmonate. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 137:143–152.
- Sarmento RA, Lemos F, Bleeker PM, Schuurink RC, Pallini A, Oliveira MGA, Lima ER, Kant M, Sabelis MW & Janssen A (2011) A herbivore that manipulates plant defence. *Ecology Letters* 14:229–236.
- Spanos GA & Wrolstad RE (1990) Influence of processing and storage on the phenolic composition of Thompson seedless grape juice. *Journal of Agricultural & Food Chemistry* 38:1565-1571.
- Spletzer ME & Enyedi AJ (1999) Salicylic acid induces resistance to *Alternaria solani* in hydroponically grown tomato. *Phytopathology* 89:722–727.
- Stout MJ, Thaler JS & Thomma BPHJ (2006) Plant-mediated interactions between pathogenic microorganisms and herbivorous arthropods. *Annual Review of Entomology* 51:663–689.
- Stout MJ, Workman K V & Duffey SS (1996) Identity, spatial distribution, and variability of induced chemical responses in tomato plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 79:255–271.
- Stout MJ, Zehnder GW & Baur ME (2002) Potential for the use of elicitors of plant resistance in arthropod management programs. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 51:222–235.
- Stout MJ, Fidantsef AL, Duffey SS & Bostock RM (1999) Signal interactions in pathogen and insect attack: systemic plant-mediated interactions between pathogens and herbivores of

- the tomato, *Lycopersicon esculentum*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 54:115–130.
- Takabayashi J, Dicke M, Takahashi S, Posthumus MA & Van Beek TA (1994) Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *Journal of Chemical Ecology* 20:373–386.
- Thangavelu R, Palaniswami A, Doraiswamy S & Velazhahan R (2003) The effect of *Pseudomonas fluorescens* and *Fusarium oxysporum* f. sp. cubense on induction of defense enzymes and phenolics in banana. *Biologia Plantarum* 46:107-112.
- Thaler JS (1999) Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature* 399:686–688.
- Thaler JS, Agrawal AA & Rayko H (2010) Salicylate-mediated interactions between pathogens and herbivores. *Ecology* 91:1075–1082.
- Thaler, JS.; Fidantsef, AL.; Bostock RM (2002) Antagonism between jasmonate- and salicylate-mediated induced plant resistance: Effects of concentration and timing of elicitation on defense-related proteins, herbivore, and pathogen performance in tomato. *Journal of Chemical Ecology* 28:1131–1159.
- Thaler JS, Owen B & Higgins VJ (2004) The role of the jasmonate response in plant susceptibility to diverse pathogens with a range of lifestyles. *Plant Physiology* 135:530–8.
- Thaler JS, Karban R, Ullman DE, Boege K & Bostock RM (2002) Cross-talk between jasmonate and salicylate plant defense pathways: Effects on several plant parasites. *Oecologia* 131:227–235.
- Thaler JS, Stout MJ, Karban R & Duffey SS (1996) Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *Journal of Chemical Ecology* 22:1767–1781.
- Thaler JS, Stout MJ, Karban R & Duffey SS (2001) Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecological Entomology* 26:312–324.
- Vlot AC, Dempsey DA & Klessig DF (2009) Salicylic Acid, a multifaceted hormone to combat disease. *Annual Review of Phytopathology* 47:177–206.

- War AR, Paulraj MG, Ahmad T, Buhroo AA, Hussain B, Ignacimuthu S & Sharma HC (2012) Mechanisms of plant defense against insect herbivores. *Plant Signaling & Behavior* 7:1306–20.
- Wu J & Baldwin IT (2010) New insights into plant responses to the attack from insect herbivores. *Annual Review of Genetics* 44:1–24.
- Zhang L, Wang G, Zhang F & Zhu S (2013) Soaking seeds in methyl jasmonate or benzothiadiazole induces resistance to an insect pest and stem decay in *Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 88:715–720.
- Zhang YT, Zhang YL, Chen SX, Yin GH, Yang ZZ, Lee S, Liu CG, Zhao DD, Ma YK, Song FQ, Bennett JW & Yang FS (2015) Proteomics of methyl jasmonate induced defense response in maize leaves against Asian corn borer. *BMC Genomics* 16:224.
- Zhang L, Zhang F, Melotto M, Yao J & He SY (2017) Jasmonate signaling and manipulation by pathogens and insects. *Journal of Experimental Botany* 68:1371-1385.

Tabelas:

Tabela 1 Número médio (\pm erro padrão) de ovos, imaturos e adultos de *Tetranychus urticae* nas médias dos terços em plantas de tomateiro *Solanum lycopersicum* após serem submetidas aos tratamentos: Tween (Tween), jasmonato de metila (MeJA), salicilato de metila (MeSA) e jamonato e salicilato de metila (MeJA/MeSA).

Estágio	Tratamento	Parte			(1)
		Inferior	Média	Superior	
Ovo	Controle	74,42 (15,84)	54,42 (11,76)	11,58 (6,50)	ab
	Tween	113,67 (20,34)	94,33 (27,34)	15,00 (8,42)	a
	MeJA	46,08 (12,65)	63,33 (16,28)	0,50 (0,50)	b
	MeSA	100,17 (28,02)	53,08 (16,36)	4,00 (3,13)	ab
	MeJA/MeSA	54,25 (16,15)	26,75 (8,06)	4,00 (3,08)	b
	(2)	A	A	B	
Imaturo	Controle	93,17 (19,90)	79,33 (25,95)	17,25 (8,75)	ab
	Tween	141,17 (25,95)	115,33 (24,98)	7,50 (4,09)	a
	MeJA	37,67 (9,73)	51,00 (8,56)	0,00 (0,0)	b
	MeSA	65,00 (15,710)	70,42 (18,51)	4,42 (2,46)	b
	MeJA/MeSA	61,67 (17,53)	28,5 (8,46)	13,42 (8,78)	b
	(2)	A	A	B	
Adulto	Controle	8,17 (2,04)	4,92 (1,62)	0,50 (0,33)	b
	Tween	18,42 (5,01)	11,25 (5,95)	2,08 (1,50)	a
	MeJA	4,67 (2,00)	5,42 (1,03)	0,00 (0,00)	b
	MeSA	8,25 (4,13)	7,58 (3,09)	0,42 (0,19)	ab
	MeJA/MeSA	4,25 (1,88)	1,75 (0,58)	0,08 (0,08)	b
	(2)	A	A	B	

(1) tratamentos seguidos de letras minúsculas diferentes na coluna diferem entre si ao nível de 5% de significância pelo teste de Tukey.

(2) partes da planta seguidas de letras maiúsculas diferentes na linha são diferentes entre si ao nível de 5% de significância pelo teste de Tukey

Tabela 2. Média (\pm erro padrão) do efeito de jasmonato e salicilato de metila sobre a quantificação de fenóis solúveis totais e lignina, após 48 horas de aplicação e cinco dias após a liberação de *Tetranychus urticae* em tomateiro *Solanum lycopersicum*. Tween aplicação de Tween mais álcool, MeJA aplicação de jasmonato de metila, MeSA aplicação de salicilato de metila e MeJA/MeSA aplicação de jasmonato e salicilato de metila.

Tratamento	Fenóis Totais $\mu\text{g } 10^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ MF}$		Lignina $\mu\text{g } 10^{-1} \text{ mg}^{-1} \text{ MF}$	
	Média	Média	Média	Média
	Primeira coleta ¹	Segunda coleta ²	Primeira coleta ¹	Segunda coleta ²
Tween	3,80 (0,45) a	2,53 (0,76) a	12,32 (1,02) a	11,63 (2,69)
MeJA	2,52 (0,14) b	1,90 (0,51) b	10,14 (2,84) b	11,50 (2,69)
MeSA	1,92 (0,66) c	2,43 (0,22) a	9,86 (0,29) b	11,49 (1,67)
MeJA/MeSA	2,78 (0,37) b	2,50 (0,18) a	7,62 (1,44) c	9,19 (1,73)
	F = 27,211 <i>P</i> > 0,05	F = 3,471 <i>P</i> = 0,0274	F = 11,74 <i>P</i> > 0,05	F = 2,771 <i>P</i> = 0,058

¹ Primeiro dia coleta realizada após 48 horas da aplicação dos indutores e antes da liberação de *Tetranychus urticae*.

² Coleta realizada após cinco dias da liberação de *Tetranychus urticae*.

Letras minúsculas diferentes na coluna diferem entre si ao nível de 5% de significância pelo teste de Scott Knott ($P \leq 0,05$).

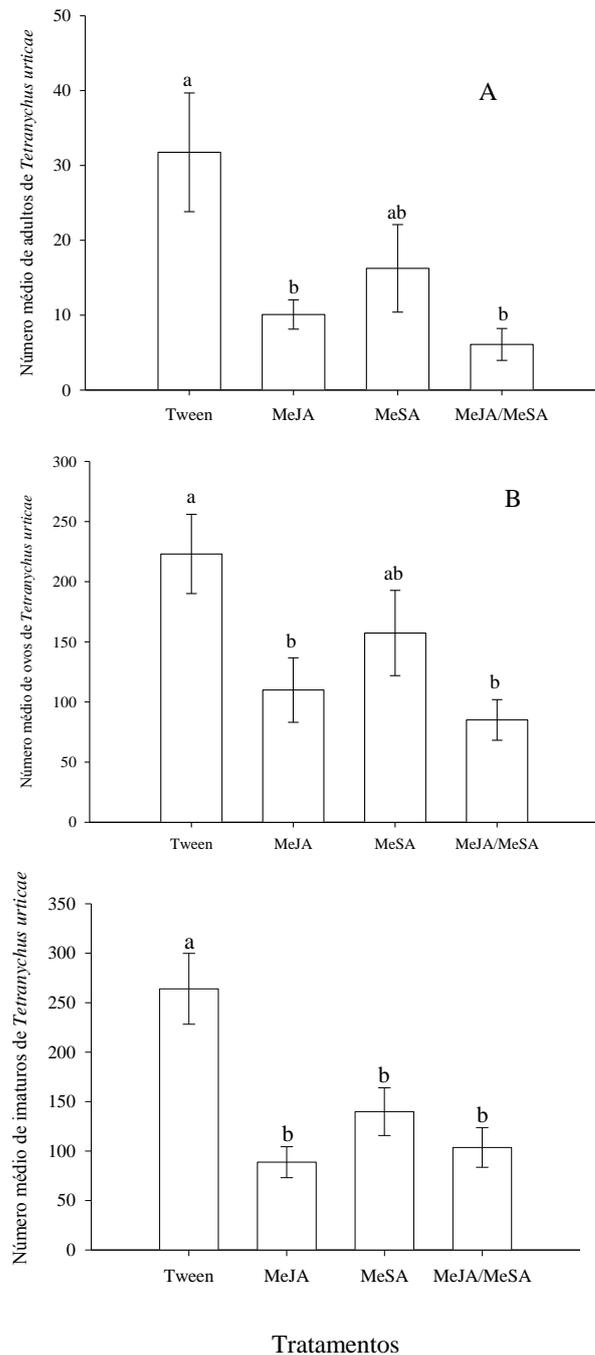


Figura 1 Número médio (\pm erro padrão) de adultos (A); ovos (B) e imaturos (C) de *Tetranychus urticae* encontrados em folhas de tomateiro *Solanum lycopersicum* após serem submetidas aos tratamentos: Tween (Tween), Jasmonato de metila (MeJA), Salicilato de metila (MeSA) e Metil jasmonato mais Metil salicilato (MeJA/MeSA). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de acordo com o Teste de Tukey, a 5% de significância.

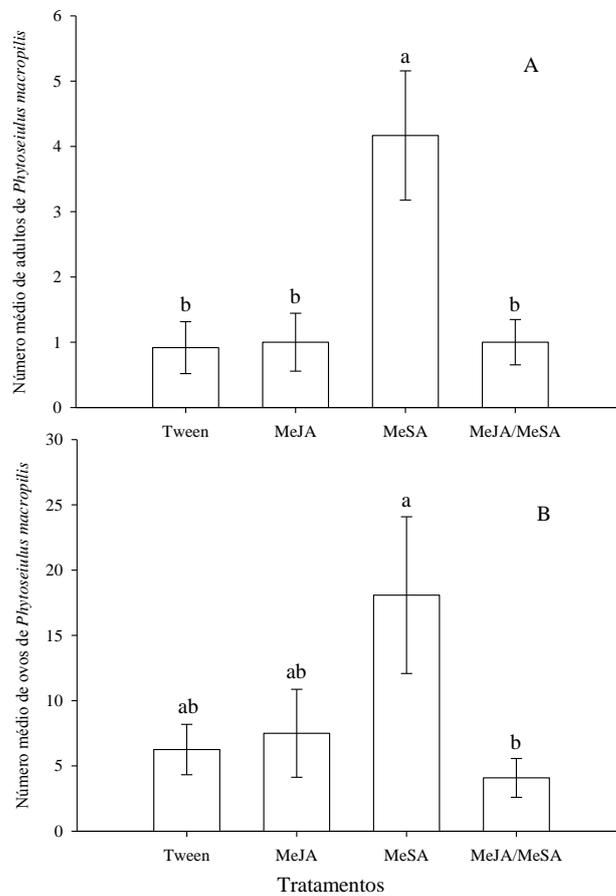


Figura 2 Número médio (\pm erro padrão) de adultos (A) e ovos (B) de *Phytoseiulus macropilis*, recapturados em folhas de tomateiro *Solanum lycopersicum* após serem submetidas aos tratamentos: Tween (Tween), jasmonato de metila (MeJA), salicilato de metila (MeSA) e jasmonato e salicilato de metila (MeJA/MeSA). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de acordo com o Teste de Tukey, a 5% de significância.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O ácaro-rajado *T. urticae* é uma praga que causa prejuízos ao tomateiro e seu controle é difícil por meio do método químico convencional devido a terem a capacidade de desenvolver rapidamente a resistência aos produtos fitossanitários.

Os resultados aqui relatados sugerem que o uso de indutores de resistência em plantas de tomate, como o jasmonato (MeJA) ou salicilato de metila (MeSA), é uma nova tática a reduzir populações de *T. urticae*, seja essa por meio da resistência direta ou atração do ácaro predador.

É necessário ainda estudo do comportamento da resistência induzida por MeJA em tomateiro a outras espécies de pragas que ocorram ao mesmo tempo que o ácaro-rajado e uma investigação mais aprofundada também em condições de campo.

Estudos adicionais também são necessário a fim de conhecer os compostos e determinar se o mecanismo de resistência que está relacionado com a antibiose, não-preferência entre outros, pois a redução na oviposição do ácaro-rajado sugere ser fator nutricional, provavelmente causado pelo aumento de proteínas reguladas pelo ácido jasmônico (AJ).

Esses resultados poderiam ser base para novos estudos no melhoramento genético de planta.