



Universidade Federal do Tocantins
***Campus* de Gurupi**
Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal

MARCELA CRISTINA AGUSTINI CARNEIRO DA SILVEIRA TSCHOEKE

Consequências ecológicas do ataque de plantas de tomate por
Tetranychus evansi

GURUPI - TO
2015



**Universidade Federal do Tocantins
Campus de Gurupi
Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal**

MARCELA CRISTINA AGUSTINI CARNEIRO DA SILVEIRA TSCHOEKE

Consequências ecológicas do ataque de plantas de tomate por
Tetranychus evansi

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Federal do Tocantins como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Renato de Almeida Sarmiento

Co-orientador: Prof. Arnoldus Rudolf Maria Janssen

Co-orientador: Prof. Gil Rodrigues dos Santos

**GURUPI-TO
2015**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Biblioteca da Universidade Federal do Tocantins
Campus Universitário de Gurupi

- T879c** Tschoeke, Marcela C.A.C. Silveira
Consequências ecológicas do ataque de plantas de tomate por *Tetranychus evansi* / Marcela C.A.C. Silveira-Tschoeke. - Palmas, 2015.
86f.
- Tese de Doutorado – Universidade Federal do Tocantins, Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, 2015.
Linha de pesquisa: Fitossanidade.
Orientador: Prof. Renato de Almeida Sarmento.
1. *Tetranychus evansi*. 2. *Tetranychus urticae*. 3. Defesa de plantas. I. Sarmento, Renato de Almeida. II. Universidade Federal do Tocantins. III. Título.

CDD 632.3

Bibliotecária: Glória Maria SoaresLopes - CRB-2 / 592

TODOS OS DIREITOS RESERVADOS – A reprodução total ou parcial, de qualquer forma ou por qualquer meio deste documento é autorizada desde que citada a fonte. A violação dos direitos do autor (Lei nº 9.610/98) é crime estabelecido pelo artigo 184 do Código Penal.

UNIVERSIDADE FEDERAL
DO TOCANTINS



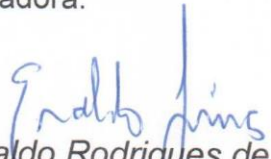
Universidade Federal do Tocantins
Campus de Gurupi
Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal


Defesa nº 09

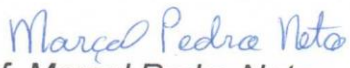
ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE MARCELA CRISTINA AGUSTINI CARNEIRO DA SILVEIRA TSCHOEKE, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM PRODUÇÃO VEGETAL DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO TOCANTINS

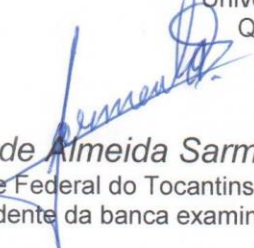
Aos vinte dias do mês de agosto do ano de 2015, às 14:00 horas, na Sala 15 do Bloco BALA II, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Orientador Prof. Renato de Almeida Sarmiento do Campus Universitário de Gurupi/ Universidade Federal do Tocantins, Co-orientador Prof. Arnoldus Rudolf Maria Janssen da University of Amsterdam e do Departamento de Entomologia/Universidade Federal de Viçosa, Prof. Danival José de Souza do Campus Universitário de Gurupi/Universidade Federal do Tocantins, Prof. Eraldo Rodrigues de Lima do Departamento de Entomologia/Universidade Federal de Viçosa, Prof. Marçal Pedro Neto do Campus Universitário de Gurupi/Universidade Federal do Tocantins, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da TESE DE DOUTORADO de MARCELA CRISTINA AGUSTINI CARNEIRO DA SILVEIRA-TSCHOEKE, intitulada "Consequências ecológicas do ataque de plantas de tomate por *Tetranychus evans*". Após a exposição, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo parecer favorável à aprovação, habilitando-o ao título de Doutora em Produção Vegetal. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.


Prof. Arnoldus Rudolf Maria Janssen
University of Amsterdam/Universidade Federal de Viçosa
Co-orientador e Primeiro examinador


Prof. Eraldo Rodrigues de Lima
Universidade Federal de Viçosa
Segundo examinador


Prof. Danival José de Souza
Universidade Federal do Tocantins
Terceiro examinador


Prof. Marçal Pedro Neto
Universidade Federal do Tocantins
Quarto examinador


Prof. Renato de Almeida Sarmiento
Universidade Federal do Tocantins
Orientador e presidente da banca examinadora

Gurupi, 20 de agosto de 2015.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela vida.

A minha família, que tem sido apoio fundamental durante toda caminhada.

Ao meu orientador Prof. Renato Sarmento pela disponibilidade, amizade e por me acolher em seu grupo de pesquisa.

Aos co-orientadores Prof. Arne Janssen e Prof. Gil Santos pelas contribuições ao longo do trabalho.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Aplicada na UFT e do Laboratório de Acarologia na UFV pelas diversas contribuições.

Ao doutorando Ernesto Gonzalo Cañarte Bermudez do Programa de Pós-Graduação em Entomologia da UFV pela caracterização dos espécimes de artrópodes coletados.

A Dra. Renate Krause Sakate, Laboratório de Virologia - UNESP, Brasil, pela identificação da espécie de moscas brancas *B. tabaci*;

Ao Dr. Norton Polo Benito, CENARGEN-EMBRAPA, Brasil, pela identificação da espécie de tripes *F. shultzei*;

A FAPT e ao PROCAD-NF pelo auxílio fornecido a autora.

Aos membros da banca, Prof. Eraldo Lima, Prof. Marçal Neto e Prof. Danival Souza, por terem aceitado contribuir com a revisão deste trabalho.

Agradeço a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

RESUMO GERAL

Os ácaros *Tetranychus evansi* e *Tetranychus urticae* são pragas conhecidas de tomateiros. O ácaro *T. urticae* induz as defesas diretas e indiretas das plantas de tomate. Já a espécie *T. evansi* suprime as defesas diretas e indiretas e protege seu sitio de alimentação com a produção de teia densa. Não se conhece o desempenho de insetos pragas em plantas infestadas por ácaros *T. evansi*. O objetivo deste trabalho foi avaliar, em campo, a colonização de plantas por outros artrópodes após serem infestadas por *T. evansi* ou por *T. urticae*. No primeiro capítulo da tese foram feitos experimentos em campo para avaliar o desempenho de fêmeas de *T. evansi* em plantas de tomate limpas (controle) ou infestadas por *T. evansi* ou infestadas por *T. urticae*. Foi observado que a oviposição de fêmeas de *T. evansi* em plantas infestadas anteriormente por *T. urticae* foi significativamente menor do que observada em plantas limpas ou infestadas antes por *T. evansi*. Também foi avaliada a preferência de artrópodes em cada tratamento. As plantas foram separadas em três tratamentos (planta limpa, infestada com 400 ácaros *T. urticae* ou *T. evansi*) e após 4 dias foram posicionadas em um hexágono, em campo. A maior quantidade de herbívoros foi encontrada em plantas limpas do que em plantas infestadas com *T. urticae* ou com *T. evansi*. Dentre os herbívoros com maior abundância e frequência estavam as moscas brancas *Bemisia tabaci* (Biotipo B). No segundo capítulo foi estudada a preferência das moscas brancas (*B. tabaci*) em plantas limpas ou infestadas por *T. evansi* ou *T. urticae* com e sem teia. As moscas brancas foram encontradas em maior quantidade em plantas limpas ou infestadas por *T. urticae*. No terceiro capítulo foi avaliada a oviposição e desempenho de moscas brancas *B. tabaci* em plantas limpas ou infestadas com ácaros *T. evansi* ou *T. urticae*. As moscas brancas ovipositaram mais em plantas infestadas por *T. evansi* e em plantas limpas. Não houve diferença significativa na taxa de mortalidade de ninfas de moscas brancas entre os tratamentos. Nessa tese foi comprovado que artrópodes em campo evitam plantas infestadas por *T. evansi*.

Palavras-chave: *Tetranychus evansi*; *Tetranychus urticae*; Defesa de plantas; *Bemisia tabaci*.

GENERAL ABSTRACT

The spider mites *Tetranychus evansi* and *Tetranychus urticae* are pests of tomato plants. The species *T. urticae* induces direct and indirect defenses of tomato plants. The species *T. evansi* suppresses direct defenses of tomato plants and protects its feeding site with dense web. The performance of insect pests on plants infested by *T. evansi* mites is not known. The objective of this study was to evaluate the colonization of plants infested by *T. evansi* and *T. urticae* by other arthropods in the field. In the first chapter of this thesis I evaluated the performance of females of *T. evansi* in clean or infested tomato plants by *T. evansi* or *T. urticae*. I observed that the oviposition of *T. evansi* females was significantly lower on plants previously infested by *T. urticae* than on clean or infested plants by *T. evansi*. In another experiment, I evaluated the preference of arthropods in each treatment. Plants were divided into three treatments (clean plant, infested with 400 *T. urticae* or 400 *T. evansi*) and after 4 days they were positioned in a hexagon in the field. The largest amount of herbivores were found on clean plants, than on plants infested by *T. urticae* or *T. evansi*. The whitefly *Bemisia tabaci* (byotype B) was the most abundant herbivore found on the plants. In the second chapter, I studied the preference of whitefly (*B. tabaci*) for clean plants or plants infested by *T. evansi* or *T. urticae* with and without web. The whiteflies were found in greater quantities in clean plants or plants infested by *T. urticae*. In the third chapter, I assessed the oviposition and performance of whitefly *B. tabaci* in clean plants or infested plants with *T. evansi* or *T. urticae*. The whiteflies laid more eggs on plants infested by *T. evansi* and clean plants. There was no significant difference in mortality of whiteflies nymphs between treatments. This thesis has been proved that arthropods in the field avoid plants infested by *T. evansi*, in the field.

Keywords: *Tetranychus evansi*.; *Tetranychus urticae*; Plant defense; *Bemisia tabaci*.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	9
2	ARTRÓPODES NO CAMPO EVITAM PLANTAS INFESTADAS POR TETRANYCHUS EVANSI 15	
1	INTRODUÇÃO.....	15
2	METODOLOGIA.....	18
	2.1 Plantas e insetos.....	18
	2.2 Desempenho.....	19
	2.3 Escolha dos artrópodes no campo.....	19
3	RESULTADOS.....	20
	3.1 Desempenho.....	20
	3.2 Escolha dos artrópodes no campo.....	21
4	DISCUSSÃO.....	28
	4.1 Desempenho.....	28
	4.2 Escolha artrópodes no campo.....	29
5	CONCLUSÕES.....	30
3	A TEIA DE TETRANYCHUS EVANSI INFLUENCIA NA ESCOLHA DE OUTROS HERBÍVOROS EM CONDIÇÕES DE CAMPO.....	31
1	INTRODUÇÃO.....	32
2	MATERIAIS E MÉTODOS.....	34
	2.1 Plantas e insetos.....	34
	2.2 Preferência de moscas brancas.....	34
	2.3 Preferência de tripes.....	37
3	RESULTADOS.....	38
	3.1 Preferência de moscas brancas <i>Bemisia tabaci</i>	38
	3.2 Preferência de tripes <i>Frankliniella shultzei</i>	42
4	DISCUSSÃO.....	43
5	CONCLUSÕES.....	45
4	OVIPOSIÇÃO E DESEMPENHO DE MOSCAS BRANCAS EM PLANTAS INFESTADAS POR TETRANYCHUS EVANSI.....	46
1	INTRODUÇÃO.....	47
2	MATERIAIS E MÉTODOS.....	49
	2.1 Plantas, insetos e ácaros.....	49
	2.2 Preferência de moscas brancas <i>B. tabaci</i>	50
	2.3 Oviposição de moscas brancas <i>B. tabaci</i>	50
	2.4 Desempenho de moscas brancas <i>B. tabaci</i>	50
	2.5 Estatística.....	51
3	RESULTADOS.....	52
4	DISCUSSÃO.....	56
5	CONCLUSÕES.....	59
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	60
5	CONCLUSÃO GERAL.....	72

1 INTRODUÇÃO GERAL

A produção vegetal em agroecossistemas geralmente é composta por plantas melhoradas para atender aos interesses produtivos, e, que a maioria dos cultivos é feito em monoculturas e sob o máximo controle possível dos fatores abióticos e bióticos. Mesmo com tanto “cuidado”, as plantas estão expostas aos desafios de convivência com herbívoros. A interação de milhões de anos entre plantas e insetos herbívoros e constante pressão seletiva em ambos grupos predispôs a co-evolução de ambos. Em cada geração algumas plantas que sobrevivem as infestações de herbívoros por causa de características particulares, que ocorrem por mutações. Essas plantas deixam descendentes com as características de resistência. De forma semelhante a cada mutação em uma população de herbívoros que permita que indivíduos se alimentem de um novo grupo de plantas se estabelece uma nova zona adaptativa. Essa interação constante com modificações que afetam reciprocamente os dois grupos é responsável pela diversidade terrestre e pela co-evolução desses grupos (Ehrlich e Raven 1964).

Durante a co-evolução entre plantas e herbívoros prevaleceram as plantas com mecanismos de defesa que lhes permitiram resistir ou tolerar os ataques por herbívoros. Os mecanismos de resistência das plantas podem ser divididos em defesa direta (Karban e Baldwin 1997, Baldwin e Preston 1999) e defesa indireta (Sabelis et al. 2001). A defesa direta pode se expressar na forma de modificações morfológicas que dificultam o ataque, como os tricomas, espinhos, cera, espessura da epiderme, parede celular e cutícula. Também podem ocorrer modificações fisiológicas, que podem ser constitutivas ou induzidas, como a produção de metabólitos secundários que atuam como toxinas, deterrentes, redutores de digestibilidade e inibidores de proteases, que causam deficiência na absorção de proteínas no intestino dos artrópodes (Kessler e Baldwin 2001, Kessler e Baldwin 2002). As defesas indiretas podem ocorrer por meio da produção e liberação de compostos químicos voláteis pelas plantas infestadas por herbívoros (Turlings e Benrey 1998, Dicke 1999) ou pela presença de recursos que favoreçam a presença ou manutenção dos herbívoros nas plantas (Matos et al. 2006). Os compostos voláteis são percebidos pelos inimigos naturais e contribuem para que os herbívoros

sejam localizados nas plantas e sejam predados, por isso participam da defesa indireta das plantas.

A produção de substâncias de defesa direta induzida tem um custo energético que se ficarem permanentemente ativadas geram um alto custo às plantas. Por isso existem os precursores dentro da planta que precisam ser ativados para iniciar o processo de biossíntese dessas substâncias (Baldwin e Hamilton 2000). A partir do contato entre o herbívoro e a planta são desencadeados eventos que resultam na liberação de substâncias indutoras que irão atuar diretamente ou indiretamente contra o herbívoro.

Os indutores ou elicitores podem ser exógenos ou endógenos. Os exógenos são os que vem dos herbívoros, como as enzimas presentes na saliva deles (Mattiacci et al. 1995), ou fragmentos de microrganismos patogênicos. Os indutores endógenos são moléculas produzidas pela própria planta que se ligam aos receptores das células desencadeando as respostas de defesa. Existem outras formas de desencadear resposta de defesa das plantas, como a presença de ovos nas folhas (Kim et al. 2012), voláteis emitidos pela mesma planta ou de outra planta infestada (Ton et al. 2007) e a vibração de outra planta sendo mastigada (Appel e Coccoft 2014). Após o dano na planta há ativação de uma cascata de sinalização que pode culminar na biossíntese de ácido jasmônico, ácido salicílico, etileno, na produção de inibidores de protease e outras moléculas de defesa. Em plantas de tomate, por exemplo, assim que ocorre o dano, os genes codificadores são expressos e transcritos para síntese de cerca de 20 proteínas de defesa (Bolter 1993, Bergey et al. 1996).

Nem todos os agentes causam as mesmas respostas de defesa das plantas. Sabe-se que os herbívoros sugadores como moscas brancas e afídeos e patógenos biotróficos predominantemente ativam respostas de defesa que dependem do ácido salicílico (Pieterse et al. 2009, Zhang et al. 2009, Thaler et al. 2010, Thaler et al. 2012). Outros herbívoros (mastigadores e o próprio dano mecânico) e patógenos necrotróficos estimulam a produção de ácido jasmônico e etileno (Kessler e Baldwin 2002, Thaler et al. 2012). Já o ácaro *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induz a expressão de genes das duas vias de defesa, ácido jasmônico e salicílico (Li et al. 2002, Ament et al. 2004, Kant et al. 2004). Além do tipo de herbívoro que atacou a planta pode haver variação em relação a defesa induzida em função do ataque simultâneo entre eles, porque existe uma interação

entre as formas de defesa induzida na planta após ataque de herbívoros diferentes (Walling 2000) e até a ativação de mais de uma rota de defesa (De Vos et al. 2005).

Ao nível molecular, as rotas metabólicas do ácido jasmônico e ácido salicílico podem atuar de maneira antagonista, aditiva ou sinérgica (Koornneef e Pieterse 2008). Em alguns casos a ativação da rota do ácido salicílico pode suprimir a expressão de genes de defesa dependentes do ácido jasmônico (Doherty et al. 1988, Thaler et al. 2012). Da mesma forma, a ativação da rota do ácido jasmônico pode suprimir a expressão de genes dependentes do ácido salicílico. Essa relação antagonista pode interferir no controle dos herbívoros por seus inimigos naturais. Por exemplo, a infestação por mosca branca *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae) suprime a síntese de ácido jasmônico induzida pelo ácaro fitófago *T. urticae* e a emissão de (E)- β -ocimeno (volátil que atrai inimigos naturais). Como resultado, a atração do ácaro predador *Phytoseiulus persimilis*, (Acari: Phytoseiidae) (predador de *T. urticae*) fica reduzida (Zhang et al. 2009).

Por causa da pressão de seleção constantes na coexistência entre herbívoros e plantas, as plantas desenvolveram estratégias de defesa contra os herbívoros e os herbívoros também desenvolveram estratégias que permitiram se alimentar e até explorar as substâncias de defesa das plantas. Os herbívoros recebem por meio de seu sistema nervoso múltiplas informações sensoriais (visuais, olfativas, gustativas, táteis) e a partir delas identifica discrimina e escolhe as plantas hospedeiras (Müller 2008, Bleeker et al. 2009). A avaliação sistemática das plantas pelos herbívoros predispõe a seleção dos herbívoros para determinadas espécies de plantas para alimentação (Cornell e Hawkins 2003). Eles desenvolveram também a capacidade de resistir melhor às substâncias de defesa liberadas pelas plantas hospedeiras em que se especializaram (Kant et al. 2015).

A maioria dos herbívoros utiliza todos recursos para seleção, mas há variação entre as espécies, quanto ao tipo de sinalização usado para orientação de longo ou curto alcance, e se os sinais são usados sequencialmente (Finch e Collier 2000, Brévault e Quilici 2010) ou simultaneamente (Jonsson et al. 2007). Bleeker et al. (2009) demonstraram a importância dos voláteis na seleção das plantas hospedeiras pela mosca branca *B. tabaci*. Entretanto, quando as plantas foram cobertas foi observada menor quantidade de moscas brancas sobre elas. Concluíram, portanto, que a localização dos hospedeiros requer uso dos sinais integrados, incluindo pistas visuais.

Quando a planta já está colonizada por herbívoros, as defesas das plantas podem estar induzidas o que tende a afetar negativamente a atração de outros herbívoros (Agrawal e Klein 2000, Mayer et al. 2002, Lu et al. 2004, Chen et al. 2006, Delphia et al. 2007, Lin et al. 2008, Abe et al. 2009, Karban 2011, Soler et al. 2012, Mouttet et al. 2013). No entanto, há variabilidade nas respostas dos artrópodes às plantas danificadas. Em alguns casos, as plantas que tenham suas defesas induzidas permitem aumento na oviposição e atração de outros insetos (Shiojiri et al. 2002, Rodriguez-Saona et al. 2005).

Além da reação da própria planta, os herbívoros recém-chegados podem ter como desafios as interações positivas ou negativas com outros herbívoros e a predação pelos inimigos naturais. Existem interações assimétricas positivas quando há ataque de herbívoros que induzem uma resposta dependente de salicilato e isso não afeta negativamente herbívoros que induzem a resposta dependente do jasmonato, por causa da interferência recíproca de cada uma dessas respostas pela outra (Thaler et al. 2010). A interação interespecífica negativa (competição) pode ser direta ou indireta (mudanças aleloquímicos em função da alimentação prévia por outra espécie) (Denno e Kaplan 2007). A competição entre herbívoros resulta em redução de desempenho, aumento da mortalidade, do tempo de desenvolvimento, do tamanho do corpo e redução no tamanho da população (Denno et al. 1995, Denno e Kaplan 2007).

Há herbívoros que manipulam as defesas das plantas, de forma que eles possam ter vantagens para se estabelecer. A manipulação pode ocorrer por meio da supressão de defesas, que é conhecida em interações patógeno-planta (McDowell e Simon 2008) e, muitas vezes resume-se ao sequestro dos mecanismos regulatórios das plantas pelos patógenos (Kim et al. 2006, Nomura et al. 2006). Um exemplo de manipulação das defesas das plantas é causado por vírus que suprimem a defesa das plantas em favorecimento do seu vetor (*B. tabaci* e *Frankliniella occidentalis*) (Belliere et al. 2005, Zhang et al. 2012). Zhang et al. (2012) demonstraram que o begomovirus TYLCCNV desenvolve uma relação mutualística com seu vetor, a mosca branca (*B. tabaci*), suprime as defesas da planta e aumenta a multiplicação do vetor.

Foi descoberto recentemente que o biótipo de *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae), que atualmente ataca as culturas de tomate no Brasil, é capaz de interferir no estado de defesa de suas plantas-hospedeiras

(Sarmiento et al. 2011a, Sarmiento et al. 2011b, Alba et al. 2015). Foi observado que o desempenho de *T. evansi* aumenta consideravelmente em plantas de tomate anteriormente infestadas por herbívoros desta mesma espécie do que em plantas não infestadas (limpas). Esse resultado está correlacionado a baixa atividade de inibidores de protease em plantas infestadas por *T. evansi*. Além disso, ácaros *T. urticae* tiveram seu desempenho aumentado quando alimentados com folhas de plantas previamente danificadas por *T. evansi*, e teve seu desempenho reduzido quando essas folhas foram infestadas por ácaros da mesma espécie (*T. urticae*) (Sarmiento et al. 2011a). Outro resultado da manipulação de defesas por *T. evansi* foi a não indução da produção dos mesmos produtos voláteis que *T. urticae*. Foi observado que a infestação do ácaro *T. evansi* em plantas de tomate reduz a expressão do gene GGPS1 (Sarmiento et al. 2011a). Esse gene codifica a enzima síntese de geranilgeranil difosfato, que sintetiza o precursor para o TMTT volátil que é atraente para predadores de ácaros formadores de teia.

Observou-se que o ácaro *T. evansi* assim como outros ácaros tetranichideos possuem a capacidade de produzir teia (Gerson 1985) e a usa como estratégia para proteger seu sitio de alimentação e seus ovos de predadores (Lemos et al. 2010, Navajas et al. 2013). Embora sua capacidade de supressão já esteja comprovada, ainda não se conhece a relação desse herbívoro com outros potenciais competidores em campo. O objetivo da tese, portanto, foi avaliar a preferência e desempenho de outros herbívoros, potenciais competidores, em plantas infestadas por *T. evansi*.

Para realização dos experimentos foram usadas plantas limpas, como controle, plantas infestadas por *T. evansi* e plantas infestadas por *T. urticae*. A espécie de ácaros *T. urticae* possui linhagens supressoras de defesa (Kant et al. 2008), entretanto a utilizada no experimento causa indução de defesa. Esta espécie foi utilizada por ser do mesmo gênero e ter a mesma forma de alimentação que a espécie *T. evansi*. Entretanto, diferentemente dela, induz defesas em plantas. Durante todos os experimentos foram feitas repetições para verificar se os ácaros *T. evansi* estavam manipulando as defesas dos tomateiros. No primeiro capítulo da tese foram observados e identificados os artrópodes que visitaram os tomateiros infestados com *T. evansi*, *T. urticae* ou plantas limpas. Dentre os artrópodes coletados nas plantas, dois foram encontrados em maior abundância, *F. schultzei* e *B. tabaci*. No segundo capítulo foi estudada a preferência de *F. schultzei* e *B. tabaci* a

plantas infestadas tanto por *T. evansi* quanto por *T. urticae*, ou plantas limpas. No caso da mosca branca, foram feitos experimentos com ou sem teia. No terceiro capítulo foi acessado o desempenho de indivíduos de *B. tabaci* em plantas infestadas com *T. evansi*, *T. urticae* ou planta limpas.

2 Artrópodes no campo evitam plantas infestadas por *Tetranychus evansi*

Resumo

Plantas infestadas por herbívoros produzem substâncias que atuam como defesas diretas e indiretas. A resposta defensiva da planta e o efeito de tais defesas sobre o desempenho dos herbívoros que as atacam, varia de acordo com a espécie de herbívoro. Sabe-se que o ácaro *Tetranychus urticae* induz as defesas em plantas de tomate e que a espécie *Tetranychus evansi* não induz, entretanto não se sabe quais herbívoros poderiam se aproveitar dessa situação. O objetivo deste trabalho foi avaliar, em campo, a colonização de plantas por outros artrópodes após serem atacadas por *T. evansi*, ou por *T. urticae*. As plantas foram divididas nos tratamentos (infestadas com 400 ácaros *T. evansi*, infestadas com 400 ácaros *T. urticae* e plantas limpas) e posicionadas em um hexágono. Foram avaliadas diariamente durante três dias a quantidade e identificação dos herbívoros visitantes. A maior quantidade de herbívoros foi encontrada em plantas limpas do que em plantas infestadas com *T. urticae* ou com *T. evansi*. Plantas infestadas por *T. evansi* podem ter sido protegidas pela densa teia produzida por este ácaro o que pode dificultar a colonização da planta por outras espécies de herbívoros.

Palavras-chave: *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, defesa de plantas, supressão, mosca branca, tripes

1 Introdução

As plantas geralmente reagem ao ataque de herbívoros por meio de mecanismos de defesa direta e indireta (Walling 2000, Kant e Baldwin 2007). Essas interações podem afetar a relação entre herbívoros e seus inimigos naturais (Karban e Baldwin 1997, Lynch et al. 2006, Kaplan e Denno 2007, Ali e Agrawal 2014).

A defesa direta pode ser constitutiva ou induzida. A defesa direta constitutiva ocorre por meio de mecanismos físicos (tricomas, cutícula) (Pamplona et al. 2002) ou químicos (como por exemplo o teor de acilglicosídeos, zingibereno, 2-tridecanona) da planta (Farrar e Kennedy 1987, Freitas et al. 2002, Gonçalves et al. 2006). Esses

mecanismos de defesa interferem tanto na preferência do herbívoro na escolha do hospedeiro (antixenose), quanto no desenvolvimento posterior de outras fases de vida do herbívoro (antibiose). A defesa direta induzida está relacionada a produção de substâncias deterrentes, como os inibidores de proteases, metabólitos secundários e outras proteínas (Green e Ryan 1972, Kessler e Baldwin 2002, Chen 2008). A defesa indireta está relacionada a liberação de substâncias voláteis que atraem inimigos naturais dos herbívoros que estão nas plantas (Kant et al. 2008).

Os compostos de defesa variam em função do grupo botânico, estágio fisiológico da planta (Raghava et al. 2010, Proffit et al. 2011) e exposição da planta a estresses múltiplos (fatores bióticos e abióticos) (Anderson et al. 2004, Atkinson et al. 2015). Os ácidos jasmônico, salicílico e o etileno são os principais fitormônios relacionados a defesa direta das plantas (Wu e Baldwin 2010) e sua produção varia dependendo do herbívoro que infestou a planta (Felton e Tumlinson 2008). Sabe-se que o dano causado pelos insetos mastigadores ativa a via de sinalização do ácido jasmônico e que insetos sugadores e biotróficos ativam a via do ácido salicílico (Heidel e Baldwin 2004, Vlot et al. 2009). A infestação por ácaros herbívoros, como *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae), induz a produção conjunta de ácido jasmônico e salicílico (Ozawa et al. 2000, Kaloshian e Walling 2005, Alba et al. 2015).

Pode ocorrer interferência aditiva, negativa ou sinérgica entre as vias de sinalização de ácido jasmônico e salicílico (Koornneef e Pieterse 2008, Pieterse et al. 2009). A interferência negativa pode causar a suscetibilidade das plantas a herbívoros diferentes da infestação inicial. Zhang et al. (2009) mostrou que a infestação por moscas brancas (*B. tabaci*), em plantas de feijão (*Phaseolus lunatus*), diminuiu a atração de predadores, suprimiu a liberação de ácido jasmônico e por isso melhorou o desempenho reprodutivo de ácaros (*T. urticae*).

Não só o ataque por múltiplas espécies de herbívoros altera a produção de substâncias de defesa pelas plantas, como há diferença em função da sequência de infestação (Agrawal e Klein 2000, Mouttet et al. 2013). Em tomateiros infestados por pulgões (*Macrosiphum euphorbiae*) e lagartas (*Spodoptera exigua*) observou-se que os pulgões suprimiram 27% dos genes expressos com a infestação das lagartas. Quando houve infestação prévia por pulgões, as lagartas suprimiram 66% dos genes já expressos pelos pulgões (Rodriguez-Saona et al. 2010).

As fêmeas de herbívoros de qualquer espécie são selecionadas para evitar plantas induzidas porque podem ser danosas ao desenvolvimento futuro de sua prole (Dicke e Loon 2000, Poelman et al. 2008), mas essa escolha também depende do risco de predação (Shiojiri et al. 2002). Shiojiri e Takabayashi (2003) observaram que os lepidópteros da espécie *Plutella xylostella* preferiram ovipositar em plantas já infestadas pela espécie *Plutella rapae* do que em plantas não infestadas. Foi observado também que o parasitoide de *Pl. xylostella*, *Cotesia plutellae* é mais atraído a plantas infestadas somente com seu hospedeiro do que infestada com as duas espécies de lepidópteros. Atribuiu-se, portanto, a preferência de oviposição de *Pl. xylostella* em plantas já induzidas por *P. rapae* devido ao menor risco de predação. Rodriguez-Saona et al. (2005) mostraram que fêmeas lepidópteras, *S. exigua*, preferiram ovipositar em plantas infestadas pelo pulgão *M. euphorbiae*, que é de outra guilda de alimentação. A infestação múltipla causa liberação de voláteis diferentes aos que são comuns em ataques por uma única espécie e conseqüentemente dificulta a identificação e localização das presas pelos predadores e parasitoides.

A qualidade da planta está relacionada a indução de suas defesas diretas que podem diminuir o desempenho dos herbívoros (Chen et al. 2005, Kant et al. 2008). Entretanto essas defesas podem ser diminuídas. Belliure et al. (2005), Belliure et al. (2010) e Zhang et al. (2012) mostraram que os insetos vetores de vírus tiveram melhor desenvolvimento em plantas infestadas por vírus, porque o vírus suprime a defesa das plantas em benefício do vetor.

A maioria dos herbívoros, como algumas linhagens de *T. urticae*, induz defesas em tomateiros (Kant et al. 2004, Kant et al. 2008) e tem desempenho reprodutivo negativamente afetado em plantas modificadas para maior expressão de ácido jasmônico (Chen et al. 2006). Entretanto existem outros, como *Tetranychus evansi* Baker & Pritchard (Acari: Tetranychidae), que podem manipular estes mecanismos (Sarmiento et al. 2011a, Alba et al. 2015). O ácaro *T. evansi* é originário da América do Sul e é uma importante praga de solanáceas e tem sido observado, por disseminação, em muitas partes do mundo nos últimos 10 anos (Boubou et al. 2012). Esta espécie manipula defesas da planta de tal forma que o desempenho deste ácaro e outros herbívoros é maior em plantas infestadas por *T. evansi* do que em plantas limpas (Sarmiento et al. 2011a).

A alimentação por *T. evansi* resulta na supressão da expressão de genes envolvidos nas defesas diretas e na emissão de compostos voláteis implicados nas defesas indiretas da planta (Sarmiento et al. 2011a, Ataíde 2013, Alba et al. 2015). Esta supressão pode ser menos vantajosa para *T. evansi* porque outros herbívoros podem se alimentar da planta com defesa suprimida e ter melhor desempenho reprodutivo na presença do supressor (Alba et al. 2015). O outro herbívoro na mesma planta pode ser um competidor pelos mesmos recursos que *T. evansi*. Até então nada se sabe sobre o efeito da manipulação de defesas de plantas de tomate por *T. evansi* sobre os ataques de outros artrópodes no campo.

2 Metodologia

Os experimentos foram conduzidos entre outubro de 2013 e janeiro de 2015 no Município de Gurupi, TO (11°48'29"S, 48°56'39"W, a 280 m de altitude). O clima da região é o tropical do tipo Aw segundo Köppen (BRASIL, 1992), com duas estações bem definidas no ano: chuvosa, com precipitação pluviométrica média em torno de 1000 mm e umidade relativa do ar média de 80%, durante os meses de novembro a abril; e seca, com precipitação de 80 mm, e umidade relativa do ar média de 60%, de maio a outubro. A temperatura média anual da região é de $26 \pm 0,3^\circ\text{C}$.

Foram realizados dois experimentos, no primeiro foi avaliada a manipulação das defesas das plantas por ácaros, no segundo foi avaliada a colonização de plantas com defesas induzidas e não induzidas por artrópodes no campo.

2.1 Plantas e insetos

Os ácaros *T. evansi* e *T. urticae* foram obtidos em 2012 provindos da Universidade Federal de Viçosa. As moscas brancas foram coletadas de plantas de tomate no campo da Universidade Federal do Tocantins. As sementes de tomate (*Solanum lycopersicum* var Santa Clara I-5300) foram semeadas em vasos plásticos (3.6L) que continham uma mistura de solo + esterco bovino (3: 1) e fertilizantes (NPK 4-14-8). Eles foram mantidos dentro de uma gaiola em uma estufa até os 45 dias de idade, com pelo menos quatro folhas completamente expandidas. Subsequentemente, as plantas foram usadas para a criação de ácaros ou para os

experimentos. *Tetranychus evansi* foi criado em folhas de tomate (var. Santa Clara I-5300). *Tetranychus urticae* foi criado em folhas de tomate (mesma variedade) e folhas de feijão (*Cajanus cajan*). Ambos foram acondicionados em uma sala de clima (25°C; L12E12).

2.2 Desempenho

O objetivo deste experimento foi avaliar se os ácaros (*T. evansi* e *T. urticae*) podem manipular as defesas das plantas. Para este experimento foi usada a mesma metodologia usada por Sarmento et al. (2011a) para verificar se os ácaros *T. evansi* suprimem as defesas de tomateiros. As plantas de tomate com 45 dias de idade foram infestadas com 400 ácaros (*T. evansi* ou *T. urticae*) ou mantidas limpas. Após 7 dias, foram feitos discos (2cm) dos folíolos de plantas infestadas com *T. evansi*, com *T. urticae* e de plantas limpas e colocada uma fêmea de *T. evansi* (adultos há 2 dias) em cada disco. Foi usada apenas uma fêmea por folíolo para verificar a oviposição de cada fêmea o uso de mais de uma fêmea poderia implicar em outros efeitos que poderiam interferir nos resultados. A taxa de oviposição de fêmeas em discos nos três tratamentos foi observada durante quatro dias com uso de um estereomicroscópio. O experimento foi repetido quatro vezes.

Os resultados foram analisados por meio de um modelo de efeitos mistos lineares com a repetição como um efeito aleatório e uma distribuição de erro Poisson.

2.3 Escolha dos artrópodes no campo

O objetivo deste experimento foi determinar se os níveis de defesa produzidos de plantas de tomate afetam a atração e / ou manutenção de artrópodes nessas plantas. Para medir essa atração, foram usados os três tratamentos: (i) plantas infestadas por *T. urticae* (defesa induzida), (ii) plantas infestadas por *T. evansi* (defesa não induzida) e (iii) plantas limpas (controle). As plantas infestadas receberam 100 ácaros em cada folha (400 ácaros, como na metodologia do experimento anterior) e foram mantidas dentro de uma gaiola, durante 4 dias previamente à montagem do experimento no campo, de acordo com cada tratamento. Em trabalhos anteriores esse período foi definido como suficiente para

produção ou supressão de substâncias de defesa imediata e intermediária e até tardia nas plantas (Alba et al. 2015). Também foi verificado em experimentos preliminares que após os 4 dias havia maior infestação de artrópodes, tanto dos ácaros quanto de insetos, nas plantas (dados não mostrados). Após os 4 dias, as plantas foram levadas ao campo para execução do experimento. Como no experimento anterior, o período total de avaliação foi de 7 dias, porque após os 4 dias em gaiola, as plantas foram colocadas em campo e observadas durante mais 3 dias, totalizando os 7 dias.

Na área experimental (campo) foram distribuídas seis plantas (duas de cada tratamento) de forma equidistante em um hexágono ($\emptyset = 80$ centímetros), com os tratamentos intercalados. O experimento foi repetido seis vezes para que todos os tratamentos ocupassem todas as posições por duas vezes (Janssen 1999).

Os artrópodes presentes em cada planta foram coletados durante três dias, de manhã e à tarde, com um aspirador manual. Todos os artrópodes foram levados ao laboratório e identificados, utilizando uma lupa e chaves morfológicas para separar em nível de ordem. Foi calculada a frequência e abundância em que os indivíduos de cada espécie foram observados nas plantas. A frequência foi calculada pelo número de vezes que cada indivíduo foi observado nas plantas. A abundância foi calculada pelo número de cada indivíduo dentre o total de indivíduos coletados.

Os herbívoros mais abundantes foram enviados para Cenargen-Embrapa e Laboratório de Virologia - UNESP para identificação das espécies. O número total de artrópodes foi analisado utilizando um modelo misto generalizado – GLM ou modelo misto de efeitos lineares – LME deixando a repetição como um efeito aleatório, ambos com distribuição de erro Poisson.

3 Resultados

3.1 Desempenho

Não foi observada diferença significativa entre a taxa de oviposição de fêmeas de *T. evansi* em discos de plantas limpas e discos de plantas infestadas com indivíduos da mesma espécie. No entanto, observou-se que a taxa de oviposição dessas fêmeas foi menor em discos de plantas previamente infestadas por *T. urticae* do que em discos de plantas limpas ou em plantas infestadas por *T. evansi* (LME

$F_{(2,12)} = 7,72$, $p=0,007$, Fig. 1). Apesar de não ter observado supressão nos experimentos realizados, estes resultados confirmam que as defesas induzidas em nossa variedade de tomate estavam intactas e que *T. evansi* não induziu as defesas das plantas.

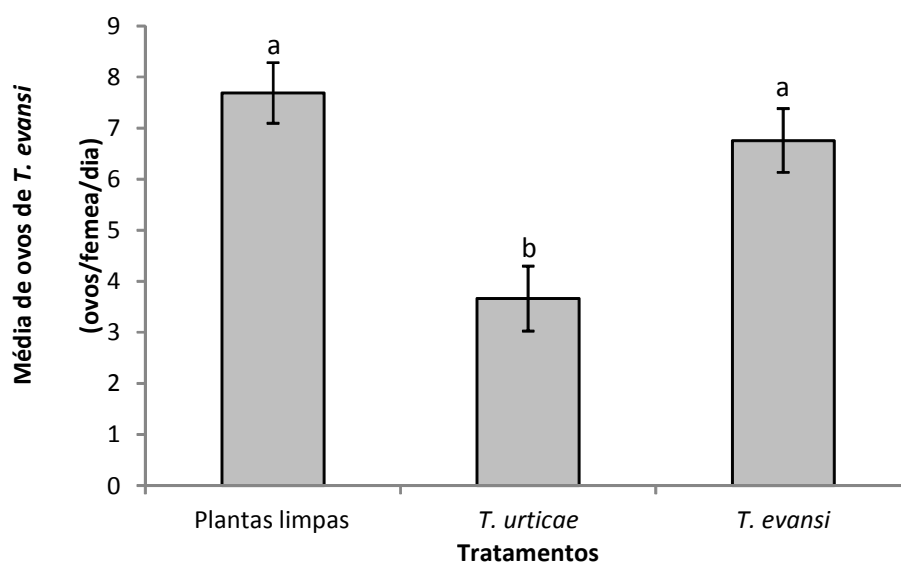


Figura 1 Desempenho de *T. evansi*. A média de oviposição de *T. evansi* (\pm EP, quatro plantas, 100 ácaros por planta) em folhas de tomate que foram previamente infestadas por *T. evansi*, *T. urticae* ou em plantas limpas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre a média diária do número de ovos deixados durante 4 dias por *T. evansi* em discos de plantas limpas ou previamente infestados por *T. evansi* ou por *T. urticae*. Foram feitas 6 repetições. As médias foram comparadas com LME e distribuição de erros de Poisson.

3.2 Escolha dos artrópodes no campo

A atração e manutenção de artrópodes nas plantas foram avaliados em tomateiros infestados por diferentes herbívoros (planta infestada por *T. evansi*, *T. urticae*) e plantas limpas. Foram coletados 2.145 artrópodes nas plantas (Tabela 1). Destes, 93,6% eram herbívoros, 3,7% predadores e 2,5% foram classificados como indivíduos com hábitos alimentares desconhecidos. Foram coletados 357 (\pm se 21,88) herbívoros, em média, por repetição.

Tabela 1 Descrição dos artrópodes coletados em tomateiros, independente do tratamento. Hábito alimentar, frequência e abundância.

Artrópodes	Hábito alimentar	Quantidade de indivíduos	Frequência (%)	Abundância (indivíduos/total coletado)
Hemiptera				
Mosca branca	h	567	68,52	0,26
Cigarrinha	h	22	9,26	0,01
Percevejos	h	14	6,48	0,01
Afídeos	h	17	6,02	0,01
Cochonilha	h	12	4,63	0,01
Arachnida				
Aranhas	p	73	26,85	0,03
Orthoptera				
Grilo (Acrididae)	h	5	1,85	0,00
Grilo (Tetigonidade)	h	9	3,70	0,00
Diptera				
Moscas (dípteros drosofilídeos)	nd	29	9,26	0,01
Outros dípteros	nd	23	7,87	0,01
Dípteros fitófagos	h	1	0,46	0,00
Coleoptera				
Bezouros (Crysolmelidae)	h	5	2,31	0,00
Thysanoptera				
Tripes	h	1355	72,69	0,63
Lepidópteros	h	5	2,31	0,00
Hymenoptera				
Outros himenópteros	p	2	0,93	0,00
Formigas	p	4	1,85	0,00
Colêmbolos	nd	1	0,46	0,00
Psocópteros	nd	1	0,46	0,00
TOTAL	--	2145	--	1,00

Hábito alimentar dos artrópodes: h= herbívoros; p = predadores; nd = não definido

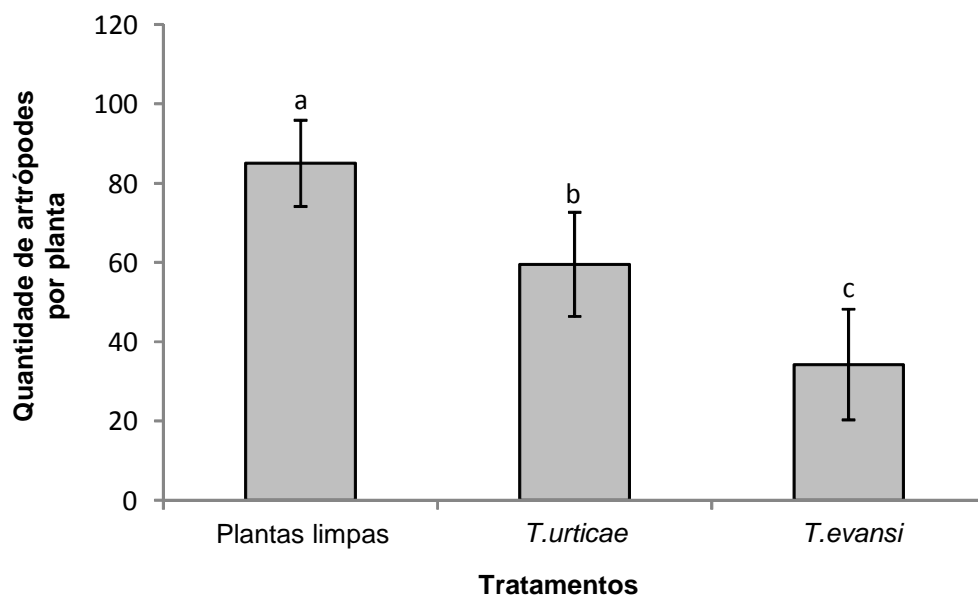
Os artrópodes que tiveram maior abundância e frequência foram as moscas brancas (*Bemisia tabaci*, Gennadius, Homoptera: Aleyrodidae, biótipo B) e tripes (*Frankliniella schultzei*, Trybom, Thysanoptera: Thripidae) (Tabela 1).

Foi encontrada maior quantidade de artrópodes nas plantas limpas do que em plantas infestadas por *T. urticae* e *T. evansi* (LME $F_{(2,13)} = 13,18$ $p = 0.0007$, Fig. 2A). Para os herbívoros houve diferença entre os tratamentos (LME, $F_{(2,13)} = 14,15$ $p = 0,0005$, Fig.2B). Maior quantidade de herbívoros foi encontrada em plantas limpas do que em plantas infestadas com *T. urticae* ou *T. evansi*. Os predadores não mostraram preferência entre os tratamentos (LME: $F_{(2,13)} = df: 0,38$ $p = 0,68$, Fig.3).

Dentre os herbívoros, tripes e moscas brancas (*B. tabaci*), foram predominantes (tabela 1). Na comparação entre plantas limpas, plantas infestadas por *T. urticae* e plantas infestadas por *T. evansi*, a maioria dos tripes foi encontrada em plantas limpas (LME, $F_{(2,13)} = 5,31$ $p = 0,02$, Fig. 4A). Foi observada diferença significativa na quantidade de moscas brancas coletadas nas plantas entre os tratamentos (LME, $F_{(2,13)} = 26,64$ $p < 0,0001$, Fig. 4B). A maioria das moscas brancas foi coletada em plantas limpas. Houve diferença também entre plantas infestadas por *T. urticae* e por *T. evansi*. Dentre esses dois últimos, plantas infestadas por *T. urticae* atraíram mais moscas brancas que plantas infestadas por *T. evansi*.

Menor quantidade de herbívoros foram encontrados em plantas infestadas por *T. evansi* do que em plantas limpas ou em plantas infestadas por *T. urticae*, no campo. As plantas infestadas por *T. evansi* são protegidas pela teia densa produzida por essa espécie de ácaros, o que pode impedir que outros herbívoros ataquem as plantas.

(A) Artrópodes coletados



(B) Herbívoros coletados (todas espécies)

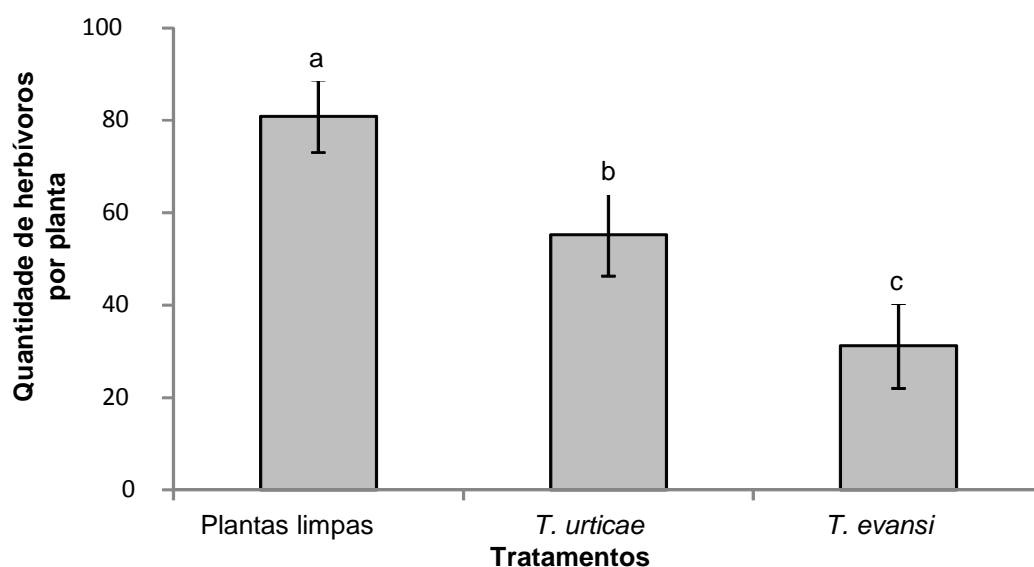


Figura 2 (A) Quantidade de artrópodes (\pm EP) encontrados em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. (B) Quantidade de herbívoros (\pm EP) encontrados em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre o número de espécimes coletados em plantas limpas ou em plantas infestadas por *T. evansi* ou plantas infestadas por *T. urticae*. Os dados correspondem a média das 6 repetições. As médias foram comparadas com LME, com a repetição como fator aleatório e distribuição de erros de Poisson.

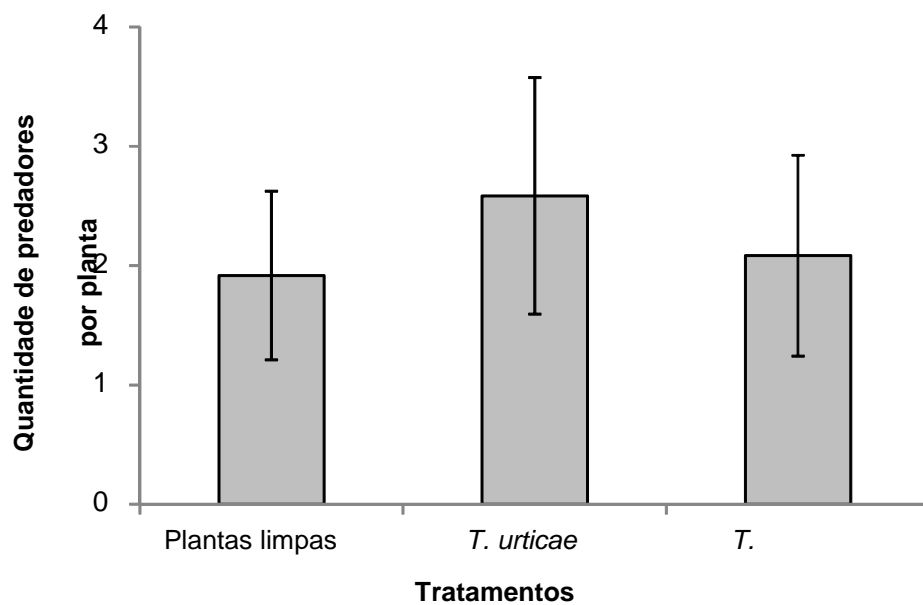
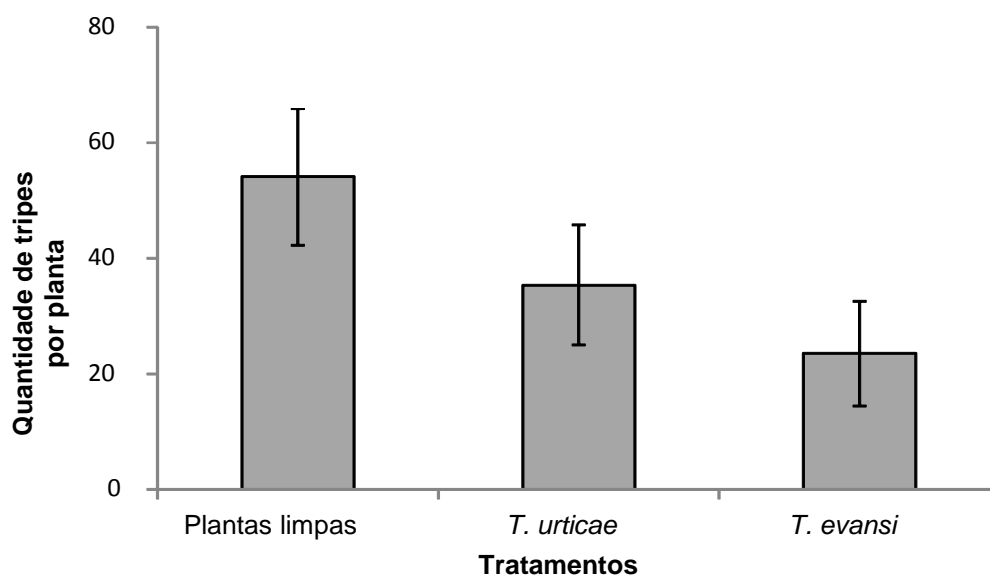


Figura 3 Quantidade de predadores (\pm EP) encontrados em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. Os dados correspondem a média das 6 repetições. As médias foram comparadas com LME, com a repetição como fator aleatório e distribuição de erros de Poisson.

(A) Tripes



(B) Moscas brancas

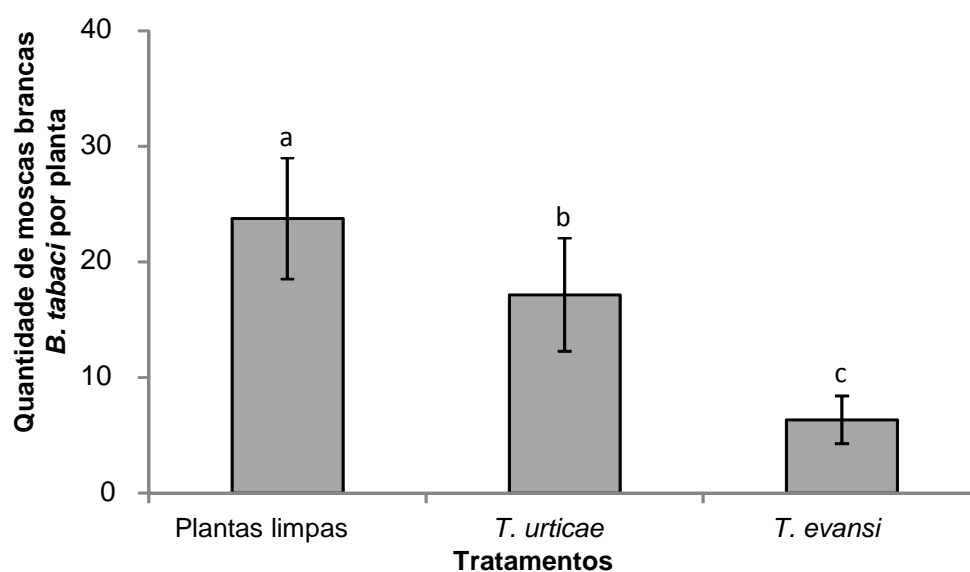


Figura 4 (A) Quantidade de tripes (\pm EP) encontrada em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. (B) Quantidade de moscas brancas *B. tabaci* (\pm EP) encontrada em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre o número de espécimes coletados em plantas limpas ou em plantas infestadas por *T. evansi* ou plantas infestadas por *T. urticae*. Os dados correspondem a média das 6 repetições. As médias foram comparadas com LME, com a repetição como fator aleatório e distribuição de erros de Poisson.

Não foi observada interação significativa entre a posição e tratamentos na quantidade de herbívoros encontrados nas plantas (LME, $F_{(5,13)} 1,95$ p 0,15, Fig. 5). Em plantas limpas foi encontrada a maioria de herbívoros, independente da posição, mas a diferença entre os outros dois tratamentos foi alterada, dependendo da posição. A maioria dos herbívoros foram encontrados em plantas posicionadas ao norte da libertação, onde havia um fragmento de floresta a 50 metros do campo experimental. Essa proximidade pode ter influenciado o número de herbívoros nestas posições. Apesar de não encontramos diferença entre os tratamentos, observou-se a tendência de herbívoros atacarem mais plantas limpas do que outras plantas. No desenho experimental, a posição das plantas foi mudada a cada repetição para que o efeito de posição sobre os tratamentos fosse controlada (Janssen 1999).

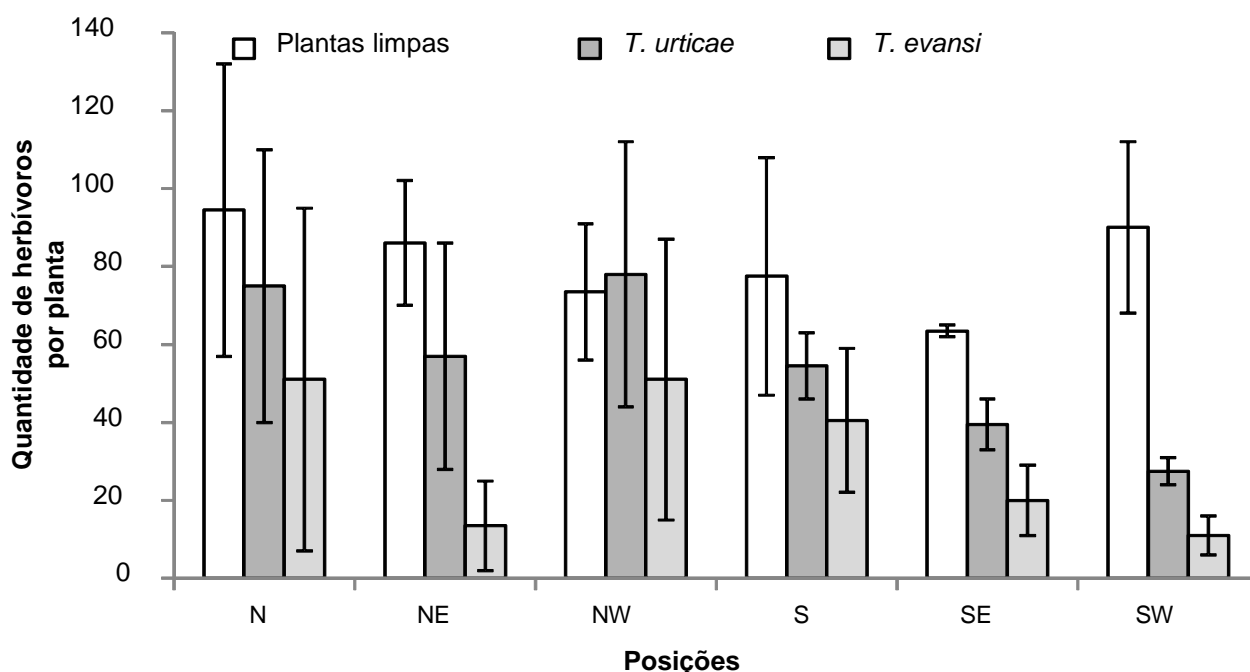


Figura 5 Quantidade de herbívoros (\pm EP) coletados em cada posição (N = Norte, NE = nordeste, NW = noroeste, S = sul, SE = sudeste, SW = sudoeste) em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. Os dados correspondem a média das 6 repetições.

4 Discussão

4.1 Desempenho

Fêmeas do ácaro *T. evansi* ovipositaram menos em plantas infestadas previamente por *T. urticae* (Fig.1). A infestação por *T. urticae* em folhas de tomateiro ativa a via octadecanoide e a transcrição de genes de defesa inclusive os responsáveis pela produção de ácido jasmônico e inibidores de protease (Li et al. 2002, Kant et al. 2004, Kawazu et al. 2012, Alba et al. 2015) e dos genes responsáveis pela produção de ácido salicílico (Kant et al. 2004, Kawazu et al. 2012). Mesmo que haja linhagens de *T. urticae* que possam não induzir defesas diretas (Kant et al. 2008), ou até suprimir parte delas (Alba et al. 2015), a linhagem utilizada neste trabalho possivelmente induz a produção de ácido jasmônico e de inibidores de proteinase. A produção de substâncias de defesa pode ser uma das razões para explicar a menor oviposição de fêmeas de *T. evansi* em plantas previamente infestadas por *T. urticae*.

No caso da infestação por *T. evansi* em folhas de tomateiro, foi observado por outros autores que a linhagem utilizada inibe simultaneamente as respostas de ácido jasmônico e ácido salicílico (Sarmiento et al. 2011a, Alba et al. 2015, Oliveira et al. 2015). Neste trabalho não foi observada a supressão, observou-se que *T. evansi* não induz as defesas. Isso pode ser explicado pela quantidade de ácaros que foi usada na infestação das plantas ao mesmo tempo e também pelas condições de campo (climáticas) em que o experimento foi desenvolvido.

Em trabalhos anteriores (Sarmiento et al. 2011a) foi observado que *T. evansi* suprime as defesas das plantas de tomate, entretanto usaram infestação de duas folhas com 100 ácaros por folha. No presente experimento também foram usados 100 ácaros por folha, contudo em todas as 4 folhas. Estes resultados sugerem que a supressão de defesas de plantas por *T. evansi* depende do número de ácaros que atacam a planta ao mesmo tempo. Com uma alta infestação ainda não há indução das defesas e as plantas podem ainda ser um alimento interessante para outros herbívoros. Entretanto com a alta infestação os ácaros não conseguiram suprimir as defesas.

Neste trabalho as plantas ficaram em gaiolas, em casa de vegetação, após infestação. Houve durante o período experimental variação de temperatura e umidade relativa do ar que pode alterar a resposta da planta quanto a indução de defesa (Wang et al. 2003). Em média, no campo experimental em Gurupi –TO, região Norte do Brasil, região em que foi feito o estudo, a temperatura variou diariamente cerca de 11 graus (média de 35,1°C a 23,1°C), diferente da variação controlada em sala climatizada ($\pm 3^{\circ}\text{C}$) onde outros experimentos já foram feitos (Sarmiento et al. 2011a). Essa condição climática pode ter causado alguma indução de defesas tanto em plantas limpas quanto em plantas infestadas por *T. evansi*.

Semelhante ao que ocorre em infestações com insetos de diferentes guildas alimentares, a resposta da planta a estresses múltiplos (bióticos e abióticos), é diferente do que para apenas estresse por fatores bióticos. Em particular, os genes das vias de sinalização que controlam as respostas de stress bióticos e abióticos podem interagir e antagonizar um a outra (Wang et al. 2003). A resposta das plantas a uma combinação de estresses bióticos e abióticos pode resultar em efeitos aditivos, negativos ou interativos de cada uma das respostas individuais (Atkinson et al. 2015). Em nossos experimentos as plantas estiveram em campo e em casa de vegetação não climatizada, expostas a variações de temperatura que podem ter atuado como fatores de estresse.

A alta temperatura na casa de vegetação pode ter desencadeado produção de substâncias ativadoras de genes de defesa que interferiram no efeito dos ácaros *T. evansi* na planta. Embora não tenha sido medido neste trabalho, os genes ativados por estresse abiótico (Mittler 2002) podem ter interferido na taxa de oviposição dos ácaros em plantas limpas e plantas infestadas por *T. evansi*. No caso das plantas infestadas por *T. urticae*, que já estavam induzidas o efeito pode ter sido aditivo.

4.2 Escolha artrópodes no campo

No campo, as plantas infestadas por *T. evansi* atraíram menor quantidade de herbívoros que plantas infestadas por *T. urticae* ou plantas limpas (Fig. 2). Pelos resultados obtidos nos testes de desempenho, considera-se que neste trabalho as plantas não induzidas (plantas limpas ou infestadas com *T. evansi*) tinham melhor

qualidade nutricional que as plantas induzidas (infestadas por *T. urticae*) (Fig. 1). Mesmo assim, no campo, quando os herbívoros tiveram opções de escolha (plantas limpas ou plantas infestadas com *T. urticae* ou infestadas com *T. evansi*) foram encontrados em menor quantidade em plantas não induzidas por *T. evansi*. Sugerimos que este resultado diferente tenha ocorrido por que os herbívoros têm desempenho menor em plantas infestadas em função da presença da teia.

No caso dos predadores, nos três dias de avaliação e coletas em campo foram recolhidos poucos espécimes identificados como predadores (Tab. 1). Uma razão pode ser a falta de predadores na área. Não houve diferença significativa na quantidade observada entre os tratamentos.

Não foi observada interação significativa entre os tratamentos e as posições (Fig. 5). Apesar de não encontrarmos diferença significativa entre os tratamentos, observou-se a tendência de herbívoros atacarem mais plantas limpas do que outras plantas. No desenho experimental, a posição das plantas foi mudada a cada repetição para que o efeito de posição sobre os tratamentos fosse controlada (Janssen 1999). A maioria dos herbívoros foram encontrados em plantas posicionadas ao norte da libertação, onde havia um fragmento de floresta a 50 metros do campo experimental. Essa proximidade pode ter influenciado o número de herbívoros nesta posição.

Para estudos futuros, sugere-se (1) comparar a preferência dos principais artrópodes encontrados (*B. tabaci* e *F. schultzei*) em plantas infestadas com *T. evansi*, *T. urticae* e plantas limpas sem a interferência de outros herbívoros. (2) Comparar a preferência dos herbívoros em plantas com teia e sem teia e verificar se sem a presença da teia há aumento da preferência pelas plantas infestadas por *T. evansi*.

5 Conclusões

As plantas limpas atraem mais artrópodes e herbívoros que plantas infestadas por ácaros, em campo. As plantas infestadas por *T. evansi* resultam em taxa de oviposição de co-específicos semelhante a encontrada em plantas limpas.

3 A teia de *Tetranychus evansi* influencia na escolha de outros herbívoros em condições de campo

Resumo

O ataque de artrópodes herbívoros nas plantas geralmente induz as defesas o que altera a qualidade nutricional e causa a liberação de voláteis que podem atrair ou repelir, entre outros artrópodes, herbívoros competidores. Os ácaros *Tetranychus urticae* e *Tetranychus evansi* são conhecidas pragas de tomateiros e apesar de serem do mesmo gênero e terem a mesma forma de alimentação, causam reações diferentes nas plantas. A espécie *T. urticae* induz as defesas diretas e indiretas em tomateiros e produz teia menos densa que *T. evansi*. A espécie *T. evansi* é conhecida por suprimir defesas diretas e indiretas em tomateiros. Neste capítulo foi avaliada a preferência de insetos herbívoros a tomateiros que foram infestados com *T. evansi* com a presença da teia ou após a retirada de ácaros e teia. Para comparação do efeito de plantas com as defesas suprimidas e plantas com as defesas induzidas, no experimento foram utilizadas plantas infestadas com *T. evansi*, plantas infestadas com *T. urticae* e plantas limpas. As plantas foram posicionadas em um hexágono, dentro de uma gaiola, e foram liberados insetos herbívoros em jejum (100 moscas brancas, *Bemisia tabaci* ou 100 tripes, *Frankliniella shultzei*). Nos experimentos com moscas brancas os testes foram feitos primeiro em plantas com a teia produzida pelos ácaros *T. evansi* e *T. urticae* para verificar se haveria diferença na preferência das moscas brancas em plantas dos três tratamentos com a presença da teia (nas plantas infestadas). Depois os testes foram feitos com os mesmos três tratamentos, mas sem a teia. Observou-se que não houve diferença entre a quantidade de *F. shultzei* coletados nas plantas dos três tratamentos. As moscas brancas *B. tabaci* preferiram plantas limpas a plantas infestadas tanto por ácaros *T. evansi* quanto por ácaros *T. urticae*. Quando foi retirada a teia não houve preferência entre os tratamentos. Concluiu-se que a teia produzida por ácaros *T. urticae* e *T. evansi* interfere na escolha de *B. tabaci* no campo.

Palavras-chave: *Tetranychus evansi*, *Tetranychus urticae*, competição interespecífica, mosca branca, teia

1 Introdução

A seleção da planta por herbívoros está relacionada a percepção do herbívoro, por meio de informações sensoriais, para encontrar plantas de melhor qualidade (Finch e Collier 2000, Bruce et al. 2005, Müller 2008). A qualidade do hospedeiro ideal para o herbívoro varia em função de fatores relacionados às plantas, como defesas constitutivas (Resende et al. 2009, Maluf et al. 2010) e induzidas (Agrawal et al. 2000, Agrawal 2005, Karban 2011). Outros fatores como a presença de outros herbívoros nas plantas, que causam interações intra e interespecíficas podem influenciar na seleção das plantas como hospedeiras. A presença de herbívoros em uma planta pode causar deslocamento de uma das espécies (Reitz e Trumble 2002), busca por uma alimentação ou local de oviposição diferente (Kaplan e Denno 2007), ou busca por uma espécie diferente de planta hospedeira (Denno et al. 1995).

O ácaro *Tetranychus evansi* tem a capacidade de suprimir as defesas das plantas (Sarmiento et al. 2011a, Ataíde 2013, Alba et al. 2015, Oliveira et al. 2015), tem alta taxa de reprodução, rápido crescimento (Sarmiento et al. 2011a, Sarmiento et al. 2011b) e a capacidade de atingir o máximo padrão de desenvolvimento em altas temperaturas, comuns ao clima tropical (Navajas et al. 2013). Essa espécie suprime as defesas diretas em folíolos de tomateiros (Sarmiento et al. 2011a) e em em feijão (Ataíde 2013). Mesmo com essas características essa espécie de ácaro poderia ser subjugada por outros herbívoros caso não tivesse alguma vantagem competitiva que protegesse seu sítio de alimentação. Sabe-se que essa espécie suprime as defesas diretas da planta somente no folíolo atacado (Sarmiento et al. 2011a, Ataíde 2013) e produz teia que protege o sitio de alimentação e limita o acesso de outros ácaros fitófagos (Sarmiento et al. 2011b).

A produção de teia é uma característica comum aos estágios de ninfa e adultos de ácaros tetraniquídeos e varia em densidade e complexidade de acordo com a espécie (Gerson 1985). A teia produzida por *T. urticae* reduz a atividade fotossintética e a produtividade da planta (Bondada et al. 1995). A presença da teia é citada como fator de atração e permanência por ácaros da mesma espécie (Yano 2008, Fernandez et al. 2012). Em comparação com *T. urticae*, a teia produzida pelo ácaro *T. evansi* é muito densa e produzida em maior quantidade (De Moraes et al.

1987, Sarmiento et al. 2011b), serve para proteção dos ovos de *T. evansi* dos predadores (Lemos et al. 2010) e como refúgio para ovos de predadores (Lemos et al. 2015).

Dentre os herbívoros que poderiam se aproveitar da supressão de defesas causada por *T. evansi* estão tripes (*Frankliniella schultzei*) e moscas brancas (*Bemisia tabaci*) (Tabela 1, Cap. 1). A espécie de tripes *F. schultzei* é polífaga (Milne e Walter 1997), reconhecida como praga chave em tomateiro (Haji et al. 1998) e também já foi citada como predadora de ovos de *T. urticae* em algodoeiro (Wilson et al. 1996). Além da relação de predação com *T. urticae*, outra espécie de tripes, *Frankliniella occidentalis*, utiliza a teia de *T. urticae* como refúgio (Pallini 1998, Venzon et al. 2000). Foi observado que larvas de tripes preferiram partes não cobertas por teia quando não havia presença de predadores, mas na presença de pistas de seus inimigos naturais *Neoseiulus cucumeris* ou *Orius laevigatus* os tripes procuraram refúgio na teia de *T. urticae* (Pallini et al. 1998, Venzon et al. 2000)

O outro herbívoro observado com alta frequência e abundância nos experimentos de preferência, citados no capítulo 1, foi a mosca branca *B. tabaci*. Essa espécie também é polífaga e considerada praga chave em tomateiros. É importante não só pelos danos diretos que causa, mas também pela transmissão de viroses às plantas resultando em perda de produtividade, aborto de flores e frutos e morte das plantas (Brown 1994).

Já foi relatado que *T. urticae* pode se beneficiar da supressão de defesas causada por *T. evansi* (Sarmiento et al. 2011a). Entretanto quando são deixados crescer na mesma planta, *T. urticae* é negativamente afetado por *T. evansi* e uma das causas que explicam essa interação é a presença da teia produzida por *T. evansi* (Sarmiento et al. 2011b). No Capítulo 1 dessa tese foi observado que o ácaro *T. evansi* não induziu as defesas da planta de tomate. Não se sabe se as espécies de herbívoros mais frequentes e abundantes nos experimentos de campo (*B. tabaci* e *F. schultzei*), também resultado do Capítulo 1, tem preferência por plantas infestadas pelo ácaro *T. evansi*. Portanto o objetivo deste trabalho foi avaliar a preferência de herbívoros à plantas limpas ou infestadas por *T. evansi* (defesas não induzidas) e *T. urticae* (defesas induzidas) com a presença de ácaros e teia nas plantas ou após a retirada de ácaros e teia das plantas.

No capítulo 1 desta tese foi observado que a maioria dos artrópodes, dentre eles os herbívoros, foram coletados em plantas limpas (não infestadas). Dentre as

plantas infestadas, foi observada maior quantidade em plantas infestadas com *T. urticae*. A partir deste resultado surgiram as perguntas: qual a preferência dos herbívoros que foram coletados em maior abundância (*B. tabaci* e *F. schultzei*) nos experimentos anteriores entre plantas limpas ou infestadas por *T. evansi* ou *T. urticae*? A teia produzida pelos ácaros *T. evansi* e *T. urticae* interfere na preferência dos herbívoros?

2 Materiais e Métodos

Neste trabalho foram realizados experimentos para avaliar a preferência de tripses por plantas limpas ou infestadas com *T. urticae* ou com *T. evansi* e a preferência de moscas brancas a plantas limpas ou infestadas com *T. urticae* ou com *T. evansi* dentro de gaiolas de voal para ter controle e evitar o acesso de outros artrópodes e a saída das moscas brancas.

2.1 Plantas e insetos

Os ácaros (*T. evansi* e *T. urticae*) foram obtidos em 2012 provindos da Universidade Federal de Viçosa. As moscas brancas (*Bemisia tabaci*) e os tripses (*Frankliniella schultzei*) foram coletados de plantas de tomate no campo da Universidade Federal do Tocantins. As sementes de tomate (*Solanum lycopersicum* var Santa Clara I-5300) foram semeadas em vasos plásticos (3.6L) que continham uma mistura de solo, esterco bovino (3: 1) e fertilizantes (NPK 4-14-8). Eles foram mantidos dentro de uma gaiola em uma estufa até os 45 dias de idade, com, pelo menos, quatro folhas completamente expandidas. As plantas foram usadas para a criação de ácaros ou moscas brancas e tripses ou para os experimentos. As espécies *T. evansi*, *T. urticae* e *F. schultzei* foram criadas em uma sala climatizada (25°C; L12D12). As moscas brancas foram criadas em plantas de tomate (mesma variedade) em uma gaiola dentro de uma estufa.

2.2 Preferência de moscas brancas

Para este experimento, as plantas foram preparadas em três tratamentos: (i) plantas infestadas por *T. urticae* (defesa induzida), (ii) plantas infestadas por *T. evansi* (defesa não induzida) e (iii) plantas limpas (controle). As plantas infestadas receberam 100 ácaros em cada folha e foram mantidas dentro de uma gaiola, durante 4 dias, separadas por tratamento. Após os 4 dias, as plantas foram levadas ao campo para execução do experimento.

Na área experimental (campo) foram distribuídas seis plantas (duas de cada tratamento) de forma equidistante em um hexágono ($\emptyset = 80$ centímetros), com os tratamentos intercalados (Fig. 1). O experimento foi repetido seis vezes para que todos os tratamentos ocupassem todas as posições por duas vezes (Janssen 1999). As plantas receberam os mesmos três tratamentos (plantas limpas, plantas infestadas por *T. evansi*, plantas infestadas por *T. urticae*), e foram alocados no hexágono, dentro de uma gaiola (Fig.1).

Foram coletadas 100 fêmeas adultas de mosca branca da criação, com ajuda de um aspirador manual, no dia anterior ao experimento. Cada fêmea foi posicionada em uma ponta de pipeta fechada com um alfinete de metal e posicionadas em um suporte (Nomikou et al. 2003). As moscas brancas ficaram de 14 a 15 horas em jejum dentro da gaiola de criação. No dia seguinte, pela manhã, as moscas brancas foram liberadas de dentro das pontas de pipeta, pela remoção do alfinete de metal, com ajuda de um ímã (Meng et al. 2006). Foram recapturadas com o aspirador manual, a cada hora, durante 8 horas.

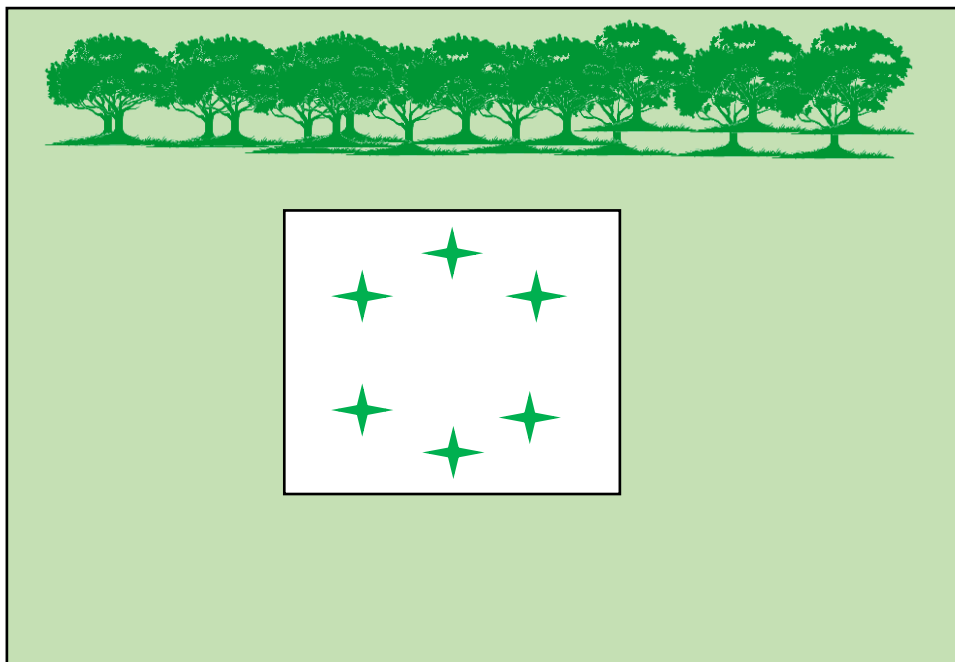
Em outro experimento, as plantas foram preparadas tal como acima, mas a teia produzida pelos ácaros e os ácaros foram removidos com ajuda de um pincel de cerdas macias. Um pincel semelhante foi passado nas plantas limpas para simular o efeito da manipulação que foi feita com os outros tratamentos. Foram feitas seis repetições para cada um dos experimentos.

Um experimento semelhante com quatro plantas e apenas dois tratamentos (plantas infestadas por *T. evansi* x plantas infestadas por *T. urticae*), com e sem teia, como acima, foi feito para avaliar a preferência de moscas brancas aos dois tratamentos. Este experimento foi replicado oito vezes.

A proporção de moscas brancas em cada tratamento foi calculada pela divisão do número de moscas coletadas em cada tratamento (média das duas plantas) pela soma de todas as moscas brancas recolhidas de todas as plantas de

cada. Estas proporções foram analisadas usando um GLM com distribuição de erros de Poisson.

(A)



(B)

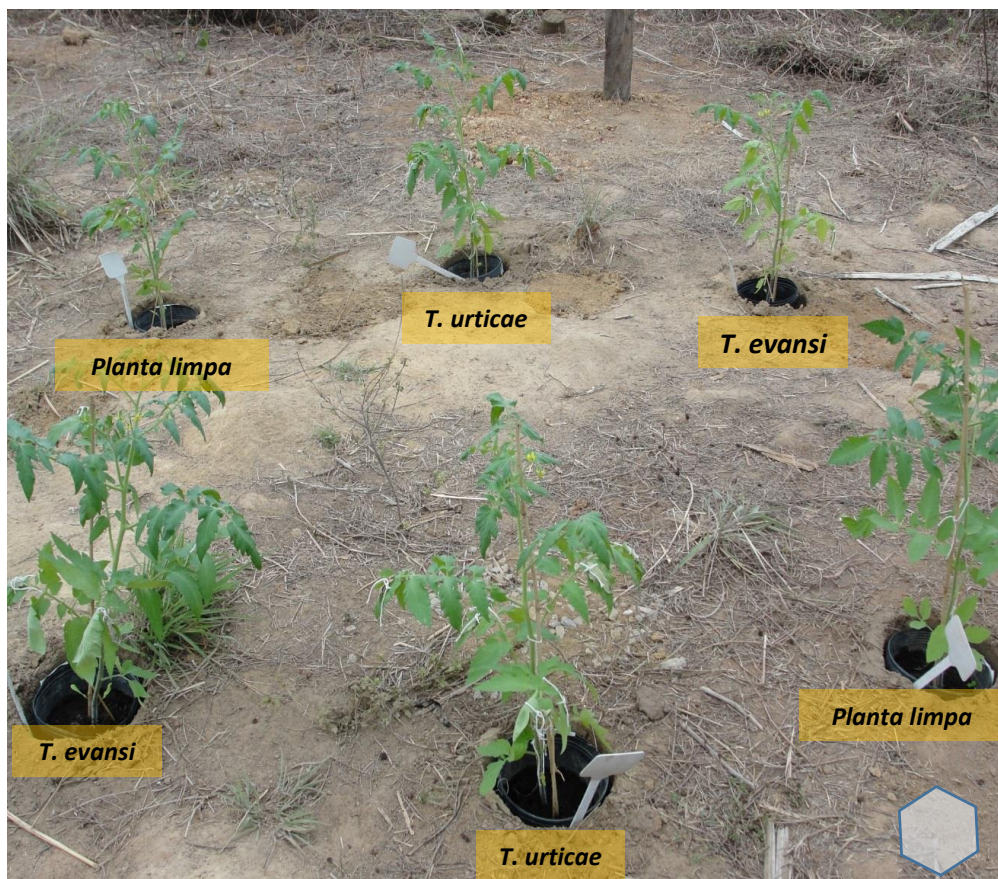


Figura 1 (A) Esquema que representa a localização da área experimental. A estrutura onde as plantas foram posicionadas em hexágono estava em uma área em que havia pastagem a Leste, Oeste e Sul. Ao Norte havia uma mata nativa com árvores de cerrado. (B) Esquema da distribuição das plantas em hexágono e os tratamentos intercalados plantas limpas, plantas infestadas com *T. evansi* e plantas infestadas com *T. urticae*. Os herbívoros *F. shultzei* e *B. tabaci* foram liberados no centro do hexágono. Havia duas plantas de cada tratamento.

2.3 Preferência de tripes

Para avaliar a preferência de tripes as plantas também foram preparadas em três tratamentos (i - plantas infestadas por *T. urticae*, ii - plantas infestadas por *T. evansi* e iii - plantas limpas). As plantas infestadas receberam 100 ácaros em cada folha e foram mantidas dentro de uma gaiola, durante 4 dias, separadas por tratamento. Após os 4 dias, as plantas foram levadas ao campo para execução do experimento.

Na área experimental (campo) foram distribuídas seis plantas (duas de cada tratamento) de forma equidistante em um hexágono ($\emptyset = 80$ centímetros), com os tratamentos intercalados (Fig. 1). O experimento foi repetido seis vezes para que todos os tratamentos ocupassem todas as posições por duas vezes (Janssen 1999).

Os tripes foram coletados da criação, com ajuda de um aspirador manual, colocados em grupos de 20 indivíduos (não foi verificado o sexo) em tubo de ensaio tampado com algodão úmido e deixados em jejum na sala de criação por 14 a 15 horas (Pallini et al. 1999). Pela manhã foram liberados dentro da gaiola, no centro do hexágono, 100 tripes e recapturados com o aspirador manual, durante 8 horas.

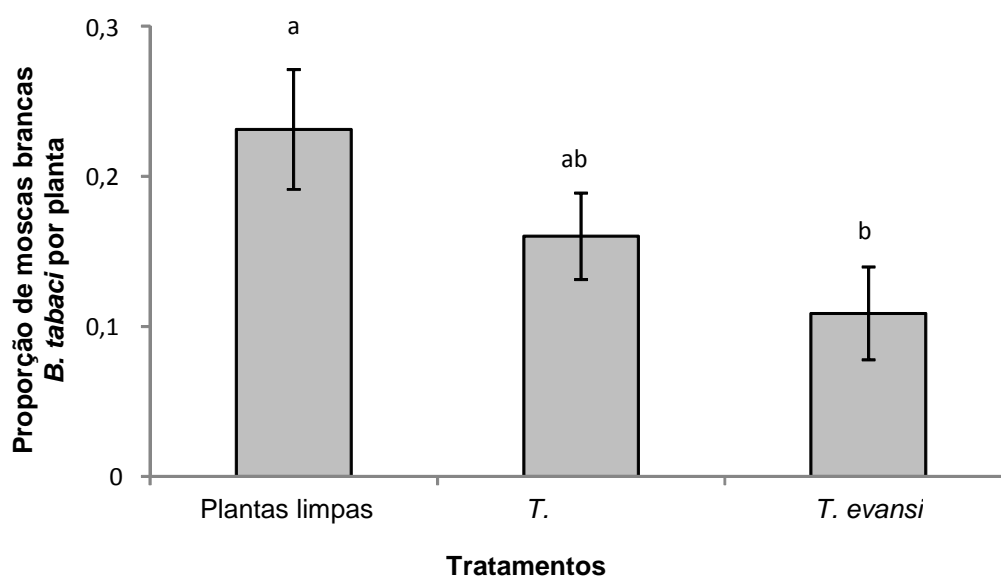
A proporção de tripes foi calculada pela soma de todos os tripes recolhidos de todas as plantas de cada repetição e estas proporções foram analisadas usando um GLM com distribuição de erros de Poisson.

3 Resultados

3.1 Preferência de moscas brancas *Bemisia tabaci*

A preferência de *B. tabaci* para as plantas limpas ou infestadas com ácaros *T. urticae* ou *T. evansi* foi avaliada quando as plantas infestadas continham a teia dos ácaros. A proporção de moscas brancas foi significativamente diferente entre os tratamentos (GLM: $F_{(2,33)} = 3,89$ $p = 0,03$, Fig. 2A). Houve menos moscas brancas sobre plantas infestadas por *T. evansi* do que em plantas limpas. Não houve diferença na proporção de moscas brancas em plantas infestadas por *T. urticae* e plantas limpas, nem entre plantas infestadas por *T. urticae* e infestadas por *T. evansi*. Quando a teia foi removida não foi observada diferença significativa na proporção de moscas brancas recapturadas entre tratamentos (GLM Deviance 0,01 $p = 0,24$, Fig. 2B). A maior quantidade de moscas brancas foi coletada na primeira hora de avaliação do experimento (Fig. 3).

(A) Com teia



(B) Sem teia

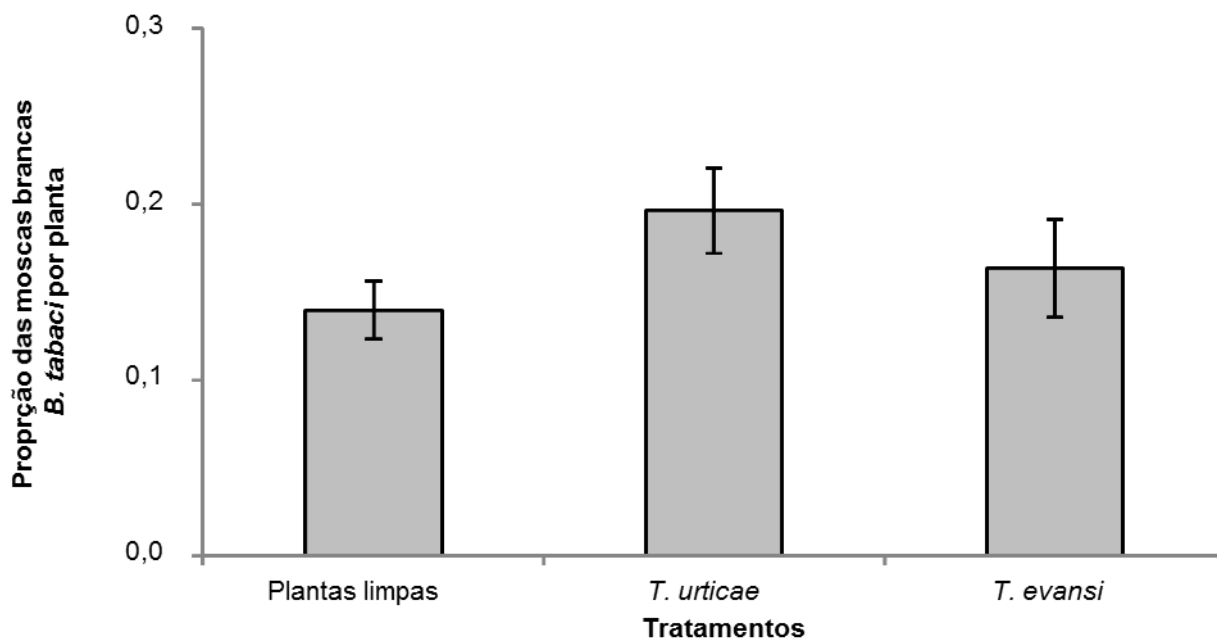


Figura 2 (A) Proporção de moscas brancas, *Bemisia tabaci*, (\pm EP) recapturadas em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*. (B) Proporção de moscas brancas (\pm EP) recapturadas em plantas que foram infestadas com *T. evansi* ou *T. urticae* sem teia. Nos experimentos com teia e sem teia (A, B) foi feita a média por repetição. Resultados de 6 repetições para cada experimento.

Quando foram comparados apenas dois tratamentos (*T. urticae* e *T. evansi*) em experimento com teia, foi coletada maior proporção de moscas brancas em plantas infestadas por *T. urticae* (GLM Deviance 0,12 $p=0,01$, Fig. 4A).

As moscas brancas não mostraram preferência entre os tratamentos quando a teia foi removida (GLM $F_{(1,30)} = 0,05$ $p = 0,1$ Fig. 4B,).

Em relação a posição dos tratamentos no experimento com três tratamentos e presença de teia, observou-se que as plantas limpas receberam a maioria das

moscas brancas, mas a preferência para os outros dois tratamentos mudou dependendo da posição (GLM: $F_{(2,33)} = 9$, $p = 0,005$, Fig.5).

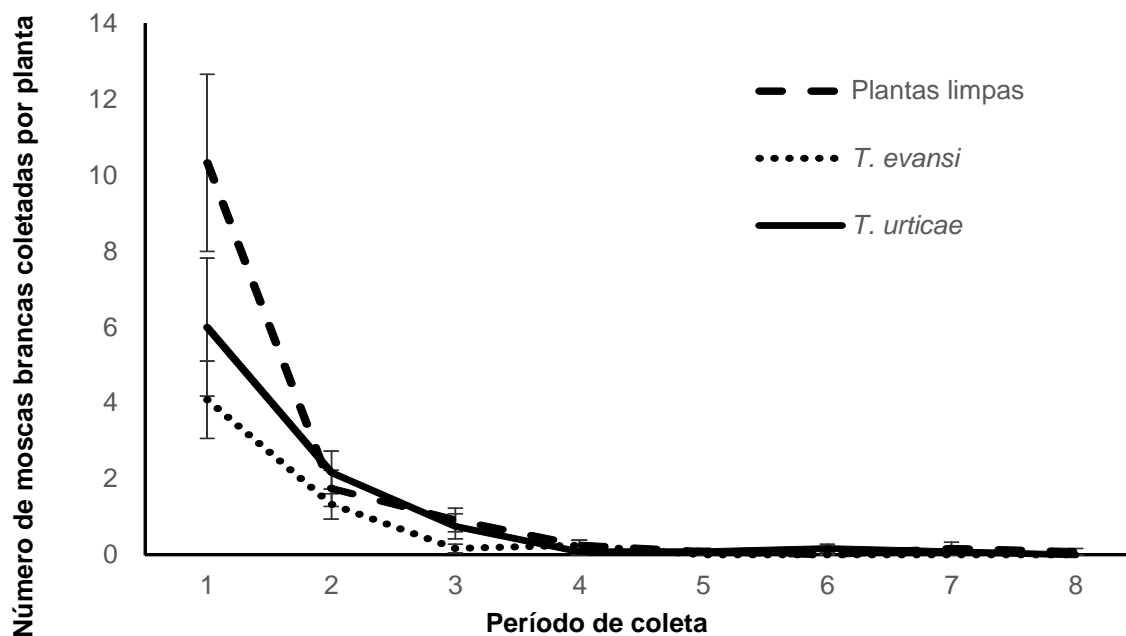
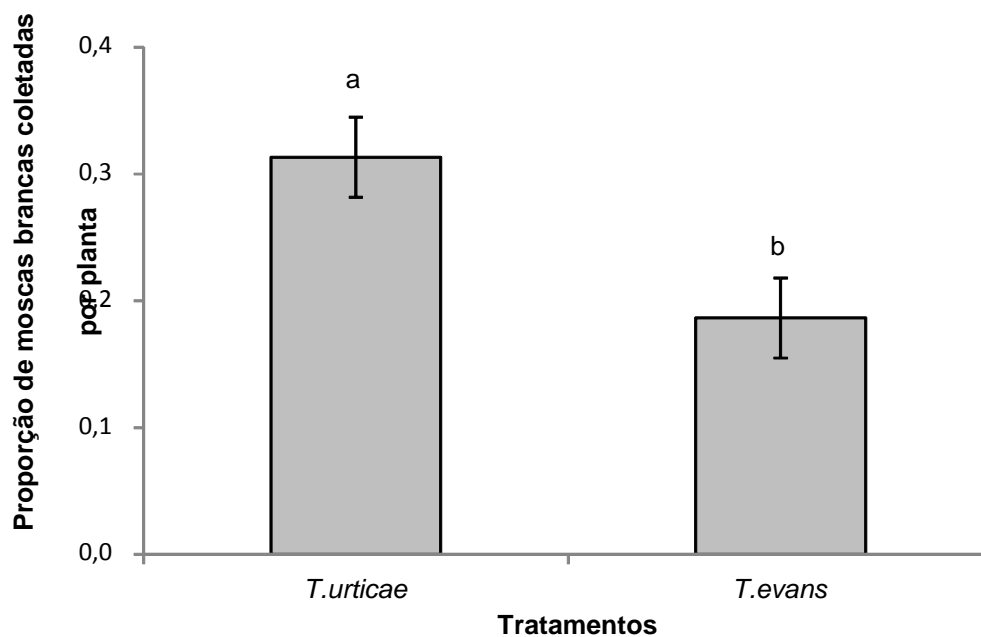


Figura 3 Número de moscas brancas coletadas ao longo do período de coleta (8 horas). Média feita com dados das 6 repetições.

(A) Com teia



(B) Sem teia

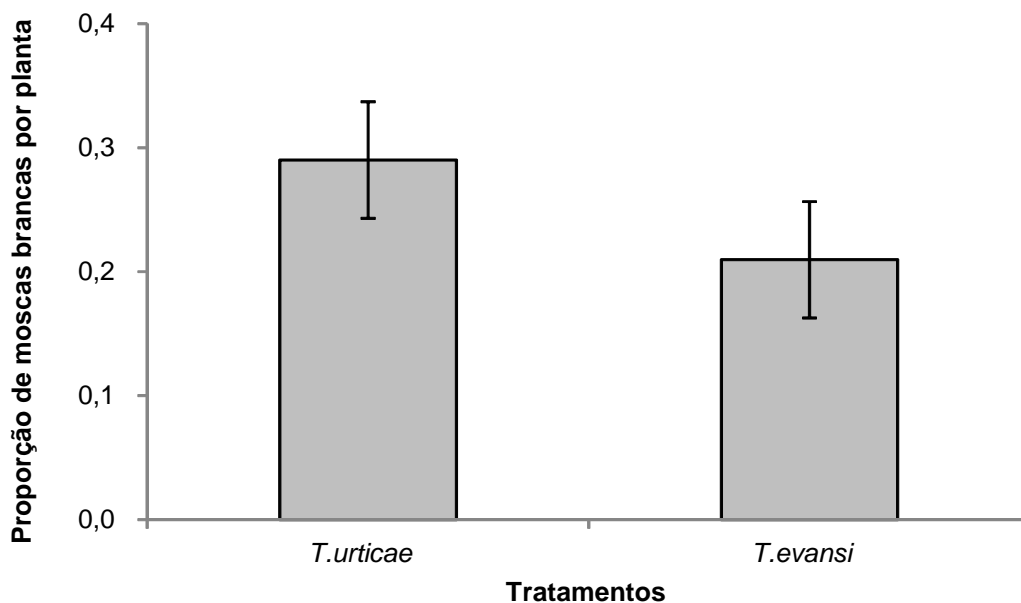


Figura 4 (A) Proporção média de moscas brancas (\pm SE) recapturadas em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou com *T. urticae*. (B) Proporção média de moscas brancas (\pm SE) recapturadas em plantas que foram infestadas (só danos) com *T. evansi* ou com *T. urticae* sem teia. Resultado de 8 repetições para cada experimento.

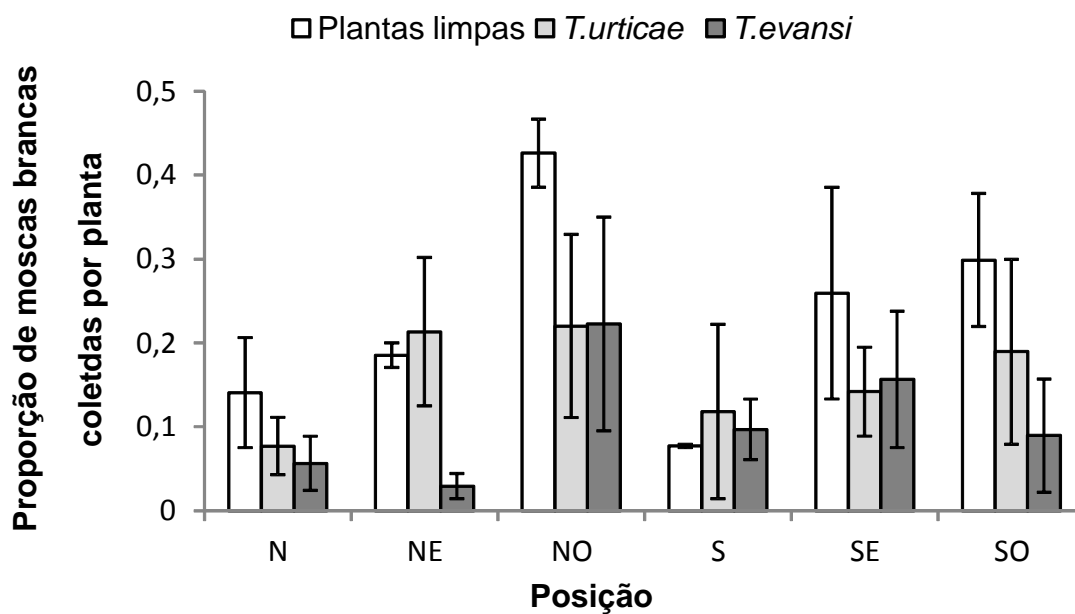


Figura 5 Proporção de moscas brancas (\pm EP) recapturadas em cada posição (N = Norte, NE = nordeste, NO = noroeste, S = sul, SE = sudeste, SO = sudoeste) em plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi*, *T. urticae* ou mantidas limpas. Os dados correspondem a média de 6 repetições.

3.2 Preferência de tripes *Frankliniella shultzei*

Não houve diferença significativa na proporção de *F. shultzei* coletados em cada tratamento (GLM: $F_{(2,33)} = 0,88$ $p = 0,4$, Fig. 6). Embora não haja diferença significativa foi observada tendência em infestar mais plantas limpas do que plantas infestadas.

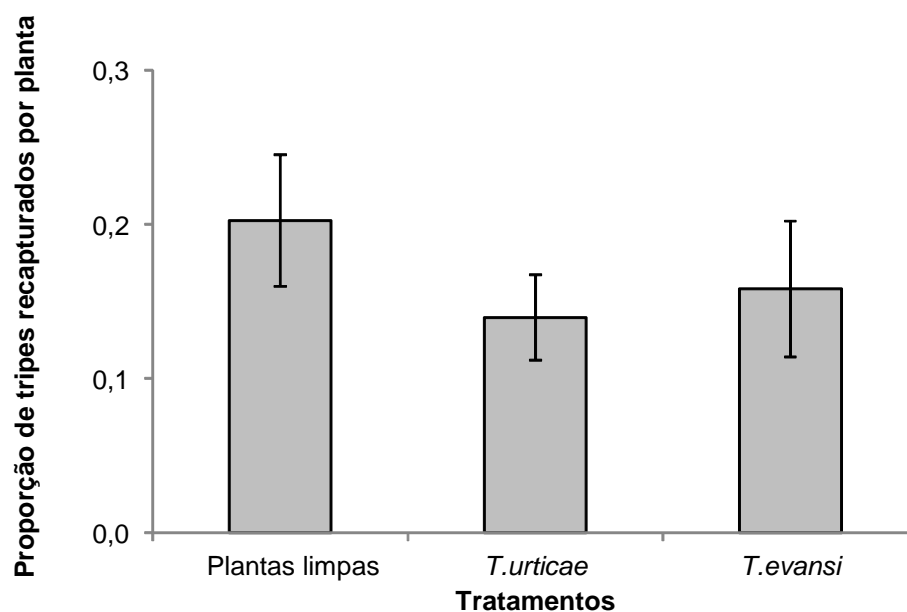


Figura 6 Proporção média de tripes *Frankliniella shultzei* (\pm EP) recapturados em plantas limpas ou plantas infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*. Resultado de 6 repetições.

4 Discussão

As plantas infestadas por *T. evansi* atraíram menos moscas brancas *B. tabaci* que plantas limpas. Esse resultado pode ser explicado pela forma como as moscas brancas escolhem as plantas hospedeiras. A espécie *B. tabaci* é polífaga e como tal, se beneficia da polifagia podendo escolher várias espécie de plantas para alimentação. No caso deste experimento, as moscas brancas foram criadas em tomateiros e no momento em que foram soltas na gaiola tiveram acesso a plantas limpas e plantas com características diferentes, possivelmente com emissão de voláteis diferentes. Foi relatado que as moscas brancas escolhem o hospedeiro pela integração das pistas voláteis e pistas visuais (Bleeker et al. 2009) e definem o local de alimentação após perfuração da picada de prova (Liu et al. 2012). A presença da teia pode ter influenciado a escolha entre os tratamentos.

A maioria das moscas brancas foi coletada nas plantas na primeira hora após a soltura (Fig. 3). Durante esse período é possível que elas ainda estivessem em picada de prova. Segundo Walker et al. (2010) o tempo gasto em picada de prova pode demorar uma hora ou mais até que a mosca branca possa começar a se alimentar. Em um experimento, Liu et al. (2012) observaram que após cerca de 150 minutos (2,5 horas) as moscas brancas *B. tabaci* biótipo B terminam a realização das picadas de prova e passam a se alimentar em tomateiros. É possível que, neste experimento, as moscas brancas ainda estivessem em busca do hospedeiro e em picada de prova no momento de coleta da maioria delas.

As moscas brancas *B. tabaci* não mostraram preferência por nenhum dos tratamentos quando a teia foi retirada (Fig. 2B). Como o recurso visual limitante (teia) foi retirado, mesmo com a presença do dano nas plantas, elas puderam pousar e provar plantas dos tratamentos em que houve infestação com ácaros (Fig.2A). Já foi demonstrado que herbívoros polípagos (Bernays 1998, Bernays e Funk 1999), inclusive moscas brancas *B. tabaci* (Bernays 1999), demoram para escolher seus hospedeiros. No caso das moscas brancas a presença de diferentes odores resultou na alimentação intermitente durante o curso da refeição em relação a apenas um odor (Bernays 1999). Foi observado por Bird e Krüger (2006) que moscas brancas *B. tabaci* tiveram maior movimentação e fecundidade reduzida em teste de escolha entre cultivares de tomate, demonstrando que quando os hospedeiros são

semelhantes é mais difícil para as moscas brancas fazerem a seleção (Fox e Lalonde 1993). Portanto, quando as moscas brancas tiveram plantas que possivelmente emitiam voláteis diferentes, tinham características visuais (danos) diferentes, mas sem a teia, puderam pousar para realizar a picada de prova.

Os tripes também não demonstraram preferência entre os tratamentos, mas demonstraram ter tendência a infestar mais plantas limpas em relação a plantas infestadas pelos ácaros *T. evansi* e *T. urticae* (Fig.6). Dentre os fatores relacionados a escolha do hospedeiro estão a relação com os voláteis emitidos (ou não) pela planta e a presença dos ácaros e teia nas plantas. Entre tripes e ácaros *T. urticae* há um histórico de onivoria (Trichilo e Leigh 1986, Wilson et al. 1996, Milne e Walter 1997, Silva et al. 2013). Em estudos feitos em algodoeiro foi observada preferência de *F. shultzei* e também *F. occidentalis* por plantas infestadas por *T. urticae* (Silva et al. 2013). A onivoria e o consumo de ovos de *T. urticae* por *F. schultzei* tem sido vista como um recurso para atender as necessidades nutricionais e é apontado como componente dietético para aumentar a produção de descendentes de tripes (Milne e Walter 1997). Essa relação de predação pode ter influenciado a distribuição dos tripes pelas plantas dos três tratamentos. Os tripes podem ter percebido os voláteis emitidos pelas plantas infestadas pelos ácaros *T. evansi* e *T. urticae* e por isso se distribuíram pelas plantas dos três tratamentos.

Trabalhos anteriores apontam a teia como estratégia competitiva do ácaro *T. evansi* (Abe et al. 2009, Lemos et al. 2010, Sarmiento et al. 2011b). Os ácaros produzem teia para proteger sua prole e local de alimentação (Gerson 1985). A densidade da teia varia com a espécie de Tetranychidae (Gerson 1985) e a presença de predadores ou concorrentes heteroespecíficos (Sarmiento et al. 2011b). Sabe-se que os ácaros tetraniquídeos utilizam a produção de teia como uma estratégia para evitar a competição interespecífica (Morimoto et al. 2006), usam na proteção dos ovos ao acesso dos predadores e / ou para evitar o acesso de outros herbívoros à alimentação na planta. Lemos et al. (2010) mostraram que *T. evansi* ovipositam na teia em resposta à presença de *Phytoseiulus longipes* Evans. Na interação com tripes, foi observado que a espécie *Frankliniella shultzei* consome menos ovos de *T. urticae* quando há presença de teia (Milne e Walter 1997). Com moscas brancas, foi observado que na presença de *Tetranychus truncaes*, adultos de *B. tabaci* se alimentaram menos, passaram mais tempo caminhando sobre a planta e ovipositaram menos nas folhas infestadas por esses ácaros (Xu et al. 2011).

Neste trabalho observou-se que as moscas brancas foram encontradas em menor quantidade em plantas infestadas por *T. evansi* quando havia a presença da teia e no experimento em que ela foi retirada as moscas brancas pousaram nelas tanto quanto em plantas limpas.

Não foi encontrada interação entre posição e tratamentos, mas havia mais moscas brancas capturadas em plantas a noroeste do ponto de soltura (Fig. 5). Embora em outros trabalhos tenha sido observada a tendência de artrópodes seguirem para noroeste (Dias 2013) este fato permanece sem explicação. Por causa dessa tendência a posição das plantas foi mudada a cada repetição para que o efeito de posição sobre os tratamentos fosse controlada (Janssen 1999).

5 Conclusões

A teia dos ácaros diminui a presença de outros herbívoros (*B. tabaci*) na mesma planta o que pode contribuir para que *T. evansi* seja favorecido na competição interespecífica com outros herbívoros.

4 Oviposição e desempenho de moscas brancas em plantas infestadas por *Tetranychus evansi*

Resumo

O objetivo deste trabalho foi avaliar a oviposição e desempenho de moscas brancas (*B. tabaci*, biótipo B) em plantas infestadas com *T. evansi*. Foram feitos experimentos para avaliar a oviposição, preferência e desempenho. Plantas de tomate foram separadas em três tratamentos (planta limpa, infestada por ácaros *Tetranychus urticae* ou *T. evansi*). Para experimento de oviposição, as plantas com os três tratamentos foram posicionadas em um triângulo, dentro de uma gaiola e 50 moscas brancas foram liberadas no centro. Foi avaliada a quantidade de ovos em cada tratamento. A oviposição das moscas brancas foi maior em plantas limpas e infestada por *T. evansi*. Para os testes de preferência ao longo do tempo as plantas com os três tratamentos foram posicionadas em um triângulo, dentro de uma gaiola e 50 moscas brancas foram liberadas no centro. Foi avaliada a quantidade de moscas presentes nas plantas a cada hora até 24 horas. Observou-se que após 24 horas havia mais moscas brancas em plantas limpas e em plantas infestadas com *T. evansi* do que em plantas infestadas com *T. urticae*. Nas primeiras horas após liberação na gaiola, as moscas brancas buscam plantas limpas ou infestadas com *T. urticae*, mas ao longo do tempo (24 horas) passam a buscar plantas limpas e infestadas por *T. evansi*. No terceiro experimento um casal de moscas brancas foi colocado dentro de um “clipcage” e fixado na terceira folha do tomateiro, em cada tratamento. Foi observada oviposição, número de ninfas, número de pupas, duração de cada fase imatura (ovos, ninfas, pupas). Quanto ao desempenho não houve diferença significativa entre tratamentos, entretanto houve uma tendência a maior mortalidade das ninfas e menor sobrevivência de ninfa a adulto em plantas infestadas por *T. urticae* e *T. evansi*.

Palavras-chave: *Tetranychus urticae*, competição interespecífica, mosca branca, teia

1 Introdução

A infestação prévia de plantas por uma espécie de herbívoro pode limitar (Agrawal et al. 1999, Agrawal et al. 2000, Chen et al. 2005, Abe et al. 2009, Mouttet et al. 2013) ou facilitar (Thaler et al. 1999, Rodriguez-Saona et al. 2005, Soler et al. 2012) o acesso e estabelecimento de outras espécies. Essa limitação pode ocorrer tanto por competição devido a presença de outro herbívoro no sítio alimentar, ou devido a presença de substâncias de defesa produzidas pela planta em reação da herbivoria.

Uma espécie de herbívoro pode indiretamente facilitar o estabelecimento de outra espécie por interferir na indução de defesas da planta contra a outra espécie (Walling 2000). A reação da planta a infestação de uma espécie de herbívoros pode ser ativada a partir de duas rotas de defesa: ácido salicílico e ácido jasmônico. A indução da rota depende do herbívoro que infestou a planta, por exemplo afídeos e moscas brancas (herbívoros que se alimentam com floema) induzem a produção de ácido salicílico (Thaler et al. 1999, Walling 2000, Rodriguez-Saona et al. 2005, Soler et al. 2012). Os herbívoros mastigadores geralmente induzem a produção de ácido jasmônico e etileno (Kessler e Baldwin 2002, Erb et al. 2012). Já o ácaro *T. urticae* induz a expressão de genes das duas vias de defesa, ácido jasmônico e salicílico (Li et al. 2002, Ament et al. 2004, Kant et al. 2004). Como a planta direciona recursos para se defender, a ativação de uma das rotas de defesa pode afetar a outra rota (Thaler et al. 2012). Essa interação pode ser negativa (antagonista) ou sinérgica (Koorneef e Pieterse 2008). Quando essa interferência é negativa, chamada de “*crosstalk negativo*”, pode causar suscetibilidade da planta a herbívoros que seriam afetados pela outra rota (Thaler et al. 2012, Mouttet et al. 2013).

Três espécies de herbívoros têm causado grandes prejuízos em tomateiros e têm sido estudadas separadamente, entretanto já foram identificadas juntas nas mesmas plantas (Capítulo 1). O ácaro *Tetranychus evansi* importante praga de tomateiros, tem uma alta taxa de reprodução (Boubou et al. 2012, Navajas et al. 2013, Oliveira et al. 2015), causa supressão das defesas diretas da planta (Sarmiento et al. 2011a, Alba et al. 2015) e recobre o sítio de alimentação com teia densa (Lemos et al. 2010, Sarmiento et al. 2011b). Uma questão a ser estudada é se outros herbívoros conseguem se desenvolver em plantas infestadas pelo ácaro *T. evansi*. O ácaro *T. urticae* é polífago, tem linhagens naturais supressoras, mas

outras induzem as defesas diretas e indiretas das plantas (Kant et al. 2008, Alba et al. 2015). A indução causada por esse ácaro pode afetar o desempenho de outros herbívoros por meio da indução simultânea da expressão de genes marcadores de ácido jasmônico e ácido salicílico (Li et al. 2002, Kant et al. 2004). Outro herbívoro, também praga conhecida em tomateiros e potencial competidor do ácaro *T. evansi*, é a mosca branca *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). As moscas brancas são polípagas (Byrne e Bellows Jr 1991, Perring 2001, De Barro et al. 2011) e sua capacidade de disseminação está relacionada a eficiente seleção de hospedeiros para alimentação (Liu et al. 2012, Jiao et al. 2013). Essa seleção tem a ver, inclusive, com a presença de outros herbívoros na mesma planta que podem alterar a resposta da planta e interferir no estabelecimento da espécie.

A seleção de hospedeiros por herbívoros é um assunto complexo. A preferência das fêmeas para oviposição pode estar correlacionada com o hospedeiro de melhor qualidade para o desempenho da sua prole (Jaenike 1978, Mayhew 1997, Gripenberg et al. 2010). Entretanto, em alguns casos a relação positiva entre a preferência de oviposição e performance da prole não foi observada (Gripenberg et al. 2010). Jiao et al. (2012) demonstraram que moscas brancas *B. tabaci* preferiram se alimentar em plantas de menor qualidade nutricional em relação às opções disponíveis, mas que também apresentavam menor risco de predação para os adultos.

Nos capítulos anteriores foram estudados aspectos relacionados aos herbívoros em plantas infestadas com *T. evansi* e com *T. urticae*. No primeiro capítulo foi mostrado que plantas infestadas com *T. urticae* estavam com suas defesas induzidas e plantas infestadas com *T. evansi* não induziram as defesas em tomateiros. Foi observado também que um dos herbívoros com maior abundância e frequência de visita em tomateiros infestados por *T. urticae*, *T. evansi* ou plantas limpas foram as moscas brancas *B. tabaci*. No segundo capítulo foi observado que as moscas brancas *B. tabaci*, nas primeiras horas de visita às plantas, tem preferência por plantas limpas ou infestadas por *T. urticae*, em vez de plantas infestadas por *T. evansi*. Entretanto não se sabe se, apesar da preferência, as ninfas de moscas brancas conseguem se desenvolver em plantas infestadas com os ácaros *T. evansi* e *T. urticae*. Portanto o objetivo deste trabalho foi avaliar a oviposição e desempenho de moscas brancas (*B. tabaci*, biótipo B) em plantas infestadas por *T. evansi* e plantas infestadas por *T. urticae*.

2 Materiais e Métodos

Neste trabalho foram realizados experimentos para avaliar a preferência das moscas brancas ao longo das 24 horas, a oviposição e o desempenho de moscas brancas em plantas com diferentes níveis de defesa em condições controladas.

2.1 Plantas, insetos e ácaros

Os ácaros (*T. evansi* e *T. urticae*) foram obtidos em 2012 pela Universidade Federal de Viçosa. As moscas brancas (*Bemisia tabaci*) foram coletadas de plantas de tomate no Campus da Universidade Federal do Tocantins. A criação de moscas brancas foi estabelecida e alguns espécimes enviados para identificação.

As sementes de tomate (*Solanum lycopersicum* var Santa Clara I-5300) foram semeadas em vasos plásticos (3.6L) que continham uma mistura de solo + esterco bovino (3: 1) e fertilizantes (NPK 4-14-8). Eles foram mantidos dentro de uma gaiola em uma estufa até os 45 dias de idade, com, pelo menos, quatro folhas completamente expandidas. Subsequentemente, as plantas foram usadas para a criação de ácaros, moscas brancas ou para os experimentos. Os ácaros *T. evansi* e *T. urticae* foram criados em uma sala climatizada (25°C; L12D12). As moscas brancas foram criadas em plantas de tomate (*Solanum lycopersicum* var Santa Clara I-5300) em uma gaiola dentro de uma estufa.

As plantas foram preparadas em três tratamentos: (i) plantas infestadas por *T. urticae* (defesa induzida), (ii) plantas infestadas por *T. evansi* (defesa não induzida) e (iii) plantas limpas (controle). As plantas infestadas receberam 100 ácaros em cada folha (400 no total) e foram mantidas dentro de uma gaiola durante 4 dias, separadas por tratamento. Após os 4 dias, as plantas foram levadas ao campo para execução do experimento. A média de temperatura durante o período experimental foi de 26,9°, com variação entre 22° e 31,7°. A umidade relativa variou de 95% a 58,3%, com média de 76,6%.

2.2 Preferência de moscas brancas *B. tabaci*

Este experimento foi realizado com objetivo de avaliar a preferência de moscas brancas ao longo do tempo. É diferente em relação ao experimento de preferência do segundo capítulo por que neste experimento as moscas brancas foram contadas e não coletadas a cada hora. As plantas receberam os mesmos três tratamentos e ficaram infestadas em local separado. Após 4 dias, três plantas (uma de cada tratamento) foram colocadas dentro da gaiola de voal, com os tratamentos intercalados em um triângulo ($\emptyset = 80$ centímetros) equidistante. O experimento foi repetido seis vezes para que todos os tratamentos ocupassem as mesmas posições duas vezes, de forma a controlar a possível preferência das moscas brancas por uma das posições (Janssen 1999). Em cada repetição foram liberadas 50 moscas brancas no centro da gaiola. As moscas brancas foram contadas a cada hora nas plantas, durante 8 horas após a liberação e às 24 horas, quando foi feita a coleta de todas as moscas.

2.3 Oviposição de moscas brancas *B. tabaci*

O objetivo desse experimento foi avaliar a oviposição de moscas brancas entre plantas limpas, plantas infestadas por *T. urticae* e plantas infestadas por *T. evansi*. Na área experimental (campo) foram distribuídas três plantas (uma de cada tratamento) em uma gaiola coberta por voal, com os tratamentos intercalados, em um triângulo ($\emptyset = 80$ centímetros) equidistante. O experimento foi repetido nove vezes para que todos os tratamentos ocupassem todas as posições por três vezes.

Foram coletadas da criação 50 moscas brancas, fêmeas adultas, com ajuda de um aspirador manual e liberadas no centro da gaiola. Após 24 horas as moscas em cada planta foram contadas, coletadas e eliminadas. Cada planta foi desfolhada e contou-se a quantidade de ovos em cada folíolo/folha/planta.

2.4 Desempenho de moscas brancas *B. tabaci*

O objetivo deste experimento foi avaliar se as moscas brancas conseguiam se desenvolver em plantas infestadas por ácaros *T. evansi*, *T. urticae* e plantas limpas.

As plantas de 45 dias de idade foram divididas em três tratamentos: infestadas com *T. evansi*, infestadas com *T. urticae* ou deixadas limpas. Ficaram em uma casa de vegetação em gaiolas separadas durante 4 dias. Em cada planta infestada e que tinha teia e ácaros, foi colocado um “clipcage” com um casal de moscas brancas (*B. tabaci*), de mesma idade. Após 24 horas o casal foi retirado do “clipcage” e os ovos foram contados com ajuda do estereomicroscópio. Diariamente os folíolos infestados (1 por planta) foram avaliados e anotado o número de ovos, duração de cada estágio (ovo, ninfa, pupa), número de dias para eclosão, porcentagem de eclosão e sobrevivência. Este experimento foi repetido seis vezes. Em cada repetição foram usadas três plantas, uma de cada tratamento.

2.5 Estatística

No experimento de preferência comparou-se a quantidade de moscas brancas observadas nos tratamentos em avaliações feitas durante 8 horas e 24 horas após a liberação. Para análise da quantidade de moscas brancas em cada tratamento ao longo do tempo (medidas repetidas) foi usado o modelo linear de efeitos mistos com a função “lme” do pacote “nlme” no Programa R[®] (R-Development-Core-Team 2012).

No experimento de oviposição foi feita comparação do número de ovos entre tratamentos. Neste experimento as moscas brancas foram todas coletadas após 24 horas da liberação na gaiola. Tanto para análise de oviposição quanto da comparação da quantidade de moscas brancas coletadas foi feito com Modelos Lineares Generalizados (GLM), distribuição de erros de Poisson ou Quasipoisson, no Programa R[®] (R-Development-Core-Team 2012).

Para o período de desenvolvimento e porcentagem de ninfas que chegaram a fase adulta foi feita análise usando GLM, distribuição de erros de Poisson ou Quasipoisson, no Programa R[®]. Também foi feita análise de sobrevivência usando função “coxph” do pacote “survival” no Programa R[®].

3 Resultados

Foram liberadas 50 moscas brancas na gaiola em cada um dos experimentos (preferência e ovispoição). Dessas, cerca de 70% foram recolhidas após 24 horas. As outras podem ter morrido durante o período ou não estavam nas plantas no momento da coleta. No experimento de preferência foram feitas observações das moscas brancas nas plantas durante 8 horas. Observou-se que tanto para o tratamento plantas limpas como plantas infestadas com *T. evansi* o número de moscas não variou significativamente ao longo do tempo. Entretanto houve interação entre tempo e tratamentos e para o tratamento com plantas infestadas com *T. urticae* foi observado que o número de moscas brancas diminuiu ao longo do tempo (Fig. 1; LME, Likelihood ratio = 6.56, d.f. = 2, P = 0.03). Não foi observada diferença significativa entre o número de moscas brancas em plantas limpas e plantas infestadas por *T. evansi* ao longo do tempo. Entretanto foi observada diferença entre plantas infestadas por *T. urticae* e os outros tratamentos (plantas limpas e plantas infestadas com *T. evansi*).

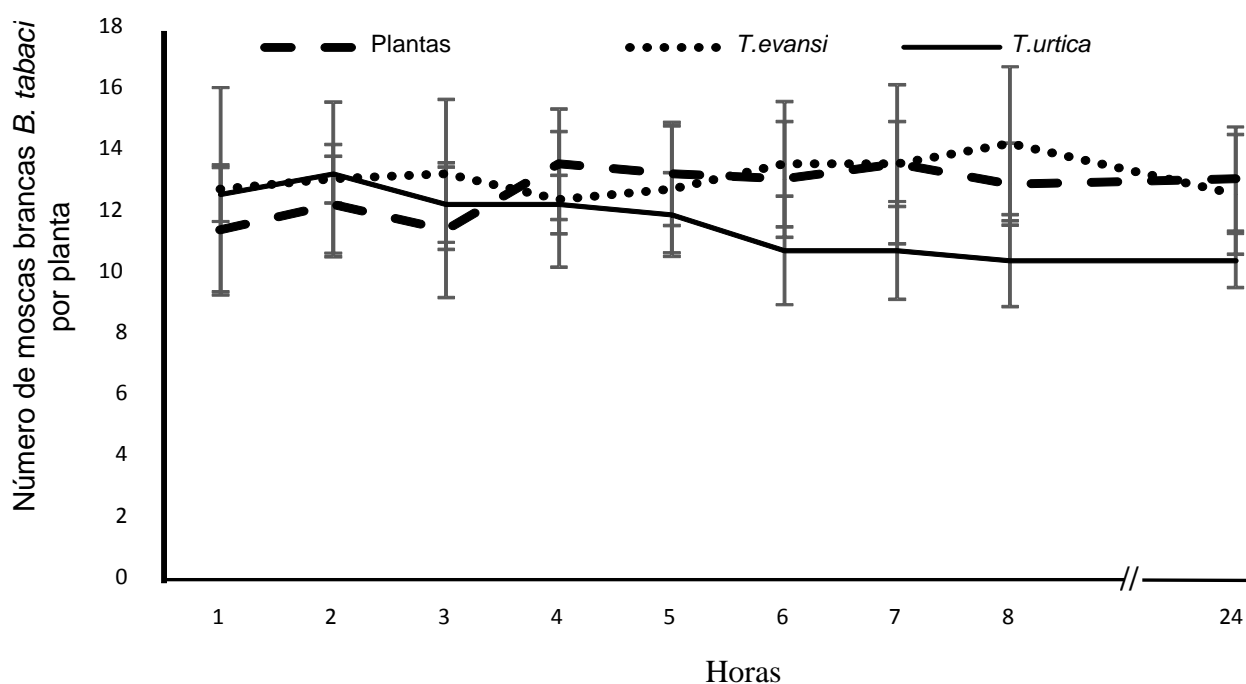


Figura 1 Número de moscas brancas (*B. tabaci*) (\pm EP) observadas em plantas limpas e em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*, a cada hora após a soltura (1-8) e após 24 horas.

Para este experimento de oviposição foi feito primeiro uma avaliação da quantidade de moscas brancas que estavam nos tratamentos após as 24 horas de liberação na gaiola. Foram coletadas mais moscas brancas em plantas limpas e em plantas infestadas com *T. evansi* do que em plantas infestadas com *T. urticae*, 24 horas após a liberação na gaiola (Fig.2, GLM: $F_{(2,24)} = 5,67$ $p = 0,009$).

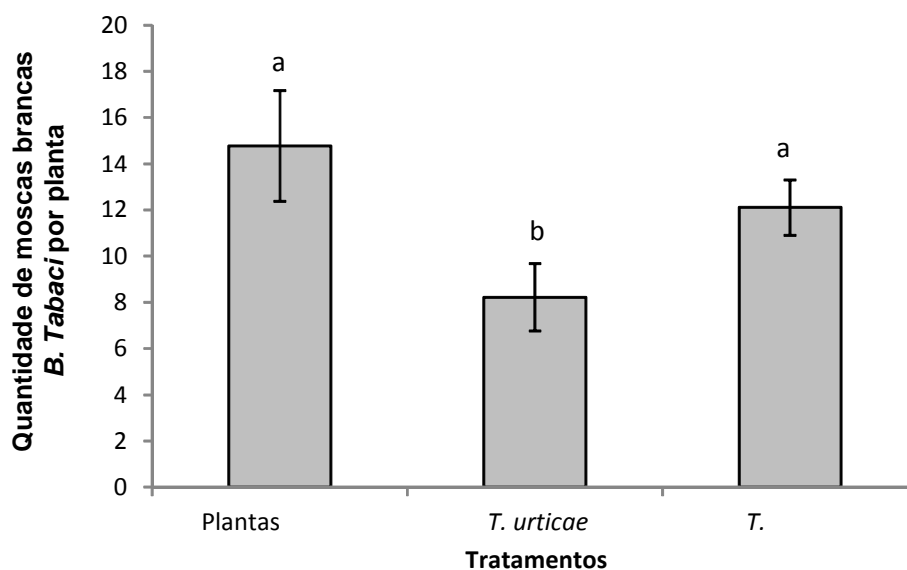


Figura 2 Quantidade de moscas brancas (*B. tabaci*) (\pm EP) recapturadas em plantas limpas e em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*, 24 horas após a soltura.

No experimento de oviposição foi observado que as moscas brancas ovipositaram mais em plantas limpas e infestadas com *T. evansi* do que em plantas infestadas com *T. urticae* (Fig.3, GLM: $F_{(2,24)} = 6,73$ $p = 0,004$).

No experimento de desempenho foi observado que a quantidade de ovos, ninfas e adultos obtidos em “clipcage” entre os tratamentos (plantas limpas, infestadas com *T. evansi* e infestadas com *T. urticae*) não foi significativamente diferente (Fig. 4; LME, $F_{(2,46)} = 2,77$, $p = 0,07$), embora tenha apresentado tendência a diferença.

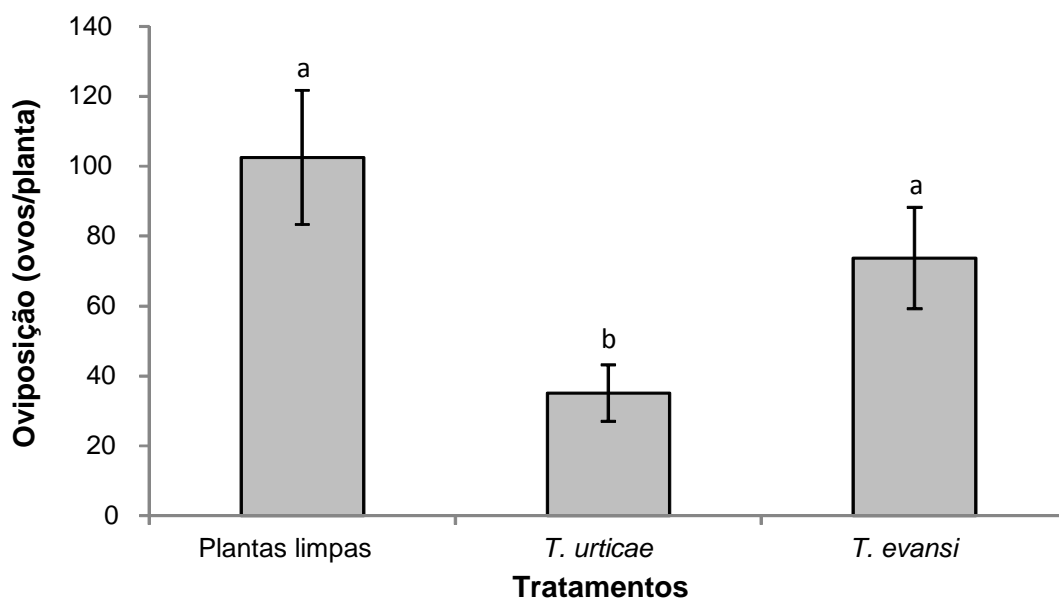


Figura 3 Oviposição de moscas brancas (*B. tabaci*) (\pm EP) em plantas limpas e em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*.

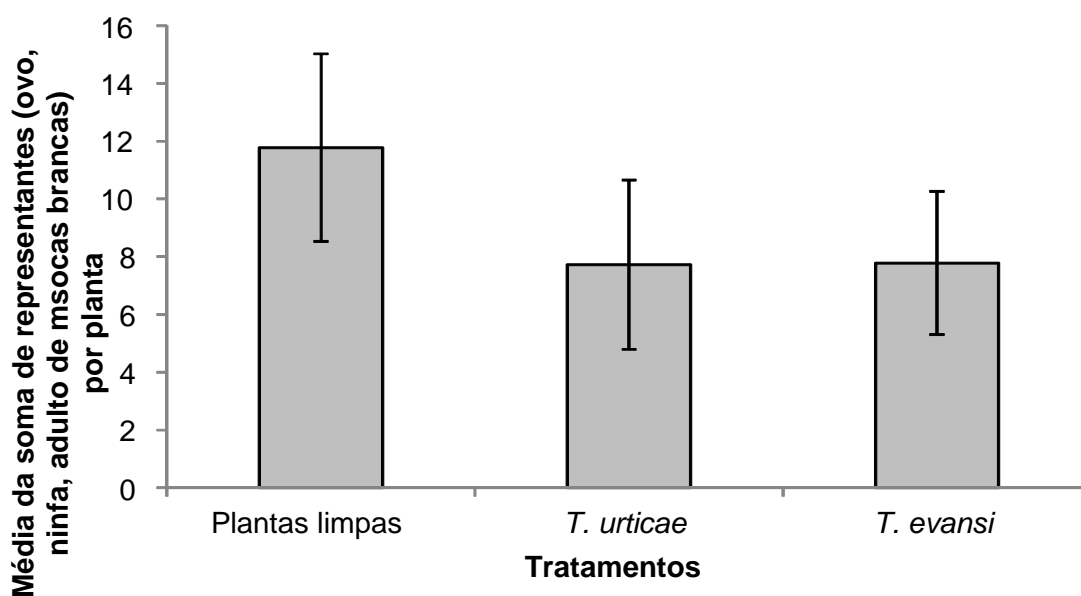


Figura 4 Média da soma do número de ovos, ninfas e adultos de moscas brancas (*B. tabaci*) (\pm EP) em plantas limpas e em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*.

Não foi observada diferença significativa entre os tratamentos nem na duração do período de desenvolvimento das moscas brancas (Likelihood ratio = 0,25, df = 2, p=0,88, Fig. 5) nem na sobrevivência (Likelihood ratio = 1,79, df = 2, p=0,40, Fig. 6). Das seis repetições, apenas três tiveram o ciclo completo. Nas outras três, no tratamento *T. urticae* ocorreu morte de todas as ninfas ou pupas. No tratamento *T. evansi* a morte de ninfas ou pupas ocorreu em duas repetições. Em plantas limpas houve redução entre a quantidade de ovos que eclodiram e adultos, e em uma repetição ocorreu morte de todos os indivíduos.

Na tabela 1 estão apresentadas as taxas de viabilidade, mortalidade de ninfas e período de desenvolvimento de cada fase. Não foi observada diferença significativa na taxa de mortalidade de ninfa a adulto (GLM: $F_{(2,15)} = 0,21$ p = 0,81).

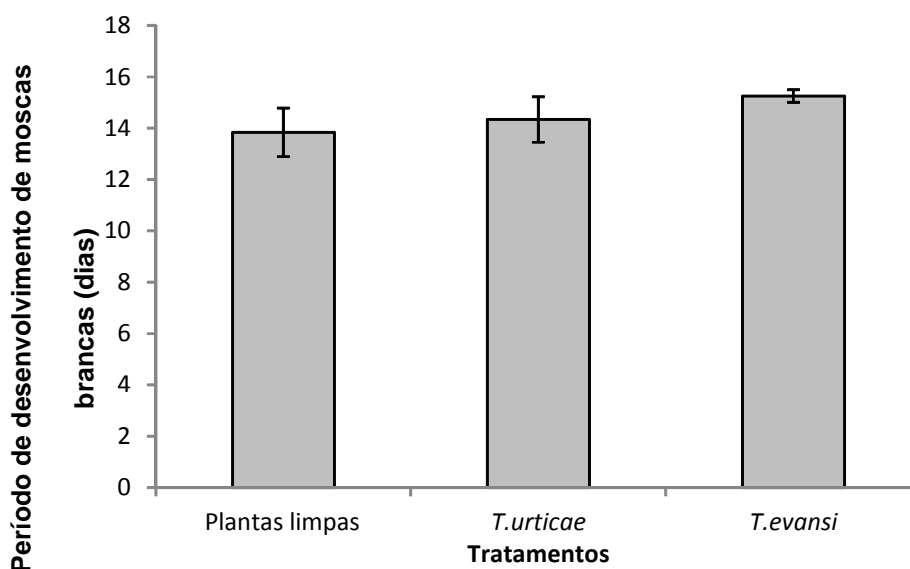


Figura 5 Média (\pm EP) do período de desenvolvimento (dias) das ninfas de moscas brancas (*B. tabaci*) a adultos em plantas limpas e em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*. Repetições em que houve morte das ninfas foram removidas dessa análise.

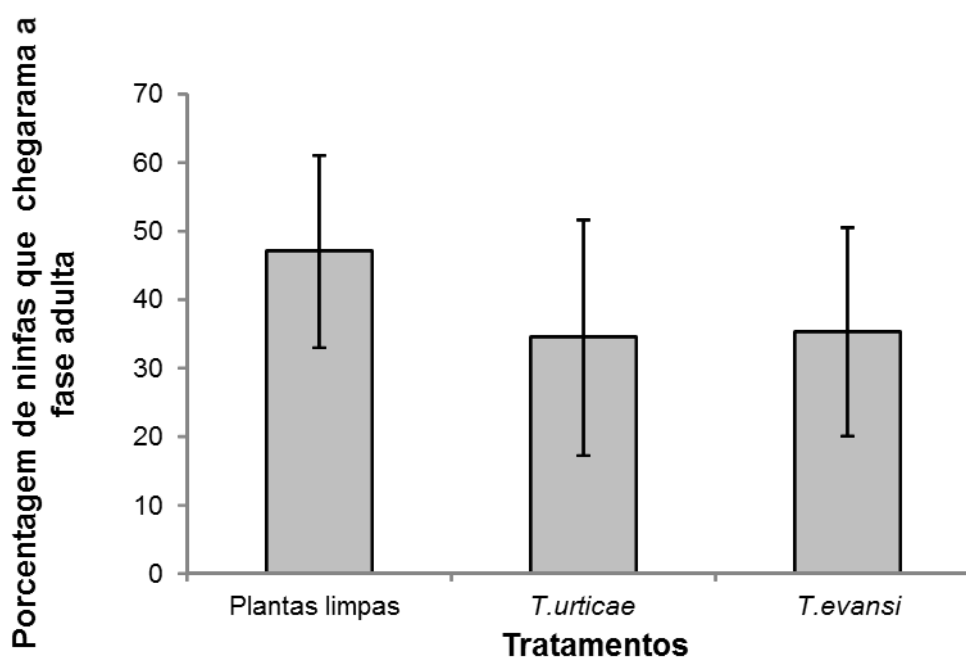


Figura 6 Porcentagem (\pm EP) de ninfas de moscas brancas (*B. tabaci*) que chegaram a fase adulta em plantas que foram infestadas (danos e teia) com *T. evansi* ou *T. urticae*.

Tabela 1 Porcentagem da viabilidade dos ovos, mortalidade de ninfas e período de desenvolvimento dos estágios imaturos de *B. tabaci*

Tratamento	Viabilidade dos ovos (%)	Mortalidade das ninfas (%)	Período de desenvolvimento (dias)			
			Ovo	Ninfa	Pupa	Total
Plantas limpas	61,67 \pm 10,56	52,96 \pm 14,00	4,83	9,83	4,00	18,66
<i>T. urticae</i>	55,53 \pm 13,99	65,55 \pm 17,24	4,17	10,00	4,33	18,50
<i>T. evansi</i>	60,32 \pm 12,65	64,69 \pm 15,27	5,00	11,00	4,25	20,25
Média	58,76	61,07	4,67	10,28	4,19	19,14

Não houve diferença estatística entre os resultados.

4 Discussão

Os resultados deste capítulo mostram que a quantidade de moscas brancas em cada tratamento muda ao longo do tempo. Como mostrado no segundo capítulo dessa tese, foram coletadas menos moscas brancas em plantas infestadas com *T.*

evansi e sua teia. Em teste com chance de escolha entre dois tratamentos, plantas infestadas com *T. evansi* ou *T. urticae*, com coletas nas primeiras horas também foi observado que há menor quantidade de moscas brancas em plantas infestadas por *T. evansi*. Quando a avaliação foi feita durante as horas seguintes (até 24 horas) foi observado que houve redução na quantidade de moscas brancas em plantas infestadas com *T. urticae* (Fig. 1).

As diferenças na preferência das plantas ao longo do tempo podem ser explicadas em parte pela importância que tem os vários fatores que determinam a escolha dos hospedeiros pelos herbívoros. No caso das moscas brancas *B. tabaci* já foi mostrado que a presença de recursos visuais e voláteis influenciam na escolha do hospedeiro (Bleeker et al. 2009). Após pousar na folha as características da epiderme e mesófilo passam a influenciar a decisão de alimentação (Yin et al. 2010). Depois disso vem a picada de prova e então há a possibilidade de troca de hospedeiro (Shah e Liu 2013).

O período gasto na escolha das plantas para alimentação pode variar em função da complexidade do ambiente (Bird e Krüger 2006). Em ambientes complexos, com maior diversidade de plantas e de pistas visuais e voláteis, as moscas brancas, se movimentam mais entre as plantas em busca do melhor hospedeiro (Bird e Krüger 2006). Até que seja feita a picada de prova, alimentação e oviposição, existe um período em que as moscas brancas trocam de hospedeiro. Esse período é variável e explica a diferença entre a quantidade no número de moscas brancas encontradas nas primeiras horas após a liberação e após 24 horas. Isso explica ter sido encontradas mais moscas brancas e mais ovos em plantas limpas e infestadas por *T. evansi* do que em plantas infestadas por *T. urticae* (resultados das Figuras 2 e 3) 24 horas após a liberação na gaiola.

No caso do presente experimento, dois dos tratamentos estavam cobertos por teia e um deles (plantas infestadas com *T. urticae*) tem a produção de substâncias de defesa direta e indireta. As substâncias de defesa direta são percebidas efetivamente após as picadas de prova (Shah e Liu 2013). É provável que tenha ocorrido uma preferência inicial por plantas com menos teia na superfície (plantas limpas e infestadas por *T. urticae*) e depois do período gasto em picadas de prova tenha ocorrido migração das moscas brancas para plantas sem liberação de substância de defesa direta, sem teia ou para partes da planta sem teia. Observou-se, portanto que, em um primeiro momento as moscas brancas optaram por plantas

limpas ou infestadas com *T. urticae* (Capítulo 2), entretanto ao longo do tempo, após as picadas de prova a qualidade da planta infestada por *T. urticae* pode ter interferido na escolha e as moscas brancas passaram a preferir plantas limpas ou infestadas por *T. evansi* tanto para se alimentar (Fig.2) quanto para ovipositar (Fig.3).

De acordo com os resultados da análise estatística é possível observar que não houve diferença entre os três tratamentos na taxa de sobrevivência, mortalidade e duração de cada fase dos estágios imaturos. Entretanto a tendência que se mostrou nos experimentos não pode ser ignorada, principalmente porque, mesmo não sendo significativo, resulta em um efetivo número de indivíduos que são liberados no campo. Por isso a discussão desses dados será feita considerando essas tendências.

Nas plantas limpas foi observada uma tendência a ter maior quantidade de estágios imaturos de *B. tabaci* do que em plantas infestadas (Fig.4). No caso das plantas infestadas sabe-se que as plantas com *T. evansi* são cobertas por teia densa (De Moraes et al. 1987, Lemos et al. 2010, Sarmiento et al. 2011b), nesse experimento a teia pode ter dificultado a alimentação das ninfas de *B. tabaci*. No momento da oviposição as moscas brancas podem ter escolhido partes da planta que estivessem sem teia, entretanto cerca de 4 dias depois, quando os ovos eclodiram as ninfas podem ter encontrado um ambiente menos favorável ao desenvolvimento com a presença de teia recobrando inclusive o local de alimentação.

Já as plantas infestadas por *T. urticae*, além da teia (que é menos densa que a produzida por *T. evansi*), há a liberação de substâncias de defesa direta (Kant et al. 2004, Alba et al. 2015), que pode ter sido a causa de ter uma tendência a menor quantidade de estágios imaturos e também maior mortalidade neste tratamento.

Não houve diferença significativa na duração das fases imaturas das moscas brancas entre tratamentos. Sabe-se que herbívoros que se alimentam de plantas induzidas podem levar mais tempo para completar o desenvolvimento (Karban 2011). No caso deste experimento tanto as plantas infestadas por *T. urticae* quanto as plantas infestadas por *T. evansi* tiveram período de desenvolvimento maior que plantas limpas. As plantas infestadas por *T. evansi* poderiam não estar induzidas, mas não se sabe se a presença das ninfas de mosca branca durante o período de desenvolvimento pode ter causado produção de substâncias de defesa da planta.

Nessas plantas haviam ácaros e estavam cobertas por teia produzida por *T. evansi* e isso pode ter dificultado a locomoção das ninfas (primeiro estágio) e alimentação.

Existem trabalhos que mostram que a preferência de oviposição dos herbívoros está relacionada a escolha de plantas que permitam o melhor desempenho da prole (Jaenike 1978, Mayhew 1997, Gripenberg et al. 2010). Entretanto outros trabalhos mostram que a preferência de oviposição pode variar em função de outros fatores como a competição intra e interespecífica (Mayhew 1997, Gripenberg et al. 2010), a segurança em relação a presença de inimigos naturais (Shiojiri et al. 2002, Rodriguez-Saona et al. 2005), as experiências anteriores de alimentação (Shah e Liu 2013) e a preferência das fêmeas em priorizar a sua alimentação e não o desempenho de sua prole (Jiao et al. 2012, Shah e Liu 2013). Neste trabalho foi observado que a preferência de oviposição foi feita em plantas com melhor qualidade para alimentação das fêmeas, sem prejuízo da prole.

As plantas limpas e as infestadas por *T. evansi*, tinham uma qualidade nutricional melhor do que plantas infestadas por *T. urticae*, conforme demonstrado no resultado do Capítulo 2 (Fig 1) e as moscas brancas optaram, após algum tempo de prova nas plantas disponíveis, por se alimentar de plantas de melhor qualidade (plantas limpas e infestadas por *T. evansi*) e ovipositaram mais nessas plantas. As plantas infestadas por *T. evansi* tinham partes dos folíolos que não ficaram totalmente cobertos e as moscas brancas se aproveitaram desses espaços para ovipositar.

5 Conclusões

Este trabalho mostrou que a infestação tanto por *T. urticae* quanto por *T. evansi* tem uma tendência a ser um impedimento ao desenvolvimento de estágios imaturos de moscas brancas *B. tabaci*. A presença de plantas infestadas por *T. evansi* e por *T. urticae* no campo pode influenciar no tempo gasto na escolha do hospedeiro pelas moscas brancas para oviposição.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABE, H.; SHIMODA, T.; OHNISHI, J.; KUGIMIYA, S.; NARUSAKA, M.; SEO, S.; NARUSAKA, Y.; TSUDA, S. ; KOBAYASHI, M. Jasmonate-dependent plant defense restricts thrips performance and preference. **BMC Plant Biology**, v.9, n.1, p.1-12, 2009.

AGRAWAL, A. A. Future directions in the study of induced plant responses to herbivory. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.115, n.1, p.97-105, 2005.

AGRAWAL, A. A.; GORSKI, P. M. ; TALLAMY, D. W. Polymorphism in plant defense against herbivory: Constitutive and induced resistance in *Cucumis sativus*. **J Chem Ecol**, v.25, n.10, p.2285-2304, 1999.

AGRAWAL, A. A.; KARBAN, R. ; COLFER, R. G. How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. **Oikos**, v.89, n.1, p.70-80, 2000.

AGRAWAL, A. A. ; KLEIN, C. N. What omnivores eat: direct effects of induced plant resistance on herbivores and indirect consequences for diet selection by omnivores. **Journal of Animal Ecology**, v.69, n.3, p.525-535, 2000.

ALBA, J. M.; SCHIMMEL, B. C. J.; GLAS, J. J.; ATAIDE, L. M. S.; PAPPAS, M. L.; VILLARROEL, C. A.; SCHUURINK, R. C.; SABELIS, M. W. ; KANT, M. R. Spider mites suppress tomato defenses downstream of jasmonate and salicylate independently of hormonal crosstalk. **New Phytologist**, v.205, n.2, p.828-840, 2015.

ALI, J. G. ; AGRAWAL, A. A. Asymmetry of plant-mediated interactions between specialist aphids and caterpillars on two milkweeds. **Functional Ecology**, p.n/a-n/a, 2014.

AMENT, K.; KANT, M. R.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A. ; SCHUURINK, R. C. Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. **Plant Physiology**, v.135, n.4, p.2025-2037, 2004.

ANDERSON, J. P.; BADRUZSAUFARI, E.; SCHENK, P. M.; MANNERS, J. M.; DESMOND, O. J.; EHLERT, C.; MACLEAN, D. J.; EBERT, P. R. ; KAZAN, K. Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in *Arabidopsis*. **Plant Cell**, v.16, n.12, p.3460-3479, 2004.

APPEL, H. M. ; COCROFT, R. B. Plants respond to leaf vibrations caused by insect herbivore chewing. **Oecologia**, v.175, n.4, p.1257-1266, 2014.

ATAÍDE, L. M. S. *Tetranychus evansi* evades plant defense. Entomologia. Viçosa, UFV. Doutorado. 2013 p.128.

ATKINSON, N. J.; JAIN, R. ; URWIN, P. E. The response of plants to simultaneous biotic and abiotic stress. **Combined Stresses in Plants**, Springer. 2015 p.181-201.

BALDWIN, I. T. ; HAMILTON, W. Jasmonate-induced responses of *Nicotiana sylvestris* results in fitness costs due to impaired competitive ability for nitrogen. **J Chem Ecol**, v.26, n.4, p.915-952, 2000.

BALDWIN, I. T. ; PRESTON, C. A. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. **Planta**, v.208, n.2, p.137-145, 1999.

BELLIURE, B.; JANSSEN, A.; MARIS, P. C.; PETERS, D. ; SABELIS, M. W. Herbivore arthropods benefit from vectoring plant viruses. **Ecology Letters**, v.8, n.1, p.70-79, 2005.

BELLIURE, B.; SABELIS, M. W. ; JANSSEN, A. Vector and virus induce plant responses that benefit a non-vector herbivore. **Basic and Applied Ecology**, v.11, n.2, p.162-169, 2010.

BERGEY, D. R.; HOWE, G. A. ; RYAN, C. A. Polypeptide signaling for plant defensive genes exhibits analogies to defense signaling in animals. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.93, n.22, p.12053-12058, 1996.

BERNAYS, E. When host choice is a problem for a generalist herbivore: experiments with the whitefly, *Bemisia tabaci*. **Ecological Entomology**, v.24, n.3, p.260-267, 1999.

BERNAYS, E. A. The Value of Being a Resource Specialist: Behavioral Support for a Neural Hypothesis. **The American Naturalist**, v.151, n.5, p.451-464, 1998.

BERNAYS, E. A. ; FUNK, D. J. Specialists make faster decisions than generalists: experiments with aphids. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.266, n.1415, p.151-151, 1999.

BIRD, T. L. ; KRÜGER, K. Response of the polyphagous whitefly *Bemisia tabaci* B-biotype (Hemiptera: Aleyrodidae) to crop diversification – influence of multiple sensory stimuli on activity and fecundity. **Bulletin of Entomological Research**, v.96, n.01, p.15-23, 2006.

BLEEKER, P. M.; DIERGAARDE, P. J.; AMENT, K.; GUERRA, J.; WEIDNER, M.; SCHÜTZ, S.; DE BOTH, M. T. J.; HARING, M. A. ; SCHUURINK, R. C. The role of specific tomato volatiles in tomato-whitefly interaction. **Plant Physiology**, v.151, n.2, p.925-935, 2009.

BOLTER, C. J. Methyl jasmonate induces papain inhibitor (s) in tomato leaves. **Plant Physiology**, v.103, n.4, p.1347-1353, 1993.

BONDADA, B.; OOSTERHUIS, D.; TUGWELL, N. ; KIM, K. Physiological and cytological studies of two spotted spider mite, *Tetranychus urticae* K., injury in cotton. **Southwestern Entomologist**, v.20, p.171-180, 1995.

BOUBOU, A.; MIGEON, A.; RODERICK, G. K.; AUGER, P.; CORNUET, J.-M.; MAGALHÃES, S. ; NAVAJAS, M. Test of Colonisation Scenarios Reveals Complex Invasion History of the Red Tomato Spider Mite *Tetranychus evansi*. **PLoS ONE**, v.7, n.4, p.e35601, 2012.

BRÉVAULT, T. ; QUILICI, S. Interaction between visual and olfactory cues during host finding in the tomato fruit fly *Neoceratitis cyanescens*. **J Chem Ecol**, v.36, n.3, p.249-259, 2010.

BROWN, J. Current status of *Bemisia tabaci* as a plant pest and virus vector in agroecosystems worldwide. **FAO Plant Protection Bulletin**, v.42, n.1/2, p.3-32, 1994.

BRUCE, T. J.; WADHAMS, L. J. ; WOODCOCK, C. M. Insect host location: a volatile situation. **Trends Plant Science**, v.10, n.6, p.269-274, 2005.

BYRNE, D. N. ; BELLOWS JR, T. S. Whitefly biology. **Annual Review of Entomology**, v.36, n.1, p.431-457, 1991.

CHEN, H.; JONES, A. D. ; HOWE, G. A. Constitutive activation of the jasmonate signaling pathway enhances the production of secondary metabolites in tomato. **FEBS letters**, v.580, n.11, p.2540-2546, 2006.

CHEN, H.; WILKERSON, C. G.; KUCCHAR, J. A.; PHINNEY, B. S. ; HOWE, G. A. Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.102, n.52, p.19237-19242, 2005.

CHEN, M.-S. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review. **Insect Science**, v.15, n.2, p.101-114, 2008.

CORNELL, H. V. ; HAWKINS, B. A. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. **The American Naturalist**, v.161, n.4, p.507-522, 2003.

DE BARRO, P. J.; LIU, S. S.; BOYKIN, L. M. ; DINSDALE, A. B. *Bemisia tabaci*: a statement of species status. **Annual Review of Entomology**, v.56, p.1-19, 2011.

DE MORAES, G.; MCMURTRY, J. ; BAKER, E. Redescription and distribution of the spider mites *Tetranychus evansi* and *T. marianae*. **Acarologia**, 1987.

DE VOS, M.; VAN OOSTEN, V. R.; VAN POECKE, R. M.; VAN PELT, J. A.; POZO, M. J.; MUELLER, M. J.; BUCHALA, A. J.; MÉTRAUX, J.-P.; VAN LOON, L. ; DICKE, M. Signal signature and transcriptome changes of Arabidopsis during pathogen and insect attack. **Molecular plant-microbe interactions**, v.18, n.9, p.923-937, 2005.

DELPHIA, C. M.; MESCHER, M. C. ; DE MORAES, C. M. Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host-plant selection by thrips. **J Chem Ecol**, v.33, n.5, p.997-1012, 2007.

DENNO, R. F. ; KAPLAN, I. Plant-mediated interactions in herbivorous insects: mechanisms, symmetry, and challenging the paradigms of competition past. **Ecological communities: plant mediation in indirect interaction webs**. Cambridge University Press, Cambridge, p.19-50, 2007.

DENNO, R. F.; MCCLURE, M. S. ; OTT, J. R. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. **Annual Review of Entomology**, v.40, n.1, p.297-331, 1995.

DIAS, C. R. **Foraging and antipredator behaviour in an acarine predator-prey system on tomato**, Universidade Federal de Viçosa. 2013 p.

DICKE, M. Evolution of induced indirect defense of plants. **The ecology and evolution of inducible defenses**, p.62-88, 1999.

DICKE, M. ; LOON, J. J. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.97, n.3, p.237-249, 2000.

DOHERTY, H. M.; SELVENDRAN, R. R. ; BOWLES, D. J. The wound response of tomato plants can be inhibited by aspirin and related hydroxy-benzoic acids. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.33, n.3, p.377-384, 1988.

EHRlich, P. R. ; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, p.586-608, 1964.

ERB, M.; MELDAU, S. ; HOWE, G. A. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. **Trends in Plant Science**, v.17, n.5, p.250-259, 2012.

FARRAR, R. R. ; KENNEDY, G. G. 2-Undecanone, a constituent of the glandular trichomes of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*: Effects on *Heliothis zea* and *Manduca sexta* growth and survival. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.43, n.1, p.17-23, 1987.

FELTON, G. W. ; TUMLINSON, J. H. Plant–insect dialogs: complex interactions at the plant–insect interface. **Current Opinion in Plant Biology**, v.11, n.4, p.457-463, 2008.

FERNANDEZ, A.; HANCE, T.; CLOTUCHE, G.; MAILLEUX, A. C. ; DENEUBOURG, J. L. Testing for collective choices in the two-spotted spider mite. **Experimental and Applied Acarology**, v.58, n.1, p.11-22, 2012.

FINCH, S. ; COLLIER, R. Host-plant selection by insects—a theory based on ‘appropriate/inappropriate landings’ by pest insects of cruciferous plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.96, n.2, p.91-102, 2000.

FOX, C. W. ; LALONDE, R. G. Host Confusion and the Evolution of Insect Diet Breadths. **Oikos**, v.67, n.3, p.577-581, 1993.

FREITAS, J.; MALUF, W.; DAS GRAÇAS CARDOSO, M.; GOMES, L. A. ; BEARZOTTI, E. Inheritance of foliar zingiberene contents and their relationship to trichome densities and whitefly resistance in tomatoes. **Euphytica**, v.127, n.2, p.275-287, 2002.

GERSON, U. Webbing. **Spider Mites: Their Biology, Natural Enemies, and Control**. W. Helle and W. Sabelis, Elsevier. 1985 p.223-232.

GONÇALVES, L. D.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. D. G.; RESENDE, J. D.; CASTRO, E. D.; SANTOS, N. M.; NASCIMENTO, I. D. ; FARIA, M. V. Relação entre zingibereno, tricomas foliares e repelência de tomateiros a *Tetranychus evansi*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.41, n.2, p.267-273, 2006.

GREEN, T. R. ; RYAN, C. A. Wound-Induced Proteinase Inhibitor in Plant Leaves: A Possible Defense Mechanism against Insects. **Science**, v.175, n.4023, p.776-777, 1972.

GRIPENBERG, S.; MAYHEW, P. J.; PARNELL, M. ; ROSLIN, T. A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects. **Ecology Letters**, v.13, n.3, p.383-393, 2010.

HAJI, F. N. P.; ALENCAR, J. A. D. ; PREZOTTI, L. R. Principais pragas do tomateiro e alternativas de controle. 1998.

HEIDEL, A. J. ; BALDWIN, I. T. Microarray analysis of salicylic acid- and jasmonic acid-signalling in responses of *Nicotiana attenuata* to attack by insects from multiple feeding guilds. **Plant, Cell & Environment**, v.27, n.11, p.1362-1373, 2004.

JAENIKE, J. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. **Theoretical Population Biology**, v.14, n.3, p.350-356, 1978.

JANSSEN, A. Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.90, n.2, p.191-198, 1999.

JIAO, X.; XIE, W.; WANG, S.; WU, Q.; PAN, H.; LIU, B. ; ZHANG, Y. Differences in host selection and performance between B and Q putative species of *Bemisia tabaci* on three host plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.147, n.1, p.1-8, 2013.

JIAO, X.; XIE, W.; WANG, S.; WU, Q.; ZHOU, L.; PAN, H.; LIU, B. ; ZHANG, Y. Host preference and nymph performance of B and Q putative species of *Bemisia tabaci* on three host plants. **Journal of Pest Science**, v.85, n.4, p.423-430, 2012.

JONSSON, M.; ROSDAHL, K. ; ANDERSON, P. Responses to olfactory and visual cues by over-wintered and summer generations of the pollen beetle, *Meligethes aeneus*. **Physiological Entomology**, v.32, n.2, p.188-193, 2007.

KALOSHIAN, I. ; WALLING, L. L. Hemipterans as plant pathogens. **Annual Review of Phytopathology**, v.43, p.491-521, 2005.

KANT, M. R.; AMENT, K.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A. ; SCHUURINK, R. C. Differential timing of spider mite-induced direct and indirect defenses in tomato plants. **Plant Physiology**, v.135, n.1, p.483-495, 2004.

KANT, M. R. ; BALDWIN, I. T. The ecogenetics and ecogenomics of plant–herbivore interactions: rapid progress on a slippery road. **Current Opinion in Genetics & Development**, v.17, n.6, p.519-524, 2007.

KANT, M. R.; JONCKHEERE, W.; KNEGT, B.; LEMOS, F.; LIU, J.; SCHIMMEL, B. C. J.; VILLARROEL, C. A.; ATAIDE, L. M. S.; DERMAUW, W.; GLAS, J. J.; EGAS, M.; JANSSEN, A.; VAN LEEUWEN, T.; SCHUURINK, R. C.; SABELIS, M. W. ; ALBA, J. M. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities. **Annals of botany**, v.115, n.7, p.1015-1051, 2015.

KANT, M. R.; SABELIS, M. W.; HARING, M. A. ; SCHUURINK, R. C. Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v.275, n.1633, p.443-452, 2008.

KAPLAN, I. ; DENNO, R. F. Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. **Ecology Letters**, v.10, n.10, p.977-994, 2007.

KARBAN, R. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. **Functional Ecology**, v.25, n.2, p.339-347, 2011.

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

KAWAZU, K.; MOCHIZUKI, A.; SATO, Y.; SUGENO, W.; MURATA, M.; SEO, S. ; MITSUHARA, I. 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.

KESSLER, A. ; BALDWIN, I. T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. **Science**, v.291, n.5511, p.2141-2144, 2001.

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

KIM, J.; TOOKER, J. F.; LUTHE, D. S.; DE MORAES, C. M. ; FELTON, G. W. Insect Eggs Can Enhance Wound Response in Plants: A Study System of Tomato *Solanum lycopersicum* L. and *Helicoverpa zea* Boddie. **PLoS ONE**, v.7, n.5, p.e37420, 2012.

KIM, K. C.; FAN, B. ; CHEN, Z. Pathogen-induced Arabidopsis WRKY7 is a transcriptional repressor and enhances plant susceptibility to *Pseudomonas syringae*. **Plant Physiology**, v.142, n.3, p.1180-1192, 2006.

KOORNNEEF, A. ; PIETERSE, C. M. Cross talk in defense signaling. **Plant Physiology**, v.146, n.3, p.839-844, 2008.

LEMOS, F.; BERNARDO, A.; DIAS, C.; SARMENTO, R.; PALLINI, A.; VENZON, M. ; JANSSEN, A. Breaking and entering: predators invade the shelter of their prey and gain protection. **Experimental and Applied Acarology**, p.1-11, 2015.

LEMOS, F.; SARMENTO, R.; PALLINI, A.; DIAS, C.; SABELIS, M. ; JANSSEN, A. Spider mite web mediates anti-predator behaviour. **Experimental and Applied Acarology**, v.52, n.1, p.1-10, 2010.

LI, C.; WILLIAMS, M. M.; LOH, Y.-T.; LEE, G. I. ; HOWE, G. A. Resistance of cultivated tomato to cell content-feeding herbivores is regulated by the octadecanoid-signaling pathway. **Plant Physiology**, v.130, n.1, p.494-503, 2002.

LIN, L.; SHEN, T. C.; CHEN, Y. H. ; HWANG, S. Y. Responses of *Helicoverpa armigera* to tomato plants previously infected by ToMV or damaged by *H. armigera*. **J Chem Ecol**, v.34, n.3, p.353-361, 2008.

LIU, B.; YAN, F.; CHU, D.; PAN, H.; JIAO, X.; XIE, W.; WU, Q.; WANG, S.; XU, B.; ZHOU, X. ; ZHANG, Y. Difference in feeding behaviors of two invasive whiteflies on host plants with different suitability: Implication for competitive displacement. **International Journal of Biological Sciences**, v.8, n.5, p.697-706, 2012.

LU, Y.-B.; LIU, S.-S.; LIU, Y.-Q.; FURLONG, M. J. ; ZALUCKI, M. P. Contrary effects of jasmonate treatment of two closely related plant species on attraction of and oviposition by a specialist herbivore. **Ecology Letters**, v.7, n.4, p.337-345, 2004.

LYNCH, M. E.; KAPLAN, I.; DIVELY, G. P. ; DENNO, R. F. Host-plant-mediated competition via induced resistance: interactions between pest herbivores on potatoes. **Journal of Applied Ecology**, v.16, n.3, p.855-864, 2006.

MALUF, W. R.; MACIEL, G. M.; GOMES, L. A. A.; CARDOSO, M. D. G.; GONÇALVES, L. D.; DA SILVA, E. C. ; KNAPP, M. Broad-spectrum arthropod resistance in hybrids between high-and low-acylsugar tomato lines. **Crop science**, v.50, n.2, p.439-450, 2010.

MATOS, C. H. C.; PALLINI, A.; BELLINI, L. L. ; FREITAS, R. C. P. D. Domácias e seu papel na defesa das plantas. **Ciência Rural**, v.36, p.1021-1026, 2006.

MATTIACCI, L.; DICKE, M. ; POSTHUMUS, M. A. beta-Glucosidase: an elicitor of herbivore-induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.92, n.6, p.2036-2040, 1995.

MAYER, R. T.; INBAR, M.; MCKENZIE, C. L.; SHATTERS, R.; BOROWICZ, V.; ALBRECHT, U.; POWELL, C. A. ; DOOSTDAR, H. Multitrophic interactions of the silverleaf whitefly, host plants, competing herbivores, and phytopathogens. **Archives of Insect Biochemistry Physiology**, v.51, n.4, p.151-169, 2002.

MAYHEW, P. J. Adaptive Patterns of Host-Plant Selection by Phytophagous Insects. **Oikos**, v.79, n.3, p.417-428, 1997.

MCDOWELL, J. M. ; SIMON, S. A. Molecular diversity at the plant-pathogen interface. **Developmental & Comparative Immunology**, v.32, n.7, p.736-744, 2008.

MENG, R. X.; JANSSEN, A.; NOMIKOU, M.; ZHANG, Q. W. ; SABELIS, M. W. Previous and present diets of mite predators affect antipredator behaviour of whitefly prey. **Experimental and Applied Acarology**, v.38, n.2-3, p.113-124, 2006.

MILNE, M. ; WALTER, G. The significance of prey in the diet of the phytophagous thrips, *Frankliniella schultzei*. **Ecological Entomology**, v.22, n.1, p.74-81, 1997.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v.7, n.9, p.405-410, 2002.

MORIMOTO, K.; FURUICHI, H.; YANO, S. ; OSAKABE, M. Web-mediated interspecific competition among spider mites. **J Econ Entomol**, v.99, n.3, p.678-684, 2006.

MOUTTET, R.; KAPLAN, I.; BEAREZ, P.; AMIENS-DESNEUX, E. ; DESNEUX, N. Spatiotemporal patterns of induced resistance and susceptibility linking diverse plant parasites. **Oecologia**, v.173, n.4, p.1379-1386, 2013.

MÜLLER, C. 13 Plant–Insect interactions on cuticular surfaces. **Annual Plant Reviews, Biology of the Plant Cuticle**, v.23, p.398, 2008.

NAVAJAS, M.; DE MORAES, G. J.; AUGER, P. ; MIGEON, A. Review of the invasion of *Tetranychus evansi*: biology, colonization pathways, potential expansion and prospects for biological control. **Experimental and Applied Acarology**, v.59, n.1-2, p.43-65, 2013.

NOMIKOU, M.; JANSSEN, A. ; SABELIS, M. Herbivore host plant selection: whitefly learns to avoid host plants that harbour predators of her offspring. **Oecologia**, v.136, n.3, p.484-488, 2003.

NOMURA, K.; DEBROY, S.; LEE, Y. H.; PUMPLIN, N.; JONES, J. ; HE, S. Y. A bacterial virulence protein suppresses host innate immunity to cause plant disease. **Science**, v.313, n.5784, p.220-223, 2006.

OLIVEIRA, E. F.; PALLINI, A. ; JANSSEN, A. Herbivores with similar feeding modes interact through the induction of different plant responses. **Oecologia**, p.1-10, 2015.

OZAWA, R.; ARIMURA, G.-I.; TAKABAYASHI, J.; SHIMODA, T. ; NISHIOKA, T. Involvement of jasmonate-and salicylate-related signaling pathways for the production of specific herbivore-induced volatiles in plants. **Plant and Cell Physiology**, v.41, n.4, p.391-398, 2000.

PALLINI; JANSSEN ; SABELIS. Predators induce interspecific herbivore competition for food in refuge space. **Ecology Letters**, v.1, n.3, p.171-177, 1998.

PALLINI, A.; JANSSEN, A. ; SABELIS, M. Do western flower thrips avoid plants infested with spider mites? Interactions between potential competitors. **Ecology and Evolution of the Acari**. J. Bruin, L. P. S. van der Geest and M. W. Sabelis, Springer Netherlands. v.55. 1999 p.375-380.

PALLINI, A. J., A. SABELIS, MAURICE W. Predators induce interspecific herbivore competition for food in refuge space. **Ecology Letters**, v.1, p.171-177, 1998.

PAMPLONA, A. M. S. R.; CIOCIOLA, A.; MALUF, W. ; CRUZ, I. (2002). Avaliação de genótipos de tomate *Lycopersicon* spp. com diferentes concentrações de acilaçúcares quanto a resistência a *Bemisia tabaci*. **Embrapa Milho e Sorgo-Resumo em anais de congresso (ALICE)**, Manaus, In: Congresso Brasileiro de Entomologia, Resumos...

PERRING, T. M. The *Bemisia tabaci* species complex. **Crop protection**, v.20, n.9, p.725-737, 2001.

PIETERSE, C. M.; LEON-REYES, A.; VAN DER ENT, S. ; VAN WEES, S. C. Networking by small-molecule hormones in plant immunity. **Nature chemical biology**, v.5, n.5, p.308-316, 2009.

POELMAN, E. H.; BROEKGAARDEN, C.; VAN LOON, J. J. ; DICKE, M. Early season herbivore differentially affects plant defence responses to subsequently colonizing herbivores and their abundance in the field. **Molecular Ecology**, v.17, n.14, p.3352-3365, 2008.

PROFFIT, M.; BIRGERSSON, G.; BENGTSSON, M.; REIS, R., JR.; WITZGALL, P. ; LIMA, E. Attraction and Oviposition of *Tuta absoluta* Females in Response to Tomato Leaf Volatiles. **J Chem Ecol**, v.37, n.6, p.565-574, 2011.

RAGHAVA, T.; RAVIKUMAR, P.; HEGDE, R. ; KUSH, A. Spatial and temporal volatile organic compound response of select tomato cultivars to herbivory and mechanical injury. **Plant Science**, v.179, n.5, p.520-526, 2010.

REITZ, S. R. ; TRUMBLE, J. T. Competitive displacement among insects and arachnids 1. **Annual Review of Entomology**, v.47, n.1, p.435-465, 2002.

RESENDE, J. T.; MALUF, W. R.; CARDOSO, M. D. G.; GONÇALVES, L. D.; FARIA, M. V. ; DO NASCIMENTO, I. R. Resistance of tomato genotypes to the silverleaf whitefly mediated by acylsugars. **Horticultura Brasileira**, v.27, n.3, p.345-348, 2009.

RODRIGUEZ-SAONA, C.; CHALMERS, J. A.; RAJ, S. ; THALER, J. S. Induced plant responses to multiple damagers: differential effects on an herbivore and its parasitoid. **Oecologia**, v.143, n.4, p.566-577, 2005.

RODRIGUEZ-SAONA, C. R.; MUSSER, R. O.; VOGEL, H.; HUM-MUSSER, S. M. ; THALER, J. S. Molecular, biochemical, and organismal analyses of tomato plants simultaneously attacked by herbivores from two feeding guilds. **J Chem Ecol**, v.36, n.10, p.1043-1057, 2010.

SABELIS, M. W.; JANSSEN, A. ; KANT, M. R. Ecology. The enemy of my enemy is my ally. **Science**, v.291, n.5511, p.2104-2105, 2001.

SARMENTO, R. A.; LEMOS, F.; BLEEKER, P. M.; SCHUURINK, R. C.; PALLINI, A.; OLIVEIRA, M. G. A.; LIMA, E. R.; KANT, M.; SABELIS, M. W. ; JANSSEN, A. A herbivore that manipulates plant defence. **Ecology Letters**, v.14, n.3, p.229-236, 2011a.

SARMENTO, R. A.; LEMOS, F.; DIAS, C. R.; KIKUCHI, W. T.; RODRIGUES, J. C. P.; PALLINI, A.; SABELIS, M. W. ; JANSSEN, A. A Herbivorous mite down-regulates plant defence and produces web to exclude competitors. **PLoS ONE**, v.6, n.8, p.e23757, 2011b.

SHAH, M. M. R. ; LIU, T.-X. Feeding experience of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) affects their performance on different host plants. **PLoS ONE**, v.8, n.10, p.e77368, 2013.

SHIOJIRI, K. ; TAKABAYASHI, J. Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: encounter–dilution effects in a tritrophic interaction. **Ecological Entomology**, v.28, n.5, p.573-578, 2003.

SHIOJIRI, K.; TAKABAYASHI, J.; YANO, S. ; TAKAFUJI, A. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. **Ecology Letters**, v.5, n.2, p.186-192, 2002.

SILVA, R.; FURLONG, M. J.; WILSON, L. J. ; WALTER, G. H. How Predictable Are the Behavioral Responses of Insects to Herbivore Induced Changes in Plants? Responses of Two Congeneric Thrips to Induced Cotton Plants. **PLoS ONE**, v.8, n.5, p.e63611, 2013.

SOLER, R.; BADENES-PÉREZ, F. R.; BROEKGAARDEN, C.; ZHENG, S.-J.; DAVID, A.; BOLAND, W. ; DICKE, M. Plant-mediated facilitation between a leaf-feeding and a phloem-feeding insect in a brassicaceous plant: from insect performance to gene transcription. **Functional Ecology**, v.26, n.1, p.156-166, 2012.

THALER, J.; FIDANTSEF, A.; DUFFEY, S. ; BOSTOCK, R. Trade-Offs in Plant Defense Against Pathogens and Herbivores: A Field Demonstration of Chemical Elicitors of Induced Resistance. **J Chem Ecol**, v.25, n.7, p.1597-1609, 1999.

THALER, J. S.; AGRAWAL, A. A. ; HALITSCHKE, R. Salicylate-mediated interactions between pathogens and herbivores. **Ecology**, v.91, n.4, p.1075-1082, 2010.

THALER, J. S.; HUMPHREY, P. T. ; WHITEMAN, N. K. Evolution of jasmonate and salicylate signal crosstalk. **Trends in Plant Science**, v.17, n.5, p.260-270, 2012.

TON, J.; D'ALESSANDRO, M.; JOURDIE, V.; JAKAB, G.; KARLEN, D.; HELD, M.; MAUCHMANI, B. ; TURLINGS, T. C. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. **Plant Journal**, v.49, n.1, p.16-26, 2007.

TRICHILO, P. J. ; LEIGH, T. F. Predation on spider mite eggs by the western flower thrips, *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera: Thripidae), an opportunist in a cotton agroecosystem. **Environmental Entomology**, v.15, n.4, p.821-825, 1986.

TURLINGS, T. C. ; BENREY, B. Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. **Ecoscience**, p.321-333, 1998.

VENZON, M.; JANSSEN, A.; PALLINI, A. ; SABELIS, M. W. Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey. **Animal Behaviour**, v.60, n.3, p.369-375, 2000.

VLOT, A. C.; DEMPSEY, D. A. ; KLESSIG, D. F. Salicylic Acid, a multifaceted hormone to combat disease. **Annual Review of Phytopathology**, v.47, p.177-206, 2009.

WALKER, G. P.; PERRING, T. M. ; FREEMAN, T. P. Life history, functional anatomy, feeding and mating behavior. **Bemisia: Bionomics and Management of a Global Pest**, Springer. 2010 p.109-160.

WALLING, L. L. The Myriad Plant Responses to Herbivores. **Journal of Plant Growth Regulation**, v.19, n.2, p.195-216, 2000.

WANG, W.; VINOCCUR, B. ; ALTMAN, A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. **Planta**, v.218, n.1, p.1-14, 2003.

WILSON, L.; BAUER, L. ; WALTER, G. 'Phytophagous' thrips are facultative predators of twospotted spider mites (Acari: Tetranychidae) on cotton in Australia. **Bulletin of Entomological Research**, v.86, n.03, p.297-305, 1996.

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

XU, C.; WANG, X.; STANSLY, P. A. ; REN, S. Behavioral Interactions between *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) and *Tetranychus truncatus* (Acarina: Tetranychidae). **Florida Entomologist**, v.94, n.4, p.800-808, 2011.

YANO, S. Collective and solitary behaviors of twospotted spider mite (Acari: Tetranychidae) are induced by trail following. **Annals of the Entomological Society of America**, v.101, n.1, p.247-252, 2008.

YIN, H.-D.; WANG, X.-Y.; XUE, K.; HUANG, C.-H.; WANG, R.-J.; YAN, F.-M. ; XU, C.-R. Impacts of transgenic Bt cotton on the stylet penetration behaviors of *Bemisia tabaci* biotype B: Evidence from laboratory experiments. **Insect Science**, v.17, n.4, p.344-352, 2010.

ZHANG, P.-J.; ZHENG, S.-J.; VAN LOON, J. J.; BOLAND, W.; DAVID, A.; MUMM, R. ; DICKE, M. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.106, n.50, p.21202-21207, 2009.

ZHANG, T.; LUAN, J.-B.; QI, J.-F.; HUANG, C.-J.; LI, M.; ZHOU, X.-P. ; LIU, S.-S. Begomovirus–whitefly mutualism is achieved through repression of plant defences by a virus pathogenicity factor. **Molecular Ecology**, v.21, n.5, p.1294-1304, 2012.

5 CONCLUSÃO GERAL

Nessa tese foi comprovado que artrópodes em campo evitam plantas infestadas por *T. evansi*.

As plantas infestadas por *T. evansi* aparentemente estavam com melhor qualidade nutricional do que plantas infestadas por *T. urticae*, mesmo assim a densa teia produzida por essa espécie influenciou na quantidade de moscas brancas *B. tabaci* coletadas nessas plantas no campo. As plantas limpas e infestadas por *T. evansi* tiveram maior oviposição do que plantas infestadas por *T. urticae*. Mesmo com a taxa de oviposição das moscas brancas em plantas infestadas por *T. evansi* igual a encontrada em plantas limpas, tanto as plantas infestadas por *T. evansi* como por *T. urticae* tem a tendência a ser um impedimento ao desenvolvimento de estágios imaturos de moscas brancas.

Os resultados desses experimentos confirmam que plantas de tomate infestadas por *T. evansi* no campo são atrativas a moscas brancas *B. tabaci*. Como essas plantas tem uma maior oviposição das moscas brancas e uma tendência a gerar menos adultos é possível que a presença de *T. evansi* interfira no estabelecimento da espécie *B. tabaci* em campo.