

Infoquímicos induzidos por herbivoria mediando a comunicação entre plantas de tomate e o predador *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae)

Renato Almeida Sarmento^{1,2}
Felipe de Lemos³
Cleide Rosa Dias³
Angelo Pallini³
Madelaine Venzon⁴

RESUMO

Plantas atacadas por herbívoros podem produzir compostos voláteis que auxiliam os inimigos naturais na sua localização e conseqüentemente, interferem na dinâmica populacional desses agentes biológicos no agroecossistema. Este trabalho objetivou responder à seguinte pergunta: o predador *Cycloneda sanguinea* Linnaeus (Coleoptera: Coccinellidae) é capaz de identificar e diferenciar odores de plantas de tomate infestadas ou não com os herbívoros *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera: Aphididae) e *Tetranychus evansi* Baker & Printchard (Acari: Tetranychidae). Em um olfatômetro de tubo em “Y” foram oferecidas para os adultos de *C. sanguinea* as seguintes fontes de odores: 1) plantas limpas de tomate vs. ar limpo; 2) plantas de tomate infestadas por *M. euphorbiae* vs. plantas limpas; e 3) plantas de tomate infestadas por *T. evansi* vs. plantas limpas. O predador teve preferência pelo ar limpo, odores de plantas de tomate com o pulgão *M. euphorbiae* e odores de plantas com o ácaro *T. evansi* as plantas limpas. A preferência desse predador por ar limpo indica que as plantas de tomate não infestadas não produzem odores atrativos a ele. Já a preferência por plantas infestadas por herbívoros mostra que *C. sanguinea* utiliza os odores induzidos por herbivoria para localizar suas presas.

Palavras-chave: Compostos voláteis, terceiro nível trófico, *Macrosiphum euphorbiae*, *Tetranychus evansi*, tomate.

ABSTRACT

Herbivore-Induced infochemicals mediating communication between tomato plants and the predator *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae)

In response to herbivore damage numerous plants produce specific blend of volatile chemicals, which can interfere with the foraging behaviour of natural enemies of herbivores. As a consequence, the volatiles can affect the population dynamics of such natural enemies in an agroecosystem. This work investigated whether the predator *Cycloneda sanguinea* Linnaeus (Coleoptera: Coccinellidae) was capable to discriminate between odors of tomato plants either infested or not with *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera: Aphididae) and *Tetranychus evansi* Baker & Printchard (Acari: Tetranychidae). Using a Y-tube olfactometer we tested the following contrasts: 1) tomato clean plants vs. clean air; 2) tomato plants infested with *M. euphorbiae* vs. clean plants; 3) tomato plants infested with *T. evansi* vs.

Recebido para publicação em novembro de 2007 e aprovado em setembro de 2008

¹Universidade Federal do Tocantins-UFT, Caixa postal 66, Gurupi-TO

²University of Amsterdam, IBED-Section Population Biology, PO Box 94084, Amsterdam, The Netherlands. E-mail: sarmento@science.uva.nl

³Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Animal/Entomologia CEP 36570-000, Viçosa, MG. E-mail: pallini@ufv.br, felipelemosufv@yahoo.com.br

⁴Empresa de Pesquisa Agropecuária do Estado de Minas Gerais (EPAMIG), Vila Gianetti, CEP 36571-000, Viçosa, MG. E-mail: venzon@epamig.ufv.br

clean plants. *Cycloneda sanguinea* preferred clean air to tomato clean plants, and plants infested with *M. euphorbiae* and *T. evansi* when having clean plants as alternative. The preference of *C. sanguinea* to clean air indicates that clean tomato plants do not produce odors that are attractive to such predator. However, the preference of *C. sanguinea* to tomato plants infested by both herbivores, when having clean plants as alternative, shows that this predator uses herbivore-induced volatiles to find its prey.

Key words: Volatiles, third trophic level, *Macrosiphum euphorbiae*, *Tetranychus*

INTRODUÇÃO

Dentre os fatores que afetam a produção de tomate, tanto para consumo *in natura* como para processamento na indústria, destacam-se a presença de pragas e doenças, o que determina alto custo de tratamentos fitossanitários, com elevado número de pulverizações (Gravena & Batista, 1979; Bayoun *et al.*, 1995; Fontes & Silva, 2002; Gallo *et al.*, 2002). Como meio de se obter métodos alternativos ao controle químico, o controle biológico vem sendo utilizado uma estratégia importante, por trazer benefícios ambientais e sociais com a redução do uso de agrotóxicos e a possível agregação de valor em um produto com a marca de orgânico.

No controle biológico são utilizados predadores de ocorrência natural no controle de diversas pragas. Dentre os potenciais agentes de controle biológico que ocorrem na cultura do tomate destaca-se o predador *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae) (Eichler & Reis, 1976; Obrycki & Kring, 1998; Oliveira *et al.*, 2005). Esse coccinelídeo apresenta grande atividade de busca, ocupando todos os ambientes de suas presas (Hodek, 1973). Adicionalmente ele é muito voraz, o que o caracteriza como eficiente predador, principalmente de pulgões e ácaros (Obrycki & Kring, 1998). No tomateiro, *C. sanguinea* encontra como presas o pulgão *Macrosiphum euphorbiae* (Hemiptera: Aphididae) (Obrycki & Kring, 1998; Isikber & Copland, 2002) e o ácaro *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) (Sarmiento, 2003; Oliveira *et al.*, 2005), que são considerados pragas importantes da cultura (Maluf *et al.*, 2001; Sarmiento, 2003).

Para maior eficácia dos programas de controle biológico é necessário que se entenda como ocorre o processo de forrageamento desses inimigos naturais no agroecossistema. Sabe-se que efeitos indiretos podem mediar as interações entre plantas, herbívoros e seus inimigos naturais (Price *et al.*, 1980; Sabelis *et al.*, 1999; Van Zandt & Agrawal, 2004). Muitas plantas apresentam sistema de defesa indireto eficiente, ativado quando há presença do herbívoro se alimentando da planta. Pela alimentação, ocorre o estímulo fisiológico na planta que acentua a produção de compostos voláteis que podem servir como pis-

tas para inimigos naturais (Takabayashi & Dicke, 1996; De Moraes *et al.*, 1998; Venzon *et al.*, 1999; Arimura *et al.*, 2000). Entretanto, plantas sozinhas ou mecanicamente danificadas e herbívoros sozinhos são frequentemente menos ou nada atrativos para os inimigos naturais do que plantas infestadas por eles (Drukker *et al.*, 1995; Agrawal, 1998; De Moraes *et al.*, 1998; Agrawal *et al.*, 1999; Venzon *et al.*, 1999; Arimura *et al.*, 2000).

Apesar de todas essas informações e da importância que elas representam para o controle biológico de pragas, uma vez que o resultado dessas interações pode influenciar na localização dos herbívoros pelos inimigos naturais e, conseqüentemente, na dinâmica populacional desses no agroecossistema, o entendimento do comportamento de forrageamento de coccinelídeos predadores ainda é limitado (Agrawal & Colfer, 2000). Este trabalho avaliou o comportamento de forrageamento do predador *C. sanguinea* com o objetivo de verificar a capacidade da *C. sanguinea* de identificar e diferenciar odores provenientes de plantas de tomate com ou sem os herbívoros *M. euphorbiae* e *T. evansi*.

MATERIAL E MÉTODOS

Produção das plantas de tomate

Para a obtenção de plantas de tomate foram utilizadas sementes da variedade Santa Clara I-5300. Essas foram semeadas em substrato comercial, composto por vermiculita e adubo orgânico, em bandejas de isopor (8 x 16 células), as quais foram mantidas em casa de vegetação. Aos 23 dias da semeadura, as mudas foram transplantadas para copos plásticos (300 mL) contendo mistura de solo com esterco bovino curtido (3:1) e fertilizante 4-14-8. As plantas foram utilizadas nos testes 35 dias após o plantio. Plantas atacadas por herbívoros ou fitopatógenos foram eliminadas.

*Criação massal de *Macrosiphum euphorbiae**

Adultos e ninfas de *M. euphorbiae* foram coletados na área experimental da Universidade Federal de Viçosa (UFV) em plantas de tomate, sendo posteriormente identificados. Os pulgões foram criados em plantas de tomate

da variedade Santa Clara I-5300, que foram mantidas dentro da casa de vegetação. Plantas com 23 dias de idade foram transplantadas para vasos de oito litros contendo solo, esterco bovino (3:1) e adubo 04-14-08. Quando apresentavam oito folhas completamente desenvolvidas, elas recebiam os pulgões para dar início à criação massal. As plantas de tomate eram trocadas a cada duas semanas, até o final do experimento.

Para a obtenção das plantas infestadas por *M. euphorbiae*, foram colocados 150 pulgões/planta, permanecendo em casa de vegetação por um período de sete dias. Tanto as plantas infestadas como as não-infestadas foram mantidas em casa de vegetação em diferentes gaiolas (1,0 x 1,0 x 0,5 m) constituídas de estrutura de madeira e recobertas com organza.

Criação massal de *Tetranychus evansi*

Adultos e ninfas de *T. evansi* foram coletados nas casas de vegetação da UFV em plantas de tomate e identificados posteriormente. Os ácaros foram separados com auxílio de uma lupa para evitar a contaminação de ácaros predadores e de outras espécies fitófagas. Para a sua criação foram utilizadas plantas de tomate da variedade Santa Clara I-5300, as quais foram mantidas em casa de vegetação. Aos 23 dias após a emergência, as plantas foram colocadas em vasos de oito litros contendo solo, esterco bovino (3:1) e adubo 04-14-08, mistura aplicada de acordo com as recomendações técnicas para a cultura. Quando atingiam o estágio de oito folhas completamente desenvolvidas, as plantas recebiam 300 ácaros cada uma, mantendo-as em casa de vegetação por um período de sete dias e substituídas a cada três semanas. As plantas infestadas e não-infestadas foram mantidas em casa de vegetação em diferentes gaiolas (1,0 x 1,0 x 0,5 m) de estrutura de madeira recoberta com organza.

Criação massal de *Cycloneda sanguinea*

Adultos de *C. sanguinea* foram coletados na área experimental localizada no campus da UFV e transferidos para laboratório em condições controladas a 25 ± 1 °C e umidade relativa de 70 ± 10 %. Em seguida, cinco casais de *C. sanguinea* foram acondicionados em cada copo plástico (500 mL), cuja tampa apresentava um furo no centro revestido com tela fina (organza) (Figura 1). Como alimento foi fornecido o pulgão *M. euphorbiae* e o ácaro *T. evansi*.

As posturas foram retiradas das bordas do recipiente de criação (Figura 1) com o auxílio de um pincel e acondicionadas em placas de Petri (5,0 x 1,5 cm) contendo um pedaço de algodão umedecido até a eclosão das larvas. Para uniformizar os indivíduos que foram utilizados em cada tratamento, as larvas foram individualizadas em placas de Petri, separadas por idade e alimentadas com pulgões e ácaros, onde permaneceram até alcançar a fase adulta.

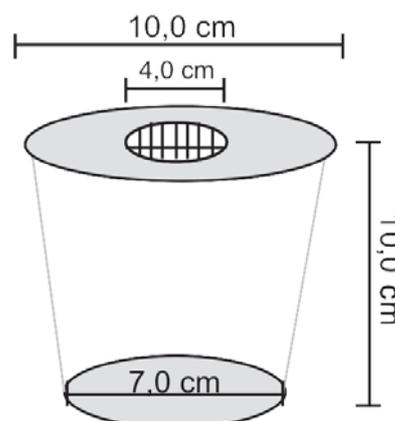


Figura 1. Recipiente de criação de *Cycloneda sanguinea*.

Experimento de Olfatometria

Em um olfatômetro de tubo em “Y” (Sabelis & Van de Baan 1983; Janssen *et al.*, 1999), foram oferecidas duas fontes de voláteis para *C. sanguinea*. Cada braço do olfatômetro foi conectado, usando mangueiras de plástico transparente, a um container de acrílico (50 x 36 x 43 cm), onde foram colocadas as fontes de odores (um grupo de três plantas de tomate) de acordo com cada experimento. Os containers foram colocados sobre uma bandeja com água, evitando-se, assim, a passagem de ar por frestas. Uma bomba de vácuo foi conectada à base do olfatômetro para formar uma corrente de ar que conduzisse os voláteis das fontes de odores para dentro do olfatômetro. Por meio de testes preliminares, foi determinada a velocidade da corrente de ar no interior do olfatômetro, que foi 0,4 m/s em cada braço. A velocidade foi calibrada por restritores da bomba de vácuo e medida por fluxômetros eletrônicos. As correntes vindas de cada braço dividiam-se de maneira uniforme após passarem pela junção dos dois braços do olfatômetro.

Os predadores foram introduzidos individualmente na base do olfatômetro com o sistema desligado. Ao ligar-lo os animais começavam o processo de forrageamento, caminhando em sentido contrário à corrente de ar formada. Ao atingirem a junção, os predadores respondiam à fonte de odor. O teste era terminado quando cada predador atingia o extremo final do braço do olfatômetro escolhido. Foram realizados três experimentos, sendo o primeiro com plantas limpas de tomate vs. ar limpo, o segundo com plantas de tomate infestadas por *M. euphorbiae* vs. plantas limpas e o terceiro com plantas de tomate infestadas por *T. evansi* vs. plantas limpas. Foi considerada como planta limpa aquela que não possuía nenhuma injúria causada por herbívoro. Cada tratamento teve três repetições, e em cada uma utilizaram-se diferentes grupos de plantas e artrópodes, de acordo com cada tratamento. Previamente a cada teste, fêmeas adultas de *C. sanguinea* foram isoladas em placas de Petri por um período de 24 h, sendo, em

seguida, testadas individualmente no olfâmetro. Foram utilizadas 20 fêmeas adultas por repetição, totalizando 60 insetos por experimento. As diferenças nos números de predadores que escolheram por uma das duas fontes de odores foram analisadas usando o teste binomial, convencional para estudos de olfâmetria, com frações esperadas de 0,5 para cada fonte de odor e probabilidade $p < 0,05$ (Sabelis & Van de Baan, 1983; Janssen *et al.*, 1997; Pallini *et al.*, 1997). Para a análise conjunta dos resultados de cada experimento utilizou-se o teste *replicated goodness-of-fit* (Sokal & Rohlf, 1995).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

O comportamento de busca de *C. sanguinea* no agroecossistema pode ser modificado por voláteis induzidos por herbivoria, os quais são utilizados pelo predador para localizar suas presas. No ensaio em que foi testado o forrageamento de *C. sanguinea* sobre plantas de tomate limpas vs. ar limpo, observou-se que a maioria das fêmeas de *C. sanguinea* preferiu a corrente de ar limpo, atraindo aproximadamente 2,3 vezes mais predadores que as plantas de tomate limpas (Figura 2). *Cycloneda sanguinea* mostrou resposta significativa pelo ar limpo em apenas uma das repetições ($p < 0,05$). Porém, na análise conjunta das três repetições, houve diferença significativa entre as duas fontes de odores com *C. sanguinea* direcionando-se para a corrente de ar limpo ($G_p = 17,98$; g.l. = 1; $p < 0,01$). Resultados semelhantes foram obtidos por Reddy (2002) para o crisopídeo *C. carena* quando exposto a odores de plantas limpas de tomate. Uma possível explicação para a preferência de *C. sanguinea* pelo ar limpo seria que plantas de tomate não-atacadas podem não ser atrativas a este predador, talvez por não oferecer vantagens (alimento) para eles. *Cycloneda sanguinea* pode ainda não reagir persistentemente a estes odores quando eles não estão associados à presença de alimento, ou ainda essas plantas podem não realizar uma contínua produção desses voláteis, pois os custos de uma

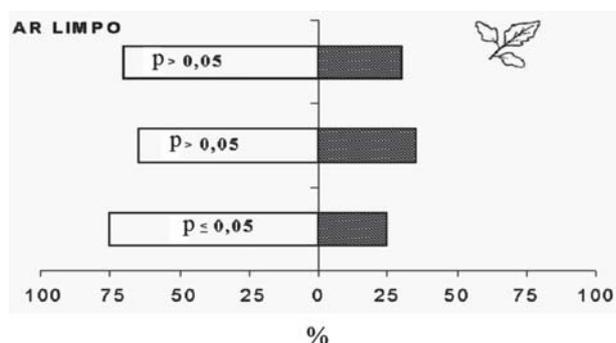


Figura 2. Porcentagem de fêmeas de *C. sanguinea* que preferiram o ar limpo (esquerda) ou os odores de plantas de tomate (direita). Cada barra representa o resultado de uma repetição, em que foram testados 20 insetos.

contínua produção deles podem não significar ganho na capacidade de atração dos inimigos naturais (Dicke & Sabelis, 1988).

Em relação às plantas de tomate limpas *versus* plantas de tomate infestadas por *M. euphorbiae*, houve preferência significativa de *C. sanguinea* por plantas infestadas nas três repetições (Figura 3). Em duas, 80% dos insetos testados foram atraídos pelos odores de plantas infestadas por pulgões ($p < 0,05$), e na terceira o índice de insetos atraídos foi de 75% ($p < 0,05$). Na análise conjunta das três repetições, houve diferença significativa ($p < 0,001$). O mesmo comportamento foi observado quando plantas limpas de tomate foram testadas *versus* plantas de tomate infestadas por *T. evansi*. As infestadas por *T. evansi* atraíram 1,4 vez mais predadores que as limpas ($p < 0,1$; Figura 4). Não houve diferença significativa entre o número de insetos que se dirigiram para os braços do olfâmetro da esquerda ou para direita em nenhum dos experimentos, evidenciando que os experimentos não foram afetados por outros fatores, a não ser pelos voláteis, já que as fontes foram trocadas de posição constantemente.

Takabayashi & Dicke (1992) e Takabayashi *et al.* (2000) observaram resultados semelhantes aos obtidos

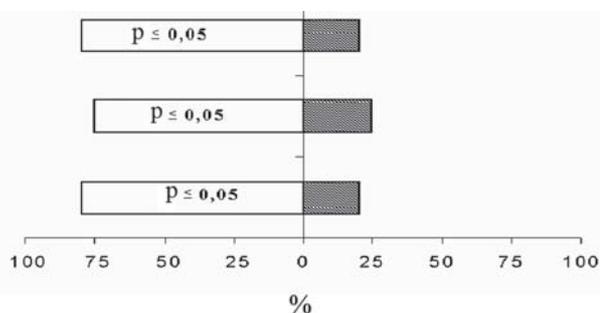


Figura 3. Porcentagem de fêmeas de *C. sanguinea* que preferiram odores de plantas atacadas pelo pulgão *M. euphorbiae* (esquerda) ou odores de plantas de tomate limpas (direita). Cada barra representa o resultado de uma repetição, em que foram testados individualmente 20 insetos.

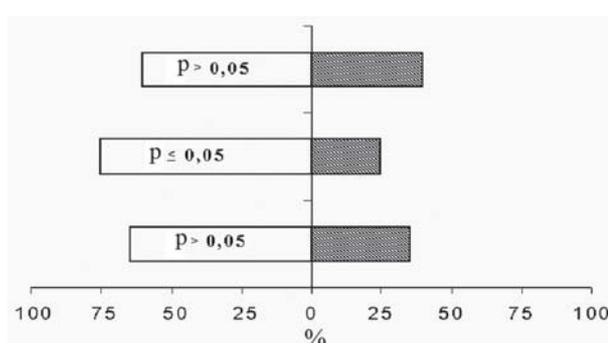


Figura 4. Porcentagem de fêmeas de *C. sanguinea* que preferiram odores de plantas infestadas pelo ácaro *T. evansi* (esquerda) ou odores de plantas limpas de tomate (direita). Cada barra representa o resultado de uma repetição, em que foram testados 20 insetos.

neste trabalho, com respostas positivas do ácaro predador *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acarina: Phytoseiidae) aos voláteis de plantas de tomate infestadas pelo ácaro *T. urticae* em um olfatômetro de tubo em "Y". Outras evidências de que predadores são atraídos pelos voláteis de plantas sob ataque de herbívoros foram relatadas por Dicke & Sabelis (1988) e Dicke *et al.* (1990), mostrando que plantas de feijão atacadas pelo ácaro rajado *Tetranychus urticae* produzem uma série de voláteis, a maioria terpenóides, que são atrativos de ácaros predadores desse herbívoro. Venzon *et al.* (1999) observaram significativa atração do predador *Orius laevigatus* (Fieber) (Hemiptera: Anthocoridae) por plantas de pepino infestadas por tripes *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera: Thripidae) e por *T. urticae*. Arimura *et al.* (2000) mostraram que plantas de feijão atacadas pelo ácaro fitófago *T. urticae* ativaram cinco genes de defesa que resultaram na liberação de compostos voláteis, a maioria terpenóides, responsáveis pela atração do ácaro predador *Phytoseiulus persimilis*, fazendo com que essas plantas ficassem menos susceptíveis ao ataque de ácaros fitófagos. O mesmo não ocorreu quando as folhas dessas mesmas plantas foram artificialmente danificadas.

Os resultados obtidos neste trabalho mostram que *C. sanguinea* utiliza pistas voláteis (infoquímicos) induzidas por herbivoria para localizar as presas *M. persicae* ou *T. evansi* em plantas de tomate. Esse comportamento pode aumentar a eficiência desse predador na localização de presas, reduzindo o tempo gasto para a sua localização e, conseqüentemente, incrementando o seu uso em programas de controle biológico. Adicionalmente, estudos em diferentes escalas estão sendo realizados para investigar qual é a fonte emissora desses voláteis (planta, herbívoro ou interação planta-herbívoro) e também se o comportamento de *C. sanguinea* muda em condições de campo, em que outros organismos e odores podem estar presentes.

CONCLUSÃO

Conclui-se que o predador *C. sanguinea* é capaz de diferenciar entre compostos voláteis provenientes de plantas de tomate limpas e plantas infestadas com suas presas (*M. euphorbiae* e *T. evansi*).

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Paulo Rebelles Reis (EPAMIG), pela identificação dos ácaros utilizados no trabalho; a taxonomista Dra. Regina C. Z. Carvalho, pela identificação dos afídeos usados neste estudo; ao CNPq e à CAPES, pela concessão de bolsa; e à FAPEMIG, pelo financiamento do projeto de pesquisa.

REFERÊNCIAS

- Agrawal AA (1998) Leaf damage and associated cues induced aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology*, 79:2100-2112.
- Agrawal AA & Colfer RG (2000) Consequences of thrips-infested plants for attraction of conspecifics and parasitoids. *Ecological Entomology*, 25:493-496.
- Agrawal AA, Kobayashi C & Thaler JS (1999) The influence of prey availability and induced host plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology*, 80:518-523.
- Arimura G, Ozawa R, Shimoda T, Nishioka T, Boland W & Takabayashi J (2000) Herbivory-induced volatiles elicit defence genes in lima bean leaves. *Nature*, 406:512-515.
- Bayoun IM, Plapp FW, Gilstrap FE & Michels GJ (1995) Toxicity of selected insecticides to *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies. *Journal of Economic Entomology* 88:1177-1185.
- De Moraes CM, Leiwis WJ, Pare PW, Alborn HT & Tumlinson JH (1998) Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393:570-573.
- Dicke M & Sabelis MW (1988) Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than on origin of compounds. *Functional Ecology*, 2:131-39.
- Dicke M, Van Beek TA, Posthumus MA, Ben Dom N, Van Bokhoven H & De Groot AE (1990) Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions: involvement of host plant in its production. *Journal of Chemical Ecology*, 16:381-396.
- Drukker B, Scutareanu P & Sabelis MW (1995) Do anthocorid predators respond to synonyms from *Psylla*-infested pear trees under field conditions? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77:193-203.
- Eichler MR & Reis EM (1976) Seletividade fisiológica de inseticidas aos predadores de afídeos *Cycloneda sanguinea* (L., 1763) e *Eriopis connexa* (Germ., 1824) (Coleoptera: Coccinellidae), 3ª ed. Passo Fundo, EMBRAPA/CNPT. 20p.
- Fontes PCR & Silva DJH (2002) Produção de tomate de mesa, Viçosa, Aprenda Fácil. 196p.
- Gallo D, Nakano O, Neto SS, Carvalho RPL, Batista GC, Filho EB, Parra JRP, Zucchi RA, Alves SB, Vendramim JD, Marchini LC, Lopes JRS & Omoto C (2002) *Entomologia agrícola*, 2ª ed. Piracicaba, FEALQ. 920p.
- Gravena S & Batista GC (1979) Toxicidade de inseticidas sobre *Cycloneda sanguinea* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae). Seletividade relativa e diferencial. *Científica*, 7:267-272.
- Hodek I (2002) *Biology of coccinellidae*, Prague, Czechoslovak Academy of Science. 325p.
- Isikber AA & Copland MJW (2002) Effects of various aphid foods on *Cycloneda sanguinea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102:93-97.
- Janssen A, Bruin J, Jacobs G, Schraag R & Sabelis MW (1997) Predators use odours to avoid prey patches with conspecifics. *The Journal of Animal Ecology*, 66:223-232.
- Janssen A, Pallini A, Venzon M & Sabelis MW (1999) Absence of odour-mediated avoidance of heterospecific competitors by the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92:73-82.

- Maluf WR, Campos GA & Cardoso MD (2001) Relationships between trichome types and spider mite (*Tetranychus evansi*) repellence in tomatoes with respect to foliar zingiberene contents. *Euphytica*, 121:73-80.
- Obrycki JJ & Kring TJ (1998) Predaceous coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology*, 43:295-321.
- Oliveira EE, Oliveira CL, Sarmiento RA, Rezende, LM & Fadini MAM (2005) Aspectos biológicos do predador *Cycloneda sanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae) alimentado com *Tetranychus evansi* (Acari: Tetranychidae) e *Macrosiphum euphorbiae* (Homoptera: Aphididae). *Bioscience Journal*, 21:33-39.
- Pallini A, Janssen A & Sabelis MW (1997) Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia*, 110:179-185.
- Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson, BA, Thompson JN & Weis AE (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:41-65.
- Reddy GVP (2002) Plant volatiles mediate orientation and plant preference by the predator *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae). *Biological Control*, 25:49-55.
- Sabelis MW & Van De Baan HE (1983) Location of distant spider mite colonies by phytoseid predators: demonstration of specific kairomones emitted by *Tetranychus urticae* and *Panonychus ulmi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 33:303-314.
- Sabelis MW, Van Baalen M, Bakker FM, Bruin J, Drukker B, Egas M, Janssen ARM, Lesna IK, Pels B, Van Rijn P & Scutareanu P (1999) The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In: Olf H, Brown VK & Drent RH (Eds.) *Herbivores: between plants and predators*. Oxford, Blackwell Science. p. 109-166.
- Sarmiento RA (2003) Resposta comportamental de artrópodes em teia alimentar de tomateiro. Dissertação de mestrado. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. 161 p.
- Sokal RR & Rohlf FJ (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. 3 th ed. New York, Freeman. 880p.
- Takabayashi J & Dicke M (1992) Response of predatory mites with different rearing histories to volatiles of uninfested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 64:187-193.
- Takabayashi J & Dicke M (1996) Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Plant Science*, 1:109-113.
- Takabayashi J, Shimoda T, Dicke M, Ashihara W & Takafuji A (2000) Induced response of tomato plants to injury by green and red strains of *Tetranychus urticae*. *Experimental and Applied Acarology*, 24:377-383.
- Van Zandt PA & Agrawal AA (2004) Specificity of induced plant responses to specialist herbivores of the common milkweed *Asclepias syriaca*. *Oikos*, 104:401-409.
- Venzon M, Janssen A & Sabelis MW (1999) Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93:305-314.