

FREDSON FERREIRA CHAVES

Indução de domácias em plantas de café e efeitos sobre a sobrevivência e a oviposição de ácaros herbívoros

Tese apresentada a Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

**VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2005**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

C512i
2005 Chaves, Fredson Ferreira, 1971 –
Indução de domácias em plantas de café e efeitos sobre
a sobrevivência e a oviposição de ácaros herbívoros /
Fredson Ferreira Chaves– Viçosa : UFV, 2005.
xiv, 55f. : il. ; 29cm.

Orientador: José Henrique Schoereder.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Plantas – Resistência a doenças e pragas. 2. Reação
de defesa (Fisiologia). 3. Relação inseto-planta.
4. *Oligonychus ilicis*. 5. Ácido jasmônico – Aplicação.
6. Pragas – Controle biológico. 7. *Coffea arabica*.
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22.ed. 632.9

FREDSON FERREIRA CHAVES

Indução de domácias em plantas de café e efeitos sobre a sobrevivência e a oviposição de ácaros herbívoros

Tese apresentada a Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para a obtenção do título de “Magister Scientiae”.

APROVADA: 03 de fevereiro de 2005.

**Prof. Angelo Pallini Filho
(Conselheiro)**

Prof. Flávia Maria da Silva Carmo

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza

Prof. Renata Maria Strozi Alves Meira

**Prof. José Henrique Schoereder
(Orientador)**

Dedicatória

A Deus.

Aos meus pais, Maria e Gerolino Chaves.

A todos os meus irmãos e irmãs.

A minha esposa, Mardem e minha filha, Juliana.

Agradecimentos

A Deus, não somente aquele onipotente, mas também esse onipresente em cada ser humano.

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade de formação nos cinco anos de Agronomia e em mais dois anos de aprofundamento científico no Mestrado em Entomologia.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa.

A todo o povo brasileiro que ao pagar os impostos proporciona a manutenção das universidades públicas brasileiras e com isso mantém os nossos estudos.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Entomologia que com sua orientação nas disciplinas me possibilitou a abertura de novos conhecimentos e horizontes científicos.

A Dona Paula, secretária da Entomologia, pela paciência, profissionalismo, dedicação e disponibilidade de servir.

A todos os amigos do laboratório de Acarologia pela convivência desde a iniciação científica, discussões científicas até as brincadeiras do dia-a-dia.

Aos amigos do laboratório de Ecologia de Comunidades pela receptividade, convivência, pelas sugestões na elaboração do projeto de mestrado e seminários e pela animação nas constantes saídas e festinhas.

À Cláudia Helena pela ajuda e disponibilidade desde a iniciação científica até as discussões e sugestões no projeto e experimentos do mestrado.

Aos amigos do Grupo Tucum que além da convivência, me proporcionaram raros momentos de espiritualidade e de discussão da sociedade brasileira me fazendo um sujeito mais humano e agente dessa história de construção de uma nova sociedade.

A todos os amigos do alojamento posinho, apartamento 1611 e 1612 com os quais convivi durante algum tempo e os mais recentes que continuo compartilhando. Vocês foram mais de que simples colegas moradores de

alojamento que dividiram a mesma casa. Com vocês morei durante o período de graduação e dividimos momentos de alegria e convivência social, ficando, às vezes até altas horas da madrugada filosofando sobre os nossos sonhos e perspectivas de vida.

Ao Professor Angelo Pallini por me iniciar na experiência científica e pelo aconselhamento durante o mestrado.

Ao Dr. Arne Janssen pelas discussões e sugestões no projeto e experimentos do mestrado, pela ajuda nas análises estatísticas e pela colaboração na elaboração da dissertação.

A José Henrique Schoereder (Zhé) pelo acolhimento em seu laboratório, pelo profissionalismo e amizade, pela serenidade e pela orientação em todo o mestrado. Obrigado por tudo.

Ao meu amigo e irmão Zé Nelson e Valquíria, pelo carinho e amizade fraterna.

A todos os meus irmãos e irmãs, cunhados e cunhadas e demais familiares que acreditaram e acreditam em mim, pelo amor, ajuda, carinho, respeito e colaboração durante todo esse tempo de estudos. Obrigado pela confiança e presença em minha vida. Sem cada um de vocês eu não teria chegado até aqui.

A Maria Rosa Índia, pela força e confiança durante toda esta etapa.

À minha esposa e companheira, Mardem Cibele, pela paciência durante esses sete anos. Seu companheirismo, gratidão e desprendimento foram de fundamental importância em meu processo de formação. O amor foi uma chama a mais para que eu continuasse na caminhada.

À minha filha, Juliana, pelo constante bom humor, que mesmo sem refletir consegue me fazer descobrir sempre algo de novo. Obrigado por me ensinar a ser mais paciente.

Ao meu pai, Gerolino Chaves por sempre acreditar em mim. O seu amor e ajuda foram muito importantes nessa longa etapa em minha vida. Você superou todas as minhas expectativas.

Em especial, à minha mãe, MARIA CHAVES, pelo seu amor, meiguice e ternura que sempre me ensinou a ter mais paciência. A sua paciência de educadora me colocou nesse caminho de sempre buscar

entender e vencer os desafios da vida. Tenho certeza de que, onde estiver estará sempre me esperando e olhando por mim.

O papel do professor não é o de somente transmitir conhecimentos aos seus alunos como se fossem máquinas gênicas, entregando-os algo pronto e acabado, mais do que isso, tem uma função importante e preponderante de ser educador, que junto com os educandos levanta discussões, problematizando as reflexões e buscando juntos, novos conhecimentos. É uma relação de comunicação dialógica, onde não existe um saber maior, mas sim agentes de observação de fatos, que, juntos elaboram hipóteses, discutindo-as e encontrando o melhor método de testá-las e conseqüentemente encontrando as melhores discussões. Assim também na discussão científica, professores e estudantes, orientadores e orientados devem juntos levantar fatos, testar hipóteses discutir e concluir a partir dos resultados.

Adaptação do livro de Paulo Freire:
Extensão ou Comunicação?

BIOGRAFIA

Fredson Ferreira Chaves, filho de Gerolino Alves Chaves e Maria Ferreira Chaves, nascido em 31 de outubro de 1971 no Distrito de Giru, Município de Joáima, Estado de Minas Gerais.

Em dezembro de 1990, concluiu o curso de Técnico em Agropecuária no Colégio Nazareth – Habilitação de Técnicos em Agropecuária (HAGROPE). Trabalhou nesse estabelecimento de ensino no período de 1993 a 1997. Em 1998 iniciou o curso de graduação em Agronomia na Universidade Federal de Viçosa, se formando como Engenheiro Agrônomo em março de 2003. Nesse mesmo mês e ano iniciou o curso de mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa.

ÍNDICE

	Páginas
Resumo	ix
Abstract	xi
Introdução Geral	1
Literatura Citada	3
Artigo 1 - Indução de domácias e de defesa direta por ácaros fitófagos em plantas de cafeeiro.	4
Resumo	4
Abstract	6
Introdução	7
Material e Métodos	10
Resultados	16
Discussão	23
Literatura Citada	25
Artigo 2 - Efeito do ácido jasmônico sobre a produção de domácias e desempenho do ácaro fitófago <i>Oligonychus ilicis</i>	32
Resumo	32
Abstract	34

Introdução	35
Material e Métodos	37
Resultados	41
Discussão	46
Literatura Citada	49
Conclusões Gerais	54

RESUMO

CHAVES, Fredson Ferreira, M.S., Universidade Federal de Viçosa, Fevereiro de 2005. **Indução de domácias em plantas de café e efeitos sobre a sobrevivência e a oviposição de ácaros herbívoros.** Orientador: José Henrique Schoereder. Conselheiros: Angelo Pallini Filho e Arnoldus Rudolf Maria Janssen.

As interações entre plantas, herbívoros e inimigos naturais são complexas, mas um entendimento apropriado destas interações é importante para as dinâmicas das populações e ecossistemas. Diversas famílias de plantas apresentam adaptações morfológicas e químicas contra o ataque de herbívoros. Estas adaptações são constitutivas, ou podem ser induzidas após a alimentação dos herbívoros, e ambas podem ser diretas (tendo um efeito negativo na oviposição, crescimento ou sobrevivência de herbívoros) ou indiretas (tendo um efeito negativo nos herbívoros pelo efeito positivo nos inimigos naturais dos herbívoros). Tais defesas podem ainda ser induzidas pela aplicação de compostos químicos envolvidos na via bioquímica de defesa. Um tipo de defesa morfológica contra a herbivoria é a presença de domácias (pequenas cavidades ou tufo de pelos) no lado inferior das folhas. Estas estruturas promovem a presença de ácaros predadores e fungívoros e conseqüentemente reduzem a densidade de fungos patogênicos e herbívoros nas plantas e desta forma levando a redução dos danos à mesma. Ainda não se sabe se domácias somente são formadas constitutivamente ou se elas podem também ser induzidas. O objetivo deste trabalho foi verificar a possibilidade de indução de domácias e os efeitos desta indução sobre herbívoros. O sistema usado consistiu de plantas de café (*Coffea arabica*) e os ácaros fitófagos *Oligonychus ilicis*, uma importante praga de cafeeiros. Primeiro, as plantas de café foram infestadas durante um curto período com diferentes densidades de ácaros. Depois da indução da defesa prévia da planta, avaliou-se o efeito da infestação prévia na oviposição e sobrevivência de *O. ilicis* (efeito induzido direto) e na produção de domácias das plantas (efeito induzido indireto). No experimento seguinte, foi usado ácido jasmônico, um composto conhecido da via

bioquímica de defesa das plantas, na tentativa de indução das domácias de folhas. Novamente, a indução de defesa direta e indireta das plantas foi verificada pela oviposição e sobrevivência de *O. ilicis* e pela produção de domácias em plantas induzidas e não induzidas. A indução das plantas com *O. ilicis* resultou em uma menor oviposição e sobrevivência de *O. ilicis*, mas não aumentou a produção das domácias. Ao contrário, a indução com 1,0 mg de ácido jasmônico por planta, não afetou a oviposição e sobrevivência dos ácaros fitófagos, mas resultou no aumento do número de domácias em folhas emitidas posteriormente. A aplicação de 0,5 mg de ácido jasmônico por planta não afetou os ácaros e nem a produção de domácias. Isto sugere que a aplicação de ácido jasmônico e a infestação de *O. ilicis* induz mecanismos diferentes de defesa e esta é a primeira demonstração da indução de domácias. Mais pesquisas são necessárias para elucidar a via bioquímica de ambos os mecanismos de defesa e para quantificar os custos e benefícios de defesa induzida em plantas.

ABSTRACT

CHAVES, Fredson Ferreira, M.S., Universidade Federal de Viçosa, February 2005. **Induction of domatia in coffee plants and effects on survival and oviposition of phytophagous mites.** Adviser: José Henrique Schoereder. Committee Members: Angelo Pallini Filho and Arnoldus Rudolf Maria Janssen.

The interactions among plants, herbivores and natural enemies are complex, but a proper understanding of these interactions is important for dynamics of populations and ecosystem. Several plant families show morphological and chemical adaptations to herbivore attacks. These adaptations are either constitutive, or can be induced by herbivore feeding, and are either direct (i.e. having a negative effect on oviposition, growth or survival of herbivores) or indirect (i.e. having a negative effect on herbivores through a positive effect on the natural enemies of the herbivores). It has been shown that such defence can also be induced by application of chemical precursors of the biosynthetic pathways of induced defence. One type of morphological defence against herbivory is the presence of domatia (small cavities or tufts of hair) on the underside of plant leaves. Such domatia promote the presence of fungivorous and predatory mites, that subsequently reduce densities of plant pathogenic fungi and herbivores on the plant, thus leading to a reduction of plant damage. It is as yet unknown whether such domatia are only formed constitutively, or whether they can be induced. The aim of this thesis is to verify the possibility of induction of domatia, as well as the effect of domatia on herbivores. The system used consisted of coffee plants, and the phytophagous mite species *Oligonychus ilicis*, an important pest of coffee. First, coffee plants were infested for a short period with various numbers of phytophagous mites, where after the induction of defence was verified by measuring the effect of previous infestation on oviposition and survival of *O. ilicis* (induced direct effect) as well as the effect of previous infestation on the number of domatia on the plants (induced indirect effect). In a subsequent experiment, the induction of plants using Jasmonic Acid, a known precursor of the defence pathway of plants, was attempted. Again, the induction of direct and indirect defence of plants was verified by

quantifying oviposition and survival of *O. ilicis* as well as the production of domatia on induced and uninduced plants. Induction of plants with *O. ilicis* resulted in lower survival and oviposition of *O. ilicis*, but not in production of more domatia. To the contrary, induction with 1.0 mg Jasmonic Acid per plant did not affect oviposition and survival of the phytophagous mite, but resulted in an increase of the numbers of domatia on newly formed leaves. Application of 0.5 mg of Jasmonic Acid did not affect the mites or the number of domatia. This suggests that Jasmonic Acid and by *O. ilicis* induce different defence mechanisms, and is the first demonstration of the induction of the production of domatia. Further research is needed to elucidate the biochemical pathways of both defence mechanisms as well as to quantify the costs and benefits of induced defence in plants.

INTRODUÇÃO GERAL

As interações entre plantas, herbívoros e inimigos naturais são dinâmicas e podem ser alteradas por vários fatores, dentre os quais os fatores ambientais, o uso de produtos químicos e injúrias prévias sofridas pela planta desempenham um papel importante. Plantas podem ser injuriadas por danos mecânicos, por estresse ambiental, pela ação de patógenos ou por ataque de herbívoros e elas não se encontram passivas ao sofrer injúrias, possuindo uma série de mecanismos, tanto químicos como morfológicos que podem ser ativados depois de injuriadas.

Plantas podem responder à injúria produzindo compostos químicos ou estruturas (físicas ou morfológicas) (Karban & Baldwin 1997). Estas formas de defesa podem atuar diretamente, por limitarem o ataque de herbívoros (Mauricio & Rausher 1997) ou afetando seu desenvolvimento e reprodução; ou ainda, indiretamente, pela retenção de predadores e parasitóides, os quais se alimentam de herbívoros (Dicke 1999, Marquis & Whelan 1996).

Uma das estruturas morfológicas que pode prover defesa indireta às plantas são as domácias. Essas estruturas morfológicas estão presentes em diversas famílias de plantas e podem servir como local de abrigo para formigas e outros predadores que habitam estas plantas (O'Dowd & Pemberton 1994, 1998). Domácias de folhas são minúsculas bolsas ou tufo de pêlos localizados na face inferior de milhares de espécies de plantas perenes (O'Dowd & Willson 1989, Brouwer & Clifford 1990, Walter 1996). Tais estruturas podem ter importantes conseqüências para as populações de herbívoros e desempenho das plantas (Marquis & Whelan 1996).

Este trabalho teve como objetivo responder as seguintes perguntas: Domácias de folhas podem ser induzidas em plantas jovens de cafeeiro? E qual o efeito da indução no desempenho do ácaro herbívoro *Oligonychus ilicis*? Várias estruturas morfológicas de plantas podem ser induzidas, no entanto não se encontra referência na literatura de indução de domácias.

Este trabalho foi dividido em dois artigos. No primeiro artigo foi estudado o efeito da infestação prévia de diferentes densidades do ácaro

herbívoro, *Oligonychus ilicis* sobre a indução de domácias. Foi avaliado se o aumento do número de ácaros por planta aumenta a produção de domácias. Avaliou-se ainda se a infestação prévia dos ácaros herbívoros, *O. ilicis* influenciam na oviposição e ou sobrevivência de populações subseqüentes desse herbívoro.

No segundo artigo foi estudado o efeito da aplicação exógena de ácido jasmônico sobre a produção de domácias e sobre a oviposição e sobrevivência de *Oligonychus ilicis*.

LITERATURA CITADA

Brouwer, Y.M., & H.T. Clifford. 1990. An annotated list of domatia-bearing species. Notes from the Jodrell laboratory 12: 1-33.

Dicke, M. 1999. Evolution of induced indirect defense of plants. P.62-68. In Harvell, C.D. & R. Tollrian (eds), The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton, University Press, 395p.

Karban R. & I.T. Baldwin. 1997. Induced Responses to Herbivory. The University of Chicago Press, Chicago, 319 pp.

Marquis, R.J. & C. Whelan. 1996. Plant morphology and recruitment of third trophic level: subtle and little-recognized defenses? Oikos 75: 330-334.

Mauricio, R. & M.D. Rausher. 1997. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. Evolution 51: 1435-1444.

O'Dowd, D.J., R.W. Pemberton, 1994. Leaf domatia in Korean plants: floristics, frequency, and biogeography. Vegetatio 114: 137-148.

O'Dowd, D.J. & R.W. Pemberton, 1998. Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of north Asia. *Amer. J. Bot.* 85: 70-78.

O'Dowd, D.J. & M.F. Willson. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. – *Biol J. Linn. Soc.* 37: 191-238.

Walter, D.E. 1996. Living on leaves: mites, tomenta, and leaf domatia. *Ann. Rev. Entomol.* 8: 307-344; 41:101-114.

Artigo 1

Indução de domácias e de defesa direta por ácaros fitófagos em plantas de cafeeiro.

RESUMO

Os números de artrópodes herbívoros são afetados pelas quantidades e qualidades dos recursos, predação e parasitismo, doenças e pela defesa das plantas. O ataque das plantas por herbívoros, resulta frequentemente na indução de vários mecanismos de defesa, afetando diretamente o desempenho dos herbívoros nas plantas (por exemplo, com a produção de toxinas ou inibidores de digestão) ou indiretamente pelo aumento da eficiência de inimigos naturais (por exemplo, produzindo voláteis que são atrativos para predadores ou produzindo néctar que aumenta a sobrevivência ou fecundidade dos predadores). O ácaro vermelho *Oligonychus ilicis* é uma importante praga na cultura do cafeeiro e é atacado por várias espécies de ácaros predadores. Plantas de *Coffea arabica* possuem domácias (pequenas cavidades, muitas vezes habitadas por ácaros predadores) na face inferior das folhas. Estas estruturas podem possibilitar o aumento da densidade dos ácaros predadores, oferecendo proteção, e conseqüentemente têm um efeito negativo nas populações de ácaros fitófagos, resultando num efeito positivo para as plantas. Domácia tem sido frequentemente sugerida como um outro mecanismo de defesa indireto das plantas, mas ao contrário da maioria dos outros mecanismos de defesa é desconhecido se a produção das domácias pode também ser induzida pela alimentação dos herbívoros. O objetivo deste trabalho foi preencher esta lacuna. Plantas de cafeeiro com três pares de folhas foram infestadas com diferentes densidades de *O. ilicis*, em casa de vegetação. Os ácaros foram removidos sete dias depois da infestação e a produção das domácias foi quantificada em folhas emitidas após a remoção dos ácaros.

Posteriormente, a indução de defesa direta foi verificada, avaliando-se a oviposição e a sobrevivência de fêmeas adultas de *O. ilicis* em folhas das plantas induzidas, emitidas após a retirada dos ácaros, e portanto não danificadas. O ataque prévio dos ácaros não resultou no aumento da produção de domácias, mas resultaram em menor sobrevivência e oviposição de futuras populações de *O. ilicis* em arenas de folhas, em laboratório. Estes resultados mostram que o ataque de ácaros induziu defesa direta, mas não defesa indireta pelo aumento na produção de domácias, em plantas de cafeeiro.

PALAVRAS-CHAVE: *Oligonychus ilicis*, defesa induzida, *Coffea arabica*.

Induction of domatia and of direct defence by phytophagous mites in coffee plants

ABSTRACT

The numbers of arthropod herbivores are affected by resource quantity and quality, predation and parasitism, disease, and by plant defence. The attack of plants by herbivores often results in the induction of various defence mechanisms, either directly affecting the performance of herbivores on the plant (e.g. through the production of toxins or digestion inhibitors), or indirectly through the promotion of the efficiency of natural enemies (e.g. by producing volatiles that are attractive to predators or producing nectar that increases survival or fecundity of the predators). The red spider mite *O. ilicis* is an important pest of coffee plants and is attacked by various species of predatory mite. Coffee plants (*Coffea arabica*) possess domatia (small cavities, often inhabited by predatory mites) at the underside of the leaves. These domatia may increase the density of predatory mites by offering protection, and therefore have a negative effect on phytophagous mite populations, resulting in a positive effect on the plant. Domatia have often been suggested as another indirect defence mechanism of plants, but contrary to most other defence mechanisms, it is unknown whether the production of domatia can also be induced by herbivore feeding. This study aims to fill this gap. Coffee plants with three pairs of leaves were infested with different densities of *O. ilicis* in a greenhouse. The mites were removed after seven days and the production of domatia on newly formed leaves was quantified. Furthermore, the induction of direct defence was verified by measuring oviposition and survival of adult female *O. ilicis* on newly formed (hence, undamaged) leaves of the same plants. The attack by mites did not result in an increased production of domatia, but did result in lower survival and oviposition by spider mites. This shows that attacks by spider mites induced direct defence, but not indirect defence through increase of the number of domatia, in coffee plants.

Key-words: *Oligonychus ilicis*, induced defence, *Coffea arabica*.

INTRODUÇÃO

Previsões teóricas têm sugerido que há complexas interações envolvendo plantas, patógenos, herbívoros e inimigos naturais desses herbívoros (Price *et al.* 1980).

O uso do controle biológico é uma alternativa ao controle químico convencional, por provocar menor dano ao ambiente e à saúde humana. No entanto, a implantação deste método de controle tem encontrado dificuldades devido à falta de conhecimento acerca das interações entre os organismos envolvidos no sistema. Pesquisas sobre controle biológico davam ênfase às interações bitróficas, porém recentemente o primeiro nível trófico, ou seja, a planta, foi incluída nesse sistema por interagir com os herbívoros e seus inimigos naturais.

Estudos sobre interações tritróficas visam identificar e entender os mecanismos que envolvem essas interações e quais as suas conseqüências dentro dos ecossistemas. A partir desse conhecimento pode-se manipular o conjunto dessas interações, resultando, por exemplo, na redução do uso de pesticidas em sistemas agrícolas.

Plantas podem responder ao ataque de herbívoros produzindo compostos químicos ou estruturas (físicas ou morfológicas) (Karban & Baldwin 1997). Os mecanismos de defesa das plantas podem ser de forma direta, limitando o ataque por herbívoros (Rosenthal e Berenbaum 1991, Harbone 1993, Mauricio & Rausher 1997), o seu desenvolvimento e reprodução; ou indiretamente pela retenção de predadores e parasitóides, os quais se alimentam dos herbívoros (Dicke & Sabellis 1988a, Marquis & Whelan 1996, Dicke 1999). Um exemplo de defesa direta é a indução de inibidores de protease ou nicotina em resposta a ferimentos (Farmer & Ryan 1992, Karban & Baldwin 1997). Estes produtos das plantas afetam negativamente a fisiologia de herbívoros, podendo resultar em morte ou retardamento do crescimento.

A defesa induzida aumenta a resistência da planta em ambientes onde os herbívoros estão presentes, porém pode reduzir a capacidade adaptativa da planta (fitness) na ausência de herbivoria (Agrawal 1998).

Uma vantagem da defesa induzida sobre a defesa constitutiva é que a defesa induzida é apresentada depois de uma injúria, reduzindo, com isso, os custos desta forma de defesa, enquanto a constitutiva é pré-formada e não é afetada pela presença e alimentação dos herbívoros (Rhoades 1979, Tuomi *et al.* 1990). A defesa induzida manifesta-se inicialmente no local da injúria, podendo se estender a todas as partes da planta.

Populações de artrópodes dentro de um sistema podem ser reguladas por vários fatores como recursos, predação, parasitismo, competição, doenças e defesa das plantas. As interações entre esses fatores podem causar aumento ou diminuição nas populações de herbívoros (Karban 1989, Turchin & Karieva 1989, Cappucino 1992, Harrison & Cappucino 1995, Hunter & Elkinton 1999, Krebs *et al.* 2001).

Uma das estruturas morfológicas que pode prover defesa indireta às plantas são as domácias. Estudos vêm sendo desenvolvidos com o objetivo de demonstrar o papel das domácias nas plantas e sua influência sobre a dinâmica populacional de herbívoros e seus inimigos naturais. Em plantas de *Coffea* spp., elas se apresentam na forma de cavidades, localizadas na face inferior das folhas entre as nervuras central e laterais (O'Dowd & Pemberton 1998). Estudos têm dado ênfase às interações entre ácaros e domácias (Norton *et al.* 2000) demonstrando uma interação positiva entre ácaros predadores e estas estruturas, tendo maior número de ácaros predadores em plantas com maior densidade de domácias (Agrawal 2000) e como benefício para a planta menor número de ácaros herbívoros. Matos *et al.* (dados não publicados) verificaram maior sobrevivência do ácaro predador, *Iphiseiodes zuluagai* (Acari:Phytoseiidae) em folhas de *Coffea arabica* com domácias abertas em relação a folhas com domácias fechadas. Isto reforça a hipótese de que domácias têm um papel fundamental na dinâmica populacional de ácaros predadores e fitófagos em cafeeiro.

Em espécies de *Coffea* há uma grande diversidade de ácaros (Pallini Filho *et al.* 1992), dentre os quais Flechtman (1983) cita o ácaro da mancha anular, *Brevipalpus phoenicis* (Geijskes 1939) e o ácaro vermelho, *Oligonychus ilicis* (McGregor 1917) como os principais causadores de danos econômicos. Esses ácaros compõem uma teia alimentar no cafeeiro

juntamente com predadores da família Phytoseiidae e podem interagir nesse sistema. O ácaro *Iphiseiodes zuluagai* está associado ao controle biológico natural dos ácaros fitófagos no Sul de Minas Gerais (Pallini Filho *et al.* 1992) e na região de Viçosa, Estado de Minas Gerais e possui importante papel na regulação populacional de ácaros fitófagos (Pallini Filho *et al.* 1992, Reis *et al.* 2000b).

O ácaro *Oligonychus ilicis* foi descrito pela primeira vez na Carolina do Sul, EUA, atacando azevim (*Ilex opaca*, Ait), em 1917. No Brasil, a primeira referência sobre este ácaro foi feita em 1950, atacando cafeeiro no Estado de São Paulo. Esta praga já foi referida como a segunda de maior importância econômica no cafeeiro conilon, *Coffea canephora*, no Estado do Espírito Santo (IBC 1985). Este ácaro vive na face superior da folha e para se alimentar, perfura as células do parênquima lacunoso e paliçádico e absorve o conteúdo celular. Depois de atacadas as folhas perdem o brilho natural, apresentando pequenas manchas esbranquiçadas e ficam recobertas por uma fina teia, tecida pelo próprio ácaro (Reis & Teodoro, 2000). O ataque de ácaros fitófagos desencadeia resposta induzida nas plantas (Agrawal *et al.* 2000.).

Mais recentemente, a indução tem sido examinada de uma perspectiva mais pluralística, com teorias indicando que a indução pode ter vários tipos de custos e benefícios (Parker 1992, Simms 1992, Takabayashi & Dicke 1996, Karban *et al.* 1997, Agrawal & Karban 1999).

Nos últimos anos tem havido um maior interesse em se descobrir os custos envolvidos com a resposta induzida em relação aos benefícios que a mesma traz para as plantas, embora poucos estudos tenham examinado custos de indução em termos de crescimento, sobrevivência e reprodução das plantas (Brown 1988, Baldwin *et al.* 1990, Karban 1993, Gianoli & Niemeyer 1997, Yano 1997, Zangerl *et al.* 1997). Destes estudos poucos alcançam sucesso na detecção de alocação de custos de indução (Karban & Baldwin 1997).

As controvérsias sobre os custos de defesas induzidas ainda estão longe de serem resolvidas e são necessárias mais pesquisas para explorar a natureza e as condições desses custos.

No que se refere às domácias, estudos sobre essas estruturas não demonstraram nenhuma função fisiológica para as mesmas (Walter & O'Dowd 1992, Walter 1996). Porém, mesmo em pequena escala, a produção de domácias implica em gasto de energia (Agrawal 2000). Isso evidencia a existência de um benefício para a planta, uma vez que essas estruturas têm permanecido na planta ao longo do processo evolutivo (Matos 2001). Agrawal *et al.* (2000) estudaram o efeito das domácias e da defesa induzida sobre populações de artrópodes herbívoros e predadores e suas conseqüências no desempenho das plantas, verificando também o benefício de domácias artificiais na proteção dos organismos que habitam essas estruturas contra o parasitismo.

Várias estruturas morfológicas das plantas podem ser induzidas, no entanto não se encontra referência na literatura sobre indução de domácias. Este trabalho foi realizado com o objetivo de responder as seguintes perguntas: Domácias de folhas podem ser induzidas em plantas jovens de cafeeiro com o ataque de *Oligonychus ilicis*? Qual o efeito da infestação prévia do ácaro fitófago sobre o desempenho desse ácaro? Para isto foram testadas as seguintes hipóteses:

(1) A produção de domácias aumenta em plantas de cafeeiro atacadas pelo ácaro herbívoro *Oligonychus ilicis*.

(2) A indução provocada pela infestação prévia de *O. ilicis* diminui a oviposição desse ácaro em arenas de folhas, em laboratório.

(3) A indução provocada pelo ataque prévio de *O. ilicis* diminui a sobrevivência desse ácaro em arenas de folhas, em laboratório.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram escolhidas plantas de *Coffea arabica* variedade catuaí como sistema, baseando-se no fato de que nesta espécie há uma alta densidade de domácias por área foliar em plantas adultas, média de 0,20/cm² (Matos, 2001) e que o ácaro herbívoro, *Oligonychus ilicis*, se encontra amplamente distribuído em plantações de cafeeiro.

Produção de mudas de *Coffea arabica* variedade catuaí.

As mudas que foram usadas nos experimentos de indução de domácias foram produzidas em casa de vegetação (T: 25 °C ±10, FP: 75%).

Sementes de *Coffea arabica* variedade catuaí foram colocadas para germinar em bandejas plásticas contendo substrato de areia e vermiculita. Depois de germinadas as plântulas foram transplantadas para recipientes (vasos) plásticos pretos com volume de 1,85 dm³ e mantidas em isolamento do meio externo, contra a entrada de insetos e ácaros, dentro de gaiolas (arenas) de organza branca (60 x 25 cm). Cada arena foi fechada em uma extremidade com elástico e na outra com barbante de algodão, revestindo a planta e a borda superior do vaso. Para que a arena ficasse armada, não se encostando à planta, foram colocadas verticalmente, internamente à arena, quatro hastes de bambu, fixadas no substrato do vaso.

O substrato utilizado foi constituído de terra vermelha, composto orgânico e areia, na proporção de 1:1:1.

Neste sistema foram conduzidos os experimentos.

Criação de *Oligonychus ilicis* (Acari: Tetranychidae)

Ácaros provenientes de plantas de *Coffea arabica* foram criados em mudas da mesma espécie, plantadas em vasos plásticos pretos. Esses ácaros foram coletados em plantações de campo e mantidos em criações estoque dentro de outra casa de vegetação, nas mesmas condições de temperatura e fotoperíodo que aquelas de desenvolvimento das plantas, com a finalidade de serem usados nos testes de indução de domácias.

Plantas de café debilitadas em função do aumento do nível de dano provocado pela alimentação de *O. ilicis* foram substituídas por outras sadias e os ácaros transferidos, colocando-se as folhas das plantas descartadas com ácaros sobre as folhas das plantas sadias.

Indução de domácias com *Oligonychus ilicis*.

Para verificar se o ataque do ácaro herbívoro, *Oligonychus ilicis* aumenta a produção de domácias, mudas de café no estágio de terceiro par de folhas definitivas, foram infestadas com diferentes densidades de ácaros. Na espécie *Coffea arabica*, variedade catuaí foi observado o aparecimento das primeiras domácias a partir do quarto par de folhas definitivas (observação pessoal).

Foi verificado também se o nível de infestação de ácaros interfere na produção de domácias, ou seja, com aumento da densidade de ácaros por planta, aumenta o número de domácias.

Fêmeas adultas de *O. ilicis* provenientes da criação-estoque foram colocadas em mudas de cafeeiro sadias isoladas individualmente, isentas de patógenos, insetos e ácaros.

Foram usadas zero, três, seis, nove, doze, quinze, dezoito, vinte e uma, vinte e quatro, vinte e sete e trinta fêmeas adultas por planta, colocadas no mesmo dia, com três repetições em cada densidade de ácaros. Sete dias após a infestação todas as plantas foram pulverizadas com o acaricida de contato, danimen 300CE (I. A. fenprothrin), com a concentração recomendada pelo fabricante de 0,7 ml / litro de água, tendo como objetivo limpar todos os ácaros das plantas. As plantas com zero ácaros também foram pulverizadas.

As avaliações foram feitas após cinquenta dias do início do experimento, quando as plantas haviam emitido o oitavo par de folhas definitivas, contando-se nas plantas o número de domácias presentes no quinto e sétimo par de folhas. Este experimento foi conduzido de setembro a dezembro de 2003.

De maio a setembro de 2004 foi feito um segundo experimento com a mesma metodologia utilizada no primeiro, sendo que neste, quando as plantas emitiram o oitavo par de folhas definitivas, foram retiradas as folhas do quinto e sétimo par, medindo-se sua área foliar com medidor portátil (DELTA-T DEVICES LTD BURWELL, CAMBRIDGE ENGLAND), procedendo-se em seguida a contagem do número de domácias por folha.

Em função da variação no tamanho das folhas entre as plantas foi calculada também a densidade de domácias/cm².

Em função da diferença de período em que foram realizados os dois experimentos, o primeiro na primavera-verão e o segundo, no outono-inverno e das diferenças fisiológicas em que as plantas se encontravam pode haver uma influência na produção de domácias.

Sobrevivência de *Oligonychus ilicis* em folhas na planta e folhas retiradas da planta (Teste preliminar).

Com este teste objetivou-se verificar se a injúria provocada pela retirada da folha da planta diminuiria a sobrevivência de *O. ilicis*. Para isso foram feitos dois tratamentos, (T1) com folhas de café na própria planta e (T2) com folhas de café retiradas da planta. Com base nos resultados obtidos montou-se o experimento definitivo de sobrevivência de *O. ilicis*, utilizando-se desta forma a metodologia mais adequada.

No primeiro tratamento foram colocadas três fêmeas adultas não acasaladas de *O. ilicis* com treze dias de idade em uma das folhas do segundo par de folhas definitivas. Para evitar a fuga dos ácaros para outras folhas, esta foi isolada das demais colocando-se cola ao redor do seu pecíolo.

No segundo tratamento foram colocadas três fêmeas adultas não acasaladas de *O. ilicis* com treze dias de idade em arenas constituídas de caixa de acrílico gerbox (0,15 x 0,15 x 0,05 cm), contendo folhas de café colocadas com a face adaxial voltadas para cima sobre algodão hidrófilo (5 cm de espessura) umedecido em água destilada. Para evitar a fuga dos ácaros para face inferior da folha toda a borda da folha foi também recoberta com algodão. As caixas gerbox foram preenchidas com água destilada para manter a umidade na folha, aumentando com isso o seu tempo de conservação. Foram utilizadas folhas de café provenientes do segundo par de folhas definitivas de plantas isentas de ataque de ácaros.

Cada tratamento foi constituído de cinco repetições. A cada 48 horas quando foi contado o número de ácaros vivos em cada tratamento, retirando-

se os ovos provenientes das oviposições entre os intervalos de avaliação, de forma a se ter sempre as fêmeas adultas colocadas no início do teste. Caso o resultado entre os dois tratamentos fosse não significativo poder-se-ia montar o experimento definitivo de sobrevivência em arenas com folhas retiradas da planta.

Testes de oviposição e sobrevivência de *Oligonychus ilicis*

Este teste teve como objetivo avaliar se a infestação prévia das plantas pelo ácaro herbívoro, *O. ilicis* diminui a oviposição e/ou sobrevivência de futuras populações desse ácaro.

Os testes foram realizados em arenas constituídas de caixas de acrílico gerbox (0,15 x 0,15 x 0,05 cm) contendo folhas de café montadas com a face adaxial voltadas para cima sobre algodão hidrófilo com cerca de 5 cm de espessura, umedecido em água destilada. Para evitar a fuga dos ácaros para a face inferior da folha toda a borda da folha foi também recoberta com algodão. O recipiente gerbox foi preenchido com água destilada para manter a umidade na folha, aumentando com isso o seu tempo de conservação. Foram utilizadas folhas de café do quinto par provenientes das plantas induzidas anteriormente com diferentes densidades de *O. ilicis*.

Para avaliar a resposta direta provocada pelo ataque do ácaro *O. ilicis* foram retiradas cinco folhas do quinto par de folhas definitivas das plantas induzidas previamente com diferentes densidades de ácaros e montadas as arenas como descrito anteriormente. As folhas usadas neste teste não estavam presentes nas plantas durante a indução com *O. ilicis* e só foram emitidas cerca de trinta dias após a indução. Neste teste, foram colocadas duas fêmeas adultas de *O. ilicis*, não-acasaladas, com dezesseis dias de idade em cada arena, logo após a sua montagem. As observações foram feitas a cada 24 horas, procedendo-se a contagem do número de ácaros vivos e do número de ovos por arena. Após a contagem, os ovos eram retirados de forma a se ter sempre em cada avaliação apenas os ovos colocados naquele dia. Para o teste de oviposição foram usados os dados

de somente uma folha de cada planta.

As fêmeas adultas de *O. ilicis* de mesma idade utilizadas no teste de sobrevivência e oviposição foram obtidas a partir de ovos com até quatro horas de idade, colocados numa arena de folha de cafeeiro.

Análise dos dados

Nos dois experimentos de indução de domácias, feitos em 2003 e 2004, foi avaliado o número e ou a densidade de domácias no quinto e sétimo pares de folhas da mesma planta, e para retirar o efeito da pseudo-repetição a variável folha foi agrupada dentro da variável aleatória, planta. Os dados do número de domácias foram logaritimizados para ajustar à distribuição normal. Para verificar se o ataque do ácaro herbívoro, *O. ilicis* aumenta a produção de domácias em folhas de cafeeiro, nos experimentos um e dois, os resultados foram submetidos à análise de covariância, utilizando modelos mistos. Na parte fixa do modelo, a variável resposta foi o logaritmo do número de domácias e as variáveis explicativas foram a densidade de ácaros, folhas (5^o e 7^o par), experimento e as interações entre densidade de ácaros e folhas e, experimento e folhas, sendo que, folhas e experimento foram considerados fatores. A parte aleatória do modelo foram as plantas nas quais os experimentos foram conduzidos. Para o experimento dois a variável resposta foi densidade de domácias/cm², as variáveis explicativas foram a densidade de ácaros, folhas (5^o e 7^o) e a interação entre elas, sendo que, folha foi considerado como fator. O modelo completo foi ajustado usando a distribuição de erros normais (Crawley 2002) e a estrutura de erros foi analisada após as variáveis explicativas serem retiradas uma a uma.

No teste preliminar de sobrevivência, os dados foram submetidos à análise de sobrevivência com distribuição de Weibull tendo como variável resposta a proporção de ácaros vivos e como variável explicativa o tempo para morte dos ácaros (dias).

Para verificar se a indução provocada pelo ataque do ácaro herbívoro, *O. ilicis* diminui a oviposição de futuras populações desse ácaro,

os dados obtidos foram submetidos à análise de regressão, usando distribuição de Poisson, corrigida para sobredispersão, tendo como variável resposta o número total de ovos por duas fêmeas e como variável explicativa a densidade de ácaros.

Para verificar se a indução provocada pelo ataque do ácaro herbívoro, *O. ilicis* diminui a sobrevivência de futuras populações desse ácaro, os dados obtidos foram submetidos à análise de sobrevivência com distribuição de Weibull tendo como variável resposta a proporção de ácaros vivos e como variáveis explicativas o tempo para morte dos ácaros (dias) e o tratamento (plantas induzidas com diferentes densidades de ácaros). Para comparar as densidades de ácaros entre si procedeu-se análise de contrastes.

As análises foram feitas no sistema estatístico R (R Development Core Team 2004).

RESULTADOS

Sobrevivência de *Oligonychus ilicis* em folhas na planta e folhas retiradas da planta (Teste preliminar).

Não houve diferença significativa na proporção de ácaros vivos entre os tratamentos, folhas na planta (T1) e folhas retiradas da planta (T2) ($\chi^2 = 0,56$; GL= 1; n= 30; P= 0,45).

No tratamento 1, os indivíduos iniciaram a mortalidade no quarto dia após a sua colocação na arena, enquanto que no tratamento 2, essa mortalidade iniciou-se no segundo dia. As avaliações foram feitas até o décimo segundo dia quando todos os ácaros do tratamento 2 haviam morrido e no tratamento 1 havia somente 1 ácaro vivo (Figura 1).

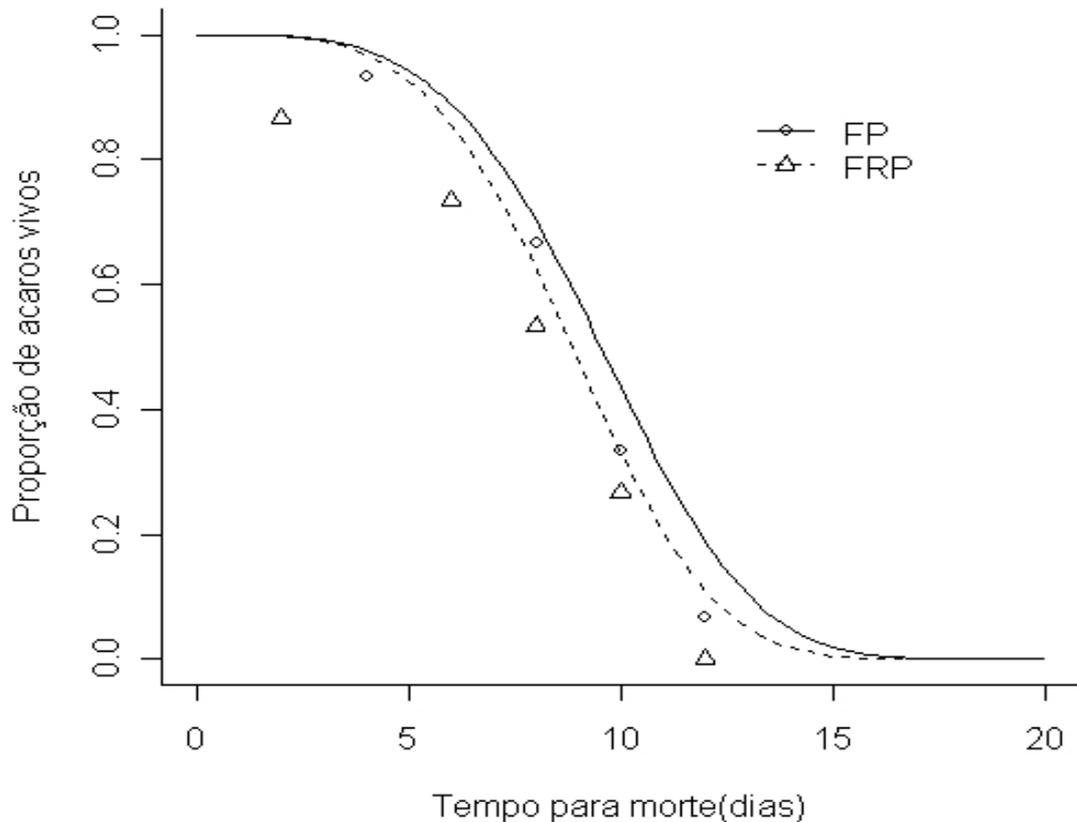


Figura 1 – Proporção de ácaros vivos, *Oligonychus ilicis* (Acari: Tetranychidae) em relação ao tempo de morte. Curvas geradas pelo modelo de Weibull $e^{-\mu^{-\alpha}t^{\alpha}}$; t= tempo para morte em dias, μ = tempo médio de morte em dias, α = parâmetro de forma ($\alpha= 3,82$). FP= Folhas na Planta e FRP= Folhas Retiradas da Planta.

Indução de domácias com *Oligonychus ilicis*.

O ataque do ácaro herbívoro não provocou aumento no número de domácias no quinto e sétimo pares de folhas ($t=1,465$; $P=0,148$; Figura 2). Portanto, o número de domácias não aumentou significativamente com o aumento da infestação de ácaros. Folhas do sétimo par possuem maior número de domácias que as do quinto ($t=4,212$; $P= 0,0001$; Figura 3), mas este aumento independe da densidade de ácaros e das interações entre densidade de ácaros e folhas ($t=0,574$; $P= 0,568$) e folhas e experimento ($t= 1,796$; $P= 0.077$). No experimento dois o número de domácias foi maior de que no um ($t= 4,157$; $P= 0,0001$; Figura 4).

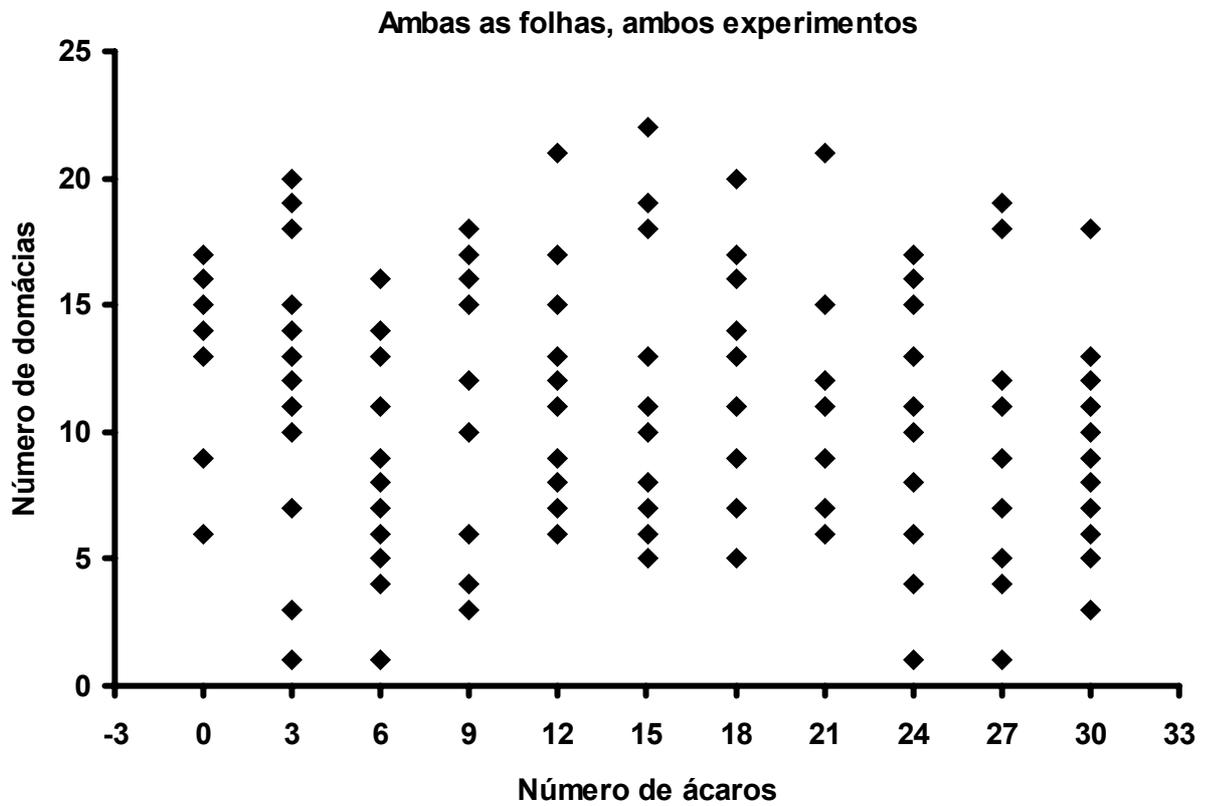


Figura 2 - Número de domácias em plantas de cafeeiro no quinto e sétimo pares de folhas em relação ao número de ácaros. Aumento no número de ácaros herbívoros não aumentou o número de domácias ($t=1,465$; $P=0,148$).

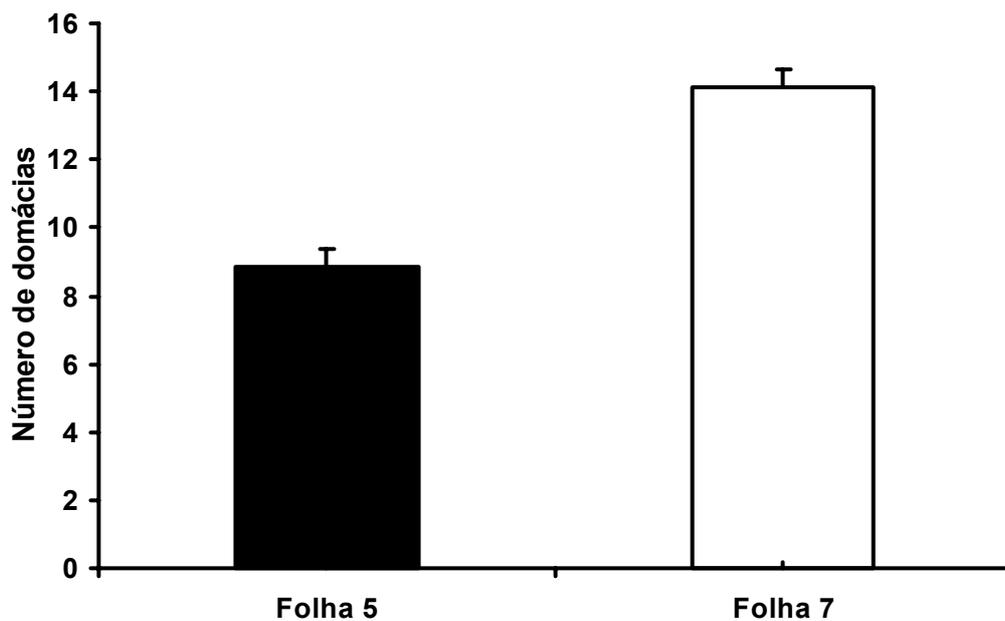


Figura 3 - Número de domácias em plantas de cafeeiro nos dois experimentos. Folhas do sétimo par possuem maior número de domácias que as do quinto ($t=4,212$; $P= 0,0001$).

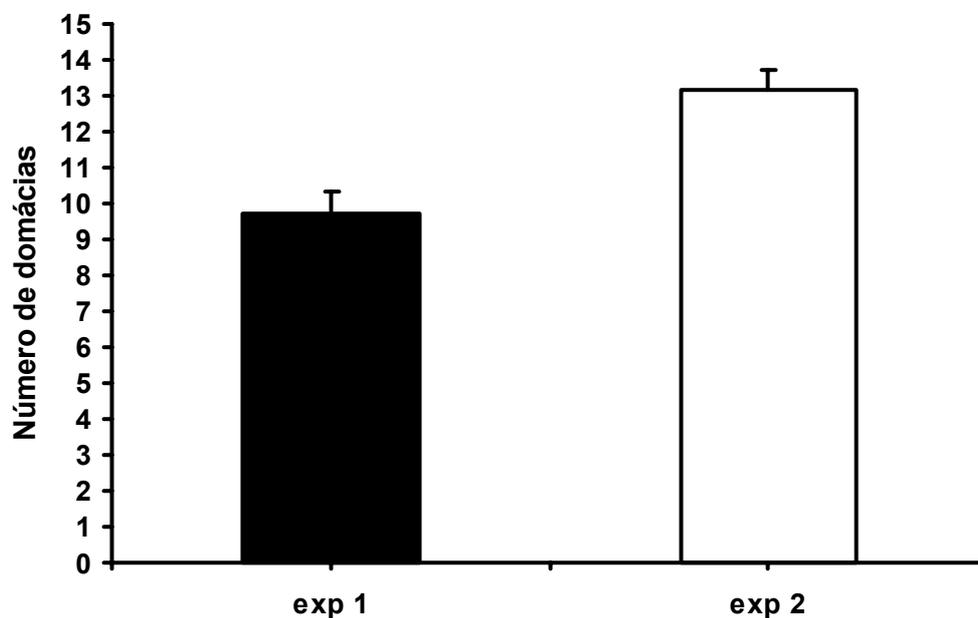


Figura 4 - Número de domácias em plantas de cafeeiro no quinto e sétimo pares de folhas. No experimento dois o número de domácias é maior de que no um ($t= 4,157$; $P= 0,0001$).

Em função da variação no tamanho das folhas, no segundo experimento foi avaliada a densidade de domácias/cm². Neste, a densidade de domácias/cm² não aumentou com o aumento de ataque de ácaros herbívoros em plantas de *Coffea arabica* no quinto e sétimo pares de folhas (t= 0,209; P= 0,836 Figura 5). Neste experimento, domácias de folhas não são induzidas pelo ataque de *O.ilicis*.

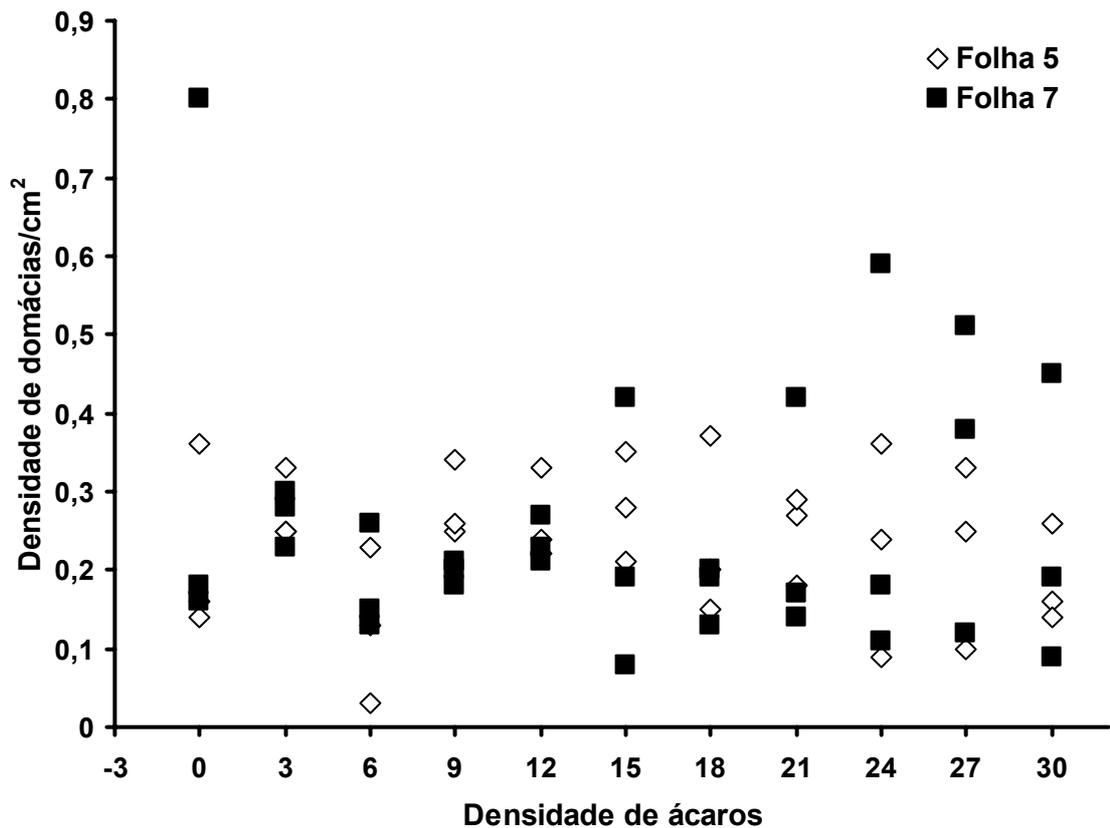


Figura 5 – Densidade de domácias/cm² em plantas de cafeeiro no quinto e sétimo pares de folhas em relação à densidade de ácaros. Aumento na densidade de ácaros herbívoros não aumentou a densidade de domácias no quinto e sétimo pares de folhas (t= 0,209; P= 0,836).

Testes de oviposição e sobrevivência de *Oligonychus ilicis*

O ataque de ácaros herbívoros, *O. ilicis* induziu defesa direta em plantas de cafeeiro, provocando diminuição no número de oviposições de fêmeas não acasaladas de *O. ilicis*, em arenas de folhas, em laboratório ($F_{1,16} = 4,9579$; $P = 0,04068$; Figura 6).

Houve um efeito direto da indução provocado pelo ataque prévio de *O. ilicis* na sobrevivência desse mesmo ácaro herbívoro, em arenas de folhas do quinto par, em laboratório ($\chi^2 = 11,369$; $P = 0,044$; $gl = 5$). Portanto, a indução provocada pelo ataque de *O. ilicis* diminuiu sua sobrevivência em laboratório (Figura 7). Comparações pareadas mostraram que não existe diferença significativa na sobrevivência de *O. ilicis*, em laboratório em folhas do quinto par de plantas que foram infestadas durante sete dias com as densidades de seis a trinta ácaros por planta (Tabela 1). Nas plantas que não sofreram indução os ácaros sobreviveram por mais tempo (Tabela 1, Figura 7). O tempo médio para morte foi de 6,06 dias em folhas com nível de indução zero e para os demais níveis este foi 4,36 dias.

Tabela 1 - Análise de deviancia para a distribuição de Weibull

Contraste	GL	F	P
N1 x N2	1	4,8527	0,0276
N2 x N3	1	0,0503	0,8224
N2,3 x N4	1	1,8511	0,1736
N2,3,4 x N5	1	0,0002	0,9878
N2,3,4,5 x N6	1	2,9897	0,0838

N1 x N2 – contraste entre as densidades de ácaros por planta de 0 e 6

N2 x N3 – contraste entre as densidades de ácaros por planta de 6 e 12

N2,3 x N4 – contraste entre as densidades de ácaros por plantas de 6, 12 e 18

N2,3,4 x N5 – contraste entre as densidades de ácaros por plantas de 6,12,18 e 24

N2,3,4,5 x N6 – contraste entre as densidades de ácaros por plantas de 0 e 30

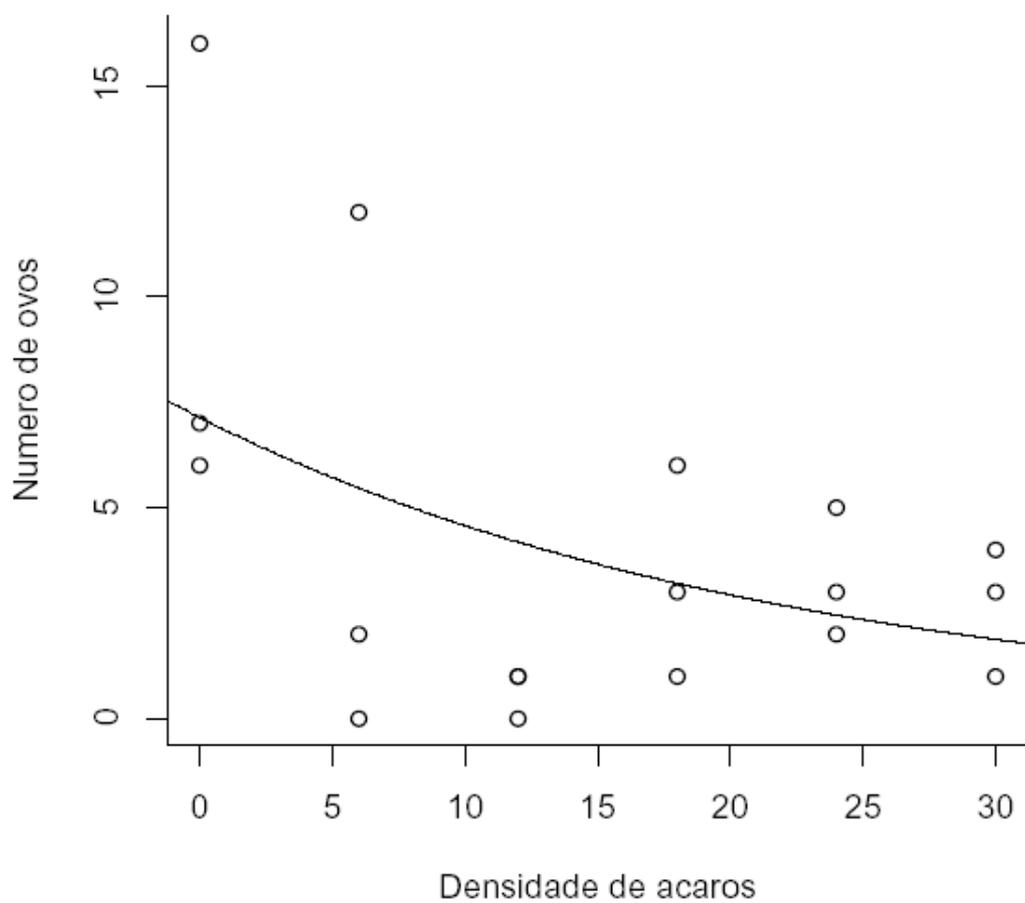


Figura 6 - Número de ovos em arenas de folhas do quinto par de plantas de cafeeiro em relação à densidade de ácaros. Infestação prévia em plantas de cafeeiro provocou diminuição no número de oviposições de *O. ilicis* em arenas de folhas em laboratório. ($F_{1,16} = 4,9579$; $P = 0,04068$).

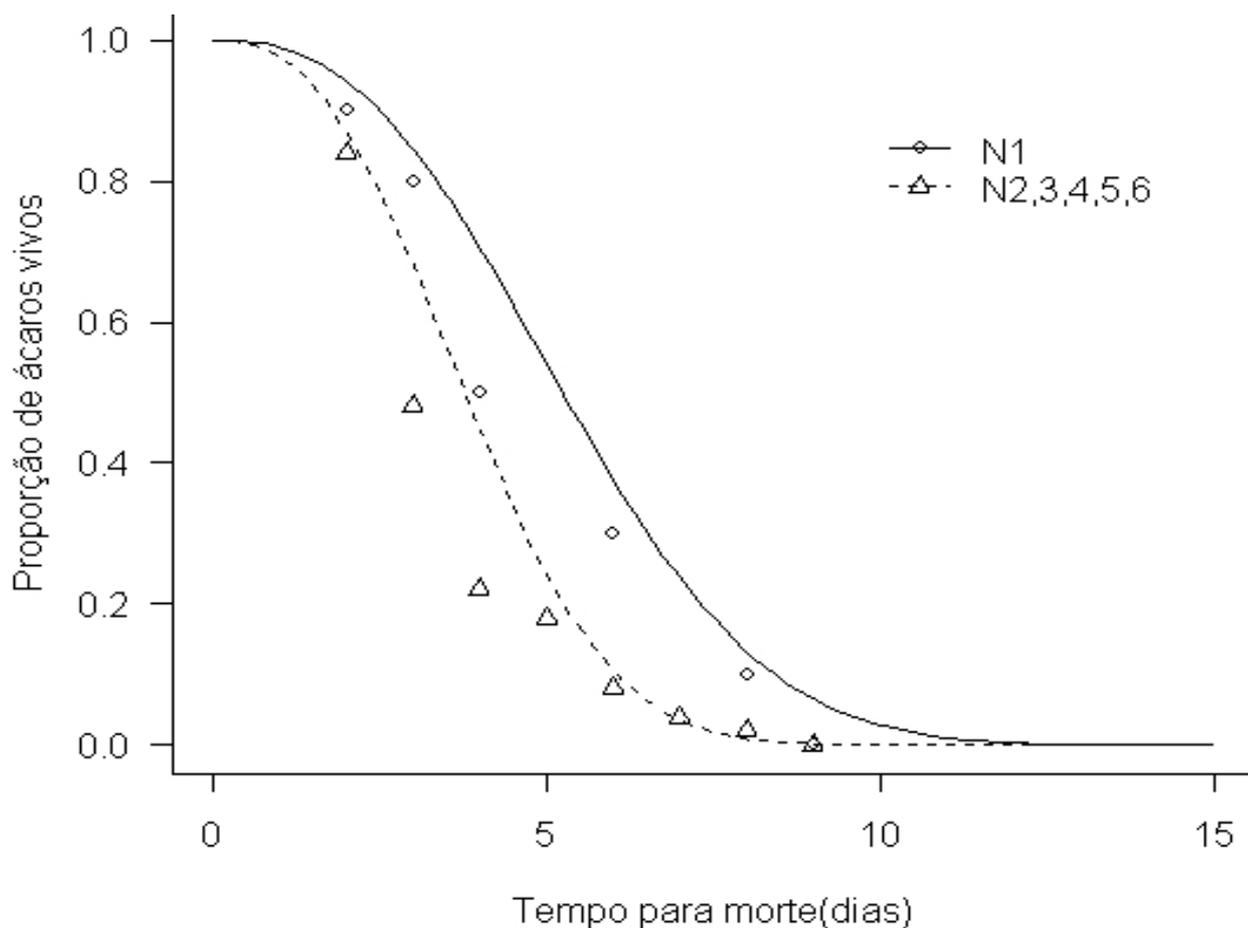


Figura 7 - Proporção de ácaros vivos, *Oligonychus ilicis* (Acari: Tetranychidae) em relação ao tempo de morte. Curvas geradas pelo modelo de Weibull $e^{-\mu^{-\alpha} t^{\alpha}}$; t= tempo para morte em dias, μ = tempo médio de morte em dias, α = parâmetro de forma ($\alpha= 2,53$). A indução provocada pelo ataque de *O. ilicis* diminuiu sua sobrevivência, em laboratório ($\chi^2= 11,369$; $P= 0,044$; $gl= 5$).

DISCUSSÃO

Embora as interações entre insetos herbívoros em associações com indução de estruturas morfológicas de plantas tenham sido estudadas por alguns autores (Agrawal 1999; Ness 2003), este é o primeiro estudo de ácaros fitófagos em associação com indução de domácias de folhas.

Os resultados mostram que o ataque de ácaros herbívoros, *Oligonychus ilicis*, não induziu aumento na produção de domácias em

plantas jovens de *Coffea arabica*, variedade catuaí. Neste estudo nem o número, nem a densidade de domácias aumentou com o ataque de *O. ilicis*. Com isto, demonstra-se que domácias em plantas de cafeeiro são estruturas morfológicas que evoluíram com a planta, sendo uma forma de defesa constitutiva e que não são induzidas pelo ataque do ácaro herbívoro, *O. ilicis*. Estes resultados contrastam com outros trabalhos com indução de estruturas morfológicas que se referem a elas como podendo ser induzidas em resposta ao ataque de herbívoros. Smith *et al.* (1990) encontraram aumento na produção de nectários extra-florais em resposta ao ataque de herbívoros e esta reação não requer um ativador específico (Wackers & Wunderlin, 1999). Aqui foi observado que folhas do sétimo par possuem maior número de domácias que as do quinto, este resultado é devido as folhas do sétimo par serem maiores, possuírem mais nervuras laterais e conseqüentemente mais domácias, já que estas estruturas se localizam na inserção da nervura central com as laterais. O maior número de domácias encontrado no segundo experimento em relação ao primeiro pode ser devido à diferença de fatores ambientais entre os dois experimentos, por exemplo, temperatura diferente, já que foram realizados em anos diferentes.

Embora o ataque de *O. ilicis* não tenha provocado aumento na produção de domácias, foi verificada neste trabalho a indução de resposta direta das plantas de *Coffea arabica* a *O. ilicis*. Foi observado em laboratório diminuição no desempenho de *O. ilicis* em plantas induzidas pelo ataque desse ácaro. A diminuição na fecundidade e sobrevivência de *O. ilicis* indica que a indução provocada pelo ataque de *O. ilicis* desencadeia aumento na produção de compostos químicos que atuam diretamente em parâmetros da biologia desses ácaros. Isto faz com que plantas induzidas tenham diminuição na herbivoria em relação a plantas controle. Porém, neste estudo não foi avaliada herbivoria nas plantas depois da indução e, portanto não se pode afirmar que a indução ocasionou diminuição da herbivoria. No entanto, outros estudos comprovam que plantas que sofrem injúria, seja por herbivoria, patógenos ou danos mecânicos, têm um aumento na atividade gênica (Reinbothe *et al.* 1994, Blechert *et al.* 1995). A expressão destes genes resulta em acúmulo de metabólitos secundários. A nicotina em tabaco

(Baldwin, 2001) e proteínas de defesa como inibidores de protease e polifenol oxidase em tomate (Farmer & Ryan 1992, Stout *et al.* 1994, Constabel *et al.* 1995) são exemplos de metabólitos secundários induzidos em plantas injuriadas. Ambos, metabólitos secundários de plantas e proteínas de defesa podem dificultar o desempenho de herbívoros que se alimentam destas plantas.

Neste trabalho, a indução de defesa indireta com o aumento na produção de domácias não foi confirmada, entretanto aspectos da biologia do ácaro foram afetados em plantas induzidas confirmando as hipóteses de defesa direta. Os mecanismos que desencadeiam defesa induzida por herbívoros não são ainda bem conhecidos e como neste estudo não foram avaliados compostos químicos envolvidos na indução, há a necessidade de se estudar alguns metabólitos secundários e proteínas que conferem defesa às plantas para entender melhor as interações envolvidas nesse sistema e a partir daí poder afirmar quais os compostos químicos estão conferindo defesa direta às plantas. Estudos de capacidade adaptativa da planta, como produtividade, são também necessários para considerar resistência induzida (Karban & Baldwin 1997) como aspecto de defesa.

LITERATURA CITADA

Agrawal, A.A. 1998. Leaf damage and associated cues induce aggressive ant recruitment in a neotropical ant-plant. *Ecology* 79: 2100–2112.

Agrawal, A.A. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80: 1713-1723.

Agrawal, A.A. 2000. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion Plant Biology* 3: 329-335.

Agrawal, A.A. & R. Karban. 1999. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. Pages 45–61 *in* R. Tollrian and

C. D. Harvell, eds. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Agrawal, A.A., R. Karban & R.G. Colfer. 2000. How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. *Oikos* 89: 70-80.

Baldwin, I.T. 2001. An ecologically motivated analysis of plant–herbivore interactions in native tobacco. *Plant Physiol.* 127: 1449–1458.

Baldwin I.T., C.L. Sims & S.E. Kean. 1990. The reproductive consequences associated with inducible alkaloidal responses in wild tobacco. *Ecology* 71: 252–262.

Blechert, S., W. Brodschelm, S. Holder, L. Kammerer, T.M. Kutchan, M.J. Mueller, Z.Q. Xia & M.H. Zenk. 1995. The octadecanoic pathway—Signal molecules for the regulation of secondary pathways. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 4099–4105.

Brown, D.G. 1988. The cost of plant defense: an experimental analysis with inducible proteinase inhibitors in tomato. *Oecologia (Berlin)* 76: 467–470.

Cappuccino, N. 1992. The nature of population stability in *Eurosta solidaginis*, a non-outbreaking herbivore of goldenrod. *Ecology* 73: 1792–1801.

Constabel, C.P., D.R. Bergey & C.A. Ryan. 1995. Systemin activates synthesis of woundinducible tomato leaf polyphenol oxidase via the octadecanoid defense signaling pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 407–411.

Crawley, M.J. 2002. Statistical computing: an introduction to data analysis using S-plus. John Wiley & Sons, Chichester.

Dicke, M. 1999. Evolution of induced indirect defense of plants. P.62-68. In

Harvell, C.D. & R. Tollrian (eds), The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, 395p.

Dicke, M. & M.W. Sabelis, 1988a. How plants obtain predatory mites as bodyguards. Netherlands Journal of Zoology 38: 148–165.

Farmer, E.E. & C.A. Ryan. 1992. Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. Plant Cell. 4: 129–134.

Flechtmann, C.H.W. 1983. Ácaros de importância agrícola. São Paulo, Livraria Nobel, 189 p.

Gianoli, E. & H.M. Niemeyer. 1997. Lack of costs of herbivory-induced defenses in a wild wheat: integration of physiological and ecological approaches. Oikos 80:269–275.

Harborne, J.B. 1993. Introduction to ecological biochemistry. Academic Press, London, 429p.

Harrison, S.P. & N. Cappuccino. 1995. Using density manipulation experiments to study population regulation. In: Cappuccino, N. and Price, P. W. (eds), Population dynamics. Academic Press, pp. 131–147.

Hunter, A.F. & J.S. Elkinton. 1999. Interaction between phenology and density effects on mortality from natural enemies. – J. Anim. Ecol. 68: 1093–1100.

Instituto Brasileiro do Café. Cultura do café no Brasil: manual de recomendações. Rio de Janeiro: IBC-GERCA, 1985. 580p. Cultivo do café conilon. p.527-556.

Karban, R. 1989. Community organization of *Erigeron glaucus* folivores: effects of competition, predation, and host plant. – Ecology 70: 1028–1039.

- Karban, R. 1993.** Costs and benefits of induced resistance and plant density for a native shrub, *Gossypium thurberi*. *Ecology* 74:9–19.
- Karban R. & I.T. Baldwin. 1997.** Induced Responses to Herbivory. The University of Chicago Press, Chicago, 319 pp.
- Karban, R., A. A. Agrawal & M. Mangel. 1997.** The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology* 78: 1351–1355.
- Krebs, C. J., R. Boonstra & S. Boutin. 2001.** What drives the 10-year cycle of snowshoe Hares? – *Bioscience* 51: 25–35.
- Marquis, R.J. & C. Whelan. 1996.** Plant morphology and recruitment of third trophic level: subtle and little-recognized defenses? *Oikos* 75: 330-334.
- Matos, C.H.C. 2001.** Domácias intermediando interações tritróficas em cafeeiro. Tese de mestrado. Entomologia, Universidade Federal de Viçosa. 48 pp.
- Mauricio, R. & M.D. Rausher. 1997.** Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. *Evolution* 51: 1435-1444.
- Ness, J.H. 2003.** *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia* 134: 210-218.
- Norton, A.P., G. English-Loeb, D.M. Gadoury & R.C. Seem. 2000.** Mycophagous mite and foliar pathogens: leaf domatia mediate tritrophic interactions in grapes. *Ecology* 81: 490-499.
- O'Dowd, D.J. & R.W. Pemberton, 1998.** Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of north Asia. *Amer. J. Bot.* 85: 70-78.
- Pallini Filho, A., G.J. Moraes & V.H.P. Bueno. 1992.** Ácaros associados ao cafeeiro (*Coffea arabica* L.) no Sul de Minas Gerais. *Ciênc. e Prát.*

16: 303-307.

- Parker, M. A. 1992.** Constraints on the evolution of resistance to pests and pathogens. Pages 181–197 *in* P. G. Ayres, editor. Pests and pathogens: plant responses to foliar attack. Bios Scientific, Oxford, UK.
- Price P.W., C.E. Bouton, P. Gross, B.A. McPheron, J.N. Thompson & A.E. Weis. 1980.** Interaction between three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Ann Rev Ecol System* 11: 41-65.
- R Development Core Team. 2004.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-3, URL <http://www.R-project.org>.
- Reinbothe, S., B. Mollenhauer & C. Reinbothe. 1994.** Jips and Rips—The regulation of plant gene-expression by jasmonates in response to environmental cues and pathogens. *Plant Cell* 6: 1197–1209.
- Reis, P.R. & A.V. Teodoro. 2000.** Efeito de oxiclóreto de cobre sobre a reprodução do ácaro vermelho do cafeeiro, *Oligonychus ilicis* (McGregor, 1917). *Cienc. Agrotec* 24: 347-352.
- Reis, P.R., A.V. Teodoro & M. Pedro Neto. 2000b.** Predatory activity of phytoseiid mites on the developmental stages of coffee ringspot mite (Acari: Phytoseiidae: Tenuipalpidae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 29: 547-553.
- Rhoades, D.F. 1979.** Evolution of plant chemical defense against herbivores. In: G. A. Rosenthal & D. H. Janzen (eds), *Herbivores, their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York, pp. 4–54.
- Rosenthal, G.A. & M. Berenbaum. 1991.** Herbivores: their interaction with

secondary plant metabolites. Academic Press, San Diego, 550p.

Simms, E.L. 1992. Costs of plant resistance to herbivores. Pages 392–425 in R. S. Fritz and E. L. Simms, editors. Plant resistance to herbivores and pathogens. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Smith, L.L., J. Lanza, & G.C. Smith. 1990. Amino acid concentrations in extrafloral nectar of *Impatiens sultani* increase after simulated herbivory. Ecology 71:107–115.

Stout, M.J., J. Workman & S.S. Duffey. 1994. Differential induction of tomato foliar proteins by arthropod herbivores. *J. Chem. Ecol.* 20:2575–2594.

Takabayashi, J. & M. Dicke. 1996. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. Trends Plant Sci. 1: 109–113.

Tuomi, J., P. Niemelä & S. Sirén. 1990. The Panglossian paradigm and delayed inducible accumulation of folia phenolics in mountain birch. Oikos 59: 399–410.

Turchin, P. & P. Kareiva. 1989. Aggregation in *Aphis arians*: an effective strategy for reducing predation risk. Ecology 70: 1008–1016.

Wackers F. L. & R. Wunderlin 1999. Induction of cotton extrafloral nectar production in response to herbivory does not require a herbivore specific elicitor. Entomologia Experimentalis Applicata, 91: 149-154.

Walter, D.E. 1996. Living on leaves: mites, tomenta, and leaf domatia. Ann. Rev. Entomol. 8: 307-344; 41: 101-114.

Walter, D.E. & D.J. O'Dowd. 1992. Leaf morphology and predators: effect of domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). Environ. Entomol. 21: 478-484.

Yano, S. 1997. Silique burst of *Cardamine scutata* (Cruciferae) as a physical inducible defense against seed predatory caterpillars. *Researches on Population Ecology* (Kyoto) 39: 95–100.

Zangerl, A.R., A.M. Arntz, & M.R. Berenbaum. 1997. Physiological price of an induced chemical defense: photosynthesis, respiration, biosynthesis, and growth. *Oecologia* 109:433–441.

Artigo 2

Efeito do ácido jasmônico sobre a produção de domácias e desempenho do ácaro fitófago *Oligonychus ilicis*

RESUMO

O hormônio de plantas, ácido jasmônico é um importante regulador de crescimento das plantas, mas está envolvido também na defesa induzida das plantas contra herbívoros. Quando as plantas são injuriadas a concentração de ácido jasmônico nos seus tecidos aumenta. A aplicação exógena desse fito-hormônio nas plantas resulta na emissão de compostos voláteis que são similares àqueles produzidos pelas plantas quando atacadas por herbívoros, sugerindo que o ácido jasmônico desempenha um importante papel na via bioquímica da produção destes voláteis. Em função da atração destes voláteis aos predadores eles são colocados como parte de um mecanismo indireto de defesa das plantas. Ainda não é conhecido se ácido jasmônico também desempenha algum papel em outra defesa indireta da planta como a produção de abrigo na forma de acarodomácias (pequenas casa de ácaros) para ácaros carnívoros e fungívoros. O efeito da aplicação exógena de ácido jasmônico no número de domácias foi estudado, como também o efeito no desempenho dos ácaros fitófagos, *Oligonychus ilicis*. O ácido jasmônico foi aplicado em plantas jovens de *Coffea arabica* em casa de vegetação, irrigando-as com uma solução de 0, 0,5 e 1,0 mg de ácido jasmônico por planta. A produção de domácias foi avaliada, como também a oviposição e sobrevivência de fêmeas adultas de *O. ilicis*, usando arenas de folhas que foram tratadas com 1,0 mg de ácido jasmônico. Plantas que receberam 0,5 mg de ácido jasmônico não tiveram mais domácias que as plantas que não receberam, mas plantas tratadas com 1,0 mg tiveram significativamente maior número de domácias no quinto par de folhas que as plantas que receberam menos ou nenhum ácido jasmônico. Neste estudo, não houve efeito da aplicação de ácido jasmônico na sobrevivência e oviposição de *O. ilicis*. Deve ser investigado se o aumento na produção

de domácias terá efeito na densidade de herbívoros e capacidade adaptativa das plantas.

PALAVRAS-CHAVE: defesa induzida de plantas, fito-hormônio, ácaros fitófagos.

Effect of Jasmonic Acid on the production of domatia and performance of the phytophagous mite *Oligonychus ilicis*

Abstract

The plant hormone Jasmonic Acid (JA) is important as plant growth regulator, but is also involved in the induced defence of plants against herbivores. When plants are injured, the concentration of JA in the plant tissues increases. Application of exogenic JA to plants results in the emission of volatile compounds that are similar to those produced by plants that are under attack by herbivores, suggesting that JA plays a role in the biochemical pathway of the production of these volatiles. Because these volatiles are attractive to predators, they are hypothesized to form part of an indirect defence mechanism of plants. It is unknown whether JA also plays a role in another indirect plant defence, which is the provision of shelter in the form of acarodomatia (= small mite houses) to carnivorous and fungivorous mites. The effect of the exogenous application of JA on the number of domatia was studied, as well as the effect on the performance of the phytophagous mite *Oligonychus ilicis*. Jasmonic Acid was applied to young coffee plants in a greenhouse by watering them with a solution of 0, 0.5 or 1.0 mg per plant. The production of domatia was evaluated and the oviposition rate and survival of adult *O. ilicis* was measured using tissue of leaves that were formed after the application of JA. Plants that received 0.5 mg of JA did not have more domatia than plants that did not receive JA, but plants treated with 1.0 mg had significantly higher numbers of domatia on the 5th pair of leaves than the plants that received less or no JA. There was no effect of the application of JA on survival and oviposition of *O. ilicis*. It remains to be investigated whether an increase in the number of domatia will result in effects on the density of herbivores and on plant fitness.

Key-words: induced plant defence, phyto-hormone, phytophagous mites

INTRODUÇÃO

Plantas possuem uma série de mecanismos para se defenderem contra o ataque de herbívoros e patógenos. Estes variam desde a presença de estruturas morfológicas que têm impacto negativo em populações de artrópodes herbívoros até a liberação de compostos químicos que retêm inimigos naturais desses herbívoros. Plantas liberam compostos voláteis quando são danificadas, que são principalmente misturas de álcoois, aldeídos e ésteres produzidos a partir do ácido fático (Karban & Baldwin 1997). Esses voláteis chamados de odores de folhas verdes são produzidos quando as folhas são danificadas, independente do agente causador do dano, e são emitidos primeiramente pela parte da folha ferida. Odores de folhas verdes são atrativos para alguns carnívoros, mas o efeito tende a ser de curta duração (Steinberg *et al.* 1993). Em contraste, a atração de carnívoros por um conjunto de monoterpenos, homoterpenos e fenilpropanóides especificamente emitidos por plantas atacadas por herbívoros é de longa duração (Turlings *et al.* 1991, Dicke 1994).

Outros compostos voláteis podem ser emitidos pelas plantas quando atacadas por herbívoros. A adição exógena de ácido jasmônico causou em plantas a emissão de voláteis semelhante ao que aconteceu quando elas foram atacadas por herbívoros, sugerindo que o ácido jasmônico pode atuar como um sinal para esta resposta (Boland *et al.* 1995).

O ácido jasmônico é um fito hormônio produzido nos tecidos das plantas. Inicialmente este composto químico foi identificado como inibidor de crescimento, porém, mais recentemente tem sido citado como integrante em vários processos fisiológicos de plantas, incluindo a resposta induzida (Buchanan *et al.* 2000). O ácido jasmônico é estruturalmente semelhante às prostaglandinas, hormônio que tem uma variedade de atividades fisiológicas em mamíferos. Ambos são derivados do ácido fático. Metil jasmonato e ácido jasmônico são os maiores jasmonatos nos tecidos das plantas, e em alguns sistemas testados exibem alta atividade biológica (Buchanan *et al.* 2000). Ambas as formas desse hormônio são móveis; o ácido jasmônico movimenta-se no floema e o metil jasmonato é volátil (Karban & Baldwin

1997). Aplicações exógenas de ácido jasmônico ativam respostas de defesas naturais das plantas e, desta forma, aumentam sua resistência ao ataque de herbívoros (Cohen *et al.* 1993, Thaler *et al.* 1996). Quando as plantas são atacadas por herbívoros, a produção de ácido jasmônico aumenta nos seus tecidos (Creelman *et al.* 1992, Wasternack & Parthier 1997) levando ao aumento da atividade gênica (Reinbothe *et al.* 1994, Bleichert *et al.* 1995). A expressão destes genes resulta em acúmulo de metabólitos secundários, com nicotina em tabaco (Baldwin, 2001) e proteínas de defesa como inibidores de protease e polifenol oxidase em tomate (Farmer & Ryan 1992, Stout *et al.* 1994; Constabel *et al.* 1995). Ambos, metabólitos secundários das plantas e as proteínas de defesa podem dificultar o desempenho de herbívoros que alimentam destas plantas (Rever Karban & Baldwin, 1997). Esse mecanismo é referido como resistência induzida.

Caracteres das plantas tais como espinhos, tricomas glandulares, pêlos tectores, nectários extra-florais e mais recentemente domácias têm sido demonstrados por ter grande influência nas interações entre plantas, herbívoros e seus inimigos naturais. Domácias de folhas são minúsculas bolsas ou tufo de pêlos localizados na parte inferior de milhares de espécies de plantas perenes (O'Dowd & Wilson 1989, Brouwer & Clifford 1990, Walter 1996). Em espécies de *Coffea*, elas se apresentam na forma de cavidades, localizadas na face inferior das folhas entre as nervuras central e laterais (O'Dowd & Pemberton 1998). Estudos têm dado ênfase às interações entre ácaros e domácias (Norton *et al.* 2000) demonstrando uma interação positiva entre ácaros predadores e estas estruturas, tendo maior número de ácaros predadores em plantas com maior densidade de domácias (Agrawal 2000) e como benefício para a planta menor número de ácaros herbívoros. Tais estruturas podem ter importantes conseqüências para as populações de herbívoros e no desempenho das plantas (Marquis & Whelan 1996).

Alguns estudos têm demonstrado a associação destas estruturas com o aumento na densidade de ácaros benéficos às plantas (Walter & O'Dowd 1992, Walter 1996) e recentemente trabalhos têm documentado que

plantas com domácias estão mais bem protegidas do ataque de ácaros fitófagos (Grostal & O'Dowd 1994, Agrawal & Karban 1997) de patógenos dessas plantas (Norton *et al.* 2001). Características morfológicas das plantas podem alterar o comportamento e eficiência de artrópodes predadores e as domácias podem atuar oferecendo local de abrigo para ácaros predadores contra o ataque de hiperpredadores. Existem diversos estudos mostrando que estruturas morfológicas de plantas podem ser induzidas e que o seu aumento traz benefício para as plantas por influenciar diretamente sobre populações de herbívoros, causando diminuição do crescimento ou taxa de oviposição, ou até mesmo diminuindo a sobrevivência desses organismos. Um benefício indireto pode ser a atração de mais predadores e parasitóides de herbívoros favorecendo o controle biológico natural. Heil *et al.* (2001) verificaram aumento na produção de nectários extraflorais em plantas de *Macaranga tanarius* com a aplicação de ácido jasmônico e diminuição na herbivoria dessas plantas enquanto Agrawal (1999) encontrou aumento do número de tricomas em plantas de *Raphanus* spp, com a aplicação de ácido jasmônico e danos artificiais, diminuição na herbivoria e aumento na produção de frutos dessas plantas.

Na literatura, não existem trabalhos mostrando que a adição exógena de ácido jasmônico em plantas de cafeeiro exerce algum efeito na defesa indireta da planta, como a produção de domácias. Este trabalho foi realizado com o objetivo de responder as seguintes perguntas: Domácias de folhas podem ser induzidas em plantas jovens de cafeeiro com a aplicação de ácido jasmônico? E qual o efeito da aplicação de ácido jasmônico sobre o desempenho do ácaro fitófago *O. ilicis*? Para isto foram testadas as seguintes hipóteses:

(1) A produção de domácias aumenta em plantas de cafeeiro após a aplicação de ácido jasmônico.

(2) A aplicação de ácido jasmônico diminui a oviposição de *O. ilicis* em arenas de folhas, em laboratório.

(3) A aplicação de ácido jasmônico diminui a sobrevivência de *O. ilicis* em arenas de folhas, em laboratório.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram escolhidas plantas de *Coffea arabica* variedade catuaí como sistema, baseando-se no fato de que nesta espécie há uma alta densidade de domácias por área foliar em plantas adultas, média de 0,20/cm² (Matos, 2001).

Produção de mudas de *Coffea arabica* variedade catuaí.

As mudas que foram usadas nos experimentos de indução de domácias foram produzidas em casa de vegetação (T: 25 °C ±10, FP: 75%).

Sementes de *Coffea arabica* variedade catuaí foram colocadas para germinar em bandejas plásticas contendo substrato de areia e vermiculita. Depois de germinadas as plântulas foram transplantadas para recipientes (vasos) plásticos pretos com volume de 1,85 dm³ e mantidas em isolamento do meio externo, contra a entrada de insetos e ácaros, dentro de gaiolas (arenas) de organza branca (60cm x 25cm). Cada arena foi fechada em uma extremidade com elástico e na outra com barbante de algodão, revestindo a planta e a borda superior do vaso. Para que a arena ficasse armada, não se encostando à planta, foram colocadas verticalmente, internamente à arena, quatro hastes bambu, fixadas no substrato do vaso.

O substrato utilizado foi constituído de terra vermelha, composto orgânico e areia, na proporção de 1:1:1.

Neste sistema foram conduzidos os experimentos.

Indução de domácias com ácido jasmônico.

Ácido jasmônico foi preparado de acordo com o método de Farmer & Ryan (1992), seguido por Thaler *et al* (1996). 105 mg de ácido jasmônico (C₁₂H₁₈O₃) foram diluídos em 1 mL de acetona e misturado em 1 L de água destilada. Esta solução de 0,476 mM foi envasada em recipiente plástico de cor escura e mantida em refrigerador com temperatura 4°C para preservar as suas características bioquímicas. Foram feitos dois experimentos com

ácido jasmônico.

No primeiro experimento, plantas de *Coffea arabica* var. catuaí, produzidas e desenvolvidas em casa de vegetação no estágio de terceiro par de folhas definitivas foram submetidas a dois tratamentos e cinco repetições em cada tratamento: Controle (mistura de água e acetona) e ácido jasmônico (solução de 0,476 mM de ácido jasmônico). Foram aplicados, via solo, 5 ml da solução, equivalente a 0,5 mg de ácido jasmônico por planta uma vez por semana durante quatro semanas. Quando as plantas emitiram o oitavo par de folhas definitivas, cerca de cinquenta dias após o início das aplicações de ácido jasmônico foram retiradas as folhas do quinto e sétimo pares de folhas, procedendo-se a contagem do número de domácias no quinto e sétimo pares.

No segundo experimento, plantas de *Coffea arabica*, var. catuaí produzidas e desenvolvidas em casa de vegetação no estágio de terceiro par de folhas definitivas foram submetidas a dois tratamentos e dez repetições em cada tratamento: Controle (mistura de água e acetona) e ácido jasmônico (solução de 0,476 mM de ácido jasmônico). Neste, foram aplicados, via solo, 10 ml da solução, equivalente a 1,0 mg de ácido jasmônico por planta uma vez por semana durante quatro semanas. Esta dosagem de acordo com Thaler *et al* (1996) está abaixo daquela do nível tóxico para as plantas. Quando as plantas emitiram o oitavo par de folhas definitivas, cerca de cinquenta dias após o início das aplicações de ácido jasmônico foram retiradas as folhas do quinto e sétimo par de folhas, medida a área foliar com medidor portátil (DELTA-T DEVICES LTD BURWELL, CAMBRIDGE ENGLAND) e contado o número de domácias no quinto e sétimo pares de folhas. Em função da variação no tamanho das folhas entre as plantas foi calculada também a densidade de domácias/cm². Agrawal (1999) encontrou aumento na produção de tricomas em folhas do terceiro e quinto pares de plantas induzidas por herbivoria e não no sétimo, por isso, neste experimento foi avaliada a densidade de domácias em folhas do quinto e sétimo pares separadamente. Em plantas de *Coffea arabica*, variedade catuaí foi observado o surgimento das primeiras domácias a partir do quarto par de folhas definitivas (observação pessoal).

Testes de oviposição e sobrevivência de *Oligonychus ilicis* em folhas com aplicação de ácido jasmônico e controle.

Para investigar o efeito direto da aplicação de ácido jasmônico em plantas de cafeeiro foi feito em laboratório um experimento, no qual foi avaliada a oviposição e sobrevivência de *O. ilicis* em arenas de folhas. Os testes foram realizados em arenas constituídas de caixas de acrílico gerbox (0,15 x 0,15 x 0,05 cm), contendo folhas de café montadas com a face adaxial voltadas para cima sobre algodão hidrófilo com cerca de 5 cm de espessura, umedecido em água destilada. Para evitar a fuga dos ácaros para a face inferior da folha toda a borda da folha foi também recoberta com algodão. O recipiente gerbox foi preenchido com água destilada para manter a umidade na folha, aumentando com isso o seu tempo de conservação.

Para avaliar se a aplicação exógena de ácido jasmônico diminui a oviposição e ou sobrevivência do ácaro herbívoro *O. ilicis* foi retirada uma folha do quinto par de folhas definitivas das dez plantas controle e com aplicação de ácido jasmônico, 24 horas após a última aplicação de ácido jasmônico e montadas as arenas como descrito anteriormente. Em seguida, em cada arena foi colocada uma fêmea adulta de *O. ilicis*, não-acasalada com dezesseis dias de idade. As observações foram feitas a cada 24 horas, procedendo-se a contagem do número de ácaros vivos e de ovos por arena. Após a contagem, os ovos eram retirados, de forma a se ter sempre em cada avaliação apenas os ovos colocados naquele dia.

As fêmeas adultas de *O. ilicis* de mesma idade utilizadas no teste de sobrevivência e oviposição foram obtidas a partir de ovos com até quatro horas de idade, colocados numa arena de folha de cafeeiro.

Análise dos dados

Nos dois experimentos de indução de domácias com ácido jasmônico foi avaliado o número e ou densidade de domácias no quinto e sétimo pares em folhas da mesma planta, e para retirar o efeito da pseudo-repetição a variável folha foi agrupada dentro da variável aleatória, planta.

Os dados do número de domácias foram logaritmizados para ajustar à distribuição normal. Para verificar se a aplicação exógena de ácido jasmônico aumenta a produção de domácias em folhas de cafeeiro, nos experimentos um e dois os resultados foram submetidos à análise de variância, utilizando modelos mistos. Na parte fixa do modelo, a variável resposta foi o logaritmo do número de domácias e as variáveis explicativas foram os tratamentos (controle, 0,5 e 1,0 mg de ácido jasmônico), folhas (5^o e 7^o par), experimento e as interações entre tratamento e folhas e, experimento e folhas, sendo que, tratamento, folhas e experimento foram considerados fatores. A parte aleatória do modelo foram as plantas nas quais os experimentos foram conduzidos. Para o experimento dois a variável resposta foi densidade de domácias/cm², as variáveis explicativas foram os tratamentos (controle e 1,0 mg de ácido jasmônico), folhas (5^o e 7^o par) e a interação entre elas, sendo que, tratamento e folhas foram considerados fatores. O modelo completo foi ajustado usando a distribuição de erros normais (Crawley 2002) e a estrutura de erros foi analisada após as variáveis explicativas serem retiradas uma a uma. Neste segundo experimento foi também analisado por ANOVA a densidade de domácias em cada par de folhas.

Para verificar se a aplicação exógena de ácido jasmônico diminui a oviposição de *O. ilicis* os dados foram submetidos à análise de variância, com distribuição de Poisson, corrigida para sobredispersão, na qual a variável resposta foi o número total de ovos por fêmea e a variável explicativa foi tratamento (ácido jasmônico e controle). Os dados relacionados à sobrevivência de *O. ilicis* foram submetidos à análise de sobrevivência com distribuição de Weibull tendo como variável resposta a proporção de ácaros vivos e como variáveis explicativas o tempo para morte dos ácaros (dias) e os tratamentos (ácido jasmônico e controle).

As análises foram feitas no sistema estatístico R (R Development Core Team).

RESULTADOS

Indução de domácias com ácido jasmônico.

A aplicação exógena de 5 ml da solução de ácido jasmônico, a 0,476 mM, equivalente a 0,5 mg de ácido jasmônico não provocou aumento no número de domácias por planta ($t=0,159$; $P=0,875$; Figura 1). No entanto, quando foi aplicado 1,0 mg de ácido jasmônico por planta houve aumento no número de domácias ($t=2,598$; $P=0,015$; Figura 1). Folhas do sétimo par possuem maior número de domácias que as do quinto ($t=8,915$; $P<0,0001$; Figura 2) e as plantas do segundo experimento apresentam maior número de domácias que as do primeiro ($t=6,155$; $P<0,0001$; Figura 2). O número de domácias aumenta diferentemente nos dois experimentos e folhas ($t=4.901545$; $P<0,0001$).

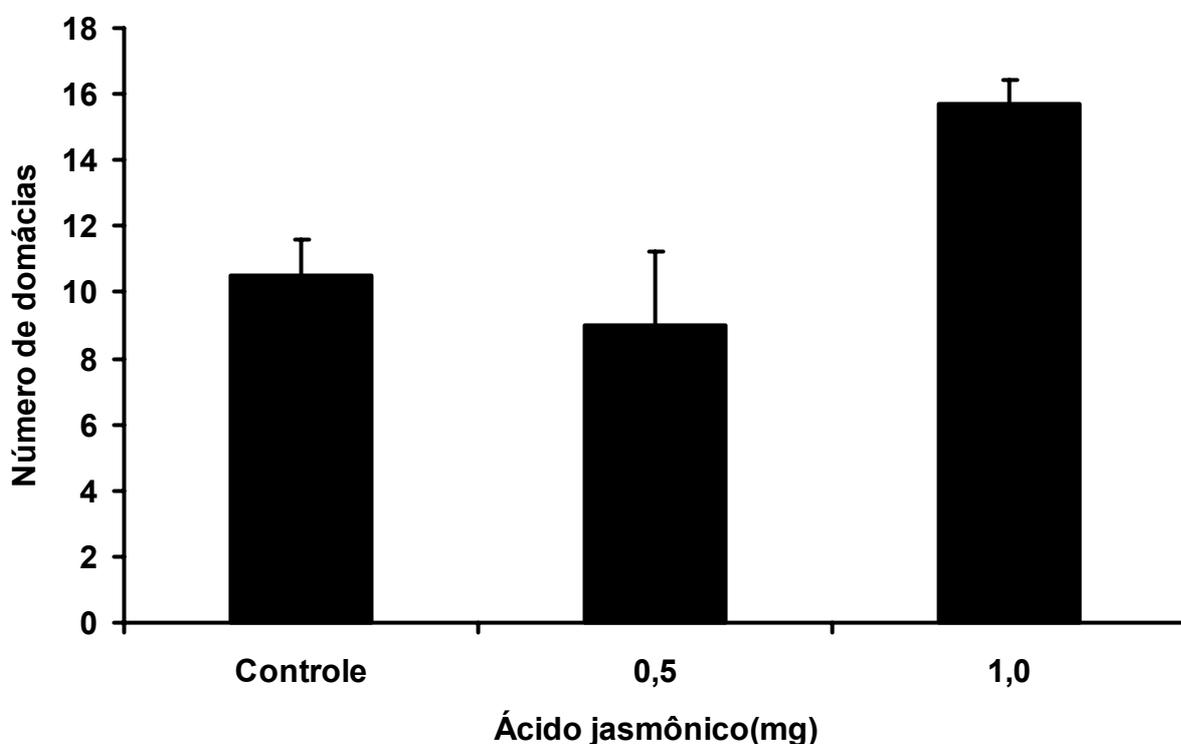


Figura 1 - Número de domácias em plantas de café no quinto e sétimo pares de folhas, nos dois experimentos, em plantas controle e com aplicação de 0,5 e 1,0 mg de ácido jasmônico. Plantas com aplicação de 1,0 mg de ácido jasmônico aumentaram o número de domácias ($t=2,598$; $P=0,015$). A aplicação de 0,5 mg de ácido jasmônico não aumentou o número de domácias ($t=0,159$; $P=0,875$).

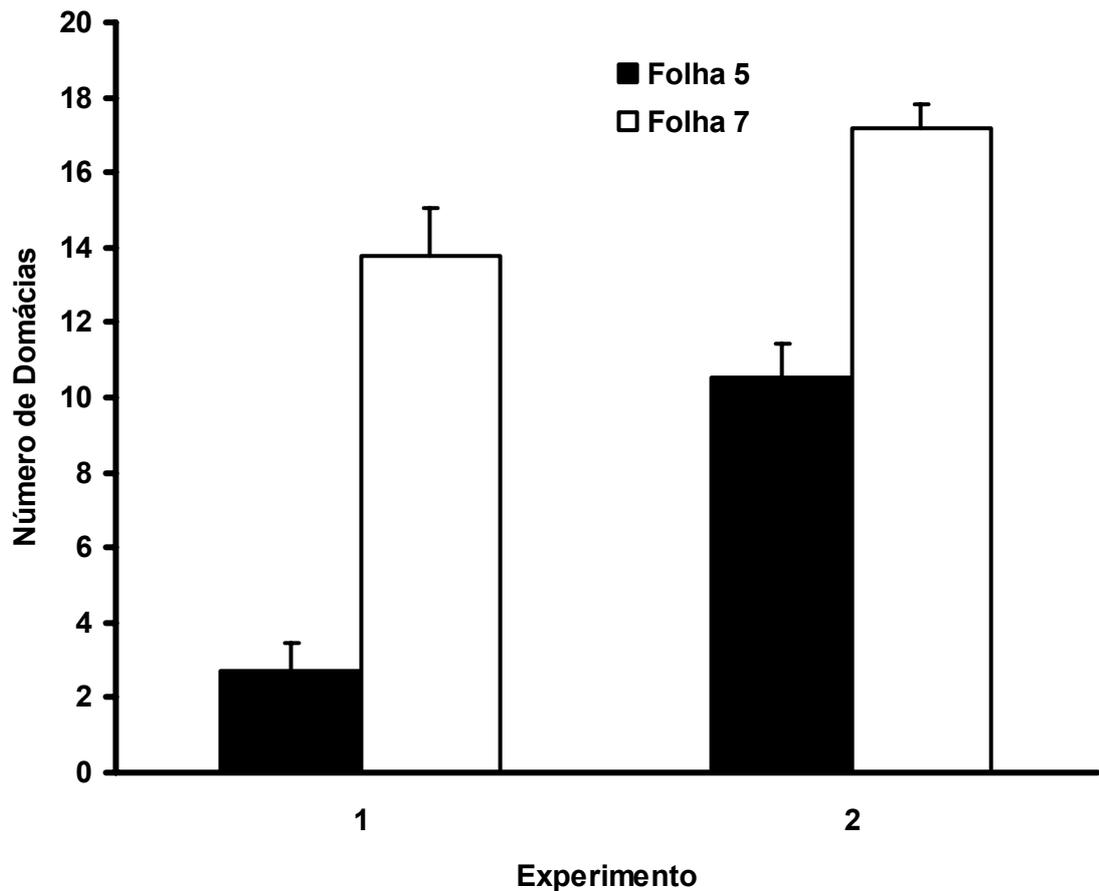


Figura 2 - Número de domácias em plantas de cafeeiro no quinto e sétimo pares de folhas nos experimento um e dois. As plantas do experimento dois possuem maior número de domácias em relação às do um ($t=6,155$; $P<0,0001$). Folhas do sétimo apresentaram maior número de domácias que as do quinto par ($t=8,915$; $P<0,0001$).

Em função da variação no tamanho das folhas, no segundo experimento foi avaliada a densidade de domácias/cm². Neste, a densidade de domácias/cm² não aumentou com a aplicação de ácido jasmônico em plantas de *Coffea arabica* ($t=1,016$; $P=0.323$), com todas as variáveis no modelo. Este resultado, no entanto, pode não representar um fenômeno biológico de resposta induzida, que algumas vezes, são respostas rápidas, cessando depois de um tempo da injúria ou da aplicação de compostos químicos, como encontrado por Agrawal (1999) com indução de tricomas e

por Heil et al. (2001) com nectários extra-florais.

Na ANOVA de cada par de folhas separadamente verificou-se que a aplicação de 10 ml da solução de ácido jasmônico a 0,476 mM, equivalente a 1,0 mg de ácido jasmônico por planta, aumentou a densidade de domácias/cm² no quinto par de folhas (ANOVA: $F_{1,18} = 7,8646$; $P = 0,01173$; Figura 3). Esse aumento não foi verificado significativamente no sétimo par de folhas (ANOVA: $F_{1,18} = 0,0167$; $P = 0,8986$; Figura 3).

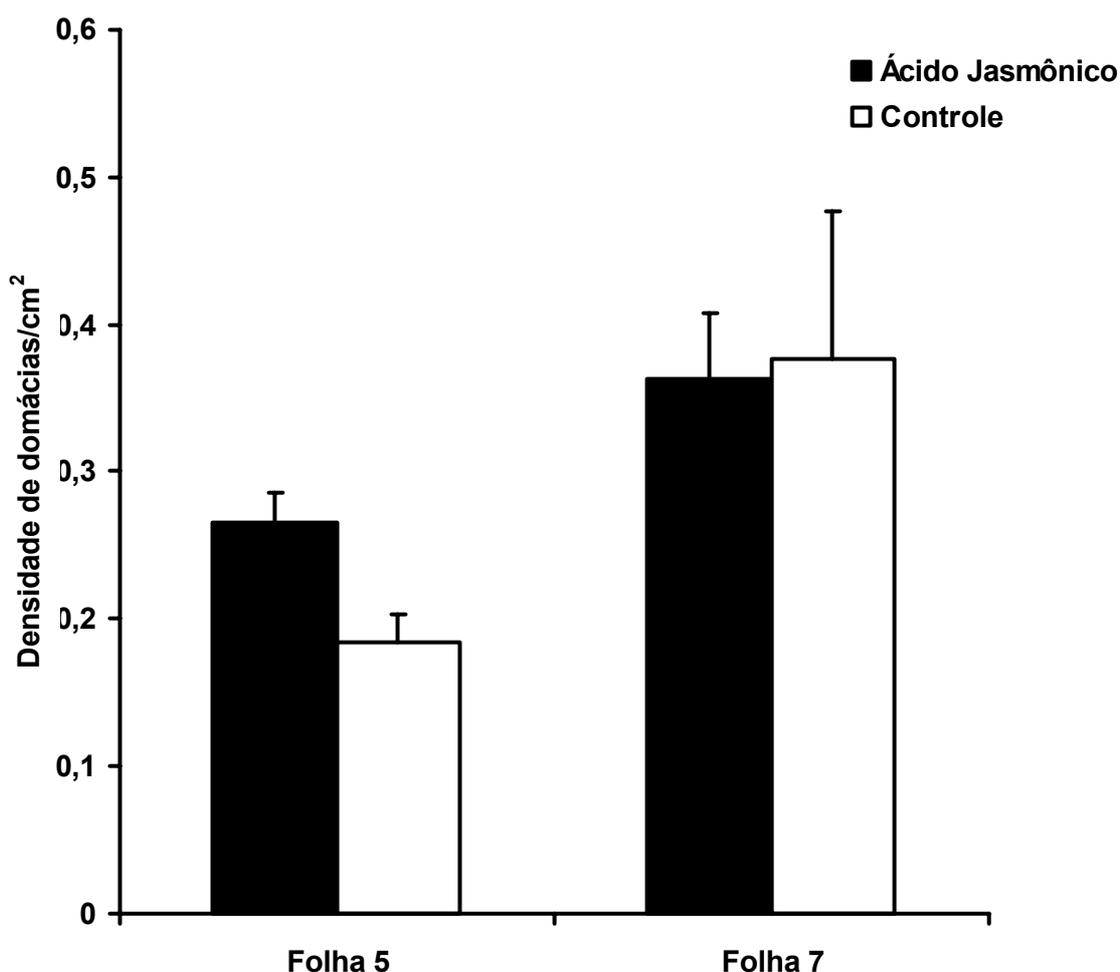


Figura 3 – Densidade de domácias/cm² em plantas de café no quinto e sétimo pares de folhas com e sem aplicação de ácido jasmônico. Plantas com aplicação de 1,0 mg de ácido jasmônico aumentou a densidade de domácias no quinto par de folhas ($F_{1,18} = 7,8646$; $P = 0,01173$) e não aumentou no sétimo par ($F_{1,18} = 0,0167$; $P = 0,8986$).

Testes de oviposição e sobrevivência de *Oligonychus ilicis* em folhas com aplicação de ácido jasmônico e controle.

O número total de ovos ovipositados por fêmea de *Oligonychus ilicis* não diminuiu com a aplicação de ácido jasmônico ($F_{1,18} = 0,0159$; $P = 0,9011$; Figura 4). Não houve efeito significativo do tratamento (ácido jasmônico) na sobrevivência de *O. ilicis* (Figura 4, $\chi^2 = 0,008$; $P = 0,93$; $gl = 1$). Nos dois tratamentos todos os indivíduos morreram dez dias após o início do teste (Figura 5) e o tempo médio de morte foi de 6,82 dias no tratamento com ácido jasmônico e 6,92 dias no controle.

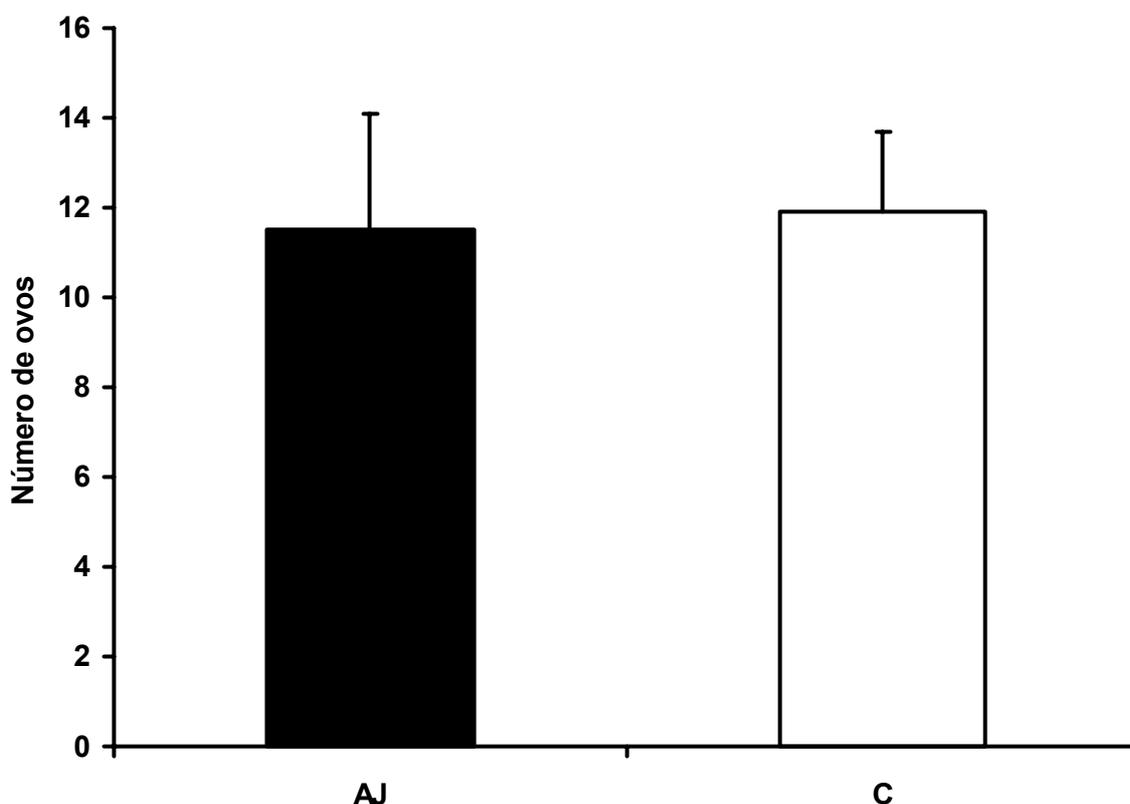


Figura 4 - Número total de ovos de *O. ilicis* em arenas de folhas do quinto par com e sem aplicação de ácido jasmônico. O número de ovos ovipositados não diminuiu com a aplicação de ácido jasmônico ($F_{1,18} = 0,0159$; $P = 0,9011$).

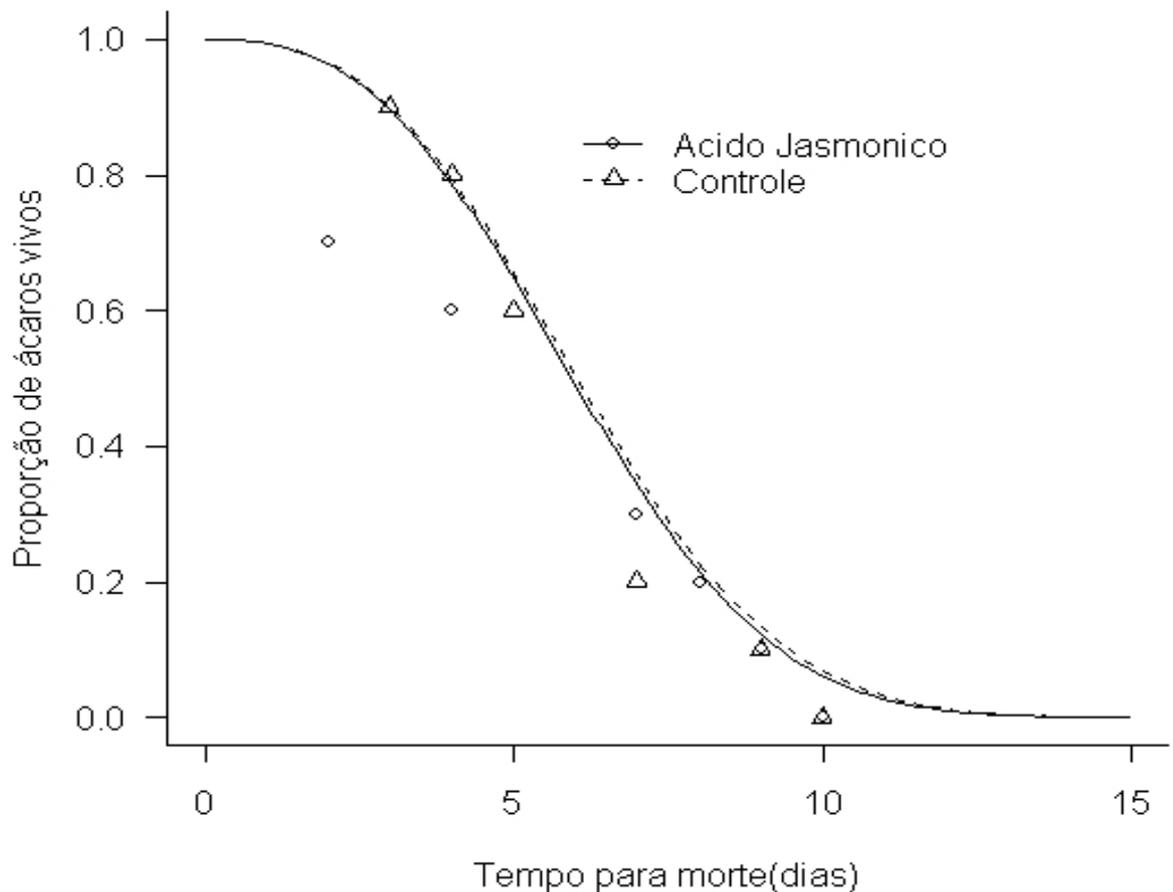


Figura 5 – Proporção de ácaros vivos, *Oligonychus ilicis* (Acari: Tetranychidae) em relação ao tempo de morte. Curvas geradas pelo modelo de Weibull $e^{-\mu^{-\alpha}t^\alpha}$; t= tempo para morte em dias, μ = tempo médio de morte em dias, α = parâmetro de forma ($\alpha= 2,68$). A aplicação de ácido jasmônico não diminuiu a sobrevivência de *Oligonychus ilicis* ($\chi^2= 0,008$; $P=0,93$; $gl= 1$).

DISCUSSÃO

O fito-hormônio, ácido jasmônico produzido de maneira endógena em diversas famílias de plantas está envolvido na defesa direta e indireta das plantas. Neste estudo, os resultados mostraram que a aplicação exógena de ácido jasmônico aumenta a produção de domácias em mudas de cafeeiro, *Coffea arabica*, variedade catuaí, em casa de vegetação,

quando aplicado 1,0 mg de ácido jasmônico por planta. No entanto, com a aplicação de 0,5 mg de ácido jasmônico por planta durante quatro semanas não houve aumento na produção de domácias por planta. Estes resultados confirmam a primeira hipótese de que domácias de folhas em plantas jovens são induzidas com a aplicação de ácido jasmônico e estão de acordo com outros trabalhos, mostrando que estruturas morfológicas de plantas, como pêlos, tricomas, nectários extra-florais podem ser induzidas em defesa ao ataque de futuras populações de herbívoros. No entanto, esse aumento só foi verificado em folhas do quinto par, como encontrado por Agrawal (1999) com indução de tricomas. Foi observado por ele um aumento na densidade de tricomas em plantas de *Raphanus sativus*, induzidas no primeiro par de folhas. A indução ocorreu somente em folhas do terceiro e quinto pares e não no sétimo par. Este resultado indica que resposta induzida pode ter um efeito rápido, cessando depois de um tempo da injúria na planta ou da aplicação de composto químico como encontrado por Heil *et al* (2001), em função do custo para a planta manter este tipo de defesa na ausência de herbivoria.

O aumento na produção de estruturas morfológicas beneficia a planta por atuar diretamente na população de herbívoros, diminuindo o seu desempenho (Karban & Baldwin, 1997, Agrawal 1999) e indiretamente por aumentar a retenção de inimigos naturais desses herbívoros (Dicke 1999, Thaler 1999, 2002). Heil *et al.* (2001) encontraram em *Macaranga tanarius* (Euphorbiaceae) aumento na produção de nectários extraflorais com a aplicação exógena de ácido jasmônico e nessas plantas houve maior presença dos inimigos naturais de insetos herbívoros. A produção de estruturas morfológicas parece manifestar-se somente em folhas imediatamente posteriores a indução, mas este efeito não permanece na planta à medida que ela se desenvolve.

Quanto a domácias, o aumento na produção destas estruturas pode beneficiar indiretamente a planta pela maior retenção de ácaros predadores que atuam em mutualismo com ela. Os ácaros predadores têm o benefício de encontrar nas domácias local de reprodução e abrigo contra hiperpredadores (Grostal & O'Dowd, 1994, Norton *et al.* 2001), enquanto as

plantas são beneficiadas pela remoção de esporos e hifas de fungos patogênicos (Norton *et al.* 2000) e pela predação de ácaros fitófagos (O'Dowd & Wilson, 1991) mantendo em níveis estáveis populações desses ácaros que atacam plantas.

A dosagem de aplicação de ácido jasmônico torna-se um fator importante na resposta das plantas em aspectos defensivos. Aqui não foi observada indução de domácias na aplicação de baixas dosagens de ácido jasmônico (0,5 mg/planta), indicando que nessa concentração não são desencadeados mecanismos para indução de defesa morfológica.

A ação direta da aplicação de ácido jasmônico sobre os herbívoros não foi observada neste estudo, portanto a hipótese de que a aplicação exógena desse ácido diminui a oviposição e ou sobrevivência de *O. ilicis* foi rejeitada. Esse resultado pode ser explicado pelos mecanismos envolvidos na indução com a aplicação de ácido jasmônico que não sejam a produção de compostos químicos tóxicos que atuam diretamente na biologia de herbívoros. Os mecanismos de defesa de plantas não estão ainda bem elucidados. Herbivoria e aplicação de ácido jasmônico nas plantas ativam genes que desencadeiam mecanismos muito parecidos e aumentam a produção de uma série de compostos de defesa, mas a quantidade produzida de cada composto depende do agente envolvido com a injúria e sua ligação com a planta (Dicke *et al.* 1999). A quantidade de cada composto na mistura pode influenciar diferentemente quanto a sua forma de atuação na planta, nos herbívoros que alimentam dessas plantas e inimigos naturais.

Ativadores químicos de resistência de plantas oferecem uma boa oportunidade para estudos de resistência de plantas contra herbívoros em laboratório. O uso de ácido jasmônico, um hormônio de plantas, induz resistência em plantas sem alterar outros fatores associados com herbivoria natural (Thaler *et al.* 2001) como perda de área foliar, introdução e remoção de herbívoros e interações físicas entre os organismos usados para danificar as plantas. Sinalizadores químicos são vistos por desencadear respostas em plantas, resultando em indução química e resistência contra o ataque de herbívoros em laboratório e campo (Thaler *et al.* 1996, Inbar *et al.* 1998).

Entretanto, é necessário conhecer melhor a sua forma de atuação. Em relação à qualidade de frutos Thaler *et al.* (dados não publicados) não encontraram diminuição de parâmetros de qualidade de frutos entre plantas induzidas e controle. Outro fator ainda que deve ser considerado para o uso de sinalizadores químicos é o custo econômico de aquisição e aplicação destes compostos químicos e o retorno econômico para o agricultor.

Uma grande quantidade de estudos de resposta induzida de plantas tem sido feita com plantas perenes e estas são mais difíceis de responder questões relacionadas à capacidade adaptativa e evolução, em função de seu longo ciclo produtivo. Neste trabalho não foram estudados os benefícios da planta em função de sua capacidade adaptativa, ou seja, parâmetros de produtividade. Foram obtidos resultados com resposta induzida, pelo aumento na produção de domácias e resistência induzida com parâmetros da biologia do ácaro herbívoro (*Oligonychus ilicis*).

O próximo passo deste estudo é investigar os mecanismos químicos envolvidos nessa associação entre ácido jasmônico e domácias em cafeeiro, avaliando a via bioquímica envolvida nesse sistema. O entendimento desses mecanismos poderá determinar se resistência induzida de plantas contra herbívoros traz benefícios para a planta em aspectos de produtividade ou outro benefício ecológico.

LITERATURA CITADA

Agrawal, A.A. 1999. Induced responses to herbivory in wild radish: Effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80(5) 1713-1723.

Agrawal, A.A. 2000. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion Plant Biology* 3: 329-335.

Agrawal, A.A. & R. Karban. 1997. Domatia mediate plant-arthropod mutualism. *Nature* 387: 562–563.

Baldwin, I.T. 2001. An ecologically motivated analysis of plant–herbivore interactions in nativetobacco. *Plant Physiol.* 127:1449–1458.

- Blechert, S., W. Brodschelm, S. Holder, L. Kammerer, T.M. Kutchan, M.J. Mueller, Z.Q. Xia & M.H. Zenk. 1995.** The octadecanoic pathway—Signal molecules for the regulation of secondary pathways. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 4099–4105.
- Buchanan, B.B., W. Gruissem & J. Russell. 2000.** *Biochemistry e Molecular Biology of Plants.* American Society of Plants Physiologists.
- Boland W., J. Hopke, J. Donath, J. Nuske & F. Bublitz. 1995.** Jasmonic acid and coronatine induce odor production in plants. *Angewandte Chemie International Edition in English* 34: 1600-1602.
- Brouwer, Y.M., & H.T. Clifford. 1990.** An annotated list of domatia-bearing species. *Notes from the Jodrell laboratory* 12: 1-33.
- Cohen Y., U.T. Gisi & T. Niderman. 1993.** Local and systemic protection against *Phytophthora infestans* induced in potato and tomato plants by jasmonic acid and jasmonic methyl ester. *Phytopathology* 83: 1054–1062.
- Constabel, C.P., D.R. Bergey & C.A. Ryan. 1995.** Systemin activates synthesis of wound inducible tomato leaf polyphenol oxidase via the octadecanoid defense signaling pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 407–411.
- Crawley, M.J. 2002.** *Statistical computing: an introduction to data analysis using S-plus.* John Wiley & Sons, Chichester.
- Creelman R. A., M.L. Tierney & J.E. Mullett. 1992.** Jasmonic acid methyl jasmonate accumulate in wounded soybean hypocotyls and modulate wound gene expression. *Proc Natl Acad Sci* 89: 4938–4941.
- Dicke, M. 1994.** Local and systemic production of volatile herbivore-induced terpenoids: Their role in plant-carnivore mutualism. *Journal of Plant Physiology* 143:465-472.

- Dicke, M. 1999.** Evolution of induced indirect defense of plants. P.62-68. In Harvell, C.D. & R. Tollrian (eds), The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, 395p.
- Dicke, M., R. Gols, D. Ludeking & M.A. Posthumus. 1999.** Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants. *J. Chem. Ecol.* 25: 1907–1922.
- Farmer, E.E. & C.A. Ryan. 1992.** Octadecanoid precursors of jasmonic acid activate the synthesis of wound-inducible proteinase inhibitors. *Plant Cell.* 4: 129–134.
- Grostal, P. & D.J. O’Dowd. 1994.** Plants, mites and mutualism: leaf domatia and the abundance and reproduction of mites on *Viburnum tinus* (Caprifoliaceae). *Oecologia* 97: 308-315.
- Heil, M., T. Koch, A. Hilpert, B. Fiala, H. Boland & K.E. Linsenmair. 2001.** Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 1083-1088.
- Inbar, M.H., R.M. Doostdar, G.L. Sonoda, Leibe & R.T. Mayer. 1998.** Elicitors of plant defense systems reduce insect densities and disease incidence. *J. Chem. Ecol.* 24:135–149.
- Karban R. & I.T. Baldwin. 1997.** Induced Responses to Herbivory. The University of Chicago Press, Chicago, 319 pp.
- Marquis, R.J. & C. Whelan. 1996.** Plant morphology and recruitment of third trophic level: subtle and little-recognized defenses? *Oikos* 75: 330-334.
- Matos, C.H.C. 2001.** Domácias intermediando interações tritróficas em cafeeiro. Tese de mestrado. Entomologia, Universidade Federal de Viçosa. 48 pp.

- Norton, A.P., G. English-Loeb, D.M. Gadoury & R.C. Seem. 2000.** Mycophagous mite and foliar pathogens: leaf domatia mediate tritrophic interactions in grapes. *Ecology* 81: 490-499.
- Norton, A.P., G. English-Loeb & E. Belden. 2001.** Host plant manipulation of natural enemies: Leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. *Oecologia* 126: 535-542.
- O'Dowd, D.J. & R.W. Pemberton, 1998.** Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of north Asia. *Am. J. Bot.* 85: 70-78.
- O'Dowd, D.J. & M.F. Willson. 1989.** Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. – *Biol J. Linn. Soc.* 37: 191-238.
- O'Dowd, D.J. & M.F. Wilson. 1991.** Associations between mites and leaf domatia. *Trends Ecol. Evol.* 6: 179-182.
- R Development Core Team. 2004.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-00-3, URL <http://www.R-project.org>.
- Reinbothe, S., B. Mollenhauer & C. Reinbothe. 1994.** Jips and Rips—The regulation of plant gene-expression by jasmonates in response to environmental cues and pathogens. *Plant Cell* 6: 1197–1209.
- Steinberg S., M. Dicke & L.E. Vet. 1993.** Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *Journal of Chemical Ecology* 19:47-59.
- Stout, M.J., J. Workman & S.S. Duffey. 1994.** Differential induction of tomato foliar proteins by arthropod herbivores. *J. Chem. Ecol.* 20: 2575–2594.

- Thaler, J.S. 1999b.** Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, 399: 686±688.
- Thaler, J.S. 2002.** Effect of jasmonate-induced plant responses on the natural enemies of herbivores. *J. Anim. Ecol.*, 71: 141–150.
- Thaler J.S., M.J. Stout, R. Karban & S.S. Duffey. 1996.** Exogenous jasmonates simulate insect wounding in tomato plants (*Lycopersicon esculentum*) in the laboratory and field. *J Chem Ecol* 22:1767–1781.
- Thaler J.S., M.J. Stout, R. Karban & S.S. Duffey. 2001.** Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores. *Ecological Entomology* 26: 312-324.
- Turlings, T.C.J., & J. H. Tumlinson. 1991.** Do parasitoid use herbivore-induced plant chemical defenses to locate hosts? *Florida Entomologist* 74:42-50.
- Walter, D.E. 1996.** Living on leaves: mites, tomenta, and leaf domatia. *Ann. Rev. Entomol.* 8: 307-344; 41:101-114.
- Walter, D.E. & D.J. O'Dowd. 1992.** Leaf morphology and predators: effect of domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). *Environ. Entomol.* 21: 478-484.
- Wasternack C. & B. Parthier. 1997.** Jasmonate-signalled plant gene expression. *Trends Plant Sci* 2: 302–07 in continuous time. *Am Nat* 133: 787–810.

CONCLUSÕES GERAIS

Características de plantas induzidas podem algumas vezes ser benéficas para as plantas por diminuir populações de herbívoros ou por retenção de inimigos naturais. Estas características podem também ser prejudiciais, atrapalhando o desempenho de inimigos naturais. Tanto compostos químicos defensivos como características físicas podem ter alta especificidade com o agente causador da injúria não podendo ser induzida com um determinado agente, mas sim com outro.

No presente estudo foi observado que domácias de folhas não foram induzidas pelo ataque de *Oligonychus ilicis*, durante sete dias em plantas jovens de cafeeiro. No entanto, esta estrutura aumentou em folhas do quinto par, mas não no sétimo par depois da aplicação de 1,0 mg de ácido jasmônico, via solo durante quatro semanas. A concentração de 0,5 mg de ácido por planta não foi suficiente para induzir aumento no número de domácias.

Resultados contrários foram observados com defesa direta nesse estudo. A aplicação de 1,0 mg de ácido jasmônico não diminuiu a sobrevivência e nem a oviposição de *O. ilicis* em laboratório. Já com a infestação desse ácaro fitófago durante sete dias desencadeou defesa direta nas plantas, diminuindo a sobrevivência e oviposição desse ácaro em arenas de folhas em laboratório. Esses resultados indicam que pode haver rotas bioquímicas diferentes na indução com *O. ilicis* e ácido jasmônico. Com a infestação de *O. ilicis* deve haver produção de compostos secundários tóxicos ou proteínas de defesa que prejudicaram o desempenho desse ácaro em folhas induzidas. O mesmo não acontecendo com ácido jasmônico. Na produção de domácias o mecanismo desencadeado deve ser diferente, como também a densidade ou o tempo de infestação não serem suficientes para induzir domácias. A elucidação desses mecanismos pelo estudo de vias bioquímicas e capacidade adaptativa seria importante para testar se a resistência induzida, comprovada neste trabalho, traz benefício para a planta.

O presente trabalho torna-se importante no estudo de defesa induzida de plantas por ser o primeiro a associar ácaros fitófagos e ácido jasmônico em cafeeiro com a produção de domácias. O uso de defesa induzida e domácias de folhas em cafeeiro podem ser estratégias importantes para controle biológico natural neste sistema.