

Os Voláteis de Plantas e o seu Potencial para a Agricultura



ISSN 1678-1953
Dezembro, 2015

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Tabuleiros Costeiros
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Documentos 201

Os Voláteis de Plantas e o seu Potencial para a Agricultura

Alessandro Riffel
João Gomes da Costa

Embrapa Tabuleiros Costeiros
Aracaju, SE
2015

Embrapa Tabuleiros Costeiros
Av. Beira Mar, 3250, CEP 49025-040, Aracaju, SE
Fone: (79) 4009-1300
Fax: (79) 4009-1369
www.embrapa.com.br
www.embrapa.br/fale-conosco

Comitê Local de Publicações

Comitê Local de Publicações da Embrapa Tabuleiros Costeiros

Presidente: *Marcelo Ferreira Fernandes*

Secretária-executiva: *Raquel Fernandes de Araújo Rodrigues*

Membros: *Ana Veruska Cruz da Silva Muniz, Carlos Alberto da Silva, Elio Cesar Guzzo, Hymerson Costa Azevedo, João Gomes da Costa, Josué Francisco da Silva Junior, Julio Roberto de Araujo Amorim, Viviane Talamini e Walane Maria Pereira de Mello Ivo*

Supervisão editorial: *Raquel Fernandes de Araújo Rodrigues*

Normalização bibliográfica: *Josete Cunha Melo*

Editoração eletrônica: *Raquel Fernandes de Araújo Rodrigues*

Fotos da capa: *Saulo Coelho Nunes*

1ª Edição

On-line (2015)

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Tabuleiros Costeiros

Riffel, Alessandro

Os voláteis de plantas e o seu potencial para a agricultura / Alessandro Riffel, João Gomes da Costa – Aracaju : Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2015.

48 p. (Documentos / Embrapa Tabuleiros Costeiros, ISSN 1678-1953; 201).

Disponível em: <<https://www.bdpa.cnptia.embrapa.br>>

1. Planta. 2. Planta aromática. 3. Voláteis de plantas. 4. Composto químico. 5,. Controle biológico. 6. Manejo Integrado de Planta. I. Costa, João Gomes da. II. Título. III. Série.

CDD 633 Ed. 21

©Embrapa 2015

Autores

Alesandro Riffel

Graduado em Farmácia, doutor em Agronomia, pesquisador da Unidade de Pesquisa de Rio Largo (UEP-Rio Largo) da Embrapa Tabuleiros Costeiros, Rio Largo, AL

João Gomes da Costa

Engenheiro-agrônomo, doutor em Biotecnologia, pesquisador da Unidade de Pesquisa de Rio Largo (UEP-Rio Largo) da Embrapa Tabuleiros Costeiros, Rio Largo, AL

Apresentação

As plantas produzem uma série de compostos químicos que variam de moléculas simples, como metanol e etileno, a extremamente complexas como os terpenóides e alcalóides. A diversidade de moléculas produzidas pode chegar a 100.000 compostos, e destes estima-se que aproximadamente 1.700 sejam compostos voláteis.

Os voláteis produzidos pelas plantas, entre outras atividades, são a linguagem que elas utilizam para comunicarem-se com a comunidade e o ambiente que as cerca. Podem ser liberados de folhas, flores e frutos para a atmosfera e das raízes para o solo, com funções, principalmente, de proteção contra pragas e patógenos, mas também na busca de vantagens reprodutivas e evolutivas, quando participam na atração de polinizadores e de dispersores de sementes.

Em virtude dessa diversidade de funções para a planta, os compostos voláteis aparecem como potencial para aplicação na agricultura, especialmente, na busca de sistemas mais ambientalmente corretos e sustentáveis. Nesse sentido, há exemplos de aplicações de voláteis na polinização, controle biológico, melhoramento genético, manipulação genética e no desenvolvimento de sistemas de produção sustentáveis e que visam o manejo de pragas.

Esta revisão tem como objetivo apresentar as principais funções dos voláteis de plantas e algumas de suas possíveis aplicações na agricultura, com foco principal no Manejo Integrado de Pragas (MIP).

Manoel Moacir Costa Macêdo
Chefe-geral da Embrapa Tabuleiros Costeiros

Sumário

| | |
|---|-----------|
| Os Voláteis de Plantas e o seu Potencial para a Agricultura..... | 6 |
| Introdução..... | 6 |
| Resistência de plantas..... | 8 |
| Voláteis de plantas e suas funções | 9 |
| Reprodução | 12 |
| Defesa | 16 |
| Voláteis no sistema radicular..... | 19 |
| Interação planta-planta..... | 20 |
| Estresses abióticos | 23 |
| Aplicações na agricultura | 23 |
| Polinização | 24 |
| Controle biológico..... | 26 |
| Sistema de produção <i>push-pull</i> (afasta-atrai) | 31 |
| Melhoramento genético | 32 |
| Manipulação genética | 34 |
| Perspectivas futuras | 37 |
| Referências | 39 |

Os Voláteis de Plantas e o seu Potencial para a Agricultura

Alessandro Riffel

João Gomes da Costa

Introdução

A segurança alimentar é um dos grandes desafios globais para este século. Até 2015, o mundo requererá um aumento na produção agrícola capaz de alimentar uma população estimada de nove milhões de pessoas. Essa tarefa deve ser realizada em um contexto onde ocorrem progressivamente alterações nos padrões de consumo, o impacto das mudanças climáticas e uma crescente escassez de terras e água. Os métodos de produção deverão preservar o ambiente e recursos naturais e serem capazes de manter a população rural no campo. Há uma necessária pressão para a “intensificação sustentável” da agricultura global, com aumentos de rendimento e produtividade diminuindo o impacto ambiental e a necessidade de novas áreas de cultivo (BAULCOMBE, 2009). Nesse contexto, o Brasil, sendo segundo maior produtor agrícola mundial, onde o setor agrícola desempenha um importante papel na performance econômica e substancial contribuição para a balança comercial (OECD/FAO, 2015), deverá transformar a sua agricultura.

Segundo a Organização para a Cooperação e Desenvolvimento da Europa (OCDE) e a Organização das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação (FAO), o Brasil assumirá a liderança nas exportações mundiais do setor agrícola até 2024. A continuação do crescimento da safra até 2024 será baseada na melhora da produtividade e da expansão das lavouras. As plantações ocuparão uma área total de 69,4 milhões de hectares em 2024, um crescimento de 20% em relação à

média do período entre 2012-2014 e um aumento anual de 1,5%. Boa parte dessa expansão ocorrerá por meio da cana-de-açúcar (com alta de 37%), do algodão (35%) e das oleaginosas (23%), especialmente a soja (OECD/FAO 2015).

Uma das maneiras de se obterem aumentos de rendimento e produtividade é a redução das perdas por pragas e doenças, que estima-se situar entre 25% e 40% do total produzido. Com esta finalidade, até recentemente, e apoiando-se em um dos paradigmas da agricultura que focava somente no aumento da produção em detrimento do ambiente, o uso de agrotóxicos foi amplamente empregado, porém novas estratégias sustentáveis e ambientalmente corretas para a proteção de plantas começam a ser desenvolvidas e empregadas (SOBHY et al., 2014). O Brasil é o maior consumidor de agrotóxicos do mundo (PELAEZ et al., 2013), com um consumo anual de mais de 1 bilhão de litros (CARNEIRO et al., 2012). Portanto, novas técnicas para proteção de plantas, conservando recursos naturais e mantendo a qualidade ambiental, ecológica e que venham a ser economicamente viáveis devem ser implementadas. Uma das ferramentas que obedecem a esses critérios é conhecida como Manejo Integrado de Pragas (MIP) (NARANJO et al., 2015).

Para o controle de pragas, em substituição ao uso de agrotóxicos, há algumas alternativas principais, quais sejam: o desenvolvimento de materiais mais resistentes via melhoramento genético; o emprego de semioquímicos, que são sinais naturais que causam alterações no comportamento e desenvolvimento dos organismos, sendo os feromônios (intraespecíficos) os mais utilizados; e a utilização de agentes de controle biológico, que podem compreender patógenos de pragas ou outros organismos antagônicos, como por exemplo, os inimigos naturais (predadores e parasitoides) (HASSANALI et al., 2008). O conhecimento da ecologia química de inimigos naturais, dos herbívoros e das plantas hospedeiras é fundamental para o desenvolvimento das estratégias para um MIP efetivo. A atração dos insetos a plantas ou a outros organismos hospedeiros, envolve a detecção de semioquímicos específicos ou de misturas específicas destes semioquímicos. Atualmente, sabe-se que plantas colonizadas ou danificadas por insetos herbívoros produzem um grupo de

compostos orgânicos voláteis (COVs), frequentemente chamados de voláteis de plantas induzidos por herbivoria (VPIHs), que atuam como semioquímicos repelentes aos insetos-praga e oviposição ou atraentes de predadores e parasitóides (PICKETT et al., 2006).

Essa revisão tem o propósito de descrever as principais funções dos COVs para as plantas e explorar seus possíveis usos na agricultura. Além disso, busca-se listar as principais limitações e as lacunas ainda existentes até a sua aplicação no campo, sempre levando em consideração o grande desafio para a agricultura neste século, que é buscar alternativas e estratégias aos métodos tradicionais de controle de pragas que ainda se utilizam de agrotóxicos.

Resistência de plantas

Todo organismo, para obter sucesso em sua sobrevivência e reprodução precisa defender-se de seus inimigos naturais. Organismos autotróficos, como as plantas, estão sempre sendo confrontados com a perspectiva de serem consumidos por herbívoros, o que por sua vez pode trazer consequências a sua sobrevivência. Portanto, as plantas desenvolveram ao longo da evolução uma série de mecanismos que auxiliam na resistência a esses herbívoros (DUDAREVA et al., 2006). A resistência das plantas pode ser de vários tipos: A resistência do tipo antixenose é uma reação de não-preferência do artrópode á planta resistente. Este tipo de resistência ocorre quando fatores morfológicos ou químicos da planta afetam negativamente o comportamento do herbívoro, levando a diminuir a aceitação ou até mesmo rejeitar a planta hospedeira. A antibiose, por outro lado, ocorre quando uma planta afeta diretamente a sobrevivência, o desenvolvimento ou a fecundidade do herbívoro que tenta utilizar a planta como hospedeiro. Já a resistência do tipo tolerância ocorre quando um conjunto de caracteres genéticos permite que a planta consiga conviver na presença da praga ou recupera-se de um dano causado pelo herbívoro, sem maiores prejuízos (SMITH e CLEMENT, 2012).

As plantas podem apresentar defesas mecânicas constitutivas para resistir ao ataque de herbívoros, tais como: resinas, aumento da

concentração de lignina, acúmulo de sílica e cera na epiderme, as quais alteram a textura dos tecidos, diminuindo assim a sua palatabilidade e digestibilidade para o herbívoro. Barreiras de superfície que restringem o movimento do herbívoro, tais como espinhos e tricomas, também podem estar presentes (DUDAREVA et al., 2006).

Além das barreiras constitutivas, as plantas possuem a capacidade de alterar a sua fisiologia, seu desenvolvimento e também a sua composição química quando sujeitas ao ataque, mecanismo este conhecido como defesa induzida. A defesa induzida é um conjunto de respostas fenotípicas dinâmicas que permitem às plantas se defenderem somente quando necessário, pois esse é um mecanismo com alto consumo energético e sua ativação contínua pode comprometer a alocação das fontes necessárias para o crescimento e reprodução (AGRAWAL, 1999).

As plantas possuem uma habilidade única de reconhecer o ataque de herbívoros e podem reconfigurar toda a sua resposta para produzir uma grande quantidade compostos de defesa, tais como metabólitos secundários tóxicos que atuam como um mecanismo de defesa direta. Dentre estes metabólitos que estão presentes nos tecidos das plantas se incluem os aleloquímicos com atividades antinutricionais, tóxicas ou repelentes ao herbívoro, e como exemplo pode-se listar os glicosídeos cianogênicos, inibidores de enzimas digestivas, lectinas, glicosinolatos, alcalóides e terpenóides. A defesa indireta consiste da produção de compostos orgânicos voláteis (COVs) que são liberados pelas plantas quando sofrem algum dano causado pelo herbívoro e podem atrair predadores ou parasitóides que protegerão a planta ou repelir a oviposição ou inseto herbívoro (VOELCKEL e BALDWIN 2004).

Voláteis de plantas e suas funções

Os compostos orgânicos voláteis (COVs) das plantas são compostos de baixo peso molecular (abaixo de 300 Da), liberados por praticamente todos os tecidos vegetais classificados nas seguintes classes: terpenóides (também conhecidos como isoprenóides), carotenóides, fenilpropanóides/benzenóides, derivados de ácidos graxos (incluindo os

produtos da via da lipoxigenase) e o compostos C_5 -ramificados (Figura 1). Além desses, há também os derivados de aminoácidos, que são frequentemente encontrados como componentes em aromas liberados por flores e frutos (DUDAREVA; PICHERSKY, 2008). Os compostos voláteis são normalmente líquidos lipofílicos de alta pressão de vapor e podem atravessar membranas celulares facilmente sendo liberados na atmosfera ou no solo, quando não há alguma barreira de difusão (PICHERSKY et al., 2006). Desde a antiguidade, sabe-se que tecidos florais e vegetativos emitem substâncias com diferentes odores. O entendimento da importância, apesar de muitas vezes imperceptíveis aos humanos, e de que estes exercem alguma alteração fisiológica nas plantas, começou após a descoberta do hormônio gasoso etileno em 1934 (DUDAREVA et al., 2004). Hoje, sabe-se que as plantas realizam um incalculável arsenal de diferentes reações biossintéticas e estima-se que dos 100.000 compostos químicos produzidos pelas plantas, aproximadamente 1.700 sejam voláteis (DICKE; LORETO, 2010).

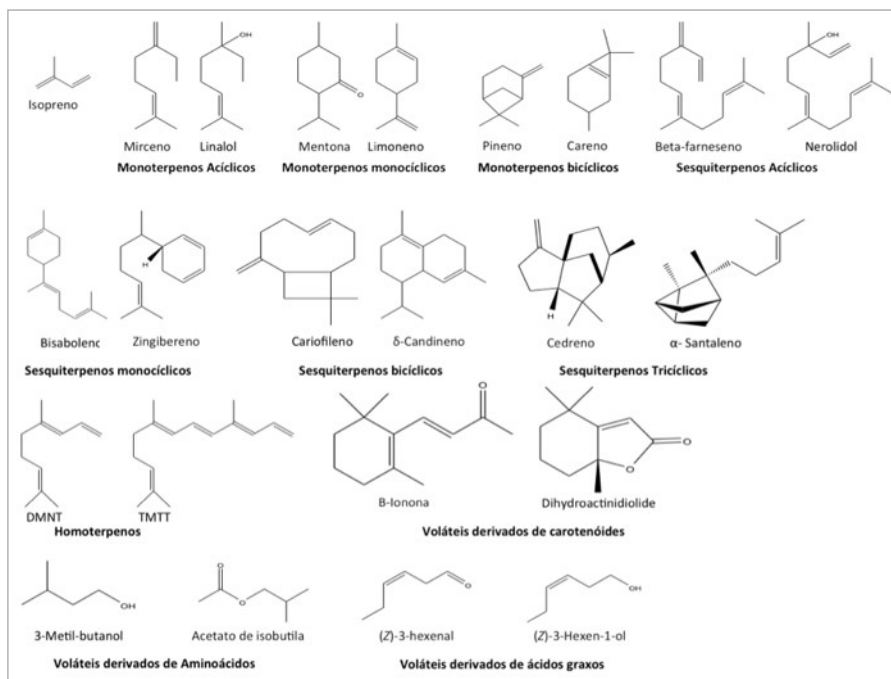


Figura 1. Principais compostos e classes de Compostos Orgânicos Voláteis (COVs) de plantas.

Um dos grandes desafios que envolvem o interesse nos voláteis está em sua relação com a sua função ecológica para a planta (Figura 2). As composições químicas das misturas de voláteis emitidos pelas plantas e as suas intensidades podem traduzir o status fisiológico em que elas se encontram ou até mesmo o estresse a que elas estão sendo submetidas.

As funções primárias dos voláteis parecem ser de defesa da planta contra herbívoros ou patógenos ou, através da atração de polinizadores e dispersores de semente, proporcionar alguma vantagem reprodutiva às plantas (PICHESKY; GERSHENZON, 2002). Os voláteis emitidos de tecidos vegetativos, como parte do sistema de defesa da planta, podem repelir (KESSLER; BALDWIN, 2001) ou intoxicar (VANCANNEYT et al., 2001) animais e microrganismos diretamente, ou atrair inimigos naturais, que protegerão a planta indiretamente, via interação tritrófica (ARIMURA et al., 2004). Além disso, esses voláteis podem alertar plantas vizinhas a respeito de um ataque de algum herbívoro ou patógeno (SHULAEV et al., 1997), induzindo defesa ou preparando estas plantas para responder mais rapidamente em um ataque futuro, conhecido como efeito “priming” (ENGELBERTH et al., 2004). No sistema radicular, também há a produção de compostos voláteis que podem atuar como antimicrobianos, antiherbívoros ou atrair inimigos naturais de herbívoros que se alimentam das raízes. O desenvolvimento de novas ferramentas analíticas e de técnicas moleculares e bioquímicas tem permitido um grande avanço no entendimento das funções dos voláteis e de suas aplicações.

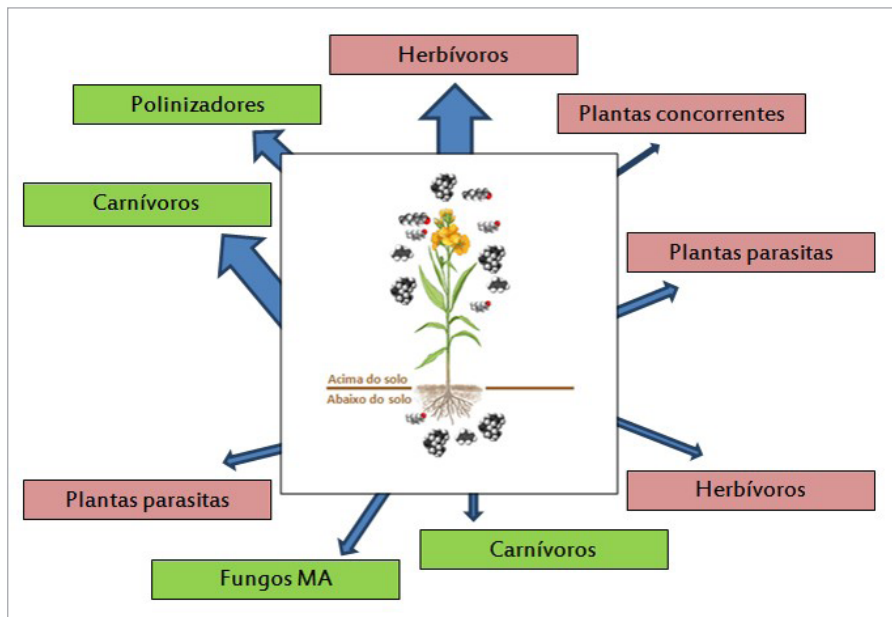


Figura 2. Interações entre plantas e os vários membros da comunidade associados onde há voláteis envolvidos. As setas indicam os efeitos dos compostos voláteis com os diferentes organismos acima e abaixo do solo. A espessura da seta indica a atenção dada pela comunidade científica a cada tipo de interação. MA - Micorrízicos arbusculares.

Reprodução

Na natureza, todos os organismos sofrem constante pressão seletiva com conseqüente maximização de seu sucesso reprodutivo. Entre as plantas, estima-se que 450.000 espécies pertencem às angiospermas e destas a grande maioria é polinizada por animais (PIMM et al., 2015). Muitas dessas plantas produzem bouquets de COVs em flores e frutos, que servem como uma pista de localização, que conjuntamente com os estímulos táteis e visuais, atraem polinizadores e dispersores de sementes. Flores podem ser iguais em textura ou cor, mas dificilmente serão iguais na sua composição de odores, devido à grande diversidade de compostos presentes e de suas abundâncias relativas na constituição do “bouquet” floral. Os voláteis produzidos pelas flores, sob seleção imposta pelos polinizadores, guiam os insetos até

a fonte de néctar ou pólen e são essenciais para que estes consigam discriminar diferentes espécies de plantas, ou até mesmo localizar diferentes flores em uma mesma planta (Dudareva et al., 2005). Por exemplo, espécies extremamente relacionadas evolutivamente e que são polinizadas por diferentes espécies de insetos, produzem diferentes odores, o que reflete a sensibilidade e a especificidade de cada interação planta-polinizador (Tabela 1) (RAGUSO e PICHERSKY, 1995).

Tabela 1. Principais semioquímicos envolvidos nas interações entre agentes polinizadores e espécies polinizadas.

| Agente polinizador | Espécie polinizada | Composto responsável | Autor |
|-------------------------------------|---|--|--|
| Lepidoptera/ mariposas | <i>Zygogynum baillonii</i> , <i>Z. bicolor</i> e <i>Z. viellardii</i> . <i>Ranunculus</i> spp. | Acetato de etila, acetato de isobutila, 6-metil-5-hepten-2-ona. β-trans-ocimeno | (DOBSON, 2006; JÜRGENS, 2004). |
| Lepidopteras/ Borboletas | 22 espécies vegetais | COVs: fenilacetaldéidos, benzaldeidos, álcool fenético e moterpenos | ANDERSSON et al. (2002) |
| Coleopteros | Clusiaceae Arecaceae Annonaceae | Benzenóides; hidrocarbonetos derivados de ácidos graxos e substâncias nitrogenadas | NOGUEIRA et al. (2001) |
| Dipteros | Arecaceae | Ácidos nitrogenados, monoterpenos principalmente linalol | ARMBRUSTER; FENSTER; DUDASH, (2000) |

Continua...

Tabela 1. Continuação.

| Agente polinizador | Espécie polinizada | Composto responsável | Autor |
|-----------------------------|---|--|----------------------|
| Himenopteros | Várias espécies de várias famílias. Maracujazeiro, meloeiro, macieira, entre outras | Ampla variedade de COVs | DOBSON (2006) |
| Aves | Solanaceae | Linalol, isômeros de nerolidol/farnesol, aldoxinas e ésteres de benzenóides | RAGUSO et al. (2003) |
| Mamíferos - Morcegos | Várias espécies | Odor fétido, pungido e fermentado. Substâncias contendo enxofre Limoneno, pineno, mirceno e sabineno; | DOBSON (2006) |

As propriedades que os polinizadores tem de perceber as misturas de voláteis são diferentes daquelas do reconhecimento de seus constituintes individuais e variam em função do número de compostos, de suas concentrações relativas, da intensidade de aroma e da experiência prévia que o inseto tenha tido. Abelhas, por exemplo, são capazes de perceber todos os compostos produzidos por flores de boca-de-leão (Gênero *Antirrhinum*) e conseguem discriminar as diferentes proporções dos constituintes produzidos por diferentes cultivares (WRIGHT et al., 2005). Além disso, abelhas, que são conhecidamente boas em aprendizagem e memória a odores, aprendem rapidamente a fazer uma correlação entre a intensidade da pista olfativa e a recompensa (néctar) oferecida pela flor. Essa é uma vantagem evolutiva importante para plantas, pois a quantidade de néctar é altamente variável (KNAUER; SCHIESTL, 2015).

Diferentemente das abelhas, as mariposas utilizam os odores como pista a longas distâncias e, portanto, a quantidade de odores produzidos pelas plantas que se utilizam destes polinizadores é maior, a fim de serem detectados. As flores da espécie *Clarkia breweri*, que é polinizada por mariposas, produzem um forte odor floral que é rico em linalol e outros ésteres aromáticos, enquanto que flores do mesmo gênero, *Clarkia concinna*, que é polinizada por abelhas, emitem bem menos compostos e em menores quantidades (RAGUSO; PICHERSKY, 1995).

Apesar da importância das pistas olfativas para a polinização, os outros sinais e o contexto em que se encontram também são levados em consideração. Na maioria das vezes, os polinizadores encontram sua planta hospedeira muito mais eficientemente quando combinam sinais olfativos com estímulos visuais. Exemplos recentes da importância dos odores no aumento a eficiência da polinização têm sido descritos em diferentes sistemas envolvendo abelhas generalistas (DOTTERL et al. 2014), abelhas especialistas (BURGER et al., 2010), besouros (STEENHUISEN et al., 2010) e mariposas (KLAHRE et al., 2011).

Mesmo que a função primária dos voláteis florais seja a de guiar os polinizadores, estes sinais também podem ser reconhecidos e aproveitados por antagonistas florais. Os florívoros, assim chamados, podem influenciar diretamente a reprodução das plantas, pois se alimentam dos gametas, pistilos e estames da flor podendo causar o aborto das flores (MCCALL; IRWIN, 2006). Além disso, podem alterar a interação com polinizadores, através da redução do número e tamanho de flores, dos danos diretos às pétalas ou simplesmente a presença de outro inseto faz com que os polinizadores evitem as flores (SOBER et al., 2010). Como proteção aos florívoros as plantas podem equalizar a emissão de COVs no tempo, ou seja, produzir compostos ativos para polinizadores e quando houver um ataque, produzir os metabólitos de defesa (THEIS et al. 2007). Além disso, as plantas também podem apresentar compostos com função defensiva em seus bouquets florais. Em flores de *Petunia* ocorrem duas vias pelas quais estas se protegem dos antagonistas: primeiro reduzem a sua “visibilidade” aos florívoros pela diminuição de compostos atrativos e também produzem compostos voláteis deterrentes (impedem ou

dificultam o inseto de continuar a sua alimentação), que afastam o inseto e previnem que a flor seja danificada (KESSLER et al., 2013).

Muitos voláteis florais também apresentam atividades antifúngicas e antibacterianas que exercem um papel valioso na proteção aos órgãos reprodutivos da planta contra patógenos (HAMMER et al., 2003). Estes voláteis são geralmente produzidos nos pistilos ou em nectários, como por exemplo, os compostos linalol e o óxido de linalol em flores da espécie *Clarkia* (DUDAREVA et al., 1996) e os sesqui e monoterpenos em flores de *Arabidopsis thaliana* (THOLL et al., 2005).

Defesa

O papel que os COVs das plantas desempenham na defesa direta da planta é promover a defesa contra estresses abióticos e bióticos. Essa função é provavelmente um reflexo da função ancestral que esses compostos desempenhavam em bactérias heterotróficas e fotossintéticas, antes de ocorrer a união aos primeiros eucariotos para formar a primeira ordem de plantas. Alguns voláteis, como os Voláteis de Folha Verde (VFV), por exemplo, são antimicrobianos que protegem frutos e folhas do ataque por alguns patógenos. Além disso, os VFV também podem atuar contra alguns microrganismos que se encontram na superfície da planta (BALDWIN et al., 2010).

Os tecidos das plantas saudáveis apresentam um nível de emissão de compostos voláteis basal que são normalmente liberados na superfície dos tecidos vegetais ou de locais específicos de armazenamento nas folhas. Essas reservas químicas constitutivas podem também estar presentes em altas quantidades e glândulas especializadas e nos tricomas (PARÉ; TUMLINSON, 1999). Os metabólitos voláteis são emitidos em quantidades suficientes que podem inclusive afetar as plantas vizinhas. Derivados metilados de fitormônios, como o Salicilato de Metila, Jasmonato de metila e etileno, por exemplo, são liberados e afetam negativamente outras plantas, protegendo a planta emissora de competição. Esse processo é conhecido como alelopatia.

As folhas e outros tecidos vegetativos normalmente liberam uma quantidade pequena de compostos voláteis. Porém, quando as plantas são atacadas por insetos herbívoros ou há a deposição de ovos em sua

superfície, passam a produzir uma nova mistura de compostos. Essa mistura pode ser bastante complexa e é frequentemente composta por mais de 200 compostos diferentes que são conhecidos como os Voláteis de Plantas Induzidos Por Herbívoros (VPIHs) (DICKE E VAN LOON, 2000). Além disso, o mecanismo de emissão de voláteis é sistêmico, ou seja, os compostos são emitidos por partes da planta tanto localmente como distantes do local do dano. Esses VPIHs poderão então afetar diretamente a fisiologia e o comportamento de herbívoros, devido a sua toxicidade e de suas propriedades repelentes ou deterrentes.

Outros compostos voláteis que são descritos com propriedades de defesa direta da planta são as toxinas voláteis. Essas, quase sempre são produzidas e armazenadas na forma de conjugados atóxicos, e quando há a ruptura do tecido após algum dano, serão liberadas em grandes quantidades. Como exemplos dessas toxinas podem ser citados os cianetos e os isotiocianatos e as suas formas conjugadas na forma de glicosídeos cianogênicos e glicosinolatos respectivamente, que estão presentes em diversas espécies de plantas (BALDWIN, 2010).

De maneira geral, há uma certa uniformidade nas emissões de VPIHs entre as diferentes espécies de plantas. Vias biossintéticas comuns são ativadas em uma grande variedade de famílias e os seus produtos são detectados por uma ampla gama de insetos (PARÉ; TUMLINSON, 1999). Os VPIHs mais comuns, tanto envolvidos na defesa direta quanto na indireta, incluem os pertencentes à via da lipoxigenase (LOX), via do ácido chiquímico e da via dos terpenóides (PICHERSKY; GERSHENZON, 2002).

Um dos primeiros sinais de perigo para planta é a deposição de ovos em sua superfície, pois é muito provável que haverá a emergência das larvas e consequentemente a tentativa de dano. As plantas percebem que há a deposição dos ovos e respondem ativando uma série de mecanismos de ambas defesas direta e indireta. Quanto há a deposição do ovo pode haver a indução da formação de neoplasma que elevará o ovo da superfície da planta, fazendo assim que este seja facilmente despreendido do local e caia da planta (DOSS et al, 2000). As plantas de

arroz, quando há a deposição de ovos em sua superfície, produzem uma substância capaz de matar os ovos de algumas espécies de cigarrinha (YAMASAKI et al., 2003). Plantas tem também a capacidade de necrosar o tecido onde os ovos são depositados, fazendo com que os ovos caiam da planta e assim seja inviabilizado o desenvolvimento do inseto (BALBYSHEV; LORENZEN, 1997). Os mecanismos indiretos, por sua vez, são os de facilitar com que os parasitóides de ovos localizem seus hospedeiros. Assim, a oviposição induz um padrão específico de voláteis que será percebido pelos parasitóides que encontrarão os ovos mais facilmente (HILKER; MEINERS, 2006).

A emissão de VIPHs na planta é induzida por elicitores (ou eliciadores) que estão presentes, na saliva do inseto, geralmente é espécie-específico e, portanto, é um dos principais determinantes da especificidade da resposta (DE MORAES et al., 1999) e conhecidos por promover a ativação, propriamente dita, dos mecanismos de defesa. Diferentes elicitores têm sido descrito na saliva de diferentes espécies de insetos, entre eles: lipo-aminoácidos conjugados como a N-17-hidroxiilnolenoil-l-Glutamina (Volicitina), ácidos graxos sulfatados (caeliferinas), algumas enzimas e fragmentos de peptídeos de proteína da planta (Inceptinas) (ALBORN et al., 2007; SCHMELTZ et al., 2007).

A composição das diferentes misturas de voláteis também dependerá do tipo de dano que a planta está sofrendo, ou seja, se o dano foi criado pela oviposição ou através do ataque de herbívoros mastigadores ou sugadores de seiva. A combinação dos danos mecânicos juntamente com a presença dos elicitores durante o ataque induz a emissão dos voláteis, tanto os que se encontram armazenados em vacúolos ou glândulas específicas, como pode ocorrer a biossíntese *de novo* dos compostos (TURLINGS et al., 1998). Após a indução, a cinética de liberação vai depender da classe de compostos emitida, ou seja, variam de uma liberação quase que imediata, como para os voláteis de folha verde (VFs) - álcoois, aldeídos e ésteres com seis átomos carbonos (Z)-3-hexenol, (E)-2-hexenal e (Z)-3-acetato de hexenila, até o período de algumas horas para terpenos, indol e salicilato de metila (TAKABAYASHI et al., 1991).

Plantas de cana-de-açúcar, quando atacadas pela broca da cana (*Diatraea saccharalis*) liberam uma mistura de voláteis e, em particular, altas taxas do sesquiterpeno β -cariofileno. Este composto presente no extrato de voláteis exerceu uma alta atratividade ao inimigo natural da broca da cana, o parasitóide *Cotesia flavipes*. Esses resultados demonstram o papel dos VPIHs na defesa indireta da cana-de-açúcar e possivelmente o parasitóide *C. flavipes* utiliza este composto como pista para localização do hospedeiro (RIFFEL et al., 2013). Um extenso número de exemplos de VPIHs atuando na defesa indireta de planta está disponível na literatura (ARIMURA et al., 2005).

Voláteis no sistema radicular

A presença de VIPHs não é limitada apenas às partes aéreas das plantas. O sistema radicular também libera compostos voláteis com alta diversidade química e estrutural. A eficiência de penetração e difusão dos voláteis no solo pode variar dependendo do tipo mineral que o forma e da textura e arquitetura das partículas que apresenta. Similarmente á suas funções na parte aérea, os voláteis das raízes também apresentam atividades de proteção contra patógenos, antiherbivoria e de atração de inimigos naturais de herbívoros de raízes que se encontram no solo (DUDAREVA et al., 2006).

No milho, por exemplo, o sesquiterpeno β -Cariofileno é o principal composto emitido após o ataque da lagarta da raiz do milho (*Diabrotica virgifera virgifera*). Este atua no solo como atraente de nematóides entomopatogênicos (NEP) da espécie *Heterorhabditis megidis*, inimigo natural da lagarta. Verificou-se também que esta liberação ocorre somente nas cultivares de milho mais rústicas e europeias, enquanto que as variedades americanas perderam a característica de emissão desse composto durante o processo de melhoramento genético (RASMANN et al., 2008). Degenhardt et al. (2009), utilizando técnicas de transgenia, restauraram a emissão desse terpeno nas cultivares americanas e demonstraram que a plantas passaram a ter uma maior proteção contra a lagarta, principalmente devido a atração dos NEPs. Efeitos comparáveis têm sido descritos em citrus (ALI et al., 2005) e colza (FERRY et al., 2007). Fêmeas de *Neoseiulus cucumeris*, um ácaro predador do ácaro *Aceria tulipae* uma praga de tulipas, foram atraídas

aos voláteis emitidos por bulbos radiculares de tulipa quanto esta estava infestada por *A. tulipae*. Os voláteis de plantas não atacadas não mostraram a mesma atividade (ARATCHIGE et al., 2004). Neveu et al. (2005) também descreveram a atração de parasitóides a voláteis liberados por raízes de nabo quando este estava sendo atacado por larvas de *Delia radicum*, demonstrando mais uma vez a atividade dos VPIHs em raízes.

Os voláteis radiculares também podem exibir atividade alelopática, ou seja, reduzindo o crescimento e a germinação de plantas competidoras. A emissão do monoterpene volátil 1,8-cineol, emitido por raízes de diversas plantas, apresentou efeito fitotóxico. Um dos mecanismos de ação propostos a esse composto tem sido atribuído à inibição da síntese de DNA no meristema apical de raízes das plantas competidoras (NISHIDA et al., 2005)

Interação planta-planta

A presença de voláteis nas interações planta-planta, seja elas intra ou interplanta, também tem sido objeto de estudo. Os COVs emitidos por uma planta podem induzir a expressão de genes de defesa em folhas saudáveis da mesma planta ou em plantas vizinhas, aumentando assim a atratividade a inimigos naturais e promovendo defesa contra herbívoros (DICKE et al., 1990).

Os metabólitos menores e altamente voláteis, como o etileno, metano, isopreno, acroleína, metacroleína e alguns monoterpenos são capazes de se difundir e diluir rapidamente na atmosfera. Esses sinais parecem ser os responsáveis pela sinalização em curtas distâncias, principalmente na comunicação intraplanta ou entre as plantas vizinhas mais próximas, como por exemplo em copas de árvores vizinhas que se entrelaçam. Os compostos maiores e um pouco menos voláteis, como alguns terpenos, jasmonato de metila (MeJA), salicilato de metila (MeSA) e os VFV atuam como sinais para maiores distâncias, devido principalmente a sua dispersão mais lenta, o que permite a formação de uma pluma que será transportada para mais longe (BALDWIN et al., 2006).

O etileno, como previamente mencionado, é um dos três hormônios voláteis que são emitidos no ar em concentrações biologicamente ativas. O etileno regula o crescimento e o desenvolvimento de diversas partes da planta, principalmente em flores e frutos, e controla inclusive a comunicação com polinizadores e dispersores de sementes. Além disso, o etileno é o ajuste fino nas respostas de defesa sistêmica contra o ataque de herbívoros e patógenos, principalmente em locais distantes do sítio de ataque (BALDWIN et al., 2002).

Os VFV atuam de forma similar aos hormônios. Em folhas de fava (*Phaseolus lunatus*) que se encontravam próximas a videiras atacadas por herbívoros, houve um aumento na produção do néctar extrafloral. O néctar extrafloral possui como uma das atividades, a atração de algumas formigas que, a depender da espécie, atuam como guarda-costas da planta, atacando e expulsando os herbívoros que causarão o dano (BALDWIN, 2010).

A sinalização intraplanta mediada por voláteis tende a ser mais rápida que a sinalização vascular e é independente da anatomia da planta. Com essa forma de comunicação, o sinal pode alcançar partes distantes da mesma planta, sem que haja uma conexão vascular direta. A comunicação mediada por COVs também pode atingir partes próximas, porém provenientes de diferentes galhos da mesma planta, o que seria uma resposta mais rápida que a vascular. Além disso, os VFV são liberados imediatamente após o dano celular e, portanto, produzem um sinal rápido e altamente móvel que pode preparar os órgãos receptores para um futuro ataque (HEIL; KARBAN, 2010).

Estudos envolvendo a comunicação intraplanta em fava, artemísia, álamo e mirtilo, demonstraram que os COVs liberados por locais da planta onde houve um dano induziram a defesa em órgãos não danificados no mesmo indivíduo em locais distantes do local do dano (HEIL; BUENO, 2007). As plantas de fava, quando expostas aos VIPH, aumentaram a transcrição dos genes *Pr-2*, *Pr-3* e *PAL* que são relacionados à defesa, bem como houve a indução de genes envolvidos na biossíntese de etileno (ARIMURA et al., 2002). O etileno é um hormônio gasoso que está envolvido na regulação de vários processos na planta, entre eles crescimento, desenvolvimento, amadurecimento

de frutos e é um dos hormônios envolvidos nas respostas de defesa induzida nas plantas. Em *Arabidopsis thaliana*, por exemplo, o etileno e o ácido jasmônico atuam conjuntamente na indução da expressão de defensinas e dos genes *Pr* que codificam proteínas vacuolares de defesa

Da mesma forma, quando algumas plântulas de milho foram expostas ao VFV (Z)-3-hexenol, houve a indução da emissão de uma mistura de voláteis muito similar àquela da mistura que é comumente liberada após o dano por lagartas. Estes resultados demonstram que significa que os VFV podem induzir a atividade de atração de inimigos naturais em outras plantas (RUTHER; KLEIER, 2005).

Além da eliciação direta pelos COVs, a exposição aos voláteis de plantas atacadas pode levar a um outro mecanismo de defesa, no qual a planta torna-se preparada para um futuro ataque, denominado de «priming». O «priming» é um processo fisiológico pelo qual a planta, após o primeiro ataque ou indução, se prepara para responder mais rapidamente ou até mesmo mais agressivamente em um futuro estresse biótico e/ou abiótico (CONRATH et al., 2006). Por exemplo, a resposta de hipersensibilidade induzida por patógenos é frequentemente induzida com maior eficiência em plantas que já tiveram uma exposição prévia ao patógeno (KUC, 1987). Efeitos similares tem sido demonstrados ocorrer nas interações planta-herbívoro e agora planta-planta (KARBAN; BALDWIN, 1997). Por exemplo, quando plântulas de milho foram expostas aos voláteis liberados por outras plântulas que foram submetidas à herbivoria, elas responderam aumentando a emissão de COVs como os sesquiterpenos, e também produziram altas quantidades de ácido jasmônico (AJ). O AJ é considerado o principal fitohormônio envolvido na defesa de plantas durante a herbivoria (ENGELBERTH et al., 2004).

De maneira similar, a exposição de plantas de tabaco aos voláteis de artemísia que tinham sofrido um dano artificial, induziu a produção de inibidores de protease (IP) de defesa. Além disso, essas mesmas plantas sofreram menos danos em uma segunda infestação, além de ter ocorrido uma maior taxa de mortalidade das lagartas de *Manduca sexta* quando presentes nestas plantas quando comparadas ao controle

(KESSLER et al., 2006). Em outro estudo desenvolvido por Peng et al. (2011) quando plantas de repolho (*Brassica oleracea* L.) foram previamente expostas a VPIHs e mais tarde submetidas à herbivoria por lagartas de *Pieris brassicae*, houve uma maior atratividade para o parasitóide *Cotesia glomerulata* nas plantas com exposição prévia aos VPIHs do que nas plantas controle que tinham sido expostas aos voláteis de plantas saudas. Ainda, houve uma diminuição na taxa de crescimento de ambas pragas *P. brassicae* e *Mamestra brassicae* quando se alimentaram das plantas submetidas aos VPIHs, demonstrando que a sinalização planta-planta pode levar tanto ao efeito priming quanto às defesas direta e indireta.

Estresses abióticos

Até o momento, poucos estudos que relacionam os COVs à proteção da planta contra estresses abióticos tem sido relatados. No entanto, alguns isoprenóides voláteis parecem mostrar uma atividade protetora contra altas temperaturas em plantas, auxiliando na manutenção da taxa fotossintética e promovendo termotolerância e proteção ao estresse oxidativo (SHARKLEY; YEH, 2001). Em um estudo onde plantas com a via biossintética de isoprenóides plastidial foi inibida, estas apresentaram uma diminuição na termotolerância da fotossíntese (COPOLOVICI et al., 2005). Da mesma forma, plantas que tiveram a emissão de monoterpenos reprimida apresentaram-se mais suscetíveis quando expostas ao ozônio, com poder altamente oxidante (LORETO et al., 2004). Apesar de demonstradas essas atividades, o mecanismo exato de como há essa proteção contra estresses abióticos por compostos voláteis ainda não é bem compreendido.

Aplicações na agricultura

Os voláteis emitidos pelas plantas mediam as interações entre as plantas e os outros membros da comunidade. A pesquisa agrícola é a origem dos primeiros estudos dos VPIHs. O primeiro estudo teve como objetivo entender como o ácaro predador *Phytoseiulus persimilis* exterminava populações de sua presa, o ácaro *Tetranychus urticae* em plantas de pepino (SABELIS et al, 1993; SABELIS e VAN DER MEER,

1986). Quando realizado um estudo de modelagem da dinâmica das populações predador-presa, os resultados obtidos corroboravam com dados experimentais somente quando era incluído no modelo o fator que considerava o comportamento dos predadores de retornar ao local onde tinham previamente encontrado a presa na planta, ao invés de deixar o local. Verificou-se mais tarde que este comportamento se dava devido a um gradiente de odor de voláteis (SABELIS et al., 1984). Mais tarde descobriu-se que a fonte dos voláteis era a planta e que estes estavam sendo induzidos pelo ataque do ácaro herbívoro (DICKE et al., 1990). A partir destes resultados, a emissão de VPIHs começou a ser vista como um componente potencial para a erradicação dos ácaros por predadores, e conseqüentemente aplicável no controle de ácaros na agricultura.

Assim, com a crescente necessidade do desenvolvimento de medidas de controle de pragas mais racionais e ambientalmente corretas, o entendimento destas interações e a aplicação dos sinais envolvidos, principalmente voláteis, apareceu como alternativa ao uso de pesticidas e a aplicação em diversos campos na agricultura.

Polinização

No Sul da Flórida, Bartelt et al. (1994) utilizando iscas contendo feromônios juntamente com atrativos alimentares de nitidulídeos, polinizadores da pinha e da atemóia, conseguiram um aumento na produção de até 38% quando comparado com o tratamento testemunha (sem o uso das iscas). As flores dessas anonáceas emitem odores que imitam o feromônio desses nitidulídeos visando o aumento da frequência desses polinizadores em suas flores.

No Brasil, alguns estudos com os semioquímicos envolvidos na interação entre flores da pinheira (Figura 3) e os nitidulídeos estão sendo desenvolvidos pela Embrapa Tabuleiros Costeiros no agreste do estado de Alagoas. Esses estudos visam o aumento da presença de populações desses polinizadores nos pomares, já que a toda a polinização nesta cultura tem historicamente sido realizada manualmente. Vários COVs florais mostraram uma atividade atrativa aos polinizadores em ensaios de laboratório. A próxima etapa é realizar

os testes em campo, para tentar desenvolver um produto que estimule a polinização por seus polinizadores naturais (GOMES 2011). Segundo Cordeiro (2015), o Cambuci (*Campomanesia phae*), que é uma árvore frutífera nativa da Mata Atlântica, emite um buquê floral noturno que tem função atrativa para espécies de abelhas noturnas/crepusculares como *Megalopta* sp.. O autor descreve que o volátil floral 1-octanol é o principal responsável por essa atração. Em outro estudo Cutri (2013) constatou que os compostos voláteis que compõem o aroma das flores dos maracujazeiros (*Passiflora* spp.) contribuem para o sucesso reprodutivo destas espécies, uma vez que atuam fortemente na atração de polinizadores específicos, fundamentais para a produção dos frutos.



Figura 3. *Carphophilus mutilatus* polinizador da pinheira (*Annona squamosa*).

Controle biológico

Uma das formas de controle biológico (CB) utiliza inimigos naturais nativos ou exóticos, tais como parasitóides e predadores, como os agentes de controle. As principais estratégias para aumentar as suas populações no ambiente agrícola e em horticultura são: a conservação de populações naturais de inimigos naturais no campo atraindo-os de áreas adjacentes ou a liberação de indivíduos produzidos comercialmente. Apesar do CB ser uma técnica ambientalmente correta e apresentar vários casos de sucesso em alguns sistemas, a ampliação e disseminação de sua aplicação esbarra em algumas limitações. Uma delas é que as populações de inimigos naturais que são liberadas normalmente tendem a dispersar-se às áreas adjacentes, uma vez que são geralmente ecossistemas mais naturais. Essas populações podem também se extinguir assim que a praga alvo seja erradicada, pela falta de fontes alternativas de alimento. A liberação não pode ser realizada de maneira preventiva, pois os inimigos naturais necessitam predação ou parasitar os herbívoros para sua própria sobrevivência e reprodução (STEMBERG et al., 2015). Portanto, um dos grandes desafios ao controle biológico é manipular racionalmente o comportamento dos parasitóides e predadores no campo, atraindo-os para as plantações, mantendo-os em altas densidades e em sincronia com a chegada da praga.

O controle biológico natural que é utilizado mundialmente está estimado em 85,5 milhões de Km², enquanto que o controle biológico clássico, que utiliza inimigos naturais exóticos para o controle de pragas tem seu uso estimado em 3,5 milhões de Km². O controle biológico aumentativo, que envolve a liberação de inimigos naturais produzidos massalmente (nativos ou exóticos) para o controle de pragas e doenças está sendo aplicado em somente 0,16 milhões de Km². No Brasil, em 2010, o mercado de produtos de controle biológico foi aproximadamente de U\$ 70 milhões, equivalente a 2% da venda do mercado de agrotóxicos sintéticos. Estima-se que a área tratada com agentes de controle biológico no Brasil seja ligeiramente inferior a oito milhões de hectares/ano. Embora elevada em termos absolutos, a participação percentual é tímida nas culturas para as quais há alternativas biológicas disponíveis.

Um dos programas mais eficientes de controle biológico do Brasil é considerado como um dos melhores do mundo, é o conduzido para controlar as principais pragas da cana-de-açúcar, *Diatraea saccharalis* e *Mahanarva fimbriolata*. Para o controle da *D. saccharalis*, tem-se utilizado o parasitoide *Cotesia flavipes* em cerca de 3,3 milhões de hectares de cana-de-açúcar. Além disso, em 2010, o parasitoide *Trichogramma galloi* também foi utilizado em cerca de 500.000 hectares de cana-de-açúcar para controlar ovos de brocas de cana-de-açúcar. Em 2014 uma área de 250.000 ha foram tratadas com liberações de *Trichogramma pretiosum* na cultura da soja, feijão, milho e algodão para o controle dos lepidópteros *Chrysodeixis includens*, *Anticarsia gemmatalis* ou *Helicoverpa armigera* (PARRA 2014). Após o alerta da ocorrência *H. armigera* a partir de 2013 no Brasil estima-se que essa liberação vai atingir um milhão de hectares (PINTO 2013). Em *Citrus* o controle biológico do psíldeo vetor do Greening (Huanglongbing/HLB), a mais destrutiva doença no Brasil, tem sido conduzido através da liberação de *Tamarixia radiata* com resultados positivos. Além disso, a utilização do controle biológico em pequenas culturas também tem sido de extrema relevância no Brasil (Parra 2014).

A incorporação do controle biológico como parte de um programa integrado de controle de pragas reduz os riscos legais, ambientais e públicos do corrente uso de produtos químicos. Métodos de controle biológico podem ser usados em plantações para evitar que populações de pragas atinjam níveis danosos e pode representar uma alternativa mais econômica ao uso de alguns inseticidas. A maioria dos inseticidas apresenta amplo espectro de atuação e podem matar de modo não específico outros insetos ecologicamente importantes e potencialmente úteis. Os inimigos naturais usualmente têm preferências muito específicas para certos tipos de pragas e podem não causar dano a outros animais benéficos e às pessoas, havendo menos perigo de impacto sobre o ambiente. Quando usados adequadamente, vários produtos comerciais para controle biológico podem ser bastante eficazes.

Algumas desvantagens do controle biológico é que este requer planejamento e gerenciamento intensivos que podem demandar tempo, controle, paciência, educação e treinamento. O uso bem sucedido do

controle biológico requer um grande entendimento da biologia da praga e de seus inimigos. Em alguns casos, o controle biológico pode ser inclusive mais caro que o de pesticidas bem com os resultados do uso de práticas de controle biológico podem não ser tão rápidos.

Um conceito que tem surgido como potencial para o CB é a utilização dos VPIHs como ferramenta para a atração dos inimigos naturais no controle biológico das pragas agrícolas (KAPLAN 2012). Nesta estratégia, os semioquímicos, e entre eles os VPIHs, poderiam ser liberados artificialmente no campo e utilizados pelos inimigos naturais como pistas de localização do hospedeiro.

O controle biológico conservativo (CBC) é uma estratégia que busca preservar a população residente de inimigos naturais em uma plantação e aumentar a sua abundância e atividade. Os semioquímicos, neste caso, seriam utilizados para atrair estes inimigos naturais para a lavoura, enquanto que o sistema forneceria os nutrientes, mais especificamente, néctar e outros carboidratos. Com isso haveria um aumento na longevidade e fecundidade dos inimigos naturais e, portanto, maximização da atividade sobre as pragas. (KHAN et al., 2008).

Existe um grande número de trabalhos que relatam a atividade de atração de inimigos naturais pelos VPIHs em laboratório, no entanto, somente poucos exemplos da atividade no campo para aumentar a eficiência do CB têm sido relatados. Em um desses exemplos, após a visualização da atividade de percevejos predadores da família Anthocoridae a odores de folhas infestadas por psilídeos (*Psylla pyri*) em laboratório Drukker et al. (1995) observou, em condições de campo, que nos pomares de pera a densidade do predador era sempre maior quando havia infestação pela praga, e esta foi associada aos VPIHs emitidos pelas folhas atacadas pelo psilídeo. Em outro exemplo, em uma lavoura de milho, também em condições de campo, quando as plantas eram danificadas artificialmente (dano mecânico e adição da secreção oral de lagartas), portanto, emitindo VPIHs, essas plantas também atraíram mais insetos entomófagos do que as plantas sadias (BERNASCONI et al., 2001).

Além da atividade dos VPIHs emitidos por plantas infestadas no campo, a atividade de formulações com misturas sintéticas de VPIHs tem sido demonstrada. Na Austrália, em um estudo de campo foi demonstrado que parasitóides de ovos (*Trichogramma* spp.) foram mais atraídos a videiras e a brassicas quando utilizadas armadilhas contendo os VPIHs antranilato de metila e benzaldeído (GURR; KVEDARAS, 2010). Kessler e Baldwin (2001) também verificaram que a utilização de compostos sintéticos aumentam a predação de ovos por predadores generalistas em campo. Em plantações de lúpulo, o controle biológico de ácaros e afídeos depende da atividade de predadores alados que normalmente são recrutados na primavera. Na tentativa de atrair esses predadores também em outras estações do ano, uma mistura sintética dos compostos salicilato de metila, acetato de (Z)-hexenila e o (E)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno (DMNT) foi testada. Esta formulação atraiu uma considerável quantidade de inimigos naturais de ocorrência natural para a plantação, aumentando as chances de controle (JAMES et al., 2003).

Além da função como atraente direto, os VPIHs podem também atuar indiretamente induzindo as plantas a produzirem VPIHs endógenos e assim atrair os inimigos naturais (Priming). Esse mecanismo além de parecer ser mais efetivo, pode ter um efeito mais duradouro e, portanto, com maior potencial de geração de um produto para proteção de plantas no CB. A aplicação de jasmonato de metila a algumas plantas, por exemplo, pode resultar em emissão de uma mistura de voláteis muito similar àquela produzida em resposta a herbivoria, e assim as plantas podem ser mais atrativas a inimigos naturais (HUNTER et al, 2002).

O controle biológico aumentativo (CBA) também é outro campo de possível aplicação de semioquímicos. Essa prática consiste na liberação massal de inimigos naturais em lavouras atacadas por determinadas pragas, objetivando um controle mais efetivo do que aquele que depende somente de inimigos de ocorrência natural. O CBA tem potencial para utilização na agricultura, no entanto tem sido mais empregado em cultivos protegidos, pois a aplicação no campo tem frequentemente falhado. Somente 15% dos experimentos com o CBA no campo tem resultado em êxito na redução das taxas de infestação

por pragas (COLLIER; VAN STEENWYK, 2004). O principal motivo para esse baixo índice é a dispersão das populações liberadas para outras além da área atacada. Com a baixa taxa de retenção no campo, devido a perda por emigração, mais inimigos naturais devem ser adquiridos e liberados, o que acarreta em uma redução no custo-benefício inviabilizando o CBA, e portanto, é uma técnica ainda pouco adotada.

Uma estratégia para reduzir a taxa de emigração dos inimigos naturais pode ser a restrição de sua movimentação, amentando assim o seu rendimento. Apesar de existirem técnicas efetivas de seleção artificial de populações com menor deslocamento, como por exemplo, indivíduos sem asas ou com asas não funcionais, é descrito que a longevidade e a fecundidade destes indivíduos parece também ser comprometida (SEKO; MIURA, 2009). Portanto, integrar a liberação de inimigos naturais com uma modificação de seu comportamento mediada por semioquímicos, entre eles VPIHs, parece uma estratégia bastante promissora na diminuição da dispersão e emigração. Poucos trabalhos para aplicação dessa abordagem ainda tem sido realizados. Kelly et al, (2014) testou o potencial de empregar VPIHs, especificamente o salicilato de metila, no aumento da taxa de retenção do predador liberado em campo, em um sistema tomate, a praga *Manduca sexta* e o predador *Podisus maculiventris*. Apesar de não ter havido redução na dispersão do inimigo natural, houve um aumento na taxa de predação, em virtude da atração de *P. maculiventris*. Os autores sugerem mais estudos para entender os mecanismos de atração, no entanto a utilização do predador pels outros VPIHs naturais do sistema também devem ser levados em consideração.

A utilização dos VPIHs para aumentar o recrutamento, retenção e o ataque a pragas pelos inimigos naturais merece bastante atenção, no entanto necessita ainda a ser mais estudado. Dezenas de trabalhos realizados em laboratório mostram o sucesso da utilização dos VPIHs utilizados como pista de localização de hospedeiro, principalmente quando comparadas às atividades dos voláteis de plantas sadias, de voláteis das presas e das fezes dos insetos. No entanto, o mecanismo de atração e repelência a sinais químicos parece ser bastante sofisticado e ainda não completamente compreendido, especialmente para sua aplicação no campo. Aspectos como, quais compostos da

mistura de VPIH serão utilizados; qual a taxa ideal de liberação de voláteis no campo; quais os efeitos em longo prazo e em organismos não alvo; como é a estabilidade temporal desses compostos, entre outros. Portanto, estes mecanismos devem ser mais bem entendidos para os sucesso de sua aplicação na agricultura (KAPLAN 2012).

Sistema de produção *push-pull* (afasta-atrai)

A partir do conhecimento das funções dos voláteis de plantas e das atividades de outros produtos naturais para o controle de pragas e plantas daninhas, desenvolveu-se um sistema de produção chamado *push-pull* (afasta-atrai).

Esse sistema é composto de uma cultura principal que é protegida por pistas de localização negativas, que é o componente «push» (que afasta), que resulta em redução da infestação pela praga ou em alteração do seu desenvolvimento. Este efeito pode ser obtido diretamente, por emissão de COVs pela própria cultura, ou pela utilização de uma planta consorciada na entrelinha. Se possível, a planta consorciada deve explorar o potencial de inimigos naturais ou organismos benéficos do sistema, através da liberação de semioquímicos que atraiam inimigos naturais ou aumentem o seu forrageamento. O componente «pull» do sistema envolve o cultivo de plantas armadilha no perímetro da cultura que exerçam uma atratividade à praga e promovam oviposição. A principal redução da população da praga se dará nesta planta armadilha, com possibilidade de utilização de um inseticida natural, ou a possibilidade de explorar a defesa da própria planta. O sistema «push-pull» utiliza em seu processo, basicamente semioquímicos, que sozinhos exercem um efeito moderado, porém o efeito integrado do sistema é robusto e efetivo. A combinação de todos os efeitos moderados do sistema também reduz a pressão de seleção para o desenvolvimento de resistência, principalmente por causa de sua natureza multigênica (PICKETT et al., 2014)

O termo «push-pull» foi primeiramente concebido como uma estratégia para o MIP por Pyke et al. (1987). Eles investigaram o uso de estímulos atrativos e repelentes distribuídos aleatoriamente, para manipular a distribuição e o comportamento de *Helicoverpa* spp. em algodão.

Essa abordagem foi utilizada na tentativa de reduzir a dependência de inseticidas, aos quais as mariposas estavam se tornando resistentes. Miller e Cowles (1990), refinaram ainda mais esta estratégia em um estudo para desenvolver alternativas para o controle da mosca da cebola (*Delia antiqua*). Eles utilizaram como atraente das fêmeas os rejeitos de cebola e como protetor da cultura principal uma mistura de deterrentes de alimentação e toxinas.

Várias estratégias para o desenvolvimento de sistemas *push-pull* encontram-se em desenvolvimento, pois é um processo bastante laborioso e que envolve inúmeras técnicas que vão desde testes em laboratório até formulação de produtos. Um dos exemplos de maior sucesso deste sistema está sendo utilizado por milhares de famílias de pequenos agricultores na África, para o controle das brocas de cereais, *Chilo partellus* e *Busseola fusca* (Figura 3). Em cultivos de milho, utilizam-se, entre outras plantas, como planta armadilha o capim napier (atrai) e como repelente utiliza-se o desmodium (afasta) (KHAN et al., 2008). Os semioquímicos envolvidos com atividade atraente das plantas armadilha são os isoprenóides e os VFVs. O (E)-ocimeno e o (1R,4E,9S)-cariofileno, além de outros homoterpenos funcionam como repelentes às mariposas, e são produzidos pelas plantas das entrelinhas. Esses compostos também atuam como atraentes de parasitóides e predadores (TAMIRU et al., 2015). As plantas-armadilha no perímetro da plantação, além de participar do sistema, podem ser utilizadas como forrageiras e o desmodium das entrelinha, que é uma leguminosa, é capaz de fixar nitrogênio e fornecer a adubação nitrogenada ao solo (MIDEGA et al., 2013).

Melhoramento genético

A resistência de plantas é uma das formas mais efetivas para o controle de pragas e uma interessante alternativa ao uso de inseticidas. Para o desenvolvimento de variedades resistentes, é essencial identificar, caracterizar e categorizar as possíveis fontes dessa resistência. Na natureza, pragas com efeitos altamente devastadores raramente ocorrem, apesar da presença constante e abundante de insetos herbívoros. Isto ocorre devido a grande variedade de mecanismos de defesa que as plantas apresentam (SHOONHOVEN et al., 2005).

Os mecanismos de defesa de plantas são muito diversos, e pode-se encontrar grande variação destes até mesmo dentro de uma mesma espécie. Essa variabilidade é fruto das diferenças de pressão de seleção que as plantas sofreram durante o seu curso evolutivo. No entanto, pouco dessa variabilidade natural tem sido explorada para aplicação na agricultura. A prospecção desta variabilidade entre parentais selvagens, rústicos ou até mesmo entre diferentes acessos da mesma espécie, pode servir como ferramenta bastante útil no desenvolvimento de variedades resistentes a pragas (BROEKGAARDEN et al., 2011). Portanto, é importante desvendar os fundamentos e mecanismos dessa variação existente. Tais análises podem facilitar o desenvolvimento de marcadores moleculares para introduzir características de resistência em programas de melhoramento genético de culturas de importância econômica (BERGELSON e ROUX, 2010). Além disso, genes de resistência, quando interessantes, podem ser introduzidos via transgenia (GUST et al., 2010).

O impacto da domesticação das plantas e do melhoramento genético no surgimento de novas pragas tem sido objeto de recente discussão. As plantas que passam por inúmeros ciclos de seleção artificial tem perdido suas características de defesa, especialmente quando a seleção é realizada buscando-se aumentos de produtividade e facilidade de colheita. Além disso, maior parte dos programas utiliza agrotóxicos nesta seleção. Com isso, o surgimento de espécies de insetos resistentes também passa a ser favorecido, principalmente se os melhoristas buscam a resistência empiricamente, sem uma caracterização e o entendimento dos fundamentos e mecanismos pelos quais a planta torna-se resistente (PALMGREN et al., 2015). Tem-se mostrado, por exemplo, que teosintos, espécies selvagens de milho, são muito mais resistentes a várias pragas do que as variedades comerciais modernas (DE LANGE et al., 2014). Em outro exemplo, foi demonstrado que as cultivares comerciais de milho norte-americanas perderam a capacidade de emitir β -cariofileno. Esse composto é responsável pela atração de nematoides entomopatogênicos que eficientemente controlam *Diabrotica speciosa*. Portanto os inúmeros ciclos de melhoramento genético tornaram as variedades comerciais mais suscetíveis devido a menor atração do inimigo natural (SMITH et al., 2012). Portanto,

plantas selvagens ou variedades mais rústicas são uma promissora fonte de características que podem ser utilizadas para tornar as cultivares capazes de suportar o ataque de insetos e inclusive outras condições de estresse (TAMIRU et al., 2015).

O melhoramento genético praticamente nunca objetivou a utilização dos VPIHs como estratégia para o desenvolvimento de cultivares resistentes a pragas. Os motivos podem ser, apesar do grande número de publicações nos últimos 30 anos, a relativa recente história da pesquisa de VPIHs que pode não ter sido suficiente para sedimentar o conhecimento a ser aplicado. Além disso, diferentemente do melhoramento contra doenças, que muitas vezes envolvem a resistência gene-a-gene, a complexidade das vias de biossíntese de voláteis pode estar desencorajando a sua aplicação. Porém, quando considerados os custos fisiológicos da produção de voláteis comparados aos outros tipos de defesa da planta, eles apresentam-se relativamente mais baixos, no entanto, mais estudos são necessários para comprovar estas hipóteses.

Manipulação genética

A importância comercial dos COVs tem despertado grande interesse no entendimento de suas biossínteses e do controle a sua expressão in planta. A polinização, por exemplo, é crucial para a produção da maioria das culturas, muitas vezes é desenvolvida manualmente o que eleva o custo de produção, além de que uma polinização ineficiente pode acarretar em perdas de produtividade. A eficiência na polinização por insetos poderia ser melhorada através da engenharia genética do aroma floral. Uma melhoria na polinização não só aumentaria a produtividade, mas também facilitaria o entendimento dos mecanismos de atração para polinização. Esse avanço no conhecimento permite entender como algumas culturas são polinizadas por um número limitado de insetos, o que muitas inviabiliza sua produção fora de seu local de origem (WESTERKAMP et al, 2000). A engenharia do perfume floral também beneficiaria a indústria da floricultura, com possível aumento no valor das flores ornamentais. As flores, que também devido ao melhoramento genético, e uma correlação negativa entre perfume e longevidade, perderam parte de sua fragrância, podem tê-la restabelecida, e assim

despertar atenção da indústria de perfumes e cosméticos (VAINSTEIN et al, 2001). A manipulação genética de sabores e aromas de frutas poderia também trazer um aumento significativo na qualidade, além da possibilidade de eliminação de alérgenos de alguns alimentos (DUDAREVA et al., 2006)

A manipulação da emissão dos VPIHs podem também aumentar as defesas naturais das plantas. A manipulação do fluxo de metabólitos voláteis que são envolvidos na repelência de herbívoros e atração de inimigos naturais pode aumentar a proteção da planta nos agroecossistemas (KHAN et al., 2000). Além disso, o aumento de emissão de aleloquímicos pelas raízes poderia ser explorado como uma estratégia de controle de ervas daninhas em substituição aos herbicidas (DUDAREVA et al., 2005).

Os terpenóides geralmente dominam as misturas dos VIPHs e portanto são os primeiros candidatos a manipulação genética. Há uma grande diversidade de terpenos e esta diversidade é resultado da atuação das terpeno sintases (TPSs), que atuam sobre diferentes substratos difosfato de prenila, provenientes de duas vias: via do mevalonato que ocorre no citossol e retículo endoplasmático (MVA); e a via da eritrose fosfato (MEP) que ocorre nos plastídeos. As TPSs são enzimas que geralmente produzem mais de um produto, o que contribui ainda mais para a plasticidade das misturas de voláteis de plantas (LANGE et al., 2000).

A terpeno sintase (*FaNES1*) responsável pela síntese de linalol e nerolidol em morango foi introduzida em *Arabidopsis thaliana*. Após a transgenia *A. thaliana* passou a produzir constitutivamente o terpeno (3S)-(E)-nerolidol. Com essa modificação, as plantas passaram a ser atrativas ao ácaro predador *Phytoseiulus pesimilis* (KAPPERS et al., 2005). Em outro estudo, *A. thaliana* foi transformada com o gene da terpeno sintase de milho responsável pela biossíntese de terpenos (*TPS10*) que normalmente são liberados após a herbivoria por lagartas. As plantas transformadas passaram a ser atrativas a fêmeas de parasitóides que utilizam VPIHs de milho para localizar seus hospedeiros (SCHNEE et al., 2006). Em outro experimento, *A. thaliana* foi transformada para expressão da TPS que produz (E)- β -farneseno, que é

o feromônio de alarme de afídeos. As plantas transformadas passaram a exercer repelência a afídeos (PICKETT et al., 2006). A manipulação da produção do homoterpeno 4,8,12-trimetiltrideca-1,3,7,11-tetraeno (TMTT) em plantas de tabaco e *Lotus japonicus*, fez com que as plantas transformadas passassem a atrair predadores especialistas e generalistas, porém, neste caso houve a influência de outros voláteis da planta (BRILLADA et al, 2013).

A reintrodução de VPIHs também pode ser uma ferramenta útil para aumentar o controle de pragas no solo. Linhagens americanas de milho, durante sucessivos ciclos de melhoramento, perderam a característica de expressar (E)- β -cariofileno nas raízes. O cariofileno é responsável pela atração de nematoides entomopatogênicos que controlam *Diabrotica virgifera*. A transformação das plantas com a TPS de orégano (*Origanum vulgare*) restabeleceu a emissão de cariofileno e atração de dos NEP, oferecendo assim proteção às raízes (DEGENHARDT et al., 2009).

Além do potencial, há algumas discussões sobre as possíveis limitações da estratégia da modificação genética envolvendo COVs. Praticamente todos os exemplos de manipulação genética da emissão de voláteis para proteção de plantas, tem em comum a emissão constitutiva do transgene. No entanto, esta é naturalmente uma característica induzida. Este fenótipo representa um estado artificial a planta, pois os VPIHs são liberados somente em associação com os herbívoros. A estratégia de modificação genética, levando em consideração o comportamento dos insetos, pode fazer com que estes aprendam a associar a presença dos compostos a um ambiente sem forrageamento, passando então a evitar os VPIHs. Por exemplo, afídeos criados em plantas emitindo constitutivamente o feromônio de alarme (E)- β -farneseno, após três gerações pararam de responder a este composto, demonstrando o risco da exposição constante aos semioquímicos. Mesmo que não ocorra o aprendizado, o rendimento do controle biológico pode diminuir, pois o inimigo natural será guiado a plantas com ausência da praga interrompendo o seu ciclo reprodutivo (KAPLAN et al., 2015). Portanto, mais estudos são necessários, especialmente em campo, e outras estratégias para controlar a emissão podem ser necessárias. Uma possibilidade é a utilização de promotores gênicos específicos e não

constitutivos, onde seria possível um controle da expressão dos genes somente quando sua presença se faz necessária.

Perspectivas futuras

O potencial para a utilização dos voláteis de plantas na agricultura é enorme, especialmente no Brasil, um país continental que é o segundo maior produtor de soja e cana-de-açúcar, o terceiro em produção de milho, possui uma área agrícola de aproximadamente 69,4 milhões de hectares, além de produzir, consumir e exportar hortaliças e frutas de uma alta variabilidade e qualidade. Houve um imenso avanço no conhecimento das interações entre as plantas e artrópodes nas últimas três décadas e este tende a ser aplicado no desenvolvimento de técnicas mais sustentáveis na agricultura. No entanto, pouco sucesso tem sido obtido até o momento. Uma das exceções é a atual adoção do sistema de produção push-pull por milhares de famílias de pequenos agricultores na África, que experimentam aumentos de produtividade em suas lavouras que algumas vezes chegam ao dobro do sistema convencional aplicado. Além disso, têm-se os ganhos socioambientais que o sistema tem proporcionado (www.push-pull.net)

O perfil atual da indústria de agentes de controle biológico inclui, em sua maioria, pequenas e médias empresas especializadas, poucas estabelecidas há mais de 10 anos. Apesar do predomínio das pequenas e médias empresas, grandes empresas, tradicionalmente líderes no mercado de agrotóxicos sintéticos, estão adquirindo ou reativando divisões relacionadas ao desenvolvimento de biopesticidas, em função da perspectiva de negócios no mercado brasileiro. Frente ao cenário positivo, as pesquisas em controle biológico representam uma oportunidade para a inovação e competitividade na agricultura brasileira, e atendem as perspectivas ambientais e o uso sustentável dos serviços ambientais. Com este mercado crescente, que se estima irá duplicar ou triplicar mundialmente nos próximos 10 anos, a demanda para aperfeiçoar os processos inerentes ao controle biológico, como o uso de semioquímicos, irão aumentar, gerando oportunidades para a pesquisa e parcerias para a inovação neste campo.

A aplicação no controle biológico ainda apresenta muitos questionamentos em aberto que continuam a ser estudados, tais como: 1) quais os compostos da mistura devem ser utilizados para a atratividade e inimigos naturais?; 2) qual a taxa ideal de liberação desses compostos no campo; 3) quais os efeitos em longo prazo em organismos não alvo da comunidade?; 4) qual a estabilidade temporal da resposta? Estas e outras questões devem ser mais bem entendidas para o sucesso de sua aplicação na agricultura.

A manipulação genética da emissão dos compostos permanece ainda com enorme potencial apesar de inúmeros resultados indesejados, tais como a formação de subprodutos; efeitos negativos no crescimento e desenvolvimento da planta; e algumas alterações olfativas não detectáveis. Essas limitações só demonstram a complexidade das vias de biossíntese e de sua regulação, que ainda necessitam ser mais bem compreendidas.

O emprego de novas técnicas multidisciplinares, entre elas a genômica estrutural e funcional, proteômica, metabolômica e outras ferramentas “ômicas” podem ajudar a um melhor entendimento dessas interações e as vias de biossíntese desses voláteis. A identificação de fatores de transcrição que regulam a expressão gênica e o entendimento da dinâmica da emissão dos voláteis também são fundamentais para um melhor entendimento. A utilização de promotores gênicos tecido-específicos e ativados por priming, por exemplo, que evitem o efeito deletério da emissão constitutiva, pode ser essenciais para o sucesso desta nova tecnologia. Por fim, o estudo de voláteis é relativamente recente, devemos avançar muito ainda, porém o potencial para o desenvolvimento da nova agricultura cresce a cada novo resultado divulgado.

Referências

AGRAWAL, AA. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. **Ecology**, v. 80, n. 5, p. 1713-1723, 1999.

ALBORN, H T.; et al. Disulfoxy fatty acids from the American bird grasshopper *Schistocerca americana*, elicitors of plant volatiles. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 104, n. 32, p. 12976-12981, 2007.

ALI, FS.; et al. Integrated pest control of certain citrus eriophyid and tenuipalpid mites in Egypt. **Egyptian Journal of Biological Pest Control**, v. 15, n. 1/2, p. 103-107, 2005.

ANDERSSON, S.; NILSSON, L.A.; GROTH, I.; BERGSTRÖM, G. Floral scents in butterfly-pollinated plants: possible convergence in chemical composition. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 140, p. 129-153, 2002.

ARATCHIGE, N. S.; LESNA, I.; SABELIS, M. W. Below-ground plant parts emit herbivore-induced volatiles: olfactory responses of a predatory mite to tulip bulbs infested by rust mites. **Experimental & Applied Acarology**, v. 33, n. 1-2, p. 21-30, 2004.

ARIMURA, G.; KOST, C.; BOLAND, W. Herbivore-induced, indirect plant defences. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Molecular and Cell Biology of Lipids**, v. 1734, n. 2, p. 91-111, 2005.

ARIMURA, G.; et al. Herbivore-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. **The Plant Journal**, v. 29, n. 1, p. 87-98, 2002.

ARIMURA, G.; et al. Herbivore-induced defense response in a model legume. Two-spotted spider mites induce emission of (E)- β -ocimene and transcript accumulation of (E)- β -ocimene synthase in *Lotus japonicus*. **Plant Physiology**, v. 135, n. 4, p. 1976-1983, 2004.

ARIMURA, G. I.; et al. Herbivore-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants. **The Plant Journal**, v. 29, n. 1, p. 87-98, 2002.

ARMBRUSTER, S.; FENSTER, C.; DUDASH, M. Pollination “principles” revisited: specialization, pollination syndromes, and the evolution of flowers. **The Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours Knut Faegri**, v. 39, p. 179-200, 2000.

BALDWIN, I. T.; KESSLER, A.; HALITSCHKE, R. Volatile signaling in plant–plant–herbivore interactions: what is real? **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, n. 4, p. 351-354, 2002.

BERGELSON, J; ROUX, F. Towards identifying genes underlying ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*. **Nature Reviews Genetics**, v. 11, n. 12, p. 867-879, 2010.

CARNEIRO F. F; PIGNATI, W; RIGOTTO, R. M; AUGUSTO, L. G. S; RIZOLLO, A.; MULLER, N. M.; ALEXANDRE, V. P; FRIEDRICH K, MELLO MSC. **Dossiê I: um alerta sobre os impactos dos agrotóxicos nos alimentos e na saúde**. Rio de Janeiro: Abrasco; 2012.

COLLIER, T.; VAN STEENWYK, R. A. Critical evaluation of augmentative biological control. **Biological Control**, v. 31, n. 2, p. 245-256, 2004.

CONRATH, U.; et al. Priming: getting ready for battle. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, St. Paul, v. 19, n. 10, p. 1062-1071, 2006.

COPOLOVICI, L. O.; et al. The capacity for thermal protection of photosynthetic electron transport varies for different monoterpenes in *Quercus ilex*. **Plant Physiology**, v. 139, n. 1, p. 485-496, 2005.

CORDEIRO, G. D. **Fenologia reprodutiva, polinização e voláteis florais do Cambuci (*Campomanesia phae* (O. Berg) Landrun 1984 – Myrtaceae)**. 2015. 89 f. Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

CUTRI, L. **O aroma das flores de *Passiflora* spp na atração de polinizadores: uma abordagem bioquímica e molecular**. 2013. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

DE MORAES, C.M.; et al. Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. **Ecological Entomology**, v. 24, n. 4, p. 402-410, 1999.

DEGENHARDT, J.; et al. Restoring a maize root signal that attracts insect-killing nematodes to control a major pest. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 106, n. 32, p. 13213-13218, 2009.

DICKE, M.; et al. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n. 11, p. 3091-3118, 1990.

DICKE, M.; LORETO, F. Induced plant volatiles: from genes to climate change. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 3, p. 115, 2010.

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

DOBSON, H. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. In: **Biology of floral scent**. CRC Press, 2006. p. 147-198.

DÖTTERL, S.; et al. Floral reward, advertisement and attractiveness to honey bees in dioecious *Salix caprea*. **PLoS one**, San Francisco, v. 9, n. 3, 2014.

DRUKKER, B.; SCUTAREANU, P.; SABELIS, M. W. Do anthocorid predators respond to synomones from *Psylla*-infested pear trees under field conditions? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 77, n. 2, p. 193-203, 1995.

DOSS, R. P.; et al. Bruchins: insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 11, p. 6218-6223, 2000.

DUDAREVA, N.; CSEKE, L.; BLANC, V. M.; PICHERSKY, E. Evolution of floral scent in *Clarkia*: Novel patterns of S-linalool synthase gene expression in the *C. breweri* flower. **Plant Cell**, v. 8, p. 1137-1148, 1996

DUDAREVA, Natalia et al. The nonmevalonate pathway supports both monoterpene and sesquiterpene formation in snapdragon flowers. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 102, n. 3, p. 933-938, 2005.

DUDAREVA, N.; PICHERSKY, E.; GERSHENZON, J. Biochemistry of plant volatiles. **Plant Physiology**, Rockville, v. 135, n. 4, p. 1893-1902, 2004.

DUDAREVA, N.; et al. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 25, n. 5, p. 417-440, 2006.

DUDAREVA, N.; PICHERSKY, E. Metabolic engineering of plant volatiles. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 19, n. 2, p. 181-189, 2008.

ENGELBERTH, J.; et al. Airborne signals prime plants against insect herbivore attack. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 101, n. 6, p. 1781-1785, 2004.

FERRY, A.; et al. Identification of a widespread monomolecular odor differentially attractive to several *Delia radicum* ground-dwelling predators in the field. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 33, n. 11, p. 2064-2077, 2007.

GOMES, S. M. **Polinizadores e semiquímicos de dendezeiro híbrido (*Elaeis oleifera* (H.B.K.) Cortes X *Elaeis guineensis* JACQ)**. 2011. 65 f. Tese (Doutorado), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

GURR, G. M.; KVEDARAS, O. L. Synergizing biological control: scope for sterile insect technique, induced plant defences and cultural techniques to enhance natural enemy impact. **Biological Control**, v. 52, n. 3, p. 198-207, 2010.

GUST, A. A.; BRUNNER, F; NÜRNBERGER, T. Biotechnological concepts for improving plant innate immunity. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 21, n. 2, p. 204-210, 2010.

HAMMER, K. A.; CARSON, C.F.; RILEY, T. V. Antifungal activity of the components of *Melaleuca alternifolia* (tea tree) oil. **Journal of Applied Microbiology**, v. 95, p. 853-860, 2003.

HASSANALI, A.; et al. Integrated pest management: the push-pull approach for controlling insect pests and weeds of cereals, and its potential for other agricultural systems including animal husbandry. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1491, p. 611-621, 2008.

HEIL, M.; KARBAN, R. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 25, n. 3, p. 137-144, 2010.

HILKER, M.; MEINERS, T. Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 32, n. 7, p. 1379-1397, 2006.

HOLDEN, J; PEACOCK, W J; WILLIAMS, T. **Genes, crops and the environment**. Cambridge University Press, 1993.

HUNTER, M. D. A breath of fresh air: beyond laboratory studies of plant volatile-natural enemy interactions. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 4, n. 2, p. 81-86, 2002.

JAMES, D. G. Field evaluation of herbivore-induced plant volatiles as attractants for beneficial insects: methyl salicylate and the green lacewing,

Chrysopa nigricornis. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, n. 7, p. 1601-1609, 2003.

JÜRGENS, A. Flower scent composition in diurnal *Silene* species (Caryophyllaceae): phylogenetic constraints or adaptation to flower visitors? **Biochemical Systematics and Ecology**, v. 32, p. 841-859, 2004.

KAPLAN, I.; LEWIS, D. What happens when crops are turned on? Simulating constitutive volatiles for tritrophic pest suppression across an agricultural landscape. **Pest Management Science**, Oxford, v. 71, n. 1, p. 139-150, 2015.

KAPLAN, I. Attracting carnivorous arthropods with plant volatiles: the future of biocontrol or playing with fire? **Biological Control**, v. 60, n. 2, p. 77-89, 2012.

KAPPERS, I. F.; et al. Genetic engineering of terpenoid metabolism attracts bodyguards to Arabidopsis. **Science**, v. 309, n. 5743, p. 2070-2072, 2005.

KARBAN, R.; BALDWIN, I. T. **Induced responses to herbivory**. University of Chicago Press, 2007.

KELLY, J. L.; HAGLER, J. R.; KAPLAN, I. Semiochemical lures reduce emigration and enhance pest control services in open-field predator augmentation. **Biological Control**, v. 71, p. 70-77, 2014.

KESSLER, A et al. Priming of plant defense responses in nature by airborne signaling between *Artemisia tridentata* and *Nicotiana attenuata*. **Oecologia**, Netherlands, v. 148, n. 2, p. 280-292, 2006.

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

KHAN, Zeyaur R.; et al. Chemical ecology and conservation biological control. **Biological Control**, v. 45, n. 2, p. 210-224, 2008.

KNAUER, A. C.; SCHIESTL, F. P. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. **Ecology Letters**, Oxford, v. 18, n. 2, p. 135-143, 2015.

KUC, J. **Plant immunization and its applicability for disease control**. New York: Wiley, 1987.

LANGE, B. M.; et al. Isoprenoid biosynthesis: the evolution of two ancient and distinct pathways across genomes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 97, n. 24, p. 13172-13177, 2000.

LORETO, F.; et al. Impact of ozone on monoterpene emissions and evidence for an isoprene-like antioxidant action of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* leaves. **Tree Physiology**, v. 24, n. 4, p. 361-367, 2004.

MCCALL, A.C.; Irwin, R. E. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. **Ecology Letters**, Oxford, v. 9, p. 1351-1365, 2006.

MIDEGA, C. A. O; et al. Effects of mulching, N-fertilization and intercropping with *Desmodium uncinatum* on *Striga hermonthica* infestation in maize. **Crop Protection**, Surrey, v. 44, p. 44-49, 2013.

MILLER, J. R.; COWLES, R. S. Stimulo-deterrent diversion: a concept and its possible application to onion maggot control. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n. 11, p. 3197-3212, 1990.

NARANJO, S. E.; ELLSWORTH, P. C.; FRISVOLD, G. B. Economic value of biological control in integrated pest management of managed plant systems. **Annual Review of Entomology**, v. 60, p. 621-645, 2015.

NISHIDA, N.; et al. Allelopathic effects of volatile monoterpenoids produced by *Salvia leucophylla*: inhibition of cell proliferation and DNA synthesis in the root apical meristem of *Brassica campestris* seedlings. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 31, n. 5, p. 1187-1203, 2005.

NOGUEIRA, P. C.; BITTRICH, V.; SHEPHERD, G. J.; LOPES, A. V.; MARSAIOLI, A. J. The ecological taxonomic importance of flower volatiles of *Clusia* species (Guttiferae). **Phytochemistry**, v. 56, p. 443-452, 2001.

OECD/FAO. **OECD-FAO Agricultural outlook 2015**. Paris: OECD Publishing, 2015. 143 p.

PARÉ, W.; TUMLINSON, J. H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 121, n. 2, p. 325-332, 1999.

PELAEZ, V.; DA SILVA, L.; ARAÚJO, E. Regulation of pesticides: A comparative analysis. **Science and Public Policy**, v. 40, n. 5, p. 644-656, 2013.

PENG, J.; et al. Herbivore-induced volatiles of cabbage (*Brassica oleracea*) prime defence responses in neighbouring intact plants. **Plant Biology**, v. 13, n. 2, p. 276-284, 2011.

PICHERSKY, E.; NOEL, J. P.; DUDAREVA, N. Biosynthesis of plant volatiles: nature's diversity and ingenuity. **Science**, v. 311, p. 808-811, 2006.

- PINTO, A. S. Controle biológico aplicado de lagartas e percevejos. In: SIMPÓSIO DE CONTROLE BIOLÓGICO, 13., Bonito, MG. **Resumos...** Bonito, MG, 2013.
- PALMGREN, M. G.; et al. Are we ready for back-to-nature crop breeding? **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 3, p. 155-164, 2015.
- PARÉ, P. W.; TUMLINSON, J.H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology**, v. 121, n. 2, p. 325-332, 1999.
- PARRA, J. R. P. Biological control in Brazil: an overview. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, n. 5, p. 420-429, 2014.
- PICHERSKY, E.; GERSHENZON, J. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 5, n. 3, p. 237-243, 2002.
- PICHERSKY, E.; NOEL, J. P.; DUDAREVA, N. Biosynthesis of plant volatiles: nature's diversity and ingenuity. **Science**, v. 311, n. 5762, p. 808-811, 2006
- PICKETT, J.A.; et al. Plant volatiles yielding new ways to exploit plant defence. In: DICKE, M.; TAKKEN, W. (Ed.) **Chemical ecology: from gene to ecosystem**. Cidade: Springer, 2006. p. 161-173.
- PICKETT, J. A.; et al. Push-pull farming systems. **Current Opinion in Biotechnology**, v. 26, p. 125-132, 2014.
- PIMM, S.L.; JOPPA, L. N. How Many Plant Species are There, Where are They, and at What Rate are They Going Extinct? **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 100, n. 3, p. 170-176, 2015.
- PYKE, B.; et al. The push-pull strategy-behavioural control of *Heliothis*. **Australian Cotton Grower**, v. 9, n. 1, p. 7-9, 1987.
- RAGUSO, R. A. Wake Up and Smell the Roses: The ecology and evolution of floral scent. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 549-569, 2008b.
- RAGUSO, R. A.; PICHERSKY, E. Floral volatiles from *Clarkia breweri* and *C. concinna* (Onagraceae): recent evolution of floral scent and moth pollination. **Plant Systematics and Evolution**, New York, v. 194, n. 1-2, p. 55-67, 1995.
- RASMANN, S.; AGRAWAL, A. A. In defense of roots: a research agenda for studying plant resistance to belowground herbivory. **Plant Physiology**, v. 146, n. 3, p. 875-880, 2008.

RIFFEL A; FILHO BOS, OLIVEIRA JS, SANTANA AEG. A gene coding for a putative terpene synthase from sugarcane is induced during diatraea saccharalis infestation. In: INTERNATIONAL CHEMICAL ECOLOGY CONFERENCE, 2013, Melbourne, Austrália. **Anais...** 2013.

RUTHER, J.; KLEIER, S. Plant-plant signaling: ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (Z)-3-hexen-1-ol. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 31, n. 9, p. 2217-2222, 2005.

SABELIS, M. W.; VAN DER MEER, J. Local dynamics of the interaction between predatory mites and two-spotted spider mites. 1986.

SABELIS, M. W.; VAN DER WEEL, J. J. Anemotactic responses of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot, and their role in prey finding. **Experimental & Applied Acarology**, Amsterdam, v. 17, n. 7, p. 521-529, 1993.

SABELIS, M. W.; VERMAAT, J. E.; GROENEVELD, A. Arrestment responses of the predatory mite, *Phytoseiulus persimilis*, to steep odour gradients of a kairomone. **Physiological Entomology**, v. 9, n. 4, p. 437-446, 1984.

SABELIS, M.W.; et al. Experimental validation of a simulation model of the interaction between *Phytoseiulus persimilis* and *Tetranychus urticae* on cucumber. Viena: IOBC/WPRS, 1983. p. 207-229 (IOBC-WPRS. Bulletin, 6).

SCHMELZ, E.A.; et al. Cowpea chloroplastic ATP synthase is the source of multiple plant defense elicitors during insect herbivory. **Plant physiology**, v. 144, n. 2, p. 793-805, 2007.

SCHNEE, C.; et al. The products of a single maize sesquiterpene synthase form a volatile defense signal that attracts natural enemies of maize herbivores. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 103, n. 4, p. 1129-1134, 2006.

SCHOONHOVEN, L. M; VAN LOON, J. J. A; DICKE, M. **Insect-plant biology**. 2 nd. Oxford: Oxford University Press, 2005.

SEKO, T.; MIURA, K. Functional response of the lady beetle *Harmonia axyridis* (Pallas)(Coleoptera: Coccinellidae) on the aphid *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae). **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 43, n. 3, p. 341-345, 2008.

SHARKEY, T.D.; CHEN, X.; YEH, S. Isoprene increases thermotolerance of fosmidomycin-fed leaves. **Plant Physiology**, v. 125, n. 4, 2001.

- SHULAEV, V.; SILVERMAN, P.; RASKIN, I. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, v. 386, n. 6626, p. 738, 1997.
- SMITH, C. M.; CLEMENT, S. L. Molecular bases of plant resistance to arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 57, p. 309-328, 2012.
- SŐBER, V.; MOORA, M.; TEDER, T. Florivores decrease pollinator visitation in a self-incompatible plant. **Basic and Applied Ecology** 11.8 (2010): 669-675.
- SOBHY, IS.; et al. The prospect of applying chemical elicitors and plant strengtheners to enhance the biological control of crop pests. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 369, n. 1639, p. 20120283, 2014.
- STENBERG, J. A.; et al. Optimizing crops for biocontrol of pests and disease. **Trends in Plant Science**, v. 20, n. 11, p. 698-712, 2015.
- TAKABAYASHI, J; DICKE, M; POSTHUMUS, M A. Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: relative influence of plant and herbivore. **Chemoecology**, itacin analogs by new and old world chrysomelid leaf beetles in the tribe Luperini. *Chemoecology*, Stuttgart, v. 2, n. 1, p. 1-6, 1991.
- TAMIRU, A.; et al. Chemical cues modulating electrophysiological and behavioural responses in the parasitic wasp *Cotesia sesamiae*. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 93, n. 4, p. 281-287, 2015.
- THOLL, D.; et al. Two sesquiterpene synthases are responsible for the complex mixture of sesquiterpenes emitted from *Arabidopsis* flowers. **The Plant Journal**, v. 42, p. 757-771.
- TURLINGS, T. C. J.; et al. Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. **Planta**, v. 207, n. 1, p. 146-152, 1998.
- VANCANNEYT, Guy et al. Hydroperoxide lyase depletion in transgenic potato plants leads to an increase in aphid performance. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, D.C., v. 98, n. 14, p. 8139-8144, 2001.
- VAINSTEIN, A.; et al. Floral fragrance. New inroads into an old commodity. **Plant Physiology**, v. 127, n. 4, p. 1383-1389, 2001.
- VOELCKEL, C; BALDWIN, I. T. Herbivore-induced plant vaccination. Part II. Array-studies reveal the transience of herbivore-specific transcriptional imprints and a distinct imprint from stress combinations. **The Plant Journal**, v. 38, n. 4, p. 650-663, 2004.

WESTERKAMP, C.; et al. Diversity pays in crop pollination. **Crop Science**, v. 40, n. 5, p. 1209-1222, 2000.

WRIGHT, G.A.; et al. Intensity and the ratios of compounds in the scent of snapdragon flowers affect scent discrimination by honeybees (*Apis mellifera*). **Journal of Comparative Physiology A**, v. 191, n. 2, p. 105-114, 2005.

YAMASAKI, M.; et al. Mapping of a gene ovicidal to whitebacked planthopper *Sogatella furcifera* Horváth in rice. In: **Advances in rice genetics, Los Baños, Laguna, Philippines, 22-27 October 2000**. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd, 2003. p. 272-274.

Embrapa

Tabuleiros Costeiros

Ministério da
**Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

GOVERNO FEDERAL
BRASIL
PÁTRIA EDUCADORA