

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

INTERAÇÕES ENTRE ESTRATÉGIAS DE PARASITISMO DE *Aphidius platensis*
E MECANISMOS DE DEFESA DE PULGÕES DOS CEREAIS

Carlos Diego Ribeiro dos Santos
Engenheiro Agrônomo/IFRS
Mestre em Fitotecnia/ UFRGS

Tese apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Doutor em Fitotecnia
Área de concentração Sanidade Vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil
Abril de 2024

CIP - Catalogação na Publicação

Ribeiro dos Santos, Carlos Diego
INTERAÇÕES ENTRE ESTRATÉGIAS DE PARASITISMO DE
Aphidius platensis E MECANISMOS DE DEFESA DE
PULGÕES DOS CEREAIS / Carlos Diego Ribeiro dos Santos.
-- 2024.
137 f.
Orientador: JOSUÉ SANT'ANA.

Coorientadora: LUIZA RODRIGUES REDAELI.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS, 2024.

1. Controle Biológico de Pragas. 2. Cereais de Inverno. 3. Pulgões de cereais. 4. Parasitoides de pulgões. 5. Fitossanidade. I. SANT'ANA, JOSUÉ, orient.
II. REDAELI, LUIZA RODRIGUES, coorient. III. Título.

CARLOS DIEGO RIBEIRO DOS SANTOS
Engenheiro Agrônomo - IFRS
Mestre em FITOTECNIA - UFRGS

TESE

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

DOCTOR EM FITOTECNIA

Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

Aprovado em: 08.04.2024
Pela Banca Examinadora

JOSUÉ SANT'ANA
Orientador
UFRGS

LUIZA RODRIGUES REDAELI
Coorientadora
UFRGS

SIMONE MUNDSTOCK JAHNKE
Coordenadora do Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia

RAUL ALBERTO LAUMANN
EMBRAPA

MARCUS VINÍCIUS SAMPAIO
UFU

CARLOS ALBERTO BISSANI
Diretor da Faculdade de
Agronomia

SIMONE MUNDSTOCK JAHNKE
UFRGS

“Vida longa e próspera”: 🖐️
Spock (Leonard Nimoy)

À minha Mãe Matilde Graczik pelo cuidado, sacrifício e fé

Dedico

AGRADECIMENTOS

À Ciência por manter-me vivo e a Deus...

À minha família, em especial à minha mãe (Matilde) e ao meu padrasto (Nelson), ao meu pai (Luís Carlos) e a minha madrasta (Ivana), à minha avó (Verônica), aos meus irmãos (André e Eduarda), ao meu afilhado (Nicholas) e demais familiares.

Ao meu orientador, Dr. Josué Sant'Ana, por ter compartilhado sua sabedoria, paciência, tempo, educação, apoio e carinho.

À minha coorientadora, Dra. Luiza Rodrigues Redaelli, uma agrônoma dedicada à docência e à pesquisa, um dos meus maiores exemplos dentro da docência. Muito obrigado por ser incrível nesses últimos seis anos.

Aos parceiros de pesquisa que, em algum momento, participaram da minha jornada: Profa. Dra. Simone Mundstock Jahnke, Pesquisador Dr. Douglas Lau, Professor Dr. Marcus Sampaio e ao Pesquisador Dr. Joel Arneodo.

Às minhas amigas da pós-graduação (Me. Eduarda Bender, Sheila Puntel, Taís Valentim), por terem feito do caos um circo, do clima insalubre um copo de água fresca.

À minha colega de pós-graduação Dra. Bruna Rohrig, que conhecia o meu trabalho acadêmico e me ajudou a dar o primeiro passo dentro da carreira corporativa do Agro.

Às alunas de iniciação científica (Priscila, Larissa, Laura, Catarina, Amanda, Valentina), que me ajudaram nas criações laboratoriais e nos bioensaios, grato pela paciência.

Aos meus amigos de infância que sempre estiveram ao meu lado me dando forças (Me. Jonny e a Lia Paula), e aos demais amigos que fiz (...).

Por fim, agradeço à UFRGS e ao CNPq.

P.S.: "Os entomólogos e os insetos nunca param de trabalhar"

INTERAÇÕES ENTRE ESTRATÉGIAS DE PARASITISMO DE *Aphidius platensis* E MECANISMOS DE DEFESA DE PULGÕES DOS CERAIIS

Carlos Diego Ribeiro dos Santos

Orientador: Josué Sant'Ana

Coorientadora: Luiza Rodrigues Redaelli

RESUMO

Os afídeos (Hemiptera: Aphididae) são insetos fitossucívoros bem-sucedidos na exploração de culturas agrícolas, devido ao seu polifenismo e reprodução assexuada (partenogênese telitóca). As principais espécies registradas em cereais de inverno no Brasil são: *Rhopalosiphum padi* (Rp), *Schizaphis graminum* (Sg), *Metopolophium dirhodum* (Md) e *Sitobion avenae* (Sa), sendo *Aphidius platensis* (Ap) o parasitoide mais frequente e abundante, principalmente em pulgões Aphidini (Rp e Sg). Neste trabalho estudaram-se as relações tróficas entre os pulgões Rp, Sg, Md e Sa com o parasitoide Ap, buscando compreender os fatores associados às taxas de parasitismo e as possíveis estratégias de defesa de afídeos e de ataque do parasitoide, avaliando: 1) a influência do hospedeiro materno no parasitismo e nas respostas quimiotáticas de Ap; 2) o comportamento de adultos das quatro espécies de pulgões e do parasitoide e como estas interações comportamentais afetam as taxas de parasitismo; 3) a presença de endossimbiontes nos afídeos e os consequentes efeitos destes nas taxas de parasitismo e 4) a exposição de sucessivas gerações de Sg ao parasitoide (Ap) e as possíveis alterações no parasitismo e na produção de descendentes. Desta forma chegamos aos seguintes resultados: *Aphidius platensis* preferiu hospedeiros Aphidini, indicando afinidade inata. No entanto, sua preferência pode ser modificada dentro dessa tribo, com base nas pistas químicas herdadas de Rp durante o desenvolvimento. Os comportamentos defensivos dos pulgões são insuficientes para os protegerem do parasitismo. O parasitoide ataca igualmente os hospedeiros não-maternos, sendo incapaz de diferenciar a adequação do hospedeiro para o benefício de sua prole. Foi constatada a presença exclusiva do endossimbionte *Hamiltonella defensa* em Md, o que pode estar relacionado à resistência contra o parasitoide Ap. As defesas de Sg contra o parasitismo podem evoluir rapidamente ao longo das gerações em resposta à pressão de Ap, que foi o principal efeito transgeracional observado. A compreensão das interações entre pulgões e parasitoides e a forma como estas refletem nos índices de parasitismo de diferentes espécies é importante para estabelecimento de programas de controle biológico com parasitoides em cereais de inverno.

¹Tese de Doutorado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (137f.) Abril, 2024.

INTERACTIONS BETWEEN PARASITISM STRATEGIES OF *Aphidius platensis* AND DEFENSE MECHANISMS OF CEREAL APHIDS

Carlos Diego Ribeiro dos Santos
Advisor: Josué Sant'Ana
Co-advisor: Luiza Rodrigues Redaelli

ABSTRACT

Aphids (Hemiptera: Aphididae) are successful phloem-feeding insects exploiting agricultural crops, due to their polyphenism and asexual reproduction (thelytokous parthenogenesis). The main species recorded in winter cereals in Brazil are *Rhopalosiphum padi* (Rp) and *Schizaphis graminum* (Sg); *Metopolophium dirhodum* (Md) and *Sitobion avenae* (Sa) with *Aphidius platensis* (Ap) being the most frequent and abundant parasitoid, mainly on Aphidini aphids (Rp and Sg). This work aimed to study the trophic relationships between the aphids Rp, Sg, Md and Sa and the parasitoid Ap, in order to understand the factors associated with parasitism rates and the possible defense strategies of the aphids and the parasitoid's attack, evaluating: 1) the influence of the maternal host on parasitism and the chemotactic responses of Ap; 2) the behavior of adults of the four aphid species and the parasitoid when exposed together and evaluate how these interactions are reflected in parasitism rates; 3) the presence of endosymbionts in aphids and their consequent effects on parasitism rates; and 4) the exposition of successive generations of Sg to the parasitoid (Ap) and the possible changes in parasitism rates and in the production of offspring. We thus found the following results: *Aphidius platensis* preferred Aphidini hosts, indicating innate affinities. However, their preference can be modified within this tribe, based on the chemical cues inherited by Rp during development. The aphids' defensive behaviors are insufficient to defend them. The parasitoid attacks non-maternal hosts equally and is unable to differentiate between the suitability of the host for the benefit of its offspring. The exclusive presence of the endosymbiont *Hamiltonella defensa* was found in Md, which may have conferred resistance against the parasitoid Ap. *Schizaphis graminum*'s defenses against parasitism may evolve rapidly over generations in response to pressure from Ap, which was the main transgenerational effect observed. Understanding the interactions between aphids and parasitoids and how these reflect on the parasitism rates of different species is important for establishing biological control programs with parasitoids in winter cereals.

¹Doctoral Thesis in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (137p.) April, 2024.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	3
2.1 Afídeos	3
2.2 Espécies de pulgões de importância agrícola nos cereais de inverno	4
2.2.1 <i>Rhopalosiphum padi</i> (L.)	6
2.2.2 <i>Schizaphis graminum</i> (Rondani)	6
2.2.3 <i>Metopolophium dirhodum</i> (Walker)	7
2.2.4 <i>Sitobion avenae</i> (Fabricius)	8
2.3 Danos e controle de pulgões dos cereais	9
2.4 Parasitoides de pulgões	12
2.4.1 <i>Aphidius platensis</i> Brèthes	13
2.4.2 <i>Aphidius rhopalosiphi</i> (de Stefani-Perez)	15
2.5 Comunicação entre parasitoides e pulgões	16
2.6 Mecanismo de defesa dos afídeos	19
2.7 Mecanismo de ataque dos parasitoides	22
2.8 Referências	24
3 ARTIGO 1 - Can parasitoid strain from different hosts and over four generations modify the chemotactic behavior and parasitism of <i>Aphidius platensis</i> ?	38
Abstract	40
Introduction.....	41
Material and Methods	43
Results.....	47
Discussion	49
Acknowledgments	52
Funding Information	53
Author Contribution	53
Conflict of Interest	53
Data Availability Statement	54
References	59
4 ARTIGO 2 - Behavioral strategies of <i>Aphidius platensis</i> and winter cereal aphids associated with parasitism.....	63
Abstract.....	65
Introduction	66
Material and Methods	67
Results.....	71
Discussion	74

	Página
Acknowledgments	77
Funding Information	77
Author Contribution	77
Disclosure Statement	77
Supplemental Data	77
5 ARTIGO 3 (Nota Científica) Endosymbionts screening in cereal aphids and parasitism in <i>Metopolophium dirhodum</i>	87
Abstract	89
Introduction	90
Material and Methods	91
Results and Discussion	92
References	95
6 ARTIGO 4 - Transgenerational effects of <i>Aphidius platensis</i> on <i>Schizaphis graminum</i>	98
Abstract	100
Introduction.....	101
Material and Methods	103
Results.....	106
Discussion	109
Acknowledgments	112
Funding	112
Author Contributions	112
Disclosure Statement	112
Supplemental Data	112
References	113
7 CONSIDERAÇÕES FINAIS	121

RELAÇÃO DE FIGURAS

Página

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1 Adultos e ninfas de espécies de pulgões que atacam o trigo	5
2 Parasitoide <i>Aphidius platensis</i>	14

1 INTRODUÇÃO

As interações entre parasitoides e afídeos desencadeiam um processo dinâmico de coevolução, caracterizado por uma forte pressão seletiva recíproca. Nesse contexto, espera-se que o parasitoide aumente sua virulência, enquanto os pulgões, desenvolvam estratégias de sobrevivência e de defesas, como a presença de endossimbiontes, produção e liberação secreção cornicular, comportamentos de fuga e chute, polifenismo e possíveis respostas transgeracionais, como aumento do investimento reprodutivo.

A cultura de trigo, enfrenta estresses bióticos significativos causados por diferentes espécies de afídeos (Hemiptera: Aphididae) como *Rhopalosiphum padi* (L.) (Rp), *Schizaphis graminum* (Rondani) (Sg), *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Md) e *Sitobion avenae* (Fabricius) (Sa), sendo os parasitoides importantes agentes no controle biológico dessas pragas a campo. No entanto, a disponibilidade de diferentes hospedeiros pode influenciar o parasitismo, levantando questões inerentes à defesa de cada espécie de pulgão e à adequação ao parasitoide.

As espécies *Aphidius platensis* Brèthes (Ap) e *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani Perez (Ar) (Hymenoptera: Braconidae) são os parasitoides mais abundantes em campos de cereais na região subtropical da América do Sul. Essas duas espécies apresentaram uma gama de hospedeiros diferentes, *A. platensis* tem maiores taxas de parasitismo em *R. padi* e *S. graminum* enquanto *A. rhopalosiphi* em *M. dirhodum* e *S.*

avenae. O objetivo geral deste trabalho foi elucidar interações entre os pulgões dos cereais e o parasitoide *A. platensis*

Os objetivos específicos foram:

- (i) avaliar a influência do hospedeiro materno na eficiência de parasitismo de *A. platensis* em Rp, Sg, Md e Sa, ao longo de quatro gerações, incluindo as respostas quimiotáticas das linhagens em experimentos de olfatométrica;
- (ii) registrar e analisar as dinâmicas comportamentais entre os pulgões-de-cereais (Rp, Sg, Md e Sa) e o parasitoide *A. platensis*, focando em aspectos como comportamento defensivo dos pulgões e agressivos de Ap;
- (iii) avaliar o desenvolvimento dos parasitoides *A. platensis* e *A. rhopalosiphi* nas colônias de Rp, Sg, Md e Sa e registrar a presença de endossimbiontes facultativos nestes afídeos;
- (iv) investigar se o parasitismo de *Aphidius platensis*, a reprodução terminal e o polifenismo de Sg são afetados quando gerações de Sg são sucessivamente expostos ao parasitoide.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Afídeos

Os pulgões fazem parte da ordem Hemiptera, subordem Sternorrhyncha e família Aphididae (Grazia *et al.*, 2012). São insetos hemimetábolos, com comprimento do corpo entre 1,5 e 3,5 mm, podendo ocorrer formas ápteras e aladas (Gullan & Cranston, 2014). Segundo os autores, possuem peças bucais constituídas por mandíbulas e maxilas modificadas como estiletos cujo feixe formam dois canais, um que libera saliva e outro que absorve líquido e que ficam protegidos em uma bainha formada pelo lábio. No Brasil, os afídeos são altamente prolíficos e reproduzem-se por viviparidade (partenogênese telítoca), que resulta em gerações telescópicas em um curto período de tempo (Pereira; Salvadori; Lau, 2009; Fereres, 2016). Estes insetos têm comportamento gregário, vivendo em colônias compostas por ninfas de diferentes ínstares e adultos com polifenismo (alados e ápteros) (Srinivasan & Brisson, 2012). As formas aladas podem se dispersar através de correntes de ar e se deslocar por longas distâncias com auxílio do vento (Dixon & Howard, 1986).

Os afídeos são altamente variáveis nos aspectos genéticos, morfológicos e comportamentais, o que lhes permitiu tornarem-se pragas na agricultura mundial, não apenas reduzindo o vigor da planta ao sugar a seiva do floema, mas também pela transmissão de vírus fitopatogênicos (Loxdale *et al.*, 2017).

2.2 Espécies de pulgões de importância agrícola nos cereais de inverno

No Brasil, os principais gêneros de pulgões de cereais de inverno são *Metopolophium* Mordvilko, *Rhopalosiphum* Koch, *Schizaphis* Börner, *Sipha* Passerini e *Sitobion* Mordvilko (Pereira; Salvadori; Lau, 2009). Entre estes gêneros de Aphididae, podemos agrupar as espécies por tribos que dividem características taxonômicas e evolutivas próximas. A tribo Aphidini inclui os gêneros *Rhopalosiphum* e *Schizaphis*, que geralmente são de tamanho pequeno a médio. A tribo Macrosiphini inclui os gêneros de pulgões de cereais *Metopolophium* e *Sitobion*, que tendem a ser maiores (Loxdale et al., 2017).

Espécies desses gêneros ocorrem em todas as regiões do Brasil onde os cereais como trigo (*Triticum aestivum* L.), cevada (*Hordeum vulgare* L.), triticale (\times *Triticosecale* Wittm. ex Camus), aveia (*Avena sativa* L. e *Avena strigosa* Schreb), milho (*Zea mays* L.), centeio (*Secale cereale* L.) e sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), são produzidos, bem como em outras gramíneas não cultivadas e pastagens (Salvadori & Tonet, 2001). As principais espécies que atacam a cultura do trigo são: *Rhopalosiphum padi* (L.), *Schizaphis graminum* (Rondani), *Metopolophium dirhodum* (Walker) e *Sitobion avenae* (Fabricius) (Parizoto et al., 2013; Santos et al., 2024) (Figura 1).

O dano em cereais está associado à sucção da seiva no floema, injeção de saliva tóxica (danos diretos) ou ainda transmissão de vírus fitopatogênicos (danos indiretos) (Halbert & Voegtlin, 1995). De acordo com os autores, as espécies de *Barley yellow dwarf virus* (Solemoviridae) e *Cereal yellow dwarf virus* (Solemoviridae) podem ser transmitidas pelos pulgões e causam o nanismo-amarelo, uma doença de importância econômica mundial nos cereais. Esta virose é de

transmissão persistente, circulativa, não-propagativa e sem transmissão transovariana materna (Stempkowski *et al.*, 2022).

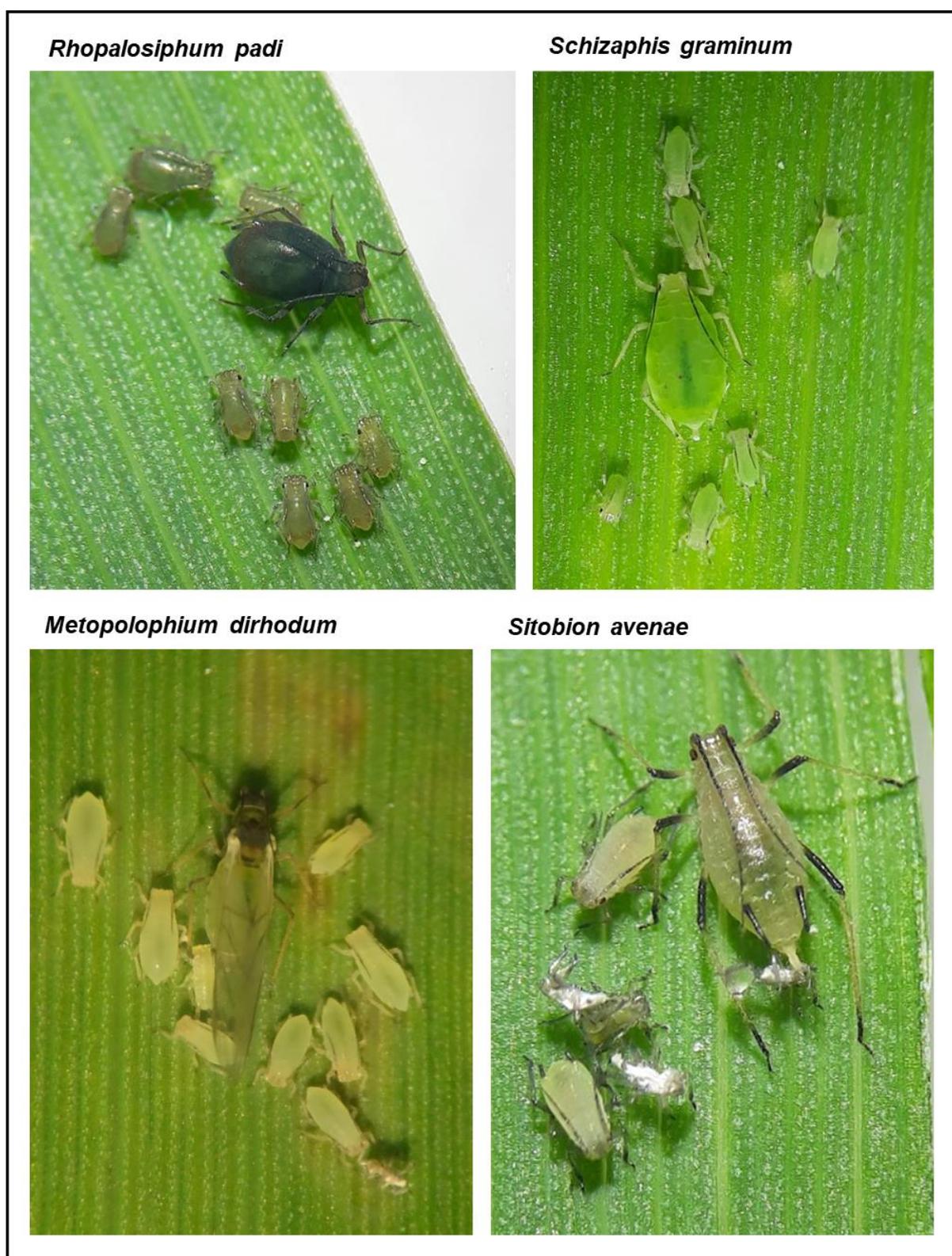


FIGURA 1. Adultos e ninfas de espécies de pulgões que atacam o trigo.

2.2.1 *Rhopalosiphum padi* (L.) - Tribo Aphidini

Rhopalosiphum padi, conhecido popularmente como pulgão-do-colmo ou pulgão-da-aveia, coloniza o trigo em todos os estádios fenológicos, atacando toda a planta, preferencialmente o colmo (Salvadori & Tonet, 2001; Pereira; Salvadori; Lau, 2009). As formas ápteras desta espécie têm corpo ovalado, geralmente coloração verde-oliva-acastanhada, com mancha vermelha na base dos sifúnculos, os quais são mais escuros que o corpo. As aladas têm o abdômen marrom claro a verde escuro (Pereira; Salvadori; Lau, 2009).

A temperatura de 25 °C é a ideal para o desenvolvimento dessa espécie (Dean, 1974). Quando *R. padi* foi criado em diferentes regimes de temperatura em laboratório, ou seja, 13, 23, 26 e 30 °C, a produção ninfal média por fêmea foi de 30, 42, 50 e 10,9 indivíduos, respectivamente. O ciclo de vida variou de 5,2 (26 °C) a 21,7 dias (13 °C), sendo os limites térmicos entre 8 °C e 27 °C (Villanuevab & Strong, 1964). Em trabalhos de campo em Passo Fundo, RS, Wiest *et al.* (2021) observaram que o maior crescimento populacional de *R. padi* ocorreu no verão, sugerindo que as temperaturas nos meses mais quentes (22 a 28 °C) não são limitantes para esta espécie. Além disso, dentre as espécies que atacam os cereais, o pulgão-do-colmo é o principal vetor de BYDV-PAV, tanto devido à sua eficiência nos testes de transmissão de BYDV, quanto por sua presença constante entre os afídeos que atacam os cereais (Parizoto *et al.*, 2013).

2.2.2 *Schizaphis graminum* (Rondani) - Tribo Aphidini

Schizaphis graminum, conhecido popularmente como pulgão-verde, pode ocorrer desde a emergência do trigo, atacando colmo e folhas, até a maturação da

espiga (Salvadori & Tonet, 2001). As formas ápteras têm corpo alongado, coloração amarelo-esverdeada, com linha longitudinal no dorso mais escura e sífúnculos com a mesma cor do corpo, com ápices escurecidos, enquanto os alados têm cabeça e protórax com coloração marrom-clara (Pereira; Salvadori; Lau, 2009). A temperatura ideal de desenvolvimento de *S. graminum* é de 26 °C (Tofangsazi *et al.*, 2010). De acordo com Tofangsazi *et al.* (2012), o número médio de ninfas paridas/fêmea/dia a 10 °C foi de 1,52 e, a 26 °C, de 6,05.

Indivíduos dessa espécie têm saliva que causa amarelecimento e manchas marrons nas superfícies das folhas de aveia, trigo e cevada (Salvadori & Tonet, 2001). Em um levantamento feito a campo nas áreas tritícolas na região Sul do Brasil e em uma área do Mato Grosso do Sul, foi apurado que nenhum dos 36 isolados virais (BYDV) analisados foi transmitido por *S. graminum* (Parizoto *et al.*, 2013).

2.2.3 *Metopolophium dirhodum* (Walker) - Tribo Macrosiphini

Pulgões dessa espécie ocorrem no trigo, principalmente no estágio de alongação do colmo, estabelecendo colônia nas folhas e sendo popularmente conhecido como pulgão-da-folha (Salvadori & Tonet, 2001). Os indivíduos ápteros têm corpo fusiforme, coloração verde-pálida ou amarelo-clara, dorso com linha longitudinal mais escura, sífúnculos cilíndricos, longos e da mesma cor do corpo, enquanto os alados têm abdômen amarelo-esverdeado (Pereira; Salvadori; Lau, 2009).

A temperatura ideal para o desenvolvimento de *M. dirhodum* é de 20 °C (Dean, 1974), sendo que o número de ninfas por adulto em plantas de trigo e cevada variou respectivamente de 37 a 44, a 10 °C e de 32 a 61, a 20 °C, (Zhou & Carter,

1992). A longevidade pode variar entre 14 dias (10 °C) a oito dias (20 °C) (Dean, 1974).

Metopolophium dirhodum teve uma eficiência de transmissão de 63,4% para isolados de BYDV, para aveia-preta e trigo (isolados oriundos das regiões tritícolas do Brasil) (Parizoto *et al.*, 2013). Esta espécie representava 97% da população de pulgões dos cereais no sul do Brasil em 1970, atualmente representa cerca de 2%, sendo esta redução associada a programas de controle biológico com parasitoides (Rebonatto *et al.*, 2015).

2.2.4 *Sitobion avenae* (Fabricius) - Tribo Macrosiphini

Na cultura do trigo, *S. avenae* ocorre principalmente do final da elongação do colmo até o término do espigamento, sendo popularmente conhecido como pulgão-da-espiga (Salvadori & Tonet, 2001). As formas ápteras têm coloração verde e sífúnculos pretos; os alados apresentam esta mesma cor, com manchas escuras entre os segmentos dorsais (Pereira; Salvadori; Lau, 2009).

O ataque dessa espécie em cereais de inverno pode trazer danos diretos, diminuindo a produção, já que preferem se alimentar das espigas (Halbert & Voegtlin, 1995). A temperatura ideal de desenvolvimento desse afídeo é 22,5 °C (Dean, 1974). A longevidade média de *S. avenae* foi de 14 dias e a fecundidade de, aproximadamente, 10 ninfas/adultos, em nove variedades de trigo à temperatura de 25 ± 1 °C (Özder, 2002).

A eficiência média de transmissão de isolados de BYDV por *S. avenae* para aveia-preta (*Avena strigosa* Schreb) e trigo foi de 76,1% (isolados oriundos das regiões tritícolas do Brasil), sendo a segunda espécie de importância dentro da

assembleia de afídeos que atacam e transmitem BYDV-PAV em cereais de inverno no RS (Parizoto *et al.*, 2013).

2.3 Danos e controle de pulgões dos cereais

A severidade dos danos pode variar de acordo com a espécie de afídeo, o nível populacional, o estágio de desenvolvimento das plantas e as condições ambientais (Lau *et al.*, 2021). De acordo com os autores, os principais danos ocasionados por afídeos em cereais podem ser diretos (alimentação) ou indiretos (transmissão de cepas de B/CYDV), resultando em nanismo-amarelo. Os danos de alimentação são causados principalmente por *S. graminum*, *M. dirhodum*, *S. avenae* (Van Emden & Harrington, 2017).

Os principais componentes de produção afetados pelo nanismo-amarelo em trigo são a redução do número de espigas, do número de grãos por espiga e do peso total de grãos (Salvadori & Tonet, 2001; Lau *et al.*, 2009). Os agentes do patossistema BYDV na cultura do trigo no Brasil têm um potencial de ocasionar uma redução média do rendimento de grãos entre 20% e 40%, se nenhum controle químico for aplicado (Lau; Mar; Castro, 2022).

Em nível mundial, os pulgões mais importantes portadores de BYDV são *R. padi* e *S. avenae* e o controle da primeira espécie é o foco de atenção em muitos países (Aradottir & Crespo-Herrera, 2021). De acordo Lau *et al.* (2021), o nanismo-amarelo no Brasil, gera perdas de até 70% na produtividade quando as plantações de cereais são infectadas nos estádios vegetativos iniciais e não ocorre manejo fitossanitário.

Entre as estratégias de controle dos pulgões-dos-cereais, destaca-se o controle químico e o biológico (Stoetzer *et al.*, 2014, Engel *et al.*, 2022). Com o

desenvolvimento do tratamento de sementes (TS) e a ampliação da proteção da cultura no período suscetível, o TS tornou-se uma estratégia de controle adequada para o manejo de afídeos nas culturas do trigo e da cevada (Lau *et al.*, 2021). Sementes tratadas com inseticidas sistêmicos oferecem uma proteção mais persistente neste tipo de ambiente (Cunha & Caierão, 2023), além disso este método é considerado ambientalmente mais seguro do que pulverizações foliares de amplo espectro (Dewar & Denholm, 2017).

As pulverizações foliares com inseticidas têm seguido as recomendações técnicas da Comissão Brasileira de Pesquisa de Trigo (Cunha & Caierão, 2023). Segundo esta fonte, para o controle químico após o plantio é recomendado seguir o monitoramento com avaliações semanais, amostrando-se no mínimo 10 pontos por talhão (tamanho não estabelecido na indicação técnica), aleatoriamente na borda e no interior da lavoura. A aplicação de inseticidas na parte aérea das plantas (pulverização) deve ocorrer quando, em média, 10% de plantas estiverem infestadas com os pulgões (*R. padi*, *S. graminum*, *M. dirhodum* e *S. avenae*) no período da emergência ao emborrachamento, porém quando as plantas estiverem entre o espigamento ao grão em massa, o controle químico deve ser feito se forem encontrados, em média, 10 pulgões/espiga (Cunha & Caierão, 2023). Os produtos registrados para as espécies *R. padi*, *S. graminum*, *M. dirhodum* e *S. avenae* no Brasil pertencem aos grupos químicos: fosforados, neonicotinoídeos, sulfoximinas, metilcarbamatos de oxima, piretroides, éteres difenílicos, além de misturas de neonicotinoídeo + piretroídeo e neonicotinoídeo + metilcarbamato de oxima (Brasil, 2024).

Em um contexto histórico do trigo, na década de 60 no cone sul da América do Sul, ocorreu um aumento das populações de *M. dirhodum* e *S. avenae*,

acompanhado pela expansão da área de cultivo de trigo (3,5 milhões de hectares), gerando uma explosão populacional e ampla dispersão destas espécies no sul do Brasil (Salvadori & Salles, 2002). Segundo os autores, entre as décadas de 1960 e 1970, diante da existência de um desequilíbrio biológico, caracterizado pela recorrência da aplicação generalizada de inseticidas químicos, por anos seguidos e altas infestações de afídeos, foi desenvolvido o projeto denominado “Controle Biológico de Pulgões do Trigo (1978- 1982)”. Este programa foi considerado um sucesso, cinco anos após seu início, o parasitismo de pulgões atingiu médias superiores a 60%, sendo que as atividades da produção e distribuição de parasitoides tiveram continuidade até 1992 (Zuñiga-Salinas, 1982; Gassen & Tambasco, 1983; Salvadori & Salles, 2002). Durante as quatro décadas subsequentes à liberação dos parasitoides, mesmo após mudanças nos sistemas de cultivo no RS, como a adoção do plantio direto e o uso da aveia preta, em cobertura verde e forragem, as taxas de parasitismo dos pulgões em trigo ficaram em torno de 60% (Santos, 2020).

Atualmente, no Brasil, não existe registro no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento de parasitoides para controle de afídeos (Bioinsumos, 2023), diferentemente de países do Hemisfério Norte em especial os da Europa, nos quais os parasitoides de pulgões são comercializados (Koppert, 2024). Miller & Lee (2018), nos Estados Unidos da América, demonstraram que o controle biológico com parasitoides tem menor custo anual de manejo e a mesma eficiência de controle para *R. padi* (liberações inundativas quinzenais), comparado ao controle com o uso de neonicotinoides.

2.4 Parasitoides de pulgões

Pulgões ocorrem na maioria dos habitats terrestres e são comumente atacados por predadores, parasitoides e patógenos, denominados de afidófagos (Brodeur *et al.*, 2017). Entre os parasitoides especializados em pulgões destacam-se os Aphidiinae, subfamília de Braconidae (Hymenoptera), incluindo mais de 400 espécies (Brodeur *et al.*, 2017). Os Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), também especializados em pulgões, incluem cerca de 1.000 espécies (Starý, 1989a).

A maioria das espécies da subfamília Aphidiinae foram descritas nas zonas temperadas e subtropicais do Hemisfério Norte (Brodeur *et al.*, 2017) e poucas regiões Neotropicais (Starý; Sampaio; Bueno, 2007).

As espécies de Aphidiinae são endoparasitoides solitários (Starý & Schlinger, 1967). As fêmeas normalmente depositam um único ovo por pulgão, embora o superparasitismo possa ocorrer quando os hospedeiros são escassos (Mackauer; Sequeira; Otto, 1997). De acordo com os autores, quando o superparasitismo ocorre, as larvas são eliminadas por competição no início do primeiro ínstar ou por supressão fisiológica nos instares posteriores, de modo que normalmente apenas uma larva completa o desenvolvimento por hospedeiro. A larva passa por três instares, alimenta-se primeiro da hemolinfa do pulgão e depois de outros tecidos, matando o hospedeiro (Starý, 1989b).

Segundo Falabella *et al.* (2009), células de teratócitos, são comuns em Aphidiinae e colaboram na degradação dos tecidos do hospedeiro melhorando a eficiência da transferência de nutrientes do hospedeiro para as fases larvais iniciais do parasitoide. A larva antes de empupar gira dentro do exoesqueleto do afídeo já mumificado e constrói um casulo (característica das espécies dos gêneros de *Aphidius*, *Ephedrus* e *Lysiphlebus*), a pupação também pode ocorrer abaixo das

múmias, no lado ventral do exoesqueleto do hospedeiro (espécies de *Dyscritulus* e *Praon*) (Brodeur *et al.*, 2017).

Com exceção de algumas espécies telítocas, nas quais os machos são raros (Sandrock; Schirrmesiter; Vorburger, 2011), a maioria das fêmeas apresentam partenogênese deuterótoca, na qual as fêmeas podem determinar o sexo da prole controlando a liberação de esperma; óvulos não fertilizados dão origem a machos e os fertilizados a fêmeas (Starý, 1989b). A razão sexual no campo é desviada para fêmeas (Mackauer & Volkl, 2002).

Parasitoides comumente usam o tamanho do hospedeiro como um indicador de qualidade deste (van Alphen & Jervis, 1996). As fêmeas da subfamília Aphidiinae amadurecem seus oócitos ao longo da vida reprodutiva, podendo armazenar entre 100 e 400 óvulos maduros nos ovários (Brodeur *et al.*, 2017). A fecundidade varia de 300 a 1800 ovos/fêmea em condições ideais de laboratório, dependendo da espécie de parasitoide (Kambhampati & Mackauer, 1989). Durante o ciclo de vida, os adultos se alimentam do *honeydew* dos pulgões e em nectários florais ou extraflorais (Tylianakis; Didhan; Wratten, 2004).

2.4.1 *Aphidius platensis* Brèthes

Entre os parasitoides de pulgões, destaca-se o grupo *Aphidius colemani*, no qual estão incluídas três espécies, ou seja, *Aphidius colemani* Viereck, *Aphidius transcaspicus* Telenga e *Aphidius platensis* Brèthes (Starý; Sampaio; Bueno, 2007; Tomanović *et al.*, 2014) (Figura 2). Este grupo de parasitoides desempenha um papel importante no controle dos pulgões que atacam as mais diversas culturas agrícolas (Elliot *et al.*, 1994), sendo usados como agentes de controle biológico na América do Norte e Europa (Dassonville *et al.*, 2013; Benelli *et al.*, 2014).

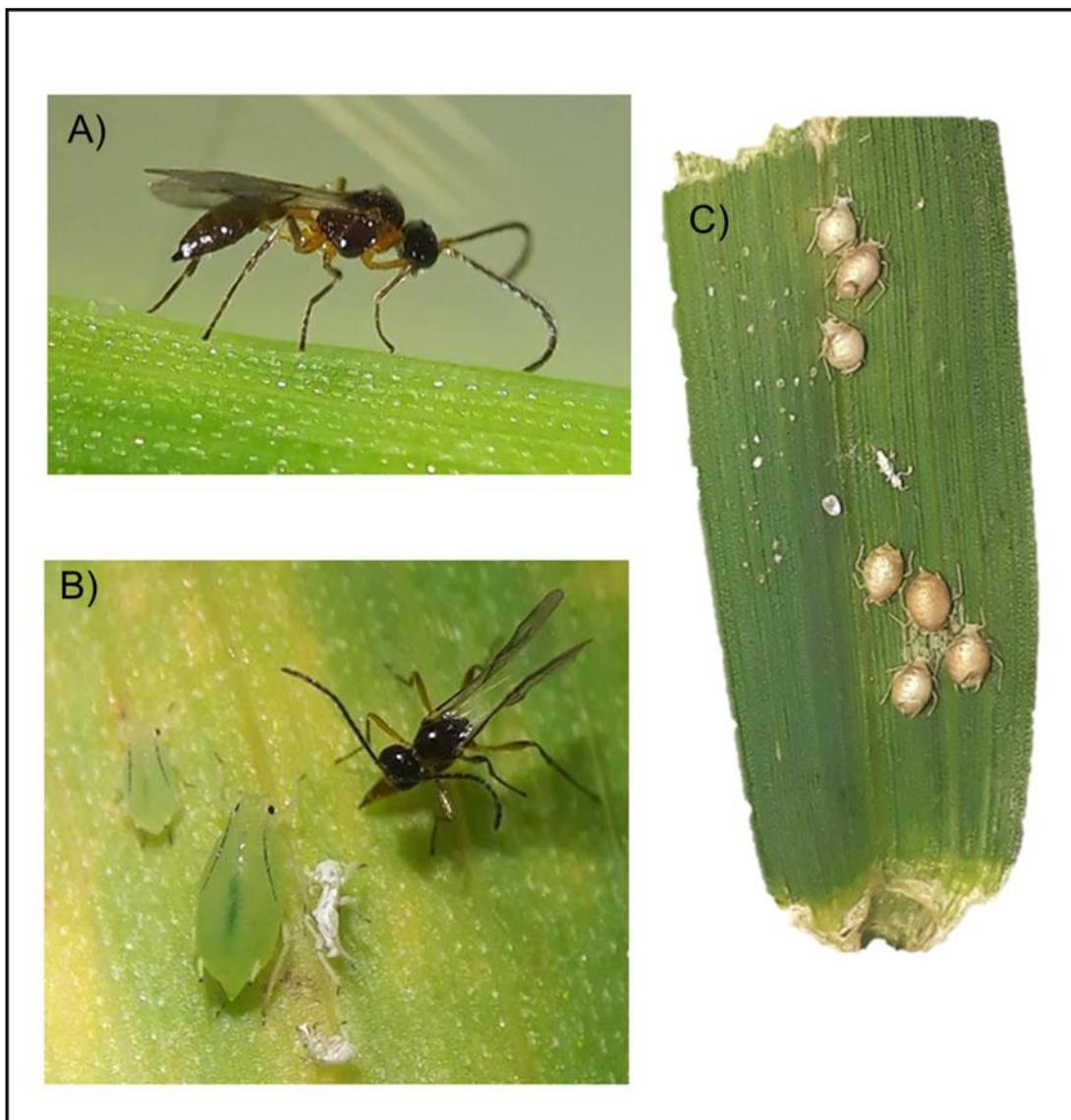


FIGURA 2. Parasitoide *Aphidius platensis*: A) fêmea; B) posição de ataque em *Schizaphis graminum* e C) múmias de *S. graminum* em folha de trigo.

No Brasil, *A. platensis* foi a espécie mais abundante registrada nos campos de cereais, com 98,6% de parasitismo em *R. padi* e *S. graminum* (tribo Aphidini) e, em menor proporção, *M. dirhodum* e *S. avenae* (tribo Macrosiphini) (Santos *et al.*, 2022). Esta espécie também já foi constatada em *M. persicae* e *B. brassicae* em

Capsicum annuum L. e *Brassica oleracea* L. “Acephala”, respectivamente (Souza *et al.*, 2022; Silva *et al.*, 2023).

Aphidius platensis foi coletado, em campos de cereais no Brasil, de março a novembro e não foi registrado no verão (dezembro, janeiro e fevereiro), sendo mais abundante no inverno (junho, julho e agosto), com ápice no mês de julho, em que as temperaturas médias do mês ficaram em torno de 13 °C (Santos *et al.*, 2019). O ciclo de vida de *A. platensis* em *M. persicae*, colonizando *C. annuum*, foi diferente conforme a temperatura na qual se desenvolveu, ou seja, 19,9 dias (15 °C), 15,6 dias (21 °C) e 12,4 dias (24 °C) (Hofsvang & Havgar, 1975).

2.4.2 *Aphidius rhopalosiphi* (de Stefani-Perez)

Aphidius rhopalosiphi é descrito como uma espécie-chave para o controle biológico de pulgões dos cereais, incluindo afídeos dos gêneros *Sitobion*, *Metopolophium*, *Diuraphis* Aizenberg, *Schizaphis* e *Rhopalosiphum* (Tomanovick *et al.*, 2012). Starý; Sampaio; Bueno (2007) registraram o parasitismo de *A. rhopalosiphi* em *M. dirhodum* e *S. avenae* em cereais, especialmente em trigo e aveia preta no sul do Brasil. Este parasitoide foi constatado em 96,4% dos *M. dirhodum* e 77,9% dos *S. avenae* expostos a campo em Passo Fundo (RS) (Santos, 2020). De acordo com Zúñiga-Salinas (1982), a introdução dessa espécie durante o programa de controle biológico de pulgões do trigo contribuiu para controlar pulgões da tribo Macrosiphini. *Aphidius rhopalosiphi* é considerada especialista em habitat de Poaceae, mas generalista em relação a espécies de pulgões em culturas de cereais (Stilmant *et al.*, 2008; Le Lann *et al.*, 2012). Além de ser um parasitoide especializado em Macrosiphini, *A. rhopalosiphi* também pode parasitar pulgões de Aphidini (Santos, 2020). Uma fêmea de *A. rhopalosiphi* parasita, em média, 160

pulgões durante os primeiros cinco dias de vida (Stilmant, 1994). Shirota *et al.* (1983) observaram que as fêmeas de *A. rhopalosiphi* tiveram uma fecundidade média podendo parasitar até 212 pulgões, com longevidade média de 13,1 dias e razão sexual de 1:1.

2.5 Interações entre parasitoides e pulgões

Uma variedade de pistas sensoriais das plantas e dos hospedeiros são usadas pelos parasitoides para localizar hospedeiros a diferentes distâncias, através de um fenômeno denominado de integração sensorial multimodal (Wessnitzer & Webb, 2006).

Os voláteis de plantas induzidas por herbivoria (VPIHs) são utilizados pelos parasitoides na orientação de longo alcance (Du *et al.*, 1998; Mölck; Micha; Wyss, 1999). Experimentos realizados em túnel de vento e olfatômetro mostraram que *Aphidius ervi* Haliday foi atraído por sinomônios liberados por favas (*Vicia faba* L. Fabaceae) infestadas com *Acyrtosiphon pisum* Harris (Du *et al.*, 1998; Guerrieri *et al.*, 1999).

Nas estratégias a curtas distâncias, os parasitoides forrageiam sistematicamente a planta, utilizando pistas gustativas e olfativas para localização do hospedeiro (Völkl, 1994; Rehman & Powell, 2010). Os voos de *Aphidius rosae* Haliday em direção aos ramos de uma roseira infestados com *Macrosiphum rosae* L. também foram desencadeados por VPIHs e pelos pulgões (Völkl, 1994).

O *honeydew* excretado pelo afídeo é um importante cairomônio utilizado por parasitoides (Bouchard & Cloutier, 1984). Segundo Budenberg; Powell; Clark, (1992), os micro-himenópteros permanecem mais tempo em uma planta com *honeydew*, o que aumenta a probabilidade de encontro com o hospedeiro. Os

feromônios de alarme dos afídeos, as secreções dos sifúnculos (Battaglia *et al.*, 1993; Grasswitz, 1998; Battaglia *et al.*, 2000), bem como os hidrocarbonetos presentes na cutícula dos pulgões (Mackauer; Michaud; Völkl, 1996), são pistas que podem intermediar a comunicação interespecífica.

As pistas visuais, incluindo cor, forma, tamanho e movimento do afídeo, também podem ser utilizadas a uma curta distância, sem contato físico (Mackauer; Michaud; Völkl, 1996; Chau & Mackauer, 2000). Após localizar um hospedeiro potencial, as fêmeas utilizam as antenas e o ovipositor (sondagem) para avaliar a adequação do hospedeiro (Rehman & Powell, 2010).

A qualidade do hospedeiro é avaliada por diferentes características, como o tamanho e ínstar do pulgão, os quais determinam o potencial de crescimento do afídeo até a morte ocasionada pelo parasitismo (Sequeira & Mackauer, 1992). A preferência dos parasitoides por um hospedeiro de determinado tamanho está relacionada com a qualidade nutricional do afídeo e o tempo de manuseio (Lin & Ives, 2003).

O nível de exploração de uma colônia de pulgões por um parasitoide pode ser influenciado pela distância entre as colônias (Tentelier; Desouhant; Fauvergue, 2006), presença de competidores (Morris; Muller; Godfray, 2001), tamanho e qualidade da colônia (Barrette *et al.*, 2010; Louâpre; Le Lann; Hance, 2019), experiência das fêmeas (Outreman *et al.*, 2005), presença de endossimbiontes nos hospedeiros e virulência dos parasitoides (Hufbauer & Via, 1999; Pennacchio & Mancini, 2012), bem como pelo complexo planta e hospedeiro de origem (Storeck *et al.*, 2000; Van Emden *et al.*, 2008).

O parasitismo pode ser influenciado pela experiência, resultando em aprendizagem do parasitoide em diferentes fases do seu ciclo de vida, sendo que, o

reconhecimento de algumas pistas químicas pode ocorrer no estágio imaturo (condicionamento pré-imaginal), e serem subsequentemente manifestadas no adulto ou ocorrer no adulto (condicionamento imaginal) (Corbet, 1985; Turlings *et al.*, 1993). Segundo Matthews & Matthews (2009), a aprendizagem pode ser definida como qualquer mudança de comportamento relativamente permanente, geralmente adaptativa, que ocorre como resultado da experiência ou prática. Além disso, essa mudança geralmente progride gradualmente com a experiência continuada até assíntota, podendo diminuir ou mesmo acabar caso não haja reforço (Matthews & Matthews, 2009).

Para Vet & Dicke (1992) e Vinson (1998), a orientação de parasitoides pode ter uma estreita relação com as pistas associadas aos voláteis do hospedeiro de origem. Este fato já foi observado em *Praon volucre* Haliday, no qual fêmeas criadas em *S. avenae* e excisadas de múmias antes da emergência tiveram um aumento no tempo de ataque e uma redução significativa na taxa de ataque, além de levarem mais tempo para atacar o primeiro indivíduo de seu hospedeiro original do que as fêmeas emergidas de múmias não dissecadas (Rehman & Powell, 2010).

Aphidius ervi oriundo de diferentes populações hospedeiras, *A. pisum*, *S. avenae* e *Microlophium carnosum* (Buckt.) em experimentos de laboratório quando oriundo de *A. pisum* não parasitou *M. carnosum* e significativamente menos múmias foram formadas em *S. avenae* do que em *A. pisum*. (Cameron; Powell; Loxdale, 1984). Após 4-5 gerações de *A. ervi* em *S. avenae*, segundo os mesmos autores, um número semelhante de múmias foi formado em ambos os hospedeiros. Da mesma forma, não foi constatado parasitismo de *A. ervi* em *S. avenae* quando o hospedeiro de origem era *M. carnosum*, porém quando foi oferecido ao parasitoide ao *S. avenae*, obteve-se baixa produção de múmias (Pungerl, 1984). A redução da produção de

múmias quando *A. ervi* foi induzido a trocar o seu hospedeiro de origem de *M. carnosum* para *A. pisum* também foi observada por Starý; Pospíšil; Němec (1985). Em contraponto à teoria do legado químico do hospedeiro, foi demonstrado que *A. platensis* tem uma clara preferência por *R. padi*, independentemente do hospedeiro de origem em testes envolvendo *R. padi* e *M. persicae* (Alvarez-Baca *et al.*, 2020).

2.6 Mecanismos de defesa dos afídeos

Os parasitoides e seus hospedeiros (afídeos) exerceram forte pressão de seleção recíproca durante o processo de coevolução (Sasaki & Godfray, 1999; Thompson, 2009). Embora se espere que o parasitoide aumente sua virulência, ou seja, a capacidade de explorar com sucesso o hospedeiro, este é selecionado para aumentar sua resistência, ampliando sua capacidade de bloquear o desenvolvimento do parasitoide (Li *et al.*, 2002). Em resposta a esta pressão seletiva, os pulgões desenvolveram um repertório diversificado de estratégias de defesa, operando tanto em estratégias imediatas como de longo prazo (Wright *et al.*, 2022).

As defesas imediatas incluem respostas comportamentais como secreção cornicular, chutes e fuga, enquanto algumas linhagens abrigam endossimbiontes protetores que conferem resistência (Le Ralec *et al.*, 2010). Mecanismos de defesa de longo prazo são desencadeados pela exposição materna a estressores ambientais, influenciando a expressão fenotípica da prole nas gerações subsequentes (Rasanen & Kruuk, 2007; Wolf & Wade, 2009; Shimada; Ishii; Shibao, 2010). Efeitos transgeracionais como o polifenismo permitem que os pulgões manipulem o desenvolvimento de suas filhas clonais por meio de mudanças epigenéticas acionadas por hormônios, resultando em novos fenótipos (Vellichirammal *et al.*, 2017). Outra estratégia de longo prazo é o aumento do investimento reprodutivo,

conhecido como compensação de fecundidade ou investimento terminal, em resposta às ameaças percebidas (Adamo, 1999; Leventhal; Dünner; Barribeau, 2014). Além disso, existe a possibilidade da resistência clonal (Ferrari *et al.*, 2001; Von Burg *et al.*, 2008).

A falha no desenvolvimento do parasitoide em um pulgão resistente pode ocorrer em um estágio inicial quando o embrião não se desenvolve ou no estágio larval (Le Ralec *et al.*, 2010). Estudos com clones resistentes de pulgões, indicaram que a falha no desenvolvimento do parasitoide ocorreu por diferentes motivos, como o não desenvolvimento dos teratócitos (Falabella *et al.*, 2009) e a presença de endossimbiontes bacterianos facultativos: *Serratia symbiotica*, *Regiella insecticola* e especialmente, *Hamiltonella defensa* (Vorburger, 2014), que são transmitidos verticalmente. Os endossimbiontes podem reduzir a suscetibilidade aos inimigos naturais por mecanismos que produzem compostos secundários tóxicos, os quais complementam os efetores do sistema imune (Oliver & Higashi, 2019). A bactéria, *Hamiltonella defensa*, protege *A. pisum* do parasitoide *A. ervi*, em uma simbiose mutualista, o efeito protetor está relacionado com a codificação de genes homólogos de toxinas proteicas responsáveis por interromper prematuramente o desenvolvimento larval de *A. ervi* (Oliver *et al.*, 2009).

Além dos mecanismos imediatos e de longo prazo, existem os comportamentos defensivos dos pulgões relacionados à estrutura da colônia, liberação de secreções corniculares e de feromônio de alarme (Outreman *et al.*, 2005), como o (E)- β -farneseno (Le Ralec *et al.*, 2010). O uso de secreções corniculares já foi considerado como um exemplo de comportamento altruísta, pois beneficia os outros afídeos da colônia, desta forma isso constitui um dos poucos exemplos de defesas altruístas dirigidas por parentes (clones) fora dos sistemas

eussociais (Wu *et al.*, 2010). Além disso, os comportamentos agressivos dos afídeos, como agitação, flexão e extensão das pernas (“chute”) que podem resultar na falha da oviposição do parasitoide e o escape da planta, por soltura, pulo ou voo (Edwards, 1966; Villagra; Ramírez; Niemeyer, 2002; Benelli, 2015).

Algumas espécies de pulgões podem usar o comportamento de reprodução terminal, definido como aumento do investimento em reprodução para manter a aptidão apesar da longevidade reduzida devido à infecção, ou risco de infecção ou parasitismo, em um processo denominado compensação de fecundidade, em resposta à probabilidade de morte (Barribeau; Sok; Gerardo, 2010). *Acyrtosiphum pisum* foi capaz de aumentar sua reprodução terminal em resposta a pistas específicas, tais como a presença do feromônio de alarme, (E)- β -farneseno e de endossimbiontes (Barribeau; Sok; Gerardo, 2010). A compensação de fecundidade é outra estratégia observada no pulgão-da-soja, *Aphis glycines* Matsumura, onde foi constatado um incremento na fecundidade em pulgões parasitados por *Lysiphlebus orientalis* Starý & Rakhshani em comparação com os não expostos (Kaiser & Heimpel, 2016).

Outra questão relevante está relacionada à adaptação de afídeos ao ataque dos parasitoides ao longo de múltiplas gerações clonais consecutivas usando polifenismos, ou seja, produção de dois ou mais fenótipos em indivíduos que não diferem em seus conteúdos genéticos (Kaiser, 2017; Mathers *et al.*, 2017). Porém, segundo, Uriel; Abram; Gries (2021) *M. persicae* não produziu descendentes com polifenismos defensivos em resposta ao ataque do *A. colemani*.

2.7 Mecanismos de ataque dos parasitoides

Os himenópteros parasitoides desenvolveram soluções adaptativas à vida parasitária, tendo muita integração com a fisiologia do hospedeiro (Pennacchio & Strand, 2006). De acordo com Michaud & Mackauer (1994), as 'decisões' dos parasitoides de pulgões que levam à aceitação do hospedeiro são distinguíveis em três etapas: reconhecimento do hospedeiro, avaliação do hospedeiro e aceitação do hospedeiro. Durante o reconhecimento, frequentemente ocorre uma mudança no comportamento da fêmea, manifestando-se como uma resposta direcionada a um pulgão. Após encontrar um hospedeiro potencial, os parasitoides avaliam sua adequação e qualidade para o desenvolvimento da prole por meio de toques antenais e provas com o ovipositor (Mackauer; Michaud; Völkl, 1996). Segundo os autores, se o valor percebido do pulgão ultrapassar o limiar de resposta da fêmea, ele será aceito; porém, isso não exclui a possibilidade da oviposição ter insucesso devido às defesas do hospedeiro. O comportamento de aceitação e a adequação do hospedeiro geralmente estão correlacionados, embora fêmeas de diversas espécies aceitem pulgões inadequados para o desenvolvimento larval do parasitoide (Calvert 1973; Tardieux & Rabasse 1986). A adequação do hospedeiro implica que todos os indivíduos de uma determinada espécie (ou população) hospedeira, em princípio, atendam aos requisitos fisiológicos (e de regulação do hospedeiro) e dietéticos mínimos para o desenvolvimento e crescimento do parasitoide imaturo (Vinson & Iwantsch, 1980; Mackauer; Michaud; Völkl, 1996).

Além disso, durante o parasitismo, a inserção do ovipositor permite a liberação de substâncias (veneno), que desempenham um papel fundamental no processo de regulação do hospedeiro e que contribuem para o sucesso evolutivo dos parasitoides (Vinson & Iwantsch, 1980). O veneno é responsável pela castração do

hospedeiro que é induzida por proteínas, as quais desencadeiam a apoptose (degeneração) dos ovários dos afídeos impedindo assim o desenvolvimento dos oócitos (Falabella *et al.*, 2000). Esta degeneração foi constatada nos ovários de *A. pisum* pela proteína dimérica (veneno) de *A. ervi* (homóloga a gama glutamil transpeptidases) (Falabella *et al.*, 2007; 2009). Em *A. ervi*, a castração mediada por substâncias tóxicas também é complementada por teratócitos que digerem extraoralmente os tecidos reprodutivos de *A. pisum* e transportam ácidos graxos deste para o parasitoide (Falabella *et al.*, 2009). Entretanto, dependendo da idade do pulgão depois do parasitismo, ninfas ainda podem ser produzidas (Kaiser & Heimpel, 2016). A castração é mais pronunciada quando o parasitismo e o envenenamento ocorrem em ninfas de instares iniciais (Digilio *et al.*, 2000).

Outra estratégia adicional dos coinobiontes endófagos é a inserção de polydnavirus (PDV) (Webb *et al.*, 2006). Os PDVs são simbioses virais obrigatórios de alguns himenópteros parasitoides (Ichneumonidae e Braconidae) (Whitfield & Asgari, 2003). Esses vírus são integrados como pró-vírus no genoma do parasitoide e são capazes de se replicar como partículas virais livres apenas nos ovários do hospedeiro no momento do parasitismo, onde infectam, sem sofrer replicação, diversos tecidos do hospedeiro e expressam genes de virulência selecionados e fatores de regulação do hospedeiro ao desenvolvimento do parasitoide (Webb *et al.*, 2006).

Os parasitoides de pulgões combatem as defesas mediadas por endossimbiontes, tanto comportamental quanto quimicamente conforme sugeriram (Dennis *et al.*, 2017). *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) parasitando *Aphis fabae* Scopoli que abriga o endossimbionte *Hamiltonella defensa*, apresentou maior sucesso ao atacar pulgões mais jovens, nos quais a carga de *H. defensa* era menor

(Schmid *et al.*, 2012). Segundo Oliver *et al.* (2012), alguns parasitoides superparasitam pulgões que abrigam *H. defensa* para aumentar as chances de sucesso reprodutivo.

2.8 Referências

2.8 Referências

ADAMO, S. A. Evidence for adaptive changes in egg laying in crickets exposed to bacteria and parasites. **Animal Behaviour**, London, v. 57, n. 1, p. 117-124, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0999>. Acesso em: 11 jan. 2024.

ALVAREZ-BACA, J. K. *et al.* Suitability and profitability of a cereal aphid for the parasitoid *Aphidius platensis* in the context of conservation biological control of *Myzus persicae* in orchards. **Insects**, Basel, v. 11, n. 6, [art.] 381, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/insects11060381>. Acesso em: 11 jan. 2024.

ARADOTTIR, G. I.; CRESPO-HERRERA, L. Host plant resistance in wheat to barley yellow dwarf viruses and their aphid vectors: a review. **Current Opinion in Insect Science**, Amsterdam, v. 45, p. 59–68, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0876-5>. Acesso em: 11 jan. 2024.

BARRETTE, M. *et al.* Travel time affects optimal diets in depleting patches. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlin, v. 64, n. 4, p. 593–598, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cois.2021.01.002>. Acesso em: 8 jan. 2024.

BARRIBEAU, S. M.; SOK, D.; GERARDO, N. M. Aphid reproductive investment in response to mortality risks. **BMC Evolucionary Biology**, London, v. 10, n. 1, p. 1–11, 2010.

BATTAGLIA, D. *et al.* Cornicle secretion of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) as a contact kairomone for the parasitoid *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). **European Journal of Entomology**, Ceske Budejovice, v. 90, p. 423–423, 1993.

BATTAGLIA, D. *et al.* Physical and chemical cues influencing the oviposition behaviour of *Aphidius ervi*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 94, n. 3, p. 219–227, 2000.

BENELLI, G. Should I fight or should I flight? How studying insect aggression can help integrated pest management. **Pest Management Science**, West Sussex, v. 71, n. 7, p. 885- 892, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1002/ps.3974>. Acesso em: 8 jan. 2024.

BENELLI, G. *et al.* Cues triggering mating and host-seeking behavior in the aphid parasitoid *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae):

implications for biological control. **Journal of Economic Entomology**, Oxford, v. 107, p. 2005–2022, 2014.

BIOINSUMOS. **Versão 3.0.5**. Brasília, DF: Embrapa, 2023. Disponível em: <https://www.embrapa.br/busca-de-solucoes-tecnologicas/-/produto-servico/7227/aplicativo-bioinsumos>. Acesso em: 10 jan. 2024.

BOUCHARD, Y.; CLOUTIER, C. Honeydew as a source of host-searching kairomones for the aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 62, n. 8, p. 1513–1520, 1984.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **Sistema de agrotóxicos fitossanitários – AGROFIT**. [Base de Dados]. Brasília, DF: MAPA, 2024. Disponível em: http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acesso em: 8 jan. 2024.

BRODEUR, J. *et al.* Predators, parasitoids and pathogens. *In*: VAN EMDEN, H. F.; HARRINGTON, R. (org.) **Aphids as crop pests**. 2nd ed. Wallingford: CABI, 2017. p. 225-261. Disponível em: <https://doi.org/10.1079/9781780647098.0225>. Acesso em: 10 jan. 2024.

BUDENBERG, W. J.; POWEL, W.; CLARK, S. J. The influence of aphids and honeydew on the leaving rate of searching aphid parasitoids from wheat plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 63, n. 3, p. 259–264, 1992.

CALVERT, D. J. Experimental host preferences of *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae), including a hypothetical scheme of host selection. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 66, n. 1, p. 28-33, 1973.

CAMERON, P. J.; POWELL, W.; LOXDALE, H. D. Reservoirs for *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae), a polyphagous parasitoid of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae). **Bulletin of Entomological Research**, London, v. 74, n. 4, p. 647–656, 1984.

CHAU, A.; MACKAUER, M. Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae): a preference for small pea aphids. **European Journal of Entomology**, Ceske Budejovice, v. 97, n. 3, p. 347–353, 2000.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Safra Série Histórica – Dashboard**. Brasília, DF: CONAB, [2019]. Disponível em: <https://www.conab.gov.br/info-agro/safra/serie-historica-das-safra>. Acesso em: 8 jan. 2024.

CORBET, S. A. Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 10, n. 2, p. 143–153, 1985. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00543.x>. Acesso em: 11 jan. 2024.

CUNHA, G. R. *et al.* Regiões para trigo no Brasil: ensaios de VCU, zoneamento agrícola e época de semeadura. *In: PIRES, J. L. F. VARGAS, L.; CUNHA, G. R. (org.). Trigo no Brasil: bases para produção competitiva e sustentável.* Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2011. p. 27–40.

CUNHA, G. R.; CAIERÃO, E. (ed.). Informações técnicas para trigo e triticales: safra 2023. *In: REUNIÃO DA COMISSÃO BRASILEIRA DE PESQUISA DE TRIGO E TRITICALE*, 15., 2022, Brasília, DF. [Anais ...]. Brasília, DF: Embrapa, 2023.

DASSONVILLE, N. *et al.* FresaProtect and BerryProtect: mixes of parasitoids to control all common aphid species on protected soft fruit crops: product development and case studies from three years of experience. **Aspects of Applied Biology**, Wellesbourne, v. 119, p. 79–81, 2013.

DEAN, G. J. Effect of temperature on the cereal aphids *Metopolophium dirhodum* (Wlk.), *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) (Hem., Aphididae). **Bulletin Entomological Research**, Wallingford, v. 63, p. 401–409, 1974.

DENNIS, A. B. *et al.* Parasitoid gene expression changes after adaptation to symbiont-protected hosts. **Evolution**, Lancaster, v. 71, n. 11, p. 2599–2617, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/evo.13333>. Acesso em: 11 jan. 2024.

DEWAR, A. M.; DENHOLM, I. Chemical control. *In: VAN EMDEN, H. F.; HARRINGTON, R. (org.). Aphid as crop pests.* 2nd ed. Wallingford: CABI, 2017. p. 398–425.

DIGILIO, M. C. *et al.* Host castration by *Aphidius ervi* venom proteins. **Journal of Insect Physiology**, London, v. 46, n. 6, p. 1041–1050, 2000.

DIXON, A. F. G.; HOWARD, M. T. Dispersal in Aphids, a problem in resource allocation. *In: DANTHANARAYANA, W. (ed.) Insect flight: dispersal and migration.* Berlin: Springer, 1986. (Proceedings in Life Sciences). p. 145–151. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-3-642-71155-8_10. Acesso em: 8 jan. 2024.

DU, Y. *et al.* Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 24, n. 8, p. 1355–1368, 1998.

EDWARDS, J. S. Defense by smear: supercooling in the cornicle wax of aphids. **Nature**, London, v. 211, n. 5044, p. 73–74, 1966.

ENGEL, E. *et al.* Oscillation, synchrony, and multi-factor patterns between cereal aphids and parasitoid populations in southern Brazil. **Bulletin of Entomological Research**, Wallingford, v. 112, n. 2, p. 143–150, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/S0007485321000729>. Acesso em: 8 jan. 2024.

ELLIOTT, N. C. *et al.* Parasitism, adult emergence, sex ratio, and size of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) on several aphid species. **The Great Lakes Entomologist**, East Lansing, v. 27, n. 3, p. 137-142, 1994. Disponível em: <https://doi.org/10.22543/0090-0222.1852>. Acesso em: 10 jan. 2024.

FALABELLA, P. *et al.* A γ -glutamyl transpeptidase of *Aphidius ervi* venom induces apoptosis in the ovaries of host aphids. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, Oxford, v. 37, n. 5, p. 453-465, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2007.02.005>. Acesso em: 11 jan. 2024.

FALABELLA, P. *et al.* *Aphidius ervi* teratocytes release an extracellular enolase. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, Oxford, v. 39, n. 11, p. 801-813, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2009.09.005>. Acesso em: 10 jan. 2024.

FALABELLA, P.; TREMBLAY, E.; PENNACCHIO, F. Host regulation by the aphid parasitoid *Aphidius ervi*: the role of teratocytes. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 97, n. 1, p. 1-9, 2000.

FAO – FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS. **FAO cereal supply and demand brief**. Rome: FAO, 2023. Disponível em: <https://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/en>. Acesso em: 8 jan. 2024.

FERERES, A. Aphid behavior and the transmission of noncirculative viruses. *In*: BROWN, J. K. (org.). **Vector-mediated transmission of plant pathogens**. St. Paul: The American Phytopathological Society, 2016. cap. 3, p. 31-45.

FERRARI, J. *et al.* Clonal variation and covariation in aphid resistance to parasitoids and a pathogen. **Evolution**, Lancaster, v. 55, n. 9, p. 1805-1814, 2001. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00829.x>. Acesso em: 11 jan. 2024.

GASSEN, D. N.; TAMBASCO, F. J. Controle biológico dos pulgões do trigo no Brasil. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 9, n. 104, p. 49-51, 1983.

GOURMET, C. *et al.* Use of imidacloprid as a seed-treatment insecticide to control barley yellow dwarf virus (BYDV) in oat and wheat. **Plant Disease**, St. Paul, v. 80, n. 2, p. 136-141, 1996. Disponível em: https://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1996Abstracts/PD_80_136.htm. Acesso em: 10 jan. 2024.

GRASSWITZ, T. R. Contact kairomones mediating the foraging behavior of the aphid hyperparasitoid *Alloxysta victrix* (Westwood) (Hymenoptera: Charipidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 11, n. 4, p. 539-548, 1998.

GRAZIA, J. *et al.* Hemiptera. *In*: CONSTANTINO, R. **Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia**. Ribeirão Preto: Holos, 2012. p. 348-405.

- GUERRIERI, E. *et al.* Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 25, n. 6, p. 1247–1261, 1999.
- GULLAN, P. J. CRANSTON, P. S. **The insects: an outline of entomology**. 5th ed. Oxford: John Wiley, 2014.
- HALBERT, S.; VOEGTLIN, D. Biology and taxonomy of vectors of barley yellow dwarf viruses. *In*: D'ARCY, C. J.; BURNETT, P. A. (org.). **Barley yellow dwarf: 40 years of progress**. Minnesota: The American Phytopathological Society, 1995. v. 40. p. 217–258.
- HOFVANG, T.; HÅGVAR, E. B. Duration of development and longevity in *Aphidius ervi* and *Aphidius platensis* [Hym.: Aphidiidae], two parasites of *Myzus persicae* [Hom.: Aphididae]. **Entomophaga**, Dordrecht, v. 20, n. 1, p. 11–22, 1975.
- HUFBAUER, R. A.; VIA, S. Evolution of an aphid-parasitoid interaction: variation in resistance to parasitism among aphid populations specialized on different plants. **Evolution**, Lancaster, v. 53, n. 5, p. 1435–1445, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1999.tb05408.x>. Acesso em: 11 jan. 2024.
- KAISER, M. C. **Transgenerational fecundity compensation and post-parasitism reproduction by aphids in response to their parasitoids**. 2017. Thesis (Philosophy Doctor) – Faculty of University of Minnesota, [Minneapolis], 2017.
- KAISER, M. C.; HEIMPEL, G. E. Parasitoid-induced transgenerational fecundity compensation in an aphid. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 159, n. 2, p. 197–206, 2016.
- KAMBHAMPATI, S.; MACKAUER, M. Multivariate assessment of inter-and intraspecific variation in performance criteria of several pea aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae). **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 82, n. 3, p. 314–324, 1989.
- KOPPERT. **Aphipar**. [The Netherlands]: Koppert, 2024. Disponível em: <https://www.koppert.com/aphipar/>. Acesso em: 10 jan. 2024.
- LAU, D. *et al.* Advances in understanding the biology and epidemiology of barley yellow dwarf virus (BYDV). *In*: OLIVER, R. (org.). **Achieving durable disease resistance in cereals**. Cambridge: Burleigh Dodds Science, 2021. p. 1–39.
- LAU, D. *et al.* Historical and contemporary perspectives on the biological control of aphids on winter cereals by parasitoids in South America. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 52, 1, p. 172–188, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s13744-022-01013-1>. Acesso em: 9 jan. 2024
- LAU, D. *et al.* **Ocorrência do Barley/Cereal yellow dwarf virus e seus vetores em cereais de inverno no Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e Mato**

Grosso do Sul em 2008. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2009. (Comunicado técnico, 256). Disponível em: http://www.cnpt.embrapa.br/biblio/co/p_co256.htm. Acesso em: 9 jan. 2024.

LAU, D.; MAR, T. B.; CASTRO R. L. D. **Reação ao BYDV-PAV de cultivares de trigo de ensaio estadual do Rio Grande do Sul, em 2021.** Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2022. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 103). Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/doc/1142521/1/BPD-online-103-Douglas.pdf>. Acesso em: 9 jan. 2024.

LE LANN, C. *et al.* Comparing resource exploitation and allocation of two closely related aphid parasitoids sharing the same host. **Evolutionary Ecology**, Berlin, v. 26, n. 1, p. 79–94, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10682-011-9498-2>. Acesso em: 10 jan. 2024.

LE RALEC, A. *et al.* Evolutionary ecology of the interactions between aphids and their parasitoids. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, v. 333, n. 6/7, p. 554–565, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.03.010>. Acesso em: 11 jan. 2024.

LEVENTHAL, G. E.; DÜNNER, R. P.; BARRIBEAU, S. M. Delayed virulence and limited costs promote fecundity compensation upon infection. **The American Naturalist**, Chicago, v. 183, n. 4, p. 480–493, 2014. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.4md5s>. Acesso em: 11 jan. 2024.

LI, S. *et al.* Pea aphid clonal resistance to the endophagous parasitoid *Aphidius ervi*. **Journal of Insect Physiology**, London, v. 48, n. 10, p. 971–980, 2002.

LIN, L. A.; IVES, A. R. The effect of parasitoid host-size preference on host population growth rates: an example of *Aphidius colemani* and *Aphis glycines*. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 28, n. 5, p. 542–550, 2003.

LOUÂPRE, P.; LE LANN, C.; HANCE, T. When parasitoids deal with the spatial distribution of their hosts: consequences for both partners. **Insect Science**, Amsterdam, v. 26, n. 5, p. 923–931, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.1258>. Acesso em: 11 jan. 2024.

LOXDALE, H. D. *et al.* Population genetic issues: new insights using conventional molecular markers and genomics tools. *In*: VAN EMDEN, H. F.; HARRINGTON, R. (org.). **Aphids as crop pests**. 2nd ed. Oxfordshire: CABI, 2017. v. 1, p. 50–80.

ŁUKASIK, P. *et al.* The diversity and fitness effects of infection with facultative endosymbionts in the grain aphid, *Sitobion avenae*. **Oecologia**, Berlin, v. 173, n. 3, p. 985–996, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2660-5>. Acesso em: 11 jan. 2024.

MACKAUER, M.; MICHAUD, J. P.; VÖLKL, W. Invitation paper: C.P.

Alexander Fund: host choice by aphidiid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae): host recognition, host quality, and host value. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 128, n. 6, p. 959–980, 1996.

MACKAUER, M.; SEQUEIRA, R.; OTTO, M. Growth and development in parasitoid wasps: adaptation to variable host resources. *In*: DETTNER, K.; BAUER, G.; VÖLKL, W. (org.). **Vertical food web interactions: evolutionary patterns and driving forces**. Berlin: Springer, 1997. p. 191–203.

MACKAUER, M.; VÖLKL, W. Brood-size and sex-ratio variation in field populations of three species of solitary aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). **Oecologia**, Berlin, v. 131, n. 2, p. 296–305, 2002.

MATHERS, T. C. *et al.* Rapid transcriptional plasticity of duplicated gene clusters enables a clonally reproducing aphid to colonise diverse plant species. **Genome Biology**, London, v. 18, n. 1, [art.] 27, [p. 1-20], 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/s13059-016-1145-3>. Acesso em: 11 jan. 2024.

MATTHEWS, R. W.; MATTHEWS, J. R. **Insect behavior**. 2nd ed. Dordrecht: Springer, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-90-481-2389-6>. Acesso em: 11 jan. 2024.

MICHAUD, J. P.; MACKAUER, M. The use of visual cues in host evaluation by aphidiid wasps: I. Comparison between three *Aphidius* parasitoids of the pea aphid. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 70, n. 3, p. 273-283, 1994.

MILLER, P.; LEE, T. **Evaluation of the *Aphidius colemani* - *Rhopalosiphum padi* banker plant system in greenhouse biological control**. 2018. Thesis (Doctoral of Philosophy) - Faculty of the Graduate College, Oklahoma State University, Stillwater, 2018.

MÖLCK, G.; MICHA, S. G.; WYSS, U. Attraction to odour of infested plants and learning behaviour in the aphid parasitoid *Aphelinus abdominalis*. **Journal of Plant Diseases and Protection**, Berlin, v. 106, n. 6, p. 557–567, 1999.

MORRIS, R. J.; MULLER, C. B.; GODFRAY, H. C. J. Field experiments testing for apparent competition between primary parasitoids mediated by secondary parasitoids. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 70, n. 2, p. 301–309, 2001.

OLIVER, K. M. *et al.* Bacteriophages encode factors required for protection in a symbiotic mutualism. **Science**, Washington, DC, v. 325, n. 5943, p. 992–994, 2009. Disponível em: <https://www.science.org/doi/10.1126/science.1174463>. Acesso em: 11 jan. 2024.

OLIVER, K. M. *et al.* Parasitic wasp responses to symbiont-based defense in aphids. **BMC Biology**, London, v. 10, n. 1, [art.] 11, 2012.

OLIVER, K. M.; HIGASHI, C. H. Variations on a protective theme: *Hamiltonella defensa* infections in aphids variably impact parasitoid success. **Current Opinion**

in **Insect Science**, Amsterdam, v. 32, p. 1–7, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.08.009>. Acesso em: 11 jan. 2024.

OUTREMAN, Y. *et al.* Effects of within-and among-patch experiences on the patch - leaving decision rules in an insect parasitoid. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Berlin, v. 58, n. 2, p. 208–217, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00265-004-0895-1>. Acesso em: 11 jan. 2024.

ÖZDER, N. Development and fecundity of *Sitobion avenae* on some wheat cultivars under laboratory conditions. **Phytoparasitica**, Bet Dagan, v. 30, n. 4, p. 434–436, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/BF02979692>. Acesso em: 8 jan. 2024.

PARIZOTO, G. *et al.* Barley yellow dwarf virus-PAV in Brazil: seasonal fluctuation and biological characteristics. **Tropical Plant Pathology**, Brasília, DF, v. 38, n. 1, p. 11-19, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S1982-56762013000100002>. Acesso em: 8 jan. 2024.

PARRA, J. R. P. *et al.* Controle biológico: terminologia. In: PARRA, J. R. P. *et al.* (ed.). **Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores**. São Paulo: Manole, 2002. cap. 1, p. 1-16.

PENNACCHIO, F.; MANCINI, D. Aphid parasitoid venom and its role in host regulation. In: BECKAGE, N. E.; DREZEN, J-M. (ed.). **Parasitoid viroses: symbionts and pathogens**. London: Elsevier, 2012. cap. 20, p. 247–254. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384858-1.00020-5>. Acesso em: 11 jan. 2024.

PENNACCHIO, F.; STRAND, M. R. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. **Annual Review Entomology**, Palo Alto, v. 51, p. 233–258, 2006.

PEREIRA, P. R. V. *et al.* Manejo de insetos-praga. In: BORÉM, A.; SCHEEREN, P. L. (org.). **Trigo: do plantio à colheita**. Viçosa: UFV, 2015. p. 182–202.

PEREIRA, P. R. V. S.; SALVADORI, J. R.; LAU, D. **Identificação de adultos ápteros e alados das principais espécies de afídeos (Hemiptera: Aphididae) associadas a cereais de inverno no Brasil**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2009. (Comunicado técnico, 258). Disponível em: <https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/823023/1/pco258.pdf>. Acesso em: 8 jan. 2024.

PUNGERL, N. B. Host preferences of *Aphidius* (Hymenoptera: Aphidiidae) populations parasitising pea and cereal aphids (Hemiptera: Aphididae). **Bulletin of Entomological Research**, London, v. 74, n. 1, p. 153–162, 1984.

RÄSÄNEN, K.; KRUK, L. E. B. Maternal effects and evolution at ecological timescales. **Functional Ecology**, Oxford, v. 21, n. 3, p. 408-421, 2007. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01246.x>. Acesso em: 11 jan. 2024.

- REBONATTO, A.; SALVADORI, J. R.; LAU, D. Temporal changes in cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) populations in northern Rio Grande do Sul, Brazil. **Journal of Agricultural Science**, Toronto, v. 7, n. 10, p. 71-78, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.5539/jas.v7n10p71>. Acesso em: 8 jan. 2024.
- REHMAN, A.; POWELL, W. Host selection behaviour of aphid parasitoids (Aphidiidae: Hymenoptera). **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, Nairobi, v. 2, n. 10, p. 299–311, 2010.
- ROYER, T. A. *et al.* Economic evaluation of the effects of planting date and application rate of imidacloprid for management of cereal aphids and barley yellow dwarf in winter wheat. **Journal Economic Entomology**, College Park, v. 98, n. 1, p. 95–102, 2005.
- SALVADORI, J. R.; SALLES, L. A. B. Controle biológico dos pulgões do trigo. In: PARRA, J. R. P. *et al.* (ed.). **Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores**. São Paulo: Manole, 2002. cap. 26, p. 427-447.
- SALVADORI, J.; TONET, G. **Manejo integrado dos pulgões de trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2001. (Embrapa Trigo. Documentos, 34). Disponível em: [https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/820438/1/Manejo integrado dos pulgões de trigo.pdf](https://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/infoteca/bitstream/doc/820438/1/Manejo%20integrado%20dos%20pulg%C3%B5es%20de%20trigo.pdf). Acesso em: 8 jan. 2024.
- SANDROCK, C.; SCHIRRMEISTER, B. E.; VORBURGER, C. Evolution of reproductive mode variation and host associations in a sexual-asexual complex of aphid parasitoids. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 11, n. 1, p. 1–20, 2011.
- SANTOS, C. D. R. D. *et al.* Aphid-parasitoids trophic relationship in a cereal crop succession system: population oscillation and food webs. **Agricultural and Forest Entomology**, Oxford, v. 24, n. 4, p. 516–530, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/afe.12513>. Acesso em: 10 jan. 2024.
- SANTOS, C. D. R. D. **Parasitoides de afídeos de cereais no planalto do Rio Grande do Sul: aspectos taxonômicos e populacionais**. 2020. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia, área de concentração Fitossanidade) - Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2020.
- SANTOS, C. D. R. D. *et al.* Taxonomic status and population oscillations of *Aphidius colemani* species group (Hymenoptera: Braconidae) in Southern Brazil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 48, n. 6, p. 983–991, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00716-2>. Acesso em: 10 jan. 2024.
- SASAKI, A.; GODFRAY, H. C. J. A model for the coevolution of resistance and virulence in coupled host–parasitoid interactions. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, London, v. 266, n. 1418, p. 455–463, 1999.

SCHEEREN, P. L.; CASTRO, R. L.; CAIERÃO, E. Botânica, morfologia e descrição fenotípica. In: BORÉM, A.; SCHEEREN, P. L. (org.). **Trigo: do plantio à colheita**. Viçosa, MG: UFV, 2015. p. 35–55.

SCHMID, M. *et al.* Development, specificity and sublethal effects of symbiont-conferred resistance to parasitoids in aphids. **Functional Ecology**, Oxford, v. 26, n. 1, p. 207–215, 2012.

SEQUEIRA, R.; MACKAUER, M. Nutritional ecology of an insect host-parasitoid association: the pea aphid-*Aphidius ervi* system. **Ecology**, Washington, DC, v. 73, n. 1, p. 183–189, 1992.

SILVA, S. G. *et al.* Effects of essential oils from the Brazilian pepper tree, eucalyptus and citronella on brassica aphids *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) and their parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Plant Protection Research**, Poznań, v. 63, n. 3, p. 286-296, 2023. Disponível em: <https://10.24425/jppr.2023.146879>. Acesso em: 10 jan. 2024.

SHIMADA, M.; ISHII, Y.; SHIBAO, H. Rapid adaptation: a new dimension for evolutionary perspectives in ecology. **Population Ecology**, Tokyo, v. 52, p. 5-14, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0187-8>. Acesso em: 11 jan. 2024.

SHIROTA, Y. *et al.* Biology of *Aphidius rhopalosiphi*, a parasitoid of cereal aphids. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 34, n. 1, p. 27–34, 1983. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1983.tb03286.x>. Acesso em: 10 jan. 2024.

SOUZA, I. L. *et al.* A parasitoid's dilemma between food and host resources: the role of volatiles from nectar-providing marigolds and host-infested plants attracting *Aphidius platensis*. **The Science of Nature**, Berlin, v. 109, n. 9, p. 1-13, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00114-021-01780-8>. Acesso em: 10 jan. 2024.

SRINIVASAN, D. G.; BRISSON, J. A. Aphids: a model for polyphenism and epigenetics. **Genetics Research International**, Cairo, v. 2, p. 1–12, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1155/2012/431531>. Acesso em: 10 jan. 2024.

STARÝ, P.; POSPÍŠIL, J.; NĚMEC, V. Integration of olfactometry and electrophoresis in the analysis of aphid parasitoid biotypes (Hym., Aphidiidae). **Journal of Applied Entomology**, Berlin, v. 99, n. 1/5, p. 476–482, 1985. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1985.tb02014.x>. Acesso em: 11 jan. 2024.

STARÝ, P.; SAMPAIO, M. V.; BUENO, V. H. P. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) and their associations related to biological control in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 51, n. 1, p. 107-118, 2007.

STARÝ, P. Aphelinidae. In: MINKS, A. K.; HARREWIJN, P. (ed.). **Aphids: their biology, natural enemies and control**. Amsterdam: Elsevier, 1989a. p. 185-187.

STARÝ, P. Aphidiidae. In: MINKS, A. K.; HARREWIJN, P. (ed.). **Aphids: their biology, natural enemies and control**. Amsterdam: Elsevier, 1989b. p. 171-182.

STARÝ, P.; SCHLINGER, E. I. Biology and host relationships. In: STARÝ, P.; SCHLINGER, E. I. (org.). **A revision of the far east Asian Aphidiidae (Hymenoptera)**. Dordrecht: Springer, 1967. p. 3.

STEMPKOWSKI, L. A. *et al.* Viroses em trigo no Brasil: uma visão histórica. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, Brasília, DF, v. 28, p. 102–135, 2022. Disponível em: <https://10.31976/0104-038321v280005>. Acesso em: 10 jan. 2024.

STILMANT, D. Differential impact of three *Sitobion avenae* parasitoids. **Norwegian Journal of Agricultural Sciences**, Norway, p. 89–99, 1994. Suppl. 16. Disponível em: <https://nmbu.brage.unit.no/nmbu-xmlui/bitstream/handle/11250/3007527/Norwegian%20Journal%20of%20Agricultural%20Sciences%20-%20Supplement%20No%2016%201994.pdf?sequence=1#page=91>. Acesso em: 10 jan. 2024.

STILMANT, D. *et al.* Host specialization in habitat specialists and generalists. **Oecologia**, Berlin, v. 156, n. 4, p. 905–912, 2008. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1036-8>. Acesso em: 10 jan. 2024.

STOETZER, A. *et al.* Protective effect and economic impact of insecticide application methods on barley. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 49, n. 3, p. 153–162, 2014.

STORECK, A. *et al.* The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid *Aphidius colemani*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 97, n. 1, p. 41–46, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2000.00714.x>. Acesso em: 11 jan. 2024.

TARDIEUX, I.; RABASSE, J. M. Host–parasite interrelationships in the case of *Aphidius colemani*. In: HODEK, I. (ed.). **Ecology of Aphidophaga**. Prague: Academia, 1986. p. 125–130.

TENTELIER, C.; DESOUHANT, E.; FAUVERGUE, X. Habitat assessment by parasitoids: mechanisms for patch use behavior. **Behavioral Ecology**, New York, v. 17, n. 4, p. 515–521, 2006.

THOMPSON, J. N. **The coevolutionary process**. Chicago: Chicago University Press, 2009. Disponível em: <https://www.degruyter.com/document/doi/10.7208/9780226797670/html>. Acesso em: 11 jan. 2024.

TOFANGSAZI, N. *et al.* Temperature-dependent life history of *Schizaphis graminum* on barley. **Bulletin of Insectology**, Bologna, v. 63, n. 1, p. 79-84, 2010.

TOMANOVIĆ, Ž. *et al.* The relationship between molecular variation and variation in the wing shape of three aphid parasitoid species: *Aphidius uzbekistanicus* Luzhetzki, *Aphidius rhopalosiphi* De Stefani Perez and *Aphidius avenaphis* (Fitch) (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). **Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology**, Amsterdam v. 252, n. 1, p. 41-47, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2012.03.003>. Acesso em: 10 jan. 2024.

TOMANOVIĆ, Ž. *et al.* Molecular and morphological variability within the *Aphidius colemani* group with redescription of *Aphidius platensis* Brethes (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). **Bulletin of Entomological Research**, Wallingford, v. 104, n. 5, p. 552-565, 2014.

TURLINGS, T. C. *et al.* Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In: PAPA, D. R.; LEWIS, A. C. (ed.). **Insect learning: ecology and evolutionary perspectives**. Boston: Springer, 1993. p. 51-78. Disponível em: https://doi.org/10.1007/978-1-4615-2814-2_3. Acesso em: 11 jan. 2024.

TYLIANAKIS, J. M.; DIDHAM, R. K.; WRATTEN, S. D. Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. **Ecology**, Washington, DC, v. 85, n. 3, p. 658-666, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1890/03-0222>. Acesso em: 10 jan. 2024.

URIEL, Y.; ABRAM, P. K.; GRIES, G. Parasitoid pressure does not elicit defensive polyphenism in the green peach aphid. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 46, n. 3, p. 668-676, 2021.

VAN ALPHEN, J. J. M.; JERVIS, M. A. Foraging Behaviour. In: JERVIS, M.; KIDD, N. (org.). **Insect natural enemies: practical approaches to their study and evaluation**. Dordrecht: Springer, 1996. p. 1-62.

VAN EMDEN, H. F. *et al.* Plant chemistry and aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae): imprinting and memory. **European Journal Entomological**, Ceske Budejovice, v. 105, n. 3, p. 477-483, 2008.

VAN EMDEN, H. F.; HARRINGTON, R. **Aphids as crop pests**. 2nd ed. Wallingford: CABI, 2017.

VELLICHIRAMMAL, N. N. *et al.* Ecdysone signaling underlies the pea aphid transgenerational wing polyphenism. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, London, v. 114, n. 6, p. 1419-1423, 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1073/pnas.1617640114>. Acesso em: 11 jan. 2023.

VET, L. E. M.; DICKE, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 37, n. 1, p. 141-172, 1992. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001041>. Acesso em: 11 jan. 2023.

VILLAGRA, C.; RAMÍREZ, C. C.; NIEMEYER, H. M. Antipredator responses of aphids to parasitoids change as a function of aphid physiological state. **Animal Behaviour**, London, v. 64, n. 5, p. 677-683, 2002.

VILLANUEVAB, J. R.; STRONG, F. E. Laboratory studies on the biology of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphidae). **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 57, n. 5, p. 609-613, 1964.

VINSON, S. B. The general host selection behavior of parasitoid hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. **Biological Control**, Orlando, v. 11, n. 2, p. 79-96, 1998.

VINSON, S. B.; IWANTSCH, G. F. Host regulation by insect parasitoids. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 55, n. 2, p. 143-165, 1980.

VÖLKL, W. Searching at different spatial scales: the foraging behaviour of the aphid parasitoid *Aphidius rosae* in rose bushes. **Oecologia**, Berlin, v. 100, n. 1, p. 177-183, 1994.

VON BURG, S. *et al.* Genetic variation and covariation of susceptibility to parasitoids in the aphid *Myzus persicae*: no evidence for trade-offs. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 275, n. 1638, p. 1089-1094, 2008.

VORBURGER, C. The evolutionary ecology of symbiont-conferred resistance to parasitoids in aphids. **Insect science**, Amsterdam, v. 21, n. 3, p. 251-264, 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12067>. Acesso em: 11 jan. 2024.

WEBB, B. A. *et al.* Polydnavirus genomes reflect their dual roles as mutualists and pathogens. **Virology**, New York, v. 347, n. 1, p. 160-174, 2006. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.virol.2005.11.010>. Acesso em: 11 jan. 2024.

WESSNITZER, J.; WEBB, B. Multimodal sensory integration in insects—towards insect brain control architectures. **Bioinspiration & Biomimetics**, Bristol, v. 1, n. 3, p. 63-75, 2006.

WHITFIELD, J. B.; ASGARI, S. Virus or not? Phylogenetics of polydnaviruses and their wasp carriers. **Journal of Insect Physiology**, London v. 49, n. 5, p. 397-405, 2003.

WIEST, R. *et al.* Population growth of *Rhopalosiphum padi* under different thermal regimes: an agent-based model approach. **Agricultural and Forest Entomology**, Oxford, v. 23, n. 1, p. 59-69, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/afe.12404>. Acesso em: 8 jan. 2024.

WOLF, J. B.; WADE, M. J. What are maternal effects (and what are they not)? **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 364, n. 1520, p. 1107-1115, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0238>. Acesso em: 11 jan. 2024.

WRIGHT, C. *et al.* *Aphelinus nigritus*-induced transgenerational fecundity compensation in parasitized *Melanaphis sorghi*. **Ecological Entomology**, Oxford, v. 47, n. 6, p. 967-980, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/een.13185>. Acesso em: 11 jan. 2024.

WU, G. M. *et al.* Altruistic defence behaviours in aphids. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 10, n. 1, p. 1–10, 2010. Disponível em: <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-19>. Acesso em: 11 jan. 2024.

ZHOU, X.; CARTER, N. Effects of temperature, feeding position and crop growth stage on the population dynamics of the rose grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). **Annals of Applied Biology**, Warwickshire, v. 121, n. 1, p. 27–37, 1992.

ZUÑIGA-SALINAS, E. S. **Controle biológico dos afídeos do trigo (Homoptera: Aphididae) por meio de parasitoides no planalto médio do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1982. Tese (Doutorado em Entomologia) – Programa de Pós-Graduação em Ciências, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1982.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26

3 ARTIGO 1

Can parasitoid strain from different hosts and over four generations modify the chemotactic behavior and parasitism of *Aphidius platensis*? *

*Artigo submetido para o periódico *Entomologia Experimentalis et Applicata* - Conteúdo de artigo submetido, respeitando os Direitos Autorais e Direitos de Copyright dos autores e editoras

27 **ABSTRACT**

28 *Aphidius platensis* (Ap) is a parasitoid of cereal aphids. Its foraging, recognition, and host
29 acceptance processes may be related to chemical cues inherited from the host during
30 development. This study aimed to evaluate the influence of the maternal host, i.e.,
31 *Rhopalosiphum padi* (Rp), *Schizaphis graminum* (Sg) (from the Aphidini tribe),
32 *Metopolophium dirhodum* (Md), and *Sitobion avenae* (from the Macrosiphini tribe) on
33 parasitism and chemotactic responses of *A. platensis*. Parasitism by Ap was investigated
34 in choice and non-choice bioassays along four generations. Chemotaxis experiments were
35 conducted in a four-armed olfactometer with two Ap strains, one from SgLab Strain and
36 another from RpF4 (Rp from fourth generation) Strain, both exposed to four aphids'
37 species simultaneously. The highest rates of parasitism by *A. platensis* (SgLab –
38 laboratory rearing), in both choice and no-choice tests, were observed on *S. graminum*,
39 followed by *R. padi* and *S. avenae*. No parasitized hosts were found in *M. dirhodum*.
40 Furthermore, this species exhibited a stronger attraction to the odors emitted by *S.*
41 *graminum*. However, after the third generation on *R. padi* (RpF4), Ap altered its behavior,
42 displaying a preference for this host over *S. graminum*, both in terms of parasitism and
43 chemotactic responses. In conclusion, *A. platensis* showed a preference for hosts within
44 the Aphidini tribe, indicating innate affinities. Nevertheless, its preference, within this
45 tribe, can be modified based on the chemical cues inherited from the host during
46 development.

47

48 Keywords: parasitoids; chemical legacy; preference; biological control; development
49 host.

50

51

52

53

54

55

56

57

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

4 ARTIGO 2

68

69 **Behavioral strategies of *Aphidius platensis* and winter cereal aphids associated with**
70 **parasitism***

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85

86 *Artigo formatado conforme as normas do periódico *Ethology, Ecology and Evolution* -

87 Conteúdo de artigo que será submetido ou publicado, respeitando os Direitos Autorais e

88 Direitos de Copyright dos autores e editoras

89 **ABSTRACT**

90 Aphids that infest cereal crops employ varied survival strategies, including behavioral
91 defenses to avoid parasitism. The Aphidiinae subfamily, particularly *Aphidius platensis*,
92 plays a crucial role as a parasitoid in controlling cereal aphids. There is a lack of
93 information on the behavioral aspects associated with aphids and parasitoids, as well as
94 their impact on parasitism rates. This study aimed to observe the apterous adult's behavior
95 of *Rhopalosiphum padi*, *Schizaphis graminum*, *Metopolophium dirhodum*, and *Sitobion*
96 *avenae* and its parasitoid (*Aphidius platensis*) when exposed to each other and evaluate
97 how these interactions reflect on parasitism rates. The behaviors were recorded (5 min)
98 and analyzed using BORIS software. Parasitism rates were assessed by examining the
99 presence of larvae and mummies. *Schizaphis graminum* was the highest recognized and
100 accepted aphid species by *A. platensis*, with 95% of parasitism, followed by *R. padi*
101 (68.3%), despite its ability to escape (walking) and *S. avenae* (13.2%) although its kick
102 behavior. *Metopolophium dirhodum*, with minimal kicking, was not parasitized. Our
103 results showed that the parasitoid tends to be more aggressive (mainly probing and
104 parasitizing) towards the host with it has greatest parasitism (*S. graminum*). Aphid
105 defensive behaviors were not sufficient to defend themselves, since parasitoid attack were
106 similar in those that walk and kick more often. We observed that the parasitoid *A.*
107 *platensis* had similar behavior for suitable and unsuitable hosts. In this sense, our work
108 provides new information that can contribute to a better understanding of these
109 interactions, which are relevant for the biological control of aphids in winter cereals.

110

111 **Key words:** ethogram; behavior, parasitoid-host interactions, Aphidiinae, Macrosiphini,
112 Aphidini.

113

114

115

116

117

118

119

120

121

122

123

124

125

126

127

128

129

130

131

132

133

134

135

136

137

138

139

140

141

142

143

5 ARTIGO 3 (Nota Científica)

144

145

Endosymbionts screening in cereal aphids and
parasitism in *Metopolophium dirhodum**

146

147

148

149

150

151

152

153

154

155

156

157

158

159

160

161

162 *Texto formatado conforme as normas do periódico *Ecological Entomology* - Conteúdo

163 de artigo que será submetido ou publicado, respeitando os Direitos Autorais e Direitos de

164 Copyright dos autores e editoras

165 **Abstract:** We investigated the role of facultative endosymbionts, in shaping the
166 interactions between cereal aphids (*Rhopalosiphum padi*, *Schizaphis graminum*,
167 *Metopolophium dirhodum*, and *Sitobion avenae*) and their parasitoids, *Aphidius platensis*
168 and *Aphidius rhopalosiphi*. Aphids serve as hosts for parasitoids, which play a crucial
169 role in the ecological dynamics of wheat fields in the subtropical region of South America.
170 Our research focused on screening endosymbionts on cereal aphids and the consequent
171 effects on parasitism. Facultative endosymbionts, *Hamiltonella defensa*, *Regiella*
172 *insecticola*, and *Serratia symbiotica*, were screened and sequenced in cereal aphids
173 through DNA analysis. The investigation revealed the exclusive presence of *H. defensa*
174 in *M. dirhodum*. The sequence analysis confirmed its potential role in conferring
175 resistance against the parasitoid *Aphidius platensis* while *A. rhopalosiphi* still parasitized
176 *M. dirhodum*. The results showed that strains of *H. defensa* can provide protection
177 against specific parasitoid species. Our findings contribute to understanding the intricate
178 relationships within cereal aphids and parasitoids on its food webs, highlighting the role
179 of specific endosymbionts in influencing parasitism outcomes and possibly promoting
180 food web specialization. Thus, it is relevant to consider symbiotic interactions associated
181 with ecological defenses, particularly in the context of biological control of aphids, as
182 strategy in agricultural pest management.

183
184

185 **Key words:** parasitoid host range; endosymbiont-mediated resistance; trophic
186 interactions; aphid defense mechanisms; parasitism dynamics.

187

188

189

190

191

192

193

194

195

196

197

198

199

200

201

202

203

204

205

6 ARTIGO 4

206

207 Transgenerational effects of *Aphidius platensis* on *Schizaphis graminum**

208

209

210

211

212

213

214

215

216

217

218

219

220

221

222

223 *Texto formatado conforme as normas do periódico *Ecological Entomology* - Conteúdo

224 de artigo que será submetido ou publicado, respeitando os Direitos Autorais e Direitos de

225 Copyright dos autores e editoras

226 **Abstract:** Koinobiont parasitoids like *Aphidius platensis* (Hymenoptera: Braconidae) can
227 manipulate the development of aphids like *Schizaphis graminum* (Hemiptera: Aphididae)
228 to benefit their own offspring. On the other hand, aphids may employ diverse defensive
229 strategies, including increased reproductive investment, known as fecundity
230 compensation and/or polyphenism, such as the production of winged adults, both in
231 response to perceived threats. This study aimed to investigate whether generations of
232 *S. graminum* successively exposed to the parasitoid *A. platensis* present changes in
233 parasitism rates and offspring production. We observed aphids subjected to two
234 treatments: with parasitoid exposure (AWP) and without (AW/OP) across four
235 generations. Parasitism rates declined over generations, implying that parasitism probably
236 triggers a physiological change in the aphid, which impairs the larval development of the
237 parasitoid. In all generations, AW/OP aphids had a higher reproduction rate compared to
238 AWP, indicating that no maternal investments were found. AW/OP produced more
239 nymphs and winged adults than AWP, so it seems that there was induction of aphid's
240 polyphenism in the presence of *A. platensis*. Our results suggest that *S. graminum*
241 defenses against parasitism can evolve rapidly over generations in response to pressure
242 from *A. platensis*, which was the main transgenerational effect observed.

243
244 **Keywords:** aphid-parasitoid interaction, maternal-effects, parasitoid pressure, aphid
245 defense, polyphenism.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O primeiro trabalho desta Tese buscou compreender a influência materna de diferentes espécies hospedeiras no parasitismo e nas respostas quimiotáticas de *A. platensis*. Os resultados apresentados neste artigo evidenciaram a preferência inata de *A. platensis* por hospedeiros da tribo Aphidini (*R. padi* e *S. graminum*), destacando que *A. platensis* modificou o comportamento de busca dos pulgões dentro da tribo Aphidini, com base em pistas químicas herdadas do hospedeiro materno *R. padi*. Porém estes dados não foram suficientes para compreender por que o parasitismo em Macrosiphini (*M. dirhodum* e *S. avenae*) não ocorria como em Aphidini.

Desta forma, o segundo artigo aprofundou a compreensão das possíveis defesas comportamentais dos pulgões versus as estratégias de parasitismo de *A. platensis*. Comportamentos como chute e fuga dos afídeos, não impediram o ataque do parasitoide. Contudo, *S. graminum* foi o hospedeiro mais suscetível, com um parasitismo mais elevado (95%), seguido por *R. padi* (68,3%) e *S. avenae* (13,2%), sendo que *M. dirhodum* não foi parasitado.

Diante desta situação, o terceiro artigo (nota científica) buscou investigar os mecanismos de defesa relacionados à presença de endossimbiontes facultativos, como *Hamiltonella defensa*, *Regiella insecticola* e *Serratia symbiotica*, os quais poderiam

conferir proteção aos pulgões Macrosiphini, em uma relação mutualista contra *A. platensis*. *Hamiltonella defensa* foi registrada somente em *M. dirhodum*, desta forma a presença deste endossimbionte provavelmente conferiu proteção a este hospedeiro. As bactérias não foram observadas em *R. padi*, *S. graminum* e *S. avenae*, todos parasitados por *A. platensis*.

No quarto artigo analisamos se a espécie *S. graminum*, mais suscetível ao *A. platensis* poderia desenvolver algum mecanismo de defesa transgeracional em exposição sequencial ao parasitoide. Foi constatado que gerações sucessivas de *S. graminum* expostas a *A. platensis* apresentaram menores taxas de parasitismo.

Como base nestes resultados, gostaria de levantar algumas questões que contextualizem o possível impacto que as informações obtidas podem ter no estabelecimento de programas de controle biológico de afídeos com *A. platensis* em cereais de inverno.

- a) Foi possível constatar não somente a preferência de *A. platensis* por *R. padi* e *S. graminum* em relação aos Macrosiphini, mas também que o parasitoide tende a ser mais eficaz quando parasita hospedeiros no qual já se desenvolveu, sendo capaz de se adaptar a uma nova espécie de afídeo quando o materno não está presente, desde que esta seja próxima taxonomicamente, no nosso caso, da mesma tribo (Aphidini). Sendo assim, é importante saber quais hospedeiros são mais suscetíveis ao parasitismo e de que forma o parasitoide se ajusta ao meio, o que irá auxiliar na seleção de agentes de controle adequados à entomofauna de pulgões presentes na cultura em questão.
- b) Os comportamentos defensivos dos pulgões, como chutes e fuga (caminhar), não foram eficazes em protegê-los do ataque de *A. platensis*, já que este ataca indiscriminadamente os hospedeiros com estes comportamentos defensivos em

relação aos que não os têm. Neste caso, os comportamentos observados sugerem não ser o principal fator que irá impactar nas taxas de parasitismo, ou seja, parece não ser um critério relevante a ser levado em consideração por biofábricas e/ou produtor na escolha do parasitoide em relação a população de pulgões da área.

- c) O registro do endossimbionte *H. defensa* foi um dado muito interessante que nos possibilitou esclarecer a ausência de parasitismo em *M. dirhodum*, destacando a importância dos fatores microbianos na interação entre pulgões e seus parasitoides. Este resultado deixa claro porque não seria eficaz liberar somente *A. platensis* quando a diversidade de pulgões na área é grande, com afídeos de diferentes tribos. Compreender esses mecanismos pode abrir novas possibilidades para o controle biológico, buscando parasitoides com a capacidade de parasitar organismos aptos a transpor estas barreiras microbiológicas.
- d) A observação da influência transgeracional na resposta de *S. graminum* ao parasitoide destaca a complexidade das interações entre hospedeiros e seus parasitoides. Essa descoberta sugere que as populações de pulgões podem desenvolver resistência ao parasitismo em resposta à pressão de seleção, o que é crucial para prever e gerenciar a evolução da resistência.

Por fim, gostaria de comentar que este trabalho de Tese deu prosseguimento ao meu mestrado e possibilitou o esclarecimento de diversas questões que ficaram pendentes na minha dissertação, o que foi gratificante e relevante nesta linha de pesquisa que venho atuando. Espero que estas informações possam auxiliar em estratégias voltadas ao controle biológico de pulgões, não somente para agricultores orgânicos, mas para todos interessando em manejar agroecossistemas de uma forma mais racional e sustentável. Para concluir, sugiro a realização de mais estudos semelhantes envolvendo outras espécies de parasitoides que atacam os pulgões que colonizam não somente cereais de

inverno, mas qualquer planta cultivada, o que poderá fundamentar e viabilizar a produção e registro de parasitoides para controle de afídeos no Brasil.