



Governo do Estado de São Paulo
Secretaria de Agricultura e Abastecimento
Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios
Instituto Biológico



Documento Técnico 29 - Dezembro de 2016 - p.1 - 30



Foto: A. Raga

Semioquímicos em Moscas-das-frutas

Leonardo Tambones Galdino¹, Adalton Raga²

¹Engenheiro Agrônomo, Mestrando do Programa de Pós-Graduação em Sanidade, Segurança Alimentar e Ambiental no Agronegócio, Instituto Biológico, Campinas, SP

E-mail: leo_tambones@hotmail.com

²Engenheiro Agrônomo, Pesquisador Científico VI, Instituto Biológico, Campinas, SP.

E-mail: adalton@biologico.sp.gov.br

Moscas-das-frutas são insetos da Ordem Diptera e Família Tephritidae, cujas espécies estão representadas em todas as regiões do mundo, exceto na Antártida (WHITE; ELSON HARRIS, 1994). Atraentes de olfato são a base de todo sistema de detecção, monitoramento e controle de moscas-das-frutas (JANG; LIGHT, 1996; JONES; CASAGRANDE, 2000). Tefritídeos, de maneira geral, utilizam sinais químicos para intermediar as interações intra e interespecíficas (LIMA-MENDONÇA *et al.*, 2014).

Após décadas de pesquisa e desenvolvimento, feromônios e outros semioquímicos tornaram-se uma estratégia indispensável em programas de manejo de pragas agrícolas e vetores de doenças, sendo utilizados especialmente para os seguintes objetivos: 1) detecção e monitoramento populacional de insetos; 2) captura massal de insetos; 3) controle utilizando formulação combinada de semioquímicos e inseticida, e 4) interrupção de cópula com feromônios especialmente formulados (UJVÁRI *et al.*, 2000).

Em comparação com os vertebrados, os insetos revelam um uso mais intenso de substâncias químicas na sua comunicação. Esses compostos servem para muitas finalidades (GULLAN; CRANSTON, 2010), não se restringindo apenas a comportamentos vitais (alimentação e reprodução), mas também para uma melhor percepção do ambiente a sua volta (JANG *et al.*, 1997).

Semioquímicos são substâncias químicas que influenciam o comportamento ou iniciam processos fisiológicos, mas atuam apenas como sinais, não tendo efeito fisiológico direto além da interação com sistemas sensoriais (HICK *et al.*, 1999).

O termo semioquímico (Grego: *sêmeion*, marca ou sinal) foi proposto em 1971 por Law e Regnier para descrever as substâncias envolvidas nas interações químicas entre organismos. Os semioquímicos são subdivididos em dois grupos principais: feromônios e aleloquímicos, dependendo do tipo de interação: intra ou interespecífica, respectivamente (NORDLUND; LEWIS, 1976).

Feromônio é definido como uma substância secretada por um animal para o ambiente, que causa uma reação específica em outro membro ou outros membros da mesma espécie. Alguns dos tipos mais comuns são: marcadores de trilha, alarme, dispersão, territorialidade, oviposição, sincronização, agregação e sexuais (NORDLUND; LEWIS, 1976).

Ao contrário dos feromônios, os aleloquímicos são substâncias que envolvem interações químicas interespecíficas e podem provocar respostas em uma ou mais espécies diferentes daquela que o produziu. São divididos em quatro subgrupos: alomônios, cairomônios, sinomônios e apneumônios (LARA, 1991), cuja denominação está de acordo com a relação entre a espécie que emite o sinal químico e aquela beneficiada.

Aqueles aleloquímicos que beneficiam o receptor são desvantajosos ao produtor são denominados cairomônios. Os alomônios conferem vantagem ao produtor, mudando o comportamento do receptor, ainda que não provoque efeito danoso neste último. Os sinomônios são substâncias que beneficiam o produtor e também o receptor. Apneumônio (do grego, *a-pneum*, sem respiração ou sem vida) é definido como uma substância emitida por uma matéria morta, que beneficia o receptor em detrimento de outra espécie que esteja nesta matéria morta (NORDLUND; LEWIS, 1976).

Uma substância particular pode agir como um feromônio intraespecífico e, dependendo das circunstâncias, pode também se enquadrar em todas as categorias de comunicação interespecífica, exceto como apneumônio (GULLAN; CRANSON, 2007).

SEMIOQUÍMICOS PRODUZIDOS POR PLANTAS

Os semioquímicos liberados pelas plantas são conhecidos por induzir uma vasta gama de respostas comportamentais nos insetos. Esses compostos, que incluem monoterpenos, sesquiterpenos, homoterpenos e compostos aromáticos, frequentemente são mecanismos utilizados pelas plantas para atrair predadores e parasitoides para as espécies pragas, reduzindo o dano causado (AGRAWAL, 2000). A concentração de compostos voláteis produzidos por plantas geralmente é baixa, sendo afetada por fatores como variedade, manejo e condições climáticas (VENDRAMINI; TRUGO, 2000).

Algumas espécies de insetos sequestram ou adquirem compostos da planta hospedeira e os utilizam como feromônios sexuais ou seus precursores. Frequentemente atuam como sinergistas ou melhoram a resposta de insetos a feromônios sexuais (BACHMANN, 2015). Compostos químicos de plantas podem também ter um efeito inibitório

ou repelente, interrompendo a resposta de insetos aos seus próprios feromônios. Em outros casos, compostos liberados por plantas, quando atacadas por insetos fitófagos, podem atrair predadores destes, servindo assim como mecanismo de defesa para a planta (REDDY; GUERRERO, 2004; BACHMANN, 2015). Em muitos casos, os compostos voláteis emitidos de folhas danificadas por insetos permitem aos parasitoides e predadores distinguirem entre plantas infestadas ou não infestadas, e além disso ajudam a localizar hospedeiros ou presas (AGRAWAL, 2000).

Na Tabela 1 são descritos alguns estímulos proporcionados por aleloquímicos produzidos por plantas, sendo este subgrupo de semioquímicos o responsável pelas relações interespecíficas de origem química.

A localização de hospedeiros é frequentemente resultado da obtenção de recursos químicos e/ou visuais. Isso implica que insetos conseguem detectar um hospedeiro durante o vôo, e também que a seleção do hospedeiro pode depender de uma de repelência (REDDY; GUERRERO, 2004). Da mesma forma, semioquímicos de plantas hospedeiras podem atrair machos de algumas espécies aumentando as chances destes encontrarem fêmeas, desempenhando um importante papel de intermediação, principalmente para espécies com uma gama restrita de hospedeiros (TAN; NISHIDA, 2011).

Tabela 1: Estímulos da planta que atuam no comportamento do inseto (LARA, 1991).

Estímulo	Efeito no comportamento
<u>Cairomônio</u>	<u>Favorável ao inseto</u>
Arrestante	Para ou torna vagaroso o movimento
Excitante	Induz a picada inicial, mordida, penetração ou oviposição
Estimulante da alimentação	Promove continuidade da alimentação
<u>Alomônio</u>	<u>Adverso ao inseto</u>
Repelente	Orienta em direção oposta à planta
Estimulante locomotor	Inicia ou acelera seu movimento
Supressor	Inibe a picada, mordida ou penetração inicial

As fêmeas copuladas da mosca-da-fruta *Bactrocera dorsalis* (Hendel) apresentaram comportamento de atratividade para semioquímicos da planta não hospedeira, denominada árvore-da-felicidade (*Polyscias guilfoylei*), extraídos com o solvente cloreto de metileno. A descoberta de semioquímicos de plantas não hospedeiras, que atraem fêmeas de moscas-das-frutas, não é um caso inesperado, já que muitos voláteis estão presentes em plantas, hospedeiras ou não, fornecendo aos insetos informações sobre o ambiente, modulando ou orientando melhor seu comportamento, ficando para os semioquímicos oriundos de frutos hospedeiros a função de caíromônio (JANG *et al.*, 1997).

A primeira identificação de uma substância química que modifica o comportamento de um inseto foi de um caíromônio denominado metil eugenol, que atrai machos da maioria das espécies de *Bactrocera*. Este composto foi identificado como responsável pela atratividade do capim-citronela (*Cymbopogon nardus*) e flores de papaia (*Colocasia antiquorum*) para espécies de *Bactrocera* (HOWLETT, 1915). Posteriormente, o mesmo composto foi confirmado como o atrativo mais potente para *Bactrocera dorsalis* (Hendel), quando comparado com 34 compostos químicos análogos (METCALF *et al.*, 1975). Desde então tem sido relatada a presença de metil eugenol em cerca de 450 espécies de plantas pertencentes a 80 famílias de 48 ordens (TAN; NISHIDA, 2011).

Além de compostos nitrogenados, ácido acético, álcoois, óleos essenciais como p-cimeno e limoneno, são compostos amplamente citados na literatura com atratividade a moscas-das-frutas, sendo efeitos sobre espécies de moscas-das-frutas cada vez mais conhecidos (HERNÁNDEZ-SÁNCHEZ *et al.*, 2001; FRANCO *et al.*, 2004). A competição por cópula aumentou em machos selvagens de *Anastrepha ludens* (Loew) expostos a óleos essenciais extraídos de toranja (*Citrus paradisi*) em laboratório, sendo que os insetos testados foram obtidos nesse hospedeiro. Por isso, o meio utilizado no desenvolvimento larval influencia o comportamento sexual e a preferência dos adultos de moscas-das-frutas (MORATÓ *et al.*, 2015).

SEMIOQUÍMICOS PRODUZIDOS POR INSETOS

Mais de 50 anos se passaram desde a descoberta do primeiro feromônio de inseto por pesquisadores alemães e muito progresso têm sido feito nas últimas três décadas no desenvolvimento dessa ferramenta e sua utilização uso no MIP (JONES, 2014). Diversos comportamentos vitais para moscas-das frutas são mediados por feromônios, entre eles, cópula e oviposição.

É evidente a semelhança química existente entre os constituintes voláteis liberados por machos de *Anastrepha* e aqueles produzidos por seus hospedeiros e também é semelhante a participação dos compostos voláteis dos hospedeiros na escolha e atração de adultos desse gênero (LIMA-MENDONÇA *et al.*, 2014).

No caso de moscas-das-frutas, são os machos que produzem o feromônio sexual. Geralmente, as fêmeas atraídas por emissões do feromônio sexual ganham acesso simultâneo a machos e à planta hospedeira, que serve como o alimento ou como substrato de oviposição (VILELA; KOVALESKI, 2000).

As fêmeas de muitas espécies de *Anastrepha*, após realizarem a postura, marcam a superfície do fruto com um feromônio de marcação de oviposição (feromônio marcador de oviposição), que contribui para que outras fêmeas não realizem a postura no mesmo local infestado, evitando super-infestação e canibalismo de larvas mais novas por larvas mais velhas (BIRKE *et al.*, 2013).

Embora inicialmente o sequestro de nutrientes de plantas hospedeiras pelos insetos como fonte de semioquímicos foi considerado um fenômeno comum, existem poucos casos em que esse mecanismo seja a única forma de construção destes compostos. Alguns relatos antigos foram reavaliados, mostrando que a “*de novo*” é a rota metabólica mais comum para a síntese de isoprenoides (terpenos e esteroides) (TILLMAN *et al.*, 2004; HAMPEL *et al.* 2005), mesmo quando existe uma relação estrutural muito próxima entre o feromônio de espécies de inseto do mesmo gênero e compostos abundantes na planta hospedeira (HICK *et al.*, 1999).

Como dito anteriormente, feromônios são substâncias que atuam de forma espécie-específicas e são caracterizadas por perfis qualitativos e quantitativos de diversas estruturas químicas, incluindo álcoois, aldeídos, terpenos e ésteres (MEYER *et al.*, 2015).

Uma ampla gama de compostos oxigenados faz parte da mistura feromonal liberada por machos de espécies de *Anastrepha*. Embora existam componentes comuns a algumas espécies, a mistura feromonal de cada uma delas é espécie-específica. Mesmo entre as espécies do complexo FAR [*Ceratitis fasciventris* (Bezzi), *Ceratitis anonae* (Graham) e *Ceratitis rosa* (Karsch)], existe diferença significativa na composição dos feromônios liberados por machos, sendo importante salientar que muitos compostos constituintes dos feromônios de espécies do complexo FAR foram previamente identificados em feromônios de outros tefritídeos (MEYER, 2015).

Essa diferenciação feromonal em nível específico ocorre devido a necessidade das populações definirem seus receptores químicos no processo de isolamento reprodutivo, sugerindo que tais componentes possam servir como diagnóstico taxonômico específico ou infra-específico, utilizando técnicas como a eletroantenografia (LIMA-MENDONÇA, 2014; MEYER *et al.*, 2015).

Uma gama de isoprenoides voláteis pode ser emitida pelas moscas-das-frutas *Anastrepha suspensa* (Loew) e *Anastrepha ludens* (Loew), entre eles os sesquiterpenos α -farneseno, β -bisaboleno e α -atrans-bergamoteno além de três lactonas: anastrephina, epianastrephina e suspenolide. *Anastrepha suspensa* também produz o monoterpeneo (Z)- β -ocimene, enquanto *A. ludens* produz limoneno (HICK *et al.*, 1999).

VANÍCKOVA *et al.* (2012) observaram que machos de *Ceratitis capitata* (Wied.), provenientes de criação em laboratório, liberaram quase três vezes mais voláteis do que machos de duas populações selvagens, e que quase não houve diferença entre essas últimas. Apesar de liberarem as mesmas substâncias, a quantidade foi muito maior em machos da criação artificial. Os autores supõem que a nutrição na fase de larva pode afetar qualitativa e quantitativamente a composição do feromônio produzido pelo adulto. Outra importante observação dos autores é que o feromônio sexual de machos de *C. capitata* é muito mais poderoso na atratividade de fêmeas do que *blends* sintéticos formados pelas substâncias que participam com maior abundância na sua composição natural.

A composição dos feromônios pode variar de acordo com a origem das populações

de uma mesma espécie. BRÍZOVÁ *et al.* (2013) observaram diferenças na composição de feromônios de machos de seis populações brasileiras e uma argentina de *A. fraterculus*, obtendo um total de 14 compostos voláteis, constituídos de terpenoides, álcoois e aldeídos: *p*-Cymene, 2-Ethylhexan-1-ol, Limonene, (Z)- β -Ocimene, Nonanal, (Z)-3-Nonen-1-ol, (E,Z)-3,6-Nonadien-1-ol, Decenal, (Z,E)- α -Farnesene, Germacrene D, (E,E)-Suspendolide, (E,E)- α -Farnesene, Anastrephin e Epianastrephin. A lista de compostos identificados em feromônios de espécies de *Anastrepha* encontra-se na Tabela 2.

Tabela 2. Descrição dos compostos identificados na mistura feromonal de espécies de *Anastrepha* (LIMA-MENDONÇA *et al.*, 2014)

Compostos	Espécie
(Z)-3-nonenol	<i>A. suspensa</i> <i>A. ludens</i> <i>A. obliqua</i> <i>A. fraterculus</i>
(Z,Z)-3,6-nonadienol	<i>A. suspensa</i> <i>A. ludens</i> <i>A. fraterculus</i>
Anastrefina (<i>trans</i> -hexaidro- <i>trans</i> -4,7 α -dimetil-4- vinil-2-(3H)-benzofuranona)	<i>A. suspensa</i> <i>A. fraterculus</i>
Epinastrefina (<i>trans</i> -hexaidro- <i>cis</i> -4,7 α -dimetil-4- vinil-2-(3H)-benzofuranona)	<i>A. suspensa</i> <i>A. fraterculus</i>
Suspendolídeo (E,E)-4,8-dimetil-3,8-decadien-10--olídeo	<i>A. suspensa</i> <i>A. ludens</i> <i>A. fraterculus</i>
β -bisaboleno	<i>A. suspensa</i> <i>A. ludens</i> <i>A. fraterculus</i>
(E,E)- α -farneseno	<i>A. suspensa</i> <i>A. ludens</i> <i>A. obliqua</i> <i>A. fraterculus</i>
(Z)- β -ocimeno	<i>A. suspensa</i> <i>A. fraterculus</i>
α - <i>trans</i> -bergamoteno	<i>A. suspensa</i> <i>A. ludens</i> <i>A. obliqua</i>

(S,S)-(-)-epianastrephina	<i>A. ludens</i>
(S,S)-(-)-anastrephina	<i>A. ludens</i>
(R,R)-(+)-epianastrephina	<i>A. ludens</i>
Limoneno	<i>A. ludens</i> <i>A. fraterculus</i>
(Z,E)- α -farneseno	<i>A. obliqua</i> <i>A. fraterculus</i>
1-heptanol	<i>A. obliqua</i>
(E,Z)-3,6-nonadien-1-ol	<i>A. obliqua</i> <i>A. fraterculus</i>
Hexanoato de etila	<i>A. obliqua</i> <i>A. striata</i>
2-hexanona	<i>A. obliqua</i>
Linalol	<i>A. obliqua</i> <i>A. striata</i>
α -trans-cariofileno	<i>A. obliqua</i>
α -copaeno	<i>A. obliqua</i>
(E,Z)-3,6-Nonadienol	<i>A. obliqua</i>
β -farneseno	<i>A. obliqua</i>
Sesquiterpenos desconhecidos	<i>A. obliqua</i>
Isômeros do farneseno	<i>A. obliqua</i>
Octanoato de etila	<i>A. striata</i>
2,5-dimetilpirazina (DMP)	<i>A. serpentina</i> <i>A. fraterculus</i>
3,6-diidro-2,5-dimetilpirazina (DHDMP)	<i>A. serpentina</i> <i>A. fraterculus</i>
2,3,5-trimetilpirazina (TMP)	<i>A. serpentina</i> <i>A. fraterculus</i>
(E,Z)- α -farnezeno	<i>A. fraterculus</i>
3-butil-2,5-dimetil pirazina	<i>A. fraterculus</i>
(E,Z)-3,6-nonadien-1-ol	<i>A. fraterculus</i>
(E)- β -ocimeno	<i>A. fraterculus</i>
<i>n</i> -nonanal	<i>A. fraterculus</i>
Ácido benzoico	<i>A. fraterculus</i>
α -trans-bergamonteno	<i>A. fraterculus</i>
Geranilacetona	<i>A. fraterculus</i>
(E,E)-3,6- α -farneseno	<i>A. fraterculus</i>

BENEFÍCIOS FISIOLÓGICOS DA INTERAÇÃO DE FEROMÔNIOS COM VOLÁTEIS DE PLANTAS HOSPEDEIRAS

O comportamento de insetos herbívoros é frequentemente integrado com suas plantas hospedeiras de diversas formas. Esta integração pode ser advinda dos efeitos induzidos pelas plantas hospedeiras na fisiologia e comportamento do inseto, incluindo reprodução. Sendo assim, hospedeiros desempenham uma função chave na produção e uso de feromônios sexuais por insetos herbívoros através do sequestro via alimentação, de compostos químicos ativos e precursores de feromônios por larvas ou adultos (REDDY; GUERRERO, 2004).

Os machos de muitas espécies de tefritídeos são fortemente atraídos por alguns derivados de compostos de plantas, também chamados de ‘paraferomônios’ (JANG; LIGHT, 1996). Uma série de estudos tem demonstrado que alguns desses atrativos podem ter um importante efeito na produção de feromônios e no comportamento de cópula de machos. Machos de *B. dorsalis* (SHELLY; DEWIRE, 2000; SHELLY, 2001), *B. carambolae* (WEE *et al.*, 2007), *B. correcta* (ORANKANOK *et al.*, 2009) e *B. zonata* (QUILICET *et al.*, 2004), alimentados com metil eugenol puro ou com fontes naturais deste composto, mostraram uma pronunciada vantagem em relação as cópulas sobre os machos que não foram alimentados com o composto.

Metil eugenol é um fenilpropanoide derivado do eugenol, biossintetizado a partir da fenilalanina com intermédio dos ácidos cafeico e ferúlico pela via metabólica do shikimato (HERMANN; WEAVER, 1999). É um composto químico comum encontrado em muitas espécies de plantas com importâncias diversas, como atração de polinizadores, defesa contra insetos fitófagos, nematoides fitopatógenos, podendo existir como constituinte de metabólitos primários ou secundários (TAN; NISHIDA, 2011).

Tecnologias de manejo integrado de pragas (MIP) para moscas-das-frutas surgiram do emprego de metil eugenol e cetona de framboesa, baseadas no monitoramento de centenas de espécies de moscas-das-frutas da Tribo Dacini, entre outras (STEINER, 1969; TAN; LEE, 1982; METCALF, 1992). A tecnologia de “aniquilação de machos”, desenvolvida por

STEINER *et al.*(1965), utiliza metil eugenol em várias fontes de iscas tóxicas visando ao controle de moscas-das-frutas em grandes áreas ou a sua erradicação em regiões com isolamento geográfico (METCALF, 1994).

O aprimoramento do conhecimento sobre atração induzida por odores de frutos sugerem que armadilhamentos mais efetivos podem ser desenvolvidos para o manejo de moscas-das-frutas. Armadilhas baseadas apenas em feromônios sintéticos são inaptas quando comparadas com sinais químicos emitidos por fontes de alimentos ou plantas. Esse efeito pode resultar em um sinergismo no qual a resposta da mistura de feromônios com voláteis de plantas é melhor do que a resposta aos componentes isolados (REDDY; GUERRERO, 2004). Esse sinergismo também pode aumentar a atração de inimigos naturais, oferecendo novas estratégias para o controle biológico (REDDY; GUERRERO, 2004).

Esse fato foi observado em *A. ludens* por ALUJA *et al.*(2001). Utilizando a contagem de oócitos no ovário de moscas-das-frutas, como medida da carga de ovos que a fêmea produz em um ciclo de oviposição, os autores observaram que esta contagem é influenciada positivamente pelo estado nutricional do inseto e pelo estímulo proporcionado pelos semioquímicos de origem hospedeira e aqueles produzidos pelo machos da espécie. Os autores descreveram que fêmeas de *A. ludens* e *Anastrepha obliqua* (Mcquart) expostas a estímulos de semioquímicos provenientes de frutos hospedeiros apresentam maior contagem de oócitos do que fêmeas não expostas a estes. Maior contagem também foi obtida por fêmeas que estiveram na presença de machos em relação a aquelas que não estiveram. A contagem de oócitos foi ainda maior quando fêmeas foram expostas a ambos os estímulos.

Alguns efeitos da exposição de machos de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) a semioquímicos de frutos de goiaba (sem contato direto). Maior frequência de cópula foi observada por VERA *et al.* (2013) em populações selvagens e de laboratório, além da antecipação do início do amadurecimento sexual. Essa observações foram feitas apenas pelos semioquímicos produzidos por frutos goiaba, não havendo respostas semelhantes quando expostos a frutos de manga. BACHMANN *et al.* (2015) observaram que a exposição de machos selvagens ou de laboratório a semioquímicos de goiaba aumentou o sucesso de

cópula. Os autores também observaram que machos de laboratório foram mais sensíveis aos estímulos de mistura artificial (*blend*) dos semioquímicos desta fruta apresentando uma superioridade de 60% no número de cópulas em relação a machos não expostos ao *blend*. Os autores relatam evidências de que houve melhoria na performance de cópula, devido às alterações em parâmetros comportamentais e fisiológicos que são normalmente relacionados com a comunicação entre sexos, tais como: emissão de feromônios, batimento rítmico de asas e exposição da glândula salivar e bolsa anal.

No que diz respeito a criações mantidas em laboratório, semioquímicos de frutos hospedeiros têm potencial para proporcionar maior produção de ovos tanto pelo estímulo individual nas fêmeas que resulta em maturação mais precoce de oócitos (maturação sexual) quanto pelo estímulo coletivo que contribui para sincronização dos períodos de oviposição, proporcionando melhor homogeneidade nos estágios de desenvolvimento das gerações e maturação sexual precoce de fêmeas (ALUJA *et al.*, 2001).

SEMIOQUÍMICOS PRODUZIDOS POR BACTÉRIAS SIMBIÓTICAS DE MOSCAS-DAS-FRUTAS

Muitas pesquisas sobre o uso de bactérias, bactérias entomopatogênicas, e seus metabólitos secundários têm sido direcionadas para o controle de insetos e também visando à atividades nematicidas e fungicidas (AATIF *et al.*, 2012; ANDALÓ, *et al.*, 2007; MOHAN; SABIR, 2005; NG, 1991; FANG *et al.*, 2014).

Bactérias são conhecidas por produzirem voláteis como produtos metabólicos quando estão em meio de cultura (KALET *et al.*, 2009). Uma importante descoberta sobre atratividade a tefritídeos é que bactérias encontradas em moscas-das-frutas produzem substâncias voláteis atrativas para muitas espécies do mesmo grupo (ROBACKER *et al.*, 2009).

Relações simbióticas entre tefritídeos e bactérias simbióticas intestinais do inseto tem sido estudadas em gêneros como *Anastrepha* Schiner, *Bactrocera* Macquart, *Ceratitis* Macleay e *Rhagoletis* Loew, visando conhecer os papéis desempenhados por estas bactérias na sobrevivência, atratividade de outros indivíduos, assim como possíveis implicações no

manejo de moscas-das-frutas (REDDY *et al.*, 2014).

Acreditava-se que uma espécie de bactéria, isolada de tefritídeo, seria mais atrativa à espécie do inseto de origem. Porém, estudos têm mostrado que o meio em que estas bactérias vivem são determinantes na gama dos voláteis produzidos, sendo então a composição química do meio e não a espécie ou cepa da bactéria o componente chave para a qualidade da atratividade proporcionada pelas bactérias associadas a tefritídeos. Esse fato desperta a atenção para o meio de cultura utilizado em pesquisas envolvendo atratividade proporcionada por bactérias e simbiontes, exigindo o cuidado de se utilizar bactérias retiradas de seu substrato natural e de mantê-las em meio de cultura que forneça as mesmas condições nutricionais disponíveis na espécie de moscas-das-frutas hospedeira (ROBACKER *et al.*, 2009).

JANG; NISHIJIMA (1990) comprovaram que *Enterobacter cloacae* foi significativamente mais atrativa do que *Klebsiella pneumoniae*, *Klebsiella oxytoca*, *Enterobacter agglomerans*, *Citrobacter freundii* e *Hafnia alvei* quando testadas contra adultos de *B. dorsalis* em olfatômetro.

REDDY *et al.* (2014) observaram que indivíduos de *Bactrocera zonata* (Saunders) responderam ativamente aos filtrados de nove bactérias isoladas do intestino de insetos dessa espécie de moscas-das-frutas. *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Stenotrophomonas* e *Bacillus*, também foram encontrados em associação a outras espécies de tefritídeos (KUZINA *et al.*, 2001; THAOCHAN *et al.*, 2010; WANG *et al.*, 2011). *Enterobacter cloacae* produz vitaminas úteis para as larvas de moscas-das-frutas e compostos antifúngicos à base de amônia, essenciais à manutenção da sanidade do fruto durante o desenvolvimento larval (KUZINA *et al.*, 2001). Frutos contendo pequenos ferimentos ou patógenos que provoquem exsudação também podem ser atrativos a adultos de moscas-das-frutas (Figura 1).

USO DOS SEMIOQUÍMICOS NO MANEJO INTEGRADO DE MOSCAS-DAS-FRUTAS

A proteção do produto vegetal a ser comercializado é o foco dos produtores ao

aplicarem inseticidas. No entanto, a redução populacional de adultos de moscas-das-frutas por meio de inseticidas pode ser considerada limitada no tempo e no espaço, devido as características intrínsecas de várias espécies de Tephritidae, como alta fecundidade, elevada fertilidade, polifagia, migração e a existência de outros nichos para abrigo e alimentação (RAGA, 2005). Além disso, inseticidas que possuem ação ovicida ou matam larvas jovens foram recentemente banidos em alguns países (SARLES *et al.*, 2015), inclusive no Brasil (fentiom e triclofom), e por isso as formas jovens de moscas-das-frutas estão protegidas de inseticidas não sistêmicos (RAGA; SATO, 2016).



Figura 1. Mamão com ferimento, atrativo a adultos de *Anastrepha fraterculus*.

Foto: A. Raga

Demandas por tecnologias para o manejo de pragas que sejam ambientalmente seguras estão aumentando de modo generalizado em todo o mundo. Este fato tem sido guiado por 3 fatores: regulação, resíduos e resistência (JONES, 2014).

Em alguns países, como os da comunidade europeia, a legislação que regulamenta o registro de agrotóxicos cria um cenário favorável ao desenvolvimento de feromônios e paraferomônios visando ao MIP em diversas culturas de interesse econômico.

Essa busca é incentivada por causa da redução da disponibilidade de moléculas inseticidas autorizadas e da restrição para novos registros, sendo o custo de registro dos semioquímicos aproximadamente um quinto menor do que o de inseticidas. Na legislação brasileira, os custos de registro de feromônios são os mesmos de moléculas inseticidas (MAPA, 2012).

A resistência de pragas a pesticidas químicos convencionais está crescendo significativamente. Pesquisas científicas têm demonstrado que o uso contínuo da mesma classe de pesticida poderá resultar no estabelecimento de uma população de insetos resistentes a um ou vários pesticidas. Como os semioquímicos têm um modo de ação diferente, eles são os candidatos ideais nas práticas de manejo da resistência e no sucesso do MIP.

O uso apropriado destas substâncias no MIP incluem: a) monitoramento da densidade da praga em relação aos parâmetros econômicos da cultura, visando ao momento correto para realização do controle químico b) detecção de infestações periféricas, c) captura massal, d) incorporação de atrativos e fagoestimulantes em iscas-tóxicas ou em culturas-armadilhas e) confusão sexual (METCALF, 1994).

O conhecimento sobre semioquímicos pode ser usado na elaboração de armadilhas e atrativos combinados com voláteis de plantas e feromônios sexuais de machos por exemplo, facilitando a captura de fêmeas virgens, e também aquelas copuladas e com ovos já maduros (REDDY; GUERRERO, 2004).

O monitoramento de moscas-das-frutas é essencial para determinar infestações em densidades acima do nível de dano econômico, estimar o tamanho da população e a intensidade das medidas de controle a serem adotadas. Estudos recentes sobre a resposta de *A. ludens* e *A. obliqua* em armadilhas mostram que é importante considerar dados climatológicos e biológicos, pois as dinâmicas populacionais de moscas-das-frutas são diretamente influenciadas pela temperatura, umidade relativa e mudanças na estrutura da vegetação (RAGA; SOUZA-FILHO, 2012; BIRKE *et al.*, 2013).

Os atrativos mais comumente utilizados atualmente para moscas-das-frutas são constituídos à base de proteínas (RÍOS *et al.*, 2005). O nitrogênio amoniacal em sua forma

gasosa é um dos principais compostos finais da decomposição dos atrativos proteicos, sendo componente-chave no poder atrativo de moscas-das-frutas (EPSKY *et al.*, 1997).

Embora muitos extratos e voláteis de frutas tenham sido testados para espécies de *Anastrepha*, atrativos proteicos, como o levedo de torula ou proteínas hidrolisadas, e atrativos secos baseados em odores liberados por proteínas hidrolisadas, como o Biolure (acetato de amônio e putrescina), são os mais comumente utilizados para monitorar espécies pragas de *Anastrepha* na América (HEATH *et al.*, 1997; CONWAY; FORESTER, 2007).

Apesar de serem a opção mais eficiente disponível atualmente, os atrativos em forma de solução proteica utilizados para captura de mosca-das-frutas não são ideais (IAEA, 2007) por causa da sua inespecificidade, atraindo *C. capitata* e também espécies de *Anastrepha* (JIRON; SOTO-MANITU, 1989; RODRIGUES *et al.*, 2015) e uma grande gama de insetos não alvos, inclusive inimigos naturais (MALO; ZAPIEN, 1994; SOUZA FILHO; RAGA, 2012), subestimando os níveis populacionais nas áreas de produção. O diagnóstico errôneo do tamanho da população e a constatação dos danos já causados à produção muitas vezes têm obrigado o produtor a utilizar inseticidas em cobertura total, de forma emergencial e contínua (RAGA *et al.*, 2006).

Esforços têm sido feitos para aprimorar os atrativos para tefritídeos, com ênfase no aumento da vida útil do atrativo, da sua seletividade e praticidade de manipulação (LASA *et al.*, 2014; BIRKE *et al.*, 2013).

Semioquímicos possuem importantes vantagens, como seletividade fisiológica e ecológica, e provocam frequentemente altíssima atividade biológica nos receptores das antenas dos insetos (expressada em pictogramas a nanogramas). Por exemplo, metil eugenol, que é um caimônio para pelo menos 58 espécies de *Bactrocera* spp., é atrativo para *B. dorsalis*, quando aplicado em papel filtro a 10^{-10} g e causa efeito arrestante e fagoestimulante a 10^{-9} g. Cetona de framboesa ou 4-(p-hydroxyphenyl)-2-butanone, que funciona como caimônio para pelo menos 176 espécies de *Bactrocera*, é atrativa e fagoestimulatória a machos da mosca-do-melão *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett), em uma faixa de concentração de 10^{-10} a 10^{-8} g. Em armadilhamento a campo, machos de *B. dorsalis* são capturados em armadilhas de cola delta com uma pequena quantidade de 10^{-6} g de

metil eugenol e machos de *B. cucurbitae* com 10^{-5} g de cetona de framboesa (METCALF, 1994).

Em alguns países como EUA e da comunidade europeia, a disponibilidade de sistemas de monitoramento baseados no uso de semioquímicos confiáveis e de baixo custo tem sido uma ferramenta valiosa para os agricultores. O uso destes sistemas de monitoramento tem proporcionado o uso mais racional e eficiente dos inseticidas nos últimos 25 anos. *Ceratitis capitata*, *Bactrocera carambolae* (Drew & Hancock) e *Bactrocera oleae* (Rossi) estão entre as espécies mais frequentemente monitoradas com o uso de semioquímicos (JONES, 2014).

A incorporação de caimônios atrativos, arrestantes e fagoestimulantes específicos à isca tóxica, com quantidades mínimas de inseticidas, podem auxiliar fortemente no controle de moscas-das-frutas em grandes áreas, evitando riscos aos insetos benéficos e polinizadores. O uso dessa técnica, denominada de “atrai e mata”, pode reduzir em 99% a quantidade de inseticidas aplicados por aplicações convencionais e assim quase eliminar os riscos de resíduos de inseticidas em frutos (METCALF, 1994), já que a aplicação tem volume reduzido e é dirigida a outras partes da planta. Essa técnica é amplamente utilizada em nível de propriedade e em grandes áreas, visando ao controle populacional de *C. capitata*, *Anastrepha* spp. e *Bactrocera* spp.

Além da isca tóxica, outras táticas de controle espécie-específicas e ambientalmente favoráveis podem aumentar os níveis de controle de moscas-das-frutas. Novos conhecimentos e tecnologias sobre os semioquímicos viabilizaram a utilização da técnica denominada *mass trapping* ou “captura massal” (SUCKLING *et al.*, 2012). A adição de feromônios de moscas-das-frutas a atrativos alimentares sintéticos e odores de frutas pode incrementar o poder de atratividade e capturar com maior eficiência adultos de diferentes idades e sexos. Estações de isca tóxica (*bait stations*) mostraram-se efetivas para a supressão de populações de *C. capitata* Argentina e na proteção de frutos cítricos (IAEA, 2007).

Na região do Mediterrâneo (Espanha e Grécia), testes com *bait stations* mostraram resultados promissores com esferas amarelas abastecidas internamente com acetato de amônio (AA) + trimetilamina (TMA) e revestidas com açúcar maiso inseticida metomil. Os custos da utilização de *bait stations* devem ser comparados com aqueles de controle

convencional utilizando iscas tóxicas. Embora muito progresso tenha sido feito, mais pesquisas são necessárias para uma recomendação econômica para uso em programas de controle em grandes áreas (IAEA, 2007).

Muitos cairomônios efetivos como metil eugenol e cetona de framboesa para moscas-das-frutas *Bactrocera* spp. (Diptera: Tephritidae) são substâncias químicas simples e que custam alguns centavos por grama, em comparação com custos de aproximadamente 100 vezes dos feromônios das respectivas espécies. De modo geral, cairomônios são frequentemente efetivos na atração de adultos machos e fêmeas além de serem altamente específicos para uma espécie e geralmente terem baixa ou nenhuma atratividade para parasitoides e predadores (METCALF, 1994).

Existem importantes diferenças na resposta de moscas-das-frutas adultas à urina humana e proteína hidrolisada, cujas respostas são fortemente dependentes do histórico de alimentação e idade dos atrativos. Em quatro espécies (*Anastrepha ludens*, *A. obliqua*, *A. serpentina* e *A. striata*), as respostas às iscas eram mais acentuadas e mais seletivas para adultos maduros do que para indivíduos sexualmente imaturos. A urina humana foi particularmente atraente para as fêmeas previamente alimentadas com sacarose. Para *A. striata*, a proteína hidrolisada foi mais atrativa do que a urina (PIÑERO *et al.*, 2002). Em pomar de goiaba, ALUJA; PIÑERO (2004) capturaram 96,1% de fêmeas de *A. fraterculus* com urina humana diluída a 50%. Segundo AZEVEDO *et al.* (2015), a urina masculina é mais eficiente do que a feminina na captura de *Anastrepha* spp., tornando-a ineficiente quando ocorre a mistura.

Atrativos baseados em componentes orgânicos, como putrescina (PT), acetato de amônio ou proteína líquida hidrolisada têm sido usados com sucesso como atrativos em programas para detecção e monitoramento de muitas espécies de moscas-das-frutas (HEATH *et al.*, 1997).

Um atrativo composto de AA + TMA teve capturas muito próximas do produto comercial Biolure (AA + TMA + PT). O atrativo com dois componentes atrai mais fêmeas de *C. capitata* do que o atrativo proteico convencional (Torula® e proteína hidrolisada), sendo muito mais seletivo.

Este atrativo pode ser usado para monitoramento de populações de *C. capitata* em programas de supressão populacional e áreas de baixa prevalência de moscas-das-frutas. Eliminar um componente do atrativo resulta em um produto mais barato. No entanto, para programas de detecção, supressão e erradicação de *C. capitata* e *Anastrepha* spp. (BIRKE *et al.*, 2013), o atrativo mais efetivo é o Biolure (IAEA, 2007). A eficácia de diferentes semioquímicos, para moscas-das-frutas, pode ser variável, dependendo das características e do manejo da cultura, das condições edafo-climáticas e da biota dos diferentes agroecossistemas.

Torula® e NuLure são melhores atrativos sob condições de baixa umidade e altas temperaturas. O custo de atrativos alimentares sintéticos são maiores do que o custo de atrativos proteicos convencionais, entretanto, uma análise de custos deve levar em consideração o fato de que atrativos alimentares sintéticos demandam menos mão-de-obra e tem maior duração a campo (IAEA, 2007).

LÓPEZ-GUILLEN *et al.* (2010) observaram que ambos os sexos de *A. obliqua* são igualmente atraídos a armadilhas abastecidas com AA + PT em mistura ou não com um blend sintético de semioquímicos de *Spondias mombin* L. Os autores concluíram que a combinação de atrativos nitrogenados e odores de frutos pode melhorar a captura de *A. obliqua*, mas esta abordagem ainda necessita ser mais testada em ensaios de campo.

O suco de frutas em diferentes concentrações como fonte de semioquímicos, em determinadas condições, apresenta atratividade semelhante a proporcionada por proteína hidrolisada para *A. fraterculus* (MALAVASI *et al.*, 1990; SALLES, 1997; GARCIA *et al.*, 1999; CHIARADIA; MILANEZ, 2000; SCOZ *et al.*, 2006). Porém, a falta de precisão na concentração, e principalmente na composição do atrativo com base em suco de fruta, faz com que seu desempenho apresente grande variação, trazendo estimativas populacionais imprecisas, que levam à tomada de decisões errôneas de ação ou não ação (RAGA *et al.*, 2006).

Em pomares de manga, HERRERA *et al.* (2015) observaram que Ceratrap foi o atrativo mais eficiente, seguido de Captor + bórax e suco de uva puro. Os autores concluíram que apenas suco de uva puro, e não outras bebidas que contenham o suco dessa fruta, tem potencial para ser usado na captura de *A. ludens*, *A. obliqua*, e *A. serpentina* em Veracruz,

México.

O conhecimento da ecologia química dos caimônios presentes nos cultivares fornece oportunidades interessantes para um melhoramento genético das plantas, visando remover os metabólitos que funcionam como localizadores de hospedeiro para os insetos pragas, como as moscas-das-frutas. Essa abordagem antixenótica já se mostrou efetiva para outros insetos, como no caso da redução da herbivoria de cucurbitáceas, desprovendo materiais genéticos de substâncias fagoestimulantes para besouros desfoliadores (METCALF, 1994).

Ainda existem algumas limitações no uso de sistemas de monitoramento baseados em semioquímicos e alguns fatores precisam ser considerados (JONES, 2014):

- As armadilhas servem para mensuração do comportamento do inseto e não são uma amostra absolutamente representativa da população. Por exemplo, um inseto pode não responder a um feromônio se este estiver imaturo, migrando ou sob estivação.
- Frequentemente o estágio de adulto de espécies pragas é monitorado e a correlação entre o número de adultos e os subsequentes estágios imaturos pode ser afetada por muitos fatores bióticos, como a ação de agentes de controle biológico, e abióticos, como temperatura e o estágio de desenvolvimento da cultura hospedeira.
- Armadilhas e atrativos para propósitos de monitoramento em nível comercial geralmente não são reguladas por agências governamentais, sendo assim, não são fiscalizadas quanto a qualidade dos materiais ficando para os próprios fabricantes estabelecerem e manterem seus próprios parâmetros de qualidade.

No Brasil, a pesquisa e o registro de feromônios e paraferomônios são regulados pelo Decreto 4.074, de 04/01/2002. O metil eugenol é registrado no Brasil e tem uso permanente no Programa Nacional de Combate à Moscas-das-frutas, para emprego em sistemas de monitoramento e erradicação da mosca-das-carambola (*B. carambolae*) na região norte do país.

O uso de mapeamento com GPS e sensoriamento remoto tem avançado significativamente durante a última década. Informações espaciais mostrando a distribuição da praga em um pomar, advindas de armadilhas eletrônicas abastecidas com feromônios ou aleloquímicos sintéticos, podem fornecer ao produtor informações valiosas

para as decisões do manejo da praga, levando-o a obter vantagens econômicas em termos de uso racional da mão-de-obra, máquinas e produtos, como requer as boas práticas de MIP. Uma vantagem adicional é que essas armadilhas podem conter câmeras incorporadas em suas estruturas e enviar imagens das capturas obtidas em localidades remotas até os observatórios centrais, onde as decisões sobre o manejo são tomadas e gerenciadas, sem a necessidade de visita a campo (JONES, 2014).

SEMIOQUÍMICOS E SUA CONTRIBUIÇÃO PARA A TÉCNICA DO INSETO ESTÉRIL NO CONTROLE DE MOSCAS-DAS-FRUTAS

A técnica do inseto estéril (TIE) consiste na liberação sistemática de um grande número de insetos esterilizados de uma espécie praga para reduzir a possibilidade de reprodução entre insetos de uma população natural da mesma espécie. Este método tem sido aplicado com sucesso no controle da mosca-do-mediterrâneo (*C. capitata*), no México e Guatemala (LIEDO *et al.*, 2010).

O sucesso da TIE depende de modo crucial da habilidade dos machos estéreis liberados em atrair e copular com sucesso com fêmeas selvagens. As fêmeas de *C. capitata* possuem um elevado grau de seletividade de machos para a cópula, baseando-se no desempenho da corte. Os procedimentos de criação massal utilizados em biofábricas que suportam os programas de utilizam a TIE costumam reduzir o sucesso na competição por cópulas por macho estéreis em relação a machos selvagens (QUILICI *et al.*, 2013).

Um número considerável de estudos tem apontado para a contribuição da utilização de semioquímicos como aromaterapia no aumento do sucesso de cópula de machos estéreis de *C. capitata* de linhagem *tsl*. A linhagem *tsl* tem mutação ligada ao sexo que torna ovos com indivíduos do sexo feminino mais sensíveis a elevadas temperaturas, possibilitando assim uma seleção para este caráter e a mortalidade seletiva de ovos que originariam fêmeas. Apesar das frequências de cópulas de machos selvagens continuarem maiores, machos estéreis de *C. capitata* provenientes de criações massais expostos a óleo de raízes de gengibre, *Zingiber officinale* (SHELLY; MCINNIS, 2001; SHELLY *et al.*, 2001, 2002, 2003, 2004,

2007 a, 2008), óleo essencial de citros (PAPADOPOULOS *et al.*, 2006; SHELLY *et al.*, 2004, 2008) e óleo de sementes de angélica (*Angelica archangelica*) (SHELLY, 2001; SHELLY *et al.*, 2004; PAPADOPOULOS *et al.*, 2006), melhoraram seus desempenhos nas cópulas em relação machos estéreis não tratados, sendo que estes efeitos tiveram duração de três dias para óleo essencial de citros, cinco dias para óleo essencial de gengibre e sete dias para óleo de sementes de angélica.

Estudos posteriores mostraram a viabilidade de realizar a aromaterapia com óleo essencial de raiz de gengibre em criação massal de moscas-das-frutas (SHELLY *et al.*, 2007b) e que o óleo essencial de laranja possui boa eficiência no aumento da competitividade de machos de *C. capitata*, sendo uma alternativa mais econômica em relação ao gengibre (SHELLY *et al.*, 2008).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os comportamentos alimentares, sexuais e de oviposição de moscas-das-frutas são chaves para a adoção de estratégias de manejo racional e eficiente de moscas-das-frutas. O domínio dos mecanismos de ação de semioquímicos permite controlar comportamentos destes insetos, causando impactos ambientais notoriamente reduzidos quando comparado ao uso de inseticidas, devido a sua especificidade para o organismo alvo. Pesquisas têm sido realizadas para que sejam determinados os efeitos entre semioquímicos e o comportamento das espécies de moscas-das-frutas visando estabelecer ou otimizar estratégias de MIP como monitoramento, captura massal, isca tóxica, estratégia de “atrai e mata”, técnica do inseto estéril, “confusão sexual” e repelência.

A disponibilidade de sistemas de monitoramento baseados no uso de semioquímicos confiáveis e de baixos custo tem sido uma busca contínua dos órgãos de pesquisa e extensão. Sem dúvida, o uso destes sistemas de manejo tem proporcionado um uso mais racional e econômico dos inseticidas nos últimos 25 anos.

A literatura mostra que adultos de moscas-das-frutas se alimentam de frutos em decomposição, fezes de pássaros, néctar de flores e outras fontes de nutrientes.

Portanto, os voláteis emitidos por diversas fontes têm potencial de competição com odores da planta hospedeira para cumprir seu papel de forma efetiva na atração de moscas-frutas a campo. Isto sugere que diferentes atrativos combinados, como voláteis de frutos hospedeiros e atrativos proteicos, feromônios de agregação de machos, de culturas de bactérias associadas, e compostos químicos atrativos nitrogenados podem melhorar significativamente as taxas de captura de moscas. As informações sobre comportamento de moscas na preferência de odores podem melhorar as estratégias de controle desse grupo de pragas quando comparando com a utilização das medidas tradicionais de controle (REDDY *et al.*, 2014).

A regulação mínima no setor de semioquímicos se faz necessária para alcançar a qualidade requerida dos produtos a serem disponibilizados no mercado de insumos agropecuários, assegurando sua eficiência e sustentando a produção, comercialização e a certificação fitossanitária no Brasil.

Referências

- AATIF, H.M.; JAVED, N.; KHAN, S.A. et al. Virulence of *Xenorhabdus*/*Photorhabdus* bacteria and their toxins against juvenile's immobilization of *Meloidogyne incognita*. *Pakistan Journal of Phytopathology*, Faisalabad, v. 24, n. 2, p.170-174, 2012.
- AGRAWAL, A.A. Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, New York, v.3, n.4, p. 329-335, 2000.
- ALUJA, M.; DIAZ-FLEISCHER, F.; PAPA, D.R. et al. Effects of age, diet, female density, and the host resource on egg load in *Anastrepha ludens* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, London, v.47, n.9, p. 975-988, 2001.
- ALUJA, M.; PIÑERO, J. Testing human urine as a low-tech bait for *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in small guava, mango, sapodilla and grapefruit. *Florida Entomologist*, Lutz, v.87, n.1, p. 41-50, 2004.
- ANDALÓ, V.; MAXIMINIANO, C.; CAMPOS, V. P. et al. Efeito de filtrados entomobacterianos sobre juvenis de *Meloidogyne* spp. *Nematologia Brasileira*, Piracicaba, v. 31, n. 3, p. 186-194, 2007.
- AZEVEDO, F.R.; GUIMARÃES, J.A.; SOUZA, C.C. et al. Urina humana como atraente natural de *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) em pomar de goiaba (*Psidium guajava* L.). *Arquivos do Instituto Biológico*, São Paulo, v. 82, p. 1-7, 2015. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/1808-1657001092013>. Acesso em: 06 dez. 2016

BACHMANN, G. E.; SEGURA, D. F.; DEVESCOVI, F. et al. Male sexual behavior and pheromone emission is enhanced by exposure to guava fruit volatiles in *Anastrepha fraterculus*. *PLoS One*, San Francisco, v.10, n.4, 2015, doi: 10.1371/journal.pone.0124250.

BIRKE, A.; GUILLÉN, L.; MIDGARDEN, D. et al. Fruit flies, *Anastrepha ludens* (Loew), *A. obliqua* (Macquart) and *A. grandis*(Macquart) (Diptera: Tephritidae): three pestiferous tropical fruit flies that could potentially expand their range to temperate areas. In: PEÑA, J. (Ed.). Potential invasive pests of agricultural crops. Boca Raton: CABI International, 2013. p.192-213.

BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Manual de Procedimentos para Registro de Agrotóxicos. Brasília, 2012.

BRÍZOVÁ, R.; MENDONÇA, A.L.; VANICKOVÁ, L. et al. Pheromone analyses of the *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) cryptic species complex. *Florida Entomologist*, Gainesville, v.96, n.3, p. 1107-115, 2013.

CONWAY, H. E.; FORRESTER, T. Comparasion of Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) capture between McPhail traps with torula and multilure traps with biolures in South Texas. *Florida Entomologist*, Gainesville,v.90, n.3, p. 579-580, 2007.

CHIARADIA, L. A.; MILANEZ, J. M. Captura de *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Tephritidae) com atrativos alimentares associados com inseticidas e corante. *Pesquisa Agropecuária Gaúcha*, Porto Alegre, v.6, n.2, p, 235-246, 2000.

EPSKY, N. D.; DUEBEN, B. D.; HEATH, R. R. et al. Attraction of *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) to volatiles from avian fecal material. *Florida Entomologist*, Gainesville,v.80 n.2, p. 270-277, 1997.

FRANCO, M.R.B.; RODRIGUEZ-AMAYA, D.; LANÇAS, F.M. Compostos voláteis de três cultivares de manga (*Mangifera indica* L.). *Ciencia e Tecnologia de Alimentos*, Campinas, v.24, n.2, p. 165-169, 2004.

GARCIA, F.R.M.; CAMPOS, J. V.; CORSEUIL, E. Avaliação de atrativos na captura de adultos de *Anastrepha fraterculus* (Wied, 1830) (Diptera: Tephritidae). *Biociências*, Taubaté, v.7, n.1, p, 43-50, 1999.

GULLAN, P.J.; CRANSTON P.S. Sistemas sensoriais e comportamento. In: Os insetos: um resumo de entomologia. São Paulo: Roca, 2010. p. 91-106.

HAMPEL, D.; MOSANDL, A.; WÜST, M. Induction of de novo volatile terpene biosynthesis via cytosolic and plastidial pathways by methyl jasmonate in foliage of *Vitis vinifera* L. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. Washington, v.53. n.7, p. 2652-2657, 2005.

HEATH, R.R.; EPSKY, N.D.; DUEBEN, B.D. et al. J. Adding methyl-substituted ammonia derivatives to a food-based synthetic attractant on capture of Mediterranean and Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, College Park, v.90, n.6, p. 1584-1589, 1997.

- HERNÁNDEZ-SÁNCHEZ, G.; SANZ-HERZOSA, I; CASAÑA-GINER, V. et al. Attractiveness for *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Dipt., Tephritidae) of mango (*Mangifera indica*, cv. Tommy Atkins) airborne terpenes. *Journal of Applied Entomology*, Berlin, v.125, n.4, p. 189-192, 2001.
- HERRERA, F.; MIRANDA, E.; GÓMEZ, E. et al. Comparasion of hydrolyzed protein baits and various grape juice products as attractants for *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, College Park v.106, n.1, p. 161-166, 2015.
- HICK, A.J.; LUZNIAK, M.C.; PICKETT, J.A. Volatile isoprenoids that control insect behavior and development. *Natural Product Reports*, London, v. 16, p. 39-54, 1999.
- HOWLETT, F. M. Chemical reactions of fruit flies. *Bulletin of Entomological Research*, Wallingford, v. 6, n.3, p-297-305, 1915.
- INTERNATIONAL ATOMIC ENERGY AGENCY. Development of Improved Attractants and Their Integration into Fruit Fly SIT Management Programmes. In: FINAL RESEARCH COORDINATION MEETING, 2005, Viena. *Proceedings...* Viena: Joint FAO/IAEA Programme of Nuclear Techniques in Food and Agriculture, 2007.
- JANG, E.B.; NISHIJIMA, K. Identification and attractancy of bacteria associated with *Dacus dorsalis* (Diptera: Teprhitidae). *Enviromental Entomology*, Maryland, v. 19(6), p. 1726-1731, 1990.
- JANG, E.B.; LIGHT, D.M. Olfactory semiochemicals of Tephritids. In: McPHERON B.A.; STECK, G.J. (Eds.). *Fruit Fly Pests: a world assessment of their biology and management*. Delray Beach: St. Lucie Press, 1996. p.73-90.
- JANG, E. B.; CARVALHO, L. A.; STARK, J. D. Attraction of female oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis*, to volatile semiochemicals from leaves and extracts of a nonhost plant, *Panax (Polyscias guilfoylei)* in laboratory and olfactometer assays. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v.23, v.5 p. 1389-1401, 1997.
- JIRON, L.F.; SOTO-MANITIUI, J. Evaluación de campo de sustâncias atrayentes em la captura de *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae), plaga de frutales en América Tropical. III. Proteína hidrolizada y torula boratadas. *Revista Brasileira de Entomologia*, Curitiba, v.33, n.2, p.353-356, 1989.
- JONES, O. Pheromones and other semiochemicals: essential tools for IPM. *International Pest Control*, Painesville, v.56, n.2, p. 88-90, 2014.
- JONES, O.T; CASAGRANDE, E.D. The use of semiochemical-based devices and formulations in area-wide programmes: a commercial perspective. In: JOINT PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE IN AREA-WIDE CONTROL OF INSECT PESTS, 1998, and the INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON FRUIT FLIES OF ECONOMIC IMPORTANCE, 5., 1998, Penang, Malaysia: Penerbit Universiti Sains Malaysia, 2000. p. 285-293.
- KAI, M.; HAUSTEIN, M.; MOLINA, F. et al. Bacterial volatiles and their action potential. *Applied Microbiology and Biotechnology*, Berlin, v.81, n.6, p. 1001-1002, 2009.

- KUZINA, L.V.; PELOQUIN, J.J.; VACEK, D.C. et al. Isolation and identification of bacteria associated with adult laboratory Mexican fruit flies, *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *Current Microbiology*, New York, v.42, n.4, p.290-294, 2001.
- LARA, F. M. Princípios de resistência de plantas a insetos. São Paulo: Ícone, 1991.
- LASA, R.; VELÁZQUEZ, O.E.; ORTEGA, R. et al. Efficacy of commercial traps and food odor attractants for mass trapping the Mexican fruit fly *Anastrepha ludens*. *Journal of Economic Entomology*, College Park, v.107, n.1, p. 198-205, 2014.
- LIEDO, P.; ENKERLIN, W.; HENDRICHS, J. Fundamentos de la Técnica del Insecto Estéril. In: MONTOYA P.; TOLEDO J.; HERNÁNDEZ E. (Eds.). Moscas de la fruta: fundamentos y procedimientos para su manejo. Ciudad de México: S y G, 2010. p. 243-255.
- LIMA-MENDONÇA, A.; MENDONÇA, L.A.; SANT'ANA, A.E.G. et al. Semioquímicos de moscas das frutas do gênero *Anastrepha*. *Química Nova*, São Paulo, v.37, n.2, p. 293-301, 2014.
- LÓPEZ-GUILLÉN, G.; TOLEDO, J.; ROJAS, J.C. Response of *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) to fruit odors and protein-based lures in field trials. *Florida Entomologist*, Gainesville, v.93, n.2, p. 317-318, 2010.
- MALAVASI, A.; DUARTE, A.L.; CABRINI, G. et al. Field evaluation of three baits for South American cucurbit fruit fly (Diptera: Tephritidae) using McPhail traps. *Florida Entomologist*, Gainesville, v.73, n.3, p. 510-512, 1990.
- MALO, E.A.; ZAPIEN, G.I. McPhail traps of *Anastrepha obliqua* and *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) in relation to time of day. *Florida Entomologist*, Gainesville, v.77, n.2, p. 290-294, 1994.
- METCALF, R.L.; METCALF, E.R. Fruit flies of the Family Tephritidae. In: METCALF, R.L.; METCALF, E.R. *Plant kairomones in Insect Ecology and Control*. New York: Chapman and Hall, 1992. p. 109-152.
- METCALF, R. L. Role of kairomones in Integrated Pest Management. *Phytoparasitica*, Bet Dagan, v.22, n.4, p.274-279, 1994.
- MEYER, M.; DELATTE, H.; EKESI, S. et al. An integrative approach to unravel the *Ceratitis FAR* (Diptera, Tephritidae) cryptic species complex: a review. *ZooKeys*, Sofia, v.540, p.405-427, 2015.
- MOHAN, S.; SABIR, N. Biosafety concerns on the use of *Photobacterium luminescens* as biopesticide: experimental evidence of mortality in egg parasitoid *Trichogramma* spp. *Current Science*. Bangalore, v. 89, n.7. p. 1268-1272, 2005.
- MORATÓ, S.; SHELLY, T.; RULL, J. et al. Sexual competitiveness of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) males exposed to *Citrus aurantium* and *Citrus paradisi* essential oils. *Journal of Economic Entomology*, College Park, v.108, n.2, p. 621-628, 2015.
- NISHIDA, R. SHELLY, T. E.; KANESHIRO, K. Y. Acquisition of female attractive fragrance by males of the oriental fruit fly from a Hawaiian lei flower, *Fagraea berteriana*. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 23, p. 2275- 2285, 1997.

NORDLUND, D. A.; LEWIS, W. J. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interespecific interactions. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v.2, n.2, p. 211-220, 1976.

ORANKANOK, W.; CHINVINIKUL, S.; SAWATWANGKHOUMGM A. et al. Application of chemical supplements to enhance *Bactrocera dorsalis* and *B. correcta* sterile males performance in Thailand. In: FAO/IAEA RESEARCH COORDINATION MEETINGS ON IMPROVING STERILE MALE PERFORMANCE IN FRUIT FLY SIT PROGRAMMES, 4., 2009, Péreybère, Mauritius. *Programa...* Péreybère, Mauritius: Ministry of Agro Industry, Food Production & Security of Mauritius, 2009.

PAPADOPOULOS, N.T.; KATSOYANNOS, B.I.; KOULOSSIS N.A. et al. Effect of Orange peel substances on mating competitiveness of male *Ceratitis capitata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Amsterdam, v.99, n. 2, p. 253-261, 2001.

PAPADOPOULOS, N.; SHELLY, T.; NIYAZI, N. et al. Olfactory and behavioral mechanism underlying enhanced mating competitiveness following exposures to ginger root oil and orange oil in males of the mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, New York, v.19, n.3, p. 403-418, 2006.

PIÑERO, J.; ALUJA, M.; EQUIHUA, M.; ÜJEDA, M.M. Feeding history, age and sex influence the response of four economically important *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) to human urine and hydrolyzed protein. *Folia Entomológica Mexicana*, Cidade do México, v.41, n.3, p.283-298, 2002.

QUILICI, S.; DUYCK P.F.; FRANCK A. Preliminary experiments on the influence of exposure to methyleugenol on mating success of males in the peach fruit fly, *Bactrocera zonata*. RCM ON IMPROVING STERILE MALE PERFORMANCE IN FRUIT FLY SIT. 1., 2004, Antigua, Guatemala. *Annals...* Antigua, Guatemala, 2004. p. 1.

QUILICI, S.; SCHMITT, C.; VIDAL, J. et al. Adult diet and exposure to semiochemicals influence male mating success in *Ceratitis rosa* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, Berlin, v.137, n.1, p. 142-153, 2013.

RAGA, A. Incidência, monitoramento e controle de moscas-das-frutas na citricultura paulista. *Laranja*, Cordeirópolis, v.26, n.2, p. 307, 322, 2005.

RAGA, A.; MACHADO, R.A.; DINARDO, W. et al. Eficácia de atrativos alimentares na captura de moscas-das-frutas em pomar de citros. *Bragantia*, Campinas, v.65, n.2, p. 337-345, 2006.

RAGA, A.; SATO, M. E. Controle químico de moscas-das-frutas. São Paulo: Instituto Biológico, 2016. Disponível em: <http://www.biologico.sp.gov.br/docs/dt/moscas_das_frutas.pdf>. Acesso em: 16 jul. 2016.

REDDY, G.V.P.; GUERRERO, A. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in Plant Science*. Oxford, v.9, n.5, p. 253- 261, 2004.

- REDDY, K.; SHARMA, K.; SINGH, S. Attractancy potential of culturable bacteria from the gut of peach fruit fly, *Bactrocera zonata* (Saunders). *Phytoparasitica*, Bet Dagan, v.42, n.5, p. 691-698, 2014.
- RÍOS, E. T.; TOLEDO, J.; MOTA-SANCHES, D. Evaluación de atrayentes alimenticios para la captura de la mosca mexicana de la fruta (Diptera: Tephritidae) em el Soconusco, Chiapas, México. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología*, Costa Rica, n.76, p.41-49, 2005.
- ROBACKER, D.C; LAUZON, C.R.; PATT, J. et al. Attraction of Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae) to bacteria: effects of culturing medium on odour volatiles. *Journal of Applied Entomology*, Berlin, v. 133, n.3, p. 155-163, 2009.
- RODRIGUES, M.D.A; RAGA, A.; MALDONADO JR. et al. Comparison of food attractants for monitoring fruit fly (Diptera: Tephritidae) in citrus orchards in Brazil. *Acta Horticulturae*, Lovaina, v.1065, p. 1033-1040, 2015.
- SALLES, L. A. B. Suco de frutas como atrativos para captura de adultos de mosca-das-frutas *Anastrepha fraterculus* (Wied., 1830) (Diptera, Tephritidae). *Pesquisa Agropecuária Gaúcha*, Porto Alegre, v.3, n.1, p. 25-28, 1997.
- SARLES, L.; VERHAEGHE, A.; FRANCIS, F. et al. Semiochemicals of *Rhagoletis* fruit flies: potential for integrated pest management. *Crop Protection*, Guildford, v. 78, p. 114-118, 2015.
- SCOZ, P. L.; BOTTON M.; GARCIA, M. S. et al. Evaluation on food lures and traps for monitoring South American fruit fly *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Tephritidae) in peach (*Prunus Persica* (L.) batsh), orchards. *Idesia*, Arica, n.24, n.2, p. 6-13, 2006.
- SHELLY, T.E.; DEWIRE, A.M. Chemically mediated success in male Oriental fruit flies (Diptera: Tephritidae) *Annals of the Entomological Society of America*, College Park, v. 87, p. 375-382, 1994.
- SHELLY, T.E. Flower feeding affects mating performance in male oriental fruit flies *Bactrocera dorsalis*. *Ecological Entomology*, Oxford, v.25, n.1, p.109-114, 2000.
- SHELLY, T.E. Feeding on methyl eugenol and *Fagraea berteriana* flowers increases long-range female attraction by males of the oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, Gainesville, v.84, n.4, p. 634-640, 2001.
- SHELLY, T.E.; MCINNIS, D.O. Exposure to ginger root oil enhances mating success of irradiated, mass-reared males of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, College Park, v.94, n.6, p. 1413-1418, 2001.
- SHELLY, T.E.; ROBINSON, A.S.; CACERES, R.C. et al Exposure to ginger root oil enhances mating success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from a genetic sexing strain. *Florida Entomologist*, Gainesville, v. 85, n. 3, p. 440-445, 2002.
- SHELLY, T.E.; RENDON, P. HERNANDEZ, E. et al. Effects of diet, ginger root oil, and elevation on the mating competitiveness of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from a mass-reared, genetic sexing strain in Guatemala. *Journal of Economic Entomology*, College Park, v.96, n.4, p. 1132-1142, 2003.

SHELLY, T.; CHARMIAN, D.; SUSAN, K. Exposure to Orange (*Citrus sinensis* L.) trees, fruit and oil enhances mating success of male Mediterranean fruit flies (*Ceratitis capitata* [Wiedemann]). *Journal of Insect Behavior*, New York, v.17, n.3, p. 303-315, 2004.

SHELLY, T.E.; VILLALOBOS, E.M. Host plant influence on the mating success of male Mediterranean fruit flies: variable effects within and between individual plants. *Animal Behavior*, Illinois, v.68, n.2, p. 417-426, 2004.

SHELLY, T.E.; EDU, J.; PAHIO, E. et al. Scented males and choosy females: does male odor influence female mate choice in the Mediterranean fruit fly? *Journal of Chemical Ecology*, New York, v. 33, p. 2308-2324, 2007a.

SHELLY, T.E.; EDU, J.; SMITH, E. et al. Aromatherapy on a large scale: exposing entire adult holding rooms to ginger root oil increases the mating competitiveness of sterile males of the Mediterranean fruit fly in field cage trials. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Amsterdam, v.123, n.2, p. 193-201, 2007b.

SHELLY, T.E.; WAR, M.; FAVELA, A. Exposing entire adult holding rooms containing sterile male Mediterranean fruit flies to orange oil increases the mating success of these males in field-cage-trials. *Florida Entomologist*, Gainesville, v.91, n.4, p. 686-689, 2008.

SOUZA-FILHO, M. F.; RAGA, A. Atualidades sobre as moscas-das-frutas. *Citricultura Atual*, Cordeirópolis, v. 86, p. 16-18, 2012.

STEINER, L. F. A method of estimating the size of native populations of oriental, melon and the Mediterranean fruit flies, to establish the over flooding ratios required for sterile-male releases. *Journal of Economic Entomology*, College Park, v. 62, p. 4-7, 1969.

STEINER, L.F.; MITCHELL, W.C.; HARRIS, E.J. et al. Oriental Fruit Fly Eradication by Male Annihilation. *Journal of Economic Entomology*, College Park v.58, n.5, p.961-964, 1965.

SUCKLING, D. M.; KARG, G. Pheromones and semiochemicals. In: RECHNCIGL, J.; RECHNCIG, N. (Eds.). *Biological and Biotechnical Control of Insect Pests*. Boca Raton: Lewis Publishers, p. 63-99, 2000.

SUCKLING, D.M.; TOBIN, P.C.; MCCULLOUGH, D.G. et al. Combining tactics to exploit allee effects for eradication of alien insect populations. *Journal of Economic Entomology*, College Park, v.105, n.1, p.1-13, 2012.

TAN K.H.; Lee S.L. Species diversity and abundance of *Dacus* spp. (Diptera: Tephritidae), in five ecosystems of Penang, Malaysia. *Bulletin of Entomological Research*, London, v.72, n.4, p.709-716, 1982.

TAN, K.H.; NISHIDA, R. Methyl eugenol: its occurrence, distribution, and role in nature, especially in relation to insect behavior and pollination. *Journal of Insect Science*, Tucson, v.12, n.56, p.2-74, 2011.

TAOCHAN, N.; DREW, R.A.I.; HUGHES, J. et al. Alimentary tract bacteria isolated and identified with API- 20E and molecular cloning techniques from Australian tropical fruit flies, *Bactrocera cacuminata* and *B. tryoni*. *Journal of Insect Science*, Tucson, v. 10, p. 1-16, 2010.

THALER, J.S. Jasmonate-inducible plant defenses cause increased parasitism of herbivores. *Nature*, London, v.339, p. 686-688, 1999.

TILLMAN, J.A.; LU, F.; GODDARD, L.M. et al. Juvenile hormone regulates *de novo* isoprenoid aggregation pheromone biosynthesis in pine bark beetles, *Ips* spp., through transcriptional control of HMG-CoA reductase. *Journal of Chemical Ecology*, New York, v.30, n.12, p.2459-2494, 2004.

UJVÁRY, I., TÓTH, M., GUERIN, P. Synthetic analogues of natural semiochemicals as promising insect control agents. In: KENG-HONG, T (Ed.). Area-wide control of fruit flies and other insect pests. International Atomic Energy Agency, 2000, p. 301-309.

VANÍCKOVA, L.; NASCIMENTO R.R.; HOSKOVEC, M. et al. Are the wild and Laboratory Insect Populations Different in Semiochemical Emission? The Case of the Medfly Sex Pheromone. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, Washington, v.60, n.29, p.7168–7176, 2012.

VENDRAMINI, A.L.; TRUGO, L.C. Chemical composition of acerola fruit (*Malpighia puniceifolia* L.) at three stages of maturity. *Food Chemistry*, Barking, v.71, n.2, p. 195-198, 2000.

VERA, M. T.; RUÍZ, M. J.; OVLEDO, A. et al. Fruit compounds affect male sexual competitiveness in the South American fruit fly, *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Applied Entomology*, Berlin, v.137, n.1, 2013.

VILELA, E.F.; KOVALESKI, A. Feromônios. In: MALAVASI, A.; ZUCCHI, R.A. (Ed.). Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado. Ribeirão Preto: Holos, 2000. p. 99-102.

WEE, S.L.; TAN, K.H.; NISHIDA, R. Pharmacophagy of methyl eugenol by males enhances sexual selection of *Bactrocera carambolae* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Chemical Ecology*, New York, v.33, n.6, p. 1272-1282, 2007.

WHITE, I.A.; ELSON-HARRIS, M.M. Fruit flies of economic importance: their identification and bionomics. Wallingford: CAB International, 1994.

XIANGLING, F.; MANRANG, Z.; QIAN T. et al. Inhibitory effect of *Xenorhabdus nematophila* TB on plant pathogens *Phytophthora capsici* and *Botrytis cinerea* *in vitro* and *in planta*. *Scientific Reports*, London, n.4300, p. 1-7, 2014.