

BIOLOGICAL CONTROL

Produção de Formas Aladas em Colônias de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) por Indução do Parasitóide *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hymenoptera: Aphidiidae) e Alguns Aspectos Comportamentais da Interação Destas Espécies

CRISTIANE D. PEREIRA¹ E CECÍLIA LOMÔNACO²

¹Curso de Pós Graduação em Genética e Bioquímica, Universidade Federal de Uberlândia, 38400-902, Uberlândia, MG

²Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, 38400-902, Uberlândia, MG, e-mail: lomonaco@ufu.br

Neotropical Entomology 32(1):097-102 (2003)

Production of Winged Morphs in Colonies of *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) Induced by the Parasitoid *Diaeretiella rapae* (McIntosh) (Hymenoptera: Aphidiidae) and Some Behavioral Aspects of the Interaction Between These Species

ABSTRACT - The objective of this study was to verify whether winged morphs are induced in colonies of *Brevicoryne brassicae* (L.) by exposure to *Diaeretiella rapae* (McIntosh). Behavioral aspects of the interaction between these species were also described. Aphid colonies were initiated by transferring ten adults to each cabbage plant, kept inside transparent recipients. In the treatment, a parasitoid couple was released inside each recipient-test, and the female was allowed to oviposit freely for 3h; no parasitoids were released in the control recipient. Winged morphs were produced in both conditions, but in the presence of the parasites, their number was significantly higher and they were produced earlier. No significant correlation was obtained between the number of winged individuals and the number of mummies. Parasitoids' longevity was 2.3 ± 0.19 days and the parasitoidism percentage was 20.6 ± 5.21 . The increased production of winged morphs in *B. brassicae* clones in response to the presence of the parasitoid *D. rapae* can be considered a defense mechanism, because aphids could strategically maintain the clone survivorship, escaping by flight to form a new colony in other plants. Two other types of defense behavior were described: vigorous body shaking and escaping from the parasitoids. During 26h of observation, 20 types of *D. rapae* behavior were recorded and divided into five categories: self-cleaning, feeding, exploitation, copulation, and oviposition. Direct interactions between these species occur not only during oviposition, but also when the wasp touches the aphids with their antennae and ovipositor.

KEY WORDS: Insecta, inducible defense, parasitoid-host interaction, phenotypic plasticity

RESUMO - O objetivo deste trabalho foi o de verificar se há indução de indivíduos alados em colônias de *Brevicoryne brassicae* (L.), quando expostas a *Diaeretiella rapae* (McIntosh). Foram também descritos alguns aspectos das interações biológicas dessas espécies. Colônias do pulgão foram iniciadas com 10 adultos por planta de couve, isoladas em recipientes transparentes. Um casal de parasitóides foi introduzido e mantido dentro de cada recipiente-teste por 3h; não foram introduzidos parasitóides do grupo controle. Formas aladas foram produzidas tanto na presença como na ausência de parasitóides, mas, na sua presença, os pulgões alados foram produzidos mais rapidamente e em número significativamente maior. Não se obteve correlação significativa entre o número de alados e o número de múmias. A longevidade média foi de $2,3 \pm 0,19$ dias e a taxa de parasitoidismo foi em média de $20,6 \pm 5,21\%$. *B. brassicae* respondeu à presença de *D. rapae* com aumento na produção de formas aladas. Isto pode ser considerado um mecanismo de defesa, pois os pulgões poderiam, estrategicamente, manter sua sobrevivência, escapando pelo voo e colonizando outras plantas hospedeiras. Dois outros comportamentos de defesas foram registrados: agitação vigorosa do corpo e fuga dos parasitóides. Durante 26h de observação, foram catalogados 20 atos comportamentais de *D. rapae*, divididos em cinco categorias: auto-limpeza, alimentação, exploração, cópula e oviposição. Interações diretas entre as espécies ocorreram não somente durante a oviposição, mas também quando a vespa tocava os pulgões com as antenas e ovipositor.

PALAVRAS-CHAVE: Insecta, defesa induzida, interação parasitóide-hospedeiro, plasticidade fenotípica

Defesas morfológicas em animais podem ser induzidas em resposta à ação de predadores, visando aumentar as chances de sobrevivência (Karban & Myers 1989). Respostas dessa natureza podem também ocorrer no comportamento, na fisiologia ou na história de vida do indivíduo e, geralmente, têm um custo energético (Riessen 1992). O custo geralmente é manifestado por queda na fecundidade ou aumento no período de desenvolvimento (Dixon & Wratten 1971, Riessen 1992). Exemplos de defesas induzidas incluem produção de espinhos em invertebrados marinhos e ativação de sistemas imunológicos em invertebrados e vertebrados (Harvell 1984, Baldwin 1988, Karban & Myers 1989).

A produção de formas aladas em colônias de pulgões atacadas por joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) foi considerada por Weisser *et al.* (1999) como uma estratégia defensiva, pois afídeos alados promovem a dispersão da população e a exploração de outras plantas, garantindo, deste modo, a sobrevivência (Tatchell 1990). O aumento no número de formas aladas pode, entretanto, ocorrer também por causa do declínio da qualidade nutricional das plantas hospedeiras ou devido a mudanças climáticas sazonais (Taylor *et al.* 1999).

Pulgões são atacados por diversos inimigos naturais, que incluem, além de joaninhas outros insetos pertencentes às ordens Neuroptera, Diptera (Syrphidae e Cecidomyidae), Coleoptera (Carabidae) e Hymenoptera (Aphidiidae) (Cappuccino 1988). Os Aphidiidae são conhecidos por produzirem mortalidade considerável em colônias de pulgões, dado seu alto potencial reprodutivo, sendo freqüentemente utilizados em programas de Controle Biológico (Mackauer & Völkl 1993).

Procurando investigar se formas aladas seriam também produzidas em resposta à ação de parasitóides, este trabalho verifica se há indução na formação de indivíduos alados em colônias do afídeo *Brevicoryne brassicae* (L.), quando expostas a um de seus parasitóides naturais, o microhimenóptero *Diaeretiella rapae* (McIntosh). Foram também descritos alguns aspectos comportamentais para caracterizar os modos de interação das espécies.

Material e Métodos

Organismos Estudados. O afídeo *B. brassicae* alimenta-se de brassicáceas tanto em agroecossistemas quanto em ambientes naturais (Longhini & Busoli 1993). Formas ápteras são verdes com cabeça, ápice das antenas, pernas, sífúnculos e extremidade do abdome escura. O indivíduo alado apresenta, além destas características, faixas transversais negras no abdome e antenas proporcionalmente maiores que as dos indivíduos não alados (Heie 1986).

D. rapae, conhecida como parasitóide do pulgão-da-couve (Bueno & Souza 1993), é um endoparasitoide solitário, cosmopolita, encontrado freqüentemente no Novo Mundo (Mackauer 1996). Além de *B. brassicae*, parasita outros pulgões como *Brachycaudus helichrysi* (Kaltenbach), *Macrosiphoniella sanborni* (Gillette), *Myzus persicae* (Sulzer), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), *Schizaphis graminum* (Rondani) e *Uroleucon sp.* (Starý 1976).

Criação de *D. rapae* em Laboratório. Afídeos *B. brassicae* parasitados (múmias) foram retirados de folhas de couve do jardim experimental do Instituto de Biologia (Universidade Federal de Uberlândia) e isolados em câmaras de emergência (caixas acrílicas com 7,5 cm de comprimento x 2,0 cm de altura x 4,3 cm de largura), com abertura circular (\varnothing 2,9 cm) coberta com organza na face superior. Após a emergência, os parasitóides foram transferidos para um recipiente plástico transparente (\varnothing 20 cm; altura 20 cm), com tampa de papel celofane e com laterais recortadas e cobertas com organza, para permitir a ventilação e impedir a fuga dos insetos. Dentro desse recipiente, afídeos foram criados e multiplicados em couve-manteiga (*Brassica oleracea* var. *acephala*), cultivadas em potes com terra vegetal e húmus de minhoca comerciais. Os parasitóides foram alimentados com uma gota de mel puro, colocada na parede do recipiente plástico.

Defesa Induzida. Colônias experimentais (n = 14) foram iniciadas a partir da transferência de 10 afídeos adultos para cada planta de couve, mantida em recipiente similar ao descrito para a cultura dos parasitóides. Quando as colônias atingiram cerca de 56 indivíduos, um casal de parasitóides, previamente formado e mantido junto por 12h para permitir o acasalamento, foi introduzido dentro de cada recipiente-teste. As fêmeas permaneceram por três horas ovipositando livremente, sendo, em seguida, retiradas.

O número de pulgões por colônia e o tempo de exposição dos mesmos aos parasitóides foram otimizados em pré-testes, que indicaram que colônias com mais de 100 indivíduos demandavam trocas de plantas hospedeiras com maior freqüência, caso contrário haveria aumento na formação de formas aladas, devido à degradação da qualidade nutricional. Além disto, os pré-testes mostraram que se a exposição dos pulgões aos parasitóides fosse muito prolongada, toda a colônia poderia ser dizimada. O período de 12h para o acasalamento mostrou-se eficiente para que parasitóides fêmeas, resultantes de óvulos fecundados, fossem produzidos.

Foram utilizadas sete repetições para o controle (sem parasitóides) e sete repetições para o tratamento (com parasitóides). O número de múmias e alados foi anotado diariamente. O número total de pulgões em cada recipiente foi registrado de quatro em quatro dias e a densidade foi mantida, por remoções controladas, em cerca de 66 afídeos por colônia. O experimento foi realizado em laboratório com temperatura ambiente de $26,2 \pm 0,21^\circ\text{C}$, iluminação contínua (luz fria incandescente) e um sistema de ventilação para a circulação do ar. A troca das plantas hospedeiras foi feita três vezes, de 10 em 10 dias, para minimizar o efeito da deterioração de sua qualidade nutricional. As múmias formadas foram retiradas e individualmente colocadas em câmaras de emergência, para acompanhamento da longevidade e registro do sexo dos parasitóides.

Para verificar se a produção de alados era a mesma no controle e no tratamento, foi usado o teste não paramétrico de Mann-Whitney (Zar 1984). O índice de correlação simples de Pearson foi obtido para analisar as relações entre o número de alados e número de múmias formadas no tratamento (Zar 1984). Foi também calculada a taxa de parasitoidismo para cada repetição do tratamento.

Repertório Comportamental. Para a confecção de um etograma que descrevesse aspectos da interação entre *D. rapae* e *B. brassicae*, foram realizadas observações prévias, e então estabelecido um catálogo comportamental do parasitóide fêmea em interação com um macho de sua espécie, o pulgão e a planta de couve. A quantificação dos atos comportamentais foi feita durante 13 sessões de observações diretas dos organismos no recipiente plástico transparente. Os períodos de observação foram de 2h por sessão, em horários distintos ao longo do dia, totalizando 26h de observação. O registro foi feito utilizando um mini-gravador, que permitiu quantificar a duração de cada ato comportamental. Em cada sessão de observação, dois casais recém-emergidos e postos para acasalar por cerca de 12h, foram liberados nos recipientes. Após 30 min. de adaptação ao novo ambiente, iniciavam-se as observações, por 1h para cada fêmea, com auxílio de uma lupa manual. As colônias de afídeos possuíam densidade próxima a 100 indivíduos por planta hospedeira. Além da gota de mel para alimentação dos parasitóides, foi também adicionado um chumaço de algodão umedecido em água na parte inferior do recipiente transparente.

Resultados

Defesa Induzida. Formas aladas foram produzidas tanto na presença como na ausência de parasitóides, mas nas colônias de afídeos expostas ao parasitóide, o número de alados ($4,4 \pm 0,95$) foi maior ($U = 48,00$; $P < 0,002$) do que no controle ($0,3 \pm 0,18$) (Tabela 1). Pulgões alados surgiram nos recipientes-tratamentos após $7,6 \pm 1,22$ dias, enquanto que nos recipientes-controle foram observados somente após $24,0 \pm 3,04$ dias.

Tabela 1. Número de múmias e formas aladas do pulgão *B. brassicae* produzidas nas colônias de tratamento e controle, respectivamente submetidas à presença ou ausência do parasitóide *D. rapae*.

Repetições	Tratamento		Controle
	Alados	Múmias	Alados
1	3	17	1
2	5	15	0
3	5	4	0
4	3	4	0
5	9	22	0
6	5	16	1
7	1	3	0
X ± EP	4,4 ± 0,95	11,6 ± 3,00	0,3 ± 0,18

Algumas colônias responderam à presença do parasitóide com maior produção de alados do que outras colônias (amplitude = 8,0). Embora colônias com maior número de múmias também apresentassem maior número de formas aladas, não foi, entretanto, verificada correlação significativa para estas variáveis ($r = 0,69$; $P = 0,85$).

Nos recipientes-testes, a emergência dos parasitóides deu-se entre nove e 16 dias após o tratamento. Foram registradas 81 múmias, com média de $11,6 \pm 3,00$ múmias por recipiente,

resultando na taxa de parasitoidismo de $20,6 \pm 5,21\%$. Entretanto, parasitóides emergiram em apenas 62,9% das múmias, sendo 66,6% machos e 33,4% fêmeas, o que resultou na razão sexual de 0,34. A longevidade média dos parasitóides foi de $2,3 \pm 0,19$ dias, com o mínimo de um dia e o máximo de quatro dias.

Repertório Comportamental. Foram observados 20 atos comportamentais, divididos em cinco categorias: auto-limpeza (fricção de antenas, pernas e ovipositor), alimentação, exploração (reconhecimento e movimentação no recipiente de observação), cópula e oviposição (Tabela 2).

Das 26 horas de observação, 4h (15,3%) foram utilizadas na limpeza corporal. A limpeza das antenas era feita com o primeiro par de pernas e a limpeza do ovipositor, com o terceiro par. Fricção das pernas posteriores e destas no ovipositor foram os atos mais frequentes nesta categoria (7,9% e 5,3%, respectivamente).

Em três ocasiões, os microhimenópteros parasitóides se

Tabela 2. Categoria de atos comportamentais do parasitóide *D. rapae* na presença do pulgão hospedeiro *B. brassicae*, em colônia mantida em laboratório.

Atos comportamentais	n	%	Duração	%
Auto-limpeza do(a)				
1º par de pernas	150	1,9	23'02"	1,5
2º par de pernas	12	0,5	04'15"	0,3
3º par de pernas	263	10,0	2h03'08"	7,9
antena	31	1,2	6'13"	0,4
ovipositor	204	7,8	1h22'47"	5,3
Total	560	21,3	3h59'25"	15,4
Alimentação				
Mel	3	0,1	27"	0,0
Água	2	0,1	1'31"	0,1
Total	5	0,2	1'58"	0,1
Exploração				
Parada	698	26,6	10h40'24"	41,1
Toque de antena no pulgão	176	6,7	31'40"	2,0
Toque de antena em outra vespa	12	0,5	1'21"	0,2
Empurrando outra vespa	4	0,2	24"	0,0
Caminhando	675	25,7	10h14'03"	39,4
Voando	83	3,2	1h22'47"	0,2
Queda da folha	6	0,3	9"	0,0
Total	1.654	62,9	21h31'18"	82,8
Cópula				
Macho sobre a fêmea	1	0,1	1'56"	0,1
Total	1	0,1	1'56"	0,1
Oviposição				
Curva o abdome	155	5,9	20'33"	1,3
Oviposita em áptero	105	4,0	2'04"	0,1
Oviposita em alado	1	0,0	1"	0,0
Toca pulgão com o ovipositor	142	5,4	2'42"	0,2
Toca pulgão morto com ovipositor	3	0,1	3"	0,0
Total	406	15,5	25'23"	1,6
Somatório	2.626	100,0	26h00'00"	100,0

alimentaram com mel e, apenas por duas vezes, procuraram o chumaço de algodão embebido em água.

As atividades de exploração foram predominantes sobre as demais (82,8%). Mesmo estando parada, a vespa movimentava as antenas no ar (para cima e para baixo) ou ainda tocava, com as antenas, a superfície sobre a qual se apoiava, que poderia ser a folha, as paredes da gaiola ou o vaso de cultivo da planta hospedeira. Em 176 ocasiões, as vespas foram observadas tocando a porção dorsal de afídeos com as antenas, embora nem sempre tivessem realizado oviposição nos indivíduos assim observados. Quando tocados, os afídeos, em algumas ocasiões, mexiam-se, afastando-se das vespas. Encontros entre duas vespas foram observados apenas 12 vezes e eram, portanto menos frequentes e mais rápidos. Nestes encontros, os indivíduos aproximavam-se ventralmente e, após cerca de sete segundos, afastavam-se.

A cópula foi verificada apenas uma vez. O macho deslocou-se em direção à fêmea, que caminhava sobre a folha. Apoiando-se sobre o dorso da fêmea, a partir da extremidade posterior, ambos passaram a caminhar juntos. Quando o casal parou de se movimentar, o macho começou a tocar repetidamente, com suas pernas posteriores, o ovipositor da fêmea. Após a cópula, ambos passaram a executar este movimento sobre o ovipositor.

A oviposição foi observada 106 vezes. Antes de depositar apropriadamente o ovo no interior do corpo do hospedeiro, a vespa curvava o abdome em direção ao afídeo até tocá-lo. O toque que antecedia a oviposição foi mais frequente em indivíduos ápteros (142), embora tenha sido também observado em pulgões mortos (3). Nem sempre o toque com abdome curvado foi seguido de oviposição, pois, em algumas ocasiões os pulgões se afastavam das vespas (5 observações). Outras vezes (117), apresentaram o comportamento de “sacolejar” o abdome, o que provocava, em certos casos, o afastamento dos parasitóides.

As comparações efetuadas entre as frequências do número de atos comportamentais observados e sua duração indicam que, de modo geral, as frequências numéricas e temporais são proporcionalmente similares (Tabela 2). A única exceção refere-se à oviposição, que embora tenha se repetido com frequência de 15,5% do total de atos registrados (406 repetições), representou apenas 1,64% do tempo total de observação, o que equivale a cerca de 26 segundos. A oviposição em *D. rapae* foi, portanto, um ato comportamental frequente e rápido.

Discussão

O afídeo *B. brassicae* respondeu à presença do parasitóide *D. rapae* com aumento na produção de formas aladas. Isso pode ser considerado um mecanismo de defesa, pois pulgões alados seriam estrategicamente capazes de manter a sobrevivência do clone, escapando pelo vôo e colonizando outras plantas hospedeiras. Diversos estudos mostraram que defesas podem também ser induzidas por ação de predadores. Weisser *et al.* (1999) verificaram a produção de formas aladas pelo afídeo-da-ervilha, *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Hemiptera:

Aphididae), na presença das joaninhas predadoras *Coccinella septempunctata* (L.) e *Adalia bipunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae).

Segundo Adler & Karban (1994), uma estratégia induzida requer forte pressão de seleção para se expressar. A pressão seletiva indutora de alados foi, provavelmente, consequência do grande potencial reprodutivo de *D. rapae*, cujas fêmeas podem ovipositar entre 300 e 1800 ovos. Além disto, uma fêmea de *D. rapae* pode ter 200 ou mais ovos maduros em seus ovários (Mackauer & Völkl 1993).

No entanto, a produção de formas aladas em afídeos e sua dispersão demandam custos em termos de sobrevivência e fecundidade, pois o migrante investirá parte dos recursos energéticos e do tempo para o seu deslocamento (Van Lenteren 1990, Riessen 1992). É também muito importante que o migrante faça boa escolha do hospedeiro porque seus descendentes, sendo ápteros por muitas gerações, terão menores chances para colonizar outras plantas (Leather 1989).

Além de apresentarem estratégias induzidas de defesas, os pulgões *B. brassicae* foram também capazes de se defender dos parasitóides agitando ou sacolejando o corpo ou deles se afastando. Outros modos de defesa já mencionados na literatura incluem fugir da planta hospedeira, cobrir-se com cera exudada pelo sifúnculo ou produzir feromônio de alarme (Van Lenteren 1990).

Em condições de campo, a dinâmica estabelecida entre parasitóides, pulgões e plantas pode ser muito mais complexa do que a observada em laboratório. Moraes *et al.* (2000) relatam que algumas plantas exalam compostos voláteis quando insetos herbívoros sugam sua seiva, atraindo seus parasitóides. Há também evidências de que hiperparasitóides podem reduzir o impacto do parasitoidismo (Sullivan 1987). O hiperparasitóide *Alloxysta brassicae* Förster (Hymenoptera: Charipidae), por exemplo, que está normalmente associado a *D. rapae*, é endoparasita e oviposita diretamente no ovo embrionado ou larva do parasitóide, no interior do afídeo mumificado (Matjeko & Sullivan 1979).

Alguns parasitóides utilizam os odores do hospedeiro para localizá-los (Standdon 1986). A exploração pode ser de grande importância na sobrevivência da espécie e, segundo Mackauer *et al.* (1996), o toque com as antenas parece ser a primeira forma de avaliação da qualidade do hospedeiro. A observação de toques do parasitóide no pulgão com o ovipositor indica que também ali pode haver a presença de receptores. Sampaio *et al.* (2001) já haviam verificado que o número de encontros e provas com o ovipositor de *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae), permitiu a este parasitóide avaliar os hospedeiros quanto às suas qualidades nutricionais, fisiológicas e a densidade de sua ocorrência no clone. Estes autores também verificaram que *A. colemani* apresentou mecanismo de marcação de hospedeiros parasitados, o que evitaria o superparasitismo.

A maioria de machos dentre os indivíduos emergentes no experimento de indução pode ser decorrente de cópulas mal sucedidas. Os Aphidiidae podem ovipositar mesmo sem

haver fecundação e o óvulo se desenvolveria, partenogeneticamente, produzindo machos, por deuterotoquia ou arrenotoquia (Sullivan 1987).

Embora os resultados obtidos nos experimentos indiquem que a presença de *D. rapae* resultou no aumento da produção de pulgões alados em colônias de *B. brassicae*, não está claro o modo como esta indução ocorre. Dentre as possíveis hipóteses que poderiam explicar o mecanismo de indução estão o aumento do estresse, provocado pelos contatos diretos entre parasitóides e hospedeiros e a produção de substâncias químicas pelas mummies, que funcionariam como feromônios de alarme. Há ainda a possibilidade de os pulgões perceberem a presença das vespas por meio de receptores químicos, respondendo co-evolutivamente com produção de formas aladas. Estas possibilidades estão sendo investigadas por Peppe & Lomônaco (dados não publicados).

Agradecimentos

Ao Dr. Marcelo Teixeira Tavares do Departamento de Ciências Exatas e Naturais, UNIARA, Araraquara, SP, pela identificação do parasitóide. Ao CNPq, pela bolsa de mestrado concedida ao primeiro autor; à FAPEMIG e à Universidade Federal de Uberlândia, pelos auxílios oferecidos.

Literatura Citada

- Adler, F.R. & R. Karban. 1994.** Defended fortresses or moving targets? Another model of inducible defenses inspired by military metaphors. *Amer. Nat.* 144: 813-832.
- Baldwin, I.T. 1988.** Short-term damage-induced alkaloids protect plants. *Oecologia* 75: 367-370.
- Bueno, V.H.P. & B.M. Souza. 1993.** Ocorrência e diversidade de insetos predadores e parasitóides na cultura de couve *Brassica oleraceae* var. *acephala* em lavras MG, Brasil. *An. Soc. Entomol. Brasil* 22: 5-18.
- Cappuccino, N. 1988.** Spatial patterns of goldenrod aphids and the response of their enemies to patch density. *Oecologia* 76: 607-610.
- Dixon, A.F.G. & S.D. Wratten. 1971.** Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid, *Aphis fabae* Scop. *Bull. Entomol. Res.* 61: 97-111.
- Harvell, C.D. 1984.** Predator-induced defence in a marine bryozoan. *Science* 224: 1357-1359.
- Havel, J. 1985.** Cyclomorphs of *Daphnia pulex* spined morphs. *Limnol. Ocean.* 30: 853-861.
- Heie, O.E. 1986.** The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark III. *Fauna Entomologica Scandinavica*. v. 25. Copenhagen, Scandinavian Science Press Ltda, 189p.
- Karban, R. & J.H. Myers. 1989.** Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 331-348.
- Leather, S.R. 1989.** Do alate aphids produce fitter offspring? The influence of maternal rearing history and morph on life-history parameters of *Rhopalosiphum padi* (L.). *Funct. Ecol.* 3: 237-244.
- Lenteren, J.C. van 1990.** Biological control in a tritrophic system approach, p. 3-28. In D.C. Peter, J.A. Webster & C.S. Chlouber (eds.), *Proceedings aphid-plant: population to molecules*. Oklahoma, Oklahoma State University/USDA, 231p.
- Longhini, L.C.S.B. & A.C. Busoli. 1993.** Controle integrado de *Brevicoryne brassicae* (L., 1758) (Homoptera, Aphididae) e *Ascia monuste orseis* (Latr., 1819) (Lepidoptera, Pieridae), em couve (*Brassica oleraceae* var. *acephala*). *Científica* 21: 231-237.
- Mackauer, M. 1996.** Sexual size dimorphism in solitary parasitoid wasps: influence of host quality. *Oikos* 76: 265-272.
- Mackauer, M. & W. Völkl. 1993.** Regulation of aphid populations by aphidiid wasps: does parasitoid foraging behavior or hyperparasitism limit impact? *Oecologia* 94: 339-350.
- Mackauer, M, J.P. Michaud & W. Völkl. 1996.** Host choice by aphidiid parasitoid (Hymenoptera: Aphidiidae): host recognition, host quality, and host value. *Can. Entomol.* 128: 959-980.
- Matjeko, I. & D.J. Sullivan. 1979.** Bionomics and behavior of *Alloxista megourae*, an aphid hyperparasitoid (Hymenoptera: Cynipidae). *J. New York Entomol. Soc.* 87: 275-282.
- Moraes, C.M., W.J. Lewis & J.H. Tumlinson. 2000.** Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. *An. Soc. Entomol. Brasil* 29: 189-203.
- Riessen, H.P. 1992.** Cost-benefit model for the induction of an anti-predator defence. *Amer. Nat.* 140: 349-362.
- Sampaio M.V., V.H.P. Bueno & R. Pérez-Maluf. 2001.** Parasitismo de *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiidae) em diferentes densidades de *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae). *Neotrop. Entomol.* 30: 81-87.
- Standdon F.W. 1986.** Biology of scent glands in the Hemiptera: Heteroptera. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 22: 183- 190.
- Starý, P. 1976.** Aphid parasites (Hymenoptera, Aphidiidae) of the Mediterranean area. The Hague W. Junk Publishers, 95p.

- Sullivan, D.J. 1987.** Insect hyperparasitism. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 49-70.
- Tatchell, G.M. 1990.** Monitoring and forecasting aphid problems. p.215-226. In: D.C. Peter, J.A. Webster & C.S. Chlouber (eds.), *Proceedings aphid-plant: population to molecules*. Oklahoma, Oklahoma State University/USDA, 231p.
- Taylor, L.R., I.P. Woiod & R.A.J. Taylor. 1999.** The migratory habit of the hop aphid and its significance in aphid population dynamics. *J. Anim. Ecol.* 48: 955-972.
- Weisser, W.W., C. Braendle & N. Minoretti. 1999.** Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Biol. Sci.* 266: 1175-1181.
- Zar, J.H. 1984.** *Biostatistical analysis*. New Jersey, Prattice Hall, 718p.

Received 09/11/01. Accepted 28/02/03.
