



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA - UFBA

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento

Mestrado em Ecologia e Biomonitoramento

**Estratégias competitivas entre *Anastrepha fraterculus* e
Anastrepha obliqua (Diptera: Tephritidae) regulando a
utilização dos hospedeiros goiaba (*Psidium guajava* L.) e
manga (*Mangifera indica* L.)**

CLARISSA SANTANA CHAVES D'AGUIAR PETITINGA

Salvador, Janeiro de 2019

CLARISSA SANTANA CHAVES D'AGUIAR PETITINGA

**Estratégias competitivas entre *Anastrepha fraterculus* e
Anastrepha obliqua (Diptera: Tephritidae) regulando a
utilização dos hospedeiros goiaba (*Psidium guajava* L.) e
manga (*Mangifera indica* L.)**

Dissertação apresentada ao Programa
de Pós-Graduação em Ecologia
e Biomonitoramento, como parte dos
requisitos exigidos para obtenção
do título de Mestre em
Ecologia e Biomonitoramento.

Orientadora: Dra. Iara Sordi Joachim Bravo
Co-orientadora: Dra. Alzira Kelly Passos Roriz

Salvador, Janeiro de 2019

FOLHA DE APROVAÇÃO

CLARISSA SANTANA CHAVES D'AGUIAR PETITINGA

Estratégias competitivas entre *Anastrepha fraterculus* e *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) regulando a utilização dos hospedeiros goiaba (*Psidium guajava* L.) e manga (*Mangifera indica* L.)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Biomonitoramento.

Orientador: Dra. Iara Sordi Joachim Bravo
Co-orientador: Dra. Alzira Kelly Passos Roriz

19 de Fevereiro de 2019

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Iara Sordi Joachim Bravo
Universidade Federal da Bahia

Profa. Dra. Janisete Gomes da Silva Miller
Universidade Estadual de Santa Cruz

Dr. Antônio Souza do Nascimento
Embrapa Mandioca e Fruticultura

Savador, Janeiro de 2019

Agradecimentos

Um trabalho de mestrado é um caminho árduo, cheio de obstáculos, que permeiam entre momentos de felicidade e tristeza. A presente dissertação de Mestrado não poderia chegar a este ponto sem o apoio de inúmeras pessoas. Agradeço primeiramente minha família, que é meu alicerce, me incentivando aonde quer que eu vá. Em especial aos meus pais, que me ensinaram que o conhecimento é o único caminho, pois é a única coisa que jamais poderão tirá-lo de você. Aos meus queridos irmãos Cilia e Celso, o apoio de vocês é meu maior tesouro, obrigado ao meu grande cunhado Kim e meu amado sobrinho Dom. Sem vocês nada disso seria possível.

Ao meu noivo, companheiro, amigo Naoto, que dia após dia me ajudou e me apoiou de todas as formas possíveis e que me apoia até hoje em tudo, você é o amor da minha vida, e graças a você sei que sou capaz de chegar aonde eu quiser. Você é meu maior presente, e iremos longe, pois nossa jornada apenas começou!

À Família Petitinga, em especial às minhas tias Ana, Kitty e Ró, e ao meu tio Guila, aos meus primos e primas, vocês são a melhor família que eu poderia ter.

Obrigado à minha orientadora Iara, a melhor orientadora do mundo, sem seus ensinamentos eu nunca teria chegado até aqui. Você é o exemplo de Professor que quero seguir na minha formação acadêmica. À Kelly pela co-orientação, e aos meus colegas e amigos do Leci, em especial à Inazinha, Fábio e Chico.

Ao grupo Siri Bidu, Ina e amigo Vitor vocês foram o melhor grupo que eu poderia ter, amigos pra vida toda!

Aos meus colegas do curso do mestrado: Alice, Andréia, Beatriz, Ina, Talita, Tamires, Tonhão e Vitor. Vocês são os melhores. Grupo Tami maravilhosa forever!

Obrigada à minha universidade UFBA, a todos os docentes desta instituição pelo apoio e ensinamentos, à CAPES pela bolsa a mim concedida, à CETAB pela disponibilização dos laboratórios, à EMBRAPA pelo envio das moscas e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento.

Enfim, obrigado a todos que diretamente e indiretamente contribuíram pra eu chegar até aqui.

Muito obrigada!

*Dedico este trabalho aos meus pais, Fred e Aline,
aos irmãos e ao meu noivo, Naoto, por todo carinho,
incentivo e motivação. Vocês são a razão de tudo.*

“Como aquele que misturou o amarelo e o azul e criou o verde, assim como o Yin
Yang se opõe e se completa, eu quero conhecer o todo”

Orochimaru

Sumário

Resumo.....	11
Abstract.....	13
Introdução.....	15
Objetivos.....	19
Materiais e Métodos.....	20
Resultados.....	23
Discussão e Conclusão.....	26
Referências.....	32
Anexo.....	39

Estratégias competitivas entre *Anastrepha fraterculus* e *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) regulando a utilização dos hospedeiros goiaba (*Psidium guajava* L.) e manga (*Mangifera indica* L.)

CLARISSA SANTANA CHAVES D'AGUIAR PETITINGA

A competição interespecífica é uma relação ecológica onde duas espécies interagem, e essa interação gera efeitos negativos a uma delas ou ambas. Esses efeitos alteram a dinâmica da população, pois reduzem o crescimento, fecundidade e sobrevivência das espécies que competem. De modo geral, a competição pode ser por recursos como: espaço, alimento, parceiros sexuais, sítios para nidificação ou oviposição, entre outros. Duas espécies entram em competição quando os recursos são limitantes, e, a depender da intensidade da competição, a espécie superior deslocará a espécie que não é tão eficiente assim. Para o grupo de insetos que se alimentam de plantas, a competição atua organizando e regulando as comunidades desses organismos.

O gênero *Anastrepha* é um grupo de insetos considerados praga para a fruticultura, pois o fruto hospedeiro é fundamental para que esses organismos se desenvolvam. Destacam-se duas espécies: *Anastrepha obliqua* e *Anastrepha fraterculus*. Ambas possuem como característica a capacidade de utilizar como hospedeiros uma grande variedade de plantas, porém *Anastrepha obliqua* tem preferência pelas plantas da família Anacardiaceae e *Anastrepha fraterculus* pela família Myrtaceae. Essas espécies constituem-se em bons modelos para investigar os mecanismos de competição, pois são espécies

aparentadas, possuindo características fisiológicas, morfológicas e comportamentais similares, o que significa que a competição será mais intensa devido à sobreposição de nicho.

Na Bahia, alguns trabalhos envolvendo monitoramento de pomares têm mostrado a ocorrência de um deslocamento da espécie *A. fraterculus* pela espécie *A. obliqua*, devido ao aumento do número de pomares de manga (fruto hospedeiro preferencial de *A. obliqua*). Sendo assim, a compreensão das interações dessas duas espécies deve produzir respostas que auxiliem em melhores análises de impactos dessas pragas nas áreas de fruticultura no Brasil, além de poder facilitar a utilização de métodos de controle e monitoramento de pragas com menor custo e impacto ambiental.

Visando fornecer subsídios tanto para técnicas de controle populacional do gênero *Anastrepha* quanto contribuir para o entendimento das interações competitivas existentes entre elas em relação aos hospedeiros, o presente trabalho teve como objetivo avaliar como os mecanismos de competição influenciam a utilização da manga (*Anacardiaceae*) e goiaba (*Myrtaceae*) pelas espécies *Anastrepha obliqua* e *Anastrepha fraterculus*.

Nossos resultados sugerem que as interações entre as duas espécies foram assimétricas e hierárquicas, e que apesar de ambas as espécies terem influenciado no desempenho uma da outra em ambos os frutos hospedeiros, essa diferença foi maior para *A. fraterculus*, tendo sido *A. obliqua* competitivamente superior. As diversas formas pelas quais uma espécie pode responder à competição mostra como essas espécies podem utilizar de maneira diferencial os recursos, possibilitando a coexistência de diferentes espécies, principalmente no contexto de espécies aparentadas no qual existe uma similaridade de nicho. Esse dado pode representar uma mudança na estrutura da comunidade nos pomares de goiaba, onde há prevalência de *A. fraterculus*, a qual pode ser substituída por *A. obliqua*.

Estratégias competitivas entre *Anastrepha fraterculus* e *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) regulando a utilização dos hospedeiros goiaba (*Psidium guajava* L.) e manga (*Mangifera indica* L.)

Petitinga, C. S. C. D'A.^{1,2}; Roriz, A. K. P.³; Bravo, I. S. J.²

¹Programa de Pós-graduação de Ecologia e Biomonitoramento, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Geremoabo s/n., Campus Ondina, Universidade Federal da Bahia, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brazil

²Laboratório de Ecologia Comportamental de Insetos, PPG EcoBio, Instituto de Biologia, Rua Barão de Geremoabo s/n., Campus Ondina, Universidade Federal da Bahia, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brazil

Resumo

A competição interespecífica tem fundamental relevância como fator estruturante da comunidade de insetos fitófagos, e nessa competição indivíduos interagentes de espécies diferentes sofrem redução nas suas taxas de fecundidade, crescimento ou sobrevivência. Esse processo pode ser resultado da exploração diferencial de recursos, sendo intensificado com o aumento da densidade, co-ocorrência espacial e similaridade ecológica entre as espécies competidoras. Como duas espécies não podem ocupar o mesmo nicho, a coexistência só será possível se os recursos forem utilizados de forma diferencial, podendo haver a partição de nicho ou o uso de refúgios pelas espécies interagentes. A família Tephritidae é um táxon polífono no qual muitas espécies são consideradas pragas agrícolas devido aos prejuízos causados à fruticultura, já que o fruto hospedeiro é essencial no ciclo larval desses insetos. Destacam-se as espécies *Anastrepha obliqua* e *Anastrepha fraterculus* por seu alto grau de infestação nos cultivos, essas espécies possuem como fruto hospedeiro a manga e goiaba, respectivamente. Compreender as interações interespecíficas entre essas espécies congêneres devem conduzir a uma melhor capacidade de futuras análises dos impactos dessas pragas nas áreas de cultivos de frutos no Brasil, além de viabilizar a implementação de técnicas alternativas de controle e monitoramento de pragas com menor custo e impacto ambiental. O presente trabalho teve como objetivo avaliar se a presença da espécie competidora influencia na quantidade de pupas, adultos emergentes, no tempo de desenvolvimento e na quantidade de ovos colocados pelas fêmeas da outra espécie nos frutos hospedeiros preferenciais. Realizamos experimentos de competição larval e experimentos de competição por

sítios de oviposição. Observamos que as interações entre as espécies foram assimétricas e hierárquicas, e os resultados sugerem um deslocamento competitivo de *A. fraterculus* por *A. obliqua* quando estas estão presentes no mesmo fruto, seja este manga ou goiaba.

Palavras chave: Tephritidae, competição interespecífica, deslocamento competitivo, espécies congêneres

Competitive strategies between *Anastrepha fraterculus* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) regulating the use of guava (*Psidium guajava* L.) and mango (*Mangifera indica* L.) hosts fruits

Petitinga, C. S. C. D'A.^{1,2}; Roriz, A. K. P.³; Bravo, I. S. J.²

¹Programa de Pós-graduação de Ecologia e Biomonitoramento, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Geremoabo s/n., Campus Ondina, Universidade Federal da Bahia, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brazil

²Laboratório de Ecologia Comportamental de Insetos, PPGEcoBio, Instituto de Biologia, Rua Barão de Geremoabo s/n., Campus Ondina, Universidade Federal da Bahia, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brazil

Abstract

Interspecific competition has fundamental relevance as a structuring factor of the phytophagous insect community, and in this competition interacting individuals of different species suffer a reduction in their fecundity, growth, or survival rates. This process can be the result of the differential exploitation of resources, being intensified with increasing density, spatial co-occurrence, and ecological similarity among competing species. As two species can not occupy the same niche, coexistence will only be possible if the resources are used differently, with the possibility of niche partitioning or the use of refuges by interacting species. The Tephritidae family is a polyphagous taxon in which many species are considered agricultural pests due to the damages caused to fruit growing, since the host fruit is essential in the larval cycle of these insects. The species *Anastrepha obliqua* and *Anastrepha fraterculus* are noteworthy due to their high degree of infestation in the crops, these species have mango and guava, respectively. Understanding the interspecific interactions between these congeners should lead to a better capacity of future analyzes of the impacts of these pests in the areas of fruit crops in Brazil, besides making feasible the implementation of alternative pest control and monitoring techniques with lower cost and environmental impact . The present work had as objective to evaluate if the presence of the competing species influences the amount of pupae, emergent adults, in the development time and in the amount of eggs placed by the females of the other species in the preferred host fruits. We performed experiments of larval competition and experiments of competition for oviposition sites. We observed that the interactions between the species were asymmetric and hierarchical, and the results suggest a competitive displacement of *A. fraterculus* by *A. obliqua* when these are present in the same fruit, be it mango or guava.

Key-words: Tephritidae, interspecific competition, competitive displacement, similar species

Introdução

A competição interespecífica é difundida amplamente entre os insetos, possuindo um importante papel na disposição e organização das comunidades de espécies fitófagas (Lawton & Strong, 1981; Denno et al. 1995; Lewinsohn et al. 2005; Papadopoulos et al. 2015). Dessa interação pode ocorrer o deslocamento de uma das espécies competidoras, já que nessa competição duas espécies não podem ocupar o mesmo nicho, ou um equilíbrio de coexistência entre elas (Lawton, 1982; Schoener, 1982). A coexistência pode ocorrer através de mecanismos que reduzem a intensidade da competição a um nível tolerável, como a partição, redução, ou mudança de nicho, ou o uso de refúgios pelas espécies interagentes (Duyck et al. 2004; Devescovi et al. 2015). A coexistência também pode ocorrer através de um equilíbrio instável, no qual a vantagem depende das densidades iniciais das duas populações competidoras (Balasubramanian, 1990; Begon et al., 2007). Em geral, de acordo com o princípio da exclusão competitiva, a coexistência estável ocorre quando duas espécies competidoras possuem nichos efetivos diferentes, pois tende a diminuir os efeitos da competição interespecífica onde há a sobreposição dos recursos utilizados (ou sobreposição de nicho) (Duyck et al. 2004).

Geralmente as interações interespecíficas são assimétricas, nos quais a espécie que explora melhor o recurso irá deslocar competitivamente a que não é muito eficiente na exploração do mesmo (Begon et al., 2007). Esse processo pode ser intensificado com o aumento da densidade, co-ocorrência espacial e similaridade ecológica entre os organismos competidores (Denno et al., 1995). Essa assimetria pode ocasionar o deslocamento competitivo de uma espécie pela outra, tornando um dos competidores dominante em um determinado ecossistema ou habitat através de um processo coevolutivo. O deslocamento competitivo pode ser observado especialmente entre espécies estreitamente relacionadas, sendo algo dinâmico, resultado das diferenças de características presentes nas espécies interagentes que estão incluídas no mesmo cenário ambiental (Reitz & Trumble, 2002). Desta forma, a consequência gerada pela

competição entre espécies é que uma delas sofrerá redução na taxa de sobrevivência, fecundidade ou crescimento (Begon et al., 2007). Existem basicamente dois mecanismos de competição: o de exploração (em que os recursos não são suficientes para as duas espécies) e o de interferência (em que uma espécie limita outra espécie restringindo o acesso aos recursos) (Reitz & Trumble, 2002).

O gênero *Anastrepha* é um amplo táxon, composto por um grande número de organismos e distribuído pelas Américas, muitas das suas espécies são consideradas pragas agrícolas devido aos prejuízos causados à fruticultura (Norrbon & Korytkowski, 2011). As fêmeas ovipositam diretamente dentro do fruto hospedeiro das larvas, estas se alimentam da polpa até completarem o seu desenvolvimento larval dentro do fruto, este cai no solo e as larvas passam para o estágio de pupa, que posteriormente emergirão adultos que reiniciarão um novo ciclo quando atingirem a maturidade sexual (Aluja, 1994; Malavasi et al., 2000). A inserção do acúleo nos frutos propicia a contaminação por fungos e bactérias, e conseqüente apodrecimento do fruto, ocasionando a impossibilidade de comercialização, e por isso esses insetos são um dos maiores obstáculos de exportação de frutas produzidas no Brasil (Cunha et al., 2000; Malavasi et al., 2000). Quatro espécies destacam-se quanto à importância econômica no Brasil: *A. obliqua*, *A. fraterculus*, *A. zenilidae* e *A. sororcula* (Nascimento et al., 1993; Zucchi, 2001).

A. fraterculus está distribuída desde o sul dos EUA até o norte da Argentina (Calkins & Malavasi, 1995). No Brasil é praga importante para várias frutíferas, possuindo um total de 116 hospedeiros (Zucchi & Moraes, 2008), sendo a espécie mais comum na goiaba (*Psidium guajava* L.) (Raga et al., 2006).

Anastrepha obliqua (Macquart) está distribuída desde o estado do Texas na América do Norte até a Argentina na América do Sul (Malavasi et al., 2000; Weens Jr. et al., 2001), possuindo um total de 50 hospedeiros (Zucchi & Moraes, 2008), e é uma das principais pragas da família Anacardiaceae na maioria dos países tropicais (Weens jr. et al., 2001), tornando a produção de algumas variedades não rentáveis.

A manga *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) é uma espécie nativa da Ásia, introduzida na maioria dos países de clima tropical e subtropical, como o Brasil (Donadio & Ferreira 2002). A manga destaca-se como uma fruta de alto valor comercial em muitas regiões do mundo, principalmente nas regiões tropicais, destacando-se o Brasil, como o quarto maior exportador da fruta (FAO, 2018). Mais de 50% da produção de manga no país é proveniente da Região Nordeste, principalmente no pólo de irrigação do Vale São Francisco, gerando fonte de renda para a maioria dos habitantes, considerado um dos setores mais lucrativos da região (Brasil, 2000).

A goiaba *Psidium guajava* L. (Myrtaceae) é uma espécie nativa da América tropical (Menzel, 1985), e uma das frutíferas mais comuns e economicamente importantes nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (Singh & Pal, 2008). O Brasil é um dos maiores produtores mundiais de goiaba (Gould and Raga, 2002), e mais de 50% da sua área total está cultivada na região Nordeste, principalmente nos estados de Pernambuco e Bahia (Lima et al., 2008). A goiaba é uma das frutas mais afetadas pelas moscas-das-frutas no Brasil (Araujo et al., 2013).

A maior parte das espécies constituintes do gênero *Anastrepha* tem como característica a polifagia, e mesmo que para essas espécies não haja caráter específico em relação ao hospedeiro, existe uma hierarquia de preferência, como de *A. obliqua* por manga e por outras frutas da família Anacardiaceae, e preferência de *A. fraterculus* por goiaba e outras frutas da família Myrtaceae (Malvasi et al., 1980; Nascimento et al., 1982; Jiron & Soto-Manitui 1988; Canal-Daza 1997).

A escolha dos hospedeiros pelas fêmeas adultas é fundamental para o desenvolvimento dos imaturos, pois estes irão depender das fontes nutricionais presentes nestes recursos (Singer, 1986; Joachim-Bravo et al. 2001). O comportamento de oviposição das fêmeas do gênero *Anastrepha* pode ser influenciado por fatores como: densidade populacional, idade, tamanho, condições climáticas, qualidade do fruto, entre outros. Estudos apontam que a existência de outras perfurações de oviposição de indivíduos da mesma espécie, ou até mesmo de espécies diferentes, inibem futuras oviposições (Aluja et al., 2000), pois neste processo ocorre o arrastamento do acúleo com

marcação de feromônio após a deposição do ovo, inviabilizando novas oviposições no local.

Apesar das espécies anteriormente citadas possuírem semelhanças quanto ao comportamento de oviposição e ao desenvolvimento larval, existem variações nos traços de história de vida de ambas as espécies, tais como: número de ovos depositados, duração das fases de desenvolvimento e do período de pré-oviposição, preferência de recursos e capacidade competitiva (Aluja,1994; Cruz et al., 2000; Liedo et al., 1992 e Weens Jr. et al., 2001), que permitem a uma espécie tornar-se dominante em um determinado ambiente.

Por apresentarem fortes semelhanças fisiológicas, comportamentais e ecológicas, espécies congêneres raramente ocuparão o mesmo nicho, e por essa razão uma espécie tende a deslocar a outra (Pianka, 1982). Diferentes espécies podem ser competitivamente dominantes em diferentes hospedeiros, embora todas elas possam explorar a mesma matriz de plantas hospedeiras (Duyck et al., 2008), sendo o fruto fator limitante para a existência desses insetos e principal recurso no qual a competição interespecífica pode ocorrer (Prokopy e Roitberg,1984; Malavasi et al., 2000) .

Na Bahia o monitoramento de pomares têm mostrado a ocorrência de um deslocamento da espécie *A. fraterculus* pela espécie *A.obliqua*, devido ao aumento da quantidade de pomares de manga (fruto hospedeiro preferencial de *A. obliqua*) (Nunes et al., 2011).

Compreender os mecanismos de competição que ocorrem entre essas espécies é importante para a compreensão das interações competitivas existentes entre elas, além de produzir conhecimento sobre a dinâmica e distribuição destes organismos em relação aos hospedeiros. Conhecer como uma espécie de moscas-das-frutas influencia na performance da outra fornece uma base para as análises dos impactos dessas pragas nas áreas de cultivos de frutos no Brasil, além de viabilizar a implementação de técnicas alternativas de controle e monitoramento de pragas com menor custo e impacto ambiental (Malavasi et al.,2000). Sendo assim, os conhecimentos gerados podem ser utilizados para implantação e qualificação de técnicas de manejo integrado de pragas, como por exemplo, a técnica do inseto estéril (TIE) (Kinipling, 1959).

Objetivos

Objetivo Geral

O objetivo do presente trabalho foi analisar como diferentes mecanismos de competição influenciam na utilização dos hospedeiros manga (*Mangifera indica* L.) e goiaba (*Psidium guajava* L.) pelas espécies *Anastrepha obliqua* e *Anastrepha fraterculus*.

Objetivos específicos

De modo mais específico este trabalho avaliou:

i: a coinfestação de larvas de ambas as espécies (*A. obliqua* e *A. fraterculus*) influenciam o número de pupas, adultos emergentes e o tempo do desenvolvimento nos frutos hospedeiros preferenciais de cada espécie (manga- *Mangifera indica* L. e goiaba- *Psidium guajava* L.);

ii: a presença da espécie competidora influencia no número de ovos colocados pelas fêmeas da outra espécie nos frutos hospedeiros preferenciais manga (*Mangifera indica* L.) e goiaba (*Psidium guajava* L.) .

Materiais e Métodos

Os experimentos realizados utilizaram a variedade comercial de manga Tommy Atkins, pois a partir de testes pilotos observou-se uma maior preferência de oviposição de *A. obliqua* por esta variedade do que pela variedade Carl Von Palmer. A variedade comercial utilizada da goiaba foi a Paluma. Os frutos utilizados estavam no estágio de maturação “de vez”, classificação do estágio de maturação através da cor da casca, na qual os frutos apresentavam a cor verde. Para a manga, o estágio de maturação utilizado seguiu a descrição realizada por Santos et al., 2008, no qual a manga possui coloração da casca verde claro, grau de firmeza 20.60 Lb, concentração de ácido cítrico a 67% e pH de 3.39. Para a goiaba, como não existe na literatura uma caracterização de classificação dos estágios de maturação, nós definimos goiaba verde a partir da coloração da casca do fruto. Os frutos foram adquiridos sempre do mesmo fornecedor, amostras de frutos recém comprados eram retiradas aleatoriamente para controles de observação, afim de garantir que não estavam pré-infestados. Os frutos foram medidos e pesados, e tiveram em média 7 cm e 180g.

Manutenção das populações

Indivíduos da espécie *Anastrepha obliqua* utilizada no presente estudo foi mantida em condições de laboratório no Laboratório de Moscas-das-frutas do Centro Tecnológico da Agropecuária da Bahia (CETAB), e indivíduos da espécie *Anastrepha fraterculus* utilizada foi mantida sob as mesmas condições no Laboratório de Ecologia Comportamental de Insetos do IBIO-UFBA. As populações utilizadas para os experimentos foram mantidas em gaiolas plásticas (16x11x10cm) com temperatura controlada de aproximadamente $25 \pm 1^\circ\text{C}$, iluminação fluorescente com fotofase de 12 horas e com, aproximadamente, 70% de umidade relativa. Os adultos foram alimentados com água e dieta à base de Biones (3:1 – açúcar/proteína hidrolisada de dois em dois dias) (Silva-Neto et al., 2012).

Competição larval

Nesse experimento ovos das espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus* foram conjuntamente inoculados em frutos de manga e goiaba. Foram analisadas os

seguintes parâmetros biológicos de cada espécie: número de pupas, tempo de desenvolvimento até a emergência do adulto e número de adultos emergentes. Foram feitos três tratamentos para cada fruto verde: *A. obliqua* isolada (Obli), *A. fraterculus* isolada (Frat), e *A. obliqua* e *A. fraterculus* juntas (Obli x Frat). Para a manga:

Manga Ovos inoculados		
Obli	Frat	Obli x Frat
100	100	100

Na manga, o tratamento teste Obli x Frat teve a proporção de ovos de: 50 ovos de *A. obliqua* e 50 ovos de *A. fraterculus*. Para a goiaba:

Goiaba Ovos inoculados		
Obli	Frat	Obli x Frat
50	50	50

Na goiaba, o tratamento teste Obli x Frat teve a proporção de ovos de: 25 ovos de *A. obliqua* e 25 ovos de *A. fraterculus*.

Essa diferença no número de ovos inoculados nos dois frutos deveu-se ao fato da diferença de tamanho entre os mesmos, pretendendo-se desta forma analisar os mesmos efeitos em frutos com características divergentes quanto ao tamanho e quantidade de polpa. O número de ovos foi definido a partir de testes preliminares e foram realizados sete réplicas por tratamento.

A obtenção dos ovos para os experimentos de inoculação utilizou-se de uma bola de ágar revestida por parafilme (diâmetro 3cm) em gaiolas contendo as espécies separadas e no seu pico de oviposição (14-16 dias). Após a obtenção, os ovos foram lavados em solução de hipoclorito de sódio a 0,5% e, com auxílio de um pincel fino e de um estereomicroscópio, estes foram inseridos nos frutos hospedeiros (goiabas e mangas). A inserção foi feita em cavidades com 1,5 cm de profundidade, previamente feita no fruto com o auxílio de um bisturi (5 cavidades na goiaba e 10 na manga) . Logo após a inserção dos ovos no fruto, as cavidades foram fechadas com o mesmo fragmento de superfície retirado do fruto e vedado com parafina aquecida

(Nascimento *et al.* 2000). Nas goiabas, quando as espécies estavam juntas, colocou-se em uma das cavidades cinco ovos de cada espécie, e nas outras quatro cavidades, dez ovos de cada espécie, para manutenção da proporção. Após a introdução dos ovos, cada fruto foi transferido para uma bandeja de plástico, contendo uma pequena bandeja de isopor sob a qual ficava o fruto e areia lavada previamente esterilizada (em estufa à 250°C por 1 dia) para a pupação. Estas quando contendo pupas foram peneiradas, identificadas e acondicionadas em potes com tampas perfuradas em uma estufa incubadora tipo B.O.D. (Demanda Bioquímica de Oxigênio) até a emergência dos adultos. Nesse experimento os parâmetros analisados foram: número de pupas, número de adultos emergentes e duração do desenvolvimento até a emergência (em dias). Os dados foram analisados estatisticamente utilizando ANOVA one-way com nível de significância de 5% e um teste post-hoc de Tukey para comparação entre os grupos. As análises estatísticas foram feitas com o auxílio do pacote estatístico SPSS para Windows.

Competição por sítios de oviposição

Nestes experimentos, foi avaliada a competição entre fêmeas adultas acasaladas por sítios de oviposição em mangas e goiabas verdes. Foram expostas ao fruto hospedeiro (manga e goiaba, separadamente) dez fêmeas por 24h e posteriormente o número de ovos colocados foi contabilizado com o auxílio de um estereomicroscópio.

Gaiolas de acrílico nas dimensões 49x45x49cm foram utilizadas para os experimentos, sendo que nos experimentos controles dez fêmeas da mesma espécie foram expostas ao fruto, e nos experimentos teste dez fêmeas de espécies diferentes (cinco de cada espécie). Para cada tratamento sete réplicas foram feitas e as fêmeas utilizadas estavam no seu pico de oviposição.

As gaiolas utilizadas no experimento estavam a uma temperatura de 25°C (\pm 1°C), iluminação de 2000 lux por 12 horas e umidade relativa (80 \pm 10%). Todos os frutos foram lavados com água e sabão antes de serem utilizados.

Nesse experimento o parâmetro quantificado foi número de ovos, o qual foi analisado estatisticamente por um GLM univariado com nível de significância de 5%, com um post-hoc de Bonferroni para comparações entre os grupos. Essas análises foram realizadas com o auxílio do pacote estatístico SPSS para Windows.

Resultados

1. Competição Larval

Os experimentos de competição larval, no qual ovos de *A. obliqua* e *A. fraterculus* foram inoculados nos frutos hospedeiros manga e goiaba, tiveram os parâmetros de número de pupas, adultos emergentes e duração do ovo até a emergência analisados. Para a manga o número de pupas divergiu nos diferentes tratamentos (*obliqua* $\bar{x} = 79.2$, $\sigma = 3.1$; *fraterculus* $\bar{x} = 10.1$, $\sigma = 2.2$; *obliqua + fraterculus* $\bar{x} = 37.6$, $\sigma = 3.2$) (Figura 1-1), tendo *A. obliqua* o maior número de pupas recuperadas. O valor do teste de ANOVA ($F_{2,18} = 1031.49$, $p < 0.05$), demonstrou que houve diferença estatística no número de pupas formadas nos três tratamentos, sendo que o post-hoc de Tukey, ao comparar os diferentes grupos dois a dois, revelou que o número de pupas divergiu entre os grupos controle, e entre estes e o grupo teste. Na manga, o número de pupas foi maior para *A. obliqua* em relação a *A. fraterculus*, e quando as duas espécies estavam juntas o número de pupas formadas foi maior para *A. obliqua* em detrimento de *A. fraterculus*. De forma geral, para a goiaba o número de pupas também divergiu nos diferentes tratamentos (*obliqua* $\bar{x} = 23$, $\sigma = 3.1$; *fraterculus* $\bar{x} = 24.3$, $\sigma = 3.3$; *obliqua + fraterculus* $\bar{x} = 14.9$, $\sigma = 2.4$) (Figura 1-2), e a partir da análise estatística observou-se que os tratamentos possuem diferença significativa, e o valor do teste de ANOVA ($F_{2,18} = 21.07$; $p < 0.05$) demonstrou que o número de pupas foi diferente entre os três tratamentos, sendo que o post-hoc de Tukey, ao comparar os diferentes grupos dois a dois, revelou que entre os grupos controle o número de pupas não divergiu, sendo que o grupo teste teve divergência em relação ao número de pupas quando comparado aos grupos controle.

Na análise de adultos emergentes, os tratamentos diferiram significativamente entre si. Para a manga houve uma maior emergência de *A.*

obliqua tanto no grupo controle quanto no grupo teste, sendo que *A. fraterculus* obteve uma baixa emergência nestes grupos (*obliqua* $\bar{x} = 75.3$, $\sigma = 3.8$; *fraterculus* $\bar{x} = 6.6$, $\sigma = 1.7$; *obliqua + fraterculus* $\bar{x} = 33.4$, $\sigma = 3.6$) (Figura 2-1). O teste de ANOVA para os tratamentos na manga expressou diferença estatística entre os grupos ($F_{2,18} = 835.43$; $p < 0.05$), tendo o post-hoc de Tukey denotado que os adultos emergentes no grupo controle de *A. obliqua* foi maior que no controle de *A. fraterculus*, e no tratamento em que as duas estavam juntas, o número de adultos de *A. obliqua* foi maior que *A. fraterculus*. Na goiaba a emergência dos adultos foi bem similar entre os grupos controle, tendo o grupo teste obtido uma emergência menor (*obliqua* $\bar{x} = 19.4$, $\sigma = 3.4$; *fraterculus* $\bar{x} = 19$, $\sigma = 3.5$; *obliqua + fraterculus* $\bar{x} = 12$, $\sigma = 2.7$) (Figura 2-2), e o teste de ANOVA obteve significância estatística ($F_{2,18} = 11.93$; $p = 0.001$), demonstrando que houve diferença entre os tratamentos. O teste de post-hoc de Tukey ao comparar os grupos dois a dois, verificou que o número de adultos emergentes na goiaba não diferiu nos grupos controle, mas estes divergiram quanto a este parâmetro em comparação ao grupo teste.

A duração do desenvolvimento do ovo até a emergência (em dias) foi contabilizado para os frutos hospedeiros, e para a manga o menor tempo obtido foi para *A. obliqua*, tendo o tratamento onde as duas espécies estavam juntas tido um tempo de desenvolvimento bem elevado (*obliqua* $\bar{x} = 14.1$, $\sigma = 0.89$; *fraterculus* $\bar{x} = 19.2$, $\sigma = 1.11$; *obliqua + fraterculus* $\bar{x} = 28.5$, $\sigma = 1.27$) (Figura 3-1). A análise de variância de ANOVA para os testes na manga constatou diferença estatística entre os tratamentos ($F_{2,18} = 306.27$; $p < 0.05$), e o post-hoc de Tukey ao analisar os tratamentos dois a dois verificou que a diferença deu-se entre os grupos controle, e entre os grupos controle e o grupo teste. Na goiaba, os tratamentos controle tiveram um tempo de desenvolvimento bem próximos, tendo tido o tratamento *obliqua + fraterculus* quase o dobro do tempo para desenvolver-se (*obliqua* $\bar{x} = 16$, $\sigma = 0.81$; *fraterculus* $\bar{x} = 15.1$, $\sigma = 0.89$; *obliqua + fraterculus* $\bar{x} = 27.8$, $\sigma = 1.34$) (Figura 3-2). O teste de variância de ANOVA constatou diferença estatística entre os tratamentos ($F_{2,18} = 245.23$; $p < 0.05$), e o post-hoc de Tukey ao analisar os tratamentos dois a dois verificou que não teve diferença estatística entre os grupos controle, mas sim entre esses e o tratamento *obliqua + fraterculus*.

2. Competição por sítios de oviposição

Os experimentos de sítios de oviposição avaliou o número de ovos colocados nos frutos hospedeiros manga e goiaba por ambas as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus*, tanto quando estas estavam isoladas (controle) quando essas estavam juntas (*obliqua* + *fraterculus*). Na manga, o número de ovos colocados foi maior para o controle de *A. obliqua*, e quando as espécies estavam juntas os ovos de *A. obliqua* também tiveram maior número em relação a *A. fraterculus* (*obliqua* $\bar{x} = 43$, $\sigma = 3.1$; *fraterculus* $\bar{x} = 25.3$, $\sigma = 3.4$; *obliqua* + *fraterculus* $\bar{x} = 33.2$, $\sigma = 2.7$) (Figura 4 -1). Na goiaba, o número de ovos foi maior para o controle de *A. fraterculus*, tendo o tratamento em que as duas espécies estão juntas obtido redução no número de ovos postos em relação aos controles (*Obliqua* $\bar{x} = 37.9$, $\sigma = 3.2$; *Fraterculus* $\bar{x} = 43.3$, $\sigma = 3.2$; *Obliqua* + *Fraterculus* $\bar{x} = 30.6$, $\sigma = 3.1$) (Figura 4 -2). O teste estatístico de GLM univariado resultou em diferença significativa tanto para manga ($F= 59.98$; $p<0.05$) quanto para a goiaba ($F= 39.79$; $p<0.05$) entre os três tratamentos. Para a manga o post- hoc de Bonferroni fez análises múltiplas com os grupos testes, demonstrando que todos os grupos diferiram entre si em relação ao número de ovos (Figura 4 -1). Na manga, *A. fraterculus* obteve uma redução do número de ovos colocados quando comparado com a goiaba. Na goiaba o post-hoc de Bonferroni demonstrou que não houve diferença estatística na quantidade de ovos colocados em relação aos grupos controle, mas que estes divergiram em relação ao grupo teste (Figura 4 - 2).

Discussão e Conclusão

Os resultados encontrados apontam para a existência de um deslocamento competitivo de *A. fraterculus* por *A. obliqua* quando essas espécies estão em conjunto nos frutos hospedeiros manga e goiaba. Quando os ovos das duas espécies foram inoculados juntamente nos frutos hospedeiros, o número de pupas e indivíduos emergentes formados das duas espécies diminuiu, evidenciando que há efeito de uma espécie sobre a outra. O tempo de desenvolvimento do ovo até o adulto aumentou muito quando as espécies estavam infestando o mesmo fruto, representando quase o dobro de tempo de quando as espécies estavam sozinhas. De forma geral, para ambos

os frutos hospedeiros, quando as duas espécies estão em conjunto, o número de ovos colocados decresce em relação a quando as espécies estão sozinhas, o que mostra interferência de uma espécie no desempenho da outra.

Em relação à competição larval entre as duas espécies analisadas, estudos anteriores já relataram coinfestação de *A. obliqua* e *A. fraterculus* no mesmo fruto, sempre com prevalência maior de *A. obliqua* na manga (seu fruto hospedeiro preferencial) e *A. fraterculus* na goiaba (seu fruto hospedeiro preferencial) (Uramoto et al., 2004). No presente estudo, quando ambas as espécies coinfestam o mesmo fruto, *A. obliqua* demonstra ter uma dominância competitiva, já que apresentou um maior número de pupas e adultos emergentes, mesmo quando o fruto é hospedeiro preferencial de *A. fraterculus*. Em um estudo realizado com larvas de *A. fraterculus* e *C. capitata* sob condições competitivas, observou-se que efeitos negativos sofridos por esses organismos são maiores quando compartilham o mesmo recurso com indivíduos da mesma espécie do que quando competem com uma espécie diferente (Liendo et al., 2018). No nosso trabalho o resultado foi inverso, tendo sido o efeito negativo maior sobre as diferentes espécies quando em conjunto. A redução de adultos emergentes nos tratamentos interespecíficos mostra que quando há mais de uma origem nos ovos postos em um fruto, há a redução na sobrevivência larval e as larvas que primeiro se desenvolvem suprimem as demais, impossibilitando que as outras completem o seu desenvolvimento, pois um número maior de larvas implica em maior mudanças químicas no fruto, essas afetam o crescimento larval e diminuem o número de emergentes (Averill & Prokopy, 1987; Dukas et al, 2001; Nufio and Papaj, 2004; Liu, 2017).

Quando as duas espécies de *Anastrepha* estavam infestando o fruto conjuntamente houve um aumento no tempo de desenvolvimento dos indivíduos até a fase de emergência. Na competição por recursos alimentares, o principal efeito ocorre no ciclo de vida dos insetos, já que um há aumento na densidade de indivíduos sem correspondente aumento na disponibilidade do recurso alimentar, ocasiona o deslocamento, exclusão, canibalismo ou mesmo a morte por inanição das larvas, como verificado em alguns estudos que tiveram o período de desenvolvimento e o tamanho dos adultos afetados devido à competição por alimento (Mercer, 1999).

No experimento de competição larval, os ovos de ambas as espécies foram inoculados em igual proporção, para que todos os indivíduos tivessem acesso potencial aos recursos. Como indivíduos de espécies diferentes possuem capacidade diferencial na aquisição de recursos ideais para seu desenvolvimento, a espécie que não é tão eficiente em competir pelo recurso será deslocada (Begon et al. 2007). Essa aquisição diferencial de recursos é impulsionada pelas habilidades intrínsecas da espécie em obtê-los, as quais podem se manifestar como diferenças intrínsecas do organismo na captação de recursos ou taxa de crescimento diferencial e sobrevivência (Reitz & Trumble, 2002).

Estudos em laboratório têm demonstrado que espécies da família Tephritidae costumam evitar frutos infestados com ovos de fêmeas heteroespecíficas (Prokopy & Papaj, 2000; Aluja & Díaz-Fleischer, 2006; Kachigamba et al., 2012; Desvescovi et al., 2015). Caso este comportamento seja comum na natureza, espera-se que haja uma baixa frequência de coinfestação nos frutos no campo (Duyck et al., 2004; Birke & Aluja, 2011; Desvescovi et al., 2015). Apesar disso, trabalhos como o de Desvescovi et al., 2015 não encontraram evidências que comprovassem que a inibição de oviposição em frutos infestados por espécies heteroespecíficas tem um papel relevante nos padrões de co-ocorrência. Neste estudo de Desvescovi, os experimentos de competição por sítios de oviposição evidenciou que quando as espécies estão na presença da espécie competidora há uma redução considerável no número de ovos colocados nos frutos hospedeiros. Isso pode ocorrer pois a espécie que oviposita primeiro possui vantagem no desenvolvimento e sobrevivência da prole, sendo que existem espécies de moscas-das-frutas que são estimuladas a ovipositar mais quando na presença da outra espécie (Liu et al., 2017).

No processo de oviposição, após a inserção do ovo, as fêmeas percorrem a superfície do fruto com o acúleo protraído, liberando o feromônio marcador de hospedeiro (HMP - Host Marking Pheromone), sinalizando para outras fêmeas coespecíficas que o fruto já foi infestado, impedindo uma multi-infestação do hospedeiro (Prokopy, 1981; Nufio & Papaj, 2001, Arredondo et al., 2006). O feromônio deterrente de oviposição é uma estratégia utilizada por

fêmeas de muitas espécies do gênero *Anastrepha*, sendo essencial na regulação da competição intraespecífica, e fêmeas da mesma espécie ao identificar frutos marcados com estes compostos químicos evitam ovipositar nesses hospedeiros (Birke et al., 20013). No nosso estudo, o número de oviposições foi maior nos tratamentos controles (onde as duas espécies estavam isoladas) do que nos tratamentos testes (onde as duas espécies estavam juntas). Na família Tephritidae estudos apontam que pelo menos três gêneros possuem HMPs que também podem atuar como sinomônios, pois são reconhecidos por organismos de diferentes espécies (Prokopy & Papaj, 2000; Aluja e Díaz-Fleischer, 2006; Kachigamba et al., 2012). No trabalho de Liendo (2013), ele verificou que sob condições de laboratório, as espécies *A. fraterculus* e *C. capitata* evitam colocar ovos em frutos recém infestados por fêmeas heteroespecíficas. De acordo com este estudo, as fêmeas avaliam o estado de infestação do fruto a partir da percepção química presente no hospedeiro. Se essa condição é uma resposta comportamental inerente do organismo, esteja ele em condição de laboratório ou condição natural, então se espera que haja um padrão de separação espacial de oviposição e infestação simultânea por ambas as espécies seria menos frequente do que esperado por acaso. Sendo assim os HMPs reduziram o nível de competição interespecífica, e poderia atuar para que espécies com hospedeiros sobrepostos possam coexistir (Devescovi et al., 2015).

A escolha do fruto no processo de oviposição está relacionada com escolha do hospedeiro adequado para melhor desenvolvimento dos ovos das moscas-das-frutas. *A. obliqua* e *A. fraterculus* são espécies polífagas, ou seja, são capazes de explorar muitas espécies de plantas de diferentes famílias, e, apesar de apresentarem vários hospedeiros para oviposição, as fêmeas exibem uma hierarquia de preferência, sendo alguns hospedeiros mais preferidos em relação a outros. Em 2004 Joachim-Bravo e Silva-Neto avaliaram a aceitação e preferência de frutos para oviposição em duas populações de mosca-das frutas de *Ceratitis capitata* Wiedemann, 1824 (Diptera: Tephritidae), e verificaram que as fêmeas ovipositaram mais ovos em frutos de mamão (*Carica papaya* L.) e manga (*Mangifera indica* L.) do que em laranja (*Citrus sinensis* L.) e maçã (*Malus domestica*). O hospedeiro principal de *A. obliqua* é a

família Anacardiaceae, sendo as espécies de citrus e goiabas seus hospedeiros alternativos (Norrbon and Kim, 1988; Hernandez-Ortiz, 1992). Os hospedeiros preferenciais de *A. fraterculus* incluem a família Myrtaceae, Rosaceae e Rutaceae e seus hospedeiros alternativos são jabuticabeiras, pitangueiras, citros, ameixeiras e macieiras (Salles, 1995). Ao todo, *A. fraterculus* possui 116 espécies de plantas hospedeiras, sendo Myrtaceae a família mais representativa, e é a espécie que apresenta a maior polifagia dentro do gênero (Zucchi & Moraes, 2008). Os insetos fitófagos possuem as plantas hospedeiras como local que é utilizado para alimentação, sítio de acasalamento e oviposição, refúgio ou abrigo. Dessa forma, as características da planta influenciam na sobrevivência, distribuição e abundância desses insetos. O sucesso adaptativo na planta hospedeira está intimamente relacionado às estratégias de história de vida e traços comportamentais inerentes à espécie. O princípio de Hopkins enfatiza a hipótese de que o inseto que apresenta mais de uma planta hospedeira adquire preferência para reprodução na espécie à qual está mais adaptado (Hopkins, 1917). Sendo assim, uma espécie tem preferência por um grupo de plantas que seja mais próximo do grupo de plantas nativas ao qual está adaptado pois terá uma alta capacidade de colonização (Selivon, 2000). Nossos dados de competição evidenciaram que em relação ao hospedeiros alternativos *A. obliqua* consegue obter um melhor desempenho na goiaba do que *A. fraterculus* na manga, e que apesar de *A. fraterculus* possuir um alto potencial de polifagia, a manga pode não representar um sucesso de desenvolvimento para a espécie. Esse fator pode estar associado aos estímulos químicos provenientes do fruto hospedeiro, pois o gênero *Anastrepha* utiliza pistas olfativas para localizar e avaliar as suas fontes de alimento e os sítios de oviposição (Lima-Mendonça et al., 2014). Um estudo sobre *Anastrepha ludens* verificou que os voláteis de goiaba desencadearam respostas eletrofisiológicas nas antenas dessas moscas, e os mesmos exerciam atração quimiotática em testes com túnel-de-vento, evidenciando que os compostos químicos dos frutos preferenciais desencadeiam reações fisiológicas que se traduzem na atração do inseto pelo hospedeiro (Malo et al., 2005).

Espécies filogeneticamente relacionadas tendem a ser ecologicamente mais semelhantes entre si em muitos aspectos (Begon et al., 2007). Chase &

Leibold (2003) argumentam que, em pequenas escalas, espécies relacionadas que coexistem em comunidades geralmente exibem algum tipo de diferenciação (temporal ou espacial) na ocupação de micro-habitats, na dieta ou em outros fatores. Nesse sentido, no ambiente natural as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus* coexistem pois a competição direta entre elas é diluída, possivelmente pela existência de preferência em infestar hospedeiros preferenciais diferentes.

No presente estudo, observamos que as interações entre as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus* foram assimétricas e hierárquicas, e que apesar de ambas as espécies terem reduzido seu número de pupas, adultos emergentes e ovos colocados em ambos os frutos hospedeiros quando estavam juntas, essa diferença foi maior para *A. fraterculus*, tendo sido *A. obliqua* competitivamente dominante. As diferentes formas pelas quais uma espécie responde à competição mostram como essas espécies podem utilizar de maneira diferencial os recursos, possibilitando a coexistência de diferentes espécies, principalmente no contexto de espécies aparentadas na qual existe uma similaridade de nicho. Nossos experimentos modularam uma situação artificial, na qual espécies diferentes não possuíam alternativas a não ser competir. Mas no campo, mesmo com uma hierarquia competitiva, estratégias comportamentais poderiam modular os efeitos da concorrência, como por exemplo, permitindo que competidores fracos reduzam a probabilidade de competir com outras espécies. Uma forma de fazer isso é aumentar a eficácia na localização de recursos ou melhorar a detecção de frutas previamente infestadas. Nossos dados não puderam comprovar essas informações. A partir dos parâmetros avaliados aqui, nossos resultados sugerem um deslocamento competitivo de *A. fraterculus* por *A. obliqua* na manga e goiaba, o que é corroborado com os dados de campo em que o aumento de pomares de manga tem aumentado a população de *A. obliqua* (Nunes et al., 2011). Isso se torna relevante no contexto de que mesmo com a existência de pomares de goiaba, onde antes havia prevalência de *A. fraterculus* pode sofrer uma mudança na estrutura da comunidade, sendo assim, compreender os processos ecológicos fornece uma maior capacidade de previsão dos problemas e de qual espécies ocorrerão num determinado habitat, gerando estratégias mais eficientes de prevenção e combate desses insetos praga,

através de armadilhas direcionadas, métodos de detecção e controle específicos.

Referências Bibliográficas

Aluja, M. (1994). Bionomics and management of *Anastrepha*. Annual Review of Entomology. v. 39, p. 155-178.

Aluja, M., Piñero, J. Jácome, I., Díaz-fleischer, F. & Sivinski, J. Behavior of flies in the genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini). (2000). In: ALUJA, M. & NORRBOM, A. L. (Ed.) Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. NY: CRC Press, cap 15, p. 375-410.

Aluja, M., Díaz-Fleischer, F. (2006). Foraging behavior of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua* and *A. serpentina* in response to feces extracts containing host marking pheromone. J. Chem. Ecol. 32: 367-389.

Araujo, E. L., Ribeiro, J. C., Chagas, M. C. M., Dutra, V. S., Silva, J. G. (2013) Moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) em um pomar de goiabeira, no semiárido brasileiro. Revista Brasileira de Fruticultura, v.35, n.2, p.471-476.

Arredondo, J., Díaz-Fleischer, F. (2006) Oviposition deterrents for the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) from fly faeces extracts. Bull. Entomol. Res. 96: 35-42.

Averill, A. L, Prokopy, R. J. (1987). intraspecific competition in the tephritid fruit fly *Rhagoletis pomonella*. Ecology, 68(4), pp. 878-886.

Balasubramanian, S. (1990) Differential equation model for interspecific competition in phytophagous insects. Environment and Ecology, 8, 98–100.

Begon, M., Harper, J. e Townsend, C. (2007). Ecologia: de Indivíduos a Ecosistemas. 4a ed. Artmed, Porto Alegre.

Brasil. Ministério da Agricultura e do Abastecimento. (2000) Mapeamento da fruticultura brasileira. Brasília. 110p. il.

Birke, A. & Aluja, M. (2011). *Anastrepha ludens* and *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae) do not infest *Psidium guajava* (Myrtaceae), but *Anastrepha obliqua* occasionally shares this resource with *Anastrepha striata* in nature. Journal of Economic Entomology 104, 1204–1211.

Birke, A., Guillén, L., Midgarden, D., Aluja, M. (2013). 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, pp 192–213. In Peña J. (ed.), Potential invasive pests . CAB International.

Calkins, C. O; Malavasi, A. (1995) Biology and control of fruit flies (*Anastrepha*) in Tropical and temperate fruit. Revista Brasileira de Fruticultura, Cruz das Almas, v.17, p.36-45.

Canal-Daza, N. A. (1997). Levantamento, flutuação populacional e análise faunística das espécies de moscas-das-frutas (Dip.: Tephritidae) em quatro municípios do norte do estado de Minas Gerais. Tese doutorado, ESALQ/USP, Piracicaba, 113 p.

Chase, J. M. & Leibold, M. A. (2003). Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago, University Chicago. 212p.

Cunha, M. M. da; S. Filho, H. P.; Nascimento, A. S. (2000) Manga: fitossanidade: frutas do Brasil. Brasília: Embrapa – SPI. 104 p.

Cruz, I. B. M., Nascimento, J. C., Taufer, M. e Oliveira, A. K. (2000). Morfologia do Aparelho Reprodutor e Biologia do Desenvolvimento. In: MALAVASI, A. & ZUCCHI, R. A. (Ed.). Moscas-das-frutas de Importância Econômica no Brasil – Conhecimento Básico e Aplicado. Ribeirão Preto: Holos, 2000. cap. 7, p. 55-56.

Denno, R. F., McClure, S. and Ott, J. R. (1995). Interspecific interactions in phytophagous insects competition reexamined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 297–331.

Devescovi, F., Liendo, M.C., Bachmann, G.E., Bouvet, J.P., Milla, F.H., Vera, M.T. & Segura, D.F. (2015) Fruit infestation patterns by *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* reveal that cross-recognition does not lead to complete avoidance of interspecific competition in nature. *Agricultural and Forest Entomology*, 17, 325–335.

Donadio, L. C., F. R. Ferreira. (2002). Mangueira, p. 351-372. In C. H. Bruckner (Ed.). Melhoramento de fruteiras tropicais. UFV, Viçosa, Minas Gerais. 422 p.

Dukas, R., Prokopy, R.J. & Duan, J.J. (2001) Effects of larval competition on survival and growth in Mediterranean fruit flies. *Ecological Entomology*, 26, 587–593.

Duyck, P. F., David, P. & Quilici, S. (2004a) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecological Entomology*, 29, 511–520.

Duyck, P. F., David, P., Pavoine, S. & Quilici, S. (2008) Can host range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Reunion. *Ecological Entomology*, 33, 439–452.

FAO – **Food and Agriculture Organization of the United Nations.** Disponível em: <<http://www.fao.org>>. Acesso em: 20 dez. 2018.

Gould, W. P. & A. Raga. (2002). Pests of guava, p. 295-313. In J.E. Peña, J.L. Sharp & M. Wysoki (eds.), Tropical fruit pests and pollinators: Biology, economic importance, natural enemies and control. Wallingford, CAB, 430p.

Hernández-Ortiz, V. (1992) El género *Anastrepha* Schiner en México (Diptera: Tephritidae). Taxonomía, distribución y sus plantas huéspedes. Instituto de Ecología, Sociedad Mexicana de Entomología, Xalapa, Veracruz, México, 162p.

Hopkins, A. D. 1917. A discussion of C.G. Hewitt's paper on "Insect Behaviour". *J. Econ. Entomol.* 10: 92-93.

Jiron, L. F., Soto-manitui, J. (1988) A preliminar list of the fruit flies of the genus *Anastrepha* (Dip.: Tephritidae) in Costa Rica. *Florida Entomologist*, v.71, n.2, p.130-137.

Joachim-bravo, I. S., Fernandes, O. A.; Bortoli, S.A. and Zucoloto, F. S. (2001). Oviposition preference hierarchy in *Ceratitis capitata* (diptera: tephritidae): influence of female age and experience. *Iheringia, série zoológica*, v. 91, p. 93-100.

Joachim-bravo, I. S. & Silva-neto, A. M. (2004). Aceitação e preferência de frutos para oviposição em duas populações de *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 94(2):171-176.

Lawton, J.H. & Strong, D.R. (1981) Community patterns and competition in folivorous insects. *American Naturalist*, 118, 317–338.

Lawton, J.H. (1982). Vacant niches and unsaturated communities: a comparison of bracken herbivores at sites on two continents. *The Journal of Animal Ecology*, pp.573-595.

Lewinsohn, T. M.; Novotny, V.; Basset, Y. (2005). Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Ann Rev Ecol, Evol Syst* 36: 597-620.

Liendo, M. C. (2013) Interacciones competitivas entre dos especies de mosca de la fruta: *Ceratitis capitata* y *Anastrepha fraterculus* (Diptera:Tephritidae). PhD Thesis, Universidad de Buenos Aires.

Liendo, M. C., Parreno, M. A., Cladera, J. L., Vera, M. T. and Segura, D. F. (2018). Coexistence between two fruit fly species is supported by the different strength of intra- and interspecific competition. *Ecological Entomology*.

Liedo, P., Carey, J. R. , Celedonio, H. e Guillen, J. (1992). Size Specific Demography of three Species of *Anastrepha* Fruit Flies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 63. p. 135-142.

Lima-Mendonça, A.; Lima-Mendonça de A.; Sant'ana, A. E. G.; Nascimento, R. R. (2014). Semioquímicos de moscas das frutas do gênero *Anastrepha*. *Química Nova*, v. 37, n. 2, p. 293-301.

Liu, H., Zhang, C., Hou, B., Yang, G. and Ma, J. (2017). Interspecific Competition Between *Ceratitis capitata* and Two *Bactrocera* spp. (Diptera: Tephritidae) Evaluated via Adult

Behavioral Interference Under Laboratory Conditions. *Journal of Economic Entomology*, 110(3), 1145–1155.

Kachigamba, D. L. (2012). Host-marking behaviour and pheromones in major fruit fly species (Diptera: Tephritidae) infesting mango (*Mangifera indica*) in Kenya. Ph. D. thesis, Jomo Kenyatta University of Agriculture and Technology, P. O. Box 62000 D 00100, Nairobi, Kenya.

Knipling, E.F. (1959). Sterile-male method of population control. *Science*, 130: 902-904.

Malavasi, A., Morgante, J.S. (1980). Biologia de moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae). II. Índices de infestação em diferentes hospedeiros e localidades. **Revista Brasileira de Biologia**, v.40, n.1, p.17-24.

Malavasi, A., Zucchi, R. A. and Sugayama, R. L. (2000). Biogeografia. In: Malavasi, A. & Zucchi, R. A. (Ed.). Moscas-das-frutas de Importância Econômica no Brasil – Conhecimento Básico e Aplicado. Ribeirão Preto: Holos. cap. 10, p. 93-98.

Malo, E. A., Cruz-lópez, L., Toledo, J., Del mazo, A., Virgen, A. & Rojas, A. C. (2005). Behavioral and electrophysiological responses of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) to guava volatiles. *Florida Entomologist* 88(4):364-371.

Menzel, C. M. (1985). Guava: An exotic fruit with potential in Queensland. *Queensland Agricultural Journal*, Brisbane. v.1 11, n.2, p.93-93.

Mercer, D. R. (1999). Effects of larval density on the size of *Aedes polynesiensis* adults (Diptera: Culicidae). *J Med Entomol* 36: 702-708.

Nascimento, A.S., Zucchi, R. A., Morgante, J. S., & Malavasi, A. (1982). Dinâmica populacional das moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* (Dip., Tephritidae) no recôncavo baiano. II- Flutuação populacional. *Pesq. Agropec. Bras.* 17 : 969-980.

Nascimento, A. S., Morgante, J. S., Malavasi, A., Uramoto, K. (1993). Occurrence and distribution of *Anastrepha* in melon production areas in Brazil. In M. Aluja & P. Liedo (eds.), *Fruit flies: biology and management*. New York, Springer-Verlag, 492p.

Nascimento, A.S., Matrangolo, W.J.R., Barbosa, C.J., Marques, O.M., Habibe, T.C. (2000). Associação de moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) com a “meleira do mamoeiro” (*Carica papaya* L.). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, v.29, p.821-825.

Norrbom, A. L., & Kim, K. C. (1988). A list of the recorded host plants of the species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). Washington: USDA, APHIS, 114 p.

Norrbom, A. L. & Uchôa, M.A. (2011). New species and records of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) from Brazil. *Zootaxa* 2835: 61-67.

Nufio, C. R., Papaj, D. R. (2001). Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomol. Exp. Appl.*; 99: 273-293.

Nufio, C. R., and Papaj, D. R. (2004). Host-marking behavior as a quantitative signal of competition in the walnut fly *Rhagoletis juglandis*. *Ecol. Entomol.* 29: 336–344.

NUNES, M. C. A. (2011). Estudo da composição das espécies do gênero *Anastrepha* nos pólos frutícolas do Vale do Rio Brumado (Livramento de Nossa Senhora e Dom Basílio) e Itaberaba. Lauro de Freitas: União Metropolitana de Educação e Cultura – UNIME (Monografia).

Papadopoulos, N. T., Lopes, N., Souza-Filho, M. F., Gotelli, N. J., Lemos, L. J. U., Godoy, W.A.C., and Zucchi, R. A. (2015). Temporal overlap and cooccurrence in a guild of sub-tropical tephritid fruit flies. *PLoS ONE* 10: e0132124.

Pianka, E. R. (1982). *Ecologia evolutiva*. Barcelona, Omega, 365p.

Prokopy, R. J. (1981). Epideictic pheromones that influence spacing patterns of phytophagous insects. In: Nordlund DA, Jones RL, Lewis W. J, editors. *Semiochemicals: their role in pest control*. New York: Wiley & Sons; p. 181-213.

Prokopy, R. J. & Roitberg, B. D. (1984). Foraging behaviour of true fruit flies (Diptera: Tephritidae). *American Scientist*, 72, p. 41–49.

Prokopy, R. J, Papaj, D. R. (2000). Behavior of flies of the genera *Rhagoletis*, *Zonosemata*, and *Carpomya* (Trypetinae: Carpomyina). In: Aluja M, Norrbom AL, editors. *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. Boca Raton, Florida: CRC Press; p. 219-252.

Raga, A., De Souza Filho, M. F., Prestes, D. A. O., De Azevedo Filho, J. A., Sato, M. E. (2006). Susceptibility of guava genotypes to natural infestation by *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae) in the municipality of Monte Alegre do Sul, State of São Paulo, Brazil. *Neotropical Entomology*, v.35, n.1, p.121-125, 2006.

Reitz, S. R. & Trumble, J. T. (2002). Competitive displacement among insects and arachnids. *Annual Review of Entomology* ,47, p. 435-465.

Salles, L. A. B. (1995). *Bioecologia e controle da mosca-das-frutas sul-americana*. Pelotas, EMBRAPA - CPACT, 58 p.

Santos, D. B., Pereira, M. E. C., Vieira, E. L., Lima, M. A. C. (2008). Caracterização físico-química dos estádios de maturação da manga ‘Tommy Atkins’ produzida no município de laçú - BA. *Magistra*, 20(4), 342-348.

Schoener, T. W. (1982) The controversy over interspecific competition. *American Scientist*, 70, 586–595.

Selivon, D. (2000). Relações com plantas hospedeiras. In: MALAVASI, A.; ZUCCHI, R.A. (Ed.). Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico aplicado. Ribeirão Preto: Holos, 2000. p.87-91.

Silva Neto, A. M., Dias, V. S., Joachim-Bravo, I. S. (2012). Comportamento reprodutivo de *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae): Efeito do tamanho dos machos sobre o seu sucesso de Cópula. EntomoBrasilis (Vassouras).

Singer, M. C. (1986). The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. Pages 66-94 in J. Miller & T. A. Miller (eds), Insect-plant relations. Springer-Verlag, New York.

Singh, S. P., Pal, R. K. (2008). Controlled atmosphere storage of guava (*Psidium guajava* L.) fruit. Postharvest Biology and Technology, Langford Lane, v.47, p.296-306, 2008.

Uramoto, K., Walder, J. M. M. & Zucchi, R. A. (2004). Biodiversidade de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* (Diptera, Tephritidae) no campus da ESALQ-USP, Piracicaba, São Paulo. Rev. Bras. Entomol. 48: 409-414.

Weens, J. R. H. V.; Heppner J. P.; Steck G. J. (2001). West Indian Fruit Fly, *Anastrepha obliqua* (Macquart). University of Florida, publication n 198. p. 8, p.45-71, 1982.

Zucchi, R. A. (2000) Taxonomia. In: Malavasi A, Zucchi RA, editors. Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado. Ribeirão Preto: Holos; p. 13-24.

Zucchi, R. A. (2001). Mosca-do-mediterrâneo, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). In: Vilela, E. F.; Zucchi, R. A.; Cantor, F. (Ed.). Histórico e impacto das pragas introduzidas no Brasil. Ribeirão Preto: Holos p. 15-22.

Zucchi, R. A. & Moraes, R. C. B. 2008. Fruit flies in Brazil - *Anastrepha* species their host plants and parasitoids. Available in: www.lea.esalq.usp.br/anastrepha/, updated on March 14, 2019. Accessed on: 20 mar de 2019.

ANEXOS

Figuras

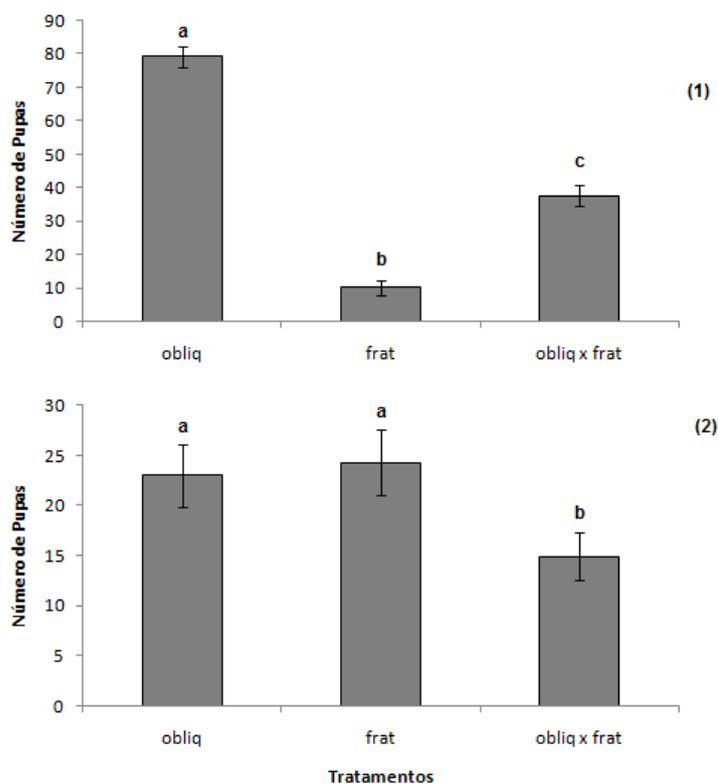


Figura 1: Número médio de pupas obtidos nos experimentos de competição larval entre as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus*. No total foram realizados três tipos de tratamentos: obliqua (obliq); fraterculus (frat) e obliqua + fraterculus (obliq x frat). Barras seguidas de letras diferentes representam diferença estatística resultante da Análise de Variância (ANOVA) realizada para cada combinação (post-hoc de Tukey) com 5% de significância. Para a manga (1) $F_{2,18}=1031.49$, $p<0.05$; para a goiaba $F_{2,18}=21.07$, $p<0.05$.

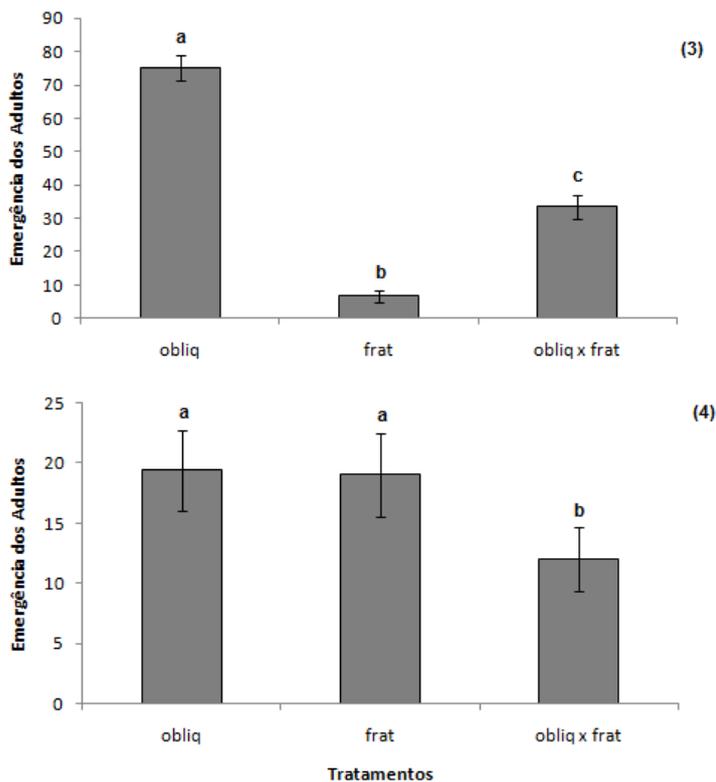


Figura 2: Número médio de adultos obtidos nos experimentos de competição larval entre as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus*. No total foram realizados três tipos de tratamentos: obliqua (obliq); fraterculus (frat) e obliqua + fraterculus (obliq x frat). Barras seguidas de letras diferentes representam diferença estatística resultante da Análise de Variância (ANOVA) realizada para cada combinação (post-hoc de Tukey) com 5% de significância. Para a manga (3) $F_{2,18}=835.43$, $p<0.05$; e para a goiaba (4) $F_{2,18}=11.93$, $p=0.001$.

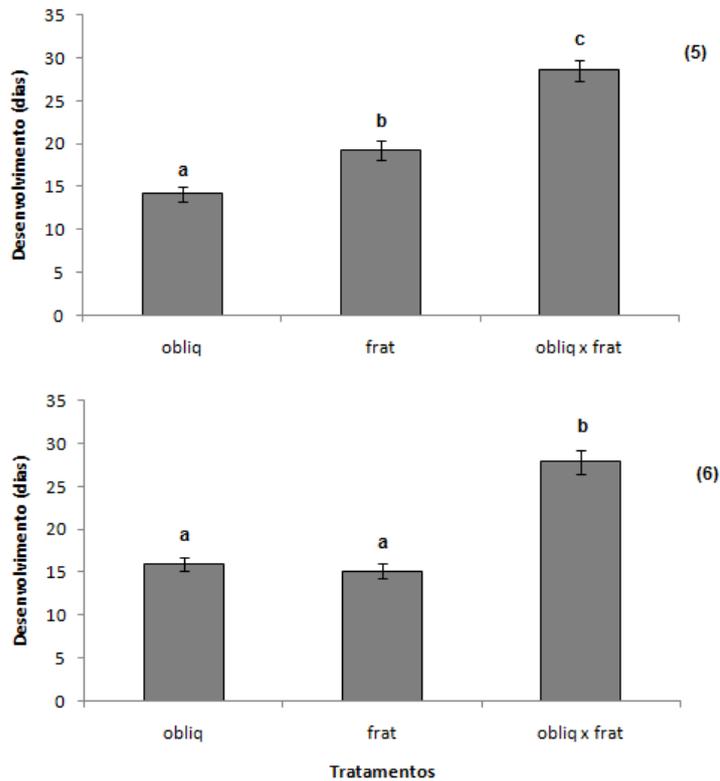


Figura 3: Número médio do tempo de desenvolvimento do ovo até a emergência, obtido nos experimentos de competição larval entre as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus*. No total foram realizados três tipos de tratamentos: obliqua (obliq); fraterculus (frat) e obliqua + fraterculus (obliq x frat). Barras seguidas de letras diferentes representam diferença estatística resultante da Análise de Variância (ANOVA) realizada para cada combinação (post-hoc de Tukey) com 5% de significância. Para a manga (5) $F_{2,18}=306.27$, $p<0.05$; e para a goiaba (6) $F_{2,18}=245.23$, $p<0.05$.

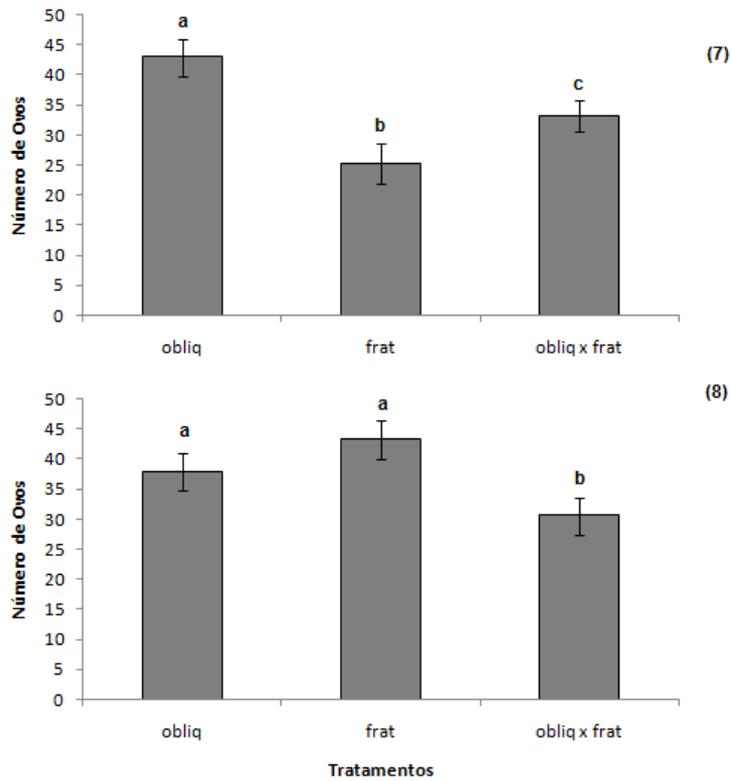


Figura 4: Número médio de ovos obtidos nos experimentos de competição por sítios de oviposição entre as espécies *A. obliqua* e *A. fraterculus*. No total foram realizados três tipos de tratamentos: obliqua (obliq); fraterculus (frat) e obliqua + fraterculus (obliq x frat). Barras seguidas de letras diferentes representam diferença estatística resultante do GLM univariado realizado para cada combinação (post-hoc de Bonferroni) com 5% de significância. Para a manga (7) $F=59.98$; $p<0.05$; e para a goiaba (8) $F=39.79$; $p<0.05$.

Tabelas

Tratamentos OF				
Variáveis	Manga		Goiaba	
	% obliq	% frat	% obliq	% frat
Pupas	79.2	10.1	23	24.3
Emergentes	75.3	6.6	19.4	19
Desenvolvimento (dias)	14.14	19.28	16	15.14
N° Ovos	43	25.3	37.9	43.3

Tabela 1: Média das quantidades relativas de *A. obliqua* e *A. fraterculus* nos tratamentos obliq x frat na manga e goiaba.