

DIVULGAÇÃO CIENTÍFICA

RELAÇÃO HOSPEDEIRA E STATUS HOSPEDEIRO EM MOSCAS-DAS-FRUTAS (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

Ester Marques de Sousa¹, Adalton Raga²

¹Bióloga, Mestre do Programa de Pós-Graduação em Sanidade Segurança Alimentar e Ambiental no Agronegócio, Instituto Biológico, Campinas, SP. E-mail: estersm18@hotmail.com; ²Engenheiro Agrônomo, Pesquisador Científico VI, Instituto Biológico, Campinas, SP. E-mail: adalton@biologico.sp.gov.br.

RESUMO

As moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) são as principais barreiras fitossanitárias para o livre comércio de frutas *in natura*. Esse fato evidencia a importância de determinar com precisão a relação e o status de hospedeiro, sendo fundamental para realização de análise de risco de pragas e a implantação de regulamentações fitossanitárias destinadas ao trânsito nacional e internacional de vegetais. Objetivou-se reunir informações disponíveis na literatura que auxiliam na determinação do status hospedeiro de moscas-das-frutas e os seus requisitos nutricionais. O status de hospedeiro para moscas-das-frutas é determinado por meio de testes de captura e amostragem de campo e testes de infestação forçada no campo e no laboratório. É considerado potencial hospedeiro o fruto que permite que as fases imaturas obtenham sustento nutricional suficiente para formar pupas viáveis, a partir das quais emergem adultos capazes de se reproduzir. É importante realizar os experimentos em diferentes períodos, permitindo a avaliação de quaisquer diferenças sazonais na composição da fruta. O status hospedeiro não é um processo estável, mas que está em constante evolução, variando com o tempo (possibilidade de adaptação a novos hospedeiros) e local (disponibilidade de hospedeiros), visto que, em condições de escassez, esses insetos podem facilmente adaptar-se a novos hospedeiros.

PALAVRAS-CHAVE: Tephritidae, Infestação, suscetibilidade, não hospedeiro, status da praga.

ABSTRACT

HOSTING AND HOSTING STATUS IN FRUIT FLIES (DIPTERA: TEPHRITIDAE). Fruit flies (Diptera: Tephritidae) are the main phytosanitary barriers for the free trade of fresh fruits. This fact shows the importance of accurately determining the relation and the host status, whose data is essential to carry out the pest risk analysis and the implementation of phytosanitary regulations for the national and international trade of vegetables. The objective of the present paper was to gather information available in the literature that help to determine the host status of fruit flies and their nutritional requirements. Host status for fruit flies is determined by field capture and sampling and forced infestation tests in laboratory and field conditions. Host potential is considered the fruit in which the immature stages obtain enough nutritional source to get viable pupae, from which produce adults capable of offspring production. It is important to carry out the experiments in different periods, allowing the evaluation of any stage differences in fruit composition. The host status is not a stable process, but it is constantly changes overtime (possibility of adaptation to new hosts) and local (availability of hosts), because in scarce conditions these insects can adapt easily to new hosts.

KEY WORDS: Tephritidae, Infestation, susceptibility, no-host, pest status.

As moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) são insetos holometabólicos, cujas larvas se alimentam de tecido vegetal como polpa e/ou sementes de frutos e inflorescência, assim como dos talos de diversas plantas (CHRISTENSON; FOOTE, 1960). Apesar de apenas 1% das 4.400 espécies reportadas de Tephritidae (NORRBOM et al., 2013) atacarem frutas de importância econômica, esse grupo de insetos está entre as dez pragas de maior importância para a fruticultura mundial (ALUJA, 1994; ALUJA, 1999).

As moscas-das-frutas são as principais barreiras fitossanitárias para o livre comércio de frutas *in natura*, afetando o rendimento das culturas e a qualidade dos produtos colhidos (RENGIFO et al., 2011). Assim, os estudos sobre o estado não-hospedeiro, frutas e cultivares resistentes à infestação, e estágios de maturidade dos hospedeiros são importantes para manter a segurança em quarentena e permitir acesso aos mercados internacionais (CUGALA, 2016; RENGIFO et al., 2011).

O conhecimento do status hospedeiro, de uma praga é importante tanto para os países exportadores quanto para os importadores, pois essas informações permitem realizar uma análise de risco de pragas (ARP), estabelecer regulamentações fitossanitárias para prevenir a entrada, o estabelecimento ou a disseminação da praga, cumprir as regulamentações de importação, evitando a exportação de material infestado e atender às solicitações de informações de outros países para fins de ARP em seus territórios (FAO, 2006).

As moscas-das-frutas são insetos com grande capacidade de dispersão e, em alguns casos, com grande capacidade de adaptação a várias espécies de frutos hospedeiros (ARREDONDO et al., 2010). A identificação correta dos hospedeiros é fundamental para o monitoramento e a implementação do manejo integrado desses insetos.

E definido como hospedeiro de mosca-das-frutas qualquer fruta ou vegetal em que as fêmeas possam ovipositar sob condições de campo, e as larvas eclodirem e se alimentarem, a fim de obter sustento suficiente para formar pupas viáveis, a partir das quais emergem adultos capazes de se reproduzir (ARMSTRONG, 1986). O hospedeiro pode ser de dois tipos: hospedeiro primário, que é a fruta ou a estrutura da planta na qual preferencialmente uma determinada espécie de mosca-das-frutas completa o seu ciclo biológico, mesmo que haja outros hospedeiros presentes no local; e hospedeiro secundário, que é a espécie de planta que serve como hospedeiro alternativo para as moscas-das-frutas, na eventualidade da ausência do hospedeiro primário (CARVALHO, 2005).

O hospedeiro tem importância crucial no desenvolvimento dos estágios imaturos e, consequentemente, no crescimento populacional da espécie, influenciando o desenvolvimento dos ovos, a sobrevivência e a nutrição larval, a viabilidade pupal e a sobrevivência e taxas de reprodução dos adultos, fatores que governam o potencial de crescimento das populações (LIEDO et al., 2010).

A densidade populacional das moscas das frutas é influenciada pelos fatores bióticos e abióticos. Quando fatores desfavoráveis à praga estão presentes, como parasitoides (biótico) ou excesso de chuva

(abiótico), a densidade populacional das moscas-das-frutas tende a diminuir (CARVALHO, 2005). A flutuação populacional dos adultos está relacionada principalmente à disponibilidade de hospedeiros e é influenciada pelas variáveis climáticas como precipitação pluviométrica, umidade relativa, temperatura máxima e velocidade do vento (ALUJA et al., 1996). Dessa forma, a maior população de moscas-das-frutas ocorrerá quando houver maior disponibilidade de hospedeiros, enquanto a maior concentração populacional ocorrerá quando houver maior proporção de frutos maduros na planta e no solo (CARVALHO, 2005).

Ciclo de vida das moscas-das-frutas

As moscas-das-frutas são insetos holometabólicos (metamorfose completa – ovo-larva-pupa-adulto) (GALLO et al., 2002). O ciclo de vida ocorre em três ambientes: vegetação (adultos), fruto (ovos e larvas) e solo (pupas) (CARVALHO, 2005; SOUZA FILHO et al., 2003). Os adultos habitam a planta hospedeira ou plantas vizinhas, onde passam a maior parte do tempo. Após a cópula, as fêmeas depositam os ovos no interior dos frutos, onde as larvas se desenvolvem, alimentando-se da polpa. Dependendo da espécie, os ovos são depositados individualmente (ex.: *Anastrepha obliqua* Macquart) ou em massa (ex.: *A. grandis* Macquart) (ARREDONDO et al., 2010). O tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos varia dependendo da espécie, da temperatura e das condições fisiológicas do hospedeiro (CELEDONIO-HURTADO et al., 1988).

As larvas completam três estágios larvais dentro do fruto antes de empupar no solo (ARREDONDO et al., 2010) e a duração desses estágios pode variar dependendo da espécie. Em *Ceratitis capitata* (Wiedemann), por exemplo, o período larval varia de 7 a 11 dias, enquanto que em *A. fraterculus* (Wiedemann) o período larval pode chegar a 14 dias, sob uma temperatura média de 25 °C (Tabela 1) (RAGA, 2005). A saída das larvas da fruta para empupar é determinada pelas características do hospedeiro (pH, temperatura interna, grau de maturação, metabólitos secundários etc.) e por sinais físicos expressados, como por exemplo, quando a fruta madura cai no solo ou sofre exposição à chuva (ARREDONDO et al., 2010).

Tabela 1: Duração dos estágios do ciclo de vida de *Ceratitis capitata* e *Anastrepha fraterculus*, em condições de laboratório (25 °C) em dias.

Estádio	<i>Ceratitis capitata</i>	<i>Anastrepha fraterculus</i>
Ovo	2 a 4	3 a 4
Larva	7 a 11	11 a 14
Pupa	9 a 20	10 a 15
Adulto	60 a 300	55 a 156

Fonte: SALLES, 1995; SOUZA FILHO et al., 2003; RAGA, 2005.

As larvas maduras abandonam os frutos e empupam o solo. O período de pupação é o mais variado, já que em espécies univoltinas a duração é de um ano, enquanto que nas espécies multivoltinas esse período pode variar de 7 a 25 dias. No entanto, em *A. suspensa* (Loew) (espécie multivoltina) a pupação no inverno pode durar até 328 dias (ALUJA, 1993). No Brasil, onde as condições climáticas são favoráveis, os adultos emergem do pupário após uma ou duas semanas e reiniciam o ciclo reprodutivo.

De acordo com as características ecológicas e fisiológicas, as moscas-das-frutas foram agrupadas em dois grandes grupos: univoltinas, espécies que apresentam apenas um ciclo de vida anual, com diapausa no inverno, exibem alto potencial reprodutivo, sincronização entre a emergência do adulto e fenologia de frutificação hospedeira e de ocorrência em regiões de clima temperado (*Rhagoletis* Loew); e multivoltinas, as espécies que apresentam mais de uma geração anual, sem diapausa de inverno e de ocorrência tropical ou subtropical (*Anastrepha* e *Ceratitis*) (BATEMAN, 1972). Quanto aos hábitos alimentares, podem ser classificadas como: monófagas, que exploram uma única espécie vegetal; oligofaga, que utilizam vários gêneros dentro de uma mesma família hospedeira; e polífagas, que utilizam uma gama de hospedeiros não relacionados, podendo ser de muitas famílias ou ordens (HERNANDEZ-ORTIZ; ALUJA, 1993).

As espécies especialistas (monófagas) são principalmente univoltinas e sincronizam seu surgimento com a fenologia de frutificação de seus hospedeiros. Apenas 3,3% das moscas-das-frutas são consideradas polífagas (generalistas) e representam as espécies de maior importância econômica (ex.: *A. ludens* (Loew), *A. obliqua*, *A. fraterculus*, *A. suspensa*, *A. serpentina* (Wied.) e *A. striata* (Schiner), por se alimentarem de uma ampla gama de hospedeiros de diversas famílias ou ordens (ALUJA, 1994; ZUCOLOTO, 2000).

Essa classificação pode sofrer adaptações quando considerados os locais de alimentação. Muitos insetos herbívoros têm dietas generalizadas sobre os intervalos geográficos inteiros da espécie, mas funcionam como especialistas com dietas restritas nas comunidades locais (FOX; MORROW, 1981).

Relações alimentares

A quantidade e a qualidade dos alimentos ingeridos afetam o desenvolvimento dos insetos tanto na fase imatura quanto na fase adulta (SLANSKY, 1986). A seleção da planta hospedeira é um dos pontos principais para o estudo da relação inseto versus planta hospedeira, principalmente em espécies holometabólicas, em que a fase imatura tem pouca mobilidade e depende dos recursos nutricionais do hospedeiro para sobrevivência e desenvolvimento (SINGER, 1986).

As fêmeas adultas precisam selecionar um recurso de oviposição (hospedeiro) que assegure altos níveis de sobrevivência da prole e condições adequadas para o desenvolvimento de descendentes reprodutivamente competitivos (WETZEL; STRONG, 2015; WETZEL et al., 2016; BÍRKE; ALUJÁ, 2017).

Na fase imatura, a alimentação e a nutri-

ção influenciam a variação de peso, o tempo de desenvolvimento, a sobrevivência, a composição química do corpo, o tamanho do adulto e, dependendo da espécie, a produção de óvulos. Na fase adulta, a alimentação e a nutrição são importantes para a produção de óvulos, a habilidade no cruzamento, a sobrevivência, a capacidade de dispersão e o desenvolvimento de músculos e cutículas (ZUCOLOTO, 1991; ZUCOLOTO, 2000).

No entanto, quando as necessidades nutricionais não são satisfatórias, os indivíduos podem sofrer consequências na sua performance, como o tempo prolongado de desenvolvimento, redução da fecundidade e fertilidade, dessincronização com os hospedeiros (pode levar a morte em espécies univoltinas), morte prematura etc. (SLANSKY, 1986). As necessidades nutricionais podem variar de acordo com fatores bióticos (fase de crescimento, fase reprodutiva ou dispersão) e abióticos (temperatura, umidade relativa etc.) (ZUCOLOTO, 2000).

Em geral, as necessidades nutricionais dos adultos dependem da qualidade da alimentação das larvas. A maioria dos tefritídeos é anautógena (requerem proteínas para o desenvolvimento na fase adulta), demandam de água e carboidrato para manutenção e sobrevivência e da ingestão regular de vitaminas, sais minerais e esterol para a produção normal de ovos (ALUJA, 1994; TSIROPOULOS, 1977).

As larvas de moscas-das-frutas preferem frutos maduros, por serem mais ricos em açúcares, aumentando a fagostimulação e, ao contrário dos frutos verdes, as larvas se alimentam mais e se desenvolvem mais rapidamente nesses substratos (CALKINS; WEBBS, 1988).

Os adultos de moscas-das-frutas se alimentam de *honeydew*, néctar, sucos de frutos, seiva, pólen, fezes de pássaros e outros alimentos encontrados sobre as folhas e frutos. *Honeydew*, pólen e fezes de pássaros são grandes fontes de proteínas, enquanto néctar e sucos de frutos são as maiores fontes de carboidratos, sendo que em todas as fontes de alimentos são encontradas vitaminas e sais minerais (CHRISTENSON; FOOTE, 1960; BATEMAN, 1972; PROKOPY; ROITBERG, 1984).

• Proteínas:

A alimentação rica em proteínas é importante para as moscas-das-frutas tanto na fase imatura quanto na fase adulta. A busca por hospedeiros ricos em proteínas é fundamental para a manutenção da prole. A ingestão de proteínas possibilita: a) aumento na produção de óvulos e espermatozoides; b) aumento da longevidade; c) desenvolvimento das glândulas responsáveis pela síntese de feromônios sexuais; d) incremento na taxa de pupação e na coloração (SIMPSON et al., 1994; BLAY; YUVAL, 1997; ZUCOLOTO, 2000).

Quando as fêmeas parentais não têm uma alimentação rica em proteína no período de pré-oviposição, as fêmeas adultas recém-emergidas (geração F1) tendem a se manter perto do local onde emergiram, para se alimentarem do suco das frutas hospedeiras (fonte de proteínas e açúcares), o que permite às fêmeas a obtenção de energia para sobrevivência, cruzamento, localização e oviposição em hospedeiros apropriados (CHRIS-

- 4 TENSON; FOOTE, 1960; ZUCOLOTO, 2000).

Já os machos que ingerem proteínas liberam mais espermatozoídes durante a cópula. Fêmeas que copulam com esses machos dificilmente voltam a copular (BLAY; YUVAL, 1997; ZUCOLOTO, 2000). Isso ocorre porque os machos que ingerem proteínas são mais pesados do que os que são privados e isso é registrado pelas fêmeas, o que será determinante para a realização de outra cópula ou não (EBERHARD; CORDEIRO, 1995). As proteínas também podem estar ligadas ao desenvolvimento das glândulas responsáveis pela síntese dos feromônios sexuais. Em *C. capitata*, por exemplo, machos que ingerem proteínas emitem mais sinais sexuais e copulam mais do que machos que não ingeriram (FERRO; ZUCOLOTO, 1989).

• Vitaminas:

As vitaminas são necessárias em menor quantidade, quando comparadas às proteínas, lipídios e carboidratos. Podem ser classificadas como hidrossolúveis (complexo B e vitaminas C) e lipossolúveis (A, D, E, K). A necessidade de ingestão de vitaminas é quantitativamente diversa e algumas espécies de insetos possuem simbiontes que suprem essa necessidade ou esses nutrientes são passados de uma geração para outra através dos ovos (ZUCOLOTO, 2000).

A carência ou presença de alimentos ricos em compostos vitamínicos varia de acordo com a espécie. *C. capitata*, por exemplo, na ausência de riboflavina e niacina tem aumento no tempo de desenvolvimento larval, diminuição do peso da pupa e redução na taxa de emergência (JANG, 1986).

Bactrocera oleae (Gmelin) apresenta uma sensível redução da produção de óvulos quando existe carência de vitaminas E e B, e tem a eclosão de larvas afetada negativamente na ausência de tiamina e piridoxina. A produção de óvulos nessa espécie é elevada em torno de 60%, quando compostos vitamínicos são misturados a uma dieta com aminoácidos, sacarose e sais em mistura (TSIROPOULOS, 1980).

As vitaminas C e E funcionam como antioxidantes para os insetos, sendo que a carência de vitamina C pode causar anormalidade na ecdise e no processo de melanização. A carência de vitamina E afeta a reprodução em alguns insetos e a presença aumenta a fecundidade em outras espécies (ZUCOLOTO, 2000).

• Sais Minerais:

Assim como as vitaminas, os sais minerais são classificados como micronutrientes. Em *B. oleae* a produção de óvulos aumenta sensivelmente quando sais minerais são acrescentados na alimentação (TSIROPOULOS, 1980). Em *C. capitata* pode haver um efeito transgeracional, isto é, a passagem desses nutrientes através dos ovos ou da alimentação larval (CANATO et al., 1994). A performance larval de *A. obliqua* é melhorada na presença de sais minerais, em concentrações menores que 0,1% (MORENO et al., 1997).

Evolução mosca-da-fruta/planta hospedeira

As moscas-das-frutas surgiram no terciário médio (ZWOLFER, 1982). Os tefritídeos ancestrais, provavelmente, evoluíram de um estilo de vida saprófago para um estilo de vida fitófago. Duas inovações facilitaram o uso de plantas vivas: mudanças no ovipositor e modificações que permitiram às larvas o desenvolvimento em dieta de tecido vegetal (DIAZ-FLEISCHER et al., 2000).

A busca por hospedeiros é orientada por dois fatores: coevolução fitoquímica entre plantas e insetos, módulados pela capacidade do inseto de superar as defesas das plantas (DETHIER, 1954; EHRLICH; RAVEN, 1964) e pressão seletiva por inimigos naturais (BERNAYS; GRAHAM, 1988; JAENIKE, 1990; STAMP, 2001; SINGER et al., 2004), evitando, também, a competição intra ou interespecífica (DUYCK et al., 2006). Além disso, foram necessárias mutações para permitir que as fêmeas reconhecessem os voláteis dos hospedeiros (FREY; BUSH, 1990).

As restrições filogenéticas limitam os comportamentos e estratégias evolutivas dos insetos (PRICE, 1994). No caso das moscas-das-frutas, os caracteres transmitidos pelos antepassados são registrados, principalmente na morfologia do inseto, e em características como o conjunto de receptores essenciais para a busca de hospedeiros ou reconhecimento de substâncias químicas.

A morfologia dos acúleos e sensílias associadas podem representar um tipo de restrição filogenética (STOFFOLANO; YIN, 1987). Existem espécies de moscas-das-frutas com pontas do acúleo curtas e pontudas (*C. capitata*), curtas e serrilhadas (*A. fraterculus*), e longas e pontudas (*A. ludens*) (JONES, 1989). Essas características podem determinar o tipo de fruto ou vegetal que as fêmeas podem atacar ou o tipo de barreiras químicas que podem contornar (BIRKE et al., 2006; DIAZ-FLEISCHER; ALUJA, 2003).

Jones (1989) ao estudar a relação entre *C. capitata* e seus hospedeiros na África do Sul concluiu que a morfologia dos acúleos estava relacionada às características físicas de seus hospedeiros. A largura do acúleo diminuiu à medida que a espessura da cutícula do hospedeiro aumentou, sugerindo que as populações individuais permaneceram associadas a uma espécie de fruto hospedeiro por muitas gerações. Entre os demais gêneros de moscas-das-frutas economicamente importantes, as moscas dos gêneros *Toxotrypana* e *Anastrepha* possuem os acúleos mais longos e as dos gêneros *Bactrocera* e *Rhagoletis* têm os mais curtos.

Outro tipo de restrição genética que limita ou favorece a evolução das associações de hospedeiros é a falta ou escassez de variação genética (ALUJA; MOGAN, 2008). Essa restrição pode levar à evasão em vez de adaptação a novos hospedeiros (FUTUYMA et al., 1995). As síndromes adaptativas, respostas evolutivas às restrições filogenéticas, servem para minimizar as limitações e maximizar o desempenho larval (PRICE, 1994). Síndrome adaptativa é desempenhada por *C. capitata*, quando colocam ovos em frutos de oviposição anteriores (podendo ser de outras espécies) (PAPAJ et al., 1992) ou ovipositam em frutos danificados por pássaros (PRITCHARD, 1969) ou, ainda, colocam os ovos em frutos maduros, já que à medida que os frutos ama-

durecem, desaparecem os compostos defensivos (GREANY et al., 1985; FITT, 1986).

A capacidade de adaptação a uma grande variedade de hospedeiros é uma síndrome adaptativa que pode ser derivada das capacidades neurais (ALUJA; MANGAN, 2008). As habilidades neurais são usadas para processar, de forma eficiente, grandes quantidades de informações em curtos períodos de tempo (BERNAYS, 2001). As moscas-das-frutas altamente polífagas são menos eficientes para discriminar a grande variedade de substâncias voláteis quando comparadas às espécies monófagas (FOX; LALONDE, 1993; LEVINS; MCARTHUR, 1969; TALLAMY et al., 1999).

Comportamento de acasalamento e oviposição

Os adultos de moscas-das-frutas necessitam de tempo para atingir a maturidade sexual e esse tempo varia entre as espécies (5 a 20 dias) ou entre os sexos de uma mesma espécie (ARREDONDO et al., 2010). Ao atingir a maturidade sexual são observadas duas estratégias de acasalamento em moscas-das-frutas, com base na distribuição dos sítios de oviposição: 1) o encontro entre machos e fêmeas ocorre no fruto hospedeiro e 2) o encontro entre machos e fêmeas ocorre fora do sítio de oviposição, geralmente nas folhas das plantas hospedeiras ou não hospedeiras (SUGAYAMA; MALAVASI, 2000).

A primeira estratégia está relacionada ao fruto hospedeiro, o macho estabelece um fruto como território e o defende da presença de outro macho, agitando as asas. A maioria das espécies que apresenta esse comportamento não produz feromônios sexuais. Ao avistar a fêmea em seu território, o macho força a cópula sobre o fruto. Essa estratégia é comum em espécies monófagas, univoltinas e, geralmente, de clima temperado (ALUJA, 1994; ALUJA et al., 2000; SUGAYAMA; MALAVASI, 2000; SELIVON, 2000; ARREDONDO et al., 2010).

No segundo caso, os machos formam agregados, denominados leks ou arenas de chamamento, nas folhas de plantas hospedeiras ou não hospedeiras. Nesses leks, os machos executam comportamento de chamada às fêmeas, emitindo sinais acústicos e químicos, e defendem pequenos territórios contra a invasão de outros machos. As fêmeas visitam as arenas de chamamento, desprovidas de qualquer recurso, e escolhem um parceiro para a cópula. Essa estratégia é comum em espécies tropicais e subtropicais, com ampla gama de hospedeiros e multivoltinas (ALUJA, 1994; ALUJA et al., 2000; SUGAYAMA; MALAVASI, 2000; SELIVON, 2000).

Após o acasalamento, as fêmeas buscam um fruto hospedeiro que seja adequado para ovipositar (ALUJA et al., 2000; DIAZ-FLEISCHER et al., 2000). A localização do hospedeiro depende da obtenção de recursos químicos e/ou visuais (REDDY; GUERRERO, 2004). Os fatores físico-químicos dos frutos, como tamanho, cor, dureza, grau de maturação, pH, conteúdo de açúcar (Brix), nitrogênio e água são determinados na oviposição (PROKOPY, 1967; AWMACK; LEATHER, 2002).

Ao localizar o fruto hospedeiro, a fêmea o inspeciona, caminhando sobre a superfície,

obtém informações sobre o valor dos recursos do hospedeiro e determina o número de óvulos que irá depositar (BARROS et al., 1983; ALUJA, 1993; 1994). A preferência das fêmeas por um determinado hospedeiro e o desempenho da prole estão diretamente relacionados com a especialização da dieta (GIPPENBERG et al., 2010; HAFSI et al., 2016).

Os fatores que influenciam o comportamento de oviposição da moscas-das-frutas são: qualidade do hospedeiro (tamanho, cor, penetrabilidade, grau de maturação, presença de feromônios de marcação do hospedeiro) (DÍAS-FLEISCHER; ALUJA, 2003), genética (variabilidade dentro e entre populações), aprendizagem (PROKOPY et al., 1993; SEO et al., 1982), número de ovariolos e dinâmica ovariana (carga de ovo e movimentação de oviposição concomitante, capacidade de reabsorver os óócitos, limitação de ovo versus tempo) (DIAS-FLEISCHER; ALUJA, 2003; PAPAJ, 2000), desgaste do acúleos (JONES, 1994), idade (DIAS-FLEISCHER; ALUJA, 2003), contexto social (densidade populacional, competição com outras fêmeas em atividade de oviposição) (DUKAS et al., 2001), contexto químico (presença de voláteis de frutas e feromônios sexuais) e abundância de hospedeiros (ALUJA et al., 2001). Fatores ecológicos, fisiológicos e comportamentais também podem influenciar os padrões de uso do hospedeiro (BALAGAWI et al., 2013; BIRKE et al., 2015).

No que diz respeito à dinâmica ovariana, algumas espécies possuem a capacidade de reabsorver óócitos quando privadas de seus hospedeiros preferenciais (monófagas e oligófagas) enquanto outras possuem mais ovariolos (maior fecundidade ao longo da vida). As espécies monófagas são limitadas na quantidade de ovos, enquanto que as espécies altamente polífagas são limitadas no tempo (FITT, 1990).

As espécies monófagas possuem o ciclo de vida sincronizado com a fenologia de frutificação dos hospedeiros (ZWOLFER, 1982) e, na ausência destes, reabsorvem os óócitos. Já as espécies generalistas, que não têm o ciclo de vida sincronizado com o período de frutificação, não reabsorvem os óócitos, que devem ser colocados em um período limitado de tempo. Quando são privadas de oportunidades de oviposição acumulam ovos, o que, por sua vez, aumenta seu impulso (motivação) para colocar ovos e reduz seus limiares de preferência (SINGER, 2000; ZWOLFER, 1982), ou seja, a probabilidade de aceitação do hospedeiro aumenta com o tempo desde a última oviposição.

Espécies altamente polífagas como *C. capitata*, *B. dorsalis* (Hendel) ou *A. ludens*, sexualmente maduras, com uma carga elevada de ovo exposta a uma fruta ou vegetal que não se trata de seu hospedeiro preferencial, aceitariam facilmente outro hospedeiro como alternativo, o que não aconteceria com uma espécie altamente especializada, como *A. cordata* Aldrich ou *B. caccumata* (Hering) (ALUJA; MANGAN, 2008).

Os padrões de utilização de hospedeiro por insetos polífagos, que apresentam hierarquias de preferência, podem variar de acordo com a abundância relativa de hospedeiros alternativos potenciais quando o hospedeiro preferencial está ausente (FOX;

MORROW, 1981), levando em consideração a carga nutritiva e as defesas da planta hospedeira (CLARK et al., 2011; CLARKE, 2016). A habilidade das fêmeas para selecionar os melhores recursos de oviposição entre a gama de hospedeiros (TANIA et al., 2004; RATTANAPUN et al., 2009) demonstra desempenho da performance de preferência em Tephritidae (BIRKE; ALUJA, 2017).

Após a análise físico-química dos frutos, a fêmea realiza a punctura (inserção do acúleo no fruto) e a oviposição (deposição dos ovos). Terminada a postura, as fêmeas percorrem novamente o fruto com o acúleo protaído depositando o feromônio HMP (Host Marking Peromone - Feromônio Marcador de Hospedeiro) para sinalizar às fêmeas co-específicas que aquele fruto já foi infestado (SUGAYAMA; MALAVASI, 2000).

Determinação do status de hospedeiro de moscas-das-frutas

O objetivo principal de se determinar o status de uma praga é registrar a presença ou a ausência de uma praga específica em um dado local e em certo tempo, em uma área, geralmente um país, sob determinadas circunstâncias (FAO, 2006). As condições precisas de tempo, local, clima, cultivar do hospedeiro e condição do fruto (fenologia) são importantes fatores para se determinar o status hospedeiro de um inseto-praga (COWLEY et al., 1992; ARREDONDO et al., 2010).

O status de hospedeiro para moscas-das-frutas pode ser determinado com testes de captura e amostragem de campo e testes de infestação forçada no campo e no laboratório. O teste-chave consiste na infestação em laboratório, onde fêmeas ovipositam em frutos aos quais foram expostas, e, posteriormente, aguarda-se o desenvolvimento da prole e a recuperação de adultos (F1). Nesse teste, verifica-se a capacidade do hospedeiro de sustentar o desenvolvimento das fases imaturas do inseto. Se não emergirem adultos, o fruto é considerado não hospedeiro de moscas-das-frutas (COWLEY et al., 1992; ALUJA; MANGAN, 2008), ou seja, uma fruta que não é atacada durante qualquer estágio de crescimento ou maturidade (ARMSTRONG; JANG, 1997). *Bactrocera latifrons* (Hendel) oviposita em laranja de umbigo (*Citrus sinensis* L.) em condições de laboratório, mas raramente as formas imaturas se desenvolvem até a fase adulta (MCQUATE et al., 2015). Embora reconhecida como não hospedeira de moscas-das-frutas a campo, a lima ácida Tahiti (*Citrus latifolia* Tanaka) pode ser infestada por *A. ludens* em laboratório, sendo maior o número de ovos por postura que em manga 'Ataulfo', considerada hospedeira primária em condições de campo (ARREDONDO et al., 2015).

Quando são recuperados adultos de moscas-das-frutas, o fruto é considerado potencial hospedeiro desses insetos. Nesses casos, deve-se seguir com outros testes, como: 1) coleta de campo de frutos maduros ou em amadurecimento, para se avaliar a infestação natural; 2) coleta de hospedeiros conhecidos para demonstrar a presença de moscas-das-frutas das espécies alvo nas áreas de estudo; e 3) ensaios de gaiola de campo que expõem a fêmea grávida ao fruto-teste (Fig.1).

Para os procedimentos laboratoriais de determinação de status hospedeiro, devem ser utilizadas moscas adultas de hábitos generalistas, pois as espécies com intervalos de hospedeiros muito estreitos tendem a manter a especificidade do hospedeiro (FITT, 1986). Os frutos usados para infestação devem ser produzidos especificamente para ensaios, de modo que se evite a infestação natural e se mascare o resultado (COWLEY et al., 1992; ALUJA; MANGAN, 2008).

Os frutos também podem ter uma fase de maturação não hospedeira (CUGALA, 2016). Por exemplo, frutas como papaia e abacate, que são hospedeiras para moscas-das-frutas, não são infestadas nos estágios iniciais do amadurecimento (NGUYEN et al., 1992; ALUJA et al., 2004; ALUJA; MANGAN, 2008). Assim, é crucial identificar as cultivares e seus diferentes estágios de maturação. Quando as cultivares não são identificadas em estudos de status hospedeiro, existe a possibilidade de que todas as cultivares possam ser classificadas como hospedeiras e sujeitas a restrições de quarentena (ALUJA et al., 2004). A fase de maturação não infestável da fruta pode ser usada como motivo para se evitar o alto custo com tratamentos quarentenários (ARMSTRONG, 1994).

Após a infestação dos frutos em gaiolas, é importante individualizar os frutos, permitindo a obtenção precisa dos índices de infestação. Esses dados indicam a adequação relativa de um fruto como hospedeiro de moscas-das-frutas (BAKER et al., 1990; COWLEY et al., 1992). Os testes devem ser repetidos pelo menos cinco vezes. Cada ensaio deve utilizar 250 moscas fêmeas e 50 ou mais frutas (dependendo do tamanho), o que proporcionará números suficientes para se avaliar o status hospedeiro da fruta.

Os frutos submetidos à infestação, e dos quais não se recuperaram adultos, não são considerados hospedeiros e, portanto, não é necessário realizar os demais procedimentos. Os frutos em que as moscas-das-frutas se desenvolveram podem ser hospedeiros potenciais. Nesse caso, outras pesquisas são necessárias para se avaliar a infestação em condições de campo. Esses estudos envolvem a coleta de frutos, para se determinar a infestação natural, evidenciando que as moscas-das-frutas estão presentes nas áreas onde a fruta é coletada e a realização de ensaios em gaiola de campo (COWLEY et al., 1992; ALUJA; MANGAN, 2008).

- 1) **Coletas de frutos:** Devem ser realizadas coletas periódicas em uma região (país, estado ou localidade de produção) ou área de produção (pomar comercial, pequenas produções). Os frutos de coletas a campo também devem ser individualizados e deve-se aguardar a emergência dos adultos;
- 2) **Monitoramento de adultos:** Simultaneamente às coletas de frutas deve ser realizado o monitoramento de adultos com armadilhas para detectar a presença de moscas no pomar;
- 3) **Gaiola de campo:** Esse teste deve ser feito simultaneamente às coletas de frutas. Devem ser realizados testes semelhantes aos de laboratório, porém submetidos à infestação por 24 horas.

A realização dos experimentos em diferen-

tes épocas permite a avaliação de quaisquer diferenças sazonais na composição da fruta. Essas diferenças podem ser significativas para a sobrevivência larval (COWLEY et al., 1992).

Após os experimentos realizados em campo, uma espécie botânica é considerada não hospedeira se não forem recuperados adultos dos frutos coletados e infestados e se não for detectada a presença do adulto durante o monitoramento com armadilhas. Se as moscas se desenvolverem em frutos coletados e nos testes de gaiola de campo, o fruto é considerado hospedeiro para a espécie que está sendo testada (COWLEY et al., 1992; ALUJA; MANGAN, 2008). Essas informações são importantes para o planejamento e o estabelecimento de medidas de controle.

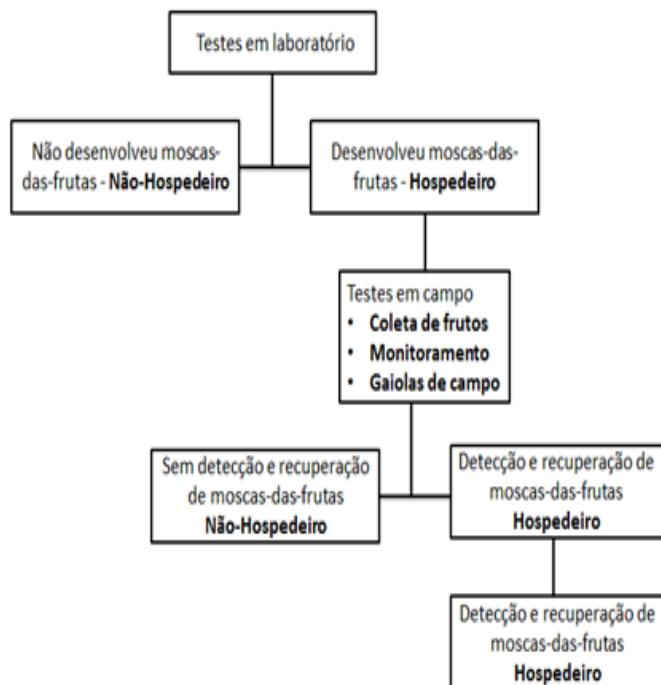


Figura 1. Procedimentos experimentais para fornecer evidências sobre o status de hospedeiro de mosca-das-frutas.

Fonte: COWLEY et al. (1992)

CONCLUSÕES

O conhecimento do status hospedeiro de moscas-das-frutas é fundamental para regulamentações fitossanitárias destinadas ao trânsito nacional e internacional de vegetais. A determinação do status hospedeiro é básica para a implementação do sistema de monitoramento e das medidas de controle. O status hospedeiro não é um processo estável, mas que está em constante evolução, variando com o tempo (possibilidade de adaptação a novos hospedeiros) e local (disponibilidade de hospedeiros), visto que em condições de escassez esses insetos podem adaptar-se a novos hospedeiros. As espécies especialistas tendem a manter a especificidade hospedeira, mesmo em condições de escassez, enquanto que as espécies polífagas têm maior facilidade de adaptação a novos hospedeiros.

REFERÊNCIAS

ALUJA, M. The study of movement in tephritid flies; Review of concepts and recent developments. In: ALUJA, M.; LIEDO, P.(Eds.) *Fruit Flies: Biology and Management*, Springer Verlag New York, INC., 1993. p.33-47.

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

ALUJA, M.; CELEDONIO-HURTADO, H.; LIEDO, P.; CABRERA, M.; CASTILLO, F.; GUILLEN, J.; RIOS, E. Seasonal population fluctuations and ecological implications for management of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial mango orchards in Southern Mexico. *Journal of Economic Entomology*, v. 89, n. 3, p. 654-667, 1996.

ALUJA, M. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) research in Latin America: myths, realities and dreams. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, v. 28, p. 565-594, 1999.

ALUJA, M.; MANGAN, R.L. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: critical conceptual, methodological and regulatory considerations. *Annual Review of Entomology*. v. 53, p. 473-502, 2008.

ALUJA, M.; JÁCOME, I.; MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. Effect of adult nutrition on male sexual performance in four Neotropical fruit fly species of the Genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, v. 14, n. 6, 2001.

ALUJA, M.; PIÑERO, J., JÁCOME, I.; DÍAZ-FLEISCHER, F.; SIVINSKI, J. Behavior of flies in the genus *Anastrepha*. In: ALUJA, M.; NORRBOM, A.L. (Eds.), *Fruit Flies* (Diptera: Tephritidae): *Phylogeny and Evolution of Behaviour*, CRC Press, Boca Raton, FL, 2000, p. 375- 406.

ALUJA, M.; DÍAZ-FLEISCHER, F.; ARREDONDO, J. Nonhost status of commercial *Persea americana* 'Hass' to *Anastrepha ludens*, *Anastrepha obliqua*, *Anastrepha serpentinea* and *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *Journal of Economic Entomology*, v. 97, n. 2, p. 293-309, 2004.

ARMSTRONG, J.W. Pest organism response to potential quarantine treatments. *ASEAN Plant Quarantine Center and Training Institute*, Malásia, v. 1, p. 25-30, 1986.

ARMSTRONG, J.W.; JANG, E.B. An overview of present and future fruit fly research in Hawaii and the US mainland. In: ALLWOOD, A.J.; DREW, R.A. (Eds.) *Management of Fruit Flies in the Pacific: A Regional Symposium*. ACIAR Proceedings. 1997. p. 28-31.

ARMSTRONG, J.W. Commodity resistance to infestation by quarantine pests. In: SHARP, J.L.; HALLMAN, G.J. (Eds.). *Quarantine Treatments for Pests of Food Plants*. Westview Press, Boulder, Colorado, USA. 1994. p. 199-211.

ARREDONDO, J.; DÍAS-FLEISHER, F.; PÉREZ-STAPLES, D. Biología y Comportamiento. In.: MONTOYA, P.; TOLEDO, J.; HERNANDEZ, E. (Eds.), *Moscas de la fruta: Fundamentos y Procedimientos para su Manejo*. S

- y G editores, México, D.F. 2010. p. 91-106.
- ARREDONDO, J.; RUIZ, L.; LÓPEZ, G.; DÍAZ-FLEISCHER, F. Determination of the status of the 'Persian' lime (*Citrus latifolia* Tanaka) for *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, v. 108, n.1, p. 77-87, 2015.
- AWMACK, C.S.; LEATHER, S.R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, v. 47, p. 817-844, 2002.
- BAKER, R.T.; COWLEY, J.M.; HARTE, D.S.; FRAMPTON, E.R. Development of a maximum pest limit for fruit flies (Diptera: Tephritidae) in produce imported into New Zealand. *Journal of Economic Entomology*, v. 83, p. 13-17, 1990.
- BALAGAWI, S.; DREW, R.A.; CLARKE, A.R. Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: is either theory useful? *Arthropod-Plant Interactions*, v. 7, p. 299-313, 2013.
- BARROS, M.D.; NOVAES, M.; MALAVASI, A. Estudos do comportamento de oviposição de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) (Diptera: Tephritidae) em condições naturais e de laboratório. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, v. 12, p. 243-247, 1983.
- BATEMAN, M.A. The ecology of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, v. 17, p. 493-518, 1972.
- BERNAYS, E.A. Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annual Review of Entomology*, v. 46, p. 703-727, 2001.
- BERNAYS, E.A.; GRAHAM, M. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, v. 69, p. 886-892, 1988.
- BIRKE, A.; ALUJA, M. Do mothers really know best? Complexities in testing the preference-performance hypothesis in polyphagous frugivorous fruit flies. *Bulletin of Entomological Research*, p. 1-11, 2017.
- BIRKE, A.; ACOSTA, E.; ALUJA, M. Limits to the host range of the highly polyphagous tephritid fruit fly *Anastrepha ludens* in its natural habitat. *Bulletin of Entomological Research*, v. 105, p. 743-753, 2015.
- BIRKE, A.; ALUJA, M.; GREANY, P.; BIGURRA, E.; PÉREZ-STAPLES, D.; McDONALD, R. Long aculeus and behavior of *Anastrepha ludens* render gibberellic acid ineffective as an agent to reduce 'Ruby Red' grapefruit susceptibility to the attack of this pestiferous fruit fly in commercial groves. *Journal of Economic Entomology*, v. 99, p. 1184-1193, 2006.
- BLAY, S.; YUVAL, B. Nutritional correlates of reproductive success of male Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Animal Behaviour*, v. 54, p. 59-66, 1997.
- CANATO, C.M.; FERNANDES-DA-SILVA, P.G.; ZUCOLOTO, F.S. Influência de sais e vitaminas na produção de óvulos por *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera: Tephritidae). *Científica*, v. 22, n.1, p. 15-20, 1994.
- CALKINS, C.O.; WEBBS, J.C. Temporal and seasonal differences in movement of Caribbean fruit fly larvae in grapefruit and the relationship to detection by acoustics. *Florida Entomologist*, v. 77, p. 409-416, 1988.
- CELEDONIO-HURTADO, H.; LIEDO, P.; ALUJA, M.; GUILLEN, J.; BERRIGAN, D.; CAREY, J. Demography of *Anastrepha ludens*, *A. obliqua* and *A. serpentina* (Diptera: Tephritidae) in México. *Florida Entomologist*, v. 71, p. 111-120, 1988.
- CARVALHO, R.P.L. *Metodologia para monitoramento populacional de moscas-das-frutas em pomares comerciais*. Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, Cruz das Almas-BA: EMBRAPA, 2005. 17 p. (Circular Técnica, 75).
- CLARK, K.E.; HARTLEY, S.E.; JOHNSON, S.N. Does mother know best? The preference-performance hypothesis and parent-offspring conflict in above-ground-belowground herbivore lifecycles. *Ecological Entomology*, v. 36, p. 117-124, 2011.
- CLARKE, A.R. Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae): a further contribution to the 'generalism' debate. *Biological Journal of the Linnaean Society*, v. 120, p. 245-257, 2016.
- COWLEY, J.M.; BAKER, R.T.; HARTE, D.S. Definition and Determination of Host Status for Multivoltine Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Species. *Journal of Economic Entomology*, v. 85, n.2, p. 312-317, 1992.
- CHRISTENSON, L.D.; FOOTE, R.H. Biology of fruit flies. *Annual Review of Entomology*, v. 5, p. 171-192, 1960.
- CUGALA, D.; JORDANE, J.J.; EKESI, S. Non-host status of papaya cultivars to the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae), in relation to the degree of fruit ripeness. *International Journal of Tropical Insect Science*, doi: 10.1017/S1742758416000242, p. 1-11, 2016.
- DADD, R.H. Nutrition: Organisms. In: KERKUT, G.A.; GILBERT, L.I. (Eds.) *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press, London. 1985. p. 313-389.
- DETHIER, V.G. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, v. 8, p. 33-54, 1954.
- DÍAZ-FLEISCHER, F.; ALUJA, M. Clutch size in frugivorous insects as a function of host hardness: the case of the tephritidfly *Anastrepha ludens*. *Ecol. Entomology*, v. 28, p. 268-277, 2003.
- DÍAZ-FLEISCHER, F.; PAPAJ, D.R.; PROKOPY, R.J.; NORRBOM, A.L.; ALUJA, M. Evolution of fruit fly oviposition behavior. In: ALUJA, M.; NORRBOM, A.L., (Eds.) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. Boca Raton, FL: CRC Press. 2000. p. 811-841.

- DUKAS, R.; PROKOPY, R.J.; PAPAJ, D.R.; DUAN, J.J. Egg laying behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae): Is social facilitation important? *Florida Entomologist*, v.84, p. 665-671, 2001.
- DUYCK, P.F.; DAVID, P.; JUNOD, G.; BRUNEL, C.; DUPONT, R.; QUILICI, S. Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion. *Ecology*, v. 87, p. 1770-1780, 2006.
- EHRLICH, P.R.; RAVEN, P.H. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, v. 18, p. 586-608, 1964.
- EBERHARD, W.G.; CORDERO, C. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products: a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends Ecology & Evolution*, v. 10, p. 493-496, 1995.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 2006. NIMF nº 8. Determinação do status de uma praga em uma área (1998).
- FERRO, M.I.T.; ZUCOLOTO, F.S. Influência da nutrição proteica no desenvolvimento da glândula salivar de machos de *Anastrepha obliqua*. *Científica*, v. 17, p. 1-5, 1989.
- FITT, G.P. The roles of adult and larval specializations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia*, v. 69, p. 101-109, 1986.
- FITT, G.P. The influence of a shortage of hosts on the specificity of oviposition behaviour in species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae). *Physiological Entomology*, v. 11, p. 133-143, 1986.
- FITT, G.P. Variation in ovariole number and egg size of species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) and their relation to host specialization. *Ecological Entomology*, v.15, p. 255-264, 1990.
- FOX, C.W.; LALONDE R.G. Host confusion and the evolution of insect diet breadths. *Oikos*, v. 67:577-581, 1993.
- FOX, L.R.; MORROW, P.A. Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, v. 211, p. 887-893, 1981.
- FREY, J.E.; BUSH, G.L. *Rhagoletis* sibling species and host races differ in host odor recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, v. 57, p.123-131, 1990.
- FUTUYMA, D.J.; KEESE, M.C.; FUNK, D.J. Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution*, v. 49, p. 797-809, 1995.
- GALLO, D.; NAKANO, O.; SILVEIRA NETO, S.; CARVALHO, R.L.L.; BAPTISTA, G.C. DE; BERTI FILHO, E.; PARRA, J.R.P.; ZUCCHI, R.A.; ALVES, S.B.; VENDRAMIM, J.D.; MARCHINI, L.C.; LOPES, J.R.S.; OMOTO, C. *Entomologia agrícola*, Piracicaba: FEALQ. 2002. p.920.
- GREANY, P.D.; Shaw, P.E.; Davis, P.L.; Hatton, T.T. Senescence-related susceptibility of Marsh grapefruit to laboratory infestation by *Anastrepha suspensa*. *Florida Entomologist*, v. 68, p. 144-150, 1985.
- GRIOPENBERG, S.; MAYHEW, P.J.; PARSELL, M.; ROSLIN, T. A meta analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, v. 13, p. 383-393, 2010.
- HERNÁNDEZ-ORTIZ, V.; ALUJA, M. Listado de especies del género neotropical *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) con notas sobre su distribución y plantas hospederas. *Folia Entomologica Mexicana*, v. 88, p. 89-105, 1993.
- HAFSI, A.; FACON, B.; RAVIGNÉ, V.; CHIROLEU, F.; QUILICI, S.; CHERMITI, B.; DUYCK, P.F. Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecology*, v. 16, p. 40, 2016.
- JAENIKE, J. Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, v. 21, p. 243-273, 1990.
- JANG, E.B. Effects of niacin deficiency on growth and development of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, v. 79, p. 558-561, 1986.
- JONES, S.R. 1989. Morphology and Evolution of the Aculei of True Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) and Their Relationship to Host Anatomy. PhD Diss. University Park: Pa. State Univ. Press, 1989.
- LEVINS, R.; MACARTHUR, R. An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology*, v. 50, p. 910-911, 1969.
- LIEDO, P.; OROPEZA, A.; CARREY, J.R. Demografía y sus Implicaciones en los Programas de Control. In.: Montoya, P.; Toledo, J.; Hernández, E. (eds.), *Moscás de la fruta: Fundamentos y Procedimientos para su Manejo*. S y G editores, México, D.F. 2010. p. 81-90.
- MCQUATE, G.T.; FOLLETT, P.A.; LIQUIDO, N.J.; SYLVA, C.D. Assessment of Naval Oranges, Clementine Tangerines and Rutaceous Fruits as Hosts of *Bactrocera cucurbitae* and *Bactrocera latifrons* (Diptera: Tephritidae). *International Journal of Insect Science*, v.7, p. 1-9, 2015.
- MORENO, D.S.; ZALETA, D.A.O.; MANGAN, R.L. Development of artificial diets for West Indian fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, v. 90, p. 427-434, 1997.
- NORRBOM, A.L.; KORYTKOWSKI, C.A.; ZUCCHI, R.A.; URAMOTO, K.; VÉNABLE, G.L.; MCCORMICK, J.; DALLWITZ, M.J. Onwards. *Anastrepha* and *Toxotrypana*: descriptions, illustrations and interactive keys. Version: 28th, 2013. Disponível em: <http://delta-intkey.com/anatox/intro.htm>. Acesso em: 20 de março de 2017.
- NGUYEN, R.; POUCHER, C.; BRAZZEL, J.R. Seasonal occurrence of *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) in Indian River County, Florida. *Journal of Economic Entomology*, v. 85, p. 813-820, 1992.
- PAPAJ, D.R.; AVERILL, A.L.; PROKOPY,

- R.J.; WONG, T.T.Y. Host-marking pheromone and use of previously established oviposition sites by the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Behaviour*, v. 5, p. 583-98, 1992.
- PAPAJ, D.R. Ovarian dynamics and host use. *Annual Review of Entomology*, v. 45, p. 423-448, 2000.
- PAPAJ, D.R.; PROKOPY, R.J. Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *Journal of Chemical Ecology*, v. 12, p. 1125-1143, 1986.
- PRICE, P.W. Phylogenetic constraints, adaptive syndromes and emergent properties: from individuals to population dynamics. *Researches on Population Ecology*, v. 36, p. 3-14, 1994.
- PRITCHARD, G. The ecology of a natural population of Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. II. The distribution of eggs and its relation to behavior. *Australian Journal of Zoology*, v.17, p. 293-311, 1969.
- PROKOPY, R.J. Factors influencing effectiveness of artificial oviposition devices for apple maggot. *Journal of Entomology Economic*, v. 1, p. 950-955, 1967.
- PROKOPY, R.J.; COOLEY, S.S.; PAPAJ, D.R. How well can relative specialist *Rhagoletis* flies learn to discriminate fruit for oviposition? *Journal of Insect Behaviour*, v.6, p.167-176, 1993.
- PROKOPY, R.J.; ROITBERG, B.D. Foraging behavior of true fruit flies. *American Scientist*. v. 72, p. 41-49, 1984.
- RAGA, A. Incidência, monitoramento e controle de moscas-das-frutas na citricultura paulista. *Laranja, Cordeirópolis*, v. 26, n. 2, p. 307-322, 2005.
- RATTANAPUN, W.; AMORNSAK, W.; CLARKE, A.R. *Bactrocera dorsalis* preference for and performance on two mango varieties at three stages of ripeness. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, v. 131, p. 243-253, 2009.
- REDDY, G.V.P.; GUERRERO, A. Interactions of insect pheromones and plant semiochemicals. *Trends in Plant Science*, v. 9, n. 5, p. 253-261, 2004.
- RENGIFO, J.A.; GARCIA, J.G.; RODRIGUEZ, J.F.; WYCKHUYSEN, K.A.G. Host Status of Purple Passion fruit for the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, v. 94, n. 1, p. 91-96, 2011.
- SALLES, L.A.B. Bioecologia e controle da mosca-das-frutas sul-americana. Pelotas, RS: EMBRAPA, p.58, 1995.
- SEO, S.T.; FARIAS, G.J.; HARRIS, E.J. Oriental fruit fly: ripening of fruit and its effect on index of infestation of Hawaiian papayas. *Journal of Entomology Economic*, v. 75, p. 173-178, 1982.
- SELIVON, D. Relações com plantas hospedeiras. In: MALAVASI, A.; ZUCCHI, R.A. *Moscas-das-frutas de Importância Econômica no Brasil: Conhecimento Básico e Aplicado*. Ribeirão Preto: Holos. 2000. p. 13-24.
- SLANSKY, J.R.F. Nutritional ecology of endoparasitic insects and their hosts: an overview. *Journal of Insect Physiology*. v. 32, n. 4, p. 255-261, 1986.
- SIMPSON, S.J.; ABISGOLD, J.D.; DOUGLAS, A.E. Response of the pea aphid to variation in dietary levels of sugar and amino acids. *Journal of Insect Physiology*, v. 41, p. 71-75, 1994.
- SINGER, M.C. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In: MILLER, J.R.; MILLER, T.A. (Ed.). *Insect-Plant Interaction*. NY: Springer-Verlag. 1986. p. 66-94.
- SINGER, M.C. Reducing ambiguity in describing plant-insect interactions: preference, acceptability and electivity. *Ecology Letters*, v. 3, p.159-162, 2000.
- SOUZA FILHO, M.F.; RAGA, A.; ZUCCHI, R.A. Moscas-das-frutas no Estado de São Paulo: ocorrência e danos. *Laranja, Cordeirópolis*, v. 24, n.1, p. 45-69, 2003.
- SUGAYAMA, R.L.; MALAVASI, A. Ecologia Comportamental. In: MALAVASI, A.; ZUCCHI, R.A. (Ed.). *Moscas-das-frutas de Importância Econômica no Brasil - Conhecimento Básico e Aplicado*. Ribeirão Preto: Holos, 2000. p. 103-108.
- STAMP, N.E. Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. *Oecologia*, v. 128, p. 153-63, 2001.
- STOFFOLANO, J.G.; YIN, C. Structure and function of the ovipositor and associated sensilla of the apple maggot, *Rhagoletis pomonella*. *Journal of Insect Morphology and Embryology*, v. 16, p. 41-69, 1987.
- TANIA, M.L.; BRANDALHA, F.; ZUCOLOTO, F.S. Selection of oviposition sites by wild *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) based on the nutritional composition. *Neotropical Entomology*, v. 33, p. 557-562, 2004.
- TALLAMY, D.W.; MULLIN, C.A; FRAZIER, J.L. An alternate route to insect pharmacophagy: the loose receptor hypothesis. *Journal of Chemical Ecology*, v. 25, p. 1987-1997, 1999.
- TSIROPOULOS, G.J. Reproduction and Survival of the Adult *Dacus oleae* feeding on pollens and honeydews. *Environmental Entomology*, v. 6, n. 3, p. 390-392, 1977.
- TSIROPOULOS, G.J. Major nutritional requirements of adult *Dacus oleae*. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 73, p. 251-253, 1980.
- WETZEL, W.C.; STRONG, D.R. Host selection by an insect herbivore with spatially variable density dependence. *Oecologia*, v. 179, p. 777-784, 2015.
- WETZEL, W.C.; KHAROUBA, H.M.; ROBINSON, M.; HOLYOAK, M.; KARBAÑ, R. Variability in

plant nutrients reduces insect herbivore performance. *Nature*, v. 539, p. 425-427, 2016.

ZUCOLOTO, F.S. Effects of flavour and nutritional value on diet selection by *Ceratitis capitata* larvae (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, v. 37, n. 21-25, 1991.

ZUCOLOTO, F.S. Alimentação e nutrição de moscas-das-frutas. In: MALAVASI, A.; ZUCHI, R.A. *Moscas-das-frutas de Importância*

Econômica no Brasil: Conhecimento Básico e Aplicado. Ribeirão Preto: Holos. 2000. p. 13-24.

ZWÖLFER, H. Patterns and driving forces in the evolution of plant-insect systems. Proc. 5th Int. Symp. *Insect-Plant Relationships*, p. 287-96, 1982.

Recebido para publicação: 09/11/2017
Aprovado: 24/04/2018