



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução**



**ANGÉLICA FRANCISCA MENDES MAMEDE**  
**TESE DE DOUTORADO**

**PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DA ESPECIALIZAÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE INSETOS  
HERBÍVOROS**

Orientador: Prof. Dr. Mário Almeida-Neto

GOIÂNIA-GO  
MARÇO DE 2020



**UFG**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

## **TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES**

### **E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

#### **1. Identificação do material bibliográfico**

Dissertação       Tese

#### **2. Nome completo do autor**

Angélica Francisca Mendes Mamede

#### **3. Título do trabalho**

**Padrões biogeográficos da especialização e distribuição de insetos herbívoros**

#### **4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)**

Concorda com a liberação total do documento  SIM       NÃO<sup>1</sup>

**[1]** Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

**a)** consulta ao(à) autor(a) e ao(à) orientador(a);

**b)** novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação.

O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

**Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.**



Documento assinado eletronicamente por **Mário Almeida Neto, Professor do Magistério Superior**, em 20/07/2020, às 16:01, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **ANGÉLICA FRANCISCA MENDES MAMEDE, Discente**, em 30/07/2020, às 13:14, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1446400** e o código CRC **EE0FBB79**.

---

**Referência:** Processo nº 23070.009089/2020-01

SEI nº 1446400



**Universidade Federal de Goiás**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução**



ANGÉLICA FRANCISCA MENDES MAMEDE

TESE DE DOUTORADO

**PADRÕES BIOGEOGRÁFICOS DA ESPECIALIZAÇÃO E DISTRIBUIÇÃO DE INSETOS  
HERBÍVOROS**

Tese apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Ecologia e Evolução do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, como parte dos requisitos para a obtenção do título de doutor em Ecologia e Evolução.

Orientador: Prof. Dr. Mário Almeida-Neto

GOIÂNIA-GO  
MARÇO DE 2020

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Mamede, Angélica Francisca Mendes

Padrões biogeográficos da especialização e distribuição de insetos herbívoros [manuscrito] / Angélica Francisca Mendes Mamede. - 2020. XCIII, 93 f.

Orientador: Prof. Dr. Mário Almeida Neto.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2020.

Bibliografia. Anexos.

Inclui tabelas, lista de figuras, lista de tabelas.

1. insetos herbívoros. 2. gradiente latitudinal. 3. largura de nicho. 4. mudanças climáticas. 5. nicho abiótico. I. Almeida Neto, Mário, orient.  
II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**ATA DE DEFESA DE TESE**

Ata nº 95 da sessão de Defesa de Tese de **Angélica Francisca Mendes Mamede**, que confere o título de **Doutora em Ecologia e Evolução**, na área de concentração em **Ecologia e Evolução**.

Aos **vinte e cinco dias do mês de março de dois mil e vinte (25/03/2020)**, a partir das **14h00min**, por **videoconferência**, seguindo **portaria CAPES no. 36 de 16 de março de 2020 e recomendação da UFG**, realizou-se a sessão pública de Defesa de Tese intitulada “**Padrões biogeográficos da especialização e distribuição de insetos herbívoros**”. Os trabalhos foram instalados pelo Orientador, **Professor Doutor Mário Almeida Neto - PPGEE/ICB/UFG**, com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: **Professor Doutor Walter Santos de Araújo - Depto. de Biologia Gera/UNIMONTES**, membro titular externo; **Professor Doutor João Carlos Nabout - CCET/Anápolis/UEG**, membro titular interno; **Professora Doutora Héli da Cunha - Anápolis/UEG**, membro titular externo; e **Dra. Carolina Moreno dos Santos - Biot Projetos e Consultoria Ambiental**, membro titular externo. Durante a arguição os membros da banca **não fizeram** sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Tese, tendo sido a candidata **aprovada** pelos seus membros. Proclamados os resultados pela Professor Doutor **Mário Almeida Neto**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **vinte e cinco dias do mês de março de dois mil e vinte (25/03/2020)**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Mário Almeida Neto, Professor do Magistério Superior**, em 25/03/2020, às 17:19, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **WALTER SANTOS DE ARAUJO, Usuário Externo**, em 25/03/2020, às 17:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **João Carlos Nabout, Usuário Externo**, em 25/03/2020, às 19:07, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Carolina Moreno dos Santos, Usuário Externo**, em 27/03/2020, às 08:31, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Héli da Cunha, Usuário Externo**, em 27/03/2020, às 12:00, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1245000** e o código CRC **61938868**.

---

**Referência:** Processo nº 23070.009089/2020-01

SEI nº 1245000

Dedico essa tese às mulheres que me fazem forte! Minha filha  
Lívia, e minha mãe Angela.

## AGRADECIMENTOS

Esse trabalho só foi possível graças à bolsa que me foi concedida! Gostaria aqui de agradecer especialmente aos governos passados que tanto investiram nas universidades públicas e na ciência brasileira! Muito obrigada CAPES. Também gostaria de agradecer ao PPG Ecologia e Evolução, aos professores que tanto me ensinaram. Um agradecimento especial ao Mário, que me orientou durante esses 4 anos. À todos os professores do PPG. Aos professores Jascieli Bortolini, Adriano Melo, Luís Maurício Bini, Priscilla de Carvalho, José Alexandre Diniz Filho pelas disciplinas e dúvidas de corredor sanadas. Também gostaria de agradecer aos membros da banca de avaliação, por se disponibilizarem a contribuir com este trabalho.

Um agradecimento especial às pessoas que contribuíram com essa tese! Obrigada pela contribuição do Walter de Araújo e do Lucas Gontijo pelos dados coletados. Obrigada também aos pós doutorandos Jean Ortega, André Nascimento, Lucas Jardim e Geiziane Tessarolo pela ajuda durante o processo de execução desse trabalho.

Agora gostaria de agradecer quem está comigo desde o início dessa caminhada, minha família! Sem dúvida vocês foram as pessoas mais importantes nesse processo! Que me inspiravam a cada dia ser mais forte e atingir meus objetivos. Obrigada mãe por ser meu porto seguro! Obrigada Jean, por toda a parceria em todos os âmbitos da minha vida, por todo o apoio, ajuda, compreensão, por não me deixar enlouquecer e por acreditar mais em mim do que eu mesma. Obrigada Lívia, por me compreender e por mesmo sem saber, sempre estar me dando força para continuar. Meus sogros, irmão e amigos do coração que sempre estiveram comigo, vocês também foram muito importantes nesse processo! Se cheguei mais longe foi graças a vocês.

Essa caminhada trouxe também novas pessoas, que tornaram ela mais doce e alegre. Gostaria de agradecer aos meus amigos, Márcia, Rafa, Matheus, Letícia (aqui já agradecendo também a todos do Leat por me aguentarem, valeu gente! PS: foi mal Bini e Priscila). Os demais amigos que o PPG me deu Geiziane, Cristiele, Luisa, Vinícius, Diogo. Obrigada pelos momentos de descontração e por

lembrar que a vida não cabe no Lattes! Preciso agradecer também aos meus companheiros de dia-a-dia, das dúvidas banais e das brigas pelo ar-condicionado! Ao laboratório de interações ecológicas e biodiversidade (LIEB). Paulinha, Vinícius, Lucas, Anderson, Leonardo, Stênio, Dandara, Amanda, André, Manu, Cris (mais uma vez, sério, tu é foda!), Joedison e Norem.

## SUMÁRIO

|  |           |
|--|-----------|
| LISTA DE TABELAS .....   | 3         |
| LISTA DE FIGURAS .....   | 4         |
| RESUMO .....   | 6         |
| ABSTRACT .....   | 7         |
| INTRODUÇÃO GERAL .....   | 8         |
| REFERÊNCIAS .....  | 10        |
| <b>Capítulo 1- Diferenças amostrais e não os índices de especialização e latitude afetam a especialização em insetos herbívoros.....</b>                     | <b>12</b> |
| RESUMO .....   | 12        |
| INTRODUÇÃO.....  | 13        |
| MÉTODOS .....  | 15        |
| Dados.....   | 15        |
| Análise de dados.....  | 15        |
| RESULTADOS.....  | 19        |
| Medidas de especialização baseadas em dados binários.....  | 19        |
| Medidas de especialização baseados em dados de abundância.....   | 21        |
| DISCUSSÃO .....  | 25        |
| REFERÊNCIAS .....  | 31        |
| MATERIAL SUPLEMENTAR.....  | 35        |
| <b>Capítulo 2- O papel da especialização alimentar e da sazonalidade climática na amplitude latitudinal de moscas frugívoras (Diptera, Tephritidae).....</b> | <b>38</b> |
| RESUMO .....   | 38        |
| INTRODUÇÃO.....  | 39        |
| MÉTODOS .....  | 42        |
| Dados.....   | 42        |
| Análise de dados.....  | 43        |
| RESULTADOS.....  | 44        |
| Relação entre latitude média e amplitude latitudinal.....  | 44        |
| Efeito da sazonalidade climática e da amplitude de recursos .....  | 45        |
| DISCUSSÃO .....  | 48        |
| REFERÊNCIAS .....  | 51        |
| MATERIAL SUPLEMENTAR.....  | 56        |

|  |    |
|--|----|
| <b>Capítulo 3-</b> Impacto das mudanças climáticas na distribuição de moscas-das-frutas do gênero <i>Anastrepha</i> (Tephritidae) no continente americano..... | 58 |
| RESUMO .....   | 58 |
| INTRODUÇÃO.....  | 59 |
| MÉTODOS .....  | 62 |
| Coleta de dados .....  | 62 |
| Variáveis Climáticas .....   | 63 |
| Modelagem de distribuição de espécies .....  | 63 |
| Resposta das espécies às mudanças climáticas .....   | 65 |
| Influência da especialização biótica na resposta às mudanças climáticas.....   | 65 |
| RESULTADOS.....  | 66 |
| DISCUSSÃO .....  | 69 |
| REFERÊNCIAS .....  | 72 |
| MATERIAL SUPLEMENTAR.....  | 79 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS.....  | 92 |

## LISTA DE TABELAS

|   |                                      |
|---|--------------------------------------|
| <b>Tabela 1-</b> Descrição dos índices de especialização utilizados no presente estudo. ....  | 18                                   |
| <b>Tabela 2-</b> Modelos explanatórios para a especialização de insetos herbívoros de acordo com as análises de rotas da figura 2. Somente as rotas para a variável resposta final são apresentadas. Em negrito estão as variáveis com efeito significativo. A tabela mostra os coeficientes diretos e indiretos e suas contribuições relativas para a variação explicada na especialização medida pelos diferentes índices. .... | 23                                   |
| <b>Tabela 3-</b> Regressão múltipla entre a especialização (utilizando dois índices) dos herbívoros a diversidade filogenética das plantas na rede e a latitude das redes de interação. ....  | 24                                   |
| <b>Tabela 4-</b> Estudos avaliando a relação entre latitude e especialização quanto ao uso de plantas hospedeiras em insetos herbívoros. Sumário dos índices e exemplo de táxons utilizados. ....   | 26                                   |
| <b>Tabela S1-</b> Lista das referências das 36 redes herbívoro-planta usadas no presente estudo. ....   | <b>Erro!</b>                         |
| <b>Indicador não definido.</b>  |                                      |
| <b>Tabela 1-</b> Resultado da ANCOVA dos efeitos da sazonalidade na temperatura, sazonalidade na precipitação, largura de nicho alimentar e a covariável origem da mosca na amplitude latitudinal de moscas-das-frutas. ....  | 46                                   |
| <b>Tabela S1-</b> Lista das espécies de moscas-das-frutas utilizadas no presente estudo   | <b>Erro! Indicador não definido.</b> |
| <b>Tabela S1-</b> Números de células da ocorrência modelada no presente, no futuro, a diferença entre esses períodos (mudança) e grau de especialização no uso de plantas hospedeiras das 22 espécies de moscas-das-frutas. ....  | 79                                   |

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1-** Modelo conceitual da análise de rotas do efeito da latitude na especialização de insetos herbívoros. Adicionalmente, as covariáveis riqueza de plantas hospedeiras na rede, amplitude taxonômica das plantas e diversidade filogenética das plantas também foram relacionadas à especialização dos herbívoros. Foram feitas uma análise de rota para cada um dos cinco índices de especialização..... 16
- Figura 2-** Distribuição global das redes de interação entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras utilizadas no presente estudo. Os círculos azuis representam as redes com informações binárias (1-interagiu, 0-não interagiu, conjunto de “dados A”), os vermelhos representam as redes com informação de frequência de interações (conjunto de “dados B”), algumas redes estão sobrepostas no mapa. .... 19
- Figura 3-** Análise de rotas dos efeitos da latitude, riqueza de plantas hospedeiros, amplitude taxonômica das plantas, e diversidade filogenética das plantas como preditores de quatro medidas de especialização local média de inseto herbívoros: (a) proporção de espécies de herbívoros registrados em somente uma espécie de planta; (b) proporção de espécies de herbívoros registrados em somente uma família de planta; (c) número médio de espécies de plantas consumidas pelos insetos herbívoros. As linhas sólidas representam rotas significativas ( $P < 0,05$ ) e as pontilhadas representam rotas não significativas ( $P > 0,05$ ). Números acima das rotas indicam coeficientes de regressão parcial padronizados. .... 22
- Figura 1-** Relação entre a amplitude latitudinal e o módulo da latitude média da distribuição de ocorrência de todas as moscas-das-frutas em moscas nativas e exóticas. Para moscas nativas, a relação pode ser descrita como amplitude latitudinal= $-0,46 \cdot \text{latitude média} + 37,28$ . Para moscas exóticas, a relação pode ser descrita como amplitude latitudinal= $-1,88 \cdot \text{latitude média} + 101,16$ . .... 45
- Figura 2-** Relação entre a amplitude latitudinal e a largura de nicho alimentar (a), sazonalidade na precipitação (b) e origem das moscas-das-frutas (c). Em “a” e “b” a reta ajustada pelo modelo e em “c” a média, a fixa cinza representa o intervalo de confiança. .... 47
- Figura 1-** Ocorrência de *Anastrepha ludens* (a e b) e *Anastrepha grandis* (c e d) nas Américas, as predições foram geradas usando uma combinação de diferentes métodos (BRT, GLM, MaxEnt, RF e SVM) e usando como predictoras as variáveis climáticas das moscas e a adequabilidade das plantas hospedeiras. O gradiente de cor representa a probabilidade de ocorrência da espécie. Em a) a distribuição de *A. ludens* no presente e em b) no futuro, considerando as mudanças climáticas. Em c) a distribuição de *A. grandis* no presente e em d) no cenário futuro com mudanças climáticas..... 67

|  |    |
|--|----|
| <b>Figura 2-</b> Riqueza modelada atual e para o ano de 2070 de espécies de moscas-das-frutas do gênero <i>Anastrepha</i> no continente americano. ....                              | 68 |
| <b>Figura 3-</b> Relação entre a diferença na distribuição modelada para o presente e futuro e a largura de nicho alimentar das moscas frugívoras do gênero <i>Anastrepha</i> . .... | 69 |
| <b>Figura S1</b> .....   | 82 |
| <b>Figura S2</b> .....   | 83 |
| <b>Figura S3</b> .....   | 84 |
| <b>Figura S4</b> .....   | 85 |
| <b>Figura S5</b> .....   | 86 |
| <b>Figura S6</b> .....   | 87 |
| <b>Figura S7</b> .....   | 88 |
| <b>Figura S8</b> .....   | 89 |
| <b>Figura S9</b> .....   | 90 |
| <b>Figura S10</b> .....  | 91 |
| <b>Figura S11</b> .....  | 92 |

## RESUMO

Alguns trabalhos vêm questionando a teoria de que as espécies são mais especializadas nas interações bióticas em regiões tropicais. Por outro lado, cada vez mais estudos vêm incluindo as interações bióticas para compreender a distribuição das espécies e suas repostas às mudanças climáticas. A distribuição das espécies pode ser afetada por fatores ligados ao seu nicho ecológico. No entanto as interações bióticas sempre são associadas a escalas menores, enquanto as condições ambientais são associadas a distribuição de espécies em escala biogeográfica. Utilizando redes de interação compiladas da literatura, busquei compreender: (i) o efeito das diferentes medidas de especialização sobre a detectabilidade da relação entre latitude e especialização alimentar de insetos herbívoros; (ii) como a distribuição latitudinal de moscas frugívoras (Tephritidae) nas Américas está relacionada à especialização no uso de plantas hospedeiras e a sazonalidade climática; (iii) como as mudanças climáticas podem alterar a distribuição das espécies de moscas frugívoras no gênero *Anastrepha* spp. (modelada à partir de fatores abióticos e bióticos) e como o grau de especialização nas plantas pode influenciar nas respostas das espécies frente às mudanças climáticas. Encontramos que fatores secundários, relacionados aos conjuntos de dados, e não a diferença no cálculo dos índices de especialização afetaram a especialização dos insetos herbívoros. Adicionalmente, não encontramos evidência de relação entre a latitude e especialização dos insetos herbívoros após calcular diferentes índices de especialização com o mesmo conjunto de dados. Também mostramos que espécies de moscas-das-frutas que ocorrem em latitudes maiores possuem menores amplitudes de distribuição, contrariando assim a expectativa de acordo com o efeito Rapoport. A amplitude de distribuição latitudinal foi explicada pela largura de nicho alimentar, sazonalidade na precipitação e a origem das espécies (nativas ou exóticas). Finalmente, encontramos que as espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* do continente americano, tem suas distribuições aumentadas como consequência das mudanças climáticas e esse aumento está relacionado ao grau de especialização nas plantas hospedeiras.

**Palavras-chave:** insetos herbívoros, gradiente latitudinal, largura de nicho, mudanças climáticas, nicho abiótico

## ABSTRACT

Some studies have questioned the theory that species are more specialized in biotic interactions in tropical regions. On the other hand, there are an increasing number of studies including biotic interactions to understand the distribution of species and their responses to climate change. Species distribution can be affected by factors linked to their ecological niche. However, biotic interactions are often associated with small spatial scales, while environmental conditions are associated with the distribution of species on a biogeographic scale. Using interaction networks compiled from the literature, I sought to understand: (i) the effect of different measures of specialization on the detectability of the relationship between latitude and feeding specialization of herbivorous insects; (ii) how the latitudinal distribution of frugivorous flies (Tephritidae) in the Americas is related to the specialization in the use of host plants and climatic seasonality; (iii) how climate change can alter the distribution of species of frugivorous flies of the genus *Anastrepha* spp. (modeled considering abiotic and biotic factors) and how the degree of specialization in plants can influence species responses to climate change. We found that secondary factors, related to the data sets, and not the difference in calculating the different indexes of specialization affected the specialization of herbivorous insects. Additionally, we observed no evidence of a relationship between the latitude and specialization of herbivorous insects after estimating different specialization indexes using the same data set. We also show that fruit flies species that occur at higher latitudes have smaller distribution ranges, thus contradicting the expectation according to the Rapoport effect. The breadth of latitudinal distribution were explained by the width of the feeding niche, seasonality in precipitation and the species origin (being native or introduced). Finally, we find that the *Anastrepha* fruit flies from the American continent will have their distributions increased as a result of climate change and this increase is related to the degree of specialization in host plants.

**Keywords:** herbivorous insects, latitudinal gradient, niche width, climate change, abiotic niche

## INTRODUÇÃO GERAL

Especialização ecológica é frequentemente definida como uma largura de nicho restrita em relação à quantidade de recurso disponível (Devictor et al. 2010). Os conceitos de especialistas e generalistas são utilizados em diferentes contextos ecológicos e evolutivos e aplicados a diferentes níveis de organização do sistema de estudo (indivíduo, espécie, população e comunidade; Fox e Morrow 1981, Devictor et al. 2010). Em termos de preferências alimentares (i.e., especialização de dieta), uma espécie especialista é aquela que consome uma variedade de recursos menor do que o esperado caso consumisse os recursos na mesma proporção da disponibilidade dos mesmos (Colwell e Futuyma 1971, Jorge et al. 2014).

Em insetos herbívoros, especialização é um tema bastante abordado devido ao alto grau de variação entre as defesas químicas das plantas utilizadas como alimento (Ehrlich e Raven 1964, Fox e Morrow 1981). Esses insetos passam parte da sua vida nas plantas hospedeiras, pois nas fases imaturas a planta usada como alimento também serve como abrigo e local de desenvolvimento (Janz e Nylin 1997). Além de representar uma grande parte da biodiversidade, os insetos herbívoros são caracterizados por uma grande variação na dieta (Godfray et al. 1999, Ali e Agrawal 2012). Entretanto, essa relação com as plantas hospedeiras, no geral é caracterizada como bem especializada com os herbívoros consumindo somente um subconjunto das plantas, geralmente filogeneticamente próximas (Ehrlich e Raven 1964, Bergamini et al. 2017).

A especialização ecológica tem papel fundamental na distribuição das espécies ao longo do globo (Futuyma e Moreno 1978). Isso se dá, pois um dos principais fatores que determinam a distribuição das espécies é o seu nicho ecológico (Slatyer et al. 2013). O nicho é definido como o conjunto de condições bióticas e abióticas onde uma espécie pode persistir (Hutchinson 1957, Holt 2009). Tradicionalmente os ecólogos associam as interações bióticas (nicho Eltoniano) como determinantes das espécies em escala local, e as condições ambientais são associadas a distribuição

de espécies (nicho Grinnelliano) em escala biogeográfica (Soberón 2007, Araújo e Rozenfeld 2014). No entanto, o papel das interações bióticas em formar padrões biogeográficos em larga escala permanece pouco explorado (Wiens 2011, Araújo e Rozenfeld 2014). Incorporar interações bióticas é importante pois as espécies não são isoladas, elas estão inseridas em uma complexa rede de interações ecológicas (Cazelles et al. 2015).

Além de ser fator que pode afetar a distribuição das espécies, as interações interespecíficas por sua vez podem ser afetadas pelo espaço biogeográfico (Wiens 2011). Os ecólogos há muito tem se perguntado como as interações se dão em escalas maiores e sugerido variações biogeográficas na intensidade dessas interações. O padrão mais pervasivo é a hipótese da relação entre largura de nicho e latitude, ou gradiente latitudinal em interações bióticas. De acordo com esse padrão as interações são mais intensas e especializadas na região tropical (Vázquez e Stevens 2004). No entanto essa hipótese vem sendo questionada e não tem tido um forte suporte na literatura (Vázquez e Stevens 2004, Moles e Ollerton 2016). Diferenças metodológicas na obtenção dos dados, variação nos grupos e na amplitude taxonômica e diferenças nos índices de especialização utilizados são fatores que podem afetar a detecção da relação entre latitude e especialização (Vázquez e Stevens 2004).

De maneira geral, buscamos compreender como padrões na intensidade das interações entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras pode ser afetada pelas medidas utilizadas e pelo espaço biogeográfico e como a especialização no uso de plantas por insetos herbívoros pode afetar a distribuição dessas espécies. Busquei compreender quais fatores estão afetando a detecção de gradiente latitudinal na especialização dos insetos herbívoros nas plantas hospedeiras (capítulo 1), uma vez que os resultados dos trabalhos que estão abordando esse padrão têm encontrado resultados controversos. O objetivo do primeiro capítulo foi entender o efeito das diferentes medidas de especialização e do conjunto de dados sobre a detectabilidade da relação entre latitude e especialização alimentar de insetos herbívoros. Já no segundo capítulo, busquei compreender como fatores abióticos e bióticos atuam na distribuição das espécies de moscas-das-frutas (Tephritidae) nas Américas. Combinei a teoria de gradiente latitudinal nas interações bióticas e a teoria do Efeito

Rapoport, a qual diz que a amplitude latitudinal das espécies é maior em altas latitudes devido essas regiões apresentarem maior sazonalidade climática (temperatura). Assim, busquei compreender se os limites de distribuição latitudinal das moscas frugívoras foi afetado pela especialização no uso de plantas hospedeiras, pela variabilidade sazonal na temperatura e na precipitação que a espécie pode suportar. No terceiro capítulo, avaliamos como as mudanças climáticas podem alterar a distribuição das espécies de moscas frugívoras no gênero *Anastrepha* spp. e como o grau de especialização nas plantas pode influenciar nas respostas das espécies frente às mudanças climáticas. Para isso os modelos foram gerados utilizando como preditores dados climáticos (fatores abióticos) e a adequabilidade climática de suas espécies hospedeiras (gerada com um modelo de nicho).

## REFERÊNCIAS

- Araújo, M. B., & Rozenfeld, A. (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37, 406–415.
- Bergamini, L. L., Lewinsohn, T. M., Jorge, L. R., & Almeida-Neto, M. (2017). Manifold influences of phylogenetic structure on a plant–herbivore network. *Oikos*, 126, 703–712.
- Cazelles, K., Araújo, M. B., Mouquet, N., & Gravel, D. (2015). A theory for species co-occurrence in interaction networks. *Theoretical Ecology*, 39–48.
- Colwell, R. K., & Futuyma, D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52, 567–576.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., ... Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15–25.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants - a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Fox, L. R., & Morrow, P. A. (1981). Specialization: species property or local phenomenon? *Science*, 211, 887–893.
- Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 207–233.
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19659–19665.

- Hutchinson, G. E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Janz, N., & Nylin, S. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: A test of the information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264, 701–707.
- Jorge, L. R., Prado, P. I., Almeida-Neto, M., & Lewinsohn, T. M. (2014). An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. *Ecology Letters*, 17, 1341–1350.
- Moles, A. T., & Ollerton, J. (2016). Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica*, 48, 141–145.
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16, 1104–1114.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123.
- Vázquez, D. P., & Stevens, R. D. (2004). The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *The American Naturalist*, 164, 0–19.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2336–2350.

## **Diferenças amostrais e não os índices de especialização e latitude afetam a especialização em insetos herbívoros**

### **RESUMO**

A hipótese de que relações bióticas são mais intensas e especializadas nos trópicos vem sendo questionada nos últimos anos. Em relação aos insetos herbívoros, os estudos têm mostrado resultados controversos. Entre os fatores que podem influenciar esses resultados estão diferenças metodológicas na obtenção dos dados, variação nos grupos e na amplitude taxonômica (abrangência taxonômica dos grupos coletados em cada estudo) e diferenças nos índices de especialização utilizados. Neste estudo, buscamos entender o efeito das diferentes medidas de especialização e diferenças amostrais nas redes sobre a detectabilidade da relação entre latitude e especialização alimentar de insetos herbívoros. À partir de um conjunto de 36 redes de interação amplamente distribuídas no globo, avaliamos o efeito da latitude e fatores relacionados as diferenças entre as redes utilizadas (riqueza de espécies de plantas no local, o nível taxonômico das plantas hospedeiras nos trabalhos e a diversidade filogenética de plantas hospedeiras) sob diferentes índices de especialização. Não encontramos efeitos significativos da latitude sobre nenhuma das medidas de especialização. Por outro lado, encontramos efeitos significativos tanto da riqueza local de plantas hospedeiras quanto da amplitude taxonômica destas sobre a especialização dos insetos herbívoros. Mesmo com um aumento no número e na complexidade das medidas de especialização, não houve diferença nos resultados principais entre os índices utilizados. A hipótese de relação entre latitude e largura de nicho vem perdendo força e até mesmo não sendo suportada de acordo com uma meta-análise sobre esse tema. Somente os fatores secundários relacionados aos conjuntos de dados utilizados afetaram as medidas de especialização dos insetos herbívoros nas plantas hospedeiras.

**Palavras-chave:** efeitos de amostragem, global, gradientes geográficos, insetos fitófagos, largura de nicho, redes de interações.

## INTRODUÇÃO

A especialização ecológica é uma medida de amplitude de nicho (Futuyma e Moreno 1988). Dessa forma, assim como ocorre com o conceito de nicho, o termo especialização é usado em diferentes contextos e apresenta significados diferentes dependendo do componente do nicho ecológicos que está sendo investigado e do nível de organização do sistema de estudo (indivíduo, espécie, população e comunidade; Devictor et al. 2010). Em termos de preferências alimentares (i.e., especialização de dieta), uma espécie especialista é aquela que consome uma variedade de recursos menor do que o esperado caso consumisse os recursos na mesma proporção da disponibilidade dos mesmos (Colwell e Futuyma 1971, Jorge et al. 2014).

Em insetos herbívoros, a especialização alimentar dos estágios imaturos geralmente corresponde à especialização no uso de hospedeiros, pois em geral a planta usada como alimento também serve como abrigo e local de desenvolvimento (Janz e Nylin 1997). Embora os insetos herbívoros apresentem ampla variação em seus graus de especialização no uso de plantas hospedeiras (Ali e Agrawal 2012), a maioria é considerada especialista pois consome um subconjunto geralmente aparentado de plantas (Ehrlich e Raven 1964, Prado e Lewinsohn 2004, Morais et al. 2011). Como os insetos herbívoros dependem de suas plantas para sobreviver, a amplitude de distribuição das plantas hospedeiras impõe uma restrição biótica à distribuição dos insetos herbívoros. Portanto, a especialização dos insetos herbívoros em relação às suas plantas hospedeiras pode variar no espaço pois depende da distribuição geográfica de ambos (Lewinsohn e Roslin 2008).

A variação geográfica na especialização dos insetos herbívoros tem sido frequentemente associada à gradientes latitudinais (Dyer et al. 2007, Forister et al. 2015, Hardy et al. 2015). Entender como a relação entre grau de especialização e latitude varia é interessante, pois plantas juntamente com seus insetos herbívoros associados representam mais que a metade da diversidade do globo (Futuyma e Agrawal 2009). Uma das hipóteses que visa explicar como a especialização varia no espaço é que interações bióticas são mais intensas e especializadas nos trópicos (Dobzhansky 1950, Moles e Ollerton 2016). Dobzhansky (1950) argumentou que essa relação latitude e especialização

ocorre porque o clima severo na região temperada propiciou a evolução de poucas espécies em sua maioria generalistas, e nas regiões tropicais por sua vez o clima mais estável levou a maior importância das interações bióticas. No entanto, os resultados de vários estudos têm refutado esta hipótese (Vázquez e Stevens 2004, Moles e Ollerton 2016). Em insetos herbívoros, a relação entre latitude e especialização ainda é controversa. Uma parte dos estudos não apresenta evidência de aumento de especialização em baixas latitudes (Fiedler 1998, Novotny et al. 2006, Slove e Janz 2010), enquanto outros estudos, como Beaver (1979) e Hardy et al. (2015), mostram menor especialização em baixas latitudes. Por outro lado, Scriber (1973), Dyer et al. (2007) e Forister et al. (2015) encontraram evidência de maior especialização alimentar dos insetos herbívoros em baixas latitudes.

Diferenças metodológicas na obtenção dos dados, variação nos grupos e na amplitude taxonômica e diferenças nos índices de especialização utilizados são fatores que podem afetar a detecção da relação entre latitude e especialização (Vázquez e Stevens 2004). Diferentes medidas de especialização ecológica, por exemplo, podem gerar resultados distintos, dificultando interpretações e comparações de resultados teóricos e experimentais (Jorge et al. 2014). Morris et al. (2014) apontam que são necessários mais estudos, sobretudo os que usam uma padronização que permita a integração e comparação dos conjuntos de dados coletados a partir de métodos variados e em locais geográficos amplamente espaçados.

A quantificação da amplitude de nicho alimentar em insetos herbívoros tradicionalmente é mensurada como o número de espécies plantas consumidas (Devictor et al. 2010). Embora bastante utilizado, esta medida de especialização é considerada incompleta, uma vez que não leva em consideração diferenças nas características das plantas consumidas (Fordyce et al. 2016). Pensando nisso, alguns estudos propõem medidas de especialização capazes de integrar informações ecológicas e evolutivas (Jorge et al. 2014, Fordyce et al. 2016).

Neste estudo, buscamos entender o efeito das diferentes medidas de especialização sobre a detectabilidade da relação entre latitude e especialização alimentar de insetos herbívoros. Além disso, vimos se fatores relacionados ao conjunto de dados como a riqueza de espécies de plantas na rede, o

nível taxonômico das plantas hospedeiras nos trabalhos e a diversidade filogenética de plantas da rede afetaram a especialização dos insetos herbívoros. Mais especificamente, avaliamos em que medida os diferentes índices usados em estudos que avaliam a relação latitude-especialização e outras possíveis medidas de especialização produzem resultados divergentes. Espero que os valores de especialização encontrados sejam diferentes entre os índices aplicados, com os índices que levam em consideração informações filogenéticas encontrando menor especialização.

## **MÉTODOS**

### ***Dados***

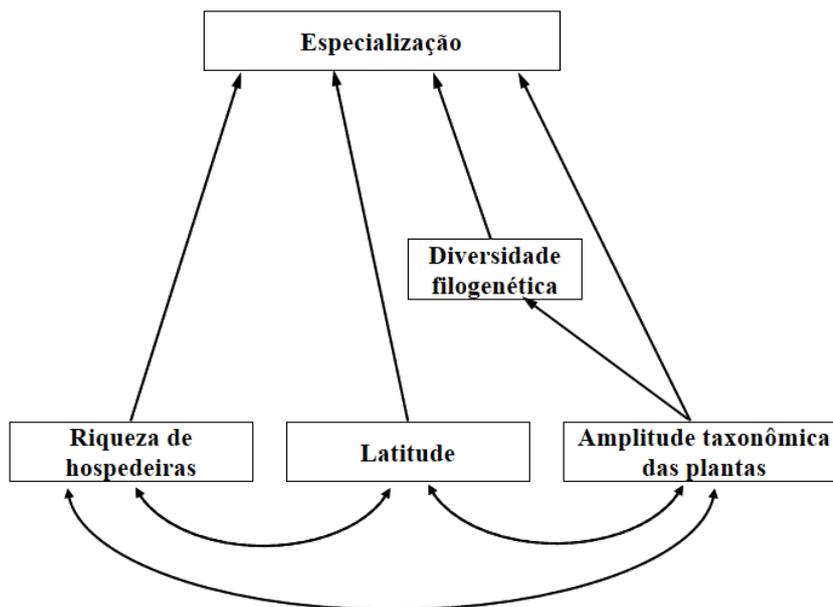
O banco de dados de assembleias locais de interação entre insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras foi compilado em Araújo et al. (2015) através de uma revisão que buscou por redes de interação entre herbívoros e suas plantas. Os critérios utilizados para a inclusão dos estudos foram: (1) os herbívoros foram coletados da planta hospedeira; (2) a rede contes pelo menos 5 espécies de herbívoros e 5 espécies de plantas; (3) Pelo menos 70% dos herbívoros identificados a nível de espécie ou de gênero; (4) redes coletadas em habitats com pouca ou nenhuma antropização.

### ***Análise de dados***

Para todas as redes de interações coletadas, calculamos a especialização nas interações entre os insetos herbívoros e suas plantas hospedeiras usando as seguintes medidas, retiradas de trabalhos que visavam entender a relação entre latitude e largura de nicho alimentar em insetos herbívoros: (1) frequência de especialistas onde os recursos são medidos como espécie; (2) frequência de especialistas onde os recursos são medidos como família, (3) número médio de hospedeiras consumidas, (4) número de famílias multiplicado pelo número de espécies consumidas, e (5) diversidade filogenética das plantas consumidas (Tabela 1). Adicionalmente, utilizamos medidas mais robustas de especialização, apresentadas a seguir. Nas redes de interações com dados sobre abundância de interações (i.e., número de registros de interação dos herbívoros com suas plantas

hospedeiras) também calculamos os índices  $H_2'$  e DSI (Tabela 1). Dessa forma dividimos nossos dados em dois conjuntos de dados, um com todas as redes de interações (36 redes de interações) e outro com somente aquelas que tinham as informações de abundância de interações (14 redes de interações).

Para avaliar o efeito da latitude (em módulo) na especialização da rede quanto ao uso de plantas hospedeiras por insetos herbívoros utilizamos análises de rotas através do pacote piecewiseSEM (Mitchell et al. 1992, Lefcheck 2016). Esperamos que a riqueza de espécies de plantas no local, o nível taxonômico das plantas hospedeiras nos trabalhos e a diversidade filogenética de plantas na rede influenciem os níveis de especializações encontrados, por isso utilizamos essas variáveis como covariáveis no diagrama de rotas. Como diversidade filogenética pode ser afetada pelo nível taxonômico abordado no estudo, nós utilizamos essa variável como endógena (Fig. 1).



**Figura 1-** Modelo conceitual da análise de rotas do efeito da latitude na especialização de insetos herbívoros. Adicionalmente, as covariáveis riqueza de plantas hospedeiras na rede, amplitude taxonômica das plantas e diversidade filogenética das plantas também foram relacionadas à especialização dos herbívoros. Foram feitas uma análise de rota para cada um dos cinco índices de especialização.

Controlar o efeito da riqueza de plantas hospedeiras dentro das assembleias é importante, pois a maioria dos estudos realizaram as coletas focadas em guildas específicas de insetos herbívoros e

suas plantas hospedeiras ou estavam interessados em plantas frutíferas, perdendo assim a informação de plantas não-hospedeiras. A variável explanatória nível taxonômico das plantas hospedeiras, foi utilizada para controlar as diferenças na inclusão de níveis taxonômicos das plantas amostradas, que leva às diferenças na riqueza de espécies. Isso ocorre porque estudos focados na amostragem de níveis taxonômicos superiores tendem a ter maiores números de espécies do que aqueles focados em níveis taxonômicos baixos. O nível taxonômico das plantas hospedeiras foi classificado nas seguintes categorias: (1) Família, (2) Subordem, (3) Ordem, (4) Superordem, (5) Subclasse. Assembleias com o mesmo número de espécies e mesmo nível taxonômico podem variar quanto a distância filogenética dependendo da variação intrínseca na composição das espécies. A variável explanatória diversidade filogenética de plantas foi medida como a soma dos comprimentos de ramos entre as duas plantas de todas as espécies de plantas presentes na rede através do índice de Diversidade Filogenética, para isso, utilizamos as árvores filogenéticas de Zanne et al. (2014, PD-Faith 1992).

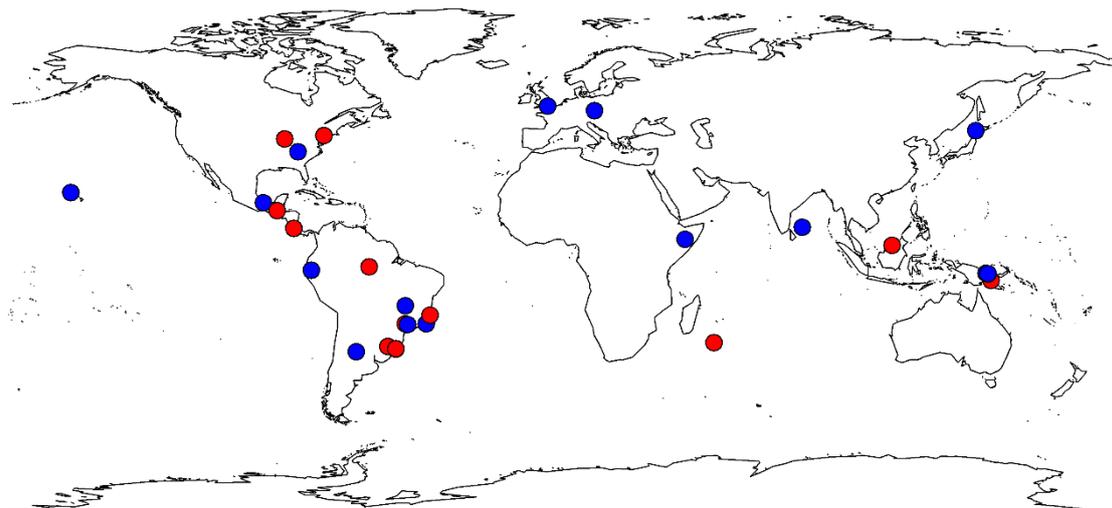
Para os índices calculados a partir da abundância de interações ( $H2'$  e  $DSImédio$ ), utilizamos regressões simples devido ao reduzido tamanho amostral das redes para análise de rota. Dessa forma, somente o efeito da latitude e da diversidade filogenética das plantas de rede foram utilizado como variáveis explanatórias.

**Tabela 1-** Descrição dos índices de especialização utilizados no presente estudo.

| <b>Índice</b>   | <b>Descrição</b>   |
|---|--|
| Frequência de especialistas onde os recursos são medidos como espécie | Nº de herbívoros que consumiram mais de uma espécie de plantas hospedeira/Nº total de insetos herbívoros na rede.  |
| Frequência de especialistas onde os recursos são medidos como família | Nº de herbívoros que consumiram mais de uma família de planta hospedeira /Nº total de insetos herbívoros na rede.  |
| Número médio de hospedeiras consumidas                                | Nº médio de táxons de planta hospedeira consumidos pelos herbívoros.   |
| Número de famílias multiplicado pelo número de espécies consumidas    | Nº total de espécies de plantas consumidas na rede multiplicado pelo Nº total de famílias de plantas consumida na rede.  |
| Diversidade filogenética das plantas consumidas                       | Distância filogenética entre as espécies hospedeiras. Essas distâncias são retiradas do cladograma, e consiste na soma dos comprimentos de ramos entre um par de espécies de plantas (Faith 1992). Utilizei a filogenia de Zanne (et al. 2014) e o pacote <i>picante</i> (Kembel et al. 2010).   |
| Índice de especialização de redes $H_2'$                              | Baseado no índice de Shannon e possibilita medir a especialização de uma rede de interação entre plantas e insetos herbívoros levando em consideração as frequências de interações. Utilizei o pacote <i>bipartite</i> (Dorman et al. 2009).   |
| Índice de especialização baseado em distância DSI                     | Esse índice se baseia na distância média filogenética entre as plantas hospedeiras utilizadas pelos insetos herbívoros. Os valores observados do DSI são comparados à os gerados por um modelo nulo que leva em conta o pool de recursos potenciais, sua frequência e coocorrência entre recursos e consumidores. Calculado de acordo com Jorge et al. 2014. |

## RESULTADOS

Selecionamos 36 redes de interação entre herbívoros e plantas hospedeiras distribuídas entre as latitudes 31° 19' 58.800"S e 51° 0' 0.000" N (Fig. 2, tabela S1). Desse total, 14 redes apresentam informação sobre a abundância de interações.



**Figura 2-** Distribuição global das redes de interação entre insetos herbívoros e plantas hospedeiras utilizadas no presente estudo. Os círculos azuis representam as redes com informações binárias (1-interagiu, 0-não interagiu, conjunto de “dados A”), os vermelhos representam as redes com informação de frequência de interações (conjunto de “dados B”), algumas redes estão sobrepostas no mapa.

### *Medidas de especialização baseadas em dados binários*

Não encontramos efeitos significativos da latitude sobre nenhuma das medidas de especialização baseadas em dados binários (presença-ausência) (Fig. 3; Tabela 2). Por outro lado, encontramos efeitos significativos tanto da riqueza local de plantas hospedeiras quanto da amplitude taxonômica destas (Fig. 3; Tabela 2).

A proporção de herbívoros registrados em no máximo uma família de plantas hospedeiras variou entre 0 e 1 (média = 0,72; DP= 0,27), onde valores próximos de zero indicam que a maioria dos herbívoros é generalistas e valores próximos a 1 indicam que

a maioria é especialista de família ou nível taxonômico inferior. O modelo de rota para esta medida de especialização explicou 22% da variação na proporção de especialistas em família (Fig. 3a; Tabela 2). De acordo com este modelo, a amplitude taxonômica das plantas tem um efeito positivo direto e um efeito negativo indireto (via diversidade filogenética de plantas, PD) na proporção de herbívoros restritos à uma única família de plantas (Fig. 3a; Tabela 2). O efeito negativo da diversidade filogenética de plantas indica que a proporção de herbívoros especialistas diminui à medida em que as espécies plantas se distribuem em linhagens mais distantes.

A proporção de herbívoros monófagos (registrados em no máximo uma espécie de plantas hospedeiras) variou entre 0 a 1 (média = 0,57; DP = 0,28). De forma semelhante ao encontrado para a proporção de herbívoros especialistas em famílias, o modelo de rota explicou somente 23% da variação na proporção de herbívoros monófagos (Fig. 3b; Tabela 2). No entanto, não encontramos efeito significativo para nenhuma das variáveis explanatórias.

Quanto ao número médio de plantas hospedeiras consumidas pelos herbívoros, encontramos uma variação entre 1 e 16,7 plantas (média = 2,8; DP = 3,01). O modelo de rota explicou somente 17% desta medida de especialização. Entre as variáveis explanatórias, somente a riqueza local de hospedeiras apresentou um efeito significativo, no qual quanto maior a riqueza de plantas maior o número médio de hospedeiras consumidas, ou seja, menor a especialização dos herbívoros (Fig. 3c; Tabela 2).

A média da diversidade filogenética das plantas consumidas pelos herbívoros variou entre 5,61 e 1154,8 (média = 313; DP = 224,6). O modelo de rota explicou 39% da variação na média da diversidade filogenética das plantas consumidas, mas somente a riqueza local de plantas hospedeiras teve efeito significativo sobre esta medida de

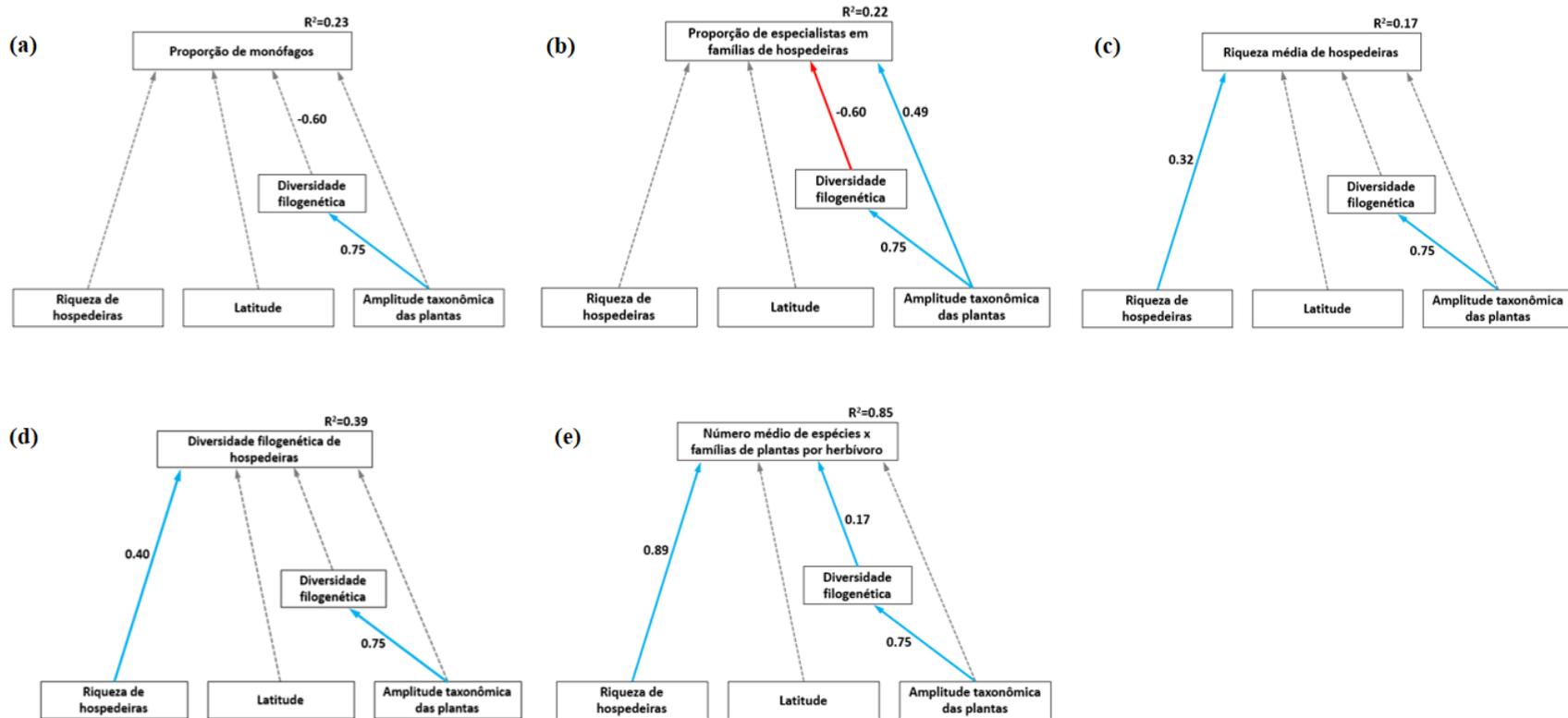
especialização (Fig. 3d; Tabela 2). Este efeito positivo implica que quanto maior a riqueza local de plantas, menor é a especialização média dos herbívoros.

Por fim, a especialização medida como número de espécies de plantas multiplicado pelo número de famílias de plantas consumidas variou entre 1 e 1914 (média = 329;  $\pm 414$ ). Diferentemente das outras variáveis, o modelo de rota explicou grande parte da variação ( $R^2 = 0,85$ ) nesta medida de especialização (Fig. 3e; Tabela 2). Quanto às variáveis com efeitos significativos, encontramos efeitos positivos diretos da riqueza local de plantas hospedeiras e da distância taxonômica médias entre as plantas. Este último efeito implica num efeito positivo indireto da amplitude taxonômica das plantas hospedeiras amostradas (Fig. 3e; Tabela 2).

#### ***Medidas de especialização baseados em dados de abundância***

Em relação às duas medidas de especialização baseadas em dados de abundância, novamente, nenhum efeito significativo da latitude foi detectado (Tabela 3).

O valor de especialização usando o índice  $H_2'$  variou entre 0,26 e 1 (média = 0,7; DP = 0,27). O modelo de regressão selecionado explicou 66% da variação no  $H_2'$ , mas somente a distância filogenética entre as plantas hospedeiras apresentou efeito significativo sobre esta medida de especialização (Tabela 3). Já os valores de DSI variaram entre 0,7 e 317,2 (média = 43,2; DP =  $\pm 81,6$ ). Neste caso, no entanto, o modelo de regressão explicou somente 39% da variação e nenhuma variável explanatória apresentou efeito significativo sobre esta medida de especialização (Tabela 3).



**Figura 3-** Análise de rotas dos efeitos da latitude, riqueza de plantas hospedeiras, amplitude taxonômica das plantas, e diversidade filogenética das plantas como preditores de quatro medidas de especialização local média de inseto herbívoros: (a) proporção de espécies de herbívoros registrados em somente uma espécie de planta; (b) proporção de espécies de herbívoros registrados em somente uma família de planta; (c) número médio de espécies de plantas consumidas pelos insetos herbívoros. As linhas sólidas representam rotas significativas ( $P < 0,05$ ) e as pontilhadas representam rotas não significativas ( $P > 0,05$ ). Números acima das rotas indicam coeficientes de regressão parcial padronizados.

**Tabela 2-** Modelos explanatórios para a especialização de insetos herbívoros de acordo com as análises de rotas da figura 2. Somente as rotas para a variável resposta final são apresentadas. Em negrito estão as variáveis com efeito significativo. A tabela mostra os coeficientes diretos e indiretos e suas contribuições relativas para a variação explicada na especialização medida pelos diferentes índices.

| Variável dependente                                     | Variável explanatória                       | Correlação    | Efeito              |                       |                        |
|---|---|---------------|---------------------|-----------------------|------------------------|
|   |   |               | Direto ( <i>d</i> ) | Indirect ( <i>i</i> ) | Total ( <i>e=d+i</i> ) |
| Proporção de monófagos                                  | Riqueza de hospedeiras                      | -0,184        | -0,216              |                       | -0,216                 |
|   | Latitude                                    | 0,271         | 0,137               |                       | 0,137                  |
|   | Amplitude taxonômica das plantas            | 0,372         | 0,213               | 0,144                 | 0,357                  |
|   | Diversidade filogenética das plantas        | 0,347         | 0,191               |                       | 0,191                  |
| Proporção de especialistas em famílias de hospedeiras   | Riqueza de hospedeiras                      | -0,208        | -0,209              |                       | -0,209                 |
|   | Latitude                                    | 0,213         | 0,086               |                       | 0,086                  |
|   | <b>Amplitude taxonômica das plantas</b>     | <b>0,029</b>  | <b>0,486</b>        | <b>-0,455</b>         | <b>0,031</b>           |
|   | <b>Diversidade filogenética das plantas</b> | <b>-0,249</b> | <b>-0,605</b>       |                       | <b>-0,605</b>          |
| Riqueza média de hospedeiras                            | Riqueza de hospedeiras                      | 0,332         | 0,317               |                       | 0,317                  |
|   | Latitude                                    | -0,277        | -0,196              |                       | -0,196                 |
|   | Amplitude taxonômica das plantas            | -0,121        | -0,076              | -0,025                | -0,101                 |
|   | Diversidade filogenética das plantas        | -0,082        | -0,034              |                       | -0,034                 |
| Diversidade filogenética das hospedeiras                | <b>Riqueza de hospedeiras</b>               | <b>0,471</b>  | <b>0,416</b>        |                       | <b>0,416</b>           |
|   | Latitude                                    | -0,092        | -0,081              |                       | -0,081                 |
|   | Amplitude taxonômica das plantas            | 0,4           |                     | 0,315                 | 0,315                  |
|   | Diversidade filogenética das plantas        | 0,451         | 0,418               |                       | 0,418                  |
| Nº médio de espécies x família de plantas por herbívoro | <b>Riqueza de hospedeiras</b>               | <b>0,899</b>  | <b>0,893</b>        |                       | <b>0,893</b>           |
|   | Latitude                                    | -0,019        | 0,098               |                       | 0,098                  |
|   | Amplitude taxonômica das plantas            | 0,281         |                     | 0,127                 | 0,127                  |
|   | <b>Diversidade filogenética das plantas</b> | <b>0,278</b>  | <b>0,169</b>        |                       | <b>0,169</b>           |

**Tabela 3-** Regressão múltipla entre a especialização (utilizando dois índices) dos herbívoros a diversidade filogenética das plantas na rede e a latitude das redes de interação.

| Variável resposta | Parâmetro                       | Coeficiente    |       |      |
|-------------------|---------------------------------|----------------|-------|------|
|                   |                                 | estandardizado | t     | p    |
|                   | Intercepto                      | 0              | 2,09  | 0,06 |
| H <sub>2</sub> '  | Latitude                        | -0,274         | -1,19 | 0,25 |
|                   | <b>Diversidade filogenética</b> | 0,566          | 2,47  | 0,03 |
|                   | Intercepto                      | 86,17          | 1,36  | 0,2  |
| DSImédio          | Latitude                        | 0,399          | 1,65  | 0,13 |
|                   | Diversidade filogenética        | -0,409         | -1,69 | 0,12 |

## DISCUSSÃO

Utilizando um conjunto de dados composto por redes herbívoro-planta com ampla distribuição global não encontramos evidência de efeito da latitude sobre o grau de especialização dos herbívoros em relação às plantas consumidas por estes. Mesmo levando em conta possíveis efeitos de confusão e variáveis amostrais não encontramos efeito significativo da latitude sobre nenhuma das medidas de especialização de insetos herbívoros avaliadas neste estudo. Entretanto encontramos efeito das covariáveis, onde, dependendo do índice utilizado afetaram a especialização dos herbívoros. Isso significa que utilizando um mesmo conjunto de dados, os diferentes índices podem ser mais ou menos sensíveis à fatores relacionados ao conjunto de dados, como a riqueza de plantas, nível taxonômico das plantas e diversidade filogenética das plantas da rede.

O número de índices de especialização vem aumentando na literatura (Devictor et al. 2010) e com isso um importante passo metodológico é saber qual a melhor ferramenta para transformar um conceito em aplicação (Vander Laan e Hawkins 2013). Cada vez mais os índices vêm incorporando abordagens macroevolutivas e filogenéticas (Vamosi et al. 2014). Essas abordagens são importantes pois as interações são compostas por espécies com características que diferem entre si. Os insetos herbívoros, por exemplo, se alimentam de plantas com características como defesas físicas, fitoquímica e outras e não de nomes científicos (Janzen 1979).

Os índices encontrados nos artigos que testaram a especialização em interações inseto herbívoro-planta hospedeira ao longo do gradiente latitudinal foram descritos na tabela 4. A forma mais usual de obter o grau de especialização dos herbívoros é a quantificação do número de táxons de plantas hospedeiras, o que pode ser denominada de largura de nicho taxonômica. De acordo com esse índice os herbívoros são classificados qualitativamente como especialistas (ou monófagos) quando consomem

**Tabela 4-** Estudos avaliando a relação entre latitude e especialização quanto ao uso de plantas hospedeiras em insetos herbívoros. Sumário dos índices e exemplo de táxons utilizados.

| <b>Índice</b>                                    | <b>Descrição</b>   | <b>Táxon</b>                          | <b>Estudo</b>        |
|--|--|---------------------------------------|----------------------|
| Largura de nicho                                 | Nº de plantas hospedeiras: Especialista = 1 família de plantas; Generalista = + de 1 família de planta   | Papilionidae                          | Scriber 1973         |
| Especificidade de hospedeiro                     | Nº de plantas hospedeiras: Especialista = 1 espécie, gênero ou família de plantas; polífago = + de 1 espécie, gênero ou família de plantas               | Scolytidae<br>Platypodidae            | Beaver 1979          |
| Largura de dieta                                 | Nº de família de plantas hospedeiras usadas por espécie: Monófago = 1 família; Oligófago = 2 ou 3 famílias; Polífago = 4 ou mais famílias de hospedeiras | Papilionoidea                         | Fiedler 1998         |
| Especificidade de hospedeiro                     | Nº de espécies usadas como hospedeiro por um herbívoro   | Insetos folívoros                     | Novotny et al. 2006  |
| Largura de dieta e Diversidade beta de Whittaker | Nº médio de táxons de planta hospedeira;<br>Diversidade beta: altos valores de beta indicam maior especialização no hospedeiro                           | Lepidoptera                           | Dyer et al. 2007     |
| Largura de dieta                                 | Nº de gêneros usados como hospedeiro; Nº de famílias e ordens de plantas hospedeiras multiplicados pelo número de gêneros                                | Nymphalinae                           | Slove e Janz 2010    |
| Associação ao hospedeiro                         | Nº de família de hospedeiros; diversidade filogenética do gênero hospedeiro  | Coccoidea                             | Hardy et al. 2015    |
| Largura de dieta filogenética                    | Distância filogenética entre as espécies hospedeiras   | Insetos herbívoros<br>(sem restrição) | Forister et al. 2015 |

apenas um nível taxonômico (esse nível variou entre trabalhos, sendo em alguns a família da planta, até aqueles que consideraram o menor nível taxonômico identificado entre família, gênero e espécie) ou como generalistas (ou polífago) quando consomem mais de um nível taxonômico da planta hospedeira (e.g., Scriber 1973, Beaver 1979, Fiedler 1998). A largura de nicho taxonômica também pode ser feita de forma quantitativa dessa forma obtendo o número total de espécies ou gêneros de plantas usadas como hospedeira do inseto herbívoro (Novotny et al. 2006, Slove e Janz 2010); ou como a média de plantas hospedeiras utilizadas por espécie de herbívoro (Dyer et al. 2007).

A especialização também pode ser medida por índices de diversidade beta (e.g., Dyer et al. 2007). Nesse caso, o índice de diversidade beta adaptado de Whittaker é utilizado como medida de especialização. Esse índice mede a substituição de espécies de plantas hospedeiras consumidas entre diferentes gêneros ou espécies de insetos herbívoros. Maiores valores do índice de diversidade beta de Whittaker indicam maiores valores de especialização.

Uma proposta alternativa para medir a largura de dieta dos insetos herbívoros é calcular a diversidade de uso de plantas hospedeiras, levando em consideração não somente gêneros, mas também suas famílias e ordens (Slove e Janz 2010). Dessa maneira obtêm-se um índice de largura de dieta que consiste na multiplicação do número de gêneros pelo número de famílias de plantas hospedeiras (Slove e Janz 2010).

Com os avanços nas ferramentas filogenéticas, desenvolveu-se abordagem que utiliza a filogenia das espécies de plantas hospedeiras como meio para quantificar a largura de nicho dos insetos herbívoros (Hardy et al. 2015, Forister et al. 2015). A diversidade filogenética entre as plantas hospedeiras é calculada utilizando a matriz de distância aos pares entre os táxons de plantas consumidos por cada herbívoro, essas distâncias são retiradas do cladograma, e consiste na soma dos comprimentos de ramos

entre um par de espécies de plantas (Faith 1992). A diversidade filogenética das plantas é igual à soma destes comprimentos de ramos entre todas as espécies em uma comunidade local. Assim, a largura de dieta filogenética na verdade é medida do mesmo modo que a diversidade filogenética (Forister et al. 2015).

Embora os trabalhos buscando avaliar variações latitudinais em interações tenham usado diferentes índices, existe uma variedade ainda maior de índices de largura de nicho que não foram utilizados. Dentre estes podemos destacar um índice baseado em redes de interações bipartidas, o índice de especialização de redes  $H_2'$  (Blüthgen et al. 2006). Esse índice é baseado no índice de Shannon e possibilita medir a especialização de uma rede de interação entre plantas e insetos herbívoros levando em consideração as frequências de interações, permitindo a comparação entre redes (Blüthgen et al. 2006).

Outra proposta para se medir especialização é o índice de especialização baseado em distância (DSI, Jorge et al. 2014), esse índice se baseia na distância média filogenética entre as plantas hospedeiras utilizadas pelos insetos herbívoros. Os valores observados do DSI são comparados à os gerados por um modelo nulo que leva em conta o pool de recursos potenciais, sua frequência e coocorrência entre recursos e consumidores.

No geral, os índices de especialização são sensíveis às características das redes, como o tamanho das redes, ou o número de espécies recurso (Fründ et al. 2016). O viés de especialização em redes menores levou a uma superestimação dos valores de especialização para todos os índices analisados em redes simuladas à partir de modelagem de interações e pode estar relacionado também ao verdadeiro grau de especialização das espécies (Fründ et al. 2016). Ao observarmos que não houve diferença nos resultados principais entre os índices utilizados, podemos afirmar que os índices foram congruentes em seus resultados, quando aplicados ao presente conjunto de dados.

Fatores relacionados aos conjuntos de dados utilizados, afetaram a especialização dos insetos herbívoros nas plantas hospedeiras. O avanço nos estudos ecológicos, principalmente relacionados ao acesso à conjuntos de dados, permite aos pesquisadores incorporar aos seus estudos dados mais complexos sobre a distribuição de espécies e comunidades, bem como de interações ecológicas (Michener et al. 1997, Smith et al. 2008). O que possibilita a compreensão de padrões globais nas relações entre as espécies, por exemplo (Dormann et al. 2018).

Alguns problemas podem ser enfrentados com o uso de conjuntos de dados. A compilação de redes de interação pode estar incompleta mesmo após amostragem intensiva (Chacoff et al. 2012, Jordano 2016), esse viés de amostragem é um mecanismo que pode afetar a detecção de especialização (Devictor et al. 2010). Um estudo que simulou diversas redes de diferentes tamanhos e com uma ampla gama de especialização, encontrou viés nos valores para a maioria das métricas de especialização influenciados pelo tamanho das redes (Fründ et al. 2016). Semelhante ao encontrado no presente estudo, onde riqueza de espécies de plantas das redes influenciou a especialização em 3 das 5 métricas abordadas. Essa mesma relação pode explicar porque a diversidade filogenética de plantas das redes pode ter afetado a especialização, tendo em vista que riqueza e diversidade filogenética podem ser congruentes em alguns casos (Tucker e Cadotte 2013).

Outro viés de amostragem que encontramos compilando diferentes conjuntos de dados foi o viés taxonômico, no qual os autores no geral escolhiam um grupo taxonômico para a realização da coleta dos dados. Quando calculamos a especialização levando em conta a proporção de especialistas em determinada família de plantas, encontramos que quanto maior a amplitude taxonômica das plantas, mais especialistas eram os herbívoros. Viés na cobertura taxonômica das espécies são frequentemente encontradas em diferentes táxons, incluindo plantas (Meyer et al. 2016), isso ocorre pois os grupos de pesquisa

focam em diferentes grupos de organismos, geralmente ligados a especialistas nos grupos botânicos, por exemplo. Esses vieses em inventários podem fornecer informações incompletas sobre os nichos das espécies (Hortal et al. 2008) e influenciar na quantificação de especialização ecológica (Fründ et al. 2016). Focar em grupos de diferentes níveis taxonômicos de plantas pode acabar afetando as espécies que interagem, com a seleção de níveis mais amplos tendo maiores chances de agregar espécies mais especializadas.

Desde sua origem, a ideia de que as interações são mais especializadas nos trópicos (Dobzhansky 1950) sempre foi amplamente aceita, no entanto vem perdendo força nos últimos anos. Na síntese e meta-análise sobre o assunto, Vazquez e Stevens (2004) encontraram que as predições das hipóteses não são suportadas e que há pouca evidência para um efeito geral da latitude na largura do nicho. Ainda de acordo com essa pesquisa, os autores sugeriram que gradiente latitudinal em largura de nicho pode ser observado somente quando existe gradiente latitudinal em riqueza de espécies (Vazquez e Stevens 2004). O que pode explicar nosso resultado, já que para algumas espécies de herbívoros não existe evidência de aumento de diversidade com a diminuição da latitude (Fernandes e Price 1988, Lees 1999). Um outro fator que pode influenciar a ampla aceitação desse padrão é o viés de publicação, onde somente resultados significativos são publicados (Fanelli 2012), assim como o viés em citação, que mostrou que artigos onde os autores encontraram maior herbivoria em regiões tropicais, são seis vezes mais citados que artigos mostrando resultado contrário (Moles 2013).

Em conclusão, não encontramos evidências de maior especialização dos herbívoros em latitudes mais baixas com nenhum dos índices utilizados mesmo utilizando o mesmo conjunto de dados. Fatores relacionados a características dos bancos de dados

afetaram a especialização em algumas métricas. São eles a riqueza de plantas da rede, nível taxonômico das plantas e diversidade filogenética das plantas da rede.

## REFERÊNCIAS

- Ali, J. G., Agrawal, A. A. (2012). Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends in Plant Science*, 17, 293–302.
- Araújo, W. S., Vieira, M. C., Lewinsohn, T. M., Almeida-Neto, M. (2015). Contrasting effects of land use intensity and exotic host plants on the specialization of interactions in plant-herbivore networks. *PLoS ONE*, 10, 1–15.
- Beaver, R. A. (1979). Host specificity of temperate and tropical animals. *Nature*, 281, 139-141.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 1-12.
- Chacoff, N. P., Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Stevani, E. L., Dorado, J., Padrón, B. (2012). Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81, 190–200.
- Colwell, R. K., Futuyma, D. J. (1971). On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52, 567-76.
- Devictor, V., Clavel, J., Julliard, R., Lavergne, S., Mouillot, D., Thuiller, W., Venail, P., Villéger, S., Mouquet, N. (2010). Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology*, 47, 15–25.
- Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. *American Scientist*, 38, 208–221.
- Dormann, C. F., Bobrowski, M., Dehling, D. M., Harris, D. J., Hartig, F., Lischke, H., Moretti, M. D., Pagel, J., Pinkert, S., Schleuning, M., Schmidt, S. I., Sheppard, C. S., Steinbauer, M. J., Zeuss, D., Kraan, C. (2018). Biotic interactions in species distribution modelling: 10 questions to guide interpretation and avoid false conclusions. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 1004–1016.
- Dyer, L. A., Singer, M. S., Lill, J. T., Stireman, J. O., Gentry, G. L., Marquis, R. J., Ricklefs, R. E., Greeney, H. F., Wagner, D. L., Morais, H. C., Diniz, I. R., Kursar,

- T. A., Coley, P. D. (2007). Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature*, 448, 696-699.
- Ehrlich, P. R., Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants - a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Fanelli, D. (2012). Negative results are disappearing from most disciplines and countries. *Scientometrics*, 90, 891–904.
- Fernandes, G. W., Price, P. W. (1988). Biogeographical gradients in galling species richness - Tests of hypotheses. *Oecologia*, 76, 161–167.
- Fiedler, K. (1998). Diet breadth and host plant diversity of tropical-vs. temperate-zone herbivores: South-East Asian and West Palaeartic butterflies as a case study. *Ecological Entomology*, 23, 285–297.
- Fordyce, J. A., Nice, C. C., Hamm, C. A., Forister, M. L. (2016). Quantifying diet breadth through ordination of host association. *Ecology*, 97, 842–49.
- Forister, M. L., Novotny, V., Panorska, A. K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P. T., Cizek, L., Coley, P. D., Dem, F., Diniz, I. R., Drozd, P., Fox, M., Glassmire, A., Hazen, R., Hrcek, J., Jahner, J. P., Kama, O., Kozubowski, T. J., Kursar, T. A., Lewis, O. T., Lill, J., Marquis, R. J., Miller, S. E., Morais, H. C., Murakami, M., Nickel, H., Pardikes, N., Ricklefs, R. E., Singer, M. S., Smilanich, A. M., Stireman, J. O., Villamarín-Cortez, S., Vodka, S., Volf, M., Wagner, D. L., Walla, T., Weiblen, G. D., L. A. Dyer. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 442-447
- Fründ, J., Mccann, K. S., Williams, N. M. (2016). Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, 125, 502–513.
- Futuyma, D. J., Agrawal, A. A. (2009). Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 18054–18061.
- Futuyma, D. J., Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 207–233.
- Hardy, N. B., Peterson, D. A., Normark, B. B. (2015). Scale insect host ranges are broader in the tropics. *Biology Letters*, 11, 1-4.

- Hortal, J., Jiménez-Valverde, A., Gómez, J. F., Lobo, J. M., Baselga, A. (2008). Historical bias in biodiversity inventories affects the observed environmental niche of the species. *Oikos*, 117, 847–858.
- Janz, N., Nylin, S. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: A test of the information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264, 701–707.
- Janzen, D. H. (1979). New horizons in the biology of plant defenses. In Rosenthal, G. A., Janzen, D. H. *Herbivores: Their interaction with secondary plant metabolites*, Academic Press, 331–350.
- Jordano, P. (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30, 1883–1893.
- Jorge, L. R., Prado, P. I., Almeida-Neto, M., Lewinsohn, T. M. (2014). An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. *Ecology Letters*, 17, 1341–1350.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., Webb, C.O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26:1463-1464.
- Lees, D. C. (1999). A null model for species richness gradients: bounded range overlap of butterflies and other rainforest endemics in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67, 529–584.
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7, 573–579.
- Lewinsohn, T. M., Roslin, T. (2008). Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters*, 11, 398–416.
- Meyer, C., Weigelt, P., Kreft, H. (2016). Multidimensional biases, gaps and uncertainties in global plant occurrence information. *Ecology Letters*, 19, 992–1006.
- Michener, W. K., Brunt, J. W., Helly, J. J., Kirchner, T. B., Stafford, S. G. (1997). Nongeospatial metadata for the ecological sciences. *Ecological Applications*, 7, 330-342.
- Mitchell, R. J. (1992). Testing evolutionary and ecological hypotheses using path analysis and structural equation modelling. *Functional Ecology*, 6 123-129.

- Moles, A. (2013). Dogmatic is problematic: Interpreting evidence for latitudinal gradients in herbivory and defense. *Ideas in Ecology and Evolution*, 6, 1-4.
- Moles, Angela T., Ollerton, J. (2016). Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica*, 48, 141–45.
- Morais, H. C., Sujii, E. R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P. S., Hay, J. D., Diniz, I. R. (2011). Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian cerrado. *Biotropica*, 43, 467–472.
- Morris, R. J., Gripenberg, S., Lewis, O. T., Roslin, T. (2014). Antagonistic interaction networks are structured independently of latitude and host guild. *Ecology Letters*, 17, 340–49.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S. E., Kulfan, M. (2006). Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science*, 311, 2003–2006.
- Prado, P. I., Lewinsohn, T. M. (2004). Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1168–1178.
- Scriber, J. M. (1973). Latitudinal gradients in larval feeding specialization of the world Papilionidae (Lepidoptera). *Psyche*, 80, 355–373.
- Slove, J., Janz, N. (2010). Phylogenetic analysis of the latitude-niche breadth hypothesis in the butterfly subfamily Nymphalinae. *Ecological Entomology*, 35, 768–74.
- Smith, F. A., Lyons, S. K., Ernest, S. K. M., Brown, J. H. (2008). Macroecology: More than the division of food and space among species on continents. *Progress in Physical Geography*, 32, 115–138.
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W. (2013). Unifying measures of biodiversity: Understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19, 845–854.
- Vamosi, J. C., Armbruster, W. S., Renner, S. S. (2014). Evolutionary ecology of specialization: insights from phylogenetic analysis. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 1-6.
- Vander Laan, J. J., Hawkins, C. P. (2014). Enhancing the performance and interpretation of freshwater biological indices: An application in arid zone streams. *Ecological Indicators*, 36, 470–482.
- Vázquez, D. P., Stevens, R. D. (2004). The latitudinal gradient in niche breadth: concepts and evidence. *The American Naturalist*, 164, 1–19.

Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., FitzJohn, R. G., McGlenn, D. J., O'Meara, B. C., Moles, A. T., Reich, P. B., Royer, D. L., Soltis, D. E., Stevens, P. F., Westoby, M., Wright, I. J., Aarssen, L., Bertin, R. I., Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, M. R., Oleksyn, J., Soltis, P. S., Swenson, N. G., Warman, L. & Royer, D. L. (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89-92.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Tabela S1-** Lista das referências das 36 redes herbívoro-planta usadas no presente estudo.

| Referencia   |
|--|
| Aluja, M.; Rull, J.; Sivinski, J.; Norrbom, A.L.; Wharton, R.A.; Macias-Ordóñez, R.; Díaz-Fleischer, F. & López, M. 2003. Fruit flies of the genus <i>Anastrepha</i> (Diptera: Tephritidae) and associated native parasitoids (Hymenoptera) in the tropical rainforest Biosphere Reserve of Montes Azules, Chiapas, Mexico. <i>Environmental Entomology</i> , 32, 1377-1385. |
| Basset, Y. & Samuelson, G.A. 1996. Ecological characteristics of an arboreal community of Chrysomelidae in Papua New Guinea. In: <i>Chrysomelidae Biology: Ecological Studies</i> . Amsterdam. Academic Publishing. pp. 243-262.   |
| Bodner, F.; Brehm, G.; Homeier, J.; Strutzenberger, P. & Fiedler, K. 2010. Caterpillars and host plant records for 59 species of Geometridae (Lepidoptera) from a montane rainforest in Southern Ecuador. <i>Journal of Insect Science</i> , 10, 1-22.   |
| Carregaro, J.B. 2011. Insetos associados a botões florais de plantas do Cerrado. PHD Thesis, Brasília, Brazil.   |
| Cavalleri, A. 2005. Comunidades de Tripes (Insecta: Thysanoptera) em flores e ramos, com ênfase em Asteraceae, no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. Master Thesis, Porto Alegre, Brazil.  |
| Costa, S.G.M.; Querino, R.B.; Ronchi-Teles, B.; Pentead-Dias, A.M.M. & Zucchi, R.A. 2009. Parasitoid diversity (Hymenoptera: Braconidae and Figitidae) on frugivorous larvae (Diptera: Tephritidae and Lonchaeidae) at Adolpho Ducke Forest Reserve, Central Amazon Region, Manaus, Brazil. <i>Brazilian Journal of Biology</i> , 69, 363-370.                               |
| Diniz, I.R.; Morais, H.C.; Botelho, A.M.F.; Venturoli, F. & Cabral, B.C. 1999. Lepidopteran caterpillar fauna on lactiferous host plants in the Central Brazilian Cerrado. <i>Revista Brasileira de Biologia</i> , 59, 627-635.  |
| Favret, C.; Duggan, J.J.; Sanders, N.J. & Phill, L.R. 2010. Actual and inferred checklist of the aphids (Hemiptera: Aphididae) of the Great Smoky Mountains National Park, with attendant ant and host plant associations. <i>Proceedings of the Entomological Society of Washington</i> , 112, 381-403.   |
| García-Robledo, C.; Erickson DL.; Staines CL.; Erwin TL & Kress WJ. 2013. Tropical Plant–Herbivore Networks: Reconstructing Species Interactions Using DNA Barcodes. <i>PLoS ONE</i> , 8(1): e52967.   |
| Garlet, J.; Roman, M. & Costa, E.C. 2010. Pentatomídeos (Hemiptera) associados a espécies nativas em Itaara. RS. Brasil. <i>Biotemas</i> , 23, 91-96.  |
| Henneman, M.L. & Memmot, J. 2001. Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. <i>Science</i> , 293, 1314-1316.   |
| Henneman, M.L. & Memmot, J. 2001. Infiltration of a Hawaiian community by introduced biological control agents. <i>Science</i> , 293, 1314-1316.   |
| Hernández-Ortiz, V.; Pérez-Alonso, R. & Wharton, R.A. 1994. Native parasitoids associated with the genus <i>Anastrepha</i> (Dipt.: Tephritidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. <i>Entomophaga</i> , 39, 171-178.  |
| Hirao, T. & Murakami, M. 2008. Quantitative food webs of lepidopteran leafminers and their parasitoids in a Japanese deciduous forest. <i>Ecological Research</i> , 23, 159-168.   |

- Ibanez, S.; Lavorel, S.; Puijalón, S. & Moretti, M. 2013. Herbivory mediated by coupling between biomechanical traits of plants and grasshoppers. *Functional Ecology*, 27, 479-489.
- Janzen, D.H. 1980. Specificity of seed-attacking beetles in a Costa Rican deciduous forest. *Journal of Ecology*, 68, 929-952.
- Lopes, B.C. 1995. Treehoppers (Homoptera: Membracidae) in Southeastern Brazil: use of host plants. *Revista Brasileira de Zoologia*, 12, 595-608.
- Monteiro, R.F.; Macedo, M.V.; Nascimento, M.S. & Cury, R.S.F. 2007. Composição, abundância e notas sobre a ecologia de larvas de lepidópteros associados a cinco espécies de plantas hospedeiras no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba. RJ. *Revista Brasileira de Entomologia*, 51, 476-483.
- Müller, C.B.; Adriannse, I.C.T.; Belshaw, R. & Godfray, H.C.J. 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68, 346-370.
- Nakagawa, M.; Itioka, T.; Momose, K.; Yumoto, T.; Komai, F.; Morimoto, K.; Jordal, B.H.; Kato, M.; Kaliasang, H.; Hamid, A.A.; Inoue, T. & Nakashizuka, T. 2003. Resource use of insect seed predators during general flowering and seeding events in a Bornean dipterocarp rain forest. *Bulletin of Entomological Research*, 93, 455-466.
- Nakagawa, M.; Itioka, T.; Momose, K.; Yumoto, T.; Komai, F.; Morimoto, K.; Jordal, B.H.; Kato, M.; Kaliasang, H.; Hamid, A.A.; Inoue, T. & Nakashizuka, T. 2003. Resource use of insect seed predators during general flowering and seeding events in a Bornean dipterocarp rain forest. *Bulletin of Entomological Research*, 93, 455-466.
- Nascimento, A.R. 2010. Estudo de interações de parasitoides de insetos endófitos em frutos do Cerrado. Master Thesis, São Carlos, Brazil.
- Novotny, V.; Clarke, A.R.; Drew, R.A.I. & Balagawi, S. & Clifford, B. 2005. Host specialization and species richness of fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 67-77.
- Otway, S.J.; Hector, A. & Lawton, J.H. 2005. Resource dilution effects on specialist insect herbivores in a grassland biodiversity experiment. *Journal of Animal Ecology*, 74, 234-240.
- Pinent, S.M.J.; Romanowski, H.P.; Redaelli, L.R. & Cavalleri, A. 2011. Thysanoptera: plantas visitadas e hospedeiras no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. Brasil. *Iheringia*, 95, 9-16.
- Pokon, R.; Novotny, V. & Samuelson, G.A. 2005. Host specialization and species richness of root-feeding chrysomelid larvae (Chrysomelidae, Coleoptera) in a New Guinea rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 595-604.
- Rathcke, B.J. 1976. Competition and coexistence with a guild of herbivorous insects. *Ecology*, 57, 76-87.
- Ronchi-Teles, B.; Dutra, V.S.; Costa, A.P.T.; Aguiar-Menezes, E.L.; Mesquita, A.C.A. & Silva, J.G. 2011. Natural host plants and native parasitoids associated with *Anastrepha pulchra* and other *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae) in Central Amazon, Brazil. *The Florida Entomologist*, 94, 347-349.
- Silva, N.A.P. 2011. Biologia de lagartas de Lycaenidae em inflorescências de plantas no cerrado do Brasil Central. Master Thesis, Brasília, Brasil.
- Starý, P. & Havelka, J. 2008. Fauna and associations of aphid parasitoids in an up-dated farmland area (Czech Republic). *Bulletin of Insectology*, 61, 251-276.
- Thum, A.B. & Costa, E.C. 1997. Coreidae (Heteroptera) associados a espécies florestais. *Ciência Florestal*, 7, 27-31.
- Uramoto, K.; Martins, D.S. & Zucchi, R.A. 2008. Fruit flies (Diptera: Tephritidae) and their associations with native host plants in a remnant area of the highly endangered Atlantic Rain Forest in the State of Espírito Santo. Brazil. *Bulletin of Entomological Research*, 98, 457-466.
- Valladares, G. & Salvo, A. 2001. Community dynamics of leafminers (Diptera: Agromyzidae) and their parasitoids (Hymenoptera) in a natural habitat from Central Argentina. *Acta Oecologica*, 22, 301-309.
- Van Veen, F.J.F.; Müller, C.B.; Pell, J.K. & Godfray, H.C.J. 2008. Food web structure of three guilds of natural enemies: predators, parasitoids and pathogens of aphids. *Journal of Animal Ecology*, 77, 191-200.
- Wallace, M.S. 2008. Occurrence of treehoppers (Hemiptera: Membracidae: Smiliinae) on oaks in Delaware Water Gap National Recreation Area. 2004–2006. *Journal of Insect Science*, 8, 1-16.
- Weiblen, G.D.; Webb, C.O.; Novotny, V.; Basset, Y. & Miller, S.E. 2006. Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, 87, 62-75.



**O papel da especialização alimentar e da sazonalidade climática na amplitude latitudinal de moscas frugívoras (Diptera, Tephritidae)**

**RESUMO**

Os estudos em macroecologia tem usado hipóteses como efeito Rapoport e hipótese da relação entre latitude e largura de nicho alimentar para buscar compreender a distribuição global das espécies. De acordo com a primeira, a amplitude de distribuição latitudinal das espécies está positivamente correlacionada com a latitude das origens das mesmas e isso pode ser explicado pela sazonalidade climática. Já a segunda postula que os nichos das espécies são mais estreitos nas regiões tropicais que em regiões temperadas. Neste estudo, exploramos como a distribuição latitudinal de moscas frugívoras (Tephritidae) nas Américas está relacionada à especialização no uso de plantas hospedeiras e a sazonalidade climática. Para isso, utilizamos um conjunto de dados de interação entre moscas-das-frutas e plantas hospedeiras, a ocorrência geográfica das moscas (GBIF) e as variáveis climáticas sazonalidade na precipitação e sazonalidade na temperatura (BIOCLIM). Nós avaliamos se a amplitude de distribuição das moscas é afetada pela largura de nicho alimentar, sazonalidade na temperatura, sazonalidade na precipitação e origem das moscas (como covariável) através de uma análise de covariância. Os resultados do presente estudo mostram que espécies de moscas-das-frutas que ocorrem em latitudes maiores possuem amplitudes de distribuição latitudinais menores, contrariando assim a expectativa de acordo com o efeito Rapoport. A origem das moscas também foi uma variável importante, pois as moscas exóticas apresentam relação entre a amplitude latitudinal e ponto médio mais acentuada que as moscas nativas. Os fatores que explicaram a amplitude de distribuição latitudinal foram a largura de nicho alimentar, a

sazonalidade na precipitação e a origem das moscas-das-frutas. A sazonalidade na temperatura não foi importante na amplitude de distribuição das moscas.

**Palavras-chave:** efeito Rapoport, gradientes geográficos, insetos herbívoros, nicho biótico, Tephritidae.

## INTRODUÇÃO

Desvendar os padrões e processos ecológicos que regulam a diversidade, abundância e distribuição dos organismos em grande escala espacial sempre foi o foco da macroecologia (Brown e Maurer 1989, Blackburn 2004). Mais recentemente, os estudos em macroecologia têm investigado processos e padrões espaciais de espécies em grandes escalas espaciais, temporais ou taxonômicas (McGill 2019). O conjunto de condições e recursos que compõem o nicho ecológico de uma espécie também determina os limites geográficos que ela pode ocupar. Dessa forma, uma série de hipóteses macroecológicas buscam explicar a distribuição das espécies, tais como o efeito Rapoport (Stevens 1989) e a hipótese das interações bióticas (Dobzhansky 1950).

De acordo com o efeito Rapoport a amplitude de distribuição latitudinal das espécies está positivamente correlacionada com a latitude das origens das mesmas (Stevens 1989). A regra de Rapoport postula que populações de zonas temperadas são mais tolerantes às variações sazonais climáticas e de disponibilidade de recursos (Brown et al. 1996). Isso ocorre pois a tolerância dos organismos abrange a gama de condições a que está exposto ao longo da vida, assim, as espécies de zonas temperadas tem a capacidade de sobreviver a temperaturas extremamente baixas no inverno e altas durante

o verão (Stevens 1989, Pintor et al. 2015). Em contraste, as espécies tropicais experimentam baixas tolerâncias às variações sazonais climáticas por residirem em ambientes climaticamente mais estáveis (Brown et al. 1996, Pintor et al. 2015). Evidenciando assim, um aumento na amplitude de distribuição latitudinal média das espécies quanto mais distantes do Equador forem suas origens adaptativas. Embora exista muita discussão sobre a generalidade desse padrão em termos taxonômicos e de dimensão latitudinal (Rohde 1996, Gaston et al. 1996), uma meta-análise mostrou que há sim um aumento significativo na amplitude de distribuição das espécies embora essa magnitude seja baixa (Ruggiero e Werenkraut 2007).

A hipótese da relação entre latitude e largura do nicho alimentar afirma que os nichos das espécies são mais estreitos nas regiões tropicais que em regiões temperadas (Dobzhansky 1950). Uma das explicações possíveis é a de que ambientes tropicais possuem elevada riqueza de espécies e essa capacidade do ambiente em comportar altas densidades de espécies só pode ocorrer se as espécies utilizarem “fatias” mais estreitas do nicho ecológico (Rosenzweig e Ziv 1999, Pellissier et al. 2017). Deste modo, as interações interespecíficas seriam mais intensas e especializadas em regiões tropicais (Dobzhansky 1950). O gradiente latitudinal na largura de nicho é uma hipótese que vem sendo amplamente debatida e que possui resultados controversos (Vázquez e Stevens 2004, Moles e Olerton 2016). Porém ainda há escopo para buscar compreender esse padrão, suas hipóteses e definições (Moles e Olerton 2016).

Considerando as duas hipóteses acima, podemos prever que tanto a tolerância às condições climáticas (nicho abiótico) quando a largura de nicho alimentar (nicho biótico) determinam a amplitude de distribuição das espécies (Slatyer et al. 2013). De fato, há evidências de que espécies que toleram maior variabilidade climática (Pintor et

al. 2015) e com maior amplitude de dieta possuem maior distribuição geográfica (Slove e Janz 2011). Embora a combinação de fatores abióticos e bióticos possa explicar os limites de distribuição das espécies (Wiens 2011), os componentes abióticos do nicho das espécies são frequentemente associados à sua distribuição, enquanto os componentes bióticos não costumam ser considerados (Wiens 2011, Anderson 2017). Portanto, é preciso determinar a extensão no qual a influência desses fatores na distribuição das espécies está interligada (Slatyer et al. 2013).

As moscas de frutas da família Tephritidae são conhecidas por sua grande importância econômica, pois são pragas que causam prejuízos no mercado de frutas e vegetais em todo o mundo (Uchôa 2012). Essa família possui em torno de 5000 espécies descritas, 6 sub-famílias e 500 gêneros (Uchôa 2012). É caracterizada por ser um dos poucos grupos de Diptera onde a maioria das espécies são fitófagas e utilizam preferencialmente flores e frutos (Uchôa 2012). As espécies dessa família possuem uma grande variação quanto a amplitude de nicho alimentar, com parte das espécies caracterizadas como oportunistas, explorando uma ampla gama de frutos enquanto outras como exploradoras especialistas (Aluja e Mangan 2008).

Neste estudo, exploramos como a distribuição latitudinal de moscas frugívoras (Tephritidae) nas Américas está relacionada à especialização no uso de plantas hospedeiras (nicho biótico) e a sazonalidade climática (nicho abiótico). Primeiro, testamos se a extensão latitudinal de ocorrência das moscas segue o efeito de Rapoport. Em seguida, investigamos se: (i) a influência da largura do nicho alimentar sobre os limites de distribuição latitudinal, e (ii) a relação entre a amplitude dos limites de distribuição latitudinal das espécies de moscas frugívoras e largura de nicho climático (temperatura e sazonalidade). Esperamos que a amplitude da distribuição das moscas-

das-frutas siga o efeito Rapoport, e que ela seja afetada pela variabilidade na temperatura. Também esperamos que a largura do nicho alimentar das moscas determine a área geográfica que elas ocupam.

## MÉTODOS

### *Dados*

Listas de interações entre moscas-das-frutas e plantas hospedeiras da região Neotropical foram compiladas em Gontijo et al 2014. Entre os critérios utilizados para inclusão dos estudos, as comunidades deveriam ser amostradas no continente americano e coleta dos frutos como método amostral. Realizamos uma segunda busca das ocorrências geográficas tanto das espécies de moscas frugívoras e das espécies de plantas hospedeiras a partir do *Global Biodiversity Information Facility* (<http://www.gbif.org>), para isso utilizamos o pacote *spocc* (Chamberlain 2018) do software R (R Core Team 2019).

Para medir a amplitude de distribuição latitudinal das espécies de moscas-das-frutas, calculamos a distância (Km) entre os limites mais ao norte e mais ao sul de cada espécie separadamente. O ponto médio da distribuição latitudinal foi calculado como o centroide latitudinal de cada espécie.

Para calcular a largura de nicho alimentar no uso de hospedeiras, utilizamos a diversidade filogenética das plantas hospedeiras consumidas por espécie de mosca-das-frutas. Essa medida foi utilizada como um *proxy* de especialização pois a maioria das espécies consomem recursos com características filogenéticas conservadas tais como defesas químicas e características morfológicas das plantas (Rasman e Agrawal 2011,

Jorge et al. 2014). Para isso, ramos de uma filogenia abrangente (Zanne 2014) foram podados e construímos um filograma somente com as espécies de plantas consumidas por espécie de mosca. A diversidade filogenética entre as plantas hospedeiras é calculada utilizando a matriz de distância aos pares entre os táxons de plantas consumidos por cada herbívoro, essas distâncias são retiradas do cladograma, e consiste na soma dos comprimentos de ramos entre um par de espécies de plantas (Faith 1992), para isso utilizamos o pacote *picante* (Kembel et al 2010). A diversidade filogenética das plantas é igual à soma destes comprimentos de ramos entre todas as espécies em uma comunidade local. Assim, a largura de dieta filogenética na verdade é medida do mesmo modo que a diversidade filogenética (Forister et al. 2015).

As variáveis climáticas usadas nas análises foram a sazonalidade de temperatura (BIO4) e sazonalidade de precipitação (BIO15). Essas variáveis foram baixadas a partir das latitudes e longitudes de cada ponto de ocorrência das espécies no BIOCLIM (disponível em: [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) utilizando o pacote *sp* (Pebesma e Bivand 2005). A sazonalidade na temperatura é a quantidade de variação da temperatura (medida em graus Kelvin) em um dado período, expressa como a razão do desvio padrão das temperaturas mensais pela média da temperatura média (coeficiente de variação das temperaturas entre meses) x 100 (O'Donnell 2012). A sazonalidade na precipitação, a variação na precipitação no curso do ano, é expressa como a razão do desvio padrão da precipitação total pela média da precipitação (coeficiente de variação da precipitação entre meses) x 100 (O'Donnell 2012). Dentre os valores coletados, selecionamos os valores máximos de sazonalidade em temperatura e precipitação dos locais de ocorrência de cada espécie.

### ***Análise de dados***

Testamos se o efeito Rapoport explica a distribuição das espécies de moscas-das-frutas utilizando uma análise de covariância entre a amplitude latitudinal, o ponto médio da distribuição latitudinal, a origem (exótica ou nativa) das moscas e a interação entre o ponto médio e a origem da mosca. Posteriormente, nós utilizamos uma Análise de Covariância (ANCOVA) para avaliar se a amplitude de distribuição das moscas é afetada pela largura de nicho alimentar, sazonalidade na temperatura, sazonalidade na precipitação e origem das moscas como covariável. Testamos a interação entre as variáveis e como não foi significativa retiramos do modelo.

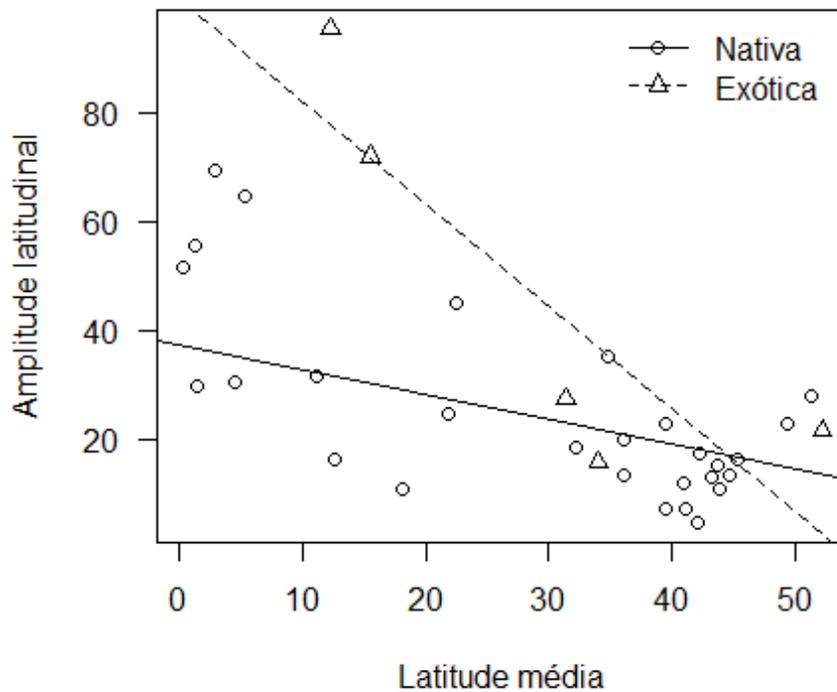
## **RESULTADOS**

Registramos 33 espécies de moscas-das-frutas com cinco ou mais ocorrências que atendiam aos critérios de amostragem (tabela S1). As espécies selecionadas pertencem a 12 gêneros, dos quais o mais representativo foi *Rhagoletis* (13 spp.). Dessas, cinco espécies de moscas-das-frutas não possuem a distribuição nativa nas Américas. A distribuição latitudinal das espécies variou entre 65° N e 37 ° S, *Strauzia intermedia* foi a espécie com a menor amplitude latitudinal com apenas 4° de latitude e *Ceratitidis capitata* com a maior amplitude latitudinal que foi de 95° de latitude.

### ***Relação entre latitude média e amplitude latitudinal***

O modelo de ANCOVA indicou que o ponto médio da distribuição e a origem das espécies de mosca, bem como a interação entre esses dois fatores explicam a amplitude latitudinal de moscas-das-frutas. Maiores valores de latitude média levam a menor amplitude latitudinal (ANCOVA  $F_{1,30}=16,11$ ;  $P<0,001$ , figura 1). Espécies nativas

tendem a ter amplitude latitudinal menor que espécies exóticas ( $F_{1,30}=8,97$ ;  $P<0,01$ ;  $b=-22,7$ ;  $t=2,7$ ;  $p=0,01$ ). A interação com a covariável mostrou que espécies nativas tendem a ter essa relação entre amplitude latitudinal e ponto médio menos acentuada que espécies exóticas (ANCOVA  $F_{1,30}=7,94$ ;  $P<0,01$ ).



**Figura 1.** Relação entre a amplitude latitudinal e o módulo da latitude média da distribuição de ocorrência de todas as moscas-das-frutas em moscas nativas e exóticas. Para moscas nativas, a relação pode ser descrita como amplitude latitudinal= $-0,46$ \*latitude média+37,28. Para moscas exóticas, a relação pode ser descrita como amplitude latitudinal= $-1,88$ \*latitude média+101,16.

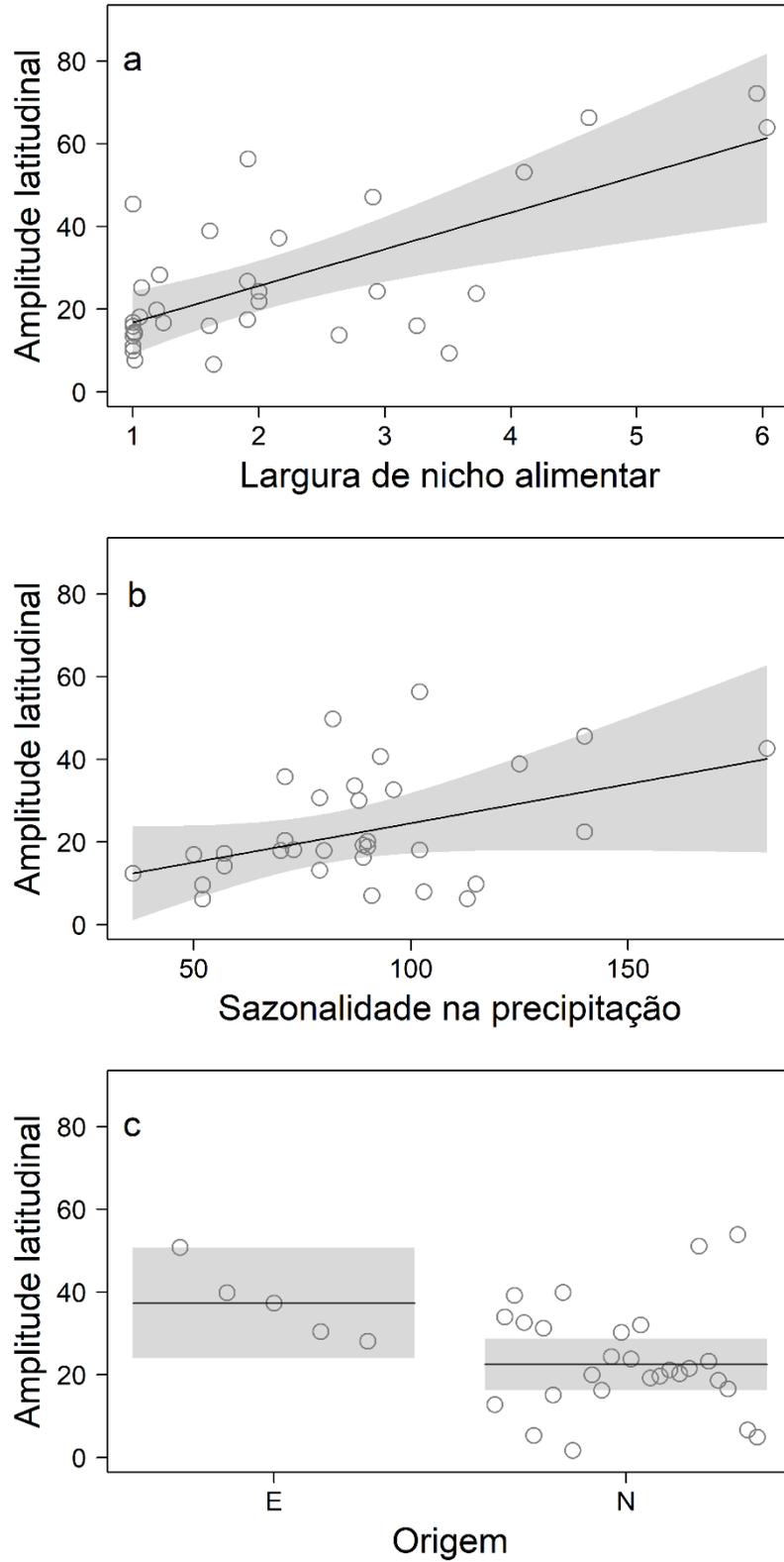
### ***Efeito da sazonalidade climática e da amplitude de recursos***

Encontramos uma relação positiva entre a largura do nicho alimentar e a amplitude latitudinal da distribuição das moscas-das-frutas (ANCOVA  $F_{1,28}=15,04$ ;  $P<0,01$ ; Tabela 1; Figura 2a). Outro fator que aumenta a amplitude de distribuição das moscas foi a sazonalidade na precipitação (ANCOVA  $F_{1,28}=24,91$ ;  $P<0,01$ ; Tabela 1; Figura 2b). A

condição de origem das moscas é um fator que também explica a distribuição latitudinal das moscas-das-frutas (ANCOVA  $F_{1,28}=4,28$ ;  $P=0,05$ ; Tabela 1; Figura 2c). Por outro lado, nenhuma relação foi encontrada entre a sazonalidade na temperatura (ANCOVA  $F_{1,21}=3,07$ ;  $P=0,09$ ; Tabela 1).

**Tabela 1-** Resultado da ANCOVA dos efeitos da sazonalidade na temperatura, sazonalidade na precipitação, largura de nicho alimentar e a covariável origem da mosca na amplitude latitudinal de moscas-das-frutas.

| Variáveis                    | <i>Df</i> | <i>F</i> | <i>P</i> |
|------------------------------|-----------|----------|----------|
| Largura de nicho alimentar   | 1         | 15,04    | <0,01    |
| Sazonalidade na precipitação | 1         | 24,91    | <0,01    |
| Sazonalidade na temperatura  | 1         | 3,07     | 0,09     |
| Origem da mosca              | 1         | 4,28     | 0,047    |



**Figura 2.** Relação entre a amplitude latitudinal e a largura de nicho alimentar (a), sazonalidade na precipitação (b) e origem das moscas-das-frutas (c). Em “a” e “b” a reta ajustada pelo modelo e em “c” a média, a fixa cinza representa o intervalo de confiança.

## DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo mostram que espécies de moscas-das-frutas que ocorrem em latitudes maiores possuem amplitudes de distribuição latitudinais menores, contrariando assim a expectativa de acordo com o efeito Rapoport. A origem das moscas também foi uma variável importante, pois as moscas exóticas apresentam relação entre a amplitude latitudinal e ponto médio mais acentuada que as moscas nativas. Os fatores que explicaram a amplitude de distribuição latitudinal foram a largura de nicho alimentar, a sazonalidade na precipitação e a origem das moscas-das-frutas. Diferente do previsto pela literatura, a sazonalidade na temperatura não foi importante na amplitude de distribuição das moscas.

Encontramos um padrão de Rapoport inverso, com maiores extensões latitudinais nas regiões tropicais em moscas-das-frutas. Frequentemente, os padrões encontrados nessa relação são de maiores extensões latitudinais na região temperada. Alguns estudos vêm abordando os resultados controversos do efeito Rapoport (Ribas e Schoereder 2006) em relação a sua extensão geográfica (Blackburn e Gaston 1996) e a exceções taxonômicas. Uma meta-análise que buscava entender a extensão desse padrão, sugere que ele é significativo, embora a magnitude seja baixa (Ruggiero e Werenkraut 2007). Por sua vez, uma reanálise feita com 39 estudos de diferentes táxons encontrou predominantemente um padrão semelhante ao do presente estudo, com distribuições maiores em latitudes menores, denominando esse padrão como efeito Rapoport reverso (Ribas e Schoereder 2006). Esse efeito inverso pode ocorrer pois vários mecanismos biológicos podem atuar na amplitude de distribuição das espécies, não somente temperatura (e.g. evapotranspiração, nutrientes, ou até mesmo precipitação como o presente estudo; Gaston 1996, Kerr 1999).

As espécies não estão sozinhas na natureza, elas estão rodeadas por um complexo meio biótico (Anderson 2017). Embora as justificativas iniciais dos estudos são de que as interações bióticas são negligenciadas em larga escala, um grande corpo de literatura vem mostrando como interações bióticas são também responsáveis por afetar a distribuição das espécies em escalas mais amplas (Wisiz et al. 2013, Record et al. 2018). Insetos herbívoros são conhecidos por utilizarem poucas espécies de plantas hospedeiras, geralmente filogeneticamente associadas (Ehrlich e Raven 1954, Prado e Lewinsohn 2004, Morais et al. 2011). Mas em moscas-das-frutas esse padrão parece ser diferente, com o uso polífago dos frutos por alguns gêneros (Normak e Johnson 2011). No presente estudo, encontramos efeito da largura do uso das plantas hospedeiras na amplitude de distribuição das moscas-das-frutas, corroborando nossa hipótese de que os recursos que as espécies usam podem determinar a extensão geográfica das mesmas. Nossos resultados sugerem que quanto mais especialistas as espécies forem, menores suas amplitudes de distribuição. Os estudos estão cada vez mais considerando interações bióticas afetando a distribuição das espécies, em geral a abundância e a distribuição dos recursos são bons preditores influenciando os limites de distribuição da espécie consumidora (Curtis et al. 2015, Jeffers et al. 2015, Cunha et al. 2018, Gherghel et al. 2018).

Entre as variáveis ambientais utilizadas no presente estudo, podemos destacar que, enquanto a variação na temperatura aumenta a variação na precipitação diminui com a latitude (Vázquez e Stevens 2004). Desse modo, para que a amplitude de distribuição latitudinal das espécies seja resultado da sazonalidade na temperatura como a teoria explica, a variabilidade na temperatura precisa ser mais importante que a variabilidade na precipitação na dinâmica populacional das espécies (Vázquez e Stevens 2004). Aqui, não encontramos efeito da sazonalidade na temperatura na amplitude de distribuição das moscas-das-frutas, outros fatores foram mais importantes da distribuição das mesmas.

Em insetos, a limitação em regular a temperatura do corpo faz com que esse táxon evite a sazonalidade devido aos seus limites fisiológicos (Bale e Hayward 2010). Para contornar isso, eles desenvolveram diferentes estratégias para sobreviver às temperaturas do inverno nos diferentes domínios biogeográficos (Sinclair et al. 2003).

Enquanto os efeitos da temperatura sejam relativamente bem estudados, os efeitos da precipitação em insetos herbívoros ainda são pouco conhecidos (Leckey et al. 2014). No entanto, em comunidades locais essas variáveis costumam ser dependentes umas das outras (Trenberth e Shea 2005). Alguns estudos mostram que temperatura e precipitação são importantes na distribuição de moscas frugívoras do gênero *Bactrocera* (Sultana et al. 2017, Choudhary et al. 2019) e em *Ceratitis Capitata* (Kaya et al. 2017). Em condições experimentais, as respostas de herbívoros de raízes à manipulação da precipitação foi diferente entre as espécies, provavelmente devido as estratégias de alimentação e história de vida dessas espécies (Staley et al. 2007).

A globalização vem modificando habitats e aumentando a invasão de espécies (Didham et al. 2007). Como é o caso das moscas-das-frutas, que são excelentes invasoras, uma vez que tem sua distribuição aumentada devido ao comércio global de frutas (Ward e Masters 2007). Aqui as moscas exóticas representaram cinco das 33 espécies analisadas e influenciaram fortemente o padrão que encontramos onde a amplitude de distribuição latitudinal pode ser explicada pela largura de nicho alimentar e sazonalidade na precipitação. Em conclusão, os resultados do presente estudo demonstram um efeito Rapoport reverso, com a amplitude latitudinal das espécies sendo maior mais próxima aos trópicos e menor em regiões temperadas nas moscas-das-frutas da família Tephritidae. Encontramos ainda uma relação positiva entre a amplitude de distribuição

latitudinal das moscas, a largura de nicho alimentar das mesmas, a sazonalidade na precipitação global e a origem das moscas.

## REFERÊNCIAS

- Anderson, R. P. (2017). When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography*, 44, 8–17.
- Araújo, W. S., Vieira, M. C., Lewinsohn, T. M., & Almeida-Neto, M. (2015). Contrasting effects of land use intensity and exotic host plants on the specialization of interactions in plant-herbivore networks. *PLoS ONE*, 10(1), 1–15.
- Bale, J. S., & Hayward, S. A. L. (2010). Insect overwintering in a changing climate. *Journal of Experimental Biology*, 213, 980–994.
- Blackburn, T. M. (2004). Method in macroecology. *Basic and Applied Ecology*, 5, 401–412.
- Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (1996). Spatial patterns in the geographic range sizes of bird species in the New World. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 351, 897–912.
- Brown, J. H., & Maurer, B. A. (1989). Macroecology: the division among species on of food and continents space. *Science*, 243, 1145–1150.
- Brown, J. H., Stevens, G. C., & Kaufman, D. M. (1996). The geographic range: size, shape, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 597–623.
- Chamberlain, S. (2018). spocc: Interface to species occurrence data sources. R package version 0.9.0. <https://CRAN.R-project.org/package=spocc>
- Choudhary, J. S., Kumari, M., Mali, S. S., Dhakar, M. K., Das, B., Singh, A. K., & Bhatt, B. P. (2019). Predicting impact of climate change on habitat suitability of guava fruit fly, *Bactrocera correcta* (Bezzi) using MaxEnt modeling in India. *Journal of Agrometeorology*, 21, 24–30.

- Cunha, H. F., Ferreira, E. D., Tessarolo, G., & Nabout, J. C. (2018). Host plant distributions and climate interact to affect the predicted geographic distribution of a Neotropical termite. *Biotropica*, 50, 625–632.
- Curtis, R. J., Brereton, T. M., Dennis, R. L. H., Carbone, C., & Isaac, N. J. B. (2015). Butterfly abundance is determined by food availability and is mediated by species traits. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1676–1684.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Gemmill, N. J., Rand, T. A., & Ewers, R. M. (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 489–496.
- Dobzhansky, T. (1950). Evolution in the tropics. *American Scientist*, 38, 208–221.
- Ehrlich, P. R., & Raven, P. H. (1964). Butterflies and plants - a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Forister, M. L., Novotny, V., Panorska, A. K., Baje, L., Basset, Y., Butterill, P. T., Cizek, L., Coley, P. D., Dem, F., Diniz, I. R., Drozd, P., Fox, M., Glassmire, A., Hazen, R., Hrcek, J., Jahner, J. P., Kama, O., Kozubowski, T. J., Kursar, T. A., Lewis, O. T., Lill, J., Marquis, R. J., Miller, S. E., Morais, H. C., Murakami, M., Nickel, H., Pardikes, N., Ricklefs, R. E., Singer, M. S., Smilanich, A. M., Stireman, J. O., Villamarín-Cortez, S., Vodka, S., Volf, M., Wagner, D. L., Walla, T., Weiblen, G. D., & Dyer, L. A. (2015). The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112, 442–447
- Gaston, K. J. (1996). Species-range-size distributions: Patterns, mechanisms and implications. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 197–201.
- Gherghel, I., Brischoux, F., & Papeş, M. (2018). Using biotic interactions in broad-scale estimates of species' distributions. *Journal of Biogeography*, 45, 2216–2225.
- Gontijo, L., Vieira, M. C., De Araújo, W. S., & Almeida-Neto, M. (2014). Proportion of exotics and relatedness of host species mediate the positive effect of plant

- richness on the species richness of fruit flies. *Ecological Entomology*, 39, 716–722.
- Jeffers, E. S., Bonsall, M. B., Froyd, C. A., Brooks, S. J., & Willis, K. J. (2015). The relative importance of biotic and abiotic processes for structuring plant communities through time. *Journal of Ecology*, 103, 459–472.
- Jorge, L. R., Prado, P. I., Almeida-Neto, M., & Lewinsohn, T. M. (2014). An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. *Ecology Letters*, 17, 1341–1350.
- Kaya, T., Ada, E., & Ipekbal, K. (2017). Modeling the distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera, Tephritidae) in Turkey and its range expansion in Black Sea region. *Turkiye Entomoloji Dergisi*, 41, 43–52.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P. & Webb, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.
- Kerr, J. T. (1999). Weak links: ‘Rapoport’s rule’ and large-scale species richness patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 8, 47–54.
- Leckey, E. H., Smith, D. M., Nufio, C. R., & Fornash, K. F. (2014). Oak-insect herbivore interactions along a temperature and precipitation gradient. *Acta Oecologica*, 61, 1–8.
- McGill, B. J. (2019). The what, how and why of doing macroecology. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 6–17.
- Moles, A. T., & Ollerton, J. (2016). Is the notion that species interactions are stronger and more specialized in the tropics a zombie idea? *Biotropica*, 48, 141–145.
- Morais, H. C., Sujii, E. R., Almeida-Neto, M., De-Carvalho, P. S., Hay, J. D., & Diniz, I. R. (2011). Host plant specialization and species turnover of caterpillars among hosts in the Brazilian cerrado. *Biotropica*, 43, 467–472.
- Normark, B. B., & Johnson, N. A. (2011). Niche explosion. *Genetica*, 139, 551–564.

- O'Donnell, M. S., & Ignizio, D. A. (2012). Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. *US Geological Survey Data Series*, 155, 280-293.
- Pebesma, E.J., R.S. Bivand, 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News* 5, <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Pellissier, V., Barnagaud, J. Y., Kissling, W. D., Şekercioğlu, Ç., & Svenning, J. C. (2017). Niche packing and expansion account for species richness–productivity relationships in global bird assemblages. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 604–615.
- Pintor, A. F. V, Schwarzkopf, L., & Krockenberger, A. K. (2015). Rapoport's Rule : Do climatic variability gradients shape range extent? *Ecological Monograph*, 85, 643–659.
- Prado, P. I., Lewinsohn, T. M. (2004). Compartments in insect–plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1168-1178.
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.r-project.org/>>
- Rasmann, S., & Agrawal, A. A. (2011). Evolution of specialization : A phylogenetic study of host range in the red milkweed beetle (*Tetraopes tetraophthalmus*). *The American Naturalist*, 177, 728–737.
- Record, S., Strecker, A., Tuanmu, M., Beaudrot, L., Zarnetske, P., Belmaker, J., & Gerstner, B. (2018). Does scale matter? A systematic review of incorporating biological realism when predicting changes in species distributions. *PLoS ONE*, 13, 1–18.
- Ribas, C. R., & Schoereder, J. H. (2006). Is the Rapoport effect widespread? Null models revisited. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 614–624.
- Rohde, K., & Heap, M. (1996). Latitudinal ranges of teleost fish in the Atlantic and Indo-pacific oceans. *The American Naturalist*, 147, 659–665.
- Rosenzweig, M. L., & Ziv, Y. (1999). The echo patterns of species diversity: pattern and process. *Ecography*, 22, 614–628.

- Ruggiero, A., & Werenkraut, V. (2007). One-dimensional analyses of Rapoport's rule reviewed through meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 401–414.
- Sinclair, B. J., Vernon, P., Klok, C. J., & Chown, S. L. (2003). Insects at low temperatures: An ecological perspective. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 257–262.
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16, 1104–1114.
- Slove, J., & Janz, N. (2011). The relationship between diet breadth and geographic range size in the butterfly subfamily Nymphalinae - A study of global scale. *PLoS ONE*, 6, 1–5.
- Staley, J. T., Hodgson, C. J., Mortimer, S. R., Morecroft, M. D., Masters, G. J., Brown, V. K., & Taylor, M. E. (2007). Effects of summer rainfall manipulations on the abundance and vertical distribution of herbivorous soil macro-invertebrates. *European Journal of Soil Biology*, 43, 189–198.
- Stevens, G. C. (1989). The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *The American Naturalist*. 133, 240-256.
- Sultana, S., Baumgartner, J. B., Dominiak, B. C., Royer, J. E., & Beaumont, L. J. (2017). Potential impacts of climate change on habitat suitability for the Queensland fruit fly. *Scientific Reports*, 7, 1–10.
- Vázquez, D. P., & Stevens, R. D. (2004). The latitudinal gradient in niche breadth: Concepts and evidence. *The American Naturalist*, 164, 1–19.
- Ward, N. L., & Masters, G. J. (2007). Linking climate change and species invasion: An illustration using insect herbivores. *Global Change Biology*, 13, 1605–1615.
- Wiens, J. J. (2011) The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2336–2350.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Damgaard, C. F., Dormann, C. F., Forchhammer, M. C., Grytnes, J., Guisan, A., Heikkinen, R. K., Høye, T. T., Ockinger, E., Schmidt, N. M., Termansen, M., Wardle, David A., Aastrup, P. & Svenning, J. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and

realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews*, 88, 15–30.

Trenberth, K. E., & Shea, D. J. (2005). Relationships between precipitation and surface temperature. *Geophysical Research Letters*, 32, 1–4.

Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., FitzJohn, R. G., McGlenn, D. J., O'Meara, B. C., Moles, A. T., Reich, P. B., Royer, D. L., Soltis, D. E., Stevens, P. F., Westoby, M., Wright, I. J., Aarssen, L., Bertin, R. I., Calaminus, A., Govaerts, R., Hemmings, F., Leishman, M. R., Oleksyn, J., Soltis, P. S., Swenson, N. G., Warman, L. & Royer, D. L. (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89-92.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

### **Tabela S1-** Lista das espécies de moscas-das-frutas utilizadas no presente estudo

Espécie

---

*Anastrepha distincta*  
*Anastrepha fraterculus*  
*Anastrepha grandis*  
*Anastrepha leptozona*  
*Anastrepha ludens*  
*Anastrepha obliqua*  
*Anastrepha pseudoparallela*  
*Anastrepha serpentina*  
*Anastrepha striata*  
*Bactrocera dorsalis*  
*Ceratitis capitata*  
*Chetostoma californicum*  
*Euleia fratria*  
*Euphranta canadensis*  
*Parastenopa limata*  
*Rhagoletis basiola*  
*Rhagoletis cingulata*  
*Rhagoletis completa*  
*Rhagoletis cornivora*  
*Rhagoletis fausta*  
*Rhagoletis juniperina*  
*Rhagoletis meigenii*  
*Rhagoletis mendax*  
*Rhagoletis ribicola*

---

*Rhagoletis striatella*  
*Rhagoletis suavis*  
*Rhagoletis tabellaria*  
*Rhagoletis zephyria*  
*Strauzia intermedia*  
*Toxotrypana curvicauda*  
*Trypeta flaveola*  
*Zonosemata electa*  
*Zonosemata vittigera*

---

# **Impacto das mudanças climáticas na distribuição de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* (Tephritidae) no continente americano**

## **RESUMO**

As mudanças climáticas têm afetado a biodiversidade de forma intensa nas últimas décadas causando, entre outros fatores, mudanças na distribuição das espécies. O grau de especialização pode influenciar a resposta das espécies, espera-se que espécies com maior especialização biótica sejam mais suscetíveis às mudanças climáticas. Nesse estudo, avaliamos como as mudanças climáticas podem alterar a distribuição de espécies do gênero *Anastrepha* spp. no continente americano, considerando a influência tanto fatores abióticos como bióticos (interações com suas plantas hospedeiras). Adicionalmente, avaliamos se o grau de especialização biótica pode influenciar essas mudanças nas distribuições. À partir de um conjunto de redes de interações e ocorrência geográfica de moscas-das-frutas, geramos modelos de distribuição para as espécies levando em consideração além das condições abióticas, os valores de adequabilidade climática dos modelos gerados anteriormente para as plantas hospedeiras. Calculamos a diferença no número de células que foram previstas como ocorrência pelos modelos no presente e no futuro e avaliamos se estava relacionado com a especialização das espécies de *Anastrepha*. Foram modelados os nichos de 22 espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha*. Em geral, os modelos indicam que as alterações climáticas devem resultar num aumento da amplitude de distribuição geográfica em espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* no novo mundo. O grau de especialização biótica medido influenciou a previsão de distribuição das espécies em relação às mudanças climáticas. Ressaltando a importância da inclusão de variáveis bióticas para gerar modelos mais robustos.

**Palavras-chave:** distribuição potencial, insetos fitófagos, insetos herbívoros, interações bióticas, nicho ecológico.

## INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas têm afetado a biodiversidade de forma intensa nas últimas décadas, levando a mudanças na distribuição, fenologia, e até mesmo na morfologia das espécies (Diniz Filho et al. 2012, Bale et al. 2002, Guerin et al. 2012). Vários estudos têm mostrado que alterações na distribuição das espécies podem facilitar os eventos de invasão, impactando assim a ocorrência e a força de interações interespecíficas e, conseqüentemente, o funcionamento dos ecossistemas (Dukes e Mooney 1999, Thuiller 2004, Albouy et al. 2014). Além disso, espera-se uma intensificação no surto de espécies pragas (Logan et al. 2003). Dessa forma, entender e prever o efeito das mudanças climáticas sobre a distribuição das espécies é fundamental para aumentar a efetividade de ações de conservação da biodiversidade.

O conjunto de condições bióticas e abióticas necessários para a sobrevivência de uma espécie determinam os limites geográficos que ela potencialmente pode ocupar (Hutchinson 1957, Slatyer et al. 2013). Usualmente as condições ambientais (abióticas) são associadas a distribuição das espécies em escalas biogeográficas (Soberón 2007, Araújo e Rozenfeld 2014). Enquanto as condições bióticas são conhecidas por influenciarem a distribuição em escalas locais e a dispersão em escalas intermediárias (Araújo e Luoto 2007). Entretanto, esses fatores podem interagir e influenciar a distribuição das espécies em diferentes escalas espaciais (Trainor et al. 2014). Para descrever os fatores que determinam o espaço geográfico das espécies, Soberón e Peterson (2005, Soberon 2007) criaram uma representação, conhecida como diagrama BAM, na qual a distribuição das espécies é representado como produto dos fatores abióticos (A) e bióticos (B) que a espécie pode tolerar e fatores históricos ou de dispersão (M).

Vários trabalhos têm evidenciado que as interações bióticas podem ter papel importante na formação padrões biogeográficos em largas escalas (Wiens 2011, Araújo e Rozenfeld 2014). Apesar disso, o entendimento de como essas interações locais influenciam a distribuição e padrões de diversidade de espécies em escala biogeográfica permanece pouco claro (Kissling e Schleuning 2015). Isso ocorre porque as espécies estão inseridas em redes complexas de interações antagonistas e mutualistas que são, na maior parte dos casos, ainda pouco conhecidas (Staniczenko et al. 2017).

No contexto das alterações climáticas globais as interações e o grau de especialização biótica podem ser ainda de maior importância na determinação da resposta de ocorrência geográfica das espécies (Araújo e Luoto 2007, Gilman et al. 2010, Alexander et al. 2016). Espécies especializadas em interações específicas, geralmente mais eficientes em explorar uma quantidade menor de recursos, teriam distribuições mais restritas e um nicho climático menor, enquanto que espécies generalistas tenderiam a ter distribuições maiores e maiores nichos climáticos, sugerindo assim, uma relação positiva entre largura de nicho e tamanho de distribuição das espécies (veja capítulo 2; Brown 1984). Espera-se, portanto, que espécies com maior especialização biótica sejam mais suscetíveis às mudanças climáticas, pois quanto mais especializadas, mais dependentes elas são de suas espécies parceiras de interações (Araújo e Luoto 2007), de forma que qualquer mudança na distribuição e abundâncias dessas afetaria de forma desproporcional as espécies mais especialistas. Assim, a não incorporação de informação sobre fatores bióticos pode limitar a capacidade de prever respostas na distribuição das espécies frente às mudanças climáticas (Gilman 2010).

Os modelos de nicho ecológico têm sido bastante utilizados para prever as potenciais alterações na distribuição das espécies decorrentes das mudanças climáticas globais (Dormann 2007, Thuiller et al. 2014). Em geral, esses modelos utilizam dados de

ocorrência das espécies e variáveis abióticas desses locais para prever a ocorrência atual e futura das espécies (Peterson 2001), desconsiderando assim as variáveis bióticas (Aragón et al. 2018). Entretanto, estudos recentes têm incluído interações bióticas na geração de modelos de envelope bioclimáticos, demonstrando que essas variáveis podem aumentar a performance dos modelos em diversas escalas (Araújo e Luoto 2007, Putten et al. 2010, Bateman et al. 2012, Gherghel et al. 2018).

As moscas-das-frutas da família Tephritidae (Diptera) constituem um importante grupo de insetos herbívoros devido aos impactos negativos que muitas espécies desta família apresentam na produção de alimentos. De fato, vários países têm definido estratégias para o controle e erradicação dessas espécies (Enkerlin 2005, Aluja e Mangan 2008). O continente americano inclui países com grande importância na produção global de frutas (FAOSTAT 2020). Entre as espécies de moscas-da-fruta com interesse econômico no continente americano, destacam-se aquelas do gênero *Anastrepha* (Santos et al. 2019). O gênero *Anastrepha* é endêmico do continente americano, com distribuição desde o sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina e possui cerca de 180 espécies descritas (Hernandez-Ortiz 2006). Muitas dessas espécies são amplamente distribuídas e apresentam diferentes graus de especialização no uso de suas plantas hospedeiras (Morgante et al. 1993), podendo responder de formas diferentes às mudanças climáticas (Hill et al. 2016). Dessa forma, prever de forma robusta a distribuição dessas espécies frente à intensificação das mudanças climáticas é de extrema importância para identificar locais onde elas podem ser uma ameaça para a produção de alimentos e para o desenvolvimento de programas para controle das mesmas (Santos et al. 2019).

Nesse estudo, avaliamos como as mudanças climáticas podem alterar a distribuição de espécies do gênero *Anastrepha* spp. no continente americano, considerando a influência tanto fatores abióticos como bióticos (interações com suas

plantas hospedeiras). Adicionalmente, avaliamos se o grau de especialização biótica pode influenciar as mudanças na distribuição das espécies frente às mudanças climáticas. Especificamente, geramos modelos de distribuição para as espécies de *Anastrepha* utilizando como preditores dados climáticos (fatores abióticos) e a adequabilidade climática de suas espécies hospedeiras (gerada com um modelo de nicho). Os modelos foram gerados para o clima presente e futuro. Por fim, calculamos a diferença na distribuição das moscas entre os dois períodos (presente e futuro) e avaliamos se essa diferença está relacionada com o grau de especialização biótica (amplitude de dieta) das espécies de *Anastrepha*.

## MÉTODOS

### *Coleta de dados*

Dados das interações entre moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* e suas plantas hospedeiras foram compiladas em Gontijo et al. (2014). Entre os critérios utilizados para inclusão dos estudos, as comunidades deveriam ser amostradas no continente americano e ter coleta dos frutos como método amostral. Os dados da distribuição tanto das moscas-das-frutas quanto das plantas foram obtidos dos estudos de onde retiramos os dados das interações e a partir do *Global Biodiversity Information Facility* (<http://www.gbif.org>). Esses dados foram organizados em um sistema de células de 0,5° x 0,5° (latitudinal e longitudinal) para permitir a correspondência com outros dados. Dessa forma, se duas ocorrências de uma única espécie intercorrem na mesma célula (0,5° x 0,5°), serão consideradas como uma mesma ocorrência. Foram analisadas somente espécies com mais de quatro ocorrências, e as interações cujo as espécies de moscas-das-frutas interagiram mais de uma vez com a planta hospedeira.

### ***Variáveis Climáticas***

Os dados abióticos foram obtidos a partir da base de dados BIOCLIM (disponível em: [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org)) que disponibiliza os dados macroclimáticos de 19 variáveis de temperatura e precipitação na resolução de 0,5° x 0,5° (O'Donnell 2012). Para cada ocorrência das espécies nós selecionamos as variáveis climáticas do presente e do ano de 2070. Para a obtenção de dados futuros selecionamos a projeção de mudanças climáticas CMIP5, considerando o cenário mais pessimista das RCPs (*representative concentration pathways*), o RCPs8.5, que prevê maiores emissões de CO<sub>2</sub> e maiores níveis de forçamento radiativo (Moss et al. 2007).

Para reduzir a colinearidade entre as variáveis usadas para gerar o modelo, nós calculamos o fator de inflação de variância (VIF) considerando as variáveis do presente. As variáveis selecionadas após a análise de VIF foram: média anual da extensão diurna (BIO 2), temperatura média do trimestre mais chuvoso (BIO 8), sazonalidade na precipitação (BIO 15), precipitação no trimestre mais quente (BIO 18) e precipitação do trimestre mais frio (BIO 19). As mesmas variáveis foram selecionadas para o cenário climático futuro.

### ***Modelagem de distribuição de espécies***

A modelagem de distribuição das espécies de moscas-da-fruta foi dividida em duas partes. A primeira parte consistiu na geração de modelos de distribuição para as espécies de plantas hospedeiras. Para essas espécies os limites de distribuição foram modeladas usando uma combinação de cinco diferentes algoritmos, são eles: Árvore de Regressão Reforçada (Boosted Regression Tree-BRT, Elith et al. 2008), Modelo Linear Generalizado (Generalized Linear Model-GLM, Reiss et al. 2011), Máxima Entropia (Maximum Entropy-MaxEnt, Phillips et al. 2006), Floresta Aleatória (Random Forest-

RF, Prasad et al. 2006) e Máquina de Vetor de Suporte (Support Vector Machine-SVM, Drake et al. 2006). Nesses modelos somente dados de variáveis climáticas foram usadas como variáveis preditoras. Como dados sobre a ausências das espécies não estavam disponíveis foram geradas 1000 pseudo ausências, que foram selecionadas aleatoriamente dentro da área de estudo considerada. A avaliação dos modelos foi realizada através do método *bootsrapping* utilizando 10 replicações. Para cada modelo nós utilizamos 70% dos dados para calibrar o modelo e os outros 30% para testar o modelo. Esse processo foi repetido dez vezes. A adequabilidade climática de todos os modelos gerados para cada espécie (5 modelos) foram utilizadas para gerar o mapa final da adequabilidade climática pelo método de consenso (Araújo e New 2007). O consenso consiste na média ponderada das projeções de adequabilidade pela estatística AUC. Essa abordagem foi utilizada para gerar mapas de distribuição das plantas para o presente e para o futuro.

A segunda parte consistiu na geração de modelos de distribuição para as moscas-da-fruta, que levou em consideração além das condições abióticas, os valores de adequabilidade climática dos modelos gerados anteriormente para as plantas hospedeiras. Para reduzir a colinearidade entre as predições dos modelos de distribuição de plantas hospedeiras no nosso modelo, nós calculamos o fator de inflação de variância (VIF). Assim, para cada espécie de mosca-da-fruta o modelo de distribuição incluiu como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática das plantas hospedeiras selecionadas pelo VIF. A predição das distribuições futuras das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras. Os métodos utilizados na modelagem das moscas tanto para o presente quanto para o futuro foram os mesmos utilizados na modelagem das plantas.

### ***Resposta das espécies às mudanças climáticas***

A intensidade de alteração nos mapas de distribuição das espécies de moscas-das-frutas em resposta às mudanças climáticas foi calculada como a diferença no número de células que foram previstas como ocorrência pelos modelos no presente e no futuro. Para definir as células de ocorrência em cada período, nós transformamos os dados de adequabilidade climática dos modelos em dados binários de presença e ausência das espécies. A definição do limiar de corte para conversão dos dados foi baseada no LPT (lowest presence training), no qual o limiar é definido como o menor valor de adequabilidade atribuído a um local de ocorrência registrada (Pearson et al. 2007). Assim, o valor de cada célula da grade, tanto nos modelos de presente quanto nos modelos de futuro, foi transformado em zero, se o valor de adequabilidade na célula for menor que o valor do limiar de corte, e transformado em um, se maior que esse valor. O tamanho da distribuição de cada espécie de mosca em cada período foi calculado como o número de células em que a espécie foi considerada presente. Por fim, a mudança geral na distribuição das espécies em resposta às mudanças climáticas foi calculada como a diferença entre o número de células preditas para a ocorrência das espécies no futuro e no presente.

### ***Influência da especialização biótica na resposta às mudanças climáticas***

Para entender se as mudanças climáticas afetam a distribuição das espécies de moscas-das-frutas, nós vimos a tendência geográfica da mudança da extensão distribuição das espécies através da diferença no número de células ocupadas pela espécie no presente e no futuro, comparando se a extensão aumentou ou diminuiu (Hill et al. 2016).

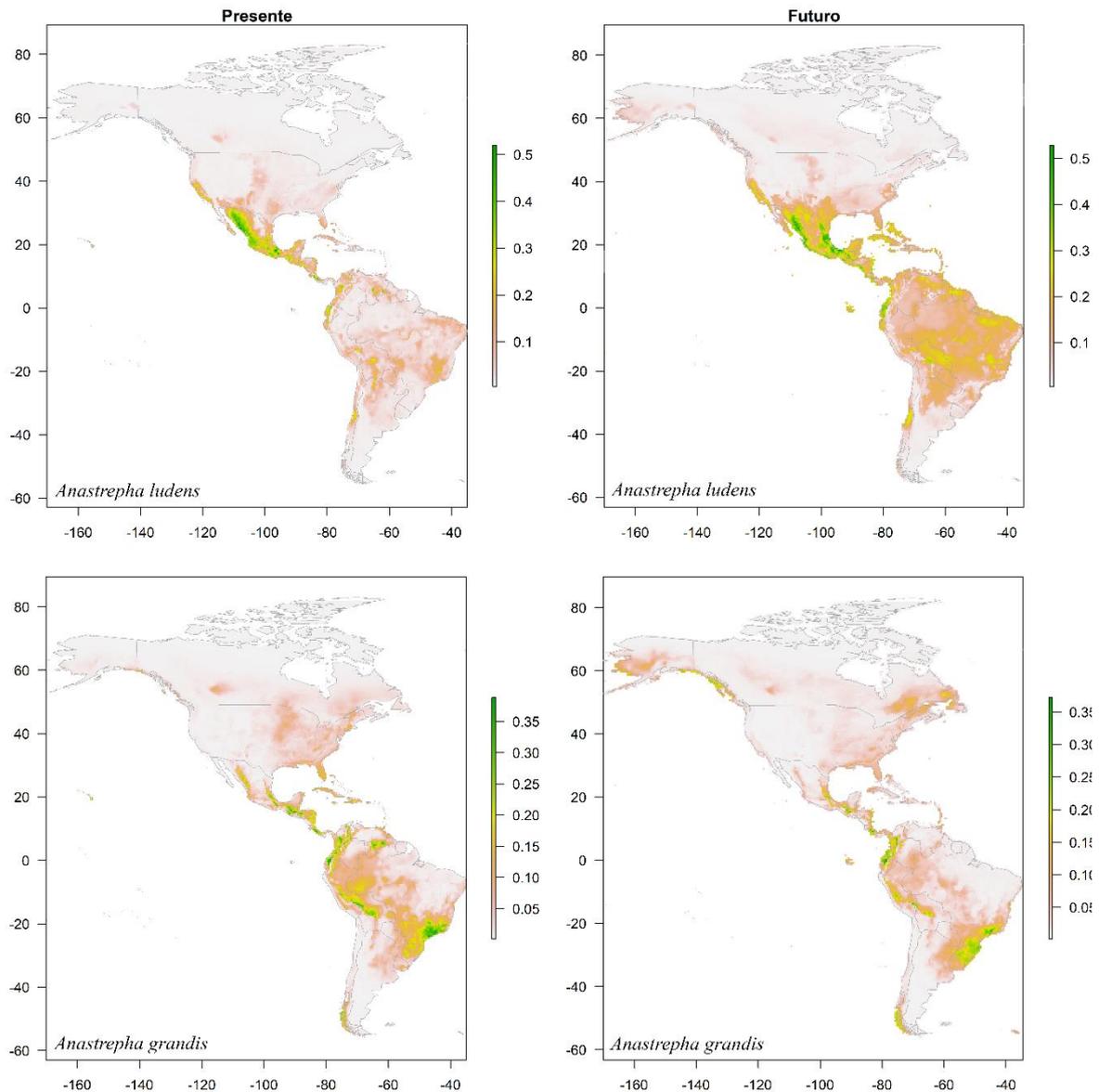
Para avaliar se a diferença na distribuição das moscas no futuro está relacionada com a especialização biótica das espécies de *Anastrepha*, nós utilizamos uma regressão simples entre o grau de especialização e a diferença no tamanho da distribuição das moscas do presente para o futuro. Para calcular o grau de especialização no uso de plantas hospedeiras, utilizamos a diversidade filogenética das plantas hospedeiras consumidas por espécie de mosca-das-frutas. Para isso, ramos de uma filogenia abrangente (Zanne 2014) foram podados e construímos um filograma somente com as espécies de plantas consumidas por cada espécie de mosca. A distância filogenética entre os pares de plantas hospedeiras consumidas por herbívoro, foi estimada como o número de nós na filogenia entre essas espécies, e a soma de todos os comprimentos de ramos entre pares de plantas consumidas foi utilizado como representativo da largura de nicho biótico por espécie de tefritídeo (Faith 1992).

Todas as análises foram realizadas no ambiente R (R Core Team 2019). Nós usamos o pacote *spocc* (Chamberlain, 2018) para obtenção dos dados de distribuição das espécies no GBIF, o pacote *sp* (Pebesma e Bivand 2005) para obtenção das variáveis climáticas, os *rasters* foram retirados dos pacotes *rgdal* (Bivand et al. 2019) e *raster* (Hijmans 2019), a modelagem foi realizada com o pacote *sdm* (Naimi e Araujo 2016) o pacote *picante* (Kembel et al. 2010) foi utilizado para calcularmos a diversidade filogenética das hospedeiras.

## RESULTADOS

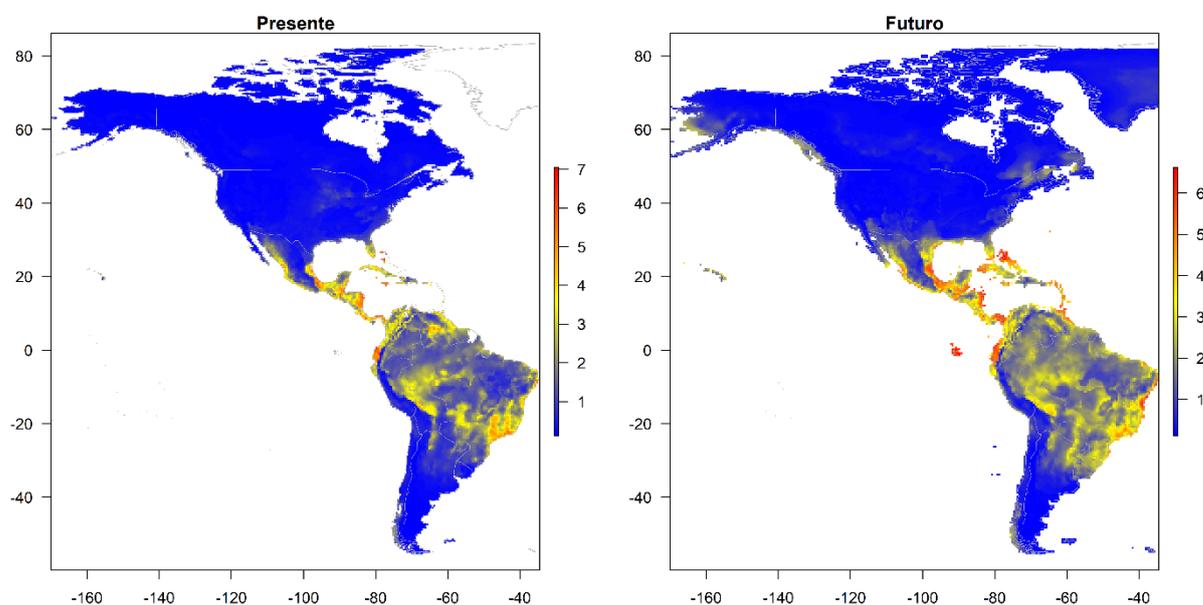
Foram modelados os nichos de 22 espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha*. Em geral, os modelos indicam que as alterações climáticas devem resultar num aumento da amplitude de distribuição geográfica em espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha*. A variação média no número de células ocupadas foi de 1009,6 (DP = 1100,90). Dezoito espécies (81,8% do total) apresentaram aumento na distribuição

(Tabela S1, Fig. S1-S11). A espécie com menor e maior ocorrências modeladas foram *A. bistrigata* e *A. serpentina*, respectivamente (Tabela S1, Fig. S1-S11). A espécie que mais ganhou área de ocorrência foi *A. ludens* (Figs. 1a,b), enquanto a espécie que mais perdeu área de ocorrência foi *A. grandis* (Figs. 1c,d).



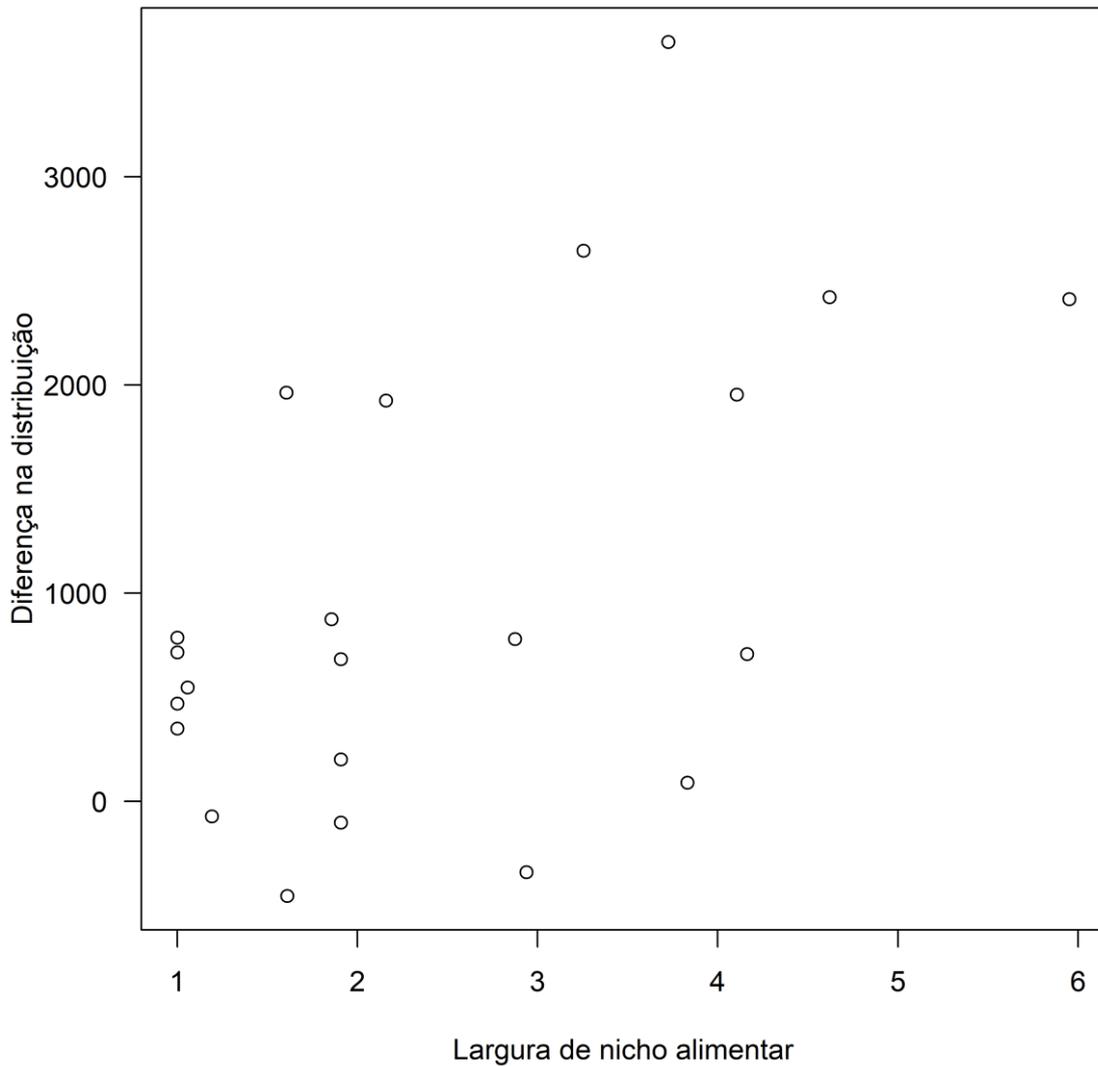
**Figura 1-** Ocorrência de *Anastrepha ludens* (a e b) e *Anastrepha grandis* (c e d) nas Américas, as predições foram geradas usando uma combinação de diferentes métodos (BRT, GLM, MaxEnt, RF e SVM) e usando como preditoras as variáveis climáticas das moscas e a adequabilidade das plantas hospedeiras. O gradiente de cor representa a probabilidade de ocorrência da espécie. Em a) a distribuição de *A. ludens* no presente e em b) no futuro, considerando as mudanças climáticas. Em c) a distribuição de *A. grandis* no presente e em d) no cenário futuro com mudanças climáticas.

A adequação climática futura demonstra que as condições serão favoráveis fazendo com que a expansão geográfica das espécies aumente a riqueza de moscas-das-frutas no continente americano. As projeções globais de todas as espécies demonstram que a distribuição das espécies irá expandir (Fig. S1-S11) resultando em aumento de ocorrência em locais onde não havia moscas-das-frutas (Fig. 2). Essa expansão geográfica se dá em direção a regiões subtropicais tanto para o norte quanto para o sul do continente americano.



**Figura 2-** Riqueza modelada atual e para o ano de 2070 de espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* no continente americano.

O menor valor de especialização das moscas-das-frutas foi de 1 e o maior foi de 5,95 hospedeiras (especialização média =  $2,48 \pm 1,41$  DP). Encontramos relação entre a mudança na distribuição das espécies causadas pelas mudanças climáticas e o grau de especialização na planta hospedeira das moscas-das-frutas (Fig. 3;  $F_{1,20}=8,22$ ;  $P=0,009$ ).



**Figura 3-** Relação entre a diferença na distribuição modelada para o presente e futuro e a largura de nicho alimentar das moscas frugívoras do gênero *Anastrepha*.

## DISCUSSÃO

Os modelos de distribuição incluindo fatores biótico e abióticos como preditores demonstram que as mudanças climáticas deverão ampliar a distribuição das moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* no novo mundo. Encontramos que o grau de especialização biótica influencia a previsão de distribuição das espécies em relação às mudanças climáticas, ressaltando a importância da inclusão de variáveis bióticas para gerar modelos mais robustos.

A inclusão de variáveis bióticas em modelos de distribuição de espécies vem se tornando imprescindível uma vez que os estudos vêm demonstrando que a inclusão de interações bióticas na distribuição das espécies em larga escala é importante (Araújo e Luoto 2007). A integração de fatores bióticos em modelos de distribuição de espécies ainda enfrenta vários desafios, como a falta de dados bióticos em grandes escalas e a necessidade de aperfeiçoamento das técnicas de modelagem, integrando melhor as variáveis bióticas nos modelos (Gherghel et al. 2018). No entanto, quando comparados à modelos construídos usando somente fatores abióticos, os modelos construídos com fatores abióticos combinados a fatores bióticos têm performance melhor (Leach et al. 2016, Cunha et al. 2018). Assim, se faz necessário modelos cada vez mais complexos, considerando várias espécies interagindo em grandes extensões geográficas (Anderson 2017).

Interações bióticas predizendo a distribuição das espécies é importante pois muitas espécies de insetos herbívoros somente sobrevivem na presença de um hospedeiro altamente importante (Porter et al. 1991). Para a modelagem da distribuição das moscas, tanto para o presente quanto para o futuro, nós utilizamos as adequabilidades climáticas geradas para a gama de plantas hospedeiras, não prevendo interações com novas espécies. Embora a mudança na distribuição das espécies pode estar fortemente relacionada com mudanças na distribuição das espécies hospedeiras, devido a relação de dependência entre as espécies (Porter et al. 1991). Mas, as mudanças climáticas também podem alterar as interações entre as espécies, extinguindo interações e criando novas interações através da expansão da distribuição geográfica das espécies (Porter et al. 1991).

Mudanças climáticas podem afetar a distribuição das espécies diminuindo ou aumentando suas extensões (Putten et al. 2010). No caso de insetos herbívoros, os mesmos podem ser favorecidos por essas mudanças através de mecanismos como, o

tempo de geração mais rápido e maior sobrevivência a temperaturas mais quentes ou da ocorrência de árvores menos resistentes aos ataques dos insetos (Jactel et al. 2019). As temperaturas mínimas são mais importantes em delimitar a ocorrência de insetos que temperaturas máximas, sendo assim, qualquer aumento na temperatura, permite aos insetos expandirem sua extensão de distribuição para áreas que anteriormente não eram adequadas (Kambrekar et al. 2016). Isso ocorre com algumas espécies de moscas-das-frutas amplamente conhecidos pelos danos a cultivos de frutas e que causam grande prejuízo financeiro, como é o caso de *Bactrocera dorsalis* (Stephens et al. 2007), *B. tryoni* (Sultana et al. 2017) e *B. correcta* (Choudhary et al. 2019), as quais têm o aumento em suas áreas de ocorrência relacionado ao aumento de áreas com maior adequabilidade térmica.

Entre os inúmeros efeitos das mudanças climáticas, uma das grandes preocupações é com a produtividade agrícola (Kambrekar et al. 2016). As moscas-das-frutas causam danos a frutas e vegetais, gerando impactos econômicos substanciais (Enkerlin 2005, Aluja e Mangan 2008). As mudanças climáticas podem afetar profundamente a dinâmica dessas pragas agrícolas (Porter et al. 1991, Kambrekar et al. 2016), possibilitando a ocorrência destas moscas em áreas anteriormente ocupadas. Como consequência, espera-se danos maiores nessas novas áreas ou até mesmo o uso de novas espécies de plantas hospedeiras (Porter et al. 1991). Os resultados do presente estudo indicam que espécies de *Anastrepha* em geral aumentam suas distribuições para as regiões subtropicais, podendo resultar em danos a hospedeiras nessas novas áreas onde originalmente elas não ocorriam.

Existe uma ampla variação na amplitude de dieta e ocorrência geográfica em espécies do gênero *Anastrepha* (Morgante et al. 1993). Estudos apontam uma relação positiva entre largura de nicho alimentar e amplitude de distribuição das espécies seja

prevista (ver capítulo 2, Garcia-Barros e Benito 2010, Curtis et al. 2015), aqui, encontramos uma relação positiva entre o grau de especialização e o efeito das mudanças climáticas na distribuição das espécies. Em geral, os estudos associam as mudanças climáticas em espécies especialistas à extinção dessas espécies (Clavel et al. 2011). Como no geral as espécies aumentaram sua distribuição no cenário futuro, a extinção de espécies não ficou tão evidente, no entanto vimos que espécies especialistas tendem a ter distribuição menores enquanto as generalistas tendem a ganhar distribuição no cenário futuro.

Mais estudos que incluam interações interespecíficas e que calculem a especialização biótica são necessários para avaliar o quanto o grau de especialização pode afetar a resposta das espécies às mudanças climáticas. As espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* do continente americano têm suas distribuições aumentadas como consequência das mudanças climáticas e esse aumento está relacionado com o grau de especialização nas plantas hospedeiras. A invasão global das moscas-das-frutas provocadas pelas mudanças climáticas é um problema que precisa ser compreendido para a gestão e manejo futuro dessas pragas tão importantes do ponto de vista econômico e ecológico.

## **REFERÊNCIAS**

- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., & Gravel, D. (2014). From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Global Change Biology*, 20, 730–741.

- Alexander, J. M., Diez, J. M., Hart, S. P., & Levine, J. M. (2016). When climate reshuffles competitors: A call for experimental macroecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 31, 831–841.
- Aluja, M., & Mangan, R. L. (2008). Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annual Review of Entomology*, 53, 473–502.
- Anderson, R. P. (2017). When and how should biotic interactions be considered in models of species niches and distributions? *Journal of Biogeography*, 44, 8–17.
- Aragón, P., Carrascal, L. M., & Palomino, D. (2018). Macro-spatial structure of biotic interactions in the distribution of a raptor. *Journal of Biogeography*, 45, 1–13.
- Araújo, M. B., & Luoto, M. (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 743–753.
- Araújo, M. B., & New, M. (2007). Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 42–47.
- Araújo, M. B., & Rozenfeld, A. (2014). The geographic scaling of biotic interactions. *Ecography*, 37, 406–415.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V. K., ... Whittaker, J. B. (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1–16.
- Bateman, B. L., Vanderwal, J., Williams, S. E., & Johnson, C. N. (2012). Biotic interactions influence the mammal under climate change. *Diversity and Distributions*, 18, 861–872.
- Bivand, R., Keitt, T. & Rowlingson, B. (2019). rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction Library. R package version 1.4-4. <https://CRAN.R-project.org/package=rgdal>

- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124, 255–279.
- Chamberlain, S. (2018). spocc: Interface to species occurrence data sources. R package version 0.9.0. <https://CRAN.R-project.org/package=spocc>
- Choudhary, J. S., Kumari, M., Mali, S. S., Dhakar, M. K., Das, B., Singh, A. K., & Bhatt, B. P. (2019). Predicting impact of climate change on habitat suitability of guava fruit fly, *Bactrocera correcta* (Bezzi) using MaxEnt modeling in India. *Journal of Agrometeorology*, 21, 24–30.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9, 222–228.
- Cunha, H. F., Ferreira, E. D., Tessarolo, G., & Nabout, J. C. (2018). Host plant distributions and climate interact to affect the predicted geographic distribution of a Neotropical termite. *Biotropica*, 50, 625–632.
- Curtis, R. J., Brereton, T. M., Dennis, R. L. H., Carbone, C., & Isaac, N. J. B. (2015). Butterfly abundance is determined by food availability and is mediated by species traits. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1676–1684.
- Diniz-Filho, J. A. F., Collevatti, R. G., Chaves, L. J., Soares, T. N., Nabout, J. C., Rangel, T. F., ... Telles, M. P. C. (2012). Geographic shifts in climatically suitable areas and loss of genetic variability in *Dipteryx alata* (“Baru” Tree; Fabaceae). *Genetics and Molecular Research*, 11, 1618–1626.
- Dormann, C. F. (2007). Promising the future? Global change projections of species distributions. *Basic and Applied Ecology*, 8, 387–397.
- Drake, J. M., Randin, C., & Guisan, A. (2006). Modelling ecological niches with support vector machines. *Journal of Applied Ecology*, 43, 424–432.

- Dukes, J. S., & Mooney, H. A. (1999). Success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 135–139.
- Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77, 802–813.
- Enkerlin, W. R. (2005). Impact of fruit fly control programmes using the sterile insect technique. *In* Dyck, V. A., Hendrichs, J. & Robinson, A. S. *Sterile Insect Technique: Principles and practice in area-wide integrated pest management*. Springer, 651-676.
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- FAO (2020). Food and Agriculture Organization of the United Nations. FAOSTAT statistics database FAO, Rome. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (acessado em 04 de março de 2020)
- Garcia-Barros, E., & Benito, H. R. (2010). The relationship between geographic range size and life history traits: Is biogeographic history uncovered? A test using the Iberian butterflies. *Ecography*, 33, 392–401.
- Gherghel, I., Brischoux, F., & Papeş, M. (2018). Using biotic interactions in broad-scale estimates of species' distributions. *Journal of Biogeography*, 45, 2216–2225.
- Gilman, S. E., Urban, M. C., Tewksbury, J., Gilchrist, G. W., & Holt, R. D. (2010). A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 325–331.
- Gontijo, L., Vieira, M. C., De Araújo, W. S., & Almeida-Neto, M. (2014). Proportion of exotics and relatedness of host species mediate the positive effect of plant richness on the species richness of fruit flies. *Ecological Entomology*, 39, 716–722.
- Guerin, G. R., Wen, H., & Lowe, A. (2012). Leaf morphology shift is not linked to climate change. *Biology Letters*, 8, 882–886.

- Hernández-Ortiz, V., Delfín-González, H., Escalante-Tio, A., & Manrique-Saide, P. (2006). Hymenopteran parasitoids of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) reared from different hosts in Yucatan, Mexico. *Florida Entomologist*, 89, 508–515.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2019). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(, 1965–1978.
- Hill, M. P., Bertelsmeier, C., Clusella-Trullas, S., Garnas, J., Robertson, M. P., & Terblanche, J. S. (2016). Predicted decrease in global climate suitability masks regional complexity of invasive fruit fly species response to climate change. *Biological Invasions*, 18, 1105–1119.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Jactel, H., Koricheva, J., & Castagneyrol, B. (2019). Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 103–108.
- Kambrekar, D., Gulegudda, S., Katti, A., & . M. Impact of climate change on insect pests and their natural enemies. In Kumar, P. S., Kanwat, M., Meena, P. D., Kumar, V., & Alone, R. A. *Climate Change and Sustainable Agriculture*. New India Publishing Agency- NIPA, 2017, 253-286.
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P. & Webb, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463-1464.
- Kissling, W. D., & Schleuning, M. (2015). Multispecies interactions across trophic levels at macroscales: Retrospective and future directions. *Ecography*, 38, 346–357.
- Leach, K., Montgomery, W. I., & Reid, N. (2016). Modelling the influence of biotic factors on species distribution patterns. *Ecological Modelling*, 337, 96–106.

- Logan, J. A., Régnière, J., & Powell, J. A. (2003). Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 130–137.
- Morgante, J. S., Selivon, D., Solferini, V. N., & Matioli, S. R. (1993). Evolutionary Patterns in Specialist and Generalist Species of Anastrepha. In Aluja, M. & Liedo, P. Fruit Flies: biology and management. New York: Springer Verlag, 1993, 15–20.
- Moss, R., Babiker, M., Brinkman, S., Calvo, E., Carter, T., Edmonds, J., ... Zurek, M. (2008). Towards new scenarios for analysis of emissions, climate change, impacts and response strategies. IPCC Expert Meeting Report. Retrieved from [http://www.osti.gov/energycitations/product.biblio.jsp?osti\\_id=940991](http://www.osti.gov/energycitations/product.biblio.jsp?osti_id=940991)
- Naimi, B., Araujo, M. B. (2016). “sdm: a reproducible and extensible R platform for species distribution modelling.” *\_Ecography\_*, \*39\*, 368-375. doi: 10.1111/ecog.01881 (URL: <https://doi.org/10.1111/ecog.01881>).
- O'Donnell, M. S., & Ignizio, D. A. (2012). Bioclimatic predictors for supporting ecological applications in the conterminous United States. US Geological Survey Data Series, 155, 280-293.
- Pearson, R. G., Raxworthy, C. J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007). Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102–117.
- Pebesma, E.J., R.S. Bivand, 2005. Classes and methods for spatial data in R. R News 5, <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>.
- Peterson, A. T. (2001). Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*, 103, 599–605.
- Phillips, S. B., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.

- Porter, J. H., Parry, M. L., & Carter, T. R. (1991). The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 57, 221–240.
- Prasad, A. M., Iverson, L. R., & Liaw, A. (2006). Newer classification and regression tree techniques: Bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9, 181–199.
- Putten, W. H. Van Der, Macel, M., & Visser, M. E. (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2025–2034.
- Reiss, H., Cunze, H., König, K., Neumann, K., & Kröncke, I. (2011). Species distribution modelling of marine benthos: A North Sea case study. *Marine Ecology Progress Series*, 442, 71–86.
- Santos, R. P. D., Silva, J. G., & Miranda, E. A. (2019). The Past and Current Potential Distribution of the Fruit Fly *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) in South America. *Neotropical Entomology*, 49, 284-291.
- Slatyer, R. A., Hirst, M., & Sexton, J. P. (2013). Niche breadth predicts geographical range size: A general ecological pattern. *Ecology Letters*, 16, 1104–1114.
- Soberón, J. M (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10, 1115–1123.
- Soberón, J. M., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Staniczenko, P. P. A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K. B., & Pearson, R. G. (2017). Linking macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using biotic interaction networks. *Ecology Letters*, 20, 693–707.

- Stephens, A. E. A., Kriticos, D. J., & Leriche, A. (2007). The current and future potential geographical distribution of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Bulletin of Entomological Research*, 97, 369–378.
- Sultana, S., Baumgartner, J. B., Dominiak, B. C., Royer, J. E., & Beaumont, L. J. (2017). Potential impacts of climate change on habitat suitability for the Queensland fruit fly. *Scientific Reports*, 7, 1–10.
- Thuiller, W. (2004). Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biology*, 10, 2020–2027.
- Trainor, A. M., Schmitz, O. J., Ivan, J. S., & Shenk, T. M. (2014). Enhancing species distribution modeling by characterizing predator – prey interactions. *Ecological Applications*, 24, 204–216.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366, 2336–2350.
- Zanne, A. E., Tank, D. C., Cornwell, W. K., Eastman, J. M., Smith, S. A., FitzJohn, R. G., ... & Royer, D. L. (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89-92.

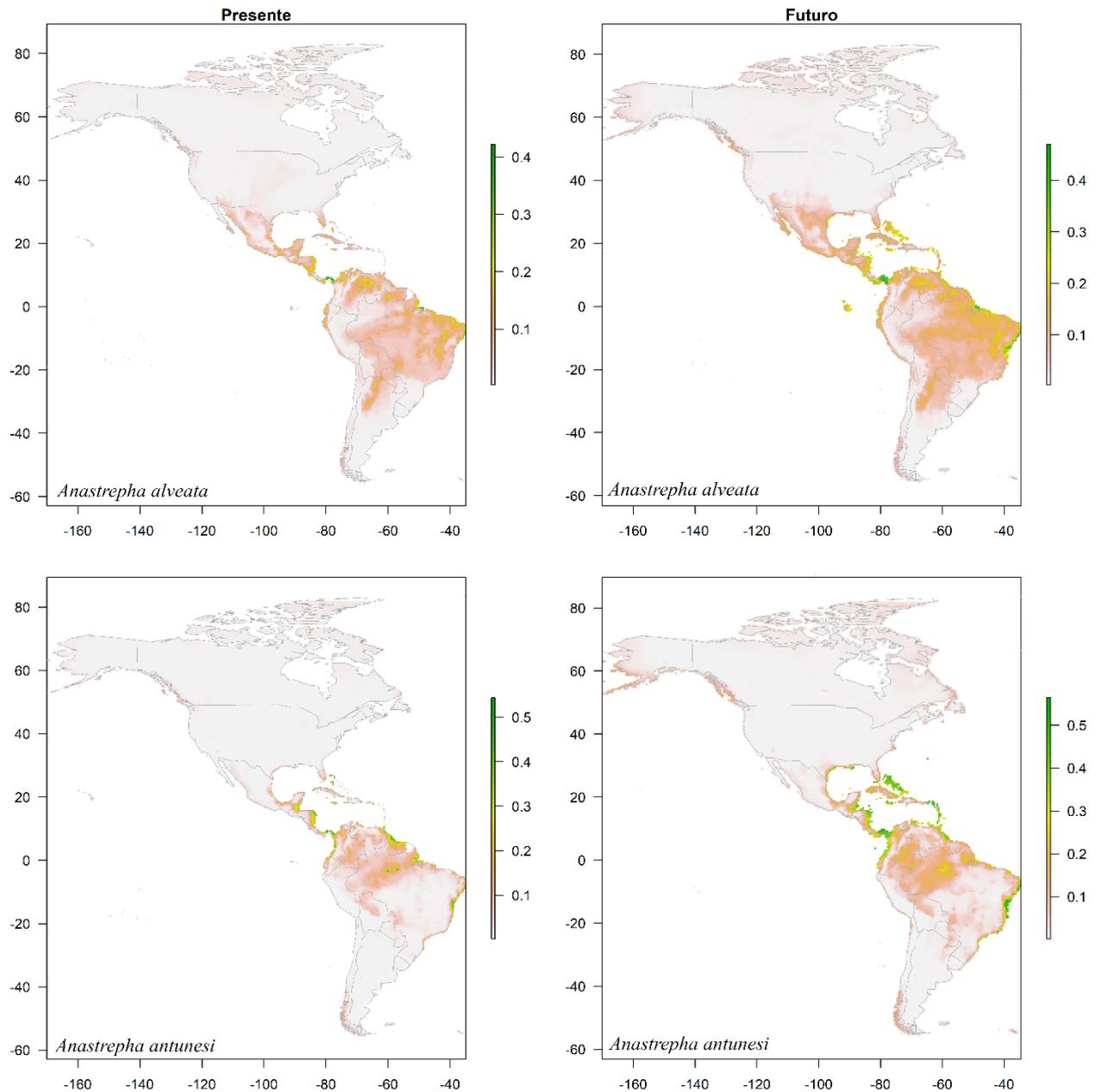
## MATERIAL SUPLEMENTAR

**Tabela S1**-Números de células da ocorrência modelada no presente, no futuro, a diferença entre esses períodos (mudança) e grau de especialização no uso de plantas hospedeiras das 22 espécies de moscas-das-frutas.

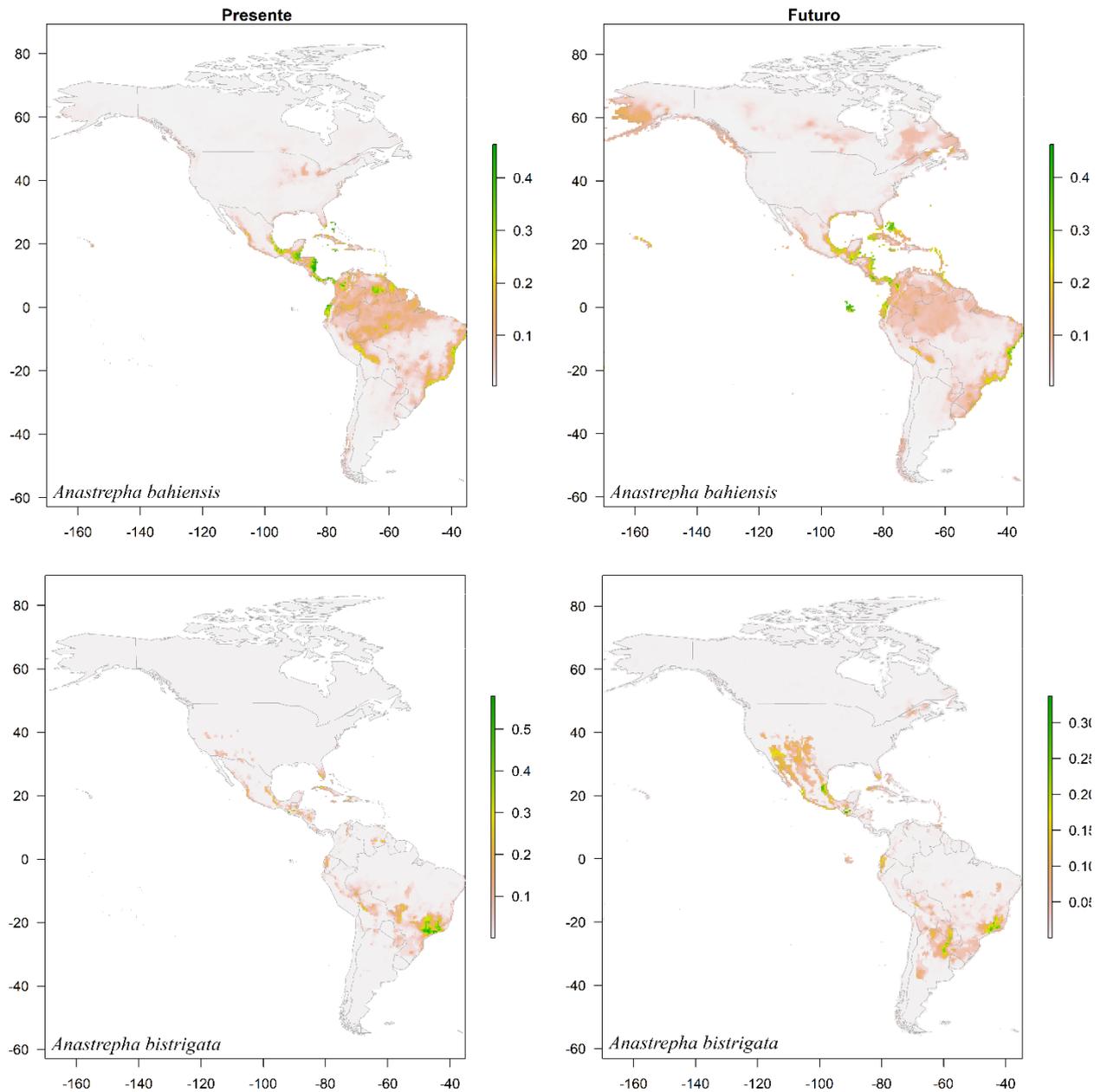
| Espécie                                  | Nº                   | Nº                 | Mudança | Especialização |
|--|----------------------|--------------------|---------|----------------|
|  | ocorrências presente | ocorrências futuro |         |                |
| <i>Anastrepha alveata</i> Stone,<br>1942 | 202                  | 989                | 787     | 1              |

|   |      |      |      |      |
|---|------|------|------|------|
| <i>Anastrepha antunesi</i> Lima,<br>1938                | 291  | 1007 | 716  | 1    |
| <i>Anastrepha bahiensis</i><br>Lima, 1937               | 342  | 432  | 90   | 3,83 |
| <i>Anastrepha bistrigata</i><br>Bezzi, 1919             | 73   | 1    | -72  | 1,19 |
| <i>Anastrepha coronilli</i><br>Carrejo e Gonzalez, 1993 | 2167 | 2714 | 547  | 1,06 |
| <i>Anastrepha crebra</i> Stone,<br>1942                 | 185  | 655  | 470  | 1    |
| <i>Anastrepha distincta</i><br>Greene, 1934             | 2717 | 2377 | -340 | 2,94 |
| <i>Anastrepha fraterculus</i><br>(Wiedemann, 1830)      | 5027 | 7440 | 2413 | 5,95 |
| <i>Anastrepha grandis</i><br>(Macquart, 1846)           | 2080 | 1626 | -454 | 1,61 |
| <i>Anastrepha leptozona</i><br>Hendel, 1914             | 4191 | 6116 | 1925 | 2,16 |
| <i>Anastrepha ludens</i> (Loew,<br>1873)                | 1012 | 4660 | 3648 | 3,73 |
| <i>Anastrepha manihoti</i> Lima<br>1934                 | 727  | 929  | 202  | 1,91 |
| <i>Anastrepha montei</i> Lima<br>1934                   | 234  | 584  | 350  | 1    |
| <i>Anastrepha obliqua</i><br>(Macquart, 1835)           | 3674 | 5628 | 1954 | 4,11 |
| <i>Anastrepha pickeli</i> Lima<br>1934                  | 2647 | 3331 | 684  | 1,91 |
| <i>Anastrepha pseudoparallela</i> (Loew.,<br>1873)      | 505  | 403  | -102 | 1,91 |
| <i>Anastrepha serpentina</i><br>(Wiedemann, 1830)       | 5308 | 7730 | 2422 | 4,62 |

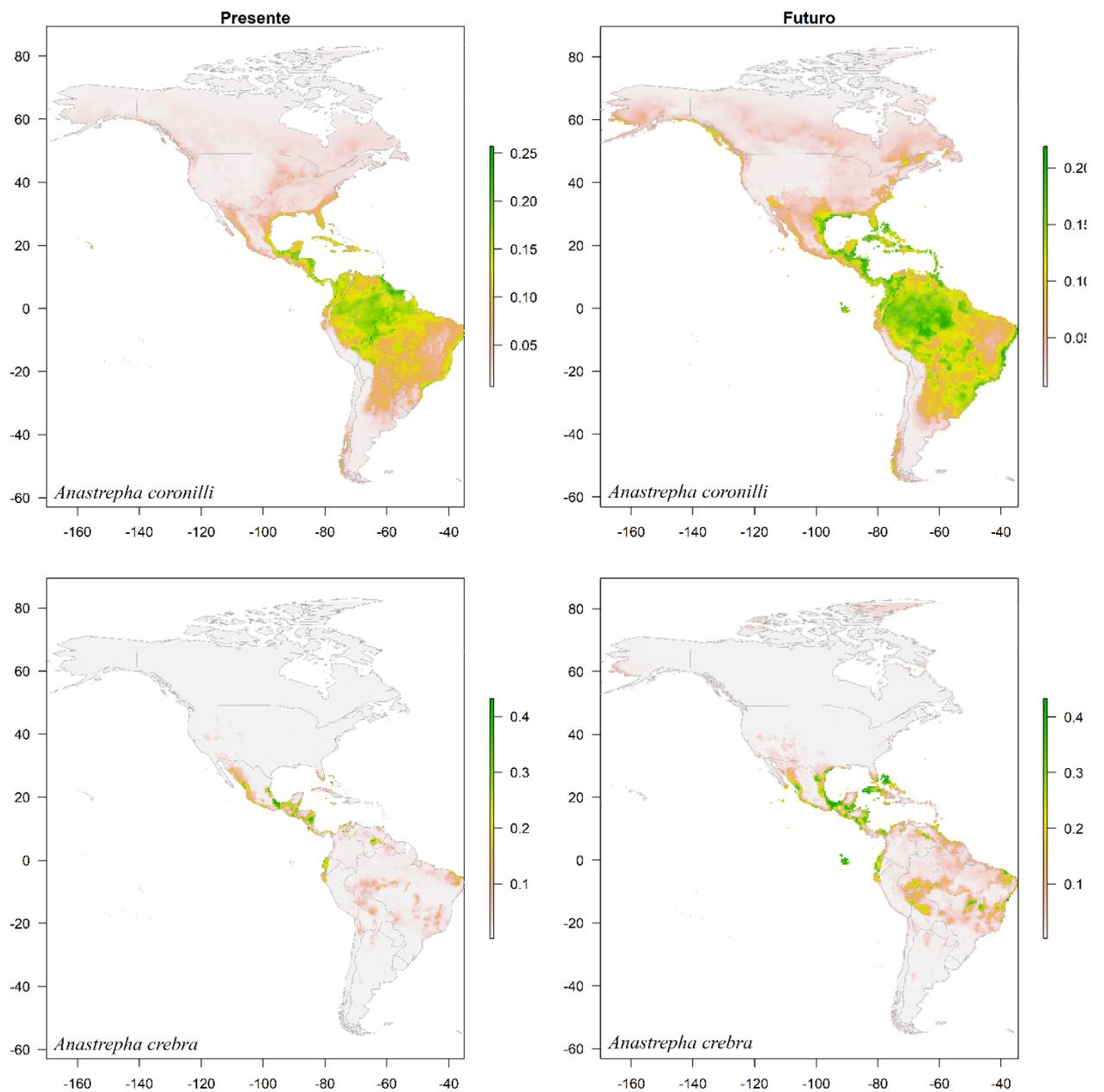
|                   |                  |      |      |      |      |
|-------------------|------------------|------|------|------|------|
| <i>Anastrepha</i> | <i>sororcula</i> |      |      |      |      |
| Zucchi, 1979      |                  | 1984 | 2692 | 708  | 4,16 |
| <i>Anastrepha</i> | <i>striata</i>   |      |      |      |      |
| Schiner, 1868     |                  | 3972 | 6617 | 2645 | 3,25 |
| <i>Anastrepha</i> | <i>turpiniae</i> |      |      |      |      |
| Stone, 1942       |                  | 653  | 1528 | 875  | 1,86 |
| <i>Anastrepha</i> | <i>zenildae</i>  |      |      |      |      |
| Zucchi, 1979      |                  | 1020 | 1800 | 780  | 2,87 |
| <i>Anastrepha</i> | <i>zuelaniae</i> |      |      |      |      |
| Stone, 1942       |                  | 1378 | 3342 | 1964 | 1,61 |



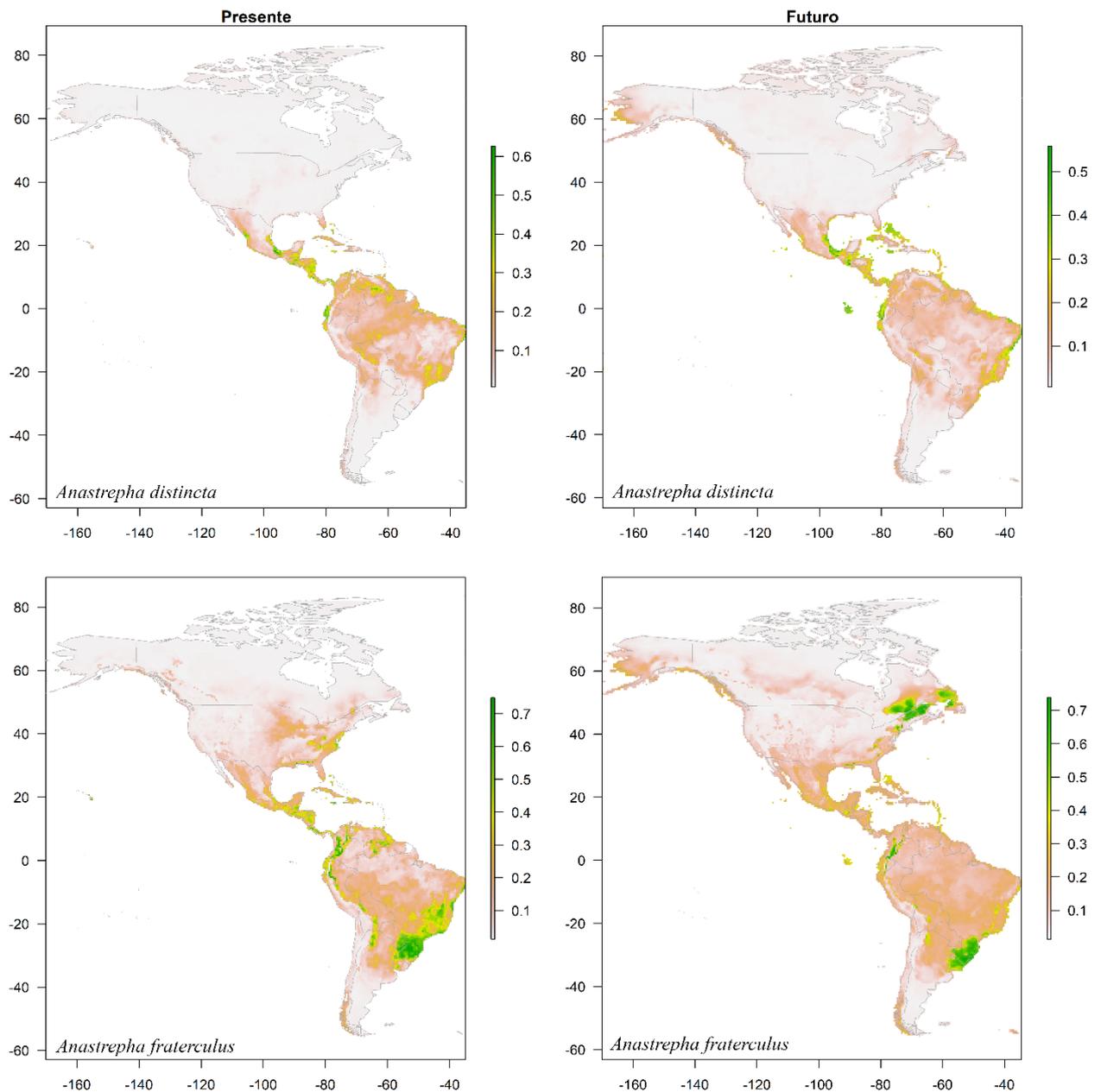
**Figura S1-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



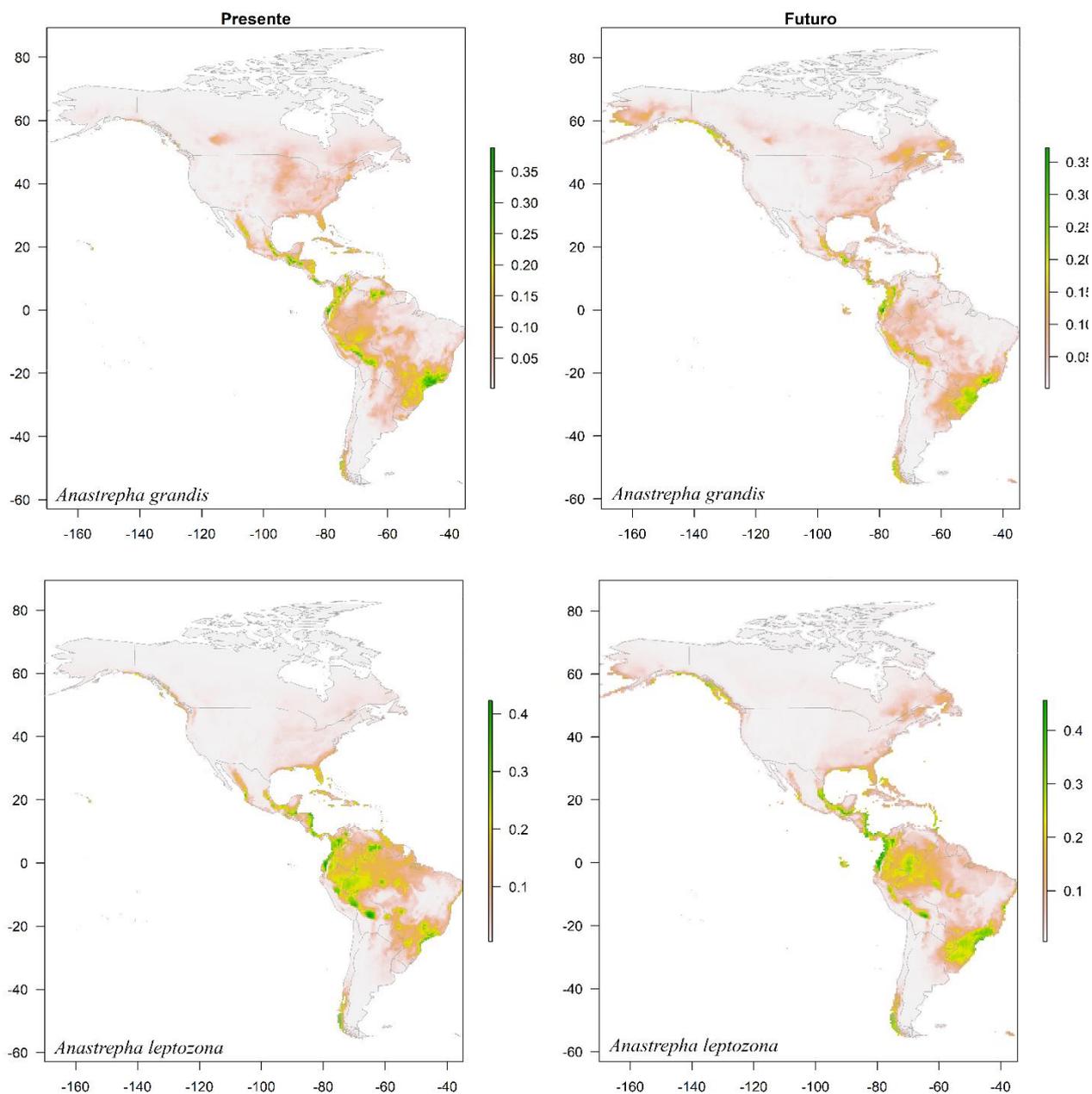
**Figura S2-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



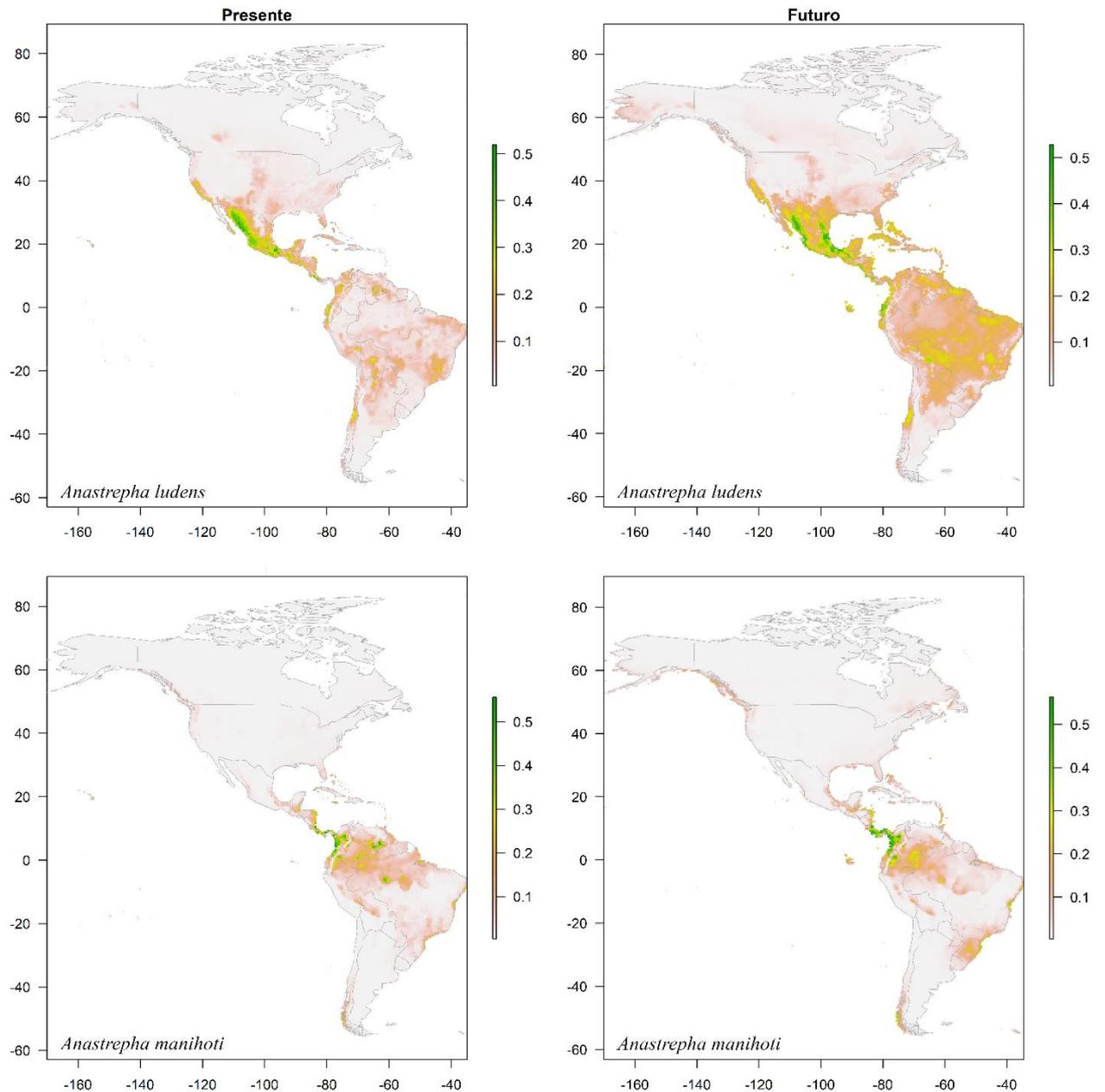
**Figura S3-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



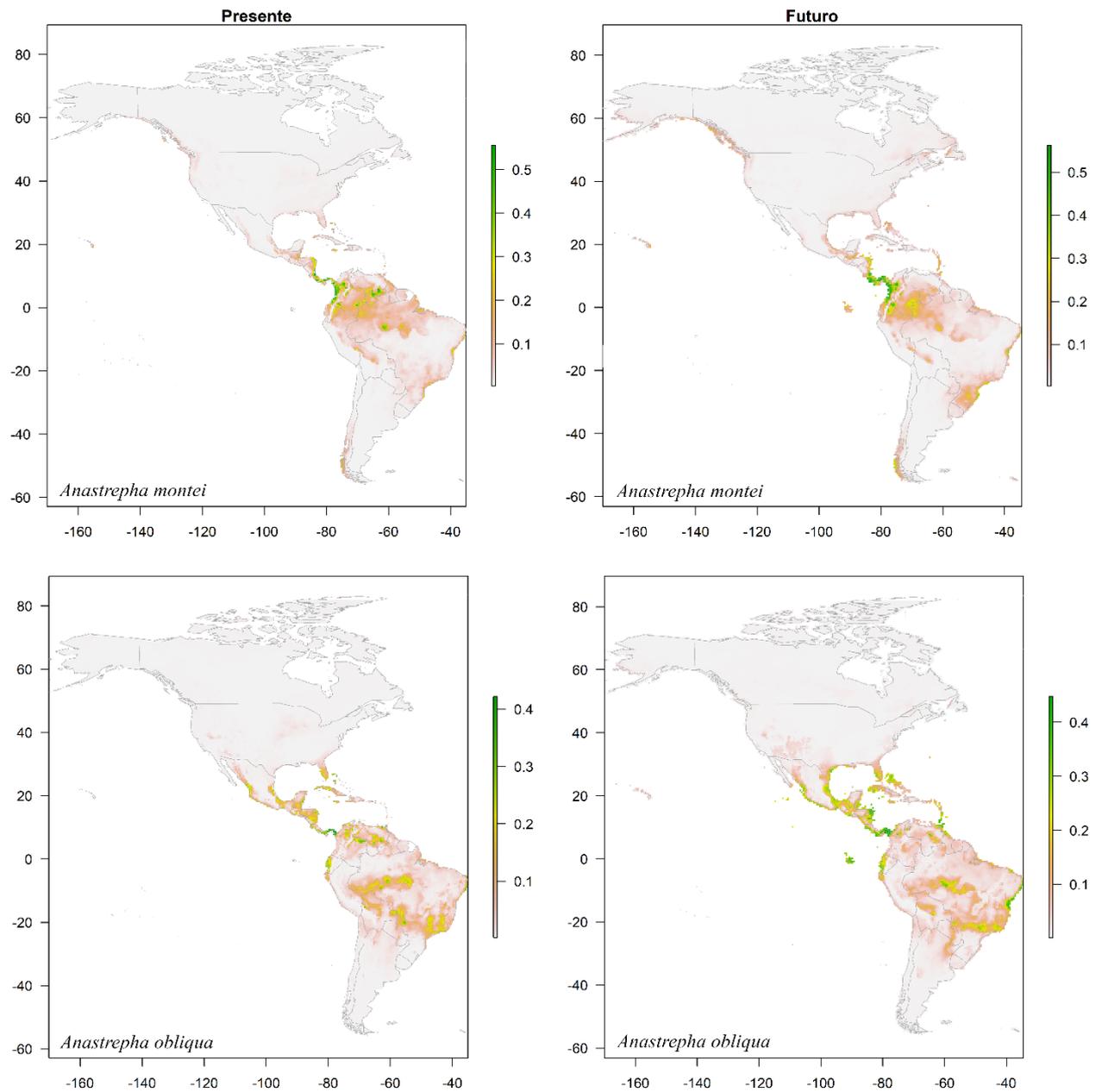
**Figura S4-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



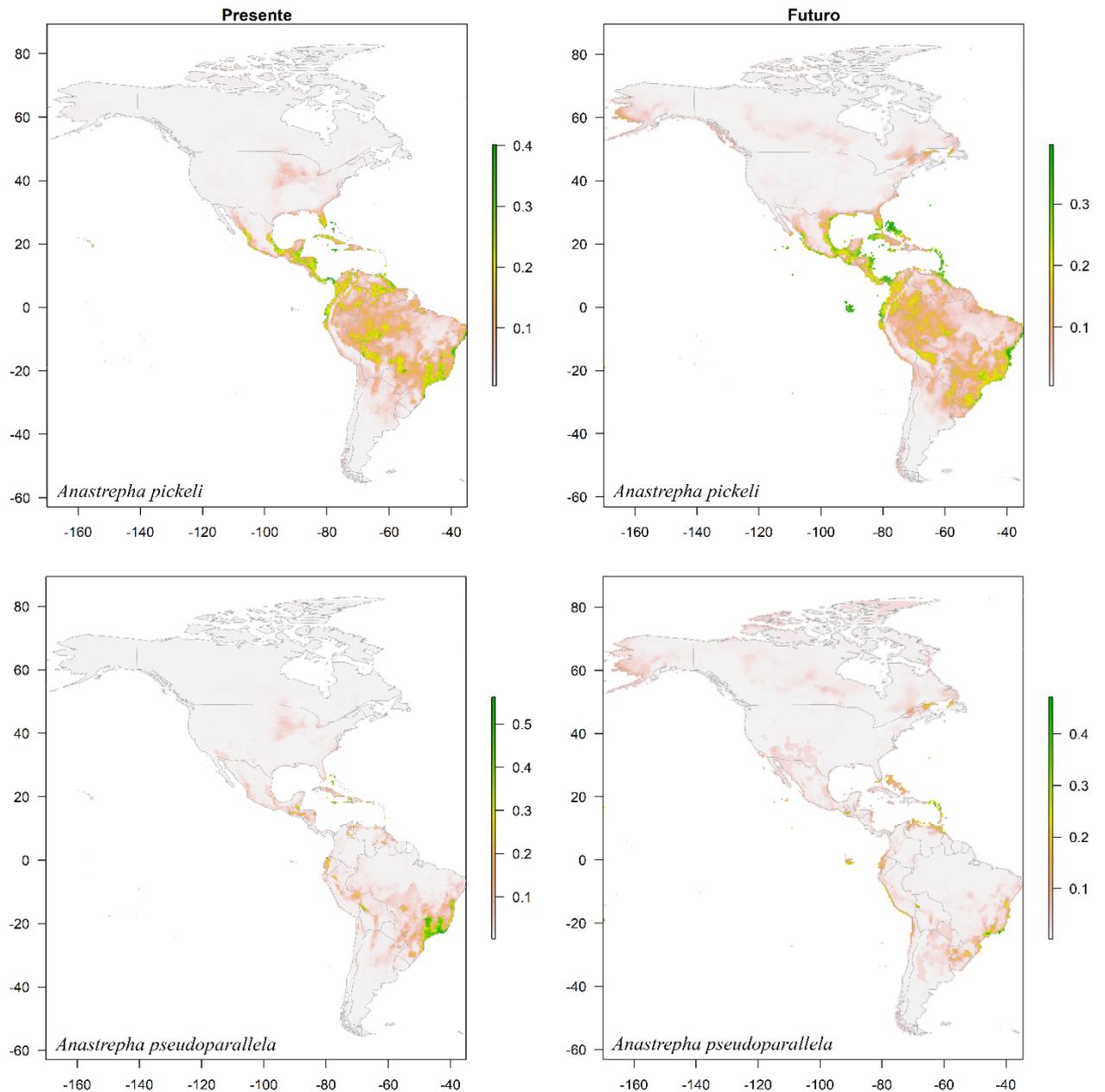
**Figura S5-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



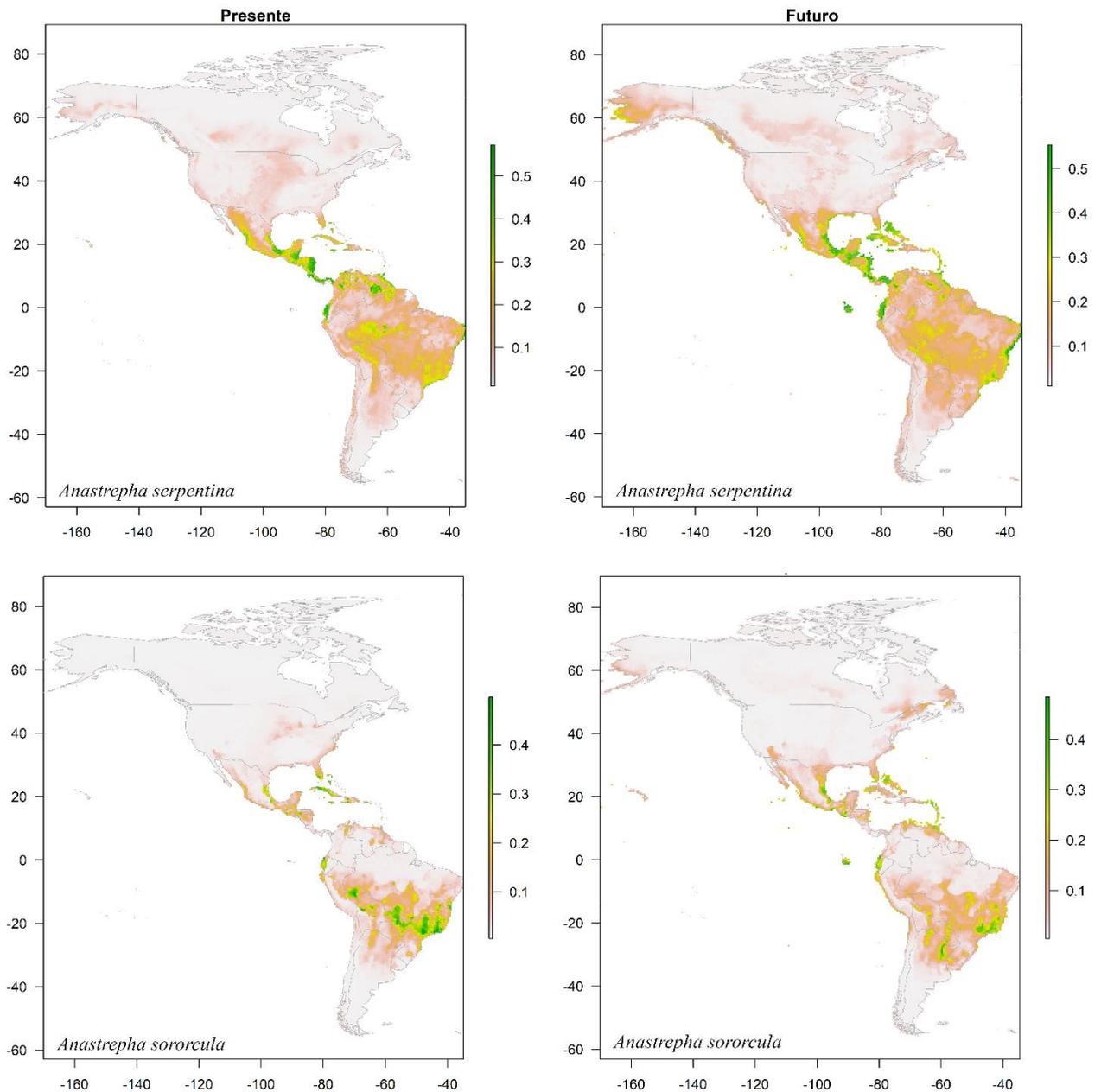
**Figura S6-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



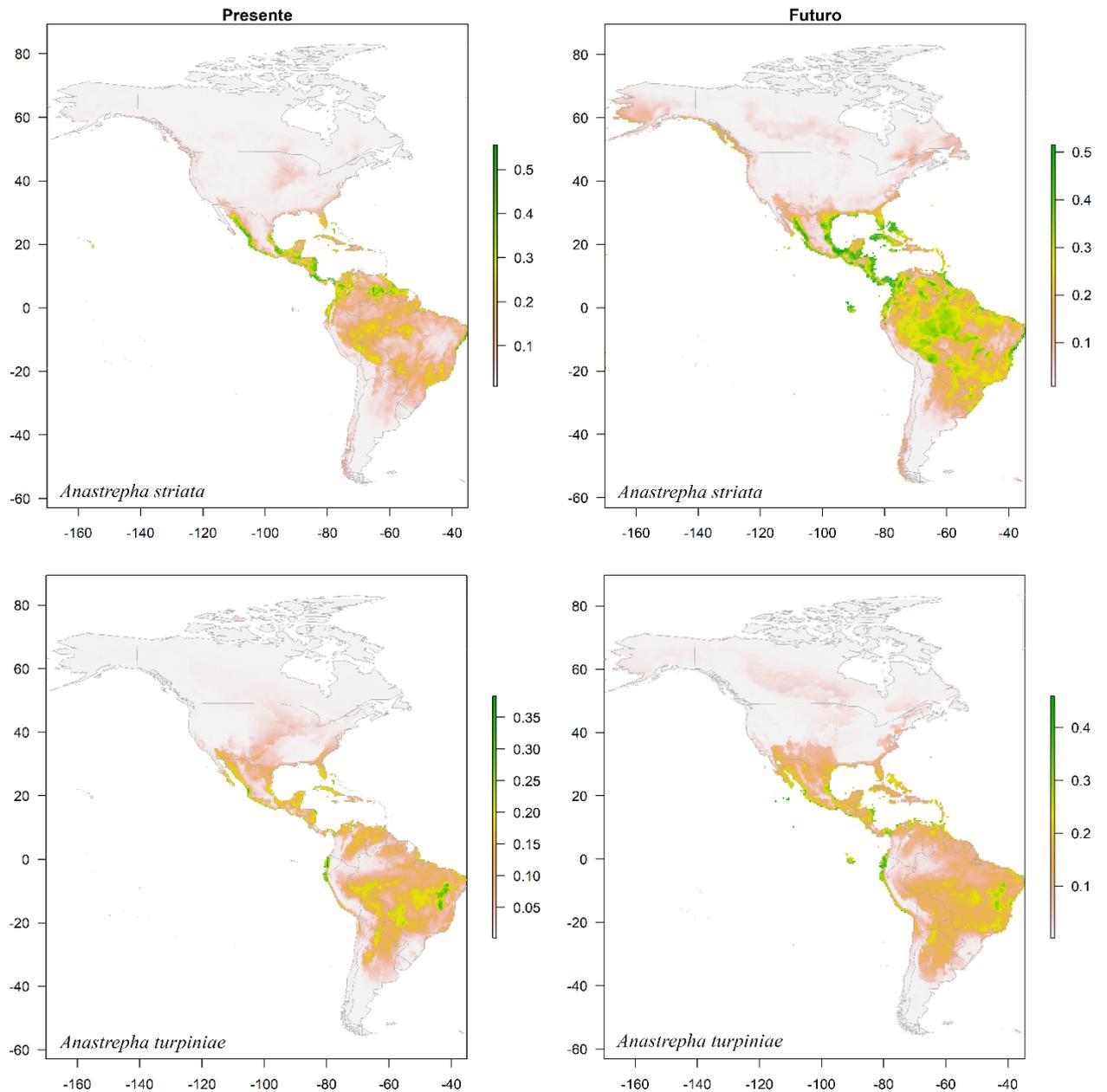
**Figura S7-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



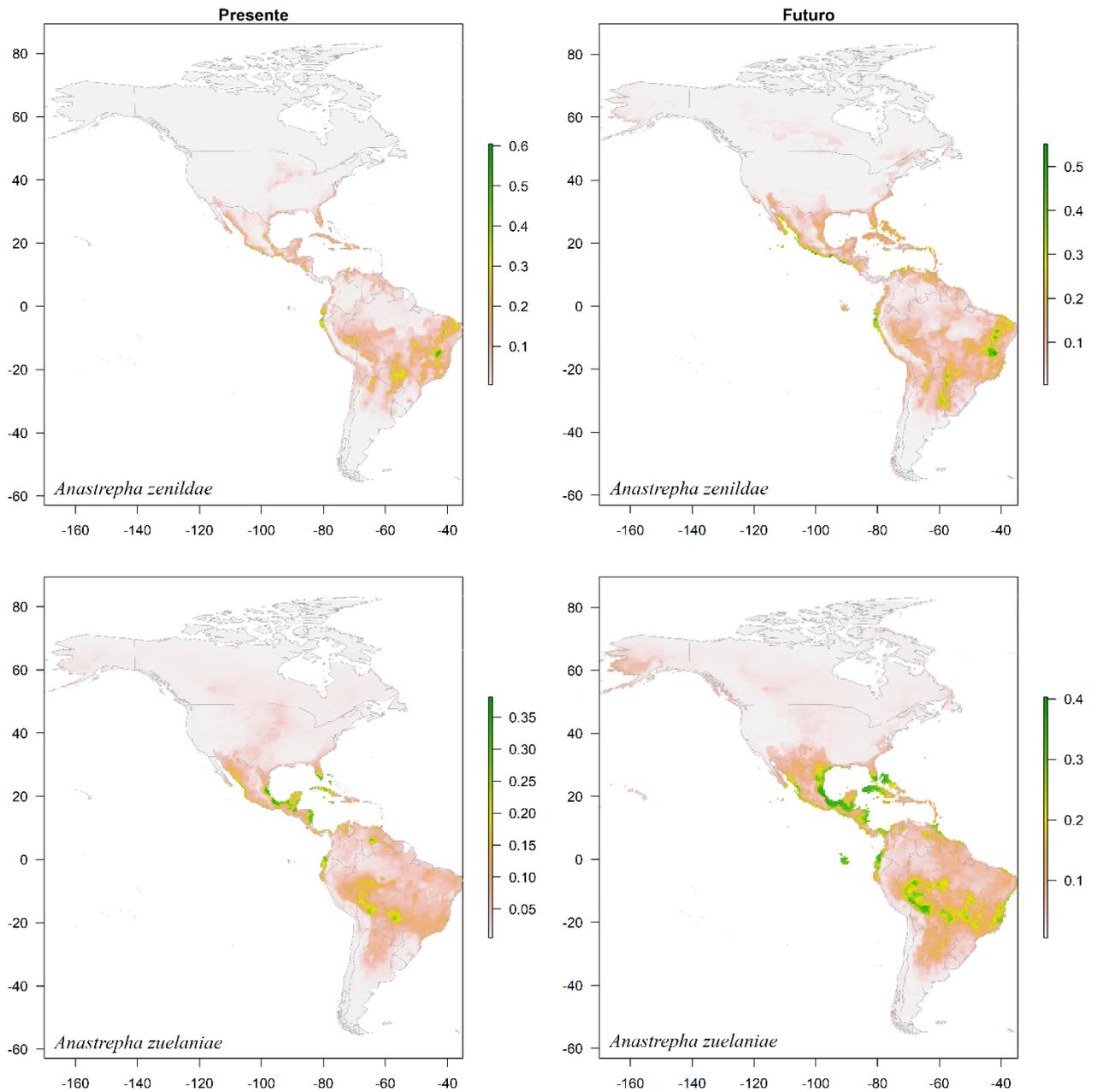
**Figura S8-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



**Figura S9-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



**Figura S10-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.



**Figura S11-** Modelagem das distribuições previstas das espécies de *Anastrepha* para o presente e para o futuro. Os modelos de distribuição das moscas incluíram como variáveis preditoras, as variáveis climáticas e a adequabilidade climática de cada uma de suas plantas hospedeiras. A predição para as futuras distribuições das moscas foi gerada usando as variáveis bioclimáticas projetadas para o ano de 2070, combinadas às distribuições futuras modeladas de suas plantas hospedeiras.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Os diferentes índices de especialização não influenciaram na detecção da especialização das espécies de herbívoro. Porém os fatores relacionados a características dos bancos de dados afetaram a especialização em algumas métricas.
- Não encontramos evidências de maior especialização dos herbívoros em latitudes mais baixas.
- Encontramos um efeito inverso ao esperado por Rapoport, com a amplitude latitudinal das moscas-das-frutas da família Tephritidae maior mais próxima aos trópicos e menor em regiões temperadas. Também observamos uma relação positiva entre a amplitude de distribuição latitudinal das moscas, a largura de nicho alimentar das mesmas, a sazonalidade na precipitação global e a origem das moscas.
- As espécies de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* do continente americano têm suas distribuições aumentadas como consequência das mudanças climáticas, e esse aumento está relacionado com o grau de especialização nas plantas hospedeiras.
- Assim como os estudos que levam em consideração fatores abióticos, os estudos que incluem interações interespecíficas e especialização biótica são essenciais em escalas maiores que visam compreender a distribuição das espécies no globo.