



Universidade Federal de Goiás
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução



**DETERMINANTES DE RIQUEZA E PADRÕES DE USO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS POR
MOSCAS-DAS-FRUTAS (DIPTERA: TEPHRITIDAE)**

Lucas Gontijo Gomes

Goiânia - GO

Julho de 2013

Lucas Gontijo Gomes

**DETERMINANTES DE RIQUEZA E PADRÕES DE USO DE PLANTAS HOSPEDEIRAS POR
MOSCAS-DAS-FRUTAS (DIPTERA: TEPHRITIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Goiás como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Evolução para
obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Dr. Mário Almeida Neto

Goiânia - GO

2013

Gabriel, todas as minhas lutas e vitórias são
inspiradas e dedicadas a você.

AGRADECIMENTOS

Foram muitas as pessoas envolvidas direta e indiretamente não só na elaboração dessa dissertação, como também na realização do curso de mestrado como um todo. Vou arriscar citar os nomes de alguns, mesmo sabendo que certamente vou esquecer de muita gente. Mas quem me conhece mesmo sabe que o normal é que eu não lembre, rs, então não vai me levar a mal se não encontrar seu nome.

Antes mesmo de prestar a prova de seleção daqui, ainda em Montes Claros, Magoo e Maurício me deram uma grande força, ao me chamarem pra participar daquele projeto ao longo de 2010. Nesse período Ciça e Cláudio me receberam com carinho em Brasília, inclusive quando estava prestando provas de seleção. Muito obrigado. Também agradeço todos os amigos de Moc e de BH que me motivaram antes e durante o mestrado, como, por exemplo, Hugo, Rafael, Michel, Herbert, Gramps, Malu, Carol, Sarinha, Stanley, Serapas, Felipe, Falcão...

Agradeço imensamente Tia Conga, Caio, Tan, TiMércio, Rafa e Lu pelo apoio e, principalmente, por terem sido os grandes companheiros de mamãe e Bia durante a minha ausência. Um obrigado muito especial ao Pipo, um “primo quase irmão”, por todos os papos, sempre com conteúdo – quase sempre com uma cerveja, e companheirismo. Também agradeço especialmente Tia Lala, por ser a “tia quase mãe” que é. Tizé e “Maria Bia”, não tenho palavras pra agradecer a hospitalidade e o carinho que me receberam desde quando eu cheguei aqui. Vocês foram uma verdadeira família pra mim enquanto estive aqui, e vão continuar sendo. Por fim, agradeço mamãe e Bia, uma guerreirona e uma guerreirinha que sempre me incentivaram e que fazem tudo isso valer a pena. Amo vocês.

Agradeço também a companhia de todos aqueles com quem convivi mais de perto nesses últimos anos: os alunos do LETS, da Limnologia, LABCOMP, LGBio e

principalmente à moçada da eterna Sala 115 – “onde o que importa é a comunhão!”. Vocês fizeram aquela sala apertada, sem ar-condicionado e sem cadeiras (onde às vezes faltava energia, água e internet) ser o lugar mais gostoso de Goiânia. Aqui aproveito pra deixar um agradecimento especial a pessoas especiais que me presentearam com sua amizade e de quem sempre vou lembrar com muito carinho: Alice, Davi, Fran, Luciano, Mariana, Rodolfo, Raísa, Rafael Félix, Landau, Marcola, Dinei e Douglas. Meus agradecimentos e carinho também são grandes com relação aos Itatiaenses: Rodrigo, Suélen, Tati, André, Renan, Amanda e meus parceiros de república, Samuel e Thaís. Podem ter certeza que por causa da companhia de vocês o Itatiaia é incomparavelmente melhor que o Bueno! E aos 45 do segundo tempo me lembrei de agradecer a todos que um dia participaram de alguma roda de música da Banda Teoria na Prática (também conhecida como Banda EcoEvol, ou Velhos Goianos, entre tantos nomes), seja tocando algum dos instrumentos ou cantando alguma canção do Molejo.

Por fim, agradeço aos professores que me mostrarem o quão bonita a Ecologia é e por me proporcionarem um aprendizado tão grande em tão pouco tempo. Obrigado Paulo, por estar se sempre disponível e ter me recebido tão bem. Obrigado aos meus colegas do LIEB: Walter, Léo, André, Marcola, Cristiele, Paola, Júlio, Paula e Vinícius, com vocês eu também aprendi muita coisa. E deixo um agradecimento especial ao Mário, que foi muito mais que um verdadeiro orientador, mas sim um grande amigo.

Obrigado a todos vocês que fizeram esses quase dois anos e cinco meses em Goiânia estarem entre os anos mais incríveis da minha vida.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	5
CAPÍTULO I.....	8
RESUMO.....	9
INTRODUÇÃO.....	10
MATERIAIS E MÉTODOS.....	12
Coleta de dados.....	12
Status e diversidade filogenética das plantas hospedeiras.....	13
Análise de Dados.....	14
RESULTADOS.....	15
DISCUSSÃO.....	19
CONCLUSÃO.....	21
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	22
CAPÍTULO II.....	25
RESUMO.....	26
INTRODUÇÃO.....	27
MATERIAL E MÉTODOS.....	30
Coleta de dados.....	30
Status das plantas hospedeiras.....	31
Análise de dados.....	31
RESULTADOS.....	33
DISCUSSÃO.....	35
CONCLUSÃO.....	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	40
CONCLUSÕES GERAIS.....	43

INTRODUÇÃO GERAL

Um dos principais interesses da Ecologia é entender quais fatores explicam a variação espacial na riqueza de espécies. Quando se trata de insetos herbívoros, grupo que compõe aproximadamente 25% das espécies de organismos macroscópicos terrestres (Bernays & Chapman, 1994), os seguintes fatores têm se mostrado os principais preditores de riqueza: quantidade de biomassa de plantas (Marques et al., 2000; Chase et al., 2000; Haddad et al., 2001); as condições ambientais (Fernandes et al., 2004; Axmacher et al., 2009); e a diversidade de plantas em diferentes níveis, desde variabilidade intra e interindividual (Lawton, 1983; Tack & Roslin, 2011; Basset et al., 2012) a diversidade filogenética das plantas hospedeiras (Mitter et al., 1991; Morais et al., 2011; Nipperess et al., 2011). Note que dos três fatores citados, dois estão relacionados a características das plantas.

Diversos estudos têm demonstrado que a maioria dos insetos herbívoros se alimenta de um subconjunto de plantas proximamente relacionadas (Ødegaard et al., 2005; Morais et al., 2011). Essa restrição filogenética no uso da planta hospedeira é principalmente atribuído ao fato das plantas filogeneticamente próximas compartilharem atributos ecologicamente importantes (Rasmann & Agrawal, 2011). Uma importante implicação da restrição filogenética no uso de plantas hospedeiras é que a dissimilaridade na composição de espécies (i.e. diversidade beta) da fauna de herbívoros tenderá a ser maior entre plantas de linhagens distantes do que entre plantas filogeneticamente próximas (Dyer et al., 2007; Morais et al., 2011). Uma alta dissimilaridade de fauna de herbívoros entre plantas filogeneticamente distantes pode promover uma alta diversidade alfa de insetos herbívoros em um dado local com alta diversidade filogenética de plantas, conforme tem sido encontrado (Dinnage et al., 2012).

Um aumento na riqueza local e diversidade filogenética de plantas nativas deveria levar a um grupo de consumidores mais diverso, que deveria por sua vez sustentar um conjunto mais diverso de herbívoros dentre aqueles do pool regional. Entretanto o mesmo parece não ser verdadeiro quando o incremento na riqueza local de plantas é devido ao elevado número de espécies de plantas exóticas. Porque plantas exóticas e insetos nativos não compartilham muita história evolutiva, o pool de insetos herbívoros nativos pode não ser capaz de se beneficiar do aumento na riqueza local de plantas exóticas, mesmo se tal aumento represente um aumento na diversidade filogenética de plantas. De fato, espécies de plantas exóticas tendem a ter menor número de herbívoros do que plantas nativas coocorrentes (e.g. Brändle et al., 2008, Han et al., 2008; but see Schaffner et al., 2011) e são frequentemente consumidos por herbívoros generalistas que também se alimentam sobre plantas nativas (Perre et al., 2011). Então, enquanto a riqueza de herbívoros deveria aumentar com maior riqueza de plantas nativas, deveria ser menos afetada pelo aumento na riqueza de plantas exóticas, com as quais, herbívoros não compartilham muita história evolutiva.

Portanto as investigações de como e quanto a história evolutiva compartilhada e as restrições filogenéticas explicam diferenças na riqueza de espécies de herbívoros entre locais passam a ser questões interessantes na ecologia. Então, ciente dessas possibilidades, no meu primeiro capítulo eu fiz as seguintes perguntas: qual a importância relativa de plantas nativas e exóticas para a riqueza de espécies de moscas-das-frutas? Qual é a importância relativa da diversidade filogenética das plantas sobre a riqueza de espécies de moscas-das-frutas? As plantas exóticas, ao chegarem em um novo ambiente, podem aumentar desproporcionalmente a diversidade filogenética das plantas locais, podendo, conseqüentemente influenciar a riqueza de herbívoros de

maneira indireta. Então eu também avaliei se havia uma influência indireta de plantas exóticas sobre riqueza de herbívoros, via aumento da diversidade filogenética.

O compartilhamento de história evolutiva entre plantas e herbívoros pode explicar não só a riqueza, mas também a composição dos herbívoros encontrados em um dado local. Quando uma espécie de planta chega a um novo local, ela não é vista imediatamente como um recurso. É necessário um longo tempo para a seleção de linhagens de herbívoros com adaptações que os permitam consumir uma nova planta (com características diferentes das encontradas nas plantas hospedeiras nativas) (Brändle et al., 2008). A consequência disso é que plantas exóticas tendem a ter uma fauna de herbívoros associados menos rica do que plantas nativas (Brändle et al., 2008; Perre et al., 2011). Geralmente plantas exóticas chegam em um novo ambiente sem trazerem consigo herbívoros do seu local de origem, sendo colonizadas por espécies de herbívoros locais, sem que esses deixem de utilizar as plantas hospedeiras nativas (Perre et al., 2011). Logo espero que a fauna de herbívoros sobre plantas exóticas seja um subconjunto da encontrada sobre plantas nativas, e que a fauna de herbívoros sobre plantas exóticas seja majoritariamente composta por generalistas (Mommott et al., 2000; Brändle et al., 2008), enquanto a encontrada sobre plantas nativas seja composta tanto por generalistas quanto por especialistas (Keane & Crawley, 2002). Essa presença adicional de herbívoros especialistas sobre plantas nativas ocorre porque essas plantas, após longo tempo de convivência com herbívoros nativos, teriam possibilidade de passar por processos evolutivos que selecionassem atributos de defesas anti-herbivoria e, por outro lado, herbívoros por processos que selecionassem atributos de contra defesa (Ehrlich & Raven, 1964). Consequentemente haveria algumas espécies de plantas nativas com fauna mais exclusiva de herbívoros associados.

Para saber se insetos herbívoros locais usam plantas nativas de maneira diferente de plantas exóticas, no segundo capítulo eu fiz as seguintes perguntas: plantas exóticas são consumidas principalmente por moscas-das-frutas generalistas, enquanto plantas nativas são usadas tanto por espécies generalistas quanto por especialistas? A riqueza de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas é menor do que a encontrada em plantas nativas? As moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas são um subconjunto daquelas encontradas sobre plantas nativas?

As questões dos meus dois capítulos foram testadas através de análises de interações entre moscas-das-frutas e suas plantas hospedeiras. O sistema composto por moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) e suas plantas hospedeiras nativas e exóticas é um bom modelo pra estudos ecológicos e evolutivos. Plantas exóticas são bastante frequentes em pomares (e.g. Hernández-Hortiz et al., 2006), mas, por outro lado, as moscas-das-frutas também ocorrem com frequência em ambientes naturais. Interações entre moscas-das-frutas e suas plantas hospedeiras têm sido registradas em todo o mundo porque algumas espécies de tefritídeos causam perdas em frutos e vegetais, sendo, então, de grande importância à produção de alimentos. A família Tephritidae compreende aproximadamente 5000 espécies e quase 500 gêneros (Uchôa, 2012). Entre as seis subfamílias de Tephritidae, Dacinae e Trypetinae têm sido as mais estudadas, principalmente por compreenderem os principais grupos de tefritídeos frugívoros (Uchôa, 2012). A principal característica das moscas-das-frutas é o desenvolvimento de parte de seu ciclo de vida no interior de frutos. No entanto, além de usar a planta como alimento, as moscas-das-frutas também dependem da planta hospedeira para atividades como cópula, tornando muitas dessas interações bem específicas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo WS (2013) Different relationships between galling and non-galling herbivore richness and plant species richness: a meta-analysis. *Arthropod-Plant Interactions*.
- Axmacher JC, Brehm G, Hemp A, Tünte H, Lyaruu HVM, Müller-Hohenstein K & Fiedler K (2009) Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36:337–349.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc H-P, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Duarte da Rocha W, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Gama de Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L & Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science (New York, N.Y.)* 338:1481–4.
- Brändle M, Kühn I, Klotz S, Belle C & Brandl R (2008) Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host. *Diversity and Distributions* 14:905–912.
- Chase JM, Leibold M a., Downing AL & Shurin JB (2000) The Effects of Productivity, Herbivory, and Plant Species Turnover in Grassland Food Webs. *Ecology* 81:2485–2497.
- Dinnage R, Cadotte MW, Haddad NM, Crutsinger GM, Tilman D & Hooper D (2012) Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. (D Hooper, Ed by .). *Ecology letters* 15:1308–1317.
- Dyer L a, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar T a & Coley PD (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696–699.
- Ehrlich P & Raven P (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.
- Fernandes GW, Castro FMC, Faria ML, Marques ES a. & Greco MKB (2004) Effects of Hygrothermal Stress, Plant Richness, and Architecture on Mining Insect Diversity. *Biotropica* 36:240–247.
- Haddad NM, Tilman D, Haarstad J, Ritchie M & Knops JM (2001) Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *The American naturalist* 158:17–35.

- Han X, Dendy SP, Garrett KA, Fang L & Smith MD (2008) Comparison of damage to native and exotic tallgrass prairie plants by natural enemies. *Plant Ecology* 198:197–210.
- 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.
- Keane R & Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17:164–170.
- Lawton JH (1983) Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* 28:23–39.
- Marques ESDA, Price PW & Cobb NS (2000) Resource Abundance and Insect Herbivore Diversity on Woody Fabaceous Desert Plants. *Environmental Entomology* 29:696–703.
- Memmott J, Fowler S V, Paynter Q, Sheppard AW & Syrett P (2000) The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecologica* 21:213–222.
- Mitter C, Farrell B & Futuyma DJ (1991) Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *Trends in ecology & evolution* 6:290–293.
- Morais HC, Sujii ER, Almeida-Neto M, De-Carvalho PS, Hay JD & Diniz IR (2011) Host Plant Specialization and Species Turnover of Caterpillars Among Hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica*:1–6.
- Nipperess D a., Beattie AJ, Faith DP, Ginn SG, Kitching RL, Reid C a. M, Russell T & Hughes L (2011) Plant phylogeny as a surrogate for turnover in beetle assemblages. *Biodiversity and Conservation* 21:323–342.
- Ødegaard F, Diserud OH & Østbye K (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology letters* 8:612–617.
- Perre P, Loyola RD, Lewinsohn TM & Almeida-Neto M (2011) Insects on urban plants: contrasting the flower head feeding assemblages on native and exotic hosts. *Urban Ecosystems* 14:711–722.
- 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.
- Schaffner U, Ridenour WM, Wolf VC, Bassett T, Müller C, Müller-Schärer H, Sutherland S, Lortie CJ & Callaway RM (2011) Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. *Ecology* 92:829–835.

Tack AJM & Roslin T (2011) The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology* 92:1594–604.

Uchôa MA (2012) Fruit Flies (Diptera: Tephritoidea): Biology, Host Plants, Natural Enemies, and the Implications to Their Natural Control, Integrated Pest Management and Pest Control - Current and Future Tactics, Dr. Sonia Soloneski (Eds).

CAPÍTULO I

A influência da diversidade filogenética e história evolutiva compartilhada de plantas hospedeiras sobre a riqueza local de moscas- das-frutas (Diptera: Tephritidae)

RESUMO

Maioria dos insetos herbívoros se alimenta de um subconjunto de plantas proximamente relacionadas. Como consequência, locais com maior diversidade filogenética de plantas devem ter maior riqueza de herbívoros. Entretanto o mesmo parece não ser verdade quando o incremento na riqueza local de plantas é devido ao elevado número de espécies de plantas exóticas. Sendo assim, eu perguntei se a riqueza local de herbívoros é predita pela riqueza de plantas nativas, pela riqueza de plantas exóticas e pela diversidade filogenética das plantas hospedeiras. Adicionalmente perguntamos se a diversidade filogenética de plantas de um local tende a aumentar com o aumento do número de plantas exóticas. Para responder essas perguntas eu usei dados secundários de interações entre moscas-das-frutas e plantas frutíferas. Eu encontrei que a riqueza de plantas nativas explica a riqueza local de herbívoros melhor até do que o número total de plantas hospedeiras. Encontramos que a diversidade filogenética das plantas também explica a riqueza de herbívoros, embora fracamente. Plantas exóticas não aumentam desproporcionalmente a diversidade filogenética de plantas de um local. Os resultados indicam que o compartilhamento de história evolutiva entre plantas e herbívoros e restrições filogenéticas no consumo da hospedeira são importantes na determinação de interação entre herbívoros e plantas. Eles sugerem também que usar o número de espécies de plantas nativas e exóticas (sem distinção entre elas) para explicar a riqueza de herbívoros em um local pode não ser a melhor opção.

INTRODUÇÃO

Insetos herbívoros compreendem uma grande fração da biodiversidade terrestre global (Price, 2002) e possuem um importante papel em ecossistemas afetando as dinâmicas e diversidade de espécies de plantas (Olf & Ritchie, 1998; Frost & Hunter, 2007; Enge et al., 2013). Em ambientes conservados, três fatores não excludentes estão entre os principais preditores de riqueza de espécies de insetos herbívoros: (1) a quantidade de biomassa de plantas, que por sua vez é controlada por dinâmicas de energia e fertilidade de solo (Marques et al., 2000; Chase et al., 2000; Haddad et al., 2001); (2) o nível de severidade ambiental (Fernandes et al., 2004; Axmacher et al., 2009); e (3) diversidade de plantas em diferentes níveis, desde variabilidade intra e interindividual (Lawton, 1983; Tack & Roslin, 2011; Basset et al., 2012) a diversidade filogenética das plantas hospedeiras (Mitter et al., 1991; Morais et al., 2011; Nipperess et al., 2011). Em se tratando de poder de explicação, entretanto, diversidade de plantas hospedeiras parece ser o fator mais importante na predição de riqueza local de herbívoros porque considera parcialmente os outros dois fatores, enquanto também incorpora o efeito da especialização alimentar dos insetos (Knops et al., 1999; Haddad et al., 2001; Almeida-Neto et al., 2011).

A maioria dos insetos herbívoros se alimenta de um subconjunto de plantas proximamente relacionadas (Ødegaard et al., 2005; Morais et al., 2011). Essa restrição filogenética no uso da planta hospedeira é principalmente atribuído ao fato que plantas filogeneticamente próximas compartilham atributos relacionados a defesa, fenologia e aparência (Rasman & Agrawal, 2011). Uma importante implicação da restrição filogenética no uso de plantas hospedeiras é que a dissimilaridade na composição de espécies (i.e. diversidade beta) da fauna de herbívoros tenderá a ser maior entre plantas de linhagens distantes do que entre plantas filogeneticamente próximas (Dyer et al.,

2007; Morais et al., 2011). Uma maior diversidade de linhagens de plantas, por sua vez, frequentemente é resultado de aumento da riqueza de espécies de plantas. Então, tudo mais sendo igual, quanto mais espécies de plantas presentes em um local, maior o número de espécies de insetos herbívoros esperado. Essa predição parece ser verdadeira para habitats conservados (e.g. Novotny et al., 2004), onde a maior parte das plantas e herbívoros têm uma longa história coevolutiva. No entanto, ainda não é bem entendido se esse padrão também se aplica a habitats antropizados, com alta dominância de espécies de plantas exóticas.

Um aumento na riqueza local e diversidade filogenética de plantas nativas deveria levar a um grupo de consumidores mais diverso, que deveria por sua vez sustentar um conjunto mais diverso de herbívoros dentre aqueles do pool regional. Entretanto, o mesmo parece não ser verdadeiro quando o incremento na riqueza local de plantas é devido ao elevado número de espécies de plantas exóticas. Porque plantas exóticas e insetos nativos não compartilham muita história evolutiva, o pool de insetos herbívoros nativos pode não ser capaz de se beneficiar do aumento na riqueza local de plantas exóticas, mesmo se tal aumento não represente um aumento na diversidade filogenética de plantas. De fato, espécies de plantas exóticas tendem a ter menor número de herbívoros do que plantas nativas coocorrentes (e.g. Brändle et al., 2008, Han et al., 2008; but see Schaffner et al., 2011) e são frequentemente consumidos por herbívoros generalistas que também se alimentam sobre plantas nativas (Perre et al., 2011). Então, enquanto a riqueza de herbívoros deveria aumentar com maior riqueza de plantas nativas, deveria ser menos afetada pelo aumento na riqueza de plantas exóticas, com as quais herbívoros não compartilham muita história evolutiva.

A fim de investigar como a história evolutiva compartilhada e restrições filogenéticas explicam diferenças na riqueza de espécies de herbívoros entre locais, eu

reuni dados sobre moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) e suas plantas hospedeiras ao longo da região Neotropical. Interações entre moscas-das-frutas e suas plantas hospedeiras têm sido registradas em todo o mundo porque algumas espécies de tefritídeos causam perdas em frutos e vegetais, sendo então de grande importância à produção de alimentos. A família Tephritidae compreende aproximadamente 5000 espécies e quase 500 gêneros (Uchôa, 2012). Entre as seis subfamílias de Tephritidae, Dacinae e Trypetinae têm sido as mais estudadas, principalmente por compreenderem os principais grupos de tefritídeos frugívoros (Uchôa, 2012).

Esse estudo teve como objetivo avaliar as seguintes questões específicas: (1) qual a importância relativa de plantas nativas e exóticas para a riqueza de espécies de moscas-das-frutas? (2) Qual é a importância relativa da diversidade filogenética das plantas sobre a riqueza de espécies de moscas-das-frutas? (3) O aumento na riqueza de plantas hospedeiras exóticas promove um aumento na diversidade filogenética de plantas? Caso a resposta para a terceira questão seja positiva, então eu avaliarei se o possível efeito da diversidade filogenética de plantas sobre a riqueza de moscas-das-frutas é mediada por hospedeiros exóticos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Coleta de dados

Eu procurei listas de interações locais entre moscas-das-frutas e suas plantas hospedeira na região neotropical usando as seguintes bases de dados: SciVerse Scopus, Portal Capes and Google Scholar. Apenas aquelas listas de interações com pelo menos cinco espécies de plantas registradas foram usadas nesse estudo. Devido ao critério acima citado, apenas locais no Brasil e México foram incluídos nesse estudo. No total foram considerados 21 locais, 34 espécies de moscas-das-frutas e 108 espécies de

plantas hospedeiras de 31 famílias. A distribuição latitudinal dos locais variou de 20.1°N a 22.87° S, com concentração de locais próximo à latitude 20°S. Os locais diferiram em suas altitudes (de 5 m a 1042 m acima do nível do mar) e em quantidade de dias de coleta.

Status e diversidade filogenética das plantas hospedeiras

Para calcular riqueza de plantas nativas e exóticas, eu classifiquei todas as plantas hospedeiras para cada local amostrado. Para estudos realizados no Brasil, eu usei a Lista de Espécies da Flora do Brasil (www.floradobrasil.jbrj.gov.br) para determinar o status das plantas hospedeiras como nativa ou exótica. Para estudos conduzidos no México, eu procurei publicações científicas para obter o centro de origem de cada espécie de planta. Observe que a riqueza de plantas calculada dos registros não representa uma estimativa do número total de espécies de plantas que ocorrem no lugar de estudo correspondente. A escolha de quais de quais plantas hospedeiras a serem estudadas foi feita de acordo com critérios que variaram entre estudos.

Eu usei a informação taxonômica como uma aproximação de filogenia. Então, a relação filogenética em cada lugar foi medida usando a Distinção Taxonômica Média – DTM (Clarke & Warwick, 1998). A DTM usa a informação taxonômica para estimar a distância filogenética entre organismos estudados e é robusto a diferenças em esforços amostrais (Clarke & Warwick, 1998). Todas as informações taxonômicas (espécie, gênero, família e ordem) de plantas foram extraídas da The Plant List (www.theplantlist.org). A DTM foi medida usando as funções *taxa2dist* e *taxondive* no pacote *vegan* do R (Oksanen et al., 2013). A fim de controlar possíveis efeitos de confundimento relacionados a diferenças em esforço amostral e climas regionais, eu

usei altitude, latitude (valor absoluto, pra indicar a distância do local em relação à linha do Equador) e uma variável de medida de esforço amostral (aqui chamada de nível de esforço amostral). Essa última variável foi calculada como a soma do número de dias (transformado em $\log 3$) e o número de estações incluídas na amostragem.

Análise de dados

Para determinar a importância relativa de cada variável explicativa para a riqueza de moscas-das-frutas, eu primeiramente formulei um modelo completo, com riqueza de moscas-das-frutas (variável resposta) e as seguintes variáveis explicativas: (i) número de espécies de plantas nativas, (ii) número de espécies de plantas exóticas, (iii) DTM das plantas hospedeiras, (iv) nível de esforço amostral, (v) latitude (valores absolutos) e (vi) altitude (transformado em $\log$). Eu, então submeti o modelo global à seleção de modelos usando critério de informação de Akaike – AIC, sigla do nome em inglês (Burnham & Anderson, 2002). Nessa seleção, avaliamos o r^2 , o AICc e o w_i de cada modelo. O r^2 mede a proporção de variação na variável resposta que pode ser explicada pelas variáveis presentes no modelo; o AICc é uma espécie de AIC indicada para amostras pequenas, que mede o ajuste do modelo aos dados e considera o número de variáveis no modelo; e o w_i pode ser interpretado como probabilidade relativa de cada modelo diante dos dados. Os valores de importância relativa de cada variável explicativa foram calculados através da soma dos pesos de Akaike do conjunto de modelos que incluem tais variáveis. Como usamos a abordagem do modelo médio, consideramos que as variáveis resposta presentes em todos os modelos com $\Delta AICc$ menor que dois explicam a riqueza de moscas-das-frutas. As análises de seleção de modelos foram feitas usando o software SAM 4.0 (Rangel et al., 2010).

Para determinar se plantas exóticas contribuem desproporcionalmente para a

diversidade filogenética local, eu simulei a perda de todas espécies exóticas de cada local e contrastei a redução resultante na Distinção Taxonômica Total (DTT) com a redução esperada quando eu removi um conjunto, de mesma quantidade, de espécies de plantas. DTT é a soma das distinções taxonômicas de todos os pares de espécies de plantas de um local. Para cada local, eu subtraí o TTD resultante da perda de espécies exóticas do DTT médio resultante de 1000 remoções aleatórias de um mesmo número de espécies. Então eu comparei a redução em DTT seguida da remoção de espécies exóticas e de espécies definidas ao acaso através de um teste-t pareado.

RESULTADOS

O número total de plantas hospedeiras amostradas por local variou de 5 a 27 espécies, enquanto o número de plantas nativas e exóticas variou de 1 a 23 e 0 a 15 espécies, respectivamente. Apesar da grande variação na proporção de plantas nativas e exóticas entre locais, eu não encontrei diferença entre números de espécies nativas e exóticas (Wilcoxon test: $Z = 0.899$, $p = 0.368$). A riqueza de espécies de moscas-das-frutas registradas variou de 4 a 14. As 32 espécies de moscas-das-frutas estão divididas em três gêneros (*Anastrepha*, *Ceratitis* e *Toxotrypana*) de duas subfamílias de Tephritidae (Dacinae e Trypetinae). Entre as moscas-das-frutas amostradas, apenas uma espécie (*Ceratitis capitata*) é exótica da região Neotropical.

Entre as seis variáveis explicativas, apenas o número de espécies de plantas hospedeiras nativas e DTM de plantas hospedeiras apareceram nos modelos selecionados, ambos mostrando efeitos positivos sobre riqueza local de espécies de moscas-das-frutas (Tabela 1). As comparações da importância relativa e dos coeficientes parametrizados de regressão das variáveis explicativas mostram que riqueza de plantas

hospedeiras nativas foi o principal indicador local de riqueza de espécies de moscas-das-frutas (Tabela 2).

Tabela 1 Resultado da seleção de modelos. Apenas os modelos com $\Delta AICc$ menor do que dois estão representados. Todos os modelos são compostos por variáveis explicativas e a variável resposta para todos eles é a riqueza de moscas-das-frutas. Apenas as variáveis aqui presentes explicam a riqueza de herbívoros.

Modelo	r^2	AICc	w_i
No. espécies hospedeiras nativas	0.414	99.35	0.273
No. espécies hospedeiras nativas + DTM plantas	0.469	100.38	0.163

Tabela 2 Parâmetros de importância relativa e indicadores de sentido do efeito de cada variável explicativa sobre a riqueza de herbívoros. “Importância” indica a importância relativa de cada variável e “Coeficiente ponderado” o sentido e tamanho do efeito da variável.

Variável explanatória	Importância	Coeficiente ponderado
No. espécies hospedeiras nativas	0.981	0.624
DTM plantas hospedeiras	0.324	0.242
Latitude	0.209	-0.157
Altitude (log)	0.169	0.079
No. espécies hospedeiras exóticas	0.169	-0.070
Esforço amostral	0.168	0.059

Embora o número de espécies de plantas exóticas não tenha sido selecionado entre as variáveis explicativas, essa variável poderia ter um efeito indireto através do aumento na diversidade filogenética das plantas hospedeiras. Entretanto, eu não encontrei suporte para esse efeito indireto. A remoção simulada de espécies exóticas produziu uma redução parecida na distinção taxonômica total de plantas hospedeiras, comparada à remoção aleatória de espécies de plantas de cada local ($t = -0.147$, $p = 0.884$). Por outro lado, um conjunto alternativo de variáveis usando o número total de plantas amostradas e a proporção de hospedeiras exóticas (em vez de número de espécies de plantas nativas e exóticas) mostrou que plantas exóticas têm uma influência negativa indireta sobre riqueza de espécies de moscas-das-frutas pela substituição de espécies de plantas nativas, das quais maioria das moscas-das-frutas nativas parece depender. Como esperado, o número total de plantas hospedeiras foi o principal preditor de riqueza de espécies de moscas-das-frutas quando usamos o conjunto alternativo de variáveis, mas DTM de plantas hospedeiras e latitude também apareceram nos modelos selecionados.

Finalmente, ao contrastar o poder de explicação dos números total de espécies de plantas, de espécies de plantas nativas e de espécies de plantas exóticas através de regressões simples, eu encontrei que a riqueza de espécies de plantas nativas é um indicador melhor de riqueza de espécies de moscas-das-frutas quando comparado com o número total de espécies de plantas hospedeiras (Fig. 1a, b). Por sua vez, o número de espécies de plantas explicou menos do que 1% da variação na riqueza de espécies de moscas-das-frutas (Fig. 1c)

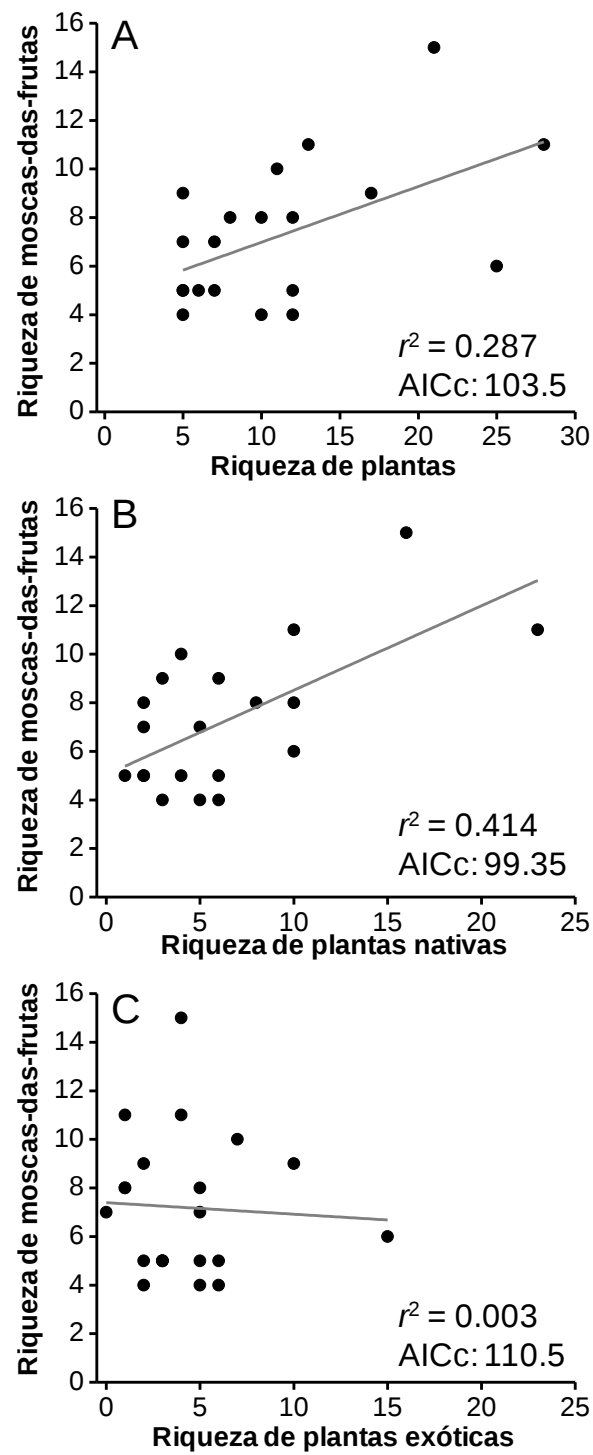


Figura 1 Regressão linear simples entre riqueza de espécies de moscas das frutas e (A) riqueza total de plantas hospedeiras (B) riqueza de plantas hospedeiras nativas (C) riqueza de plantas hospedeiras exóticas. As linhas de regressão foram apresentadas apenas para ilustrar o ajuste e a inclinação das relações.

DISCUSSÃO

Os resultados mostram que a riqueza local de espécies de moscas-das-frutas é influenciada principalmente pelo número de espécies de plantas nativas e pela distinção taxonômica das plantas hospedeiras amostradas. De maneira interessante, a variação no número de espécies de plantas exóticas não parece ter um efeito direto sobre a riqueza de espécies de moscas-das-frutas. Esse resultado, por sua vez sugere que o efeito positivo de riqueza de plantas sobre a riqueza de herbívoros ocorre apenas quando o aumento na diversidade de plantas envolve espécies de plantas com as quais os herbívoros compartilham alguma história evolutiva. Portanto, uma implicação provável desses resultados é que, devido à ampla invasão por espécies de plantas exóticas, a riqueza local de plantas pode não ser muito útil na predição de diversidade local de herbívoros em regiões caracterizadas por altos níveis de modificação de habitat.

Embora o número de plantas exóticas não tenha efeito direto sobre a riqueza de espécies de moscas-das-frutas, parece haver um efeito negativo indireto através de sua contribuição para o número total de espécies de plantas hospedeiras. Quanto maior a proporção de espécies de plantas exóticas, menor o número de espécies de moscas das frutas, como revelado pelo procedimento da seleção de modelos alternativa usando a riqueza total de plantas hospedeiras e a proporção de plantas hospedeiras exóticas em vez de riqueza de espécies de plantas nativas e exóticas. Outro possível efeito indireto da presença de espécies de plantas exóticas ocorreria através de um efeito positivo de distinção taxonômica de plantas sobre aumento na riqueza de herbívoros. Segundo Gerhold et al. (2011), a introdução de plantas exóticas pode aumentar a diversidade filogenética local das plantas porque elas tenderiam a ser de diferentes linhagens. No entanto, eu não encontrei suporte para essa hipótese que as plantas hospedeiras exóticas são em média menos relacionadas filogeneticamente às outras plantas do que as

espécies de plantas nativas. Então, um efeito indireto adicional de plantas exóticas através de incremento na diversidade filogenética pode ser descartado aqui.

De maneira interessante, eu encontrei que riqueza de espécies de plantas nativas prediz melhor a riqueza de moscas-das-frutas do que a riqueza de plantas nativas mais a riqueza de plantas exóticas. Em outras palavras, se houver só plantas nativas, o aumento no número de espécies de plantas hospedeiras representará, de fato, um aumento no número de recursos para herbívoros, o que levará a um aumento no número de espécies de herbívoros. Por outro lado, se houver um aumento no número de espécies de plantas e essas plantas são nativas e exóticas, a quantidade de recursos para herbívoros aumenta, mas não na mesma proporção encontrada quando há apenas plantas nativas, já que são poucas as espécies de herbívoros capazes de usar uma planta exótica. Sendo assim o número de espécies de herbívoros tem um aumento atenuado em relação ao encontrado quando se aumenta o número apenas de espécies nativas de um local. Isso sugere que plantas exóticas produzem um certo ruído na relação entre riqueza de plantas e riqueza de insetos herbívoros e esse ruído fica mais evidente quando avaliamos a quantidade relativa de plantas exóticas num local em vez da sua quantidade absoluta.

Devido à inércia filogenética, organismos mais próximos filogeneticamente tendem a ter características mais parecidas (Diniz-Filho et al., 1998). No caso de plantas, espécies filogeneticamente próximas têm arquitetura, conteúdo nutricional, metabólitos secundários e fenologia mais parecidos (Rasman & Agrawal, 2011; Lessard-Therrien et al., 2013). Portanto, assumindo que insetos herbívoros têm algum nível de especialização em recursos (Ødegaard et al., 2005; Morais et al., 2011), haverá uma relação positiva entre distinção filogenética e riqueza de espécies de herbívoros. Aqui, eu encontrei uma relação positiva, embora fraca, entre distinção taxonômica (um indicativo de diversidade filogenética) de plantas hospedeiras e a riqueza de espécie de

moscas-das-frutas associadas. Então eu sugiro que a amplitude do range de recursos, representada aqui pelo aumento da distinção taxonômica das plantas, é um importante fator determinante de riqueza de mosca-das-frutas nas comunidades amostradas.

O efeito positivo da distinção taxonômica sobre a riqueza de mosca-das-frutas indica que assembleias de plantas com maior diversidade filogenética tendem a ter mais espécies de insetos herbívoros. Isso pode ser explicado pela maior dissimilaridade de espécies de herbívoros entre plantas filogeneticamente distantes quando comparado a plantas filogeneticamente próximas (Ødegaard et al., 2005; Morais et al., 2011). Quando duas plantas hospedeiras são filogeneticamente distantes elas tendem a compartilhar poucas, ou nenhuma, espécie de herbívoros, aumentando assim a diversidade beta na composição de espécies de herbívoros entre elas.

Estudos sobre determinantes de riqueza podem ter implicações práticas importantes como a estimativa de biodiversidade. As primeiras estimativas envolviam extrapolação a partir do número de espécies de insetos encontrados sobre um determinado número de espécies de plantas hospedeiras (Erwin, 1982). Depois se reconheceu a importância do grau de especialização dos herbívoros e a relação filogenética das plantas hospedeiras amostradas (Novotny et al., 2007). Por fim, eu sugiro que a história evolutiva das plantas com os insetos locais também seja considerada nas estimativas de biodiversidade.

CONCLUSÃO

Eu mostrei que diferentes características de um nível trófico podem influenciar níveis acima. Quando se trata de herbívoros, o compartilhamento de história evolutiva

com as plantas hospedeiras é um importante fator que regulador de riqueza. A diversidade filogenética das plantas hospedeiras também é capaz de prever a riqueza de herbívoros. Os resultados também mostram que as características do nível trófico inferior podem ter efeitos diretos ou indiretos no nível superior, que existem diferentes formas de medir um mesmo atributo e escolher a melhor forma é uma tarefa importante.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida-Neto M, Prado PI & Lewinsohn TM (2011) Phytophagous insect fauna tracks host plant responses to exotic grass invasion. *Oecologia* 165:1051–62.
- Axmacher JC, Brehm G, Hemp A, Tünte H, Lyaruu HVM, Müller-Hohenstein K & Fiedler K (2009) Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36:337–349.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc H-P, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Duarte da Rocha W, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Gama de Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L & Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* (New York, N.Y.) 338:1481–4.
- Brändle M, Kühn I, Klotz S, Belle C & Brandl R (2008) Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host. *Diversity and Distributions* 14:905–912.
- Chase JM, Leibold M a., Downing AL & Shurin JB (2000) The Effects of Productivity, Herbivory, and Plant Species Turnover in Grassland Food Webs. *Ecology* 81:2485–2497.
- Clarke KR & Warwick RM (1998) A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35:523–531.
- Diniz-Filho J, Sant’Ana C de & Bini L (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52:1247–1262.
- Dyer L a, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, Gentry GL, Marquis RJ, Ricklefs RE, Greeney HF, Wagner DL, Morais HC, Diniz IR, Kursar T a & Coley PD (2007)

- Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448:696–699.
- Enge S, Nylund GM & Pavia H (2013) Native generalist herbivores promote invasion of a chemically defended seaweed via refuge-mediated apparent competition. *Ecology letters* 16:487–492.
- Erwin T (1982) Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin* 36:74–75.
- Fernandes GW, Castro FMC, Faria ML, Marques ES a. & Greco MKB (2004) Effects of Hygrothermal Stress, Plant Richness, and Architecture on Mining Insect Diversity. *Biotropica* 36:240–247.
- Frost CJ & Hunter MD (2007) Recycling of nitrogen in herbivore feces: plant recovery, herbivore assimilation, soil retention, and leaching losses. *Oecologia* 151:42–53.
- Gerhold P, Pärtel M, Tackenberg O, Hennekens SM, Bartish I, Schaminée JHJ, Fergus AJF, Ozinga W a & Prinzing A (2011) Phylogenetically poor plant communities receive more alien species, which more easily coexist with natives. *The American naturalist* 177:668–680.
- Haddad NM, Tilman D, Haarstad J, Ritchie M & Knops JM (2001) Contrasting effects of plant richness and composition on insect communities: a field experiment. *The American naturalist* 158:17–35.
- Han X, Dendy SP, Garrett KA, Fang L & Smith MD (2008) Comparison of damage to native and exotic tallgrass prairie plants by natural enemies. *Plant Ecology* 198:197–210.
- Knops JMH, Tilman D, Haddad NM, Naeem S, Mitchell CE, Haarstad J, Ritchie ME, Howe KM, Reich PB, Siemann E & Groth J (1999) Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2:286–293.
- Lawton JH (1983) Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annual Review of Entomology* 28:23–39.
- Lessard-Therrien M, Davies TJ & Bolmgren K (2013) A phylogenetic comparative study of flowering phenology along an elevational gradient in the Canadian subarctic. *International journal of biometeorology*.
- Marques ESDA, Price PW & Cobb NS (2000) Resource Abundance and Insect Herbivore Diversity on Woody Fabaceous Desert Plants. *Environmental Entomology* 29:696–703.
- Mitter C, Farrell B & Futuyma DJ (1991) Phylogenetic studies of insect-plant interactions: Insights into the genesis of diversity. *Trends in ecology & evolution* 6:290–293.

- Morais HC, Sujii ER, Almeida-Neto M, De-Carvalho PS, Hay JD & Diniz IR (2011) Host Plant Specialization and Species Turnover of Caterpillars Among Hosts in the Brazilian Cerrado. *Biotropica*:1–6.
- Nipperess D a., Beattie AJ, Faith DP, Ginn SG, Kitching RL, Reid C a. M, Russell T & Hughes L (2011) Plant phylogeny as a surrogate for turnover in beetle assemblages. *Biodiversity and Conservation* 21:323–342.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Kitching RL, Laidlaw M, Drozd P & Cizek L (2004) Local Species Richness of Leaf-Chewing Insects Feeding on Woody Plants from One Hectare of a Lowland Rainforest. *Conservation Biology* 18:227–237.
- Novotny V, Miller SE, Hulcr J, Drew R a I, Basset Y, Janda M, Setliff GP, Darrow K, Stewart AJ a, Auga J, Isua B, Molem K, Manumbor M, Tamtiai E, Mogia M & Weiblen GD (2007) Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. *Nature* 448:692–5.
- Ødegaard F, Diserud OH & Østbye K (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology letters* 8:612–617.
- Olf H & Ritchie M (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13:261–265.
- Perre P, Loyola RD, Lewinsohn TM & Almeida-Neto M (2011) Insects on urban plants: contrasting the flower head feeding assemblages on native and exotic hosts. *Urban Ecosystems* 14:711–722.
- Rangel TF, Diniz-Filho JAF & Bini LM (2010) SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33:46–50.
- 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.
- Schaffner U, Ridenour WM, Wolf VC, Bassett T, Müller C, Müller-Schärer H, Sutherland S, Lortie CJ & Callaway RM (2011) Plant invasions, generalist herbivores, and novel defense weapons. *Ecology* 92:829–835.
- Tack AJM & Roslin T (2011) The relative importance of host-plant genetic diversity in structuring the associated herbivore community. *Ecology* 92:1594–604.
- The Plant List (2010). Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).
- Uchôa MA (2012) Fruit Flies (Diptera: Tephritoidea): Biology, Host Plants, Natural Enemies, and the Implications to Their Natural Control, Integrated Pest Management and Pest Control - Current and Future Tactics, Dr. Sonia Soloneski (Eds).

CAPÍTULO II

PADRÕES DE USO DA HOSPEDEIRA POR MOSCAS-DAS-FRUTAS (DIPTERA: TEPHRITIDAE): CONTRASTANDO ASSEMBLEIAS DE HERBÍVOROS SOBRE PLANTAS EXÓTICAS E NATIVAS

RESUMO

Espécies exóticas podem promover mudanças nas redes de interação de espécies nativas, sejam interações entre componentes de um mesmo nível ou de diferentes níveis tróficos. Considerando que plantas e insetos compreendem dois dos grupos de organismos mais ricos em espécies, a mudança na composição de espécies de plantas hospedeiras pode ter importantes implicações ecológicas e evolutivas, principalmente se a mudança envolve plantas sem uma história evolutiva compartilhada com a fauna de insetos locais. Assim, eu fiz as seguintes perguntas: plantas exóticas são preferencialmente consumidas por moscas-das-frutas generalistas, enquanto plantas nativas são usadas tanto por espécies generalistas quanto por especialistas? A riqueza de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas é menor do que a encontrada em plantas nativas? E as moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas são um subconjunto daquelas encontradas sobre plantas nativas? Eu utilizei dados secundários sobre interações entre moscas-das-frutas e plantas frutíferas e analisamos essas questões através de testes de Mann-Whitney, Wilcoxon Signed-Rank e teste de permutação. Eu encontrei que a fauna de herbívoros encontrados sobre plantas exóticas é mais generalista do que a encontrada sobre plantas nativas, mas a riqueza de herbívoros entre plantas nativas e exóticas não foi diferente. As espécies de herbívoros encontradas sobre plantas exóticas são um subconjunto das encontradas sobre plantas nativas, porém só quando analisadas entre comunidades e não dentro de comunidades. Esses resultados sugerem que as relações de herbívoros locais com as plantas nativas e exóticas são diferentes.

INTRODUÇÃO

Há anos a introdução de espécies exóticas tem sido alvo de interesse na ecologia e em outras áreas, como políticas públicas (Lodge & Shrader-Frechette, 2003; Simberloff et al., 2013). Uma das causas desse interesse é que espécies exóticas podem mudar padrões de populações locais, se tornando uma das principais ameaças à biodiversidade (Lodge, 1993; IUCN, 1999). Essas espécies exóticas também podem promover mudanças nas redes de interação de espécies nativas, sejam interações entre componentes de um mesmo nível trófico, como competição, ou de diferentes níveis tróficos, como predação, polinização e uso de hospedeiros (Carvalho et al., 2008; Goodenough, 2010). Considerando que plantas e insetos compreendem dois dos grupos de organismos mais ricos em espécies e abundantes (Bernays & Chapman, 1994) e que insetos herbívoros tem uma dieta estruturada filogeneticamente (Ødegaard et al., 2005), é esperado que haja uma alta substituição de espécies de herbívoros entre espécies de plantas hospedeiras. Então a mudança na composição de espécies de plantas hospedeiras pode ter importantes implicações ecológicas e evolutivas tanto para plantas quanto para herbívoros, principalmente se a mudança envolve plantas sem uma história evolutiva compartilhada com a fauna de insetos locais.

Quando uma espécie de planta se estabelece em um novo local, provavelmente o número de espécies de herbívoros locais capazes de consumir a nova planta é menor que o número de espécies de herbívoros que usam plantas nativas (Keane & Crawley, 2002). A justificativa para espécies de plantas nativas serem usadas por um número maior de espécies de herbívoros é simples: é necessário um longo tempo para a seleção de linhagens de herbívoros com adaptações que os permitem usar uma nova planta (com diferentes características) (Brändle et al., 2008). Então o número de espécies de herbívoros locais capazes de incluir uma espécie de planta exótica em sua dieta é menor

do que o número de espécies capazes de usar uma espécie de planta nativa. A consequência dessa diferença em número de espécies de herbívoros por plantas seria uma maior diversidade alfa de herbívoros sobre um conjunto de plantas nativas do que de plantas exóticas. Poucos estudos provam esse padrão diretamente (Brändle et al., 2008; Perre et al., 2011), embora essa ideia faça tanto sentido que é usada como pressuposto pra uma das hipóteses mais aceitas para explicar sucesso de invasão de plantas exóticas em um novo ambiente, a Hipótese da Liberação de Inimigos (Keane & Crawley, 2002).

O que se espera, e foi encontrado, é que herbívoros encontrados sobre planta exóticas seja um subconjunto daqueles que utilizam espécies de plantas nativas (Perre et al., 2011), que expandiram a amplitude alimentar. Um herbívoro que se alimenta sobre várias espécies de plantas (principalmente se há baixa relação filogenética entre elas) é classificado como generalista. Como eu espero que os herbívoros encontrados sobre espécies de plantas exóticas não as consuma exclusivamente, também espero que a fauna de herbívoros sobre plantas exóticas seja composta majoritariamente por generalistas (Memmott et al., 2000; Brändle et al., 2008), enquanto a encontrada sobre plantas nativas seja composta tanto por generalistas quanto por especialistas (Keane & Crawley, 2002). Essa presença adicional de herbívoros especialistas sobre plantas nativas ocorre porque essas plantas, após longo tempo de convivência com herbívoros nativos, teriam possibilidade de passar por processos evolutivos que selecionassem atributos de defesas anti-herbivoria e, por outro lado, herbívoros por processos que selecionassem atributos de contra defesa (Ehrlich & Raven, 1964). Consequentemente, haveria algumas espécies de plantas nativas com fauna mais exclusiva de herbívoros associados. Essa fauna de especialistas presente sobre plantas nativas, por sua vez, tornaria a diversidade beta de herbívoros sobre plantas nativas maior que a diversidade

beta resultante da fauna de herbívoros generalistas encontrados sobre plantas exóticas. Essa maior diversidade beta entre herbívoros encontrados sobre plantas nativas também contribuiria pra uma maior diversidade alfa da fauna de herbívoros sobre essas plantas quando comparada à fauna de herbívoros encontrados sobre plantas exóticas.

Nesse estudo eu explorei um sistema composto por moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) e suas plantas nativas e exóticas hospedeiras. Plantas exóticas são bastante frequentes em pomares (e.g. Hernández-Ortiz et al., 2006) e a principal praga a plantas frutíferas nativas e exóticas são as moscas-das-frutas (Uchôa, 2012). Como consequência dessa ameaça, há uma grande quantidade de registros de interações entre plantas frutíferas e moscas-das-frutas (e.g. Ronchi-Teles et al., 2011). Mosca-das-frutas é um nome genérico dado a moscas de duas famílias da ordem Diptera: Lonchaeidae e Tephritidae, mas aqui eu considerarei apenas a família Tephritidae quando usar o termo mosca-das-frutas. A família Tephritidae é composta por aproximadamente 5.000 espécies descritas, distribuídas em seis subfamílias, dentre as quais se destacam Trypetinae e Dacinae, por se alimentarem de frutos de várias famílias de plantas (Uchôa, 2012). Embora as moscas-das-frutas produzam um impacto econômico, seus impactos sobre o fitness das plantas hospedeiras são neutros, ou até mesmo positivos (Wilson et al., 2012). Entretanto é preciso determinar a influência das plantas hospedeiras (principalmente as exóticas) sobre os padrões de uso de planta hospedeira por moscas-das-frutas.

Então eu propus as seguintes questões específicas: (1) plantas hospedeiras nativas e exóticas são consumidas por moscas-das-frutas com diferentes níveis de especialização alimentar? (2) A riqueza de espécies de moscas-das-frutas sobre plantas nativas é diferente da encontrada sobre plantas exóticas? (3) Plantas nativas e exóticas são consumidas por diferentes grupos de espécies de moscas-das-frutas? As predições

para as questões são: (1) plantas exóticas serão preferencialmente consumidas por moscas-das-frutas generalistas, enquanto plantas nativas serão usadas tanto por espécies generalistas quanto por especialistas, (2) a riqueza de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas será menor do que a encontrada em plantas nativas, e (3) as moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas serão um subconjunto daquelas encontradas sobre plantas nativas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Coleta de dados

Eu usei as seguintes bases de dados: SciVerse Scopus, Portal Capes e Google Scholar para coletar publicações científicas que reportassem comunidades de plantas com interações especificadas entre moscas-das-frutas e suas plantas hospedeiras. Complementarmente eu procurei esse tipo de publicação dentro das referências citadas nos materiais que encontramos através da busca nas bases dedados. Para serem incluídas nas análises, as comunidades deveriam ser amostradas no continente americano, estar em escala local, ter pelo menos cinco espécies de plantas e usar como método amostral a coleta dos frutos. De cada uma dessas comunidades eu extraí uma lista com nome das plantas amostradas, seus status biogeográficos (simplificado, como nativa ou exótica) e o nome das moscas-das-frutas. Eu também realizei uma segunda busca na literatura para responder a questão sobre especificidade ao hospedeiro das moscas-das-frutas. Nessa segunda busca o objetivo era identificar o maior número possível de plantas hospedeiras nativas usadas por cada herbívoro encontrado na lista resultante da primeira busca. Então eu procurei nas mesmas bases de dados qualquer tipo de registro entre moscas-das-frutas e plantas nativas (sem qualquer critério de inclusão, exceto que o estudo tenha sido realizado no continente americano).

Status das plantas hospedeiras

As moscas-das-frutas foram classificadas taxonomicamente de acordo com o Catalogue of Life 2009 (Bisby et al., 2009) e as plantas de acordo com The Plant List (www.theplantlist.org). O status biogeográfico (nativa ou exótica) das plantas foi determinado segundo os seguintes critérios: se houvesse no país onde a interação foi registrada uma base de dados *on-line* que informe o status das plantas, eu a usei. Se não há, mas a própria publicação de onde os dados foram retirados classificou as plantas amostradas, eu usei essa classificação. Em último caso, se não há uma base de dados, nem uma classificação feita pelos próprios autores dos trabalhos, eu procurei por publicações que reportassem o centro de origem de cada planta amostrada e, então, comparei se os locais onde as plantas foram amostradas estavam dentro dos seus respectivos centro de origem. Devido às dimensões do Brasil e dos E.U.A. eu analisei o status das plantas numa escala de estado (considerando o estado onde a espécie é nativa e o estado adjacente como área nativa de uma dada espécie).

Análises de dados

Para determinar se as moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas são mais generalistas do que aquelas encontradas sobre plantas nativas, primeiro eu separei as moscas-das-frutas encontradas em todas as comunidades em dois grupos: consumidoras exclusivamente de plantas nativas e consumidoras de plantas nativas (exclusivamente ou não). Então eu usei a lista resultante da segunda busca (registros de interações de moscas-das-frutas e suas plantas hospedeiras ao longo das Américas) para quantificar o quão generalista é cada espécie de mosca-das-frutas amostrada nas comunidades, através do número de espécies de plantas hospedeiras usadas por elas e dos seus Índices de Especialização Relativa (IER). Para elaborar o IER, eu primeiro

geramos o Índice de Especialização (IE) de cada espécie de mosca-das-frutas quantificando o número de espécies, gêneros, famílias e ordens de plantas hospedeiras usadas por cada uma das espécies, com cada nível taxonômico multiplicado por um peso (de um a quatro), crescendo do nível de espécies até ordens. Para evitar uma interpretação vaga dos resultados encontrados, eu avaliei o quanto cada espécie é generalista em relação à espécie mais generalista, dividindo cada IE pelo maior IE, gerando o IER. Então eu usei o teste Mann-Whitney para comparar a média dos valores de IER das espécies de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas nativas e sobre plantas exóticas.

Para avaliar a diferença da riqueza de moscas-das-frutas sobre plantas nativas e exóticas, eu calculei a riqueza média de moscas-das-frutas sobre plantas nativas e exóticas para cada comunidade amostrada. Então usamos o teste Wilcoxon Signed-Rank para calcular o quanto as diferenças entre cada par de valores é diferente de zero.

Eu também avaliamos se as espécies de mosca-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas são um subconjunto das encontradas sobre plantas nativas. Para testar isso, eu primeiramente separei para análises apenas as comunidades com pelo menos três espécies de plantas em cada status (nativa e exótica). Para cada comunidade, eu medi a porcentagem de espécies de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas que também é encontrada sobre plantas nativas, e então calculamos a média dessas porcentagens encontradas em cada comunidade. Eu também gerei um modelo nulo, onde as interações de cada mosca-das-frutas foram aleatorizadas entre as plantas da comunidade, respeitando o número de interações por espécie de mosca-das-frutas, e repetimos esse procedimento em cada comunidade, para identificar ao fim a porcentagem média de espécies de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas que também são encontradas sobre plantas nativas quando essas interações são

determinadas pelo acaso. Eu repeti essas aleatorizações 10.000 vezes para cada comunidade e registramos cada porcentagem média. Ao fim avaliamos quantas vezes os valores de porcentagem média gerados nas aleatorizações são menores do que o observado.

RESULTADOS

Eu encontrei 21 comunidades de plantas utilizadas por moscas-das-frutas em minhas buscas, sendo 17 delas no Brasil e quatro no México. A riqueza total de moscas-das-frutas nessas comunidades foi de 32 espécies, com riquezas locais variando de quatro a 14 espécies. A riqueza total de plantas de 108 espécies, com riquezas locais variando de cinco a 28 espécies. Entre as espécies de moscas-das-frutas usadas em nas análises, apenas duas não pertencem ao gênero *Anastrepha* (*Ceratitis capitata* e *Toxotrypana curvicauda*). *Ceratitis capitata* foi a única espécie não americana estudada e, é uma das espécies de moscas-das-frutas mais generalistas.

Das 32 espécies de moscas-das-frutas encontradas em nas 21 comunidades, 13 são capazes de consumir espécies de plantas exóticas e 19 usam apenas plantas nativas em sua dieta. Essas 32 espécies de moscas-das-frutas possuem 123 espécies de plantas hospedeiras, que pertencem a 62 gêneros, 30 famílias e 15 ordens ao longo de países americanos. As espécies de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas são majoritariamente generalistas, consumindo em média aproximadamente dois gêneros e seis famílias de plantas hospedeiras. Em contraste, as espécies de moscas-das-frutas encontradas exclusivamente sobre plantas nativas são mais especializadas, com aproximadamente 74% delas consumindo apenas um gênero de planta. Moscas-das-frutas usando plantas hospedeiras exóticas foram registradas em um maior número de espécies de plantas (Fig. 1a; Mann-Whitney test, $Z = 2.360$, $p = 0.018$) e mostraram

maiores valores de IER (Fig. 1b; $Z = 2.360$, $p = 0.018$). Tais diferenças traduziram em espécies de plantas exóticas sendo usadas por espécies de moscas-das-frutas que também podem ser encontradas sobre algumas espécies de plantas nativas de diferentes linhagens filogenéticas, mas não por moscas-das-frutas especializadas.

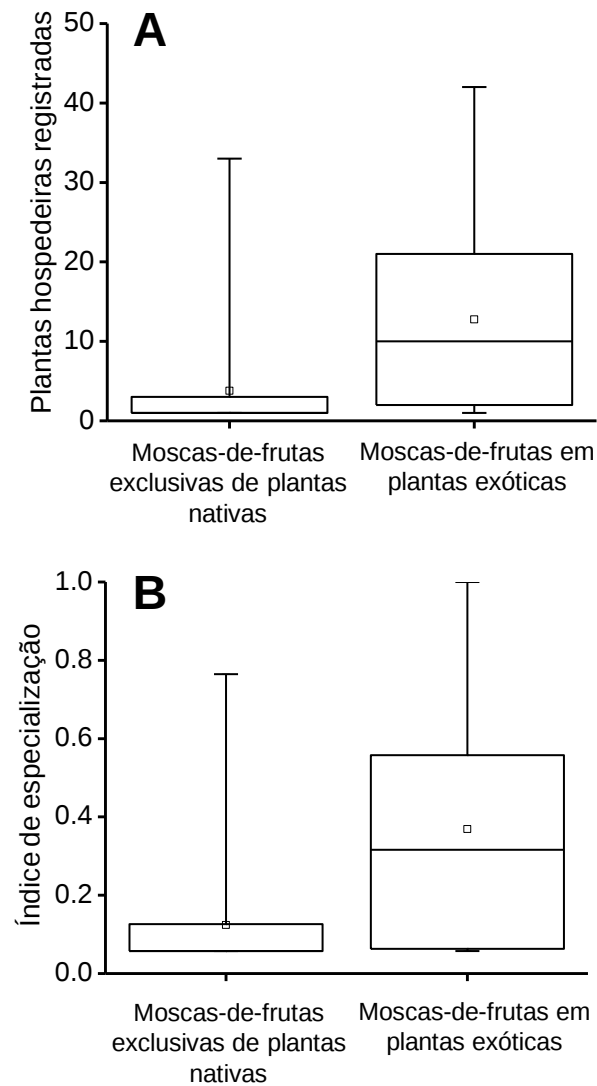


Figura 1. Amplitude de dieta medida em termos de riqueza de plantas hospedeiras (A) e índice de especialização (B) para as moscas-das-frutas em plantas registradas nas regiões Neotropical e Neártica. As caixas indicam o primeiro, segundo e terceiro percentis dos valores. As barras verticais indicam os valores máximos e mínimos.

Uma das 21 comunidades não teve espécies de plantas exóticas, então a comparação de riquezas de moscas-das-frutas sobre plantas nativas e exóticas foi realizada usando 20 comunidades. Diferente do previsto, eu encontrei que, controlando a dependência do local, a riqueza média de moscas-das-frutas sobre plantas nativas não é diferente da riqueza média de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas (Wilcoxon Signed-Rank Test: $Z = 0.523$, $p = 0.601$).

Na escala entre localidades, quase 70% das espécies de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas exóticas também foram encontradas sobre pelo menos uma espécie de planta nativa. Contudo, quando analisei dentro de cada uma das nove comunidades com pelo menos três espécies de plantas nativas e exóticas, eu encontrei que a composição de espécies de moscas-das-frutas sobre plantas hospedeiras não é guiada pelo status biogeográfico das plantas, mas sim pelo acaso (Porcentagem Média = 0.73; Teste de Permutação: $p = 0.376$). Então, as espécies de moscas-das-frutas encontradas sobre plantas hospedeiras exóticas não são um subconjunto das encontradas sobre nativas em uma escala local, mas elas usam plantas nativas de outros locais.

DISCUSSÃO

Os resultados mostram que plantas exóticas realmente têm espécies de herbívoros mais generalistas do que plantas nativas. Isso sugere que as espécies de herbívoros generalistas já possuem atributos para consumir um amplo *range* de recursos, o que torna as espécies de plantas exóticas um recurso não tão diferente daqueles usados pelos herbívoros. Esse raciocínio é intuitivo, mas pouco testado. Então os resultados validam parcialmente as hipóteses que têm como pressuposto o fato de que a fauna de herbívoros sobre espécies de plantas exóticas são mais generalistas do que os encontrados sobre plantas nativas, como Hipótese da Liberação de Inimigos e

Hipótese da Resistência Biótica.

Alguns estudos também encontraram que espécies de herbívoros generalistas são os principais herbívoros encontrados sobre plantas exóticas (Memmott et al., 2000; Brändle et al., 2008), no entanto eles podem ter falhado na análise do nível de especialização dos herbívoros. Reconhecendo que insetos herbívoros tendem a ser especialistas em níveis taxonômicos acima de espécie, eu desenvolvi um índice que considera tanto quantidade quanto a amplitude taxonômica para determinar quão especializada é cada espécie de herbívoro encontrado sobre plantas nativas e exóticas.

É bem aceito que, de modo geral, herbívoros são mais generalistas do que especialistas, contrariando o que era pensado (Novotny et al., 2002), no entanto moscas-das-frutas têm uma alta especificidade à planta hospedeira (Novotny et al., 2005). Essa alta especificidade foi encontrada sobre uma floresta da Nova Guiné, sugerindo que a alta especificidade também encontrada por mim para moscas-das-frutas encontradas sobre plantas nativas é um padrão comum nesse grupo. A explicação para relações específicas entre moscas-das-frutas e plantas hospedeiras é que esses herbívoros usam plantas não apenas como recurso alimentar, mas também dependem delas para atividades como a cópula (Sallabanks & Courtney, 1992).

Determinar a especificidade de herbívoros com relação ao uso de plantas hospedeiras pode contribuir para identificar determinantes ecológicos de riqueza de organismos e para avanços nas estimativas local e global de diversidade (Ødegaard et al., 2005; Novotny et al., 2005). A adição do status biogeográfico das plantas na análise de especificidade alimentar de herbívoros à planta hospedeira, pode resultar em melhoras nas estimativas de diversidade e predição de determinantes de riquezas, além de contribuir para o entendimento de padrões e processos de invasões biológicas.

Ao longo das 21 comunidades estudadas, a riqueza máxima de espécies de

moscas-das-frutas registrada foi 14, quase metade das 29 espécies encontradas em uma floresta da Nova Guiné (Novotny et al., 2005). No entanto a riqueza de espécies de plantas hospedeiras amostradas em Nova Guiné também foi maior do que a encontrada nas comunidades usadas por mim. Então eu medi a riqueza média de moscas-das-frutas por espécie de planta hospedeira, e o valor mais alto de um estudo usado por mim foi 1,8 e a média desses valores entre as 21 comunidades foi 0,79 espécies por planta, enquanto esse valor na floresta da Nova Guiné foi 0,97. Essa diferença é compreensível, porque o estudo da Nova Guiné foi realizado em ambiente conservado, enquanto meus estudos variaram no nível de antropização desde pomares a florestas nativas.

Eu espero que o número de espécies de herbívoros capazes de consumir um recurso pouco comum (plantas exóticas) seja menor do que o número de espécies que se alimentam sobre plantas com as quais eles são familiarizados. Entretanto eu não encontrei diferenças entre as riquezas de espécies de herbívoros sobre plantas nativas e exóticas. A causa plantas exóticas não terem uma fauna de herbívoros menos rica do que plantas nativas pode estar no tempo de convivência de herbívoros nativos e as plantas exóticas. Ao longo do tempo, mais espécies de herbívoros se tornam capazes de consumir plantas exóticas, fazendo com que a maior riqueza de herbívoros sobre plantas nativas do que em exóticas seja um padrão temporário (Brändle et al., 2008). Então, como várias das plantas amostradas nos estudos usados nesse trabalho são consideradas plantas naturalizadas (i.e. *Psidium guajava* e *Mangifera indica*) e outras têm um longo tempo de cultivo no local onde foram amostradas, muitas das espécies de moscas-das-frutas encontradas podem ser capazes de consumir igualmente espécies de plantas exóticas e nativas.

Provavelmente os determinantes de riqueza de espécies de herbívoros mais aceitos são riqueza de plantas e condições ambientais (Axmacher et al., 2009; Basset et

al., 2012), entretanto quando eu usei a riqueza média de moscas-das-frutas por hospedeira e um teste não paramétrico equivalente ao teste t pareado, eu controlei os efeitos dessas variáveis. Outros estudos também mostram que relação filogenética entre plantas hospedeiras também determina a riqueza de herbívoros (Dinnage et al., 2012; Pellissier et al., 2013), e eu não controlei esse aspecto da diversidade da planta hospedeira. Então, se plantas exóticas não são tão incomuns para herbívoros locais e têm uma diversidade filogenética maior do que plantas nativas, a riqueza de herbívoros pode ser maior em plantas exóticas do que em nativas.

Como eu foquei em herbívoros nativos, eu esperava que, pelo fato de uma planta ser exótica, apenas um subgrupo das espécies de herbívoros encontrados sobre plantas nativas teria atributos que os permitisse usar uma planta exótica. Numa escala regional, eu realmente encontrei esse padrão, com 29 espécies de herbívoros encontradas sobre plantas nativas e 13 sobre plantas exóticas, sendo nove dessas espécies encontradas tanto sobre plantas nativas quanto sobre plantas exóticas. Isso indica que muitas das espécies de herbívoros encontradas sobre plantas exóticas de um local podem usar plantas nativas de outro local, o que é possível graças à ampla distribuição dos herbívoros estudados. Saber que espécies de herbívoros encontrados sobre uma planta exótica em um local podem usar plantas nativas de outros lugares sugere que, devido ao critério de amostragem dos estudos usados por mim (eles não estabeleciam uma área e coletavam informações de todas as plantas prese, mas estabeleciam *a priori*, dentro de determinado local, quais espécies de plantas seriam amostradas), essas espécies de herbívoros encontrados sobre plantas exóticas podem estar usando outras espécies de plantas nativas até do mesmo local, e essas espécies nativas não terem sido incluídas na amostra.

Quando analisado dentro das nove comunidades, o fator determinante da

similaridade entre plantas nativas e exóticas não foi o status biogeográfico da planta, mas sim o acaso. As principais explicações para plantas exóticas não terem uma fauna de herbívoros parecida com a fauna encontrada sobre plantas nativas seriam: as espécies de herbívoros encontrados sobre plantas nativas passaram a utilizar as plantas exóticas e, então, se especializaram no uso daqueles recursos; ou são herbívoros especialistas no uso daquela espécie de planta que foram introduzidos no novo ambiente junto com as plantas exóticas. Nenhum dos processos citados acima faz sentido aqui, primeiro, porque, com exceção de *C. capitata*, todas as moscas das frutas são americanas, segundo, porque a análise na escala entre locais mostrou que muitas das espécies de moscas das frutas usam pelo menos uma espécie de planta nativa. Esses processos citados seriam para justificar uma possível alta dissimilaridade entre fauna de herbívoros encontrados sobre plantas nativas e exóticas. Mas o que eu encontrei foi ausência de relação entre composição de herbívoros e status biogeográfico da planta em uma escala local. Isso é improvável, principalmente depois de ter sido entre locais existe essa relação. Então, mais uma vez, eu atribuí esse resultado ao critério de amostragem adotado pelos autores dos estudos que utilizamos, já que plantas nativas amostradas em um trabalho podem estar nos locais de outros trabalhos e não terem sido amostradas.

CONCLUSÃO

Quando eu mostrei que espécies de herbívoros encontrados sobre plantas nativas tendem a ser mais especialistas que os encontrados sobre plantas exóticas, eu sugeri que a perda de espécies de plantas pode ter efeitos em níveis tróficos superiores. Eu encontrei também que provavelmente a fauna de herbívoros encontrada sobre plantas exóticas é composta por espécies de herbívoros que conseguem ampliar sua dieta, sendo raras as espécies especializadas em consumir apenas plantas exóticas. Esse resultado

mostra que o efeito da perda de espécies de plantas nativas sobre a riqueza de herbívoros pode ser pior do que a perda de plantas exóticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bernays EA & Chapman RF (1994) Host-plant selection by phytophagous insects. p. 312. New York: Chapman & Hall.
- Bisby FA, Roskov YR, Orrell TM, Nicolson D, Paglinawan LE, Bailly N, Kirk PM, Bourgoin T, Baillargeon G., eds (2009) Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2009 Annual Checklist. Digital resource at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2009/. Species 2000: Reading, UK.
- Axmacher JC, Brehm G, Hemp A, Tünte H, Lyaruu HVM, Müller-Hohenstein K & Fiedler K (2009) Determinants of diversity in afrotropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *Journal of Biogeography* 36:337–349.
- Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Guilhaumon F, Missa O, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Schmidl J, Tishechkin AK, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc H-P, Bail J, Barrios H, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Duarte da Rocha W, De Bakker D, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Miller SE, Gama de Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L & Leponce M (2012) Arthropod diversity in a tropical forest. *Science* 338:1481–1484.
- Brändle M, Kühn I, Klotz S, Belle C & Brandl R (2008) Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host. *Diversity and Distributions* 14:905–912.
- Carvalho LG, Barbosa ERM & Memmott J (2008) Pollinator networks, alien species and the conservation of rare plants: *Trinia glauca* as a case study. *Journal of Applied Ecology* 45:1419–1427.
- Dinnage R, Cadotte MW, Haddad NM, Crutsinger GM, Tilman D & Hooper D (2012) Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. (D Hooper, Ed by .). *Ecology letters* 15:1308–1317.
- Ehrlich P & Raven P (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18:586–608.
- Goodenough a. E (2010) Are the ecological impacts of alien species misrepresented? A review of the “native good, alien bad” philosophy. *Community Ecology* 11:13–21.

- 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.
- IUCN (World Conservation Union) (1999) IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species*, 31 – 32, 28–42
- Keane R & Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17:164–170.
- Lodge D (1993) Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8:133–137.
- Lodge DM & Shrader-Frechette K (2003) Nonindigenous Species: Ecological Explanation, Environmental Ethics, and Public Policy. *Conservation Biology* 17:31–37.
- Memmott J, Fowler S V, Paynter Q, Sheppard AW & Syrett P (2000) The invertebrate fauna on broom, *Cytisus scoparius*, in two native and two exotic habitats. *Acta Oecologica* 21:213–222.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L & Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416:841–844.
- Novotny V, Clarke AR, 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.
- Ødegaard F, Diserud OH & Østbye K (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. *Ecology letters* 8:612–617.
- Pellissier L, Ndiribe C, Dubuis A, Pradervand J-N, Salamin N, Guisan A & Rasmann S (2013) Turnover of plant lineages shapes herbivore phylogenetic beta diversity along ecological gradients. *Ecology letters* 16:600–8.
- Perre P, Loyola RD, Lewinsohn TM & Almeida-Neto M (2011) Insects on urban plants: contrasting the flower head feeding assemblages on native and exotic hosts. *Urban Ecosystems* 14:711–722.
- Ronchi-Teles B, Dutra VS, Tregue Costa AP, Aguiar-Menezes EDL, Araujo Mesquita AC & Silva JG (2011) Natural Host Plants and Native Parasitoids Associated with *Anastrepha pulchra* and Other *Anastrepha* Species (Diptera: Tephritidae) in Central Amazon, Brazil. *Florida Entomologist* 94:347–349.
- Sallabanks R & Courtney SP (1992) Frugivory, seed predation, and insect-vertebrate interactions. *Annual review of entomology* 37:377–400.
- Simberloff D, Martin J-L, Genovesi P, Maris V, Wardle D a, Aronson J, Courchamp F, Galil B, García-Berthou E, Pascal M, Pyšek P, Sousa R, Tabacchi E & Vilà M

(2013) Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution* 28:58–66.

The Plant List (2010). Version 1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January).

Wilson AJ, Schutze M, Elmouttie D & Clarke AR (2012) Are insect frugivores always plant pests? The impact of fruit fly (Diptera: Tephritidae) larvae on host plant fitness. *Arthropod-Plant Interactions* 6:635–647.

Uchôa MA (2012) Fruit Flies (Diptera: Tephritoidea): Biology, Host Plants, Natural Enemies, and the Implications to Their Natural Control, Integrated Pest Management and Pest Control - Current and Future Tactics, Dr. Sonia Soloneski (Eds).

CONCLUSÕES GERAIS

- Além de fatores climáticos e históricos, diversidade de espécies em um dado grupo é influenciada pela dependência do organismo em relação a grupos de outros níveis tróficos.
- A extensão que a diversidade em um nível trófico influencia a diversidade de níveis tróficos superiores é regulada pela quantidade de história evolutiva partilhada entre eles.
- Diferentes características de um nível trófico podem influenciar níveis tróficos acima de maneira direta ou indireta.
- Não só a riqueza, mas a composição de espécies de um grupo também pode estar relacionada a características de organismos de nível trófico diferente.