



MOSCAS- -DAS-FRUTAS NO BRASIL

CONHECIMENTO
BÁSICO E APLICADO

ROBERTO A. ZUCCHI
ALDO MALAVASI
RICARDO ADAIME
DORI EDSON NAVA



Fealq

VOLUME I

Catálogo na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA - DIBD/ESALQ/USP

Moscas-das-frutas no Brasil: conhecimento básico e aplicado; v.1 / edição de Roberto Antonio Zucchi ...[et al.]. - - Piracicaba : FEALQ, 2023.
549 p. : il.

ISBN: 978-65-89722-12-0

1. *Anastrepha* 2. Controle integrado 3. Mosca-das-frutas - Brasil 4. Plantas hospedeiras
I. Zucchi, R. A., ed. II. Malavasi, A., ed. III. Adaime, R., ed. IV. Nava, D. E., ed. V. Título

CDD 632.774

CAPÍTULO 11.....

Comportamento das moscas-das-frutas

Vanessa Simões Dias

Iara Sordi Joachim Bravo

Beatriz Aguiar Jordão Paranhos

Introdução

A notável diversidade de espécies de moscas-das-frutas reflete o potencial adaptativo desse grupo de insetos capaz de habitar diversos ambientes e explorar um número variado de hospedeiros. Como consequência dessas adaptações a diferentes nichos ecológicos, os tefritídeos apresentam não apenas diferenças morfológicas, mas também distinções comportamentais que podem variar drasticamente até mesmo entre espécies filogeneticamente relacionadas. Por exemplo, enquanto que os machos da espécie monófaga *Anastrepha bistrigata* não cortejam suas parceiras e forçam a cópula ao encontrá-las nos frutos (Morgante *et al* 1993), os machos da espécie oligófaga *A. striata* exibem um comportamento sexual extremamente complexo caracterizado pela exibição de sinais químicos e sonoros que são seguidos pelo oferecimento de um presente nupcial à fêmea por trofalaxia (Aluja *et al* 1993, 2001, Pérez-Staples & Aluja 2004, Trassato *et al* 2016). Note-se que apesar dessas diferenças comportamentais extremas, *A. bistrigata* é considerado o táxon irmão de *A. striata* (i.e., partilham do mesmo ancestral comum) dentro do grupo “*striata*” (McPherson *et al* 2000). As pesquisas científicas que visam entender a complexidade comportamental de moscas-das-frutas como *A. striata*, assim como a de qualquer outro organismo, baseiam-se em métodos científicos fundamentados na teoria da evolução e na genética (Matthews & Matthews 2010). É exatamente com base nessas disciplinas que podemos explicar a variação comportamental observada entre as diferentes espécies de tefritídeos encontradas no Brasil, seja essa variação associada a exibição de sinais sexuais pelos machos ou relacionada a escolha de hospedeiros pelas fêmeas.

Neste capítulo são abordados os principais aspectos comportamentais das espécies de moscas-das-frutas presentes no Brasil, sejam elas nativas ou invasoras. Especificamente, alguns detalhes do comportamento sexual, de oviposição e de dispersão são discutidos com o suporte de diversos exemplos. Ao final do capítulo são feitas algumas recomendações de tópicos que precisam ser explorados para garantir o melhor entendimento sobre o comportamento das moscas-das-frutas e a continuação desse campo de pesquisa no Brasil.

Estudo científico do comportamento

Em linhas gerais, comportamento pode ser definido como qualquer resposta internamente coordenada de organismos vivos a estímulos internos e/ou externos (Levitis *et al* 2009). O estudo multidisciplinar do comportamento é o pilar base da Biologia Comportamental, uma ciência formalmente

delimitada há mais de 50 anos por Niko Tinbergen. Foi em virtude das contribuições de Tinbergen e outros cientistas (e.g., von Frisch, Lorenz) que o comportamento passou a ser estudado cientificamente como um traço biológico sujeito a mecanismos e processos evolucionários como outro qualquer (Strassmann 2014). Especificamente, a insistência de Tinbergen pela definição clara da pergunta a ser feita e das potenciais respostas que podem ser obtidas em estudos comportamentais deixou um legado que ainda exerce muita influência na Biologia Comportamental contemporânea (Dawkins 2014). Segundo Tinbergen (1963), os problemas relacionados ao comportamento animal podem ser explicados por quatro categorias de análise que envolvem mecanismos casuais (regulação), valor adaptativo (*fitness* ou sobrevivência e reprodução), ontogênese (desenvolvimento) e evolução (Bateson & Laland 2013, Taborsky 2014 para revisão). Dependendo do problema abordado, os estudos de comportamento animal podem ser classificados como estudos das causas proximais (regulação e desenvolvimento) ou estudos das causas distais (*fitness* e evolução) (Tinbergen 1963, Taborsky 2014).

Muitos tipos de comportamento observados nas espécies atuais de moscas-das-frutas foram, em última instância, evolutivamente selecionados devido às vantagens relacionadas a sobrevivência e/ou reprodução dos indivíduos que os exibiam e que os exibem. As mudanças evolutivas em um determinado comportamento animal, como em qualquer outra característica, podem ocorrer se três condições forem satisfeitas: (I) variação no comportamento entre os membros de uma espécie, (II) sucesso reprodutivo diferencial de indivíduos que apresentam o comportamento em questão e (III) hereditariedade desse comportamento (Alcock 2013). Além da seleção natural, o comportamento animal também pode evoluir através de outros mecanismos como deriva gênica, migração (fluxo genético) e mutação.

Importância prática dos estudos de comportamento

O entendimento sobre o comportamento das moscas-das-frutas é relevante não apenas em termos teóricos, mas também em termos práticos. Conhecer as estratégias comportamentais que afetam a sobrevivência e a reprodução dos tefritídeos contribui para o desenvolvimento e aprimoramento de estratégias eficazes de manejo (Benelli *et al* 2014a). Por exemplo, o conhecimento sobre as necessidades nutricionais e o comportamento alimentar das moscas-das-frutas possibilitou o desenvolvimento de iscas tóxicas eficientes no controle de *A. fraterculus* (*lato sensu*) (Harter *et al* 2015), *A. obliqua*, *Bactrocera carambolae* (Midgarden *et al* 2016) e *Ceratitidis capitata* (Burns *et al* 2001, McQuate *et al* 2005, Baronio *et al* 2018), sendo que as opções de tratamento com espinosade ou, de forma mais restrita, deltametrina são as únicas atualmente permitidas no Brasil para o manejo de pragas em várias frutíferas (AGROFIT 2019). No geral, as iscas tóxicas combinam recursos alimentares, como proteína hidrolisada e melão de cana, com inseticidas, preferencialmente os mais seletivos (Vargas *et al* 2002), que podem matar os insetos por contato ou ingestão.

Além disso, o conhecimento sobre o comportamento reprodutivo das moscas-das-frutas permitiu o desenvolvimento de outras estratégias eficazes no controle de pragas como, por exemplo, a técnica do inseto estéril (TIE). A TIE é uma estratégia de manejo integrado de pragas em grandes áreas (Vreysen *et al* 2006) que visa controlar gradativamente a população da espécie praga por meio da liberação massal de insetos esterilizados com irradiação ionizante para que os machos estéreis possam competir com os machos selvagens pelo acasalamento com as fêmeas selvagens no campo (Knipling 1955, Dyck *et al* 2021). Logo, o conhecimento sobre o comportamento de acasalamento dos machos e as preferências sexuais das fêmeas de moscas-das-frutas é essencial para assegurar a

competitividade sexual dos insetos estéreis liberados no campo e, assim, garantir o sucesso da TIE (Hendrichs *et al* 2002, Pereira *et al* 2013). No Brasil, a TIE tem grande potencial para ser aplicada para *C. capitata* no Vale do São Francisco (Paranhos *et al* 2010) e *A. fraterculus* (morfortipo Brasileiro-1) no Rio Grande do Sul (Kovaleski *et al* 2014).

Comportamento sexual

A diversidade de comportamentos sexuais observada entre os tefritídeos, como o chamamento de fêmeas via emissão de feromônio sexual nos *leks* ou a defesa de recursos por meio da guarda do fruto realizados por machos, pode ser compreendida através dos mecanismos de seleção sexual propostos originalmente por Darwin. Foram as contribuições darwinianas que possibilitaram o amplo reconhecimento da seleção sexual como a principal teoria científica que explica o sucesso reprodutivo diferencial de um organismo resultante da competição por parceiros sexuais (Andersson & Simmons 2006, Jones & Ratterman 2009). Seja através das lutas entre os machos nos *leks* ou da escolha da fêmea por parceiros sexuais, as moscas-das-frutas constituem excelentes modelos no estudo da evolução de características sexuais mediante os mecanismos de seleção sexual. Independente do sexo, a estratégia reprodutiva aplicada pelas diferentes espécies de tefritídeos visa aumentar o sucesso reprodutivo de cada indivíduo. Por exemplo, fêmeas que selecionam melhor os frutos para a oviposição têm prole com maior taxa de sobrevivência (Joachim-Bravo *et al* 2001a), enquanto que machos que exibem sinais sexuais complexos e energeticamente custosos têm maior sucesso de acasalamento (Yuval *et al* 1998, Kaspi *et al* 2000).

De modo geral, o estudo empírico da seleção sexual pré e pós-copulatória sofreu grandes avanços não apenas com o rigor nos testes relacionados com a competição agressiva, escolha de parceiro, competição de esperma e conflito sexual, mas também com a introdução de análises moleculares e genômicas que possibilitaram a caracterização detalhada dos genes envolvidos nesses mecanismos (Andersson & Simmons 2006, Kuijper *et al* 2012). Muitas dessas abordagens de estudos ainda não foram aplicadas em estudos do comportamento sexual de moscas-das-frutas, fato que destaca a necessidade de futuras pesquisas que abordem os diversos mecanismos de seleção sexual pré e pós-copulatórias usando espécies de tefritídeos não apenas do Brasil, mas de todo o mundo.

Segundo Díaz-Fleischer & Aluja (2000), as pesquisas contemporâneas relacionadas ao comportamento sexual de tefritídeos focam em quatro áreas de concentração: (a) comportamento pré-copulatório, geralmente relacionado aos sistemas de acasalamentos dos tefritídeos; (b) comportamento de acasalamento, principalmente aquele relacionado ao cortejo de parceiros sexuais; (c) escolha de parceiro, particularmente referentes aos fatores que influenciam a preferência sexual das fêmeas; e (d) sucesso de acasalamento, incluindo os aspectos pós-copulatórios da escolha da fêmea (e.g., escolha críptica da fêmea) e competição dos machos (e.g., competição de esperma). Nas seções seguintes, alguns desses aspectos são explorados em relação às principais espécies de moscas-das-frutas presentes no Brasil.

Sistemas de acasalamento

O conjunto de estratégias comportamentais utilizada por organismos na obtenção de parceiros sexuais é definido como sistema de acasalamento (Emlen & Oring 1977). De modo geral, o sistema de acasalamento de uma espécie engloba o número de parceiros obtidos, a forma de aquisição de

parceiros, o tipo de relacionamento estabelecido com esses parceiros, assim como o nível de cuidado parental oferecido por cada sexo. Nas moscas-das-frutas, machos e fêmeas geralmente acasalam com múltiplos parceiros sexuais (Whittier & Shelly 1993, De Lima *et al* 1994, Bonizzoni *et al* 2002, 2006, Pérez-Staples *et al* 2008). Enquanto os machos de moscas-das-frutas não exibem nenhuma forma de cuidado parental, as fêmeas oferecem um cuidado parental mínimo através da seleção de frutos de boa qualidade para o pleno desenvolvimento da sua prole (Joachim-Bravo *et al* 2001a, Díaz-Fleischer & Aluja 2003a), comportamento que maximiza o seu sucesso reprodutivo. Em relação à aquisição de parceiros sexuais, duas estratégias de acasalamento são reconhecidas para as espécies de tefritídeos até então estudadas: *lek* e defesa de recurso (Bateman 1972, Prokopy 1980; Sivinski & Burk 1989, Sivinski *et al* 2000) (Tabela 1).

Leks

São agregações de machos em arenas exclusivamente formadas com o objetivo de atrair fêmeas receptivas para o acasalamento (Emlen & Oring 1977, Höglund & Alatalo, 1995). No geral, os *leks* possuem quatro características essenciais: (1) ausência de cuidado parental dos machos; (2) organização espacial dos machos em arenas com o objetivo exclusivo de acasalar com fêmeas visitantes; (3) ausência de recursos requeridos pelas fêmeas, com exceção dos próprios machos; e (4) livre escolha de parceiros sexuais pelas fêmeas (Bradbury 1981).

Operacionalmente, o *lek* de moscas-das-frutas pode ser definido por critérios específicos, muitas vezes arbitrários, que variam a depender da espécie ou da delimitação espacial dada pelo observador (Shelly 2018). Por exemplo, alguns autores definem o *lek* de *C. capitata* como uma agregação de pelo menos três machos que chamam as fêmeas simultaneamente através da emissão de feromônio sexual, a partir de folhas adjacentes, estando eles separados por uma distância máxima de 15 a 30 cm (Prokopy & Hendrichs 1979, Hendrichs & Hendrichs 1990). Uma delimitação semelhante foi utilizada para definir o *lek* de *A. obliqua* (Aluja & Birke 1993) e *A. fraterculus* (Segura *et al* 2007). Todavia, outros autores não delimitam o *lek* de moscas-das-frutas a uma região específica da copa da planta. Por exemplo, o *lek* de *C. capitata* foi definido por outros autores como uma agregação de pelo menos dois machos que realizam o chamamento das fêmeas através da emissão de feromônio sexual dentro dos limites de uma planta inteira (Whittier *et al* 1992, Shelly *et al* 1994, Shelly & Whittier 1995). Diante das diferenças na definição operacional do *lek* de *C. capitata*, Field *et al* (2002) sugerem uma classificação baseada em duas escalas espaciais distintas, a saber: *leks* de pequena escala e *leks* de larga escala. Brevemente, os *leks* de pequena escala são definidos como agrupamentos de machos que chamam as fêmeas simultaneamente através da liberação de feromônio sexual numa região específica da copa da planta, enquanto que os *leks* de larga escala são definidos como um agrupamento de machos que chamam as fêmeas na copa de uma planta inteira. O número de machos que participam dos *leks*, sejam eles de pequena ou larga escala, é muito variado. Em condições artificiais, a preferência da fêmea por *leks* com grandes números de machos parece depender da espécie avaliada (Shelly 2001). Em condições naturais, *leks* com um número muito grande de machos podem ser desvantajosos pelo aumento do risco de predação por vespas, louva-a-deus, aracnídeos ou vertebrados (Burk 1982, Hendrichs & Hendrichs 1990, Hendrichs *et al* 1994, Hendrichs & Hendrichs 1998, Rao & Diaz-Fleischer 2012, Dor *et al* 2014). Muitas vezes o habitat usado por esses predadores se sobrepõe ao ambiente utilizado pelos tefritídeos para formação de *lek*.

Tabela 1 Estratégias de acasalamento utilizadas por moscas-das-frutas presentes no Brasil

Espécies	Estratégias de acasalamento		Referências
	Lek	Defesa de recurso	
<i>A. alveata</i>	x		Aluja <i>et al</i> 2000
<i>A. bezzii</i>	x ^a		Aluja <i>et al</i> 2000
<i>A. bistrigata</i>		x	Selivon 1991, Morgante <i>et al</i> 1993
<i>A. distincta</i>	x		Aluja <i>et al</i> 2000
<i>A. fraterculus</i>	x		Malavasi <i>et al</i> 1983, Morgante <i>et al</i> 1983, Segura <i>et al</i> 2007
<i>A. grandis</i>	x		Silva & Malavasi 1993 ^b
<i>A. hamata</i>	x ^a		Aluja <i>et al</i> 2000
<i>A. leptozona</i>	x		Aluja <i>et al</i> 2000 <i>al</i> 1989, Aluja & Birke 1993
<i>A. pseudoparallela</i>	x		Polloni & Da Silva 1986
<i>A. serpentina</i>	x		Aluja <i>et al</i> 1989, Castrejón-Gómez <i>et al</i> 2007
<i>A. sororcula</i>	x		Silva <i>et al</i> 1985 ^b , Facholi-Bemdassolli & Uchôa-Fernandes 2006 ^b
<i>A. striata</i>	x ^c		Selivon 1991, Aluja <i>et al</i> 1993, Trassato <i>et al</i> 2016 ^b
<i>A. zenilidae</i>	x		Almeida <i>et al</i> 2011 ^b , 2013 ^b
<i>B. carambolae</i>	x		Wee & Tan 2005 ^b
<i>C. capitata</i>	x	x ^d	Prokopy & Hendrichs 1979, Arita & Kaneshiro 1985, Warburg & Yuval 1997a, Eberhard 2000
<i>Rhagoletis spp.</i>		x ^e	Prokopy & Papaj 2000

^aEspécies aparentemente monófagas que adquirem parceiros sexuais através de leks (Aluja *et al* 2000).

^bInferências baseadas em estudos de laboratório.

^cForma intermediária de lek, cujos machos chamam as fêmeas sozinhas (Aluja *et al* 1993).

^dEstratégia de acasalamento alternativa (Prokopy & Hendrichs 1979, Warburg & Yuval 1997a).

^eInformação especulativa para espécies presentes no Brasil com base no padrão comportamental do gênero.

Independente da definição operacional utilizada, os machos de diferentes espécies de moscas-das-frutas possuem um comportamento sexual relativamente semelhante dentro dos *leks*. No geral, eles defendem territórios em folhas individuais de uma planta (Fig. 1a) e atraem as fêmeas através de um repertório comportamental complexo que é iniciado pelo comportamento de *lek* (Fig. 1b) e seguido pelo cortejo e cópula (Fig. 1c), caso a fêmea aceite o macho em questão (Morgante *et al* 1983, Malavasi *et al* 1983, Arita & Kaneshiro 1989, Segura *et al* 2007). Em *C. capitata*, o comportamento de *lek* de machos é caracterizado inicialmente pela ocupação e defesa de territórios constituídos por folhas individuais na planta, e posteriormente pelo chamamento através da emissão de feromônio sexual na face abaxial das folhas (Prokopy & Hendrichs 1979, Arita & Kaneshiro 1985, 1989). Durante a defesa de territórios, os machos de *C. capitata* se engajam em uma série de comportamentos agonísticos peculiares, tais como contato cabeça-a-cabeça, golpes laterais com a cabeça, contato direto com as pernas, movimentos alares bruscos e exibição da probóscide (Briceño *et al* 1999, Shelly 2000a, 2000b, Benelli 2015). Um comportamento de *lek* semelhante foi observado para machos da espécie nominal *A. fraterculus*, incluindo o chamamento de fêmeas através da emissão de feromônio sexual (Fig. 1b), geralmente abaixo das folhas ou pecíolos, e lutas entre indivíduos – ainda que em menor incidência comparado a *C. capitata* (Morgante *et al* 1983, Malavasi *et al* 1983, Segura *et al* 2007). Dentre todas as espécies do gênero *Anastrepha* estudadas até o momento, apenas *A. bistrigata* e *A. curvicauda* (anteriormente denominada *Toxotrypana curvicauda*, Norrbom *et al* 2018) não possuem um sistema de acasalamento baseado em *leks* (Morgante *et al* 1993).



Fig. 1. Comportamento de lek e acasalamento de *A. fraterculus* (morfotipo Brasileiro-1) sob condições seminaturais. (a) Lek com machos posicionados em diferentes "territórios" da planta. (b) Emissão de feromônio sexual pelo macho (note as glândulas pleurais distendidas no abdômen). (c) Cópula e comportamento copulatório caracterizado pela extensão da probóscide do macho sobre a cabeça da fêmea. Fotos de Vanessa S. Dias.

Apesar do *lek* ser uma estratégia de acasalamento semelhante entre as principais espécies de moscas-das-frutas, diferenças no horário de agregação, padrão de chamamento e cortejo são comuns entre elas. Enquanto os machos de *A. fraterculus* (morfotipo Brasileiro-1) realizam o comportamento de *lek* pela manhã (Malavasi *et al* 1983, Morgante *et al* 1983, De Lima *et al* 1994), as atividades sexuais dos machos de *A. obliqua* (Henning & Matioli 2006), *A. sororcula* (Facholi-Bendassolli & Uchôa-Fernandes 2006) e *A. zenildae* (Almeida *et al* 2011) ocorrem predominantemente pela tarde ou até o início da noite no caso dos machos de *A. grandis* (Silva & Malavasi 1993), *A. pseudoparallela* (Polloni & Da Silva 1986) e *A. striata* (Trassato *et al* 2016). Curiosamente, no caso de *A. obliqua*, há registro de variação populacional em relação ao comportamento de *lek*. Enquanto a população brasileira apresenta um pico de chamamento pela tarde (Facholi-Bendassolli &

Uchôa-Fernandes 2006), as populações mexicanas chamam majoritariamente pela manhã (Aluja *et al* 1989, 2000, Aluja & Birke 1993). No geral, a variação temporal do padrão de chamamento e acasalamento das moscas-das-frutas serve como o principal mecanismo pré-zigótico de isolamento reprodutivo entre espécies estreitamente relacionadas, principalmente no gênero *Anastrepha* (Aluja *et al* 1989, Selivon & Morgante 1997, Sivinski *et al* 2000, Roriz *et al* 2018a). Populações de *C. capitata* também podem diferir no padrão de chamamento (Diamantidis *et al* 2008), mesmo exibindo compatibilidade sexual completa (Cayol *et al* 2002). Neste caso, as diferenças no comportamento de *lek* observadas entre as populações de *C. capitata* podem estar mais relacionadas com a seleção artificial oriunda do processo de domesticação do que de mecanismos de seleção sexual (Briceño & Eberhard 1998, 2002a, Briceño *et al* 2002, Robinson *et al* 2002).

Em relação ao cortejo, o comportamento sexual exibido por machos de moscas-das-frutas varia em complexidade, sendo complexo e estereotipado em *C. capitata* (Briceño *et al* 1996, Yuval & Hendrichs 2000, Eberhard 2000, Briceño & Eberhard 2002a); complexo e variado nas espécies de *Anastrepha* (Aluja *et al* 2000), a exemplo da corte dos morfotipos do complexo *A. fraterculus* (Gomez-Cendra *et al* 2011, Dias *et al* 2016, Roriz *et al* 2017, Roriz *et al* 2018a, 2018b); e simples ou inexistente nas espécies do gênero *Bactrocera* (Shelly & Kaneshiro 1991, Wee & Tan 2005). Detalhes sobre os sinais químicos, acústicos e visuais utilizados pelos machos durante o cortejo estão descritos no item “Modo de comunicação sexual”.

A participação das moscas-das-frutas nos *leks* depende tanto da condição fisiológica dos indivíduos, quanto de fatores bióticos e abióticos. Dentre os machos que têm condições de formar *leks*, apenas uma minoria consegue atingir o sucesso reprodutivo dada a rigorosa escolha de parceiro feita pelas fêmeas (Arita & Kaneshiro 1985). A seletividade da fêmea de moscas-das-frutas pode ser exemplificada pela sua capacidade de distinguir sexualmente os machos que diferem em aspectos nutricionais, condições fisiológicas (e.g., estresse oxidativo), idade, simetria, tamanho, dentre outros (Silva-Neto *et al* 2009, Silva-Neto *et al* 2010, Silva-Neto *et al* 2012, Anjos-Duarte *et al* 2011a, 2011b, Roriz & Joachim-Bravo 2013, Almeida *et al* 2013, Aquino & Joachim-Bravo 2014, Souza *et al* 2015, Aquino *et al* 2016, Virginio *et al* 2017, Dias 2018, Teets *et al* 2019, Dias *et al* 2021 – ênfase dada aos estudos desenvolvidos por cientistas brasileiros). Em *C. capitata*, a condição nutricional dos machos, principalmente em relação aos níveis de carboidratos e proteínas, é um fator determinante para a formação de *leks* sob condições naturais (Warburg & Yuval 1997b, Yuval *et al* 1998, Kaspi *et al* 2000). Semelhantemente, a privação de proteína na dieta do adulto pode reduzir drasticamente a frequência de chamamento em *leks* e o sucesso de cópula dos machos de *A. obliqua*, *A. serpentina* e *A. striata* em gaiolas de campo (Aluja *et al* 2001). Dentre os fatores bióticos, o risco de predação parece exercer grande influência no comportamento de *lek* das moscas-das-frutas. Por exemplo, a vespa *Vespula germanica* pode se orientar espacialmente em direção a machos de *C. capitata* que emitem feromônio sexual e exibem outros sinais sexuais (e.g., sinais acústicos) dentro dos *leks* com o propósito de predá-los (Hendrichs *et al* 1994, Hendrichs & Hendrichs 1998). Fatores abióticos também podem influenciar a distribuição dos *leks* no campo, podendo inclusive contribuir para a estabilidade dos locais de agregação ao longo do tempo (Sivinski *et al* 2000, Shelly & Whittier 1995). Aparentemente, a escolha do local para formação de *lek* e o comportamento de cópula dos machos podem ser influenciados diretamente pela temperatura, umidade relativa, intensidade luminosa, velocidade e direção do vento (Polloni & Da Silva 1986, Arita & Kaneshiro 1989, Whittier *et al* 1992, Aluja & Birke 1993, De Lima *et al* 1994, Hendrichs & Hendrichs 1990, 1998, Díaz-Fleischer & Arredondo 2011). Além disso, o posicionamento dos machos dentro do *leks*

pode variar significativamente com as condições microclimáticas (Hendrichs & Hendrichs 1990, Kaspi & Yuval 1999a, Inskip *et al* 2021) e estrutura física da planta (Shelly & Whittier 1995, Kaspi & Yuval 1999b, Shelly & Kennelly 2007), fatores que em conjunto com o esforço de chamamento dos machos podem afetar a frequência de visitação de fêmeas sexualmente receptivas (Niyazi *et al* 2008). Revisões que abordam mais detalhes sobre os *leks* de moscas-das-frutas, incluindo seus aspectos evolutivos, podem ser encontradas em Sivinski & Burk (1989), Shelly & Whittier (1997), Sivinski *et al* (2000), Field *et al* (2002) e Shelly (2018).

Defesa de recurso ou guarda do fruto

No sistema de acasalamento baseado na defesa de recursos, os machos de moscas-das-frutas defendem (e.g., através de lutas) territórios nos frutos e forçam a cópula com fêmeas engajadas em atividades relacionadas ao comportamento de forrageamento e oviposição (Prokopy 1980, Messina & Subler 1995). Em muitas ocasiões, o macho chega após a fêmea, que já se encontra ovipositando no hospedeiro, e força a cópula através de uma abordagem traseira, comumente agressiva (Smith & Prokopy 1980, Morgante *et al* 1993). No geral, a defesa de recurso é adotada pelos machos de moscas-das-frutas quando os hospedeiros (recurso de oposição para fêmeas) estão agrupados de forma discreta e previsível (Prokopy 1980, Burk 1981).

Dentre as espécies de tefritídeos estudadas, apenas uma minoria utiliza a defesa de recurso como estratégia de acasalamento (Tabela 1). Talvez o grande risco de predação associado com esse comportamento seja um fator seletivo limitante para a ampliação da estratégia dentro do grupo. Geralmente, os machos de moscas-das-frutas que guardam o fruto estão sujeitos ao ataque de predadores atraídos por odores químicos liberados pelos hospedeiros, principalmente se estiverem danificados (Sivinski *et al* 2000). Dentre todas as espécies de *Anastrepha*, aparentemente apenas *A. bistrigata* e *A. curvicauda* (ver Norrbom *et al* 2018) utilizam a guarda do fruto como principal estratégia de acasalamento (Tabela 1). Segundo Selivon (1991) e Morgante *et al* (1993), as fêmeas de *A. bistrigata* não escolhem seus parceiros sexuais. Pelo contrário, elas são forçadas a acasalar com machos que estabelecem territórios nos frutos ou em regiões vizinhas a esses hospedeiros. No gênero *Rhagoletis*, o acasalamento acontece de forma exclusiva nas plantas hospedeiras, principalmente, através da defesa de recursos de oviposição (Prokopy & Papaj 2000). Em *R. pomonella*, espécie ausente no Brasil, os machos parecem ser atraídos por compostos químicos de curto alcance produzidos por coespecíficos (Prokopy & Bush 1973), podendo abordar fêmeas sexualmente receptivas de forma frontal nas folhas dos hospedeiros (Prokopy 1975, Opp *et al* 1996). Todavia, a grande maioria dos acasalamentos de *R. pomonella* acontece no fruto mediante coerção sexual (Smith & Prokopy 1980). Embora não haja estudos sobre o comportamento das espécies de *Rhagoletis* - *R. adusta*, *R. blanchardi*, *R. ferruginea* e *R. macquartii* (Foote 1981) no Brasil -, o padrão comportamental dessas espécies provavelmente deve ser semelhante ao de outras espécies do gênero, ou seja, a guarda do fruto (Prokopy & Papaj 2000) pode ser a estratégia de acasalamento usada também por essas espécies.

Vale a pena ressaltar que o comportamento de guarda de fruto não é exclusivo de moscas-das-frutas monófagas, oligófagas e univoltina de regiões temperadas. Em *A. curvicauda* (Norrbom *et al* 2018), uma espécie tropical ausente no Brasil, os machos defendem territórios em mamões ao mesmo tempo que exibem sinais sexuais de natureza química (feromônio), visual e acústica (som monótono) com o objetivo de atrair as fêmeas (Landolt & Hendrichs 1983, Sivinski & Webb 1985, Landolt *et al* 1985, 1992). Assim como acontece com *A. bistrigata*, os machos de *A. curvicauda*

também podem forçar a cópula com fêmeas que já se encontram ovipositando nos frutos (Lan-dolt & Hendrichs 1983). Adicionalmente, a guarda do fruto pode ser adotada como estratégia de acasalamento alternativa por machos de *C. capitata* (Prokopy & Hendrichs 1979, Walburg & Yuval 1997a, Eberhard 2000), uma espécie tropical, polífaga e multivoltina. Curiosamente, os machos de *C. capitata* avistados defendendo recursos nos pomares em Israel apresentavam características nutricionais peculiares (i.e., energia imediata: alto nível de açúcar; energia de reserva: baixo nível de lipídios) e opostas àquelas dos machos presentes em *leks* (Walburg & Yuval 1997b, ver também Yuval *et al* 1998). Logo, pode-se concluir que a condição nutricional dos machos de *C. capitata* pode exercer certa influência sobre qual tática sexual eles decidem empregar (Walburg & Yuval 1997b). Portanto, muita cautela deve ser tomada ao generalizar determinadas estratégias reprodutivas com base na origem ou no hábito alimentar dos tefritídeos.

Modelo Prokopy-Burk

Segundo Emlen & Oring (1977), a monopolização de recursos e parceiros é reduzida quando os recursos são abundantes e uniformemente distribuídos, enquanto que a escassez e a distribuição desigual de recursos facilitam a obtenção de parceiros sexuais através do monopólio de recursos. Adaptações desses princípios teóricos foram sugeridas por Prokopy e Burk na década de 80, a fim de classificar o sistema de acasalamento de moscas-das-frutas provenientes de regiões tropicais, subtropicais e temperadas. Para Prokopy (1980) e Burk (1981), as estratégias de acasalamento adotadas pelos tefritídeos tentam maximizar a probabilidade de localização de fêmeas sexualmente receptivas no campo e estão correlacionadas com a distribuição e a fenologia (grau de maturidade) dos frutos na natureza. Ainda de acordo com esses autores, espera-se que os machos de moscas-das-frutas provenientes de regiões temperadas, cujas opções de frutos são limitadas, utilizem a defesa de recurso como estratégia de acasalamento e exibam comportamento sexual simples ou ausente, pois as fêmeas podem ser previsivelmente encontradas nos hospedeiros considerados sítios de oviposição. Em contrapartida, em regiões tropicais caracterizadas pela abundância de hospedeiros durante todo o ano, o controle de recursos de oviposição se torna inviável dada às incertezas relacionadas à localização das fêmeas; logo, espera-se que os machos de moscas-das-frutas exibam um sistema de acasalamento baseado em *leks* caracterizado por comportamento sexual complexo e variado.

A essa generalização quanto as estratégias de acasalamento adotadas por machos de moscas-das-frutas baseada na distribuição dos frutos e das fêmeas na natureza dá-se o nome de modelo Prokopy-Burk (Sivinski & Burk 1989, Sivinski *et al* 2000). Várias espécies de moscas-das-frutas presentes no Brasil se encaixam no modelo Prokopy-Burk, a exemplo de *A. bistrigata*, *Rhagoletis* spp., *A. fraterculus*, *B. carambolae* e *C. capitata*. A escassez de hospedeiros parece ser um fator determinante para a defesa de recursos de oviposição através da guarda do fruto em espécies especialistas de tefritídeos como *A. bistrigata* (Morgante *et al* 1993) e, potencialmente, espécies do gênero *Rhagoletis* (Prokopy & Papaj 2000). Assume-se que machos das quatro espécies de *Rhagoletis* presentes no Brasil utilizem a defesa de recurso como estratégia de acasalamento. Quando a disponibilidade de hospedeiros é ampla e a previsibilidade da presença das fêmeas é pequena, os machos se agregam nas folhas de plantas, não necessariamente hospedeiras, com o único objetivo de atrair e acasalar com as fêmeas, a exemplo das espécies polípagas *A. fraterculus* (Malavasi *et al* 1983, Morgante *et al* 1983, Segura *et al* 2007), *B. carambolae* (Wee & Tan 2005) e *C. capitata* (Prokopy & Hendrichs 1979).

Apesar de ser reconhecido como um modelo válido e útil para o entendimento da complexidade do sistema de acasalamento dos tefritídeos, vale a pena ressaltar que há exceções ao modelo Prokopy-Burk. Por exemplo, machos de *C. capitata*, uma espécie polífaga de distribuição tropical, podem exibir tanto o comportamento de *lek* quanto a estratégia alternativa de defesa de recurso (Warburg & Yuval 1997a), possivelmente dada a influência de fatores complexos como condição nutricional (Yuval *et al* 1998, Warburg & Yuval 1997b) e a vantagem seletiva do emprego de estratégias intercaladas de acasalamento (Prokopy & Hendrichs 1979). Diante da grande plasticidade do comportamento sexual das moscas-das-frutas, toda generalização deve ser avaliada caso-a-caso, levando em consideração o contexto pelo qual esses insetos estão inseridos. É provável que os machos de moscas-das-frutas, adotem o *lek* ou a defesa de recurso como estratégia de acasalamento com base na quantidade de recursos de oviposição e não na diversidade deles (Prokopy 1980). Além disto, a realização de estudos com espécies de moscas-das-frutas sem importância econômica é crucial para o melhor entendimento da diversidade de estratégias reprodutivas e evolução do comportamento sexual no grupo, aspectos que podem limitar ou ampliar a aplicação do modelo Prokopy-Burk.

Modo de comunicação sexual

A comunicação sexual das moscas-das-frutas é mediada pela exibição de sinais variados que podem ser exibidos na ausência ou na presença das fêmeas (Burk 1981). Esses sinais podem ser definidos como qualquer ação ou estrutura evolutivamente selecionada pelo efeito comportamental que causa no sistema sensorial do indivíduo receptor (Maynard-Smith & Harper 2003). Dentro dos *leks*, os machos de tefritídeos empregam sinais químicos, acústicos, visuais e, às vezes, táteis com o objetivo de atrair e cortejar fêmeas receptivas que, em retorno, avaliam a qualidade desses sinais para escolher seus parceiros sexuais (Sivinski *et al* 2000, Benelli *et al* 2014b). Nos hospedeiros, os machos que defendem recursos de oviposição podem não exibir sinais sexuais, como em *A. bistrigata* (Morgante *et al* 1993); ou exibir sinais químicos e acústicos simplificados, como em *A. curvicauda* (Landolt & Hendrichs 1983, Sivinski & Webb 1985, Chuman *et al* 1987). Em geral, o nível de alcance dos sinais utilizados na comunicação sexual pode variar conforme a capacidade de propagação deles no ambiente e da condição do organismo (Bro-Jørgensen 2009, Snell-Rood 2013, Partan 2017). Nas moscas-das-frutas, a utilização de vários canais de comunicação pode ser considerada adaptativa, pois por meio de sinais variados os machos conseguem exibir mais efetivamente a sua condição (fisiológica e genética) para as fêmeas, que em troca, conseguem avaliar melhor a qualidade desses machos. Desta forma, ambos os sexos ficam menos dependentes da uniformidade do ambiente para serem reprodutivamente bem-sucedidos.

Sinais químicos

Dois tipos de sinais químicos podem ser utilizados na comunicação sexual das moscas-das-frutas, os feromônios sexuais e os hidrocarbonetos cuticulares. Usualmente, o feromônio sexual é emitido exclusivamente por machos, com exceção de *B. oleae* em que ambos os sexos produzem e liberam compostos feromonais (Mazomenos & Hanriotakis 1981, 1985, Carpita *et al* 2012, Canale *et al* 2013). Os compostos presentes no feromônio sexual dos tefritídeos podem ser sintetizados tanto no intestino e reto quanto nas glândulas salivares, sendo liberados por meio da eversão da bolsa anal, comportamento comumente acompanhado por movimentos alares (e.g., *fanning*), bem como mediante a evaporação desses compostos pelo aparelho bucal e cutícula (Nation 1974, 1981, 1989,

1990, Arita & Kaneshiro 1986, Sivinski & Calkins 1986, Lima *et al* 2001, Lu & Teal 2001, Gonçalves *et al* 2013). Durante o comportamento de chamamento nos *leks*, machos de *Anastrepha* são vistos frequentemente tocando a superfície da planta com a bolsa anal, comportamento que pode estar associado com a deposição de feromônio sexual no substrato (Nation 1972, Sivinski *et al* 1994, Aluja *et al* 2000, Almeida *et al* 2011, Dias *et al* 2016, Roriz *et al* 2018b). Os hidrocarbonetos cuticulares, além de protegerem os insetos contra a dessecação (Blomquist & Bagnères 2010), funcionam como sinais químicos de curta distância nas moscas-das-frutas, atuando principalmente no reconhecimento de espécies e identificação de parceiros sexuais (Vaníčková *et al* 2012a, 2014, 2015a, 2015b, Lima-Mendonça *et al* 2014).

Diferente dos hidrocarbonetos cuticulares, os feromônios sexuais são capazes de atrair parceiras sexuais a longa distância (revisão em Heath *et al* 2000, Lima-Mendonça *et al* 2014, Benelli *et al* 2014a, Segura *et al* 2018). Quanto a produção e liberação do feromônio sexual pelos machos e a sensibilidade olfativa das fêmeas, sabe-se que existem variações nas principais espécies de moscas-das-frutas. Em *A. obliqua*, a produção e liberação de compostos feromonais depende diretamente da idade, horário do dia e origem dos machos (Heath *et al* 2000, Meza-Hernández *et al* 2002, López-Guillén *et al* 2008, Gonçalves *et al* 2013), sendo que a resposta dos receptores antenais das fêmeas é aparentemente proporcional a quantidade de compostos voláteis produzidos por eles (López-Guillén *et al* 2011). Em *A. striata*, a idade do macho e o horário do dia podem influenciar na produção e liberação dos três principais compostos feromonais (de um total de 11) capazes de provocar respostas antenais nas fêmeas (Cruz-López *et al* 2015). Similarmente, a produção e emissão de feromônio sexual pelos machos de *C. capitata* podem variar com a idade, dieta, condição fisiológica e tempo de domesticação sob condições de laboratório (Flath *et al* 1993, Heath *et al* 1994, Vaníčková *et al* 2012b, Merli *et al* 2018), sendo que a atratividade dos voláteis feromonais pode variar com a composição (Jang *et al* 1994, De Aquino *et al* 2021), horário do dia e o status reprodutivo das fêmeas (Sollai *et al* 2018).

Sinais acústicos

Os sinais acústicos produzidos pelos machos de moscas-das-frutas dentro dos *leks* podem ser sexualmente selecionados pelas fêmeas, pois funcionam como atributos que indicam a qualidade de potenciais parceiros sexuais (Sivinski 1988). Por exemplo, em *C. capitata*, a criação dos insetos sob condição massal pode alterar a morfologia das asas e, conseqüentemente, afetar os parâmetros acústicos dos sons sexuais, reduzindo, assim, o sucesso de cópula dos machos estéreis em comparação aos machos selvagens (Souza *et al* 2015). Os sinais acústicos dos tefrítidos podem ser produzidos pelos machos antes e depois da chegada das fêmeas, principalmente nos *leks*, podendo ser classificados como sons de chamamento, sons de corte e sons pré-copulatórios ou de montaria (Takata 2010).

Em geral, os sinais acústicos podem diferir interespecificamente e intraespecificamente com relação aos parâmetros estruturais, temporais e espectrais (Dias 2018). Resumidamente, os parâmetros estruturais se referem ao arranjo geral do som avaliado (e.g., som de chamamento), incluindo o número de trem de pulsos e o comprimento de cada trem de pulso (e.g., curto ou longo). Os parâmetros temporais são relacionados a duração de aspectos específicos do som, como a duração de cada trem de pulsos, o intervalo entre trens de pulso e a duração total do som. Por fim, os parâmetros espectrais compreendem as características físicas do som, destacando-se a frequência fundamental (medida em *hertz* ou Hz) e a potência relativa (medida em *decibel* ou dB). A frequência fundamental pode ser interpretada simplificada como uma medida do

tom do som (e.g., agudo ou grave) ou tecnicamente como uma medida da frequência de oscilações das ondas sonoras, enquanto que a potência relativa pode ser considerada uma medida relativa de volume. Ressalta-se que na literatura associada ao comportamento sexual dos tefritídeos, a classificação e caracterização dos sons produzidos pelos machos podem variar conforme o avaliador e a espécie estudada.

O som de chamamento dos machos de moscas-das-frutas é produzido pelo movimento coordenado das asas por meio dos músculos diretos e indiretos de voo (Kanmiya 2006). Estruturalmente, ele é caracterizado por rajadas de trens de pulso separados por intervalos de curta duração que podem diferir espectralmente e temporalmente entre as principais espécies de tefritídeos (Takata 2010). É comum que o som de chamamento seja acompanhado pela emissão de feromônio sexual por machos que participam dos *leks*, comportamento que pode facilitar a dispersão dos voláteis feromonais (Arita & Kaneshiro 1986, Briceño & Eberhard 2000, Gomez-Cendra *et al* 2011, Dias *et al* 2016, Roriz *et al* 2018a, 2018b). Todavia, a sua função não está restrita a dispersão de tais voláteis, considerando a grande variação das propriedades dos sons de chamamento exibidos por diferentes espécies e até mesmo entre machos de uma mesma espécie – neste último caso, principalmente, entre os indivíduos que acasalam e os que são rejeitados pelas fêmeas. Interespecificamente, alguns parâmetros espectrais e temporais do som de chamamento podem variar entre espécies de *Anastrepha*. Por exemplo, a frequência fundamental do som de chamamento é significativamente maior em *A. sororcula* (185 Hz) do que na espécie nominal *A. fraterculus* (89 ou 94 Hz), *A. obliqua* (91 Hz) e *A. grandis* (82 Hz), sendo que alguns parâmetros temporais variam mais intensamente entre elas (Mankin *et al* 1996). Diferenças na frequência fundamental do som de chamamento (*fanning*) também foram observadas em uma população da espécie nominal *A. fraterculus* proveniente de Piracicaba (178 Hz), quando comparada a populações de Bento Gonçalves (141 Hz), São Joaquim (150 Hz) e Vacaria (147,8 Hz), característica correlacionada com o isolamento sexual parcial encontrado entre as populações do Sul comparadas a do Sudeste do Brasil (Dias *et al* 2016). Intraespecificamente, por exemplo, as fêmeas de *A. suspensa*, espécie ausente no Brasil, preferem machos que exibem sons de chamamento com intervalos de curta duração entre os trens de pulso e baixas frequências, características típicas de machos grandes (Burk & Webb 1983, Webb *et al* 1984, Sivinski *et al* 1984). Em *C. capitata*, o som de chamamento ocorre através da vibração contínua das asas (*continuous wing vibration*) acompanhada da emissão de feromônio sexual, um sinal acústico caracterizado por movimentos alares de rotação (Briceño & Eberhard 2000, Eberhard 2000) e frequência fundamental média entre 353-355 Hz (Webb *et al* 1983, Sivinski *et al* 1989). Os parâmetros temporais do som de chamamento dos machos de *C. capitata* podem diferir entre os machos escolhidos e rejeitados pelas fêmeas, característica que também pode ser alterada pelo aumento da densidade de insetos no ambiente (Briceño & Eberhard 1998).

O som de cortejo é composto por sinais acústicos coordenados realizados na presença da fêmea, sendo um comportamento característico de *C. capitata*. Especificamente, com a chegada e o alinhamento da fêmea, o macho de *C. capitata* realiza uma série de comportamentos estereotipados denominados de zumbido intermitente ou vibração intermitente das asas (*wing buzzing*) e balanço de cabeça (*head rock*) (Briceño *et al* 1996, Eberhard 2000, Briceño & Eberhard 2002a, Anjos-Duarte *et al* 2011b). O som de cortejo dos machos de *C. capitata* é gerado pela vibração rítmica e rápida das asas em movimentos arqueados (Briceño & Eberhard 2000), sendo caracterizado por trens de pulso de grande amplitude com frequência fundamental média de 165 Hz (Webb *et al* 1983). No gênero *Anastrepha*, pouco se sabe sobre os sons realizados exclusivamente na presença da fêmea

e a sua função no cortejo complexo e variado dos machos. Em *A. fraterculus* (Mankin *et al* 1996, Takata 2010, Dias *et al* 2016), *A. ludens* (Briceño *et al* 2009) e *A. suspensa* (Webb *et al* 1976, 1984, Sivinski *et al* 1984, Sivinski & Webb 1985, 1986, Dias 2018), sabe-se que os machos realizam o som de chamamento e o som pré-copulatório, não existindo até o momento nenhuma descrição de som de corte no gênero (Aluja *et al* 2000). Um único estudo comparativo que avalia o cortejo de *A. fraterculus* (morfotipo brasileiro-1) antes e depois da chegada da fêmea indica que os machos realizam a vibração contínua das asas em movimentos circulares em relação ao eixo do corpo (*spin*) somente na presença da fêmea (Gomez-Cendra *et al* 2011). Além do som de chamamento, descrito como *fanning*, e o som oriundo do *spin*, o cortejo dos machos de alguns morfótipos do complexo *A. fraterculus* também pode incluir o *graceful* (Roriz *et al* 2018a, 2018b). Especificamente, o *graceful* é uma unidade comportamental caracterizada pela realização de três atividades simultâneas, a saber: emissão de feromônio sexual, vibração das asas (*fanning*) e movimentos arqueados do corpo (Roriz *et al* 2018a). Considerando as diferentes “modalidades” de vibração das asas identificadas em alguns morfótipos do complexo *A. fraterculus*, faz-se necessário avaliar a existência de potenciais diferenças nos parâmetros acústicos (e.g., estrutura e frequência fundamental) dos sons gerados por cada um deles, ou seja, dos sons produzidos pelo *fanning*, *spin* e *graceful*. A mesma recomendação é válida para outros tipos de sons eventualmente produzidos por diferentes formas de vibração alar nas demais espécies do gênero *Anastrepha*.

Definido como intenso, alto e energético, o som pré-copulatório é realizado por machos de moscas-das-frutas durante a montagem e tentativa de intromissão do edeago no ovipositor da fêmea (Aluja *et al* 2000). A estrutura do som pré-copulatório é semelhante entre as espécies que o exibem, principalmente dentro do gênero *Anastrepha*, sendo caracterizado por um trem de pulso contínuo que pode variar de poucos segundos a vários minutos (Webb *et al* 1983, 1984, Aluja *et al* 2000, Briceño *et al* 2009, Dias *et al* 2016, Dias 2018). Supõe-se que a função proximal desse som esteja associada ao apaziguamento da fêmea pelo macho na tentativa de promover a colaboração dela com a cópula, comportamento que, ultimamente, aumentaria o sucesso reprodutivo do macho uma vez que representa a última chance dele exibir a sua aptidão (Sivinski *et al* 1984, Sivinski & Burk 1989). Por exemplo, em *A. suspensa*, as características estruturais (e.g., largura de banda), temporais e espectrais (potência) do som pré-copulatório estão correlacionadas com o sucesso de cópula dos machos (Burk & Webb 1983, Webb *et al* 1984, Sivinski *et al* 1984). Em *C. capitata*, a duração média do som pré-copulatório é menor do que nas espécies de *Anastrepha* e a sua frequência fundamental média (185 Hz) semelhante à do som de chamamento (165 Hz) da espécie (Webb *et al* 1983, Sivinski *et al* 1989).

Sinais ou estímulos visuais e táteis

Estruturas sexualmente dimórficas, o contato tátil ou visual entre indivíduos e movimentos alares podem funcionar como sinais ou estímulos sexuais para algumas espécies de moscas-das-frutas (Aluja *et al* 2000, Eberhard 2000, Sivinski *et al* 2000). Em *C. capitata*, a arista acentuada dos machos é uma estrutura dimórfica possivelmente selecionada pela capacidade de estimular tatilmente a fêmea durante o segundo estágio do balanço de cabeça (*head rock*), servindo, presumivelmente, para induzi-la ao acasalamento (Miranda 2000, Briceño & Eberhard 2002b). Além do estímulo tátil, o balanço de cabeça realizado por machos de *C. capitata* durante o cortejo pode servir como um estímulo visual para a fêmea, considerando que a coloração dimórfica (branca) da sua face (Mora-Kepfer 2003) é capaz de refletir tanto raios ultravioletas quanto um amplo espectro de luz visível (Sivinski *et al* 2004).

Ainda em relação a face, o comprimento e/ou a simetria das cerdas orbitais frontais expandidas apicalmente, estruturas ausentes nas fêmeas, estão correlacionados com o sucesso de acasalamento dos machos, indicando que essas cerdas podem ter evoluído sob ação da seleção sexual (Hunt *et al* 1998, 2004, ver também Niyazi *et al* 2008). Além disso, sabe-se que a sua remoção reduz drasticamente a competitividade sexual dos machos de *C. capitata* (Mendez *et al* 1998). Por não estarem fortemente correlacionadas com potenciais indicadores de qualidade do macho, como tamanho, especula-se que as cerdas orbitais possam ter evoluído como um sinal visual arbitrário através da escolha da fêmea (Briceño *et al* 2005). Outros caracteres dimórficos de *C. capitata* que podem funcionar como estímulos ou sinais visuais durante o cortejo incluem a cor dos olhos (Mendez *et al* 1998) e a presença de cerdas amarelas no fêmur anterior (Arita & Kaneshiro 1986).

Nas espécies de tefritídeos que formam *leks*, o estímulo visual relacionado a presença de coespecíficos pode influenciar no comportamento de chamamento e cortejo dos machos. Por exemplo, machos de *C. capitata* são capazes de quase duplicar a frequência do comportamento de chamamento quando isolados em recipientes contendo um espelho em comparação aos machos isolados sem nenhum estímulo visual (McDonald 1987). Em relação ao cortejo, a aproximação da fêmea e o seu alinhamento com os machos de *C. capitata* também funcionam como estímulo visual para o avanço da corte, que pode, ou não, culminar com a cópula (Arita & Kaneshiro 1989, Briceño *et al* 1996, 2007, Liimatainen *et al* 1997, Eberhard 2000, Briceño & Eberhard 2002a, 2002b). Na espécie nominal *A. fraterculus*, o estímulo visual (e talvez químico) promovido pela aproximação da fêmea é capaz de provocar uma mudança comportamental curiosa no macho, caracterizada pelo posicionamento das asas para trás de forma rígida e em formato de flecha ao mesmo tempo que ele estende a probóscide (*arrowhead*) em direção a fêmea (Gomez-Cendra *et al* 2011).

O significado sexual dos movimentos alares observados principalmente nas espécies de *Anastrepha* não é óbvio. Headrick & Goeden (1994) descrevem os principais tipos de exibição alar nos tefritídeos e pontua que esse comportamento é muito comum em espécies que formam *leks*, podendo ter um significado biológico dinâmico associado a exibição sexual e termorregulação, dentre outros. No complexo de espécies crípticas *A. fraterculus*, por exemplo, apesar de alguns dos morfótipos identificados exibirem uma série de movimentos alares (e.g., *enation*, *hamation*, *transversal*) durante o chamamento e cortejo (Gomez-Cendra *et al* 2011, Dias *et al* 2016, Roriz *et al* 2018a, 2018b), a função sexual desse tipo de comportamento não é explícita. Curiosamente, machos de *A. fraterculus* (morfótipo brasileiro-1) que copularam em experimentos sem escolha (1:1) investiram mais tempo em movimentos alares do que os machos que foram rejeitados pelas fêmeas (Gomez-Cendra *et al* 2011). Todavia, o significado sexual dessa correlação entre movimento alar e sucesso de acasalamento ainda continua a ser determinado. Os movimentos alares exibidos por machos de *A. ludens* são frequentemente interpretados como estratégia de defesa contra predadores e comportamento agressivo contra coespecíficos (Rao & Díaz-Fleischer 2012, Rao *et al* 2014, Aguilar-Arquello *et al* 2015, 2016, 2018, González-López *et al* 2016). A influência do padrão de coloração das asas no comportamento sexual das moscas-das-frutas também não é muito definida. Pelo menos em *A. suspensa*, a manipulação do padrão de coloração das asas não alterou o sucesso de acasalamento dos machos (Sivinski & Pereira 2005).

Os estímulos táteis observados nas moscas-das-frutas não se limitam ao cortejo. Durante a cópula, o macho de *C. capitata* esfrega as pernas traseiras no abdômen da fêmea, comportamento que pode estimular a parceira e facilitar a sua cooperação durante o acasalamento (Eberhard & Pereira 1995, Briceño *et al* 1996). Em *A. fraterculus*, o macho pode ser frequentemente visto tocando a ca-

beça da fêmea com a probóscide (Fig. 1c), comportamento copulatório aparentemente relacionado ao estímulo sexual e relaxamento da fêmea (Gomez-Cendra *et al* 2011). Em *A. suspensa*, a secreção oral regurgitada por machos durante o comportamento de *lek* e depositada nas folhas da planta contém componentes feromonais com potencial de atrair fêmeas (Lu & Teal 2001). Se o mesmo acontece com a secreção depositada na cabeça das fêmeas de *A. fraterculus* durante o comportamento copulatório do macho, conforme exibido na Fig. 1c, ainda precisa ser investigado.

Comportamento de oviposição

Para uma fêmea de moscas-das-frutas o evento da oviposição é determinante para o estabelecimento do seu sucesso reprodutivo, uma vez que, as larvas eclodidas dos seus ovos postos dentro de um fruto não poderão trocar de alimento durante toda sua fase imatura. Dessa forma, escolher plantas hospedeiras adequadas para o desenvolvimento da prole é um desafio comum para os insetos holometábolos, como as moscas-das-frutas, e tem sido uma das questões centrais no estudo da interação inseto-planta (Singer 1986, Zucoloto 2000).

Ainda que seja lógico imaginar que por meio do processo de seleção natural a evolução teria resultado em fêmeas que “saberiam” escolher os melhores hospedeiros para sua prole – teoria da ótima oviposição (Jaenike 1978, Mayhew 1997, Thompson 1988, Gripenberg *et al* 2010, Videla *et al* 2012), estudos com diversas espécies de insetos holometábolos, inclusive com moscas-das-frutas, evidenciam que a situação é bem mais complexa. Dois padrões evolutivos gerais parecem dirigir esse processo em insetos. Um deles é a coevolução fitoquímica entre plantas e insetos herbívoros e outro é a pressão seletiva dos inimigos naturais (Ehrlich & Raven 1964, Jeffries & Lawton 1984, Thompson 1988). Tais padrões não são necessariamente mutuamente exclusivos e estão associados com outros fatores como as características intrínsecas das fêmeas (carga de ovos, “status” sexual, alimentação, tamanho do acúleo e experiência prévia) e o contexto social (influência de coespecíficos e competição interespecífica), aos quais as moscas-das-frutas estão expostas no momento de selecionar a planta hospedeira e “decidir” sobre ovipositar ou não em determinado fruto (Fig. 2) (para revisão mais ampla desses fatores, ver Aluja & Mangan 2008 e suas referências).



Fig. 2. Fatores que influenciam a decisão da oviposição das fêmeas. Foto de Dori E. Nava.

Com relação à teoria da ótima oviposição, estudos com comunidades de moscas-das-frutas têm mostrado que, a exemplo do que ocorre com outras espécies de insetos (Gripenberg *et al* 2010), há uma maior correlação positiva entre preferência de oviposição e performance larval em espécies mais especialistas (monófagas e oligófagas) do que em espécies mais generalistas (polífagas) (Hafsi *et al* 2016, Masselière *et al* 2017a). Em experimentos conduzidos em laboratório com *C. capitata*, uma espécie polífaga, tanto fêmeas selvagens quanto criadas em laboratório ovipositaram similarmente em hospedeiros nos quais as larvas tinham desempenho adequado [mamão (*Carica papaya* L., aka.)] ou não [maçã (*Malus domestica* Borkh, aka.)] (Joachim-Bravo & Zucoloto 1997). No entanto, apesar de não haver uma forte relação de preferência de oviposição e performance larval em espécies polífagas, outros trabalhos experimentais, por exemplo, com *C. capitata*, *A. fraterculus* e *A. ludens*, mostraram que é possível haver uma hierarquia de preferência de oviposição entre os frutos e que ela pode estar relacionada, em algum grau, com a viabilidade dos mesmos para as larvas (Joachim-Bravo *et al* 2001b, Joachim-Bravo & Silva-Neto 2004, Costa *et al* 2011, Sarwar *et al* 2013, Ruiz *et al* 2015, Birke & Aluja 2018), como exemplificado na Fig. 3 e Tabela 2. Também, pode haver mudanças na hierarquia de preferência na ausência do hospedeiro preferido (Aluja & Mangan 2008), como evidenciado, por exemplo, em Aluja & Birke (1993) para *A. obliqua*. Ou ainda alterações na gama de hospedeiros utilizados por uma espécie já estabelecida em uma determinada área em consequência da introdução de uma espécie invasora no local, como demonstrado em um estudo de longa duração sobre as consequências da introdução de *B. zonata* em comunidades de moscas-das-frutas na ilha de La Reunión, França (Masselière *et al* 2017b).

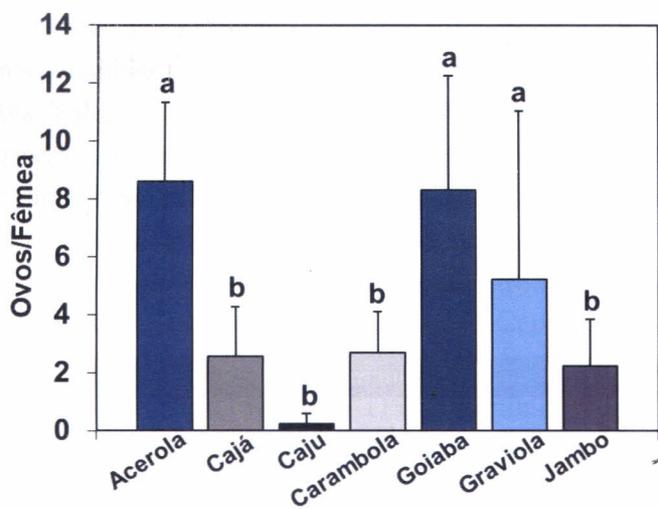


Fig. 3. Hierarquia de preferência de oviposição de *Ceratitidis capitata* entre acerola (*Malpighia emarginata* DC), cajá (*Spondias mombin* L.), caju (*Anacardium occidentale* L.), carambola (*Averrhoa carambola* L.), goiaba (*Psidium guajava* L.), graviola (*Annona muricata* L.) e jambo (*Syzygium malaccense* L., Merr. & L.M.Perry). Extraído e adaptado do artigo de Costa *et al* 2011.

Habitar locais imprevisíveis em disponibilidade e abundância de frutos hospedeiros, ter várias gerações ao ano (Zwölfer 1983) e apresentar uma menor capacidade de percepção sensorial com consequente aumento de “erros” de escolha de hospedeiro adequado para oviposição (Bernays 2001; Aluja & Mangan 2008), aliada a uma maior capacidade dos imaturos sobreviverem em diferentes tipos de frutos hospedeiros (Hafsi *et al* 2016), podem explicar essa menor correspondência entre preferência de oviposição e performance larval em moscas-das-frutas polífagas em comparação com as espécies mais especialistas. Essas últimas, por sua vez, teriam características opostas às primeiras e viveriam em ambientes mais previsíveis e mais coligadas aos seus hospedeiros específicos (Fig. 4). Ser generalista parece ser uma condição mais rara em insetos em geral, uma vez que 98% das espécies são especialistas (Jaenike 1990). Recentemente, Clarke (2017) propôs algumas hipóteses que poderiam

explicar por que há várias espécies generalistas dentro da família de moscas-das-frutas, tomando como base o gênero *Bactrocera*. De acordo com o autor, uma das hipóteses é que a frugivoria não impacta o *fitness* da planta hospedeira e, conseqüentemente, não há o aspecto de “corrida armamentista” característico da coevolução entre plantas e insetos especialistas. Além disso, há o fato de *Bactrocera* ser rara nos ambientes nativos, que são as florestas tropicais úmidas, o que não causaria intensa competição – outra condição favorável a especialização – e ainda, o comportamento de mudança de hospedeiro poderia evitar o parasitismo por parasitóides braconídeos, que usam atributos e sinais químicos das plantas hospedeiras para encontrar as larvas de *Bactrocera*.

De acordo com modelos gerais, nos quais as moscas-das-frutas se encaixam, o forrageamento para o encontro do hospedeiro pelos insetos envolve, pelo menos, uma seqüência de três fases: o encontro do habitat, o encontro do *patch* e o encontro do recurso alimentar ou de oviposição em si mesmo (Hassel & Southwood 1978). Um habitat – por exemplo, uma floresta ou um pomar – pode ser considerado uma coleção de *patches*. Um *patch* pode ser considerado um agregado de recursos (árvores individuais, conjunto de folhas ou frutos). O recurso é o item alimentar ou de oviposição a ser utilizado pelo inseto (a folha, o fruto, a semente). Os sinais físicos e químicos que estão envolvidos no encontro e o reconhecimento em cada uma das fases podem ser diferentes entre si (Prokopy & Roitberg 1989) e variar de acordo com o grau de especialização da espécie de moscas-das-frutas em relação aos seus hospedeiros (Aluja & Mangan 2008). De modo geral, as moscas-das-frutas detectam sinais visuais como cor, forma e tamanho das árvores e dos frutos. Já, os sinais químicos mais relevantes são os voláteis das folhas verdes e dos frutos maduros ou em maturação e também outros odores como de feromônios sexuais, de bactérias e de fontes de alimento (Aluja & Prokopy 1992, Light & Jang, 1996, Díaz-Fleischer & Aluja 2003a, Aluja *et al* 2004, Aluja & Mangan 2008, Cunningham *et al* 2016, Biasazin *et al* 2019). Entre as espécies de moscas-das-frutas existem variações em relação à preferência por frutos de diferentes tamanhos, diferentes graus de maturação e também na capacidade de perceber comprimentos de onda (Nakagawa *et al* 1978, Cytrynowicz *et al* 1982, Hill & Hooper 1984, McDonald & McInnis 1985, Migani *et al* 2014, Dias *et al* 2017a). Essas variações, além de refletirem a história coevolutiva das diferentes espécies e seus hospedeiros, também podem, em alguns casos, estar relacionadas à evolução de diferentes estratégias para evitar competição. No caso de variação na preferência por frutos em diferentes estágios de maturação, estudos mostram que fêmeas de *A. obliqua* e *A. fraterculus* preferem ovipositar em frutos mais verdes enquanto que fêmeas de *C. capitata* em frutos mais maduros (Díaz-Fleischer & Aluja 2003b, Silva 2012, Liendo *et al* 2018, Petitinga *et al* 2021, Silva *et al* 2021), de modo que tal comportamento pode facilitar a coexistência de ambas em um mesmo hospedeiro por permitir um espaço temporal entre os momentos de oviposição e diminuir a competição larval interespecífica (Liendo *et al* 2018).

Uma vez tendo encontrado o fruto hospedeiro, um balanço entre estimulação e deterrência determinará a aceitação ou não do mesmo, similarmente ao que ocorre no comportamento alimentar (Medeiros *et al* 2008). De modo geral, a seqüência de comportamentos executada pela fêmea sobre o fruto envolve: (I) Chegada ao fruto; (II) Exploração do mesmo com o aparelho sensorial, tocando o fruto com a parte anterior da cabeça, o labelo e o ovipositor; (III) Inserção do acúleo (punctura – que pode ocorrer também sem que haja posterior postura de ovos); (IV) Oviposição (deposição dos ovos); (V) Arrasto (ocorre na maioria das espécies), comportamento no qual a fêmea arrasta o acúleo protraído sobre a superfície do fruto, demarcando-o com a deposição do feromônio marcador de hospedeiro (HMP- *Host Marking Pheromone*) (Sugayama & Malavasi 2000, Aluja & Mangan 2008).

Tabela 2. Performance larval de *Ceratitis capitata* em diferentes frutos (extraído e adaptado do artigo de Costa et al 2011)

Frutos*	Emergência (%)	Tempo para emergência (dias)	Produção de ovos/fêmea	Tamanho do adulto (mm)
Acerola (<i>Malpighia emarginata</i> DC)	28,66 ± 4,68 a	20,00 ± 2,32 a	11,06 ± 9,84 a	2,76 ± 0,11 a
Cajá (<i>Spondias mombin</i> L.)	0	-	-	-
Caju (<i>Anacardium occidentale</i> L.)	45,30 ± 6,53 b	19,00 ± 1,20 a	5,80 ± 9,91 c	2,70 ± 0,08 a
Carambola (<i>Averrhoa carambola</i> L.)	60,67 ± 7,76 c	14,00 ± 2,50 b	19,73 ± 10,68 b	2,72 ± 0,05 a
Goiaba (<i>Psidium guajava</i> L.)	76,60 ± 12,75 d	18,55 ± 0,42 a	20,33 ± 8,45 b	2,60 ± 0,07 a
Graviola (<i>Annona muricata</i> L.)	87,30 ± 5,88 d	16,00 ± 0,57 b	12,70 ± 4,53 a	2,75 ± 0,04 a
Jambo (<i>Syzygium malaccense</i> L.)	0	-	-	-
Umbu (<i>Spondias tuberosa</i> Arruda)	0	-	-	-

*Os nomes científicos estão de acordo com WFO (2021).

Durante a realização dos primeiros passos da sequência comportamental descrita acima, a fêmea “confere” a viabilidade do fruto para oviposição. Dentre as características do fruto avaliadas estão: a textura e espessura da casca, grau de resistência a inserção do acúleo (dureza do fruto) – que além de variar entre as diferentes espécies de frutos também é um indicador da maturação dos mesmos, o teor de carboidratos (Girolami *et al* 1986), o teor de proteínas (Fontellas-Brandalha & Zucoloto 2004) e a presença de outras substâncias químicas deterrentes ou atrativas para a oviposição na casca ou no interior do fruto (Ioannou *et al* 2012).

Com relação às características intrínsecas das fêmeas, o tamanho e a morfologia do acúleo são fatores da história evolutiva das espécies que podem determinar o tipo de fruto no qual a fêmea oviposita (Jones & Kim 1994). Acúleos longos e fortes como os de *A. grandis* permitem que as fêmeas ovipositem em frutos da família Cucurbitacea, como o melão (Baldo *et al* 2017). Em *A. ludens*, seu ovipositor mais longo também permite que a fêmea oviposite profundamente em espécies de *Citrus* evitando o mesocarpo que seria prejudicial para as larvas (Birke *et al* 2006). De modo geral, fêmeas das espécies de *Anastrepha*, por apresentarem acúleo maior que as fêmeas de *C. capitata*, são capazes de ovipositar em frutos com casca mais espessa e em frutos mais imaturos (que são mais duros) (Silva 2012, Aquino 2019, Petitinga *et al* 2021, Silva *et al* 2021), apesar de outros dados mostrarem uma falta de influência da espessura do epicarpo de alguns frutos na oviposição de *C. capitata* e *A. fraterculus* (Silva 2012, Dias *et al* 2017b, Silva *et al* 2021). Por

sua vez, as fêmeas de *C. capitata* preferem ovipositar em frutos de casca mais macia e em estágio de maturação semi-maduro ou maduro (Silva 2012, Dias *et al* 2017a, Silva *et al* 2021). Apesar dessa preferência, as fêmeas de *C. capitata* desenvolveram a estratégia de ovipositar em puncturas prévias ou orifícios nos frutos feitos por outros animais (Aluja & Mangan 2008), o que lhes permite não estar totalmente restritas às características dos frutos. O estado fisiológico da fêmea (motivação) que pode variar com a idade, maturação sexual, acasalamento, estado nutricional e dinâmica ovariana (número de ovariolos, capacidade de reabsorção dos óvulos), são outros fatores intrínsecos que influenciam as decisões da fêmea durante o processo de seleção de um fruto hospedeiro (Browne 1993, Joachim-Bravo *et al* 2001b, Aluja & Mangan 2008, Migani *et al* 2014). A experiência prévia com determinado fruto também pode alterar a escolha da fêmea para oviposição, podendo elevar a preferência pelo fruto com o qual a fêmea teve contato anterior (Papaj & Prokopy 1989, Prokopy *et al* 1993, Joachim-Bravo *et al* 2001b, Díaz-Fleischer & Aluja 2003a, Robacker & Fraser 2005, Gregório *et al* 2012).

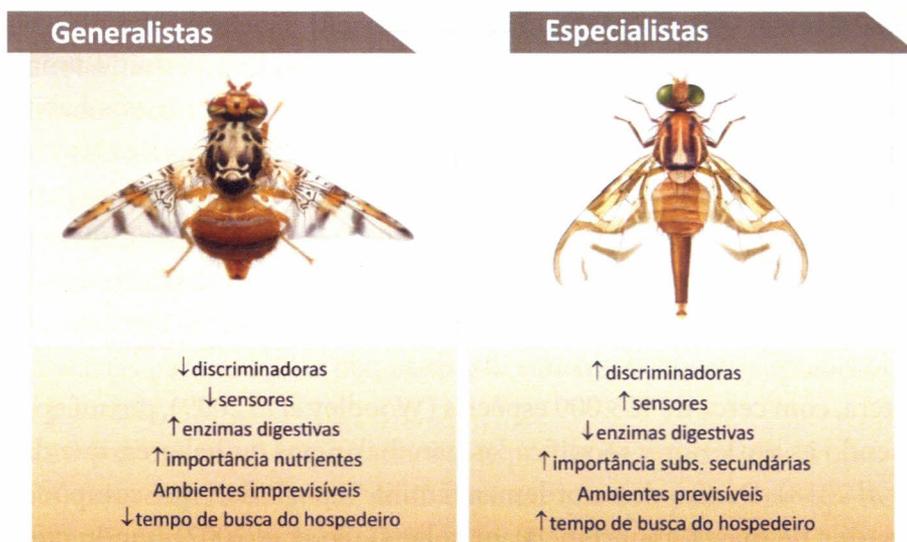


Fig. 4. Variabilidade na amplitude de reconhecimento e escolha: generalistas e especialistas (classificação não filogenética).

Após a utilização de um fruto como sítio de oviposição as fêmeas da maioria das espécies demarcam-no com o Feromônio Marcador de Hospedeiro, também conhecido por HMP (Silva *et al* 2012, Benelli *et al* 2014b). A inibição da oviposição de outras fêmeas coespecíficas em frutos marcados com esse feromônio indica que ele deve sinalizar para essas fêmeas que naquele fruto já existe deposição de ovos, evitando, assim, a super infestação de um mesmo fruto. As respostas de diferentes espécies próximas a um mesmo feromônio marcador, bem como, a utilização dos mesmos para a aplicação no controle das moscas-das-frutas têm sido alvos de estudos nesses últimos anos (Silva *et al* 2012, Benelli *et al* 2014b).

Além da utilização do HMP para demarcar os frutos, as moscas-das-frutas também exibem um comportamento de defesa de seus sítios de oviposição, como consequência de estratégias competitivas tanto intraespecíficas quanto interespecíficas (Benelli *et al* 2014b, Benelli 2015, Liu *et al* 2017). Estudos experimentais com *C. capitata* e *A. obliqua* evidenciaram que os confrontos agonísticos intraespecíficos foram mais frequentes que os interespecíficos, especialmente em *A. obliqua*. Comparando-se *C. capitata* com *A. obliqua*, apesar de ambas as espécies terem diminuído a postura no

fruto preferido quando na presença da outra, *C. capitata* exibiu um comportamento mais flexível, mudando de hospedeiro e evitando confronto com *A. obliqua* (Silva 2012, Silva *et al* 2021). Em contrapartida a presença de coespecíficos em um determinado fruto pode facilitar a aceitação do mesmo para oviposição (facilitação), pois poderia indicar uma adequação do fruto como sítio de oviposição (Díaz-Fleischer & Aluja 2003a, Rull *et al* 2003). Fêmeas de *C. capitata* e de *A. ludens*, por exemplo, ovipositam mais quando em presença de outras fêmeas da mesma espécie (Díaz-Fleischer & Aluja 2003a).

Do ponto de vista prático, a implicação mais direta da seleção de plantas hospedeiras para oviposição pelas moscas-das-frutas está na amplitude da gama de hospedeiros comerciais que pode ser afetada por determinada espécie. Além disso, o conhecimento dos fatores que afetam essa escolha, como as substâncias químicas atraentes ou deterrentes, pode auxiliar no aprimoramento das técnicas de controle dessas moscas (Biasazin *et al* 2019, Costa *et al* 2021a, Costa *et al* 2021b).

Comportamento de dispersão

Os insetos foram os primeiros animais a voar, característica que lhes permitiu uma maior capacidade de dispersão com vantagens adaptativas, por possibilitar acesso a novos habitats e recursos, conferindo-lhes maiores chances de sobrevivência e reprodução (Matthews & Matthews 2010). Asplen (2018), discute as causas proximais (bases genéticas e efeitos da fisiologia de desenvolvimento) e distais (adaptação por seleção natural e restrições evolutivas) das estratégias dispersivas dos insetos, enfatizando especialmente como a dispersão pode ser otimizada pela seleção natural, a influência da genética na dispersão e seu potencial evolutivo e a evolução de conjuntos de características (síndromes) de história de vida correlacionadas com a dispersão por voo.

A ordem Diptera, com cerca de 153.000 espécies (Woodley *et al* 2009), possui apenas um par de asas anteriores, sendo as posteriores modificadas para balancins ou halteres, que dão estabilidade ao voo (Fusari *et al* 2018). Dentro dessa ordem, a família Tephritidae, que compõe as espécies das moscas-das-frutas, é a de maior importância agrícola (Gallo *et al* 2002), sendo que, a capacidade de dispersão maior ou menor dessas espécies tem uma influência decisiva no grau de prejuízo que cada uma causa na fruticultura. A capacidade de dispersão dessas pragas pode variar com as características biológicas intrínsecas das diferentes espécies, fatores ambientais externos e fatores internos (Bell 1990). Os fatores internos estão relacionados, por exemplo, às habilidades sensoriais de cada indivíduo ou também podem se referir a um estado fisiológico específico, como suas reservas nutritivas e idade, dentre outros. Os fatores externos estão relacionados ao ambiente em que as espécies vivem e podem ser abióticos, como temperatura, umidade, velocidade do vento e pluviosidade, ou bióticos, como a presença de hospedeiros apropriados para o desenvolvimento larval (Bell 1990).

Estudos realizados por Steyn *et al* (2016) mostraram que diferenças fenotípicas como massa do tórax, abdome, corpo e razão entre tórax:corpo e abdome:corpo determinam o comportamento filopátrico ou dispersivo entre indivíduos de uma população. Tomando como exemplo o caso de *C. capitata*, os autores verificaram que indivíduos que apresentavam esses índices maiores seriam dispersivos e os com índices menores seriam filopátricos. Determinaram ainda que os filopátricos apresentam voos restritos até 3 m de distância e os dispersivos voam mais de 12 m. Por outro lado, não encontraram diferenças no tamanho e formato das asas entre os dois tipos de indivíduos. Os autores sugerem que os indivíduos dispersores iniciam o voo mais rapidamente, no entanto, isso

não significa que possuam voos mais eficientes. Nesse mesmo raciocínio, uma espécie monófaga ou com poucas espécies hospedeiras, teria uma dispersão limitada, ao contrário de uma espécie polífaga, que teria mais chances de sobreviver em diferentes habitats.

Considerando que as buscas por alimentos, cópulas e substratos de oviposição podem ser limitadas pelos custos energéticos associados com a locomoção e risco de predação (Bell 1990), é esperada uma baixa dispersão das moscas-das-frutas em ambientes favoráveis, pois há pouca necessidade de longos movimentos para encontrar recursos, como ocorre em fase de frutificação de pomares comerciais para *A. ludens*, quando não há necessidade de voar longe para encontrar os hospedeiros (Flores *et al* 2015). Foi observada que a dispersão de *A. fraterculus* em pomares de pêssigo é mais localizada, por esse ser um hospedeiro preferencial (multiplicador). Dessa forma, os indivíduos dessa espécie deixam o pomar de pêssigo apenas quando a fase de frutificação está finalizada. Já em pomar de maçã, por esse não ser um hospedeiro preferencial, os frutos são procurados para oviposição apenas na fase inicial de frutificação, quando ocorre uma grande dispersão da mata para o pomar (Kovaleski *et al* 1999). Esse estudo foi complementado por Araújo *et al* (2019), que verificaram que o tipo de vegetação (floresta com frutos hospedeiros, florestas sem frutos hospedeiros e áreas abertas) aos arredores dos pomares comerciais de maçã não afeta a população de *A. fraterculus* dentro do pomar no período de maior susceptibilidade da fruta comercial, mas apenas nos períodos de baixa susceptibilidade (repouso ou início de frutificação), provavelmente porque na fase de maturação, as armadilhas são menos atrativas do que os frutos nas plantas. Ramos *et al* (2019) também verificaram uma maior prevalência de *A. fraterculus* em pomares de maçã apenas quando os frutos estão maduros ou em fase de maturação, sugerindo que essas populações são concentradas em épocas e locais com potenciais recursos disponíveis e, uma vez que, os frutos de maçã são pouco viáveis para as larvas dessa espécie, não haveria uma população de *A. fraterculus* residente nesses pomares.

A antropização tem um papel importante na dispersão de moscas-das-frutas. Áreas urbanizadas, por exemplo, favorecem a presença de *C. capitata* que compete com espécies de *Anastrepha* pelos recursos, expulsando-as para áreas de florestas (Canal *et al* 1998). No Havaí, ocorre o mesmo com a espécie *Zeugodacus cucurbitae*, que é a mais encontrada em pomares de produção comercial, enquanto *B. dorsalis* é comum nas matas circundantes (Vargas *et al* 1989). Isso talvez ocorra por diferentes preferências por hospedeiros nesses dois habitats ou por vantagens competitivas de uma sobre a outra, como observado por Lopes *et al* (2015) com *C. capitata* sobre espécies de *Anastrepha*.

Com relação à idade, tem-se observado que há uma provável relação entre idade e desenvolvimento muscular das asas, o que pode interferir na distância e na velocidade de voo, como demonstrado por Chen *et al* (2015) com a espécie *B. dorsalis*, na qual, a maior eficiência de voo foi aos 15 dias de idade. Em simulações feitas em laboratório a 25 °C e sem vento, esses mesmos autores verificaram que fêmeas nessa idade de 15 dias, quando os ovários estão totalmente maduros, atingiram 3,5 km de voo após 13 h, sendo que a distância máxima para alguns indivíduos foi de 7,68 km. Tais dados são importantes porque sabe-se que a boa capacidade de dispersão de fêmeas é de extrema importância para a perpetuação da espécie (Chen *et al* 2014), já que isso possibilitaria uma busca por hospedeiros e alimentos mais distantes, no caso de escassez.

Dentre os fatores abióticos, o vento é um dos fatores que pode afetar negativamente o voo. Dados de Chan *et al* (2007) com *B. dorsalis* mostraram que os indivíduos conseguiram voar apenas 20 km contra o vento, enquanto que, em condições de vento a favor chegaram a 97 km de distância, ao longo do rio Nujiang na China. Sabe-se que os voos de *C. capitata* e de *A. ludens* estão relacionados

com a direção do vento e a maioria dos indivíduos dessas espécies são capturadas nos primeiros dias após a liberação (Baker & Chan 1991, Andress *et al* 2013). Para machos estéreis de *C. capitata*, apesar de alguns indivíduos dispersarem por mais de 1 km em pomares da Califórnia, a maioria foi capturada dentro de 268 m (Andress *et al* 2013). Para *A. ludens*, voos de 240 m foram frequentes, com dispersão de até 9 km do ponto de liberação e uma sobrevivência de 5 a 10 dias após a liberação (Thomas & Loera-Gallardo 1998). Entretanto, estudos mais recentes com *A. ludens*, em pomares de manga na época de poda, mostraram que a linhagem mutante Tap 7 tem maior capacidade de dispersão (171 m) do que a linhagem normal SMR (152,7 m), criada por várias décadas em laboratório (Flores *et al* 2015).

Para a aplicação da Técnica do Inseto Estéril (TIE) é muito importante saber a capacidade de voo e a sobrevivência em condições de campo da espécie alvo, pois a logística de liberação deverá ser baseada nessas informações, tais como, distância entre pontos de liberação e intervalo entre liberações, respectivamente. Um dos melhores métodos de se estudar a capacidade de dispersão de moscas-das-frutas é através da soltura em um ponto central e a recaptura em armadilhas colocadas em várias distâncias (Andress *et al* 2013, Krasnov *et al* 2020). Nesse caso, os insetos devem ser marcados com um pó fluorescente ainda na fase de pupa e antes da liberação para diferenciá-los dos que já estão presentes no campo (FAO/IAEA/USDA 2019).

Foi verificado que os padrões de dispersão dos machos estéreis de *C. capitata* são semelhantes aos selvagens (Wong *et al* 1982), não voam mais do que 300 m e a maioria deles possui voos restritos até 150 m de distância do ponto de liberação, sendo que, nesse caso, deveriam ser liberados a cada 200-250m (Plant & Cunningham 1991). Em regiões secas a dispersão dessa espécie de mosca pode ser limitada (Vera *et al* 2002), como comprovado por Paranhos *et al* (2010) em pomares de videiras irrigadas na região semiárida, onde se obteve 60% das recapturas até 25 m de distância, 20% até 50 m e apenas 5% até 100 m de distância. Por outro lado, a sobrevivência foi alta, já que cerca de 90% das recapturas ocorreu até o quinto dia após a liberação. Provavelmente, a irrigação das plantas tenha favorecido a sobrevivência das moscas em campo. Navarro-Llopis *et al* (2014) sugeriram que *C. capitata* pode voar por mais de 1 km em busca de alimento e, por isso, recomendam que a “buffer” área usada em programas de manejo integrado de moscas-das-frutas em área ampla deve ter pelo menos 1,3 km de largura.

A dispersão de *B. tryoni* parece ser mais restrita, pois os machos voaram em média 62 m após uma semana da liberação e 109,1 m após duas semanas, não havendo diferença na dispersão entre machos estéreis e selvagens (Weldon & Meats 2010). Todavia, sabe-se que fatores de estresse oriundo do processo de pós-produção de machos estéreis de *B. tryoni*, como irradiação e vibração, tem o potencial de reduzir significamente a habilidade de voo deles (Benelli *et al* 2021). Apesar de ocorrer variações no padrão de voo entre indivíduos com diferentes sexos e idades, o comportamento se repete periodicamente, o que indica que estas características podem estar relacionadas a um componente genético (Chapman 1983).

Verifica-se que os estudos de dispersão mostram diferenças para a mesma espécie, provavelmente porque tais estudos são realizados com moscas criadas em diferentes dietas na fase larval, conduzidos em diferentes biomas, condições climáticas e hospedeiros/fases fisiológicas. Dessa forma, fica claro que existem limites máximos de dispersão que estão diretamente relacionados com a espécie de moscas-das-frutas em questão, mas que podem variar entre os indivíduos de uma mesma espécie em função de diferentes fatores internos e externos, como já comentado anteriormente neste capítulo.

Considerações finais

Provavelmente por questões práticas, os estudos focados em tefritídeos raramente avaliam os aspectos evolutivos e ontogênicos do comportamento. Este fato é indicado pela evidente escassez de estudos comportamentais focados em espécies de moscas-das-frutas sem importância econômica. A maioria das pesquisas de comportamento usam espécies de importância econômica como organismo de estudo, justificando suas pesquisas com base no desenvolvimento ou melhoria de alguma técnica de controle de pragas (e.g., técnica do inseto estéril, técnica de aniquilação de machos, isca tóxica). Apesar de ser um recorte necessário e importante na construção de soluções aplicadas, não podemos esquecer que o estudo dos aspectos teóricos do comportamento de moscas-das-frutas pode oferecer uma excelente oportunidade de ampliar o nosso entendimento sobre os principais mecanismos de evolução do comportamento no grupo. Além disso, um melhor entendimento dos mecanismos evolutivos do comportamento de tefritídeos poderá contribuir não apenas para o aprimoramento de técnicas de controle existentes, mas também para a criação de novas tecnologias de controle que poderão ser aplicadas eficientemente contra as principais pragas de moscas-das-frutas.

Referências

- AGROFIT (2019) Sistema de agrotóxicos fitossanitário. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA). http://extranet.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acessado 19 Nov 2019.
- Aguilar-Argüello S, Díaz-Fleischer F, Rao D (2015) Target-invariant aggressive display in a tephritid fly. *Behav Process*, 121:33–36.
- Aguilar-Argüello S, Díaz-Fleischer F, Rao D (2016) Motion-triggered defensive display in a tephritid fly. *J Ethol* 34:31–37.
- Aguilar-Argüello S, Díaz-Castelazo C, Rao D (2018) A predator's response to a prey's deterrent signal changes with experience. *Behav Process* 151:81–88.
- Alcock J (2013) *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Oxford University Press, New York, pp 5–6.
- Almeida LM, Araújo A, Mendes NHD, de Souza JMGA, Menezes AAL (2011) The temporal pattern of mating behavior of the fruit fly, *Anastrepha zenildae* in the laboratory. *J Insect Sci* 11:151.
- Almeida LM, Rocha LL, Souza ML, Mendes NHD, Souza JMGA (2013) Escolha de parceiros sexuais em *Anastrepha zenildae* (Zucchi, 1979) (Diptera: Tephritidae): papel dos caracteres morfológicos. *Biotemas* 26 (2): 113–120.
- Aluja M, Hendrichs J, Cabrera M (1983) Behavior and interactions between *Anastrepha ludens* (Loew) and *A. obliqua* (Macquart) on a field cage mango tree I. Lekking behavior and male territoriality. In: Cavalloro R (ed) *Fruit Flies of Economic Importance*. Balkema, Rotterdam pp 122–133.
- Aluja M, Cabrera M, Guillen J, Celedonio H, Ayora F (1989) Behavior of *Anastrepha ludens*, *Anastrepha obliqua* and *Anastrepha serpentina* (Diptera, Tephritidae) on a wild mango tree (*Mangifera indica*) harbouring three mcphail traps. *Insect Sci Appl* 10:309–318
- Aluja M, Birke A (1993) Habitat use by adults of *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) in a mixed mango and tropical plum orchard. *Ann Entomol Soc Am* 86:799–812.
- Aluja M, Prokopy RJ (1992) Host search behavior of *Rhagoletis pomonella* flies: inter-tree movement patterns in response to wind-borne fruit volatiles under field conditions. *Physiol Entomol* 17:1–8.
- Aluja M, Jacome I, Birke A, Lozada N, Quintero G (1993) Basic patterns of behavior in wild *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) flies under field-cage conditions. *Ann Entomol Soc Am* 86:776–793.
- Aluja M, Pinero J, Jacome I, Díaz-Fleischer F, Sivinski J (2000) Behavior of flies in the genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini). In: Aluja M, Norrbom AL (eds) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, pp 375–406
- Aluja M, Jacome I, Macias-Ordóñez R (2001) Effect of adult nutrition on male sexual performance in four Neotropical fruit fly species of the genus *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *J Insect Behav* 14:759–775.
- Aluja M, Díaz-Fleischer F, Arredondo J (2004) Nonhost status of commercial *Persea americana* 'Hass' to *Anastrepha ludens*, *Anastrepha obliqua*, *Anastrepha serpentina*, and *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *J Econ Entomol* 97:293–309.
- Aluja M, Mangan RL (2008) Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: critical conceptual, methodological and regulatory considerations. *Annu Rev Entomol* 53:473–502.
- Andersson M, Simmons LW (2006) Sexual selection and mate choice. *Trends Ecol Evol* 21:296–302.
- Andress E, Walters I, del Toro M, Shelly T (2013) Release-recapture of sterile male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Southern California. *Proc Hawaii Entomol Soc* 45:11–29.
- Anjos-Duarte CS, Costa AM, Joachim-Bravo IS (2011a) Sexual behaviour of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): the influence of female size on mate choice. *J Appl Entomol* 135:367–373.
- Anjos-Duarte CS, Costa AM, Joachim-Bravo IS (2011b) Influence of female age on variation of mate choice behavior in Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J Insect Behav* 24:11–21.
- Aquino JC, Joachim-Bravo IS (2014) Relevance of male size to female mate choice in *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae): Investigations with wild and laboratory-reared flies. *J Insect Behav* 27:162–176.
- Aquino JC, Costa Souza CF, de Jesus Santos JR, Joachim-Bravo IS (2016) Adding guarana powder to Medfly diets: an alternative for improving the Sterile Insect Technique. *Sci Agr* 73:294–298.
- Aquino JC (2019) Estratégias de competição e mecanismos de interação entre espécies de moscas-das-frutas (Tephritidae) nativas e invasora em um hospedeiro em comum. Tese, Universidade Federal da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores p. 103.
- Araújo ES, Monteiro LB, Monteiro RS, Nishimura G, Francka P, Lavigne C (2019) Impact of native forest remnants and wild host plants on the abundance of the South American fruit fly, *Anastrepha fraterculus* in Brazilian apple orchards. *Agr Ecosyst Environ* 275:93–99.
- Arita LH, Kaneshiro KY (1985) The dynamics of the lek system and mating success in males of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Wied.). *Proc Hawaiian Entomol Soc* 25: 39–48.
- Arita LH, Kaneshiro, KY (1986) Structure and function of the rectal epithelium and anal glands during mating behavior in the Mediterranean fruit fly male. *Proc Hawaiian Entomol Soc* 26:27–30.
- Arita L, Kaneshiro KY (1989) Sexual selection and lek behavior in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pac Sci* 43:135–143.
- Asplen M (2018) Dispersal strategies in terrestrial insects. *Curr Opin Insect Sci* 27:16–20
- Baker PS, Chan AST (1991) Quantification of tephritid fruit fly dispersal. Guidelines for a sterile release programme. *J Appl Entomol* 112:410–421.

- Baldo FB, Berton LHC, Gisloti LJ, Raga A (2017) New records of *Anastrepha grandis* (Diptera, Tephritidae) and *Neosilba zadolicha* (Diptera, Lonchaeidae) in cucurbitaceae species in Brazil. *J Agric Ecol Res Int* 13: 1–7.
- Baronio CA, Bernardi D, Paranhos BAJ, Garcia FRM, Botton M (2018) Population suppression of *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) on table grapes using toxic baits. *An Acad Bras Cienc* 90:3963–3973.
- Bateman MA (1972) Ecology of fruit-flies. *Annual Review of Entomology* 17:493–518
- Bateson P, Laland KN (2013) Tinbergen's four questions: an appreciation and an update. *Trends Ecol Evol* 28:712–718.
- Bell WJ (1990) Searching behavior patterns in insects. *Annu Rev Entomol* 35:447–67.
- Benelli G, Daane KM, Canale A, Niu CY, Messing RH, Vargas RI (2014a) Sexual communication and related behaviours in Tephritidae: current knowledge and potential applications for Integrated Pest Management. *J Pest Sci* 87:385–405.
- Benelli G, Giunti G, Canale A, Messing RH (2014b) Lek dynamics and cues evoking mating behavior in tephritid flies infesting soft fruits: implications for behaviour-based control tools. *Appl Entomol Zool* 49:363–373.
- Benelli G (2015) Aggression in Tephritidae flies: Where, when, why? Future directions for research in integrated pest management. *Insects* 6:38–53.
- Benelli M, Mainali B, Taylor PW, Rempoulakis P (2021) Reduced quality of sterile Queensland fruit fly following post-production stress from hypoxia, irradiation and vibration. *J Pest Sci* 94:473–485.
- Bernays EA (2001) Neural limitations in phytophagous insects: implications for diet breadth and evolution of host affiliation. *Annu Rev Entomol* 46:703–27.
- Biasazin TD, Herrera SL, Kimbokota F, Dekker T (2019) Translating olfactomes into attractants: shared volatiles provide attractive bridges for polyphagy in fruit flies. *Ecol Lett* 22:108–118.
- Birke A, Aluja M, Greany P, Bigurra E, Perez-Staples D (2006) Long aculeus and behavior of *Anastrepha ludens* render gibberellic acid ineffective as an agent to reduce 'Ruby Red' grapefruit susceptibility to the attack of this pestiferous fruit fly in commercial groves. *J Econ Entomol* 99:1184–1193.
- Birke A, Aluja M (2018) Do mothers really know best? Complexities in testing the preference performance hypothesis in polyphagous frugivorous fruit flies. *Bull Entomol Res* 108:674–684.
- Blomquist GJ, Bagnères AG (2010) Insect hydrocarbons. Biology, biochemistry and chemical ecology. Cambridge University Press.
- Bonizzoni M, Katsoyannos BI, Marguerie R, Guglielmino CR, Gasperi G, Malacrida A, Chapman T (2002) Microsatellite analysis reveals remating by wild Mediterranean fruit fly females, *Ceratitidis capitata*. *Mol Ecol* 11:1915–1921.
- Bonizzoni M, Gomulski LM, Mossinson S, Guglielmino CR, Malacrida AR, Yuval B, Gasperi G (2006). Is polyandry a common event among wild populations of the pest *Ceratitidis capitata*? *J Econ Entomol* 99:1420–1429.
- Bradbury JW (1981) The evolution of leks. In: Alexander RD, Tinkle DW (eds) *Natural Selection and Social Behavior: Recent Research and New Theory*, Chiron, New York pp 138–69.
- Briceño RD, Ramos D, Eberhard WG (1996) Courtship behavior of male *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) in captivity. *Fla Entomol* 79:130–143.
- Briceño RD, Ramos D, Eberhard WG (1999) Aggressive behavior in medflies (*Ceratitidis capitata*) and its modification by mass rearing (Diptera: Tephritidae). *J Kansas Entomol Soc* 72:17–27.
- Briceño RD, Eberhard WG (1998) Medfly courtship duration: a sexually selected reaction norm changed by crowding. *Ethol Ecol Evol* 10:369–382.
- Briceño RD, Eberhard WG (2000) Male wing positions during courtship by mediterranean fruit flies (*Ceratitidis capitata*) (Diptera: Tephritidae). *J Kansas Entomol Soc* 73:143–147.
- Briceño RD, Eberhard WG (2002a) Decisions during courtship by male and female medflies (Diptera: Tephritidae): Correlated changes in male behavior and female acceptance criteria in mass-reared flies. *Fla Entomol* 85:14–31.
- Briceño RD, Eberhard WG (2002b) Courtship in the medfly, *Ceratitidis capitata*, includes tactile stimulation with the male's arista. *Entomol Exp Appl* 102:221–228.
- Briceño RD, Eberhard WG, Vilardi JC, Liedo P, Shelly TE (2002) Variation in the intermittent buzzing songs of male Medflies (Diptera: Tephritidae) associated with geography, mass-rearing, and courtship success. *Fla Entomol* 85:32–40.
- Briceño RD, Eberhard WG, Quilici S (2005) Comparative allometry and sexual behavior of four fruit fly species in the tribe Ceratitidini (Diptera: Tephritidae). *J Kansas Entomol Soc* 78:20–33.
- Briceño D, Eberhard W, Vilardi J, Cayol JP, Shelly T (2007) Courtship behavior of different wild strains of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 90:15–18.
- Briceño RD, Hernández MDR, Orozco D, Hanson P (2009) Acoustic courtship songs in males of the fruit fly *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) associated with geography, mass rearing and courtship success. *Rev Biol Trop* 57:257–265.
- Bro-Jørgensen J (2009) Dynamics of multiple signalling systems: animal communication in a world in flux. *Trends Ecol Evol* 25:292–300.
- Browne BL (1993) Physiologically induced changes in resource-oriented behavior. *Annu Rev Entomol* 38:1–25.
- Burk T (1981) Signaling and sex in acalyptrate flies. *Fla Entomol* 64:30–43.
- Burk T (1982) Evolutionary significance of predation on sexually signaling males. *Fla Entomol* 65(1):90–104.
- Burk T, Webb JC (1983) Effect of male size on calling propensity, song parameters, and mating success in Caribbean fruit-flies, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera, Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 76(4):678–682.
- Burns RE, Harris DL, Moreno DS, Eger JE (2001) Efficacy of spinosad bait sprays to control Mediterranean and Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial citrus in Florida. *Fla Entomol* 84:672–678.

- Canal NA, Alvarenga CD, Zucchi RA (1998) Análise faunística das espécies de moscas-das-frutas (Dip., Tephritidae) em Minas Gerais. *Sci Agri* 55:15–24.
- Canale A, Germinara SG, Carpita A, Benelli G, Bonsignori G, Stefanini C, Raspi A, Rotundo G (2013) Behavioural and electrophysiological responses of the olive fruit fly, *Bactrocera oleae* (Rossi) (Diptera: Tephritidae), to male- and female-borne sex attractants. *Chemoecology* 23:155–164.
- Carpita A, Canale A, Raffaelli A, Saba A, Benelli G, Raspi A (2012) (Z)-9-tricosene identified in rectal gland extracts of *Bactrocera oleae* males: first evidence of a male-produced female attractant in olive fruit fly. *Naturwissenschaften* 99:77–81.
- Castrejón-Gómez VR, Láscara S, Malo EA, Toledo J, Rojas JC (2007) Calling behavior of mass-reared and wild *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). *J Econ Entomol* 100:1173–1179.
- Cayol JB, Coronado P, Taher M (2002) Sexual compatibility in medfly (Diptera: Tephritidae) from different origins. *Fla Entomol* 85:51–57.
- Chapman MG (1983) Experimental analysis of the propensity to flight of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *Entomol Exp Appl* 33:163–170.
- Chen P, Ye H, Mu QA (2007) Migration and dispersal of the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* in regions of Nujiang River based on fluorescence mark. *Acta Ecol Sin* 27:2468–2476.
- Chen M, Chen P, Ye H, Li JP, Ji QE (2014) Morphological structures and developmental characteristics of the ovaries of *Bactrocera dorsalis*. *J Environ Entomol* 36:1–5.
- Chen M, Chen P, Ye H, Yuan R, Wang X, Xu J (2015) Flight capacity of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) adult females based on flight mill studies and flight muscle ultrastructure. *J Insect Sci* 15: 141. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev124>.
- Chuman T, Landolt PJ, Heath RR, Tumlinson JH (1987) Isolation, identification, and synthesis of male-produced sex pheromone of papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker (Diptera, Tephritidae). *J Chem Ecol* 13:1979–1992.
- Clarke AR (2017) Why so many polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae)? A further contribution to the ‘generalism’ debate. *Biol J Linn Soc* 120:245–257.
- Costa AM, Amorim FO, Anjos-Duarte CS, Joachim-Bravo IS (2011) Influence of different tropical fruits on biological and behavioral aspects of the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera, Tephritidae). *Rev Bras Entomol* 55:355–360.
- Costa DR, Leite SA, Santos MP, Coelho BS, Moreira AA, Silva CAD, Joachim-Bravo IS, Castellani MA (2021a) Influence of mineral particle films and biomaterials on guava fruits and implications for the oviposition of *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae). *Insects*, 12, 373. <https://doi.org/10.3390/insects12050373>.
- Costa DR, Leite SA, Moreira AA, Perez-Maluf R, Novaes QS, Santos MP, Santos MM, Joachim-Bravo IS, Castellani MA (2021b) Mineral and natural films change the physical-chemical properties of grapes and modulate oviposition behaviour of *Ceratitidis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae). *Bull Entomol Res* doi.org/10.1017/S0007485321000250.
- Cruz-López L, Malo EA, Rojas JC (2015) Sex pheromone of *Anastrepha striata*. *J Chem Ecol* 41:458–464.
- Cunningham JP (2012) Can mechanism help explain insect host choice? *J Evol Biol* 25:244–251.
- Cunningham JP, Carlsson MA, Villa TF, Dekker T, Clarke AR (2016) Do fruit ripening volatiles enable resource specialism in polyphagous fruit flies? *J Chem Ecol* 42:931–940.
- Cytrynowicz M, Morgante JS, Souza HML (1982) Visual responses of South American fruit flies, *Anastrepha fraterculus* and mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata*, to colored rectangles and spheres. *Environ Entomol* 11:1202–1210.
- Dawkins MS (2014) Tribute to Tinbergen: questions and how to answer them. *Ethology* 120:120–122.
- De Lima IS, Howse PE, Salles LAB (1994) Reproductive behavior of the South American fruit fly *Anastrepha fraterculus* (Diptera, Tephritidae) laboratory and field studies. *Physiol Entomol* 19:271–277.
- De Aquino NC, Ferreira LL, Tavares R, Silva CS, Mendonça A, Joachim-Bravo IS, Milet-Pinheiro P, Navarro D, Galdino FCA, Do Nascimento RR (2021) Bioactive male-produced volatiles from *Anastrepha obliqua* and their role in attraction of conspecific females. *J Chem Ecol* 47:167–174. <https://doi.org/10.1007/s10886-021-01248-z>.
- Diamantidis AD, Papadopoulos NT, Carey JR (2008) Medfly populations differ in diel and age patterns of sexual signalling. *Entomol Exp Appl* 128(3):389–397.
- Dias VS, Silva JG, Lima KM, Petitinga CSCD, Hernandez-Ortiz V, Laumann RA, Paranhos BJ, Uramoto K, Zucchi RA, Joachim-Bravo IS (2016) An integrative multidisciplinary approach to understanding cryptic divergence in Brazilian species of the *Anastrepha fraterculus* complex (Diptera: Tephritidae). *Biol J Linn Soc* 117:725–746.
- Dias VS (2018) Condition-dependent expression of sexual traits based on enzymatic antioxidants in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. PhD dissertation, University of Florida, pp 82–105.
- Dias et al (2021) por: “Dias VS, Caceres C, Parker AG, Pereira R, Demirbas-Uzel G, Abd-Alla AMM, Teets NM, Schetelig MF, Handler AM, Hahn DA (2021) Mitochondrial superoxide dismutase overexpression and low oxygen conditioning hormesis improve the performance of irradiated sterile males. *Sci Rep* 11: 20182.
- Dias NP, Ongaratto S, Garcia MS, Nava DE (2017a) Oviposition of *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) in citrus fruits, and development in relation to maturity of orange fruits. *Fla Entomol* 100: 468–473.
- Dias NP, Nava DE, Garcia MS, Silva FF, Valgas RA (2017b) Oviposition of fruit flies (Diptera: Tephritidae) and its relation with the pericarp of citrus fruits. *Braz J Biol* 78:443–448.
- Díaz-Fleischer F, Aluja M (2000) Behavior of tephritid flies: A historical perspective. In: Aluja M, Norrbom AL (eds) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, pp 39–69.

- Díaz-Fleischer F, Aluja M (2003a) Influence of conspecific presence, experience, and host quality on oviposition behavior and clutch size determination in *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *J Insect Behav* 16: 537–554.
- Díaz-Fleischer F, Aluja M (2003b) Clutch size in frugivorous insects as a function of host firmness: the case of the tephritid fly *Anastrepha ludens*. *Ecol Entomol* 28:268–277.
- Díaz-Fleischer F, Aluja M (2003c) Clutch size in frugivorous insects as a function of host firmness: the case of the tephritid fly *Anastrepha ludens*. *Ecol Entomol* 28:268–277.
- Díaz-Fleischer F, Arredondo J (2011) Light conditions affect sexual performance in a lekking tephritid fruit fly. *J Exp Biol* 214:2595–2602.
- Dor A, Valle-Mora J, Rodríguez-Rodríguez SE, Liedo P (2014) Predation of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) by *Norops serranoi* (Reptilia: Polychrotidae): Functional Response and Evasion Ability. *Environ Entomol* 43:706–715.
- Dyck V, Hendrichs J, Robinson A (2021) Sterile Insect Technique: principles and practice in area-wide Integrated Pest Management. Dordrecht: Springer.
- Eberhard WG (2000) Sexual behavior and sexual selection in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Dacinae: Ceratitidini). In: Aluja M, Norrbom AL (eds) Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Raton, pp 459–489.
- Eberhard WG, Pereira F (1995) The process of intromission in the medfly, *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Psyche* 102:101–122.
- Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586–608.
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and evolution of mating systems. *Science* 197:215–223.
- Facholi-Bendassolli MCN, Uchôa-Fernandes MA (2006) Sexual behavior of *Anastrepha sororcula* Zucchi (Diptera: Tephritidae) in laboratory. *Rev Bras Entomol* 50:406–412.
- FAO/IAEA/USDA (2019) Product quality control for sterile mass-reared and released tephritid fruit flies, Version 7.0. IAEA, Vienna, Austria p 80–83.
- Field SA, Kaspi R, Yuval B (2002) Why do calling medflies (Diptera: Tephritidae) cluster? Assessing the empirical evidence for models of medfly lek evolution. *Fla Entomol* 85:63–72.
- Flath RA, Jang EB, Light DM, Mon TR, Carvalho L, Binder RG, John JO (1993) Volatile pheromonal emissions from the male Mediterranean fruit fly effects of fly age and time of day. *J Agr Food Chem* 41:830–837.
- Flores S, Campos S, Gómez E, Espinoza E, Wilsonand W, Montoya P (2015) Evaluation of field dispersal and survival capacity of the genetic sexing strain Tapachula-7of *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 98: 209–214.
- Fontellas-Brandalha TML, Zucoloto FS (2004) Selection of oviposition sites by wild *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) based on the nutritional composition. *Neotrop Entomol* 33:557–62.
- Foote RH (1981) The genus *Rhagoletis* Loew south of the United States (Diptera, Tephritidae). US Department of Agriculture, Technical Bulletin, 1607:1–75.
- Fusari L, Dantas GPS, Pinho LC (2018) Order Diptera. In: Hamada N, Thorp JH, Rogers DC (eds) Handbook of Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Keys to Neotropical Hexapoda. Academic Press, Cambridge, pp 607–623.
- Gallo D, Nakano O, Silveira Neto S, Carvalho RPL, Baptista GC, Berti Filho E, Parra JR, Zucchi RA, Alves SB, Vendramim JD, Marchini LC, Lopes JRS, Omoto C (2002) Entomologia agrícola. Piracicaba: FEALQ pp. 920.
- Girolami V, Strapazzoni A, Crnjar R, Angioy AM, Pietra P (1986) Behavior and sensory physiology of *Rhagoletis pomonella* in relation to oviposition stimulants and deterrents in fruit. In: Cavalloro R (ed) Fruit Flies of Economic Importance. AA Balkema, The Netherlands, Rotterdam pp. 183–90.
- Gomez-Cendra P, Calcagno G, Belluscio L, Vilardi JC (2011) Male courtship behavior of the South American fruit fly, *Anastrepha fraterculus*, from an Argentinean laboratory strain. *J Insect Sci.* 11:175. <https://doi.org/10.1673/031.011.17501>.
- Gonçalves GB, Silva CE, Mendonça ADL, Vaníčková L, Tomcala A, Do Nascimento RR (2013) Pheromone communication in *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae): a comparison of the volatiles and salivary gland extracts of two wild populations. *Fla Entomol* 96:1365–1374.
- González-López GI, Rao D, Díaz-Fleischer F, Orozco-Dávila D, Perez-Staples D (2016) Antipredator behavior of the new mass-reared unisexual strain of the Mexican Fruit Fly. *Bull Entomol Res* 106:314–321.
- Gregório PLF, Sant'Ana J, Redaelli LR, Idalgo TDN (2012) The influence of prior experience with artificial fruits on the ovipositioning behavior of *Anastrepha fraterculus* (Diptera, Tephritidae). *Iheringia, Ser Zool* 102:138–141.
- Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T (2010) A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecol Lett* 13:383–393.
- Hafsi A, Facon B, Ravigné V, Chiroleu F, Quilici S, Chermiti B, Duyck PF (2016) Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance? *BMC Ecol* 16:40.
- Harter WR, Botton M, Nava DE, Grutzmacher AD, Goncalves RdS, Junior RM, Bernardi D, Zanardi OZ (2015) Toxicities and residual effects of toxic baits containing spinosad or malathion to control the adult *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 98:202–208.
- Hassel MP, Southwood TRE (1978) Foraging strategies of insects. *Annu Rev Entomol* 9:75–98.
- Headrick DH, Goeden RD (1994) Reproductive behavior of California fruit flies and the classification and evolution of Tephritidae (Diptera) mating systems. *Stud Dipterol* 1:194–252.
- Headrick DH, Goeden RD (1996) Commentary: issues concerning the eradication or establishment and biological control of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemeann) (Diptera: Tephritidae), California. *Biol Control* 6:412–421.
- Heath RR, Epsky ND, Dueben BD, Guzman A, Andrade

- LE (1994) Gamma-radiation effect on production of 4 pheromonal components of male Mediterranean fruit-flies (Diptera, Tephritidae). *J Econ Entomol* 87:904–909.
- Heath RR, Landolt PJ, Robacker DC, Dueben BD, Epsky ND (2000) Sexual pheromones of tephritid flies: Clues to unravel phylogeny and behaviour. In: Aluja M, Norrbom AL (eds) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, pp 793–809.
- Hendrichs J, Hendrichs MA (1990) Mediterranean fruit-fly (Diptera, Tephritidae) in nature, location and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and nonfruiting hosts and nonhosts. *Ann Entomol Soc Am* 83:632–641.
- Hendrichs J, Katsoyannos BI, Wornoayporn V, Hendrichs MA (1994) Odor-mediated foraging by yellowjacket wasps (Hymenoptera, Vespidae): predation on leks of pheromone-calling mediterranean fruit-fly males (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 99:88–94.
- Hendrichs MA, Hendrichs J (1998) Perfumed to be killed: Interception of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) sexual signaling by predatory foraging wasps (Hymenoptera: Vespidae). *Ann Entomol Soc Am* 91:228–234.
- Hendrichs J, Robinson AS, Cayol JP, Enkerlin W (2002) Medfly area wide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: the importance of mating behavior studies. *Fla Entomol* 85:1–13.
- Henning F, Matioli SR (2006) Mating time of the west Indian fruit fly *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) under laboratory conditions. *Neotrop Entomol* 35:145–148.
- Hill AR, Hooper GHS (1984) Attractiveness of various colours to Australian tephritid fruit flies in the field. *Entomol Exp Appl* 35: 119–128.
- Hoglund J, Alatalo RU (1995) *Leks*. Princeton University Press. New Jersey.
- Hunt MK, Crean CS, Wood RJ, Gilburn AS (1998) Fluctuating asymmetry and sexual selection in the Mediterranean fruitfly (Diptera: Tephritidae). *Biol J Linn Soc* 64:385–396.
- Hunt MK, Nicholls CJ, Wood RJ, Rendon AP, Gilburn AS (2004) Sexual selection for symmetrical male medflies (Diptera: Tephritidae) confirmed in the field. *Biol J Linn Soc* 81:347–355.
- Ioannou CS, Papadopoulos NT, Kouloussis NA, Tananaki CI, Katsoyannos BI (2012) Essential oils of citrus fruit stimulate oviposition in the Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) *Physiol Entomol* 37:330–339.
- Inskeep JR, Allen AP, Taylor PW, Rempoulakis P, Weldon CW (2021) Canopy distribution and microclimate preferences of sterile and wild Queensland fruit flies. *Sci Rep* 11:13010.
- Jaenike J (1978) On optimal oviposition behaviour in phytophagous insects. *Theor Popul Biol* 14:350–356.
- Jaenike J. (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annu Rev Ecol Syst* 21:243–273.
- Jang EB, Light DM, Binder RG, Flath RA, Carvalho LA (1994) Attraction of female Mediterranean fruit-flies to the 5 major components of male-produced pheromone in a laboratory flight tunnel. *J Chem Ecol* 20:9–20.
- Jeffries MJ, Lawton JH (1984) Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biol J Linn Soc* 23:269–286.
- Joachim-Bravo IS, Zucoloto FS (1997) Oviposition preference and larval performance in *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Rev Bras Zool* 14 (4): 795 – 802.
- Joachim-Bravo IS, Fernandes OA, Bortoli SRA, Zucoloto FS (2001a) Oviposition behavior of *Ceratitidis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae): association between oviposition preference and larval performance in individual females. *Neotrop Entomol* 30:559–564.
- Joachim-Bravo IS, Fernandes OA, Bortoli AS, Zucoloto FS (2001b) Oviposition preference hierarchy in *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae): influence of female age and experience. *Iheringia Sér Zool* 91:93–100.
- Joachim-Bravo IS, Silva-Neto AM (2004) Aceitação e preferência de frutos para oviposição em duas populações de *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Iheringia Ser Zool* 94:171–176.
- Jones AG, Ratterman NL (2009) Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin? *Proc Natl Acad Sci* 106:10001–10008.
- Jones SR, Kim KC (1994) Aculeus wear and oviposition in four species of Tephritidae (Diptera). *Ann Entomol Soc Am* 87:104–107.
- Kanmiya K (2006) Communication by vibratory signals in diptera. In: Drosopoulos S, Claridge MF (eds) *Insect sounds and communication: physiology, behaviour, ecology and evolution*. Taylor & Francis, Boca Raton, pp 381–396.
- Kaspi R, Taylor PW, Yuval B (2000) Diet and size influence sexual advertisement and copulatory success of males in Mediterranean fruit fly leks. *Ecol Entomol* 25:279–284.
- Kaspi R, Yuval B (1999a) Mediterranean Fruit Fly leks: factors affecting male location. *Funct Ecol* 13:539–545.
- Kaspi R, Yuval B (1999b) Lek site selection by male Mediterranean fruit flies. *J Insect Behav* 12:267–276.
- Knipling EF (1955) Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. *J Econ Entomol* 48:459–462.
- Kovaleski A, Sugayama RL, Malavasi A (1999) Movement of *Anastrepha fraterculus* from native breeding sites into apple orchards in Southern Brazil. *Entomol Exp Appl* 91:457–463.
- Kovaleski A, Botton M, Nava DE (2014) Uso da técnica do inseto estéril no controle de *Anastrepha fraterculus*: um sonho ou uma alternativa viável para a fruticultura de clima temperado? In: XXV Congresso Brasileiro de Entomologia, Goiânia, GO. Universidade Federal de Goiás.
- Krasnov H, Cohen Y, Goldshtein E, Ovadia S, Sharon R, Harari AR, Blank L (2021) Inconsistent effects of local and landscape factors on two key pests in Israeli vineyards. *J Appl Entomol* 145:417–426.
- Kuijper B, Pen I, Weissing FJ (2012) A Guide to Sexual Selection Theory. *Annu Rev Ecol Evol S* 43:287–311.
- Landolt PJ, Hendrichs J (1983) Reproductive-behavior of the papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 76:413–417.

- Landolt PJ, Heath RR, King JR (1985) Behavioral-responses of female papaya fruit-flies, *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae), to male-produced sex-pheromone. *Ann Entomol Soc Am* 78:751–755.
- Landolt PJ, Reed HC, Heath RR (1992) Attraction of female papaya fruit fly (Diptera: Tephritidae) to male pheromone and host fruit. *Environ Entomol* 21:1154–1159.
- Levitis DA, Lidicker WZ, Freund G. (2009) Behavioural biologists don't agree on what constitutes behaviour. *Anim Behav* 78:103–110.
- Liendo MC, Parreno MA, Cladera JL, Vera MT, Segura D (2018) Coexistence between two fruit fly species is supported by the different strength of intra- and interspecific competition. *Ecol Entomol* 43:294–303.
- Light DM, Jang EB (1996) Plant volatiles evoke and modulate tephritid behavior. In: McPheron BA, Steck GJ (eds) *Fruit fly pests: a world assessment of their biology and management*. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida, pp. 123–33.
- Liimatainen J, Hoikkala A, Shelly T (1997) Courtship behavior in *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae): Comparison of wild and mass-reared males. *Ann Entomol Soc Am* 90:836–843.
- Lima IS, House PE, do Nascimento RR (2001) Volatile substances from male *Anastrepha fraterculus* Wied. (Diptera: Tephritidae): identification and behavioural activity. *J Braz Chem Soc* 12:196–201.
- Lima-Mendoza A, Mendonça ADL, Goulart Sant'Ana AE, Do Nascimento RR (2014) Semiochemicals of fruit flies of the genus *Anastrepha*. *Química Nova* 37:293–301.
- Liu H, Zhang C, Hou BH, Cheng G, Yang O, Ma J (2017) Interspecific competition between *Ceratitidis capitata* and two *Bactrocera* spp. (Diptera: Tephritidae) evaluated via adult behavioral interference under laboratory conditions. *J Econ Entomol* 7:1–11.
- Lopes GN, Souza-Filho MF, Gotelli NJ, Lemos LJU, Godoy WAC, Zucchi RA (2015) Temporal overlap and co-occurrence in a guild of sub-tropical Tephritid fruit flies. *PLoS ONE* 10(7):e0132124. doi:10.1371/journal.pone.0132124.
- López-Guillén G, Cruz-López L, Malo EA, González-Hernández H, Llanderal Cazares C, López-Collado J, Toledo J, Rojas JC (2008) Factors influencing the release of volatiles in *Anastrepha obliqua* males (Diptera: Tephritidae). *Environ Entomol* 37(4):876–882.
- López-Guillén G, Cruz López L, Malo EA, Rojas JC (2011) Olfactory responses of *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) to volatiles emitted by calling males. *Fla Entomol* 94:874–881.
- Lu F, Teal PEA (2001) Sex pheromone components in oral secretions and crop of male Caribbean fruit flies, *Anastrepha suspensa* (Loew). *Arch Insect Biochem Physiol* 48:144–154.
- Malavasi A, Morgante JS, Prokopy RJ (1983) Distribution and activities of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) flies on host and non-host trees. *Ann Entomol Soc Am* 76:286–292.
- Mankin RW, Malavasi A, Aquino C (1996) Acoustical comparisons of calling songs from *Anastrepha* species in Brazil. In: McPheron BA, Steck GJ (eds) *Fruit fly pests: a world assessment of their biology and management*. St. Lucie Press, Boca Raton, pp 37–42.
- Mankin R, Lemon M, Harmer AMT, Evans C, Taylor PW (2008) Time-pattern and frequency analyses of sounds produced by irradiated and untreated male *Bactrocera tryoni* (Froggatt) during mating behavior. *Ann Entomol Soc Am* 101:664–674.
- Masselière MC, Facon B, Hafsi A, Duyck PF (2017a) Diet breadth modulates preference-performance relationships in a phytophagous insect community. *Sci Rep* 7:16934 DOI:10.1038/s41598-017-17231-2.
- Masselière MC, Ravigné V, Facon B, Lefeuvre P, Massol F, Quilici S, Duyck PF (2017b) Changes in phytophagous insect host ranges following the invasion of their community: Long-term data for fruit flies. *Ecol Evol* 7:5181–519.
- Matthews RW, Matthews JR (2010) *Insect Behavior*. Springer, New York.
- Mayhew PJ (1997) Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos* 79:417–428.
- Maynard-Smith J, Harper D (2003) Introduction: What are signals? In: Maynard-Smith J, Harper D (eds) *Animal signals*, Oxford University Press, pp 1–15.
- Mazomenos BE, Haniotakis GE (1981) A multicomponent female sex-pheromone of *Dacus oleae* gmelin isolation and bioassay. *J Chem Ecol* 7:437–444.
- Mazomenos BE, Haniotakis GE (1985) Male olive fruit fly attraction to synthetic sex-pheromone components in laboratory and field-tests. *J Chem Ecol* 11:397–405.
- McDonald PT & McInnis DO (1985) *Ceratitidis capitata*: Effect of host fruit size on the number of eggs per clutch. *Entomol Exp Appl* 37:207–211.
- McDonald PT (1987) Intragroup stimulation of pheromone release by male mediterranean fruit-flies (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 80:17–20.
- McPheron BA, Han HY, Silva JG, Norrbom AL (2000) Phylogeny of the genera *Anastrepha* and *Toxotrypana* (Trypetinae: Toxotrypanini) based upon 16S rRNA mitochondrial DNA sequences. In: Aluja M, Norrbom AL (eds) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, pp 343–361.
- McQuate GT, Sylva CD, Jang EB (2005) Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) suppression in persimmon through bait sprays in adjacent coffee plantings. *J Appl Entomol* 129:110–117.
- Medeiros L, Cresoni-Pereira C, Zucoloto FS (2008) Insects making choices: physiology related to choices in feeding, mating and oviposition. In: Maes RP (ed) *Insect Physiology: New Research*. Nova Science Publishers, Inc. pp. 143–183.
- Mendez V, Briceño RD, Eberhard WG (1998) Functional significance of the capitae supra-fronto-orbital bristles of male Medflies (*Ceratitidis capitata*) (Diptera: Tephritidae). *J Kansas Entomol Soc* 71:164–174.
- Merli D, Mannucci B, Bassetti F, Corana F, Falchetto M, Malacrida AR, Gasperi G, Scolari F (2018) Larval diet affects male pheromone blend in a laboratory strain of the Medfly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *J Chem Ecol* 44:339–353.
- Messina FJ, Subler JK (1995) Conspecific and heterospecific

- interactions of male *Rhagoletis* flies (Diptera: Tephritidae) on a shared host. *J Kansas Entomol Soc* 68:206–213.
- Meza-Hernández JS, Hernández E, Salvador-Figueroa M, Cruz-Lopez L (2002) Sexual compatibility, mating performance and sex pheromone release of mass-reared and wild *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) under field-cage conditions. *Proceedings of 6th International Fruit Fly Symposium*, 6–10 May 2002, Stellenbosch, South Africa pp 99–104.
- Midgarden D, Van Sauer-Muller A, Godoy MJS, Vayssières JF (2016) Overview of the Programme to Eradicate *Bactrocera carambolae* in South America. In: Ekesi S, Mohamed SA, Meyer M, editor (eds) *Fruit Fly Research and Development in Africa: Towards a Sustainable Management Strategy to Improve Horticulture*, Springer, Switzerland pp 705–736.
- Migani V, Ekesi S, Hoffmeister TS (2014) Physiology vs. environment: what drives oviposition decisions in mango fruit flies (*Bactrocera invadens* and *Ceratitidis cosyra*)? *J Appl Entomol* 138: 395–402.
- Miranda GX (2000) Sexual dimorphism in the arista of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) and its possible importance in courtship. *J New York Entomol Soc* 108:339–348.
- Mora-Kepfer F (2003) The effect of manipulating the male face color in courtship success in *Ceratitidis capitata* males (Diptera, Tephritidae). *J New York Entomol Soc* 111:159–164.
- Morgante JS, Malavasi A, Prokopy RJ (1983) Mating behavior of wild *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) on a caged host tree. *Fla Entomol* 66:234–241.
- Morgante JS, Selivon D, Solferini VN, Matioli SR (1993) Evolutionary patterns in specialist and generalist species of *Anastrepha*. In: Aluja M, Liedo P (eds) *Fruit flies Biology and Management*. Springer-Verlag, New York, pp 15–20.
- Nakagawa S, Prokopy RJ, Wong, TTY, Ziegler JR, Mitchell SM, Urago T, Harris, EJ (1978) Visual orientation of *Ceratitidis capitata* flies to fruit models. *Entomol Exp Appl* 24: 193–198.
- Nation J (1972) Courtship behavior and evidence for a sex attractant in male Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Ann Entomol Soc Am* 65:1364–1367.
- Nation JL (1974) Structure and development of 2^o sex specific glands in male Caribbean fruit flies. *Ann Entomol Soc Am* 67:731–734.
- Nation JL (1981) Sex-specific glands in tephritid fruit-flies of the genera *Anastrepha*, *Ceratitidis*, *Dacus* and *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae). *Int J Insect Morphol Embryol* 10:121–129.
- Nation JL (1989) The role of pheromones in the mating system of *Anastrepha* fruit flies, pp. 189–205. In: AS Robinson and G Hooper (eds) *Fruit Flies, Their Biology, Natural Enemies and Control*, Elsevier, Amsterdam.
- Nation JL (1990) Biology of pheromone release by male Caribbean fruit-flies, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *J Chem Ecol* 16:553–572.
- Navarro-Llopis V, Vacas S, Zarzo M, Primo J (2014) Dispersal ability of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae): edge effect in area-wide treatments. *J Appl Entomol* 138: 403–408.
- Niyazi N, Shuker DM, Wood RJ (2008) Male position and calling effort together influence male attractiveness in leks of the Medfly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Biol J Linn Soc* 95:479–487.
- Norrbom AL, Barr NB, Kerr P, Mengual X, Nolazco N, Rodriguez EJ, Steck GJ, Sutton BD, Uramoto K, Zucchi RA (2018) Synonymy of *Toxotrypana* Gerstaecker with *Anastrepha* Schiner (Diptera: Tephritidae). *Proc Entomol Soc Washington* 120:834–841.
- Opp SB, Spisak SA, Telang A, Hammond SS (1996) Comparative mating systems of two *Rhagoletis* species: The adaptive significance of mate guarding. In: McPherson BA, Steck GJ (eds) *Economic fruit flies: a world assessment of their biology and management*. St. Lucie Press, Delray Beach, pp 43–49.
- Papaj DR, Prokopy RJ (1989) Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annu Rev Entomol* 34:315–350.
- Paranhos BJ, Papadopoulos NT, McInnis D, Gava C, Lopes FSC, Morelli R, Malavasi A (2010) Field dispersal and survival of sterile Medfly males aromatically treated with ginger root oil. *Environ Entomol* 39:570–575.
- Partan SR (2017) Multimodal shifts in noise: switching channels to communicate through rapid environmental change. *Animal Behaviour* 124:325–337.
- Pereira R, Yuval B, Liedo P, Teal PEA, Shelly TE, McInnis DO, Hendrichs J (2013) Improving sterile male performance in support of programmes integrating the sterile insect technique against fruit flies. *J Appl Entomol* 137:178–190.
- Pérez-Staples D, Aluja M (2004) *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) females that mate with virgin males live longer. *Ann Entomol Soc Am* 97:1336–1341.
- Pérez-Staples D, Aluja M, Macias-Ordóñez R, Sivinski J (2008) Reproductive trade-offs from mating with a successful male: the case of the tephritid fly *Anastrepha obliqua*. *Behav Ecol Sociobiol* 62:1333–1340.
- Pettinga CSCA, Roriz AKP, Joachim-Bravo IS (2021) Competitive strategies between *Anastrepha fraterculus* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) regulating the use of host fruits. *J Appl Entomol*. <https://doi.org/10.1111/jen.12875>.
- Plant RE, Cunningham RT (1991) Analyses of the dispersal of sterile Mediterranean Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) released from a point source. *Environ. Entomol.* 20:1493–1503.
- Polloni YJ, Da Silva MT (1986) Considerations on the reproductive behavior of *Anastrepha pseudoparallela*, Loew 1873 (Diptera, Tephritidae). In: Economopoulos AP (ed) *Fruit Flies: Proceedings of the Second International Symposium*, 16–21 September 1986, Colymbari, Crete, Greece, Elsevier Science Publishers, Amsterdam, pp. 295–301.
- Prokopy RJ, Bush GL (1973) Mating behavior of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). 4. Courtship. *Canadian Entomol* 105:873–891.
- Prokopy RJ (1975) Mating-behavior in *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). 5. Virgin female attraction to male odor. *Canadian Entomologist* 107:905–908.
- Prokopy RJ, Hendrichs J (1979) Mating behavior of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) on a field caged host tree. *Ann Entomol Soc Am* 72:642–648.

- Prokopy RJ (1980) Mating behavior of frugivorous Tephritidae in nature. In: Proc. Symposium Fruit Fly Problems, XVI International Congress of Entomology, Kyoto, pp 37–46.
- Prokopy RJ, Roitberg BD (1989) Fruit fly foraging behavior. In: Robinson AS, Hooper G (eds) Fruits flies, their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam, pp 293–306.
- Prokopy RJ, Cooley SS, Papaj DR (1993) How well can specialist *Rhagoletis* flies learn to discriminate fruit for oviposition? *J Insect Behav* 6:167–176.
- Prokopy RJ, Papaj DR (2000) Behavior of flies of the genera *Rhagoletis*, *Zonosemata*, and *Carpomya* (Trypetinae: Carpomyina). In: Aluja M, Norrbom AL (eds) Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Raton, pp 219–252.
- Ramos YJ, Costa TL, Santos AA, Silva RS, Galdino TVS, Picanço MC (2019) Geostatistical analysis as essential information for efficient decision making in *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) control in apple orchards. *Crop Protect* 120:50–57.
- Rao D, Díaz-Fleischer F (2012) Characterisation of Predator-Directed Displays in Tephritid Flies. *Ethology* 118:1165–1172.
- Rao D, Aguilar-Argüello S, Montoya P, Díaz-Fleischer F (2014) The effect of irradiation and mass rearing on the antipredator behaviour of the Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae). *Bull Entomol Res* 104:176–181.
- Robacker DC, Fraser I (2005) What do Mexican fruit flies learn when they experience fruit? *J Insect Behav* 18:529–542.
- Robinson AS, Cayol JP, Hendrichs J (2002) Recent findings on medfly sexual behavior: Implications for sit. *Fla Entomol* 85:171–181.
- Roriz AKP, Joachim-Bravo LS (2013) The relevance of age and nutritional status on the mating competitiveness of Medfly males (Diptera: Tephritidae). *Zoologia* 30:506–512.
- Roriz AKP, Japyassu HF, Joachim-Bravo IS (2017) Incipient speciation in the *Anastrepha fraterculus* cryptic species complex: reproductive compatibility between *A. sp.1 aff. fraterculus* and *A. sp.3 aff. fraterculus*. *Entomol Exp Appl* 162:346–357.
- Roriz A, Japyassú H, Cáceres C, Teresa V, Joachim-Bravo I (2018a) Pheromone emission patterns and courtship sequences across distinct populations within *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) cryptic species complex. *Bull Entomol Res* 109:408–417.
- Roriz A, Japyassú H, Joachim-Bravo I (2018b) Courtship in two morphotypes of the *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) cryptic species complex and their implications for understanding mate recognition. *J Insect Behav* 31:535–55..1
- Ruiz MJ, Juárez ML, Alzogaray RA, Arrighi F, Arroyo L, Gastaminza G, Willink E, Bard A, Vera MT (2015) Oviposition behaviour and larval development of *Anastrepha fraterculus* from Argentina in citrus. *Entomol Exp Appl* 157:198–213.
- Rull, J, Prokopy, RJ, Vargas, RI (2003) Effects of conspecific presence on arrival and use of hosts in *Ceratitidis capitata* flies. *J Insect Behav* 16:329–346.
- Salles LAB, Kovaleski A (1990) Moscas-das-frutas em macieira e pessegueiro no Rio Grande do Sul. *HortiSul* 1: 5–9.
- Sarwar M, Hamed M, Rasool B, Yousaf M, Hussain M (2013) Host preference and performance of fruit flies *Bactrocera zonata* (Saunders) and *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) for various fruits and vegetables. *Int J Sci Environ Technol* 1: 188–194.
- Segura D, Petit-Marty N, Sciurano R, Vera T, Calcagno G (2007) Lekking behavior of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 90:154–162.
- Segura DF, Belliard SA, Teresa Vera M, Bachmann GE, Josefina Ruiz M, Jofre –Barud F, Fernandez PC, Liza Lopez M, Shelly TE (2018) Plant chemicals and the sexual behavior of male Tephritid fruit flies. *Ann Entomol Soc Am* 111:239–264.
- Selivon D (1991) Alguns aspectos do comportamento de *Anastrepha striata* Schiner e *Anastrepha bistrigata* Bezzii (Diptera: Tephritidae). Master Dissertation, University of São Paulo, São Paulo.
- Selivon D, Morgante J (1997) Reproductive isolation between *Anastrepha bistrigata* and *A. striata* (Diptera, Tephritidae). *Braz J Genet* 20:583–585.
- Shelly TE, Kaneshiro KY (1991) Lek behavior of the oriental fruit-fly, *Dacus dorsalis*, in Hawaii (Diptera: Tephritidae). *J Insect Behav* 4:235–241.
- Shelly TE, Whittier TS, Kaneshiro KY (1994) Sterile insect release and the natural mating system of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 87:470–481.
- Shelly TE, Whittier TS (1995) Lek distribution in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae): influence of tree size, foliage density, and neighborhood. *Proc Hawaiian Entomol Soc* 32:113–121.
- Shelly TE, Whittier TS (1997) Lek behavior of insects. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) The evolution of mating systems in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, pp 273–293.
- Shelly TE (2000a) Aggression between wild and laboratory-reared sterile males of the Mediterranean fruit fly in a natural habitat (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 83:105–108.
- Shelly TE (2000b) Male signalling and lek attractiveness in the Mediterranean fruit fly. *Animal Behaviour* 60:245–251.
- Shelly TE (2001) Lek size and female visitation in two species of tephritid fruit flies. *Animal Behaviour* 62:33–40.
- Shelly TE, Kennelly SS (2007) Settlement patterns of mediterranean fruit flies in the tree canopy: An experimental analysis. *J Insect Behav* 20:453–472.
- Shelly TE (2018) Sexual Selection on Leks: A Fruit Fly Primer. *J Insect Sci* 18:1–16.
- Silva MT, Polloni YJ, Bressan S (1985) Mating behavior of some fruit flies of the genus *Anastrepha* Schiner, 1868 (Diptera; Tephritidae) in the laboratory. *Rev Bras Entomol* 29:155–164.
- Silva JG, Malavasi A (1993) Mating and oviposition behavior of *Anastrepha grandis* under laboratory conditions. In: Aluja M, Liedo P (eds) Fruit Flies: Biology and Management. Springer-Verlag, New York, pp 181–184.

- Silva DRB (2012) Influência de dois mecanismos de competição entre *Anastrepha obliqua* e *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) na ocupação do fruto hospedeiro manga (*Mangifera indica* L.). Dissertação, Universidade Federal da Bahia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento. p 26..
- Silva MA, Bezerra-Silva GCD, Mastrangelo T (2012) The host marking pheromone application on the management of fruit flies-a review. *Braz Arch Biol Technol* 55:835–842.
- Silva DRB, Roriz AKP, Petitinga CSCA, Lima IVG, Nascimento, AS, Joachim-Bravo IS (2021) Competitive interactions and partial displacement of *Anastrepha obliqua* by *Ceratitis capitata* in the occupation of host mangoes (*Mangifera indica*). *Agric For Entomol* 23:70-78.
- Silva-Neto AMD, Dias VS, Joachim-Bravo IS (2009) Escolha de parceiro para acasalamento em *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae): influência do envelhecimento dos machos no sucesso de cópula. *Neotrop Entomol* 38:571–577.
- Silva-Neto AM, Dias VS, Joachim –Bravo IS (2010) Importance of adult protein ingestion on the mating success of *Ceratitis capitata* Wiedemann males (Diptera: Tephritidae). *Neotrop Entomol* 39:235–240.
- Silva-Neto AM, Dias VS, Joachim-Bravo IS (2012) Comportamento reprodutivo de *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae): Efeito do tamanho dos machos sobre o seu sucesso de cópula. *EntomoBrasilis* 5:190–197.
- Singer MC (1986) The definition and measurement of oviposition preference in plant –feeding insects. In: Miller JR, Miller FA (eds) *Insect-plant interactions*. Springer-Verlag, New York, pp. 66–94.
- Sivinski J, Burk T, Webb JC (1984) Acoustic courtship signals in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew). *Animal Behaviour* 3:1011–1016.
- Sivinski J (1988) What do fruit-fly songs mean? *Fla Entomol* 71:462–466.
- Sivinski J, Webb JC (1985) The form and function of acoustic courtship signals of the papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* (Tephritidae). *Fla Entomol* 68:634–641.
- Sivinski JM, Calkins C (1986) Pheromones and parapheromones in the control of tephritids. *Fla Entomol* 69:157–168.
- Sivinski J, Webb JC (1986) Changes in a Caribbean fruit fly acoustic –signal with social situation (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 79:146–149.
- Sivinski J, Burk T (1989) Reproductive and mating behavior. In: Robinson AS, Hooper G (eds.) *World crop pests: fruit flies their biology, natural enemies and control*. The Netherlands, Elsevier: Amsterdam, pp 343–351.
- Sivinski J, Calkins CO, Webb JC (1989) Comparisons of acoustic courtship signals in wild and laboratory reared mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Fla Entomol* 72:212–214.
- Sivinski JM, Epsky N, Heath RR (1994) Pheromone deposition on leaf territories by male Caribbean fruit flies, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *J Insect Behav* 7:43–51.
- Sivinski J, Aluja M, Dodson G, Freidberg A, Headrick D, Kaneshiro K, Landolt P (2000) Topics in the evolution of sexual behavior in the Tephritidae. In: Aluja M, Norrbom AL (eds) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, pp 751–792.
- Sivinski J, Klug H, Shapiro J, Lane J, Mankin R (2004) Ultraviolet reflectance on the heads and wings of *Anastrepha suspensa* (Loew) and *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Studia Dipterol* 11:313–322.
- Sivinski J, Pereira R (2005) Do wing markings in fruit flies (Diptera: Tephritidae) have sexual significance? *Fla Entomol* 88:321–324.
- Smith DC, Prokopy RJ (1980) Mating-behavior of *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). 6. Site of early-season encounters. *Canad Entomol* 112:585–590.
- Snell-Rood EC (2013) An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Anim Behav* 85:1004–1011.
- Sollai G, Solari P, Crnjar R (2018) Olfactory sensitivity to major, intermediate and trace components of sex pheromone in *Ceratitis capitata* is related to mating and circadian rhythm. *J Insect Physiol* 110:23–33.
- Souza JMGA, Lima-Filho PA, Molina FW, Almeida LM, Gouveia MB, Macêdo FP, Laumann RA, Paranhos BAJ (2015) Wing morphometry and acoustic signals in sterile and wild males: implications for mating success in *Ceratitis capitata*. *Sci World J*. Article ID 526969.
- Steyn VM, Mitchell KA, Terblanche JS (2016) Dispersal propensity, but not flight performance, explains variation in dispersal ability. *Proc R Soc B* 283.
- Strassmann JE (2014) Tribute to Tinbergen: The Place of Animal Behavior in Biology. *Ethology* 120:123–126.
- Sugayama RL, Malavasi A (2000) *Ecologia Comportamental*. In: Malavasi A, Zucchi RA (eds) *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado*. Holos Editora, Ribeirão Preto, pp 103–108.
- Taborsky M (2014) Tribute to Tinbergen: The Four Problems of Biology. A Critical Appraisal. *Ethology* 120:224–227.
- Takata RM (2010) Padrões de emissão acústica em moscas das frutas do gênero *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) e suas implicações no isolamento reprodutivo pré-copulatório. PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Teets NM, Dias VS, Pierce B, Schetelig M, Handler AM, Hahn DA (2019) Overexpression of an antioxidant enzyme improves male mating performance after stress in a lek-mating fruit fly. *Proc R Soc B* 286.
- Thomas DB, Loera-Gallardo J (1998) Dispersal and longevity of mass-released, sterilized Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Environ Entomol* 27:1045–1052.
- Thompson JN (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of ovspring in phytophagous insects. *Entomol Exp Appl* 47:3–14.
- Tinbergen N (1963) On the aims of methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 20:410–433.
- Trassato BL, Lima ACS, Bandeira HFS, Monteiro –Neto JLL (2016) Sexual behavior of *Anastrepha striata* Schiner (Diptera:

Tephritidae) under laboratory conditions. *Rev Brasil Cien Agr* 11:298–303.

Vaničková L, Svatos A, Kroiss J, Kaltenpoth M, Do Nascimento RR, Hoskovec M, Brizova R, Kalinova B (2012a) Cuticular hydrocarbons of the South American fruit fly *Anastrepha fraterculus*: variability with sex and age. *J Chem Ecol* 38:1133–1142.

Vaničková L, Do Nascimento RR, Hoskovec M, Ježková Z, Břízová R, Tomčala A, Kalinová B (2012b) Are the wild and laboratory insect populations different in semiochemical emission? The case of the medfly sex pheromone. *J Agric Food Chem* 60:7168–7176.

Vaničková L, Virgilio M, Tomcala A, Břízová R, Ekesi S, Hoskovec M, Kalinová B, Do Nascimento RR, De Meyer M (2014) Resolution of three cryptic agricultural pests (*Ceratitisc fasciventris*, *C. anonae*, *C. rosa*, Diptera: Tephritidae) using cuticular hydrocarbon profiling. *Bull Entomol Res* 104:631–638.

Vaničková L, Brizova R, Pompeiano A, Ferreira LL, de Aquino NC, Tavares RdF, Rodriguez LD, Mendonca AdL, Augusto Canal N, do Nascimento RR (2015a) Characterisation of the chemical profiles of Brazilian and Andean morphotypes belonging to the *Anastrepha fraterculus* complex (Diptera, Tephritidae). *Zookeys* 540:193–209.

Vaničková L, Hernandez-Ortiz V, Joachim Bravo IS, Dias V, Passos Roriz AK, Laumann RA, Mendonca AL, Jordao Paranhos BA, do Nascimento RR (2015b) Current knowledge of the species complex *Anastrepha fraterculus* (Diptera, Tephritidae) in Brazil. *Zookeys* 540:211–237.

Vargas RI, Stark JD, Nishida T (1989) Abundance, Distribution, and Dispersion Indices of the Oriental Fruit Fly and Melon Fly (Diptera: Tephritidae) on Kauai, Hawaiian Islands. *J Econ Ent* 82:1609–1615.

Vargas RI, Miller NW, Prokopy RJ (2002) Attraction and feeding responses of Mediterranean fruit fly and a natural enemy to protein baits laced with two novel toxins, phloxine B and spinosad. *Entomol Exp Appl* 102:273–282.

Vera MT, Rodriguez R, Segura DF, Cladera JL, Sutherst RW (2002) Potential geographical distribution of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitisc capitata* (Diptera: Tephritidae), with emphasis on Argentina and Australia. *Environ Entomol* 31:1009–1022.

Videla M, Valladares GR, Salvo A (2012) Choosing between good and better: optimal oviposition drives host plant selection when parents and offspring agree on best resources. *Oecologia* 169:743–751.

Virginio JF, Gómez M, Pinto AM, Aniely GG, Paranhos BJ, Gava CAT, Cáceres C, Walder JMM (2017) Male sexual competitiveness of two *Ceratitisc capitata* strains, tsl Vienna 8 and OX3864A transgenics, in field cage conditions. *Entomol Exp Appl* 164:318–326.

Vreysen MJB, Hendrichs J, Enkerlin W (2006) The sterile insect technique as a component of sustainable area-wide integrated pest management of selected horticultural insect pests. *J Fruit Ornam Plant Res* 14:107–131.

Warburg MS, Yuval B (1997a) Circadian patterns of feeding and reproductive activities of Mediterranean fruit flies

(Diptera: Tephritidae) on various hosts in Israel. *Ann Entomol Soc Am* 90:487–495.

Warburg MS, Yuval B (1997b) Effects of energetic reserves on behavioral patterns of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 112:314–319.

Webb JC, Sharp JL, Chambers DL, McDow JJ, Benner JC (1976) Analysis and identification of sounds produced by male Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Ann Entomol Soc Am* 69:415–420.

Webb JC, Calkins CO, Chambers DL, Schwiembacher W, Russ K (1983) Acoustical aspects of behavior of mediterranean fruit-fly, *Ceratitisc capitata* analysis and identification of courtship sounds. *Entomol Exp Appl* 33:1–8.

Webb JC, Sivinski J, Litzkow C (1984) Acoustical behavior and sexual success in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). *Environ Entomol* 13:650–656.

Wee SL, Tan KH (2005) Female sexual response to male rectal volatile constituents in the fruit fly, *Bactrocera carambolae* (Diptera: Tephritidae). *Appl Entomol Zool* 40:365–372

Weldon C, Meats A (2010) Dispersal of mass-reared sterile, laboratory-domesticated and wild male Queensland fruit flies. *J Appl Entomol* 134:16–25.

WFO (2021). World Flora Online <<http://www.worldfloraonline.org>>.

Whittier TS, Kaneshiro KY, Prescott LD (1992) Mating-behavior of Mediterranean fruit-flies (Diptera: Tephritidae) in a natural-environment. *Ann Entomol Soc Am* 85:214–218.

Whittier TS, Shelly TE (1993) Productivity of singly vs multiply mated female mediterranean fruit flies, *Ceratitisc capitata* (Diptera: Tephritidae). *J Kansas Entomol Soc* 66:200–209.

Wong T T Y, Whitehand L C, Kobayashi R M, Ohinata K, Tanaka N, Harris E J (1982) Mediterranean fruit fly: dispersal of wild and irradiated and untreated laboratory-reared males. *Environ Entomol* 11:339–343.

Woodley NE, Borkent A, and Wheeler TA (2009) Phylogeny of the Diptera. In: Brown BV, Borkent A, Cumming JM, Wood DM, Woodley NE, and Zumbado, MA (eds) *Manual of Central American Diptera*. NRC Research Press, Ottawa, pp 79–94.

Yuval B, Kaspi R, Shloush S, Warburg MS (1998) Nutritional reserves regulate male participation in Mediterranean fruit fly leks. *Ecol Entomol* 23:211–215.

Yuval B, Hendrichs J (2000) Behavior of flies in the genus *Ceratitisc* (Dacinae: Ceratitidini). In: Aluja M, Norrbom AL (eds) *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC Press, Boca Raton, pp 429–457.

Zucoloto FS (2000) Alimentação e nutrição de moscas-das-frutas. In: Malavasi A, Zucchi RA (eds) *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado*. Holos Editora, Ribeirão Preto, SP, pp. 67–80.

Zwölfer H (1983) Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. In: Cavalloro R (ed) *Fruit Flies of Economic Importance*. The Netherlands, AA Balkema, pp 16–30.