Universidade de São Paulo

Instituto de Biociências

Roberto Mitsuo Takata

Padrões de emissão acústica em moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) e suas implicações no isolamento reprodutivo pré-copulatório

São Paulo

2010

Universidade de São Paulo

Instituto de Biociências

Roberto Mitsuo Takata

Padrões de emissão acústica em moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) e suas implicações no isolamento reprodutivo pré-copulatório

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para obtenção de título de Doutor em Ciências, na Área de Genética/Biologia Evolutiva.

Orientadora: Profa. Dra. Denise Selivon-Scheepmaker

São Paulo

2010

FICHA CATALOGRÁFICA

Takata, Roberto Mitsuo

Padrões de emissão acústica em moscas-das-frutas do gênero Anastrepha (Diptera: Tephritidae) e suas implicações no isolamento reprodutivo pré-copulatório.

98 páginas

Tese (Doutorado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

1. Bioacústica. 2. Moscas-das-frutas. 3. Isolamento reprodutivo. I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora

_____	_____
Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).
_____	_____
Prof(a). Dr(a).	Prof(a). Dr(a).

_____

Profa. Dra. Denise Selivon-Scheepmaker

Orientadora

À família Bonilha: Roberto Bonilha *in memoriam*.

À minha geração P, claro.

Agradecimentos

À Profa. Dra. Denise Selivon Scheepmaker pela infinita paciência e orientação.

Ao Prof. André Luiz Paranhos Perondini e à Profa. Dra. Célia Priszkulnik Koiffmann pelo apoio. À Profa. Dra. Francisca Carolina do Val pela cessão do microfone para a gravação dos sons.

Ao "seo" Bilota, pelo apoio técnico. À Paloma Oliveira Vidal pelo auxílio na morfometria das asas.

Aos colegas: Leandro, Júlia, Natália, Fabiana, Thaís, Rafael, Rodrigo, Rominy, Daniel, Aline, Carla, Felipe; Ivan, Enéas de Carvalho, José Patané, Lincoln Rocha. À técnica Elzi dos Santos. À Dra. Keiko Uramoto. Pela amizade e companheirismo.

Ao Prof. Dr. John S. Wilkins pelos esclarecimentos a respeito dos conceitos de espécie. Aos Profs. Drs. Richard Mankin e Takahisa Miyatake por fornecer artigos importantes de referência.

Ao pessoal da JeDEPEC, palestrantes e convidados.

Ao pessoal do Scienceblogs Brasil pelo breve, mas espetacular convívio, sempre instigando e alimentando a busca intelectual e o pensamento científico.

Ao Ronaldo Luís Nazário de Lima por aquele gol de cobertura nos 3 x 1 no jogo de ida da final do Paulista de 2009.

À Fiona Apple McAfee Maggart por existir.

À família e amigos, numerosos demais para enumerá-los aqui; por virtualmente tudo.

Índice

1. Introdução 8

1.1 Comunicação e acasalamento 8

1.2 Moscas-das-frutas e o complexo fraterculus 11

1.2.1 *Anastrepha* sp. 1, *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* 12

1.2.2 Comportamento de acasalamento em moscas-das-frutas 13

1.2.3 Emissões acústicas em moscas-das-frutas 16

2. Objetivos 20

3. Material e métodos 21

3.1. Procedência das populações 21

3.2. Manutenção das colônias 21

3.3 Registro de emissão sonora 22

3.4 Definição dos parâmetros 22

3.5 Medição dos parâmetros 24

3.6 Depuração dos dados 24

3.7 Teste estatístico comparativo: ANOVA 25

3.8 Independência filogenética dos parâmetros 26

3.9 Correlação com comprimento alar 26

3.10 Evolução do comportamento acústico 27

4. Resultados 29

4.1 Caracterização de emissões e padrões acústicos 29

4.2 Independência filogenética dos parâmetros 53

4.3. Correlação dos parâmetros acústicos com o comprimento alar 55

4.4 Filogenia e evolução do comportamento acústico 56

5. Discussão 60

5.1 O complexo A. fraterculus 60

5.2 A. obliqua.....63

5.3 Parâmetros físicos da emissão acústica 63

5.4 Independência filogenétitca dos parâmetros.....64

5.5 Evolução do comportamento e dos parâmetros acústicos 64

6. Conclusões.....69

7. Resumo.....71

7.1 Abstract 73

8. Referências bibliográficas.....74

9. Anexos 89

Anexo 1.....89

Anexo 2.....94

1. Introdução

Em função de sua grande diversidade tanto de espécies quanto de comportamentos, distribuição geográfica e utilização de frutos hospedeiros, as moscas-das-frutas são bastante utilizadas como modelos para estudos dos padrões e processos de especiação (Díaz-Fleischer & Aluja 2000, Cáceres et al. 2009). Um aspecto relevante e intensamente estudado é o padrão de comportamento de acasalamento com diversas espécies exibindo um padrão elaborado de cortejo (Morgante et al. 1993, Selivon & Morgante 1997, Aluja 1993, Aluja et al. 2000, Sugayama & Malavasi 2000). Um elemento conspícuo do cortejo, ao lado do padrão de exibição alar e da liberação de feromônios pelos machos, são as emissões acústicas. No entanto, relativamente poucos estudos abrangentes foram realizados a respeito das emissão de sons pelas moscas-das-frutas no contexto do comportamento de acasalamento (Briceño et al. 2009).

1.1 Comunicação e acasalamento

> "*A comunicação é tão amplamente distribuída no mundo biológico que provavelmente podemos usar esse fato para caracterizar a vida.*" ["*Communication is so widespread in the biological world, that we probably can use it to characterize life.*"] (Hasson 1997)
>
> "*A vida é definida como interpretação funcional de sinais em sistemas materiais auto-organizados de códigos que produzem seu próprio umwelt*[1]" ["*Life is defined as functional interpretation of signs in self-organized material code-systems making their own umwelts.*"] (Emmeche 1998)

Não há uma definição consensual de comunicação biológica (Scott-Phillips 2008, Rendall *et al.* 2009), mas de modo geral é entendida como uma troca de informações ou sinais entre organismos; por exemplo, Wilson (1975): "*A comunicação biológica é a ação de uma parte de um organismo (ou célula) que altera o padrão de probabilidade do comportamento de outro organismos (ou célula) de modo adaptativo para um ou ambos os participantes.*" ["*Biological communication is the action on the part of one organism(or cell) that alters the probability pattern of behavior in another organism (or cell) in a fashion adaptive to either one or both of the participants.*"] A definição de Wilson, no entanto, consideraria como ato comunicativo, por exemplo, o rastreio por uma serpente solenoglifodonte do calor emitido por

[1] *Umwelt* é palavra de origem alemã que, em biossemiótica, designa o conjunto de características ambientais para as quais um organismo responde ou percebe, literalmente corresponde a "ambiente", "entorno" (Von Uexküll 2004).

sua presa. Scott-Phillips (2008) propõe, então, as seguintes definições[2] de comunicação e de termos associados:

- **informação**: redução de incerteza (como em Shannon 1948);
- **sinal**: ato ou estrutura que *a)* afeta o comportamento de outros organismos, *b)* foi selecionado em função dos efeitos produzidos e que *c)* é efetivo por ter sido a pressão seletiva sobre o comportamento de outro organismo;
- **resposta**: ato ou estrutura que *a)* é o efeito de ato ou estrutura de outro organismo, *b)* foi selecionado por ser afetado por esse ato ou estrutura e que *c)* é afetado por ter sido a pressão seletiva sobre o ato ou estrutura do outro organismo;
- **comunicação**: a realização completa de sinais e respostas correspondentes.

Scott-Phillips também define dois outros termos relacionados que às vezes são confundidos com sinais:

- **coerção** ("*coercion*"): ato ou estrutura que a) afeta o comportamento de outro organismo, c) evoluiu em função desses efeitos, mas que c) é efetivo por razão outra que não ter selecionado o comportamento de outro organismo;
- **pista** ("*cue*"): ato ou estrutura que a) afeta o comportamento de outro organismo, c) é efetivo por ter selecionado o comportamento de outro organismo, mas c) não evoluiu selecionado pelos efeitos sobre o outro organismo.

A Tabela I sumariza a distinção entre "sinal", "pista" e "coerção".

Tabela I. Diferenças entre "sinal", "pista" e "coerção". Modificado de Scott-Phillips 2008.

	A resposta de outro organismo foi a pressão seletiva sobre o sinal	O sinal foi a pressão seletiva sobre a resposta de outro organismo
Sinal	Sim	Sim
Pista	Não	Sim
Coerção	Sim	Não

[2] Os termos foram ligeiramente modificados a fim de evitar a linguagem teleonômica que a definição original carrega como: "*evoluiu* para *ser afetado pelo ato ou estrutura*" ["*evolved to be affected by the act or structure*" (Scott-Phillips 2008)] (grifo meu)

No caso de organismos biparentais, a comunicação é fundamental para a reprodução: atrair e encontrar parceiros, identificá-los, induzi-los à cópula e avaliá-los. (Burk 1988). A evolução dos sinais de acasalamento pode ser explicada pela hipótese do direcionamento sensório ("*sensory drive*") (Boughman 2002). Como as fêmeas em geral produzem gametas maiores e em menor quantidade, é predito que elas tenham um maior custo reprodutivo associado a um acasalmento mal-sucedido, sendo assim mais seletivas ("*choosy*") na escolha do parceiro do que os machos (Engen & Folstad 1999, Kotiaho 2001). Pela hipótese da desvantagem ("*handicap*") de Zahavi, as fêmeas que preferem sinais que revelem o *fitness* dos machos seriam positivamente selecionadas: as que preferissem sinais que fossem custosos aos machos teriam vantagem – uma vez que seriam sinais pouco sujeitos a falsos positivos: um macho sem atributos genéticos que permitissem arcar com tais custos não seria capaz de produzi-los (Grafen 1990, Vanhooydonck *et al.* 2007).

A corte ou cortejo ("*courtship*") consiste em um teste administrado por cada indivíduo do par de acasalamento para o parceiro. Como há necessidades conflitivas entre os sexos, os significados das pistas e sinais – as questões - procuradas por cada um não serão sempre as mesmas (Rowe *et al.* 1994). Os tipos de sinais e pistas utilizados no acasalamento dependem da natureza dos canais utilizados: visuais (cores, formas, movimento), táteis (contato, vibração), químicos (gustativos, olfativos) e acústicos (pelo meio – aéreo ou aquático – ou pelo substrato). Sistema de sinais de cortejo é formado pelos componentes de sinal e de recepção (Butlin & Ritchie 1994).

Espécies próximas em simpatria tendem a ter sinais de cortejo bastante distintos um do outro e tendem a ser mais distintos do que outros tipos de sinais; espécies próximas em alopatria podem ou não exibir sinais de cortejos parecidos entre si, preferindo as fêmeas os sinais conspecíficos aos sinais hetero-específicos. Além disso, espécies crípticas, com algumas exceções, tendem a usar sinais não-visuais como químicos e acústicos (com exceção de vaga-lumes e caranguejos chama-maré) (Wells & Henry 1998.)

Os sinais acústicos têm como propriedades o longo alcance, a rápida transmissão, a capacidade de contornar obstáculos físicos; a independência de fonte de luz; o rápido esvanecimento – uma vez cessada a emissão o sinal desaparece; a fácil localização da fonte – expondo o emissor a um risco médio de exploração (por exemplo, parasitas e predadores). A emissão acústica, envolvendo alto custo metabólico, constitui-se em uma sinalização "honesta" – de difícil reprodução por parte de indivíduos sem constituição genética adequada

(em grilos e esperanças a emissão sonora pode exigir um metabolismo de mais de 15 vezes o valor do metabolismo basal; em cigarras mais de 18 vezes, em anuros quase 15 vezes). (Burk 1988.)

Há espécies crípticas que são diferenciadas e reconhecidas somente com base em suas características acústicas de acasalamento em grupos taxonômicos amplamente divergentes – como neurópteros predadores do gênero *Chrysoperla* (Henry 2006, Henry & Wells 2007), ortópteros grilídeos (Walker 1964, David *et al.* 2003) e tetigoniídeos (Walker 1964); lêmures do gênero *Microcebus* (Zimmerman *et al.* 2000, Braune *et al.* 2008); anuros hilídeos (Gerhardt 2008); pássaros tamnofilídeos (Seddon 2005) entre outros.

1.2 Moscas-das-frutas e o complexo fraterculus

Os tefritídeos são uma família de dípteros de grande interesse teórico e prático. Em seu estágio larval, alimenta-se de tecido vegetal, especialmente de frutos – constituindo-se diversas espécies em importantes pragas agrícolas. Sua grande diversidade: mais de 4.000 espécies distribuem-se em quase 500 gêneros distribuídos por todo o globo (Norrbom 2004), tornam-no um grupo bastante estudado quanto à especiação e outros aspectos evolutivos (e.g. um dos modelos mais bem desenvolvidos de especiação simpátrica é o estudo de raças hospedeiro-especialistas – "*host-race*" – em *Rhagoletis pomonella* – Berlocher 1998).

Dentre os tefritídeos, pode-se destacar o gênero neotropical *Anastrepha*, com mais de 200 espécies, das quais cerca de metade com ocorrência no Brasil; destas, sete espécies nominais: *A. fraterculus*, *A. obliqua*, *A. grandis*, *A. sororcula*, *A. pseudoparallela*, *A. striata* e *A. zenildae* – são pragas importantes para a fruticultura nacional. (Zucchi 2007)

A espécie nominal *A. fraterculus* constitui-se, na verdade, em um complexo de espécies crípticas, ocorrendo desde o norte do México e sul dos EUA ao centro da Argentina e norte do Chile (Aluja 1994, Steck 1999) e parasitando, apenas no Brasil, mais de 30 hospedeiros vegetais (Zucchi 2000, 2007). Descrita inicialmente por Wiedemann em 1830 (como *Dacus fraterculus*), a ocorrência de variação dentro da espécie nominal foi notada por Stone (1942) que reconheceu a existência de raças geográficas com base na variabilidade do padrão alar. Baker *et al.* (1944) atribuíram essa variação à existência de diversas entidades distintas formando um complexo de espécies crípticas. Diversos outros estudos confirmaram a

heterogeneidade dentro da espécie nominal: cariótipos (Mendes 1952, Bush 1962, Solferini & Morgante 1987, Morgante *et al.* 1993), isozimas (Morgante *et al.* 1980), preferência de hospedeiro (Malvasi & Morgante 1983), morfologia do ovo e início do desenvolvimento embrionário (Selivon *et al.* 1997, Selivon & Perondini 1998, Selivon *et al.* 2003), gene mitocondrial *COI* (Smith-Caldas *et al.* 2001), hibridização e compatibilidade de cruzamentos (Selivon 1996, Santos *et al.* 2001, Vera *et al.* 2006), DNA nuclear repetitivo (Rocha & Selivon 2004), ITS1 do ADN ribossômico (Prezotto 2008). Atualmente são reconhecidas pelo menos seis espécies putativas dentro do complexo: *A.* sp. 1 *affinis fraterculus*, *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* e *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* no Brasil (por brevidade, denominados nesta tese respectivamente de *A.* sp. 1, *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3) e *A.* sp. 4 *aff. fraterculus* no Equador (Selivon *et al.* 2004, 2005, Selivon & Perondini 2007), uma espécie no México e outra na Colômbia (Hernández-Ortiz *et al.* 2004). Alberti *et al.* (1999, 2002) e Basso *et al.* (2003), detectaram uma baixa variabilidade genética e cromossômica entre as populações argentinas, enquanto Petit-Marty *et al.* (2004) relatam uma total compatibilidade de cruzamento – constituindo-se estas possivelmente em uma única espécie (porém ainda está por se estabelecer se são distintas das populações brasileiras). Cáceres *et al.* 2009 detectaram um isolamento reprodutivo incipiente entre populações da Argentina e do Peru.

1.2.1 *Anastrepha* sp. 1, *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 *aff. fraterculus*

Embora consideradas espécies crípticas, ou seja, sem distinção morfológica visível, na realidade existem diferenças morfológicas entre as espécies brasileiras caracterizadas do complexo *A. fraterculus* –o mesoscuto da *A.* sp. 3 não possui a faixa medial clara, e as faixas laterais são pouco visíveis ou ausentes (Selivon *et al.* 2004); as faixas medial e laterais do mesoscuto da *A.* sp. 2 são mais conspícuas do que em *A.* sp. 1 (Selivon 1996). A morfometria alar e do acúleo forma *clusters* fenéticos que distinguem as três espécies (Selivon *et al.* 2005, Nascimento 2005). Análises do ITS1 (Prezotto 2008), do gene *doublesex* (Ruiz *et al.* 2007a) e do gene *transformer* (Ruiz *et al.* 2007b) indicam que não formam um grupo monofilético – embora as topologias não sejam de todo coincidentes (ora *A.* sp. 1 é mais próxima de *A.* sp. 2, ora de *A.* sp. 3). Isso indica também que têm histórias evolutivas distintas entre si.

Na natureza, nas regiões de simpatria, a hibridação é baixa a ausente – cerca de 1% entre *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 em amostras de frutos coletados no Vale do Paraíba e, ao longo do

litoral paulista, onde *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 estão presentes, não há híbridos detectados (Denise Selivon, comunicação pessoal). No entanto, em laboratório ocorre a formação de híbridos entre as três espécies – juntamente com outras espécies próximas como *A. obliqua* e *A. sororcula* (Selivon 1996, Selivon *et al.* 1999, Santos *et al.* 2001) indicando que os indivíduos das populações reconhecem-se como parceiros reprodutivos (ainda que em condições artificiais). Porém, há um certo grau de isolamento reprodutivo, verificando-se redução da fertilidade das progênies F1 nos cruzamentos recíprocos entre *A.* sp. 1 e *A.* sp 2 e a regra de Haldane quando fêmeas de *A.* sp. 2 são cruzadas com machos de *A.* sp 1 (Selivon *et al.* 1999). A *A.* sp. 1 é encontrada principamente em região de planalto, enquanto que a *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 ocorrem principalmente em região litorânea ao Sul do Espírito Santo (Selivon 1996, Selivon *et al.* 2005, Selivon & Perondini 2007). A *A.* sp. 3 ocorre no altiplano do RS e as três espécies estão presentes em simpatria na região do Vale do Paraíba – SP (Selivon *et al.* 2004). Até recentemente não havia registros da presença de *A* sp. 3 nas regiões Nordeste e Centro-Oeste (Selivon & Perondini 2007), mas Bomfim *et al.* (2007) relatam a captura de um espécime de *A.* sp. 2 e outro de *A.* sp. 3 em Tocantins e Alvarenga *et al.* (2010) relatam a captura de um espécime de *A.* sp. 3 em Minas Gerais, no município de Janaúba. Martins e Uramoto (2005) registram a captura de indivíduos das três espécies na região produtora de mamão no Espírito Santo – mas não há detalhes sobre se ocorrem ou não em simpatria.

1.2.2 Comportamento de acasalamento em moscas-das-frutas

São caracterizadas duas grandes estratégias reprodutivas entre os tefritídeos (Sugayama & Malavasi 2000). Em espécies monófagas ou oligófagas, os machos pousam sobre os frutos em que as fêmeas ovipõem, defendendo o recurso contra outras machos, esperando por sua chegada e pulando sobre ela sem grandes elaborações de cortejo – muitos autores chamam tal fenômeno de "cópula forçada" ("*forced copulation*") ou "estupro" ("*rape*") – (essa estratégia é denominada de poligina com defesa de recurso, "*resource defense polygyny*" – Emlen & Oring 1977). Nas espécies polífagas, os machos se agregam em áreas que não são aquelas de oviposição das fêmeas – os *leks* (Emlen & Oring 1977, Shelly 2000) – esperando a chegada da fêmea (estratégia chamada de poliginia com dominância pelos machos, "*male dominance polygyny*" – Emlen & Oring 1977), que, após rituais mais elaborados que envolvem *displays* de asas, emissão de feromônios, sucussão cefálica ("*head-*

rocking") e emissões acústicas por parte dos machos, escolhe um para acasalar. Pode haver diferenças no horário de atividade de cortejo (Figura 1) de acordo com a espécie e das condições locais, como luminosidade, temperatura e umidade (Aluja *et al.* 2001). Acredita-se que mudanças nos horários de cortejo e cópula estejam envolvidos no processo de especiação em simpatria por alocronia (Aluja *et al.* 2001, Miyatake *et al.* 2002)

A liberação de feromônio masculino ocorre normalmente com a eversão das pleuras abdominais e da bolsa anal (podendo haver também participação das glândulas salivares – Lima *et al.* 2001), sendo registrada em *Anastrepha* (Nation 1981, Morgante *et al.* 1983, Lima *et al.* 2001, Robacker *et al.* 2009), *Toxotrypana* (Chuman *et al.* 1987, Heath *et al.* 1996), *Ceratitis* (Nation 1981, Gonçalves *et al.* 2006), *Bactrocera* (Perkins *et al.* 1990, Krohn *et al.* 1992, Khoo & Tan 2005), *Rhagoletis* (Prokopy 1975, Raptopoulos *et al.* 1995), *Platyparea* (Thibout & Auger 1999, Casaña-Giner *et al.* 2001), *Rioxa* (Pritchard 1967). Feromônios sexuais femininos também foram registrados em *Bactrocera* (Mazomenos & Habiotaks 1981, Mazomenos 1984).

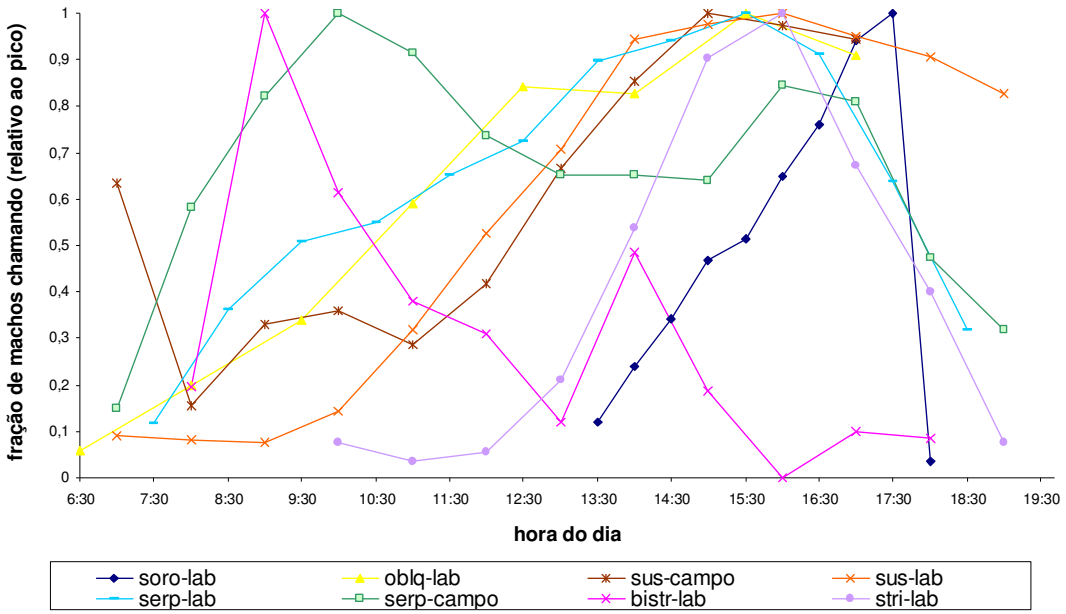

Figura 1. Padrão diário de comportamento sexual de machos de espécies de *Anastrepha*. soro-lab: *A. sororcula* em laboratório (Facholi-Bendassolli & Uchôa-Fernandes 2006); obl-lab: *A. obliqua* em laboratório (Henning & Matioli 2006); sus-lab: *A. suspensa* em laboratório; sus-campo: *A. suspensa* em gaiola de campo (Landolt & Sivinski 1992); serp-lab: *A. serpentina* em laboratório; serp-campo: *A. serpentina* em gaiola de campo (Castrejón-Gómez *et al.* 2007).

Nas espécies que realizam o lek, os machos interagem de três modo: a) são atraídos pelos sinais sexuais de outros machos; b) participam das interações de sinalização (como estimulação mútua) e c) realizam interações de agressão na defesa de territórios dentro da arena de chamamento. (Aluja *et al.* 2001.)

Alguns autores supõem que a formação do lek aumentaria a atratividade das fêmeas pelos machos com o aumento da quantidade local de feromônios (Mazomenos 1984).

Os receptores dos feromônios parecem se localizar nas sensilas do funículo da antena (Mayo *et al.* 1987, Arzuffi *et al.* 2008, Castrejón-Gómez & Rojas 2009.). Entre os comportamentos das fêmeas eliciados ou estimulados pela exposição ao feromônio estão: movimento contra a direção do vento ("*upwind movement*" – "movimento de barlavento"), no caso dos feromônios atrativos sexuais (Prokopy 1975, Raptopoulos *et al.* 1995, Landolt & Phillips 1997, Khoo *et al.* 2000, Wee & Tan 2005a, Robacker *et al.* 2009); aumento da sensibilidade às emissões acústicas dos machos (Mankin *et al.* 2000), atividade de busca, alteração da estratégia de procura e relações agonísticas fêmea-fêmea (Robacker 1988), comportamento de limpeza ("*preening behavior*") de partes do corpo com pernas, asas e antenas antes do vôo contra o vento (Khoo *et al.* 2000). [Certos componentes liberados parecem ter também um efeito de evitação da predação; Wee & Tan (2005b) relatam que machos sexualmente maduros, que produzem 6-oxo-1-nonanol, e fêmeas sobre as quais foram aplicadas o composto são menos predados por lagartixas.]

O feromônio é dispersado em parte pelo toque da glândula retal sobre o substrato (Sivinski *et al.* 1994, Shelly 2004).

Movimento alar de sinalização ("*semaphoring*") está presente em várias espécies de tefritídeos, porém, em *A. suspensa*, Sivinski & Pereira (2005) não encontraram nenhum indício de dimorfismo sexual no padrão alar (especialmente das manchas) nem de sua movimentação – além disso, tanto fêmeas quanto machos exibem o comportamento em diversas situações de interações, mesmo para indivíduos do mesmo sexo. Alterações feitas no padrão de manchas alares dos machos de modo a reforçá-las ou enfraquecê-las não alterou o sucesso reprodutivo do indivíduo. Movimentos rápidos das asas produzem som, mas alguns autores sugerem que isso sirva também para a dispersão dos feromônios sexuais, além do uso das emissões acústicas como os próprios sinais sexuais (Sivinski *et al.* 1984).

1.2.3 Emissões acústicas em moscas-das-frutas

Em dípteros, sinais acústicos podem ser divididos em duas grandes categorias, com a primeira subdividida em três subtipos (Kanmiya 2006):

- Tipo I: de transmissão aérea, produzidos pela rápida vibração das asas ou de outros apêndices;
  - Grupo A: som de vôo, produzidos pelo batimento livre contínuo das asas durante o vôo, como em culicídeos;
  - Grupo B: movimentos controlados e intermitentes das asas quando pousados, como em drosofilídeos e tefritídeos;
  - Grupo C: vibação rápida e livres de apêndices não-alares, como em sirfídeos.
- Tipo II: de transmissão por substrato, produzidos pela vibração forçada contra o substrato como folhas e ramos – descrito apenas para o gênero cloropídeo *Lipara* (indutor de galhas em caniços);

Apesar de já na década de 1950 haver sido descrito a emissão acústica de acasalmento em *Bactrocera tryoni* por Monro (Mankin *et al.* 2008), somente a partir da década de 1980 foram conduzidos estudos mais sistemáticos para caracterizar os padrões dessas emissões em diferentes espécies de tefritídeos (Webb *et al.* 1983, 1984, Sivinski & Webb 1985a,b). Ainda assim, poucas espécies foram descritas como emitindo som durante a corte e um número menor tiveram seu padrão acústico caracterizado. A Tabela II indica as espécies para as quais são conhecidas a ocorrência ou a ausência de emissão de cortejo.

Aos sons produzidos pela vibração da asa de machos de tefritídeos foram atribuídas diferentes funções: sons (canto) de chamamento ("*calling sound/song*"), de cortejo ("*courtship*"), de aproximação ("*approach*"), de sinalização ("*signalling*"), precopulatório ("*precopulatory*"), pré-acasalamento ("*premating*") e de cópula ("*copulatório*"), entre outros. Tais sons devem corresponder às seguintes categorias de contextos comportamentais (Kanmiya 2006):

1) Sinais territoriais;
2) Sinais em resposta a machos e fêmeas da mesma espécie;
3) Sons em contínua orientação próximo às fêmeas;
4) Sons que acompanham a dispersão de feromônios;
5) Sons no momento da monta ("*mounting*");

6) Sons durante a cópula.

As caracterizações das emissões de acasalamento foram realizadas até o momento para 10 espécies (Tabela II) – incluindo a espécie nominal *A. fraterculus*. Para *Ceratitis capitata* foram descritos três tipos de emissões sonoras: som de chamamento ("*calling sound*") emitido durante a formação do lek, com a liberação de feromônios e sons de baixa amplitude de cerca de 350 Hz (emitido enquanto a fêmea não está por perto); o som de corte ("*courtship sound*") acompanhado de sucussão cefálica, com amplitude maior a cerca de 165 Hz sobreposta à vibração contínua de 350 Hz (emitido próximo à fêmea) e som de pré-cópula ("*precopulatory sound*") de cerca de 185 Hz com duração de 1,1 ms (emitidos logo antes de cópula) (Briceño *et al* 2002). Para *Bactrocera tryoni* também foram descrito três tipos de emissão: som de chamamento com duração variada (acima de 50 ms) e produzido antes do macho se orientar em direção à fêmea; som de corte, pulsos rápidos (menos de 50 ms) de duração constante e após a orientação em direção à fêmea; o terceiro som é emitido após a monta, sendo chamando de som de cópula ("*copula sound*") de amplitude e duração variada (Mankint *et al.* 2008). *Rhagoletis juglandis* emite apenas um tipo de som quando próximo às fêmeas ("*sound at close range to females*") com contínuo (a cerca de 17 Hz) de duração variável (Alonso-Pimentel *et al.* 2000). Em *Toxotrypana curvicauda* apenas dois tipos de som: o canto de aproximação ("*approach song*"). 1 a 5 trens de pulsos dirigidos à fêmeas antes da monta, monotônico (talvez pela ausência de seleção de escape à filtração pelas folhas) e o canto pré-copulatório ("*precopulatory song*"), 1 a 7 trens de pulsos (imediatamente após a monta) (Sivinski 1985). Na *Anastrepha suspensa*, também apenas dois tipos de emissões: canto de chamamento ("*calling song*"), com trens de pulsos repeititivos, produzidos sobre a superfície das folhas e com liberação de feromônios e o canto pré-copulatório ("*precopulatory song*"), som contínuo durante a monta até a inserção completa do edeago, cerca de 1,5 min. (Sivinski 1988). Mankin *et al.* (1996), caracterizaram algumas populações brasileiras: uma *A. fraterculus* de São Paulo, outra da Bahia, *A. obliqua*, *A. sorocula* e *A. grandis*.

Sivinksi & Webb (1984) estudando a resposta de fêmeas de *A. suspensa* verificaram que a remoção da arista da antena diminuía a resposta ao som de chamamento, mas não aos feromônios, nem aos sons pré-copulatórios. A remoção da arista de fêmeas de *Ceratitis*

capitata promove uma menor taxa de monta e de cópula após a monta em relação às fêmeas controle (Miranda 2000).

Tabela II. Espécies de moscas-das-frutas para as quais há registros de sons de acasalamento em machos. (?: incerto; -: não se aplica)

Espécie	**Som**		**Referência**
	Registrado	**Caracterizado**	
A. fraterculus	Sim	Sim	Mankin *et al.* 1996
A. ludens	Sim	Sim	Briceño *et al.* 2009
A. obliqua	Sim	Sim	Mankin *et al.* 1996
A. sororcula	Sim	Sim	Mankin *et al.* 1996
A. suspensa	Sim	Sim	Sivinski & Webb 1985a
A. robusta	Sim	Não	Aluja 1993
A. grandis	Sim	Sim	Mankin *et al.* 1996
A. cordata	Ausente	-	Aluja *et al.* 2001
A. aphelocentema	Ausente	-	Aluja *et al.* 2001
Bactrocera tryoni	Sim	Sim	Kanmiya 1988
B. neohumeralis	Sim	Não	Pike & Meats 2002
B. cucurbitae	Sim	Sim	Kanmiya 1988
B. scutellata	Sim	Não	Kanmiya 1988
B. oleae	Sim	Não	Kanmiya 1988
B. cacuminata	Sim	Não	Kanmiya 1988
B. depressa	Sim	Não	Kanmiya 1988
B. ishigakiensis	Sim	Não	Kanmiya 1988
B. dorsalis	Sim	Não	Kanmiya 1988
B. opiliae	Sim	Não	Drew & Hardy 1981
B. latifrons	Sim	Não	Khoo *et al.* 2000
Ceratitis capitata	Sim	Sim	Kanmiya 1988
C. rosa	?	-	Quilici *et al.* 2002
C. catoirii	Sim	Não	Quilici *et al.* 2002
Toxotrypana curvicauda	Sim	Sim	Sivinski & Webb 1985b
Rhagoletis juglandis	Sim	Sim	Alonso-Pimentel *et al.* 2000
R. pomonella	Ausente	-	Sivinski & Webb 1985a

A reprodução dos sons de aproximação de machos de *Toxotrypana curvicauda* provoca uma diminuição da movimentação das fêmeas (Sivinski & Webb 1985b). Em *Anastrepha suspensa*, fêmeas virgens aumentam sua atividade de movimentação (caminhada e vôo) quando expostas a sons com maior intervalo entre pulsos (vide "2.3 Material e Métodos: Definição dos parâmetros") (Sivinski & Webb 1986).

Fêmeas de *Bactrocera cucurbitae* produzem som, mas são qualitativamente distintas dos sons dos machos: estes produzem sons não apenas pela vibração da asa, mas também por estridulação, com a fricção de parte da asa contra um grupo de cerdas – pécten – no terceiro tergo abdominal dos machos, estando ausentes nas fêmeas. O pécten está presente apenas no gênero *Bactrocera*, estando ausente em *Anastrepha* e em *Ceratitis* (Kanmiya 1988). Fêmeas de *Ceratitis capitata* também podem produzir sons – e emular muito do comportamento de cortejo dos machos – em determinadas situações: separadas dos machos desde a eclosão e mantidas além de seu período de ótimo sexual (Arita & Kaneshiro 1983).

Em drosofilídeos, a potência sonora é determinada pelos músculos indiretos do vôo (aqueles que se prendem ao exoesqueleto do tórax e não às asas), mas os músculos diretos e auxiliares controlam os parâmetros acústicos, incluindo o período dos pulsos sonoros (Ewing 1979, Murthy 2010). Em *Bactrocera tryoni* as freqüências de batimento das asas no vôo, som de chamada, cortejo e de cópula são relacionadas, sugerindo que os mesmos músculos motores estejam envolvidos (Mankin *et al.* 2008).

Não há estudos detalhados sobre a energética e outros custos (como exposição à predação) relacionados às emissões acústicas de tefritídeos. Porém, estudos sobre a emissão sonora em outros artrópodos sugerem que os custos metabólicos sejam altos (Burk 1988), sendo um tipo de sinalização "honesta": o que explicaria o fato de machos de *A. suspensa* com som pré-copulatório mais intenso, em geral, terem maior sucesso reprodutivo (Webb *et al.* 1984).

2. Objetivos

2.1. Objetivo geral:

Estudar os padrões de emissão acústica de acasalamento em espécies do gênero *Anastrepha* e algumas possíveis implicações no isolamento reprodutivo.

2.2. Objetivos específicos:

- Caracterizar os parâmetros de emissão acústica de acasalamento de *Anastrepha* sp. 1 *aff. fraterculus*, *A.* sp. 2 *aff. fraterculus*, *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* e *A. obliqua*.
- Comparar os parâmetros entre si e com os dados disponíveis na literatura para outras espécies de tefritídeos.
- Verificar a influência do tamanho alar sobre os parâmetros das emissões acústicas de acasalamento.
- Analisar possíveis padrões evolutivos da emissão acústica de acasalamento de tefritídeos.

3. Material e métodos

3.1. Procedência das populações

Frutos foram coletados nas localidades indicadas na Tabela III e acondicionados em caixas com vermiculita até a saídas das larvas e formação das pupas. Estas foram separadas por peneiragem e acondicionadas em potes plásticos com vermiculita dentro de caixas de população para a eclosão e criação (próximo item).

Tabela III. Procedência das amostras populacionais de espécies do gênero *Anastrepha* analisadas[3].

Espécie	Localidade	Coordenadas	Fruto
A. sp. 1 *aff. fraterculus*	São Paulo (SP)	S 23°32' W 46°38'	goiaba (*Psidium guajava*)
A. sp. 1 *aff. fraterculus*	Serra Negra (SP)	S 22°34' W 46°45'	goiaba (*Psidium guajava*)
A. sp. 2 *aff. fraterculus*	São Sebastião (SP)	S 23°47' W 45°23'	chapéu-de-sol (*Terminalia catappa*)
A. sp. 3 *aff. fraterculus*	São Sebastião (SP)	S 23°47' W 45°23'	chapéu-de-sol (*Terminalia catappa*)
A. obliqua	Águas da Prata (SP)	S 21°56' W 46°43'	carambola (*Averrhoa carambola*)
A. amita	São Paulo (SP)	S 23°33' W 46°43'	pau-de-viola (*Cytharexylum myrianthum*)

3.2. Manutenção das colônias

Os insetos foram mantidos em caixas de população acrílicas (30 x 30 x 60 cm) sob fotoperíodo natural. A alimentação baseada em dieta artificial preparada com 0,5 g de Levemil®, 6 g levedo de cerveja, 0,5 g de Sustagen®, 25 g de açúcar mascavo, 45 g de açúcar cristal, 30 ml de hidrolisado de proteína e 100 ml de glicose de milho (ou mel). Água e

[3] Foram observados também indivíduos de *Anastrepha sororcula*, *A. serpentina* e de *A. grandis*, porém, no período de observação não foi possível captar o som de chamada – no caso de *A. grandis* foi registrado apenas o canto de (pré)cópula. Os machos de *A. sororcula* e *A. serpentina* emitiram sons, mas não se conseguiu gravá-los; não se observou a emissão de canto de chamamento entre os machos de *A. grandis* observados no período.

alimentação *ad libitum*, temperatura constante de aproximadamente 25°C, U.R. de 70 ± 5%. A troca da água e da alimentação, bem como a limpeza das caixas foram realizadas duas vezes por semana. A partir do décimo dia de emergência dos adultos foram fornecidos frutos como substrato para oviposição das fêmeas e desenvolvimento das larvas (goiaba para populações de *A.* sp. 1, *A.* sp. 2, *A.* sp. 3 e *A. amita* e manga – *Mangifera indica* – para a população de *A. obliqua*), sendo estes frutos substituídos a cada três dias. Os frutos retirados foram colocados em caixas com vermiculita e, duas semanas após, a vermiculita foi peneirada para obtenção das pupas, sendo estas colocadas em caixas de populações até a emergência dos adultos.

3.3 Registro de emissão sonora

Para captação do som foi utilizado um microfone de detecção de velocidade de partículas de alta sensibilidade – tipo LeSon MC-22AB – especialmente confeccionado (modificado de Bennet-Clark 1983 – gentilmente cedido pela Profa. Dra. Francisca Carolina do Val) – posicionado a cerca de 0,5 cm do emissor. O microfone foi transmitido diretamente para a placa de som do computador para a gravação digital utilizando-se o programa Syrinx 2.6f (Burt 2006), com taxa de amostragem de 44,1 kHz.

Em uma caixa de tela plástica e armação em alumínio (20 x 30 x 20 cm), foram acondicionadas cinco machos e uma fêmea adultos. O microfone foi ligado assim que os primeiros chamados eram emitidos, registrando-se os chamados imediatamente subseqüentes, posicionando-o rente ao emissor. O período de observação foi adaptado de acordo com o período de maior atividade de corte das espécies conforme observações realizadas anteriormente no Laboratório de Estudos Evolutivos de Moscas-das-Frutas: entre 6h30 e 11h30 para *Anastrepha* sp. 1 *aff. fraterculus* e *A.* sp. 2 *aff. fraterculus*, e entre 11h30 e 17h00 para *A.* sp. 3 *aff. fraterculus*, *A. obliqua* e *A. amita*. A temperatura de observação foi mantida em 25±3°C, a luminosidade entre 1.000 lux (iluminação artificial) e 50.000 lux (iluminação natural), a umidade relativa do ar variou entre 30 e 60%.

3.4 Definição dos parâmetros

A definição e a nomenclatura dos parâmetros utilizados na bioacústica de insetos apresenta uma certa variação, mesmo entre os trabalhos com dípteros braquíceros – notadamente entre a nomenclatura dos "drosofilistas" (por exemplo, Hoikkala, 2006) e dos "tefritidistas" (por exemplo, Kanmiya, 1988 e Mankin *et al.*, 2000). Para o presente trabalho foi adotada a seguinte convenção mostrada na Figura 2.

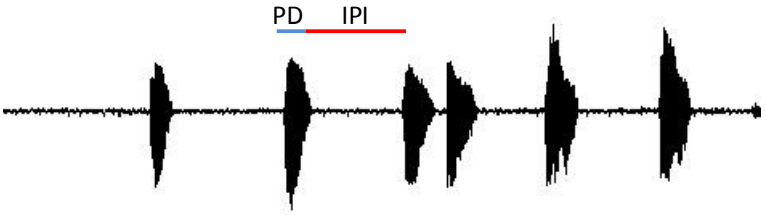

Figura 2. Nomenclatura de parâmetros de som de chamada para acasalamento de macho de tefritídeos. PD: Duração do pulso; IPI: Intervalo entre pulsos. Oscilograma de *A.* sp. 1 *aff. fraterculus*. Amplitude e intervalo temporal em escalas arbitrárias.

A duração do pulso (PD – "*pulse duration*") ou duração do trem de pulso corresponde ao tempo decorrido do início ao término de um episódio de batidas de asas – de modo intermitente, o macho agita as asas em posição supinada (isto é, com a face ventral exposta para a frente) para frente e para trás seguida e rapidamente. O intervalo entre pulsos (IPI – "*interpulse interval*") corresponde ao tempo decorrido entre o término de um trem de pulso e início do subseqüente. No oscilograma, o trem de pulso é reconhecido pela rápida sucessão de picos e vales de intensidade do registro significativamente acima da variação normal – ruído de fundo.

A frequência fundamental (FF – "*fundamental frequency*") é a frequência que, em um sinal ou pulso, apresenta a maior amplitude – representa o maior pico em um gráfico de frequência x amplitude (Figura 3): seria mais correto denominá-lo de "frequência dominante" (pois "frequência fundamental", em física, refere-se à frequência mais baixa de uma forma de onda, em uma série harmônica é também a de mais alta intensidade), porém, na literatura de bioacústica de tefritídeos, o termo "frequência fundamental" é o mais amplamente utilizado.

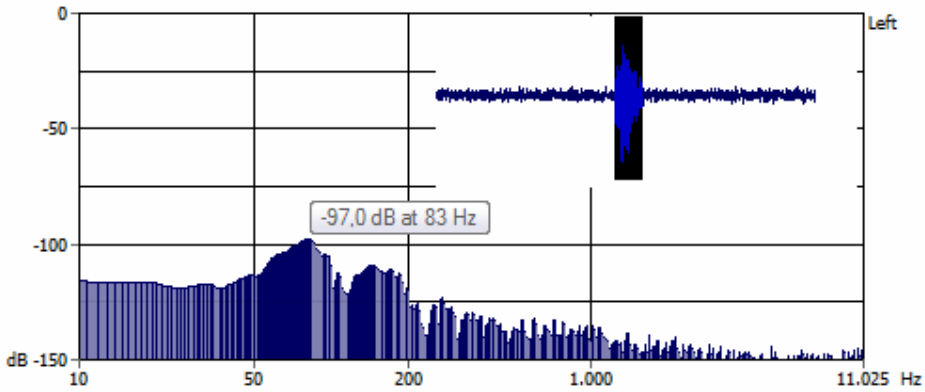

Figura 3. Frequência fundamental. Rótulo indica o ponto correspondente à frequência de maior amplitude. No destaque acima, o pulso a qual o gráfico se associa. Oscilograma de *A.* sp. 1 *aff. fraterculus.*

3.5 Medição dos parâmetros

Para se obter os dados referentes aos parâmetros analisados, utilizou-se o programa Sony Sound Forge 9.0 (Sony Creative Software Inc. 2007).

O som captado foi amplificado 10 vezes (1.000%). A partir do oscilograma gerado, mediram-se os tempos de início e de fim de cada pulso. Com análise de espectro por janela de Blackman-Harris (N=65.536), estimou-se a frequência fundamental de cada pulso.

3.6 Depuração dos dados

A fim de se realizar diversos testes – como o de independência filogenética e de comparação com os parâmetros disponíveis na literatura para outras espécies – os dados dos parâmetros foram depurados pela eliminação reiterada de elementos além de três desvios padrões da média. Após uma rodada de eliminação, uma nova média e um novo desvio padrão eram calculados; retirando-se novamente os dados que estivessem fora do novo intervalo.

O processo foi interrompido quando todos os dados restantes encontravam-se no intervalo média±(3 × erro padrão).

3.7 Teste estatístico comparativo: ANOVA

Diferenças entre os valores dos parâmetros para as diferentes espécies – acrescidas de outras, cujos valores são encontrados na literatura –foram testadas por meio da análise de variância simples. Em função da não-homogeneidade das variâncias e dos tamanhos amostrais distintos, foi realizado o teste Games-Howell, conforme Maxwell & Delaney (2004), Stevens (2007) e Yandell (1997):

$$t_w = \frac{\bar{x}_i - \bar{x}_j}{\sqrt{\frac{s_i^2}{n_i} + \frac{s_j^2}{n_j}}}$$

t_w – aproximação Welch de t; $\bar{x}$ - valor médio do parâmetro comparado, s^2 – variância do parâmetro; n – tamanho amostral; subíndices i e j indicam os pares das populações comparadas.

$$v = \frac{\left(\frac{s_i^2}{n_i} + \frac{s_j^2}{n_j}\right)^2}{\frac{\left(\frac{s_i^2}{n_i}\right)^2}{n_i - 1} + \frac{\left(\frac{s_j^2}{n_j}\right)^2}{n_j - 1}}$$

v - graus de liberdade para o teste de comparação entre as populações i e j.

A condição para significância das diferenças entre os parâmetros de duas populações é dada por:

$$|t_w| > \frac{q_{\alpha,k,v}}{\sqrt{2}}$$

onde q é o valor crítico para o nível de significância α, sendo k o número total de populações analisadas e v graus de liberdade. Ou, como realizado: se $|t_w|-(q/\sqrt{2}) > 0$, então os valores foram considerados significativamente distintos.

O teste foi realizado utilizando-se o pacote estatístico R 2.8.1 (R Foundation for Statistical Computing 2008). Em função da ausência de dado sobre o tamanho amostral de para algumas populações/espécies, três cenários foram testados: com tamanhos amostrais iguais a 1.000, 100 e 10 entradas para cada parâmetro de cada espécie com a informação faltante.

No Anexo 1 encontram-se as listagens dos comandos utilizados para o teste.

3.8 Independência filogenética dos parâmetros

Teste de independência filogenética dos parâmetros foi conduzido conforme Abouheif (1999), utilizado-se o programa Phylogenetic Independence 2.0 (Jeff Reeve & Ehab Abouheif 2003) por meio do teste da independência serial (TFSI).

Os valores dos contrastes padronizados foram calculados conforme Garland & Adolph (1994 *apud* Freeman & Herron 2009).

A árvore utilizada para a análise foi a de Ruiz et al. (2007b) para o gene *transformer* da determinação do sexo. (Figura 4)

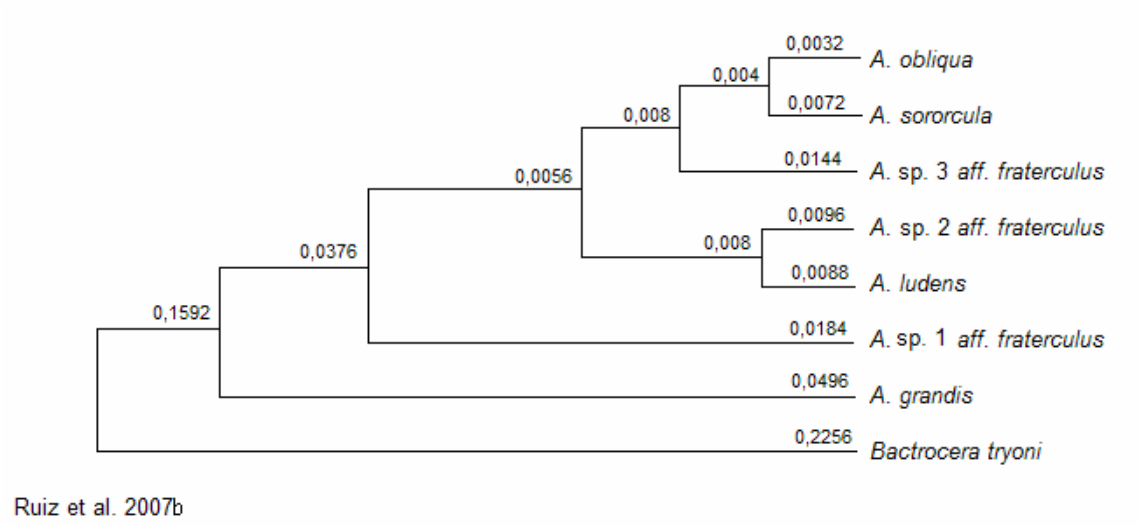

Figura 4. Árvore filogenética com as relações entre *Anastrepha* e *Bactrocera*. Os números indicam o comprimento dos ramos – desenhados fora de escala. (Modificada de Ruiz et al. 2007b.)

3.9 Correlação com comprimento alar

Os valores dos parâmetros foram testados para se verificar a existência de correlação com o tamanho da asa das espécies. Com o auxílio de uma câmara fotográfica digital acoplada a um microscópio estereoscópico, foram obtidas imagens digitalizadas de 10 asas (5 direitas e 5 esquerdas) montadas de machos das populações estudadas de *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra – SP), *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião – SP) e *A. obliqua*

(Águas da Prata – SP). Utilizou-se também material previamente montado e disponível no Laboratório de Estudos Evolutivos de Moscas-das-Frutas/IBUSP para *A.* sp. 3. Obteve-se da literatura valores de estimativas de comprimento alar para *A. grandis* (Weems 2009). Com um editor gráfico, os valores das coordenadas dos marcos anatômicos foram obtidos e convertidos em milímetros por meio de uma escala digitalizada com a mesma amplificação. Os pontos utilizados foram a junção entre a veia CuA_1 e a veia medial e o R_{4+5}, último ramo da veia radial (Aluja & Norrbom 2001, p. 915).

3.10 Evolução do comportamento acústico

Para se analisar o padrão de evolução do comportamento de emissão de sons de acasalamento, foi gerada uma superárvore a partir da compilação de árvores filogenéticas morfológicas e moleculares previamente publicadas na literatura (Anexo 2). A árvore foi gerada com o auxílio do programa Clann 3 (Creevey & McInerney 2005), pelo Método da Superárvore Mais Similar como critério de otimidade, realizando-se uma busca heurística com algoritmo de Poda e Reimplante de Subárvores ("*Subtree Pruning and Regrafting*") em amostras de 10.000 árvores com 10 repetições, e número máximo de trocas ("*swaps*") igual a 10.000; ignorando-se os táxons que não eram de interesse. O consenso a partir das árvores geradas foi obtido com o auxílio do programa Phylip 3.69 (Falsenstein 2005).

Para cada espécie foi calculada a diferença relativa entre os parâmetros com as demais espécies, pareando-se a diferença relativa com a distância entre as espécies na superárvore – distância esta medida em números de nós que separam os terminais. Os valores das diferenças relativas entre os parâmetros foram ordenados de acordo com a distância e para cada distância foi extraída uma média das diferenças relativas correspondentes. P.e., considere-se uma árvore hipotética com três táxons: A, B, C em que A seja mais próximo de B do que de C: ((A,B),C). Sejam x_A, x_B e x_C os valores dos parâmetros; para A são obtidos as diferenças relativas: $d^x_{AA} = |(x_A-x_A)/x_A|$; $d^x_{AB} = |(x_B-x_A)/ x_A|$ e $d^x_{AC} = |(x_C-x_A)/ x_A|$; similarmente os valores de d^x_{BA}, d^x_{BB}; d^x_{BC} e d^x_{CA}, d^x_{CB}, d^x_{CC} são calculados. As distâncias $D_{AA} = 0$, $D_{AB} = 1$, $D_{AC} = 2$; $D_{BA} = 1$; $D_{BB} = 0$; $D_{BC} = 2$; $D_{CA} = 2$, $D_{CB} = 2$ e $D_{CC} = 0$ são coordenados com d_{AA}, d_{AB}, etc... Os arranjos são ordenados de acordo com o D_{NN}, assim D_{AA}/d^x_{AA}, D_{BB}/d^x_{BB} e D_{CC}/d^x_{CC} são os primeiros da lista. Para a distância $D_0 = 0$ é coordenada

a média d^x_0 de d^x_{AA}, d^x_{BB} e $d^x_{CC.}$ O mesmo procedimento é adotado para o parâmetro y com o cálculo de d^y_n, para o parâmetro z: d^z_n e assim por diante.

Os valores médios das distâncias relativas dos parâmetros, bem como suas somas e suas médias foram então submetidos ao teste de Kruskal-Wallis (Zar 1999).

4. Resultados

4.1 Caracterização de emissões e padrões acústicos

As sessões de observações tiveram uma taxa de sucesso de gravação de aproximadamente uma em três – nos demais casos, ou não houve produção de sons, ou não foi possível gravar (as moscas não estavam em posição ao alcance do microfone, p.e.) ou a qualidade do áudio ficou comprometida. Para cada população foi possível gravar o som de entre 10 e 15 machos diferentes, com exceção da população de *A. amita* de São Paulo – SP, da qual o som de apenas três machos pôde ser gravado durante a sessões realizadas, razão pela qual os dados não foram incluídos na análise comparativa.

Nas Figuras 5 a 8 estão os histogramas de duração de pulso (PD) das populações estudadas.

As distribuições dos valores de PD da população de São Paulo – SP e de Serra Negra – SP de *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* são diferentes. A moda de PD para a população de Serra Negra – SP está entre 0,2 e 0,3 s; enquanto que para a população de São Paulo – SP, está entre 0,4 e 0,5 s – estando mais espalhado entre as classes de duração de pulso. A população de *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* de São Sebastião – SP – é bastante homogênea em relação à variação da PD, em comparação com as demais populações, com a moda de PD entre 0,3 e 0,4 s. A população de *A. obliqua* de Águas de Prata – SP também apresenta um pico de distribuição entre 0,3 e 0,4 s, mas apresenta maior variação no parâmetro em relação à *A.* sp. 2. A distribuição dos valores de PD também bastante concentrado em *A.* sp. 3.

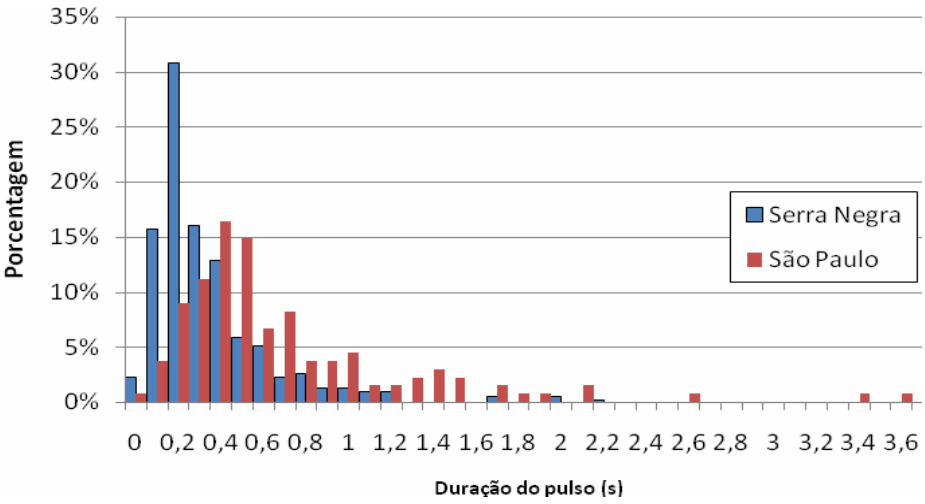

Figura 5. Distribuição de classes de duração de pulsos de som de chamada para acasalamento de macho de *A.* sp. 1.*aff. fraterculus*. Intervalos de 0,1 s. Serra Negra, SP (n = 386), São Paulo, SP (n = 134).

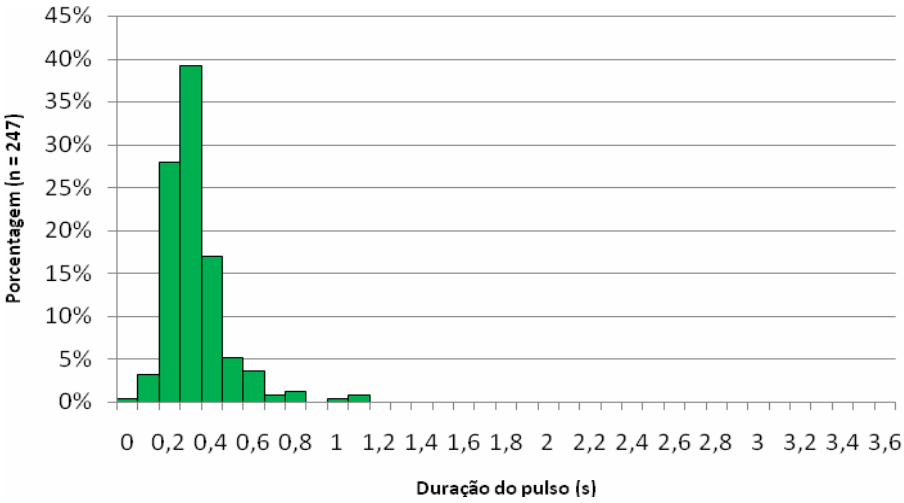

Figura 6. Distribuição de classes de duração de pulsos de som de chamada para acasalamento de macho de *A.* sp. 2.*aff. fraterculus*. Intervalos de 0,1 s. São Sebastião, SP.

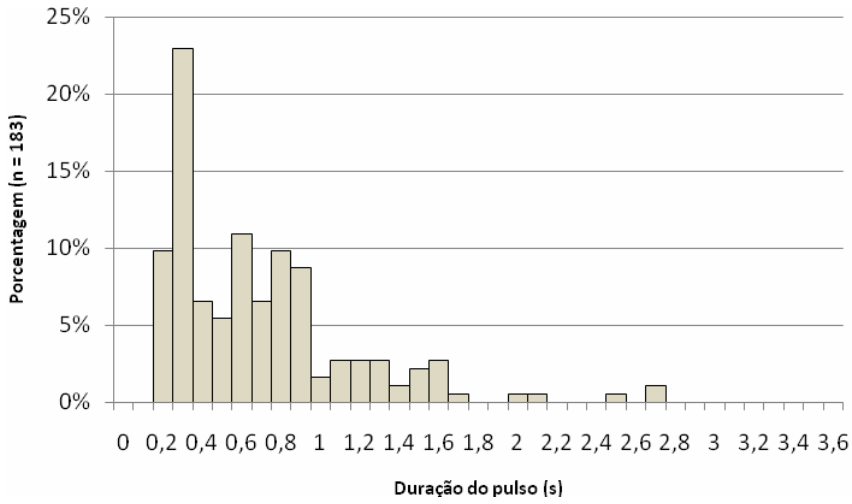

Figura 7. Distribuição de classes de duração de pulsos de som de chamada para acasalamento de macho de *A. obliqua*. Intervalos de 0,1 s. Águas da Prata, SP.

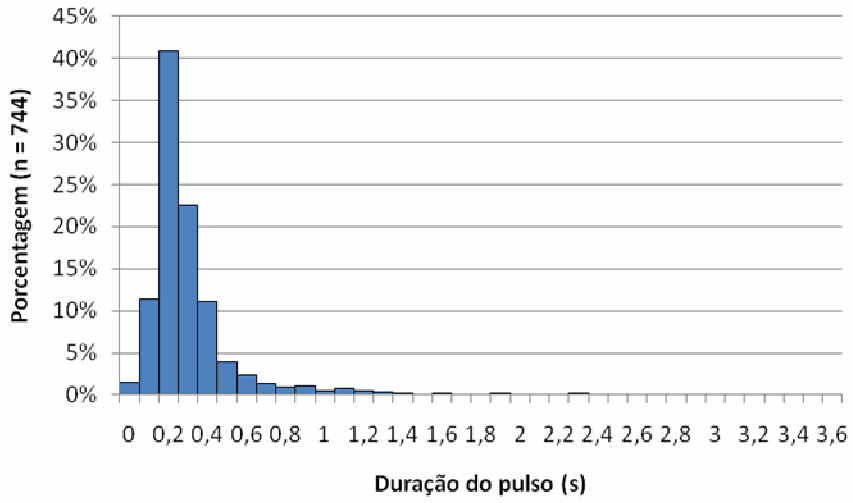

Figura 8. Distribuição de classes de duração de pulsos de som de chamada para acasalamento de macho de *A.* sp. 3.*aff. fraterculus*. Intervalos de 0,1 s. São Sebastião, SP (n = 744).

Nas Figuras 9 a 11 estão os histogramas de distribuição de classes de frequência fundamental (FF) das emissões acústicas das populações analisadas, exceto para *A.* sp. 1 de São Paulo – SP (a qualidade do áudio não permitiu obter valores confiáveis deste parâmetro).

Em relação às FF, pode-se observar na Figura 11, que a população de *A obliqua* apresenta um pico em 86 Hz, um em 65 Hz e outro em 108 Hz. Curioso notar que 86/65 = 1,32 e 108/86 = 1,26, muito similares às proporções entre o 4° e o 3° harmônicos (1,33) e entre o 5° e o 4° harmônicos (1,25) em uma corda vibrando. Considerando-se 65 Hz como o 3° harmônico, o 2° e o 1° seriam, respectivamente, 43,33 Hz e 21,67 Hz. Na figura podemos

identificar um pequeno pico em 38 Hz (e talvez um em torno de 42 e 43 Hz) e outro em 22 Hz.

Na Figura 9, podemos ver um pico em 79 Hz e outro em 59 Hz, que mantém entre si uma relação próxima à proporção entre 4° e o 3° harmônicos (1,34). Considerando-se 79 Hz como o 4° harmônico, o 5° seria 98,75 Hz e o 6°, 118,5 Hz. Encontramos possíveis picos em 97 Hz e em 119 Hz. Há ainda outros picos em 90 Hz e em 106 Hz, que mantém entre si uma relação próxima à existente entre o 5° e o 6° harmônicos (1,18 e 1,2 respectivamente), o 7° harmônico seria em 126 Hz, e o 4° em 72 Hz. Há picos aparentes em 126 Hz e em 73 Hz.

Na Figura 10, com o gráfico das freqüências fundamentais da população estudada de *A.* sp. 2, essa relação parece estar ausente, embora os picos em 59 Hz e 87 Hz mantenham entre si uma relação similar ao 2° e 3° harmônicos (1,47 e 1,5).

Já o padrão de distribuição das classes de FF de *A.* sp. 3 é bem menos variado – basicamente três freqüências predominam: mas, estes, parecem não apresentar uma relação entre harmônicos: 60 Hz e 46 Hz apresentam uma relação próxima ao do 4º e 3º harmônicos (1,40 e 1,33), mas 120 Hz e 60 Hz resultam em uma relação entre 2º e 1º harmônicos e não entre o 5º e o 4º - há um pico (pequeno) em 79 Hz, mas também propiciaria uma relação diferente de entre o 5º e o 4º harmônicos (Figura 11).

A baixa variação de FF em *A.* sp. 3 – ilustrada pelo fato de uma classe representar mais de 50% da frequência das classes (Figura 11) – é seguida por *A. obliqua* (Figura 10), com uma classe com 16%. *A.* sp. 1 de Serra Negra-SP (Figura 8) e *A.* sp. 2 (Figura 9) apresentam maior variação, com a classe do pico não chegando a 9%.

Nas Figuras 12 a 15, os histogramas de distribuição de classes de intervalo entre pulsos (IPI).Novamente, *A.* sp. 1 de São Paulo – SP – e de São Sebastião – SP – apresentam diferenças no padrão (a *A.* sp. 1 de Serra Negra – SP – é mais homogênea quanto ao IPI, com pico em classe com mais de 10% de frequência, enquanto que o pico de *A.* sp. 1 de São Paulo – SP – ocorre em classe com pouco mais de 6% de frequência – Figura 12) e *A.* sp. 2 parece ter uma menor variação com uma distribuição mais concentrada em torno do pico (que representa mais de 14% da frequência de classes – Figura 13). O padrão de *A.* sp. 3 (Figura 15) é similar ao de *A. obliqua* (Figura 14) – os picos ocorrem em classes com menos de 8% de frequência).

Na Tabela IV estão mostrados os valores médios dos parâmetros acústicos para as populações analisadas (após a depuração dos dados) e dos disponíveis na literatura. Nas Tabelas V a XIV observam-se os resultados dos testes de Games-Howell na comparação entre os valores dos parâmetros das populações (os dados da *B. cucurbitae* não foram incluídos na análise por serem apenas uma aproximação, resultante da composição de populações diferentes). As populações do complexo *A. fraterculus*, excetuando-se a *A.* sp. 1 de São Paulo – SP (sp1-sp), apresentam valores de parâmetros acústicos muito similares – a *A.* sp. 3 de São Sebastião – SP (sp3) difere significativamente das demais no parâmetro PD; e apesar de não haver significância estatística, os parâmetros de sp3 são consistentemente mais similares aos de sp1-sn do que de *A.* sp. 2 de São Sebastião – SP (sp2). A sp1-sn e sp2 apresentam o parâmetro PD similar às populações de *A. fraterculus* do Estado de São Paulo (frsp) estudadas por Mankin *et al.* (1996), mas diferem no parâmetro IPI; ambas apresentam parâmetros IPI similares às população de *A. fraterculus* do Estado da Bahia estudada por Mankin *et al.* (1996), mas diferem no PD. A sp1-sn difere de frsp e frbh em relação à FF, a sp2 apresenta valores similares de FF em relação à frbh, diferindo de frsp. A sp1-sp apresenta valores de parâmetros distintos de todas as outras populações analisadas de *A. fraterculus*. A população de *A. obliqua* de Águas de Prata – SP (obl) difere em todos os parâmetros da população de *A. obliqua* de Bebedouro – SP (oblq) estudada por Mankin *et al.* (1996). A sp1-sn e sp2 apresentam valores de PD similares à população de *A. sororcula* (soro) do Estado da Bahia estudada por Mankin *et al.* (1996), diferindo nos demais parâmetros analisados.

A influência na variação do tamanho amostral (para os dados de literatura em que essa informação não está disponível) sobre o resultado do teste é relativamente pequena entre n = 1.000 e n = 100. Para o PD (Tabelas V e VI), há um aumento de casos sem diferenças significativas de 10 para 11 comparações; para IPI (Tabelas VIII e IX), há um aumento de 6 para 7 e para FF (Tabelas XI e XII), de 5 para 6. Somente em casos extremos, com tamanhos amostrais bastante reduzidos (Tabelas VII, X e XIII) – aqui, n = 10 – em que o teste utilizado deixa de ser recomendado, há uma alteração maior: os casos de diferenças não significativas passam a 16, 11 e 15, respectivamente para PD, IPI e FF.

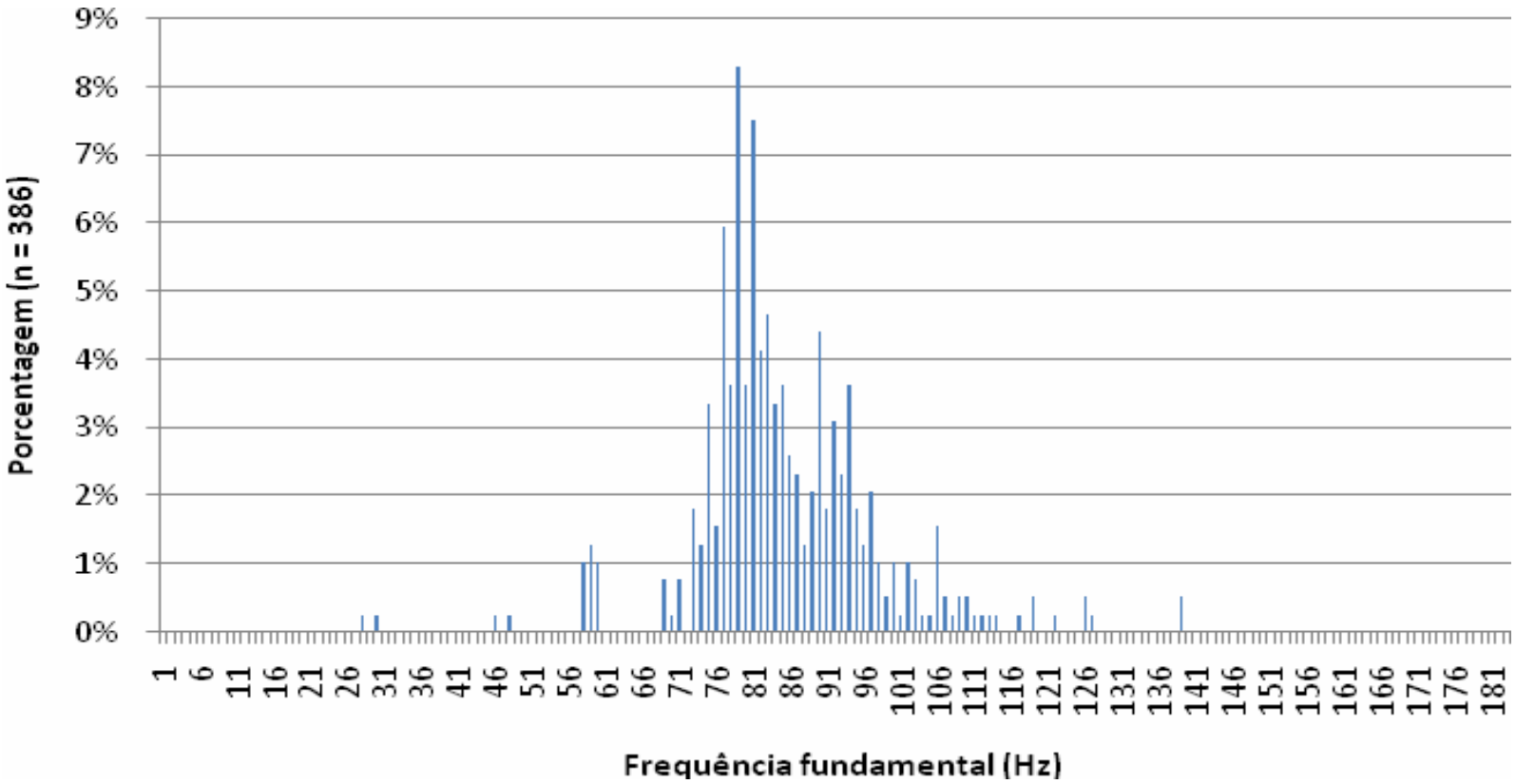

Figura 8. Distribuição de classes de frequência fundamental de pulsos de chamada de acasalamento de macho de *A.* sp. 1. *aff. fraterculus*, Serra Negra, SP. Intervalos de 1 Hz.

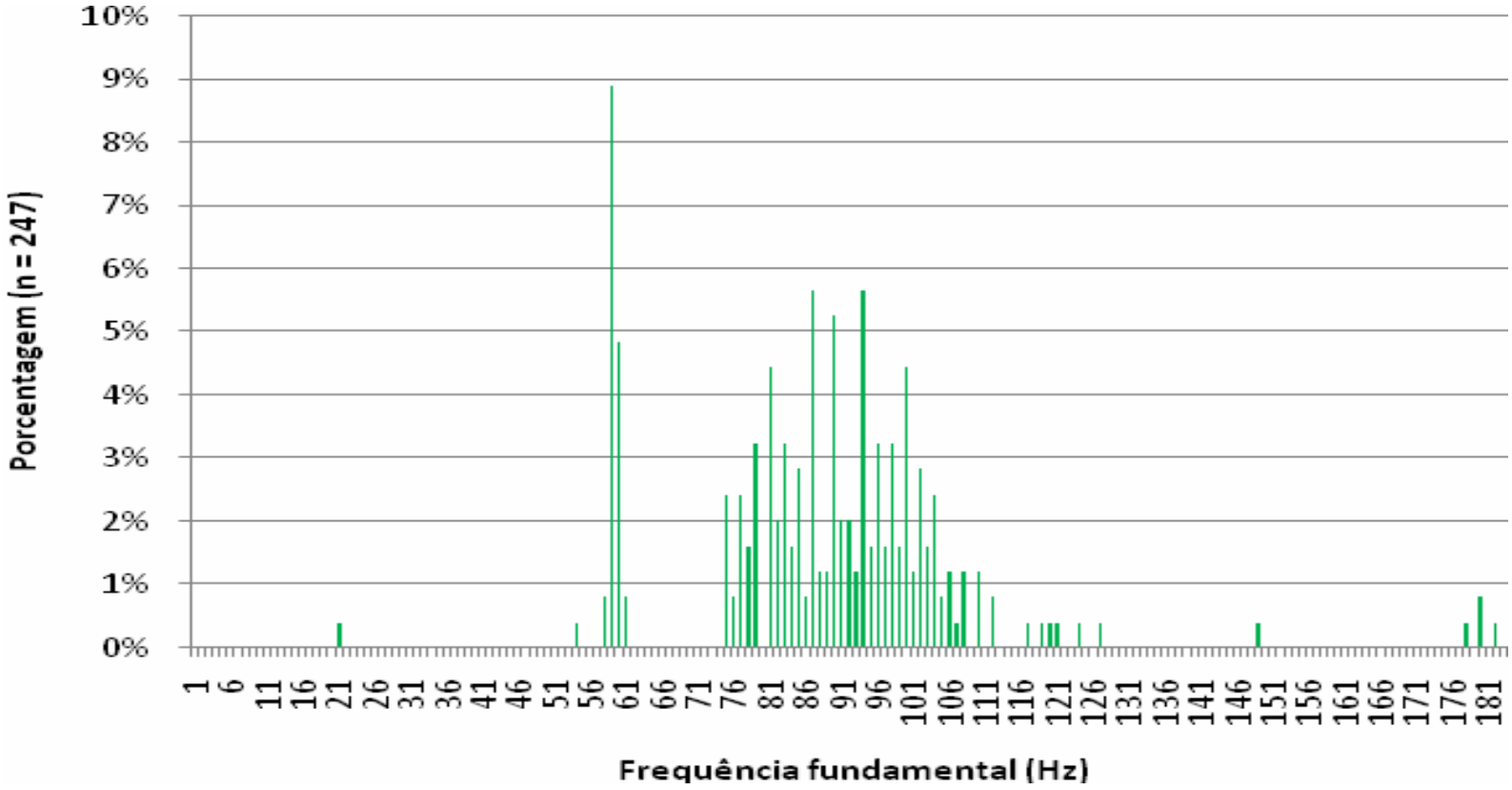

Figura 9. Distribuição de classes de frequência fundamental de pulsos de chamada de acasalamento de macho de *A.* sp. 2. *aff. fraterculus*, São Sebastião, SP. Intervalos de 1 Hz.

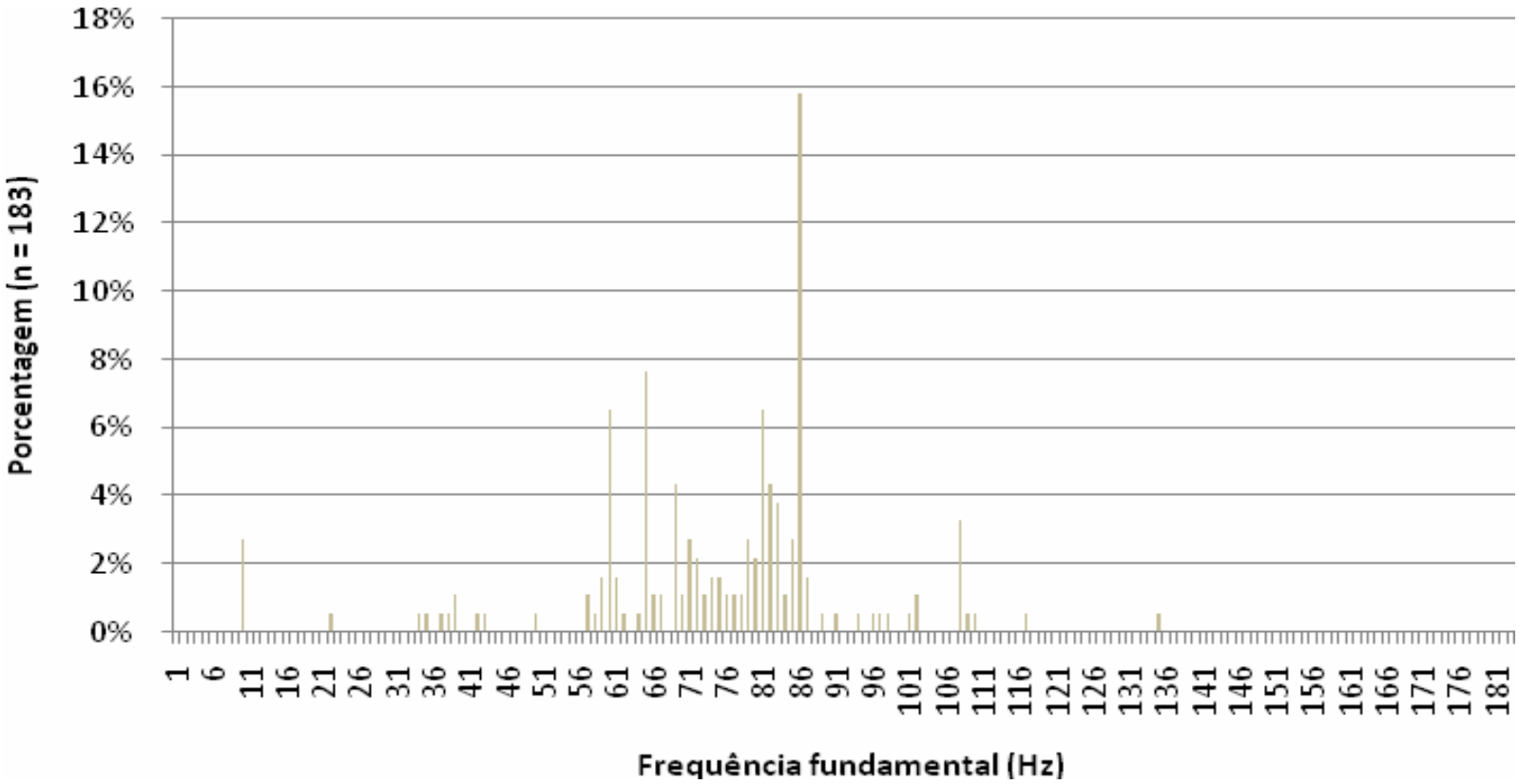

Figura 10. Distribuição de classes de frequência fundamental de pulsos de chamada de acasalamento de macho de *A.obliqua*, Águas da Prata, SP. Intervalos de 1 Hz.

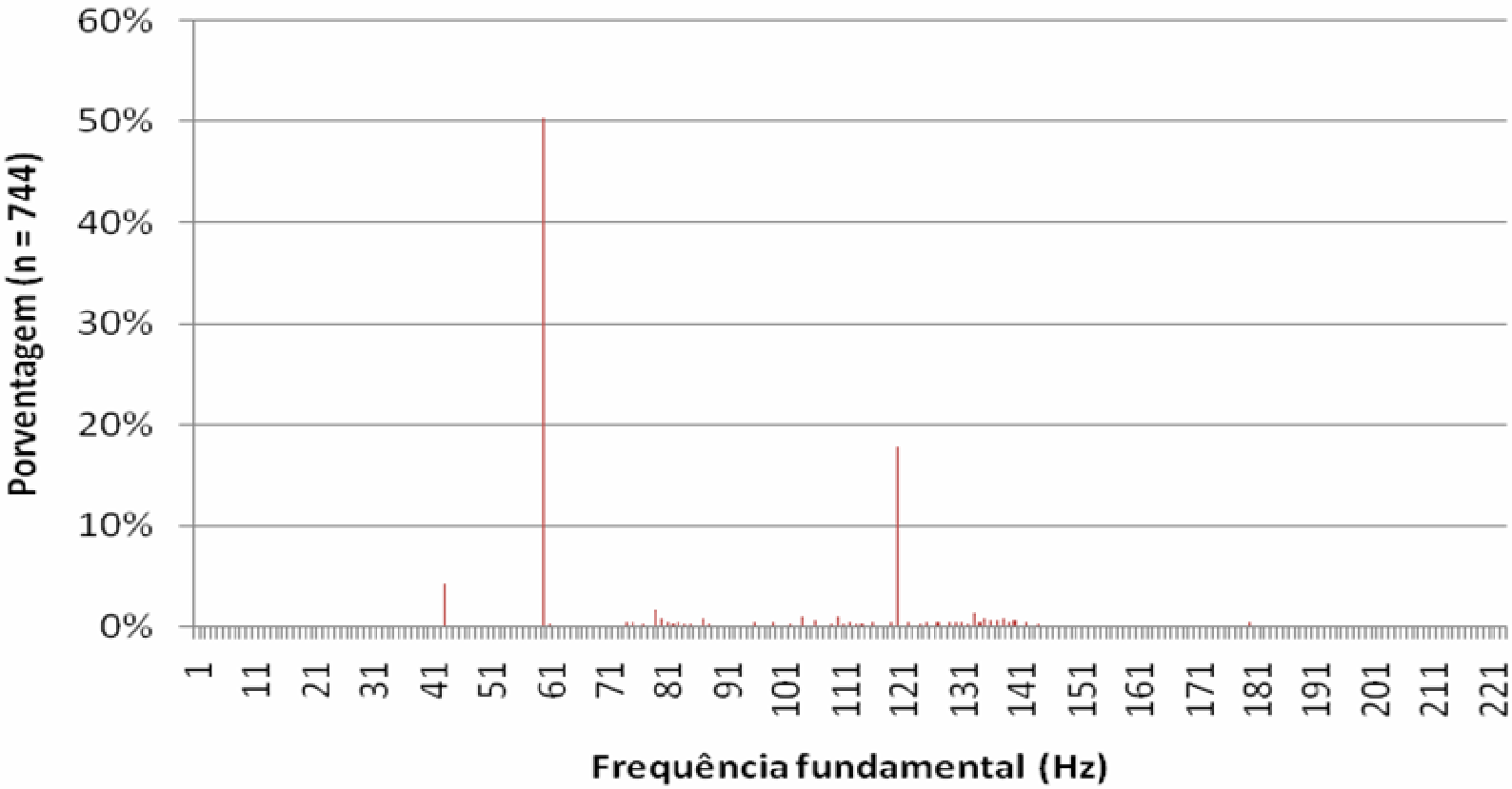

Figura 11. Distribuição de classes de frequência fundamental de pulsos de chamada de acasalamento de macho de *A.* sp. 3 *aff. fraterculus*, São Sebastião, SP. Intervalos de 1 Hz.

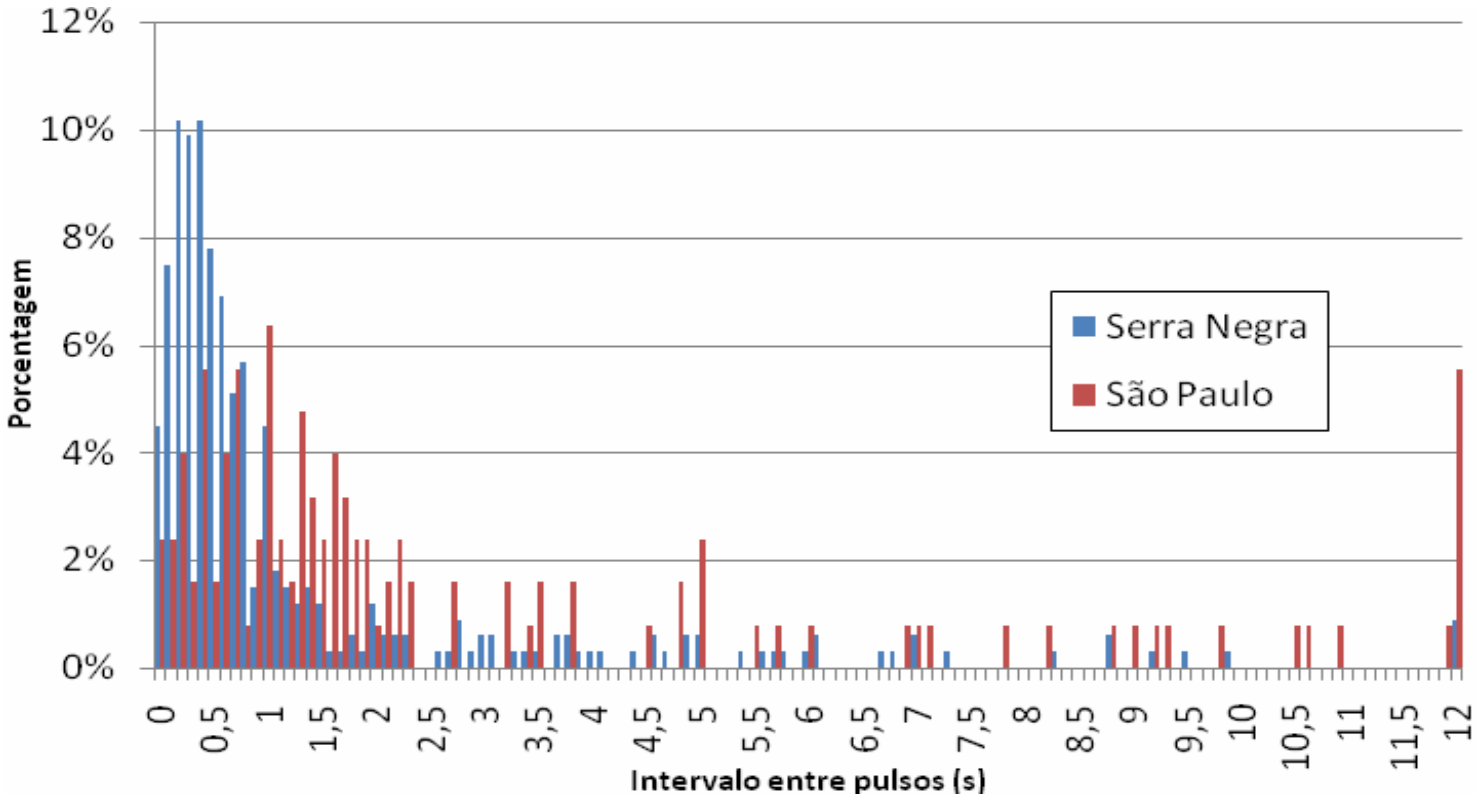

Figura 12. Distribuição de classes de intervalo entre pulsos de som de acasalamento de macho de *A.* sp. 1 *aff. fraterculus*. Intervalos de 0,1 s, exceto a última classe: valores maiores do que 12 s. Serra Negra/SP (n = 334), São Paulo/SP (n = 126)

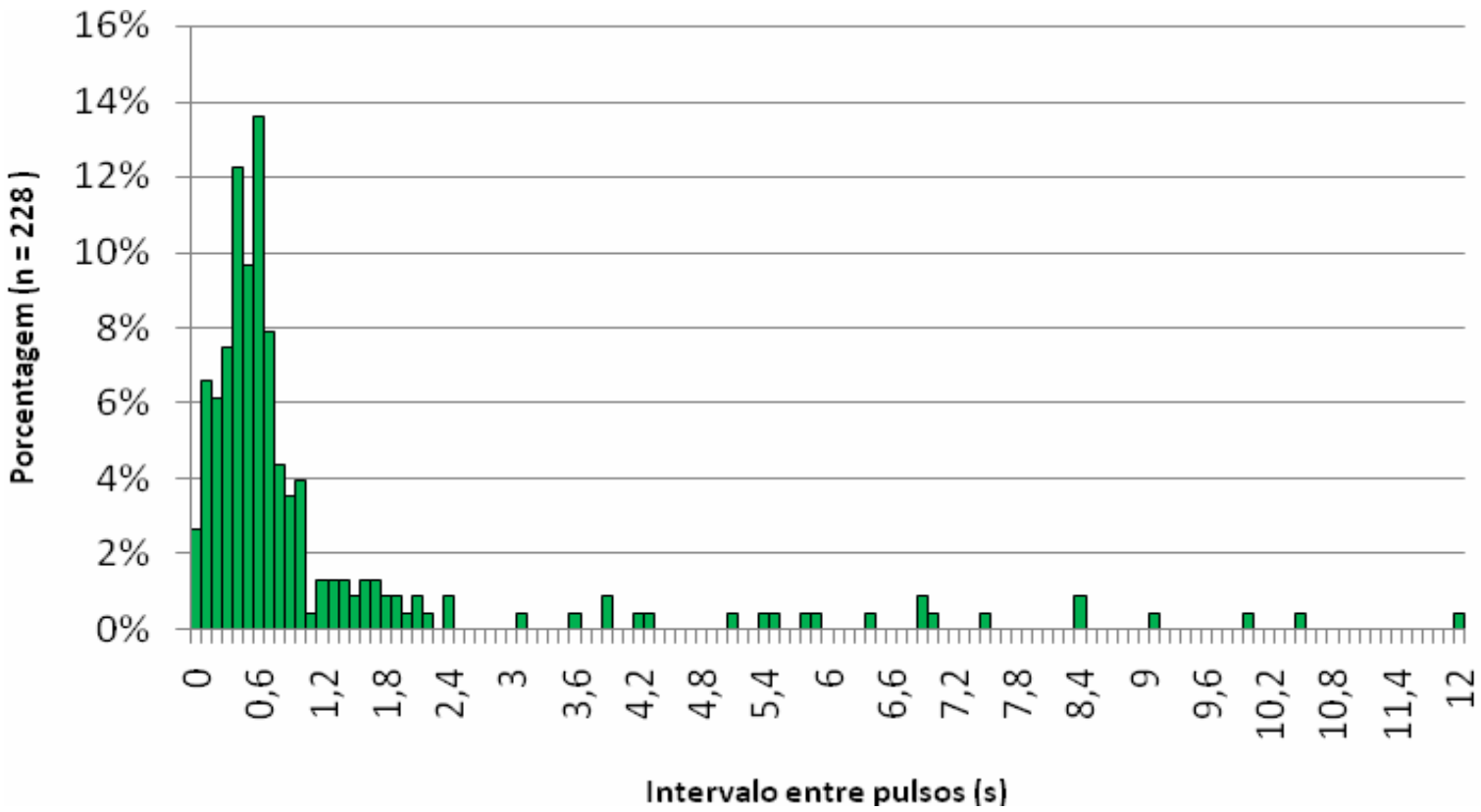

Figura 13. Distribuição de classes de intervalo entre pulsos de som de acasalamento de macho de *A.* sp. 2 *aff. fraterculus*. Intervalos de 0,1 s, exceto a última classe: valores maiores do que 12 s. São Sebastião, SP.

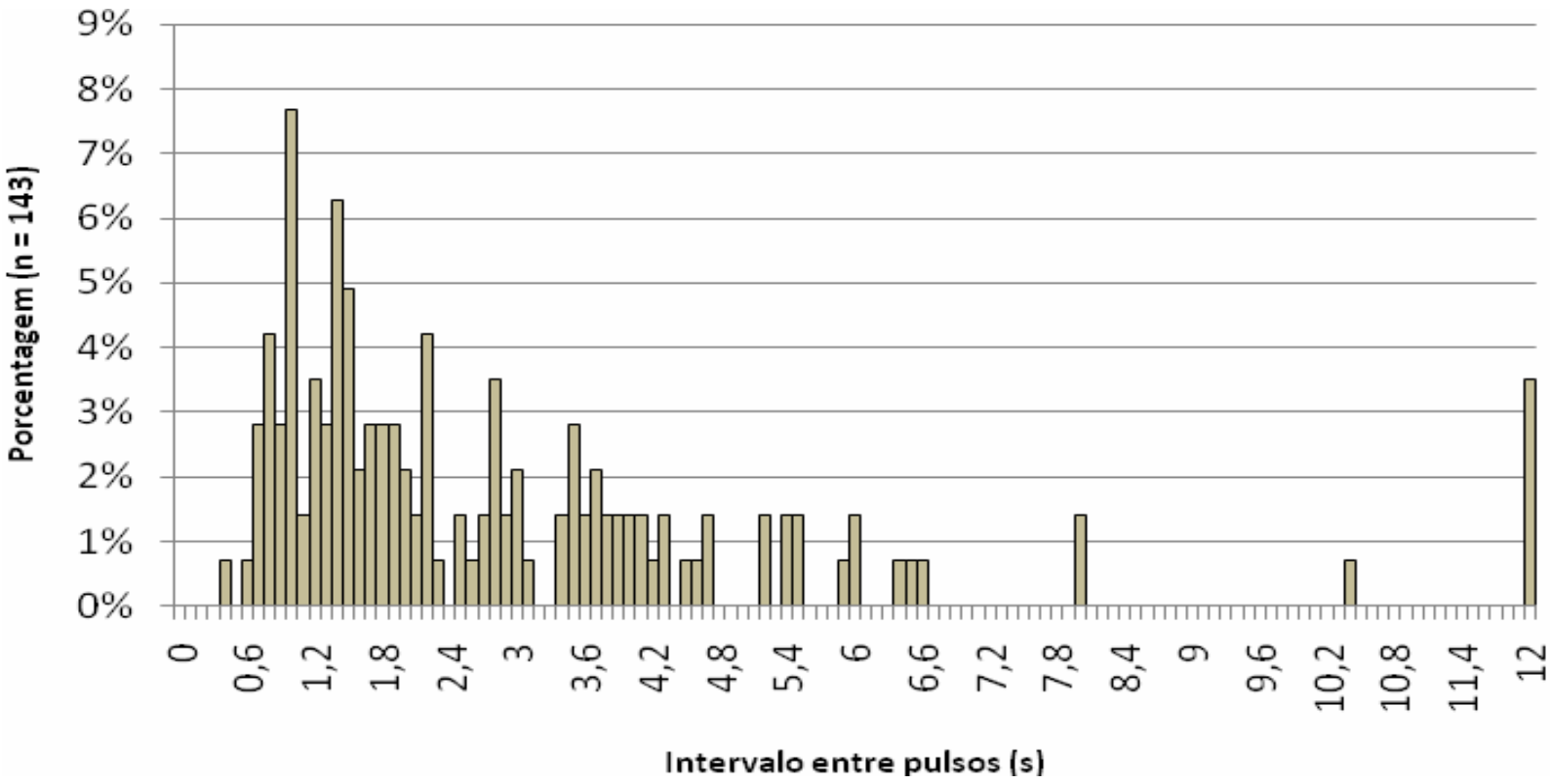

Figura 14. Distribuição de classes de intervalo entre pulsos de som de acasalamento de macho de *A. obliqua*. Intervalos de 0,1 s, exceto a última classe: valores maiores do que 12 s.

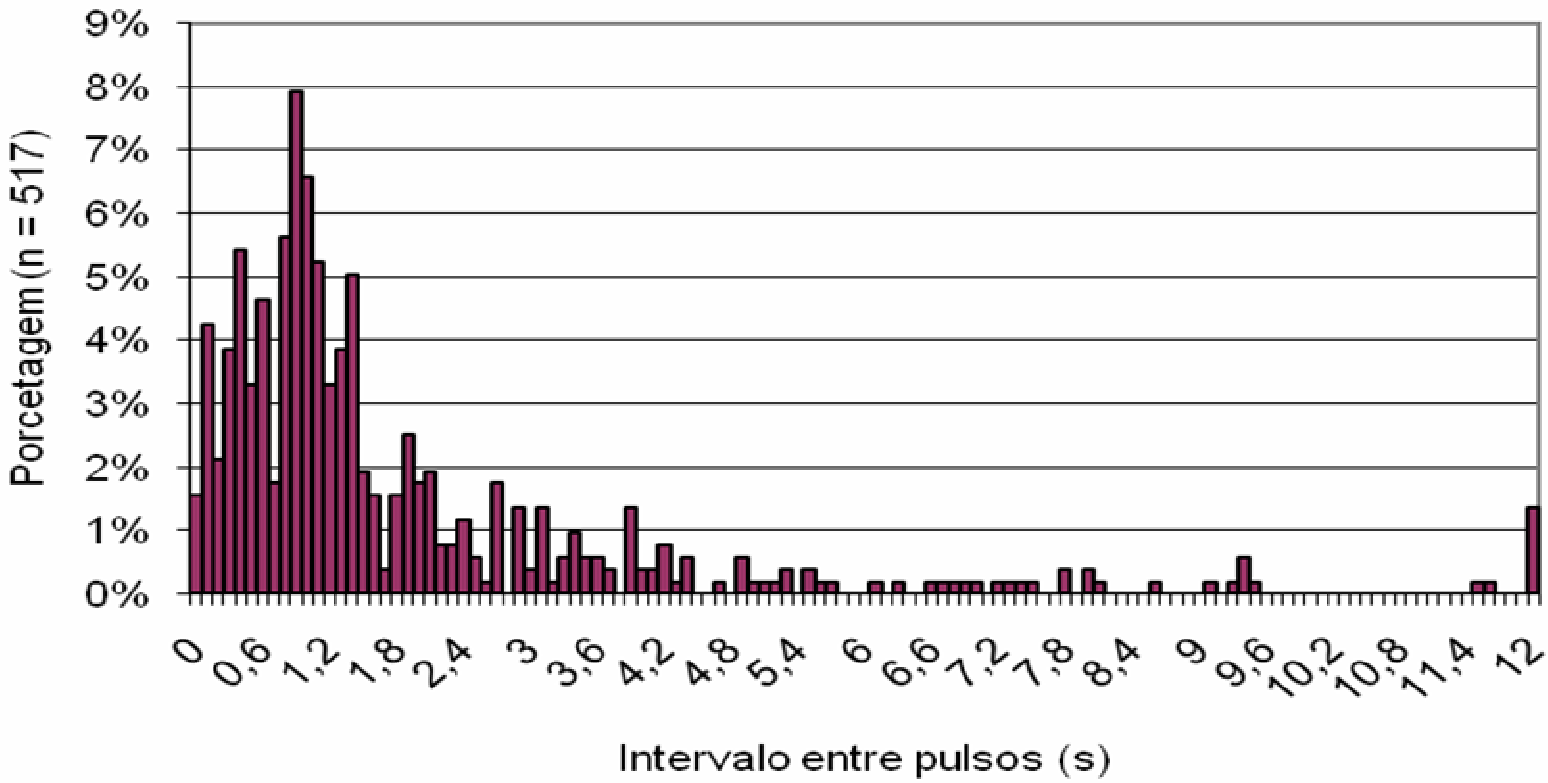

Figura 15. Distribuição de classes de intervalo entre pulsos de som de acasalamento de macho de *A.* sp. 3 *aff. fraterculus*. Intervalos de 0,1 s, exceto a última classe: valores maiores do que 12 s. São Sebastião, SP.

Tabela IV. Parâmetros acústicos de acasalamento de diversas espécies de tefritídeos.

táxon	Local	sons	PD (s)	SE	n	IPI (s)	SE	n	FF (Hz)	SE	n	referência
Anastrepha amita	São Paulo – SP	2 (1,3)	0,17	0,05	54	1,23	0,83	46	142,30	15,01	54	-
A. obliqua	Águas de Prata - SP	2 (1,3)	0,69	0,38	178	2,48	1,53	135	76,29	15,07	176	-
A. sp. 1 *aff. fraterculus*	São Paulo – SP	2 (1,3)	0,64	0,35	125	1,54	1,22	102	42,23	6,86	141	-
A. sp. 1 *aff. fraterculus*	Serra Negra – SP	2 (1,3)	0,33	0,16	356	0,56	0,36	270	85,00	10,57	375	-
A. sp. 2 *aff. fraterculus*	São Sebastião - SP	2 (1,3)	0,34	0,09	230	0,58	0,30	188	86,85	15,52	240	-
A. sp. 3 *aff. fraterculus*	São Sebastião - SP	2 (1,3)	0,30	0,10	680	0,53	0,36	622	83,49	30,83	735	-
"A. fraterculus"	São Paulo – SP	?	0,32	0,05	?	0,41	0,03	?	89,10	4,50	?	Mankin et al. 1996
"A. fraterculus"	Cruz das Almas - BA	?	0,26	0,03	?	0,60	0,07	?	94,40	3,10	?	Mankin et al. 1996
"A. obliqua"	Bebedouro – SP	?	0,55	0,06	?	0,81	0,12	?	91,00	6,80	?	Mankin et al. 1996
A. grandis	Laranjal Paulista - SP	?	0,63	0,06	?	0,86	0,08	?	82,20	2,70	?	Mankin et al. 1996
A. sororcula	Nova Soure – BA	2 (1,3)*	0,34	0,05	?	0,72	0,03	?	185,60	4,50	?	Mankin et al. 1996
A. ludens	Soconusco, Chis, México	2 (1,3)	0,14	0,05	942	1,55	2,91	942	141,00	10,00	942	Briceño et al. 2009
A. suspensa	Gainesville, Fla, EUA	2 (1,3)	0,42	0,03	168	0,42	0,01	168	148,80	1,40	169	Webb et al. 1984
Toxotrypana curvicauda[A]	Homestead, Fla, EUA	2 (2,3)	0,23	0,17	72	0,14	0,05	72	200,00	26,40	72	Sivinski & Webb 1985b
Rhagoletis juglandis	Santa Cruz/Cochise, Ariz., EUA	1(2)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Alonso-Pimentel et al. 2000
Bactrocera tryoni[A]	Sydney, NSW, Austrália	3 (1,2,3)	0,03	0,001	?	0,01	0,001	?	304,80	5,00	?	Mankin et al. 2008
B. tryoni[B]	Sydney, NSW, Austrália	3 (1,2,3)	0,14	0,02	?	0,32	0,07	?	315,70	6,20	?	Mankin et al. 2008
B. curcubitae	Okinawa/Kagoshima, Japan	3 (1,2,3)	~0,27	~0,21	10.274	~0,26	~0,07	10.274	~286,38	~37,10	128	Miyatake & Kanmiya 2004, Kanmiya 1988
Ceratitis capitata[A]	Viena/Áustria	3 (1,2,3)	0,12	0,03	~4.600	0,15	0,09	~4.600	165	3,8	~4.600	Webb et al. 1983
C. capitata[B]	Viena/Áustria	3 (1,2,3)	?	?	?	?	?	?	353	2,5	>10.000	Webb et al. 1983
C. capitata[A]	Guatemala, Guatemala	3 (1,2,3)	?	?	?	?	?	?	195	24,5	8	Webb et al. 1983
C. capitata[B]	Guatemala, Guatemala	3 (1,2,3)	?	?	?	?	?	?	355,00	12,10	14	Sivinski et al. 1989

Sons – tipos de sons de acasalamento (1: de chamada; 2: de cortejo; 3: pré-copulatório); PD – duração do pulso; IPI – intervalo entre pulsos; FF – frequência fundamental; SE – erro padrão; "-": não se aplica; "?": dado não disponível na referência; "~": valor médio aproximado. "*" – observação própria que não consta na referência; A – som de cortejo/aproximação; B – som de chamada

Tabela V. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para duração de pulso (PD) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 1.000 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
PD (s)	0,69	0,64	0,33	0,34	0,30	0,32	0,26	0,55	0,34	0,63	0,14	0,42	0,14
SE	0,38	0,35	0,16	0,09	0,10	0,05	0,03	0,06	0,05	0,06	0,02	0,03	0,05
n	178	125	356	230	680	1000	1000	1000	1000	1000	1000	168	942
obl	-	-2,164	8,739	8,753	10,468	9,680	11,798	1,561	9,016	-1,059	15,986	6,241	16,013
sp1-sp	-2,164	-	6,297	6,242	7,788	7,039	8,986	-0,441	6,426	-2,857	12,844	3,873	12,875
sp1-sn	8,739	6,297	-	-2,601	0,703	-1,902	5,091	21,610	-2,588	30,291	19,007	6,339	18,861
sp2	8,753	6,242	-2,601	-	3,162	-0,049	10,213	30,932	-3,174	43,508	30,547	9,152	29,790
sp3	10,468	7,788	0,703	3,162	-	2,743	5,542	56,152	7,294	75,032	36,324	24,656	34,130
frsp	9,680	7,039	-1,902	-0,049	2,743	-	28,822	84,972	4,699	120,247	95,403	32,186	74,123
frbh	11,798	8,986	5,091	10,213	5,542	28,822	-	130,351	39,000	179,271	107,020	64,147	62,990
oblq	1,561	-0,441	21,610	30,932	56,152	84,972	130,351	-	77,741	24,143	188,690	41,589	155,648
soro	9,016	6,426	-2,588	-3,174	7,294	4,699	39,000	77,741	-	112,599	105,853	25,299	82,252
grnd	-1,059	-2,857	30,291	43,508	75,032	120,247	179,271	24,143	112,599	-	244,271	69,800	195,611
bactry	15,986	12,844	19,007	30,547	36,324	95,403	107,020	188,690	105,853	244,271	-	117,179	-2,474
sus	6,241	3,873	6,339	9,152	24,656	32,186	64,147	41,589	25,299	69,800	117,179	-	98,832
lud	16,013	12,875	18,861	29,790	34,130	74,123	62,990	155,648	82,252	195,611	-2,474	98,832	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela VI. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para duração de pulso (PD) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 100 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
PD (s)	0,69	0,64	0,33	0,34	0,30	0,32	0,26	0,55	0,34	0,63	0,14	0,42	0,14
SE	0,38	0,35	0,16	0,09	0,10	0,05	0,03	0,06	0,05	0,06	0,02	0,03	0,05
n	178	125	356	230	680	100	100	100	100	100	100	168	942
obl	-	-2,164	8,739	8,753	10,468	9,486	11,743	1,458	8,831	-1,097	15,934	6,241	16,013
sp1-sp	-2,164	-	6,297	6,242	7,788	6,908	8,948	-0,491	6,303	-2,861	12,807	3,873	12,875
sp1-sn	8,739	6,297	-	-2,601	0,703	-2,090	4,767	17,198	-2,685	25,141	18,362	6,339	18,861
sp2	8,753	6,242	-2,601	-	3,162	-0,802	9,171	21,113	-3,210	31,511	28,557	9,152	29,790
sp3	10,468	7,788	0,703	3,162	-	0,525	4,172	31,156	3,432	44,481	31,505	24,656	34,130
frsp	9,486	6,908	-2,090	-0,802	0,525	-	6,794	24,564	-0,819	35,720	27,845	13,713	29,262
frbh	11,743	8,948	4,767	9,171	4,172	6,794	-	38,895	10,013	54,368	31,537	43,114	36,081
oblq	1,458	-0,491	17,198	21,113	31,156	24,564	38,895	-	22,278	5,329	57,339	16,429	59,152
soro	8,831	6,303	-2,685	-3,210	3,432	-0,819	10,013	22,278	-	33,302	31,149	10,401	32,689
grnd	-1,097	-2,861	25,141	31,511	44,481	35,720	54,368	5,329	33,302	-	74,918	30,332	77,620
bactry	15,934	12,807	18,362	28,557	31,505	27,845	31,537	57,339	31,149	74,918	-	85,418	-2,805
sus	6,241	3,873	6,339	9,152	24,656	13,713	43,114	16,429	10,401	30,332	85,418	-	98,832
lud	16,013	12,875	18,861	29,790	34,130	29,262	36,081	59,152	32,689	77,620	-2,805	98,832	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela VII. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para duração de pulso (PD) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 10 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
PD (s)	0,69	0,64	0,33	0,34	0,30	0,32	0,26	0,55	0,34	0,63	0,14	0,42	0,14
SE	0,38	0,35	0,16	0,09	0,10	0,05	0,03	0,06	0,05	0,06	0,02	0,03	0,05
n	178	125	356	230	680	10	10	10	10	10	10	168	942
obl	-	-2,164	8,739	8,753	10,468	7,865	11,214	0,588	7,291	-1,475	15,429	6,241	16,013
sp1-sp	-2,164	-	6,297	6,242	7,788	5,777	8,581	-0,963	5,237	-2,961	12,448	3,873	12,875
sp1-sn	8,739	6,297	-	-2,601	0,703	-3,251	2,576	5,981	-3,569	10,588	13,838	6,339	18,861
sp2	8,753	6,242	-2,601	-	3,162	-2,958	4,203	5,915	-4,029	10,791	18,143	9,152	29,790
sp3	10,468	7,788	0,703	3,162	-	-2,728	-0,138	8,259	-1,622	13,519	15,342	24,656	34,130
frsp	7,865	5,777	-3,251	-2,958	-2,728	-	-0,759	5,027	-2,982	8,568	5,840	1,526	6,462
frbh	11,214	8,581	2,576	4,203	-0,138	-0,759	-	9,322	0,259	14,250	7,238	14,400	10,209
oblq	0,588	-0,963	5,981	5,915	8,259	5,027	9,322	-	4,304	-1,043	15,103	2,300	16,048
soro	7,291	5,237	-3,569	-4,029	-1,622	-2,982	0,259	4,304	-	7,804	6,885	0,402	7,590
grnd	-1,475	-2,961	10,588	10,791	13,519	8,568	14,250	-1,043	7,804	-	20,693	7,037	22,213
bactry	15,429	12,448	13,838	18,143	15,342	5,840	7,238	15,103	6,885	20,693	-	33,463	-3,991
sus	6,241	3,873	6,339	9,152	24,656	1,526	14,400	2,300	0,402	7,037	33,463	-	98,832
lud	16,013	12,875	18,861	29,790	34,130	6,462	10,209	16,048	7,590	22,213	-3,991	98,832	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela VIII. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para intervalo entre pulso (IPI) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 1.000 para os parâmetros de Mankin et al. 1996,2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
IPI (s)	2,48	1,54	0,56	0,58	0,53	0,41	0,60	0,81	0,72	0,86	0,32	0,42	1,55
SE	1,53	1,22	0,36	0,30	0,36	0,03	0,07	0,12	0,03	0,08	0,07	0,01	2,91
n	135	102	270	188	622	1000	1000	1000	1000	1000	1000	168	942
obl	-	1,932	11,071	10,888	11,345	12,389	10,929	9,308	10,042	8,976	13,030	12,268	2,404
sp1-sp	1,932	-	4,632	4,437	4,884	5,984	4,393	2,627	3,424	2,264	6,683	5,852	-3,273
sp1-sn	11,071	4,632	-	-2,580	-2,479	3,457	-1,339	8,294	4,037	10,387	7,294	2,725	6,906
sp2	10,888	4,437	-2,580	-	-1,616	4,355	-2,440	7,011	2,822	9,050	8,112	3,639	6,655
sp3	11,345	4,884	-2,479	-1,616	-	5,350	1,183	15,356	9,280	18,652	11,046	4,255	7,283
frsp	12,389	5,984	3,457	4,355	5,350	-	74,702	102,630	199,902	160,024	31,259	8,194	8,733
frbh	10,929	4,393	-1,339	-2,440	1,183	74,702	-	46,398	44,225	73,136	85,389	70,569	6,706
oblq	9,308	2,627	8,294	7,011	15,356	102,630	46,398	-	21,794	6,557	111,197	99,802	4,457
soro	10,042	3,424	4,037	2,822	9,280	199,902	44,225	21,794	-	47,612	157,704	207,593	5,474
grnd	8,976	2,264	10,387	9,050	18,652	160,024	73,136	6,557	47,612	-	155,983	158,344	3,996
bactry	13,030	6,683	7,294	8,112	11,046	31,259	85,389	111,197	157,704	155,983	-	39,188	9,622
sus	12,268	5,852	2,725	3,639	4,255	8,194	70,569	99,802	207,593	158,344	39,188	-	8,565
lud	2,404	-3,273	6,906	6,655	7,283	8,733	6,706	4,457	5,474	3,996	9,622	8,565	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela IX. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para intervalo entre pulso (IPI) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 100 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
IPI (s)	2,48	1,54	0,56	0,58	0,53	0,41	0,60	0,81	0,72	0,86	0,32	0,42	1,55
SE	1,53	1,22	0,36	0,30	0,36	0,03	0,07	0,12	0,03	0,08	0,07	0,01	2,91
n	135	102	270	188	622	100	100	100	100	100	100	168	942
obl	-	1,932	11,071	10,888	11,345	12,385	10,911	9,265	10,038	8,956	13,009	12,268	2,404
sp1-sp	1,932	-	4,632	4,437	4,884	5,981	4,381	2,603	3,422	2,253	6,668	5,852	-3,273
sp1-sn	11,071	4,632	-	-2,580	-2,479	3,385	-1,421	7,078	3,959	9,636	6,847	2,725	6,906
sp2	10,888	4,437	-2,580	-	-1,616	4,277	-2,472	5,969	2,760	8,399	7,650	3,639	6,655
sp3	11,345	4,884	-2,479	-1,616	-	5,144	0,782	11,710	8,981	16,202	9,783	4,255	7,283
frsp	12,385	5,981	3,385	4,277	5,144	-	21,303	30,121	60,910	48,280	7,565	1,171	8,726
frbh	10,911	4,381	-1,421	-2,472	0,782	21,303	-	12,359	11,665	20,822	24,697	21,554	6,682
oblq	9,265	2,603	7,078	5,969	11,710	30,121	12,359	-	4,559	-0,236	32,850	30,044	4,405
soro	10,038	3,422	3,959	2,760	8,981	60,910	11,665	4,559	-	12,732	47,550	80,044	5,469
grnd	8,956	2,253	9,636	8,399	16,202	48,280	20,822	-0,236	12,732	-	47,020	50,408	3,973
bactry	13,009	6,668	6,847	7,650	9,783	7,565	24,697	32,850	47,550	47,020	-	10,974	9,591
sus	12,268	5,852	2,725	3,639	4,255	1,171	21,554	30,044	80,044	50,408	10,974	-	8,565
lud	2,404	-3,273	6,906	6,655	7,283	8,726	6,682	4,405	5,469	3,973	9,591	8,565	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela X. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para intervalo entre pulso (IPI) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 10 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
IPI (s)	2,48	1,54	0,56	0,58	0,53	0,41	0,60	0,81	0,72	0,86	0,32	0,42	1,55
SE	1,53	1,22	0,36	0,30	0,36	0,03	0,07	0,12	0,03	0,08	0,07	0,01	2,91
n	135	102	270	188	622	10	10	10	10	10	10	168	942
obl	-	1,932	11,071	10,888	11,345	12,338	10,736	8,851	9,998	8,760	12,811	12,268	2,404
sp1-sp	1,932	-	4,632	4,437	4,884	5,949	4,270	2,376	3,399	2,150	6,526	5,852	-3,273
sp1-sn	11,071	4,632	-	-2,580	-2,479	2,737	-2,147	2,188	3,258	5,389	3,974	2,725	6,906
sp2	10,888	4,437	-2,580	-	-1,616	3,576	-2,901	1,620	2,194	4,623	4,650	3,639	6,655
sp3	11,345	4,884	-2,479	-1,616	-	3,551	-1,279	3,039	6,716	7,230	4,234	4,255	7,283
frsp	12,338	5,949	2,737	3,576	3,551	-	3,825	6,445	16,538	12,306	-0,516	-2,809	8,657
frbh	10,736	4,270	-2,147	-2,901	-1,279	3,825	-	1,079	0,778	3,852	5,087	3,642	6,445
oblq	8,851	2,376	2,188	1,620	3,039	6,445	1,079	-	-1,638	-2,859	7,555	6,297	3,925
soro	9,998	3,399	3,258	2,194	6,716	16,538	0,778	-1,638	-	1,065	12,129	22,868	5,419
grnd	8,760	2,150	5,389	4,623	7,230	12,306	3,852	-2,859	1,065	-	12,136	12,802	3,748
bactry	12,811	6,526	3,974	4,650	4,234	-0,516	5,087	7,555	12,129	12,136	-	0,274	9,290
sus	12,268	5,852	2,725	3,639	4,255	-2,809	3,642	6,297	22,868	12,802	0,274	-	8,565
lud	2,404	-3,273	6,906	6,655	7,283	8,657	6,445	3,925	5,419	3,748	9,290	8,565	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela XI. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para frequência fundamental (FF) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 1.000 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
FF (Hz)	76,29	42,23	85,00	86,85	83,49	89,10	94,40	91,00	185,60	82,20	315,70	148,80	141,00
SE	15,07	6,86	10,57	15,52	30,83	4,50	3,10	6,80	4,50	2,70	6,20	1,40	10,00
n	176	141	375	240	735	1000	1000	1000	1000	1000	1000	169	942
obl	-	23,378	3,568	3,637	1,150	7,833	12,528	9,370	92,138	1,830	204,360	60,198	51,413
sp1-sp	23,378	-	50,454	35,245	29,011	75,365	85,611	75,715	237,474	65,032	444,676	177,878	145,504
sp1-sn	3,568	50,454	-	-1,716	-2,121	3,935	13,613	6,896	174,975	1,734	394,365	111,317	84,755
sp2	3,637	35,245	-1,716	-	-1,105	-1,117	4,161	0,712	94,279	1,276	220,908	58,160	48,079
sp3	1,150	29,011	-2,121	-1,105	-	1,575	6,237	3,169	85,764	-2,196	197,879	53,847	45,291
frsp	7,833	75,365	3,935	-1,117	1,575	-	27,354	4,051	476,196	38,261	932,041	331,208	142,657
frbh	12,528	85,611	13,613	4,161	6,237	27,354	-	11,068	524,459	90,529	1006,248	370,225	133,640
oblq	9,370	75,715	6,896	0,712	3,169	4,051	11,068	-	363,553	34,716	768,853	237,018	124,762
soro	92,138	237,474	174,975	94,279	85,764	476,196	524,459	363,553	-	619,755	533,709	202,887	122,125
grnd	1,830	65,032	1,734	1,276	-2,196	38,261	90,529	34,716	619,755	-	1088,590	481,270	171,254
bactry	204,360	444,676	394,365	220,908	197,879	932,041	1006,248	768,853	533,709	1088,590	-	742,799	456,105
sus	60,198	177,878	111,317	58,160	53,847	331,208	370,225	237,018	202,887	481,270	742,799	-	19,410
lud	51,413	145,504	84,755	48,079	45,291	142,657	133,640	124,762	122,125	171,254	456,105	19,410	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela XII. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para frequência fundamental (FF) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 100 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
FF (Hz)	76,29	42,23	85,00	86,85	83,49	89,10	94,40	91,00	185,60	82,20	315,70	148,80	141,00
SE	15,07	6,86	10,57	15,52	30,83	4,50	3,10	6,80	4,50	2,70	6,20	1,40	10,00
n	176	141	375	240	735	100	100	100	100	100	100	169	942
obl	-	23,378	3,568	3,637	1,150	7,137	12,029	7,769	86,126	1,708	181,673	60,198	51,413
sp1-sp	23,378	-	50,454	35,245	29,011	60,631	76,181	51,291	192,365	59,291	319,269	177,878	145,504
sp1-sn	3,568	50,454	-	-1,716	-2,121	2,461	11,642	3,534	138,855	1,267	275,916	111,317	84,755
sp2	3,637	35,245	-1,716	-	-1,105	-1,286	3,864	0,095	86,605	1,136	190,955	58,160	48,079
sp3	1,150	29,011	-2,121	-1,105	-	1,268	5,936	2,346	80,162	-2,223	175,941	53,847	45,291
frsp	7,137	60,631	2,461	-1,286	1,268	-	6,340	-1,030	148,281	9,785	292,428	125,637	90,069
frbh	12,029	76,181	11,642	3,864	5,936	6,340	-	1,178	163,539	26,322	315,884	162,387	100,284
oblq	7,769	51,291	3,534	0,095	2,346	-1,030	1,178	-	112,655	8,652	240,827	80,563	62,943
soro	86,126	192,365	138,855	86,605	80,162	148,281	163,539	112,655	-	193,670	166,465	76,145	76,929
grnd	1,708	59,291	1,267	1,136	-2,223	9,785	26,322	8,652	193,670	-	341,919	225,739	135,628
bactry	181,673	319,269	275,916	190,955	175,941	292,428	315,884	240,827	166,465	341,919	-	261,832	246,066
sus	60,198	177,878	111,317	58,160	53,847	125,637	162,387	80,563	76,145	225,739	261,832	-	19,410
lud	51,413	145,504	84,755	48,079	45,291	90,069	100,284	62,943	76,929	135,628	246,066	19,410	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela XIII. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para frequência fundamental (FF) entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. Vermelho: diferenças não significativas; Amarelo: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico). n = 10 para os parâmetros de Mankin et al. 1996, 2008.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp[1]	frbh[2]	oblq[1]	soro[1]	grnd[1]	bactry[2]	sus[3]	lud[4]
FF (Hz)	76,29	42,23	85,00	86,85	83,49	89,10	94,40	91,00	185,60	82,20	315,70	148,80	141,00
SE	15,07	6,86	10,57	15,52	30,83	4,50	3,10	6,80	4,50	2,70	6,20	1,40	10,00
n	176	141	375	240	735	10	10	10	10	10	10	169	942
obl	-	23,378	3,568	3,637	1,150	3,368	8,576	2,151	56,369	0,709	101,814	60,198	51,413
sp1-sp	23,378	-	50,454	35,245	29,011	26,487	42,000	17,734	89,315	35,001	129,645	177,878	145,504
sp1-sn	3,568	50,454	-	-1,716	-2,121	-1,359	4,509	-1,475	61,954	-1,027	109,197	111,317	84,755
sp2	3,637	35,245	-1,716	-	-1,105	-2,441	1,848	-2,211	53,015	0,044	100,034	58,160	48,079
sp3	1,150	29,011	-2,121	-1,105	-	-0,579	3,786	-0,807	52,393	-2,532	98,605	53,847	45,291
frsp	3,368	26,487	-1,359	-2,441	-0,579	-	-0,780	-3,124	44,167	0,263	89,704	37,539	31,352
frbh	8,576	42,000	4,509	1,848	3,786	-0,780	-	-2,564	48,931	5,591	96,991	50,879	41,008
oblq	2,151	17,734	-1,475	-2,211	-0,807	-3,124	-2,564	-	32,827	-0,251	73,429	22,545	18,730
soro	56,369	89,315	61,954	53,015	52,393	44,167	48,931	32,827	-	58,412	49,871	21,493	26,351
grnd	0,709	35,001	-1,027	0,044	-2,532	0,263	5,591	-0,251	58,412	-	105,171	73,116	60,291
bactry	101,814	129,645	109,197	100,034	98,605	89,704	96,991	73,429	49,871	105,171	-	80,699	83,649
sus	60,198	177,878	111,317	58,160	53,847	37,539	50,879	22,545	21,493	73,116	80,699	-	19,410
lud	51,413	145,504	84,755	48,079	45,291	31,352	41,008	18,730	26,351	60,291	83,649	19,410	-

SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

Tabela XIV. Teste de Games-Howell, α = 0,05, para parâmetros acústicos de som de chamamento entre diferentes espécies de moscas-das-frutas. A/a: teste para PD; B/b: para IPI; C/c: para FF. Letras maiúsculas: diferenças não significativas; minúsculas: diferenças significativas, mas valores próximos (critério arbitrário de corte: diferença de 2 unidades em relação ao valor crítico); n = 100 para os parâmetros de Mankin et al. 1996. Destaque em cores, comparação entre (em verde) e com (em amarelo) espécies do complexo *fraterculus*.

táxon	obl	sp1-sp	sp1-sn	sp2	sp3	frsp	frbh	oblq	soro	grnd	bactry	sus	lud
PD (s)	0,69	0,64	0,33	0,34	0,30	0,32	0,26	0,55	0,34	0,63	0,14	0,42	0,14
SE	0,38	0,35	0,16	0,09	0,10	0,05	0,03	0,06	0,05	0,06	0,02	0,03	0,05
n	178	125	356	230	680	100	100	100	100	100	100	168	942
IPI (s)	2,48	1,54	0,56	0,58	0,53	0,41	0,60	0,81	0,72	0,86	0,32	0,42	1,55
SE	1,53	1,22	0,36	0,30	0,36	0,03	0,07	0,12	0,03	0,08	0,07	0,01	2,91
n	135	102	270	188	622	100	100	100	100	100	100	168	942
FF (Hz)	76,29	42,23	85,00	86,85	83,49	89,10	94,40	91,00	185,60	82,20	315,70	148,80	141,00
SE	15,07	6,86	10,57	15,52	30,83	4,50	3,10	6,80	4,50	2,70	6,20	1,40	10,00
n	176	141	375	240	735	100	100	100	100	100	100	169	942
obl	-	A,b			c			a		A,c			
sp1-sp	A,b	-						A		A			B
sp1-sn			-	A,B,C	a,B,C	A	B		A	c			
sp2			A,B,C	-	B,C	A,C	B	c	A	c			
sp3	c		a,B,C	B,C	-	a,c	b			C			
frsp			A	A,C	a,c	-		C	A			b	
frbh			B	B	b		-	c					
oblq	a	A		c		C	c	-			B		
soro			A	A		A			-				
grnd	A,c	A	c	c	C					-			
bactry								B			-		A
sus						b						-	
lud		B									A		-

PD – duração de pulso; IPI – intervalo entre pulsos; FF – frequência fundamental; SE – erro padrão; obl – *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sp1-sp – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (São Paulo, SP), sp1-sn – *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP), sp2 – *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), sp3 – *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP), frsp – *A. fraterculus* (São Paulo, SP), frbh – *A. fraterculus* (Cruz das Almas, BA), oblq – *A. obliqua* (Bebedouro, SP), soro – *A. sororcula* (Nova Soure, BA), grnd – *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP), bactry –*Bactrocera tryoni* (Sydney, Austrália), sus – *A. suspensa* (Gainesville, Fla., EUA), lud – *A. ludens* (Soconusci, Chis., México).
1 – Mankin et al. 1996; 2 – Mankin et al. 2008; 3 –Webb et al. 1984; 4 – Briceño et al. 2009.

4.2 Independência filogenética dos parâmetros

A Tabela XV apresenta os valores dos contrastes e os valores padronizados dos parâmetros acústicos. A análise de independência filética indica que não há uma correlação entre os valores dos parâmetros (PD: P = 0,45; IPI: P = 0,357; FF: P = 0,111) e a filogenia.

Há uma fraca correlação entre os parâmetros após a padronização por contraste (Figuras 16 a 18), em particular entre o IPI e o PD (Figura 18).

Tabela XV. Contrastes padronizados de parâmetros acústicos de espécies de tefritídeos.

Contraste	ΔPD	PDp	ΔIPI	IPIp	ΔFF	FFp
obl-sor	0,35	3,47	1,77	17,32	109,31	1071,87
os-sp3	0,29	2,01	1,41	9,79	26,44	184,13
sp2-lud	0,20	1,48	0,97	7,16	54,15	399,23
os3-2l	0,26	1,66	0,43	2,72	13,15	83,26
os32l-sp1	0,03	0,20	0,75	4,30	23,46	134,93
os32l1-gra	0,27	0,89	0,15	0,50	17,08	55,59
Ana-Bac	0,34	0,54	0,61	0,96	224,53	351,36

PD – duração de pulso; IPI – intervalo entre pulsos, FF – frequência fundamental, ΔXX - diferença dos parâmetros entre os táxons, XXp – contraste padronizado do parâmetro.
obl: *A. obliqua* (Águas da Prata, SP), sor: *A. sorocula* (Nova Soure, BA); os: obl+sor; sp3: *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP); sp2: *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* (São Sebastião, SP); lud: *A. ludens* (México); os3: os + sp3; 2l: sp2 + lud; os32l: os3+2l; sp1: *A.* sp. 1 *aff. fraterculus* (Serra Negra, SP); os32l1: os32l+sp1; gra: *A. grandis* (Laranjal Paulista, SP); Ana: os32l1+gra; Bac: *Bactrocera tryoni* (Austrália).

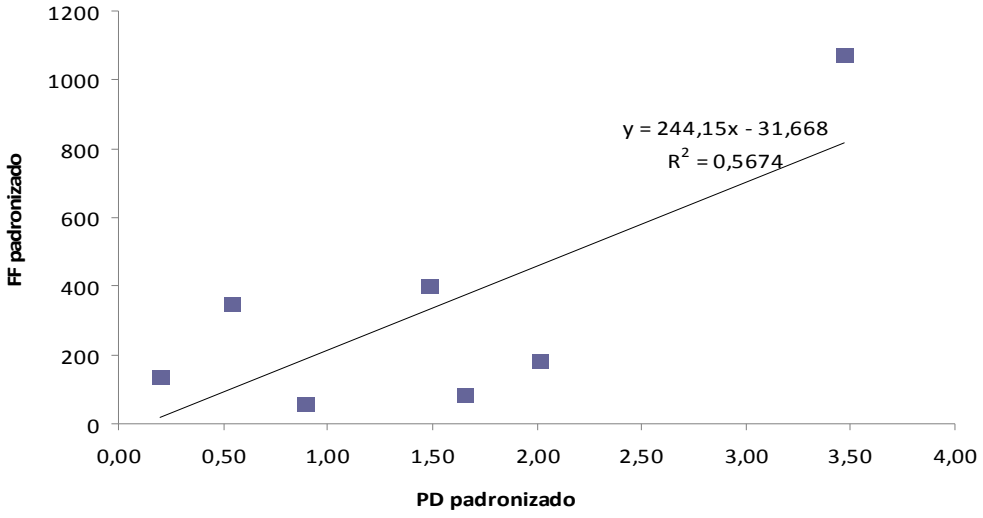

Figura 16. Gráficos de correlação de parâmetros acústicos (PD: duração de pulso; FF: frequência fundamental) padronizados.

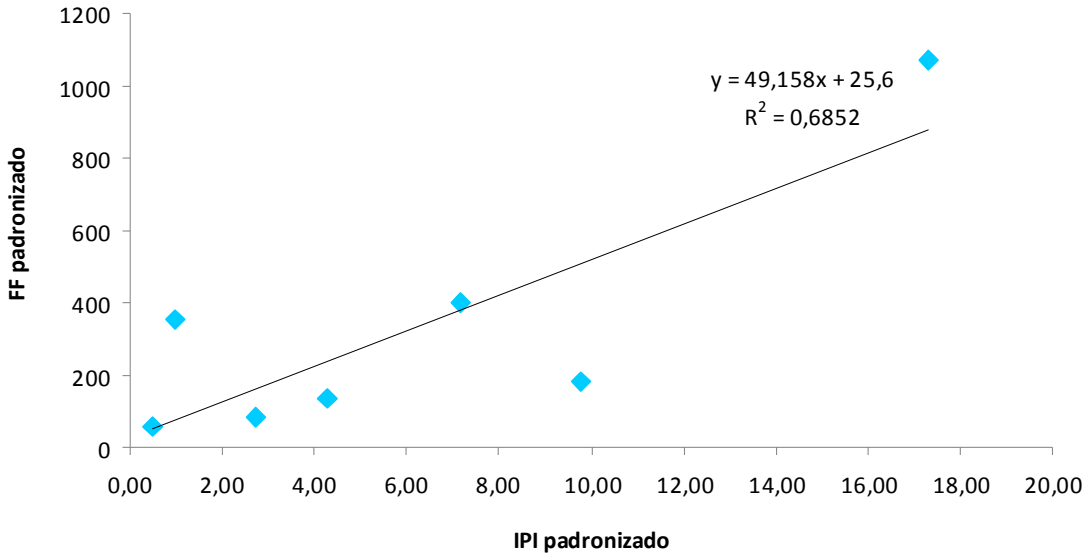

Figura 17. Gráficos de correlação de parâmetros acústicos (IPI: intervalo entre pulsos; FF: frequência fundamental) padronizados.

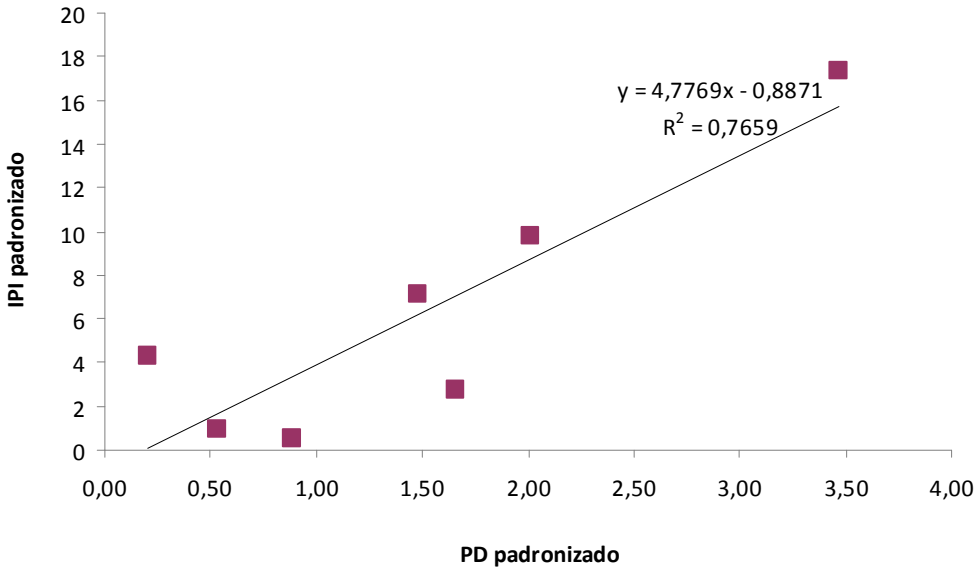

Figura 18. Gráficos de correlação de parâmetros acústicos (PD: duração de pulso; IPI: intervalo entre pulsos) padronizados.

4.3. Correlação dos parâmetros acústicos com o comprimento alar

A Figura 19 apresenta o gráfico de dispersão entre valores do comprimento alar médio das populações e os respectivos valores dos parâmetros acústicos. Não há uma correlação forte em função dos pontos que representam a *A. obliqua* – mais à esquerda. A Figura 20 apresenta os valores sem os dados de *A. obliqua* – há uma boa correlação entre os valores (embora o número de pontos seja reduzido a apenas 4 por reta): Aumento de PD e IPI e diminuição da FF com o aumento do comprimento da asa..

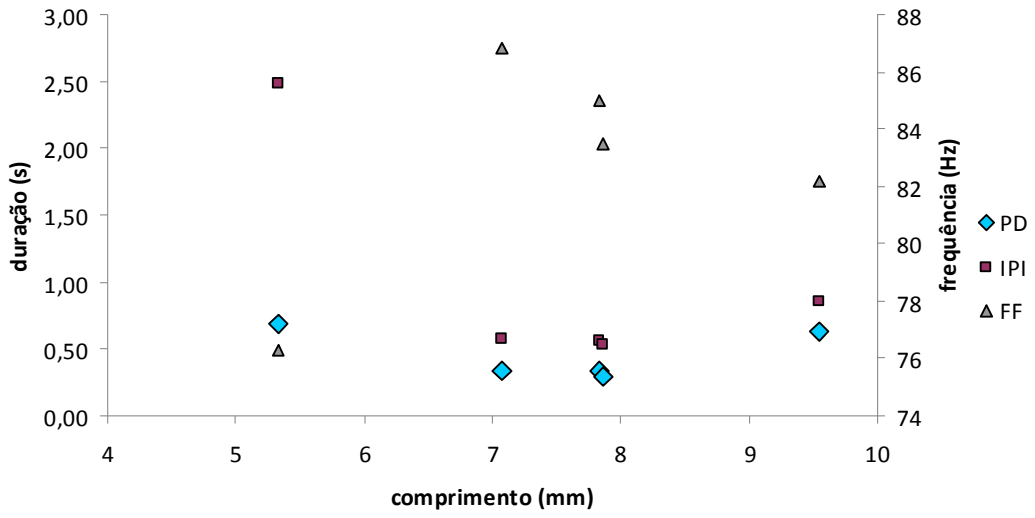

Figura 19. Gráfico de dispersão: padrões acústicos × comprimento alar de machos de moscas do gênero *Anastrepha*. Eixo vertical principal: PD – duração de pulso; IPI – intervalo entre pulsos; eixo vertical secundário: FF – frequência fundamental. *A*. sp. 1 (Serra Negra – SP), *A.* sp. 2 (São Sebastião – SP), *A.* sp. 3 (São Sebastião – SP), *A. obliqua* (Águas da Prata – SP), *A. grandis* (Laranja Paulista – SP; Mankin *et al.* 1996).

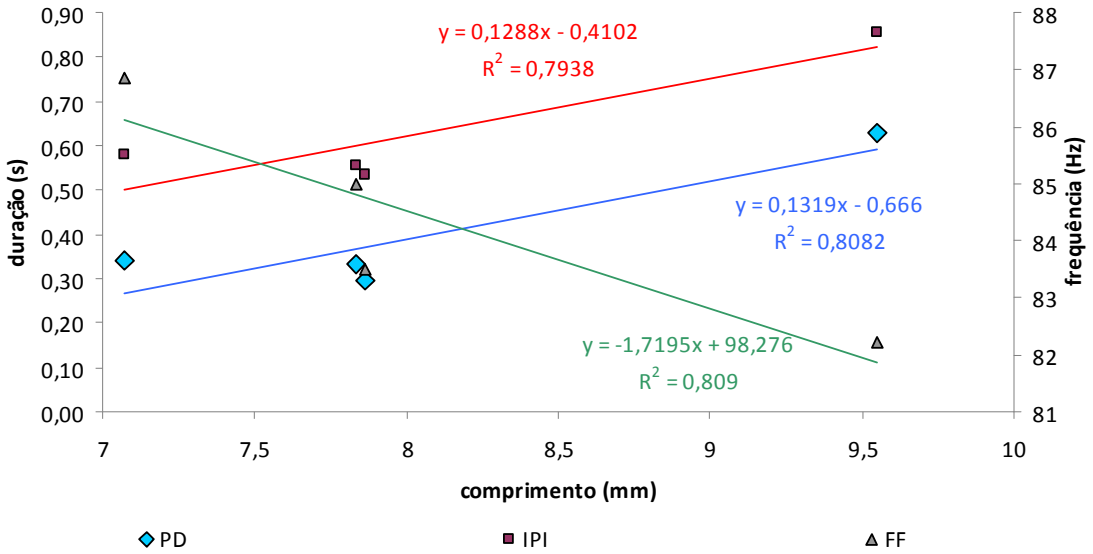

Figura 20. Gráfico de dispersão: padrões acústicos × comprimento alar de machos de moscas do gênero *Anastrepha*. Eixo vertical principal: PD – duração de pulso; IPI – intervalo entre pulsos; eixo vertical secundário: FF – frequência fundamental. *A.* sp. 1 (Serra Negra – SP), *A.* sp. 2 (São Sebastião – SP), *A.* sp. 3 (São Sebastião – SP) , *A. grandis* (Laranja Paulista – SP; Mankin *et al.* 1996).

4.4 Filogenia e evolução do comportamento acústico

A Figura 21 representa a superárvore gerada a partir de filogenias publicadas de tefritídeos. A filogenia indica a monofilia das espécies do complexo *A. fraterculus* caracterizados para o Brasil, com *A.* sp. 1 mais próximo de *A.* sp. 3 do que de *A.* sp. 2. Mas a espécie nominal é polifilética – com a *A.* sp. 4, do Equador, mais afastada das espécies brasileiras. E a da Venezuela ainda mais afastada.

Trypetinae (aqui representado por *Anastrepha*, *Toxotrypana* e *Rhagoletis*) e Dacinae (*Ceratitis e Bactrocera*) estão bem corroborados, bem como a tribo Toxotrypanini (*Anastrepha* e *Toxotrypana*). Mas a tribo Carpomyini (ou a subtribo Carpomyina) aparece como parafilético – com as espécies de *Rhagoletis* surgindo como grupos-irmãos sucessivos de Trypetinae.

Diversos cenários igualmente parcimoniosos são possíveis sobre a evolução do comportamento de emissão acústica de acasalamento de acordo com a filogenia apresentada na Figura 22 que representa uma versão simplificada da superárvore obtida. A distribuição atual é compatível com o ancestral em comum possuindo qualquer combinação dos tipos de

emissões acústica de acasalmento: ela poderia estar totalmente ausente ou o ancestral poderia possuir os três tipos (ou um apenas ou dois) (Figura 23). No entanto, em qualquer cenário, estariam presentes homoplasias: aquisições (ou perdas) independentes em diferentes linhagens ou reversões de características. O cenário A da Figura 23, no entanto, é a que apresenta o menor número de aquisições de características a partir do ancestral: que já teria os três tipos de emissões de acasalamento.

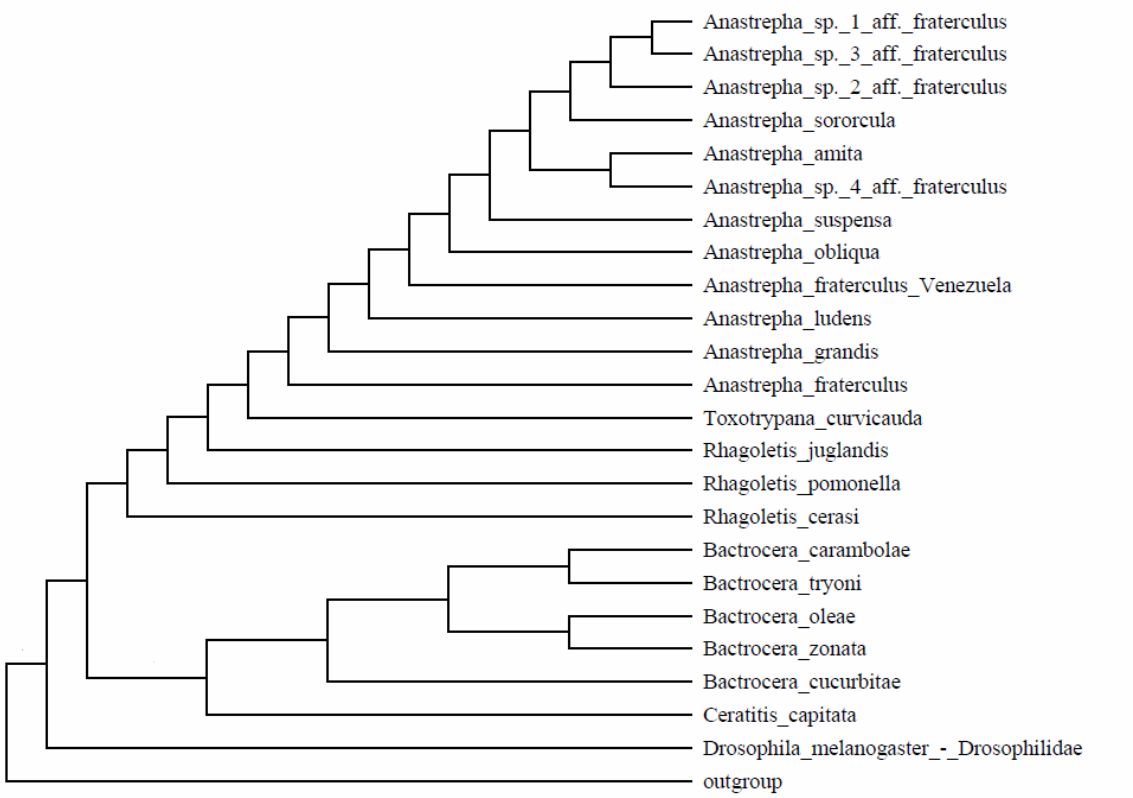

Figura 21. Filogenia de alguns tefritídeos de importância econômica. Superárvore baseada em 22 filogenias publicadas.

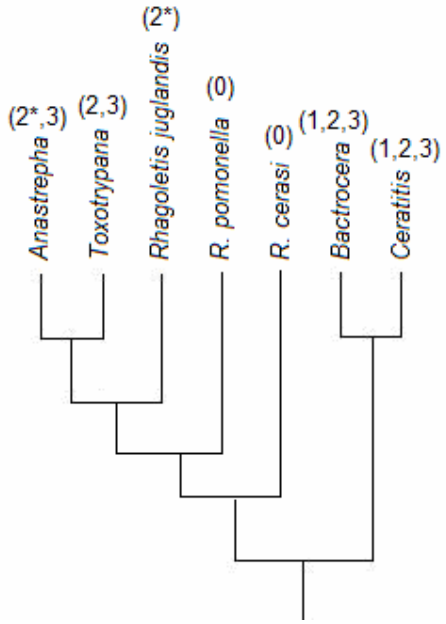

Figura 22. Cladograma simplificado da superárvore mostrando a distribuição nos terminais dos tipos de emissão acústica entre tefritídeos. * - indica alteração no uso ou na forma do tipo original.

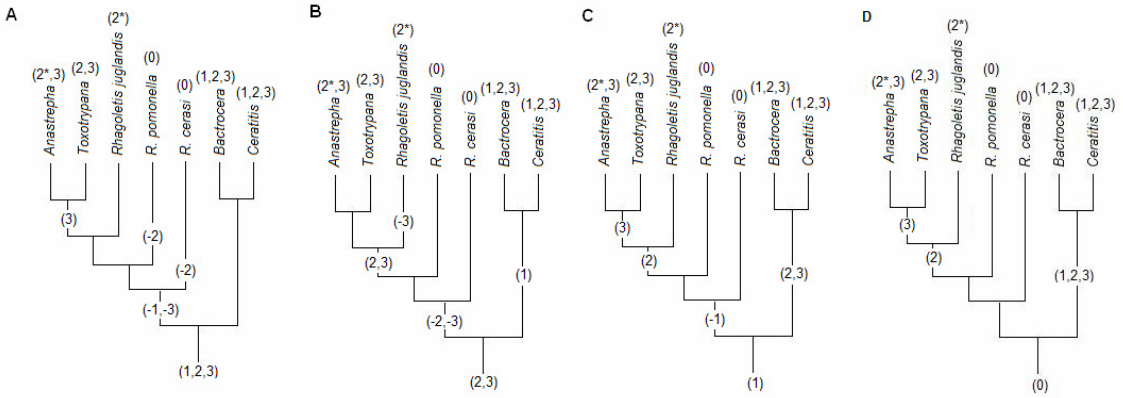

Figura 23. Alguns possíveis padrões de evolução de tipos de emissão acústica baseados no cladograma simplificado da superárvore de tefritídeos. **A.** O ancestral possui todos os tipos de sons de acasalmento; **B.** dois tipos; **C.** um tipo; **D.** nenhum. Variações são possíveis dentro de cada hipótese da condição do ancestral.

Somente a soma das diferenças relativas dos parâmetros correlaciona-se com a distância evolutiva entre pares de espécies; as diferenças dos parâmetros isoladamente ou suas médias não estão relacionadas com as distâncias evolutivas; as distâncias relativas de cada parâmetro relacionam-se com as distâncias relativas de outros parâmetros – isto é, se duas

espécies diferem em um dado parâmetro acústico, ela tende a diferir também em outro parâmetro (Tabelas XVI e XVII).

Tabela XVI. Diferenças médias dos parâmetros acústicos (d_n) de acordo com a distância filogenética (D_n). PD – duração do trem de pulso; IPI – intervalo entre pulsos; FF – frequência fundamental.

D_n	d^{PD}_n	d^{IPI}_n	d^{FF}_n	soma	média
0	0	0	0	0	0
1	0,769291	0,246392	0,209091	1,224773	0,408258
2	0,342912	0,863762	0,479603	1,686277	0,562092
3	0,77263	0,361499	0,721048	1,855176	0,618392
4	0,512619	1,197345	0,375077	2,085041	0,695014
5	0,44284	0,836297	0,494815	1,773952	0,591317
6	0,915779	1,738921	0,160305	2,815005	0,938335
7	0,832516	0,663864	0,707775	2,204155	0,734718
8	1,247734	1,419552	0,474975	3,142261	1,04742
9	0,652922	1,891605	0,45161	2,996137	0,998712
10	0,705026	2,896898	0,767681	4,369606	1,456535
11	2,463466	4,730518	1,326153	8,520137	2,840046
12	0,896423	2,765257	0,916118	4,577798	1,525933
13	0,456349	0,498168	0,699242	1,65376	0,551253
14	1,801516	3,069042	1,039391	5,909949	1,969983
15	0,935367	1,09446	0,650975	2,680802	0,893601
16	0,825251	1,416381	0,982351	3,223983	1,074661
17	0,43866	0,840502	1,222232	2,501394	0,833798
18	1,008403	0,630388	1,678434	3,317225	1,105742
19	0,902273	0,557762	1,748308	3,208342	1,069447

Tabela XVII. Teste de Kruskal-Wallis para relação entre distâncias filogenéticas e diferenças de parâmetros acústicos. Células em vermelho, diferenças significativas a $\alpha = 0,05$.

	d^{PD}_n	d^{IPI}_n	d^{FF}_n	soma	média
D_n	61,55	48,15	65,25	15,85	54,15
d^{PD}_n	-	13,4	3,7	45,7	7,4
d^{IPI}_n	-	-	17,1	32,3	6
d^{FF}_n	-	-	-	49,4	11,1
Soma	-	-	-	-	38,3

5. Discussão

5.1 O complexo A. fraterculus

Contrariamente aos resultados obtidos por análises isoladas de genes (como em Ruiz 2007a,b, Prezotto 2008), a análise da superárvore mostrou que as três espécies do complexo *A. fraterculus*: *A.* sp. 1, *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3, que ocorrem no Brasil, formam um grupo monofilético (Figura 21). Isso não chega a ser de todo surpreendente, no entanto, uma vez que os estudos anteriores têm como resultado ora a maior proximidade de *A.* sp. 1 com *A.* sp. 2, ora com *A.* sp. 3. Embora a metodologia da superárvore seja distinta de um simples consenso, ao se utilizarem diferentes árvores – produzidas por diferentes metodologias – é obtido um resultado que reflete um meio termo entre as diferentes propostas. Entretanto, como os estudos de Ruiz *et al.* (2207a,b) foram realizados com éxons dos genes de determinação do sexo (*doublesex* e *transformer*), portanto, regiões dos genes sob forte pressão seletiva, não é surpresa que os resultados não sejam congruentes, ao contrário do estudo de Prezotto (2008), que analisou a região ITS-1 do rDNA. O monofiletismo observado neste trabalho poderá ser testado com a realização de análises filogenéticas do complexo e de espécies próximas envolvendo outras seqüências de DNA.

Quanto às emissões acústicas, *Anastrepha* sp. 1 (de Serra Negra – SP) tem um padrão mais similar à de *A.* sp. 2. do que ao padrão de *A.* sp. 3 (Tabela XIV), a despeito de, evolutivamente, *A.* sp. 1 dever estar mais próxima à *A.* sp. 3 do que de *A.* sp. 2 (Figura 21). Isso pode ser devido a um efeito de deslocamento de caráter, bastante comum entre espécies próximas em simpatria (Leary 2001, Kawano 2002, Adams 2010), ocorrendo inclusive em tefritídeos (Marsteller *et al.* 2009) – posto que as populações analisadas de *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 provêm da mesma localidade – e foram obtidas a partir de frutos infestados da mesma espécie de plantas e com frequência adultos de ambas as espécies emergem de pupas obtidas de frutos coletados de uma mesma árvore (observação pessoal). As diferenças, apesar de estatisticamente significativas, não chegam a ser contrastantes, indicando que o processo deve ser incipiente ou, então, que outros fatores: como alocronia no horário de acasalamento, diferenças de feromônio e de exibição alar – possam ser relevantes. Alternativamente, uma pequena diferença no parâmetro acústico poderia ser distinguida com eficiência pelas fêmeas.

Sivinski (1988) e Sivinski & Webb (1985b), no entanto, contestam que o som seja, entre os tefritídeos, um mecanismo de reconhecimento intraespecífico e evitação da hibridização Haveria maior complexidade dos *displays* (comportamentos de exibição) nas espécies para as quais existem poucas espécies próximas em simpatria e haveria simplicidade dos *displays* dos machos, quando existem muitas espécies próximas em simpatria. Nesse caso, outras características, como as emissões acústicas, também poderiam ter o mesmo padrão. Para os autores, o som teria um papel mais importante na comunicação de características do macho, tais como o tamanho. Por outro lado, Mankin *et al.* (2004) utilizaram armadilhas com emissão de sons gravados de machos de *Ceratitis capitata* e observaram que, nessas armadilhas, mais fêmeas da espécie eram capturadas do que em armadilhas sem a emissão do som. Além disso as fêmeas apresentaram fonotaxia para as fontes de emissão sonora. Fêmeas de *A. suspensa* também são capturadas em maior número em armadilhas com emissão de sons chamada gravados do que em armadilhas sem o som (Webb *et al.* 1983b *apud* Sivinski *et al.* 2001).

Tem sido observado correlação entre o tamanho (Figura 20 – tomando o tamanho da asa como um indicativo do tamanho dos machos) e parâmetros acústicos do som de chamada, tanto interespecificamente quanto intraespecificamente (Webb *et al.* 1984) e existe preferência das fêmeas por machos maiores (Burk & Webb 1983). Entretanto, em *Ceratitis capitata* existe variação nessa preferência, havendo populações em que tal preferência não é observada Briceño & Eberhard 2002). Já em *Bactrocera tryoni*, há uma correlação negativa entre a freqüência do batimento das asas e a largura desta, enquanto machos com freqüências mais baixas são mais bem sucedidos em copular (Mankin *et al.* 2008). Uma vez que, *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 são espécies próximas, os parâmetros acústicos deveriam representar os mesmos sinais considerando a hipótese de não seleção para a distinção interespecífica. Além disso, *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 apresentam padrões de distribuição de PD bastante concentrados – com picos em classes distintas. No entanto, *A.* sp. 3 apresenta um padrão de variação de FF bastante distinto. Isso é compatível com a hipótese de que tais características estejam sob seleção.

As diferenças entre os acústicos das duas populações estudadas de *A.* sp. 1 – de São Paulo e de Serra Negra, ambos do Estado de São Paulo –podem significar que estejam sob diferentes regimes de seleção. No entanto, essas diferenças são muito mais acentuadas do que as diferenças entre a *A.* sp. 1 de Serra Negra e a *A. fraterculus* de Cruz das Almas, BA, estudada por Mankin *et al.* (1996). Na verdade, a *A.* sp. 1 de São Paulo – SP não apresenta

nenhuma similaridade acústica com as espécies do complexo *A. fraterculus* – o padrão é mais similar com a *A. obliqua* de Bebedouro-SP e a *A. grandis* de Laranjal Paulista – SP (ambas estudadas por Mankin *et al.* 1996) e *A. ludens* do México (Briceño *et al.* 2009). Assim pode ser que *A.* sp. 1 de São Paulo – SP seja outra espécie críptica ou seja produto de evento de hibridização. Outra possibilidade é que algum efeito do fundador tenha produzido um desvio das características acústicas médias, mas, neste caso, seria esperada uma menor dispersão dos valores dos parâmetros, o que não foi observado, com exceção do desvio padrão da FF de *A.* sp. 1.

Variações ambientais, como a temperatura atmosférica, podem alterar os padrões de emissão acústica de insetos (Sanborn 2006), porém, mesmo considerando-se a faixa de variação da temperatura nas condições experimentais (de 6ºC), as diferenças parecem ser excessivamente expressivas. Uma variação geográfica interpopulacional poderia ser uma explicação alternativa; porém as diferenças, mais uma vez, aparentam ser demasiadamente acentuadas em relação às diferenças apresentadas por outras populações analisadas dentro do complexo e mesmo fora do complexo.

Em aves é registrada variação do canto – formando "dialetos" transmitidos culturalmente (Jenkins 1977, Slater 1986, MacDougall-Shackleton & MacDougall-Shackleton 2001) – bem como em cetáceos (Deecke *et al.* 2000); além disso, insetos apresentam capacidade, embora limitada, de aprendizagem (Dukas 2008) e possivelmente até mesmo de aprendizagem social (Coolen *et al.* 2005). No entanto, como as populações foram criadas em laboratório a partir de larvas presentes em frutos coletados na natureza, sem contato, portanto, com as gerações naturais, as diferenças registradas não podem ser creditadas a uma eventual diferença cultural como os dialetos em aves canoras. Caso seja outra espécie, sua diferença bem mais acentuada do que entre *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 pode indicar que seja um processo de diferenciação mais antigo.

O desvio padrão dos valores dos parâmetros acústicos PD e IPI para a *A.* sp. 1 de São Paulo – SP – sendo maior do que os desvios para as demais populações analisadas do complexo, poderia sugerir a existência de maior heterogeneidade genética dos indivíduos – compatível com a hipótese da hibridação –, porém o desvio padrão da FF, ao contrário, é menor.

5.2 A. obliqua

Os valores dos parâmetros acústicos da população estudada de *A. obliqua*, originária de Águas da Prata – SP, diferem bastante dos valores obtidos por Mankin *et al.* 1996 para *A. obliqua* de Bebeduro – SP. Essas diferenças podem se dever a diversos fatores não mutuamente excludentes: diferenças metodológicas (e.g. a temperatura de registro de Makin *et al.* 1996 foi de 22,5 ± 4,5ºC, enquanto que neste trabalho foi de 26 ± 3ºC), variação geográfica ou mesmo podem se tratar de espécies crípticas – há indícios de que a espécie *A. obliqua* possa ser também um complexo de espécies crípticas (p.e., a filogenia com o gene mitocondrial citocromo oxidade I – COI – resulta em populações de *A. obliqua* de diferentes localidades ocorrendo disjuntamente na árvore) e hibridização.

A ausência da informação de quantos trens de pulsos foram analisados para compor os valores médios dos parâmetros no estudo de Mankin *et al.* 1996 não parece comprometer a detecção dessa diferença entre as populações de *A. obliqua*. Mesmo para valores bastante baixos de n (=10), as diferenças permanecem.

Observa-se que, assim como no caso de *A.* sp. 1 de São Paulo – SP, os desvios padrões dos parâmetros PD e IPI são altos para *A. obliqua* de Águas da Prata – SP, o desvio padrão da FF é maior do que de *A. obliqua* de Bebedouro – SP, mas está dentro da faixa de variação das demais populações estudadas.

5.3 Parâmetros físicos da emissão acústica

A correspondência de picos de FF e harmônicos sugere uma ligação física entre o parâmetro e o tamanho da asa, o que é corroborado pela correlação entre o comprimento alar e a FF (desconsiderando-se *A. obliqua*): conforme o esperado, quanto maior a asa, menor a FF média. Há que se ressalvar que os dados de comprimento alar e de parâmetros acústicos para *A. grandis* não se referem a uma mesma população. Outra ressalva importante é que são poucas as espécies amostradas. Outros trabalhos mostram a relação de menor FF para um maior tamanho corporal dentro de uma mesma espécie (Webb *et al.* 1984). No entanto, como FF também se correlaciona aos parâmetros PD e IPI, ainda que fracamente, enquanto que estes se correlacionam de modo *direto* com o tamanho (alar), haveria outros fatores que não apenas as características físicas a determinar a FF, o que explicaria, por exemplo, o fato de *A.*

obliqua apresentar uma frequência sonora muito mais baixa do que seria esperado para seu tamanho de asa.

É preciso observar, ainda, que o que a denominação *frequência fundamental* neste trabalho – seguindo a nomenclatura predominante nos trabalhos de bioacústica de tefritídeos – corresponde, na realidade, ao parâmetro físico *frequência dominante*. Em modelos simples – como vibração unidimensional de cordas uniformes – há uma equivalência entre os termos pelo fato da frequência fundamental também ser a de maior intensidade. A asa de um inseto, no entanto, é um objeto muito mais complexo. Não é apenas bidimensional – em verdade, tridimensional –, uma vez que é heterogêneo devido a presença de nervuras delimitando células de formatos irregular.

5.4 Independência filogenétitca dos parâmetros

A independência filogenética dos parâmetros indica que não há uma tendência evolutiva – por exemplo, de aumento ou diminuição do PD – dentro dos tefritídeos, ao menos entre as *Anastrepha*. Isso também é esperado sob a hipótese de que se constituem em elementos de reconhecimento interespecífico – "*specific mating recognition system*" SMRS – de Patterson e de isolamento de Dobzhansky e Mayr: espécies próximas recentemente separadas ou duas populações que estejam em vias de se especiar deverão estar sob pressão seletiva que torne os SMRS divergentes.

Uma objeção possível ao resultado seria que a árvore utilizada foi baseada em um único gene (Ruiz *et al.* 2007b) e incluindo regiões que devem estar sob forte seleção. Assim, o teste indica um desacoplamento entre a evolução dos parâmetros estudados e o gene, mas não necessariamente entre os parâmetros e a evolução do grupo. Resultado similar, porém, é obtido com a análise da superárvore – que inclui estudos com dados morfológicos e moleculares – e que possui topologia ligeiramente distinta.

5.5 Evolução do comportamento e dos parâmetros acústicos

Os dados disponíveis até o momento não permitem a resolução da história evolutiva das características sonoras do acasalamento. O ancestral dos tefritídeos – ou pelo menos do

grupo formado por Dacinae + Tephritinae – tanto poderia apresentar os três tipos descritos de sons de acasalamento, chamada, cortejo e pré-cópula, quanto apresentar apenas dois, um ou nenhum. Considerando-se que vários grupos de dípteros – incluindo drosófilas e muscóides – apresentam espécies que usam sons de asa durante o acasalmento – é possível que o ancestral dos tefritídeos possuísse alguma capacidade de uso.

Há, no entanto, dificuldade em verificar a homologia de características comportamentais. Estabelecer homologias entre os sons emitidos pelos tefritídeos é particularmente problemática, sobretudo para espécies e grupos mais distantes: um dado tipo de som pode ser utilizado em contextos distintos por indivíduos de espécies diferentes; sons utilizados em contextos similares podem ter origens distintas em espécies diferentes.

Por exemplo, *Toxotrypana curvicauda* e espécies basais do gênero *Anastrepha*, *A. cordata* e *A. aphelocentema*, não possuem sons de chamada – os machos não agitam as asas enquanto liberam feromônios e mantêm as glândulas pleurais evertidas (Aluja *et al.* 2001). No entanto, o som de aproximação de *T. curvicauda* apresenta uma certa semelhança com o som de chamada de espécies de *Anastrepha* em que este está presente (Sivinski & Webb 1985b). No oscilograma aparece como trens de pulsos discretos com envoltória sonora parecida (*grosso modo*, em forma da letra grega delta deitada quando a escala do tempo é ajustada de modo à dimensão horizontal – duração – ter o mesmo tamanho da dimensão vertical - intensidade). Isso pode sugerir que o som de chamada nas espécies de *Anastrepha* seja uma modificação de uso – uma cooptação – do som de aproximação.

De todo modo, a história da evolução do comportamento acústico de acasalamento dentre os tefritídeos tende a ser bastante complexa – com reversões, aquisições e perdas independentes. Seriam necessários estudos com outras espécies que representam ramificações em diferentes pontos na filogenia dos tefritídeos para se definir a história evolutiva do comportamento acústico. Análise de espécies basais de Dacinae, de Tephritinae e de Toxotrypanini poderiam aclarar o padrão evolutivo do comportamento acústico de acasalmento dos tefritídeos.

Alguns autores traçam um paralelo entre a evolução do uso de som durante o cortejo e cópula e as estratégias de reprodução: com “leks” e escolha ou a defesa dos recursos usados pelas fêmeas (evitando-se a presença de outros machos), o som como sinal de acasalamento estaria presente nas espécies que formam “leks”, mas não nas espécies com defesa do recurso (Alonso-Pimentel *et al.* 2000). Embora a maioria das espécies em que foi relatada a emissão

acústica de acasalamento formem "leks", há espécies que não os formam, mas usam a comunicação sonora no acasalamento, como em *Toxotrypana curvicauda* (Sivinski & Webb 1985b) e *Rhagoletis juglandis* (Alonso-Pimentel *et al.* 2000).

Os parâmetros acústicos permitem distinguir as diferentes espécies entre si – com exceção de *A.* sp. 1 de Serra Negra – SP – em relação a *A.* sp. 2 de São Sebastião – SP; e, no conjunto, seguem, grosso modo, as relações filogenéticas (Tabelas XIV, XVI e XVII – espécies mais intimamente relacionadas apresentam mais elementos de similaridade) – mas cada parâmetro isoladamente, evolui de modo independente da filogenia. Esse aparente paradoxo pode ser explicado observando-se que as *direções* das diferenças – isto é, se há um aumento ou uma diminuição relativa nos valores dos parâmetros – variam para cada par de espécies, mas o valor *absoluto* das diferenças tende a aumentar quanto mais distantes evolutivamente são as espécies. Isso sugere que, embora parâmetros acústicos, possam estar envolvidos na especiação – através do isolamento pré-zigótico – em cada evento de especiação um conjunto diferente de parâmetros acústicos pode estar envolvido. Dessa forma, apesar de espécies mais distantes consistentemente tenderem a apresentar parâmetros mais distintos (Tabela XVII), estes não permitem o agrupamento de espécies em táxons mais amplos que reflitam afinidades evolutivas. Alternativamente poder-se-ia interpretar que as diferenças nos parâmetros acústicos não estariam envolvidos na diferenciação entre espécies – seja no próprio processo de especiação, seja na diferenciação secundária (deslocamento de caráter) – mas que fossem apenas um reflexo do próprio isolamento reprodutivo. Porém estudos como a relação entre parâmetros acústicos e a probabilidade de cruzamento dos machos de tefritídeos indicam que o som é uma característica adaptativa. Mais uma vez teríamos uma aparente contradição: a ausência de uma direcionalidade na evolução dos parâmetros acústicos diante de seu caráter adaptativo. O direcionamento sensório ("*sensory drive*") seria uma possibilidade; nesse caso, esperaríamos uma divergência nos órgãos de recepção das emissões acústicas – em especial da arista da antena. De fato, há uma variação na morfologia da estrutura entre as espécies (De Meyer 2001, White 2001); bem como há um dimorfismo sexual (Miranda 2000); embora a estrutura tenha também uma função de estimulação tátil (Briceño & Eberhard 2002). Além disso seria esperada uma adaptação dos sinais acústicos às características de transmissão do ambiente (Sivinski & Webb 1985b). Esses autores, p.e., consideram que o caráter monotônico do som de aproximação de machos de *Toxotrypana curvicauda* seja uma adaptação pela ausência de filtragem do som pelas

folhas (uma vez que o mamoeiro não possui uma copa cerrada) e que existe uma correspondência entre o sinal emitido pelo macho e a percepção das fêmeas. Briceño & Eberhard (2002), estudando populações selvagens e de criação em massa de *Ceratitis capitata*, verificaram que às diferenças acústicas entre os machos correspondiam diferenças nos comportamentos das fêmeas em relação a esses sinais. Sob a hipótese do direcionamento sensório, a divergência ocorreria em função da exploração de hábitats distintos, especialmente em alopatria (Boughman 2002). Embora essa hipótese explique casos como o da *T. curvicauda*, a divergência dos padrões acústicos entre *A.* sp. 2 e *A.* sp. 3 não é adequadamente resolvida pela hipótese, pois ambos parecem explorar basicamente o mesmo ambiente e recursos. Pela hipótese da "seleção fugitiva" de Fisher ("*runaway hypothesis*"), preferências arbitrárias (e hereditárias) das fêmeas levariam à evolução de características sexuais masculinas contrastantes (West-Eberhard 1983; Sivinski *et al.* 2001, p. 781). A ausência de tendências evolutivas nos parâmetros acústicos é compatível com a hipótese. No entanto, a situação de *T. curvicauda* não se ajusta bem à evolução por seleção fugitiva – uma vez que esta prevê que as características dos machos tendam a não ser vantajosas além do fator da preferência inata das fêmeas. Além disso, não parece haver uma tendência às características adquirirem estados extremos.

Sob a hipótese da desvantagem ("*handicap*") e sinalização honesta ("*honest advertisement*") de Zahavi, os sinais acústicos seriam indicativos de outras características (hereditárias) vantajosas dos machos. Para *Anastrepha supensa* foi demonstrada a ligação entre tamanho corporal do macho e características acústicas (Webb *et al.* 1984). Não obstante, o poder explicativo da hipótese é reduzido para explicar diferenças entre espécies próximas: p.e., se para uma determinada espécie o tamanho maior é uma característica vantajosa e um dado parâmetro acústico está relacionado ao tamanho, seria necessário que para outra espécie aparentada o tamanho menor passasse a ser uma característica vantajosa ou que a relação entre o parâmetro e a característica fosse invertida.

Assim, nenhuma das hipóteses discutidas acima esclarece isoladamente o padrão de distribuição das características de emissão acústica de machos de tefritídeos frugívoros. As hipóteses da seleção fugitiva e da desvantagem são boas alternativas para explicar a *origem* do uso do som, mas não para explicar as *diferenças*. Dada a diversidade dos comportamentos sexuais nos tefritídeos, tais como diferenças no horário de chamada, estratégias reprodutivas, ocorrência ou não de trofalaxia, formação ou não de "leks" (Sivinski *et al.* 2001), bem como

o uso de frutos hospedeiros como recursos, é de se esperar que processos distintos tenham atuado (e estejam em atuação) na diferenciação dos padrões acústicos de acasalamento.

6. Conclusões

- O som de chamada de machos de *Anastrepha* sp. 1 *aff. fraterculus* de Serra Negra – SP e de *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* de São Sebastião – SP – não se diferenciam em nenhum dos parâmetros: duração de pulso (PD), intervalo entre pulsos (IPI) ou frequência fundamental (FF).
- *A.* sp. 3 *aff. fraterculus* de São Sebastião – SP – tem um som de chamada de machos que difere dos sons de *A.* sp. 1 e *A.* sp. 2 pelo parâmetro PD. Os demais parâmetros não são significativamente distintos.
- *A.* sp. 1 de São Paulo – SP – apresenta um padrão de emissões acústicas de chamada completamente distinta de *A.* sp. 1 de Serra Negra – SP – e outras populações estudadas do complexo *fraterculus*. Não se sabem as causas dessas diferenças acentuadas.
- Pela superárvore, *A.* sp. 1 é evolutivamente mais próxima de *A.* sp. 3 do que de *A.* sp. 2.
- Esse padrão é compatível com a hipótese do deslocamento de caráter em espécies evolutivamente próximas quando em simpatria.
- É compatível, também, com a hipótese de que o som de chamada é um sinal de reconhecimento interespecífico, contribuindo para o isolamento reprodutivo.
- *A. obliqua* de Águas da Prata – SP – apresentou um padrão de emissões acústicas de chamada bastante divergente da observada em amostras da população de *A. obliqua* de Bebedouro – SP – estudadas por Mankin *et al.* 1996. Não se sabem também as causas dessas diferenças.
- Existem correlações entre o tamanho da asa e valores de parâmetros acústicos para *A.* sp. 1, *A.* sp. 2, *A.* sp. 3 e *A. grandis*.
- Os valores dos parâmetros acústicos não apresentam correlação com as relações filogenéticas das moscas-das-frutas, mas apresentam uma certa correlação entre si.
- A despeito das questões de homologia de características etológicas, a evolução dessas características deve envolver um padrão complexo com diversas homoplasias: convergências e/ou reversões.

- As diferenças observadas nos parâmetros sonoros de diferentes espécies de tefritídeos indicam que o comportamento acústico é um fator relevante no conjunto de mecanismos que atuam na manutenção da integridade genética das espécies.

7. Resumo

Três tipos de sons de cortejo foram descritos para machos de tefritídeos: de chamada, na ausência de fêmeas; de aproximação, na proximidade de fêmeas; e de pré-cópula, após a monta das fêmeas pelos machos. Nas espécies do gênero *Anastrepha* em que foram registrados sons de acasalamento, somente dois tipos estão presentes: de chamada e de pré-cópula.

As emissões acústicas de acasalamento de algumas espécies foram caracterizadas quanto a parâmetros como duração e freqüência dos sons, incluindo a espécie nominal *Anastrepha fraterculus* – importante praga da fruticultura nacional. No entanto, até o presente momento, nenhum estudo teve como foco a diferenciação dentro do complexo *A. fraterculus*, constituído por diversas espécies crípticas – das quais, três caracterizadas para o Brasil: *A.* sp. 1 *aff. fraterculus*, *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* e *A.* sp. 3 *aff. fraterculus*.

Este trabalho procurou caracterizar o padrão de emissão acústica de chamada de populações do complexo *A. fraterculus* (duas de *A.* sp. 1, uma de *A.* sp 2 e uma de *A.* sp. 3) e de *A. obliqua*, em relação à duração de pulso (PD), intervalo entre pulsos (IPI) e freqüência fundamental (FF), comparando com dados disponíveis na literatura para outras espécies.

Os parâmetros acústicos de *A.* sp. 1 de Serra Negra – SP – não se diferenciaram estatisticamente dos parâmetros de *A.* sp. 2 de São Sebastião – SP. O padrão de emissão de *A.* sp. 3 de São Sebastião – SP –, difere do de *A.* sp. 1 de Serra Negra – SP – e de *A.* sp. 2 de São Sebastião – SP – no parâmetro PD. Os parâmetros acústicos de *A.* sp. 1 de São Paulo – SP – foram completamente distintos dos parâmetros das demais populações, inclusive dos de *A.* sp. 1 de Serra Negra – SP. O padrão de emissão acústica *A. obliqua* de Águas da Prata – SP – também diferencia-se dos das demais espécies/populações, exceto em relação ao PD de *A.* sp. 1 de São Paulo – SP.

A relação entre picos de distribuição de FF e de harmônicos, bem como a correlação entre parâmetros acústicos e o comprimento das asas sugerem uma relação entre características físicas das asas e os sons emitidos. Porém, outros fatores também devem estar em atuação, uma vez que a relação entre picos e harmônicos não é observada para todas as populações estudadas e a correlação entre tamanho de asa e valores de parâmetros acústicos é baseada em número limitado de espécies.

Não há uma relação entre o valores dos parâmetros acústicos e as relações filogenéticas entre as espécies de moscas-das-frutas. Assim, embora os padrões de emissões acústicas permitam diferenciar as espécies entre si, não é possível utilizá-los para agrupar as espécies quanto a afinidades evolutivas. Dentro dos tefritídeos, a evolução dos tipos de emissão acústica do acasalamento provavelmente envolve uma história bastante complexa com várias homoplasias.

7.1 Abstract

Three courtship songs have been described for tephritid males: calling song, when female flies are absent; approach song, near females; and precopulatory song, after male mounting female. For species of *Anastrepha* in which mating songs were recorded, only two types are present: calling and precopulatory songs. In these cases mating accoustic emissions were characterized regarding parameters such as duration and sound frequency; including for the nominal species *Anastrepha fraterculus* – a major fruit crop pest in Brazil. However, no study have focused on differences amid *A. fraterculus* criptic species complex – including the three species that occur in Brazil: *A.* sp. 1 *aff. fraterculus*, *A.* sp. 2 *aff. fraterculus* e *A.* sp. 3 *aff. fraterculus*.

In this work, the acoustic emission patterns for *A.* sp. 1, *A.* sp. 2 *A.* sp. 3, and for *A. obliqua* population samples were characterized by comparing pulse duration (PD), interpulse interval (IPI) and fundamental frequency (FF), with data available in literature for other tephritid species.

The acoustic parameters of *A.* sp. 1 Serra Negra (SP) do not differ statistically from parameters of *A.* sp. 2 (São Sebastião, SP). The PD parameter of *A.* sp. 3 (São Sebastião, SP) differs from *A.* sp. 1 (Serra Negra, SP) and from *A.* sp. 2 from São Sebastião (SP). The acoustic parameters of *A.* sp. 1 from São Paulo (SP) were completely different from parameters of other populations, including *A.* sp. 1 from Serra Negra (SP). The acoustic emission pattern of *A. obliqua* from Águas da Prata (SP) is also different from other species/populations, except by the PD of *A.* sp. 1 from São Paulo (SP).

The relationship between FF distribution peaks and sound harmonics as well as the correlation between acoustic parameters and wing length, suggest that the emitted sounds are dependent on the wing physical properties. However, other factors might also influence the sound pattern, because the relation between FF peaks and harmonics is not observed for all population samples, and the correlation between wing length and acoustic parameters were evaluated on few species.

There is no relation between acoust parameters values and fruit flies phylogeny. Therefore, it is possible to distinguish between species on the basis of sound parameters, but it is not possible to group them by evolutionary affinities. Among the tephritids, mating acoustic emission patterns probably involves a complex evolutionary history with many homoplasies.

8. Referências bibliográficas

Abouheif, E. 1999 – A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evolutionary Ecology Research* 1: 895-909.

Adams, D.C. 2010. Parallel evolution of character displacement driven by competitive selection in terrestrial salamanders. BMC Evolutionary Biology 10:72.

Alonso-Pimentel, H.; Spangler, H.G.; Rogers, R. & Papaj, D.R. 2000. Acoustic component and social context of the wing display of the walnut fly *Rhagoletis juglandis*. Journal of Insect Behavior 13(4): 511-24.

Aluja, M. 1993. Unusual calling behavior of *Anastrepha robusta* flies (Diptera: Tephritidae) in nature. Florida Entomologist 76(2): 391-5.

Aluja, M. 1994. Bionomics and management of *Anastrepha*. Annual Review of Entomology 39: 155-78.

Aluja, M. & Norrbom, A.L. 2001. (eds.) Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. CRC Press, Boca Raton. 944 pp.

Aluja, M.; Piñero, J.; Jácome, I.; Díaz-Fleischer, F. & Sivinski, J. 2001. Behavior of flies in the genus *Anastrepha* (Trypetinae: Toxotrypanini). *In* M. Aluja & A.L. Norrbom (eds.) Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Ratonm Fla., 944 pp. Pp: 375-406.

Alvarenga, C.D.; Alves, D.A; Silva, M.S.; Lopes, E.N. & Lopes, G.N. 2010. Moscas-das-frutas (Díptera: Tephritidae) em pomares da área urbana no norte de Minas Gerais. Revista Caatinga 23(2): 25-31.

Arita, L.H. & Kaneshiro, K.Y. 1983. Pseudomale courtship behavior of the female Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann). Proceedings of the Hawaiian Entomological Society 24(2&3): 205-10.

Arzuffi, R.; Robledo, N. & Valdez, J. 2008. Antennal sensilla of *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae). Florida Entomologist 91(4): 669-73.

Baker, A.C.; Stone,W.E.; Plummer, C.C. & MacPhail, H. 1944. A review of studies on the Mexican fruit fly and related Mexican species. USDA Miscellaneous Publication 531: 1-155.

Bennet-Clark, H.C. 1983 – A particle velocity microphone for the song of small insects and other acoustic measurements. *J. exp. Biol.* 108: 459-63.

Berlocher, S.H. & Bush, G.L. 1982. An electrophoretic analysis of *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae) phylogeny. Systematic Zoology 31(2): 136-55.

Berlocher, S.H. 1998. Origins: a brief history of research on speciation. *In* Howard, D. & Berlocher, S. (eds.) Endless forms: species and speciation. Oxford University Press, N. York. Pp: 3-15.

Bomfim, D.A.; Uchôa-Fernandes, M.A. & Bragança, M.A.L. 2007. Biodiversidade de moscas-das-frutas (Diptera, Tephritoidea) em matas nativas e pomares domésticos de dois municípios do Estado do Tocantins, Brasil. Revista Brasileira de Entomologia 51(2): 217-23.

Boughman, J.W. 2002. How sensory drive can promote speciation. Trends in Ecology and Evolution 17(12): 571-7.

Braune, P.; Schmidt, S. & Zimmerman, E. 2008. Acoustic divergence in the communication of cryptic species of nocturnal primates (*Microcebus* spp.). BMC Biology 6(19): 1-10.

Briceño, R.D. & Ebehard, W.G. 2002. Decisions during courtship by male and female medflies (Diptera, Tephritidae): correlated changes in male behavior and female acceptance criteria in mass-reared flies. Florida Entomologist 85(1): 14-31.

Briceño, R.D.; Eberhard, W.G.; Vilardi, J.C.; Liedo, P. & Shelly, T.E. 2002. Variation in the intermittent buzzing songs of male medflies (Diptera: Tephritidae) associated with geography, mass-rearing, and courtship success. Florida Entomologist 85(1): 32-40.

Briceño, R.D.; Hernández, M.R.. Orozco, D. & Hanson, P. 2009. Acoustic courtship songs in males of the fruit fly *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) associated with geography, mass rearing and mating success. Revista de Biología Tropical 57(suppl. 1): 257-65.

Burk, T. 1988. Acoustic signals, arms races and the costs of honest signaling. Florida Entomologist 71(4): 400-9.

Burk, T. & Webb, J.C. 1983. Effect of male size on calling propensity, song parameters, and mating success in Caribbean fruit flies (*Anastrepha suspense* (Loew)). Annals of the Entomological Society of America 76: 678-82.

Burt, J. 2006 – Syrinx 2.6f: Sound Analysis Program. Freeware. (www.syrinxpc.com/)

Bush, G.L. 1962. The cytotaxonomy of the larvae of some Mexican fruit flies in the genus *Anastrepha* (Tephritidae: Diptera). Psyche 6: 87-101.

Butlin, R.K. & Ritchie, M.G. 1994. Mating behavior and speciation. *In* P.J.B. Slater & T.R. Halliday (eds.) Behaviour and evolution. Cambridge University Press, Cambridge, USA. Pp: 43-79.

Cáceres, C.; Segura, D.F.; Vera, M.T.; Wornoayporn, V.; Cladera, J.L.; Teal, P.; Sapountzis, P.; Bourtizis, K.; Zacharopoulou, A. & Robinson, A.S. 2009. Incipient speciation revelaed in *Anastrepha fraterculus* (Diptera; Tephritidae) by studies on mating compatibility, sex pheromone, hybridization, and cytology. Biological Journal of the Linnean Society 97: 152-65.

Casaña-Giner, V.; Oliver, J.E.; Thibout, E. & Auger, J. 2001. On the pheromone of the asparagus fruit fly, *Platyparea poeciloptera*. Journal of Chromatography A 921(2): 341-2.

Castrejón-Gómez, V.R. & Rojas, J.C. 2009. Antennal sensilla of *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of América 102(2): 310-6.

Castrejón-Gómez, V.R.; Láscares, S.; Malo, E.A.; Toledo, J. & Rojas, J.C. 2007. Calling behavior of mass-reared and wild *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). Journal of Economic Entomology 100(4): 1173-9.

Chuman, T.; Landolt, P.J.; Heath, R.R.; & Tumlinson, J.H. 1987. Isolation, identification, and synthesis of male-produced sex pheromone of papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* Gerstaecker (Diptera: Tephridae). Journal of Chemical Ecology 13(9): 1979-92.

Coolen, I.; Dangles, O. & Casas, J. 2005. Social learning in noncolonial insects? Current Biology 15: 1.931-5.

Creevey C.J. & McInerney J.O. 2005 Clann: investigating phylogenetic information through supertree analyses. Bioinformatics 21(3): 390-2.

David, J.A.O; Zefa, E. & Fontanetti, C.S. 2003. Cryptic species of *Gryllus* in the light of bioacoustic (Orthoptera: Gryllidae). Neotropical Entomology 32(1): 75-80.

Deecke, V.B.; Ford, J.K.B. & Spong, P. 2000. Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. Animal Behavior 60: 629-38.

De Meyer, M. 2001. Phylogeny of the genus *Ceratitis* (Dacinae: Ceratitidini). . *In* M. Aluja & A.L. Norrbom (eds.) Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC Press, Boca Ratonm Fla., 944 pp. Pp: 409-28.

Díaz-Fleischer, F. & Aluja, M. 2000. Behavior of tephritid flies: a historical perspective. Pp: 39-69.

Drew, R.A.I. & Hardy, D.E. 1981. *Dacus* (*Bactroecera*) *opiliae* new sibling species of the *dorsalis* complex of fruit flies from Northern Australia (Diptera: Tephritidae). Journal of the Australian Entological Society 20: 131-7.

Dukas, R. 2008. Evolutionary biology of insect learning. Annual Review of Entomology 53: 145-60.

Emlen, S.T. & Oring, L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science 197: 215-23.

Emmeche, C. 1998. Defining life as semiotic phenomenon. Cybernetics & Human Knowking 5(1): 3-17.

Engen, F. & Folstad, I. 1999. Cod courtship song: a song at the expense of dance? Canadian Journal of Zoology 77: 542-50.

Ewing, A.W. 1979. The neuromuscular basis of courtship song in *Drosophila*: the role of the direct and axillary wing muscles. Journal of Comparative Physiology 130: 87-93.

Facholi-Bendassolli, M.C.N. & Uchôa-Fernandes, M.A. 2006. Comportamento sexual de *Anastrepha sororcula* Zucchi (Diptera, Tephritidae) em laboratório. Revista Brasileira de Entomologia 50(3): 406-12.

Felsenstein, J. 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle.

Freeman, S. & Herron, J.S. 1998. Evolutionary analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River.

Garland, T. Jr. & Adolph, S.C. 1994 – Why not do two-species comparative studies: limitations on inferring adaptation. *Physiological Zoology* 67: 797-828. *Apud* Freeman, S. & Herron, J.C. Análise Evolutiva, 4a. ed., São Paulo: Artmed. 831 pp. Pp: 380-1.

Gerhardt, H.C. 2008. Phonotactic selectivity in two cryptic species of gray treefrogs: effects of differences in pulse rate, carrier frequency and playback level. Journal of Experimental Biology 211: 2606-19.

Gonçalves, G.B.; Silva, C.E.; dos Santos, J.C.G.; dos Santos, E.S.; Nascimento, R.R.; da Silva, E.L.; Mendonça, A.L.; de Freitas, M.R.T. & Sant'ana, A.E.G. 2006. Comparison of the volatile componentes released by calling males of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) with those extracted from the salivary glands. Florida Entomologist 89(3): 375-9.

Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. Journal of Theoretical Biology 144: 517-46.

Han, H.-Y. & Ho, K.-E. 2009. Molecular phylogeny of the family Tephritidae (Insecta: Diptera): new insight from combined analysis of the mitochondrial 12S, 16S, and COII genes. Molecules and Cells 27: 55-66.

Hasson, O. 1997. Towards a general theory of biological signaling. Journal of Theoretical Biology 185: 139-56.

Heath, R.R.; Epsky, N.D.; Jimenez, A.; Dueben, B.D.; Landolt, P.J.; Meyer, W.L.; Aluja, M.; Rizzo, J.; Camino, M.; Jeronimo, F. & Baranowski, R.M. 1996. Improved pheromone-based trapping systems to monitor *Toxotrypana curvicauda* (Diptera: Tephritidae). Florida Entomologist 79(1): 37-48.

Henning, F. & Matioli, S.R. 2006. Mating time of the West Indian fruit fly *Anastrepha oblique* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) under laboratory conditions. Neotropical Entomology 35(1): 145-8.

Henry, C.S. 2006. Acoustic communication in neuropterid insects. *In* Drosopoulos, S. & Claridge, M.F. (eds.) Insect sounds and communication: physiology, behavior, ecology and evolution. Taylor & Francis, Boca Raton, Fla. Pp: 153-66.

Henry, C.S. & Wells, M.M. 2007. Can what we don't know about lacewing systematic hurt us? A cautionary tale about mass rearing and release of "*Chrysoperla carnea*" (Neuropter: Chrysopidae). American Entomologist 53: 42-7.

Hernández-Ortiz; Gomez-Anaya, J.A.; Sinchez, A.; McPheron, B.A. & Aluja, M. 2004. Morphometric analysis of Mexican and South American populations of the *Anastrepha fraterculus* complex (Diptera: Tephritidae) and recognition of a distinct Mexican morphotype. Bulletin of Entomological Research 94: 487-99.

Hoikkala, A. 2006 – Inheritance of male sound characteristic in *Drosophila* species. *In:* S. Drosopoulos & M.F. Claridge (eds), *Insect sounds and communications: Physiology, behavior, ecology and evolution*, Taylor & Francis, N. Iorque, 532 pp. Pp: 167-77.

Jenkins, P.F. 1977. Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. Animal Behavior 25: 50-78.

Kanmiya, K. 1988. Acoustic studies on the mechanism of sound production in the mating songs of the melon fly, *Dacus cucurbitae* Coquillett (Diptera: Tephritidae). Journal of Ethology 6: 143-51.

Kanimya, K. 2006. Communication by vibratory signals in Diptera. *In* Drosopoulos, S. & Claridge, M.F. (eds.) Insect sounds and communication: physiology, behavior, ecology and evolution. Taylor & Francis, Boca Raton, Fla. Pp: 381-96.

Kawano, K. 2002. Character displacement in giant rhinoceros beetles. The American Naturalist 159(3): 255-71.

Khoo, C.C.H. & Tan, K.H. 2005. Rectal gland of *Bactrocera papayae*: ultrastructure, anatomy, and sequestration of autofluorescent compounds upon methyl eugenol consumption by the male fruit fly. Microscopy Research and Technique 67: 219-26.

Khoo, C.C.H.; Yuen, K.H. & Tan, K.H. 2000. Attraction of female *Bactrocera papayae* to sex pheromone components with two different release devices. Journal of Chemical Ecology 26(11): 2487-96.

Kotiaho, J.S. 2001. Costs of sexual traits: a mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. Biological Review 76: 365-76.

Krohn, S.; Fletcher, M.T.; Kitching, W.; Moore, C.J.; Drew, R.A.I. & Francke, W. 1992. Chemistry of fruit flies: glandular secretion of *Bactrocera* (*Polistomimetes*) *visenda* (Hardy). Journal of Chemical Ecology 18(2): 2169-76.

Landolt, P.J. & Phillips, T.W. 1997. Host plant influences on sex pheromone behavior of phytophagous insects. Annual Review of Entomology 42: 371-91.

Landolt, P.J. & Sivinski, J. 1992. Effects of time of dat, adult food, and host fruit on incidence of calling by male Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae). Environmental Entomology 21(2): 382-7.

Leary, C.J. 2001. Evidence of convergent character displacement in release vocalizations of *Bufo fowleri* and *Bufo terrestris* (Anura; Bufonidae). Animal Behavior 61: 431-8.

Lima, I.S.; House, P.E. & do Nascimento, R.R. 2001. Volatile substances from male *Anastrepha fraterculus* Wied. (Diptera: Tephritidae): identification and behavioral activity. Journal of Brazilian Chemical Society 12(2): 196-201.

MacDougall-Shackleton, E.A. & MacDougall-Shackleton, S.A. 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure. Evolution 55(12): 2.568-75.

Malavasi, A. & Morgante, J.S. 1983. Population genetics of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) in different hosts: genetic differentiation and heterozygosity. Genetica 60: 207-11.

Mankin, R.W.; Anderson, J.B.; Mizrach, A.; Epsky, N.D.; Shuman, D.; Heath, R.R.; Mazor, M.; Hetzroni, A.; Grinshpun, J.; Taylor, P.W. & Garrett, S.L. 2004. Broadcasts of wing-fanning vibrations recorded from calling male *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae)

increase captures of females in traps. Journal of Economic Entomology 97(4): 1299-309.

Mankin, R.W.; Lemon, M.; Harmer, A.M.T.; Evans, C.S. & Taylor, P.W. 2008. Time-pattern and frequency analysis of sounds produced by irradiated and untreated male *Bactrocera tryoni* (Diptera: Tephritidae) during mating behavior. Annals of the Entomological Society of America 101(3): 664-74.

Mankin, R.W.; Malavasi, A. & Aquino, C. 1996. Acoustical comparison of songs from *Anastrepha* species in Brazil. *In* McPheron, B.A. & Steck, G.J. (eds.) Fruit fly pests: a world assessment of their biology and management. St. Lucie Press, DelRay Beach, Fla. Pp: 37-42.

Mankin, R.W.; Peterson, E.; Epsky, N.D.; Heath, R.R. & Sivinski, J. 2000. Exposure to male pheromones enhances *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae) female response to male calling song. Florida Entomologist 83(4): 411-21.

Marsteller, S.; Adams, D.C.; Collyer, M.L. & Condon, M. 2009. Six cryptic species on a single species of host plant: morphometric evidence for possible reproductive character displacement. Ecological Entomology 34: 66-73.

Martins, D.S. & Uramoto, K. 2005. Moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) associadas à cultura do mamão no norte do Estado do Espírito Santo. VII Seminário Brasileiro de Produção Integrada de Frutas. P: 200.

Maxwell,S.E. & Delaney, H.D. 2004. Designing experiments and analyzing data: a model comparison perspective, v.1. Routledge. 920 pp.

Mayden, R.L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. *In* Michel F. Claridge; Dawah, H.A. & Wilson, M.R. (eds) Species: the units of biodiversity. Chapman & Hall. 439 pp. Pp: 381-424.

Mayo, I.; Anderson, M.; Burguete, J.; Robles-Chillida, E.M. 1987. Structure of superficial chemoreceptive sensilla on the third antennal segment of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). International Journal of Insect Morphology and Embriology 16(2): 131-41.

Mazomenos, B.E. 1984. Effect of age and mating on pheromone production in the female olive fruit fly, *Dacus oleae* (Gmel.). Journal of Insect Physiology 30(10): 765-9.

Mazomenos, B.E. & Haniotakis, G.E. 1981. A multicomponent female sex pheromone of *Dacus oleae* Gmelin. Journal of Chemical Ecology 7(2): 437-4.

Mazomenos, B.E. & Habiotakis, G.E. 1985. Male olive fruit fly attraction to synthetic sex pheromone components in laboratory and field tests. Journal of Chemical Ecology 11(3): 397-405.

McPheron, B.A.; Han, H.Y; Silva, J.G. & Norrbom, A.L. 2001. Phylogeny of the genera *Anastrepha* and *Toxotrypana* (Trypetinae: Toxotrypanini) based upon 16S rRNA mitochondrial DNA sequences. *In* M. Aluja & A.L. Norrbom (eds.) Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. Boca Raton (EUA): CRC Press, 944 pp. Pp: 343-61.

Mendes, L.O.T. 1958. Observações citológicas em "moscas-das-frutas". Bragantia 17: 29-39.

Miranda, G.X. 2000. Sexual dimorphism in the aristae of *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae) and its possiblem importance in courtship. Journal of the New York Entomological Society 108(3-4): 339-48.

Mishler, B. 1999. Getting rid of species? *In* Wilson, R. (ed.) Species: new interdisciplinary essays. MIT Press. 325 pp. Pp: 307-15.

Miyatake, T. & Kanmiya, K. 2004. Male courtship song in circadiam rhythm mutants of *Bactrocera cucurbitae* (Tephritidae: Diptera). Journal of Insect Physiology 50: 85-91.

Miyatake, T.; Matsumoto, A.; Matsuyama, T.; Ueda, H.R.; Toyosato, T. & Tanimura, T. 2002. The period gene and allochronic reproductive isolation in *Bactrocera curcubitae*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Science 269: 2467-72.

Morgante, J.S.; Malavasi, A. & Bush, G.L. 1980. Biochemical systematics and evolutionary relationships of Neotropical *Anastrepha*. Annals of the Entomological Society of America 73: 622-30.

Morgante, J.S.; Malavasi, A. & Prokopy, R.J. 1983. Mating behavior of wild *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) on a caged host tree. Florida Entomologist 66(2): 234-41.

Morgante, J.S.; Selivon, D.; Solferini, V.N. & Matioli, S.R. 1993. Evolutionary patterns in specialist and generalist species of *Anastrepha*. *In* M. Aluja & P. Liedo (eds.) Fruit flies: biology and management. Springer, N. York. Proceedings of the 3th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance. Pp: 133-47.

Murthy, M. 2010. Unraveling the auditory system of *Drosophila*. Current Opinion in Neurobiology 20: 281-7.

Nascimento, F.M. 2005. Morfometria geométrica aplicada ao estudo de variações alares em espécies de Anastrepha (Diptera: Tephritidae). Tese de Doutorado. Departamento de Biologia, Instituto de Biociências, USP, São Paulo, 84 pp.

Nation, J.L. 1981. Sex-specific glands in tephritid fruit flies of the genera *Anastrepha*, *Ceratitis*, *Dacus* and *Rhagoletis* (Diptera: Tephritidae). International Journal of Insect Morphology and Embryology 10(2): 121-9.

Norrbom, A.L. 2004. The Diptera Site. Version nov. 2004. Disponível em: http://www.sel.barc.usda.gov/diptera/tephriti/TephClas.htm. Acessado em 11 de outubro de 2010.

Perkins, M.V.; Fletcher, M.T.; Kitching, K.; Drew, R.A.I. & Moore, C.J. 1990. Chemical studies of rectal gland secretions of some species of *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies (Diptera: Tephritidae). Journal of Chemical Ecology 16(8): 2475-87.

Petit-Marty, N.; Vera, M.T.; Calcagno, G.; Cladera, J.L.; Segura, D.F.; Allinghi, A.; Rodriguero, M.; Gómez-Cendra, P.; Viscarret, M.M. & Vilardi, J.C. 2004. Sexual behavior and mating compatibility among four populations of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) from Argentina. Annals of the Entomological Society of America 97(6): 1.320-7.

Pike, N. & Meats, A. Potential for mating between *Bactrocera tryoni* (Froggatt) and *Bactrocera neohumeralis* (Hardy) (Diptera: Tephritidae). Australian Journal of Entomology 41: 70-74.

Prezotto, L.F. 2008. Análise do ITS1 do DNA ribossômico em espécies do complexo *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). 66 pp. Dissertação de Mestrado. Departamento de Genética e Biologia Evolutiva. IBUSP, São Paulo.

Pritchard, G. 1967. Laboratory observations on the mating behaviour of the island fruit fly *Rioxa pornia* (Diptera: Tephritidae). Journal of the Australian Entomological Society 6: 127-32.

Prokopy, R.J. 1975. Mating behavior in *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) V. Virgin female attraction to male odor. Canadian Entomologist 107: 905-8.

Raptopoulos, D.; Haniotakis, G.; Koutsaftikis, A.; Kelly, D. & Mavraganis, V. 1995. Biological activity of chemicals identified from extracts and volatiles of male *Rhagoletis cerasi*. Journal of Chemical Ecology 21(9): 1287-97.

Rendall, D.; Owren, M.J. & Ryan, M.J. 2009. What do animal signals mean? Animal Behavior 78: 233-40.

Robacker, D.C. 1988. Behavioral responses of female Mexican fruit fly, *Anastrepha ludens*, to componentes of male-produced sex pheromones. Journal of Chemical Ecology 14(9): 1715-26.

Robacker, D.C.; Aluja, M.; Cossé, A.A. & Sacchetti, P. 2009. Sex pheoromone investigation of *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae).Annals of the Entomological Society of America 102(3): 560-6.

Rocha, L.S. & Selivon, D. 2004. Studies on highly repetitive DNA in cryptic species of the *Anastrepha fraterculus* complex. *In* B. Barnes (ed.) Proceedings of the 6th International Fruit Flies Symposium, 6-10 May, Stellenbosh, South Africa, Isteg Scientific Publications, Irene, África do Sul. Pp: 415-8.

Rowe,L.; Arnqvist, G.; Sih, A. & Krupa, J. 1994. Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model sustem. Trends in Ecology and Evolution 9: 289-93.

Ruiz, M.F.; Eirín-López, J.M.; Stefani, R.N.; Perondini, A.L.P.; Selivon, D. & Sánchez, L. 2007a. The gene *doublesex* of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) and its evolution in insects. Dev Genes Evol 217: 725-31.

Ruiz, M.F.; Milano, A.; Salvemini, M.; Eirín-López, J.M.; Perondini, A.L.P.; Selivon, D.; Polito, C.; Saccone,G. & Sánchez, L. 2007b. The gene *transformer* of *Anastrepha* fruit flies (Diptera: Tephritidae) and its evolution in insects. PLoS One 11 e1239: 1-12.

Sanborn, A.F. 2006. Acoustic signals and temperature. *In* Drosopoulos, S. & Claridge, M.F. (eds.) Insect sounds and communication: physiology, behavior, ecology and evolution. Taylor & Francis, Boca Raton, Fla. Pp: 111-25.

Santos, P.; Uramoto, K. & Matioli, S.R. 2001. Experimental hybridization among *Anastrepha* species (Diptera: Tephritidae): production and morphological characterization of F1 hybrids. Annals of the Entomological Society of America 94: 717-25.

Sarno, F.; Ruiz, M.F.; Eirín-López, J.M.; Perondini, A.L.; Selivon, D. & Sánchez, L. 2010. The gene transformer-2 of *Anastrepha* fruit flies (Diptera, Tephritidae) and its evolution in insects. BMC Evolutionary Biology 10:140.

Scott-Phillips, T.C. 2008. Defining biological communication. Journal of Evolutionary Biology 21: 385-97.

Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. Evolution 59(1): 200-15.

Selivon, D. 1996. Estudos sobre a diferenciação populacional em *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). 137 pp. Tese de Doutorado. Departamento de Biologia, IBUSP, São Paulo.

Selivon, D. 2001. Alguns aspectos do comportamento de *Anastrepha striata* Schiner e *Anastrepha bistrigata* Bezzi (Diptera: Tephritidae). 130 pp. Dissertação de Mestrado. Departamento de Biologia. IBUSP, São Paulo.

Selivon, D.; Morgante, J.S. & Perondini, A.L.P. 1997. Egg size, yolk mass extrusion and hatching behaviour in two cryptic species of *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). Brazilian Journal of Genetics 20: 587-94.

Selivon, D. & Perondini, A.L.P. 2007. Especies crípticas del compleko *Anastrepha fraterculus* en Brasil. *In* V. Hernández-Ortiz (ed.) Moscas de la Fruta em Latinoamérica (Diptera: Tephridae): diversidad, biologia y manejo. S y G editores, Distrito Federal, México. Pp: 101-18.

Selivon, D. & Perondini, A.L.P. 1998. Eggshell morphology in two cryptic species of the *Anastrepha fraterculus* complex (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 91: 473-8.

Selivon, D.; Perondini, A.L.P. & Morgante, J.S. 1999. Haldane's rule and other aspects of reproductive isolation observed in the *Anastrepha fraterculus* complex (Diptera: Tephritidae). Genetics and Molecular Biology 22(4): 507-10.

Selivon, D.; Perondini, A.L.P. & Morgante, J.S. 2005. A genetic-morphological characterization of two cryptic species of the *Anastrepha fraterculus* complex (Diptera, Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 98(3): 367-81.

Selivon, D.; Vretos, C. & Perondini, A.L.P. 2003. Evaluation of egg morphology from ethanol preserved females of *Anastrepha* sp. 2 *aff. Fraterculus* (Diptera: Tephritidae). Neotropical Entomology 32: 527-9.

Selivon, D.; Vretos, C.; Fontes, L. & Perondini, A.L.P. 2004. New variant forms in the *Anastrepha fraterculus* complex. *In* B. Barnes (ed.) Proceedings of the 6th International Fruit Flies Symposium, 6-10 May, Stellenbosh, South Africa, Isteg Scientific Publications, Irene, África do Sul. Pp: 253-8.

Shannon, C.E. 1948. A mathematical theory of communication. Bell System Technical Journal 27: 379-423 e 623-56.

Shelly, T.E. 2001. Lek size and visitation in two species of tephritid fruit flies. Animal Behaviour 63: 33-40.

Shelly, T.E. 2004. Scent marking by male Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). Journal of Insect Behavior 17(5): 709-22.

Sites, J.W. & Marshall, J.C. 2004. Operational criteria for delimiting species. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 35: 199-227.

Sivinski, J. 1988. What do fruit fly song means? Florida Entomologist 71(4): 462-6.

Sivinski, J. & Pereira, R. 2005. Do wing markings in fruit flies (Diptera: Tephritidae) have sexual significance? Florida Entomologist 88(3): 321-4.

Sivinski, J.; Burk, T. & Webb, J.C. 1984. Acoustic courtship signals in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew). Animal Behavior 32: 1011-6.

Sivinski, J. & Webb, J.C. 1985a. Sound production and reception in the caribfly, *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). Florida Entomologist 68(2): 273-8.

Sivinski, J. & Webb, J.C. 1985b. The form and function of acoustic courtship signals of the papaya fruit fly, *Toxotrypana curvicauda* (Tephritidae). Florida Entomologist 68(4): 634-41.

Siviniski, J.; Aluja, M.; Dodson, G.; Freidberg, A.; Headrick, D.; Kaneshiro, K. & Landolt, P. 2001. Topics in evolution of sexual behavior in the Tephritidae. *In* M. Aluja & A.L. Norrbom (eds.) Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. Boca Raton (EUA): CRC Press, 944 pp. Pp: 751-92.

Sivinski, J.; Calkins, C.O. & Webb, J.C. 1989. Comparisons of acoustic courtship signals in wild and laboratory reared Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. Florida Entomologist 72(1): 212-4.

Sivinski, J.; Epsky, N. & Heath, R.R. 1994. Pheromone deposition on leaf territories by male Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae). Journal of Insect Behavior 7(1): 43-51.

Slater, P.J.B. 1986. The cultural transmission of bird song. Trends in Ecology and Evolution 1(4): 94-7.

Smith, J.J. & Bush, G.L. 2001. Phylogeny of the subtribe Carpomyina (Trypetinae), emphasizing relationships of the genus *Rhagoletis*. *In* M. Aluja & A.L. Norrbom (eds.)

Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. Boca Raton (EUA): CRC Press, 944 pp. Pp: 187-217.

Smith, P.T.; Kambhampati S.; Armstrong KA. 2003. Phylogenetic relationships among *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 26: 8-17.

Smith, P.T.; McPheron, B. & Kambhampati, S. 2002. Phylogenetic analysis of mitochondrial DNA supports the monophyly of dacini fruit flies (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomolological Society of America 95(6): 658-64.

Smith-Caldas, M.R.B.; McPheron, B.A.; Silva, J.G. & Zucchi, R.A. 2001. Phylogenetic relationships among species of the *fraterculus* group (*Anastrepha*: Diptera: Tephritidae) inferred from DNA sequences of mitochondrial cytochrome oxidase I. Neotropical Entomology 30: 565-73.

Solferini, V.N. & Morgante, J.S. 1987. Karyotype study of eight species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). Caryologia 40: 229-41.

Steck, G.J. 1999. Taxonomic status of *Anastrepha fraterculus*. *In* The South American fruit fly, *Anastrepha fraterculus* (Wied.): advances in artificial rearing, taxonomic status and biologia studies. IAEA-TECDOC-1064. Vienna: International Atomic Energy Agency, 202. Pp: 13-20.

Stevens, J.P. 2007. Intermediate statistics: a modern approach. CRC Press, 448 pp.

Stone, A. 1942. The fruit flies of the genus *Anastrepha*. USDA Miscellaneous Publication n. 439. Washington, DC: US Department of Agriculture.

Sugayama, R.L. & Malavasi, A. 2000. Ecologia comportamental. *In* A. Malvasi & R.A. Zucchi (eds.) Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil. Ribeirão Preto, Holos, 327 pp. Pp: 103-8.

Tamura K, Dudley J, Nei M & Kumar S (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. Molecular Biology and Evolution 24:1596-1599. (Publication PDF at http://www.kumarlab.net/publications)

Vanhooydonck, B.; Van Damme, R.; Herrel, A. & Irschick, D. J. 2007. A performance based approarch to distinguish indices from handicaps in sexual selection studies. Functional Ecology 21: 645-52.

Vera, M.T.; Caceres, C.; Wornoayporn, V.; Islam, A.; Robinson, A.S.; de la Veja, M.H.; Hendrichs, J. & Cayol, J.P. 2006. Mating incompatibility among populations of the

South American fruit fly *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). Annals of the Entomological Society of America 99: 387-97.

Von Uexküll, T. A teoria da *Umwelt* de Jakob von Uexküll. Galáxia (7): 19-48.

Walker, T.J. 1964. Cryptic species among sound-producing ensiferan Orthoptera (Gryllidae and Tettigoniidae). The Quartely Review of Biology 39(4): 345-55.

Webb, J.C.; Burk, T. & Sivinski, J. 1983b. Attraction of female Caribbean fruit flies, *Anastrepha suspense* (Diptera: Tephritidae), to the presence of males and male-produced stimuli in field cages. Annals of the Entomological Society of America 76: 996-8 *apud* Sivinski *et al.* 2001.

Webb, J.C.; Calkins, C.O.; Chambers, D.L.; Schwienbacher, W. & Russ, K. 1983a. Acoustical aspects of behavior of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*: analysis and identification of courtship sounds. Entomologia Experimentalis & Applicata 33: 1-8.

Webb, J.C.; Sivinski, J. & Litzkow, C. 1984. Acoustical behavior and sexual success in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspense* (Loew) (Diptera: Tephritidae). Environmental Entomology 13: 650-6.

Wee, S.L. & Tan, K.H. 2005a. Female sexual response to male rectal volatile constituents in the fruit fly, *Bactrocera carambolae* (Diptera: Tephritidae). Applied Entomology and Zoology 40(2): 365-72.

Wee, S.L. & Tan, K.H. 2005b. Male endogenous pheromonal component of *Bactrocera carambolae* (Diptera: Tephritidae) deterred gecko predation. Chemoecology 15: 199-203.

Weems Jr., H.V. 2009. South American cucurbit fruit fly , *Anastrepha grandis* (Macquart) (Insecta: Diptera: Tephritidae). EENY-205. University of Florida. Disponível em: http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/IN/IN36200.pdf. Acessado em: 18 de outubro de 2010.

Wells, M.M. & Henry, C.S. 1998. Songs, reproductive isolation, and speciation in cryptic species of insects: a case study using green lacewings. *In* D.J. Howard & S.H. Berlocher (eds.) Endless forms: species and speciation. Oxford University Press. Pp: 217-33.

West-Eberhard, M.J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. Quaterly Review of Biology 58(2): 155-83.

White, I.M. 2001. Morphological features of the tribe Dacini (Dacinae): their significance to behavior and classification. *In* M. Aluja & A.L. Norrbom (eds.) Fruit flies (Tephritidae):

phylogeny and evolution of behavior. Boca Raton (EUA): CRC Press, 944 pp. Pp: 505-33.

Wilson, E.O. 1975. Sociobiology: the new synthesis. Harvard University Press, Cambridge, USA.

Yandell, B.S. 1997. Practical data analysis for designed experiments. CRC Press. 437 pp.

Zar, J.H.1999. Biostatistical Analysis. 3rd ed. Prentice-Hall.

Zimmerman, E.; Vorobieva, E.;Wrogemann, D. & Hafen, T. 2000. Use of vocal fingerprinting for specific discrimination of gray (*Microcebus murinus*) and rufous mouse lemurs (*Microcebus rufus*). International Journal of Primatology 21(5): 837-52.

Zucchi, R.A. 2000. Lista de espécies de *Anastrepha*, sinonímias, plantas hospedeiras e parasitóides. *In* A. Malvasi & R.A. Zucchi (eds.) Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil. Ribeirão Preto, Holos, 327 pp. Pp: 41-8.

Zucchi, R.A. 2007. Diversidad, distribución y hospederos del gênero *Anastrepha* en Brasil. Pp: 77-1 *In*: V. Hernándes-Ortiz (ed.) Moscas de la fruta em Latinoamérica (Diptera: Tephritidae): diversidad, biologia y manejo. S y G editores. Distrito Federal, México.

9. Anexos

Anexo 1

A1.1. Listagem de comandos R para teste Games-Howell dos parâmetros acústicos

A1.1a. Estrutura geral

```
M=c(m1,m2,m3…mk)    #vetor das médias populacionais do parâmetro
V=c(v1,v2,v3…vk)    #vetor das variâncias populacionais do parâmetro
N=c(n1,n2,n3…nk)    #vetor dos tamanhos amostrais do parâmetro
X<-t(array(M,dim=c(length(M),length(M))))
Y=M-X               #matriz das diferenças das médias
Z=V/N               #vetor da variância pelo tamanho amostral
W<-t(array(Z,dim=c(length(Z),length(Z))))
U=Z+W
Tw=Y/sqrt(U)        #matriz dos valores de t de Welch
S=Z^2/(N-1)
R<-t(array(S,dim=c(length(S),length(S))))
Q=S+R
Lib=U^2/Q
Lib1=floor(Lib)
Lib2=floor(Lib)+1
qLib1=qtukey(.95,length(M),Lib1)
qLib2=qtukey(.95,length(M),Lib2)
qteste=qLib2+(((Lib-Lib2)/(Lib1-Lib2))*(qLib1-qLib2))    #matriz dos valores críticos
teste=abs(Tw)-qteste/sqrt(2)
```

A1.1b. Listagem de comandos para a comparação dos valores de duração de pulso

```
PD=c(0.693758427,0.64416,0.333494,0.341026,0.295678,0.321,0.261,0.553,0.34,0.628,0.1415,0.419
,0.14)
VPD=c(0.144984297,0.11995,0.026112,0.007856,0.009945,0.002809,0.000676,0.004096,0.002809,0.
003364,0.000497,0.000807,0.0025)
NPD1=c(178,125,356,230,680,1000,1000,1000,1000,1000,1000,168,942)
NPD2=c(178,125,356,230,680,100,100,100,100,100,100,168,942)
NPD3=c(178,125,356,230,680,10,10,10,10,10,10,168,942)
XPD<-t(array(PD,dim=c(length(PD),length(PD))))
YPD=PD-XPD
ZPD1=VPD/NPD1
ZPD2=VPD/NPD2
ZPD3=VPD/NPD3
WPD1<-t(array(ZPD1,dim=c(length(ZPD1),length(ZPD1))))
WPD2<-t(array(ZPD2,dim=c(length(ZPD2),length(ZPD2))))
WPD3<-t(array(ZPD3,dim=c(length(ZPD3),length(ZPD3))))
UPD1=ZPD1+WPD1
UPD2=ZPD2+WPD2
UPD3=ZPD3+WPD3
TwPD1=YPD/sqrt(UPD1)
TwPD2=YPD/sqrt(UPD2)
TwPD3=YPD/sqrt(UPD3)
SPD1=ZPD1^2/(NPD1-1)
SPD2=ZPD2^2/(NPD2-1)
SPD3=ZPD3^2/(NPD3-1)
RPD1<-t(array(SPD1,dim=c(length(SPD1),length(SPD1))))
RPD2<-t(array(SPD2,dim=c(length(SPD2),length(SPD2))))
RPD3<-t(array(SPD3,dim=c(length(SPD3),length(SPD3))))
QPD1=SPD1+RPD1
QPD2=SPD2+RPD2
QPD3=SPD3+RPD3
LibPD1=UPD1^2/QPD1
LibPD2=UPD2^2/QPD2
LibPD3=UPD3^2/QPD3
Lib1PD1=floor(LibPD1)
Lib1PD2=floor(LibPD2)
Lib1PD3=floor(LibPD3)
Lib2PD1=Lib1PD1+1
Lib2PD2=Lib1PD2+1
Lib2PD3=Lib1PD3+1
qLib1PD1=qtukey(.95,length(PD),Lib1PD1)
qLib1PD2=qtukey(.95,length(PD),Lib1PD2)
```

```
qLib1PD3=qtukey(.95,length(PD),Lib1PD3)
qLib2PD1=qtukey(.95,length(PD),Lib2PD1)
qLib2PD2=qtukey(.95,length(PD),Lib2PD2)
qLib2PD3=qtukey(.95,length(PD),Lib2PD3)
qtestePD1=qLib2PD1+(((LibPD1-Lib2PD1)/(Lib1PD1-Lib2PD1))*(qLib1PD1-qLib2PD1))
qtestePD2=qLib2PD2+(((LibPD2-Lib2PD2)/(Lib1PD2-Lib2PD2))*(qLib1PD2-qLib2PD2))
qtestePD3=qLib2PD3+(((LibPD3-Lib2PD3)/(Lib1PD3-Lib2PD3))*(qLib1PD3-qLib2PD3))
testePD1=abs(TwPD1)-qtestePD1/sqrt(2)
testePD2=abs(TwPD2)-qtestePD2/sqrt(2)
testePD3=abs(TwPD3)-qtestePD3/sqrt(2)
```

A1.1.c. Listagem de comandos para a comparação dos valores de intervalo entre pulsos

```
IPI=c(2.481815,1.53901960784314,0.555178,0.578559,0.532965,0.407,0.599,0.812,0.716,0.856,0.32
25,0.423,1.55)
VIPI=c(2.338832,1.486282,0.127901,0.092832,0.130409,0.001156,0.0049,0.013456,0.001156,0.0064
,0.004816,0.00013,8.4681)
NIPI1=c(135,102,270,188,622,1000,1000,1000,1000,1000,1000,168,942)
NIPI2=c(135,102,270,188,622,100,100,100,100,100,100,168,942)
NIPI3=c(135,102,270,188,622,10,10,10,10,10,10,168,942)
XIPI<-t(array(IPI,dim=c(length(IPI),length(IPI))))
YIPI=IPI-XIPI
ZIPI1=VIPI/NIPI1
ZIPI2=VIPI/NIPI2
ZIPI3=VIPI/NIPI3
WIPI1<-t(array(ZIPI1,dim=c(length(ZIPI1),length(ZIPI1))))
WIPI2<-t(array(ZIPI2,dim=c(length(ZIPI2),length(ZIPI2))))
WIPI3<-t(array(ZIPI3,dim=c(length(ZIPI3),length(ZIPI3))))
UIPI1=ZIPI1+WIPI1
UIPI2=ZIPI2+WIPI2
UIPI3=ZIPI3+WIPI3
TwIPI1=YIPI/sqrt(UIPI1)
TwIPI2=YIPI/sqrt(UIPI2)
TwIPI3=YIPI/sqrt(UIPI3)
SIPI1=ZIPI1^2/(NIPI1-1)
SIPI2=ZIPI2^2/(NIPI2-1)
SIPI3=ZIPI3^2/(NIPI3-1)
RIPI1<-t(array(SIPI1,dim=c(length(SIPI1),length(SIPI1))))
RIPI2<-t(array(SIPI2,dim=c(length(SIPI2),length(SIPI2))))
RIPI3<-t(array(SIPI3,dim=c(length(SIPI3),length(SIPI3))))
QIPI1=SIPI1+RIPI1
QIPI2=SIPI2+RIPI2
QIPI3=SIPI3+RIPI3
```

```
LibIPI1=UIPI1^2/QIPI1
LibIPI2=UIPI2^2/QIPI2
LibIPI3=UIPI3^2/QIPI3
Lib1IPI1=floor(LibIPI1)
Lib1IPI2=floor(LibIPI2)
Lib1IPI3=floor(LibIPI3)
Lib2IPI1=Lib1IPI1+1
Lib2IPI2=Lib1IPI2+1
Lib2IPI3=Lib1IPI3+1
qLib1IPI1=qtukey(.95,length(IPI),Lib1IPI1)
qLib1IPI2=qtukey(.95,length(IPI),Lib1IPI2)
qLib1IPI3=qtukey(.95,length(IPI),Lib1IPI3)
qLib2IPI1=qtukey(.95,length(IPI),Lib2IPI1)
qLib2IPI2=qtukey(.95,length(IPI),Lib2IPI2)
qLib2IPI3=qtukey(.95,length(IPI),Lib2IPI3)
qtesteIPI1=qLib2IPI1+(((LibIPI1-Lib2IPI1)/(Lib1IPI1-Lib2IPI1))*(qLib1IPI1-qLib2IPI1))
qtesteIPI2=qLib2IPI2+(((LibIPI2-Lib2IPI2)/(Lib1IPI2-Lib2IPI2))*(qLib1IPI2-qLib2IPI2))
qtesteIPI3=qLib2IPI3+(((LibIPI3-Lib2IPI3)/(Lib1IPI3-Lib2IPI3))*(qLib1IPI3-qLib2IPI3))
testeIPI1=abs(TwIPI1)-qtesteIPI1/sqrt(2)
testeIPI2=abs(TwIPI2)-qtesteIPI2/sqrt(2)
testeIPI3=abs(TwIPI3)-qtesteIPI3/sqrt(2)
```

A1.1.d. Listagem de comandos para a comparação dos valores de frequência fundamental

```
FF=c(76.28977,42.2340425531915,85,86.84583,83.48571,89.1,94.4,91,185.6,82.2,315.7,148.8,141)
VFF=c(227.0413,47.10912,111.7754,240.7251,950.7896,20.25,9.61,46.24,20.25,7.29,38.44,1.96,100)
NFF1=c(176,141,375,240,735,1000,1000,1000,1000,1000,1000,169,942)
NFF2=c(176,141,375,240,735,100,100,100,100,100,100,169,942)
NFF3=c(176,141,375,240,735,10,10,10,10,10,10,169,942)
XFF<-t(array(FF,dim=c(length(FF),length(FF))))
YFF=FF-XFF
ZFF1=VFF/NFF1
ZFF2=VFF/NFF2
ZFF3=VFF/NFF3
WFF1<-t(array(ZFF1,dim=c(length(ZFF1),length(ZFF1))))
WFF2<-t(array(ZFF2,dim=c(length(ZFF2),length(ZFF2))))
WFF3<-t(array(ZFF3,dim=c(length(ZFF3),length(ZFF3))))
UFF1=ZFF1+WFF1
UFF2=ZFF2+WFF2
UFF3=ZFF3+WFF3
TwFF1=YFF/sqrt(UFF1)
TwFF2=YFF/sqrt(UFF2)
TwFF3=YFF/sqrt(UFF3)
```

```
SFF1=ZFF1^2/(NFF1-1)
SFF2=ZFF2^2/(NFF2-1)
SFF3=ZFF3^2/(NFF3-1)
RFF1<-t(array(SFF1,dim=c(length(SFF1),length(SFF1))))
RFF2<-t(array(SFF2,dim=c(length(SFF2),length(SFF2))))
RFF3<-t(array(SFF3,dim=c(length(SFF3),length(SFF3))))
QFF1=SFF1+RFF1
QFF2=SFF2+RFF2
QFF3=SFF3+RFF3
LibFF1=UFF1^2/QFF1
LibFF2=UFF2^2/QFF2
LibFF3=UFF3^2/QFF3
Lib1FF1=floor(LibFF1)
Lib1FF2=floor(LibFF2)
Lib1FF3=floor(LibFF3)
Lib2FF1=Lib1FF1+1
Lib2FF2=Lib1FF2+1
Lib2FF3=Lib1FF3+1
qLib1FF1=qtukey(.95,length(FF),Lib1FF1)
qLib1FF2=qtukey(.95,length(FF),Lib1FF2)
qLib1FF3=qtukey(.95,length(FF),Lib1FF3)
qLib2FF1=qtukey(.95,length(FF),Lib2FF1)
qLib2FF2=qtukey(.95,length(FF),Lib2FF2)
qLib2FF3=qtukey(.95,length(FF),Lib2FF3)
qtesteFF1=qLib2FF1+(((LibFF1-Lib2FF1)/(Lib1FF1-Lib2FF1))*(qLib1FF1-qLib2FF1))
qtesteFF2=qLib2FF2+(((LibFF2-Lib2FF2)/(Lib1FF2-Lib2FF2))*(qLib1FF2-qLib2FF2))
qtesteFF3=qLib2FF3+(((LibFF3-Lib2FF3)/(Lib1FF3-Lib2FF3))*(qLib1FF3-qLib2FF3))
testeFF1=abs(TwFF1)-qtesteFF1/sqrt(2)
testeFF2=abs(TwFF2)-qtesteFF2/sqrt(2)
testeFF3=abs(TwFF3)-qtesteFF3/sqrt(2)
```

Anexo 2

As seguintes árvores foram utilizadas para gerar a superárvore.

Smith & Bush 2001

(((((((Rhagoletis_acuticornis,((((((Rhagoletis_adusta,Rhagoletis_ferruginea),Rhagoletis_blanchardi),((Rhagoletis_conversa,Rhagoletis_nova),((Rhagoletis_lycopersella,(Rhagoletis_tomatis,Rhagoletotrypeta_pastranai)),(Rhagoletis_psalida,Rhagoletis_rhytida)))),((Rhagoletis_jamaicensis,Rhagoletis_macquartii),Rhagoletis_striatella)),Rhagoletis_juniperina),Rhagoletis_batava,((((Rhagoletis_berberis,(Rhagoletis_cornivora,(Rhagoletis_sp.__Cornus_florida_,Rhagoletis_mendax,Rhagoletis_pomonella,Rhagoletis_zephyria))),(Rhagoletis_flavigenualis,Rhagoletis_zernyi)),((((((Rhagoletis_electromorpha,Rhagoletis_tabellaria),Rhagoletis_fausta),Rhagoletis_persimilis),Rhagoletis_sp._nr._tabellaria),Rhagoletis_ribicola),Rhagoletis_flavicincta)),(((Rhagoletis_boycei,((Rhagoletis_completa,(Rhagoletis_juglandis,Rhagoletis_suavis)),Rhagoletis_ramosae,Rhagoletis_zoqui)),((Rhagoletis_chionanthi,Rhagoletis_osmanthi),(Rhagoletis_cingulata,Rhagoletis_indifferens))),Rhagoletis_magniterebra)),Rhagoletis_mongolica)),((Rhagoletis_almatensis,Rhagoletis_cerasi),Rhagoletis_berberidis)),((Rhagoletis_caucasica,(Rhagoletis_kurentsovii,Rhagoletis_meigenii)),((((Carpomya_incompleta,Carpomya_vesuviana),Carpomya_schineri),Myiopardalis_pardalina),Goniglossum_wiedemanni))),(Rhagoletis_alternata,Rhagoletis_basiola)),(((Cryptodacus_tau,(Rhagoletotrypeta_annulata,(Rhagoletotrypeta_rohweri,Rhagoletotrypeta_uniformis))),Haywardina_cuculi),Haywardina_cuculiformis),(((Zonosemata_electa,Zonosemata_scutellata),Zonosemata_vidrapennis),Zonosemata_vittigera))),((((Acidia_cognata,((Euleia_fratria,Euleia_heracleii),Euleia_uncinata)),((Strauzia_intermedia,(Strauzia_longipennis,Strauzia_perfecta)),Trypeta_inaequalis)),(((Chetostoma_curvinerve,Myoleja_lucida),Myoleja_lucida),Myoleja_limata)),(((Oedicarena_latifrons,Oedicarena_nigra),(Oedicarena_persuasa,Oedicarena_tetanops)),((Paraterellia_immaculata,Paraterellia_varipennis),(Paraterellia_superba,Paraterellia_ypsilon))))),Ephranta_canadensis)

((((((((((Rhagoletis_pomonella,Rhagoletis_mendax),Rhagoletis_zephyria),Rhagoletis_cornivora),((Rhagoletis_tabellaria,Rhagoletis_ribicola),Rhagoletis_juniperina)),(Rhagoletis_cingulata,Rhagoletis_indifferens)),((((Rhagoletis_suavis,Rhagoletis_juglandis),Rhagoletis_completa),Rhagoletis_boycei),Rhagoletis_fausta)),Rhagoletis_berberis),Rhagoletis_cerasi),(Rhagoletis_basiola,Rhagoletis_berberidis)),((Rhagoletis_striatella,Zonosemata_electa),Oedicarena_latifrons)),Ephranta_canadensis)

((((((((Rhagoletis_pomonella_MI-A,Rhagoletis_pomonella_NS,Rhagoletis_pomonella_TX,Rhagoletis_zephyria,Rhagoletis_sp.__Cornus_florida_),Rhagoletis_pomonella_MI-B),(Rhagoletis_mendax_MI,Rhagoletis_mendax_NS)),Rhagoletis_nr._pomonella_MX),Rhagoletis_cornivora,(((Rhagoletis_tabellaria_IL,(Rhagoletis_tabellaria_WA-A,Rhagoletis_tabellaria_WA-B)),Rhagoletis_sp._nr._tabellaria,Rhagoletis_electromorpha),Rhagoletis_persimilis),Rhagoletis_juniperina,Rhagoletis_fausta,(Rhagoletis_ribicola,Rhagoletis_berberis,(((Rhagoletis_cingulata,Rhagoletis_indifferens),Rhagoletis_osmanthi,Rhagoletis_chionanthi),(Rhagoletis_suavis,(((Rhagoletis_completa,Rhagoletis_zoqui),Rhagoletis_boycei),Rhagoletis_juglandis))))),(Rhagoletis_basiola,Rhagoletis_alternat

a),Rhagoletis_cerasi,((Rhagoletis_berberidis,Rhagoletis_conversa),(Rhagoletis_striatella,Oedicarena_latifrons)),Rhagoletis_meigenii,Zonosemata_electa,Carpomya_schineri,Rhagoletotrypeta_pastranai),Ephranta_canadensis),Ceratitis__Ceratitis__capitata)

McPheron et al. 2001

(Hexachaeta_amabilis,Hexachaeta_fallax,((((((((Toxotrypana_curvicauda,Toxotrypana_littoralis),Toxotrypana_australis),Anastrepha_bezzii),Anastrepha_crebra),((Anastrepha_leptozona,(((((Anastrepha_limae,Anastrepha_pseudoparallela),Anastrepha_montei),((((Anastrepha_pickeli,Anastrepha_manihoti),Anastrepha_alveata),(Anastrepha_barbiellinii,((Anastrepha_ludens,(Anastrepha_acris,((Anastrepha_coronilli,Anastrepha_obliqua),((Anastrepha_bahiensis,Anastrepha_distincta),Anastrepha_suspensa,(Anastrepha_amita,(Anastrepha_sororcula,Anastrepha_sp._B_aff._fraterculus)))))),Anastrepha_fraterculus_Venezuela))),(Anastrepha_sp._nr._anomala,Anastrepha_serpentina),(Anastrepha_striata,Anastrepha_bistrigata))),(Anastrepha_grandis,Anastrepha_pallidipennis)),Anastrepha_spatulata)),(Anastrepha_dryas,Anastrepha_bellicauda))),(Anastrepha_nigrifascia,(Anastrepha_hamata,(Anastrepha_bicolor,(Anastrepha_pallens,Anastrepha_katiyari))))),(Anastrepha_panamensis,Anastrepha_punctata)),Anastrepha_aphelocentema),Anastrepha_cordata),Anastrepha_flavipennis))

(Hexachaeta_amabilis,Hexachaeta_fallax,(((((Toxotrypana_curvicauda,Toxotrypana_littoralis),Toxotrypana_australis),((Anastrepha_flavipennis,Anastrepha_nigrifascia),(Anastrepha_crebra,Anastrepha_bezzii))),(Anastrepha_panamensis,Anastrepha_punctata)),(((Anastrepha_leptozona,(Anastrepha_hamata,(Anastrepha_bicolor,(Anastrepha_pallens,Anastrepha_katiyari)))),((Anastrepha_dryas,Anastrepha_bellicauda),(Anastrepha_cordata,Anastrepha_aphelocentema))),((((Anastrepha_limae,Anastrepha_pseudoparallela),((((Anastrepha_pickeli,Anastrepha_manihoti),Anastrepha_alveata),Anastrepha_montei),(((Anastrepha_sp._nr._anomala,Anastrepha_serpentina),Anastrepha_barbiellinii),((Anastrepha_spatulata,(Anastrepha_ludens,((Anastrepha_acris,Anastrepha_fraterculus_Venezuela),(Anastrepha_coronilli,(Anastrepha_obliqua,(((Anastrepha_bahiensis,Anastrepha_distincta),(Anastrepha_amita,(Anastrepha_sororcula,Anastrepha_sp._B_aff._fraterculus))),Anastrepha_suspensa)))))),(Anastrepha_striata,Anastrepha_bistrigata))))),Anastrepha_pallidipennis),Anastrepha_grandis))))

White 2001

(Ceratitis__Ceratitis__capitata,(Monacrostichus_citricola,((Bactrocera__Tetradacus__minax,Bactrocera__Tetradacus__tsuneonis),((Dacus__Callantra__axanus,Dacus__Callantra__solomonensis,Dacus__Callantra__longicornis),Dacus__Dacus__bivittatus,Dacus__Dacus__telfaireae,Dacus__Didacus__lounsburyii,Dacus__Dacus__demmerezi,(Dacus__Didacus__ciliatus,Dacus__Didacus__frontalis),Dacus__Dacus__punctatifrons,(((Bactrocera__Austrodacus__cucumis,Bactrocera__Hemigymnodacus__diversa,Bactrocera__Paratridacus__atrisetosa),Bactrocera__Zeugodacus__caudata,Bactrocera__Zeugodacus__depressa,Bactrocera__Zeugodacus__tau,Bactrocera__Paradacus__decipiens,Bactrocera__Zeugodacus__cucurbitae),(Bactrocera__Notodacus__xanthodes,Bactrocera__Bactrocera__psidii,Bactrocera__Bactrocera__latifrons,Bactrocera__Bactrocera__melanotus,(Bactrocera__Daculus__oleae,Bactrocera__Bactrocera__correcta,Bactrocera__Bactrocera__tuberculata,Bactrocera__Bactrocera__zonata

),(Bactrocera__Bactrocera__aquilonis,Bactrocera__Bactrocera__curvipennis,Bactrocera__Bactrocera__neohumeralis,Bactrocera__Bactrocera__tryoni,(Bactrocera__Bactrocera__distincta,Bactrocera__Bactrocera__frauenfeldi,Bactrocera__Bactrocera__albistrigata,Bactrocera__Bactrocera__umbrosa)),Bactrocera__Bactrocera__trivialis,Bactrocera__Bactrocera__kirki,(Bactrocera__Bactrocera__facialis,Bactrocera__Bactrocera__passiflorae),Bactrocera__Bactrocera__caryeae,Bactrocera__Bactrocera__musae,Bactrocera__Bactrocera__jarvisi,Bactrocera__Bactrocera__dorsalis))))))

(Ceratitis__Ceratitis__capitata,(Monacrostichus_citricola,(Bactrocera__Hemigymnodacus__diversa,Bactrocera__Austrodacus__cucumis,Bactrocera__Paratridacus__atrisetosa,((Bactrocera__Paradacus__decipiens,Bactrocera__Zeugodacus__cucurbitae),Bactrocera__Zeugodacus__depressa,Bactrocera__Zeugodacus__caudata,Bactrocera__Zeugodacus__tau,((Dacus__Dacus__punctatifrons,Dacus__Dacus__telfaireae,((Dacus__Dacus__demmerezi,(Dacus__Didacus__ciliatus,Dacus__Didacus__frontalis)),(Dacus__Dacus__bivittatus,(Dacus__Didacus__lounsburyii,(Dacus__Callantra__longicornis,Dacus__Callantra__axanus,Dacus__Callantra__solomonensis))))),((Bactrocera__Bactrocera__aquilonis,Bactrocera__Bactrocera__curvipennis,Bactrocera__Bactrocera__neohumeralis,Bactrocera__Bactrocera__tryoni,(Bactrocera__Bactrocera__distincta,Bactrocera__Bactrocera__albistrigata,Bactrocera__Bactrocera__frauenfeldi,Bactrocera__Bactrocera__umbrosa)),Bactrocera__Bactrocera__musae,Bactrocera__Bactrocera__kirki,Bactrocera__Bactrocera__psidii,Bactrocera__Bactrocera__caryeae,Bactrocera__Bactrocera__dorsalis,Bactrocera__Bactrocera__latifrons,Bactrocera__Bactrocera__trivialis,(Bactrocera__Bactrocera__correcta,Bactrocera__Bactrocera__zonata,Bactrocera__Bactrocera__tuberculata,Bactrocera__Daculus__oleae),Bactrocera__Bactrocera__melanotus,Bactrocera__Bactrocera__facialis,Bactrocera__Bactrocera__passiflorae,(Bactrocera__Notodacus__xanthodes,(Bactrocera__Tetradacus__minax,Bactrocera__Tetradacus__tsuneonis)))))))

Berlocher & Bush 1982

((((((((((Rhagoletis_pomonella,Rhagoletis_zephyria),Rhagoletis_mendax),((Rhagoletis_cingulata,Rhagoletis_indifferens),Rhagoletis_juniperina)),Rhagoletis_cornivora),(Rhagoletis_tabellaria,Rhagoletis_ribicola)),Rhagoletis_berberis),(((Rhagoletis_suavis,(Rhagoletis_completa,Rhagoletis_juglandis)),Rhagoletis_boycei),Rhagoletis_fausta)),((Rhagoletis_basiola,Rhagoletis_berberidis),Rhagoletis_cerasi)),((Rhagoletis_striatella,Oedicarena_latifrons),Zonosemata_electa)),Epochra_canadensis)

Smith et al. 2002

((((((((((Anastrepha_grandis,Toxotrypana_curvicauda),Hexachaeta_fallax),(Myoleja_lucida,Paramyiolia_rhino)),Parastenopa_limata),(Euleia_fratria,Trypeta_sigma)),(Rhagoletis_suavis,Rhagoletis_pomonella)),Goniglossum_sp.),Zonosemata_electa),(((((((((Bactrocera__Daculus__oleae,((Bactrocera__Bactrocera__dorsalis,Bactrocera__Bactrocera__carambolae),Bactrocera__Bactrocera__caryeae)),Bactrocera__Apodacus__viscenda),((Bactrocera__Zeugodacus__tau,Bactrocera__Zeugodacus__cucurbitae),Bactrocera__Austrodacus__cucumis)),Bactrocera__Hemigymnodacus__diversa),Bactrocera__Paradacus__longicaudata),Bactrocera__Asiadacus__apicalis),((Dacus__Dacus__demmerezi,Dacus__Didacus__vertebratus),Dacus__Callantra__pedunculatus)),Paragastrozona_japonica),Ceratitis__Ceratitis__ca

pitata)),(((Euaresta_festiva,Euaresta_aequalis),((Gymnocarena_mexicana,Neotephritis_sp.),Rhynencina_spilogaster)),Jamesomyia_geminata)),(Delphinia_picta_-_Ulididae,Drosophila_melanogaster_-_Drosophilidae))

(((((Anastrepha_grandis,Toxotrypana_curvicauda),((Euleia_fratria,Trypeta_sigma),((Myoleja_lucida,Paramyiolia_rhino),Parastenopa_limata))),((((((((Bactrocera__Daculus__oleae,((Bactrocera__Bactrocera__dorsalis,Bactrocera__Bactrocera__carambolae),Bactrocera__Bactrocera__caryeae)),(((((Bactrocera__Zeugodacus__tau,Bactrocera__Zeugodacus__cucurbitae),Bactrocera__Austrodacus__cucumis),Bactrocera__Hemigymnodacus__diversa),Bactrocera__Apodacus__viscenda),Bactrocera__Paradacus__longicaudata)),(Dacus__Dacus__demmerezi,Dacus__Didacus__vertebratus)),Dacus__Callantra__pedunculatus),Bactrocera__Asiadacus__apicalis),(Ceratitis__Ceratitis__capitata,Paragastrozona_japonica)),Hexachaeta_fallax),((Rhagoletis_suavis,Rhagoletis_pomonella),(Zonosemata_electa,Goniglossum_sp.)))),(((((Euaresta_festiva,Euaresta_aequalis),Neotephritis_sp.),Rhynencina_spilogaster),Jamesomyia_geminata),Gymnocarena_mexicana)),Delphinia_picta_-_Ulididae,Drosophila_melanogaster_-_Drosophilidae)

Smith et al. 2003

(((((((((Bactrocera__Bactrocera__curvipennis,Bactrocera__Bactrocera__tryoni),Bactrocera__Bactrocera__aquilonis),((Bactrocera__Bactrocera__caryeae,((Bactrocera__Bactrocera__dorsalis,Bactrocera__Bactrocera__carambolae),Bactrocera__Bactrocera__papayae)),Bactrocera__Bactrocera__umbrosa,((Bactrocera__Bactrocera__albistrigata,Bactrocera__Bactrocera__frauenfeldi),Bactrocera__Bactrocera__kirki,Bactrocera__Bactrocera__trilineola,Bactrocera__Bactrocera__nigrotibialis),Bactrocera__Bactrocera__correcta,Bactrocera__Bactrocera__nigrotibialis)),Bactrocera__Daculus__oleae),Bactrocera__Notodacus__xanthodes),(((Bactrocera__Zeugodacus__signata,Bactrocera__Zeugodacus__tau),Bactrocera__Austrodacus__cucumis),Bactrocera__Zeugodacus__atrifacies,Bactrocera__Zeugodacus__caudata,Bactrocera__Hemigymnodacus__diversa)),Bactrocera__Paradacus__longicaudata),(Dacus__Callantra__pedunculatus,(Dacus__Didacus__vertebratus,Dacus__Dacus__demmerezi))),(Ceratitis__Ceratitis__capitata,Dacopsis_flava))

Sarno et al. 2000

((((((((((Anastrepha sp. 1 aff. fraterculus,Anastrepha sp. 2 aff. fraterculus),Anastrepha obliqua),Anastrepha sp. 3 aff. fraterculus),(Anastrepha sp. 4aff. fraterculus,Anastrepha amita)),(Anastrepha serpentina,Anastrepha sororcula)),(Anastrepha grandis,(Anastrepha striata,Anastrepha bistrigata))),(Bactrocera (Daculus) oleae,Ceratitis (Ceratitis) capitata)),(Musca domestica - Muscidae,Lucilia cuprinia - Caliphoridae)),(Drosophila pseudoobscura - Drosophilidae,(Drosophila melanogaster - Drosophilidae,Drosophila virilis - Drosophilidae))),((Nasonia vitripennis - Hymenoptera,Apis mellifera - Hymenoptera),Bombyx mori - Lepdoptera))

Prezotto 2008

(Ceratitis (Ceratitis) capitata,(Anastrepha obliqua,((Anastrepha sp. 1 aff. fraterculus,Anastrepha sp. 3 aff. fraterculus),Anastrepha sp. 2 aff. fraterculus)))

(Ceratitis (Ceratitis) capitata,(Anastrepha obliqua,((Anastrepha sp. 1s aff. fraterculus,Anastrepha sp. 3 aff. fraterculus),Anastrepha sp. 2 aff. fraterculus)))

(Ceratitis (Ceratitis) capitata,(Anastrepha obliqua,((Anastrepha sp. 1s aff. fraterculus,Anastrepha sp. 2 aff. fraterculus),Anastrepha sp. 3 aff. fraterculus)))

((Ceratitis (Pterandrus) rosa,Ceratitis (Ceratitis) capitata),(Anastrepha obliqua,(((Anastrepha sp. 1 aff. fraterculus,Anastrepha sp. 3 aff. fraterculus),Anastrepha sp. 2 na aff. fraterculus),Anastrepha sp. 4 aff. fraterculus)))

Han & Ho 2009

(((Rhagoletis pomonella,Rhagoletis cerasi),(((Ceratitis (Ceratitis) capitata,Ceratitis (Pterandrus) rosa),(Toxotrypana curvicauda,Anastrepha serpentina)),(Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae,(Bactrocera (Daculus) oleae,Bactrocera (Bactrocera) dorsalis)))),ZaceratataZaceratataPaedohexacinia flavithorax)

((((Rhagoletis pomonella,Rhagoletis cerasi),(Ceratitis (Ceratitis) capitata,Ceratitis (Pterandrus) rosa)),((Anastrepha serpentina,Toxotrypana curvicauda),(Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae,(Bactrocera (Bactrocera) dorsalis,Bactrocera (Daculus) oleae)))),ZaceratataZaceratataPaedohexacinia flavithorax)

(((((Rhagoletis cerasi,Rhagoletis pomonella),((Bactrocera (Daculus) oleae,Bactrocera (Bactrocera) dorsalis),Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae)),(Ceratitis (Ceratitis) capitata,Ceratitis (Pterandrus) rosa)),(Anastrepha serpentina,Toxotrypana curvicauda)),ZaceratataZaceratataPaedohexacinia flavithorax)

((((((Bactrocera (Daculus) oleae,Bactrocera (Bactrocera) dorsalis),Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae),(Ceratitis (Pterandrus) rosa,Ceratitis (Ceratitis) capitata)),(Rhagoletis cerasi,Rhagoletis pomonella)),(Anastrepha serpentina,Toxotrypana curvicauda)),ZaceratataZaceratataPaedohexacinia flavithorax)

((((((Bactrocera (Bactrocera) dorsalis,Bactrocera (Daculus) oleae),Bactrocera (Zeugodacus) cucurbitae),(Ceratitis (Ceratitis) capitata,Ceratitis (Pterandrus) rosa)),(Rhagoletis pomonella,Rhagoletis cerasi)),(Anastrepha serpentina,Toxotrypana curvicauda)),ZaceratataZaceratataPaedohexacinia flavithorax)