



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**OCUPAÇÃO DE DIFERENTES DIMENSÕES DE NICHOS POR
ESPÉCIES INVASORAS DE DROSOFILÍDEOS (DIPTERA:
DROSOPHILIDAE)**

Brasília (DF) – Brasil

Novembro de 2025

JOSÉ PEDRO CAVALCANTE VIANA

**OCUPAÇÃO DE DIFERENTES DIMENSÕES DE NICHO POR
ESPÉCIES INVASORAS DE DROSOFILÍDEOS (DIPTERA:
DROSOPHILIDAE)**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientação: Profa. Dra. Rosana Tidon

Brasília (DF) – Brasil

Novembro de 2025

AGRADECIMENTOS

À minha esposa Andreza, por estar sempre ao meu lado, me incentivando e cuidando para que eu estivesse bem em cada etapa desta trajetória. Seu apoio, carinho e compreensão foram fundamentais para que eu chegasse até aqui.

Ao meu irmão Matheus, primeiro doutor da família, por ter sido exemplo e por me auxiliar em tudo o que pôde ao longo do caminho.

Aos meus pais, Ivone e Adonias, por todo o amor, incentivo e esforço. Minha mãe, dona de casa, que sempre deu o máximo de si por mim; e meu pai, pedreiro, que todas as manhãs levantava cedo para garantir o sustento da nossa família. Tudo o que conquistei tem muito de vocês.

À minha irmã Juliana, por estar sempre disposta a ajudar no que fosse necessário, e à minha tia Ziza, uma segunda mãe, que se alegra e comemora comigo cada conquista.

À minha orientadora Rosana Tidon, meu maior exemplo de cientista, mulher forte, determinada e de coração gigante. Obrigado por me acolher nos melhores e piores momentos, por acreditar no meu potencial e por me ensinar o verdadeiro significado de ser um cientista em todos os sentidos. Você foi mais do que uma orientadora, foi uma amiga preciosa.

À professora Nilda, pelas conversas, pelas histórias que ensinaram, e pelo cuidado e preocupação constantes com meu caminho acadêmico e pessoal. Sua presença atenta e generosa fez diferença em minha formação.

Aos colegas de laboratório, em especial ao Dr. Fábio, pelos conselhos, pela parceria e por toda a ajuda que tornaram possível boa parte deste trabalho. Ao Rafael e ao David, pela amizade, pelas conversas e pela motivação constante, vocês renovaram meu ânimo para continuar fazendo ciência e explorando novas ideias.

Aos demais amigos do laboratório, Clara Helena, João Marcelo, Laís Ribeiro, Laís Radaelli e Fred, meu muito obrigado por fazerem parte desta trajetória e por compartilharem momentos importantes de convivência e aprendizado.

Aos professores e colegas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UnB, pelo apoio, pelas discussões e pela troca de conhecimento que contribuíram imensamente para meu crescimento científico.

Aos amigos de perto e de longe, aos que ficaram e aos que seguiram outros caminhos durante esta jornada acadêmica, meu sincero agradecimento por cada palavra, gesto e companhia que tornaram o percurso mais leve e significativo.

Agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAP-DF) pela bolsa e pelos recursos que viabilizaram a execução deste projeto. O apoio financeiro dessas instituições foi essencial para o desenvolvimento das etapas de campo, laboratório e análise, bem como para a consolidação dos resultados aqui apresentados.

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL –

Fig. 1. Diagrama BAM (*Biotic–Abiotic–Movement*) representando a distribuição geográfica de uma espécie como a interseção entre o conjunto de condições abióticas adequadas (A), o conjunto de interações bióticas compatíveis (B) e a área geográfica acessível dado o histórico de dispersão (M).....3

CAPÍTULO 1 –

Fig. 1. Distribuição potencial atual de quatro espécies de drosofilídeos invasores no Brasil. As áreas em laranja indicam regiões potencialmente adequadas, e os círculos pretos marcam os registros de ocorrência utilizados na modelagem. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.....25

Fig. 2. Distribuição potencial climática projetada para 2040 sob o cenário SSP2-4.5 (emissões intermediárias). As áreas em vermelho indicam distribuição potencial adequada. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*..... 26

Fig. 3. Distribuição potencial climática projetada para 2040 sob o cenário SSP5 8.5 (emissões extremas). As áreas em vermelho indicam distribuição potencial adequada projetada. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.....27

Fig. 4. Ganhos e perdas na área de distribuição potencial projetada para 2040 sob o cenário climático SSP2-4.5 (emissões intermediárias), em comparação ao presente. Áreas em azul indicam perda de adequabilidade e áreas em amarelo indicam ganho de adequabilidade; o cinza representa demais áreas. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*..... 28

Fig. 5. Ganhos e perdas na área de distribuição potencial projetada para 2040 sob o cenário climático SSP5 8.5 (emissões extremas), em comparação ao presente. Áreas em azul indicam perda de adequabilidade e áreas em amarelo indicam ganho de adequabilidade; o cinza representa demais áreas. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*..... 29

Fig. 6. Sobreposição de áreas de distribuição potencial entre *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* em 2040. Os mapas mostram, para cada célula, o número de espécies que apresentam ganho de adequabilidade em relação ao presente. Valores 1, 2 e 3 indicam ganho de adequabilidade para, respectivamente, uma,

duas ou três espécies em comum na mesma célula. Tonalidades mais escuras indicam maior sobreposição de ganho de área de distribuição potencial. A: emissões intermediárias SSP2-4.5; B: emissões extremas SSP5-8.5.....30

Fig. 7. Sobreposição de áreas de distribuição potencial entre *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* em 2040. Os mapas mostram, para cada célula, o número de espécies que apresentam perda de adequabilidade em relação ao presente. Valores 1, 2 e 3 indicam perda de adequabilidade para, respectivamente, uma, duas ou três espécies em comum na mesma célula. Tonalidades mais escuras indicam maior sobreposição de ganho de área de distribuição potencial. A: emissões intermediárias SSP2-4.5; B: emissões extremas SSP5-8.5.....30

Fig. 8. Áreas estáveis de adequabilidade climática. Em azul, células classificadas como estáveis por permanecerem adequadas no presente e nas projeções para 2040 sob SSP2-4.5 (emissões intermediárias) e SSP5-8.5 (emissões extremas). A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*..... 31

CAPÍTULO 2 –

Fig. 1. Occurrence records (black circles) and potential geographical distribution (highlighted areas) of *Zaprionus tuberculatus*. (A) South America, (B) Europe, (C) Vulnerable areas in Central America and North America, from the points of occurrence in South America, (D) Vulnerable areas in Central America and North America from collection points in Europe, (E) Overlapping potential distribution of propagules from both Europe and South America.....53

CAPÍTULO 3 –

(Não há figuras disponíveis no capítulo)

CAPÍTULO 4 –

Fig. 1. Curva de Lorenz da contribuição de hospedeiros para a produção de adultos de *D. nasuta*. O eixo X representa a fração acumulada de hospedeiros, isto é, a proporção de hospedeiros considerados até cada ponto da produção de adultos de *D. nasuta*, ordenados do menos ao mais produtivo, em escala de 0 a 1 (0% a 100%). O eixo Y representa a fração acumulada da produção, isto é, a proporção do total de adultos produzidos pelos hospedeiros somados até o ponto correspondente no eixo X, também em escala de 0 a 1. Linha contínua: distribuição observada contribuição de hospedeiros na abundância de *D. nasuta*.....88

Fig. 2. Relação entre biomassa do recurso (log do peso da espécie hospedeira em g) e (log) abundância de *Drosophila nasuta* em áreas urbanas do Distrito Federal (jun/2022–mar/2024).....89

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 –

Tabela 1. Repartição (%) da área potencialmente adequada no presente, por macrocategoria e subclasse de uso e cobertura da terra (MapBiomass), para quatro drosofilídeos invasores no Brasil (<i>Drosophila nasuta</i> , <i>D. suzukii</i> , <i>Zaprionus indianus</i> e <i>Z. tuberculatus</i>). Valores expressos em porcentagem por espécie.....	23
Tabela 2. Variação percentual da área potencialmente adequada entre o presente e 2040 (SSP2-4.5 e SSP5-8.5) para <i>Drosophila nasuta</i> , <i>D. suzukii</i> , <i>Zaprionus indianus</i> , <i>Z. tuberculatus</i> no Brasil: percentuais de perda e ganho e saldo líquido (Total).....	29
Tabela S1. Coordenadas geográficas utilizadas na construção dos modelos de distribuição de espécies para <i>Drosophila nasuta</i> , <i>Drosophila suzukii</i> , <i>Zaprionus indianus</i> e <i>Zaprionus tuberculatus</i>	101
Tabela S2. Valores de correlação de Pearson entre as 19 variáveis bioclimáticas utilizadas na modelagem de distribuição de espécies.....	108
Tabela S3. Valores de AUC.....	109

CAPÍTULO 2 –

Table 1. Potential distribution area of <i>Zaprionus tuberculatus</i> in American countries, from occurrences documented in South America.....	52
Table 2. Potential distribution area of <i>Zaprionus tuberculatus</i> in Europe, Central and North American countries, from occurrences documented in Europe.....	54
Table S1. Localities, geographical coordinates, and environments where <i>Zaprionus tuberculatus</i> was recorded in Europe.....	110
Table S2. Localities, geographical coordinates, and environments where <i>Zaprionus tuberculatus</i> was recorded in South America (Brazil)	111
Table S3. Area under the curve (AUC) test values.....	112

CAPÍTULO 3 –

O capítulo não possui materiais suplementares.

TABLE 1. <i>Zaprionus tuberculatus</i> hosts globally recorded in the literature, followed by the location of occurrence and confirmation that the resource was used as a breeding site.	70
--	----

TABLE 2. Breeding sites of <i>Zaprionus tuberculatus</i> in the Federal District of Brazil between January 2021 and March 2023.....	72
--	----

CAPÍTULO 4 –

Tabela 1. Hospedeiros de <i>Drosophila nasuta</i> no Distrito Federal do Brasil, com base em dados coletados entre junho de 2022 a março de 2024.....	87
--	----

Tabela S1. Associação entre biomassa do hospedeiro e abundância de <i>Drosophila nasuta</i> por lote/espécie. Inclui coeficientes de correlação de Pearson (r) e Spearman (ρ) e parâmetros da regressão OLS em escala log–log (β e R^2), com valores de p e tamanho amostral (n).....	113
---	-----

Tabela S2. Abundância de <i>D. nasuta</i> por quartis de biomassa do hospedeiro (Q1–Q4). Apresenta, para cada quartil do peso total por espécie, o número de espécies (N), a mediana da abundância de <i>D. nasuta</i> de e o intervalo interquartil (Q1–Q3); Q1 corresponde aos 25% com menor biomassa e Q4 aos 25% com maior biomassa.....	113
---	-----

Tabela S3. Comparação não paramétrica entre extremos de biomassa (Q1 vs. Q4). Mostra o resultado do teste de Mann–Whitney unilateral ($Q1 < Q4$) aplicado à abundância de <i>D. nasuta</i> , com a estatística U e o valor de p	113
--	-----

ABREVIATURAS E SIGLAS

AUC – *Area under the curve*

BAM – *Biotic-Abiotic-Movement*

BIO01 – Temperatura média anual

BIO02 – Amplitude média diária

BIO07 – Amplitude anual de temperatura

BIO12 – Precipitação anual

BIO14 – Precipitação do mês mais seco

BIO15 – Sazonalidade da precipitação

CABI – *Center for Agriculture and Bioscience*

CEASA – Central de Abastecimento do Distrito Federal

CMIP6 – *Coupled Model Intercomparison Project Phase 6*

DF – Distrito Federal

Ensemble – Modelo médio

EPPO – *European and Mediterranean Plant Protection Organization*

FAO – *Food and Agriculture Organization of the United Nations.*

FC – *Feature Classes*

GCMs – *General Circulation Models*

IPBES – *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.*

MaxEnt – *Maximum Entropy*

RM – *Regularization Multiplier*

SDMs – Modelos de Distribuição de Espécies

SSP – *Shared Socioeconomic Pathways*

USDA – *United States Department of Agriculture.*

RESUMO GERAL

O nicho ecológico, entendido como um hipervolume n dimensional de condições, recursos e interações, estrutura as respostas das espécies ao ambiente. Com a globalização e o transporte intensificados, as barreiras à dispersão diminuem, as áreas de ocorrência se expandem e as invasões se tornam mais prováveis, com efeitos negativos sobre ecossistemas, biodiversidade, economia e saúde. À medida que espécies se deslocam além de suas áreas nativas, a correspondência entre suas exigências de nicho e as novas condições ambientais torna-se determinante para seu sucesso. Nesse contexto, os drosofilídeos são modelos informativos, pois embora usem recursos de forma restrita em áreas nativas, diversas espécies tiveram sucesso e colonizaram novos ambientes ao ajustar seus nichos nas regiões invadidas. Esta tese integra dimensões climáticas e de recursos para compreender e antecipar o sucesso de drosofilídeos invasores. No Capítulo 1, mapeamos no Brasil a distribuição potencial atual de *Drosophila suzukii*, *D. nasuta*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus*, projetamos para 2040 para os cenários SSP2 4.5 e SSP5 8.5, quantificamos a adequabilidade por vegetação natural, agricultura e áreas urbanas ou antrópicas, e comparamos ganho, perda, estabilidade e convergência espacial. Observamos que no presente *Z. indianus* é a espécie com distribuição mais abrangente, *D. suzukii* se concentra no Sul e em altitudes do Sudeste, *D. nasuta* predomina no Norte Nordeste e *Z. tuberculatus* no Sudeste Sul. A adequabilidade ocorre sobretudo em paisagens híbridas, com maiores proporções em vegetação nativa e agrícola, com baixa fração urbana. Para 2040, *D. suzukii* ganha área adequada sob SSP2 4.5 e perde sob SSP5 8.5, enquanto as demais contraem sua distribuição em ambos os cenários. Os ganhos se concentram em faixas mais altas e amenas do Sudeste-Sul e as perdas em interiores mais quentes, com maior fragmentação, convergência de perdas e maior estabilidade no Sudeste-Sul. No Capítulo 2, ampliamos a escala para todo continente americano estimamos a distribuição potencial de *Z. tuberculatus* na América Central e na América do Norte por meio de modelos de distribuição de espécies, considerando duas possíveis origens de propágulos, uma a partir da América do Sul e outra a partir da Europa. As predições convergiram para alta adequação em regiões amplamente frutícolas, incluindo países da América Central e estados norte-americanos com produção intensiva, como Flórida e Califórnia, o que sustenta a necessidade de vigilância e manejo antecipatórios. No Capítulo 3, abordamos a dimensão de recursos do nicho de *Z. tuberculatus* ao compilar globalmente e testar sua amplitude trófica, confirmando sítios de criação e caracterizando o espectro de hospedeiros que sustenta a reprodução em contextos invadidos. Identificamos 61 espécies de plantas pertencentes a 25 famílias como hospedeiras potenciais em todo o mundo, incluindo 23 novos registros, e observamos densidades elevadas em determinados frutos, além de coocorrência com outras pragas relevantes, como *Z. indianus* e *D. suzukii*, o que evidencia a complexidade das interações entre invasores e os possíveis efeitos cumulativos sobre sistemas produtivos. No Capítulo 4, examinamos como a oferta de frutos em áreas urbanas influencia o recrutamento de adultos de *D. nasuta*, identificando 22 hospedeiros que funcionam como sítios de criação, quantificando sua contribuição relativa e testando a relação entre biomassa do hospedeiro e produção de adultos. Os resultados revelaram forte concentração da produção em poucos recursos chave, com índice de Gini de 0,867, e uma relação positiva, porém sublinear entre biomassa e abundância, com elasticidade de 0,56, sugerindo retornos decrescentes e apontando estratégias de manejo baseadas em reduzir a base de recursos disponíveis e priorizar intervenções em hospedeiros chave. Em síntese, a tese demonstra, em um mesmo quadro analítico, as dimensões de nicho climático e de nicho de recursos, conectando mecanismos populacionais a padrões biogeográficos de espécies invasoras de drosofilídeos. Além disso, contribui para a biologia da invasão ao orientar avaliações de risco baseadas em traços e disponibilidade de recursos, com priorização de hospedeiros chave e diretrizes para detecção precoce em áreas onde clima favorável e oferta de substratos convergem. Por fim, ao combinar predições espaço temporais de adequabilidade com evidências empíricas de uso de hospedeiros e confirmação de sítios de criação, o trabalho fornece informações essenciais para vigilância, prevenção e manejo direcionado de drosofilídeos invasores em múltiplas escalas.

GENERAL ABSTRACT

The ecological niche, understood as an n-dimensional hypervolume of conditions, resources, and interactions, structures species' responses to the environment. With globalization and intensified transport, dispersal barriers decrease, ranges expand, and invasions become more likely, with negative effects on ecosystems, biodiversity, the economy, and human health. As species move beyond their native ranges, the match between their niche requirements and the new environmental conditions becomes a key determinant of their success. In this context, drosophilids are informative models because, although they use resources in a relatively restricted way in their native areas, several species have successfully colonized new environments by adjusting their niches in invaded regions. This thesis integrates climatic and resource dimensions to understand and anticipate the success of invasive drosophilids. In Chapter 1, we map, for Brazil, the current potential distribution of *Drosophila suzukii*, *D. nasuta*, *Zaprionus indianus*, and *Z. tuberculatus*, project to 2040 under scenarios SSP2-4.5 and SSP5-8.5, quantify suitability across native vegetation, agriculture, and urban or anthropogenic areas, and compare spatial gain, loss, stability, and convergence. We found that at present *Z. indianus* is the species with the broadest distribution, *D. suzukii* is concentrated in the South and higher elevations of the Southeast, *D. nasuta* predominates in the North–Northeast, and *Z. tuberculatus* in the Southeast–South. Suitability occurs mainly in hybrid landscapes, with higher proportions of native and agricultural vegetation and a low urban fraction. For 2040, *D. suzukii* gains suitable area under SSP2-4.5 and loses it under SSP5-8.5, whereas the other species contract their distributions under both scenarios. Gains are concentrated in cooler, higher-elevation bands of the Southeast–South, and losses in warmer interior regions, with greater fragmentation, convergence of losses, and higher stability in the Southeast–South. In Chapter 2, we expand the scale to the entire American continent and estimate the potential distribution of *Z. tuberculatus* in Central and North America using species distribution models, considering two possible propagule sources: one from South America and another from Europe. Predictions converged on high suitability in strongly fruit-producing regions, including Central American countries and U.S. states with intensive production such as Florida and California, supporting the need for anticipatory surveillance and management. In Chapter 3, we address the resource dimension of the niche of *Z. tuberculatus* by globally compiling and testing its trophic breadth, confirming breeding sites and characterizing the host spectrum that supports reproduction in invaded contexts. We identified 61 plant species belonging to 25 families as potential hosts worldwide, including 23 new records, and observed high densities in certain fruits, as well as co-occurrence with other relevant pests such as *Z. indianus* and *D. suzukii*. This highlights the complexity of interactions among invaders and the possible cumulative effects on production systems. In Chapter 4, we examine how fruit availability in urban areas influences the recruitment of adult *D. nasuta*, identifying 22 hosts that function as breeding sites, quantifying their relative contribution, and testing the relationship between host biomass and adult production. The results revealed a strong concentration of production in a few key resources, with a Gini index of 0.867, and a positive but sublinear relationship between biomass and abundance, with an elasticity of 0.56, suggesting diminishing returns and pointing to management strategies based on reducing the pool of available resources and prioritizing interventions on key hosts. In summary, the thesis demonstrates, within a single analytical framework, the dimensions of climatic niche and resource niche, linking population-level mechanisms to biogeographical patterns of invasive drosophilid species. In addition, it contributes to invasion biology by guiding risk assessment based on traits and resource availability, with prioritization of key hosts and guidelines for early detection in areas where favorable climate and substrate supply converge. Finally, by combining spatiotemporal predictions of suitability with empirical evidence of host use and confirmation of breeding sites, this work provides essential information for surveillance, prevention, and targeted management of invasive drosophilids across multiple scales.

ÍNDICE

AGRADECIMENTOS	
LISTA DE FIGURAS	
LISTA DE TABELAS	
LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS	
RESUMO GERAL	
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
Nicho ecológico	1
Invasões biológicas.....	3
Os drosofilídeos invasores no Brasil.....	4
REFERÊNCIAS.....	7
ESTRUTURA DA TESE	15
CAPÍTULO 1: Distribuição potencial e uso da terra por drosofilídeos (Insecta: Diptera) invasores no Brasil sob cenários climáticos e futuros.....	17
RESUMO.....	17
INTRODUÇÃO.....	18
MATERIAIS E MÉTODOS.....	20
Registros de espécies: compilação, validação e filtragem	20
Dados climáticos e modelagem de distribuição	21
Mudança na distribuição: ganho, perda, estabilidade e sobreposição	22
Uso e cobertura da terra na área de distribuição potencial	23
RESULTADOS.....	24
DISCUSSÃO.....	32
Padrões atuais de distribuição	32
Uso e cobertura da terra	33
Projeções para 2040: assimetrias de ganho e perda	34
Áreas de estabilidade	36
Síntese operacional e implicações.....	37
REFERÊNCIAS.....	38

CAPÍTULO 2: Assessing the potential spread of <i>Zaprionus tuberculatus</i> (Diptera: Drosophilidae) in the Americas: insights for proactive management and agricultural protection.....	46
ABSTRACT.....	47
INTRODUCTION.....	47
MATERIAL AND METHODS.....	49
RESULTS.....	51
DISCUSSION.....	55
REFERENCES.....	59
CAPÍTULO 3: <i>Zaprionus tuberculatus</i> (Diptera, Drosophilidae): a generalist species that deserves attention.....	65
ABSTRACT.....	66
INTRODUCTION.....	66
MATERIALS AND METHODS.....	68
RESULTS.....	69
DISCUSSION.....	73
REFERENCES.....	76
CAPÍTULO 4: Frutos urbanos como recursos para a sustentação de <i>Drosophila nasuta</i> (Diptera: Drosophilidae), uma espécie de mosca invasora nos trópicos	81
RESUMO.....	81
INTRODUÇÃO.....	82
MATERIAIS E MÉTODOS	84
Área de estudo.....	84
Coleta e processamento dos dados.....	85
Métricas por hospedeiro e relação biomassa-abundância.....	85
RESULTADOS.....	88
DISCUSSÃO.....	89
REFERÊNCIAS.....	92
CONCLUSÕES GERAIS.....	98
MATERIAIS SUPLEMENTARES.....	101

INTRODUÇÃO GERAL

Nicho ecológico

O conceito de nicho ecológico é fundamental na ecologia por esclarecer como espécies interagem com o ambiente e quais fatores sustentam sua ocorrência e persistência (Chase et al., 2014, 2019). Ao longo do tempo, o termo "nicho" recebeu diferentes ênfases e aplicações. Na tradição Grinnelliana (1917) o nicho corresponde ao conjunto de condições ambientais e recursos necessários à sobrevivência e reprodução de uma espécie em um local específico, enfatizando filtros abióticos e requisitos do ambiente (Grinnell, 1917). Já a perspectiva Eltoniana (1927) desloca o foco para as relações intra e interespecíficas (competição, predação, mutualismos e outras interações), que modulam o uso de recursos como alimento, abrigo e espaço, e, portanto, a persistência das populações (Chase & Leibold, 2009). A formulação Hutchinsoniana (1957) consolidou essas visões ao definir o nicho como um “hipervolume n-dimensional” no espaço ambiental, integrando condições, recursos e interações sob as quais a população apresenta taxa de crescimento intrínseco não-negativa ($r \geq 0$), isto é, pode se manter ou crescer (Blonder et al., 2018). Em outras palavras, o nicho não é um único atributo, mas um conjunto articulado de dimensões que descreve como uma espécie se mantém em seu ambiente.

Dentro do arcabouço proposto por Hutchinson distinguem-se os conceitos de nicho fundamental e nicho realizado (Hutchinson, 1957; 1978; Schoener, 1968; Blonder et al., 2018). O nicho fundamental representa a faixa potencial de condições ambientais (e.g, tolerâncias fisiológicas a clima, necessidades de habitat e recursos) compatíveis com a existência e a reprodução, assumindo ausência de limitações bióticas. O nicho realizado é o subconjunto efetivamente ocupado, após a ação de restrições impostas por interações bióticas (e.g competição, predação, parasitismo, mutualismos), história evolutiva e acessibilidade espacial (Futuyma & Moreno, 1988). Essas interações podem limitar o uso de certos recursos ou restringir a capacidade de sobrevivência e reprodução em determinadas condições ambientais. As definições de nicho fundamental e nicho realizado auxiliaram no entendimento do nicho das espécies e embasaram aprimoramentos no conceito de nicho ecológico (Colwell et al., 2009).

Buscando integrar dimensões abióticas, bióticas e históricas, Soberón e Peterson propuseram o diagrama BAM (*Biotic-Abiotic-Movement*), no qual a distribuição

geográfica de uma espécie resulta da interseção entre três conjuntos : A, o conjunto de condições abióticas adequadas; B, o conjunto de interações bióticas compatíveis (por exemplo, recursos, competidores, inimigos naturais e mutualistas); e M, a área geográfica acessível à espécie dado o seu histórico de dispersão e barreiras à movimentação (Figura 1) (Soberón & Peterson, 2005). A presença em um ponto do espaço só é possível onde A, B e M se sobrepõem. A inclusão explícita de M evidencia que a ocorrência atual de uma espécie depende não apenas de clima e recursos, mas também da oportunidade histórica de chegada e estabelecimento.

Em um mundo cada vez mais conectado, a globalização e o transporte reduzem barreiras históricas à dispersão, ampliam M e aumentam o contato entre espécies e ambientes antes desconectados, o que oferece o pano de fundo para a intensificação contemporânea das invasões biológicas. Nessa moldura, os modelos de distribuição de espécies estimam a porção A e, de forma indireta, parte de B a partir de dados de ocorrência e preditores ambientais, aproximando o nicho realizado por meio de funções de adequabilidade ambiental (Araújo & Guisan, 2006; Elith & Leathwick, 2009; Peterson et al., 2011). Em geral, modelos correlativos como MaxEnt e sua implementação em maxnet assumem que, no recorte de estudo, (isto é, ocuparam a maior parte das áreas climaticamente adequadas), que o nicho é aproximadamente conservado nas escalas analisadas e que a amostragem é representativa dentro de uma área de acessibilidade definida. Sob essas premissas, é possível projetar adequabilidade no espaço e no tempo e, no contexto de invasões, identificar janelas climáticas permissivas, priorizar vigilância e prevenção, antecipar mudanças sob diferentes cenários climáticos e interpretar discrepâncias entre adequabilidade prevista e presença observada à luz de variações em M, como novas rotas de transporte e vetores (Elith et al., 2010; Barve et al., 2011; Owens et al., 2013).

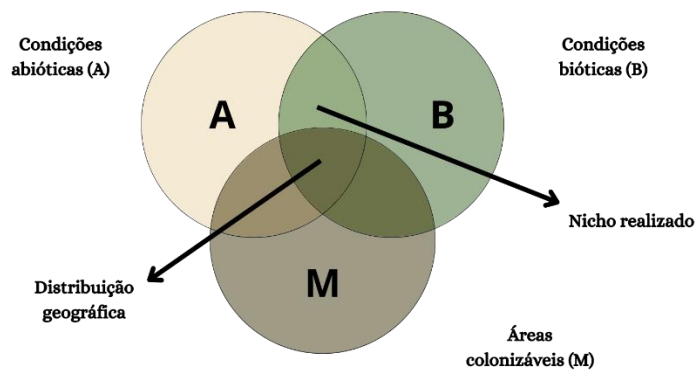


Figura 1. Diagrama BAM (*Biotic-Abiotic-Movement*) representando a distribuição geográfica de uma espécie como a interseção entre o conjunto de condições abióticas adequadas (A), o conjunto de interações bióticas compatíveis (B) e a área geográfica acessível dado o histórico de dispersão (M).

Invasões biológicas

As invasões biológicas ocorrem quando espécies são transportadas e introduzidas além de suas áreas naturais por ações humanas, intencionais ou não, podendo se estabelecer e se dispersar nas regiões invadidas (Elton, 1958; IPBES, 2023). Em consonância com a *Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services* - IPBES (2023), espécies introduzidas são chamadas de exóticas, e o subconjunto que se estabelece, se espalha e causa impactos negativos sobre a biodiversidade e os ecossistemas é classificado como exótico invasor. Esse processo é composto por etapas relacionadas: transporte e introdução por vias acidentais no comércio e na logística ou por vias intencionais como cultivos, mercado de pets e ornamentais; estabelecimento, quando populações viáveis persistem sob condições locais; e propagação, quando a espécie se dispersa naturalmente ou com assistência, muitas vezes com taxas de crescimento e ocupação superiores às das nativas. O impacto torna-se evidente quando a espécie passa a afetar negativamente o ecossistema, com queda de biodiversidade, alterações em ciclos de nutrientes, degradação de habitats, competição com nativas, disseminação de doenças e prejuízos agrícolas (Williamson, 1996; Simberloff, 2006; Bradley et al., 2019). Múltiplos caminhos e introduções repetidas elevam a probabilidade de sucesso invasor e ampliam a escala e a severidade dos impactos.

As invasões são uma causa importante de perda de biodiversidade e impulsionam a homogeneização biótica, isto é, o aumento da semelhança entre comunidades pela dominância de poucas espécies amplamente distribuídas (McKinney & Lockwood, 1999; McKinney, 2006). Esse processo vai além da simples substituição de nativas por exóticas e inclui a redução da diversidade beta ao longo do tempo, por vezes sem queda consistente da diversidade alfa local (Olden & Rooney, 2006). Invasores prosperam por mecanismos como liberação de inimigos naturais, alta pressão de propágulos associada a redes de transporte e mudanças no uso da terra que simplificam habitats e abrem oportunidades ecológicas (Keane & Crawley, 2002; Lockwood et al., 2005; Hulme, 2009; McKinney, 2006). Como resultado, a composição das comunidades se altera e funções ecossistêmicas como polinização, controle de pragas e ciclagem de nutrientes podem ser afetadas, favorecendo padrões taxonômicos, funcionais e filogenéticos mais uniformes (Olden, 2006; Knop, 2016).

Em contextos urbanos e agrícolas, esses efeitos tendem a se intensificar porque esses ambientes oferecem aporte contínuo de recursos (e.g por exemplo, cultivos irrigados, frutos disponíveis por longos períodos, resíduos orgânicos e estruturas artificiais que funcionam como abrigo e sítios de reprodução) reduzindo a sazonalidade de alimento e abrigo para espécies invasoras. Além disso, cidades e áreas agrícolas apresentam maior conectividade por meio de rodovias, ferrovias, portos, aeroportos e fluxos comerciais frequentes, que funcionam como corredores de dispersão e pontos de entrada repetidos, aumentando a pressão de propágulos e a probabilidade de estabelecimento e reintroduções. Em linha com a IPBES (2023), mapear vias de introdução, identificar contextos de risco e priorizar prevenção, detecção precoce, resposta rápida e manejo integrado é essencial para reduzir a homogeneização e manter a diversidade beta e funções ecológicas únicas.

Os drosofilídeos invasores no Brasil

A família Drosophilidae reúne mais de 4.700 espécies distribuídas em cerca 80 gêneros em todo o mundo, com *Drosophila* como o gênero mais rico em termos de número de espécies (TaxoDros, 2025). São moscas pequenas (1–6 mm), em geral amareladas a negras, com padrões variáveis de manchas e listras no tórax e abdômen; as asas costumam ser hialinas, embora algumas espécies exibam escurecimentos parciais (Wheeler, 1981, 1987). Ecologicamente, desempenham papéis centrais na ciclagem de nutrientes e na sucessão microbiana, pois ao explorar frutos e tecidos em decomposição

transportam e dispersam microrganismos decompositores aderidos ao corpo (Markow & O'Grady, 2006). Há ainda evidências de contribuição para a polinização em alguns sistemas (Stökl et al., 2010) e de efeitos indiretos no controle de pragas (Culik & Ventura, 2009).

A diversidade de estratégias de uso de nicho ajuda a explicar o sucesso do grupo. Drosófilas ajustam comportamento e fisiologia para lidar com o clima, buscando microrefúgios, modulando a atividade diária e evoluindo resistência à dessecação, e exploram uma ampla gama de recursos para alimentação e oviposição, de frutos em fermentação a cogumelos, flores, cactos e até excrementos Pipkin, 1966; Carson, 1971; Carson & Okada, 1980; Courtney et al., 1990; Nevo et al., 1998; Newby & Etges, 1998; Markow & O'Grady, 2006; Soto et al., 2007; Stensmyr & Hansson, 2007; Mitsui, 2010. Algumas espécies conseguem perfurar ou aproveitar frutos ainda na planta, como *D. suzukii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*, o que amplia o espectro de hospedeiros e a janela temporal de uso do recurso (Vilela, 1999; Walsh et al., 2011; Andreatza et al., 2017; Lee et al., 2015; Viana et al., 2024). Em geral, invasoras apresentam maior valor adaptativo em ambientes variados e frente a múltiplos recursos (Valadão et al., 2019).

Na região Neotropical, pelo menos 14 espécies exóticas invasoras de drosofilídeos já foram registradas (Yuzuki & Tidon, 2020; Cavalcanti et al., 2022). Em ambientes naturais e antrópicos, elas reconfiguram comunidades nativas ao deslocar nichos, aumentar a semelhança entre locais e promover homogeneização biótica quando poucas espécies passam a dominar extensas áreas. Além dos efeitos ecológicos, alguns invasores geram perdas econômicas expressivas, como *Drosophila suzukii* e *Zaprionus indianus*, que depreciam cultivos e elevam perdas pós-colheita (Andreatza et al., 2017; Roque et al., 2017). Esses impactos podem ser intensificados por interações facilitadoras entre invasoras, como os danos provocados por *D. suzukii* que liberam voláteis capazes de atrair outros drosofilídeos (Hauser, 2011; Abraham et al., 2015). Nas últimas três décadas quatro espécies têm se destacado por invadir a região Neotropical, expandir rapidamente suas distribuições e causar danos às comunidades locais, o que tem despertado atenção particular para seus riscos potenciais. Nos parágrafos seguintes, detalhamos a dinâmica de *D. suzukii*, *D. nasuta*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*, suas rotas de expansão e principais impactos.

Drosophila suzukii, nativa da Ásia e conhecida como mosca da asa manchada, é hoje uma praga global de pequenos frutos, com expansão documentada pela Europa,

Américas, África e Oceania desde o fim dos anos 2000 (Hauser et al., 2009; Van Timmeren & Isaacs, 2014; Steck et al., 2015; Santos et al., 2017; Boughdad et al., 2020; Kwadha et al., 2021. EPPO, 2023). Atualmente, no Brasil, está amplamente distribuída principalmente na Mata Atlântica e no Cerrado das regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste, com registros em áreas de clima subtropical e temperado. Polífaga, utiliza ao menos 64 espécies vegetais de 25 famílias botânicas na região Neotropical, majoritariamente exóticas (Calabria et al., 2012; Garcia et al., 2022). Em pequenas frutas, como amora-preta e morango, índices de infestação natural de 30–65% dos frutos já foram registrados em cultivos do sul do Brasil, evidenciando elevado potencial de prejuízo para a fruticultura de clima temperado (Bernardi et al., 2016; Wollmann et al., 2020). Ocorre tanto em ambientes naturais quanto urbanos e agrícolas, sendo mais comum e abundante em áreas de cultivo comercial (Garcia et al., 2022).

Drosophila nasuta, nativa da Ásia, colonizou a África, ilhas do Índico e do Pacífico e, mais recentemente, a América do Sul, onde vem aumentando em abundância no Cerrado, na Mata Atlântica e na Caatinga, inclusive em mercados de frutos e áreas cultivadas (Kitagawa et al., 1982; Asquith & Messing, 1992; Cariou et al., 2008; David et al., 2014; Vilela & Goñi, 2015; Leão et al., 2017; Silva et al., 2020; Montes et al., 2021; Ribeiro et al., 2023; Viana et al., 2023). Os primeiros registros no Brasil datam de 2013 (Vilela & Goñi, 2015) e, em cerca de uma década de invasão, a espécie passou a ocupar mais da metade do território brasileiro, com expansão documentada para os biomas Amazônia, Caatinga, Pantanal e Mata Atlântica, além do Cerrado (Martins et al., 2023; Medeiros et al., 2022). Em levantamentos recentes, *D. nasuta* é registrada em ambientes naturais e antrópicos, incluindo fragmentos de vegetação nativa, áreas agrícolas e zonas urbanas, com aumento expressivo da abundância relativa em séries de monitoramento – por exemplo, aumento de até cinco vezes na Amazônia em relação a amostragens anteriores (Medeiros et al., 2022). Polífaga, já foi registrada em ao menos 27 espécies vegetais no Brasil, conforme detalhado no Capítulo 4 desta tese, e, por combinar crescimento rápido, alto potencial de dispersão e uso amplo de recursos, é considerada uma invasora com grande capacidade de dominar comunidades locais (Silva et al., 2020; Martins et al., 2023; Santos et al., 2024).

Zaprionus indianus, originária da região Afrotropical, foi registrada pela primeira vez no Brasil em 1999, em pomares de figo no Estado de São Paulo, e rapidamente se espalhou por grande parte do país (Vilela, 1999; Nava et al., 2007; Tidon et al., 2003).

Desde então, foi detectada em praticamente todos os principais biomas brasileiros, incluindo Mata Atlântica, Cerrado, Caatinga, Amazônia, Pantanal e Pampa, em ambientes naturais, rurais e urbanos (Silva et al., 2005; Leão & Tidon, 2004). É uma colonizadora bem-sucedida e praga primária de figos no Brasil, capaz de infestar frutos ainda na planta, tornando-os impróprios para consumo. Em algumas regiões produtoras, *Z. indianus* foi responsável por perdas de 40–50% da produção de figos destinados ao mercado in natura (Vilela et al., 2000; Gomes et al., 2003; Roque et al., 2017). Além de figos, é marcadamente polífaga, usando mais de 50 espécies vegetais em pelo menos 25 famílias (Valadão et al., 2019; Ribeiro et al., 2023), o que favorece invasão rápida e impactos ecológicos e econômicos em diferentes sistemas de produção de frutas..

Zaprionus tuberculatus, nativa da região Afrotropical e de ilhas do Oceano Índico, expandiu-se para o norte da África, Europa e Ásia Ocidental e, recentemente, para a América do Sul (Yassin, 2008; Yassin & David, 2010; Patlar et al., 2012; Raspi et al., 2014; Chireceanu et al., 2015; Kamel et al., 2020; Cavalcanti et al., 2022; Mateus & Machado, 2022; Montes & Vilela, 2022; Faria & Bitner Mathé, 2023). No Brasil, foi registrada pela primeira vez em 2020, em parques urbanos do Distrito Federal, e, desde então, vem sendo detectada em novos estados e biomas, incluindo áreas de Mata Atlântica, Cerrado e Amazônia, o que indica rápida expansão geográfica (Cavalcanti et al., 2022; Viana et al., 2025). Já ocorre abundantemente em áreas naturais e antropizadas e apresenta trajetória de aumento em abundância quanto (Cavalcanti et al., 2025). Se trata de uma espécie generalista que utiliza ao menos 61 espécies vegetais como hospedeiras, em 25 famílias botânicas, com confirmação de sítios de criação em frutos cultivados e nativos, com imersão confirmada em frutos ainda presos a planta como Acerola e Pitanga (Viana et al., 2024).

REFERÊNCIAS

- Abraham, J., Zhang, A., Angeli, S., Abubeker, S., Michel, C., Feng, Y., & Rodriguez-Saona, C. (2015). Behavioral and antennal responses of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to volatiles from fruit extracts. *Environmental Entomology*, 44(2), 356–367.
- Andreazza, F., Bernardi, D., dos Santos, R. S. S., Garcia, F. R. M., Oliveira, E. E., Botton, M., & Nava, D. E. (2017). *Drosophila suzukii* in southern Neotropical region: Current status and future perspectives. *Neotropical Entomology*, 46, 591–605.

- Araújo, M. B., & Guisan, A. (2006). Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33(10), 1677–1688.
- Asquith, A., & Messing, R. H. (1992). Attraction of Hawaiian ground litter invertebrates to protein hydrolysate bait. *Environmental Entomology*, 21(5), 1022–1028.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., ... & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810–1819.
- Blonder, B. (2018). Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. *Ecography*, 41(9), 1441–1455.
- Boughdad, A., Haddi, K., El Bouazzati, A., Nassiri, A., Tahiri, A., El Anbri, C., ... & Biondi, A. (2021). First record of the invasive spotted wing *Drosophila* infesting berry crops in Africa. *Journal of Pest Science*, 94, 261–271.
- Bradley, B. A., Laginhas, B. B., Whitlock, R., Allen, J. M., Bates, A. E., Bernatchez, G., ... & Sorte, C. J. (2019). Disentangling the abundance–impact relationship for invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(20), 9919–9924.
- Calabria, G., Máca, J., Bächli, G., Serra, L., & Pascual, M. (2012). First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, 136(1–2), 139–147.
- Cariou, M. L., Lachaise, D., Gerlach, J., Matyot, P., Montchamp, C., Legrand, D., & McEvey, S. F. (2008). *Drosophilidae* of Seychelles: Biogeography, ecology and conservation status. *Phelsuma*, 16, 19–30.
- Carson, H. L. (1971). The ecology of *Drosophila* breeding sites. The Harold L. Lyon Arboretum Lecture, University of Hawaii, 2, 1–27.
- Carson, H. L., & Okada, T. (1980). *Drosophilidae* associated with flowers in Papua New Guinea. I. *Colocasia esculenta*. *Kontyû*, 48, 15–29.
- Castrezana, S. (2007). New records of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in North America and a key to identify some *Zaprionus* species deposited in the *Drosophila* Tucson Stock Center. *Drosophila Information Service*, 90, 34–36.
- Cavalcanti, F. A., Ribeiro, L. B., Marins, G., Tonelli, G. S., Bão, S. N., Yassin, A., & Tidon, R. (2022). Geographic expansion of an invasive fly: First record of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas. *Annals of the Entomological Society of America*, 115(3), 267–274.
- Cavalcanti, F. A. G. S., Viana, J. P. C., Viana, M. C., Santos, R. A. R., & Tidon, R. (2025). Beta diversity of drosophilid flies (Insecta: Diptera) between ecological reserves and urban parks is mediated by turnover. *Urban Ecosystems*, 28(3), 1-10.

- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2009). *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2019). *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chireceanu, C., Teodoru, A., & Chiriloaie, A. (2015). The first detection of fruit fly *Zaprionus tuberculatus* Malloch (Diptera: Drosophilidae) in the eastern part of Europe (Romania). *Analele Universității din Craiova – Biologie, Horticultură, Tehnologia Prelucrării Produselor Agricole, Ingineria Mediului*, 20, 377–382.
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Suppl. 2), 19651–19658.
- Courtney, S. P., Kibota, T. T., & Singleton, T. A. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 20, pp. 225–274). Academic Press.
- Culik, M. P., & Ventura, J. A. (2009). New species of *Rhinoleucophenga*, a potential predator of pineapple mealybugs. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44, 417–420.
- David, J. R., Yassin, A., Gidaszewski, N., & Debat, V. (2014). Drosophilids (Diptera) from Mayotte Island: An annotated list of species collected in 2013 and comments on the colonisation of Indian Ocean islands. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 50(3–4), 336–342.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697.
- Elith, J., Kearney, M., & Phillips, S. (2010). The art of modelling range-shifting species. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(4), 330–342.
- Elton, C. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. University of Chicago Press.
- Elton, C. S. (1927). *Animal ecology and evolution*. Chapman & Hall.
- European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO). (n.d.). *Drosophila suzukii*: Distribution. Retrieved June 10, 2025, from <https://gd.eppo.int/taxon/DROSSU/distribution>
- Faria, F. S., & Bitner-Mathé, B. C. (2023). Occurrence of *Zaprionus tuberculatus* on Southeastern Brazil coastal plain, in Rio de Janeiro. *Drosophila Information Service*, 106, 1–2.
- Futuyma, D. J., & Moreno, G. (1988). The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 207–233.
- Garcia, F. R. M., Lasa, R., Funes, C. F., & Buzzetti, K. (2022). *Drosophila suzukii* management in Latin America: Current status and perspectives. *Journal of Economic Entomology*, 115(4), 1008–1023.

- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *The Auk*, 34(4), 427–433.
- Hauser, M. (2011). A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Management Science*, 67(11), 1352–1357.
- Hauser, M., Gaimari, S., & Damus, M. (2009). *Drosophila suzukii* new to North America. *Fly Times*, 43, 12–15.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson, G. E. (1978). *Introduction to population ecology*. Yale University Press.
- Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). (2023). Summary for policymakers of the thematic assessment report on invasive alien species and their control. IPBES Secretariat
- Kamel, M. B. H., Cheik, Z. B., Zouari, S., Mdellel, L., & Balm, V. (2020). First report of *Zaprionus indianus* and *Z. tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in Tunisia. *EPPO Bulletin*, 50(2), 307–310.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164–170.
- Kitagawa, O., Wakahama, K. I., Fuyama, Y., Shimada, Y., Takanashi, E., Hatsumi, M., ... & Mita, Y. (1982). Genetic studies of the *Drosophila nasuta* subgroup, with notes on distribution and morphology. *The Japanese Journal of Genetics*, 57(2), 113–141.
- Knop, E. (2016). Biotic homogenization of three insect groups due to urbanization. *Global Change Biology*, 22(1), 228–236.
- Kwadha, C. A., Okwaro, L. A., Kleman, I., Rehmann, G., Revadi, S., Ndlela, S., ... & Becher, P. G. (2021). Detection of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, in continental sub-Saharan Africa. *Journal of Pest Science*, 94(2), 251–259.
- Lavagnino, N. J., Carreira, V. P., Mensch, J., Hasson, E., & Fanara, J. J. (2008). Geographic distribution and hosts of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in north-eastern Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67(1–2), 189–192.
- Leão, B., Roque, F., Deus, P., & Tidon, R. (2017). What happens when exotic species arrive in a new area? The case of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. *Drosophila Information Service*, 100, 65–69.
- Lee, J. C., Dreves, A. J., Cave, A. M., Kawai, S., Isaacs, R., Miller, J. C., & Van Timmeren, S. (2015). Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by

- Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 108, 117–129.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 223–228.
- Markow, T. A., & O’Grady, P. (2008). Reproductive ecology of *Drosophila*. *Functional Ecology*, 22, 747–759.
- Mateus, R. P., & Machado, L. P. B. (2022). Survey of Drosophilidae fauna in an interior Atlantic Forest fragment in southeastern Brazil reveals the occurrence of the invasive *Zaprionus tuberculatus*. *Drosophila Information Service*, 105, 53–56.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247–260.
- McKinney, M. L., & Lockwood, J. L. (1999). Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(11), 450–453.
- Mitsui, H., Beppu, K., & Kimura, M. T. (2010). Seasonal life cycles and resource uses of flower- and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan. *Entomological Science*, 13(1), 60–67.
- Montes, L. F., & Vilela, C. R. (2022). *Zaprionus tuberculatus* was collected in the metropolitan region of São Paulo, state of São Paulo, Brazil. *Drosophila Information Service*, 105, 56–58.
- Montes, M. A., Neves, C. H. C. B., Ferreira, A. F., dos Santos, M. D. F. S., Quintas, J. I. F. P., Manetta, G. D. Â., ... & Garcia, A. C. L. (2021). Invasion and spreading of *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in the Caatinga biome, Brazil. *Neotropical Entomology*, 50, 571–578.
- Nevo, E., Rashkovetsky, E., Pavlicek, T., & Korol, A. (1998). A complex adaptive syndrome in *Drosophila* caused by microclimatic contrasts. *Heredity*, 80, 9–16.
- Newby, B. D., & Etges, W. J. (1998). Host preference among populations of *Drosophila mojavensis* (Diptera: Drosophilidae) that use different host cacti. *Journal of Insect Behavior*, 11(5), 691.
- Olden, J. D. (2006). Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography*, 33(12), 2027–2039.
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113–120.
- Owens, H. L., Campbell, L. P., Dornak, L. L., Saupe, E. E., Barve, N., Soberón, J., ... & Peterson, A. T. (2013). Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. *Ecological Modelling*, 263, 10–18.

- Parkash, R., & Yadav, J. P. (1993). Geographical clinal variation at seven esterase-coding loci in Indian populations of *Zaprionus indianus*. *Hereditas*, 119(2), 161–170.
- Patlar, B., Koç, B., Yilmaz, M., & Özsoy Acarol, E. D. (2012). First records of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) from the Mediterranean Region, Turkey. *Drosophila Information Service*, 95, 94–96.
- Peterson, A. T., Soberón, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Araújo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions*. Princeton University Press.
- Pipkin, S. B., Rodriguez, R. L., & Leon, J. (1966). Plant host specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *The American Naturalist*, 100(911), 135–156.
- Raspi, A., Grassi, A., & Benelli, G. (2014). *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae): First records from the European mainland. *Bulletin of Insectology*, 67, 157–160.
- Renkema, J. M., Miller, M., Fraser, H., Légaré, J. P., & Hallett, R. H. (2013). First records of *Zaprionus indianus* Gupta (Diptera: Drosophilidae) from commercial fruit fields in Ontario and Quebec, Canada. *The Journal of the Entomological Society of Ontario*, 144.
- Ribeiro, L. B., Proença, C. E. B., & Tidon, R. (2023). Host preferences shown by drosophilids (Diptera) in a commercial fruit and vegetable distribution center follow the wild Neotropical pattern. *Insects*, 14(4), 375.
- Roque, F., Matavelli, C., Lopes, P. H. S., Machida, W. S., Von Zuben, C. J., & Tidon, R. (2017). Brazilian fig plantations are dominated by widely distributed drosophilid species (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 110(6), 521–527.
- Santos, L. A., Mendes, M. F., Krüger, A. P., Blauth, M. L., Gottschalk, M. S., & Garcia, F. R. M. (2017). Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae). *PLOS ONE*, 12, 1–13.
- Schoener, T. W. (1968). The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49(4), 704–726.
- Silva, D. G., Schmitz, H. J., de Medeiros, H. F., Rohde, C., Montes, M. A., & Garcia, A. C. L. (2020). Geographic expansion and dominance of the invading species *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 24, 525–534.
- Simberloff, D. (2006). Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters*, 9(8), 912–919.
- Soberón, J. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1–10.

- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123.
- Soberon, J., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas.
- Soto, I. M., Manfrin, M. H., Sene, F. M., & Hasson, E. (2007). Viability and developmental time in cactophilic *Drosophila gouveai* and *Drosophila antonietae* (Diptera: Drosophilidae) are dependent on the cactus host. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(4), 490–496.
- Steck, G. J., Dixon, W., & Dean, D. (2015). Spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), a fruit pest new to North America. *Pest Alerts*, 1–3.
- Stensmyr, M. C., & Hansson, B. S. (2007). Flies' lives on a crab. *Current Biology*, 17(17), R743–R746.
- Stökl, J., Strutz, A., Dafni, A., Svatos, A., Doubsky, J., Knaden, M., ... & Stensmyr, M. C. (2010). A deceptive pollination system targeting drosophilids through olfactory mimicry of yeast. *Current Biology*, 20(20), 1846–1852.
- TaxoDros. (n.d.). The Database on Taxonomy of Drosophilidae (v.1.04). Retrieved June 10, 2025, from <https://www.taxodros.uzh.ch/search/class.php>
- Valadão, H., Proença, C. E., Kuhlmann, M. P., Harris, S. A., & Tidon, R. (2019). Fruit-breeding drosophilids (Diptera) in the Neotropics: Playing the field and specialising in generalism? *Ecological Entomology*, 44, 721–737.
- Van der Linde, K., Steck, G. J., Hibbard, K., Birdsley, J. S., Alonso, L. M., & Houle, D. (2006). First records of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae), a pest species on commercial fruits from Panama and the United States of America. *Florida Entomologist*, 89(3), 402–404.
- Van Timmeren, S., & Isaacs, R. (2014). *Drosophila suzukii* in Michigan vineyards, and the first report of *Zaprionus indianus* from this region. *Journal of Applied Entomology*, 138(7), 519–527.
- Viana, J. P. C., Lopes-da-Silva, M., Viana, M. C., & Tidon, R. (2023). Establishment and expansion scenario of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Central Brazil. *Neotropical Entomology*, 52(6), 975-985.
- Viana, J. P. C., Ribeiro, L. B., Cavalcanti, F. A. G. S., & Tidon, R. (2024). *Zaprionus tuberculatus* (Diptera, Drosophilidae): A generalist species that deserves attention. *Journal of Applied Entomology*, 148(9), 1114–1120.
- Viana, J. P. C., Viana, M. C., Cavalcanti, F. A. G. S., Mateus, R. P., Bitner-Mathé, B. C., Garcia, F. R. M., ... & Tidon, R. (2025). Assessing the potential spread of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas: insights for proactive management and agricultural protection. *Journal of Economic Entomology*, 118(1), 195-202.

- Vilela, C. R., & Goñi, B. (2015). Is *Drosophila nasuta* Lamb (Diptera, Drosophilidae) currently reaching the status of a cosmopolitan species? *Revista Brasileira de Entomologia*, 59, 346–350.
- Vilela, C. R. (1999). Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical Region? *Drosophila Information Service*, 82, 37–38.
- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., ... & Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7.
- Wheeler, M. R. (1981). The Drosophilidae: A taxonomic overview. In M. Ashburner, H. L. Carson, & J. N. Thompson (Eds.), *The genetics and biology of Drosophila* (Vol. 3, pp. 1–97). Academic Press.
- Wheeler, M. R. (1987). Drosophilidae. In J. F. McAlpine (Ed.), *Manual of Nearctic Diptera* (Vol. 2, pp. 1011–1018). Canadian Government Publishing Centre.
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. Springer.
- Yassin, A., & David, J. R. (2010). Revision of the Afrotropical species of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae), with descriptions of two new species and notes on internal reproductive structures and immature stages. *ZooKeys*, (51), 33–72.
- Yassin, A., Araripe, L. O., Capy, P., Da Lage, J. L., Klaczko, L. B., Maisonhaute, C., ... & David, J. R. (2008). Grafting the molecular phylogenetic tree with morphological branches to reconstruct the evolutionary history of the genus *Zaprionus* (Diptera: Drosophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(3), 903–915.
- Yuzuki, K., & Tidon, R. (2020). Identification key for drosophilid species (Diptera, Drosophilidae) exotic to the Neotropical Region and occurring in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 64, e2019100.

ESTRUTURA DA TESE

Esta tese foi organizada em quatro capítulos autônomos, pensados como manuscritos publicáveis que convergem para uma mesma pergunta central: como condições do clima, uso de terra e recursos alimentares e reprodutivos sustentam o sucesso de drosofilídeos invasores? Para manter cada capítulo objetivo e mais facilmente legível, detalhes metodológicos, parametrizações, testes de sensibilidade e resultados complementares (tabelas e figuras adicionais) ficaram reunidos no material suplementar ao final da tese.

CAPÍTULO 1 – Distribuição potencial e uso de diferentes classes da terra por quatro espécies invasoras de drosofilídeos (Insecta: Diptera). Modelamos a distribuição potencial atual de *Drosophila suzukii*, *D. nasuta*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* no Brasil e estratificamos os resultados por classes de uso da terra (vegetação nativa, urbana e agrícola). Integramos modelagem de distribuição de espécies (SDMs) com camadas climáticas atuais e projetamos áreas de distribuição futuras, quantificamos ganhos, perdas, sobreposição de perdas e ganhos, além de estabilidade de área adequada. Dimensão de nicho: climática (com estratificação por uso da terra).

Status/destino: manuscrito em preparação.

CAPÍTULO 2 -Assessing the potential spread of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas: insights for proactive management and agricultural protection. Aqui investigamos como variáveis bioclimáticas e altitude moldam a distribuição potencial de *Zaprionus tuberculatus* nas Américas, usando modelagem de distribuição de espécies (SDMs) e produzindo mapas de adequabilidade e áreas vulneráveis à invasão.

Dimensão de nicho: climática.

Status/destino: publicado em *Journal of Economic Entomology* (28/02/2025; DOI: <https://doi.org/10.1093/jee/toae274>).

CAPÍTULO 3 - *Zaprionus tuberculatus* (Diptera, Drosophilidae): a generalist species that deserves attention. Neste capítulo compilamos, em escala global, a lista de plantas-hospedeiras da espécie, além de investigar e documentar os hospedeiros no Distrito Federal, local onde *Zaprionus tuberculatus* foi registrada pela primeira vez nas Américas.

Assim, oferecemos neste capítulo uma visão integrada da amplitude trófica e do potencial reprodutivo em contextos invadidos.

Dimensão de nicho: recursos (amplitude de hospedeiros) e reprodução (sítios de criação).

Status/destino: publicado em *Journal of Applied Entomology* (28/07/2024; DOI: <https://doi.org/10.1111/jen.13331>).

CAPÍTULO 4 - Frutos urbanos como recursos para a sustentação de *Drosophila nasuta* (Diptera: Drosophilidae), uma espécie invasora de mosca nos trópicos:

Avaliamos como frutos urbanos influenciam o recrutamento de adultos (produção de adultos) de *Drosophila nasuta*, combinando levantamento de hospedeiros com incubação em laboratório para confirmar sítios de criação. Identificamos hospedeiros que servem de sítios de criação, quantificamos a contribuição relativa de cada hospedeiro para sustentar a produção de adultos de *D. nasuta* e testamos a relação entre a biomassa do hospedeiro e a produção de moscas emergidas.

Dimensão de nicho: recursos (amplitude de hospedeiros) e ênfase em quantidade (oferta/biomassa) e eficiência do recurso para reprodução.

Status/destino: manuscrito em preparação.

**DISTRIBUIÇÃO POTENCIAL E USO DA TERRA POR DROSOFILÍDEOS
(INSECTA: DIPTERA) INVASORES NO BRASIL SOB CENÁRIOS
CLIMÁTICOS ATUAIS E FUTUROS**

RESUMO

A expansão de drosofilídeos invasores no Brasil ocorre em um cenário de aquecimento global e transformação acelerada das paisagens, o que exige integrar clima e uso da terra para avaliar riscos. Neste capítulo, investigamos a distribuição potencial atual e futura de *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* no Brasil, bem como a repartição da área adequada entre vegetação natural, agricultura e áreas urbanas. Modelamos a distribuição das quatro espécies com SDMs em MaxEnt, usando seis variáveis bioclimáticas e projetando a adequabilidade para o presente e para 2040 sob dois cenários de emissões (SSP2-4.5 e SSP5-8.5). Em seguida, sobreposemos os mapas binários de adequabilidade aos dados de uso e cobertura da terra do MapBiomas para quantificar ganho, perda, estabilidade e composição das paisagens adequadas. Os modelos revelaram faixas climáticas contrastantes: *D. nasuta* concentra-se em regiões mais quentes do Norte–Nordeste; *D. suzukii* em climas frios e amenos do Sul e de altitudes do Sudeste; *Z. indianus* apresenta a maior abrangência espacial; e *Z. tuberculatus* focaliza o eixo Sudeste–Sul. Em todas as espécies, a maior parte da área adequada ocorre em paisagens híbridas dominadas por vegetação natural e matrizes agrícolas, enquanto áreas estritamente urbanas representam apenas uma pequena fração. As projeções para 2040 indicam perdas líquidas de área adequada para três espécies no cenário intermediário e para todas sob altas emissões, com contrações convergentes em interiores quentes do Norte, Nordeste e Centro-Oeste e ganhos restritos e pouco sobrepostos em altitudes mais amenas do Sul–Sudeste. Núcleos estáveis de adequabilidade nesse eixo emergem como refúgios climáticos e principais alvos de vigilância. Em conjunto, os resultados sugerem que mosaicos agropecuários e formações naturais serão os focos prioritários de monitoramento e manejo de drosofilídeos invasores no Brasil nas próximas décadas.

INTRODUÇÃO

Mapear as distribuições de espécies e identificar os fatores que delimitam seus limites geográficos é uma questão central da ecologia biogeográfica (Austin, 2002; Guisan & Thuiller, 2005; Colwell & Rangel, 2009; Elith & Leathwick, 2009). Nessa perspectiva, o conceito de nicho ecológico organiza a relação entre organismos e ambientes ao definir a gama de condições sob as quais as populações se mantêm (Grinnell, 1917; Hutchinson, 1978; Peterson et al., 1999; Soberón, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Pocheville, 2015). Os Modelos de Distribuição de Espécies (SDMs) operacionalizam esses conceitos ao relacionar ocorrências com gradientes ambientais para inferir adequabilidade espacial (Peterson et al., 2008). Esses modelos, de base correlacional, identificam os principais preditores ambientais associados à presença de uma espécie. Integram dados de ocorrência e camadas ambientais em sistemas de informações geográficas (Broennimann et al., 2012). Além de prever ocorrências, oferecem um recurso analítico para quantificar sobreposições e distinções em múltiplas dimensões do nicho (Swanson et al., 2015; Pascual-Rico et al., 2020).

No contexto de espécies invasoras, a utilidade dos SDMs é particularmente estratégica: ao estimar o conjunto de condições sob as quais pode haver crescimento populacional, eles antecipam áreas suscetíveis à colonização e expansão, fornecendo hipóteses testáveis para manejo e vigilância (Peterson, 2003). Para construir esses SDMs precisamos de registros de ocorrência das espécies e variáveis ambientais georreferenciadas, disponíveis em repositórios como WorldClim, CliMond e TerraClimate (Graham et al., 2004; Hijmans et al., 2005; Kriticos et al., 2012; Abatzoglou et al., 2018). Quando projetada no espaço e no tempo, esses modelos oferecem um quadro preditivo para decisões de prevenção, amostragem e controle (Peterson, 2003; Srivastava et al., 2019).

Drosofilídeos são insetos particularmente informativos para investigações ecológicas e de invasões biológicas devido à sua sensibilidade a variações ambientais, rápido ciclo de vida e por possuir exemplos de espécies exóticas que invadiram e se estabeleceram em novas áreas (Mata et al., 2008a; Gibert et al., 2016). Enquanto muitas espécies nativas tendem à associação estreita com fisionomias vegetacionais e faixas ambientais restritas (David & Tsacas, 1981), invasoras frequentemente exibem dietas generalistas e tolerância a estressores climáticos, traços que favorecem dispersão, estabelecimento e crescimento em novas paisagens (Powell, 1997). Na região Neotropical, 14 espécies de drosofilídeos exóticos já foram registradas (Yuzuki & Tidon,

2020; Cavalcanti et al., 2022), com efeitos negativos sobre a estrutura de assembleias nativas em ambientes naturais e antrópicos e, em alguns casos, impactos econômicos relevantes (Andreazza et al., 2017; Roque et al., 2017).

Entre os invasores que se expandiram nas Américas nas últimas três décadas, destacam-se *Drosophila suzukii*, *D. nasuta*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus*, sendo as duas primeiras de origem asiática e as demais afrotropicais. A literatura registra aumentos de ocorrência e de abundância dessas espécies em diferentes contextos ambientais dessa região (Tidon et al., 2003; Mata et al., 2010; Walsh et al., 2011; Furtado & Martins, 2018; Silva et al., 2020; Montes et al., 2021; Lauer Garcia et al., 2022; Rakes et al., 2023; Viana et al., 2023). Essas espécies frequentemente ocorrem em simpatria, compartilham hospedeiros e exploram recursos em vegetação natural, áreas urbanas e áreas agrícolas (Viana et al., 2023; Ribeiro et al., 2023; Cavalcanti et al., 2025). Por apresentarem hábitos generalistas e potencial de competição superior, os organismos podem reduzir a abundância de espécies nativas (Simberloff, 2006). No plano econômico, *D. suzukii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus* ovipositam em frutos viáveis e podem causar prejuízos diretos à fruticultura, de forma individual ou sinérgica (Van Timmeren & Isaacs, 2014; Steck et al., 2015; Andreazza et al., 2017; Roque et al., 2017; Bernardi et al., 2017; Escobar et al., 2018; Dettler et al., 2021; Paiva Mendonça et al., 2023; Viana et al., 2024). Já *D. nasuta* apresenta abundâncias elevadas, com predominância em áreas de vegetação nativa, o que sugere notável flexibilidade de nicho (Montes et al., 2021)

As mudanças climáticas, somadas às transformações antrópica das paisagens, podem intensificar a expansão de espécies oportunistas ao criar condições favoráveis em mosaicos urbanos, agrícolas e em áreas de vegetação nativa. No Brasil, *Drosophila suzukii*, *D. nasuta*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* já ocorrem e utilizam recursos alimentares e sítios de reprodução nessas três categorias de uso da terra (Gottschalk et al., 2007; Andreazza et al., 2016; Silva et al., 2020; Cavalcanti et al., 2022; Martins et al., 2023; Ribeiro et al., 2023; Viana et al., 2023; Viana et al. 2024). Séries de amostragem em diferentes biomas apontam aumento da frequência de registros e da abundância relativa dessas espécies ao longo do tempo, indicando tendência de dominância crescente sobre drosofilídeos nativos e possíveis reestruturações das assembleias (Furtado & Martins, 2018; Cavalcanti et al., 2025; Martins et al., 2025). Nesse cenário, os SDMs permitem projetar a adequabilidade no tempo e no espaço e, quando combinados à estratificação por uso da terra, deixam de produzir um mapa indiferenciado e passam a

mensurar a repartição do risco ecológico e socioeconômico entre contextos de conservação, núcleos urbanos e sistemas produtivos agrícolas.

Diante disso, este estudo tem como objetivos: (i) estimar a distribuição potencial atual de quatro drosofilídeos invasores no Brasil: *D. nasuta*, *D. suzukii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*, (ii) quantificar a repartição da área adequada entre classes de uso e cobertura da terra no Brasil utilizando dados do MapBiomas, com ênfase em vegetação natural, áreas urbanas/antropizadas e agricultura, (iii) projetar as distribuições para cenários climáticos futuros, (iv) comparar presente e futuro para quantificar ganho, perda e estabilidade de área adequada por espécie, com mapas específicos para cada componente, (v) avaliar a sobreposição espacial de ganho e perda entre espécies identificando locais onde múltiplos invasores ganham ou perdem adequabilidade de forma coincidente. Ao articular projeções climáticas com dados de uso da terra, podemos produzir um panorama espacial e temporal que permite localizar, quantificar e resumir padrões de adequabilidade no presente e no futuro, identificar áreas críticas que permanecem adequadas em qualquer cenário e verificar a convergência entre espécies. Com isso, orientar decisões práticas de vigilância e manejo, indicando onde agir, quando agir e em que tipo de paisagem.

MATERIAIS E MÉTODOS

Registros de espécies: compilação, validação e filtragem

Compilamos registros de ocorrência (2000-2025) de *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* a partir de coletas próprias (com identificação confirmada) e do banco TaxoDros (<https://www.taxodros.uzh.ch/>). Todos os registros passaram por checagem taxonômica, padronização de nomes e coordenadas, remoção de duplicatas, correções de georreferenciamento e exclusão de entradas com incerteza ou imprecisão espacial (Tabela S1). Após essa triagem, retivemos apenas ocorrências com identificação validada e localização confiável.

Para reduzir autocorrelação espacial e viés de amostragem decorrentes de coletas intensivas em alguns locais, aplicamos uma rarefação espacial (*spatial thinning*), mantendo, para cada espécie, no máximo um registro dentro de um raio de 10 km. Esse limiar acompanha a ordem de grandeza da resolução dos preditores ambientais utilizados e é suficiente para evitar conjuntos de pontos muito próximos que representem praticamente as mesmas condições ambientais, sem reduzir excessivamente o número de ocorrências informativas. A rarefação foi implementada por meio da função

filterByProximity do pacote rangeBuilder (Rabosky et al., 2016) no software (v4.1.1; <http://cran.r-project.org>).

Dados climáticos e modelagem de distribuição

Para estimar a distribuição potencial atual, construímos modelos de distribuição potencial (SDMs) utilizando as variáveis climáticas atuais (2000–2024) de Temperatura Mínima, Temperatura Máxima e Precipitação disponíveis no conjunto de dados TerraClimate (<https://www.climatologylab.org/terraclimate.html>) com resolução de 2,5 arc-min (≈ 5 km nos trópicos). A partir dessas três variáveis, derivamos as 19 variáveis bioclimáticas usando a função biovars do pacote dismo (Hijmans et al., 2017). Em seguida, todas as camadas bioclimáticas foram recortadas ao limite territorial do Brasil (máscara do território brasileiro), definindo a área de estudo para os modelos atuais.

A colinearidade foi avaliada por correlação de Pearson, e variáveis altamente correlacionadas ($\geq |0,70|$) foram excluídas, restando apenas um membro de cada par fortemente correlacionado (Segurado et al., 2006) (Tabela S2). Como conjunto final, selecionamos: BIO01 (temperatura média anual), BIO02 (amplitude diurna média), BIO07 (amplitude anual de temperatura), BIO12 (precipitação anual), BIO14 (precipitação do mês mais seco) e BIO15 (sazonalidade da precipitação). Esse mesmo conjunto de seis variáveis foi utilizado para as quatro espécies, de forma a garantir comparabilidade direta entre os padrões de adequabilidade estimados.

Os SDMs foram ajustados no MaxEnt v3.4.3 (Phillips et al., 2006). Os SDMs foram ajustados no MaxEnt v3.4.3 (Phillips et al., 2006). Definimos um conjunto de modelos candidatos combinando diferentes classes de *features* e valores de regularização (RM) e selecionamos, para cada espécie, a parametrização que apresentou melhor compromisso entre desempenho e complexidade, com base em estatísticas de ajuste e inspeção visual dos mapas. Os modelos finais foram então rodados com 10 repetições (*bootstrap*), utilizando 80% das ocorrências para treino e 20% para teste, e saída logística. O desempenho da modelagem foi avaliado por meio da área sob a curva (AUC) calculada no conjunto de teste, além de métricas complementares sintetizadas na Tabela S3. Para projetar as distribuições para cenários climáticos futuros de 2040, ajustamos os modelos em dois caminhos socioeconômicos compartilhados (SSP), que representam trajetórias futuras baseadas nas emissões de gases de efeito estufa, em especial dióxido de carbono: SSP2-4.5, considerado um cenário intermediário, e SSP5-8.5, o mais extremo disponível. Para cada cenário, extraímos as 19 variáveis bioclimáticas (BIO1–BIO19) dos 13

modelos climáticos globais (GCMs) disponíveis do CMIP6 (o único não incluído foi o GFDL-ESM4 por indisponibilidade). Em seguida, calculamos a média por variável, obtendo um conjunto médio de 19 camadas para o SSP2-4.5 e outro para o SSP5-8.5. Esses conjuntos foram recortados ao Brasil, em resolução, extensão e projeção com as camadas do presente e utilizados igualmente para todas as espécies nas projeções futuras.

Por fim, convertemos o modelo médio (ensemble) de predição em escala logística em mapas binários pelo limiar de máxima sensibilidade + especificidade estimado no conjunto de teste. Para cada espécie, aplicamos esse procedimento ao ensemble do presente e aos ensembles de 2040 nos cenários SSP2-4.5 e SSP5-8.5. Escolhemos 2040 como horizonte de projeção por representar um futuro próximo (cerca de duas décadas), no qual as mudanças climáticas já tendem a ser detectáveis sobre a distribuição das espécies, mas ainda dentro de uma janela temporal relevante para planejamento de manejo e políticas públicas, sem extrapolações muito distantes no tempo. Os cenários SSP2-4.5 e SSP5-8.5 foram selecionados por oferecerem um contraste entre um cenário intermediário, com mitigação parcial das emissões, e um cenário de altas emissões e forte aquecimento. Como a trajetória atual de emissões torna pouco plausíveis cenários muito otimistas de estabilização rápida, esse par de cenários captura um gradiente realista de intensificação do aquecimento e permite avaliar como ganhos, perdas e estabilidade de adequabilidade podem variar de um futuro moderado a um futuro mais extremo.

Mudança na distribuição: ganho, perda, estabilidade e sobreposição

Para comparar o presente (T1) com o futuro (T2), usamos os mapas binários de cada espécie na função `BIOMOD_RangeSize` do pacote `biomod2` (Thuiller et al., 2016). A função examina cada célula do grid e classifica a transição entre tempos em três categorias: estável ($1 \rightarrow 1$, continua adequada), perda ($1 \rightarrow 0$, deixa de ser adequada) e ganho ($0 \rightarrow 1$, passa a ser adequada). Para representar essas mudanças de forma sintética em mapas, calculamos um mapa diferencial por subtração $T2 - T1$ (futuro menos presente) no mesmo grid: valores $+1$ indicam ganho ($0 \rightarrow 1$), valores -1 indicam perda ($1 \rightarrow 0$) e valores 0 agregam as situações sem mudança ($0 \rightarrow 0$ e $1 \rightarrow 1$).

Para testar a convergência espacial entre invasores, isto é, identificar lugares onde várias espécies ganham ou perdem adequabilidade ao mesmo tempo, para cada cenário construímos duas pilhas de camadas por espécie: uma indicando ganho (células com $T2 - T1 = +1$) e outra indicando perda (células com $T2 - T1 = -1$). Em seguida, somamos as camadas de ganho entre as quatro espécies para obter o mapa de riqueza de ganho e

somamos as camadas de perda para obter o mapa de riqueza de perda. O valor de cada célula nesses mapas varia de 0 a 4 e corresponde ao número de espécies que ganham (ou perdem) adequabilidade simultaneamente naquele local (valores mais altos indicam maior coincidência espacial de mudança entre os invasores).

Uso e cobertura da terra na área de distribuição potencial

Para quantificar a repartição da área adequada entre classes de uso e cobertura da terra no Brasil, quantificamos a composição de uso e cobertura da terra nas áreas potencialmente adequadas de cada espécie utilizando os mapas do MapBiomas (<https://brasil.mapbiomas.org/>) com valores de referência para o ano de 2024. Os rasters categóricos do MapBiomas foram projetados para o mesmo sistema de referência dos SDMs e, quando necessário, reamostrados para coincidir em resolução e grade. Em seguida, reclassificamos as classes originais em macrocategorias analíticas e verificamos como a área adequada se reparte por vegetação natural, agricultura e áreas urbanas/antrópicas, reclassificamos as classes do MapBiomas em três grupos. Em vegetação natural incluímos: Floresta, Formação Florestal, Formação Savânica, Manguezal, Floresta Alagável, Vegetação Herbácea e Arbustiva, Áreas Úmidas, Campos/Gramíneas, Restinga Arbórea e Restinga Herbácea. Em agricultura (produção e silvicultura) incluímos: Agricultura, Agropecuária, Pastagem, Lavoura Temporária, Outras Lavouras Temporárias, Lavoura Perene, Outras Lavouras Perenes, Cana-de-açúcar, Soja, Arroz, Café, Citros, Dendê/Palma de óleo, Algodão (beta), Plantação Florestal e Mosaico de Usos (tratado como agrícola por representar paisagens agropastoris dominantes). Em áreas urbanas/antrópicas agrupamos: Área Urbana, Mineração, Aquicultura e Usina Fotovoltaica (beta), por serem superfícies construídas ou fortemente modificadas não agrícolas e compartilharem pressões ecológicas semelhantes. As classes fora do escopo foram: Água, Rio, Praia, Afloramento Rochoso, Planície de Maré Hipersalina, Área Não Vegetada, Outras Áreas Não Vegetadas e Não Observado. Com os mapas binários de adequabilidade (0/1), calculamos, dentro das células adequadas (1), a porcentagem ocupada por cada macrocategoria e classes de uso para cada espécie no presente. Para cada espécie sobreposamos o mapa binário (0/1) ao raster do MapBiomas e mascaramos apenas as células com valor 1 (área adequada). Em cada combinação espécie no presente, calculamos a frequência de pixels por classe de uso/cobertura dentro da área adequada e derivamos as proporções percentuais por classe (proporção_k = $n_k / N \times 100$, onde n_k é o número de células da classe k e N o total de células adequadas).

Todas as etapas foram realizadas em R, empregando rotinas de leitura, alinhamento e tabulação de rasters para gerar tabelas de composição (% por classe) por espécie.

RESULTADOS

Após os procedimentos de compilação, checagem e filtragem descritos na metodologia, obtivemos 185 ocorrências válidas para modelagem: *Drosophila nasuta* (n = 30), *D. suzukii* (n = 42), *Zaprionus indianus* (n = 80) e *Z. tuberculatus* (n = 33) (Tabela S1). Os modelos resultantes apresentaram desempenho de moderado a alto, com AUC variando de 0,7638 (*Z. indianus*) a 0,9596 (*D. suzukii*) e média \approx 0,875; valores intermediários foram observados para *D. nasuta* (0,8613) e *Z. tuberculatus* (0,9152), indicando boa capacidade discriminatória no conjunto das espécies (Tabela S3).

A distribuição potencial das quatro espécies se organiza em faixas bem delimitadas ao longo do território brasileiro, mas com amplitudes distintas. *Drosophila nasuta* concentra-se no Norte e Nordeste, formando uma faixa quase contínua de áreas potencialmente adequadas que avança pelo interior em direção ao Sudeste e alcança também porções do Centro-Oeste (Fig 1A). Em contraste, *D. suzukii* possui distribuição predominantemente no Sul, estendendo-se pelo litoral do Sudeste e por porções do interior associadas a áreas de maior altitude e clima mais ameno, como serras e planaltos do Sul e Sudeste (Fig 1B). Embora o núcleo de adequabilidade esteja no Sul–Sudeste, o mapa indica uma continuidade de condições favoráveis em direção ao interior do Nordeste, especialmente em enclaves mais elevados, o que sugere um potencial de invasão futura dessa macrorregião. *Zaprionus indianus* apresenta a maior abrangência de áreas potencialmente adequadas entre as quatro espécies invasoras, alcança a maior parte do Sul e se estende por extensas áreas do Centro-Oeste e do Nordeste, incluindo trechos do Norte (Fig 1C). *Zaprionus tuberculatus* tem um núcleo de distribuição bem definido no Sudeste–Sul e se prolonga para o interior próximo, especialmente ao longo de planaltos e serras dessa faixa, apresentando menor área de distribuição projetada para o presente em comparação com *Z. indianus* (Fig 1D). A distribuição potencial conjunta das quatro espécies reflete um gradiente climático e que, ao longo do país, define seus núcleos, aqui entendidos como conjuntos contínuos de áreas com alta adequabilidade e boa conectividade espacial, onde a probabilidade de ocorrência e de manutenção populacional é mais elevada, além de seus corredores e limites de adequação.

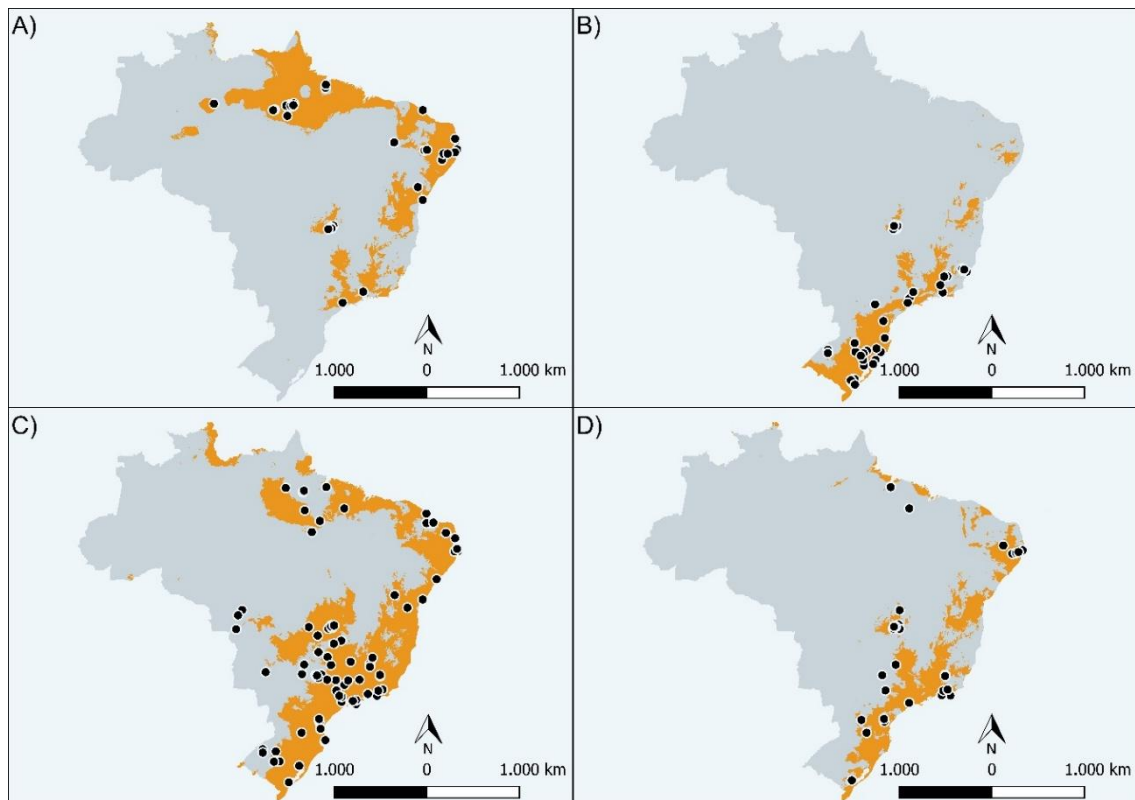


Figura 1. Distribuição potencial atual de quatro espécies de drosofilídeos invasores no Brasil. As áreas em laranja indicam regiões potencialmente adequadas, e os círculos pretos marcam os registros de ocorrência utilizados na modelagem. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.

A composição por uso da terra nas áreas potencialmente adequadas reforça o quadro geral: a adequabilidade se organiza em paisagens híbridas, com forte presença de formações naturais (florestas e savanas) e de matrizes produtivas (pastagens e mosaicos agropecuários), enquanto a fração urbana é pequena em escala nacional (Tabela 1). Os núcleos e corredores mapeados no Sul–Sudeste e as faixas setentrionais inserem-se majoritariamente nessas duas matrizes.

Os resultados por espécie reforçam e detalham esses padrões. Para *D. nasuta*, a adequabilidade se concentra sobretudo em vegetação natural, somando aproximadamente 62%, com destaque para Formação Florestal (37,7%) e Formação Savânica (14,6%), além de contribuições menores de florestas alagáveis e áreas úmidas. As classes agrícolas respondem por quase um terço, principalmente Pastagem (20,9%) e Mosaico de Usos (6,1%), enquanto a fração urbana é pouco acima de 1%. Para *D. suzukii* esses pesos se invertem, com predominância de classes agrícolas em cerca de metade da área adequada; Mosaico de Usos (14,2%), Pastagem (13,1%), e Soja (10,8%) formam o núcleo produtivo, com participação adicional de Plantação Florestal (5,93%). A vegetação natural ainda

representa parcela expressiva (ca. 45%), notadamente Formação Florestal e Campos e Gramíneas, em consonância com sua distribuição potencial concentrada no Sul e em altitudes do Sudeste. Para *Zaprionus indianus* apresenta repartição entre áreas naturais e agrícolas, cada uma com cerca de metade da área adequada. No componente natural, destacam-se Formação Florestal (26,93%) e Formação Savânica (14,83%); no agrícola, sobressaem Pastagem (23,58%), Mosaico de Usos (9,04%), e Soja (6,85%), compatível com sua ampla abrangência espacial nos mapas. Para *Z. tuberculatus*, a área adequada abrange agricultura e vegetação natural em proporções semelhantes, com leve predominância agrícola. Pastagem (20,28%), Mosaico de Usos (13,12%), Soja (4,92%), e Plantação Florestal (23,97%) compõem o núcleo produtivo, enquanto Formação Florestal e Formação Savânica sustentam parcela substancial do componente natural, coerente com seu foco no eixo Sudeste e Sul e presença em planaltos e serras.

Ao analisar de forma conjunta os mapas de distribuição atual e a Tabela 1, três regularidades se destacam. Primeiro, a fração urbana é minoritária, indicando que embora cidades possam atuar como pontos de estabelecimento, o volume espacial de condições favoráveis se encontra fora do tecido urbano. Segundo, pastagens e mosaicos agropecuários são repetidamente importantes, especialmente para *D. suzukii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*, o que ajuda a explicar a continuidade dos corredores identificados nas regiões Sul e Sudeste. Terceiro, formações florestais e savânicas se mantêm essenciais, sobretudo para *D. nasuta*, funcionando como núcleos onde a adequabilidade se mantém ao longo do gradiente climático.

Tabela 1. Repartição (%) da área potencialmente adequada no presente, por macrocategoria e subclasse de uso e cobertura da terra (MapBiomias), para quatro drosofilídeos invasores no Brasil (*Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus*). Valores expressos em porcentagem por espécie

Macrocategoria	Classe de uso	<i>Drosophila</i>	<i>Drosophila</i>	<i>Zaprionus</i>	<i>Zaprionus</i>
		<i>nasuta</i>	<i>suzukii</i>	<i>indianus</i>	<i>tuberculatus</i>
		%	%	%	%
Vegetação natural	Floresta	0.00	0.00	0.00	0.00
	Formação florestal	37.69	27.17	26.93	23.97
	Formação savânica	14.55	5.76	14.83	15.47
	Manguezal	0.52	0.03	0.37	0.50
	Floresta alagável	4.79	0.00	0.85	0.42
	Vegetação herbácea e arbustiva	0.00	0.00	0.00	1.58
	Áreas úmidas	3.21	0.84	1.70	3.81
	Campos/gramíneas	1.43	10.46	3.48	0.00
	Restinga arbórea	0.01	0.42	0.22	0.40
	Restinga herbácea	0.24	0.19	0.22	0.17
Agricultura	Plantação florestal	0.91	5.93	2.92	4.21
	Agropecuária	0.00	0.00	0.00	0.00
	Pastagem	20.87	13.10	23.58	20.28
	Agricultura	0.00	0.00	0.00	0.00
	Lavoura temporária	0.00	0.00	0.00	0.00
	Cana-de-açúcar	0.95	0.63	2.36	1.88
	Mosaico de usos	6.09	14.21	9.04	13.12
	Dendê/Palma de óleo	0.12	0.00	0.02	0.00
	Lavoura perene	0.00	0.00	0.00	0.00
	Soja	1.00	10.81	6.85	4.92
Arroz	0.00	1.26	0.26	0.41	

	Outras lavouras temporárias	1.13	2.59	1.42	1.91
	Café	0.36	0.86	0.43	0.96
	Citros	0.04	0.09	0.13	0.13
	Outras lavouras perenes	0.14	0.03	0.12	0.08
	Algodão	0.00	0.00	0.03	0.00
Urbanas/antrópicas	Área urbana	1.03	1.92	0.13	2.06
	Mineração	0.09	0.12	0.07	0.11
	Aquicultura	0.03	0.00	0.02	0.01
	Usina fotovoltaica	0.00	0.00	0.00	0.00
Fora do escopo	Área não vegetada	0.00	0.00	0.12	0.00
	Praia	0.12	0.12	1.27	0.11
	Outras áreas não vegetadas	0.14	0.20	0.00	0.19
	Água	0.00	0.00	0.00	0.00
	Afloramento rochoso	0.37	0.77	0.32	0.67
	Planície de maré hipersalina	0.02	0.00	0.02	0.02
	Rio	3.94	2.25	2.12	2.40
	Não observado	0.17	0.23	0.17	0.20

Em 2040, as diferenças entre cenários de emissões de carbono resultam em padrões distintos. Para *Drosophila nasuta*, observa-se redução da distribuição potencial nos dois cenários, com queda mais acentuada em SSP5-8.5; as perdas concentram-se nas bordas da distribuição atual, e áreas antes contínuas passam a surgir como manchas separadas, com menor ligação entre si (Figs. 2A, 3A). Para *Drosophila sukii*, verifica-se aumento da distribuição potencial no cenário intermediário (SSP2-4.5), com áreas hoje pouco adequadas no Sul tornando-se mais favoráveis e conectando-se ao Sudeste (Fig. 2B); no cenário mais extremo (SSP5-8.5), o efeito se inverte, com diminuição, recuo nas bordas e permanência apenas dos trechos mais frios do Sul e de serras do Sudeste (Fig. 3B). Para *Zaprionus indianus*, projeta-se encolhimento de adequabilidade potencial, sobretudo nas regiões mais quentes do interior: no Centro-Oeste e no Norte, trechos que hoje formam faixas conectadas tendem a se fragmentar, abrindo vazios entre núcleos ainda favoráveis (Figs. 2C, 3C). Para *Zaprionus tuberculatus*, observa-se redução potencial moderada, mais evidente em SSP5-8.5, com perdas nas bordas e alguma manutenção em altitudes do Sudeste e Sul (Figs. 2D, 3D). Em conjunto, surgem ganhos potenciais em locais mais altos e amenos, enquanto regiões baixas e quentes tendem à fragmentação, com quebra de conexões entre áreas favoráveis. Até 2040, emissões moderadas favorecem expansões pontuais, ao passo que emissões elevadas levam predominantemente a contrações e fragmentação.

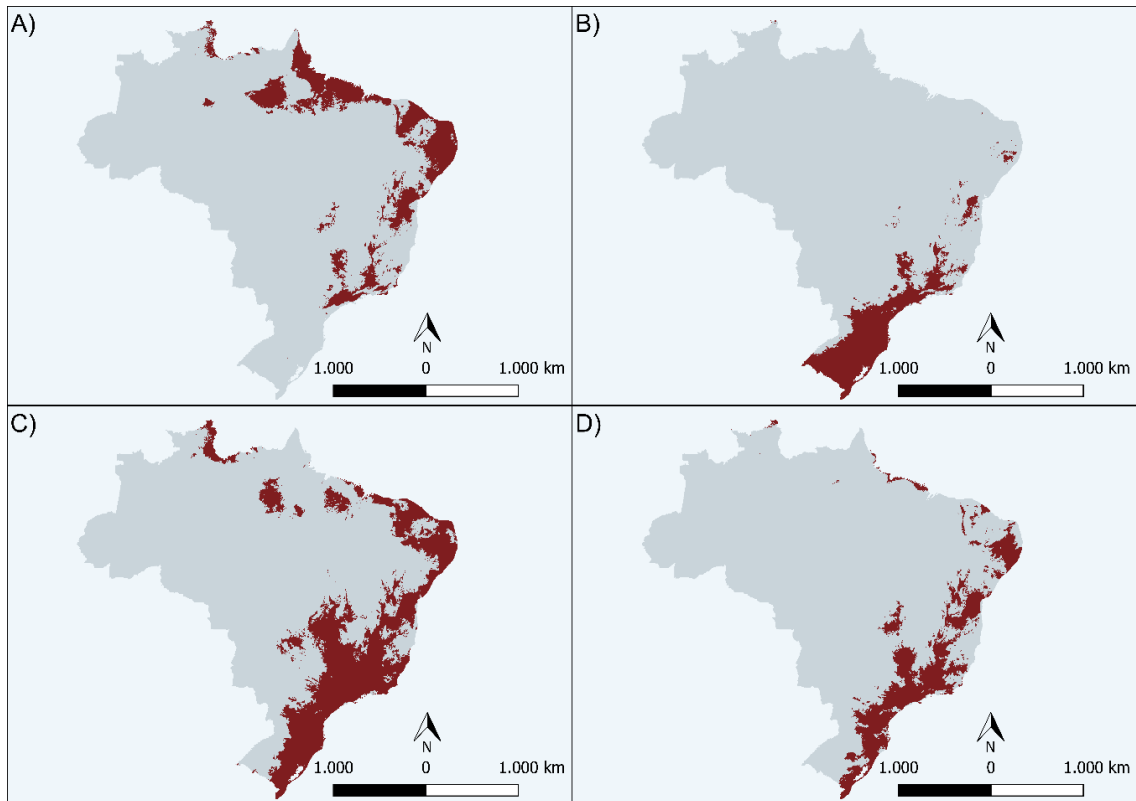


Figura 2. Distribuição potencial climática projetada para 2040 sob o cenário SSP2-4.5 (emissões intermediárias). As áreas em vermelho indicam distribuição potencial adequada. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.

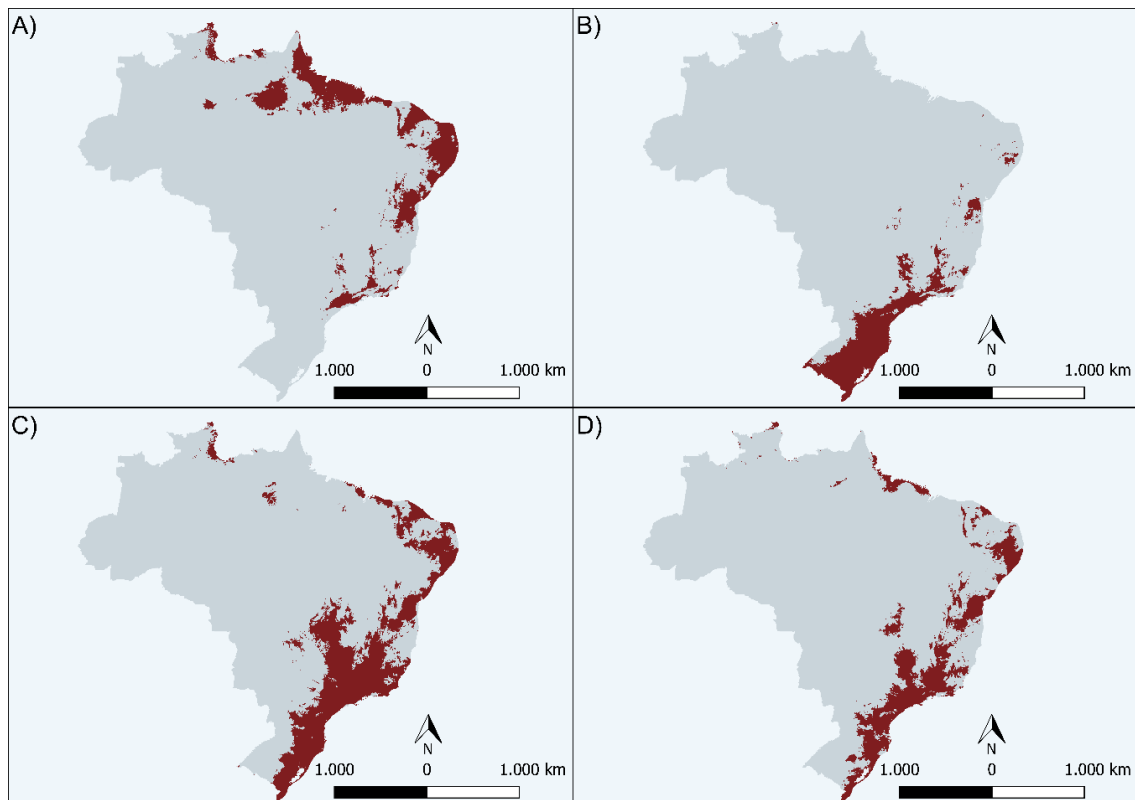


Figura 3. Distribuição potencial climática projetada para 2040 sob o cenário SSP5 8.5 (emissões extremas). As áreas em vermelho indicam distribuição potencial adequada projetada. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. sukikii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.

Em termos gerais, os ganhos aparecem sobretudo em locais mais altos e amenos, enquanto as perdas se concentram em regiões baixas e quentes, onde trechos antes contínuos se fragmentam. Para *Drosophila nasuta*, o balanço é negativo nos dois cenários: em SSP2-4.5, perdas no leste e centro da Amazônia, no meio-norte do Nordeste e em bordas do Sudeste, com acréscimos pequenos e próximos aos núcleos atuais (Fig. 4A); em SSP5-8.5, as perdas se ampliam pelo Norte e Nordeste, restando manchas isoladas junto aos núcleos presentes (Fig. 5A). Para *D. sukikii*, o saldo depende do cenário: em SSP2-4.5 há ganho líquido, com preenchimento no Sul e avanço em altitudes do Sudeste (Fig. 4B); em SSP5-8.5 o padrão inverte, com recuos nas bordas mais quentes do Sudeste e Nordeste e manutenção apenas dos trechos mais frios do Sul e de serras do Sudeste (Fig. 5B). Para *Zaprionus indianus*, predominam perdas em interiores quentes: Centro-Oeste e Norte tornam-se fragmentados, enquanto Sudeste e Sul preservam as porções com maior continuidade de adequabilidade (Figs. 4C, 5C). Para *Z. tuberculatus*, observam-se ajustes de borda: perdas na margem norte e oeste e ganhos pontuais em

altitude no Sudeste–Sul em SSP2-4.5 (Fig. 4D), seguidos de retração moderada mais evidente em SSP5-8.5 (Fig. 5D). Os percentuais obtidos confirmam esse padrão: sob SSP2-4.5, *D. nasuta*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus* apresentam perdas líquidas, em geral de maior magnitude, enquanto *D. sukukii* registra ganhos líquidos modestos apenas nesse cenário. Sob SSP5-8.5, todas as espécies apresentam perdas líquidas (Tabela 2).

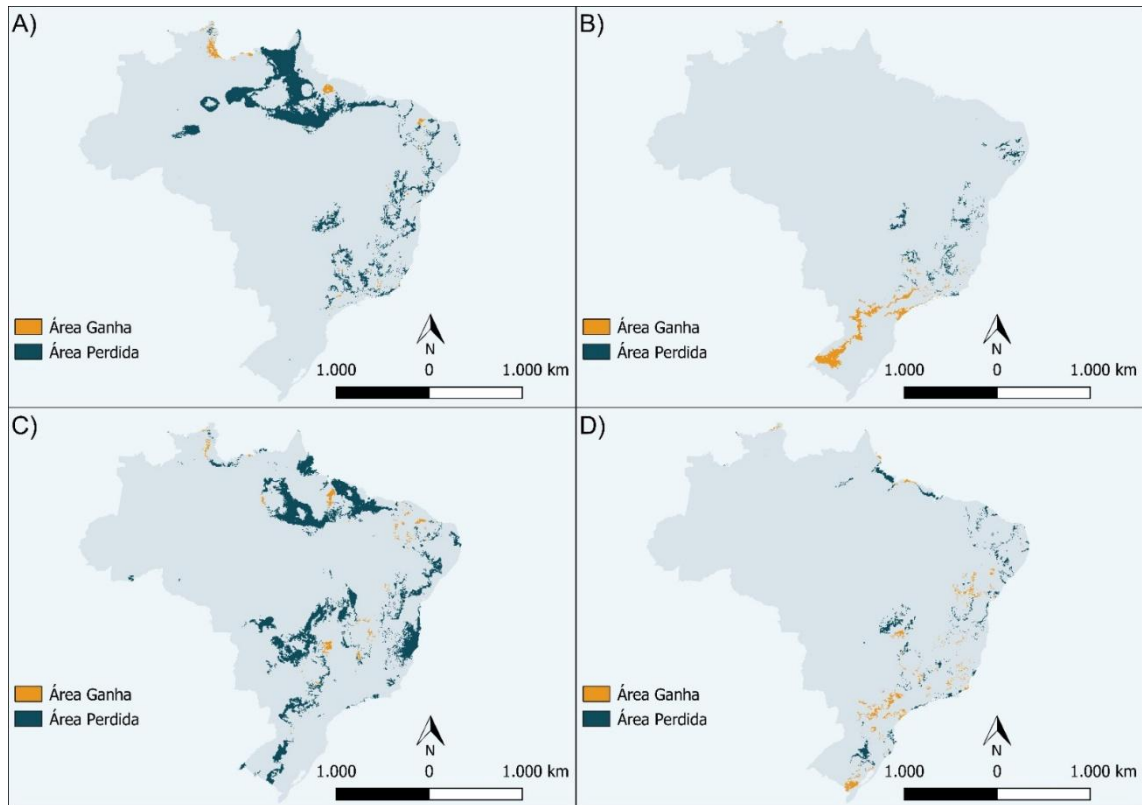


Figura 4. Ganhos e perdas na área de distribuição potencial projetada para 2040 sob o cenário climático SSP2-4.5 (emissões intermediárias), em comparação ao presente. Áreas em azul indicam perda de adequabilidade e áreas em amarelo indicam ganho de adequabilidade; o cinza representa demais áreas. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. sukukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.

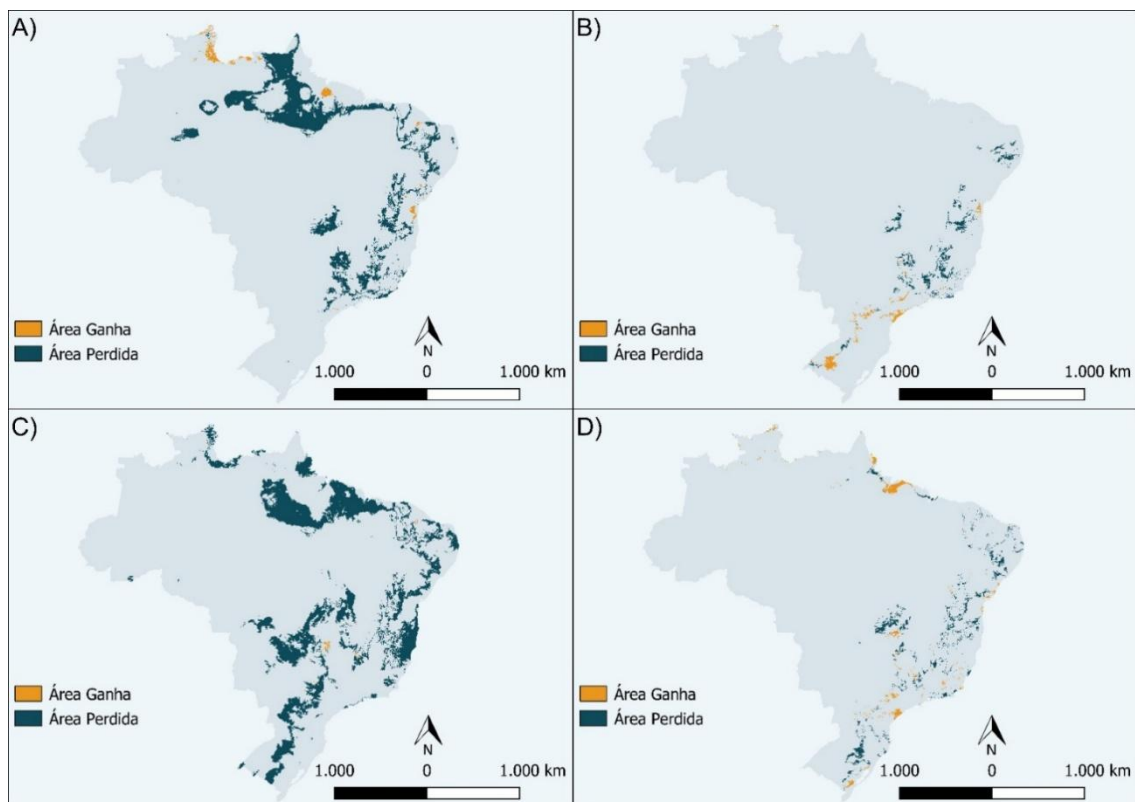


Figura 5. Ganhos e perdas na área de distribuição potencial projetada para 2040 sob o cenário climático SSP5 8.5 (emissões extremas), em comparação ao presente. Áreas em azul indicam perda de adequabilidade e áreas em amarelo indicam ganho de adequabilidade; o cinza representa demais áreas. A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.

Tabela 2. Variação percentual da área potencialmente adequada entre o presente e 2040 (SSP2-4.5 e SSP5-8.5) para *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus*, *Z. tuberculatus* no Brasil: percentuais de perda e ganho e saldo líquido (Total).

Espécie	Cenário	Perda (%)	Ganho (%)	Total
<i>Drosophila nasuta</i>	SSP2-4.5	40.60	2.34	-38.25
<i>Drosophila suzukii</i>	SSP2-4.5	10.58	13.88	3.3
<i>Zaprionus indianus</i>	SSP2-4.5	29.21	1.78	-27.42
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	SSP2-4.5	13.03	8.22	-4.80
<i>Drosophila nasuta</i>	SSP5-8.5	48.97	2.89	-46.07
<i>Drosophila suzukii</i>	SSP5-8.5	14.84	5.94	-8.90
<i>Zaprionus indianus</i>	SSP5-8.5	45.13	0.25	-44.87
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	SSP5-8.5	14.91	6.21	-8.70

As espécies respondem de forma diferente nos cenários futuros, mas podem convergir ao perder área nas mesmas regiões quentes e interiores, enquanto ganham em

lugares distintos e pontuais. Em SSP5-8.5, a sobreposição de perda é maior no Norte, no meio-norte do Nordeste e no Centro-Oeste (Figs. 6–7). Já a sobreposição de ganho concentra-se no Sul e em serras do Sudeste, quase sempre com uma única espécie por célula, o que indica ganhos idiossincráticos e sem sobreposição (Figs. 7–8). Assim, o padrão dominante até 2040 é de perdas convergentes nas regiões quentes e interiores e ganhos isolados em áreas mais altas e amenas do Sul e do Sudeste.

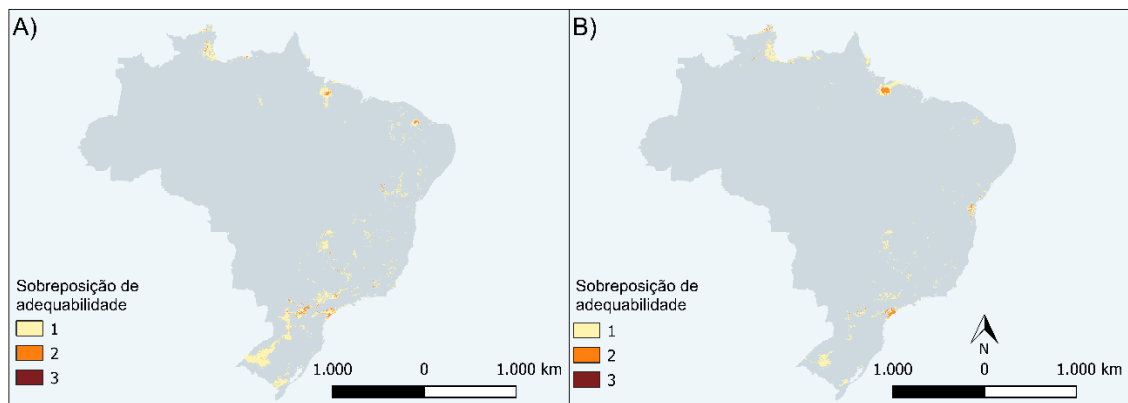


Figura 6. Sobreposição de áreas de distribuição potencial entre *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* em 2040. Os mapas mostram, para cada célula, o número de espécies que apresentam ganho de adequabilidade em relação ao presente. Valores 1, 2 e 3 indicam ganho de adequabilidade para, respectivamente, uma, duas ou três espécies em comum na mesma célula. Tonalidades mais escuras indicam maior sobreposição de ganho de área de distribuição potencial. A: emissões intermediárias SSP2-4.5; B: emissões extremas SSP5-8.5.

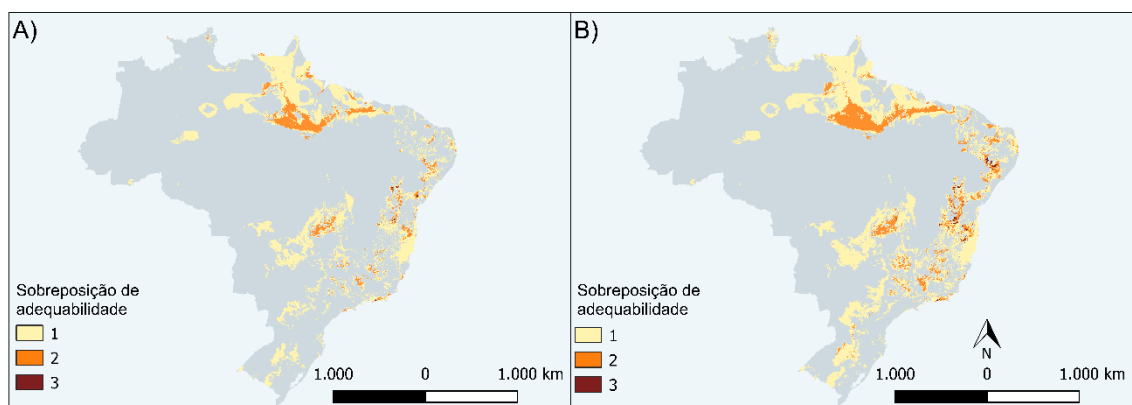


Figura 7. Sobreposição de áreas de distribuição potencial entre *Drosophila nasuta*, *D. suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Z. tuberculatus* em 2040. Os mapas mostram, para cada célula, o número de espécies que apresentam perda de adequabilidade em relação ao presente. Valores 1, 2 e 3 indicam perda de adequabilidade para, respectivamente, uma, duas ou três espécies em comum na mesma célula. Tonalidades mais escuras indicam maior sobreposição de ganho de área de distribuição potencial. A: emissões intermediárias SSP2-4.5; B: emissões extremas SSP5-8.5.

Os mapas de estabilidade indicam que o Sudeste-Sul constituem o principal núcleo persistente de adequabilidade para a maioria das espécies. Para *Drosophila nasuta*, a estabilidade é pontual, com trechos no Nordeste oriental e no leste do Sudeste, próximos aos núcleos atuais (Fig. 8A). Para *D. suzukii*, o padrão é contínuo no Sul e acompanha serras do Sudeste, refletindo manutenção em áreas mais frias e elevadas (Fig. 8B). Em *Zaprionus indianus*, observa-se uma faixa estável ao longo do leste do país, do Sul ao Nordeste, ainda que com descontinuidades no interior (Fig. 8C). Para *Z. tuberculatus*, o núcleo estável se concentra no Sudeste-Sul e segue planaltos e escarpas, com continuidade em setores de altitude (Fig. 8D). Em conjunto, a Figura 8 delimita onde a adequabilidade persiste entre presente e 2040, diferenciando núcleos duradouros de flutuações periféricas e apontando alvos prioritários para monitoramento e manejo.

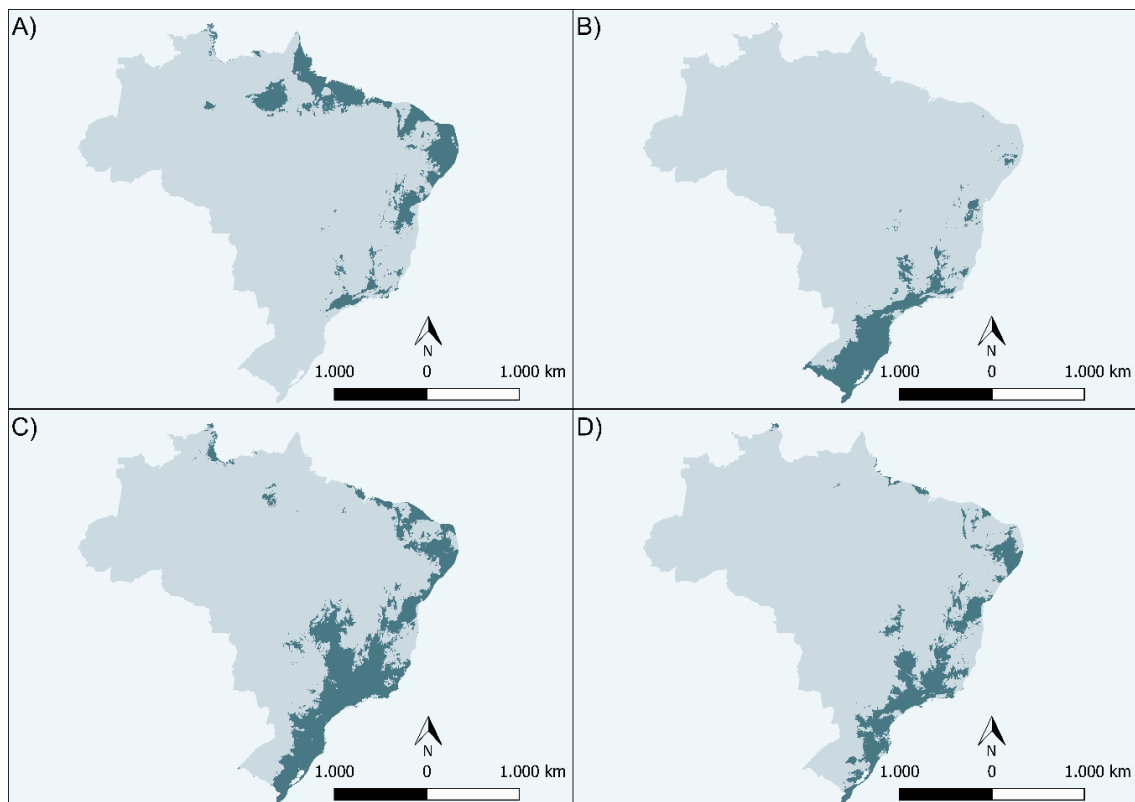


Figura 8. Áreas estáveis de adequabilidade climática. Em azul, células classificadas como estáveis por permanecerem adequadas no presente e nas projeções para 2040 sob SSP2-4.5 (emissões intermediárias) e SSP5-8.5 (emissões extremas). A) *Drosophila nasuta*; B) *D. suzukii*; C) *Zaprionus indianus*; D) *Z. tuberculatus*.

DISCUSSÃO

Padrões atuais de distribuição

No Brasil, a distribuição atual das quatro espécies de drosofilídeos invasores aqui avaliados resulta da interação entre história de introdução, amplitude de nicho e filtros climáticos regionais. A distribuição mais ampla de *Zaprionus indianus* pode estar relacionada principalmente a seu maior tempo de invasão no país, desde o fim dos anos 1990 (Vilela, 1999), e ao seu generalismo alimentar, com pelo menos 44 hospedeiros documentados na região Neotropical (Valadão et al., 2019). Estas características, maior tempo de introdução e amplo grau de plasticidade ecológica, favorecem a ocupação de uma grande variedade de contextos, de áreas agrícolas intensivas a fragmentos de vegetação nativa, sem forte concentração em apenas um tipo de uso da terra, o que se reflete em uma distribuição relativamente balanceada entre ambientes produtivos e naturais.

Em contraste, *Drosophila suzukii* e *D. nasuta*, embora ambas de origem asiática e com época de introdução recente no país (2013), seguem trajetórias ecológicas distintas. *Drosophila suzukii* está associada sobretudo a climas mais frios e úmidos no Sul e em altitudes do Sudeste, em consonância com seu desempenho superior sob temperaturas amenas e alta umidade. Em regiões mais quentes e secas, picos térmicos e déficit hídrico reduzem a sobrevivência de ovos e larvas, encurtam a longevidade dos adultos e derrubam a fecundidade, limitando sua permanência ao longo do ano (Tochen et al., 2014; Santos et al., 2017; Reyes & Lira-Noriega, 2020). Assim, *D. suzukii* apresenta maior adequabilidade em áreas agrícolas e mosaicos produtivos, sustentada pela oferta contínua de frutos hospedeiros e substratos fermentáveis (Asplen et al., 2015; Poyet et al., 2015). Já *D. nasuta* exibe um padrão quase inverso: apresenta maior adequabilidade em ambientes mais quentes do Norte, Nordeste e parte do Centro-Oeste, incluindo tanto áreas de vegetação nativa quanto contextos agrícolas e urbanos, o que é consistente com sua ampla tolerância térmica e com a ocupação rápida de diferentes paisagens relatada em levantamentos recentes no Brasil (Silva et al., 2020; Montes et al., 2021; Martins et al., 2023).

Por outro lado, *Zaprionus tuberculatus* é recente no país, os primeiros registros datam de 2020 (Cavalcanti et al., 2022), mas já ocupa ampla faixa territorial, apoiada por elevada plasticidade trófica, com mais de 60 hospedeiros reportados globalmente (Viana et al., 2024; Viana et al., 2025). A espécie demonstra maior adequabilidade em áreas agrícolas e mosaicos produtivos, comportamento semelhante ao de *D. suzukii*. Já

Drosophila nasuta concentra-se predominantemente nas regiões Norte e Nordeste, sugerindo maior tolerância a temperaturas elevadas e dependência de microclimas úmidos e sombreados. Embora também ocorra em cultivos e ambientes urbanizados, seus registros são relativamente mais frequentes em formações de vegetação nativa, o que indica um vínculo mais forte com ambientes de maior cobertura vegetal (Parkash & Ranga, 2013; Silva et al., 2020).

Essas diferenças sugerem que o sucesso invasivo decorre não apenas da história de introdução, mas também da amplitude térmica e da plasticidade fisiológica, atributos que determinam o desempenho e a expansão sob diferentes condições ambientais (Mata et al., 2010; Kellermann & Heerwaarden, 2019). Em conjunto, tempo de residência, generalismo alimentar e aderência a janelas climáticas regionais ajudam a explicar a coexistência de padrões contrastantes de dispersão e dominância, em que algumas espécies se expandem por múltiplas matrizes, enquanto outras permanecem circunscritas a áreas frias ou a ambientes naturais específicos.

Uso e cobertura da terra

A distribuição potencial das quatro espécies concentra-se em paisagens híbridas, com predomínio de vegetação nativa e matrizes agrícolas, enquanto zonas estritamente urbanas apresentam baixa adequabilidade. Em ambientes vegetados, a diversidade de recursos e a complexidade estrutural geram refúgios e microclimas mais estáveis, atenuando estresse térmico e hídrico e favorecendo o estabelecimento e a persistência de invasoras (Liebhold et al., 2018; Boon et al., 2023). Em paisagens agrícolas, bordas e mosaicos de cultivos oferecem alimento e abrigo de forma contínua ao longo do ano, sustentando populações ativas e favorecendo a continuidade espacial e temporal das ocorrências (Tschardt et al., 2012). *Drosophila suzukii* ilustra como essas paisagens funcionam como filtros: microclimas mais frios e úmidos sob dossel e em áreas agrícolas sombreadas se alinham às suas tolerâncias, enquanto calor e ar seco reduzem sobrevivência, longevidade e fecundidade, o que explica sua maior adequabilidade nesses mosaicos em comparação a ambientes quentes e secos (Tochen et al., 2014; Enriquez & Colinet, 2017; Santos et al., 2017; Reyes & Lira-Noriega, 2020). Além disso, drosophilídeos exóticos generalistas exploram frutos nativos e exóticos com eficiência, expandindo oportunidades de uso do habitat sem depender de adaptações finas (Valadão et al., 2019). Essa capacidade de explorar diferentes fontes alimentares e tipos de cobertura vegetal reforça o caráter generalista das espécies invasoras e explica a

recorrência de altos índices de adequabilidade em mosaicos agroflorestais e áreas de borda (Furtado & Martins, 2018; Valadão et al., 2019; Martins et al., 2025).

Por outro lado, embora centros urbanos possam atuar como pontos iniciais de estabelecimento, frequentemente associados ao transporte de frutos (Ribeiro et al., 2023), em escala nacional sua contribuição para a área adequada é pequena, tanto por oferecerem recursos mais pontuais e instáveis e acumularem calor com menos refúgios térmicos (Shochat et al., 2010), quanto pela reduzida fração territorial que representam quando comparadas a florestas, savanas, pastagens e mosaicos agropecuários. Assim, o efeito de ilha de calor urbana pode elevar as temperaturas médias e máximas acima dos limites tolerados por várias drosófilas, reduzindo sua permanência ao longo do ano (Enriquez & Colinet, 2017; Kellermann & Heerwaarden, 2019). Dessa forma, ainda que as cidades funcionem como portas de entrada e dispersão inicial, a baixa proporção territorial ocupada pelas áreas urbanas no Brasil faz com que seu papel seja muito mais relevante na introdução do que na sustentação de populações viáveis.

Projeções para 2040: assimetrias de ganho e perda

As projeções para 2040 revelam uma tendência de redistribuição espacial em resposta às mudanças climáticas. De forma geral, áreas baixas e quentes tornam-se menos adequadas, enquanto regiões mais altas e amenas ganham adequabilidade relativa, especialmente sob o cenário intermediário (SSP2-4.5). Esse padrão reflete um deslocamento altitudinal e latitudinal das faixas de adequação, coerente com modelos teóricos de resposta de insetos a gradientes térmicos (Deutsch et al., 2008; Sunday et al., 2012). Essas mudanças são consistentes com a previsão de que ectotérmicos tropicais são particularmente vulneráveis ao aquecimento, pois operam próximos de seus limites térmicos superiores (Tewksbury et al., 2008). Nesse sentido, as quatro espécies estudadas aqui devem ser profundamente afetadas pelo aquecimento climático projetado.

Para o futuro as projeções revelam padrões de distribuição são contrastantes e balanços assimétricos de ganho e perda, nos quais *D. nasuta*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus* apresentam perdas líquidas de áreas adequadas, enquanto *D. suzukii* exibe ganhos condicionados ao cenário. O balanço entre ganho e perda indica uma redistribuição onde ganhos localizados em regiões mais frias não compensam as perdas agregadas nas zonas mais quentes e interiores. Esse padrão pode estar em concordância com respostas ecofisiológicas ao aquecimento e à alteração do regime hídrico. Em regiões já quentes, incrementos adicionais de calor podem deslocar as populações para além de faixas ótimas

de desempenho, elevando a mortalidade em estágios sensíveis do ciclo e reduzindo a fecundidade (Mech et al., 2018; Zhang et al., 2024). Concomitantemente, mudanças na precipitação e na umidade comprimem as janelas térmicas e hídricas favoráveis ao longo do dia e da estação, promovendo a transição de áreas antes contínuas para configurações mais fragmentadas e descontínuas (Wang et al., 2023). A combinação de calor e aridez pode gerar contrações mais acentuadas em biomas interiores, enquanto os ganhos se restringem a enclaves frios e úmidos em regiões de altitude e de influência marítima. Em termos espaciais, essa combinação explica a retração nas bordas de adequabilidade mais quentes e a convergência de perdas no Norte, no Nordeste e nos interiores, tal como evidenciado nos mapas.

A análise específica por espécie reforça e pode contribuir para entender esse padrão. No Brasil populações de *Z. indianus* apresentam desenvolvimento ótimo próximo de 28 °C e alta taxa de gerações anuais em regiões quentes (Nava et al., 2007), mas sofre queda de viabilidade sob extremos térmicos e déficit hídrico, além de restrições para avançar em latitudes ou altitudes frias (Araripe et al., 2004). No entanto, esse padrão pode decorrer de mudanças em seu nicho, decorrentes de aclimatações em outros locais antes da sua chegada do país (Mata et al., 2010). *D. nasuta* é particularmente sensível ao balanço entre calor e umidade, tolera melhor o calor quando a disponibilidade hídrica é alta, porém perde desempenho com redução de precipitação e maior sazonalidade, o que se reflete em variações morfológicas, por exemplo tamanho de asas, ao longo de gradientes térmicos (Parkash & Ranga, 2013; Santos et al., 2024), que podem, por consequência, influenciar em seu forrageamento. *Zaprionus tuberculatus* mantém desempenho relativamente superior em cotas mais amenas do Sudeste e Sul, mas também evidencia contrações periféricas com o aumento do estresse térmico. O efeito combinado de calor mais intenso e aridez nas porções baixas do interior quebra faixas contínuas de adequabilidade em manchas menores e isoladas, reduzindo a conectividade entre elas. Essa perda de conectividade espacial representa um dos principais riscos ecológicos sob cenários de aquecimento, pois limita o fluxo gênico e a recolonização, tornando as populações mais vulneráveis a extinções locais. Em contraste, áreas com relevo acidentado preservam condições mais amenas e úmidas graças aos gradientes altitudinais e a processos microclimáticos, o que favorece a manutenção de populações em encostas, vales e planaltos do Sudeste–Sul.

A exceção relativa de *D. suzukii* sob aquecimento moderado, SSP2-4.5, pode estar relacionada a seu ótimo desempenho em temperaturas amenas, aproximadamente 22 a 26

°C, que maximiza desenvolvimento e sobrevivência (Hamby et al., 2016; Winkler et al., 2021). Pequenos deslocamentos das isotermas, isto é, das linhas que conectam locais com a mesma temperatura e que se movem para altitudes maiores e latitudes mais ao sul quando o clima aquece, podem liberar áreas atualmente subótimas no Sul e em altitudes do Sudeste sem transpor seus limites térmicos suportados. *Drosophila suzukii* demonstra grande plasticidade, e seu morfotipo de inverno, onde as moscas são maiores e mais tolerantes ao frio, pode auxiliar na sobrevivência e na capacidade de ocupação de enclaves frios (Grassi et al., 2018; Leach et al., 2019). Já sob altas emissões de carbono (SSP5-8.5), os limites de tolerância são excedidos com mais frequência, resultando em perdas de adequabilidade e contrações da distribuição potencial. Essa resposta não linear, caracterizada por expansão sob aquecimento moderado, em serras e planaltos do Sudeste, e por redução sob extremos, resultando em retração dos núcleos atuais reforça a hipótese de que essa espécie se beneficia apenas dentro de uma estreita janela térmica, típica de espécies temperadas adaptadas a faixas climáticas limitadas (Tochen et al., 2014; Enriquez & Colinet, 2017).

Áreas de estabilidade

Há um arco estável de adequabilidade no Sul e no Sudeste para *D. suzukii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*. Para *D. nasuta*, a estabilidade concentra-se sobretudo no Sudeste. Esse padrão reflete a coincidência entre o clima regional e os limites de tolerância térmica e hídrica dessas espécies. Além da influência climática, a paisagem da região ajuda a amortecer extremos e a manter recursos de forma mais previsível. Isso favorece a persistência ao longo do tempo. Essas áreas funcionam como refúgios climáticos, capazes de manter adequabilidade mesmo sob cenários de aquecimento, o que é consistente com padrões descritos para ectotérmicos em gradientes tropicais (Keppel et al., 2012; Sunday et al., 2012; Scheffers et al., 2014)

Nas zonas de montanhas e planaltos, pequenos aumentos na temperatura média podem deslocar as faixas térmicas para o Sul e para altitudes mais elevadas. Com isso, áreas que são hoje subótimas podem se aproximar das condições consideradas ótimas para o desempenho de drosofilídeos como *D. suzukii*, desde que não sejam ultrapassados os limites superiores de tolerância térmica da espécie (Wiman et al., 2016). Esses ambientes elevados tendem a reduzir máximas diurnas, atenuar mínimas noturnas e manter maior umidade por sombreamento, condensação e precipitação orográfica,

produzindo microclimas mais estáveis sob o dossel e ao longo de encostas e vales (Ashcroft, 2010; Jucker et al., 2018; De Frenne et al., 2019)

Na faixa costeira, a influência marítima diminui a amplitude térmica diária e sustenta condições mais úmidas, preservando janelas climáticas favoráveis mesmo quando o interior se torna mais quente e seco (Reboita et al., 2010). Nos nossos modelos, essa faixa litorânea do Sul e Sudeste aparece justamente como um contínuo de alta adequabilidade atual e futura para *D. suzukii* (e, em menor grau, para *Z. indianus*), enquanto o interior perde adequabilidade sob aquecimento, especialmente no cenário SSP5-8.5. Dessa forma, ambientes litorâneos podem funcionar como zonas de amortecimento térmico e de transição, favorecendo a manutenção de drosófilas sensíveis a extremos de temperatura e umidade.

Por fim, mosaicos agroflorestais, silvicultura, pomares e bordas de vegetação asseguram oferta relativamente contínua de frutos e substratos fermentáveis, reduzindo a dependência de períodos curtos de clima ideal e sustentando oviposição e desenvolvimento larval (Asplen et al., 2015; Poyet et al., 2015). Em conjunto, três componentes, a topografia, a moderação climática costeira e a disponibilidade recorrente de recursos, organizam uma malha de manchas adequadas, próximas entre si, que favorece dinâmicas de metapopulação e confere resiliência regional (Hanski, 1998; Keppel et al., 2012). Assim, falhas locais causadas por calor ou seca tendem a ser seguidas de recolonizações a partir de manchas vizinhas, mantendo a ocupação regional mesmo quando as porções baixas e quentes do interior perdem continuidade sob aquecimento e aridez crescentes. Em síntese, a topografia e a maritimidade moderam o clima, enquanto paisagens mistas asseguram recursos ao longo do ano; em conjunto, esses fatores podem explicar por que o eixo Sudeste–Sul emerge como o principal núcleo persistente sob diferentes cenários de emissões.

Síntese operacional e implicações

Este estudo vai além de mapear ocorrências potenciais de espécies invasoras de drosofilídeos: propõe um modelo operacional integrativo que articula variáveis climáticas e de uso da terra para inferir riscos e oportunidades de manejo em múltiplas escalas. A distribuição potencial atual delimita a faixa climática hoje ocupada, enquanto a repartição por uso da terra explicita os contextos, como vegetação nativa, mosaicos produtivos e áreas antrópicas, nos quais essa adequabilidade se insere. As projeções para 2040 indicam a extensão plausível desse uso diante dos cenários avaliados, e o balanço de ganho e perda

quantifica direção e magnitude das mudanças, com ênfase nas bordas climáticas. Mapas de sobreposição e estabilidade evidenciam regiões prioritárias para monitoramento, onde múltiplas espécies perdem e ganham área adequada simultaneamente, sinalizando maior sensibilidade ecológica e possível sobreposição com drosophilídeos nativos. Ao combinar a dimensão climática do nicho e a dimensão de paisagem, este trabalho oferece evidências comparáveis e acionáveis para monitoramento, priorização e manejo, apontando onde concentrar esforços e quais respostas são mais prováveis no curto prazo, até 2040, para *D. nasuta*, *D. sukuzii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*. Por fim, reforçamos a importância de abordagens preditivas em ecologia aplicada: integrar clima, paisagem e biologia das espécies é essencial para formular respostas rápidas ao aquecimento global e antecipar mudanças estruturais em assembleias de insetos tropicais, subsidiando estratégias de monitoramento, mitigação de impactos agrícolas e conservação de comunidades nativas.

REFERÊNCIAS

- Abatzoglou, J. T., Dobrowski, S. Z., Parks, S. A., & Hegewisch, K. C. (2018). TerraClimate, a high-resolution global dataset of monthly climate and climatic water balance from 1958–2015. *Scientific Data*, 5(1), 1–12.
- Andreazza, F., Bernardi, D., dos Santos, R. S. S., Garcia, F. R. M., Oliveira, E. E., Botton, M., & Nava, D. E. (2017). *Drosophila sukuzii* in southern Neotropical region: Current status and future perspectives. *Neotropical Entomology*, 46, 591–605.
- Andreazza, F., Haddi, K., Oliveira, E. E., & Ferreira, J. A. M. (2016). *Drosophila sukuzii* (Diptera: Drosophilidae) arrives at Minas Gerais State, a main strawberry production region in Brazil. *Florida Entomologist*, 99(4), 796–798.
- Araripe, L. O., Klaczko, L. B., Moreteau, B., & David, J. R. (2004). Male sterility thresholds in a tropical cosmopolitan drosophilid, *Zaprionus indianus*. *Journal of Thermal Biology*, 29(2), 73–80.
- Ashcroft, M. B. (2010). Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography*, 37(8), 1407–1413.
- Asplen, M. K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D. S., Chu, D., Daane, K. M., ... & Desneux, N. (2015). Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila sukuzii*): A global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 88(3), 469–494.
- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157(2–3), 101–118.
- Bernardi, D., Andreazza, F., Botton, M., Baronio, C. A., & Nava, D. E. (2017). Susceptibility and interactions of *Drosophila sukuzii* and *Zaprionus indianus*

- (Diptera: Drosophilidae) in damaging strawberry. *Neotropical Entomology*, 46, 1–7.
- Boon, J. S., Keith, S. A., Exton, D. A., & Field, R. (2023). The role of refuges in biological invasions: A systematic review. *Global Ecology and Biogeography*, 32(8), 1244–1271.
- Broennimann, O., Fitzpatrick, M. C., Pearman, P. B., Petitpierre, B., Pellissier, L., Yoccoz, N. G., ... & Guisan, A. (2012). Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 481–497.
- Cavalcanti, F. A. G. S., Viana, J. P. C., Viana, M. C., Santos, R. A. R., & Tidon, R. (2025). Beta diversity of drosophilid flies (Insecta: Diptera) between ecological reserves and urban parks is mediated by turnover. *Urban Ecosystems*, 28(3), 1–10.
- Cavalcanti, F. A., Ribeiro, L. B., Marins, G., Tonelli, G. S., Bão, S. N., Yassin, A., & Tidon, R. (2022). Geographic expansion of an invasive fly: First record of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas. *Annals of the Entomological Society of America*, 115(3), 267–274.
- Colwell, R. K., & Rangel, T. F. (2009). Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Suppl. 2), 19651–19658.
- David, J. R., & Tsacas, L. (1981). Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: Different strategies within the drosophilid family (Diptera). *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biogéographie*, 57, 11–26.
- De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M., ... & Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5), 744–749.
- Dettler, M. A., Barrientos, G. N., Martinez, E., Ansa, M. A., Santadino, M. V., Coviella, C. E., & Virgala, M. B. R. (2021). Nivel de infestación a campo de *Zaprionus indianus* Gupta y *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) en *Ficus carica* L. (Rosales: Moraceae) y *Rubus idaeus* L. (Rosales: Rosaceae) en el noreste de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 80(3), 43–47.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668–6672.
- Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 677–697.
- Enriquez, T., & Colinet, H. (2017). Basal tolerance to heat and cold exposure of the spotted wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii*. *PeerJ*, 5, e3112.

- Escobar, L. I., Ovruski Alderete, S. M., & Kirschbaum, D. S. (2018). Foreign invasive pests *Drosophila suzukii* (Matsamura) and *Zaprionus indianus* Gupta (Diptera: Drosophilidae) threaten fruit production in northwestern Argentina. *Drosophila Information Service*, 101, 9-14.
- Furtado, I. S., & Martins, M. B. (2018). The impacts of land use intensification on the assembly of Drosophilidae (Diptera). *Global Ecology and Conservation*, 16, e00432.
- Gibert, P., Hill, M., Pascual, M., Plantamp, C., Terblanche, J. S., Yassin, A., & Sgrò, C. M. (2016). *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biological Invasions*, 18, 1089–1103.
- Gottschalk, M. S., De Toni, D. C., Valente, V. L., & Hofmann, P. R. (2007). Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) assemblages across an urbanisation gradient. *Neotropical Entomology*, 36, 848–862.
- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., & Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 497–503.
- Grassi, A., Gottardello, A., Dalton, D. T., Tait, G., Rendon, D., Ioriatti, C., ... & Walton, V. M. (2018). Seasonal reproductive biology of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in temperate climates. *Environmental Entomology*, 47(1), 166–174.
- Guisan, A., & Thuiller, W. (2005). Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, 8(9), 993–1009.
- Hamby, K. A., Bellamy, D. E., Chiu, J. C., Lee, J. C., Walton, V. M., Wiman, N. G., ... & Biondi, A. (2016). Biotic and abiotic factors impacting development, behavior, phenology, and reproductive biology of *Drosophila suzukii*. *Journal of Pest Science*, 89(3), 605–619.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(6706), 41–49.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25(15), 1965–1978.
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., & Hijmans, M. R. J. (2017). Package “dismo”. *Circles*, 9(1), 1–68.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Hutchinson, G. E. (1978). *Introduction to population ecology*. Yale University Press.
- Jucker, T., Hardwick, S. R., Both, S., Elias, D. M., Ewers, R. M., Milodowski, D. T., ... & Coomes, D. A. (2018). Canopy structure and topography jointly constrain the

- microclimate of human-modified tropical landscapes. *Global Change Biology*, 24(11), 5243–5258.
- Kellermann, V., & van Heerwaarden, B. (2019). Terrestrial insects and climate change: Adaptive responses in key traits. *Physiological Entomology*, 44(2), 99–115.
- Keppel, G., Van Niel, K. P., Wardell-Johnson, G. W., Yates, C. J., Byrne, M., Mucina, L., ... & Franklin, S. E. (2012). Refugia: Identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 21(4), 393–404.
- Kriticos, D. J., Webber, B. L., Leriche, A., Ota, N., Macadam, I., Bathols, J., & Scott, J. K. (2012). CliMond: Global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(1), 53–64.
- Lauer Garcia, A. C., Pessoa da Silva, F., Campos Bezerra Neves, C. H., & Montes, M. A. (2022). Current and future potential global distribution of the invading species *Drosophila nasuta* (Diptera: Drosophilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 135(1), 208–221.
- Leach, H., Stone, J., Van Timmeren, S., & Isaacs, R. (2019). Stage-specific and seasonal induction of the overwintering morph of spotted wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Science*, 19(4), 5.
- Liebhold, A. M., Yamanaka, T., Roques, A., Augustin, S., Chown, S. L., Brockerhoff, E. G., & Pyšek, P. (2018). Plant diversity drives global patterns of insect invasions. *Scientific Reports*, 8(1), 12095.
- Martins, S. L. T. C., Garcia, A. C. L., & Montes, M. A. (2025). Invasive species of Drosophilidae surpass Neotropical species in larval use of fruit in Brazil's Atlantic Forest and Caatinga biomes. *Ecological Entomology*, 50(4), 670–681.
- Martins, T. C. D. S. L., Santos, M. D. F. S. D., Santos, M. M. S., Araujo, J. D. S., Neves, C. H. C., Garcia, A. C. L., & Montes, M. A. (2023). *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in Brazil: A decade of invasion and occupation of more than half of the country. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 95(Suppl. 2), e20230507.
- Mata, R. A. D., & Tidon, R. (2008). Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodiversity and Conservation*, 17, 2899–2916.
- Mata, R. A. D., Tidon, R., Côrtes, L. G., De Marco, P., & Diniz-Filho, J. A. F. (2010). Invasive and flexible: Niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biological Invasions*, 12, 1231–1241.
- McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems*, 11(2), 161–176.
- Mech, A. M., Tobin, P. C., Teskey, R. O., Rhea, J. R., & Gandhi, K. J. (2018). Increases in summer temperatures decrease the survival of an invasive forest insect. *Biological Invasions*, 20(2), 365–374.

- Montes, M. A., Neves, C. H. C. B., Ferreira, A. F., dos Santos, M. D. F. S., Quintas, J. I. F. P., Manetta, G. D. Â., ... & Garcia, A. C. L. (2021). Invasion and spreading of *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in the Caatinga biome, Brazil. *Neotropical Entomology*, 50, 571–578.
- Nava, D. E., Nascimento, A. M., Stein, C. P., Haddad, M. L., Bento, J. M., & Parra, J. R. (2007). Biology, thermal requirements, and estimation of the number of generations of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) for the main fig producing regions of Brazil. *Florida Entomologist*, 90(3), 495–501.
- Paiva Mendonça, L., Haddi, K., & Godoy, W. A. C. (2023). Effects of co-occurrence and intra- and interspecific interactions between *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus*. *Plos One*, 18(3), e0281806.
- Parkash, R., & Ranga, P. (2013). Divergence for tolerance to thermal-stress related traits in two *Drosophila* species of immigrans group. *Journal of Thermal Biology*, 38(7), 396–405.
- Pascual-Rico, R., Sánchez-Zapata, J. A., Navarro, J., Eguía, S., Anadón, J. D., & Botella, F. (2020). Ecological niche overlap between co-occurring native and exotic ungulates: Insights for a conservation conflict. *Biological Invasions*, 22, 2497–2508.
- Peterson, A. T. (2003). Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. *The Quarterly Review of Biology*, 78(4), 419–433.
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, 213(1), 63–72.
- Peterson, A. T., Soberón, J., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285(5431), 1265–1267.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4), 231–259.
- Pocheville, A. (2015). The ecological niche: History and recent controversies. In T. Hems, P. Huneman, G. Lecointre, & M. Silberstein (Eds.), *Handbook of evolutionary thinking in the sciences* (pp. 547–586). Springer.
- Poyet, M., Le Roux, V., Gibert, P., Meirland, A., Prévost, G., Eslin, P., & Chabrierie, O. (2015). The wide potential trophic niche of the Asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*: The key of its invasion success in temperate Europe? *Plos One*, 10(11), e0142785.
- Rabosky, A. R. D., Cox, C. L., Rabosky, D. L., Title, P. O., Holmes, I. A., Feldman, A., & McGuire, J. A. (2016). Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nature Communications*, 7(1), 11484.
- Rakes, L. M., Delamont, M., Cole, C., Yates, J. A., Blevins, L. J., Hassan, F. N., ... & Erickson, P. A. (2023). Spatial and temporal variation in abundance of introduced African fig fly (*Zaprionus indianus*) (Diptera: Drosophilidae) in the eastern United States. *bioRxiv*.

- Reboita, M. S., Gan, M. A., Rocha, R. P., & Ambrizzi, T. (2010). Regimes de precipitação na América do Sul: Uma revisão bibliográfica. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 25, 185–204.
- Reyes, J. A., & Lira-Noriega, A. (2020). Current and future global potential distribution of the fruit fly *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *The Canadian Entomologist*, 152(4), 587–599.
- Ribeiro, L. B., Proença, C. E. B., & Tidon, R. (2023). Host preferences shown by drosophilids (Diptera) in a commercial fruit and vegetable distribution center follow the wild Neotropical pattern. *Insects*, 14(4), 375.
- Roque, F., Matavelli, C., Lopes, P. H. S., Machida, W. S., Von Zuben, C. J., & Tidon, R. (2017). Brazilian fig plantations are dominated by widely distributed drosophilid species (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 110(6), 521–527.
- Santos, L. A., Mendes, M. F., Krüger, A. P., Blauth, M. L., Gottschalk, M. S., & Garcia, F. R. M. (2017). Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae). *Plos One*, 12, 1–13.
- Santos, V. A. C. L., Garcia, A. C. L., & Montes, M. A. (2024). Adaptation to different temperatures results in wing size divergence of the invading species *Drosophila nasuta* (Diptera: Drosophilidae) in Brazil. *Bulletin of Entomological Research*, 114(6), 756–762.
- Scheffers, B. R., Edwards, D. P., Diesmos, A., Williams, S. E., & Evans, T. A. (2014). Microhabitats reduce animal's exposure to climate extremes. *Global Change Biology*, 20(2), 495–503.
- Segurado, P., Araújo, M. B., & Kunin, W. E. (2006). Consequences of spatial autocorrelation for niche-based models. *Journal of Applied Ecology*, 43(3), 433–444.
- Silva, D. G., Schmitz, H. J., de Medeiros, H. F., Rohde, C., Montes, M. A., & Garcia, A. C. L. (2020). Geographic expansion and dominance of the invading species *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 24(3), 525–534.
- Simberloff, D. (2006). Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters*, 9(8), 912–919.
- Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10(12), 1115–1123.
- Srivastava, V., Lafond, V., & Griess, V. C. (2019). Species distribution models (SDM): Applications, benefits and challenges in invasive species management. *CABI Reviews*, 2019, 1–13.

- Steck, G. J., Dixon, W., & Dean, D. (2015). Spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), a fruit pest new to North America. *Pest Alerts*, VOLUME, 1–3.
- Sunday, J. M., Bates, A. E., & Dulvy, N. K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nature Climate Change*, 2(9), 686–690.
- Swanson, H. K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A. D., Johnson, J. D., & Reist, J. D. (2015). A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 96(2), 318–324.
- Tewksbury, J. J., Huey, R. B., & Deutsch, C. A. (2008). Putting the heat on tropical animals. *Science*, 320(5881), 1296–1297.
- Tidon, R., Leite, D. F., & Leão, B. F. D. (2003). Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: Two years after the invasion. *Biological Conservation*, 112(3), 299–305.
- Tochen, S., Dalton, D. T., Wiman, N., Hamm, C., Shearer, P. W., & Walton, V. M. (2014). Temperature-related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on cherry and blueberry. *Environmental Entomology*, 43(2), 501–510.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J. M., Rand, T. A., Didham, R. K., Fahrig, L., Batáry, P., ... & Westphal, C. (2012). Landscape moderation of biodiversity patterns and processes: Eight hypotheses. *Biological Reviews*, 87(3), 661–685.
- Valadão, H., Proença, C. E., Kuhlmann, M. P., Harris, S. A., & Tidon, R. (2019). Fruit-breeding drosophilids (Diptera) in the Neotropics: Playing the field and specialising in generalism? *Ecological Entomology*, 44, 721–737.
- Van Timmeren, S., & Isaacs, R. (2014). *Drosophila suzukii* in Michigan vineyards, and the first report of *Zaprionus indianus* from this region. *Journal of Applied Entomology*, 138(7), 519–527.
- Viana, J. P. C., Lopes-da-Silva, M., Viana, M. C., & Tidon, R. (2023). Establishment and expansion scenario of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Central Brazil. *Neotropical Entomology*, 52(6), 975–985.
- Viana, J. P. C., Ribeiro, L. B., Cavalcanti, F. A. G. S., & Tidon, R. (2024). *Zaprionus tuberculatus* (Diptera, Drosophilidae): A generalist species that deserves attention. *Journal of Applied Entomology*, 148(9), 1114–1120.
- Viana, J. P. C., Viana, M. C., Cavalcanti, F. A. G. S., Mateus, R. P., Bitner-Mathé, B. C., Garcia, F. R. M., ... & Tidon, R. (2025). Assessing the potential spread of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas: Insights for proactive management and agricultural protection. *Journal of Economic Entomology*, 118(1), 195–202.

- Vilela, C. R. (1999). Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical Region? *Drosophila Information Service*, 82, 37–39.
- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., ... & Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7.
- Wang, B. X., Zhu, L., Ma, G., Najjar-Rodriguez, A., Zhang, J. P., Zhang, F., ... & Ma, C. S. (2023). Current and potential future global distribution of the raisin moth *Cadra figulilella* (Lepidoptera: Pyralidae) under two different climate change scenarios. *Biology*, 12(3), 435.
- Wiman, N. G., Dalton, D. T., Anfora, G., Biondi, A., Chiu, J. C., Daane, K. M., ... & Walton, V. M. (2016). *Drosophila suzukii* population response to environment and management strategies. *Journal of Pest Science*, 89(3), 653–665.
- Winkler, A., Jung, J., Kleinhenz, B., & Racca, P. (2021). Estimating temperature effects on *Drosophila suzukii* life cycle parameters. *Agricultural and Forest Entomology*, 23(3), 361–377.
- Yuzuki, K., & Tidon, R. (2020). Identification key for drosophilid species (Diptera, Drosophilidae) exotic to the Neotropical Region and occurring in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 64(1), e2019100.
- Zhang, Y., Wan, Y., Wang, C., Chen, J., Si, Q., & Ma, F. (2024). Potential distribution of three invasive agricultural pests in China under climate change. *Scientific Reports*, 14(1), 13672.

* Manuscrito formatado nas normas do periódico *Journal of Economic Entomology*

ASSESSING THE POTENTIAL SPREAD OF *ZAPRIONUS TUBERCULATUS* (DIPTERA: DROSOPHILIDAE) IN THE AMERICAS: INSIGHTS FOR PROACTIVE MANAGEMENT AND AGRICULTURAL PROTECTION

José Pedro Cavalcante Viana¹, Matheus Cavalcante Viana², Fábio André Gomes Silva Cavalcanti¹, Rogério Pincela Mateus³, Blanche Christine Bitner-Mathé⁴, Flávio Roberto Mello Garcia⁵, Karina Jobim⁵, Lilian Madi-Ravazzi⁶, Claudia Rohde⁷, MarluCIA Bonifácio Martins⁸, Rosana Tidon^{1*}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF, Brazil, ²Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, BA, Brazil, ³Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual do Centro-Oeste, Guarapuava, PR, Brazil, ⁴Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, Brazil, ⁵Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade, Universidade Federal de Pelotas, Capão do Leão, RS, Brazil, ⁶Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, São José do Rio Preto, SP, Brazil, ⁷Centro Acadêmico de Vitória, Universidade Federal de Pernambuco, Vitória de Santo Antão, PE, Brazil, ⁸Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), Belém, PA, Brazil

*Corresponding author, email: rotidon@unb.br

ABSTRACT

Invasive species pose significant ecological and economic threats globally. *Zaprionus tuberculatus* Malloch, a drosophilid fruit fly native to the Afrotropical region and Indian Ocean islands, is included in the pest list of the Center for Agriculture and Bioscience (CABI) because it uses fruit as breeding sites and can damage cultivated areas. This fly species extended its range across Europe in the late 20th century; in 2020, it was recorded in South America, and currently, it is widely distributed in Brazil. Here, we assess the potential spreading of *Zaprionus tuberculatus* in Central and North America based on 2 distinct origins of propagules: from South America and from Europe. To this end, we developed species distribution models using bioclimatic variables and elevation data to project potentially suitable habitats and infer invasion routes. In any case, our results indicate suitability for *Z. tuberculatus* colonization in Central and North America, including major fruit-producing areas in Central American countries and the United States (Florida and California). The rapid dispersal ability of *Z. tuberculatus*, coupled with its adaptability to diverse environments, underscores the urgency for proactive monitoring and control measures. Therefore, this study provides valuable insights for developing proactive measures to mitigate the spread of *Z. tuberculatus* and protect agricultural productivity in the Americas.

Keywords: biological invasion, potential distribution, host fruit, pest control, biodiversity

INTRODUCTION

Invasive species produce impacts by interacting with other species in invaded areas. They can reduce native populations or even cause local extinction (Simberloff et al. 2013, Havel et al. 2015), decreasing biodiversity (Díaz et al. 2019), and eventually affecting the ecological functions of ecosystems (Charles and Dukes 2007). They can also impact the economy by compromising agricultural production (Oliveira et al. 2013, Savary et al. 2019), as many pests cause crop loss (Cook et al. 2011, Paini et al. 2016). The spread of invasive species is a growing concern because it has been amplified by increased globalization, especially worldwide trade in agricultural and food products (Perrings et al. 2005, Hulme 2009). Anthropogenic actions, such as land use and climate change, also facilitate the dispersal and establishment of invasive species in various parts of the world (Mooney and Cleland 2001, Pimentel et al. 2001, Paini et al. 2016). This

situation is alarming in the face of the urgent global challenge of providing food, maintaining economic productivity, and conserving biodiversity (Bradshaw et al. 2016)

The process of eradicating an invasive species requires considerable effort and is rarely successful. An effective strategy to prevent the impact of these species is to avoid new introductions or to limit the spread of those already established in the invaded environment (Simberloff et al. 2013). Monitoring the establishment and dispersal of non-native species in a new area from the beginning of the process is an excellent opportunity to understand the factors that contribute to the success of the invasion and promote strategies that minimize its damage. Species distribution modeling techniques are effective tools for the control of invasive species (Jiménez-Valverde et al. 2011). By estimating the climatic niche through the relationship between occurrence data and local environmental variables, it is possible to identify areas susceptible to invasion and project future scenarios for the species distribution (Elith and Leathwick 2009, Srivastava et al. 2019). Therefore, establishing geographic projections of vulnerable areas is a fundamental strategy for tracing the colonization potential of invasive species, directing monitoring and control, and consequently preventing possible damage.

The Drosophilidae family includes more than 4,600 fly species distributed worldwide (Taxodros 2024). Although most drosophilids occur in specific natural vegetation types, some species have dispersed from their native domains, colonized new areas, and became cosmopolitan (David and Tsacas 1981). Drosophilids are small organisms (ca. 3–4 mm), generate many offspring and are easily manipulated in the field and laboratory (Markow and O’Grady 2008, Mata et al. 2008a). Due to their short life cycle (ca. 2–3 wk) and high sensitivity to environmental conditions, drosophilids respond quickly to environmental changes (Parsons 1991, Mata et al. 2008b) and are good models for studies on biological invasions (Gibert et al. 2016).

Zaprionus tuberculatus Malloch was first recorded in the Americas in 2020 (Cavalcanti et al. 2022), in Central Brazil. This species is included in the pest list of the Center for Agriculture and Bioscience (CABI 2024) and, until 2020, was also on the pest alert list of the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO). Native to the Afrotropical region and the Indian Ocean islands (Yassin et al. 2008), *Z. tuberculatus* has extended its distribution across North Africa (Yassin and David 2010, Kamel et al. 2020), Europe (Yassin and David 2010, Raspi et al. 2014, Chireceanu et al. 2015), and South America (Mateus and Machado 2022, Montes and Vilela 2022, Faria and BitnerMathé 2023, Jobim et al. 2023, Moreira et al. 2023). The dispersion of *Z.*

tuberculatus causes concern due to its already demonstrated ability to establish itself in different regions, infest dozens of plant species (CABI 2024), and interact with other pest species. Therefore, there is growing concern that this species could reach other parts of the world, especially considering the international fruit trade.

In this study, we used occurrence data from *Z. tuberculatus* populations in the invaded regions (South America and Europe) to project its potential distribution in these regions, as well as in Central and North America, where the species has not yet been recorded. We assumed that these Americas are vulnerable to invasion by *Z. tuberculatus* because they are close to South America, import fruit from countries in the invaded regions, and are also major producers of fruits. Specifically, we evaluated the potential spreading of *Z. tuberculatus* based on 2 distinct origins of propagules: from South America and from Europe. By mapping the potential areas for the establishment of *Z. tuberculatus* in Central and North America, as well as suggesting possible invasion routes, we hope to contribute to the development of strategies aimed at reducing the risks associated with the spreading of this invasive species.

MATERIAL AND METHODS

To infer the potential distribution and possible dispersal routes of *Z. tuberculatus* in Central and North America, we used 2 separate sets of occurrence points from (i) South America and (ii) Europe. We did not include occurrence records from Africa, where the species is endemic and does not have pest status, because they are old and often lack geographical coordinates. The occurrence records for *Z. tuberculatus* were obtained from the TaxoDros database ([https:// www.taxodros.uzh.ch/](https://www.taxodros.uzh.ch/)). Additionally, in Brazil, we supplemented this data with collections made by authors in various Brazilian localities, whose records have not yet been published and are, therefore, not available on TaxoDros. Among the records obtained from TaxoDros, we considered only the articles that contained the geographical coordinates of the collection site. To minimize spatial autocorrelation and potential sampling bias, we excluded occurrence data with less than 25 km between them, following the recommendations of Boria et al. (2014). This filtering was implemented using the “filterByProximity” function of the rangeBuilder package (Rabosky et al. 2016) in the R software (version 4.1.1, <http://cran.r-project.org>). The ecological motivation for establishing the 25 km threshold lies in the high dispersal capacity of drosophilids, which are capable of traveling significant distances within a

short period (Leitch et al. 2021). After this procedure, we kept 35 occurrence sites in the invaded regions: 12 in Europe and 23 in South America (Supplementary Tables S1 and S2).

Initially, we created 19 bioclimatic variables for the period in which *Z. tuberculatus* was recorded on each continent (South America: 2016–2023; Europe: 2011–2023) using maximum, minimum and precipitation temperature data available in the TerraClimate database (<https://www.climatologylab.org/terraclimate.html>) with the “biovars” function from the Dismo package (Hijmans et al. 2017) in R 4.1.1. The elevation variable, obtained from WorldClim (<https://www.worldclim.org/>), was also included in the models. The 20 variables were then processed and cropped for the study area (South America and Europe) at a resolution of 2.5 arc-min (≈ 5 km), and we extracted the values of the 19 bioclimatic variables for each point of occurrence. To avoid bias in the analysis (Dormann et al. 2013), we eliminated highly correlated climatic variables ($\geq |0.70|$) using Pearson’s correlation test. As a result, we selected 6 variables to build the projection models for South America: BIO01 (annual mean temperature), BIO04 (temperature seasonality), BIO07 (temperature annual range), BIO12 (annual precipitation), BIO15 (precipitation seasonality), and elevation. For Europe, we select 7 variables: BIO01 (annual mean temperature), BIO03 (isothermality), BIO04 (temperature seasonality), BIO08 (mean temperature of wettest quarter), BIO12 (annual precipitation), BIO15 (precipitation seasonality), and elevation. The potential distribution models were generated using the Maxent algorithm (Phillips et al. 2006). We performed 10 model runs, using 80% of the occurrences for training and 20% for testing, with the bootstrap method. To optimize the model parameters, we tested a wide range of feature classes (FC) and regularization multiplier (RM) values. Given the small sample size of *Z. tuberculatus*, we allowed for increased complexity in the feature classes by selecting the Linear, Quadratic, and Product features as these were proper for the available data (Galante et al., 2018). For the RM, we tested values ranging from 0.5 to 3.0. A value of 1 was selected because it offered the ideal balance between model complexity and generalizability, minimizing the risk of overfitting. This approach ensured that the model remained robust while accurately capturing key environmental factors influencing the species’ potential distribution. To model the potential distribution of *Z. tuberculatus* using MaxEnt, we generated 10,000 pseudo-absence (background) points randomly distributed across the study area. This approach was chosen to avoid spatial restriction of pseudo-absence points, which is crucial given the rapid spread of *Z. indianus* previously observed in Brazil. Since *Z.*

tuberculatus may follow a similar colonization pattern, using widely distributed pseudo-absence points ensures the model captures a broad range of environmental conditions. The models were outputted in logistic format, and we converted the average model into binary using the “Minimum training presence” cut-off threshold. Subsequently, the models were extrapolated to Central and North America to identify the most favorable areas for the occurrence of *Z. tuberculatus* and trace possible entry routes for the species. To assess the quality of the extrapolations, we used the area under the curve (AUC). This metric provides a threshold-independent measure of how well the model distinguishes between suitable and unsuitable areas compared to null expectations, so it is commonly used to evaluate the performance of ecological niche models (Elith et al. 2006). The potential area of occurrence was calculated for each country and island in the Americas and Europe using binary maps and QGIS software, version 3.30.1. To identify areas predicted as potential distribution zones for *Zaprionus tuberculatus* along both invasion routes, we combined the 2 previously generated binary maps, highlighting regions where the species could establish itself. This approach enabled the creation of a unified map of Central and North America, illustrating the overlap of potential propagule dispersal from both Europe and South America. By doing so, we identified all vulnerable areas that require monitoring and provided a comprehensive view of the regions at highest risk of invasion.

RESULTS

In South America, *Z. tuberculatus* has only been recorded in Brazil, in various environmental conditions, covering an extension of ca. 3,400 km from the northernmost point (Belém, PA - 1°22'57.5"S, 48°27'57.2"W) to the southernmost point (Pelotas, RS - 31°35'54.4"S, 52°28'27.9"W) (Fig. 1). Based on the points of occurrence in Brazil, our model suggests that there are favorable areas for *Z. tuberculatus* in practically every country in South and Central America. In North America, favorable areas for *Z. tuberculatus* were identified in the United States (Florida and West Coast) and Canada (Southwest Coast) (Fig. 1, Table 1).

Table 1. Potential distribution area of *Zaprionus tuberculatus* in American countries, from occurrences documented in South America.

Countries	Potential area (km²)	Countries	Potential area (km²)
American Virgin Islands (US)	144	Guadeloupe (France)	551
Antigua and Barbuda	20	Guatemala	92 321
Argentina	69 139	Guyana	74 065
Aruba (Netherlands)	166	Haiti	17 068
Bahamas	9 654	Honduras	82 302
Belize	21 239	Jamaica	9 594
Bolivia	448 292	Martinique (France)	462
Bonaire (Netherlands)	280	Mexico	807 531
Brazil	4 221 450	Montserrat (UK)	66
British Virgin Islands (UK)	81	Nicaragua	47 409
Canada	40 533	Panama	27 925
Cayman Islands (UK)	133	Paraguay	174 237
Chile	369 291	Peru	319 905
Colombia	297 074	Puerto Rico (US)	37 56
Costa Rica	22 855	St. Kitts and Nevis	135
Cuba	96 708	St. Lucia	162
Curacao (Netherlands)	410	St. Vincent and the Grenadines	203
Dominica	524	Suriname	4 483
Dominican Republic	20 068	Trinidad and Tobago	210
Ecuador	125 197	Turks and Caicos Islands (UK)	206
El Salvador	14 145	United States	122 626
Greenland (Denmark)	7 504	Uruguay	12 41
Grenada	102	Venezuela	424 630

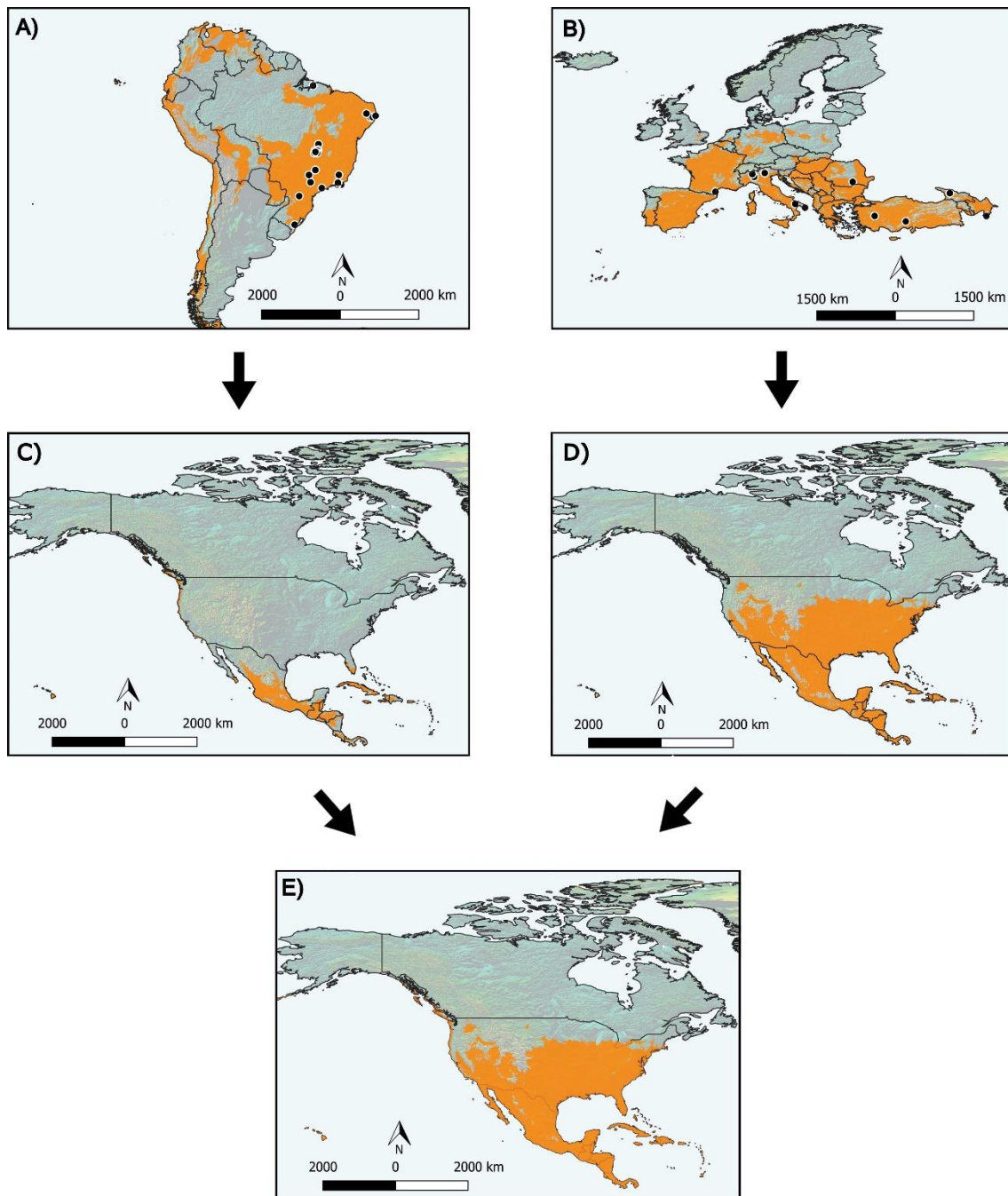


Fig. 1. Occurrence records (black circles) and potential geographical distribution (highlighted areas) of *Zapriomus tuberculatus*. (A) South America, (B) Europe, (C) Vulnerable areas in Central America and North America, from the points of occurrence in South America, (D) Vulnerable areas in Central America and North America from collection points in Europe, (E) Overlapping potential distribution of propagules from both Europe and South America.

In Europe, *Z. tuberculatus* has been recorded from France to Georgia and Azerbaijan in the far east, covering a range of ca. 3,600 km (Fig. 1). According to the models generated in this study, there are favorable areas for the spreading of the species

in most of the other European countries, including Portugal and Spain (Table 2). Based on extrapolations from points of occurrence in Europe, the models indicate high suitability for *Z. tuberculatus* in practically all countries in Central America. The vulnerable areas in North America are also more extensive in this case (64% in the United States and 0.3% in Canada).

Table 2. Potential distribution area of *Zaprionus tuberculatus* in Europe, Central and North American countries, from occurrences documented in Europe

Countries	Potential area (km²)	Countries	Potential area (km²)
Albania	28 466	Hungary	93 041
American Virgin Islands (US)	155	Iceland	99 371
Andorra	51	Ireland	67 530
Anguilla (UK)	64	Italy	296 863
Antigua and Barbuda	450	Jamaica	10 679
Armenia	29 651	Latvia	64 257
Aruba (Netherlands)	166	Liechtenstein	27
Austria	83 858	Lithuania	64 427
Azerbaijan	85 449	Luxembourg	2 621
Bahamas	10 577	Macedonia	25 498
Barbados	391	Malta	181
Belarus	572	Martinique (France)	1 072
Belgium	30 602	Mexico	1 799 803
Belize	21 790	Moldova	123
Bonaire (Netherlands)	280	Monaco	7
Bosnia Herzegovina	50 755	Montenegro	13 930
British Virgin Islands (UK)	86	Montserrat (UK)	90
Bulgaria	110 775	Netherlands	34 288
Canada	30 030	Nicaragua	127 102
Cayman Islands (UK)	133	Norway	304 524
Costa Rica	47 806	Panama	72 176
Croatia	54 435	Poland	310 985

Cuba	107 162	Portugal	90 435
Curacao (Netherlands)	410	Puerto Rico (US)	8 863
Czech Republic	78 846	Romania	236 477
Denmark	38 605	Russia	1 509
Dominica	707	San Marino	18
Dominican Republic	46 570	Serbia	88 573
El Salvador	20 358	Slovakia	48 964
Estonia	44 173	Slovenia	20 647
Finland	331 722	Spain	495 499
France	545 839	St. Kitts and Nevis	148
Georgia	69 368	St. Lucia	594
Germany	354 900	St. Vincent and the Grenadines	303
Greece	125 403	Sweden	443 389
Grenada	306	Switzerland	41 212
Guadeloupe (France)	1 536	Trinidad and Tobago	4 732
Guatemala	99 863	Turkey	776 821
Haiti	26 436	Turks and Caicos Islands (UK)	206
Honduras	111 382	United States	5 058 496

The combination of the 2 potential distribution maps for both invasion routes indicates that nearly all of Central America and a large part of North America are suitable for the establishment of *Zaprionus tuberculatus* (Fig. 1).

For all models, the AUC test values ranged from 0.79 to 0.91 (Supplementary Table S3). As values closer to 1.0 indicate better predictive performance, our results suggest that the models have good predictive ability in identifying suitable areas for the species' occurrence.

DISCUSSION

Under both invasion circumstances (propagules departing from South America or Europe), Central and North America present vulnerable areas to colonization by *Zaprionus tuberculatus*. The mapping of these areas, together with the recent history of

species spreading, suggests hypotheses about possible routes toward Central and North America.

Zaprionus tuberculatus seems to be an efficient disperser. A few years after its detection in Brazil (Cavalcanti et al. 2022), the species has already been recorded in 23 locations covering a latitudinal range of 47°C. Fruit-fly dispersal is a species-specific process influenced by genetic and environmental conditions (Richardson and Johnston 1975, Markow and Castrezana 2003), and at least some species experience long-distance migration. In the Death Valley, *Drosophila* can disperse from one oasis to another across many kilometers of desert (Coyne et al. 1982), and *D. melanogaster* can disperse ~12 km in a single flight in still air and might travel many times that distance in moderate winds (Leitch et al. 2021). Therefore, *Z. tuberculatus* could spread in South America and Central America through natural dispersion. In addition, the species might also cross geographical barriers by human-mediated processes, such as fruit transportation (Lichtenberg and Olson 2018). Shortly after its first record in Brazil, *Z. tuberculatus* was found by the authors of this study in urban markets located at least 1,500 km from each other: Caruaru (CR, Sep. 2021), Brasília (RT, Jan. 2022), Rio de Janeiro (BBM-L, Mar. 2022), and Belém (MBM, Jun. 2023). The great distance between these cities and the relatively short time between detections reinforce the fact that immature stages of the fly may be being transported along with commercialized fruit. Urban markets have already been reported as dispersal sources for generalist drosophilids, which find ideal conditions for their development (Shorrocks 1977, Newbury et al. 1984, Ribeiro et al. 2023).

In Brazil, *Z. tuberculatus* has been detected in urban (Cavalcanti et al. 2022), rural (Jobim et al. 2023), and cultivated (Faria and Bitner-Mathé 2023) environments and in areas of natural vegetation in the Cerrado (Cavalcanti et al. 2022) and Atlantic Forest (Mateus and Machado 2022) biomes, both of which are global biodiversity hotspots (Myers et al. 2000). We believe that the species may already be present in other Latin American countries, although it has not yet been recorded. Chile, for example, has a vulnerable area of 120,739 km² and is an important producer and exporter of fruits like cherries, grapes, peaches, blueberries, plums, and apples (USDA 2023). In Central America, Costa Rica, Guatemala, Honduras, Panama, and Nicaragua are the largest producers of tropical fruit in the world (Avocado, Mango, Papaya, Pitahaya, Pineapple) (FAO 2023). In Europe and other EPPO member countries, *Z. tuberculatus* also seems to be expanding. Its first record was in citrus orchards in Malta in 1991 (Ebejer 2001), and since 2011, the species has also been found in Turkey (Patlar et al. 2012), Romania (Raspi

et al. 2014), Italy (Antonacci et al. 2017), Tunisia (Amiresmaeili et al. 2019), Azerbaijan and Georgia (Oboňa et al. 2019), and France (Georges et al. 2024). Most of the detections occurred in cultivated areas and can be attributed to efforts to contain the spread of invasive *D. suzukii* (Zengin 2020). We recommend that drosophilid sampling be carried out not only in cultivated but also in natural environments, given that these can act as sources for the species during the off-season (Georges et al. 2024).

In North America, the regions suitable for propagules originating in South America are primarily concentrated in the states of Florida and California, collectively accounting for 69% of the United States fruit crop (USDA 2019). These states also host ports through which imported fruit enters and have previously been identified as potential routes for the introduction of other pests, such as *Drosophila suzukii* (Hauser 2011, Dean et al. 2013, Garcia et al. 2022) and *Z. indianus* (Van der Linde et al. 2006). Regarding propagules originating in Europe, there exist climatically favorable regions for the establishment of *Z. tuberculatus* spanning from the east coast to the west coast of the United States, encompassing approximately 51% of the nation's territory. The latitudinal similarity between these continents may account for the climatic resemblance, yet it is noteworthy that specific agricultural environments, like small fruit orchards, are common in both regions, thereby facilitating *Z. tuberculatus* establishment. In sum, the significant flow of fruit between American and European countries warrants surveillance at airports and ports, while the dispersal capacity of the species suggests that it may take advantage of favorable conditions for land dispersal. In this context, we advocate rigorous surveillance of areas at risk from *Z. tuberculatus*.

The rapid dispersal of *Z. tuberculatus*, combined with its adaptability to various environments, contributes significantly to its successful geographical spreading (Amiresmaeili et al. 2019). These traits, typical of invasive species (Zhao et al. 2023), are cause for concern as there are extensive potential areas for its establishment in the Americas, many of which are fruit-producing regions. We suspect that *Z. tuberculatus* may already be present in California, given that images of drosophilids recorded in Los Angeles (<https://www.inaturalist.org/observations/190490657>) have been identified as *Z. indianus* but display characteristics consistent with *Z. tuberculatus*. Therefore, the absence of documented records of the species might be attributed to either a lack of systematic collections or insufficient taxonomic knowledge regarding this invasive species. We acknowledge that future research should also incorporate other variables, such as climate predictions under various future scenarios, assessments of host species in

invaded regions, annual monitoring in areas with significant thermal amplitudes, and interactions with other species (Pearson and Dawson 2003, Guisan and Thuiller 2005, Giannini et al. 2012, Lissovsky and Dudov 2021). However, by identifying areas potentially susceptible to invasion and potential dispersal routes of the pest, our study lays a solid foundation for the development of control strategies for *Z. tuberculatus*, particularly in terms of surveillance.

ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank the editor and 2 anonymous reviewers for their careful revision and constructive suggestions, which greatly improved the manuscript. Funding was provided by the Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF, Grant 193- 00001737/2022-15), Fundação de Amparo à Ciências e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE, Grant APQ1263.201-21), Coordenação de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Code 001) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Grants 165109/2021-1, 131296/2021-3).

AUTHOR CONTRIBUTIONS

José Pedro Viana (Conceptualization [equal], Data curation [equal], Formal analysis [equal], Investigation [equal], Methodology [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—original draft [equal], Writing—review & editing [equal]), Matheus Viana (Conceptualization [equal], Formal analysis [equal], Investigation [equal], Methodology [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—original draft [equal], Writing—review & editing [equal]), Fábio Cavalcanti (Investigation [equal], Supervision [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), Rogério Mateus (Data curation [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), Blanche Bitner-Mathé (Data curation [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), Flavio Garcia (Data curation [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), Karina Jobim (Data curation [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), Lilian Madi-Ravazzi (Data curation [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), Claudia Rohde (Data curation [equal], Validation [equal], Visualization [equal],

Writing—review & editing [equal]), Marlucia Martins (Data curation [equal], Investigation [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—review & editing [equal]), and Rosana Tidon (Conceptualization [equal], Data curation [equal], Funding acquisition [equal], Investigation [equal], Project administration [equal], Supervision [equal], Validation [equal], Visualization [equal], Writing—original draft [equal], Writing—review & editing [equal]).

REFERENCES

- Amiresmaeli N, Jucker C, Savoldelli S, et al. 2019. Can exotic drosophilids share the same niche of the invasive *Drosophila suzukii*? J. Entomol. Acarol. Res. 51:8–5. <https://doi.org/10.4081/jear.2019.7861>
- Antonacci R, Tritto P, Cappucci U, et al. 2017. Drosophilidae monitoring in Apulia (Italy) reveals *Drosophila suzukii* as one of the four most abundant species. Bull. Insectology 70:139–146.
- Boria RA, Olson LE, Goodman SM, et al. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. Ecol. Model. 275:73–77. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.012>
- Bradshaw CJ, Leroy B, Bellard C, et al. 2016. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. Nat. Commun. 7:12986. <https://doi.org/10.1038/ncomms12986>
- CABI. 2024. *Zaprionus tuberculatus*. [accessed 2024 July]. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.1079/cabicompendium.117928>.
- Cavalcanti FA, Ribeiro LB, Marins G, et al. 2022. Geographic expansion of an invasive fly: first record of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas. Ann. Entomol. Soc. Am. 115:267–274. <https://doi.org/10.1093/aesa/saab052>
- Charles H, Dukes JS. 2007. Impacts of invasive species on ecosystem services. In: Nentwig W, editor. Biological invasions, ecological studies. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; p. 217–237
- Chireceanu C, Teodoru A, Chiriloaie A. 2015. The first detection of fruit fly *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the eastern part of Europe (Romania). Ann. Univ. Craiova 20:377–382.
- Cook DC, Fraser RW, Pains DR, et al. 2011. Biosecurity and yield improvement technologies are strategic complements in the fight against food insecurity. Plos One 6:e26084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026084>
- Coyne JA, Boussy IA, Prout T, et al. 1982. Long-distance migration of *Drosophila*. Am. Nat. 119:589–595. <https://doi.org/10.1086/283936>

- David JR, Tsacas L. 1981. Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: different strategies within the Drosophilid family (Diptera). C. R. Séances Soc. Biogéogr. 57:11–26.
- Dean D, Price JF, Steck G, et al. 2013. Development and impact of the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii*, in Florida strawberries. Int. J. Fruit Sci. 13:67–75. <https://doi.org/10.1080/15538362.2012.696992>
- Díaz S, Settele J, Brondízio ES, et al. 2019. Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. Science 366:eaax3100. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, et al. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography 36:27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Ebejer MJ. 2001. A contribution to the knowledge of the Ephydroidea (Diptera: Camillidae, Campichoetidae and Drosophilidae) of Malta. Cent. Med. Nat. 3:85–88.
- Elith J, Leathwick JR. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40:677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, et al. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. Ecography 29:129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Faria FS, Bitner-Mathé BC. 2023. Occurrence of *Zaprionus tuberculatus* on Southeastern Brazil coastal plain, in Rio de Janeiro. Drosoph. Inf. Serv. 106:1–2.
- Galante PJ, Alade B, Muscarella R, et al. 2018. The challenge of modeling niches and distributions for data-poor species: a comprehensive approach to model complexity. Ecography 41:726–736. <https://doi.org/10.1111/ecog.02909>
- Garcia FRM, Lasa R, Funes CF, et al. 2022. *Drosophila suzukii* management in Latin America: current status and perspectives. J. Econ. Entomol. 115:1008–1023. <https://doi.org/10.1093/jee/toac052>
- Georges R, Yassin A, Colinet H. 2024. First record of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in mainland France. Entomol. Res. 54:e12725. <https://doi.org/10.1111/1748-5967.12725>
- Giannini TC, Siqueira MF, Acosta AL, et al. 2012. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. Rodriguésia 63:733–749. <https://doi.org/10.1590/s2175-78602012000300017>

- Gibert P, Hill M, Pascual M, et al. 2016. *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biol. Invasions* 18:1089–1103. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1087-4>
- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8:993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Hauser M. 2011. A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. *Pest Manag. Sci.* 67:1352–1357. <https://doi.org/10.1002/ps.2265>
- Havel JE, Kovalenko KE, Thomaz SM, et al. 2015. Aquatic invasive species: challenges for the future. *Hydrobiologia* 750:147–170. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2166-0>
- Hijmans RJ, Phillips S, Leathwick J, et al. 2017. Package ‘dismo’. *Circles* 9:1–68.
- Hulme PE. 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *J. Appl. Ecol.* 46:10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Jiménez-Valverde A, Peterson AT, Soberón J, et al. 2011. Use of niche models in invasive species risk assessments. *Biol. Invasions* 13:2785–2797. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9963-4>
- Jobim K, Kaster PL, Rosa BRD, et al. 2023. Expansion of the area of occurrence of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas and registration of new host plants. *Braz. J. Biol.* 83:e273916. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.273916>
- Kamel MBH, Cheik ZB, Zouari S, et al. 2020. First report of *Zaprionus indianus* and *Z. tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in Tunisia. *EPPO Bull.* 50:307–310. <https://doi.org/10.1111/epp.12662>
- Leitch KJ, Ponce FV, Dickson WB, et al. 2021. The long-distance flight behavior of *Drosophila* supports an agent-based model for wind-assisted dispersal in insects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 118:e2013342118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2013342118>
- Lichtenberg E, Olson LJ. 2018. The fruit and vegetable import pathway for potential invasive pest arrivals. *Plos One* 13:e0192280. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192280>
- Lisovsky AA, Dudov SV. 2021. Species-distribution modeling: advantages and limitations of its application. 1. General approaches. *Biol. Bull. Rev.* 11:265–275. <https://doi.org/10.1134/s2079086421030087>

- FAO. 2023. Major Tropical Fruits. Market Review 2022. Rome.
- Markow TA, Castrezana S. 2003. Dispersal in cactophilic *Drosophila*. *Oikos* 89:378–386. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890219.x>
- Markow TA, O'grady P. 2008. Reproductive ecology of *Drosophila*. *Funct. Ecol.* 22:747–759. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01457.x>
- Mata RAD, McGeoch M, Tidon R. 2008a. Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodivers. Conserv.* 17:2899–2916. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9403-7>
- Mata RAD, Roque F, Tidon R. 2008b. Drosophilids (Insecta, Diptera) of the Paranã Valley: eight new records for the Cerrado biome. *Biota Neotrop.* 8:55–60. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032008000100006>
- Mateus RP, Machado LPB. 2022. Survey of Drosophilidae fauna in an interior Atlantic Forest fragment in Southeastern Brazil reveals the occurrence of the invasive *Zaprionus tuberculatus*. *Drosoph. Inf. Serv.* 105:53–56.
- Montes LF, Vilela CR. 2022. *Zaprionus tuberculatus* was collected in the metropolitan region of São Paulo, state of São Paulo, Brazil. *Drosoph. Inf. Serv.* 105:56–58.
- Mooney HA, Cleland EE. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 98:5446–5451. <https://doi.org/10.1073/pnas.091093398>
- Moreira MM, Dias LDPB, Sena LCDP, et al. 2023. First record of *Zaprionus tuberculatus* Malloch, 1932 (Diptera: Drosophilidae) in Minas Gerais, Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* 67:e20230031. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2023-0031>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Newbury SF, Donegan J, Stewart JA. 1984. *Drosophila virilis* and its cosmopolitan relatives in urban islands. *Biol. J. Linn. Soc.* 23:323–329. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1984.tb00148.x>
- Oboňa J, Dvořák L, Haenni JP, et al. 2019. New and interesting records of Diptera from Azerbaijan and Georgia. *Zoosyst. Ross.* 28:277–295. <https://doi.org/10.31610/zsr/2019.28.2.277>
- Oliveira CM, Auad AM, Mendes SM, et al. 2013. Economic impact of exotic insect pests in Brazilian agriculture. *J. Appl. Entomol.* 137:1–15. <https://doi.org/10.1111/jen.12018>
- Paini DR, Sheppard AW, Cook DC, et al. 2016. Global threat to agriculture from invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 113:7575–7579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602205113>

- Parsons PA. 1991. Biodiversity conservation under global climatic change: the insect drosophila as a biological indicator? *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.* 1:77–83. <https://doi.org/10.2307/2997493>
- Patlar B, Koc B, Yilmaz M, et al. 2012. First records of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) from the Mediterranean Region, Turkey. *Drosoph. Inf. Serv.* 95:94–96.
- Pearson RG, Dawson TP. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12:361–371. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2003.00042.x>
- Perrings C, Dehnen-Schmutz K, Touza J, et al. 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends Ecol. Evol.* 20:212–215. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.011>
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190:231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pimentel D, McNair S, Janecka J, et al. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 84:1–20. [https://doi.org/10.1016/s0167-8809\(00\)00178-x](https://doi.org/10.1016/s0167-8809(00)00178-x)
- Rabosky ARD, Cox CL, Rabosky DL, et al. 2016. Coral snakes predict the evolution of mimicry across New World snakes. *Nat. Commun.* 7:11484. <https://doi.org/10.1038/ncomms11484>
- Raspi A, Grassi A, Benelli G. 2014. *Zaprionus tuberculatus* (Diptera Drosophilidae): first records from the European mainland. *Bull. Insectol.* 67:157–160.
- Ribeiro LB, Proença CEB, Tidon R. 2023. Host preferences shown by Drosophilids (Diptera) in a commercial fruit and vegetable distribution center follow the wild neotropical pattern. *Insects* 14:375. <https://doi.org/10.3390/insects14040375>
- Richardson RH, Johnston JS. 1975. Behavioral components of dispersal in *Drosophila mimica*. *Oecologia* 20:287–299. <https://doi.org/10.1007/BF00345519>
- Savary S, Willocquet L, Pethybridge SJ, et al. 2019. The global burden of pathogens and pests on major food crops. *Nat. Ecol. Evol.* 3:430–439. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0793-y>
- Shorrocks B. 1977. An ecological classification of European *Drosophila* species. *Oecologia* 26:335–345. <https://doi.org/10.1007/BF00345533>
- Simberloff D, Martin JL, Genovesi P, et al. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends Ecol. Evol.* 28:58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

- Srivastava V, Lafond V, Griess VC. 2019. Species distribution models (SDM): applications, benefits and challenges in invasive species management. *CABI Rev.* 14:1–13. <https://doi.org/10.1079/pavsnmr201914020>
- TaxoDros. 2024. The database on taxonomy of Drosophilidae. [accessed 2024 July 17]. <https://www.taxodros.uzh.ch/search/class.php>
- USDA: National Agricultural Statistics Service (USDA NASS 2017). 2019. Census of agriculture: specialty crops. *Census Agric.* 2:1–15.
- USDA. 2023. Chile: Fresh Deciduous Fruit Semiannual. [accessed 2024 July 10]. https://apps.fas.usda.gov/newgainapi/api/Report/DownloadReportByFileName?fileName=Fresh%20Deciduous%20Fruit%20Semi-annual_Santiago_Chile_CI2023-0011.pdf.
- Van der Linde K, Steck GJ, Hibbard K, et al. 2006. First records of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae), a pest species on commercial fruits from Panama and the United States of America. *Fla. Entomol.* 89:402–404. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2006\)89\[402:frozid\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2006)89[402:frozid]2.0.co;2)
- Yassin A, David JR. 2010. Revision of the Afrotropical species of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae), with descriptions of two new species and notes on the internal reproductive structures and immature stages. *ZooKeys* 51:33–72. <https://doi.org/10.3897/zookeys.51.380>
- Yassin A, Araripe LO, Capy P, et al. 2008. Grafting the molecular phylogenetic tree with morphological branches to reconstruct the evolutionary history of the genus *Zaprionus* (Diptera: Drosophilidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 47:903–915. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.036>
- Zengin E. 2020. Occurrence of invasive species and seasonal dynamics of fruit flies (Diptera: Drosophilidae) species in Uşak province, Turkey. *Rev. Soc. Entomol. Arg.* 79:21–30. <https://doi.org/10.25085/rsea.790104>
- Zhao Z, Hui C, Peng S, et al. 2023. The world's 100 worst invasive alien insect species differ in their characteristics from related non-invasive species. *J. Appl. Ecol.* 60:1929–1938. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14485>

* Manuscrito formatado nas normas do periódico *Journal of Applied Entomology*

***ZAPRIONUS TUBERCULATUS* (DIPTERA, DROSOPHILIDAE): A
GENERALIST SPECIES THAT DESERVES ATTENTION**

José Pedro Cavalcante Viana¹, Laís Barbosa Ribeiro, Fábio André Gomes Silva
Cavalcanti¹, Rosana Tidon^{1,2*}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas,
Universidade de Brasília, Brasília, Brazil, ²Departamento de Genética e Morfologia,
Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, Brazil

Correspondence Rosana Tidon, Departamento de Genética e Morfologia, Universidade
de Brasília, CP 04457, CEP 70904-970, Brasília, DF, Brazil. Email: rotidon@unb.br

ABSTRACT

The Drosophilid family comprises over 4000 species, with several species posing potential threats to agriculture, as identified by the European and Mediterranean Plant Protection Organisation (EPPO). Among these species, *Drosophila suzukii*, *Zaprionus tuberculatus* and *Z. indianus* have received attention due to their geographic expansion and potential risks to crops. This research aims to consolidate global data on *Z. tuberculatus* hosts, with a specific focus on this species' presence in Brazil's Federal District, its first reported location in the Americas. Reviewing existing literature and conducting fieldwork, we identified 61 plant species from 25 botanical families as potential hosts for *Z. tuberculatus* worldwide, from which 23 species are new hosts. It was noted that *Z. tuberculatus* had a high density on certain fruits, raising concerns about its potential as a pest. The presence of *Z. tuberculatus* alongside other pest species, such as *Z. indianus* and *Drosophila suzukii*, highlights the complexity of invasive species' interactions and their ecological impacts. These findings emphasize the need for standardized methodologies to evaluate invasive drosophilids' ecological and economic implications, enabling informed management strategies to mitigate their adverse effects on agriculture and ecosystems.

Keywords: Drosophilid, fig fly, fruit culture, invasive species, new hosts

INTRODUCTION

The Drosophilid family includes over 4600 fly species, 40 of which are from five genera listed in the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO, 2024) Database. Seven species from the genus *Zaprionus* are listed by the EPPO, among which *Z. indianus* Gupta and *Z. tuberculatus* Malloch were categorized as 'Alert List' in 2016. In 2020, the EPPO Working Group on Phytosanitary Regulations decided to remove them from the Alert List because they had been on the list for more than 3 years, and no member country had requested specific action against them. Nonetheless, reports indicate a geographical expansion of these species, particularly *Z. tuberculatus*, across EPPO member countries and South America, raising concerns about their potential risks.

Various species of drosophilids have expanded their distribution in non-native areas, becoming cosmopolitan or sub-cosmopolitan (David & Tsacas, 1981). The colonization of new areas is driven by the rapid reproduction rate of these flies and their adaptability to different environments (Gibert et al., 2016). Nevertheless, the

globalization of goods and services in recent decades has facilitated the unintentional transport of species to regions they would not naturally inhabit, resulting in more frequent invasion events (Hulme, 2009; Paini et al., 2016; Perrings et al., 2005). Invasive drosophilids can have significant ecological impacts by competing with native species and causing economic harm to agriculture. A prominent example is the global spread of *Drosophila suzukii* (Matsumura), commonly known as the ‘spotted wing drosophila’. This species damages thin-skinned fruit with its serrated ovipositor, resulting in fruit loss during ripening. Originally native to the eastern region, *D. suzukii* has become a major invasive insect pest of thin-skinned small fruits in the Americas and Europe since the late 2000s (Asplen et al., 2015; Garcia et al., 2022). Similarly, Afrotropical *Zaprionus indianus* threatens fig crops (Roque et al., 2017). It was first introduced to India more than four decades ago (Parkash & Yadav, 1993) and was later recorded in the Americas in 1998 (Vilela, 1999), where it is now abundant and widespread. Within the European Union, *Z. indianus* occurs in Cyprus, Malta, Portugal (Madeira) and Spain (Canary Islands and Andalusia) (EFSA PLH Panel, 2022). The association between these two species can potentially cause synergistic damage to crops (Amiresmaeili et al., 2019; Paiva-Mendonça et al., 2023).

Zaprionus tuberculatus, native to the Afrotropical region, was first observed breeding on figs in its native habitat (Yassin et al., 2008). During the post-flowering period, females lay their eggs in the inflorescence structure known as the syconium, and the larvae develop after the syconium has fallen to the ground. As *Z. tuberculatus* reproduces after many other drosophilid species have already exploited syconium resources through a succession process, it is not considered a pest in its native region (Lachaise et al., 1982). However, in the 21st century, it began spreading beyond Africa and has since been detected in various European countries, such as Greece, Cyprus, Egypt, Israel, Italy, Malta, Spain, Romania, Tunisia and Turkey (EPPO, 2024). In 2020, In South America, it was first identified in Brazil (Cavalcanti et al., 2021), and has since shown a rapid expansion in its occurrence in the country (Faria & Bitner-Mathé, 2023; Jobim et al., 2023; Mateus & Machado, 2022; Montes & Vilela, 2022; Moreira et al., 2023; Santos et al., 2023). Its presence in tropical fruit species worldwide has been noted (EPPO, 2024). However, its relationship with these hosts in Europe remains unclear because some records are based solely on captures using traps in orchards or urban areas. The Centre for Agriculture and Bioscience CABI (CABI, 2021) still considers *Z. tuberculatus* a secondary pest. Due to its potential to colonize areas worldwide, it is

necessary to systematize information about its relationship with different plant species, aiming to support its categorization among regional and global databases.

This study aimed to gather and organize global data on the hosts associated with *Z. tuberculatus*. It also documents their hosts in the Federal District of Brazil – where it was first observed in the Americas – by monitoring fruits collected in urban and suburban areas. Finally, we propose a standardized collection methodology to maximize information acquisition and understand the significance of this fly for local communities and agriculture.

MATERIALS AND METHODS

To compile information on *Z. tuberculatus* hosts worldwide, we conducted a thorough search across three databases: TaxoDros (2024), EPPO (2024) and CABI (2021). We systematically retrieved all relevant articles about this species and filtered them to include only those detailing the hosts of *Z. tuberculatus*. We recorded pertinent details such as the host's botanical family and species, the continent where it was collected and the collection circumstances (i.e. fruit attached to the plant without injury, fruit dropped on the ground or imported fruit). Additionally, we verified whether the observed emergence of *Z. tuberculatus* adults directly from the host plant was indeed confirmed.

To complement and enhance the literature-derived information, we conducted fieldwork to identify potential hosts for *Z. tuberculatus* in Brazil's Federal District, where its presence was initially documented in the Americas. Between January 2021 and March 2023, we collected fruit with different characteristics and at various stages of ripeness to see their potential as hosts. However, we favoured fleshy fruits because they contain high percentages of water and sugars, which provide essential conditions for the growth of microorganisms consumed by drosophilid larvae, including *Z. indianus* (Valadão et al., 2019). Our search spanned urban and cultivated areas, including the Federal District Supply Centre (Centrais de Abastecimento do Distrito Federal, or CEASA), which is a hub where regional agricultural producers market their products. As we did not have much previous information about *Z. tuberculatus* hosts, our search spanned a wide range of plant resources, including fruit and vegetables under different states of maturation, either attached to plants or fallen to the ground.

Upon collection, the potential resources were transported to the laboratory, where each plant sample unit was identified to species level, weighed and placed in a transparent

plastic container to allow visualization of the hatched flies. A thin layer of vermiculite was placed at the bottom of the containers to control humidity, and a thin cloth was placed at the opening to trap flies and allow gas exchange. The containers were kept at 25°C and 12 h:12 h (L:D), inspected every 2 days for 1 month and the emerging flies were carefully collected and preserved in 70% alcohol for subsequent taxonomic identification. Taxonomic determination of *Z. tuberculatus* was carried out by analysing its external morphology following established protocols (Tsacas et al., 1977; Yassin & David, 2010). This methodological framework ensured a systematic approach to fruit collection and processing, thereby preserving emergent insects and facilitating subsequent taxonomic analyses.

To assess the infestation capacity of *Z. tuberculatus* on different host plants, we calculated the density of emerged specimens for each plant species, expressed as flies per gramme (flies/g). Samples from plants with no emergences were excluded from the analysis. This density measure allows us to understand the intensity of infestation per unit mass, providing insight into the pressure exerted by the species on various plant resources. Additionally, we calculated the relative abundance of *Z. tuberculatus* using the formula $RAz = (TAz/TA_{d}) \times 100$, where RAz is the relative abundance of *Z. tuberculatus*, TAz is the total number of specimens of *Z. tuberculatus* and TA_d is the total number of drosophilids (all species). Relative abundance was calculated for each plant species, considering all its sampling units. This metric estimates the degree of establishment of *Z. tuberculatus* in relation to the local community of drosophilids, providing information on its impact on the community and its success as an invasive species.

RESULTS

In the literature, *Z. tuberculatus* has been associated with 40 plant species from 16 different botanical families across South America, Europe and Africa (Table 1). However, information about the collection sites and conditions (i.e. whether the fruit was still attached to the plant, fallen on the ground or imported) is available for only four species (*Psidium cattleianum*, *Acca sellowiana*, *Citrus sinensis* and *Litchi sinensis*)

TABLE 1. *Zaprionus tuberculatus* hosts globally recorded in the literature, followed by the location of occurrence and confirmation that the resource was used as a breeding site.

Family	Species	Location	Breeding site	Reference
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L.	Africa	Yes	1
Apocynaceae	<i>Carissa macrocarpa</i> (Eckl.) A.DC.	Europe	Yes	2
Arecaceae	<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc	South America	Yes	3
Burseraceae	<i>Dacryodes</i> sp.	Africa	Yes	4
	<i>Santiria trimera</i> (Oliv.) Aubrév.	Africa	Yes	4
Cactaceae	<i>Opuntia</i> sp.	Africa	Yes	5
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella</i> sp.	Africa	Yes	1
	<i>Parinari excelsa</i> Sabine	Africa	Yes	4
	<i>Parinari</i> sp.	Africa	Yes	4
Leguminosae	<i>Detarium senegalense</i> J.F. Gmel.	Africa	Yes	1
Meliaceae	<i>Guarea cedrata</i> (A.Chev.) Pellegr.	Africa	Yes	4
Moraceae	<i>Artocarpus</i> sp.	Africa	Yes	1
	<i>Ficus carica</i> L.	Africa, Europe	Yes	6, 7
	<i>Ficus lutea</i> Vahl	Africa	Yes	4, 8
	<i>Ficus mucoso</i> Welw. ex Ficalho	Africa	Yes	4, 8
	<i>Ficus natalensis</i> Hochst.	Africa	Yes	4, 8
	<i>Ficus saussureana</i> DC.	Africa	Yes	4, 8
	<i>Ficus sur</i> Forssk.	Africa	Yes	4, 8
	<i>Morus alba</i> L.	Europe	Uncertain	5
	<i>Morus nigra</i> L.	Europe	Uncertain	5
	Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i> (O.Berg) Burreta, ^{a,b}	South America	Yes
<i>Eugenia uniflora</i> L.		South America	Yes	3
<i>Psidium cattleianum</i> Afzel. ex Sabine, ^{a,b}		South America	Yes	3,9
<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.		Europe	Uncertain	5
<i>Fragaria</i> × <i>Ananassa</i> (Duchesne ex Weston) Duchesne ex Rozier		Europe	Uncertain	5
Rosaceae	<i>Malus domestica</i> Borkh.	Europe	Uncertain	5
	<i>Prunus avium</i> (L.) L.	Europe	Uncertain	5
	<i>Prunus cerasus</i> L.	Europe	Uncertain	5
	<i>Prunus domestica</i> L.	Europe	Uncertain	5

	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Europe	Uncertain	5
	<i>Prunus persica</i> var. <i>nucipersica</i> (L.) C.K.Schneid.	Europe	Uncertain	5
	<i>Pyrus communis</i> L.	Europe	Uncertain	5
	<i>Rubus fruticosus</i> auct. [L.] (is an unresolved name)	Europe	Uncertain	5
Rubiaceae	<i>Uncaria</i> sp.	Africa	Yes	1
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck ^c	European customs	Yes	10
Sapindaceae	<i>Litchi sinensis</i> Sonner ^c	European customs	Yes	10
Sapotaceae	<i>Gambeya taiensis</i> (Aubrév. & Pellegr.) Aubrév. & Pellegr.	Africa	Yes	1
	<i>Tieghemella heckelii</i> (A.Chev.) Pierre ex Dubard	Africa	Yes	4
Vitaceae	<i>Vitis labrusca</i> L. cv Isabel	South America	Yes	3
	<i>Vitis vinifera</i> L.	Europe	Uncertain	5

Note: References: (1) Couturier et al., 1986, (2) Ben Halima et al., 2020, (3) Jobim et al., 2023, (4) Lachaise et al., 1982, (5) Çatal et al., 2021, (6) Georges et al., 2023, (7) Ebejer, 2001, (8) Ashburner et al., 1983, (9) Santos et al., 2023 and (10) Balmès & Mouttet, 2019.

^a Collected while still attached to the plant.

^b Collected on the ground.

^c Imported.

During our research in the Federal District, we collected 25.162 kg of plant resources infested by *Z. tuberculatus*, comprising 15 plant families and 24 species, 13 of which are exotic to the Americas (Table 2). A total of 11,127 drosophilid specimens emerged from these hosts, of which *Z. tuberculatus* constituted approximately 30% of the total drosophilids sampled. The highest density of *Z. tuberculatus* (4 ind/g) was observed on the fruits of *Morus nigra* and *Spondias purpurea*. The relative abundance of *Z. tuberculatus* compared to other drosophilids varied among host species, ranging from 7% (*Artocarpus heterophyllus*) to 86% (*Solanum melongena*). The prevalence of *Zaprionus tuberculatus* exceeded 50% in *Ananas comosus*, *Citrullus lanatus*, *Cucumis melo*, *Bunchosia armeniaca*, *Morus nigra*, *Eugenia uniflora*, *Fragaria vesca*, *Citrus sinensis* and *Solanum melongena*. The emergence of viable *Z. tuberculatus* fruits still attached to the plant was observed for *Eugenia uniflora* and *Malpighia emarginata*. Notably, immature *Z. tuberculatus* and *Z. indianus* coexisted in the same fruits of the former two plant species.

TABLE 2. Breeding sites of *Zaprionus tuberculatus* in the Federal District of Brazil between January 2021 and March 2023.

Plant host				<i>Z. tuberculatus</i>	
Family	Species	Popular name	Mass (g)	D	(%)
Amaryllidaceae	<i>Allium cepa</i> L. ^{a,c}	Cebola; Onion	27.5	0.04	16.67
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L. ^{a,c}	Manga; Mango	7231.74	0.28	28.51
	<i>Spondias purpurea</i> L. ^c	Seriguela; Jocote; Purple mombin	6.17	4.38	46.55
Bromeliaceae	<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr. ^d	Abacaxi; Pineapple	2032.67	0.07	53.05
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L. ^d	Mamão; Papaya	138	0.54	12.48
Convolvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam. ^d	Batata doce; Sweet potato	512.9	0.4	32.07
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. and Nakai ^{a,d}	Melancia; Watermelon	3861.15	0.01	77.78
	<i>Cucumis melo</i> L. ^{a,d}	Melão; Melon	3740	0.01	70.51
	<i>Cucumis sativus</i> L. ^{a,d}	Pepino; Cucumber	98.7	0.1	17.24
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill. ^c	Abacate; Avocado	327.87	0.28	32.39
Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i> DC. ^b	Acerola; Barbados Cherry	309.15	0.1	26.45
	<i>Bunchosia armeniaca</i> (Cav.) DC. ^c	Caferana	39.76	0.58	65.71
Rosaceae	<i>Morus nigra</i> L. ^{a,b}	Amora-preta; Blackberry	0.56	5.36	75
Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam. ^{a,c}	Jaca; Jackfruit	4876.66	0.01	7.04
Musaceae	<i>Musa x paradisiaca</i> L. ^{a,d}	Banana	204.4	0.03	40
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L. ^c	Goiaba; Guava	145.65	0.3	39.29
	<i>Eugenia uniflora</i> L. ^b	Pitanga	97.16	0.57	50.93
	<i>Psidium cattleianum</i> Afzel. ex Sabine ^c	Araçá	23.31	0.43	34.48
Rosaceae	<i>Fragaria vesca</i> L. ^d	Morango; Strawberry	19.81	0.05	50
Rutaceae	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbecka, ^{a,c}	Laranja; Orange	202.13	1.14	79.04
	<i>Citrus × Aurantiifolia</i> (Christ m.) Swingle ^{a,c}	Laranja lima; Lime	45.56	0.24	8.27
	<i>Citrus × Limon</i> (L.) Osbeck ^{a,c}	Limão; Lemon	478.83	0.05	14.63
	<i>Citrus × Reticulata</i> Blanco ^{a,d}	Mexerica; Bergamota; Tangerine	393.2	0.4	32.44
Solanaceae	<i>Solanum melongena</i> L. ^{a,d}	Beringela; Eggplant; Aubergine	349.5	0.02	85.71

Note: The table shows the fruit's common name in Portuguese and English, the fruit mass (g) brought to the laboratory, the density of *Z. tuberculatus* (D) calculated as the number of specimens per gramme of resource and its relative abundance (%) in relation to the

other drosophilid species. The new hosts of *Z. tuberculatus* are highlighted in bold. Species without the ‘^a’ symbol are endemic to the Americas (Neotropical and Nearctic).

^a Exotic species to the Americas.

^b Collected while still attached to the plant.

^c Collected on the ground.

^d Collected in a commercial market.

By investigating fruits in the Federal District of Brazil, we added 10 botanical families and 21 plant species as hosts for *Z. tuberculatus*. Hence, there are currently 61 plant species from 25 botanical families that are potential hosts for *Z. tuberculatus* worldwide.

DISCUSSION

The spread and establishment of invasive species represent significant global challenges for agriculture and environmental conservation (Paini et al., 2016). In this study, we investigated the relationships of *Z. tuberculatus* with a wide variety of hosts, totalling 61 plant species belonging to 25 different botanical families on the continents of South America, Europe and Africa. It is worth noting that some species identified here as hosts for *Z. tuberculatus* are among those most traded globally, such as avocado, pineapple, mango, papaya and guava (FAO, 2024). However, the information available on the association between *Z. tuberculatus* and its hosts is limited, making it difficult to assess the potential damage caused by this species. In Africa, information on the interactions of this species with fruit is old (Ashburner et al., 1983; Couturier et al., 1986; Lachaise et al., 1982), and it is not considered a pest, so there is no up-to-date information on its distribution and potential impacts. Although *Z. tuberculatus* has been reported to infest 49 plant species in Europe (EPPO, 2024), the specific identity of only 19 hosts was provided, thus presenting only fragmentary knowledge about its hosts. In addition, the emergence of flies on fruit has rarely been observed in the laboratory, and reports of emergence are mainly limited to information from traps in orchards (CABI, 2021). These gaps or inconsistencies in information may compromise the understanding of the potential of *Z. tuberculatus* to cause damage to fruit growth.

In Brazil, *Z. tuberculatus* has been found breeding on whole, viable fruits of *Eugenia uniflora* and *Malpighia emarginata*, suggesting that this species could become a pest in some crops. To estimate its possible impact on fruit growth, however, we recommend assessing three main aspects when recording the fly on the host. The first is

the position of the fruit in the environment, such as whether it was picked up directly from the plant, from the ground or obtained from markets and fairs. This information provides clues about the stages of maturity of the fruits used as breeding sites by *Z. tuberculatus* and about its dispersal; if this fly occurs in markets or fairs, it is possible that its transport between cities or countries is being mediated by human actions, as reported by Balmès and Mouttet (2019). The second aspect that should be considered in records of *Z. tuberculatus* on fruit is its relative abundance compared to other drosophilids. This metric helps determine the degree of establishment and possible ecological damage to local drosophilid assemblages. Finally, the density of *Z. tuberculatus* on fruits may indicate its ability to infest different hosts.

Interactions between exotic species are relatively common in invaded environments (Simberloff & Von Holle, 1999) and can boost impacts on both natural and agricultural ecosystems through synergistic effects, such as facilitation (Braga et al., 2020; Johnson et al., 2009; Paiva-Mendonça et al., 2023). The simultaneous occurrence of *Z. tuberculatus* and *Z. indianus* on the same hosts, as observed in the present study, suggests that they may interact. It is crucial to investigate these interactions, given the recognized synergistic potential between pest drosophilids such as *Z. indianus* and *D. suzukii*, which can aggravate crop damage (Amiresmaeili et al., 2019; Paiva-Mendonça et al., 2023). The cooccurrence of *Z. tuberculatus* and *D. suzukii* has already been verified in traps in orchards in Romania (Chireceanu et al., 2015), Italy (Antonacci et al., 2017; Raspi et al., 2014), Turkey (Çatal et al., 2021; Zengin, 2020) and Georgia (Murvanidze et al., 2022), as well as in fruit used as traps in Italy (Amiresmaeili et al., 2019). *Z. tuberculatus*, *Z. indianus* and *Ceratitis capitata* (Wiedemann) emerged from the same fruit in Tunisia (Ben Halima et al., 2020), highlighting the complexity of interactions between insect pest species. These findings reinforce the concerns raised by researchers about the ecological adaptability of *Z. tuberculatus* and its potential to cause additional damage to crops (Georges et al., 2023). Finally, fruit on the ground represents an important resource for breeding *Z. tuberculatus*, and it is common to find fruit discarded in and around commercial markets. Abandoned fruit provides breeding sites for local populations of the species (Ribeiro et al., 2023), and then the flies may occasionally spread to infest the other fruit available for sale in markets. Fruit sold in these markets can thus harbour *Z. tuberculatus* larvae, which are transported along with the fruit, facilitating the spread of the species to other locations.

In short, our study highlights the potential of *Z. tuberculatus* to exploit resources, making it an invasive species of concern. Its ability to infest a wide range of hosts and interact with other pests represents significant challenges for agriculture and conservation. In our study, we recommend using a standardized methodology to obtain information on the use of hosts by *Z. tuberculatus*. Using this approach in future studies will allow us to assess the interaction between this species and its hosts more accurately, including its invasion strategy and dispersal patterns. By analysing how hosts are used (still attached to the plant, fallen to the ground and collected in markets), we can understand their potential to become a pest on viable fruit. In addition, the intensity of the infestation can be assessed using density metrics, while the impacts on native species can be measured using relative abundance in relation to the other species in the community. This information is fundamental to minimizing negative impacts on ecosystems and food production. Therefore, based on the conclusions of our study and the ongoing search for information using standardized methodologies, we recommend a more in-depth reassessment of the status of *Z. tuberculatus* as a pest in the places where it is established, as well as greater emphasis on studies involving this species.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

José Pedro Cavalcante Viana: Conceptualization; investigation; writing – original draft; methodology; visualization; writing – review and editing; formal analysis; data curation. Laís Barbosa Ribeiro: Investigation; methodology; visualization; writing – review and editing; formal analysis. Fábio André Gomes Silva Cavalcanti: Investigation; methodology; visualization; writing – review and editing; formal analysis. Rosana Tidon: Conceptualization; investigation; funding acquisition; writing – original draft; visualization; writing – review and editing; supervision.

ACKNOWLEDGEMENTS

We would like to thank João M. S. Amaral, Laís Radaelli and Rafael A. R. Santos for their help in the taxonomic determination of the flies that emerged from the fruits and vegetables, and Susan Casement for English revision. We also thank Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (Proc. 193-000011737/2022-15), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES 001) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq, Proc. 165109/2021-1) for financial support.

REFERENCES

- Amiresmaeili N, Jucker C, Savoldelli S, et al. 2019. Can exotic drosophilids share the same niche of the invasive *Drosophila suzukii*? J. Entomol. Acarol. Res. 51:8–5. <https://doi.org/10.4081/jear.2019.7861>
- Amiresmaeili, N., Jucker, C., Savoldelli, S., & Lupi, D. (2019). Can exotic drosophilids share the same niche of the invasive *Drosophila suzukii*? *Journal of Entomological and Acarological Research*, 51(1), 8–15. <https://doi.org/10.4081/jear.2019.7861>
- Antonacci, R., Tritto, P., Cappucci, U., Fanti, L., Piacentini, L., & Berloco, M. (2017). Drosophilidae monitoring in Apulia (Italy) reveals *Drosophila suzukii* as one of the four most abundant species. *Bulletin of Insectology*, 70(1), 139–146.
- Ashburner, M., Carson, H. L., & Thompson, J. N., Jr. (1983). *The genetics and biology of Drosophila* (Vol. 3). Academic Press.
- Asplen, M. K., Anfora, G., Biondi, A., Choi, D. S., Chu, D., Daane, K. M., Gibert, P., Gutierrez, A. P., Hoelmer, K. A., Hutchison, W. D., Isaacs, R., Jiang, Z. L., Kárpáti, Z., Kimura, M. T., Pascual, M., Philips, C. R., Plantamp, C., Ponti, L., Véték, G., ... Desneux, N. (2015). Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): A global perspective and future priorities. *Journal of Pest Science*, 88, 469–494. <https://doi.org/10.1007/s10340-015-0681-z>
- Balmès, V., & Mouttet, R. (2019). The drosophilid risk on imports. *EPPO Bulletin*, 49(1), 122–126. <https://doi.org/10.1111/epp.12536>
- Ben Halima, K. M., Ben Cheik, Z., Zouari, S., Mdellel, L., & Balmès, V. (2020). First report of *Zaprionus indianus* and *Z. tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in Tunisia. *EPPO Bulletin*, 50(2), 307–310. <https://doi.org/10.1111/epp.12662>
- Braga, R. R., Ribeiro, V. M., Padial, A. A., Thomaz, S. M., Affonso, I. D. P., Wojciechowski, J., dos Ribas, L. G. S., Cunha, E. R., Tiburcio, V. G., Vitule, J. R. S., & Vitule, J. R. S. (2020). Invasional meltdown: An experimental test and a framework to distinguish synergistic, additive, and antagonistic effects. *Hydrobiologia*, 847, 1603–1618. <https://doi.org/10.1007/s10750-019-04107-x>
- CABI.(2021). *Zaprionus tuberculatus*. <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/10.1079/cabicompendium.117928>
- Çatal, B. Ö., Keçe, A. F. Ç., & Ulusoy, M. R. (2021). Distribution and host plants of Drosophilidae (Diptera) species detected in fruit orchards of the Eastern Mediterranean Region of Turkey. *Mustafa Kemal Üniversitesi Tarım Bilimleri Dergisi*, 26(2), 431–442. <https://doi.org/10.37908/mkutbd.873838>
- Cavalcanti, F. A., Ribeiro, L. B., Marins, G., Tonelli, G. S., Bão, S. N., Yassin, A., & Tidon, R. (2021). Geographic expansion of an invasive Fly: First record of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the Americas. *Annals of the*

Entomological Society of America, 115(3), 267–274. <https://doi.org/10.1093/aesa/saab052>

- Chireceanu, C., Teodoru, A., & Chiriloaie, A. (2015). The first detection of fruit fly *Zaprionus tuberculatus* Malloch (Diptera: Drosophilidae) in the eastern part of Europe (Romania). *Analele Universității Din Craiova-Biologie, Horticultura, Tehnologie Prelucrării Produselor Agricole, Ingineria Mediului*, 20, 377–382.
- Couturier, G., Lachaise, D., & Tsacas, L. (1986). Les Drosophilidae et leurs gîtes larvaires dans la forêt dense humide de Tai en Côte D'ivoire. *Revue Française d'Entomologie*, 7, 291–307.
- David, J. R., & Tsacas, L. (1981). Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: Different strategies within the Drosophilid family (Diptera). *Compté Rendu des Séances de la Société de Biogéographie*, 57, 11–26.
- Ebejer, M. J. (2001). A contribution to the knowledge of the Ephydroidea (Diptera: Camillidae, Campichoetidae and Drosophilidae) of Malta. *The Central Mediterranean Naturalist*, 3(3), 85–88.
- EFSA PLH Panel. (2022). *Plant health*. <https://www.efsa.europa.eu/en/science/scientific-committee-and-panels/plh>
- EPPO. (2024). *EPPO global database*. <https://gd.eppo.int>. (<https://gd.eppo.int/taxon/ZAPRTU/>)
- FAO. (2024). *Major tropical fruits*. <https://www.fao.org/documents/card/en/c/cc9308en>
- Faria, F. S., & Bitner-Mathé, B. C. (2023). Occurrence of *Zaprionus tuberculatus* on southeastern Brazil coastal plain, in Rio de Janeiro. *Drosophila Information Service*, 106, 1–2.
- Garcia, F. R. M., Lasa, R., Funes, C. F., & Buzzetti, K. (2022). *Drosophila suzukii* Management in Latin America: Current status and perspectives. *Journal of Economic Entomology*, 115(4), 1008–1023. <https://doi.org/10.1093/jee/toac052>
- Georges, R., Yassin, A., & Colinet, H. (2023). First record of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in mainland France. *BioRxiv*, 2023-10. <https://doi.org/10.1101/2023.10.09.561531>
- Gibert, P., Hill, M., Pascual, M., Plantamp, C., Terblanche, J. S., Yassin, A., & Sgrò, C. M. (2016). *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biological Invasions*, 18, 1089–1103. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1087-4>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x>
- Jobim, K., Kaster, P. L., da Rosa, B. R., Tidon, R., & Garcia, F. R. M. (2023). Expansion of the area of occurrence of *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) in the

- Americas and registration of new host plants. *Brazilian Journal of Biology*, 83, e273916. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.273916>
- Johnson, P. T., Olden, J. D., Solomon, C. T., & Vander Zanden, M. J. (2009). Interactions among invaders: Community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system. *Oecologia*, 159, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1176-x>
- Lachaise, D., Tsacas, L., & Couturier, G. (1982). The Drosophilidae associated with tropical African figs. *Evolution*, 36(1), 141–151. <https://doi.org/10.2307/2407976>
- Mateus, R. P., & Machado, L. P. B. (2022). Survey of Drosophilidae fauna in an interior Atlantic Forest fragment in Southeastern Brazil reveals the occurrence of the invasive *Zaprionus tuberculatus*. *Drosophila Information Service*, 105, 53–56.
- Montes, L. F., & Vilela, C. R. (2022). *Zaprionus tuberculatus* was collected in the metropolitan region of São Paulo, state of São Paulo, Brazil. *Drosophila Information Service*, 105, 56–58.
- Moreira, M. M., Dias, L. D. P. B., Sena, L. C. D. P., Lino Neto, J., Medeiros, H. F. D., & Yotoko, K. (2023). First record of *Zaprionus tuberculatus* Malloch, 1932 (Diptera: Drosophilidae) in Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 67, e20230031. <https://doi.org/10.1590/1806-9665-RBENT-2023-0031>
- Murvanidze, M., Japoshvili, G., Inasaridze, N., & Deutsch, F. (2022). Drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) of Georgia (Sakartvelo) with new records for the country. *Caucasiana*, 1, 25–28. <https://doi.org/10.3897/caucasiana.1.e87258>
- Paini, D. R., Sheppard, A. W., Cook, D. C., De Barro, P. J., Worner, S. P., & Thomas, M. B. (2016). Global threat to agriculture from invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(27), 7575–7579. <https://doi.org/10.1073/pnas.1602205113>
- Paiva-Mendonça, L., Haddi, K., & Godoy, W. A. C. (2023). Effects of co-occurrence and intra-and interspecific interactions between *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus*. *Plos One*, 18(3), e0281806. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0281806>
- Parkash, R., & Yadav, J. P. (1993). Geographical clinal variation at seven esterase-coding loci in indian populations of *Zaprionus indianus*. *Hereditas*, 119(2), 161–170. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1993.00161.x>
- Perrings, C., Dehnen-Schmutz, K., Touza, J., & Williamson, M. (2005). How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 212–215. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.011>
- Raspi, A., Grassi, A., & Benelli, G. (2014). *Zaprionus tuberculatus* (Diptera Drosophilidae): First records from the European mainland. *Bulletin of Insectology*, 67(1), 157–160.

- Ribeiro, L. B., Proença, C. E. B., & Tidon, R. (2023). Host preferences shown by Drosophilids (Diptera) in a commercial fruit and vegetable distribution center follow the wild neotropical pattern. *Insects*, 14(4), 375. <https://doi.org/10.3390/insects14040375>
- Roque, F., Matavelli, C., Lopes, P. H. S., Machida, W. S., Von Zuben, C. J., & Tidon, R. (2017). Brazilian fig plantations are dominated by widely distributed Drosophilid species (Diptera: Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 110(6), 521–527. <https://doi.org/10.1093/aesa/sax044>
- Santos, J. P. D., Fiedler, M., Menezes-Netto, A. C., Boff, M. I. C., & Garcia, F. R. M. (2023). Primeiro registro de *Zaprionus tuberculatus* (Diptera: Drosophilidae) no estado de Santa Catarina, Brasil. *Agropecuária Catarinense*, 36(3), 22–25. <https://doi.org/10.52945/rac.v36i3.1755>
- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: Invasional meltdown? *Biological Invasions*, 1, 21–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010086329619>
- TaxoDros. (2024). *The database on taxonomy of Drosophilidae, v.1.04. Database*. <https://www.taxodros.uzh.ch/search/class.php>
- Tsacas, L., David, J., Allemand, R., Pasteur, G., Chassagnard, M. T., & Derridj, S. (1977). Biologie Évolutive du Genre *Zaprionus* Recherches sur le Complexe Spécifique de *Z. tuberculatus* [Dipt. Drosophilidae]. *Annales de la Société Entomologique de France (NS)*, 13(2), 391–415. <https://doi.org/10.1080/21686351.1977.12278641>
- Valadão, H., Proença, C. E., Kuhlmann, M. P., Harris, S. A., & Tidon, R. (2019). Fruit-breeding drosophilids (Diptera) in the neotropics: Playing the field and specialising in generalism? *Ecological Entomology*, 44(6), 721–737. <https://doi.org/10.1111/een.12769>
- Vilela, C. R. (1999). Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the neotropical region. *Drosophila Information Service*, 82, 37–38.
- Yassin, A., Araripe, L. O., Capy, P., Da Lage, J. L., Klaczko, L. B., Maisonhaute, C., Ogereau, D., & David, J. R. (2008). Grafting the molecular phylogenetic tree with morphological branches to reconstruct the evolutionary history of the genus *Zaprionus* (Diptera: Drosophilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(3), 903–915. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.01.036>
- Yassin, A., & David, J. R. (2010). Revision of the Afrotropical species of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae), with descriptions of two new species and notes on internal reproductive structures and immature stages. *Zookeys*, 51, 33. <https://doi.org/10.3897/zookeys.51.380>

Zengin, E. (2020). Occurrence of invasive species and seasonal dynamics of fruit flies (Diptera: Drosophilidae) species in Uşak Province, Turkey. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 79(1), 21–30.

**FRUTOS URBANOS COMO RECURSOS PARA A SUSTENTAÇÃO DE
DROSOPHILA NASUTA (DIPTERA: DROSOPHILIDAE), UMA ESPÉCIE DE
MOSCA INVASORA NOS TRÓPICOS**

RESUMO

A urbanização cria condições favoráveis para invasões biológicas ao combinar alta disponibilidade de recursos, microclimas amenos e intensa circulação de mercadorias. *Drosophila nasuta*, mosca exótica de origem asiática, encontra nessas paisagens urbanas um contexto propício de expansão, mas ainda se conhece pouco sobre quais frutos sustentam suas populações e como a quantidade de recurso se traduz em produção de adultos. Neste capítulo, investigamos como frutos de árvores urbanas do Distrito Federal contribuem para a manutenção de *D. nasuta*. Nosso objetivo geral foi quantificar o papel da oferta de frutos no recrutamento de adultos em ambiente urbano. Especificamente, buscamos (1) identificar quais espécies vegetais funcionam como sítios de criação; (2) estimar a contribuição relativa de cada hospedeiro para a produção de adultos; e (3) testar a relação entre biomassa de frutos e abundância de *D. nasuta*. Entre junho de 2022 e março de 2024, amostramos frutos em 30 localidades urbanas (parques, pomares domésticos, canteiros, mercados e feiras) e incubamos as amostras em laboratório. Registramos 4.801 adultos de *D. nasuta* emergindo de 22 espécies hospedeiras de 16 famílias botânicas. A produção foi fortemente concentrada: cinco hospedeiros responderam por $\approx 92\%$ dos adultos. *Mangifera indica* destacou-se pelo alto volume de recurso, enquanto espécies como *Spondias purpurea*, *Malpighia emarginata*, *Morus nigra* e *Fragaria* \times *ananassa* exibiram alta eficiência por biomassa. A abundância de *D. nasuta* aumentou com a biomassa frutífera, mas de forma sublinear, indicando retornos decrescentes em altas quantidades de recurso. Os resultados mostram que a arborização urbana oferece variedade, quantidade e qualidade de substratos capazes de sustentar populações invasoras de *D. nasuta*, e apontam hospedeiros-chave e o manejo de frutos caídos e resíduos orgânicos como alvos promissores para estratégias de controle em cidades.

INTRODUÇÃO

Ambientes urbanos tendem a favorecer invasões biológicas ao combinar condições que facilitam a entrada, o estabelecimento e a disseminação de espécies invasoras (Gaertner et al., 2017). Restos de alimentos deixados por humanos, como sobras de refeições e descarte orgânico, contribuem para elevar o valor adaptativo e o tamanho populacional de espécies oportunistas, mantendo suas densidades altas por mais tempo (Oro et al., 2013). Além disso, a ilha de calor urbano prolonga janelas temporais de atividade e de desenvolvimento dessas espécies, favorecendo a manutenção de pragas (Meineke et al., 2017; Branco et al., 2019). Paralelamente, cidades concentram portos, aeroportos e centros logísticos, funcionando como portas de entrada que elevam a probabilidade de chegada de espécies exóticas via transporte de mercadorias, plantas e alimentos (Hulme, 2009). Esse intenso fluxo de comércio e transporte nas cidades aumenta a pressão de propágulos, forte preditor do sucesso de estabelecimento de populações invasoras (Lockwood & Blackburn, 2005; Hulme, 2009).

Dentro desse contexto, a disponibilidade de árvores frutíferas em áreas urbanas constitui um componente adicional e crucial para o sucesso de insetos invasores, por fornecer substratos recorrentes para alimentação e reprodução (Deconninck et al., 2024). A proximidade dessas árvores a centros de transporte e à circulação intensa de mercadorias pode favorecer a manutenção local de espécies exóticas, reforçando reintroduções e a persistência populacional (Branco et al., 2019). Esse efeito pode ser potencializado por microclimas urbanos e por alteração na rede de inimigos naturais, que em alguns sistemas, reduzem controles *top-down* e ampliam a janela de condições compatíveis a tolerâncias fisiológicas de invasores (McKinney, 2006; Branco et al., 2019; Garcia et al., 2022). Nesse sentido, árvores frutíferas podem sustentar espécies invasoras ao produzir recursos previsíveis e concentrados, como frutificações sazonais e grandes volumes de frutos caídos e em decomposição.

Entre os organismos que mais se beneficiam desse cenário destacam-se os drosofilídeos, cuja elevada flexibilidade ecológica e importância ecossistêmica os tornam um grupo modelo para investigar como ambientes urbanos favorecem espécies exóticas (Gilbert et al., 2016). Essa flexibilidade ecológica decorre de sua plasticidade de nicho, que envolve adaptações comportamentais e fisiológicas a diferentes condições climáticas, por exemplo, modulação da atividade diária, uso de abrigos com microclimas favoráveis e maior resistência à dessecação (Nevo et al., 1998), aliada a estratégias amplas de uso de recursos para alimentação e reprodução (Carson, 1971; Markow & O'Grady, 2008). Em

termos de tróficos, essas moscas exploram uma grande variedade de substratos, que vão de frutos caídos e em fermentação (Markow & O'Grady, 2008) a cogumelos (Courtney et al., 1990), flores (Pipkin, 1966; Carson & Okada, 1980; Mitsui, 2010), cactos (Newby & Etges, 1998; Soto et al., 2007), excrementos (Stensmyr & Hansson, 2007) e, em alguns casos, frutos ainda na planta (Vilela, 1999; Walsh et al., 2011; Viana et al., 2024). De modo geral, drosofilídeos invasores exibem maior valor adaptativo ao explorar uma gama mais ampla de hospedeiros (Valadão et al., 2019).

Drosophila nasuta Lamb é um exemplo de drosofilídeo exótico invasor em expansão. Originária da Ásia, a espécie colonizou a África e ilhas dos oceanos Índico e Pacífico (Kitagawa et al., 1982; Asquith & Messing, 1992; Cariou et al., 2008; David et al., 2014) e alcançou as Américas, com registro no Brasil em 2013 (Vilela & Goñi, 2015; Leão et al., 2017). Desde então, sua distribuição se ampliou por vários biomas brasileiros, incluindo Cerrado (Cavalcanti et al., 2025), Mata Atlântica (Silva et al., 2020), Caatinga (Montes et al., 2021), Amazônia e Pantanal (Martins et al., 2023). Paralelamente, a espécie vem sendo registrada em ambientes antropizados, como áreas urbanas e periurbanas (Martins et al., 2023), parques ecológicos (Cavalcanti et al., 2025), mercados de frutos (Ribeiro et al., 2023) e agroecossistemas (Silva et al., 2020; Viana et al., 2023). Em cerca de uma década desde o primeiro registro, esse conjunto de ocorrências já descreve uma ocupação que se estende por aproximadamente metade do território brasileiro, indicando ampla tolerância ecológica e capacidade de persistência em diferentes contextos ambientais (Lauer-Garcia et al., 2022).

Apesar do progresso no mapeamento da expansão e os padrões de ocorrência de *D. nasuta*, ainda é necessário elucidar quais fatores viabilizam a manutenção populacional nos ambientes ocupados. Em particular, não se sabe quais hospedeiros sustentam a maior fração da produção de adultos e se a biomassa de frutos é um bom preditor dessa produção. Para drosofilídeos, recursos para alimentação e desenvolvimento de imaturos são componentes centrais do nicho (Döge et al., 2015) e, no caso de *D. nasuta*, seguem pouco caracterizados, sobretudo em cenários urbanos. No Brasil, os registros disponíveis indicam uso de um conjunto restrito de hospedeiros, descritos principalmente em áreas de Mata Atlântica e Caatinga e em poucos contextos urbanos, como mercados de frutos (Martins et al., 2025; Ribeiro et al., 2023). Essa evidência fragmentar provavelmente subestima a amplitude da dieta, especialmente em cenários urbanos, onde invasores tendem a se beneficiar da alta disponibilidade de recursos e da heterogeneidade de micro-habitats (Padayachee et al., 2017; Borden & Flory, 2021).

À luz desse cenário, hipotetizamos que a oferta de frutos é um fator-chave para manter populações de *D. nasuta* em ambientes urbanos. Dessa hipótese derivam três predições: (P1) frutos de árvores urbanas funcionam como sítios de criação de *D. nasuta*, (P2) a maior parte dos adultos de *D. nasuta* é sustentada por um conjunto de hospedeiros-chave, entendidos aqui como espécies de plantas que produzem muito mais adultos do que as demais, concentrando uma fração desproporcional da produção total, e (P3) o número de adultos emergidos aumenta com a biomassa de frutos. Se confirmadas, essas predições indicarão que a arborização urbana provê variedade (diversidade de sítios de criação), estrutura (concentração da produção em hospedeiros chave) e quantidade (biomassa) de recursos para a manutenção demográfica da espécie.

O objetivo geral deste estudo foi avaliar como a oferta de frutos em ambientes urbanos influencia o recrutamento de adultos (produção de adultos) de *D. nasuta*. Especificamente, buscamos: (1) identificar quais espécies de plantas hospedeiras funcionam como sítios de criação larval; (2) quantificar a contribuição relativa de cada hospedeiro para sustentar a produção de adultos de *D. nasuta* (3) e testar a relação entre a biomassa do hospedeiro e a produção de adultos emergidos.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no Distrito Federal (DF) do Brasil (ca. 3 milhões de habitantes), na região Centro-Oeste do país, cuja capital é Brasília, metrópole planejada e inaugurada em 1960. O DF está inserido no bioma Cerrado, savana altamente sazonal caracterizada pela alternância de estações chuvosas (novembro a abril) e secas (maio a outubro). Como outras grandes cidades planejadas ao redor do mundo, árvores frutíferas urbanas são abundantes e distribuídas em praças, avenidas e áreas verdes, visando ao bem-estar das pessoas que residem nesses locais. É comum encontrar espécies vegetais exóticas, que são valorizadas por fornecer sombra e oferecer frutos que frequentemente caem e se decompõem sobre o solo. Além disso, mercados e feiras livres geram descartes orgânicos, considerados impróprios para consumo, disponibilizando recursos em decomposição que atuam como sítios de criação para drosofilídeos. O DF é particularmente adequado para testar nossos objetivos por combinar alta urbanização, arborização com fruteiras que ampliam e prolongam a oferta de substratos, sazonalidade marcada que concentra a maturação e a queda de frutos em determinados períodos,

aumentando a quantidade de frutos no solo e em fermentação, e pontos de descarte em mercados e feiras, condições replicáveis em diversas cidades tropicais planejadas.

Coleta e processamento dos dados

Para identificar os hospedeiros de *D. nasuta*, amostramos 30 localidades urbanas do DF, abrangendo parques, pomares domésticos, canteiros arborizados, mercados de frutos e pontos de descarte em feiras, entre junho de 2022 e março de 2024. As coletas foram por oportunidade, distribuídas ao longo desse período para capturar variação temporal (sazonal) e espacial (heterogeneidade de microambientes). Para cada fruto coletado, registramos a espécie vegetal, a data da coleta e as coordenadas do ponto.

No laboratório, confirmamos a identificação botânica, pesamos cada fruto em balança de precisão (g). Em seguida, acondicionamos os frutos individualmente em recipientes plásticos transparentes, providos de uma fina camada de vermiculita para estabilizar a umidade e tela com tecido fino para garantir ventilação e contenção dos adultos. Mantivemos as amostras a 25 °C e fotoperíodo 12:12 h (L:D) por até 30 dias. Inspecionamos os recipientes a cada 48 h, removendo e contabilizando os adultos emergidos, visando assegurar a vinculação de cada emergência ao respectivo hospedeiro.

Coletamos os drosofilídeos adultos emergidos dos frutos com aspirador entomológico e preservamos os espécimes em etanol 70%. Determinamos taxonomicamente *D. nasuta* por caracteres morfológicos externos, conforme literatura, triando os indivíduos em estereomicroscópio (Vilela & Goñi, 2015). As demais espécies de drosofilídeos foram determinadas com base na morfologia externa, com chaves taxonômicas, e, quando necessário, pela análise da terminália masculina externa (Vilela, 1983; Vilela et al., 1990; Vilela & Bachli 2002; Markow & O'Grady, 2008; Yuzuki & Tidon, 2020).

Métricas por hospedeiro e relação biomassa–abundância

Consideramos sítio de criação toda espécie vegetal hospedeira para a qual foi registrada emergência de pelo menos um adulto de *D. nasuta* durante o período de incubação em laboratório. Para cada espécie vegetal, agregamos todos os frutos coletados ao longo do período e em qualquer local e datas do DF em uma única observação por hospedeiro. Assim, o peso do hospedeiro (g) corresponde à soma das massas de todos os frutos dessa espécie, e a abundância de *D. nasuta* corresponde ao total de adultos emergidos nesses frutos.

Para avaliar a contribuição de cada hospedeiro para sustentar populações de *D. nasuta*, empregamos quatro métricas. A primeira, denominada participação relativa (P), estima a contribuição relativa de cada espécie vegetal para a produção de adultos de *D. nasuta*, e foi calculada pela fórmula $Sh_i = (An_i / An_t) \times 100$, onde Sh_i é a participação da espécie hospedeira i , An_i é o número de espécimes de *D. nasuta* emergidos naquela espécie e An_t é o número total de *D. nasuta* emergidos em todas as espécies vegetais (Kenis et al., 2016). A segunda, denominada densidade observada (D_o), mensura a eficiência do hospedeiro como sítio de criação e corresponde ao número de adultos por unidade de biomassa (ind./g). A terceira, a abundância relativa (RA), quantifica a proporção de *D. nasuta* em relação à comunidade local de drosofilídeos, e é dada por $RA_n = (An/Ad) \times 100$, onde RA_n é a abundância relativa de *D. nasuta*, An é o número total de espécimes de *D. nasuta* e Ad é o número total de drosofilídeos de todas as espécies (Viana et al., 2024). A quarta métrica, concentração da produção, avalia a desigualdade na emergência de adultos entre hospedeiros por meio da curva de Lorenz e índice de Gini (Harch et al., 1997), em que valores de Gini próximos de 0 indicam distribuição uniforme e valores próximos de 1 indicam concentração em poucos recursos-chave.

Para integrar dimensões complementares do papel dos hospedeiros, quanto a quantidade produzida (P), eficiência por biomassa (D) e dominância na comunidade (RA), e evitar vieses de interpretações baseadas em uma única métrica, combinamos essas três informações em um índice aditivo. Primeiro, colocamos a densidade na mesma escala percentual das demais, definindo $D\%_i = 100 \cdot D_i / \max(D)$, em que D_i é a densidade (ind./g) observada para o hospedeiro i e $\max(D)$ é o maior valor de densidade observado entre todos os hospedeiros da amostra. Em seguida, calculamos um Índice de relevância por hospedeiro $IR_i = P_i + RA_i + D\%_i$, em que IR_i é o índice do hospedeiro i ; P_i é a participação (*share*) de *D. nasuta* produzida naquele hospedeiro; RA_i é a abundância relativa de *D. nasuta* frente aos demais drosofilídeos no mesmo hospedeiro $D\%_i$ é a densidade reescalada em porcentagem do máximo. Valores mais altos de IR_i indicam hospedeiros que, no conjunto, contribuem com maior volume de adultos (P), são mais eficientes por unidade de biomassa (D%) e concentram maior dominância de *D. nasuta* na comunidade local (RA). Optamos por integrar participação (P), densidade (D) e abundância relativa (RA) porque essas métricas capturam, de forma complementar e específica por hospedeiro, o volume produzido, a eficiência por biomassa e a dominância de *D. nasuta*. Não incluímos métricas de concentração, como a curva de Lorenz e o índice de Gini, no índice, porque elas descrevem o conjunto como um todo, não diferenciam cada

hospedeiro e são mais úteis para resumir a desigualdade geral do que para construir um índice de relevância por hospedeiro.

Avaliamos se maior disponibilidade de recurso se associa a maior produção de adultos correlacionando, para cada hospedeiro, o peso total de frutos (g) com o número de adultos emergidos, na escala observada. Reportamos dois coeficientes complementares: Pearson (r), que quantifica relações lineares e é sensível a valores extremos, e Spearman (ρ), que avalia relações monotônicas sem pressupor linearidade e é mais robusto a assimetrias. Em ambos os casos, coeficientes positivos indicam suporte à previsão *bottom-up*; coeficientes próximos de zero sugerem associação fraca. Usamos teste bicaudal e adotamos $p < 0,05$ como critério de significância. Essa análise dá um primeiro retrato da direção, (positiva ou negativa) e da força da associação, sem assumir um formato específico de relação entre biomassa e abundância.

Para estimar o quanto a abundância de *D. nasuta* varia com a biomassa do hospedeiro, ajustamos uma regressão OLS (*Ordinary Least Squares*, “mínimos quadrados ordinários”) em escala logarítmica:

$$\log(\text{Abundancia}) = \alpha + \beta \log(\text{Peso}) + \varepsilon.$$

Nessa escala, β é a elasticidade e indica a variação percentual esperada na abundância de *D. nasuta* para um aumento de 1% na biomassa (De Kroon et al., 2000; Lohwasser et al, 2020). Usamos esse modelo porque relações ecológicas entre recurso e produção tendem a ser multiplicativas e o coeficiente é de fácil interpretação. Se $\beta = 0$, não há relação detectável entre biomassa e abundância. Se $\beta > 1$, o aumento é mais que proporcional, ou seja, pequenos acréscimos de recurso geram aumentos ainda maiores no número de adultos. Se $\beta < 0$, a relação é negativa e mais recurso está associado a menos adultos. Já quando $0 > \beta > -1$, o aumento é menos que proporcional, o que indica retornos decrescentes: cada incremento adicional de biomassa rende um ganho relativamente menor em abundância. Reportamos o R^2 na escala log para quantificar a fração de variação explicada e utilizamos erros-padrão robustos HC3 para contornar heterocedasticidade típica de dados agregados.

Para investigar se há picos de abundância associados a alta oferta de recurso, primeiro ordenamos as amostras pelo peso total de frutos e as dividimos em quatro grupos de mesmo tamanho (quartis de biomassa). Em seguida, comparamos o número de adultos de *D. nasuta* entre o quartil com menor biomassa de frutos (Q1, 25% das amostras mais

leves) e o quartil com maior biomassa de frutos (Q4, 25% das amostras mais pesadas), usando o teste de Mann–Whitney (Wilcoxon) unilateral. A razão Q4/Q1 descreve o tamanho do efeito, e valores de p pequenos indicam que amostras com maior biomassa produzem muito mais *D. nasuta*, mesmo sem assumir normalidade dos dados.

RESULTADOS

Registramos emergência de *Drosophila nasuta* em 22 espécies hospedeiras de 16 famílias botânicas, totalizando 18,330 g de frutos. Emergiram 4.801 adultos de *D. nasuta*, equivalentes a 24,1% de todos os drosofilídeos obtidos nesses frutos (Tabela 1).

Três hospedeiros se destacaram, cada um liderando uma métrica populacional. *Mangifera indica* apresentou a maior participação na produção de *D. nasuta* ($P = 76,98\%$), com ≈ 3.680 adultos emergidos a partir de 7.998,95 g de frutos (densidade = 0,46 ind/g; RA = 28,03%). *Spondias purpurea* exibiu a maior densidade (2,27 ind/g), com ≈ 14 adultos em 6,17 g ($P = 0,29\%$; RA = 18,42%). Já *Syzygium jambos* apresentou a maior abundância relativa (57,14%), com ≈ 8 adultos em 14,3 g (densidade = 0,56 ind/g; $P = 0,17\%$) (Tabela 1).

A síntese das métricas em um índice de relevância (IR) apontou *Mangifera indica* (125,27), *Spondias purpurea* (118,71), *Malpighia emarginata* (108,44), *Morus nigra* (99,81) e *Fragaria* × *ananassa* (93,52) como os cinco hospedeiros de maior importância para a manutenção demográfica de *D. nasuta*. Esse conjunto revela a atuação complementar de dois mecanismos. O primeiro é o da quantidade, no qual o alto volume de recurso de *M. indica* sustenta grande participação na produção total de adultos e amplia a contribuição demográfica. O segundo é o da qualidade, em que frutos menores, macios e de casca fina como os de *S. purpurea*, *M. emarginata*, *M. nigra* e *F.* × *ananassa* apresentam alta eficiência por biomassa e elevam o IR mesmo com baixa massa amostrada. Assim, a manutenção de *D. nasuta* depende simultaneamente de hospedeiros que oferecem muito substrato e de hospedeiros que fornecem substrato de alta qualidade.

Tabela 1. Hospedeiros de *Drosophila nasuta* no Distrito Federal do Brasil, com base em dados coletados entre junho de 2022 a março de 2024.

Hospedeiros		<i>D. nasuta</i>						
Família botânica	Espécie	Nome popular	Massa (g)	P	Do	D%	RA	IR
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L.	Manga	7999	77	0.46	20.26	28	125.27
	<i>Spondias purpurea</i> L.	Seriguela	6.17	0.29	2.27	100.00	18.4	118.71
Apiaceae	<i>Daucus carota</i> L.	Cenoura	97.4	0.04	0.02	0.88	6.9	7.82
Arecaceae	<i>Cocos nucifera</i> L.	Coco	492	0.04	0	0.00	1.12	1.16
Bromeliaceae	<i>Ananas comosus</i> (L.) Merr.	Abacaxi	730.6	2.06	0.14	6.17	3.77	12.00
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	Mamão	138	0.94	0.33	14.54	10.4	25.85
Convolvulaceae	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.	Batata doce	595.9	0.94	0.08	3.52	12.8	17.28
Cucurbitaceae	<i>Cucumis melo</i> L.	Melão	3740	0.17	0	0.00	26.7	26.84
Lauraceae	<i>Persea americana</i> Mill.	Abacate	561.5	0.65	0.06	2.64	11.9	15.21
Leguminosae	<i>Inga edulis</i> Mart.	Inga	14.1	0.04	0.14	6.17	7.41	13.62
Malpighiaceae	<i>Malpighia emarginata</i> DC.	Acerola	104.3	2.65	1.22	53.74	52.1	108.44
Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	Jaca	1689	5.5	0.16	7.05	31.5	44.09
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> L.	Goiaba	261.4	0.44	0.08	3.52	13.2	17.17
Myrtaceae	<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	Jambos	14.3	0.17	0.56	24.67	57.1	81.98
Rosaceae	<i>Fragaria × ananassa</i>	Morango	7.59	0.19	1.19	52.42	40.9	93.52
	<i>Morus nigra</i> L.	Amora	1.55	0.06	1.94	85.46	14.3	99.81
	<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch	Pessego	130.9	0.04	0.02	0.88	33.3	34.25
Rutaceae	<i>Citrus limon</i> (L.) Osbeck	Limão	763.7	4.37	0.27	11.89	54.7	70.95
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Mexerica	662.6	2.85	0.21	9.25	32.5	44.64
	<i>Citrus aurantiifolia</i> (Christm.) Swingle	Laranja lima	194.6	0.81	0.2	8.81	35.1	44.76
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	Laranja	92.09	0.71	0.37	16.30	10.8	27.80
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	Uva Clara	36.5	0.06	0.08	3.52	1.38	4.96

P (%) Participação relativa, Do Densidade observada (ind./g), D% Densidade percentual, RA (%) Abundância relativa, IR Índice de relevância

A concentração na produção foi alta com índice de Gini = 0,867, indicando que poucos hospedeiros vegetais sustentam a maior parte das emergências de *D. nasuta* (Figura 1). As três espécies com maior participação (*Mangifera indica*, *Artocarpus heterophyllus* e *Citrus limon*) responderam por $\approx 86,9\%$ da produção total de *D. nasuta*; considerando as cinco primeiras (*M. indica*, *A. heterophyllus*, *C. limon*, *Citrus reticulata* e *Malpighia emarginata*), o valor acumulado atingiu $\approx 92,4\%$ (Tabela 1).

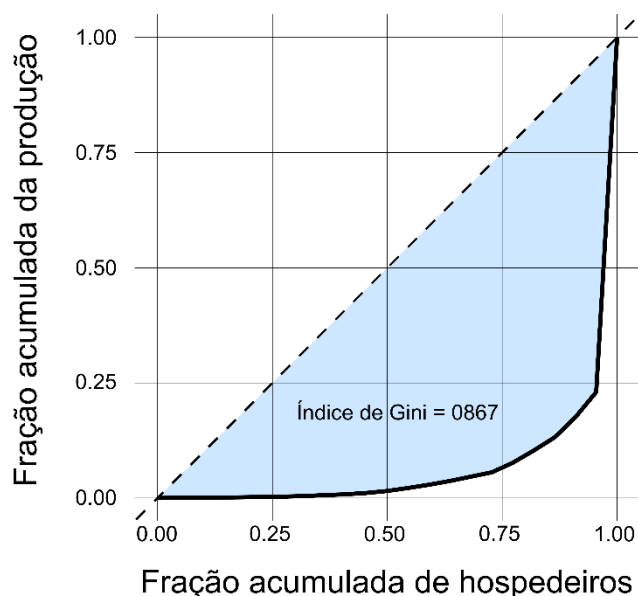


Figura 1. Curva de Lorenz da contribuição de hospedeiros para a produção de adultos de *D. nasuta*. O eixo X representa a fração acumulada de hospedeiros, isto é, a proporção de hospedeiros considerados até cada ponto da produção de adultos de *D. nasuta*, ordenados do menos ao mais produtivo, em escala de 0 a 1 (0% a 100%). O eixo Y representa a fração acumulada da produção, isto é, a proporção do total de adultos produzidos pelos hospedeiros somados até o ponto correspondente no eixo X, também em escala de 0 a 1. Linha contínua: distribuição observada contribuição de hospedeiros na abundância de *D. nasuta*.

Observamos associação positivas entre biomassa do hospedeiro e abundância de adultos de *D. nasuta*: Pearson $r = 0,896$, $p < 0,001$; Spearman $\rho = 0,608$, $p \approx 0,0027$ (teste por permutação), corroborando a previsão *bottom-up*, de que maior biomassa do recurso está associada a maior emergência de adultos (Tabela S1). Em escala log–log a elasticidade foi $\beta = 0,56$ (IC95% 0,25–0,88; Figura 2), indicando que um aumento de 1%

na biomassa do hospedeiro está associado, em média, a 0,56% de aumento na produção de adultos emergidos. O R^2_{\log} foi de 0,38, isto é, 38% da variação em $\log(\text{abundância})$ foi explicado por $\log(\text{biomassa})$. Como $0 < \beta < 1$, a resposta é sublinear, ou seja, os ganhos de abundância crescem menos do que proporcionalmente ao acréscimo de recurso, padrão compatível com retornos decrescentes na produção de adultos à medida que a biomassa aumenta. A análise por quartis de biomassa confirmou contrastes fortes: a mediana para Q1 foi 5,5 e para para Q4 foi 173,5 ($\approx 31,5\times$; Mann–Whitney unilateral, $p \approx 0,008$), evidenciando pulsos demográficos associados a lotes mais pesados (Tabelas S2–S3)

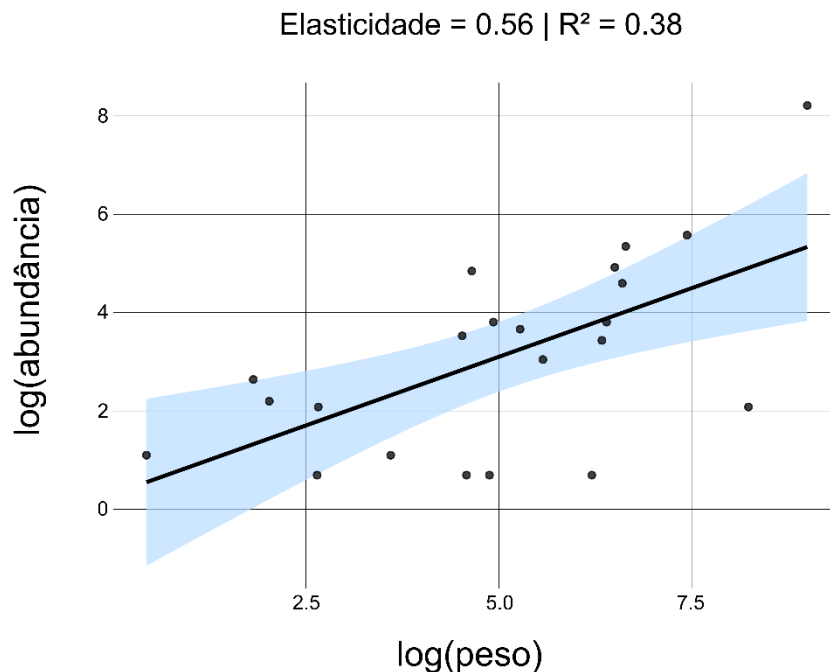


Figura 2. Relação entre biomassa do recurso (\log do peso da espécie hospedeira em g) e (\log) abundância de *Drosophila nasuta* em áreas urbanas do Distrito Federal (jun/2022–mar/2024).

DISCUSSÃO

A confirmação de sítios de criação em 22 espécies hospedeiras expande significativamente o nicho trófico conhecido de *Drosophila nasuta*, evidenciando alta plasticidade ecológica e uso oportunista do ambiente urbano. Esse avanço fica ainda mais claro quando comparado a levantamentos anteriores: no estudo conduzido pelo nosso grupo no CEASA de Brasília (2018–2019), *D. nasuta* foi detectada em apenas um recurso

(abacaxi, *Ananas comosus*) entre cerca de 50 espécies vegetais avaliadas (Ribeiro et al., 2023). Em poucos anos, o número de hospedeiros confirmados passou de um para 22, sugerindo rápida expansão da ocupação de recursos tróficos desde a invasão da espécie no país. De forma independente, Martins et al. (2025) registraram *D. nasuta* em 8 dos 12 frutos amostrados na Mata Atlântica e na Caatinga em Pernambuco, sendo superada em número de recursos explorados apenas por invasoras mais antigas, como *Z. indianus* e *D. malerkotliana*.

Esses resultados convergentes reforçam o potencial da espécie como invasora, demonstrando alta flexibilidade no uso de recursos vegetais em diferentes biomas brasileiros. Em paralelo, corroboram a ideia de que cidades funcionam como ecossistemas heterogêneos, com disponibilidade contínua de recursos que favorecem a persistência de invasores, mesmo sob sazonalidade climática pronunciada (Rollinson et al., 2013; Schliserman et al., 2014; Poyet et al., 2015). Ambientes urbanos oferecem refúgios térmicos (Ju et al., 2013), menor pressão de predadores (Perre et al., 2011) e disponibilidade de fontes alimentares que estão associadas ao sucesso de insetos exóticos (Mata et al., 2021; Ribeiro et al., 2023; Lerch et al., 2024). Esses fatores convergem para tornar os centros urbanos *hotspots* de estabelecimento inicial de invasores antes de sua dispersão para ambientes naturais adjacentes (Paap et al., 2017). Assim, a multiplicidade de hospedeiros não apenas amplia o espectro ecológico da espécie, mas também evidencia o papel facilitador da urbanização na dinâmica de invasão biológica.

A decomposição da produção por hospedeiro revelou que quantidade e qualidade do recurso são dimensões complementares do nicho urbano. Hospedeiros de alto volume, como *Mangifera indica*, respondem por uma parcela significativa da produção total de adultos, ainda que não maximizem a eficiência por grama. Por sua vez, *Malpighia emarginata* possui alta eficiência para criação larval por unidade de biomassa, mas contribui menos por ser menos abundante no espaço urbano. Essa assimetria entre hospedeiros volumosos e eficientes sugere a coexistência de dois mecanismos ecológicos: um baseado na massa crítica de recurso, e outro nas propriedades qualitativas do substrato, como estágio de fermentação e composição da microbiota (Rohlf, 2005; Schöneberg et al., 2020). Frutos volumosos podem prover microclimas internos mais estáveis e maior oferta de açúcares e compostos nitrogenados, prolongando o desenvolvimento larval e aumentando a sobrevivência de larvas (Ulmer et al., 2022). Por outro lado, frutos menores e mais frágeis, com casca fina favorecem consumo rápido e eclosão acelerada de adultos, com maior acessibilidade à microbiota fermentadora, que

acelera o processo de degradação e libera compostos voláteis atrativos (Deconninck et al., 2024; Zhang et al., 2024). Em conjunto, a heterogeneidade estrutural e físico-químicas permite que *D. nasuta* explore de forma eficiente tanto recursos abundantes quanto de alta qualidade, ampliando seu espectro trófico e conferindo robustez demográfica frente à sazonalidade e à heterogeneidade ambiental.

A análise de desigualdade via índice de Gini (0,86) revelou que poucos hospedeiros concentram a maior parte da produção, compatível com a presença de recursos-chave. Em paisagens urbanas, tais recursos podem sustentar metapopulações persistentes e atuar como pontos de ancoragem populacional durante períodos de escassez. Portanto, estratégias de manejo tendem a ser mais custo-efetivas quando direcionadas a hospedeiros dominantes.

A forte concentração da produção em poucos hospedeiros deve ser compreendida à luz da estrutura espacial e temporal dos recursos na paisagem urbana. Árvores frutíferas são distribuídas de forma desigual, com diferenças de fenologia, manejo e descarte de frutos modulando a disponibilidade ao longo do ano. Esse padrão gera pulsos temporais e espaciais que criam oportunidades para o estabelecimento e expansão de populações invasoras (Martinson et al., 2015; Buonocore-Biancheri et al., 2024; Deconninck et al., 2024). Hospedeiros como a mangueira, com ampla distribuição e alta produção, são capazes de sustentar grandes populações mesmo sem alta eficiência larval. Em contrapartida, espécies de alta eficiência podem gerar surtos localizados quando presentes em número suficiente (Buonocore-Biancheri et al., 2024). A arquitetura heterogênea da cidade, combinando espécies nativas e exóticas em diferentes contextos de manejo, cria um mosaico funcional que aumenta a resiliência populacional da espécie invasora. Esse entendimento é fundamental para a formulação de estratégias de gestão territorial.

Embora a relação entre biomassa e produção de adultos confirme um mecanismo *bottom-up*, o fato de essa relação ser sublinear ($\beta = 0,56$) indica que há limites ecológicos à exploração do recurso (Dzepe et al., 2020). Esse padrão sugere que, à medida que a quantidade de fruto aumenta, a taxa de retorno em número de adultos decresce, um indicativo de saturação de micro-habitats, competição intraespecífica ou limitação abiótica (Alto et al., 2015). Densidades larvais elevadas podem levar à escassez de oxigênio, acúmulo de metabólitos tóxicos e limitação de espaço físico, reduzindo o sucesso de desenvolvimento. Além disso, fatores como umidade e composição microbiana do substrato exercem efeitos diretos sobre a performance larval (Rohlf, 2005;

Than et al., 2020). A complexa interação entre recurso, densidade e microbiota pode explicar por que mais recurso nem sempre significa mais adultos.

Ao associar diretamente biomassa frutífera com produção de adultos, este estudo fornece evidências sobre os mecanismos subjacentes ao uso de recursos por *D. nasuta* em ambientes urbanos. Além disso, diferentemente de abordagens baseadas apenas em armadilhas, o uso de quantificação direta permite mapear quais frutos funcionam como principais sítios de criação. Do ponto de vista aplicado, os resultados apontam para duas frentes principais de manejo. Primeiramente, a remoção rotineira de frutos caídos e o controle de resíduos orgânicos em mercados e áreas públicas podem interromper o ciclo reprodutivo ao eliminar substrato disponível (Martinson et al., 2015; Haye et al., 2016). Em segundo lugar, intervenções específicas em hospedeiros-chave, como poda, barreiras físicas ou manejo fenológico, podem gerar efeitos desproporcionais no controle populacional mesmo quando esses hospedeiros são pouco frequentes, porque eles respondem por uma parcela muito maior da produção de adultos do que a maioria das demais espécies de plantas (Than et al., 2020).

Como próximos passos, recomendamos identificar quais atributos tornam certos frutos desproporcionalmente importantes, unindo análises de composição físico-química e microbiota fermentativa, além de comparar de forma sistemática frutos nativos e exóticos para testar como a urbanização e os microrganismos associados influenciam a atração, a colonização e a persistência de *D. nasuta*. Tais estudos poderão esclarecer os mecanismos causais, orientar intervenções direcionadas a hospedeiros-chave e subsidiar políticas de manejo e conservação da biodiversidade em áreas urbanas.

REFERÊNCIAS

- Alto, B. W., Bettinardi, D. J., & Ortiz, S. (2015). Interspecific larval competition differentially impacts adult survival in dengue vectors. *Journal of Medical Entomology*, 52(2), 163–170.
- Asquith, A., & Messing, R. H. (1992). Attraction of Hawaiian ground litter invertebrates to protein hydrolysate bait. *Environmental Entomology*, 21(5), 1022–1028.
- Borden, J., & Flory, S. (2021). Urban evolution of invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19, 184–191.
- Branco, M., Nunes, P., Roques, A., Fernandes, M. R., Orazio, C., & Jactel, H. (2019). Urban trees facilitate the establishment of non-native forest insects. *NeoBiota*, 52, 25–46.

- Buonocore-Biancheri, M. J., Wang, X., Núñez-Campero, S. R., Suárez, L., Schliserman, P., Ponsa, M. D., ... & Ovruski, S. M. (2024). The population dynamics and parasitism rates of *Ceratitis capitata*, *Anastrepha fraterculus*, and *Drosophila suzukii* in non-crop hosts: Implications for the management of pest fruit flies. *Insects*, 15(1), 61.
- Cariou, M. L., Lachaise, D., Gerlach, J., Matyot, P., Montchamp, C., Legrand, D., & McEvey, S. F. (2008). Drosophilidae of Seychelles: Biogeography, ecology and conservation status. *Phelsuma*, 16, 19–30.
- Carson, H. L. (1971). The ecology of *Drosophila* breeding sites. The Harold L. Lyon Arboretum Lecture, University of Hawaii, 2, 1–27.
- Carson, H. L., & Okada, T. (1980). Drosophilidae associated with flowers in Papua New Guinea. I. *Colocasia esculenta*. *Kontyû*, 48, 15–29.
- Cavalcanti, F. A. G. S., Viana, J. P. C., Viana, M. C., Santos, R. A. R., & Tidon, R. (2025). Beta diversity of drosophilid flies (Insecta: Diptera) between ecological reserves and urban parks is mediated by turnover. *Urban Ecosystems*, 28(3), 1-10.
- Courtney, S. P., Kibota, T. T., & Singleton, T. A. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. In *Advances in ecological research* (Vol. 20, pp. 225–274). Academic Press.
- David, J. R., Yassin, A., Gidaszewski, N., & Debat, V. (2014). Drosophilids (Diptera) from Mayotte Island: An annotated list of species collected in 2013 and comments on the colonisation of Indian Ocean islands. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, 50(3–4), 336–342.
- De Kroon, H., Van Groenendael, J., & Ehrlén, J. (2000). Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, 81(3), 607–618.
- Deconninck, G., Boulembert, M., Eslin, P., Couty, A., Dubois, F., Gallet-Moron, E., ... & Chabrierie, O. (2024). Fallen fruit: A backup resource during winter shaping fruit fly communities. *Agricultural and Forest Entomology*, 26(2), 232–248.
- Döge, J. D. S., de Oliveira, H. V., & Tidon, R. (2015). Rapid response to abiotic and biotic factors controls population growth of two invasive drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. *Biological Invasions*, 17(8), 2461–2474.
- Dzepe, D., Nana, P., Fotso, A., Tchuinkam, T., & Djouaka, R. (2020). Influence of larval density, substrate moisture content and feedstock ratio on life history traits of black soldier fly larvae. *Journal of Insects as Food and Feed*, 6(2), 133–140.
- Gaertner, M., Wilson, J. R., Cadotte, M. W., MacIvor, J. S., Zenni, R. D., & Richardson, D. M. (2017). Non-native species in urban environments: Patterns, processes, impacts and challenges. *Biological Invasions*, 19(12), 3461–3469.

- Garcia, F. R. M., Lasa, R., Funes, C. F., & Buzzetti, K. (2022). *Drosophila suzukii* management in Latin America: Current status and perspectives. *Journal of Economic Entomology*, 115(4), 1008–1023.
- Gibert, P., Hill, M., Pascual, M., Plantamp, C., Terblanche, J. S., Yassin, A., & Sgrò, C. M. (2016). *Drosophila* as models to understand the adaptive process during invasion. *Biological Invasions*, 18(4), 1089–1103.
- Harch, B. D., Correll, R. L., Meech, W., Kirkby, C. A., & Pankhurst, C. E. (1997). Using the Gini coefficient with BIOLOG substrate utilisation data to provide an alternative quantitative measure for comparing bacterial soil communities. *Journal of Microbiological Methods*, 30(1), 91–101.
- Haye, T., Girod, P., Cuthbertson, A. G. S., Wang, X.-G., Daane, K. M., Hoelmer, K. A., ... & Desneux, N. (2016). Current SWD IPM tactics and their practical implementation in fruit crops across different regions around the world. *Journal of Pest Science*, 89(3), 643–651.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: Managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10–18.
- Ju, R. T., Gao, L., Zhou, X. H., & Li, B. (2013). Tolerance to high temperature extremes in an invasive lace bug, *Corythucha ciliata* (Hemiptera: Tingidae), in subtropical China. *Plos One*, 8(1), e54372.
- Kenis, M., Tonina, L., Eschen, R., van der Sluis, B., Sancassani, M., Mori, N., ... & Helsen, H. (2016). Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. *Journal of Pest Science*, 89(3), 735–748.
- Kitagawa, O., Wakahama, K. I., Fuyama, Y., Shimada, Y., Takanashi, E., Hatsumi, M., ... & Mita, Y. (1982). Genetic studies of the *Drosophila nasuta* subgroup, with notes on distribution and morphology. *The Japanese Journal of Genetics*, 57(2), 113–141.
- Leão, B. F. D., Roque, F., Deus, P., & Tidon, R. (2017). What happens when exotic species arrive in a new area? The case of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. *Drosophila Information Service*, 100, 65–69.
- Lerch, D., Blüthgen, N., & Mody, K. (2024). Home sweet home: Evaluation of native versus exotic plants as resources for insects in urban green spaces. *Ecological Solutions and Evidence*, 5(3), e12380.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 223–228.
- Lohwasser, J., Schaffer, A., & Brieden, A. (2020). The role of demographic and economic drivers on the environment in traditional and standardized STIRPAT analysis. *Ecological Economics*, 178, 106811.
- Markow, T. A., & O’Grady, P. (2008). Reproductive ecology of *Drosophila*. *Functional Ecology*, 22, 747–759.

- Martins, T. C. D. S. L., Santos, M. D. F. S. D., Santos, M. M. S., Araújo, J. D. S., Neves, C. H. C. B., Garcia, A. C. L., et al. (2023). *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in Brazil: A decade of invasion and occupation of more than half of the country. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 95, e20230507.
- Martins, T. C. S. L., Garcia, A. C. L., & Montes, M. A. (2025). Invasive species of Drosophilidae surpass Neotropical species in larval use of fruit in Brazil's Atlantic Forest and Caatinga biomes. *Ecological Entomology*, 50(4), 670-681.
- Martinson, H. M., Venugopal, P. D., Bergmann, E. J., Shrewsbury, P. M., & Raupp, M. J. (2015). Fruit availability influences the seasonal abundance of invasive stink bugs in ornamental tree nurseries. *Journal of Pest Science*, 88(3), 461–468.
- Mata, L., Andersen, A. N., Morán-Ordóñez, A., Hahs, A. K., Backstrom, A., Ives, C. D., ... & Lynch, Y. (2021). Indigenous plants promote insect biodiversity in urban greenspaces. *Ecological Applications*, 31(4), e02309.
- McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), 247–260.
- Meineke, E. K., Dunn, R. R., Sexton, J. O., & Frank, S. D. (2013). Urban warming drives insect pest abundance on street trees. *Plos One*, 8(3), e59687.
- Mitsui, H., Beppu, K., & Kimura, M. T. (2010). Seasonal life cycles and resource uses of flower- and fruit-feeding drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) in central Japan. *Entomological Science*, 13(1), 60–67.
- Montes, M. A., Neves, C. H. C. B., Ferreira, A. F., dos Santos, M. F. S., Quintas, J. I. F. P., Manetta, G. D. A., Oliveira, P. V., & Garcia, A. C. L. (2021). Invasion and spreading of *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in the Caatinga biome, Brazil. *Neotropical Entomology*, 50, 571–578.
- Nevo, E., Rashkovetsky, E., Pavlicek, T., & Korol, A. (1998). A complex adaptive syndrome in *Drosophila* caused by microclimatic contrasts. *Heredity*, 80, 9–16.
- Newby, B. D., & Etges, W. J. (1998). Host preference among populations of *Drosophila mojavensis* (Diptera: Drosophilidae) that use different host cacti. *Journal of Insect Behavior*, 11(5), 691.
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M. S., & Martínez-Abraín, A. (2013). Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology Letters*, 16(12), 1501–1514.
- Paap, T., Burgess, T. I., & Wingfield, M. J. (2017). Urban trees: Bridge-heads for forest pest invasions and sentinels for early detection. *Biological Invasions*, 19(12), 3515–3526.
- Padayachee, A., Irlich, U., Faulkner, K., Gaertner, M., Procheş, Ş., Wilson, J., & Rouget, M. (2017). How do invasive species travel to and through urban environments? *Biological Invasions*, 19, 3557–3570.

- Perre, P., Loyola, R. D., Lewinsohn, T. M., & Almeida-Neto, M. (2011). Insects on urban plants: Contrasting the flower head feeding assemblages on native and exotic hosts. *Urban Ecosystems*, 14(4), 711–722.
- Pipkin, S. B., Rodriguez, R. L., & Leon, J. (1966). Plant host specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). *The American Naturalist*, 100(911), 135–156.
- Poyet, M., Le Roux, V., Gibert, P., Meirland, A., Prévost, G., Eslin, P., & Chabrerie, O. (2015). The wide potential trophic niche of the Asiatic fruit fly *Drosophila suzukii*: The key of its invasion success in temperate Europe? *Plos One*, 10(11), e0142785.
- Ribeiro, L. B., Proença, C. E. B., & Tidon, R. (2023). Host preferences shown by drosophilids (Diptera) in a commercial fruit and vegetable distribution center follow the wild Neotropical pattern. *Insects*, 14(4), 375.
- Rohlf, M. (2005). Density-dependent insect–mold interactions: Effects on fungal growth and spore production. *Mycologia*, 97(5), 996–1001.
- Rollinson, D. P., Coleman, J. C., & Downs, C. T. (2013). Seasonal differences in foraging dynamics, habitat use and home range size of Wahlberg’s epauletted fruit bat in an urban environment. *African Zoology*, 48(2), 340–350.
- Schliserman, P., Aluja, M., Rull, J., & Ovruski, S. M. (2014). Habitat degradation and introduction of exotic plants favor persistence of invasive species and population growth of native polyphagous fruit fly pests in a Northwestern Argentinean mosaic. *Biological Invasions*, 16(12), 2599–2613.
- Schöneberg, T., Arsenault-Benoit, A., Taylor, C. M., Butler, B. R., Dalton, D. T., Walton, V. M., ... & Hamby, K. A. (2020). Pruning of small fruit crops can affect habitat suitability for *Drosophila suzukii*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 294, 106860.
- Silva, D. G., Schmitz, H. J., Medeiros, H. F., Rohde, C., Montes, M. A., & Garcia, A. C. L. (2020). Geographic expansion and dominance of the invading species *Drosophila nasuta* (Diptera, Drosophilidae) in Brazil. *Journal of Insect Conservation*, 24, 525–534.
- Soto, I. M., Manfrin, M. H., Sene, F. D. M., & Hasson, E. (2007). Viability and developmental time in cactophilic *Drosophila gouveai* and *Drosophila antonietae* (Diptera: Drosophilidae) are dependent on the cactus host. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(4), 490–496.
- Stensmyr, M. C., & Hansson, B. S. (2007). Flies’ lives on a crab. *Current Biology*, 17(17), R743–R746.
- Than, A. T., Ponton, F., & Morimoto, J. (2020). Integrative developmental ecology: A review of density-dependent effects on life-history traits and host–microbe

- interactions in non-social holometabolous insects. *Evolutionary Ecology*, 34(5), 659–680.
- Ulmer, R., Couty, A., Eslin, P., Catterou, M., Baliteau, L., Bonis, A., ... & Chabrerie, O. (2022). Macroecological patterns of fruit infestation rates by the invasive fly *Drosophila suzukii* in the wild reservoir host plant *Sambucus nigra*. *Agricultural and Forest Entomology*, 24(4), 548–563.
- Valadão, H., Proença, C. E. B., Kuhlmann, M. P., Harris, S. A., & Tidon, R. (2019). Fruit-breeding drosophilids (Diptera) in the Neotropics: Playing the field and specialising in generalism? *Ecological Entomology*, 44, 721–737.
- Viana, J. P. C., Lopes-da-Silva, M., Viana, M. C., & Tidon, R. (2023). Establishment and expansion scenario of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Central Brazil. *Neotropical Entomology*, 52, 975–985.
- Viana, J. P. C., Ribeiro, L. B., Cavalcanti, F. A. G. S., & Tidon, R. (2024). *Zaprionus tuberculatus* (Diptera, Drosophilidae): A generalist species that deserves attention. *Journal of Applied Entomology*, 148(9), 1114–1120.
- Vilela, C. R. (1983). A revision of the *Drosophila repleta* species group (Diptera, Drosophilidae). [Monografia].
- Vilela, C. R., & Bächli, G. (2002). On the identity of four poorly known species of Neotropical Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 75(3–4), 197–210.
- Vilela, C. R., & Goñi, B. (2015). Is *Drosophila nasuta* Lamb (Diptera, Drosophilidae) currently reaching the status of a cosmopolitan species? *Revista Brasileira de Entomologia*, 59, 346–350.
- Vilela, C. R. (1999). Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical Region? *Drosophila Information Service*, 82, 37–38.
- Walsh, D. B., Bolda, M. P., Goodhue, R. E., Dreves, A. J., Lee, J., Bruck, D. J., ... & Zalom, F. G. (2011). *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *Journal of Integrated Pest Management*, 2(1), G1–G7.
- Yuzuki, K., & Tidon, R. (2020). Identification key for drosophilid species (Diptera, Drosophilidae) exotic to the Neotropical Region and occurring in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 64(1), e2019100.
- Zhang, H., Zhu, Y., Wang, Y., Jiang, L., Shi, X., & Cheng, G. (2024). Microbial interactions shaping host attractiveness: Insights into dynamic behavioral relationships. *Current Opinion in Insect Science*, 66, 101275.

CONCLUSÕES GERAIS

Nesta tese demonstramos que a compreensão do nicho multidimensional de drosofilídeos invasores requer uma abordagem integrativa, na qual as dimensões climática, de paisagem e de recursos alimentares e reprodutivos interagem para moldar a distribuição e a persistência das populações. Em escalas continental e nacional, a dimensão climática define limites amplos de adequabilidade e padrões de estabilidade ao longo do tempo. Em escalas regional e local, o uso da terra e a oferta de recursos modulam a realização desse nicho, ampliando ou restringindo a ocorrência conforme a configuração de mosaicos de vegetação, áreas agrícolas e ambientes urbanos. Essa integração multiescalar constitui um avanço conceitual, permitindo traduzir mecanismos ecológicos complexos em previsões espacialmente explícitas.

No Capítulo 1, mostramos que integrar condições climáticas e de paisagem permite identificar zonas de estabilidade e transição, organizando a distribuição potencial das quatro espécies em faixas previsíveis de adequabilidade climática. As análises revelaram núcleos de maior persistência no Sudeste e no Sul para *D. suzukii*, *Z. indianus* e *Z. tuberculatus*, enquanto *D. nasuta* mantém um núcleo principal no Norte–Nordeste com continuidade em direção ao Centro-Oeste e Sudeste, além de respostas assimétricas às projeções para 2040. Esses padrões evidenciam áreas críticas de retração e de potencial expansão de áreas adequadas. O balanço de ganho e perda nas bordas climáticas indica onde a adequabilidade tende a ceder ou a se expandir, oferecendo um quadro operacional para vigilância e priorização.

No Capítulo 2, avaliamos rotas de invasão e conectividade geográfica de *Zaprionus tuberculatus* e evidenciamos que a adequação climática na América Central e do Norte se sobrepõe a corredores logísticos e regiões frutícolas. Esse resultado reforça que a combinação entre clima, conectividade e fontes de propágulos define rotas realistas de dispersão, fornecendo um modelo preditivo para estimar riscos futuros de estabelecimento e invasão em novas regiões.

No Capítulo 3, consolidamos, em escala global, a rede de hospedeiros de *Zaprionus tuberculatus* e evidenciamos a ampla exploração de recursos tróficos e a coocorrência com outras espécies-praga de drosofilídeos. Ao propor a padronização de critérios de amostragem e de métricas de densidade e abundância relativa, fornecemos uma base comparável para diagnosticar impactos ecológicos e riscos econômicos em diferentes contextos.

No Capítulo 4, avançamos na compreensão do uso de recursos urbanos por *Drosophila nasuta*, além de relacionar diretamente a biomassa e qualidade dos frutos à produção de adultos, esclarecendo o mecanismo pelo qual recursos locais transformam substratos de criação potenciais em sucesso demográfico. Além disso, ao mapear *hotspots* de criação, mostramos que pequenas porções de recursos de poucas espécies vegetais podem sustentar grande parte da produção de adultos, revelando um padrão de dependência concentrada que abre espaço para intervenções eficientes e focalizadas.

Em conjunto, nossos resultados revelam um encaixe entre escalas: o clima estabelece o envelope do nicho; a paisagem ajusta a acessibilidade e a conectividade espacial; e os recursos locais determinam a efetivação do ciclo de vida e o tamanho populacional. Essa hierarquia confere previsibilidade. Regiões estáveis climaticamente tendem a manter populações quando a paisagem oferece continuidade e quando hospedeiros-chave estão disponíveis. Tal estrutura conceitual integra teoria ecológica e aplicação prática, oferecendo um modelo exportável a outros grupos de insetos invasores.

As implicações práticas seguem essa lógica multiescalar. Em escalas nacional e regional, recomendamos vigilância direcionada a corredores de estabilidade e zonas de transição com maiores mudanças projetadas. Em áreas produtivas e centros urbanos, o controle de resíduos orgânicos, a remoção rotineira de frutos caídos e o manejo de hospedeiros de alta contribuição podem reduzir de forma desproporcional a produção de adultos, tornando o manejo mais eficiente e economicamente viável. Adicionalmente, os padrões identificados de estabilidade e de sobreposição de nicho podem orientar programas de biossegurança e estratégias de prevenção de invasões secundárias.

Por fim, ao articular dimensões climáticas, de paisagem e de recursos em escalas complementares, traduzimos o conceito de nicho em indicadores operacionais que fortalecem a capacidade de antecipar onde, quando e por que invasores terão sucesso, orientando desde o planejamento estratégico até ações pontuais no lugar certo. Essa síntese amplia o entendimento sobre como fatores ambientais interagem para moldar invasões biológicas em ecossistemas tropicais e fornece um referencial empírico e metodológico aplicável a outros grupos de insetos e regiões do mundo. Futuras investigações poderão aprofundar os mecanismos comportamentais, microbiológicos e interativos que sustentam a persistência desses invasores em ambientes urbanos e agrícolas, contribuindo para políticas públicas mais precisas de controle e conservação.

MATERIAIS SUPLEMENTARES

CAPÍTULO 1 –

Tabela S1. Coordenadas geográficas utilizadas na construção dos modelos de distribuição de espécies para *Drosophila nasuta*, *Drosophila suzukii*, *Zaprionus indianus* e *Zaprionus tuberculatus*.

Espécie	Longitude	Latitude	Estado	Referência
<i>Drosophila nasuta</i>	-59.966667	-3.1	Amazonas	Martins et al. 2023
<i>Drosophila nasuta</i>	-13	-38.5	Bahia	Martins et al. 2023
<i>Drosophila nasuta</i>	-38.996667	-11.673056	Bahia	Montes et al. 2021
<i>Drosophila nasuta</i>	-38.485833	-3.751944	Ceará	Montes et al. 2021
<i>Drosophila nasuta</i>	-47.883333	-15.933333	Distrito Federal	Leão et al. 2017
<i>Drosophila nasuta</i>	-47.683333	-15.633333	Distrito Federal	Leão et al. 2017
<i>Drosophila nasuta</i>	-15.791847	-47.948871	Distrito Federal	Ribeiro et al. 2023
<i>Drosophila nasuta</i>	-16	-48.2	Distrito Federal	Viana et al. 2023
<i>Drosophila nasuta</i>	-52.166667	-3.183333	Pará	Acurio et al. 2010
<i>Drosophila nasuta</i>	-52.05	-3.316667	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-52.533333	-3.3	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-48.5	-1.45	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-48.45	-1.133333	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-51.766667	-3.066667	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-53.733333	-3.716667	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-51.866667	-3.333333	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-51.8	-3.25	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-3.766667	-53.883333	Pará	Medeiros et al. 2022
<i>Drosophila nasuta</i>	-4.35	-52.416667	Pará	Santos et al. 2024
<i>Drosophila nasuta</i>	-35.922222	-8.238333	Pernambuco	Montes et al. 2021
<i>Drosophila nasuta</i>	-36.513889	-8.881389	Pernambuco	Montes et al. 2021

<i>Drosophila nasuta</i>	-38.041944	-7.845556	Pernambuco	Montes et al. 2021
<i>Drosophila nasuta</i>	-38.3025	-7.899167	Pernambuco	Montes et al. 2021
<i>Drosophila nasuta</i>	-8.233333	-36.366667	Pernambuco	Santos et al. 2024
<i>Drosophila nasuta</i>	-7.8	-34.95	Pernambuco	Santos et al. 2024
<i>Drosophila nasuta</i>	-35.18	-8.099444	Pernambuco	Silva et al. 2020.
<i>Drosophila nasuta</i>	-6.7	-35.166667	Piauí	Martins et al. 2023
<i>Drosophila nasuta</i>	-41.436667	-7.082222	Piauí	Montes et al. 2021
<i>Drosophila nasuta</i>	-44.616667	-22.433333	Rio de Janeiro	Batista et al. 2015
<i>Drosophila nasuta</i>	-46.731111	-23.565	São Paulo	Vilela 2015
<i>Drosophila suzukii</i>	-48.061819	-16.032236	Brasília	Dados do autor
<i>Drosophila suzukii</i>	-47.780477	-15.644433	Brasília	Dados do autor
<i>Drosophila suzukii</i>	-47.804878	-15.652558	Brasília	Dados do autor
<i>Drosophila suzukii</i>	-48.2	-16	Brasília	Dados do autor
<i>Drosophila suzukii</i>	-49.23	-25.449722	Curitiba	Baena et al. 2022
<i>Drosophila suzukii</i>	-47.885278	-15.944722	Distrito Federal	Leão 2016
<i>Drosophila suzukii</i>	-40.990833	-20.254167	Espirito Santo	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-40.919167	-20.160833	Espirito Santo	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-40.659722	-20.363889	Espirito Santo	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-41.119722	-20.073056	Espirito Santo	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-43.373333	-21.751389	Minas Gerais	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-42.675556	-20.842222	Minas Gerais	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-46.145	-22.471111	Minas Gerais	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-42.980278	-20.874167	Minas Gerais	Mendonca et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-50.083611	-23.742778	Parana	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-51.2175	-30.034444	Porto Alegre	Fraimout et al. 2017
<i>Drosophila suzukii</i>	-22.504722	-43.119444	Rio de Janeiro	Faria et al. 2023
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.511944	-31.638889	Rio Grande do Sul	Costa et al. 2020
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.511944	-31.638889	Rio Grande do Sul	Costa et al. 2021

<i>Drosophila suzukii</i>	-49.075556	-27.191389	Rio Grande do Sul	Deprá et al. 2014
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.171944	-27.715556	Rio Grande do Sul	Deprá et al. 2014
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.095556	-28.615278	Rio Grande do Sul	Deprá et al. 2014
<i>Drosophila suzukii</i>	-49.492222	-28.635556	Rio Grande do Sul	Deprá et al. 2014
<i>Drosophila suzukii</i>	-50.278056	-29.884167	Rio Grande do Sul	Deprá et al. 2014
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.15	-32.12	Rio Grande do Sul	Duarte et al. 2018
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.15	-31.99	Rio Grande do Sul	Duarte et al. 2018
<i>Drosophila suzukii</i>	-50.23	-29.97	Rio Grande do Sul	Duarte et al. 2018
<i>Drosophila suzukii</i>	-50.05	-29.44	Rio Grande do Sul	Duarte et al. 2018
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.432228	-31.815124	Rio Grande do Sul	Ferreira Mendes et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.1875	-31.4375	Rio Grande do Sul	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.376667	-31.427778	Rio Grande do Sul	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-51.269722	-28.766111	Rio Grande do Sul	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-51.548611	-29.015278	Rio Grande do Sul	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-49.937778	-28.274722	Rio Grande do Sul	Ferronato et al. 2019
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.511944	-31.638889	Rio Grande do Sul	Krüger et al. 2018
<i>Drosophila suzukii</i>	-52.573889	-31.543333	Rio Grande do Sul	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-51.306667	-29.451389	Rio Grande do Sul	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-50.929722	-28.510833	Rio Grande do Sul	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-54.948611	-28.750278	Rio Grande do Sul	Poppe et al. 2016
<i>Drosophila suzukii</i>	-54.951667	-28.405833	Rio Grande do Sul	Poppe et al. 2016
<i>Drosophila suzukii</i>	-46.553056	-23.117222	São Paulo	Morais et al. 2021
<i>Drosophila suzukii</i>	-46.724167	-23.572778	São Paulo	Vilela & mori 2014
<i>Zaprionus indianus</i>	-41.383333	-12.55	Bahia	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-40.066667	-13.85	Bahia	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-38.5	-13	Bahia	Martins et al. 2023
<i>Zaprionus indianus</i>	-38.116667	-4.166667	Ceará	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-38.1025	-5.148889	Ceará	Santos et al. 2016

<i>Zaprionus indianus</i>	-47.916667	-15.866667	Distrito Federal	Ananina et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.833333	-15.916667	Distrito Federal	Chaves et al 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.883333	-15.933333	Distrito Federal	Mata et al. 2013
<i>Zaprionus indianus</i>	-48.2	-16	Distrito Federal	Viana et al. 2023
<i>Zaprionus indianus</i>	-50.216667	-15.833333	Goiás	Ananina et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.3	-16.716667	Goiás	Chaves et al 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.633333	-17.55	Goiás	Chaves et al 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-57.0625	-14.077222	Mato Grosso	Blauth et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-57.493056	-14.6275	Mato Grosso	Blauth et al. 2013
<i>Zaprionus indianus</i>	-54.651667	-20.471667	Mato Grosso do Sul	Barbosa et al. 2012
<i>Zaprionus indianus</i>	-50.688056	-19.6975	Minas Gerais	Braganholi et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.866667	-17.233333	Minas Gerais	Chaves et al 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-43.916667	-19.633333	Minas Gerais	Chaves et al 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-43.666667	-19	Minas Gerais	Chaves et al 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-48.276944	-18.918889	Minas Gerais	Costa et al. 2019
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.166667	-21.333333	Minas Gerais	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-45.916667	-19.4	Minas Gerais	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-43.933333	-19.916667	Minas Gerais	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-44.999722	-21.245278	Minas Gerais	Marchiori 2003
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.216667	-18.416667	Minas Gerais	Marchiori 2003
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.550605	-21.782697	Minas Gerais	Mattos et al. 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-42.890556	-20.757778	Minas Gerais	Moreira et al. 2023
<i>Zaprionus indianus</i>	-42.881944	-20.766111	Minas Gerais	Moreira et al. 2023
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.931944	-19.748333	Minas gerais	Oliveira et al. 2024
<i>Zaprionus indianus</i>	-52.581944	-1.522778	Pará	Santa-brígida et al.2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-50.820833	-1.935833	Pará	Santa-Brígida et al.2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-50.711944	-1.803889	Pará	Santa-Brígida et al.2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-50.637778	-3.837778	Pará	Santa-Brígida et al.2017

<i>Zaprionus indianus</i>	-49.901944	-6.067778	Pará	Santa-Brígida et al.2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.076944	-4.920833	Pará	Santa-Brígida et al.2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-48.413889	-1.440833	Pará	Santa-Brígida et al.2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-57.683333	-16.066667	Paraíba	Martins et al. 2023
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.162722	-25.29025	Parana	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.12486	-25.563222	Parana	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus indianus</i>	-34.883333	-8.066667	Pernambuco	Ananina et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-34.8125	-7.6875	Pernambuco	Campos2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-35.216667	-8.05	Pernambuco	Coutinho-silva et al 2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-34.95	-7.8	Pernambuco	Coutinho-silva et al 2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-34.933333	-7.633333	Pernambuco	Coutinho-silva et al 2017
<i>Zaprionus indianus</i>	-35.166667	-6.7	Piauí	Martins et al. 2023
<i>Zaprionus indianus</i>	-43.2	-22.9	Rio de Janeiro	Mattos et al. 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-43.068611	-22.379444	Rio de Janeiro	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus indianus</i>	-42.613611	-22.267222	Rio de Janeiro	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus indianus</i>	-36.114444	-6.146111	Rio Grande do Norte	Castro et al. 2015
<i>Zaprionus indianus</i>	-37.620278	-5.125833	Rio Grande do norte	Santos et al. 2016
<i>Zaprionus indianus</i>	-37.397222	-5.089722	Rio Grande do norte	Santos et al. 2016
<i>Zaprionus indianus</i>	-51.216667	-30.033333	Rio Grande do Sul	Ananina et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-53.8	-29.683333	Rio Grande do Sul	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-51.202778	-30.103333	Rio Grande do Sul	Garciaet al. 2008
<i>Zaprionus indianus</i>	-53.605833	-28.627778	Rio Grande do Sul	Hochmüller et al. 2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-52.2625	-31.796667	Rio Grande do Sul	Mendes et al. 2019
<i>Zaprionus indianus</i>	-53.236496	-29.653844	Rio Grande do Sul	Pasini et al. 2013
<i>Zaprionus indianus</i>	-54.960833	-28.407778	Rio Grande do Sul	Popp, et al. 2012
<i>Zaprionus indianus</i>	-54.948611	-28.750278	Rio Grande do Sul	Poppe et al. 2015
<i>Zaprionus indianus</i>	-48.463611	-27.639167	Santa Catarina	Bizzo et al. 2010.
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.013285	-26.292883	Santa Catarina	Döge et al. 2008

<i>Zaprionus indianus</i>	-50.956972	-26.703917	Santa Catarina	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus indianus</i>	-48.507778	-27.4625	Santa Catarina	Schmitz et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.083333	-22.9	São Paulo	Ananina et al. 2007
<i>Zaprionus indianus</i>	-48.914722	-20.737222	São Paulo	Braganholi et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.43	-21.290833	São Paulo	Braganholi et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-47.384167	-22.356944	São Paulo	Braganholi et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.995833	-22.970556	São Paulo	Braganholi et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-50.916667	-20.683333	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.5	-20.783333	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.366667	-20.816667	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-49.233333	-21.066667	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.833333	-23.516667	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-45.683333	-23.433333	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-45.35	-23.766667	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-44.133333	-22.716667	São Paulo	Galego et al.2010
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.833333	-23.516667	São Paulo	Mattos et al. 2005
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.569167	-3.631111	São Paulo	Montes & vilela 2022
<i>Zaprionus indianus</i>	-46.724167	-23.572778	São Paulo	Vilela 2015
<i>Zaprionus indianus</i>	-37.071667	-10.911111	Sergipe	Oliveira et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-48.05	-15.5	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.35	-15.3	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.58	-15.50	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.47	-15.38	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-48.01	-15.53	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.55	-16.02	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.59	-15.47	Distrito Federal	Cavalcanti et al. 2021
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-48.1391	-15.78387	Distrito Federal	Mendes & lamas 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.30	-14.10	Goias	Cavalcanti et al. 2021

<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-42.881944	-20.766111	Minas gerais	Moreira et al 2023
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-42.875833	-20.858889	Minas gerais	Moreira et al 2023
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-47.9613	-19.7067	Minas Gerais	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-42.8647	-20.7633	Minas Gerais	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-48.476832	-1.452365	Pará	Mendes & lamas 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-7.44671	-36.892285	Paraíba	Ribeiro et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-34.8983	-7.93355	Paraíba	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-36.8922	-7.44694	Paraíba	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-49.124861	-25.563222	Parana	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-49.162722	-25.29025	Parana	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-51.4878	-25.3861	Paraná	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-35.9719	-8.28678	Pernambuco	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-35.3365	-8.11533	Pernambuco	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-43.068611	-22.379444	Rio de Janeiro	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-42.613611	-22.267222	Rio de Janeiro	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-43.0887	-22.4641	Rio de Janeiro	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-52.4744	-31.5985	Rio Grande do Sul	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-50.956972	-26.703917	Santa Catarina	Santos et al. 2024
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-49.011944	-22.358056	São Paulo	Mateus & Machado 2022
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-46.569167	-23.631111	São Paulo	Montes & vilela 2022
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-46.569167	-3.631111	São Paulo	Montes & vilela 2022
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-49.0119	-22.3581	São Paulo	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-46.5692	-23.6311	São Paulo	Viana et al. 2025
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	-49.3605	-20.7872	São Paulo	Viana et al. 2025

Tabela S2. Valores de correlação de Pearson entre as 19 variáveis bioclimáticas utilizadas na modelagem de distribuição de espécies.

	Bio01	Bio02	Bio03	Bio04	Bio05	Bio06	Bio07	Bio08	Bio09	Bio10	Bio11	Bio12	Bio13	Bio14	Bio15	Bio16	Bio17	Bio18	Bio19
Bio01	1	0.63	0.9	-0.81	0.92	0.97	-0.69	0.84	0.93	0.95	0.98	0.62	0.68	0.28	0.17	0.68	0.31	0.52	0.43
Bio02	0.63	1	0.48	-0.32	0.78	0.5	-0.07	0.62	0.54	0.7	0.55	0.03	0.1	-0.1	0.26	0.1	-0.1	0.13	-0.09
Bio03	0.9	0.48	1	-0.93	0.71	0.95	-0.85	0.67	0.9	0.75	0.95	0.69	0.76	0.29	0.25	0.76	0.32	0.51	0.52
Bio04	-0.81	-0.32	-0.93	1	-0.54	-0.92	0.96	-0.47	-0.9	-0.6	-0.91	-0.7	-0.75	-0.33	-0.12	-0.74	-0.36	-0.5	-0.53
Bio05	0.92	0.78	0.71	-0.54	1	0.81	-0.36	0.9	0.78	0.99	0.83	0.42	0.47	0.15	0.2	0.48	0.16	0.38	0.25
Bio06	0.97	0.5	0.95	-0.92	0.81	1	-0.84	0.73	0.96	0.85	1	0.7	0.75	0.33	0.15	0.75	0.36	0.53	0.52
Bio07	-0.69	-0.07	-0.85	0.96	-0.36	-0.84	1	-0.34	-0.8	-0.44	-0.81	-0.72	-0.75	-0.38	-0.06	-0.74	-0.42	-0.49	-0.59
Bio08	0.84	0.62	0.67	-0.47	0.9	0.73	-0.34	1	0.63	0.91	0.76	0.4	0.47	0.13	0.29	0.48	0.14	0.43	0.21
Bio09	0.93	0.54	0.9	-0.9	0.78	0.96	-0.8	0.63	1	0.81	0.96	0.65	0.69	0.31	0.09	0.69	0.35	0.46	0.5
Bio10	0.95	0.7	0.75	-0.6	0.99	0.85	-0.44	0.91	0.81	1	0.87	0.49	0.54	0.21	0.18	0.54	0.23	0.44	0.31
Bio11	0.98	0.55	0.95	-0.91	0.83	1	-0.81	0.76	0.96	0.87	1	0.67	0.73	0.31	0.17	0.73	0.34	0.53	0.48
Bio12	0.62	0.03	0.69	-0.7	0.42	0.7	-0.72	0.4	0.65	0.49	0.67	1	0.95	0.69	-0.17	0.95	0.77	0.76	0.82
Bio13	0.68	0.1	0.76	-0.75	0.47	0.75	-0.75	0.47	0.69	0.54	0.73	0.95	1	0.51	0.08	0.99	0.56	0.69	0.77
Bio14	0.28	-0.1	0.29	-0.33	0.15	0.33	-0.38	0.13	0.31	0.21	0.31	0.69	0.51	1	-0.57	0.52	0.99	0.66	0.61
Bio15	0.17	0.26	0.25	-0.12	0.2	0.15	-0.06	0.29	0.09	0.18	0.17	-0.17	0.08	-0.57	1	0.06	-0.56	-0.15	-0.2
Bio16	0.68	0.1	0.76	-0.74	0.48	0.75	-0.74	0.48	0.69	0.54	0.73	0.95	0.99	0.52	0.06	1	0.56	0.7	0.78
Bio17	0.31	-0.1	0.32	-0.36	0.16	0.36	-0.42	0.14	0.35	0.23	0.34	0.77	0.56	0.99	-0.56	0.56	1	0.68	0.65
Bio18	0.52	0.13	0.51	-0.5	0.38	0.53	-0.49	0.43	0.46	0.44	0.53	0.76	0.69	0.66	-0.15	0.7	0.68	1	0.39
Bio19	0.43	-0.09	0.52	-0.53	0.25	0.52	-0.59	0.21	0.5	0.31	0.48	0.82	0.77	0.61	-0.2	0.78	0.65	0.39	1

Tabela S3. Valores de AUC.

Espécies	AUC Treino	Teste AUC
<i>Drosophila nasuta</i>	0.891	0.8613
<i>Drosophila suzukii</i>	0.9566	0.9596
<i>Zaprionus indianus</i>	0.8284	0.7638
<i>Zaprionus tuberculatus</i>	0.9113	0.9152

CAPÍTULO 2 –

Supplementary data are available at *Journal of Economic Entomology* online.

Table S1. Localities, geographical coordinates, and environments where *Zaprionus tuberculatus* was recorded in Europe.

Location (Country)	Location (Municipality)	Lat	Long	Environment	Reference
Azerbaijan	Lankaran	38.73611	48.63444	Natural area: forest vegetation	Oboňa et al 2019
France	Salses-le Château	42.83333	2.918056	Rural area	Georges et al. 2023
Georgia	Imereti	42.59639	42.45583	Natural area: forest vegetation	Oboňa et al 2019
Italy	Montanaso Lombardo	45.33972	9.450833	Rural area	Amiresmaeili et al. 2019
Italy	Camnago Volta	45.80139	9.129167	Rural area	Amiresmaeili et al. 2019
Italy	Altamura	40.87833	16.62722	Rural area	Antonacci et al. 2017
Italy	Gravina in Puglia	40.77306	16.36806	Rural area	Antonacci et al. 2017
Italy	Lecce	40.14389	18.04	Rural area	Antonacci et al. 2017
Italy	Trento	45.99	11.23056	Rural area	Raspi et al. 2014
Romania	Southern Romania	44.50187	26.06959	Rural area	Chireceanu et al 2015
Turkey	Adana	37.82	35.03	Urban area	Patlar et al. 2012
Turkey	Banaz district	38.74639	29.77917	Rural area	Zengin et al. 2020

Table S2. Localities, geographical coordinates, and environments where *Zaprionus tuberculatus* was recorded in South America (Brazil).

Location (Municipality)	State (Federative Unit)	Lat	Long	Environment
Alto Paraíso	GO	-14.1055	-47.5507	Natural area: savanna vegetation
Araruama	RJ	-22.8728	-42.3431	Urban area
Bauru	SP	-22.3581	-49.0119	Rural area
Belém do Pará	PA	-1.38263	-48.4659	Urban area
Brasília	DF	-15.8329	-48.032	Urban area
Brasília	DF	-15.5875	-47.6555	Urban area
Brasília	DF	-15.8048	-47.9795	Urban area
Brasília	DF	-16.0203	-47.5551	Natural area: forest and savana vegetation
Brasília	DF	-16.0003	-48.2147	Rural area
Brasília	DF	-15.7915	-47.9487	Urban area
Caruaru	PE	-8.28678	-35.9719	Urban area
Gravatá	PE	-8.20208	-35.5682	Urban area
Guarapuava	PR	-25.3861	-51.4878	Natural area: forest vegetation
Paulista	PE	-7.93355	-34.8983	Urban area
Pelotas	RS	-31.5985	-52.4744	Rural area
Petrópolis	RJ	-22.4641	-43.0887	Natural area: forest vegetation
Rio de Janeiro	RJ	-22.8389	-43.2278	Urban area
São Caetano do Sul	SP	-23.6311	-46.5692	Urban area
São José do Rio Preto	SP	-20.7872	-49.3605	Urban area
São José dos Cordeiros	PB	-7.44694	-36.8922	Rural area
Uberaba	MG	-19.7067	-47.9613	Natural area: forest vegetation
Viçosa	MG	-20.7633	-42.8647	Rural area
Vitória de Santo Antão	PE	-8.11533	-35.3365	Urban area

Table S3. Area under the curve (AUC) test values.

	Training AUC	Test AUC
Europe	0.8462	0.7864
Europe to CA and NA	0.8607	0.7909
South America	0.9315	0.9088
South America to CA and NA	0.9328	0.9115

CA: Central America, NA: North America

CAPÍTULO 3 –

O capítulo não possui materiais suplementares.

CAPÍTULO 4 –

Tabela S1. Associação entre biomassa do hospedeiro e abundância de *Drosophila nasuta* por lote/espécie. Inclui coeficientes de correlação de Pearson (r) e Spearman (ρ) e parâmetros da regressão OLS em escala log–log (β e R^2), com valores de p e tamanho amostral (n).

Estatística	Valor	p
Pearson r	0.896	0
Spearman ρ	0.608	0.0027
OLS log–log β	0.56	0.0063
R^2 (escala log)	0.377	
n (OLS)	22	

Tabela S2. Abundância de *D. nasuta* por quartis de biomassa do hospedeiro (Q1–Q4). Apresenta, para cada quartil do peso total por espécie, o número de espécies (N), a mediana da abundância de *D. nasuta* de e o intervalo interquartil (Q1–Q3); Q1 corresponde aos 25% com menor biomassa e Q4 aos 25% com maior biomassa.

Quartil (biomassa)	N espécie/ lote	Mediana	Q1	Q3
Q1	6	5.5	3	8.8
Q2	5	34	2	45
Q3	5	31	21	39
Q4	6	173.5	108.5	250.5

Tabela S3. Comparação não paramétrica entre extremos de biomassa (Q1 vs. Q4). Mostra o resultado do teste de Mann–Whitney unilateral ($Q1 < Q4$) aplicado à abundância de *D. nasuta*, com a estatística U e o valor de p.

Comparação	Teste	U	p
Q1 vs Q4	Mann–Whitney unilateral (Q1 < Q4)	2.5	0.007968