

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel
Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade



Dissertação

Biologia de *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) em diferentes hospedeiros e competição com *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) em pupários de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae)

Amanda Montandon Garcez

Pelotas, 2021

Amanda Montandon Garcez

Biologia de *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) em diferentes hospedeiros e competição com *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) em pupários de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Fitossanidade (área do conhecimento: Entomologia).

Orientador: Dr. Dori Edson Nava

Pelotas, 2021

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

G215b Garcez, Amanda Montandon

Biologia de *Pachycrepoideus vindemmiae*
(Hymenoptera: Pteromalidae) em diferentes hospedeiros e
competição com *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera:
Diapriidae) em pupários de *Drosophila suzukii* (Diptera:
Drosophilidae) / Amanda Montandon Garcez ; Dori Edson
Nava, orientador. — Pelotas, 2021.

70 f.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação
em Fitossanidade, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel,
Universidade Federal de Pelotas, 2021.

1. Controle Biológico. 2. Mosca-das-frutas. 3. Drosófila-
da-Asa-Manchada. 4. Tabela de vida de fertilidade. 5.
Competição intrínseca. I. Nava, Dori Edson, orient. II.
Título.

CDD : 595.7

Amanda Montandon Garcez

Biologia de *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) em diferentes hospedeiros e competição com *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) em pupários de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae)

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Fitossanidade, Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas.

Data da Defesa:

Banca examinadora:

Dr. Dori Edson Nava (Orientador)

Dr. Felipe Andreazza

Dr. Daniel Bernardi

Dr. Edison Zefa

Agradecimentos

Primeiramente agradeço a Deus pela vida, pela benevolência de sempre colocar as pessoas certas no meu caminho, agradeço por cada dificuldade e por cada momento de alegria, compreendo que na vida não existem acasos e que tudo tem um propósito.

Agradeço aos meus pais, meus pilares, Ivete e Fernando, que sempre se fizeram presente, obrigada pelo carinho, pela compreensão, pelo apoio e por todo o amor. Aos meus irmãos: William, Bernardo e João Pedro. Em especial ao João Pedro, que nas horas vagas foi meu estagiário e muitas vezes meu confidente. À toda minha família, da qual sempre recebi apoio e amor.

A minha eterna gratidão à Ale, que teve papel fundamental na minha jornada como mestrandia, obrigada por toda ajuda, todo aprendizado e principalmente por todo apoio. Obrigada por todas as vezes que me escutou, com certeza a tua amizade foi essencial para que eu conseguisse encerrar essa etapa.

Agradeço à Julia que teve papel fundamental na minha seleção para o mestrado.

Ao meu orientador Dr. Dori pela oportunidade, ensinamentos e todo auxílio, que se estendeu do estágio ao mestrado. Agradeço também à toda equipe do Laboratório de Entomologia da Embrapa Clima Temperado, aos responsáveis pela limpeza, manutenção e criação de insetos. Agradeço ao Rafael, Bruna e Sandro, pelas inoculações e pelas caronas. Ao Angelo que sempre se mostrou disponível a ajudar.

Agradeço a todos os estagiários que passaram pelo laboratório no decorrer desse tempo, principalmente a Bruna e Virginia pelas conversas e apoio, e ao Miguel pela ajuda na lavagem dos materiais.

Agradeço ao Gile, colega de graduação que se tornou um grande amigo e que esteve comigo desde o início do estágio e hoje meu irmão de coração. Obrigada por sempre estar disposto a me ajudar.

Agradeço ao Diego pela companhia e ajuda durante o período do mestrado, com certeza nossa convivência foi de muito aprendizado.

Agradeço ao professor Dr. Edison Zefa e ao pesquisador Dr. Cesar Bauer pelo empréstimo dos equipamentos fotográficos.

A todos que de alguma forma colaboraram para a realização deste trabalho e me incentivaram nesta caminhada.

"Tudo a seu tempo acontece,
Nem muito longe, nem tão perto,
O tempo de Deus é sempre certo."
(Ronaldo Pereira Rodrigues, 2020)

Resumo

GARCEZ, Amanda Montandon. **Biologia de *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) em diferentes hospedeiros e competição com *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) em pupários de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae)**. Orientador: Dori Edson Nava. 2021. 74f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2021.

Pachycrepoideus vindemmiae (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) é um ectoparasitoide pupal generalista. Seus hospedeiros incluem espécies de grande importância econômica, dentre eles destacam-se os tefritídeos *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) e *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), que comprometem a produção de frutas devido os danos diretos e indiretos, e *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) que recentemente tornou-se uma das mais importantes pragas de pequenos frutos a nível mundial. O desempenho do parasitoide está relacionado à qualidade do hospedeiro, e neste sentido, a primeira etapa desse trabalho teve por objetivo determinar os parâmetros biológicos e a elaboração da tabela de vida de fertilidade de *P. vindemmiae* em pupários de *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii*. O parasitoide desenvolveu-se nas três espécies estudadas, porém, a população de *P. vindemmiae* oriunda do hospedeiro *D. suzukii*, apesar dos parentais serem menos longevos, possui desempenho superior as provenientes de *A. fraterculus* e *C. capitata*. O endoparasitoide *Trichopria anastrephae* Costa Lima (Hymenoptera: Diapriidae) e *P. vindemmiae* são considerados potenciais agentes para o controle de *D. suzukii*, no entanto, possuem a mesma guilda de alimentação, resultando em competição interespecífica. Dessa forma, a segunda etapa do trabalho teve como objetivo avaliar o desenvolvimento de ambos parasitoides em um cenário de competição intrínseca, ofertando pupários de *D. suzukii* previamente parasitados por *P. vindemmiae* estando em diferentes estágios de desenvolvimento (ovo, larvas de 1º instar, larvas de 2º/3º instar, larvas de 4º instar e pupa) para *T. anastrephae*. Para *P. vindemmiae* foram ofertados pupários contendo diferentes estágios de desenvolvimento de *T. anastrephae* (ovo, larvas de 1º instar, larvas de 2º instar, larvas de 3º instar e pupa). Também foi avaliada a preferência dos parasitoides por pupários previamente parasitados ou pupários íntegros de *D. suzukii*. Em testes sem chance de escolha, *T. anastrephae* parasitou apenas pupários em que *P. vindemmiae* encontrava-se em estágios iniciais (ovo ou larvas de 1º instar), no entanto, nestes casos, a emergência de *P. vindemmiae* foi superior. O parasitoide *T. anastrephae*, em oportunidade de escolha, preferiu pupários de *D. suzukii* não parasitados, os quais apresentaram também maior emergência de *T. anastrephae*. O parasitoide *P. vindemmiae* parasitou pupários contendo todos os estágios de *T. anastrephae*, porém sua emergência foi superior apenas quando *T. anastrephae* encontrava-se no estágio de pupa. Quando houve chance de escolha *P. vindemmiae* preferiu parasitar pupários previamente parasitados por *T. anastrephae* a pupários íntegros de *D. suzukii*, indicando que o mesmo também é considerado um hiperparasitoide facultativo.

Palavras-chave: Controle Biológico, Moscas-das-frutas, Drosófila-da-Asa-Manchada, tabela de vida de fertilidade, Competição intrínseca.

Abstract

GARCEZ, Amanda Montandon. **Biology of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) on different hosts and competition with *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) in *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) pupae.** Advisor: Dori Edson Nava. 2021. 76f. Dissertation (Master's Degree) – Crop protection Graduate Program, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2021.

Pachycrepoideus vindemmiae (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) is a generalist pupal ectoparasitoid. Its hosts include species of great economic importance, among which stand out the tephritids *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) and *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), that affect fruit production due to their direct and indirect damage, and *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) that has recently become one of the most important pests of berries in the world. Parasitoid performance is related to host quality, thus, the first chapter of this dissertation aimed to determine the biological parameters and the elaboration of the fertility life table of *P. vindemmiae* in puparia of *A. fraterculus*, *C. capitata* and *D. suzukii*. The parasitoid developed in the three species studied, however, the population of *P. vindemmiae* originating from the host *D. suzukii*, despite displaying shorter longevity, has a better performance than those from *A. fraterculus* and *C. capitata*. The endoparasitoid *Trichopria anastrephae* Lima (Hymenoptera: Diapriidae) and *P. vindemmiae* are considered potential agents to control *D. suzukii*, however, they have the same feeding guild, resulting in an interspecific competition. In order to evaluate the development of both parasitoids in a scenario of intrinsic competition, we offered puparia of *D. suzukii* previously parasitized by *P. vindemmiae* to *T. anastrephae*, with the first parasitoid in different stages of development (egg, 1st instar, 2nd/3rd instar, 4th instar or pupa). We also offered for *P. vindemmiae* pupae containing different stages of development of *T. anastrephae* (egg, 1st, 2nd, 3rd instar or pupa). We also evaluated the preference of parasitoids for previously parasitized pupae and non-parasitized *D. suzukii* pupae. In non-choice bioassays, *T. anastrephae* only parasitized pupae in which *P. vindemmiae* was in early stages (egg and 1st instar), however, in these cases, the emergence of *P. vindemmiae* was higher. The parasitoid *T. anastrephae*, in choice bioassays, preferred non-parasitized puparia of *D. suzukii*, which also presented a greater emergence of *T. anastrephae*. The parasitoid *P. vindemmiae* parasitized pupae with all stages of *T. anastrephae*, but its emergence was superior only when *T. anastrephae* was in the pupal stage. In choice bioassays, *P. vindemmiae* preferred to parasitize pupae previously parasitized by *T. anastrephae* rather than non-parasitized *D. suzukii* pupae, indicating that *P. vindemmiae* is considered an facultative hyperparasitoid.

Keywords: Biological Control, Fruit flies, Spotted Wing Drosophila, Fertility life table, Intrinsic competition.

Lista de Figuras

Artigo 1

- Figura 1 Longevidade de *Pachycrepoideus vindemmiae* em diferentes hospedeiros40
- Figura 3 Longevidade dos descendentes de *Pachycrepoideus vindemmiae* em diferentes hospedeiros41

Artigo 2

- Figura 1 Estágios de desenvolvimento de *Pachycrepoideus vindemmiae*63
- Figura 2 Estágios de desenvolvimento de *Trichopria anastrephae*.....64
- Figura 3 Porcentagem de emergência de *Pachycrepoideus vindemmiae* e *Trichopria anastrephae* quando ofertados pupários previamente parasitados e apresentando diferentes estágios de desenvolvimento de *Pachycrepoideus vindemmiae* ou *Trichopria anastrephae*.....65
- Figura 4 Proporção dos pupários previamente parasitados por *Pachycrepoideus vindemmiae* ou *Trichopria anastrephae* contendo somente imaturos de *T. anastrephae*, somente imaturos de *Pachycrepoideus vindemmiae*, imaturos de ambos os parasitoides, ou apenas *Drosophila suzukii*66
- Figura 5 Porcentagem de emergência de *Pachycrepoideus vindemmiae*, *Trichopria anastrephae*, *Drosophila suzukii* e porcentagem de pupas mortas quando dada a oportunidade de escolha a *Trichopria anastrephae* ou *Pachycrepoideus vindemmiae*.....67
- Figura 6 Porcentagem de pupários contendo ovos de *Trichopria anastrephae* ou *Pachycrepoideus vindemmiae* previamente parasitados ou não.....68

Lista de Tabelas

- Tabela 1 Porcentagem de parasitismo, número de pupários parasitados por dia, porcentagem de emergência, comprimento da tibia e razão sexual de *Pachycrepoideus vindemmiae* oriundos de diferentes espécies de hospedeiros.....39
- Tabela 2 Parâmetros da tabela de vida de fertilidade de *Pachycrepoideus vindemmiae* em pupários de *Anastrepha fraterculus*, *Ceratitis capitata* e *Drosophila suzukii*39

Sumário

1 Introdução geral	10
2 Artigo 1 - Journal of Economic Entomology	14
2.1 Introdução	17
2.2 Material e Métodos.....	19
2.3 Resultados	22
2.4 Discussão.....	23
2.5 Referências citadas	28
3 Artigo 2 – BioControl	42
3.1 Introdução	45
3.2 Material e métodos.....	47
3.2.1 Criação de insetos.....	47
3.2.2 Desenvolvimento dos parasitoides <i>T. anastrephae</i> e <i>P. vindemmiae</i> em pupários de <i>D. suzukii</i>	47
3.2.3 Bioensaio de competição sem chance de escolha.....	47
3.2.4 Bioensaio de competição com chance de escolha.....	48
3.3 Resultados	49
3.3.1 Desenvolvimento do parasitoide <i>P. vindemmiae</i> em pupários de <i>D. suzukii</i>	50
3.3.2 Desenvolvimento do parasitoide <i>T. anastrephae</i> em pupários de <i>D. suzukii</i> ...	50
3.3.3 Bioensaio sem chance de escolha	51
3.3.4 Bioensaio com chance de escolha	51
3.4 Discussão.....	53
3.5 Referências	57
4 Conclusão	68
Referências	70

1 Introdução geral

Análises filogenômicas sugerem que os insetos surgiram há aproximadamente 479 milhões de anos (MISOF et al., 2014), indicando que sobreviveram às principais extinções em massa dos períodos Permiano e Cretáceo. Baixas taxas de extinção e altas taxas de especialização permitiram sua perpetuação ao longo dos anos (GRIMALDI et al., 2005), resultando em sua abundância e diversidade. A capacidade de adaptação dos insetos permitiu que explorassem diferentes nichos tróficos (JANKIELSOHN, 2018; SCHOWALTER, 2016), tornando-os responsáveis por diversos serviços ecossistêmicos (OLIVEIRA; AMEIXA; SOARES, 2019; FORISTER, 2019).

Dentro das copiosas ordens que classificam os insetos, os que compõem a ordem Hymenoptera são organismos fundamentais para o funcionamento dos ecossistemas terrestres e concomitantemente, possuem grande importância econômica (FERNÁNDEZ; SHARKEY, 2006; JANKIELSOHN, 2018). Os himenópteros são responsáveis pela polinização de diversas espécies de plantas cultivadas e silvestres, além de atuarem na manutenção do equilíbrio ecológico controlando populações de muitos artrópodes (BELL et al., 2008; JANKIELSOHN, 2018; LONSDORF et al., 2009; SLADE et al., 2016).

Ainda que exista carência de números precisos e atualizados, estima-se que os parasitoides representem aproximadamente 10% das espécies de insetos (GASTON, 1991). No entanto, mediante o uso de estimativas medianas, presume-se que 70% das espécies de artrópodes aguardam descrição (HAMILTON et al., 2010), indicando que a quantidade pode ser bem maior.

Os parasitoides, em sua maioria himenópteros (LASALLE; GAULD, 1991; GOULET; HUBER, 1993), são insetos que quando adultos possuem vida livre e nas fases imaturas se desenvolvem em ovos, larvas/ninfas e/ou pupas de um único indivíduo, seu hospedeiro, causando sua morte (GODFRAY, 1994). As espécies que tem como hospedeiros insetos considerados pragas agrícolas, são consideradas como potenciais agentes para utilização no controle biológico em agroecossistemas (VAN LENTEREN, 2012).

As classificações que diferenciam os parasitoides são baseadas nas estratégias de parasitismo e na forma de exploração do hospedeiro (PARRA, 2002). Constantemente são classificados entre endoparasitoides, que se desenvolvem no

interior do seu hospedeiro e ectoparasitoides, os que ovipositam no exterior e suas larvas se alimentam do hospedeiro através das peças bucais (PARRA, 2002). Recebem ainda classificação de acordo com o número de larvas que completam seu desenvolvimento no hospedeiro, sendo uma para solitário e várias para gregário (GODFRAY; 1994).

Outra distinção frequentemente feita entre parasitoides é quanto à forma de exploração do hospedeiro podendo ser classificados como idiobiontes ou coinobiontes. Alusivo ao primeiro, a fêmea no momento do parasitismo, ou as larvas interrompem o desenvolvimento do hospedeiro, paralisando-o ou matando-o. Por outro lado, nos coinobiontes, o hospedeiro continuará a se desenvolver após o parasitismo (HAWKINS, 1993; PARRA, 2002; QUICKE, 2014).

Dentre a diversidade de parasitoides, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) é citado em trabalhos de levantamentos populacionais, além de estudos básicos para estratégias de controle (BEZERRA DA SILVA et al., 2019; BONNEAU et al., 2019; COELHO et al., 2020; GABARRA et al., 2015; HOELMER et al., 2011; OVRUSKI et al., 2000; WANG; MESSING, 2004). Trata-se de um ectoparasitoide pupal solitário de dípteros que possui distribuição cosmopolita. É classificado como generalista, apresentando registros de ataque a mais de 60 espécies, cujos hospedeiros pertencem as famílias Drosophilidae, Anthomyiidae, Calliphoridae, Muscidae, Sarcophagidae, Tachinidae e Tephritidae (MARCHIORI; BARBARESCO, 2007; MARCHIORI; BORGES, 2017; MARCHIORI; BORGES; FERREIRA, 2013).

Em relação à vasta gama de dípteros associados a *P. vindemmiae*, a mosca-das-frutas sul-americana *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) (Diptera: Tephritidae), a mosca-do-mediterrâneo *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera: Tephritidae) e a drosófila-da-asa-manchada *Drosophila suzukii* Matsumura, 1931 (Diptera: Drosophilidae) constituem um dos grupos mais importantes de pragas da fruticultura nacional (ANDREAZZA et al., 2017; BOTTON et al., 2016; NAVA; BOTTON, 2010; OLIVEIRA et al., 2014; RUIZ et al., 2014; UCHÔA, 2012).

Anastrepha fraterculus, espécie nativa da região Neotropical e *C. capitata*, nativa da África, são responsáveis por perdas significativas no agronegócio. Ambas afetam a produção de frutas pelos seus danos diretos ocasionados pelas fêmeas no momento da oviposição, e pelas larvas durante seu desenvolvimento; e também causam danos indiretos, devido a limitação a exportação para países onde as

espécies estão ausentes (DIAS et al., 2018; HERNÁNDEZ-ORTIZ; BARRADAS-JUANZ; DÍAZ-CASTELAZO, 2019; LANZAVECCHIA et al., 2014; NAVA; BOTTON, 2010).

Drosophila suzukii, espécie nativa do sudeste da Ásia (ASPLEN et al., 2015), nos últimos 15 anos tornou-se uma das mais importantes pragas de pequenos frutos nos continentes Americano e Europeu, com perdas econômicas significativas em nível global (DE ROS et al., 2015; FARNSWORTH et al., 2017; MAZZI et al., 2017; WALSH et al., 2011). A capacidade de realizar migrações sazonais permite que a espécie se multiplique e amplie a exploração por recursos alimentares, ocasionando sua ampla distribuição e polifagia (TAIT et al., 2018), sendo relatada em treze famílias de plantas (CLOONAN et al., 2018).

Devido o grande número de hemócitos presente na fase larval, *D. suzukii* possui um sistema de defesa eficiente, o que permite encapsular ovos de parasitoides larvais. No entanto, tal situação é observada com menos frequência em parasitoides pupais (KACSOH; SCHLENKE, 2012). Dentre estes, *Trichopria anastrephae* Costa Lima, 1940 (Hymenoptera: Diapriidae) é um endoparasitóide pupal, nativo da América do Sul e registrado parasitando *D. suzukii* em condições de campo no sul do Brasil (ANDREAZZA et al., 2017; WOLLMANN et al., 2016). Por apresentar grande aptidão em parasitar a praga em laboratório, vem sendo considerado um dos candidatos mais promissores para o controle biológico de *D. suzukii* no Brasil (ANDREAZZA et al., 2017; VIEIRA et al., 2020; WOLLMANN et al., 2016).

Pachycrepoideus vindemmiae possui a capacidade de parasitar outros parasitoides (WANG; MESSING, 2004), sendo, portanto, considerado um hiperparasitóide (SULLIVAN, 2009). Dois tipos principais de hiperparasitismo podem ser distinguidos: hiperparasitismo obrigatório, quando o inseto desenvolve-se exclusivamente em parasitóides primários, e hiperparasitismo facultativo, quando se desenvolve no parasitóide primário ou em seu hospedeiro (SULLIVAN, 2009). Wang e Messing (2004) relataram que *P. vindemmiae* é um competidor superior a outros parasitóides pupais de tefritídeos. A vantagem competitiva pode estar atrelada a presença das proteínas de veneno de *P. vindemmiae*, que devido as adaptações específicas durante a coevolução parasitoides/hospedeiros, tem ação paralisante tanto em seu hospedeiro primário, bem como nos competidores de outras espécies (GOECKS et al., 2013; MARTINSON et al., 2017, YANG et al., 2020).

Da Costa Oliveira et al. (2021) constataram que devido a competição intrínseca entre *P. vindemmiae* e *T. anastrephae* em pupários de *D. suzukii*, *T. anastrephae* apresentou maior eficiência quando comparada a *P. vindemmiae*, mesmo havendo redução do parasitismo em ambas as espécies. No entanto, a variação no tempo de oviposição pode fornecer vantagem para *P. vindemmiae*, devido sua característica de hiperparasitoide (HOOD et al., 2021; YANG et al., 2020). A compreensão da competição envolvendo parasitoides é fundamental não somente para a implementação de programas de controle biológico, mas também para compreender a dinâmica de formação de comunidades ecológicas (LEIBOLD; MCPEEK, 2006; MORIN, 2011; PRINS; VAN LANGEVELDE, 2008).

Portanto, o conhecimento dos aspectos bioecológicos de *P. vindemmiae* em hospedeiros de diferentes gêneros, e da competição com *T. anastrephae* em pupários de *D. suzukii* são essenciais para o entendimento ecológico e biológico, além de subsidiar o seu papel em programas de controle biológico. Dessa forma, os objetivos deste trabalho foram: 1) Avaliar a biologia de *P. vindemmiae* nos hospedeiros *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii*; e 2) Analisar a competição interespecífica entre *T. anastrephae* e *P. vindemmiae* em pupários de *D. suzukii*, em diferentes estágios de desenvolvimento de ambos os parasitoides.

2 Artigo 1 - Journal of Economic Entomology

Garcez et al.: Biologia de *P. vindemmiae* em *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii*

Journal of Economic Entomology

Section: Biological Control

Amanda Montandon Garcez

Universidade Federal de Pelotas 96010-900, Pelotas/RS, Brasil

Biologia de *Pachycrepoideus vindemmiae* em pupários de *Anastrepha fraterculus*, *Ceratitis capitata* e *Drosophila suzukii*

Amanda M. Garcez^{1*}, Alexandra P. Krüger¹, Dori E. Nava²

¹ Programa de Pós-graduação em Fitossanidade, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS, 96010-900, Brasil.

² Embrapa Clima Temperado, Pelotas, RS, Brasil.

*Corresponding author; E-mail: amanda_garcez25@hotmail.com

Resumo – *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) é um ectoparasitoide pupal solitário, caracterizado como generalista, capaz de parasitar dípteros de várias famílias e gêneros. Neste estudo, examinamos os parâmetros biológicos de *P. vindemmiae* nos hospedeiros: *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann), *Ceratitis capitata* (Wiedemann) e *Drosophila suzukii* (Matsumura), a fim de identificar a espécie que fornece as melhores condições para o desenvolvimento deste parasitoide. O experimento foi realizado em salas climatizadas com temperatura de 25 ± 2 °C, umidade relativa do ar de 70 ± 10 % e fotofase de 12 h. Pupários de 24h de *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii* foram oferecidos diariamente a 25 casais do parasitoide. Foram determinados o percentual de parasitismo, percentual de emergência, tamanho da tibia posterior, razão sexual e longevidade. Com os dados biológicos elaborou-se a tabela de vida de fertilidade. *Pachycrepoideus vindammiae* parasitou pupários das três espécies hospedeiras. Os diferentes hospedeiros não afetaram a razão sexual do parasitoide. Os parasitoides parentais oriundos de pupários de *A. fraterculus* e *C. capitata* foram mais longevos quando comparados aos oriundos de *D. suzukii*. Nos demais parâmetros avaliados os parasitoides oriundos de *D. suzukii* apresentaram desempenho superior, fato este comprovado pelo menor intervalo entre gerações (T) e maior taxa líquida de reprodução (R_0), taxa intrínseca de aumento (r_m) e a taxa finita de aumento (λ).

Palavras-chave: controle biológico, moscas-das-frutas, drosófila, criação, tabela de vida

Introdução

Pachycrepoideus vindemmiae (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) é um ectoparasitoide pupal generalista, relatado em muitas espécies de Diptera e em 60 países ao redor do mundo (Wang and Messing 2004). Seus hospedeiros incluem espécies de grande importância econômica, com destaque para as famílias Tephritidae e Drosophilidae (Marchiori and Borges 2017, Rasool et al. 2017, Funes et al. 2019, Zhang et al. 2021).

Dentre os hospedeiros associados a *P. vindemmiae*, as moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae) são consideradas as pragas mais preocupantes no cenário da fruticultura mundial (Ruiz et al. 2014). Na América do Sul, as espécies *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) e *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) são consideradas as pragas mais importantes economicamente do grupo dos tefritídeos (Uchôa 2012). Além dos danos diretos e indiretos causados nos frutos (Nava and Botton 2010, Botton et al. 2016), também são motivo para imposição de barreiras fitossanitárias causando restrições para a exportação (Szyniszewska and Tatem 2014, Lanzavecchia et al. 2014, Hernández-Ortiz et al. 2019).

Além destes tefritídeos, a drosófila-da-asa-manchada *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) nativa do sudeste da Ásia, e atualmente distribuída em vários países da Europa, América do Norte, América do Sul (Deprá et al. 2014) e África (Boughdad et al. 2021), tornou-se a praga mais importante de pequenos frutos a nível mundial (Walsh et al. 2011, Asplen et al. 2015, Andreatza et al. 2017), principalmente nos cultivos de amora [*Morus* sp. (Urticales: Moraceae)], cereja [*Prunus* sp. (Rosales: Rosaceae)], framboesa [*Rubus idaeus* Linnaeu (Rosales: Rosaceae)], morango [*Fragaria x ananassa* Duch (Rosales: Rosaceae)] e mirtilo [*Vaccinium myrtillus* Linnaeu (Ericales: Ericaceae)] (Lee et al. 2011,

Schlesener et al. 2015, Klick et al. 2016, Bernardi et al. 2017).

Drosophila suzukii tem recebido atenção devido seu alto potencial de danos (Beers et al. 2011, Cini et al. 2012, Ioriatti et al. 2015), alta fecundidade e ciclo rápido (Emiljanowicz et al. 2014, Tochen et al. 2014), alta taxa de disseminação global (Asplen et al. 2015) e pela sua grande diversidade de hospedeiros (Lee et al. 2015; Poyet et al. 2015; Kenis et al. 2016).

Pachycrepoideus vindemmiae está atraindo considerável interesse no campo do controle biológico de moscas-das-frutas. Diversos estudos foram realizados para determinar o potencial de controle biológico de tefritídeos nos últimos anos (Ovruski et al. 1999, Aluja et al. 2008, Yang et al. 2020). Além disso, o parasitoide também possui grande potencial no controle de *D. suzukii* (Rossi Stacconi et al. 2015, Bezerra da Silva et al. 2019, Bonneau et al. 2019; Schlesener et al. 2019).

Espécies de *Drosophila* exibem um sistema de defesa complexo e bastante eficiente, responsável por encapsular ovos de muitos parasitoides (Lavine and Strand 2002). Em *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae), o veneno de *P. vindemmiae* foi capaz de inibir a aderência dos lamelócitos e induzir a morte celular do plasmócito (Yang et al. 2020), que possuem um papel importante na defesa contra o parasitismo (Tang 2014, Dudzic et al. 2015). O veneno de *P. vindemmiae* também resultou na inibição da melanização da hemolinfa (Yang et al. 2020), estratégia indispensável utilizado pelo hospedeiro para matar os invasores (Williams 2007).

Embora existam diversos trabalhos demonstrando o potencial de parasitismo de *P. vindemmiae*, há poucos estudos sobre sua biologia. Tais estudos são essenciais para entender a taxa de mortalidade e sobrevivência, o tempo de crescimento, a capacidade reprodutiva e a expectativa de vida de uma população

(Gomes et al. 2017).

O objetivo do presente trabalho foi determinar os parâmetros biológicos de *P. vindemmiae* em pupários de *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii*, visando determinar o melhor hospedeiro para sua criação em um futuro programa de controle biológico.

Materiais e Métodos

Criação de insetos. Os insetos utilizados neste trabalho foram obtidos das criações de manutenção do laboratório de Entomologia da Embrapa Clima Temperado situada em Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. As colônias de *A. fraterculus* e *C. capitata* foram criadas durante a fase larval em dieta artificial a base de gérmen de trigo, seguindo metodologia adaptada de Nunes et al. (2013) e Gonçalves et al. (2013), respectivamente. A colônia de *D. suzukii* foi mantida em tubos de ensaio (2,5 cm × 8,5 cm) contendo dieta artificial a base de farinha de milho, conforme a metodologia proposta por Schlesener et al. (2017).

O parasitoide *P. vindemmiae* foi obtido de coletas de frutos infestados por moscas-das-frutas em pomares de pessegueiro no município de Pelotas, RS, Brasil. Em laboratório, após a emergência, os parasitoides foram mantidos em gaiolas plásticas (26,2 cm × 17,7 cm × 14,7 cm) e alimentados com solução de mel puro (Bezerra da Silva et al. 2019). Para a realização dos experimentos foram utilizados parasitoides oriundos das criações mantidas por 15 gerações nos respectivos hospedeiros (*D. suzukii*, *A. fraterculus* e *C. capitata*). Todas as populações foram mantidas em sala climatizada com temperatura de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, umidade relativa do ar de $60 \pm 10\%$ e fotofase de 12 h.

Biologia de *P. vindemmiae*. Para o estudo da biologia de *P. vindemmiae*, 25 casais obtidos de cada hospedeiro (*A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii*) foram formados

quando os mesmos possuíam cinco dias de idade. Os casais foram individualizados e mantidos em gaiolas formadas por copos plásticos (200 mL) invertidos na respectiva tampa e fechados na parte superior com tecido *voile*. Foi oferecido mel puro como fonte de alimento e água, ambos embebidos em algodão, disponibilizados separadamente em placas de plástico (2,2 cm de diâmetro x 0,7 cm de altura). O alimento foi trocado a cada 48h para evitar fermentação e contaminação por microrganismos, sendo a água repostada diariamente.

No mesmo dia da formação dos casais de cada população até a morte das fêmeas, foram fornecidos 10 pupários, de 24h de cada hospedeiro (*A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. sukii*), por fêmea da respectiva espécie. Os pupários foram colocados sobre algodão umedecido com água destilada, em placas de plástico (2,2 cm de diâmetro x 0,7 cm de altura). Decorrido 24h de exposição, os pupários foram retirados e acondicionados em tubos de acrílico (2,5 cm de diâmetro x 4,5 cm de altura) fechados na parte superior com algodão para evitar a fuga dos adultos por ocasião da emergência. Para os pupários em que não foi observado emergência procedeu-se a dissecação para verificar a presença de parasitoides e/ou moscas.

Com base nos dados de emergência determinou-se o parasitismo de *P. vindemmiae* em cada hospedeiro, bem como, a razão sexual da população descendente e o número de pupários parasitados. Para determinar a longevidade dos parentais, os insetos foram diariamente observados até a constatação da morte dos mesmos. A partir da determinação dos parâmetros biológicos, elaborou-se a tabela de vida de fertilidade, estimando-se o intervalo entre gerações (T), a taxa líquida de reprodução (R_0), a taxa intrínseca de crescimento (r_m) e a taxa finita de aumento (λ) conforme (Southwood 1995).

Após a emergência dos primeiros descendentes de cada hospedeiro, 50

indivíduos de cada sexo foram individualizados e mortos, para aferição do tamanho da tíbia posterior, as quais foram dispostas em lâminas. Para aferição, utilizou-se um microscópio estereoscópico (Zeiss, Jena, Germany), aumento de 4x, e as tíbias foram medidas com o auxílio da câmera (Leica Biosystems). Também foi verificado a longevidade dos descendentes, amostrando-se 15 casais oriundos de cada hospedeiro, os quais foram mantidos em condições similares aos seus progenitores, porém sem oferta de pupários.

Análise estatística. O experimento foi realizado em delineamento inteiramente casualizado com três tratamentos (parasitoides oriundos de *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. suzukii*) e 25 repetições (casais de parasitoides). Todos os dados foram verificados quanto a normalidade e a homoscedasticidade dos resíduos a partir dos testes de Shapiro Wilk e Bartlett, respectivamente. Os dados referentes a porcentagem de parasitismo, número de pupários parasitados, porcentagem de emergência, comprimento da tíbia e razão sexual, não atenderam aos pressupostos de normalidade e homoscedasticidade e, portanto, foram submetidos ao teste de Kruskal-Wallis ($p \leq 0,05$). Quando confirmada a significância estatística, os dados foram comparados pelo teste de Dunn ($p \leq 0,05$). Os dados de longevidade de machos e fêmeas dos diferentes tratamentos, bem como dos descendentes de cada um dos tratamentos, foram avaliados usando curvas de sobrevivência com o estimador Kaplan-Meier, e comparados usando o teste de log-rank ($p \leq 0,05$). As análises estatísticas foram realizadas no software R versão 4.0.3 (R Core Team 2020). Os parâmetros da tabela de vida de fertilidade foram estimados pelo método jackknife usando o programa Lifetable SAS (Maia et al. 2000) e as médias foram comparadas utilizando um teste t bilateral usando o software SAS (SAS Institute 2011).

Resultados

Efeito da espécie hospedeira sobre *P. vindemmiae*. O parasitismo ($H=16,20$, $df=2$, $p=0,0003$), o número de pupários parasitados ($H = 16,20$, $df = 2$, $p = 0,0003$), a emergência ($H=5,99$, $df=2$, $p=0,0500$) e o comprimento da tibia de machos ($H = 67,11$, $df = 2$, $p <0.0001$) e fêmeas ($H = 101,87$, $df = 2$, $p <0.0001$), foram significativamente afetados pela espécie hospedeira. Foi possível observar que fêmeas de *P. vindemmiae* oriundas de *D. suzukii* parasitaram em média 47,91% dos pupários ofertados, sendo superior à *A. fraterculus* (24,78%) e *C. capitata* (11,76%), concomitante com o número de pupários parasitados por dia, que de $2,39 \pm 0,35$ em *D. suzukii*, $1,24 \pm 0,19$ em *A. fraterculus* e $0,59 \pm 0,13$ em *C. capitata*. Da mesma forma, obtiveram-se maiores emergências em *D. suzukii* (96,43%) e *A. fraterculus* (81,22%) em relação a *C. capitata* (62,82%). Em contrapartida, os machos e fêmeas oriundos de *A. fraterculus* apresentaram o maior comprimento de tibia ($416,25 \pm 2,51$ e $428,39 \pm 1,33$ μm , respectivamente), quando comparados com os de *C. capitata* ($397,94 \pm 4,23$ e $421,86 \pm 1,56$ μm , respectivamente) e *D. suzukii* ($386,40 \pm 1,64$ e $385,55 \pm 1,33$ μm , respectivamente). A razão sexual não foi afetada significativamente pela espécie hospedeira ($H = 4,49$, $df = 2$, $p = 0,1061$) (Tabela 1).

A longevidade de fêmeas ($\chi^2: 27,6$ $p < 0,001$) e machos ($\chi^2: 15,6$, $p < 0,001$) parentais foi afetada significativamente pela espécie hospedeira, sendo que os insetos mais longevos foram os provenientes de *A. fraterculus* e *C. capitata*, ambos superiores aos de *D. suzukii* (Figura 1). Em relação aos descendentes (F1), o resultado do teste de log-rank demonstrou que a longevidade, tanto de machos ($\chi^2: 5,6$, $p=0,06$) quanto de fêmeas ($\chi^2: 0,3$, $p=0,90$), não foi significativamente afetada pela espécie hospedeira (Figura 2).

Tabela de vida de fertilidade. Os parâmetros da tabela de vida de fertilidade de *P. vindemmiae* foram afetados significativamente pela espécie hospedeira. O menor intervalo entre gerações (T) foi obtido em *P. vindemmiae* oriundos de *D. suzukii* (T= 29,65 dias) quando comparados com os parasitoides oriundos de *A. fraterculus* (T= 35,03 dias) e *C. capitata* (T= 36,16 dias). A taxa líquida de reprodução (R_0), a taxa intrínseca de aumento (r_m) e a taxa finita de aumento (λ) foram maiores para *P. vindemmiae* desenvolvidos em *D. suzukii* ($R_0= 31,85$, $r_m=0,12$ e $\lambda=1,12$) (Tabela 2).

Discussão

O parasitoide *P. vindemmiae* desenvolveu-se nas três espécies estudadas respondendo diretamente aos diferentes hospedeiros. A capacidade de desenvolvimento do parasitoide é explicada pela alta evolução adaptativa dos parasitoides (Jones et al. 2015, Boycheva Woltering et al. 2019). Espécies generalistas como *P. vindemmiae* possuem plasticidade fenotípica, permitindo que os indivíduos se adaptem a diferentes hospedeiros (Tscharntke et al. 2007, Zepeda-Paulo et al. 2013, Wang et al. 2021). Assim, o desenvolvimento de *P. vindemmiae* pode sofrer alterações ao longo de várias gerações em um determinado hospedeiro (Jones et al. 2015).

O maior percentual de parasitismo foi obtido em insetos oriundo de *D. suzukii*. Mariano-Macedo et al. (2020) encontraram percentual de parasitismo semelhante aos encontrados neste estudo em pupários de 24h de *D. suzukii* (50,40%). Bezerra da Silva et al. (2019) e Mariano-Macedo et al. (2020) relataram fecundidade de fêmeas oriundas de *D. suzukii* maior do que o valor encontrado por Cancino et al. (2004) em *Anastrepha ludens* (Loew) (Diptera: Tephritidae). Wang and Messing (2004) descreveram que *P. vindemmiae* parasitou mais pupários de *D.*

melanogaster do que *C. capitata*, os autores presumem ser devido ao desenvolvimento mais rápido em *D. melanogaster* e a espessura maior da pupa de *C. capitata* que demanda mais tempo e energia na oviposição.

Segundo Jervis (2005) parasitoides maiores podem apresentar maior fertilidade e fecundidade e, em estudo realizado por Zhou et al. (2014) foi observado que *P. vindemmiae* oriundos de *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) eram significativamente maiores que os de *D. melanogaster*, e, portanto, apresentaram maior longevidade, duração da oviposição e número de descendentes por fêmea. No entanto, nossos resultados demonstram que as menores fêmeas de *P. vindemmiae* oriundas de *D. suzukii* ($385,55 \pm 1,33 \mu\text{m}$) parasitaram um maior número de pupários por dia ($2,39 \pm 0,35$), do que as fêmeas maiores oriundas de *A. fraterculus* e *C. capitata*, indicando que nem sempre o menor tamanho está relacionado com a menor fecundidade, podendo esta ser influenciada por outros fatores, como qualidade do hospedeiro.

Os parasitoides oriundos de *D. suzukii* expostos ao parasitismo apresentaram menor longevidade. Lampson et al. (1996) sugerem que parasitoides maiores possuem uma vida útil mais longa e assim maior competitividade. Mariano-Macedo et al. (2020) encontraram maior longevidade média em parasitoides fêmeas ($32,2 \pm 1,83$ dias) do que machos ($28,2 \pm 1,06$ dias) diferentemente, do observado em nosso estudo, onde as fêmeas foram menos longevas (TMS= 14,1 dias) que os machos (18,6 dias). No entanto, analisando a F1, aos quais os parasitoides não eram expostos ao parasitismo, obteve-se resultados semelhantes aos encontrados por Mariano-Macedo et al. (2020), sendo o tempo médio de sobrevivência de 37,1 dias para fêmea e 34,1 dias para machos. A menor longevidade dos parasitoides oriundos de *D. suzukii*, pode estar associado a energia gasta pelas fêmeas no

parasitismo.

A presença de um maior número de fêmeas aumenta a taxa de crescimento populacional e a taxa de parasitismo (Groth et al. 2017). Em estudos anteriores a espécie hospedeira influenciou a porcentagem de fêmeas de *P. vindemmiae* (Cancino et al. 2004, Wang and Messing 2004, Zhao et al. 2013). Em nossos ensaios, entretanto, a porcentagem de fêmeas de *P. vindemmiae* não diferiu nos diferentes hospedeiros estudados. No entanto, em todas as espécies hospedeira o número de descendentes fêmeas foi elevado, Sun et al. (2013) indicaram que acasalamento com machos virgens resultam em uma emergência baixa de descendentes machos, porém o aumento do tempo de acasalamento e o aumento da duração da oviposição das fêmeas resulta na diminuição da razão sexual.

Dos hospedeiros estudados, *D. sukuzii* é a espécie que possui o ciclo de vida mais curto (Schlesener et al. 2017), mantendo-se em fase pupal por aproximadamente 6 dias (Walsh et al. 2011, Emiljanowicz et al. 2014), enquanto que *A. fraterculus* ~11 dias (Nunes et al. 2013, Dias et al. 2018) e *C. capitata* ~10 dias (Nestel and Nemny-Lavy 2008, Ricalde et al. 2012). Estudos evolutivos indicam que populações de parasitoides são altamente adaptativas aos seus hospedeiros (Stireman et al. 2006, Henry et al. 2008, Forbes et al. 2009, Dion et al. 2011). Estudos com parasitoides larvais, também indicaram que estes possuem a capacidade de retardar sua própria taxa de maturação (Beckage 1993), mantendo-se em um ínstar específico até o hospedeiro atingir o estágio que corresponde às suas necessidades nutricionais, vinculadas aos estímulos hormonais (Pennacchio et al. 1993, Kadono-Okuda et al. 1995, Hu et al. 2002). Diante disso, o menor intervalo entre gerações (T) de *P. vindemmiae* pode estar relacionado à sincronização do ciclo de vida do parasitoide com o seu hospedeiro. Resultado encontrados por Wang

and Messing (2004) também demonstram que, nos diversos hospedeiros estudados, *P. vindemmiae* apresentou um desenvolvimento mais rápido em *D. melanogaster* e mais lento em *C. capitata*.

A taxa líquida de reprodução (R_0) do parasitoide *P. vindemmiae* no hospedeiro *D. suzukii* possui capacidade de aumento de 31,85 fêmeas geradas por fêmea em uma geração, sendo mais que o dobro do que em *A. fraterculus* (13,90) e o triplo em *C. capitata* (9,53). Da mesma forma, a capacidade inata de crescimento da população (r_m), que serve como indicativo para determinar se a espécie será bem sucedida em determinado ambiente (Dias et al. 2010), e a taxa a finita de aumento (λ), que representa o número de fêmeas adicionadas a população por fêmea, foram maiores em insetos desenvolvidos em *D. suzukii* ($r_m=0,12$, $\lambda=1,12$) e menores em *C. capitata* ($r_m=0,06$, $\lambda=1,06$).

As informações obtidas neste estudo demonstraram que *P. vindemmiae* oriundo do hospedeiro *D. suzukii* possui desempenho superior aos provenientes de *A. fraterculus* e *C. capitata*. Desta forma, sendo o hospedeiro, entre os avaliados, mais indicado para sua criação em um futuro programa de controle biológico. Em relação às implicações no uso de *P. vindemmiae* no controle biológico, mais experimentos devem ser realizados. Apesar de parasitoides generalistas muitas vezes não serem preferíveis em programas de controle biológico (Hajek et al. 2016, Heimpel and Cock 2018) a alta plasticidade destes parasitoides podem favorecer a adaptação às variações ambientais (Thibert-Plante and Hendry 2010, Lavandero and Tylianakis 2013, Kingsolver and Buckley 2018) e a troca de hospedeiro, quando um hospedeiro preferido não está disponível (Jaworski et al. 2013).

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Referências citadas

Aluja, M., P. Montoya, J. Cancino, L. Guillén and R. Ramírez-Romero. 2008.

Moscas de la Fruta, *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). pp. 193–222. In HCA Bernal, LAR del Bosque (eds), Casos de Control Biológico en, México. Mundi Prensa, Distrito Federal, Mx.

Andreazza, F., D. Bernardi, R.S.S. Santos, F.R.M. Garcia, E.E. Oliveira, M.

Botton, and D.E. Nava. 2017. *Drosophila suzukii* in southern Neotropical region: Current status and future perspectives. Neotrop. Entomol. 46: 591-605.

Asplen, M.K., G. Anfora, A. Biondi, D.S. Choi, D. Chu, K.M. Daane... and N.

Desneux. 2015. Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. J. Pest Sci. 88: 469-494.

Beckage, N.E. 1993. Games parasites play: The dynamic roles of proteins and

peptides in the relationship between parasite and host. pp 25–57. In NE Beckage, SN Thompson, BA Federici (eds), Parasites and pathogens of insects. Academic Press, NY.

Beers, E.H., R.A. Van Steenwyk, P.W. Shearer, W.W. Coates, and J.A. Grant.

2011. Developing *Drosophila suzukii* management programs for sweet cherry in the western United States. Pest Manag. Sci. 67: 1386-1395.

Bernardi D., F. Andreazza, M. Botton, C.A. Baronio, and D.E. Nava. 2017.

Susceptibility and interactions of *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in damaging strawberry. Neotrop. Entomol. 46: 1-7.

Bezerra Da Silva, C.S., B.E. Price, A. Soohoo-Hui, and V.M. Walton. 2019.

Factors affecting the biology of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasitoid of spotted-wing drosophila (*Drosophila suzukii*). PloS One. 14: e0218301.

- Bonneau, P., J. Renkema, V. Fournier, and A. Firlej. 2019.** Ability of *Muscidifurax raptorellus* and other parasitoids and predators to control *Drosophila suzukii* populations in raspberries in the laboratory. *Insects*. 10: 68.
- Botton, M., C.J. Arioli, R. Machota Júnior, M.Z. Nunes, and J.M. Rosa. 2016.** Moscas-das-frutas na fruticultura de clima temperado: situação atual e perspectivas de controle através do emprego de novas formulações de iscas tóxicas e da captura massal. *Agropecuária Catarinense*. 29: 103-108.
- Boughdad, A., Haddi, K., El Bouazzati, A., Nassiri, A., Tahiri, A., El Anbri, C., ... and Biondi, A. 2021.** First record of the invasive spotted wing *Drosophila* infesting berry crops in Africa. *J. Pest Sci.* 94: 261-271.
- Boycheva Woltering, S., J. Romeis, and J. Collatz. 2019.** Influence of the rearing host on biological parameters of *Trichopria drosophilae*, a potential biological control agent of *Drosophila suzukii*. *Insects*. 10: 183.
- Cancino, J., S. De La Torre, and P. Liedo. 2004.** Análisis demográfico de *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) empleando como hospedadoras pupas de *Anastrepha ludens* (Loew, 1873) (Diptera: Tephritidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 43: 67-78.
- Cini, A., C. Ioriatti, and G. Anfora. 2012.** A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. *Bull. Insectology*, 65: 149-160.
- Deprá, M., J.L. Poppe, H.J. Schmitz, D.C. De Toni, and V.L.S. Valente. 2014.** The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. *J. Pest. Sci.* 87: 379–383.

- Dias, N.D.S., J.R.P. Parra, and C.T.D.S. Dias. 2010.** Tabela de vida de fertilidade de três espécies neotropicais de Trichogrammatidae em ovos de hospedeiros alternativos como critério de seleção hospedeira. *Rev. Brasil. Entomol.* 54: 120-124.
- Dias, N.P., D.E. Nava, G. Smaniotto, M.S. Garcia, and R.A. Valgas. 2018.** Rearing two fruit flies pests on artificial diet with variable pH. *Braz. J. Biol.* 79: 104-110.
- Dion, E., F. Zélé, J.C. Simon, and Y. Outreman. 2011.** Rapid evolution of parasitoids when faced with the symbiont-mediated resistance of their hosts. *J. Evol. Biol.* 24: 741–750.
- Dos Santos, L.A., M.F. Mendes, A.P. Krüger, M.L. Blauth, M.S. Gottschalk, and F.R. Garcia. 2017.** Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae). *PloS one.* 12: e0174318.
- Dudzic, J.P., S. Kondo, R. Ueda, C.M. Bergman, and B. Lemaitre. 2015.** *Drosophila* innate immunity: regional and functional specialization of prophenoloxidases. *BMC Biol.* 13: 81.
- Emiljanowicz, L.M., R. Ryan, A. Langille, and J. Newman. 2014.** Development, reproductive output and population growth of the fruit fly pest *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on artificial diet. *J. Econon. Entomol.* 107: 1392-1398.
- Forbes, A.A., T.H.Q. Powell, L.L. Stelinski, J.J. Smith, and J.L. Feder. 2009.** Sequential sympatric speciation across trophic levels. *Science* 323: 776–778.
- Funes, C.F., F.E. Gallardo, V.A. Reche, M.J. Biancheri, L. Suárez, S.M. Ovruski, and D.S. Kirschbaum. 2019.** Parasitoides de Sudamérica asociados a las plagas invasoras *Drosophila suzukii* y *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) y su potencial como agentes de control biológico. *Semiárida.* 29: 25-27.

- Gomes, E.S., V. Santos, and C.J. Ávila. 2017.** Biology and fertility life table of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in different hosts. *Entomol. Sci.* 20: 419-426.
- Gonçalves, R.S., D.E. Nava, H.C. Pereira, H. Lisboa, A.D. Grützmacher, and R.A. Valgas. 2013.** Biology and fertility life table of *Aganaspis pelleranoi* (Hymenoptera: Figitidae) in larvae of *Anastrepha fraterculus* and *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 106: 791–798.
- Groth, M.Z., A.E. Loeck, S.D. Nornberg, D. Bernardi, and D.E. Nava. 2017.** Biology and thermal requirements of *Fopius arisanus* (Sonan, 1932) (Hymenoptera: Braconidae) reared on *Ceratitis capitata* eggs (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Neotrop. Entomol.* 46: 554-560.
- Hajek, A.E., B.P. Hurley, M. Kenis, J.R. Garnas, S.J. Bush, M.J. Wingfield, J.C. Van Lenteren, and M.J. Cock. 2016.** Exotic biological control agents: A solution or contribution to arthropod invasions? *Biol. Invasions.* 18: 953–969
- Heimpel, G.E., and M.J.W. Cock. 2018.** Shifting paradigms in the history of classical biological control. *Biocontrol.* 63: 27–37
- Henry, L.M., B.D. Roitbergand, and D.R. Gillespie. 2008.** Host-range evolution in *Aphidius* parasitoids: fidelity, virulence and fitness trade-offs on an ancestral host. *Evol. Int. J. Org. Evol.* 62: 689–699.
- Hernández-Ortiz, V., N. Barradas-Juanz, and C. Díaz-Castelazo. 2019.** A review of the natural host plants of the *Anastrepha fraterculus* complex in the Americas. pp. 89-122. In D. Perez-Staples, F. Diaz-Fleischer, P. Montoya, and M. Vera (eds.), *Area-wide management of fruit fly pests.* CRC Press, Boca Raton, FL.

- Hu, J.S., D.B. Gelman, and M.B. Blackburn. 2002.** Growth and development of *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) in the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera: Aleyrodidae): effect of host age. Arch. Insect Biochem. Physiol. 49: 125-136.
- Ioriatt, C., M. Boselli, S. Caruso, T. Galass, A. Gottardello, A. Grassi, L. Tonina, G. Vaccari, and N. Mori. 2015.** Approccio integrato per la difesa dalla *Drosophila suzukii* Frutticoltura.4:32-36.
- Jaworski, C.C., A. Bompard, L. Genies, E. Amiens-Desneux, and N. Desneux. 2013.** Preference and prey switching in a generalist predator attacking local and invasive alien pests. PLoS One. 8: e82231.
- Jervis, M.A. 2005.** Insects as natural enemies: A practical perspective. 755p. Springer Science & Business Media, Dordrecht.
- Jones, T.S., A.R. Bilton, L. Mak, and SM Sait. 2015.** Host switching in a generalist parasitoid: contrasting transient and transgenerational costs associated with novel and original host species. Ecology and Evol. 5: 459-465.
- Kadono-Okuda, K., H. Sakurai, S. Takeda, and T. Okuda. 1995.** Synchronous growth of a parasitoid, *Perilitus coccinellae*, and teratocytes with the development of the host, *Coccinella septempunctata*. Entomol. Exp. Appl. 75: 145-149.
- Kenis, M., L. Tonina, R. Eschen, B. van der Sluis, M. Sancassani, N. Mori, ... and H. Helsen. 2016.** Non-crop plants used as hosts by *Drosophila suzukii* in Europe. J. Pest Sci., 89: 735-748.
- Kingsolver, J.G. and, L.B. Buckley. 2018.** How do phenology, plasticity, and evolution determine the fitness consequences of climate change for montane butterflies? Evol. Appl. 11: 1231-1244.

- Klick, J., W.Q. Yang, V.M. Walton, D.T. Dalton, J.R. Hagler, A.J. Dreves, J.C. Lee, and D.J. Bruck. 2016.** Distribution and activity of *Drosophila suzukii* in cultivated raspberry and surrounding vegetation. *J. Appl. Entomol.* 140: 37-46.
- Lampson, L.J., J.G. Morse, R.F. Luck. 1996.** Host selection, sex allocation, and host feeding by *Metaphycus helvolus* (Hymenoptera: Encyrtidae) on *Saissetia oleae* (Homoptera: Coccidae) and its effect on parasitoid size, sex, and quality. *Environ. Entomol.* 25: 283–294.
- Lanzavecchia, S.B., M. Juri, A. Bonomi, L. Gomulski, AC Scannapieco, DF Segura..., and G. Gasperi. 2014.** Microsatellite markers from the 'South American fruit fly' *Anastrepha fraterculus*: a valuable tool for population genetic analysis and SIT applications. *BMC genetics.*15: 1-8.
- Lavine, M.D., and M.R. Strand. 2002.** Insect hemocytes and their role in immunity. *Insect Biochem. Mol. Biol.* 32: 1295–1309.
- Lee, J. C., A. J. Dreves, A. M. Cave, S. Kawai, R. Isaacs, J. C. Miller, ... and D. J. Bruck. 2015.** Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 108: 117-129.
- Lee, J.C., D.J. Bruck, H. Curry, D. Edwards, D.R. Haviland, R.A. Van Steenwik, and B.M. Yorgey. 2011.** The susceptibility of small fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila suzukii*. *Pest Manag. Sci.* 67: 1358-1367.
- Marchiori, C.H., and L.M.F. Borges. 2017.** First report of the parasitoid *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitizing *Synthesiomyia nudiseta* (Van der Wulp, 1883) (Diptera: Muscidae). *Braz. J. Biol.* 77: 657-658.

- Mariano-Macedo, A., Y.M. Vázquez-González, A.M. Martínez, A. Rebollar-Alviter, J.I. Figueroa, S.I. Morales..., and S. Pineda. 2020.** Biological traits of a *Pachycrepoideus vindemiae* Mexican population on the host *Drosophila suzukii*. Bull. Insect. 73: 241-248.
- Nava, D.E., and M. Botton. 2010.** Bioecología e Controle de *Anastrepha fraterculus* e *Ceratitis capitata* em Pessegueiro. Documento Embrapa Clima Temperado. 315: 29.
- Nestel, D., and E. Nemny-Lavy. 2008.** Nutrient balance in medfly, *Ceratitis capitata*, larval diets affect the ability of the developing insect to incorporate lipid and protein reserves. Entomol. Exp. Appl. 126: 53-60
- Nunes, A.M., K.Z. Costa, K.M. Faggioni, M.L.Z. Costa, R.S. Gonçalves, J.M.M. Walder, M.S. Garcia, and D.E. Nava. 2013.** Dietas artificiais para a criação de larvas e adultos da mosca-das-frutas sul-americana. Pesq. Agropec. Brasileira. 48: 1309-1314.
- Ovruski, S.M., J.L. Cancino, P. Fidalgo, and P. Liedo. 1999.** Nuevas perspectivas para la aplicación del control biológico contra moscas de la fruta (Diptera: Tephritidae) en Argentina. Rev. Manejo Int. Plagas. 54: 1–12.
- Pennacchio, F. S.B. Vinson, and E. Tremblay. 1993.** Growth and development of *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) larvae and their synchronization with some changes of the hemolymph composition of their host, *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae). Arch. Insect Biochem. Physiol. 24: 65–77.
- Poyet, M., V. Le Roux, P. Gibert, A. Meirland, G. Prevost, P. Eslin and O. Chabrierie. 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: e0142785.

R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rasool, B., M. Rafique, M. Asrar, R. Rasool, M. Adeel, A. Rasul, and F. Jabeen. 2017. Host preference of *Bactrocera* flies species (Diptera: Tephritidae) and parasitism potential of *Dirhinus giffardii* and *Pachycroipoideus vindemmiae* under laboratory conditions. Pak Entomol. 39: 17-21.

Ricalde, M.P., D.E. Nava, A.E. Loeck, and M.G. Donatti. 2012. Temperature-dependent development and survival of Brazilian populations of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, from tropical, subtropical and temperate regions. J. Insect Sci. 12: 33.

Rossi Stacconi, M.V., A. Grassi, D.T. Dalton, B. Miller, M. Ouantar, A. Loni... , and G. Anfora. 2013. First field records of *Pachycrepoideus vindemmiae* as a parasitoid of *Drosophila suzukii* in European and Oregon small fruit production areas. Entomologica.1: 11–16.

Ruiz, M.J., M.L. Juarez, R.A. Alzogaray, F. Arrighi, L. Arroyo, G. Gastaminza..., and T. Vera. 2014. Toxic effect of citrus peel constituents on *Anastrepha fraterculus* Wiedemann and *Ceratitis capitata* Wiedemann immature stages. J. Agric. Food Chem. 62: 10084-10091.

SAS Institute. 2011. Statistical Analysis System: Getting Started with the SAS Learning. SAS Institute, Cary, NC, USA.

Schlesener, D.C.H., J. Wollmann, A.M. Nunes, J. Cordeiro, M.S. Gottschalk, and F.R.M. Garcia. 2015. *Drosophila suzukii*: nova praga para a fruticultura brasileira.

Biológico. 77:45-51.

- Schlesener, D.C.H., J. Wollmann, A.P. Krüger, L.N. Martins, F.C.S. Geisler, and F.R.M. Garcia. 2017.** Rearing method for *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) on artificial culture media. *Drosoph. Inf. Serv.* 100:185-189.
- Schlesener, D.C.H., J. Wollmann, J.B. Pazini, A.C. Padilha, A.D. Grützmacher, and F.R.M. Garcia. 2019.** Insecticide toxicity to *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) parasitoids: *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) and *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Econ. Entomol.* 112: 1-10.
- Southwood, T.R.E. 1995.** *Ecological methods*, 2nd ed., Chapman & Hall, London, United Kingdom.
- Stireman, J.O., J.D. Nason, S.B. Heard, and J.M. Seehawer. 2006.** Cascading host-associated genetic differentiation in parasitoids of phytophagous insects. *Proc. Royal Soc. B.* 273: 523–530.
- Sun, F., Z.Z. Chen, B.S. Duan, Z. He, L. Xie, H.Y. Hu. 2013.** Mating behavior of *Pachycrepoideus vindemmiae* and the effects of male mating times on the production of females. *Acta Ecologica Sinica*, 33: 4354-4360.
- Szyniszewska, A.M., and A.J. Tatem. 2014.** Global assessment of seasonal potential distribution of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *PLoS One.* 9: 1-13.
- Tang, H. 2009.** Regulation and function of the melanization reaction in *Drosophila*. *Fly.* 3: 105-111.
- Thibert-Plante, X., and AP Hendry. 2011.** The consequences of phenotypic plasticity for ecological speciation. *J. Evol. Biol.* 24: 326-342.

- Tscharntke, T., R. Bommarco, Y. Clough, T.O. Crist, D. Kleijn, T.A. Rand ..., and S. Vidal. 2008.** Reprint of “Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale”. *Biol. Control* 45: 238-253.
- Uchôa, MA. 2012.** Fruit flies (Diptera: Tephritoidea): biology, host plants, natural enemies, and the implications to their natural control. pp. 271-300. In S. Soloneski and M. Larramendy (eds.), *Integrated Pest Management and Pest Control: Current and Future Tactics*. InTech, Rijeka, Croatia.
- Walsh, D.B., M.P. Bolda, R.E. Goodhue, A.J. Dreves, J. Lee, D.J. Bruck..., and F.G. Zalom. 2011.** *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. *J. Integr. Pest Manag.* 2: G1-G7.
- Wang, X., B.N. Hogg, A. Biondi, and K.M. Daane. 2021.** Plasticity of body growth and development in two cosmopolitan pupal parasitoids. *Biol. Control*, 104738.
- Wang, X.G., and R.H. Messing. 2004.** The ectoparasitic pupal parasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), attacks other primary tephritid fruit fly parasitoids: host expansion and potential non-target impact. *Biol. Control.* 31: 227-236.
- Williams, M.J. 2007.** *Drosophila* hemopoiesis and cellular immunity. *J. Immunol.* 178: 4711–4716.
- Yang, L., Y. Yang, M.M. Liu, Z.C. Yan, L.M. Qiu, Q. Fang..., and G.Y. Ye. 2020.** Identification and comparative analysis of venom proteins in a pupal ectoparasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae*. *Front. Physiol.* 11: 9.
- Zepeda-Paulo, F.A., S.A. Ortiz-Martínez, C.C. Figueroa, and B. Lavandero. 2013.** Adaptive evolution of a generalist parasitoid: implications for the effectiveness of biological control agents. *Evol. Appl.* 6: 983-999.

- Zhang, S., Y. Tao, Y. Chen, P. Liu, J. Liu, and H. Hu. 2021.** Niche differentiation of two pupal parasitoid wasps of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae): *Pachycrepoideus vindemmiae* and *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Can. Entomol.* 1-13.
- Zhao, H.Y., L. Zeng, Y.J. Xu, Y.Y. Lu, G.W. Liang. 2013.** Effects of host age on the parasitism of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), an ectoparasitic pupal parasitoid of *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). *Fla. Entomol.* 96: 451-457
- Zhou, H.F., J.T. Zheng, T.X. Zhang, Y.Z. Xu, Z.M. Chen, B.S. Duan, H.Y. Hu. 2014.** Comparative studies on parasitism of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) reared on housefly and fruit fly pupae. *Chin. J. Appl. Entomol.* 1:194–199.

Tabela 1 - Porcentagem de parasitismo, número de pupários parasitados por dia, porcentagem de emergência, comprimento da tibia (machos e fêmeas) e razão sexual (média \pm erro padrão) de *P. vindemmiae* oriundos de diferentes espécies de hospedeiros. Temperatura de $25\pm 2^\circ\text{C}$, umidade relativa do ar de $60\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas.

Hospedeiro	Parasitismo (%) ^a	Pupários parasitados ^a	Emergência (%) ^a	Comprimento da Tibia (μm)		Razão sexual ^{ns}
				Macho ^a	Fêmea ^a	
<i>A. fraterculus</i>	24,78 \pm 3,86 b	1,24 \pm 0,19 b	81,22 \pm 6,99 ab	416,25 \pm 2,51 a	428,39 \pm 1,33 a	0,78 \pm 0,08
<i>C. capitata</i>	11,76 \pm 2,65 c	0,59 \pm 0,13 c	62,82 \pm 11,93 b	397,94 \pm 4,23 b	421,86 \pm 1,56 b	0,98 \pm 0,01
<i>D. sukuzii</i>	47,91 \pm 7,09 a	2,39 \pm 0,35 a	96,43 \pm 3,45 a	386,40 \pm 1,64 c	385,55 \pm 1,33 c	0,94 \pm 0,04

^aMédias seguidas pela mesma letra na coluna não diferem pelo teste Dunn ($p \leq 0,05$).

^{ns}Não significativo

Tabela 2 - Parâmetros da tabela de vida de fertilidade de *P. vindemmiae* criado sobre pupários de *A. fraterculus*, *C. capitata* e *D. sukuzii*. Temperatura de $25\pm 2^\circ\text{C}$, umidade relativa do ar de $60\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas.

Hospedeiro	T (dias)	Ro (♀ / ♀)	r_m (♀ / ♀*day)	λ
<i>A. fraterculus</i>	35,03 \pm 0,46b	13,90 \pm 0,68b	0,07 \pm 0,001b	1,08 \pm 0,002b
<i>C. capitata</i>	36,16 \pm 0,35b	9,53 \pm 1,28b	0,06 \pm 0,004c	1,06 \pm 0,004c
<i>D. sukuzii</i>	29,65 \pm 0,45a	31,85 \pm 3,99a	0,12 \pm 0,003a	1,12 \pm 0,004a

T = Intervalo entre gerações; Ro = taxa líquida de reprodução, r_m = taxa intrínseca de crescimento e λ = taxa finita de aumento. Valores representam a média \pm EP obtidos pelo método Jackknife no programa SAS. Para cada parâmetro avaliado, os valores seguidos da mesma letra não diferem estatisticamente ($p > 0,05$).

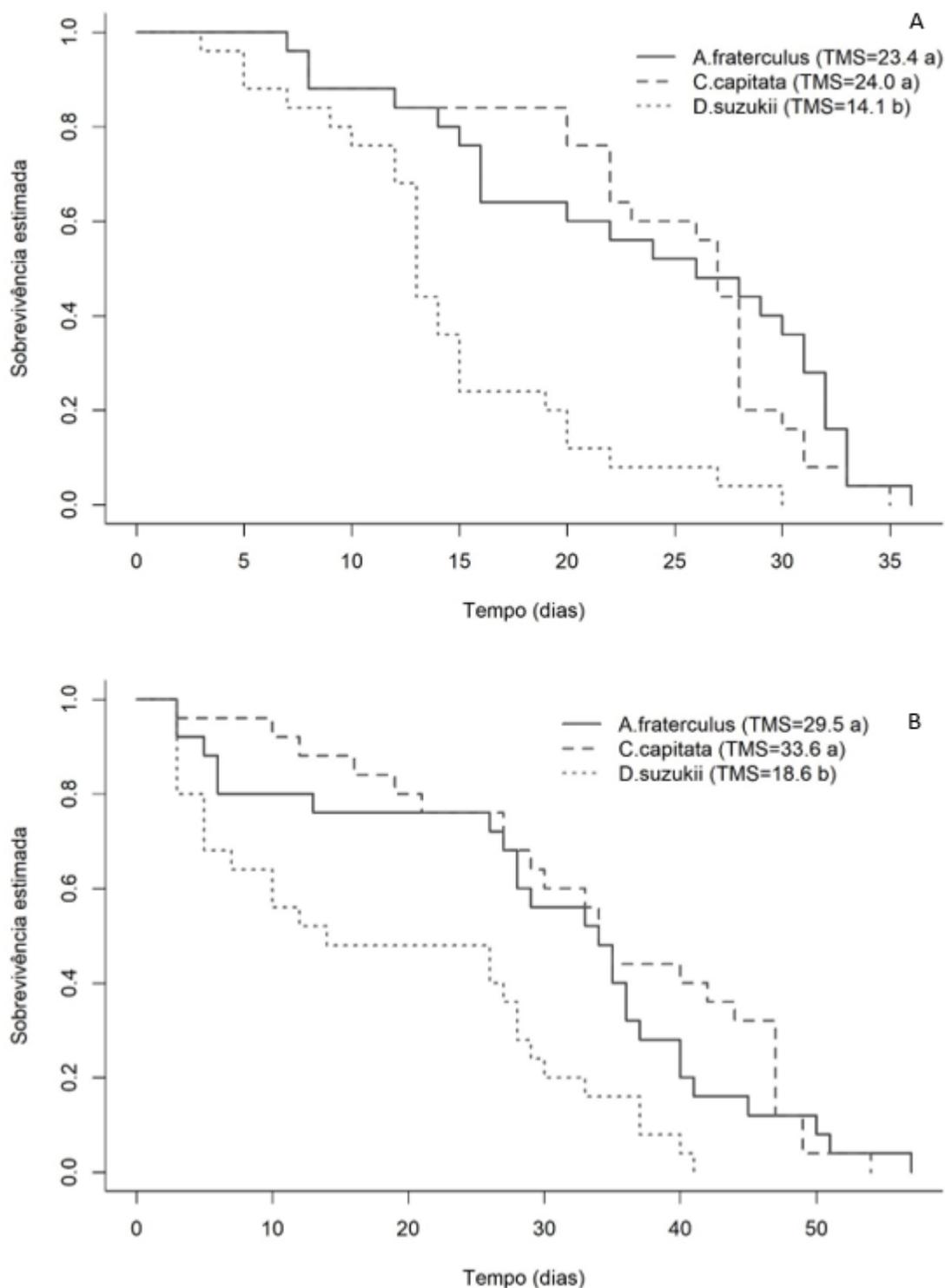


Figura 1 - Longevidade (dias) dos parentais fêmeas (A) e machos (B) de *P. vindemmiae* criados em diferentes hospedeiros. TMS representa o tempo médio de sobrevivência. Letras minúsculas distintas representam diferença significativa de acordo com o teste de log-rank ($p \leq 0,05$).

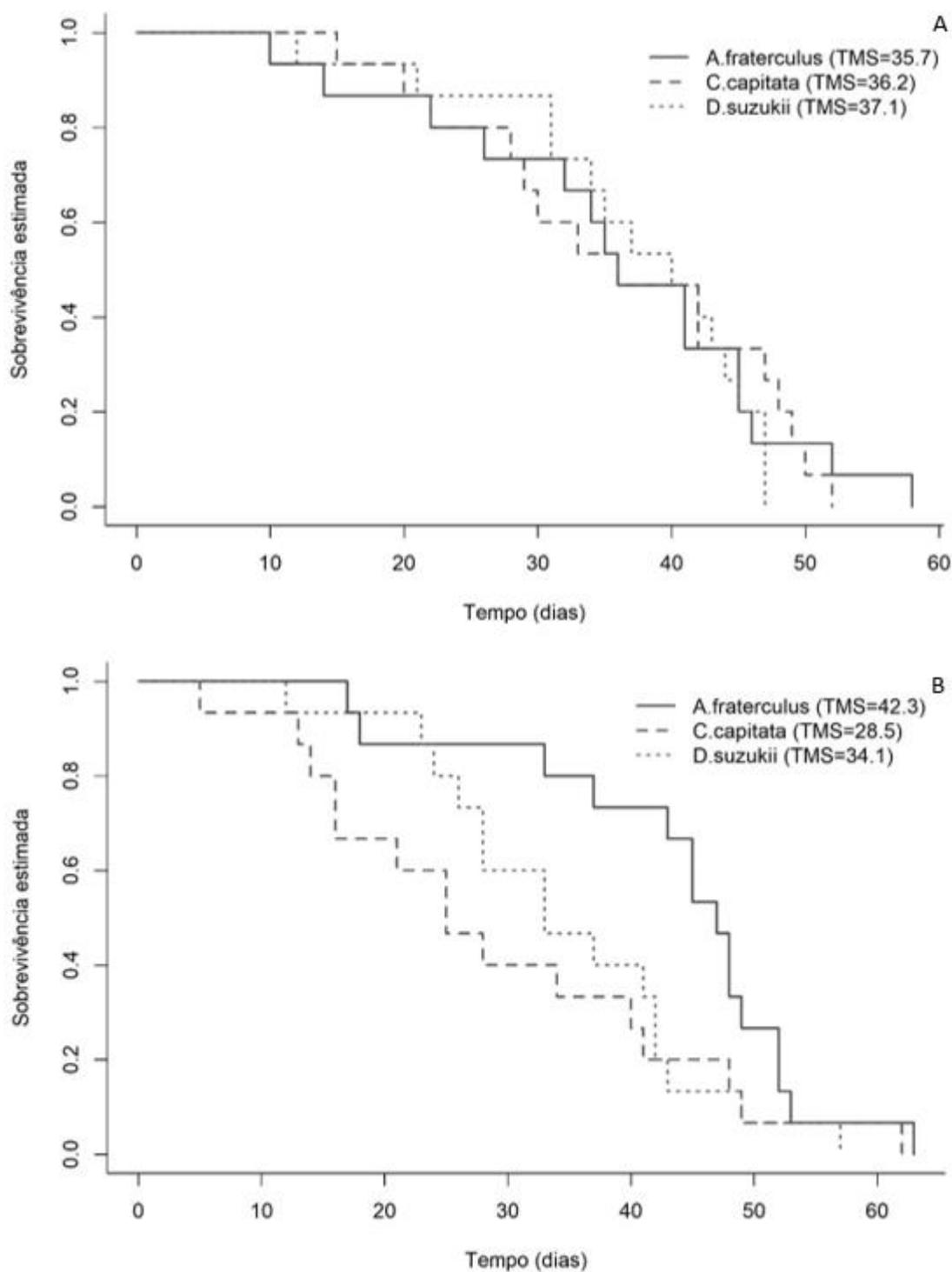


Figura 2 - Longevidade (dias) dos descendentes fêmeas (A) e machos (B) de *P. vindemmiae* criados em diferentes hospedeiros. TMS representa o tempo médio de sobrevivência.

3 Artigo 2 – BioControl

Competição intrínseca entre dois parasitoides pupais de *Drosophila suzukii*

Amanda Montandon Garcez^{1*}, Alexandra Peter Krüger¹, Dori Edson Nava²

¹Programa de Pós-Graduação em Fitossanidade, Universidade Federal de Pelotas (UFPel),
Capão do Leão, Rio Grande do Sul, Brasil.

²Embrapa Clima Temperado, Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil

*Corresponding author; E-mail: amanda_garcez25@hotmail.com

Abstract – Os parasitoides *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) e *Trichopria anastrephae* Costa Lima (Hymenoptera: Diapriidae) possuem grande potencial no controle de *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), no entanto ambos competem pelos mesmos recursos. Em nosso estudo avaliamos se os diferentes estágios de desenvolvimento do parasitoide primário diminui o efeito negativo da competição intrínseca. Para isso, primeiramente definimos o tempo de duração de cada estágio imaturo dos parasitoides, e após, ofertamos pupários de *D. suzukii* contendo diferentes estágios de desenvolvimento do primeiro parasitoide a parasitar (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) para o segundo parasitoide (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*). Também verificamos a preferência do segundo parasitoide (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) quando ofertados diferentes estágios de desenvolvimento do parasitoide primário (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) e pupários de *D. suzukii* não parasitados. Nossas avaliações demonstram que *T. anastrephae* prefere parasitar pupários que não foram previamente parasitados e que não parasita pupários de *D. suzukii* estando *P. vindemmiae* em estágio superior ao 1º instar. No entanto, *P. vindemmiae* preferiu parasitar pupários previamente parasitados por *T. anastrephae*. Em ambiente de competição intrínseca, o primeiro parasitoide a parasitar obteve vantagem, exceto quando *T. anastrephae* em fase de pupa é parasitada por *P. vindemmiae*. A variação no tempo de oviposição dos parasitoides mitiga o efeito de competição, no entanto, para a utilização em programas de controle biológico, mais estudos devem ser realizados para estimar as taxas de eficiência e as estratégias de liberação.

Keywords: Hiperparasitismo, competição, controle biológico, drosófila-da-asa-manchada.

Introdução

As interações entre indivíduos estão presentes em todo o ecossistema (Seibold et al. 2018). A competição, uma dessas interações, ocorre entre organismos que exploram os mesmos recursos, afetando a sobrevivência, o crescimento e/ou reprodução de pelo menos alguns dos indivíduos competidores envolvidos (Godfray 1994).

Quando duas ou mais espécies de parasitoides possuem a mesma guilda de alimentação, ocorre a competição interespecífica (Cusumano et al. 2016; Harvey et al. 2013), podendo ser extrínseca, quando ocorre no estágio adulto durante a busca de hospedeiros, comportamento de forrageamento, e intrínseca, nos estágios imaturos, dentro do hospedeiro (Cusumano et al. 2013; De Moraes et al. 1999; Harvey et al. 2013).

Além de ter significado para a ciência básica, pois pode influenciar o entendimento da dinâmica de formação de comunidades ecológicas (Leibold and McPeck 2006; Morin 2011; Prins and Van Langevelde 2008), a compreensão das interações competitivas entre as espécies de parasitoides, é relevante também para otimizar o controle biológico, permitindo realizar escalonamento de liberações, suprindo populações de insetos-praga importantes para a agricultura (Reitz and Trumble 2002; Wang et al. 2008; Wang et al. 2016).

A variação no momento de oviposição de espécies de parasitoides competidores pode ser uma estratégia para facilitar a coexistência e permitir o compartilhamento dos mesmos recursos (Cusumano et al. 2012; Harvey et al. 2013). Especificamente esta estratégia permite que parasitoides competitivamente inferiores tenham vantagem que os permita superar espécies superiores (Hood et al. 2021).

Nas regiões das Américas e da Europa, os parasitoides *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) e *Trichopria drosophilae* (Perkins) (Hymenoptera: Diapriidae) são as espécies consideradas mais eficientes no controle de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) (Lee et al. 2019; Stacconi et al. 2017, 2019) uma

das principais pragas de pequenas frutas no mundo (Andreazza et al. 2017a; Calabria et al. 2012; Cini et al. 2012). No Brasil, *Trichopria anastrephae* Costa Lima (Hymenoptera: Diapriidae) é considerado o principal parasitoide associado a *D. suzukii* (Andreazza et al. 2017b; Gonzalez-Cabrera et al. 2019; Krüger et al. 2019; Vieira et al. 2020; Wollmann et al. 2016). A ocorrência natural do parasitoide foi recentemente registrada em pupários de *D. suzukii* em cultivos de *Rubus* spp. e *Fragaria x ananassa* (Wollmann et al. 2016), indicando que a espécie já está adaptada ao meio ambiente. Em análises realizadas por Vieira et al. (2020) o parasitoide *T. anastrephae* chegou a parasitar durante o seu ciclo 137,35 (\pm 31,90) pupários de *D. suzukii*, demonstrando sua grande capacidade de parasitismo.

O sucesso de controle associado aos parasitoides pupais *T. anastrephae* e *P. vindemmiae* está relacionado ao sistema de defesa presente em *D. suzukii*, o qual é bastante eficiente em sua fase larval, resultando em encapsulamento dos ovos de parasitoides larvais, tal mecanismo é observado com menor frequência em parasitoides pupais (Kacsoh and Schlenke 2012). Porém, a exploração da mesma guilda, gera competição por recursos. De acordo com Da Costa Oliveira et al. (2021), *T. anastrephae* apresenta maior eficiência de competição em *D. suzukii* quando comparada a *P. vindemmiae*. No entanto, a partição temporal dos recursos do hospedeiro por meio da variação no tempo de oviposição pode fornecer vantagem a *P. vindemmiae*, ajudando a mitigar os efeitos negativos da competição interespecífica (Hood et al. 2021).

O objetivo deste trabalho foi avaliar a relação entre o período de oviposição e a vantagem na competição interespecífica entre *T. anastrephae* e *P. vindemmiae* em pupários de *D. suzukii*, a fim de compreender os efeitos da competição intrínseca.

Meterial e métodos

Criação de insetos

Os insetos utilizados neste trabalho foram obtidos das criações de manutenção do laboratório de Entomologia da Embrapa Clima Temperado situada em Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. Todas as populações foram mantidas em sala climatizada a $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ UR e fotofase de 12 horas.

Colônia de D. suzukii – As populações foram mantidas em tubos de ensaio (2,5 cm × 8,5 cm), contendo dieta artificial a base de farinha de milho, servindo como substrato para oviposição, bem como alimento para larvas e adultos. A técnica de criação utilizada foi proposta por Schlesener et al. (2017).

Colônia dos parasitoides – A população de *P. vindemmiae* teve início com insetos coletados em pomares de pessegueiro, no município de Pelotas, RS, Brasil ($31^\circ38'20''\text{S}$ e $52^\circ30'43''\text{O}$), no ano de 2019. Os indivíduos de *T. anastrephae* foram obtidos de uma criação já estabelecida em laboratório. Os adultos de ambos parasitoides foram mantidos em gaiolas plásticas (26,2 cm × 17,7 cm × 14,7 cm), supridos com mel puro e água. Diariamente, pupários de *D. suzukii* com 24 h de idade foram colocados em placas de Petri (60 mm de diâmetro) forradas com uma camada de algodão umedecido e expostas ao parasitismo por 24 h (Bezerra Da Silva et al. 2019; Vieira et al. 2019). Antes de serem utilizados nos bioensaios, os parasitoides foram mantidos por aproximadamente 15 gerações em pupários de *D. suzukii*.

Desenvolvimento de T. anastrephae e P. vindemmiae em pupários de D. suzukii

Foram ofertados 2 pupários de *D. suzukii* com idade de 24h em placas de Petri (60 mm de diâmetro), para cada fêmea dos diferentes parasitoides separadamente, totalizando 64 observações (128 pupários), a fim de verificar o período de desenvolvimento dos estágios imaturos, nas condições de laboratório ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ UR e fotofase de 12 horas). Após 17h da exposição ao parasitismo e posteriormente em intervalos de 24h, alíquotas de 20

pupários foram dissecados com auxílio de pinças e um estereomicroscópio. Além das observações das características das fases imaturas (duração, mandíbula, tamanho, coloração), foram realizados registros fotográficos com o auxílio de câmera (Leica Biosystems).

Bioensaio de competição sem chance de escolha

Após estabelecer a duração de cada estágio imaturo de ambos parasitoides, em condições de laboratório ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ UR e fotofase de 12 horas), foi realizada a exposição para o parasitoide secundário (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) dos pupários de *D. sukii* (24h) previamente parasitados pelo parasitoide primário (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) quando esse se encontrava na fase correspondente ao tratamento (ovo, larva de 1º ínstar, larva de 2/3º ínstar, larva de 4º ínstar e pupa para *P. vindemmiae* e ovo, larva de 1º ínstar, larva de 2º ínstar, larva de 3º ínstar e pupa para *T. anastrephae*) correspondendo 120 pupários por tratamento.

Ao ser observado a oviposição dos parasitoides, uma alíquota de 20 pupários foi dissecada para confirmar o parasitismo e o restante foi armazenado em placas fechadas de acrílico (6,0 cm de diâmetro), para verificação da emergência dos parasitoides. Da mesma forma, foram ofertados pupários de *D. sukii* (24h) não parasitados previamente, afim de se obter o controle (30 pupários) e verificar o parasitismo do parasitoide em questão (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) em condição normal (não competição).

Bioensaio de competição com chance de escolha

O bioensaio com chance de escolha foi composto por três tratamentos para cada fêmea de ambos os parasitoides e 25 repetições. Os tratamentos foram: dez pupários de *D. sukii* não parasitados com idade de 24h; dez pupários de *D. sukii* parasitados pelo parasitoide primário em fase de vantagem para o parasitoide primário e dez pupários em fase de vantagem para o parasitoide secundário. Os pupários foram ofertados em tampas plásticas

(2,2 cm de diâmetro x 0,7 cm de altura), dispostas de forma equidistante dentro das gaiolas formadas por copos plásticos (200 mL), seguindo metodologia proposta por Vieira et al. (2019). Após 24h de exposição, uma alíquota de 3 pupários de cada tratamento foi dissecada a fim de verificar a presença de ovos, e o restante foi armazenado para avaliar a emergência do parasitoide ou mosca.

Análises estatísticas

Dados de emergência e provenientes da dissecação de pupários parasitados foram comparados através de modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição de erros binomial nos experimentos sem chance de escolha e quasibinomial nos experimentos com chance de escolha.

Para as análises do experimento sem chance de escolha, em relação aos dados de emergência, considerou-se como variáveis independentes: o estágio de desenvolvimento do parasitoide primário (*P. vindemmiae* ou *T. anastrephae*) e a espécie do parasitoide que emergiu com sucesso. E como variável dependente a emergência do parasitoide. Em relação aos dados provenientes dos pupários dissecados, a variável independente foi o estágio de desenvolvimento do parasitoide primário e para as variáveis dependentes: a presença de somente o parasitoide primário, somente o parasitoide secundário, ambos os parasitoides ou apenas *D. suzukii*.

Para as análises do experimento com chance de escolha, considerou-se os tratamentos como variáveis independentes e como variáveis dependentes, para pupários dissecados, a presença de ovos do parasitoide secundário, e para emergência, a emergência dos parasitoides primários e secundários, *D. suzukii* e porcentagem de pupas mortas. Nos casos de significância ($p \leq 0.05$), foi aplicado teste Tukey para comparação múltipla ($p \leq 0.05$). Todas análises estatísticas foram realizadas no software R versão 4.0.3 (R Core Team, 2020). Para o teste Tukey foi utilizado o pacote “multcomp” (Hothorn et al. 2017).

Resultados

Desenvolvimento do parasitoide P. vindemmiae em pupários de D. sukii

O tempo de desenvolvimento de *P. vindemmiae* desde ovo até adulto foi de aproximadamente 21 dias, e o período de incubação menor que 48h ($1,41 \pm 0,12$ dias). O ovo é himenopteriforme, de coloração transparente quando recém-posto, e ao decorrer do desenvolvimento torna-se esbranquiçado (Fig. 1a). A larva de 1º instar é vermiforme, translúcida, com o trato digestório visível de coloração esbranquiçado, a duração dessa fase é de $1,69 \pm 0,12$ dias (Fig. 1b). Quando passa para o 2º instar, a larva possui formato mais largo, e o aparelho digestório torna-se mais escuro (Fig. 1c). As larvas de 3º instar possuem corpo similar às de 2º instar, porém o aparelho digestório ocupa maior espaço no interior da larva (devido a semelhança, nos bioensaios os estádios de 2º e 3º instar foram avaliados juntos, e apresentaram duração de $3,95 \pm 0,28$ dias) (Fig. 1d). A larva de 4º instar ocupa a maior parte do pupário hospedeiro, e as mandíbulas se tornam mais visíveis, sendo que a larva se mantém nesse estágio por $6,05 \pm 0,26$ dias (Fig. 1e). O estágio pupal inicia-se com a larva coloração esbranquiçada, e durante o desenvolvimento a pigmentação começa a escurecer até se tornar totalmente escura na fase adulta; o parasitoide se mantém em fase de pupa por $9,17 \pm 0,22$ dias (Fig. 1f). Os adultos usam suas mandíbulas para abrir um pequeno orifício circular irregular para sua emergência.

Desenvolvimento do parasitoide T. anastrephae em pupários de D. sukii

O tempo de desenvolvimento de *T. anastrephae* desde ovo até adulto foi de aproximadamente 20 dias. Os ovos de *T. anastrephae* são tipicamente himenopteriformes, apresentando córion liso, transparente e fino, são de formato mais circular e menos resistentes que os de *P. vindemmiae* (Fig. 2a). O período de incubação é menor que 24h, havia presença de ovos em pupários dissecados após 17h da oviposição, após 24h não foi mais constatada a

presença de ovos. O primeiro ínstar é do tipo mandibulado, a cabeça é fortemente esclerotizada e carrega um par de grandes mandíbulas em forma de foice. O último segmento abdominal possui um par de tubérculos anais (Fig. 2b, 2c). A duração do 1º instar larval é de $3,44 \pm 0,11$ dias. No segundo ínstar a larva possui o corpo mais largo que as estruturas cefálicas. As mandíbulas esclerotizadas deixam de ser tão visíveis e os apêndices submandibulares tornam-se cônicos (Fig. 2d). A duração do 2º instar é de $3,73 \pm 0,15$ dias. As larvas de 3º instar voltam a apresentar mandíbulas visíveis que são como lâminas fortemente esclerotizadas. É possível visualizar o intestino com resíduos (Fig. 2e). Após $3,70 \pm 0,19$ dias inicia a pupação do parasitoide no interior do pupário hospedeiro. A pupa inicialmente é esbranquiçada e gradualmente torna-se preta (Fig. 2f). A pupa fica com a cabeça na extremidade anterior do pupário hospedeiro. Após $9,20 \pm 0,24$ dias de fase pupal, as vespas começam a emergir empurrando a tampa dorsocefálica do pupário.

Bioensaio sem chance de escolha

Em relação a emergência de ambas as espécies de parasitoide, pupários de *D. sukukii* primeiramente parasitados por *P. vindemmiae* e posteriormente por *T. anastrephae*, apresentaram efeito significativo e interativo de ambos fatores (estágio de desenvolvimento de *P. vindemmiae* e as espécies de parasitoide) ($\chi^2 = 697,28$, $p < 0,001$, Fig. 3a). Todos os cenários de competição (diferentes estágios de *P. vindemmiae* x *T. anastrephae*) resultaram em maior emergência de *P. vindemmiae* (enquanto parasitoide primário) quando comparada a emergência de *T. anastrephae* (enquanto parasitoide secundário). A emergência de *P. vindemmiae* foi superior quando este parasitoide se encontrava a partir do 2º instar no momento do parasitismo por *T. anastrephae*, sendo a maior emergência de $84,21 \pm 8,36\%$ na fase pupal, enquanto que a menor emergência ocorreu quando *P. vindemmiae* se encontrava como larvas de 1º instar ($20,00 \pm 8,94\%$) no momento do início da competição. A emergência de *T. anastrephae* ocorreu apenas em pupários de *D. sukukii* que continham ovos de *P.*

vindemmiae (18,84 ± 4,71%). Porém, a emergência ainda se demonstrou inferior do que a registrada para *P. vindemmiae* (39,13 ± 5,87%).

De forma similar, pupários de *D. suzukii* previamente parasitados por *T. anastrephae* e posteriormente por *P. vindemmiae*, tiveram interação significativa entre ambos os fatores para a emergência ($\chi^2 = 936,39$, $p < 0,001$; Fig. 3b). *Trichopria anastrephae* obteve maior vantagem competitiva quando os pupários apresentavam larvas de 1º instar (83,56 ± 4,34%) parasitados por *P. vindemmiae*, enquanto as maiores desvantagens ocorreram nos estágios de ovo (14,29 ± 3,82%) e pupa (3,12 ± 2,17%). A emergência de *P. vindemmiae* foi superior quando este parasitou pupários com *T. anastrephae* em fase de pupa (70,31 ± 5,71%), sendo superior até em relação às pupas não parasitadas (34,87 ± 3,93%). Nos demais estágios de desenvolvimento não houve diferença significativa, sendo que em pupários contendo larvas de 1º instar de *T. anastrephae* não houve emergência de nenhum *P. vindemmiae*. Comparando ambas as espécies de parasitoides, *T. anastrephae* foi superior nos estágios de 1º, 2º e 3º instares. No entanto, o parasitismo de *P. vindemmiae* quando *T. anastrephae* se encontrava na fase de pupa, favoreceu a emergência de *P. vindemmiae*. Não houve diferença significativa na emergência entre os parasitoides, quando *T. anastrephae* encontrava-se na fase de ovo, mas cabe salientar que a taxa de emergência de ambos parasitoides foi baixa.

Considerando os pupários dissecados, os diferentes estágios de desenvolvimento de *P. vindemmiae* tiveram efeito sobre a porcentagem dos pupários que apresentavam somente *P. vindemmiae* ($\chi^2 = 53.43$, $p = 0.0434$), *P. vindemmiae* e *T. anastrephae* ($\chi^2 = 29.27$, $p = 0.0040$) e *D. suzukii* ($\chi^2 = 31.27$, $p = 0.0436$), porém não apresentaram efeito sobre os pupários contendo apenas *T. anastrephae* ($\chi^2 = 29.22$, $p = 0.4473$). Dos pupários dissecados após o comportamento de oviposição de *T. anastrephae*, constatou-se a presença de ovos de *T. anastrephae* somente nos pupários que continham a fase de ovo e larva de 1º instar de *P. vindemmiae* (Fig. 4a).

No entanto, os pupários dissecados que apresentavam os diferentes estágios de desenvolvimento de *T. anastrephae* e foram posteriormente ofertadas para *P. vindemmiae* não apresentaram efeito sobre a presença de *T. anastrephae* ($\chi^2 = 85.66$, $p = 0.3531$, *P. vindemmiae* ($\chi^2 = 62.52$, $p = 0.0857$), ambos os parasitoides ($\chi^2 = 117.78$, $p = 0.8180$) e apenas *D. suzukii* ($\chi^2 = 24.16$, $p = 0.0729$) (Fig. 4b), e ovos de *P. vindemmiae* foram encontrados em pupários contendo todas as fases de *T. anastrephae*.

Bioensaio com chance de escolha

Em testes com oportunidade de escolha entre pupários de *D. suzukii*, contendo *P. vindemmiae* nas fases de ovo e pupa, e pupários não parasitados de *D. suzukii* (24h), a emergência de *T. anastrephae* foi superior em pupários não parasitados ($\chi^2 = 5,78$, $p < 0,0001$, Fig. 5a). Os diferentes tratamentos também tiveram efeito sobre a emergência de *P. vindemmiae* ($\chi^2 = 12,11$, $p < 0,0001$) e *D. suzukii* ($\chi^2 = 6,70$, $p < 0,0001$) e a porcentagem de pupas mortas ($\chi^2 = 10,78$, $p < 0,0001$, Fig. 5a). Nos pupários dissecados, a maior porcentagem de pupários contendo ovos de *T. anastrephae* também foi observada em pupários de *D. suzukii* não parasitados ($\chi^2 = 22,96$, $p < 0,0001$, Fig. 6a).

Por outro lado, quando *P. vindemmiae* teve a oportunidade de escolha entre pupários previamente parasitados contendo larvas de 1^o instar ou pupas de *T. anastrephae*, e pupários não parasitados de *D. suzukii* (24h), observou-se maior emergência de *P. vindemmiae* em pupários em que *T. anastrephae* se encontrava no estágio de pupa ($\chi^2 = 23,48$, $p = 0,0002$, Fig. 5b). Os diferentes tratamentos também afetaram a emergência de *T. anastrephae* ($\chi^2 = 19,49$, $p = 0,0005$) e *D. suzukii* ($\chi^2 = 9,88$, $p < 0,0001$) e a porcentagem de pupas mortas ($\chi^2 = 11,22$, $p < 0,0001$) (Fig. 5b). Nos pupários dissecados, foi verificada maior porcentagem de ovos de *P. vindemmiae* nos pupários previamente parasitados por *T. anastrephae*, independentemente desses ovos estarem presentes em larva de 1^o instar ou em estágio de pupa ($\chi^2 = 49,06$, $p = 0,0391$, Fig. 6b).

Discussão

As vespas parasitoides respondem a estímulos externos ou internos para evitar o parasitismo em hospedeiros já parasitados (Agboka et al. 2002; Jaloux et al. 2005; Stelinski et al. 2007). Tais estímulos podem ser detectados pelas antenas (Wu and Nordlund 2002) ou pelo ovipositor (Abram et al. 2019; Agboka et al. 2002), respectivamente. Além disso, o parasitoide realiza uma avaliação da composição da hemolinfa do hospedeiro antes de realizar a postura (Abram et al. 2019; Nufio and Papaj 2001). Pelas observações do comportamento de *T. anastrephae*, provavelmente o parasitoide utiliza pistas internas para evitar o parasitismo em pupários de *D. suzukii* já parasitados por *P. vindemmiae*, semelhante a *Dolichogenidea tasmanica* (Hymenoptera: Braconidae), que discriminou o hospedeiro por meio da introdução do ovipositor (Abram et al. 2019; Yazdani et al. 2015). O veneno injetado por *P. vindemmiae* no momento da oviposição (Yang et al. 2020) pode ter efeito negativo sobre *T. anastrephae*. No entanto, as alterações fisiológicas decorridas do parasitismo podem levar algum tempo para se espalhar no hospedeiro (Devescov et al. 2021), o que explicaria o parasitismo de *T. anastrephae* ocorrer apenas quando *P. vindemmiae* estava em estágios de ovo e larva de 1^o instar (Fig. 4a).

Os hiperparasitoides podem ocupar diferentes níveis tróficos, os considerados facultativos podem se desenvolver tanto em um hospedeiro herbívoro como em um parasitoide (Boivin and Brodeur 2006; Snyder and Ives 2008). Os parasitoides pupais podem usar o hiperparasitismo facultativo como uma estratégia decorrente dos parasitoides larvais [por exemplo, *Pachycrepoideus dubius* (Ashmead) em pupas de *Delila radicum* (L) previamente parasitadas pelo parasitoide larval *Trybliographa rape* (Westwood) (Hymenoptera: Figitidae)] (Grandgirard et al. 2002).

O hiperparasitismo por *P. vindemmiae* já foi constatado em diversas espécies de parasitoides Braconidae [*Diachasmimorpha tyroni* (Cameron), *D. longicaudata* (Ashmead),

D. Kaussii (Fullaway), *Fopius arisanus* (Sonan), *Psytalia concolor* (Szépligeti), *P. humilis* (Silvestri)] e Chalcididae [*Dirhinus giffardii* (Silvestri)] (Wang and Messing 2004). Em nossos estudos verificamos a preferência de *P. vindemmiae* em pupários previamente parasitados por *T. anastrephae* (Fig. 6b), tanto no estágio que não favorece o seu desenvolvimento (1º instar), como na fase favorável (pupa) (Fig. 3b, Fig. 5b).

Os parasitoides competidores em estágios imaturos, podem utilizar supressão fisiológica (secreção tóxica, indução de anoxia ou privação nutricional), ou mecanismos físicos para vencer a competição intrínseca (Cusumano et al. 2012; Harvey et al. 2013; Valente et al. 2019). Nossos resultados indicam que quando *P. vindemmiae* ataca pupários previamente parasitados por *T. anastrephae* em estágio de 1º instar, ocorre competição interespecífica intrínseca e, sob esta condição, *T. anastrephae* possui vantagem sobre os imaturos de *P. vindemmiae* que pode ter relação direta com a presença de sua mandíbula em forma de foice (Fig. 2c). Da mesma forma, Aluja et al. (2013) verificaram que *Utetes anastrephae* (Viereck) (Hymenoptera: Braconidae) teve vantagem competitiva sobre *Doryctobracon areolatus* (Szépligeti) (Hymenoptera: Braconidae) devido a presença de mandíbulas poderosas, similares as encontradas em larvas de 1º instar de *T. anastrephae*.

A variação no tempo de oviposição é uma estratégia de parasitoides que atacam estágios semelhantes, esta ação os beneficia em competições intrínsecas (Cusumano et al. 2012; Harvey et al. 2013; Hood et al. 2021). A divisão dos recursos limitantes facilita a coexistência de ambas as espécies (Hood et al. 2021). Em nosso estudo a vantagem temporal no desenvolvimento do parasitoide primário o favoreceu (Fig. 3), exceto quando *T. anastrephae* estava em estágio avançado (pupa), o que pode ser explicado pelo fato de *P. vindemmiae* ser um hiperparasitoide facultativo.

Analisando no contexto de programas de controle biológico, a utilização de hiperparasitoides, como *P. vindemmiae*, não se mostra vantajoso, visto que podem afetar o

estabelecimento dos parasitoides primários e podem atuar como competidores por recursos (Boivin and Brodeur 2006; Snyder and Ives, 2008; Wang and Messing 2004). No entanto, podem auxiliar na redução da densidade populacional de insetos praga (Tougeron and Tena; 2019) e em alguns casos foi verificado efeito sinérgico com parasitoides primários (Rosenheim 1998; Sullivan and Völkl 1999). Além disso, parasitoides/hiperparasitoides generalistas são mais propensos a encontrar um hospedeiro alternativo e se desenvolvem melhor em mudanças ambientais do que os parasitoides primários especializados (Rand et al. 2012; Tougeron and Tena 2019).

Assim, o debate sobre a viabilidade da utilização de *P. vindemmiae* em programas de controle biológico, sozinho ou em conjunto com *T. anastrephae* demanda mais estudos. A resposta de desenvolvimento de *P. vindemmiae* em ambientes adversos, pode proporcionar uma forma efetiva da sua utilização em conjunto com *T. anastrephae* no contexto das mudanças climáticas e a avaliação em liberações escalonadas forneceriam informações se a ação conjunta dos parasitoides favoreceria ou prejudicaria o controle de *D. sukii*.

Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Agradecimentos aos Drs. Edison Zefa e Cesar Bauer pelo empréstimo dos equipamentos fotográficos.

Referências

- Abram PK, Brodeur J, Urbaneja A, Tena A (2019) Non reproductive effects of insect parasitoids on their hosts. *Annu Rev Entomol* 64:259–276
- Agboka K, Schulthess F, Chabi-Olaye A, Labo I, Gounou S, Smith H (2002) Self-, intra-, and interspecific host discrimination in *Telenomus busseolae* Gahan and *T. isis* Polaszek (Hymenoptera: Scelionidae), sympatric egg parasitoids of the African cereal stem borer *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae). *J Insect Behav* 15: 1-12
- Aluja M, Ovruski SM., Sivinski J, Córdova-García G, Schliserman P, Nuñez-Campero SR, Ordano M (2013) Inter-specific competition and competition-free space in the tephritid parasitoids *Utetes anastrephae* and *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae). *Ecol Entomol* 38: 485-496
- Andreazza F, Bernardi D, Botton M, Nava DE (2017b). *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in peaches: Is it a problem? *Sci. Agric.* 74: 489-491
- Andreazza F, Bernardi D, Dos Santos RSS, Garcia FRM, Oliveira EE, Botton M, Nava DE (2017a) *Drosophila suzukii* in Southern Neotropical Region: Current status and future perspectives. *Neotrop. Entomol.* 46: 591-605
- Boivin G, Brodeur J (2006) Intra- and Interspecific Interactions among Parasitoids: Mechanisms, Outcomes and Biological Control. In: Brodeur, J., Boivin, G. (eds.), *Trophic and Guild in Biological Interactions Control*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 123–144
- Cusumano A, Peri E, Amodeo V, McNeil JN, Colazza S (2013) Intraguild interactions between egg parasitoids: window of opportunity and fitness costs for a facultative hyperparasitoid. *PloS one* 8: e64768
- Cusumano A, Peri E, Colazza S (2016) Interspecific competition/facilitation among insect parasitoids. *Curr Opin insect Sci* 14: 12-16

- Cusumano A, Peri E, Vinson SB, Colazza S (2012) Interspecific extrinsic and intrinsic competitive interactions in egg parasitoids. *BioControl* 57: 719-734
- da Costa Oliveira D, Stupp P, Martins LN, Wollmann J, Geisler FCS, Cardoso TDN ... and Garcia FRM (2021) Interspecific competition in *Trichopria anastrephae* parasitism (Hymenoptera: Diapriidae) and *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitism on pupae of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Phytoparasitica* 49: 207-215
- De Moraes CM, Cortesero AM, Stapel JO, Lewis WJ (1999) Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. *Ecol Entomol* 24: 402-410
- Devescovi F, Bachmann GE, Nussenbaum AL, Viscarret MM, Cladera JL, Segura DF (2021). Host discrimination in the fruit fly parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata*: evidence from virgin female behaviour and egg distribution patterns. *Bull Entomol Res* 111: 229-237
- Godfray CHJ (1994) Parasitoids, behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton
- Gonzalez-Cabrera J, Contreras-Bermudez Y, Sanchez-Gonzalez JA, Mendoza-Ceballos MY, Arredondo-Bernal HC (2019) Optimization of a wheat germ diet for mass rearing *Drosophila suzukii*. *Entomol Exp Appl*. 166: 925-931
- Grandgirard J, Poinot D, Krespi L, Nénon L, Cortesero A (2002) Costs of secondary parasitism in the facultative hyperparasitoid *Pachycrepoideus dubius*: does host size matter? *Entomol Exp Appl* 103: 239–248
- Harvey JA, Poelman EH, Tanaka T (2013) Intrinsic inter-and intraspecific competition in parasitoid wasps. *Annu Rev Entomol* 58: 333-351

- Hood GR, Blankinship D, Doellman MM, Feder JL (2021). Temporal resource partitioning mitigates interspecific competition and promotes coexistence among insect parasites. *Biol Rev.* <https://doi.org/10.1111/brv.12735>
- Jaloux B, Errard C, Mondy N, Vannier F, Monge JP (2005) Sources of chemical signals which enhance multiparasitism preference by a cleptoparasitoid. *J Chem Ecol* 31: 1325–1337
- Kacsoh BZ, Schlenke TA (2012) High hemocyte load is associated with increased resistance against parasitoids in *Drosophila suzukii*, a relative of *D. melanogaster* *PloS one* 7: e34721
- Krüger AP, Scheunemann T, Vieira JGA, Morais MC, Bernardi D, Nava DE, Garcia FRM (2019) Effects of extrinsic, intraspecific competition and host deprivation on the biology of *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae) reared on *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Neotrop Entomol*, 48: 957-965
- Lee JC, Wang X, Daane KM, Hoelmer KA, Isaacs R, Sial AA, Walton VM (2019) Biological control of spotted-wing *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) current and pending tactics. *J Integ Pest Manag* 10: 13
- Leibold MA, Mcpeek MA (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87: 1399-1410
- Morin PJ (2011) *Community Ecology*. Wiley-blackwell, New Brunswick
- Nufio CR, Papaj DR (2001) Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomol Exp Appl* 99: 273–293
- Prins HHT, Van Langevelde F (2008) *Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging*. Springer Science, Wageningen

- Rand TA, Veen FJF, Tschamntke T (2012) Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography* 35:97-104
- Reitz SR, Trumble JT (2002) Competitive displacement among insects and arachnids *Annu Rev Entomol* 47: 435-465
- Rosenheim JA (1998). Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annu Rev Entomol* 43: 421-447
- Seibold S, Cadotte MW, MacIvor JS, Thorn S, Müller J (2018) The necessity of multitrophic approaches in community ecology. *Trends Ecol Evol* 33: 754-764
- Schlesener DCH, Wollmann J, Krüger AP, Martins LN, Geisler FCS and Garcia FRM (2017) Rearing method for *Drosophila suzukii* and *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) on artificial culture media. *Drosoph Inf Serv* 100:185-189
- Snyder WE, Ives AR (2008). Behavior influences whether intra-guild predation disrupts herbivore suppression by parasitoids. In: Wajnberg E, Bernstein C, van Alphen J (ed.) *Behavioral ecology of insect parasitoids*. Blackwell Pub, Malden, pp 71–91
- Stacconi MVR, Grassi A, Ioriatti C, Anfora G (2019) Augmentative releases of *Trichopria drosophilae* for the suppression of early season *Drosophila suzukii* populations. *BioControl* 64: 9-19
- Stacconi MVR, Panel A, Baser N, Ioriatti C, Pantezzi T, Anfora G (2017) Comparative life history traits of indigenous Italian parasitoids of *Drosophila suzukii* and their effectiveness at different temperatures. *Biol Cont* 112: 20-27
- Stelinski LL, Oakleaf R, Rodriguez-Saona C (2007) Oviposition-detering pheromone deposited on blueberry fruit by the parasitic wasp, *Diachasma alloeum*. *Behaviour* 144: 429-446

- Sullivan DJ, Völkl W (1999) Hyperparasitism: multitrophic ecology and behavior. *Annu Rev Entomol* 44: 291-315
- Tougeron K, Tena A (2019) Hyperparasitoids as new targets in biological control in a global change context. *Biol Control*, 130: 164-171
- Valente C, Afonso C, Gonçalves CI, Branco M (2019) Assessing the competitive interactions between two egg parasitoids of the *Eucalyptus* snout beetle, *Gonipterus platensis*, and their implications for biological control. *Biol Control* 130: 80-87
- Vieira JGA, Krüger AP, Scheunemann T, Morais MC, Speriogin HJ, Garcia FRM, Nava DE, Bernardi D (2020) Some aspects of the biology of *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae), a resident parasitoid attacking *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Brazil. *J Econ Entomol* 113: 81-87
- Wang X, Wang X, Hogg BN, Hougardy E, Nance AH, Daane KM (2019) Potential competitive outcomes among three solitary larval endoparasitoids as candidate agents for classical biological control of *Drosophila suzukii*. *Biol Control* 130: 18–26
- Wang XG, Bokonon-Ganta AH, Messing RH (2008) Intrinsic interspecific competition in a guild of fruit fly parasitoids: effect of co-evolutionary history on the competitive superiority. *Biol Control* 44: 312-320
- Wang XG, Kaçar G, Biondi A, Daane KM (2016) Foraging efficiency and outcomes of interactions of two pupal parasitoids attacking the invasive spotted wing drosophila. *Biol Control* 96: 64-71
- Wang XG, Messing RH (2004) The ectoparasitic pupal parasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), attacks other primary tephritid fruit fly parasitoids: host expansion and potential non-target impact. *Biol Control* 31: 227-236

- Wollmann J, Schlesener DCH, Ferreira MS, Garcia MS, Costa VA, Garcia FRM (2016) Parasitoids of drosophilidae with potential for parasitism on *Drosophila suzukii* in Brazil. *Dros Inform Serv* 99: 38–42
- Wu ZX, Nordlund DA (2002) Superparasitism of *Lygus hesperus* knight eggs by *Anaphes iole* Girault in the laboratory. *Biol Control* 23: 121–126
- Yang L, Yang Y, Liu MM et al (2020) Identification and comparative analysis of venom proteins in a pupal ectoparasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae*. *Front. Physiol.* 11: 9
- Yazdani M, Glatz R, Keller M (2015) Host discrimination by the solitary endoparasitoid *Dolichogenidea tasmanica* (Hymenoptera: Braconidae). *Biocontrol Sci Technol* 25: 155-162

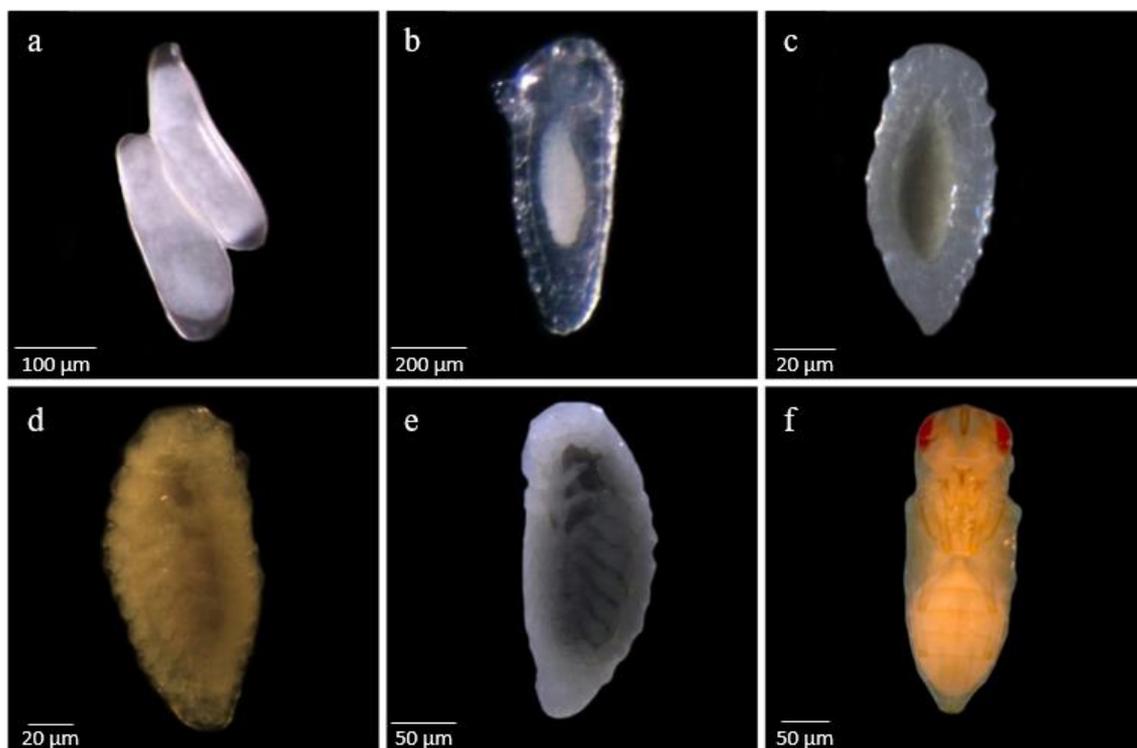


Fig. 1 – Estágios de desenvolvimento de *P. vindemmiae* a) ovos; b) larva de 1^o instar; c) larva de 2^o instar; d) larva de 3^o instar; e) larva de 4^o instar; e f) pupa.

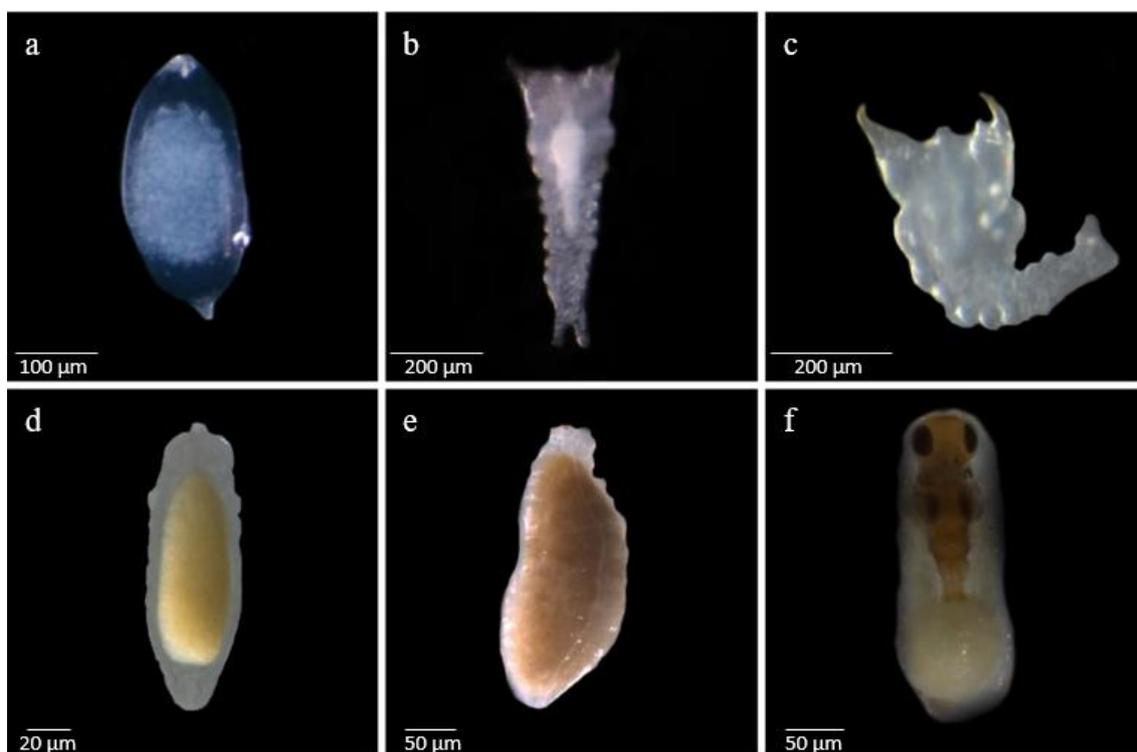


Fig. 2 – Estágios de desenvolvimento de *T. anastrepha* a) ovo; b) larva de 1^o instar; c) mandíbula da larva de 1^o instar; d) larva de 2^o instar; e) larva de 3^o instar e f) pupa.

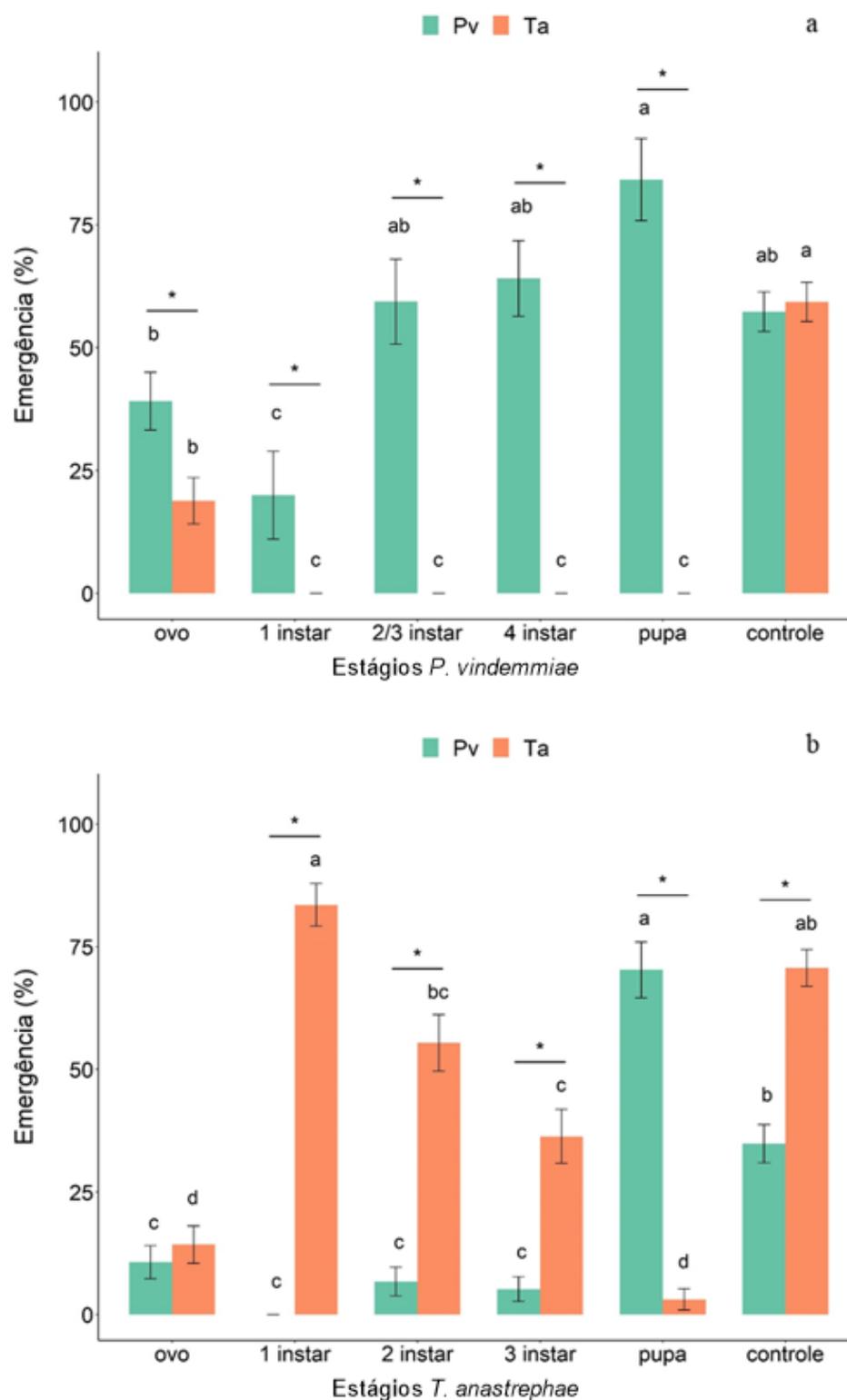


Fig. 3 - Porcentagem de emergência de *P. vindemmiae* (Pv) e *T. anastrephae* (Ta) quando ofertados pupários previamente parasitados e apresentando diferentes estágios de desenvolvimento de *P. vindemmiae* (A) ou *T. anastrephae* (B). Barras representam erro padrão. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre colunas da mesma cor, enquanto asteriscos indicam diferença entre a emergência de uma dada espécie dentro do mesmo estágio do parasitoide primário, de acordo com os modelos lineares generalizados seguidos pelo teste Tukey ($p \leq 0.05$).

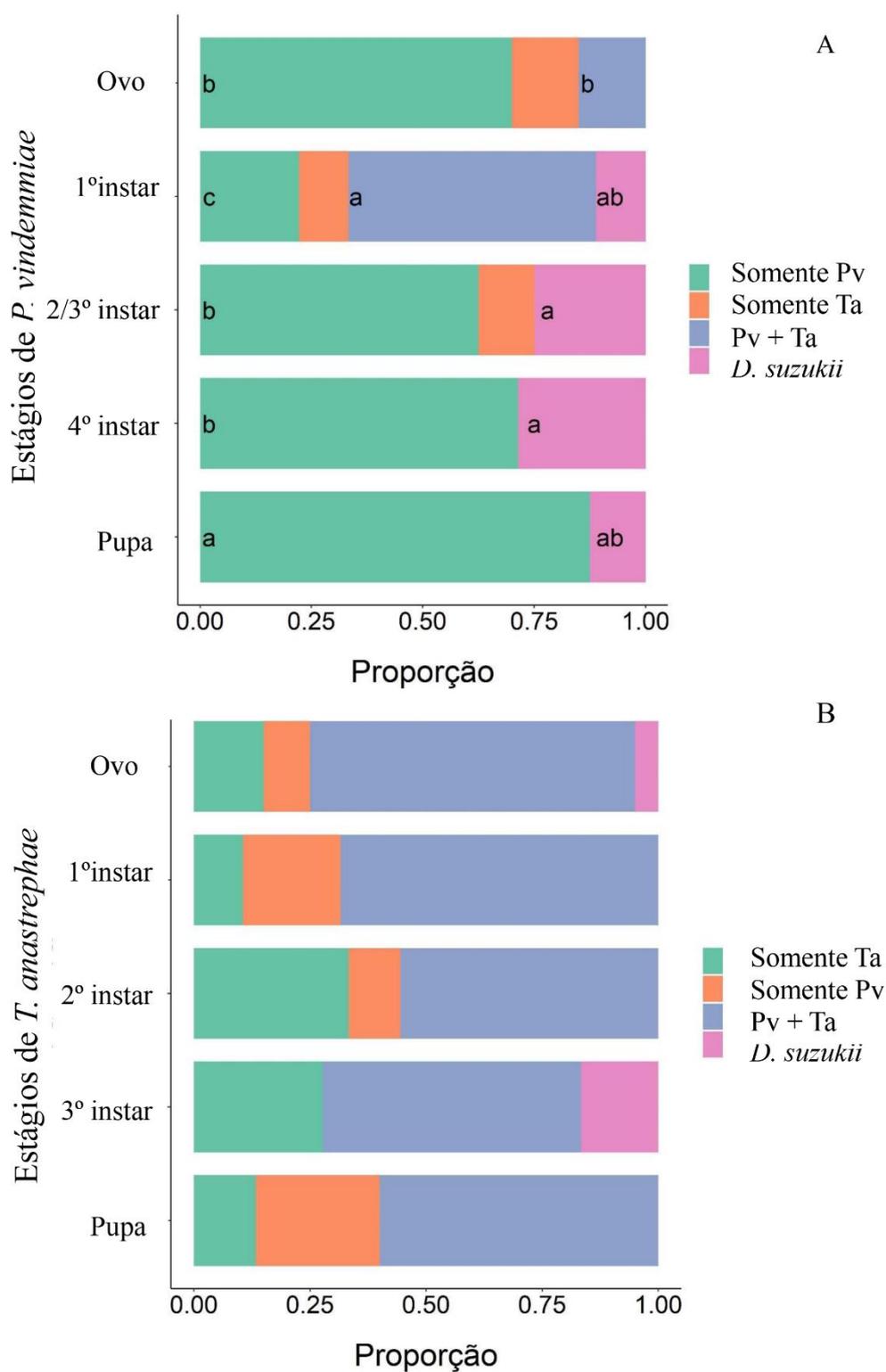


Fig. 4 - Proporção dos pupários previamente parasitados por *P. vindemmiae* (A) ou *T. anastrephae* (B) contendo somente imaturos de *T. anastrephae*, somente imaturos de *P. vindemmiae*, imaturos de ambos os parasitoides, ou apenas *D. suzukii*. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre barras da mesma cor, de acordo com os modelos lineares generalizados seguidos pelo teste Tukey ($p \leq 0.05$).

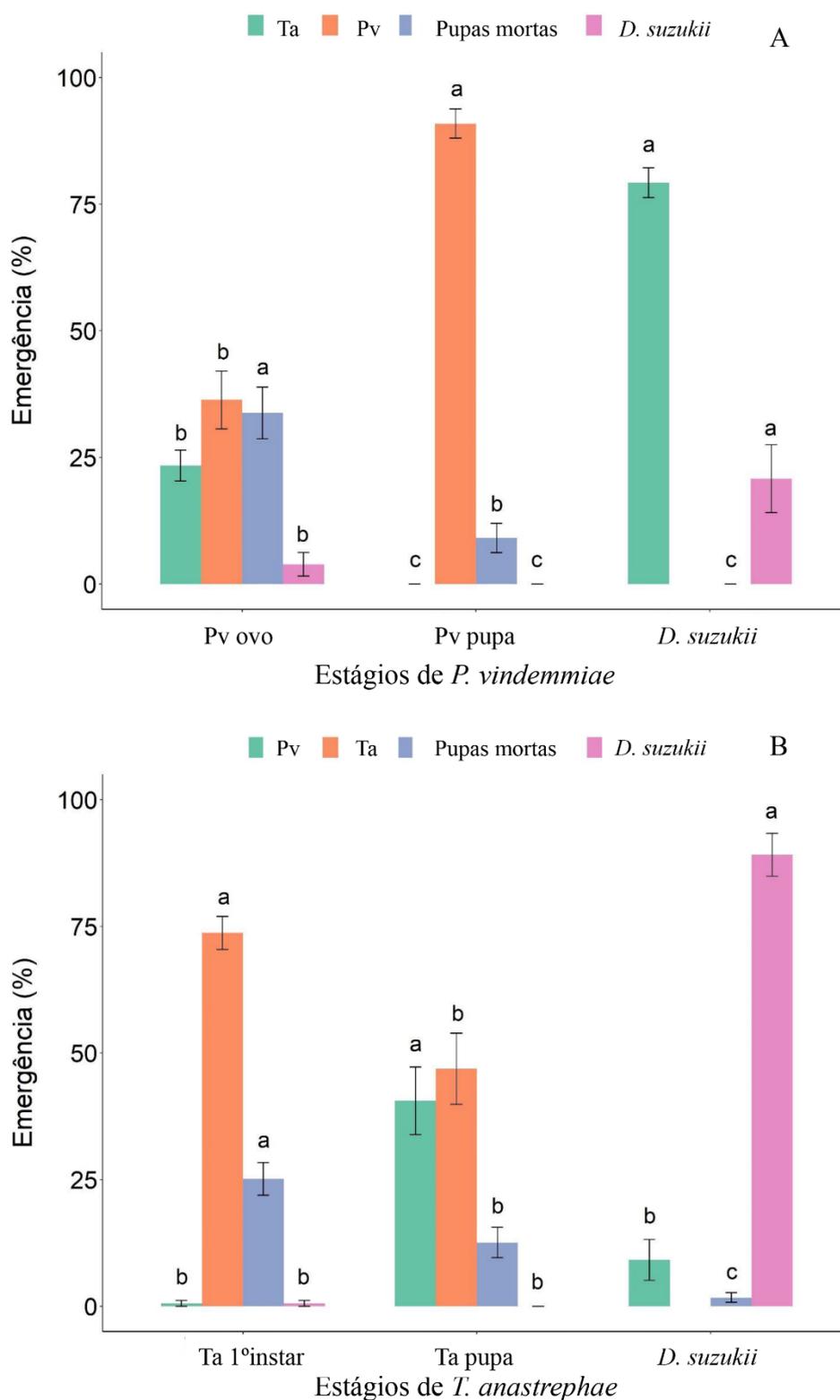


Fig. 4 - Porcentagem de emergência de *P. vindemmiae*, *T. anastrephae*, *D. suzukii* e porcentagem de pupas mortas quando dada a oportunidade a *T. anastrephae* (A) ou *P. vindemmiae* (B) escolherem entre pupários previamente parasitados ou não parasitados. Barras representam erro padrão. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre colunas da mesma cor, de acordo com os modelos lineares generalizados seguidos pelo teste Tukey ($p \leq 0.05$).

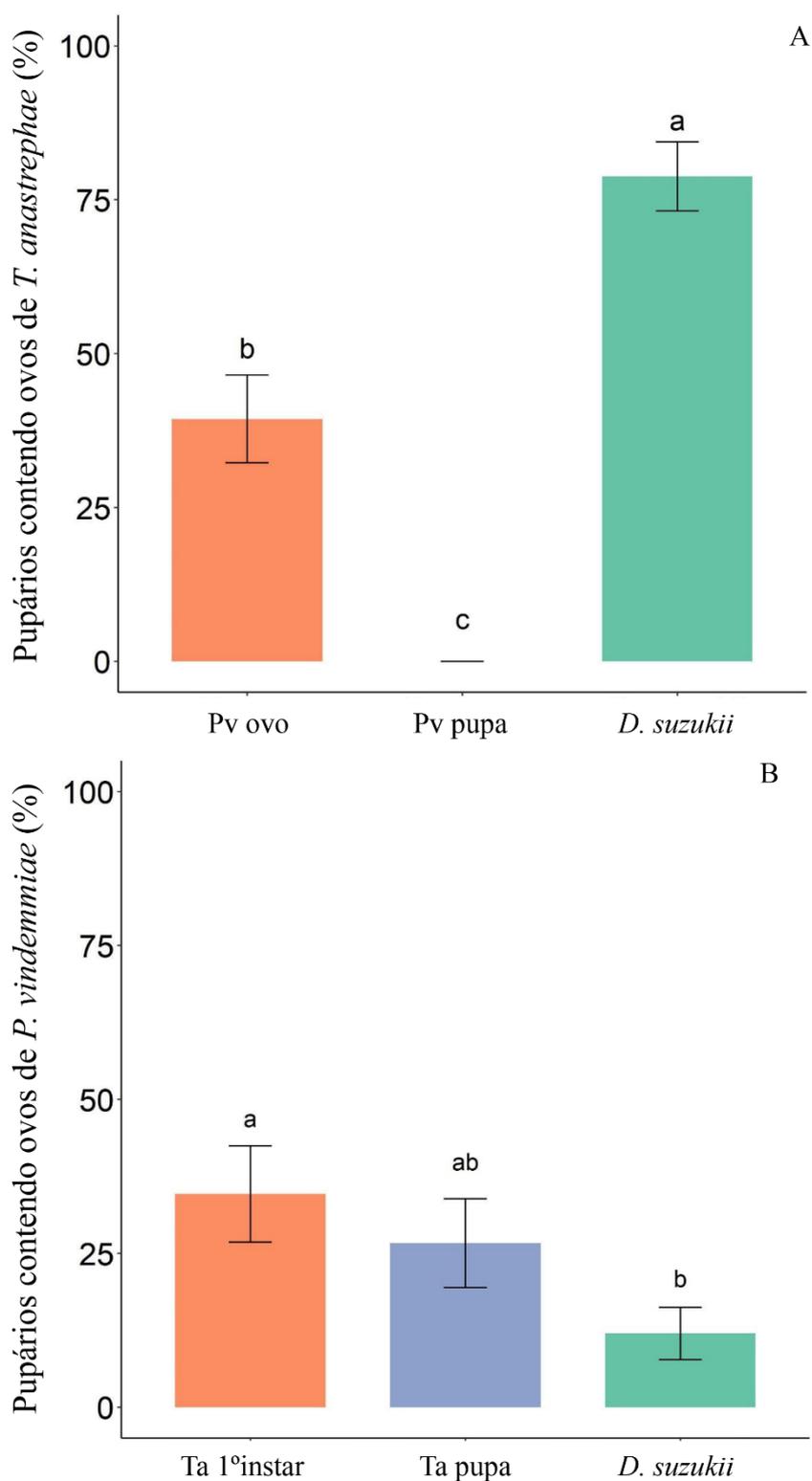


Fig. 5 - Porcentagem de pupários contendo ovos de *T. anastrephae* (A) ou *P. vindemmiae* (B), quando previamente parasitados ou não. Barras representam erro padrão. Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre colunas de acordo com os modelos lineares generalizados seguidos pelo teste Tukey ($p \leq 0.05$).

4 Conclusão

Embora o parasitoide *P. vindemmiae* tenha se desenvolvido nos três hospedeiros aqui avaliados, *D. suzukii* apresentou ser o hospedeiro que proporciona as melhores condições, resultando em um desempenho de *P. vindemmiae* superior aos oriundos de *A. fraterculus* e *C. capitata*. Sendo assim, *D. suzukii* é o hospedeiro, dentre os avaliados, mais indicado para sua criação em um futuro programa de controle biológico.

Os diferentes estágios de desenvolvimento do parasitoide primário influencia significativamente a vantagem na competição intrínseca entre *P. vindemmiae* e *T. anastrephae* em *D. suzukii*. O hiperparasitismo de *P. vindemmiae* e a presença de mandíbulas fortemente esclerotizada no estágio de 1º instar de *T. anastrephae*, representam ser as principais estratégias de competição. No entanto, a viabilidade de utilização de *P. vindemmiae* em programas de controle biológico de *D. suzukii*, sozinho ou em conjunto com *T. anastrephae* demanda mais estudos, como a eficiência de busca e competição extrínseca, a tolerância às condições ambientais e a avaliação em liberações escalonadas, o que fomentariam sobre a ação em conjunta dos parasitoides no controle de *D. suzukii*.

Referências

- ANDREAZZA, F.; BERNARDI, D.; DOS SANTOS, R.S.S.; GARCIA, F.R.M.; OLIVEIRA, E.E.; BOTTON, M.; NAVA, D.E. *Drosophila suzukii* in southern neotropical region: current status and future perspectives. **Neotropical Entomology**, v. 46, n. 6, p. 591-605, 2017.
- ASPLEN, M.K.; ANFORA, G.; BIONDI, A.; CHOI, D.S.; CHU, D.; DAANE, K.M.;... DESNEUX, N. Invasion biology of spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future priorities. **Journal of Pest Science**, v. 88, n. 3, p. 469-494, 2015.
- BELL, J.R.; TRAUOGOTT, M.; SUNDERLAND, K.D.; SKIRVIN D.J.; MEAD, A.; KRAVAR-GARDE, L.; REYNOLDS, K.; FENION, J.S.; SYMONDSON, W.O.C. Beneficial links for the control of Aphids: The effects of compost applications on predators and prey. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 4, p. 1266-1273, 2008.
- BEZERRA DA SILVA, C.S.; PRICE, B.E.; SOOHOO-HUI, A.; WALTON, V.M. Factors affecting the biology of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), a parasitoid of spotted-wing drosophila (*Drosophila suzukii*). **PloS one**, v. 14, n. 7, p. e0218301, 2019.
- BONNEAU, P.; RENKEMA, J.; FOURNIER, V.; FIRLEJ, A. Ability of *Muscidifurax raptorellus* and other parasitoids and predators to control *Drosophila suzukii* populations in raspberries in the laboratory. **Insects**, v. 10, n. 3, p. 68, 2019.
- BOTTON, M.; ARIOLI, C.J.; MACHOTA JÚNIOR, R.; NUNES, M.Z.; DA ROSA, J.M. Moscas-das-frutas na fruticultura de clima temperado: situação atual e perspectivas de controle através do emprego de novas formulações de iscas tóxicas e da captura massal. **Agropecuária Catarinense**, v. 29, n. 2, p. 103-108, 2016.
- CLOONAN, K.R.; ABRAHAM, J.; ANGELI, S.; SYED, Z.; RODRIGUEZ-SAONA, C. Advances in the chemical ecology of the spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) and its applications. **Journal of Chemical Ecology**, v. 44, n. 10, p. 922-939, 2018.
- COELHO, J.B.; DA SILVA ARAÚJO, E.; SILVA, L.B.; STRIKIS, P.C.; ZUCCHI, R.A.; LOPES, G.N. Frugivorous flies and their parasitoids associated with native fruits in an urban area. **Semina: Ciências Agrárias**, v. 41, n. 3, p. 1053-1060, 2020.
- DA COSTA OLIVEIRA, D.; STUPP, P.; MARTINS, L.N.; WOLLMANN, J.; GEISLER, F.C.S.; CARDOSO, T. D. N.;... GARCIA, F.R.M. Interspecific competition in *Trichopria anastrephae* parasitism (Hymenoptera: Diapriidae) and *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitism on pupae of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). **Phytoparasitica**, v. 49, n. 2, p. 207-215, 2021.
- DE ROS, G.; CONCI, S.; PANTEZZI, T.; SAVINI, G. The economic impact of invasive pest *Drosophila suzukii* on berry production in the Province of Trento, Italy. **Journal of Berry Research**, v. 5, n. 2, p. 89-96, 2015.

DIAS, N.P.; ZOTTI, M.J.; MONTOYA, P.; CARVALHO, I.R.; NAVA, D.E. Fruit fly management research: a systematic review of monitoring and control tactics in the world. **Crop Protection**, v. 112, p. 187-200, 2018.

FARNSWORTH, D.; HAMBY, K.A.; BOLDA, M.; GOODHUE, R.E.; WILLIAMS, J.C.; ZALOM, F.G. Economic analysis of revenue losses and control costs associated with the spotted wing drosophila, *Drosophila suzukii* (Matsumura), in the California raspberry industry. **Pest Management Science**, v. 73, n. 6, p. 1083-1090, 2017.

FERNÁNDEZ, F.; SHARKEY, M.J. **Introducción a los Hymenoptera de la Región Neotropical**. 1.ed. Bogotá: Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. 2006. 894 p

FORISTER, M.L.; PELTON, E.M.; BLACK, S.H. Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now. **Conservation Science and Practice**, v. 1, n. 8, p. e80, 2019.

GABARRA, R.; RIUDAVETS, J.; RODRÍGUEZ, G.A.; PUJADE-VILLAR, J.; ARNÓ, J. Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. **BioControl**, v. 60, n. 3, p. 331-339, 2015.

GASTON, K.J. The magnitude of global insect species richness. **Conservation Biology**, v. 5, n. 3, p. 283-296, 1991.

GODFRAY, C.H.J. **Parasitoids, Behavioral and Evolutionary Ecology**. 1.ed. Princeton: Princeton University Press, 1994. 473p.

GOECKS, J.; MORTIMER, N. T.; MOBLEY, J. A.; BOWERSOCK, G. J.; TAYLOR, J.; SCHLENKE, T. A. Integrative approach reveals composition of endoparasitoid wasp venoms. **PloS one**, v. 8, p. e64125, 2013.

GOULET, H.; HUBER, J.T. **Hymenoptera of the World: An identification guide to families**. 1.ed. Ottawa: Research Branch Agriculture Canada, 1993. 668p.

GRIMALDI, D. et al. **Evolution of the Insects**. 1.ed. New York: Cambridge University Press, 2005. 755p.

HAMILTON, A.J.; BASSET, Y.; BENKE, K.K.; GRIMBACHER, P.S.; MILLER, S.E.; NOVOTNÝ, V.; ... YEN, J.D. Quantifying uncertainty in estimation of tropical arthropod species richness. **The American Naturalist**, v. 176, n. 1, p. 90-95, 2010.

HAWKINS, B.A. Parasitoid species richness, host mortality, and biological control. **The American Naturalist**, v. 141, n. 4, p. 634-641, 1993.

HERNÁNDEZ-ORTIZ, V.; BARRADAS-JUANZ, N.; DÍAZ-CASTELAZO, C. A review of the natural host plants of the *Anastrepha fraterculus* complex in the Americas. In: **Area-wide Management of Fruit Fly Pests**. Boca Raton: CRC Press, 2019. p. 89-122.

HOELMER, K.A.; KIRK, A.A.; PICKETT, C.H.; DAANE, K.M.; JOHNSON, M.W. Prospects for improving biological control of olive fruit fly, *Bactrocera oleae* (Diptera: Tephritidae), with introduced parasitoids (Hymenoptera). **Biocontrol Science and Technology**, v. 21, n. 9, p. 1005-1025, 2011.

JANKIELSOHN, A. The importance of insects in agricultural ecosystems. **Advances in Entomology**, v. 6, n. 2, p. 62-73, 2018.

KACSOH, B.Z.; SCHLENKE, T.A. High hemocyte load is associated with increased resistance against parasitoids in *Drosophila suzukii*, a relative of *D. melanogaster*. **PloS one**, v. 7, n. 4, p. e34721, 2012.

LANZAVECCHIA, S.B.; JURI, M.; BONOMI, A.; GOMULSKI, L.; SCANNAPIECO, A. C.; SEGURA, D.F.; ...GASPERI, G. Microsatellite markers from the 'South American fruit fly' *Anastrepha fraterculus*: a valuable tool for population genetic analysis and SIT applications. **BMC Genetics**, v. 15, n. 2, p. 1-8, 2014.

LASALLE, J.; GAULD, I.D. Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. **Redia**, v. 74, n. 3, p. 315-334, 1991.

LEIBOLD, M.A.; MCPEEK, M.A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**, v. 87, n. 6, p. 1399-1410, 2006.

LONSDORF, E.; KREMEN, C.; RICKETTS, T.; WINFREE, R.; WILLIAMS, N.; GREENLEAF, S. Modelling pollination services across agricultural landscapes. **Annals of Botany**, v. 103, n. 9, p. 1589-1600, 2009.

MARCHIORI, C.H.; BARBARESCO, L.F. Occurrence of *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) as a parasitoid of *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) (Diptera: Phoridae) in Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 3, p. 577-578, 2007.

MARCHIORI, C.H.; BORGES, L.M.F. First report of the parasitoid *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani, 1875) (Hymenoptera: Pteromalidae) parasitizing *Synthesiomyia nudiseta* (Van der Wulp, 1883) (Diptera: Muscidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 77, p. 657-658, 2017.

MARCHIORI, C.H.; BORGES, L.M.F.; FERREIRA, L.L. Hosts of the parasitoid *Pachycrepoideus vindemmiae* (Rondani) (Hymenoptera: Pteromalidae) of medical-veterinary and economic importance collected in the state of Goiás, Brazil. **American Journal of Life Sciences**, v. 1, n. 5, p. 228-231, 2013.

MARTINSON, E.O.; KELKAR, Y.D.; CHANG, C.H.; WERREN, J.H. The evolution of venom by co-option of single-copy genes. **Current Biology**, v. 27, p. 2007-2013. e8, 2017.

MAZZI, D.; BRAVIN, E.; MERANER, M.; FINGER, R.; KUSKE, S. Economic impact of the introduction and establishment of *Drosophila suzukii* on sweet cherry production in Switzerland. **Insects**, v. 8, n. 1, p. 18, 2017.

MISOF, B.; LIU, S.; MEUSEMANN, K.; PETERS, R.S.; DONATH, A.; MAYER, C.; ... ZHOU, X. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, v. 346, n. 6210, p. 763-767, 2014.

MORIN, P.J. **Community Ecology**. 2.ed. New Brunswick: Wiley-blackwell, 2011. 424p.

NAVA, D.E.; BOTTON, M. **Bioecologia e Controle de *Anastrepha fraterculus* e *Ceratitis capitata* em Pessegueiro**. 1.ed. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2010. 29 p.

OLIVEIRA, M.; AMEIXA, O.M.C.C.; SOARES, A.M.V.M. Are ecosystem services provided by insects “bugged” by micro (nano) plastics? **TrAC Trends in Analytical Chemistry**, v. 113, p. 317-320, 2019.

OLIVEIRA, P.C.D.C.; FONSECA, E.D.; ALVARENGA, C.D.; GIUSTOLIN, T.A.; RABELO, M.M.; COUTINHO, C.R. Efeito da idade das larvas de *Ceratitis capitata* (Wied.) sobre a qualidade biológica do parasitoide *Diachasmimorpha longicaudata* (Ashmead). **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 81, p. 244-249, 2014.

OVRUSKI, S.; ALUJA, M.; SIVINSKI, J.; WHARTON, R. Hymenopteran parasitoids on fruit-infesting Tephritidae (Diptera) in Latin America and the southern United States: diversity, distribution, taxonomic status and their use in fruit fly biological control. **Integrated Pest Management Reviews**, v. 5, n. 2, p. 81-107, 2000.

PARRA, J.R.P. **Controle Biológico no Brasil: Parasitóides e Predadores**. São Paulo: Manole, 2002. 609p.

PRINS, H.T.; VAN LANGEVELDE, F. **Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging**. Wageningen: Springer Science, 2008. 306 p.

RUIZ, M.J.; JUAREZ, M.L.; ALZOGARAY, R.A.; ARRIGHI, F.; ARROYO, L.; GASTAMINZA, G.; ...VERA, T. Toxic effect of citrus peel constituents on *Anastrepha fraterculus* Wiedemann and *Ceratitis capitata* Wiedemann immature stages. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 62, n. 41, p. 10084-10091, 2014.

SCHOWALTER, T. **Insect Ecology: An Ecosystem Approach**. 4.ed. Baton Rouge: Academic Press, 2016. 774 p.

SLADE, E.M.; RIUTTA, T.; ROSLIN, T.; TUOMISTO, H.L. The role of dung beetles in reducing greenhouse gas emissions from cattle farming. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, p. 1-9, 2016.

SULLIVAN, D. J. **Hyperparasitism**. Encyclopedia of Insects, 2nd ed. Burlington: Academic Press, 2009. 1168p.

TAIT, G.; GRASSI, A.; PFAB, F.; CRAVA, C.M.; DALTON, D.T.; MAGAREY, R.;... ANFORA, G. Large-scale spatial dynamics of *Drosophila suzukii* in Trentino, Italy. **Journal of Pest Science**, v. 91, n. 4, p. 1213-1224, 2018.

UCHÔA, Manoel A. Fruit flies (Diptera: Tephritoidea): Biology, host plants, natural enemies, and the implications to their natural control. In: **Integrated Pest Management and Pest Control: Current and Future Tactics**. Rijeka: InTech, 2012. p. 271-300.

VAN LENTEREN, J.C. The state of commercial augmentative biological control: plenty of natural enemies, but a frustrating lack of uptake. **BioControl**, v. 57, n. 1, p. 1-20, 2012.

VIEIRA, J.G.A.; KRÜGER, A.P.; SCHEUNEMANN, T.; MORAIS, M.C.; SPERIOGIN, H.J.; GARCIA, F.R.M.; NAVA, D.E.; BERNARDI, D. Some aspects of the biology of *Trichopria anastrephae* (Hymenoptera: Diapriidae), a resident parasitoid attacking *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Brazil. **Journal Economic Entomology**, v.113, p.81-87, 2020.

WALSH, D.B.; BOLDA, M.P.; GOODHUE, R.E.; DREVES, A.J.; LEE, J.; BRUCK, D. J.;... ZALOM, F.G. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): invasive pest of ripening soft fruit expanding its geographic range and damage potential. **Journal of Integrated Pest Management**, v. 2, n. 1, p. G1-G7, 2011.

WANG, X.; MESSING, R.H. The ectoparasitic pupal parasitoid, *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae), attacks other primary tephritid fruit fly parasitoids: host expansion and potential non-target impact. **Biological Control**, v. 31, n. 2, p. 227-236, 2004.

WOLLMANN, J.; SCHLESENER, D.C.H.; FERREIRA, M.S.; GARCIA, M.S.; COSTA, V.A.; GARCIA, F.R.M. Parasitoids of drosophilidae with potential for parasitism on *Drosophila suzukii* in Brazil. **Drosophila Information Service**, v.99, p.38-42, 2016.