

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Entomologia



Dissertação

**Modelagem de distribuição potencial e de nicho ecológico da espécie
invasora *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae)**

Luana Amaral dos Santos

Pelotas, 2017

Luana Amaral dos Santos

**Modelagem de distribuição potencial e de nicho ecológico da espécie
invasora *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae)**

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

Orientador: Dr. Flávio Roberto Mello Garcia

Coorientador(es): Dr. Marco Silva Gottschalk

Dr^a. Monica Laner Blauth

Pelotas, 2017

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

S237m Santos, Luana Amaral dos

Modelagem de distribuição potencial e de nicho
ecológico da espécie invasora *Drosophila suzukii* (Diptera,
Drosophilidae) / Luana Amaral dos Santos ; Flávio Roberto
Mello Garcia, orientador ; Marco Silva Gottschalk, Monica
Laner Blauth, coorientadores. — Pelotas, 2017.

98 f. : il.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-
Graduação em Entomologia, Instituto de Biologia,
Universidade Federal de Pelotas, 2017.

1. Drosófila da asa manchada. 2. Fruticultura. 3.
Mudança de nicho. 4. Praga agrícola. I. Garcia, Flávio
Roberto Mello, orient. II. Gottschalk, Marco Silva, coorient.
III. Blauth, Monica Laner, coorient. IV. Título.

CDD : 595.771

Elaborada por Ubirajara Buddin Cruz CRB: 10/901

Banca Examinadora:

Dr. Flávio Roberto Mello Garcia (Orientador)

Dr. Dori Edson Nava

Dr^a. Lizandra Jaqueline Robe

Dr. Rafael Antunes Dias

Dedico este trabalho aos meus pais Carlos e Luciane que sempre me apoiaram e incentivaram em toda minha caminhada. E aos meus irmãos, Amanda e Emanuel.

Agradecimentos

À minha família, meus pais e meus irmãos, por todo o carinho, amor, compreensão, torcida, força em todos os momentos e jornada da minha vida.

Ao meu orientador Flávio Garcia por ter me recebido no Labei, pelos conselhos, pelo apoio, por sua disponibilidade em conversar, e confiar em meu trabalho.

Aos meus Co-orientadores Marco Gottschalk e Monica Blauth por terem me recebido no Legin, fornecido espaço e aberto as portas para o campo da modelagem, por me ajudarem a idealizar essa pesquisa por todo apoio e incentivo, pela paciência, pelos “*xiii*” e “*Fala sério!*”, pelas inúmeras horas extras dedicadas em meio à falta de tempo e a humildade de vocês em compartilhar seus conhecimentos que contribuíram para meu crescimento pessoal e profissional.

A Lizandra Robe, por toda a sua disponibilidade, dúvidas tiradas, auxílio fornecido e por dividir sua experiência.

A todos os colegas do Labei, à Alexandra por ter me ajudado na construção do banco de dados da pesquisa. E em especialmente a Mayara pela busca incansável do (OKADA,1953), pela nossa amizade, por toda essa parceria de sempre tem muito de ti nesse trabalho, gratidão minha sister!

Aos, meus amigos Sandra, Andressa, Camila, Rejane, Marcos, Julieser, Victor, por todos os momentos de companheirismo, distrações, conselhos, incentivos e paciência nos períodos tensos no final de semestres.

As, minhas Best friends presentes da Bio, Aline, Day, Betinha, Ticinha, Loulou, fofura e Brutus pela força, compreensão, por essa amizade que só se fortalece com o tempo e por continuarem sempre motivando e acreditando no potencial existente em cada uma de nós, vocês são essenciais em minha vida.

A coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

E a todos que de uma forma direta ou indiretamente contribuíram para a realização do meu trabalho, minha eterna gratidão!

Resumo

SANTOS, Luana Amaral dos. **Modelagem de distribuição potencial e de nicho ecológico da espécie invasora *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae).** 2017.98f. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-Graduação em Entomologia. Universidade Federal de Pelotas, RS. Brasil.

Drosophila suzukii (Matsumura, 1931) usa frutos intactos como local de oviposição e substrato para desenvolvimento larval. Originária no Sudoeste da Ásia, desde 2008 ela tem sido registrada em diferentes localidades da Europa e América do Norte e, a partir de 2013, na América do Sul. É uma espécie de expansão rápida e sua dispersão pode ser reflexo de alterações na sua capacidade de invasão e de adaptação, podendo envolver mudanças evolutivas do nicho ecológico. O objetivo deste estudo foi determinar a distribuição potencial mundial de *D. suzukii* e avaliar se sua expansão distribucional ocorreu por mudanças do nicho ecológico. Registros de ocorrência desta espécie foram obtidos através de levantamento bibliográfico, onde 407 localidades foram registradas em todo o mundo, as quais foram utilizadas para avaliar a distribuição potencial de *D. suzukii* através do uso dos algoritmos *Maximum Entropy Modeling* (MaxEnt) e *Genetic Algorithm for Ruleset Production* (GARP). Foram utilizadas variáveis bioclimáticas na modelagem, obtidas do banco de dados *WorldClim Global Climate Database*, sendo selecionadas dez delas. O desempenho preditivo dos modelos gerados foi avaliado por meio da reconstrução de 1000 réplicas com 50% dos pontos reservados para teste. A acurácia do modelo foi verificada com o cálculo da área sob a curvas ROC (*Receiver Operating Characteristic*). A distribuição geográfica potencial observada foi similar para ambos algoritmos e bons desempenhos foram obtidos. A projeção da distribuição potencial da espécie corrobora seus registros na Ásia, Europa, América do Norte e do Sul e mostram possibilidade de expansão para os continentes Africano e Oceania. As regiões temperadas e subtropicais mostram-se mais propícias ao estabelecimento da espécie. Quatro variáveis apresentaram maior importância para a geração do modelo MaxEnt: as temperaturas médias anual, da máxima do mês mais quente, do trimestre mais frio e a precipitação anual média, sendo esta última de grande relevância no modelo. Para testar a hipótese de conservadorismo do nicho ecológico durante o processo de invasão, utilizamos 184 ocorrência no sudeste asiático para realizar a modelagem do nicho com os algoritmos MaxEnt e GARP com 28 variáveis bioclimáticas do *WorldClim* e extrapolamos o resultado para o globo. A avaliação da extração foi realizada por um teste de sensibilidade com os registros de ocorrência mundial. Também compararmos os valores das variáveis bioclimáticas nos pontos de ocorrência da espécie através de uma análise de componentes principais. Ambos modelos apresentaram bons desempenhos, e indicam que *D. suzukii* expandiu sua distribuição em áreas similares à nativa, com clima temperado quente e frio, com verões e invernos bem definidos, sendo os verões úmidos. Ela expandiu sua distribuição também para áreas com clima Tropical com chuvas no verão ou fortes precipitações ao longo do ano e com clima Temperado com precipitação concentrada nos meses mais frios, ao invés de nos meses mais quentes ou ao longo de todo o ano. Observamos que os ambientes nas áreas nativas (Sudeste asiático) são diferentes das das áreas introduzidas, sugerindo mudança de nicho. A espécie, tem ampliado seu nicho abiótico mundialmente e está colonizando e sobrevivendo em áreas com diferentes regimes hídricos.

Palavras-chave: Drosófila da asa manchada, fruticultura, mudança de nicho, praga agrícola.

Abstract

SANTOS, Luana Amaral dos. **Potential distribution and ecological niche modeling of the invasive species *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae).** 2017.98f. Dissertation (Master Degree) - Programa de Pós - Graduação em Entomologia. Universidade Federal de Pelotas, RS.Brasil.

Drosophila suzukii (Matsumura, 1931) uses intact fruits as an oviposition site and substrate for larval development. Originating in Southwest Asia, since 2008 it has been registered in different locations in Europe and North America and, as of 2013, in South America. It is a kind of rapid expansion and its dispersion may be a reflection of changes in its capacity of invasion and adaptation, and may involve evolutionary changes in the ecological niche. The objective of this study was to determine the global potential distribution of *D. suzukii* and to evaluate if its distributional expansion occurred due to changes in the ecological niche. The occurrence records of this species were obtained through a bibliographical survey, where 407 localities were registered all over the world, which were used to evaluate the potential distribution of *D. suzukii* through the use of *Maximum Entropy Modeling* (MaxEnt) and *Genetic Algorithm for Ruleset Production* (GARP). Bioclimatic variables were used in the modeling, obtained from the WorldClim Global Climate Database, and ten of them were selected. The predictive performance of the generated models was evaluated through the reconstruction of 1000 replicates with 50% of the points reserved for testing. The accuracy of the model was verified with the calculation of the area under the ROC curves (*Receiver Operating Characteristic*). The potential geographical distribution observed was similar for both algorithms and good performances were obtained. The projection of the potential distribution of the species corroborates its records in Asia, Europe, North and South America and show possibility of expansion to the continents of Africa and Oceania. The temperate and subtropical regions are more propitious to establish the species. Four variables were more important for the generation of the MaxEnt model: mean annual temperatures, the maximum of the hottest month, the coldest quarter and the average annual rainfall, the latter being of great relevance in the model. In order to test the hypothesis of ecological niche conservatism during the invasion process, we used 184 occurrence in Southeast Asia to perform the niche modeling with the MaxEnt and GARP algorithms with 28 WorldClim bioclimatic variables and extrapolated the result to the globe. The extrapolation evaluation was performed by a sensitivity test with the records of worldwide occurrence. We also compared the values of the bioclimatic variables at the points of occurrence of the species through an analysis of main components. Both models showed good performances, and indicate that *D. suzukii* expanded its distribution in areas similar to native, with hot and cold temperate climates, with well defined summers and winters, with summers being wet. It expanded its distribution also to areas with a tropical climate with summer rains or heavy rainfall throughout the year and temperate climate with precipitation concentrated in the colder months, rather than in the warmer months or throughout the year. We observed that the environments in the native areas (Southeast Asia) are different from those of the introduced areas, suggesting a niche change. The species has expanded its abiotic niche worldwide and is colonizing and surviving in areas with different water regimes.

Key words: *Drosophila* of the spotted wing, fruticultura, change of niche, agricultural pest.

Lista de Figuras

Artigo 1- Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae).

Figura 1. Potential distribution of *Drosophila suzukii*. (A) Sites of occurrence of *D. suzukii* used for the generation of predictive models. (B) Predictive model of the geographic distribution generated by the GARP algorithm. (C) Predictive model of the geographic distribution generated by the MaxEnt algorithm. Legend indicates low (0) and high (1) environmental suitability for *D. suzukii*.....47

Figura 2. Average response curves of the main predictor variables of the distribution model of *Drosophila suzukii* generated by the MaxEnt algorithm. (A) Annual Precipitation (Bio-12), (B) Annual Mean Temperature (Bio-1), (C) Maximum Temperature of the Warmest Month (Bio-5) and (D) Mean Temperature of the Coldest Quarter (Bio-11) to estimate the probability of the occurrence of *D. suzukii*. The red lines show the average of probability values in the 1000 randomizations, and the blue lines show the standard deviations.....48

Artigo 2- Mudança de nicho ecológico de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) e associação com sua expansão mundial.

Figura 1. Projeção mundial do nicho ecológico estimado a partir dos registros de ocorrência de *Drosophila suzukii* na sua área nativa no leste asiático. (A) Modelo do nicho ecológico gerado pelo algoritmo GARP. (B) Modelo do nicho ecológico gerado pelo algoritmo MaxEnt.....79

Figura 2. Análise de componentes principais das variáveis ambientais abióticas obtidas nos pontos de ocorrência mundiais de *D. suzukii*. O primeiro eixo (PC1) explica 38,73% e o segundo (PC2) 19% da variação dos dados. As elipses englobam 95% dos pontos de ocorrência de cada região que a espécie invadiu.....80

Lista de Tabelas

Artigo 1- Global potential distribuition of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae)

Table S1. Results of the Principal Components Analysis conducted to variables selection to inserction in the modeling.....49

Table S2. Correlation between the Principal Components obtained and the environmental variables values used to select the layers to modeling.....50

Table S3. Moran's I value for the selected environmental variables and respective standard deviation and p-values of the Monte Carlo tests to check for spatial autocorrelation.....52

References used to compile the database.....53

Artigo 2- Mudança de nicho ecológico de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) e associação com sua expansão mundial.

Tabela 1. Número de ocorrências e taxas de acerto das projeções dos modelos de nicho de *D.suzukii* produzidos pelos algoritmos GARP e MaxEnt nos continentes colonizados.....81

Sumário

1. Introdução Geral	13
2. ARTIGO 1- Global potential distribution of <i>Drosophila suzukii</i> (Diptera, Drosophilidae)	20
Abstract	21
Introduction.....	22
Material and Methods	23
Results	26
Discussion	29
Conclusions.....	38
References	39
3. ARTIGO 2- Mudança de nicho ecológico de <i>Drosophila suzukii</i> (Diptera:Drosophilidae) e associação com sua expansão mundial.....	59
Resumo	61
Abstract	62
Introdução	63
Resultados.....	64
Discussão.....	65
Material e Métodos	70
Referências	73
4. Considerações Finais.....	82
5. Referências Gerais	83
6. Apêndice.....	91

1. Introdução Geral

Muitas definições do termo nicho ecológico foram propostas, sendo uma das primeiras a de Grinnel em 1917, o qual relaciona o nicho com o habitat e as condições ambientais necessárias para que os indivíduos ocorram em um determinado local. Posteriormente, Elton (1927) define nicho como sendo a função ou a posição ecológica de um organismo ou população na comunidade. O conceito moderno e mais conhecido de nicho foi elaborado por Hutchinson em 1957, onde é descrito como um hipervolume n-dimensional de condições ambientais necessárias para a sobrevivência, crescimento e reprodução das espécies.

O nicho ecológico das espécies não tem apenas importância nos processos ecológicos, mas também nos processos evolutivos (WIENS et al., 2010). As espécies originadas a partir de um ancestral comum tendem a ter informações genéticas compartilhadas. Portanto, é esperado que espécies filogeneticamente próximas sejam similares em termos de seus atributos, sejam eles morfológicos, fisiológicos ou comportamentais (HARVEY; PAGEL, 1991). Uma vez que as espécies em questão estão evoluindo a partir de uma mesma espécie ancestral, é esperado a tendência em manter as características do seu nicho ao longo do tempo evolutivo, ou seja, o conservadorismo filogenético do nicho (CFN) (WIENS; GRAHAM, 2005). Segundo Wiens e Graham (2005), isto pode ser causado pelos fatores de seleção estabilizadora, fluxo gênico, falta de variação genética e restrições genéticas que impedem as populações de se adaptarem a nichos diferentes. Esses fatores estão envolvidos no processo que leva ao padrão de CFN, onde espécies aparentadas tendem a ter nichos similares, porém, somente o sinal filogenético não é suficiente para testarmos a hipótese de conservadorismo de nicho (WIENS; GRAHAM, 2005; PYRON et al., 2015). Atualmente, existem diferentes formas de testar hipóteses sobre conservação filogenética de nicho. Mukenmuller et al. (2015) sugere que, para testar hipóteses acerca da existência de CFN, é

necessário usar uma abordagem baseada em modelos de macroevolução. Um dos modelos de evolução neutra mais simples é o movimento Browniano (Felsenstein, 1985), que tem sido utilizado para modelar a evolução por um processo aleatório de deriva genética. Nesse modelo a variância em uma dada característica se acumula a uma taxa constante ao longo do tempo e não é direcional. No modelo Ornstein-Uhlenbeck (Felsenstein, 1988), mudanças evolutivas produzidas pela deriva são contrabalanceadas por uma força de restrição da seleção estabilizadora, uma das propriedades importantes do processo) é que existe uma tendência a reduzir a importância dos eventos passados de variação do caráter, reduzindo assim o nível de “inércia filogenética” (FELSENSTEIN, 1988; DINIZ-FILHO; VIEIRA, 1998).

De modo geral, o conceito de nicho tem implicações práticas para o entendimento da distribuição geográfica das espécies, que é influenciada por diversos fatores, como a capacidade de dispersão, interações biológicas e condições ambientais (GRINNELL, 1917; HOLT, 1996; WIENS; DONOGHUE, 2004; FUTUYMA, 2009; GOUVEIA et al., 2014). Dentre os fatores, o clima é considerado determinante, sendo capaz de explicar grande parte dos padrões espaciais de distribuição das espécies (ELTON, 2007; DINIZ-FILHO et al., 2009).

Uma abordagem que pode ser aplicada ao estudo da evolução ou conservação do nicho em uma dada espécie é a utilização de modelos de estimativa do nicho ecológico e sua projeção no espaço, que vem sendo utilizada para obter mapas de adequabilidade ambiental a partir de um modelo que descreve o nicho das espécies. Essas técnicas e métodos estatísticos permitem, através de associações entre variáveis ambientais e distribuições conhecidas das espécies (como pontos de registro de ocorrência), definir as condições abióticas dentro das quais as populações teriam maior probabilidade de serem mantidas (MARTINEZ-MEYER, 2002; PEARSON, et al., 2006). Como resultado, esses modelos sugerem as probabilidades de ocorrência das espécies em localidades sem registros e estimam áreas favoráveis para a sobrevivência das mesmas (SEGURADO; ARAUJO, 2004). No entanto, é importante enfatizar que os mapas de distribuição geográfica obtidos pelos modelos não refletem os efeitos da dispersão e interações bióticas (SOBERÓN, 2010), ou seja, não lidam com a distribuição real da espécie e, sim, predizem sua distribuição potencial (LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2012).

Alguns estudos envolveram a aplicabilidade de modelos de nicho ecológico em diferentes áreas, como na saúde, em estudos epidemiológicos (REED et al.,

2008; PETERSON; BAUER; MILLS, 2004; PETERSON et al., 2006; MOFFETT; SHACKELFORD; SAHOTRA, 2007); em áreas de conservação, para avaliar a eficácia das atuais áreas protegidas de proteção da biodiversidade em cenários de futuras condições climáticas (HANNAH et al., 2007); previsões de invasões de espécies (PANETTA; DOBB, 1987; HOFFMANN, 2001; SOBERON ; GOLUBOV; SARUKHÁN, 2001; PETERSON; PAPES; KLUZA, 2003; MATA et al., 2010); e nicho climático das espécies (PEARMAN et al., 2008). Em Drosophilidae, algumas espécies apresentam potencial invasivo como *D. melanogaster* (DAVID; CAPY, 1988), *D. subobscura* (AYALA et al., 1989; HUEY et al., 2000), *D. simulans* (HAMBLIN; VEUILLE, 1999), *D. malerkotliana* (VOGL et al., 2003) e *D. ananassae* (VAL; SENE, 1980).

Mais recentemente, *D. suzukii* tem se mostrado com alto potencial invasivo. Seus primeiros relatos haviam sido descritos por Matsumura (1931) e por Kansava (1916) em algumas variedades de frutos, tais como cerejas. Acredita-se que tenha sua origem no Sudeste da Ásia e que tenha sido introduzida no Japão na virada do século passado. Fora da área endêmica, temos seu primeiro registro em 1980, em Oahu, Hawaii, e posteriormente em outras ilhas havaianas (KANESHIRO, 1983, HAUSER, 2011; CINI et al., 2012).

Em 2008, tivemos sua primeira invasão na Europa e América do Norte (CALABRIA et al., 2012; HAUSER, 2011; WALSH et al., 2011) e em 2013 na América do Sul (DEPRÁ et al., 2014). Atualmente, *D. suzukii* tem sido encontrada em diferentes continentes, em uma série de culturas de frutas, o que a torna uma potencial ameaça econômica.

Alguns trabalhos propõem que o processo de dispersão de espécies de Drosophilidae está diretamente relacionado com ações antrópicas (GALEGO; CARARETO, 2007, 2010; TIDON; LEITE; LEÃO, 2002; YASSIN et al., 2008). Nos últimos cem anos, as atividades humanas e o processo crescente da globalização proporcionaram um aumento no comércio mundial, fatores estes que contribuíram para a inserção de insetos e disseminação de espécies invasoras para outras localidades ou regiões geográficas (TIDON; LEITE; LEÃO, 2002). O número de espécies transportadas pela ação humana, mesmo involuntariamente, é enorme, porém apenas uma fração delas é capaz de explorar um novo território (SILVA et al., 2005 a,b). As espécies de Drosophilidae usam uma grande variedade de recursos tróficos, sendo que *Drosophila* normalmente tem preferência por frutos e outros

materiais vegetais em decomposição. Embora a maioria das espécies não seja praga frutícola, *D. suzukii* apresenta duas características únicas que a diferenciam das outras espécies da família e que a tornam uma praga. Primeiramente, destacamos sua preferência por frutos sadios e os danos causados em dois estágios de seu desenvolvimento: adulto e larval. As fêmeas adultas apresentam um proeminente ovipositor serrilhado que perfura a pele fina de alguns frutos, permitindo a oviposição no interior de frutos intactos. Após o término de incubação dos ovos ocorre o segundo dano, com a eclosão das larvas, que se desenvolvem e se alimentam da polpa (HAUSER, 2011; KANZAWA, 1939; MITSUI et al., 2006).

Ao contrário de outros drosófilídeos, *D. suzukii* ocasiona danos econômicos expressivos em diversas espécies frutíferas cultivadas, especialmente em pequenos frutos (GOODHUE et al., 2011). No que diz respeito às plantas hospedeiras, se trata de uma praga polífaga, e ataca grande diversidade de frutos (LEE et al., 2015), característica que pode auxiliar a justificar sua facilidade em expandir sua distribuição geográfica e se estabelecer em diferentes locais. Existem registros de danos significativos em ameixeira (*Prunus* sp.), amoreira (*Rubus* sp.), cerejeira (*Prunus* sp.), framboeseira (*Rubus idaeus*), mirtileiro (*Vaccinium myrtillus*), moranguinho (*Fragaria* sp.) e videira (*Vitis* sp.) (LORIATTI; STACCONI; ANFORA, 2015; LEE et al., 2015; YU; ZALOM; HAMBY, 2013). Em 2008, na Califórnia, Oregon e Washington, foram registrados danos significativos em frutos de framboeseiras, amoreiras e cerejeiras, com prejuízos estimados em 500 milhões de dólares, causando preocupações econômicas devido à exportação (BOLDA; GOODHUE; ZALOM, 2010; WALSH et al., 2011). *Drosophila suzukii* tem preferência por frutos pequenos, quando comparados a pêssego e ameixa, sendo seus níveis de infestação de 73, 20 e 7%, respectivamente (LEE et al., 2011, POYET et al., 2014).

Nos últimos anos, *D. suzukii* vem apresentando uma ampla dispersão geográfica em regiões com condições climáticas variadas. Este potencial de dispersão ocorre devido à grande capacidade de adaptação térmica (PAULA; LOPES; TIDON, 2014). Os drosófilídeos, de uma forma geral, têm uma ampla distribuição geográfica mundial e podem viver em condições climáticas bastante variadas (DAVID; TSACAS, 1981). Esta capacidade das espécies em sobreviver a condições climáticas variadas pode ser justificada pela existência da plasticidade fenotípica, um fenômeno comum nestes organismos e que pode ser definido como a capacidade dos genótipos individuais produzirem diferentes fenótipos quando

expostos a diferentes condições ambientais (PIGLIUCCI; MURREN; SCHLICHTING, 2006). Isso inclui modificar as trajetórias de desenvolvimento em resposta a estímulos ambientais específicos, a capacidade de alterar o fenótipo, atividade ou mesmo seu metabolismo em resposta a variações nas condições ambientais (GARLAND; KELLY, 2006).

A maneira particular como o genótipo de um indivíduo varia de um ambiente para outro pode ser descrito como uma norma de reação (WOLTERECK, 1909). Nesse sentido, a plasticidade adaptativa satisfaz um passo crucial na adaptação a novos ambientes. Entre os processos de adaptação temos a assimilação genética um processo pelo qual a variação fenotípica induzida pelo ambiente se torna constitutivamente produzida, ou seja, não requer mais o sinal ambiental para sua expressão (PIGLIUCCI; MURREN; SCHLICHTING, 2006). Estudos realizados por Shearer et al. (2016), envolvendo o processo gradual de aclimatização em condições experimentais, mostrou que a espécie apresenta plasticidade fenotípica, apresentando uma pigmentação escura e aumento do tamanho corporal (morfologia de inverno) quando submetidas a temperatura abaixo de 10°C, ou seja, o desenvolvimento de *D. suzukii* está intimamente ligado às condições ambientais, principalmente temperatura. Essas variações fenotípicas observadas na espécie podem estar ocorrendo devido a uma seleção direcional de modo a se tornar frequente na população, independente da presença de um estímulo ambiental.

Além disso, *D. suzukii* encontra-se atualmente distribuída em uma ampla faixa de temperaturas e exibe um processo gradual de aclimatação, mostra-se tolerante a alterações climáticas. De acordo com Jakobs et al. (2015), temperaturas abaixo de 0°C diminuem atividade reprodutiva e sobrevivência da espécie. Conforme relatado por Kimura (2004), há sobrevivência da espécie em uma temperatura entre -5°C e 5°C, porém os indivíduos recém-emergidos não amadurecem sexualmente e entram em diapausa reprodutiva do desenvolvimento ovariano, desencadeada por fotoperíodo ou temperatura. Essa resposta de plasticidade adaptativa permite ao organismo temporariamente cessar a reprodução a fim de conservar os recursos e voltam novamente à reprodução quando surgem condições favoráveis (KANSAWA, 1939; KIMURA, 2004; ZHAI et al., 2016), podendo prolongar sua sobrevivência quando submetidos a temperaturas extremas (DALTON et al., 2011). Por exemplo, suportando verões intensos, como os da Espanha, e invernos extremos, como os nas regiões montanhosas no Japão e regiões dos Alpes (ANFORA et al., 2012).

De acordo com Tonina et al. (2016), a espécie sobrevive em regiões com temperaturas médias diárias inferiores a 11º C, isso demonstra a sua capacidade de adaptação às condições de frio e sua tolerância à ampla gama de temperaturas típicas das montanhas.

No entanto, apesar da plasticidade fenotípica poder aumentar a sobrevivência do organismo sob condições específicas, não existe um consenso geral sobre se a plasticidade pode conduzir à evolução de novas características e promover a diversidade taxonômica ou se tem mais frequentemente o efeito de acelerar ou retardar mudanças evolutivas (PRICE et al., 2003). Diante desse contexto, o objetivo deste estudo foi modelar a distribuição potencial da espécie invasora *D. suzukii* mundialmente. Além disso, testar se ocorreu evolução de nicho em *D. suzukii*, onde a espécie expandiu para regiões climaticamente semelhantes à sua área nativa ou se os limites espaciais foram expandidos para além das áreas preditas como similares ao do seu nicho original, durante seu processo invasivo. Os resultados estão organizados em dois artigos: 1. Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae); 2. Mudança de nicho ecológico de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) e possível associação com sua expansão mundial de distribuição.

Espera-se que o conhecimento da distribuição atual de *D. suzukii*, e suas necessidades climáticas, analisadas pelas projeções dos modelos da distribuição potencial e de nicho ecológico de *D. suzukii*, possam ser utilizadas para o monitoramento da distribuição e dinâmica populacional desta espécie, essas análises podem constituir um importante instrumento para a gestão de estratégias e elaboração de futuros planos de manejo, onde os pesquisadores possam utilizar dessa ferramenta para identificar áreas de potencial estabelecimento da espécie e auxiliar nas medidas que visam a redução dos riscos, por exemplo, regulamentações fitossanitárias adequadas e estabelecimento de redes de vigilância de pragas, sendo uma forma de prever produtores de frutícolas, principalmente devido aos prejuízos econômicos já gerados por *D. suzukii* em alguns países.

**ARTIGO 1- Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera,
Drosophilidae)**

Artigo aceito na Revista Plos One

1 **Global potential distribution of *Drosophila suzukii* (Diptera, Drosophilidae)**

2
3 Luana A. dos Santos¹, Mayara F. Mendes², Alexandra P. Krüger³, Monica L.
4 Blauth⁴, Marco S. Gottschalk^{2, 4}, Flávio R. M. Garcia^{1, 2, 3, 4*}

5
6 ¹Pós-Graduação em Entomologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal
7 de Pelotas, Pelotas, RS, Brazil

8
9 ²Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade
10 Federal de Pelotas, Pelotas, RS, Brazil

11
12 ³Pós-Graduação em Fitossanidade, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel,
13 Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS, Brazil

14
15 ⁴Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética, Instituto de Biologia,
16 Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS, Brazil

17 *Corresponding author:

18 E-mail: flaviormg@hotmail.com (FRMG)

20

21 **Abstract**

22 *Drosophila suzukii* (Matsumura) is a species native to Western Asia that is able to
23 pierce intact fruit during egglaying, causing it to be considered a fruit crop pest in
24 many countries. *Drosophila suzukii* have a rapid expansion worldwide; occurrences
25 were recorded in North America and Europe in 2008, and South America in 2013.
26 Due to this rapid expansion, we modeled the potential distribution of this species
27 using the *Maximum Entropy Modeling* (MaxEnt) algorithm and the *Genetic Algorithm*
28 for *Ruleset Production* (GARP) using 407 sites with known occurrences worldwide
29 and 11 predictor variables. After 1000 replicates, the value of the average area under
30 the curve (AUC) of the model predictions with 1000 replicates was 0.97 for MaxEnt
31 and 0.87 for GARP, indicating that both models had optimal performances. The
32 environmental variables that most influenced the prediction of the MaxEnt model
33 were the annual mean temperature, the maximum temperature of the warmest
34 month, the mean temperature of the coldest quarter and the annual precipitation. The
35 models indicated high environmental suitability, mainly in temperate and subtropical
36 areas in the continents of Asia, Europe and North and South America, where the
37 species has already been recorded. The potential for further invasions of the African
38 and Australian continents is predicted due to the environmental suitability of these
39 areas for this species.

40 Key words: Invasive species; quarantine pest; fruit farming; niche modeling.

41

Introduction

42 *Drosophilidae* (Diptera) consists of approximately 4,200 species, but few are
43 considered pests because they preferentially breed in decaying plant material.
44 *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), the spotted wing drosophila
45 (SWD), is a species characterized as a fruit pest due to its unique ability to pierce
46 soft-skinned fruits during egglaying, a polyphagous habit and a preference for fresh
47 fruits [1]. The first recorded occurrence outside Asia was in 1980, in Oahu, Hawaii
48 (USA). *Drosophila suzukii* was subsequently found on other Hawaiian Islands [2].
49 Since then, the geographical distribution of *D. suzukii* has expanded rapidly.

50 In 2008, *D. suzukii* reached the North American continent, where it was
51 reported in California, USA [3]. Its distribution in USA has since grown considerably,
52 reaching the Pacific Division and the states of Idaho, Montana and Utah in the
53 Mountain Division of West Region, and the states of Northeast and the South
54 Regions, except Oklahoma and Texas [4]. In Canada, *D. suzukii* has been recorded
55 in the provinces of British Columbia, Alberta, Manitoba, Ontario, Quebec, New
56 Brunswick, Nova Scotia, Prince Edward Island and Newfoundland [5]. In 2011, the
57 *North American Plant Protection Organization* (NAPPO) recorded this species in
58 Mexico [6].

59 In Europe, *D. suzukii* was also detected in Spain and Italy in 2008; and soon
60 thereafter, it was reported in France, Austria, Germany, Belgium, Croatia, Slovenia,
61 Ireland, the United Kingdom and Switzerland. In 2012, the species was recorded in
62 the westernmost part of the Iberian Peninsula and in Portugal. The *European Plant*
63 *Protection Organization* (EPPO) has estimated that this species is now present in all
64 European countries [7].

65 The first record of this species in South America occurred in 2013, in the
66 South of Brazil [8]. In 2014, *D. suzukii* was recorded in the southeastern and central
67 regions of the country [9,10], approximately 1700 km from its first recorded location in
68 the country.

69 In view of the broad and rapidly expanding distribution of *D. suzukii* on most
70 continents, this study aimed to determine its potential world wide geographic
71 distribution using distribution models derived from the existing occurrence data of the
72 species. The generated models will allow us to predict areas at potential risk for the
73 establishment of this species, based on abiotic conditions [11].

74 **Material and Methods**

75 **Obtaining records of the occurrence of *D. suzukii***

76 Sites with known occurrence were first obtained from the TaxoDros database
77 v.1.04 (dated 2015/03) [12] up to September 2015. An additional literature review
78 was performed to find studies not available in TaxoDros, such as, the records from
79 the Neotropical Region. The reported occurrence sites and geographic coordinates
80 were checked and validated by consulting the original literature sources and entering
81 the geographic coordinates in Google Maps (www.google.com/maps), thereby
82 avoiding dubious geographic coordinates and uncertain locations. The references
83 used to create the database are listed in the Supporting Information (S1).

84 All coordinates were double-checked to ensure their accuracy in the raster of
85 environmental variables used in the analysis using the QGIS 2.10.1 application
86 (http://www.qgis.org/pt_BR/site).

87 **Obtaining and selecting environmental variables used in**
88 **the geographical distribution models**

89 The environmental variables used for computer modeling were the Bioclim
90 variables and altitude measurements obtained from the WorldClim Global Climate
91 Database 1.3 (<http://www.worldclim.org/>) [13].

92 To avoid using autocorrelated climatic variables, the variables were
93 standardized, and then, a Principal Component Analysis (PCA) was performed with
94 the 19 variables [14] using the Past 2.17c application [15]. Variables associated with
95 the main components that had eigenvalues greater than 1 were selected. Their
96 associations were checked using a Spearman correlation analyses and those where
97 $|rs| > 0.75$ were selected (Supporting Information – Tables S1 and S2). Finally, ten
98 bioclimate environmental variables were selected: annual mean temperature (Bio-1),
99 mean diurnal range (Bio-2), temperature seasonality (Bio-4), maximum temperature
100 of the warmest month (Bio-5), minimum temperature of the coldest month (Bio-6),
101 annual range of temperature (Bio-7), mean temperature of the coldest quarter (Bio-
102 11), annual precipitation (Bio-12), precipitation of the driest quarter (Bio-17) and
103 precipitation of the warmest quarter (Bio-18). In addition, the variable altitude (Alt)
104 was also included (note that Alt was not analyzed for multicollinearity but was
105 included because it is not a climatic variable).

106 To assess whether the values of the environmental variables in the sites
107 where *D. suzukii* already occurs were spatially autocorrelated, we calculated the
108 value of Moran's I [16] for each of the eleven environmental variables previously
109 described using the package Ade4 v.1.7-4 [17] from the R 3.1.3 release
110 (<https://cran.r-project.org/>). The test significance was obtained by a Monte Carlo test

111 with 1000 randomizations. No spatial autocorrelation was found for any of the
112 selected variables (Supporting Information – Table S3).

113 **Algorithms used and the performance evaluation of the**
114 **models obtained**

115 We used two algorithms: *Maximum Entropy Modeling* (MaxEnt) and the
116 *Genetic Algorithm for Ruleset Production* (GARP), both of which require only
117 occurrence data [18]. To conduct the computer modeling, we used a resolution of 5
118 arc minutes. The predictive performance of the generated models was evaluated by
119 reconstructing 1000 bootstrap replicas. In each replica, 50% of the records randomly
120 selected by the two algorithms were retained as test data. To evaluate each
121 generated model, the *Receiver Operating Characteristic* (ROC) curves were
122 constructed and the *Area Under the Curve* (AUC) was calculated. The AUC value
123 ranges from 0 to 1, where 1 indicates a perfect ability to discriminate between the
124 omission of areas with records and the overlap of occupied areas.

125 Furthermore, the AUC also serves as a measure for evaluating the
126 independent models at a chosen cut-off threshold [19, 20, 21]. To development the
127 models, we used the software Maximum Entropy Modeling v.3.3.3k (MaxEnt)
128 (available at <http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>) and openModeller 1.5.0
129 (available at <http://openmodeller.sourceforge.net/>).

130 **Thresholds for defining areas with predicted presence of *D.***
131 ***suzukii***

132 For the MaxEnt algorithm, the threshold for defining areas with the presence
133 or absence of *D. suzukii* was the average of the values of the *Minimum Training*
134 *Presence (MTP)* of the 1000 generated models. For the GARP algorithm, the
135 threshold adopted was a 70% probability of presence of the species, as suggested in
136 openModeller.

137 **Results**

138 The database included a total of 407 occurrence sites of *D. suzukii* (Fig. 1A).
139 This species is currently distributed in the Asian, European, and North and South
140 American continents. The models showed optimal performance; the mean AUC value
141 for the GARP algorithm was 0.89, while for MaxEnt it was 0.97.

142 The projections of the potential distribution of *D. suzukii* in both models under
143 their respective thresholds were quite similar (Figs. 1B and C), indicating high
144 reliability in the generated predictions. However, the GARP model was somewhat
145 more restrictive in predicting the potential area for establishment of *D.suzukii* except
146 in South Africa, where its prediction of the potential distribution area was larger.

147 In Asia, the endemic area of the species, the countries that have a predicted
148 wider potential distribution of *D. suzukii* are Japan, North and South Korea, eastern
149 China, Vietnam, Cambodia, Laos, a narrow stretch of northern India, Pakistan,
150 Nepal, part of Thailand, Myanmar, Bhutan, Bangladesh, Nepal, parts of Yemen and
151 Oman, Tajikistan, eastern Uzbekistan, and countries near the Mediterranean such as
152 Turkey, Georgia, northwest Iran, Azerbaijan and the Mediterranean coasts of
153 Lebanon and Syria. Of these, the regions with the highest suitability in the model

154 developed with the MaxEnt algorithm are the countries in East Asia, including Japan,
155 North and South Korea and the entire coast of China, in addition to Georgia, which
156 lies on the border between Europe and Asia.

157 Almost all of Europe was identified as an area of potential suitability of this
158 species, except for northern Sweden, Finland, and northwest Russia. The countries
159 with higher suitability in the models developed using MaxEnt and GARP were
160 Portugal, France, Italy, Austria, Budapest, Greece, Albania, Switzerland, southern
161 Germany and extreme northern Spain. Between Asia and Europe there is a north-
162 south range where the models did not predict the presence of the species, delimiting
163 a discontinuity in the potential distribution of *D. suzukii*.

164 In North America, the areas for the potential suitability of *D. suzukii* lie in a
165 wide range along most of the Atlantic coastline and in a narrow range on the Pacific
166 coast, widening toward the northwestern USA and southwestern Canada.

167 In South America, the potential areas for the distribution of *D. suzukii* as
168 predicted by the MaxEnt algorithm extend the entire length of the Atlantic coast,
169 which differed from the GARP algorithm. Nevertheless, the models generated by
170 both algorithms indicate the central region of southern Brazil, the southern half of
171 Paraguay, all of Uruguay and the regions to the east and south of Argentina as
172 potential distribution areas. On the Pacific coast, the entire coastline of Chile is
173 indicated as a potential distribution area of the species. The areas of greatest
174 environmental suitability for *D. suzukii* are in southern Chile, Uruguay, on the south
175 coast and in southern Brazil, and along small range on the northern coast of
176 Argentina.

177 To date, there are no records of *D. suzukii* in Africa or Oceania. However, our
178 models indicate that high environmental suitability for this species exists in some

179 regions of Africa such as eastern and northwestern Madagascar, the southern region
180 and the Lakes region in eastern South Africa, southwest Namibia, a central range of
181 Angola, the coastal region of the Democratic Republic of the Congo, northern and
182 southern Gabon, the coastal and central regions of Cameroon and Nigeria, western
183 Ethiopia, southern South Sudan, Uganda, southern and northern Tanzania, northern
184 Mozambique, Zambia, central Zimbabwe, the Mediterranean coastal region and the
185 Atlantic Western Sahara, Morocco, northern Algeria, coastal Tunisia, Libya and
186 Egypt. The area of greatest environmental suitability indicated by the model
187 developed with the MaxEnt algorithm was the coast of Morocco.

188 A narrow band of Oceania was identified as suitable for the establishment of
189 *D. suzukii* in southern, northern and eastern Australia. New Zealand was also
190 indicated as environmentally suitable for the establishment of this species. The
191 regions of greater environmental suitability, indicated by the model developed with
192 the MaxEnt algorithm, were the North Island of New Zealand, Tasmania, and a
193 narrow range in the southeast and southwest of Australia. These areas may be more
194 susceptible to future invasions by *D. suzukii*.

195 **Environmental variables determining the distribution of *D.***
196 ***suzukii***

197 The environmental variables that contributed most to the construction of the
198 potential distribution model of *D. suzukii* with the MaxEnt algorithm were annual
199 precipitation (Bio-12) (27.1%), annual mean temperature (Bio-1) (contribution of
200 20.9%), maximum temperature of the warmest month (Bio-5) (9.7%) and mean
201 temperature of the coldest quarter (Bio-11) (9.2%). The standard curves of the
202 distribution model of *D. suzukii* (Fig. 2) indicate that the probability of occurrence of
203 this species decreases considerably in regions in which the mean temperature of the

204 coldest quarter is below 10°C and the maximum temperature of the warmest month
205 above 33°C. The probability of occurrence of *D. suzukii* increases in areas with an
206 annual mean temperature between 5°C and 20°C. Regarding rainfall, the standard
207 curves of the model indicate that the annual precipitation also strongly influences the
208 distribution of the species, and it is more likely to occur in areas that experience
209 annual rainfall of between 500 and 2,500 mm.

210 **Discussion**

211 The aim of our study was to detect suitable areas of establishment of *D.*
212 *suzukii* using inductive distribution modeling and the abiotic variables of the sites
213 where the species was already recorded, assisting the studies with non-inductive
214 approach, carried out with modeling based on physiological information of the
215 species, using an inductive approach. As well discussed by Venette *et al.* [22], the
216 inductive methods require little knowledge of the biology of the species and the result
217 may suggest complex interactions between species and its environment. The authors
218 also consider that the inductive approach use a statistical methodology to generate a
219 forecast of niche distribution which not always have a biological support since
220 population processes are not considered. We consider the inductive and non-
221 inductive approaches as complementary and below we make some considerations
222 that explain why we adopted the inductive modelling methodology.

223 An advantage of this approach was that the environmental conditions
224 considered suitable for the species were estimated from the environmental
225 parameters of the locations where the species has already been recorded rather than
226 from the responses in simulated conditions in a laboratory, where the environmental
227 variables tend to be constant throughout the assays. In addition, laboratory assays
228 are usually conducted with one or only a few different fly strains, which can reduce

229 the range of responses from the different populations. However, this advantage may
230 not hold when recorded occurrences are ephemeral, such as the response to a very
231 specific temporal condition, or stochastic, or when no population is established at a
232 recorded site. An example for *Drosophila* was of the invasive species *D.*
233 *malerkotliana* Parshad and Paika, which was once recorded in Porto Alegre, South
234 Brazil [23]; however, since then, no other record of the species has been made in this
235 location. Because the geo-referencing of some records may not be reliable, the
236 MaxEnt and GARP algorithms excluded 5% of the sites with outlying environmental
237 conditions from the train dataset to increase the mode lconfidence [24].

238 The use of abiotic variables to generate the distribution modeling was
239 supported by the influence of these factors on the population sizes of some
240 Drosophilidae species [25, 26]. Biological variables such as host plants and
241 competing or predator species, despite their importance for species establishment,
242 need further study for *D. suzukii* world wide. Furthermore, regarding the use of the
243 plant hosts, *D. suzukii* has been shown to be polyphagous and is not restricted to
244 thin-skinned fruit [27, 28], which hinders the use of host plants as a variable for
245 modeling.

246 Recently, based on life-cycle stages of *D. suzukii* [29], Benito *et al.* [30] used
247 temperatures responses established from physiological assays to create a model of
248 distribution with Climex. Their results showed a potential distribution pattern in Brazil
249 that was quite similar to our predictions but became more restricted when cold and
250 heat stress temperatures where used as thresholds (stress temperatures were
251 obtained in laboratory assays suggesting the upper and lower limits to the
252 populations survival [29]). For example, their model excluded the northeast Atlantic
253 coast, where the species has not yet been recorded. When we compared our

254 MaxEnt/GARP global modeling with the global modeling of Benito *et al.* [30], we
255 observed that their predictions were more restrictive and did not include some areas
256 where the species is already established, such as India and the Pacific coast of the
257 USA. Therefore, the distribution models generated with temperature thresholds
258 based on developmental stages did not agree with the actual distribution of the
259 species. In turn, Gutierrez *et al.* [31] has generated models of suitability for *D. suzukii*
260 in USA, Mexico, Europe and northern Africa, using physiological data obtained from
261 different studies and the Physiologically-Based Demographic Model (PBDM) method.
262 The authors has suggested the establishment of the species, where the most
263 suitable areas in the eastern EUA were the southeast of the country and the coast of
264 the Gulf of Mexico; in Mexico, the south, the coast of the Gulf of Mexico and of the
265 Pacific coast of the country; In Europa and north Africa were the Mediterranean coast
266 of Europe and the Atlantic coast of Portugal, Spain, France and the Mediterranean
267 coast of Africa. Our models, especially MaxEnt, have suggested that the distribution
268 of the species covers the eastern EUA, as suggested by Gutierrez *et al.* [31].
269 However, the most suitable area, according our models, has been the northeast
270 (Michigan, Indiana, Ohio, Pensilvania, Delaware, New York, Rhode Island, Maine,
271 West Virginia and Virginia) and the northwest of the country (California, Oregon and
272 Washington). As well, our models have not indicated high suitable area at Mexico,
273 but Gutierrez *et al.* [31] did. At Europe and northern of Africa, our models had greater
274 similarities to that generated by Gutierrez *et al.* [31], however we have suggested
275 higher suitability in Portugal, southern France, center and northern Italy, besides the
276 coast of Adriatic Sea. The western and eastern coast of the Black Sea have had
277 suitable area in both of our models and from Gutierrez *et al.* [31]. Although our
278 models have shown that temperate and subtropical regions have potential areas of

279 distribution of the species, the temperate region was more suitable, differing from
280 what proposed by Gutierrez et al. [31] which highlighted the subtropical region as the
281 most suitable for the species.

282 Some physiological parameters of the *D. suzukii* have been used to predict
283 their distribution by considering not only high environmental suitability but also to
284 establish conditions for managing the species [32]. In this sense, the MaxEnt
285 algorithm can be used to suggest important environmental variables to *D. suzukii*. In
286 our analysis, the annual precipitation variable had the most influence on the model.
287 Variables associated with hydric stress were not considered in studies of Benites *et*
288 *al.* [30], Wiman *et al.* [32] and Asplen *et al.* [33], but Tochen *et al.* [34] verified that in
289 occasions with low relative humidity the sampling of *D. suzukii* decrease and
290 Gutierrez *et al.* [31] observed that low relative humidity may be limiting in arid
291 regions. The studies that included physiological traits properly approach the effects of
292 temperature, corroborating the variables that the MaxEnt algorithm indicated as
293 having a high influence in the distribution of *D. suzukii*: the annual mean temperature,
294 maximum temperature of the warmest month and mean temperature of the coldest
295 quarter. The maximum temperature of the warmest month (values above
296 approximately 33°C) in the areas with higher environmental suitability estimated by
297 the MaxEnt model is similar to the temperature observed as the heat stress threshold
298 for *D. suzukii* as reported by Asplen *et al.* [33] (which varied from 29 to 33°C,
299 depending on the biological parameters considered). However, our estimates of the
300 mean temperature of the coldest quarter (lower values of approximately -10°C) are
301 inferior to the temperatures reported by the same authors (which varied from 10 to -
302 2°C). This wide difference can be justified by the ability of the species to enter

303 diapause [35] in regions with temperatures below the reported cold stress
304 temperatures.

305 Under these circumstances, the potential distribution of *D. suzukii* predicted by
306 both generated models mainly comprises regions of subtropical or warm temperate
307 climates with high rainfall throughout the whole year or during part of the year. These
308 regions are identified as having a Cf (temperate mesothermal climates without dry
309 seasons) or Df (cold continental climates without dry seasons) climates in the
310 Köppen-Geiger classification - particularly Dfa (hot-summer humid continental
311 climate) and/or Dfb (warm-summer humid continental climate). On the Asian
312 continent, the models indicate that regions with humid subtropical climates have a
313 greater probability of *D. suzukii* occurrence. These areas are characterized by dry
314 and cold winters alternating with wet summers, where the mean monthly maximum
315 temperature is 20°C and the mean monthly minimum temperature is 0°C [36]. On the
316 Indian subcontinent, the models indicate areas of environmental suitability in regions
317 with a humid subtropical climate in northern India: mountainous areas with extremely
318 humid conditions due to heavy rains [37]. There are also areas predicted for the
319 species in northeast Pakistan, despite the fact that seasons there alternate between
320 periods of drought and heavy rains [38].

321 Currently, *D. suzukii* is widely distributed on the European continent [7], which
322 has a tempered prevailing climate with well-defined seasons. The areas of greatest
323 environmental suitability are in the west and south, which are dominated by a
324 temperate Mediterranean climate, with hot, dry summers and wet, unstable winters.
325 Our models support the hypothesis that *D. suzukii* is distributed across the continent
326 [7].

327 *Drosophila suzukii* has a high thermal tolerance and a high potential for
328 colonizing different habitats; it is able to withstand both hot summers in Spain and
329 cold areas, such as mountainous regions in Japan and the Alps [7]. Its occurrence
330 was confirmed in mountainous regions by Tonina *et al.* [39], and its survival in
331 regions with mean daily temperatures below 11°C shows both its adaptive capacity to
332 cold conditions and its tolerance of wide temperature range typical of mountains.

333 In North America, again, the areas with greater potential *D. suzukii* distribution
334 are classified as having Cf and Df climates. These areas extend across down the
335 entire Atlantic coast and along a narrow range in western Canada. Areas that are
336 inadequate or only marginally suitable for the species are those with a semi-arid
337 climate (BSh and BSk, respectively hot semi-arid climate and cold semi-arid climate),
338 where humidity and rainfall are low.

339 The developed distribution models indicate areas with high environmental
340 suitability in western Mexico, where the presence of *D. suzukii* was recently
341 confirmed by Lasa and Tadeo [40]. These areas have a humid climate, with average
342 annual temperatures of 20°C, warm winters and rainfall evenly distributed throughout
343 the year.

344 In recent years, the presence of *D. suzukii* in South America has become
345 more constant, primarily due to the climatic conditions of Brazil, where a humid
346 subtropical climate predominates, with humid summers, cold winters and abundant
347 rainfall distributed throughout the year [41]. The equatorial and tropical areas of South
348 America do not seem to sustain populations of *D. suzukii*. Nonetheless, the models
349 indicate potential distribution areas across the eastern extension of the Atlantic coast,
350 including in some northeastern regions of Brazil, despite the semi-arid climate. Some
351 states, such as Rio Grande do Norte, have average annual temperatures above

352 26.5°C and receive less than 600 mm rainfall annually. In other words, hot, dry
353 regions with scarce rainfall are less suitable for the establishment of the species [41].
354 As noted by the models, potential distribution areas for *D.suzukii* extend from central
355 to southern Brazil, confirming the results found by Paula *et al.* [10] in the Cerrado
356 region of Brazil, and by Bitner-Mathé *et al.* [9] and Geisler *et al.* [27] in southern
357 Brazil, where the average temperature varies between 14.8°C and 23.0°C. We also
358 found greater environmental suitability in the models in regions with areas of
359 subtropical Atlantic forest, as was recorded by Deprá *et al.* [8] for the states of Santa
360 Catarina and Rio Grande do Sul in southern Brazil.

361 Moreover, there were areas of potential distribution and higher environmental
362 suitability for *D. suzukii* in eastern and southern Argentina, in accordance with the
363 record of the species in Argentina by Sandatino *et al.* [42]. We also found areas
364 suitable for the species throughout Uruguay, which is dominated by a subtropical
365 climate with well-defined seasons and an extremely wide annual temperature range:
366 from negative values in the winter to 40°C in the summer. *Drosophila suzukii* was
367 already been record in southern Uruguay, in the region of Montevideo by González *et*
368 *al.* [43]. In addition, our models predict potential distribution areas in the southern half
369 of Paraguay and on the Pacific coast, along the coastline of Chile. The most suitable
370 areas for the species are in southern Chile, where Vilela and Mori [44] suggested its
371 presence, which was confirmed by Medina-Muñoz *et al.* [45].

372 The models also show some areas of environmental suitability for *D. suzukii* in
373 Costa Rica and Ecuador, supporting Hauser [3], who reports the record of the
374 species before 2000 through some personal communications to him. However, to
375 date, there are no voucher specimens of the species collected in these countries.

376 In general, *D. suzukii* occupies areas with a wide temperature range and
377 exhibits a gradual process of acclimation, which is an important adaptive
378 characteristic [46]. According to Calabria *et al.* [47], the optimum temperature for *D.*
379 *suzukii* development is between 20°C and 25°C, and temperatures above 30°C
380 cause a reduction in longevity. Kimura [48] reported that temperatures between
381 32.2°C and 32.7°C have a negative effect on adults of *D. suzukii* and were lethal to
382 50% of the individuals studied. However, Tochen *et al.* [29] found that the optimal
383 developmental temperature for the species was 28.1°C.

384 The adults of *D. suzukii* tolerate low temperatures. Our MaxEnt algorithm
385 model suggests that it do not establish in areas with average annual temperatures is
386 below 0°C and with mean temperature of coldest quarter below -10°C, in agreement
387 to some physiological studies. According to Jakobs *et al.* [49], temperatures below
388 0°C decrease their reproductive activity and their survivability diminishes. Kimura [48]
389 report that *D. suzukii* could survive at temperature above -5°C. In contrast, Dalton *et*
390 *al.* [46] verified that *D. suzukii* is unlikely to survive at temperatures below 10°C. The
391 different responses in experimental procedures may be related with thes train of *D.*
392 *suzukii* studied, how the strain are reared in laboratory or even when or from where
393 the strain were caught. For *D. suzukii*, two morphologies associated with summer
394 and winter seasons have been studied, which responds differently to temperature.
395 Shearer *et al.* [50] found differential expression of genes related with cellular
396 metabolism, synthesis of protein and translation, cell cycle and DNA replication, and
397 chitin and cuticular synthesis when comparing both morphologies. Such differential
398 expression may even be responsible to trigger diapause in the winter morphology.
399 Despite the genetic effect in the response to low temperatures, particularly about the

400 overwinter, it was also suggested the importance of species behavior, suitable refuge
401 sites and suitable food sources for population survival [51].

402 **Potential areas for invasion by *D. suzukii***

403 Both distribution models indicate areas with high environmental suitability for
404 the occurrence of *D. suzukii* in the continents of Oceania and Africa, even though no
405 records of the occurrence of the species exist. Models indicate that the
406 environmental conditions in these areas are conducive to the establishment of the
407 species in the event of a future invasion.

408 Our models suggest that the central region of Australia, due to the hot desert
409 climate and the high rate of evaporation, is not suitable for the establishment of *D.*
410 *suzukii*. However, areas with a subtropical climate with mild, wet summers are
411 favorable for its establishment [36]. In addition, the North Island of New Zealand and
412 Tasmania show high environmental suitability. Given their temperate maritime
413 climates with cool, wet summers and rainfall distributed throughout the year, their
414 provide favorable conditions for the establishment of *D. suzukii* in these locations.
415 These regions may suffer economic damage from an invasion because they produce
416 grapes, blueberries, blackberries, strawberries, gooseberries (*Ribes* sp.), figs and
417 other soft-skinned fruits, which have been found to host *D. suzukii* in other countries
418 [7, 52, 53, 54].

419 In Africa, our models indicate the areas with potential distribution are in
420 western and eastern regions of South Africa and along a narrow range in the
421 northern region of Africa. The area of highest environmental suitability occurs near
422 the coast of Morocco, which has a temperate Mediterranean climate, with hot dry
423 summers and wet and unstable winters [36]. In the southeastern region of Africa, our

424 models indicate small areas of suitability in Mozambique and Madagascar, which
425 have a tropical climate with high temperatures and rainfall [36].

426 Conclusions

427 The models obtained in this study indicate potential areas that could be at risk
428 of invasion by *D. suzukii* but that could also support national and international plans
429 for pest management, thus avoiding the significant economic damage to fruit
430 production for these continents, countries or states if establishment of this pest were
431 to occur. There was a strong association between the areas of greatest
432 environmental suitability as determined by the projections of the generated
433 distribution models and areas with subtropical climates, because areas with mild
434 temperatures and rainfall throughout the year are favorable to the establishment of *D.*
435 *suzukii*.

436 Financial support

437 The Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)
438 and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (455101/2014-
439 0 CNPq) are acknowledged for providing financial support.

440 **References**

- 441 1. Walton VM, Burrack HJ, Dalton DT, Isaacs R, Wiman N, Loriatti C. Past, present
442 and future of *Drosophila suzukii*: Distribution, impact and management in United
443 States berry fruits. 2016. *Acta Hortic.*; 1117: 87-94. doi:
444 10.17660/ActaHortic.2016.1117.16
- 445 2. Kaneshiro, KY. *Drosophila (Sophophora) suzukii* (Matsumura). Proc Hawaiian
446 Entomol Soc. 1983; 157-204.
- 447 3. Hauser M. A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura)
448 (Diptera: Drosophilae) in the continental United States, with remarks on their
449 identification. Pest Manag Sci. 2011; 67: 1352-1357. doi: 10.1002/ps.2265
- 450 4. Burrack HJ, Smith JP, Pfeiffer DG, Koehler G, Laforest J. Using Volunteer-Based
451 Networks to Track *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) an Invasive Pest of
452 Fruit Crops. J Integ Pest Mngmt. 2012; 4: 1-5. doi:
453 <http://dx.doi.org/10.1603/IPM12012>
- 454 5. Loriatti C, Stacconi M, Anfora G. Invasive Species Compendium. Datasheet report
455 for *Drosophila suzukii* (spotted wing drosophila). 2013. Available from:
456 <http://www.cabi.org/isc/datasheet/109283#20133050623>
- 457 6. Arriaga JT. Phytosanitary Alert System: Detection of spotted-winged drosophila
458 (*Drosophila suzukii* Matsumura) in the Municipality of Los Reyes, State of Michoacan,
459 Mexico. North American Plant Protection Organization's (NAPPO). 2011. Available
460 from: <http://www.pestalert.org/oprDetail.cfm?oprID=507>
- 461 7. Cini A, Loriatti C, Anfora G. A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in
462 Europe and a draft research agenda for integrated pest management. Bull
463 Insectology. 2012; 65:149-160.

- 464 **8.** Deprá M, Poppe JL, Schmitz HJ, De Toni DC, Valente VLS. The first records of the
465 invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. J Pest Sci. 2014;
466 87: 379-383. doi: 10.1007/s10340-014-0591-5
- 467 **9.** Bitner-Mathé BC, Victorino J, Faria FS. *Drosophila suzukii* has been found in
468 tropical Atlantic Rainforest in southeastern Brazil. Drosoph Inf Serv. 2014; 97: 136-
469 137.
- 470 **10.** Paula MA, Lopes PHS, Tidon R. First record of *Drosophila suzukii* in the Brazilian
471 Savanna.Drosoph Inf Serv. 2014; 97: 113-115.
- 472 **11.** Peterson AT, Vieglais DA. Predicting Species Invasions Using Ecological Niche
473 Modeling: New Approaches from Bioinformatics Attack a Pressing Problem.
474 Bioscience. 2001; 51:363-371.doi:
475 10.1641/00063568(2001)051[0363:PSIUEN]2.0.CO;2
- 476 **12.** Bächli G. TaxoDros: The Data base on Taxonomy of Drosophilidae. 1.04 v.
477 (2015/03). Available from: <http://www.taxodros.uzh.ch/index.php>
- 478 **13.** Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution
479 interpolated climate surfaces for global land areas. Int J Climatol 2005; 25: 1965-
480 1978. doi:10.1002/joc.1276
- 481 **14.** Pearson K. On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space.
482 Philos Mag.1901; 2: 559–572. doi: 10.1080/14786440109462720
- 483 **15.** Hammer O, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics Software
484 Package for Education and Data Analysis. Palaeontol Electronica. 2001; 4: 1-9.
- 485 **16.** Legendre P, Legendre L. Numerical Ecology, 2^a ed. Amsterdam: Elsevier; 1998.
- 486 **17.** Dray S, Dufour A-B. The ade4 package: implementing the duality diagram for
487 ecologists. J Stat Softw. 2007; 22: 1-20. doi:10.18637/jss.v022.i04

- 488 **18.** Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. Maximum entropy modeling of species
489 geographic distributions. *Ecol Model.* 2006; 190: 231-259. doi:
490 10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026
- 491 **19.** Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A. Novel methods
492 improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography.* 2006;
493 29: 129-151. doi:10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x
- 494 **20.** Manel S, Williams HC, Ormerod SJ. Evaluating presence-absence models in
495 ecology: the need to account for prevalence. *J Appl Ecol.* 2001; 38: 921-931.
496 doi:10.1046/j.1365-2664.2001.00647.x
- 497 **21.** Liu C, Berry PM, Dawson TP, Pearson RG. Selecting thresholds of occurrence in
498 the prediction of species distributions. *Ecography.* 2005; 28: 385-393.
499 doi:10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x
- 500 **22.** Venette RC, Kriticos DJ, Magarey RD, Koch FH, Baker RH, Worner SP,
501 Raboteaux NNG, Mckenney DW, Dobesberger EJ, Yemshanov D. Pest risk maps for
502 invasive alien species: a roadmap for improvement. *BioScience.* 2010, 60: 349-362.
503 doi:10.1525/bio.2010.60.5.5
- 504 **23.** Garcia ACL, Gottschalk MS, Audino GF, Rohde C, Valiati VH, Valente VLS. First
505 evidence of *Drosophila malerkotliana* in extreme South of Brazil (Porto Alegre, Rio
506 Grande do Sul, Brazil). *Drosoph Inf Serv.* 2005; 88: 28-30.
- 507 **24.** Giannini TC, Siqueira MF, Acosta AL, Barreto FCC, Saraiva AM, Alves-dos-
508 Santos I. Current challenges of species distribution predictive modelling.
509 Rodriguésia. 2012; 63:733-749. doi:dx.doi.org/10.1590/S2175-78602012000300017
- 510 **25.** Tidon R. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the
511 environment in two contrasting tropical vegetations. *Journal of the Linnean
512 Society.* 2006; 87: 233-247. doi: 10.1111/j.1095-8312.2006.00570.x

- 513 **26.** Poppe JL, Schmitz J, Valente VLS. Changes in the Structure of Drosophilidae
514 (Diptera) Assemblages Associated With Contrasting Environments in the Pampas
515 Biome Across Temporal and Spatial Scales. Ann Entomol Soc Am. 2016; 0: 1-7.
516 doi:dx.doi.org/10.1093/aesa/saw033
- 517 **27.** Geisler FCS, Santos J, Holdefer DR, Garcia FRM. Primeiro registro de
518 *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) para o estado do
519 Paraná, Brasil e de novos hospedeiros. Rev Ciênc Amb. 2015; 9: 125-129.
520 doi:dx.doi.org/10.18316/1981-8858.15
- 521 **28.** Poyet M, Roux VL, Gibert P, Meirland A, Prévost G, Eslin P. The Wide Potential
522 Trophic Niche of the Asiatic Fruit Fly *Drosophila suzukii*: The Key of Its Invasion
523 Success in Temperate Europe? PLoS One. 2015; 10:1-26. doi:
524 10.1371/journal.pone.0142785
- 525 **29.** Tochen S, Dalton DT, Wiman N, Hamm C, Shearer PW, Walton VM. Temperature-
526 related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera:
527 Drosophilidae) on cherry and blueberry. Environ Entomol. 2014; 43: 501-510. doi:
528 10.1603/EN13200
- 529 **30.** Benito NP, Lopes-da-Silva M, dos Santos RSS. Potential spread and economic
530 impact of invasive *Drosophila suzukii* in Brazil. Pesq agropec bras. 2016; 51: 571-
531 578. doi: dx.doi.org/10.1590/S0100-204X2016000500018
- 532 **31.** Gutierrez AP, Ponti L, Dalton DT. Analysis of the invasiveness of spotted wing
533 *Drosophila* (*Drosophila suzukii*) in North America, Europe, and the Mediterranean
534 Basin. Biol Invasions. 2016; 18: 3647-3663. doi:10.1007/s10530-016-1255-6
- 535 **32.** Wiman NG, Walton VM, Dalton DT, Anfora G, Burrack HJ, Chiu JC. Integrating
536 Temperature-Dependent Life Table Data into a Matrix Projection Model for

- 537 *Drosophila suzukii* population estimation. PLOS One.2014; 9:1-14. doi:
538 dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0106909
- 539 **33.** Asplen MK, Anfora G, Biondi A, Choi D-S, Chu D, Daane KM. Invasion biology of
540 spotted wing *Drosophila* (*Drosophila suzukii*): a global perspective and future
541 priorities. J Pest Sci.2015; 88: 469.doi: 10.1007/s10340-015-0681-z
- 542 **34.** Tochen S, Woltz JM, Dalton DT, Lee JC, Wiman NG, Walton VM. Humidity
543 affects populations of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in blueberry. J Appl
544 Entomol.2016; 140: 47-57. doi: 10.1111/jen.12247
- 545 **35.** Zhai Y,Lin Q,Zhang J,Zhang F,Zheng L,Yu Y. Adult reproductive diapause
546 in*Drosophila suzukii* females. J Pest Sci.2016; 89: 679-688. doi: 10.1007/s10340-
547 016-0760-9
- 548 **36.** Kotttek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B, Rubel F. World Map of the Köppen-Geiger
549 climateclassification updated.Meteorol Z. 2006; 15: 259-263. doi: 10.1127/0941-
550 2948/2006/0130
- 551 **37.** Singh BK, Bhatt M. A preliminary report on the Drosophilidae of the Kumaun
552 region with description of two new species and three new records.Orient
553 Insects.1988; 22: 147-161.
- 554 **38.** Muhammad AUD, Mazhar K, Haque S, Ahmed M. A preliminary report on
555 Drosophila fauna of Islamabad (Capital, Pakistan).Drosoph Inf Serv. 2005; 88: 6-7.
- 556 **39.** Tonina L, Mori N, Giomi F, Battisti A. Development of *Drosophila suzukii* at low
557 temperatures in mountain areas. J pest sci. 2016; 89:1-12. doi: 10.1007/s10340-016-
558 0730-2
- 559 **40.** Lasa R, Tadeo E. Invasive Drosophilid Pests *Drosophila suzukii* and *Zaprionus*
560 *indianus* (Diptera: Drosophilidae) in Veracruz, Mexico.Fla Entomol. 2015; 98: 987-
561 988.doi:10.1653/024.098.0332

- 562 **41.** Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, de Gonçalves JLM, Sparovek G.Köppen's
563 climate classification map for Brazil. Meteorol Z. 2013; 22: 711-728.
564 doi:10.1127/0941-2948/2013/0507
- 565 **42.** Sandatino MV, Riquelme Virgala MB, Ansa MA, Bruno M, Di Silvestro G, Lunazzi
566 EG. Primer registro de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) asociado al cultivo
567 de arándanos (*Vaccinium* spp.) de Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 2015; 74:
568 183-185.
- 569 **43.** González G, Mary AL, Goñi B. *Drosophila suzukii* (Matsumura) found in
570 Uruguay. Drosoph Inf Serv. 2015; 98: 103-107.
- 571 **44.** Vilela CR, Mori L. The invasive spotted-wing *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae)
572 has been found in the city of São Paulo (Brazil). Rev Bras Entomol. 2014; 58: 371-
573 375. doi:10.1590/S0085-56262014000400004
- 574 **45.** Medina-Muñoz MC, Lucero X, Severino C, Cabrera N, Olmedo D, Del Pino F,
575 Alvarez E, Jara C, Godoy-Herrera R. *Drosophila suzukii* arrived in Chile. Drosoph Inf
576 Serv. 2015; 98: 75.
- 577 **46.** Dalton DT, Walton VM, Shearer PW, Walsh DB, Caprile J, Isaacs R. Laboratory
578 survival of *Drosophila Suzukii* under simulated winter conditions of the Pacific
579 Northwest and seasonal field trapping in five primary regions of small and stone fruit
580 production in the United States. Pest Manag Sci. 2011; 67: 1368-1374.
581 doi:10.1002/ps.2280
- 582 **47.** Calabria G, Máca J, Bächli G, Serra L, Pascual M. First records of the potential
583 pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. J Appl Entomol.
584 2012;136: 139-147. doi: 10.1111/j.1439-0418.2010.01583.x

- 585 **48.** Kimura MT. Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their
586 latitudinal distributions. *Oecologia*. 2004; 140: 442-449. doi: 10.1007/s00442-004-
587 1605-4
- 588 **49.** Jakobs R, Gariepy TD, Sinclair BJ. Adult plasticity of cold tolerance in a
589 continental-temperate population of *Drosophila suzukii*. *J Insect Physiol*.2015; 79: 1-
590 9.doi:10.1016/j.jinsphys.2015.05.003
- 591 **50.** Shearer PW, West JD, Walton VM, Brown PH, Svetec N, Chiu JC. Seasonal cues
592 induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. *BMC*
593 *Ecol*. 2016; 16: 1-18.doi:10.1186/s12898-016-0070-3
- 594 **51.** Zerulla FN, Schmidt S, Streitberger M, Zebitz CPW, Zelger R. On the
595 overwintering ability of *Drosophila suzukii* in South Tyrol. *J Berry Res*.2015; 5: 41-
596 48.doi:10.3233/JBR-150089
- 597 **52.** Lee JC, Bruck DJ, Dreves AJ, Ioriatti C, Vogt H, Baufeld P. In focus: Spotted
598 wing drosophila, *Drosophila suzukii*, across perspectives. *Pest Manag Sci*. 2011a;
599 67: 1349-1351. doi: 10.1002/os.2271
- 600 **53.** Lee JC, Bruck DJ, Curry H, Edwards D, Haviland DR, Steenwyk RA. The
601 susceptibility of smann fruits and cherries to the spotted-wing drosophila, *Drosophila*
602 *suzukii*. *Pest Manag Sci*. 2011b; 67: 1358-1367. doi: 10.1002/ps.2225
- 603 **54.** Walsh DB, Bolda MP, Goodhue RE, Dreves AJ, Lee J, Bruck DJ. *Drosophila*
604 *suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening soft fruit expanding its
605 geographic range and damage potencial. *J Integr Pest Manag*. 2011; 2: 1-8. doi:
606 doi.org/10.1603/IPM10010
- 607

608 **Figures legends**

609

610 **Fig. 1. Potential distribution of *D. suzukii*.** (A) Known existing sites of occurrence
611 of *D. suzukii* used to generate the predictive models. (B) Predictive model of the
612 geographic distribution of *D. suzukii* generated by the GARP algorithm. (C) Predictive
613 model of the geographic distribution of *D. suzukii* generated by the MaxEnt algorithm.
614 The legend indicates low (0) and high (1) environmental suitability for *D. suzukii*.

615

616 **Fig. 2. Average response curves of the main predictor variables of the**
617 **distribution model of *D. suzukii* generated by the MaxEnt algorithm.** (A) Annual
618 precipitation (Bio-12), (B) annual mean temperature (Bio-1), (C) maximum
619 temperature of the warmest month (Bio-5), and (D) mean temperature of the coldest
620 quarter (Bio-11) used to estimate the probability of occurrence of *D. suzukii*. The red
621 lines show the average of probability values from 1000 iterations using randomized
622 input, and the blue lines show the standard deviations.

Fig. 1. Potential distribution of *D. suzukii*. (A) known existing sites of occurrence of *D. suzukii* used to generate the predictive models. (B) Predictive model of the geographic distribution of *D. suzukii* generated by the MaxEnt algorithm. The legend indicates low (0) and high (1) environmental suitability for *D. suzukii*

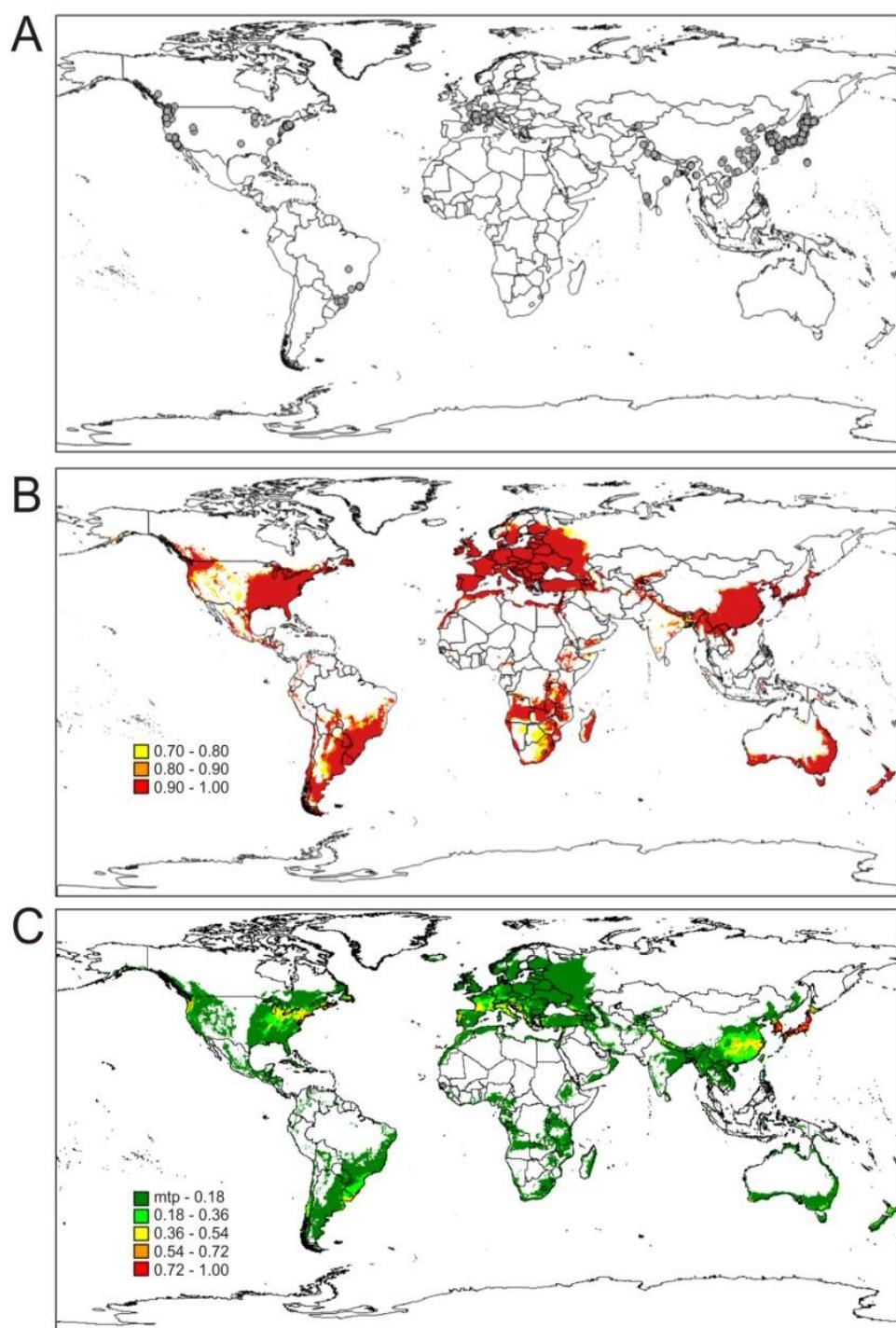
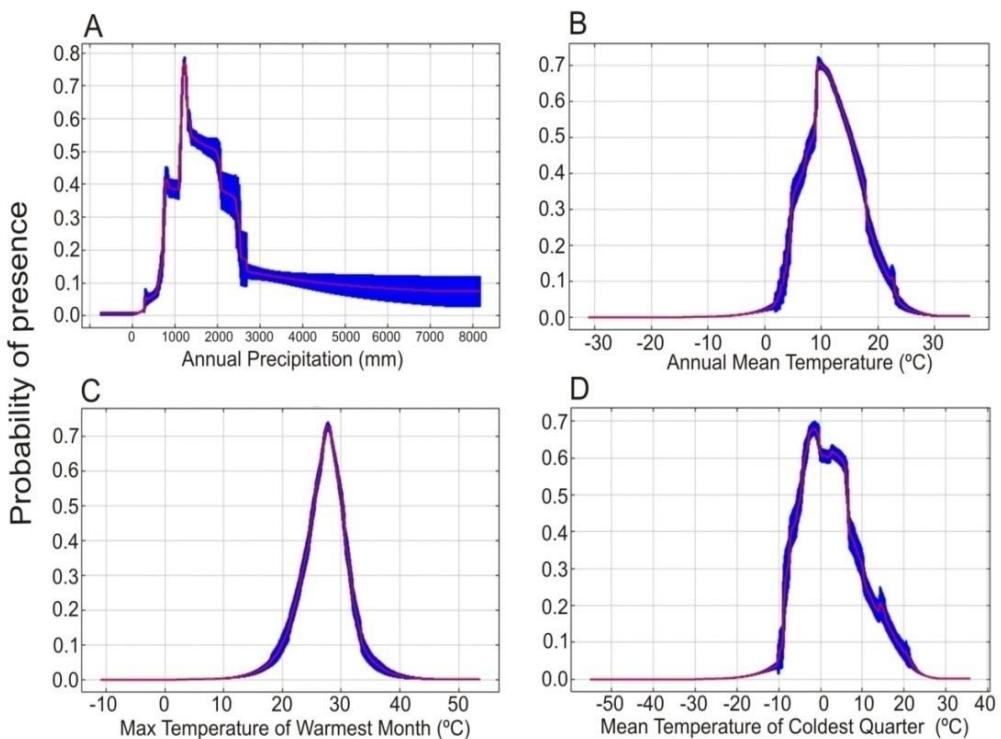


Fig 2. Average response curves of the main predictor variables of the distribution model of *D. suzukii* generated by the MaxEnt algorithm. (A) Annual Precipitation (Bio-12), (B) Annual Mean Temperature (Bio-1), (C) Maximum Temperature of the Warmest Month (Bio-5) and (D) Mean Temperature of the Coldest Quarter (Bio-11) to estimate the probability of the occurrence of *D. suzukii*. The red lines show the average of probability values in the 1000 randomizations, and the blue lines show the standard deviations.



Tabelas

Table S1. Results of the Principal Components Analysis conducted to variables selection to insertion in the modeling.

PC	Eigenvalue	% variance
1	7.39347	36.967
2	4.23647	21.182
3	2.78189	13.909
4	2.47103	12.355
5	1.29756	6.4878
6	0.671027	3.3551
7	0.441571	2.2079
8	0.236838	1.1842
9	0.187169	0.93585
10	0.102315	0.51158
11	0.085682	0.42841
12	0.0426848	0.21342
13	0.021152	0.10576
14	0.0139117	0.069559
15	0.00821199	0.04106
16	0.00448122	0.022406
17	0.00346494	0.017325
18	0.000903073	0.0045154
19	0.000166071	0.00083036
20	9.06E-20	4.53E-19

Table S2. Correlation between the Principal Components obtained and the environmental variables values used to select the layers to modeling.

Variaveis	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	Axis 5	Axis 6	Axis 7	Axis 8	Axis 9	Axis 10
Bio2	2.02E-05	-0.3323	-0.2662	0.1263	0.8529	0.2022	-0.157	-0.00963	0.05398	-0.04496
Bio6	0.911	-0.231	0.2884	0.06054	-0.1344	0.04922	0.01127	0.007279	-0.066	-0.01063
Bio4	-0.8049	0.4342	-0.2225	0.2889	0.07336	-0.1104	0.07283	0.04555	0.03288	0.02958
Bio1	0.9231	0.001622	0.1944	0.3072	-0.0026	0.07484	0.02296	-0.0081	-0.0524	0.05232
Bio3	0.7101	-0.5046	0.1377	-0.2363	0.2349	0.1628	-0.2488	-0.00696	0.06713	0.03422
Altitude	0.2431	0.1191	-0.2174	-0.7327	0.1686	0.3398	0.3901	0.2083	-0.03877	0.03563
Bio5	0.4696	0.2185	0.04465	0.7695	0.3112	0.01084	0.1345	0.07113	-0.1013	-0.03548
Bio10	0.5439	0.3733	0.1053	0.7258	0.04313	-0.01634	0.08966	0.02939	-0.04499	0.08666
Bio11	0.9405	-0.1998	0.2381	0.07761	-0.04719	0.08042	-0.01761	-0.01727	-0.04473	0.01411
Bio12	0.1888	0.7685	0.5059	-0.26	0.1341	-0.03909	-0.0076	-0.05854	-0.02814	-0.059
Bio13	0.5517	0.7029	-0.05666	-0.3179	0.186	-0.1546	-0.00261	-0.08432	-0.06772	-0.08019
Bio14	-0.5765	0.2128	0.7448	0.07917	0.0585	0.187	-0.02475	-0.01339	0.04774	0.06349
Bio15	0.7293	0.1828	-0.5179	-0.1488	0.08729	-0.2623	-0.1097	0.1084	0.03742	0.168
Bio16	0.5455	0.7168	0.02076	-0.342	0.1864	-0.1499	-0.0156	-0.06723	-0.04746	-0.06227
Bio17	-0.5181	0.2439	0.7785	0.01714	0.09759	0.1859	0.0226	-0.00648	0.01191	0.04123
Bio18	0.1991	0.9206	-0.0058	-0.1423	0.01139	0.1009	-0.05032	-0.1067	0.1637	0.1315
Bio19	-0.262	-0.186	0.7325	-0.2387	0.221	-0.4001	-0.1035	0.2757	-0.02349	0.01759
Bio8	0.4963	0.6264	-0.09245	0.2694	-0.3176	0.1859	-0.1632	0.2517	0.1893	-0.1343
Bio9	0.6077	-0.5011	0.2893	0.07459	0.1368	-0.2602	0.3385	-0.08056	0.2837	-0.04197
Bio7	-0.7781	0.3552	-0.295	0.2938	0.2929	-0.04885	0.05058	0.02531	0.02489	-0.00496

Table S2. (continuation).Correlation between the Principal Components obtained and the environmental variables values used to select the layers to modeling.

Variáveis	Axis 11	Axis 12	Axis 13	Axis 14	Axis 15	Axis 16	Axis 17	Axis 18	Axis 19	Axis 20
Bio 2	-0.02741	-0.04613	-0.02666	-0.01827	-0.02405	-0.01021	0.007892	0.000867	0.000147	-6.24E-20
Bio6	-0.02303	-0.04983	-0.00062	0.03542	-0.00304	-0.013	0.01773	0.004376	2.01E-05	2.12E-10
Bio4	0.007401	0.04017	0.0328	0.007674	-0.00581	-0.01252	0.02196	0.009165	0.008089	2.41E-19
Bio1	-0.00101	0.007361	0.00875	-0.05417	-0.00881	0.01917	-0.01132	0.01987	0.00023	1.59E-19
Bio3	0.02506	0.1074	0.06068	0.02379	0.02734	0.001325	0.001676	0.000273	2.24E-05	7.46E-20
Altitude	-0.00728	0.01666	0.007099	0.000811	-0.00441	-0.00027	-0.00022	-0.00049	-6.11E-05	-1.70E-21
Bio5	-0.02082	-0.0337	0.001571	0.05698	0.03244	0.009041	-0.0058	0.001426	-0.00023	-9.06E-11
Bio10	-0.0026	0.06343	0.02301	-0.0259	-0.02567	-0.01758	0.01107	-0.01164	-0.00407	-2.40E-19
Bio11	-0.01056	-0.00672	-0.02007	-0.01493	-0.00516	0.004936	-0.01407	-0.01392	0.009153	1.34E-19
Bio12	-0.09394	0.09058	-0.07297	-0.00081	0.01446	-0.01811	-0.00239	0.004267	2.14E-05	2.37E-20
Bio13	0.1283	-0.02355	0.04789	0.008749	-0.01792	-0.02327	-0.02184	0.001808	0.000222	-2.51E-20
Bio14	0.1007	0.02099	-0.02929	0.04794	-0.04241	0.01814	-0.00409	0.00141	-8.33E-05	6.65E-21
Bio15	0.1005	-0.0105	-0.06339	0.009256	0.01361	-0.00377	0.002435	0.001412	-0.00012	-4.13E-20
Bio 16	0.02102	-0.00372	0.01035	-0.0111	-0.00102	0.03941	0.03043	-0.00499	-0.00014	3.70E-20
Bio17	0.1078	-0.06077	0.004274	-0.03999	0.0452	-0.01247	0.009888	-0.00197	0.000107	-3.74E-20
Bio18	-0.1363	-0.0654	0.03407	0.01385	0.000974	0.000829	-0.00794	-0.00089	-6.67E-05	-3.92E-21
Bio19	-0.07246	-0.02335	0.0281	-0.00661	-0.01002	0.001816	-0.00619	-0.00078	-9.56E-05	-1.75E-20
Bio8	0.02971	-0.00434	-0.00553	-0.00755	-0.00209	0.000221	0.000128	-2.33E-05	-7.48E-05	-1.08E-20
Bio9	0.02392	0.006175	-0.00432	-0.00071	0.001354	-0.00011	0.000547	0.000304	-6.78E-05	-5.75E-21
Bio7	0.01548	0.03881	0.00141	-0.01213	0.01851	0.01847	-0.02214	-0.00413	-0.00013	1.94E-10

Table S3. Moran's I value for the selected environmental variables and respective standard deviation and p-values of the Monte Carlo tests to check for spatial autocorrelation.

Environmental variables	Moran's I	Standard Deviation	p value
Bio-1	-0.113	-52.013	1.00
Bio-2	-0.022	-8.668	1.00
Bio-4	-0.209	-88.130	1.00
Bio-5	-0.057	-25.446	1.00
Bio-6	-0.244	-110.101	1.00
Bio-7	-0.090	-42.649	1.00
Bio-11	-0.110	-52.018	1.00
Bio-12	-0.034	-15.621	1.00
Bio-17	-0.029	-12.186	1.00
Bio-18	-0.083	-39.765	1.00
Altitude	-0.041	-18.007	1.00

References used to compile the dataset

- 1 Amin ud Din M, Khan SMN,Bakhsh A, Aleem R,Haque S, Salam A. Study of *Drosophila* association with certain plant species in Islamabad, Pakistan. *DrosophlInf Serv.* 2005;88: 15-16.
- 2
- 3
- 4 Amin ud Din M, MazharK,Haque S,Ahmed M. A preliminary report on *Drosophila* fauna of Islamabad(Capital,Pakistan).*DrosophlInf Serv.* 2005;88: 6-7.
- 5
- 6 Asquith A, Messing RH. Attraction of Hawaiian Ground litter invertebrates to protein hydrolysate bait. *Environ Entomol.*1992;21: 1022-1028.
- 7
- 8 doi:dx.doi.org/10.1093/ee/21.5.1022
- 9 Beardsley JW, Arakaki KT, Uchida, GK, Kumashiro BR. New records for Diptera in Hawaii. *Bishop Mus Occ Pap.*1999; 58: 51-57.
- 10
- 11 Bitner-Mathé BC,Victorino J,Faria FS. *Drosophila suzukii* has been found in tropical Atlantic Rainforest in Southeastern Brazil.*DrosophlInf Serv.* 2014; 97: 136-137.
- 12
- 13 Calabria G, Máca J, Bachli G, Serra L, Pascual M. First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *J appl Entomol.* 2012; 134: 139-147.doi: 10.1111/j.1439-0418.2010.01583.x
- 14
- 15
- 16 Canals J, Balanya J, Mestres F. Drosophilid collection in the Font Gropa site, Barcelona (Spain). *DrosophlInf Serv.* 2013;96: 185-186.
- 17
- 18 Carvajal JI.Genetic diversity of *Drosophila suzukii* in San Diego.*Drosoph Inf Serv.* 2010; 93: 67-68.
- 19
- 20 Castrezana S, Faircloth BC, Gowaty PA.*Drosophila* collection in Los Angeles, California. *DrosophlInf Serv.* 2010; 93: 91-93.
- 21
- 22 Chabert S, Allemand R,Poyet M, Eslin P,Gibert P.Ability of European parasitoids (Hymenoptera) to control a new invasive Asiatic pest,*Drosophila suzukii*. *Biol Control.* 2012; 63: 40-47. doi: dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.05.005
- 23
- 24
- 25 Chung YJ.Collection of Wild *Drosophila* on Quelpart Island, Korea.*Drosoph Info Serv.*1955;29: 111.
- 26
- 27 Chung YJ.Drosophilid Survey of Ten Localities, South Korea.Korean J Zool. 1958;1:1-5.Availablefrom:
- 28
- 29 https://portal.koreascience.or.kr/article/articleresultdetail.jsp?no=HGDMB7_1958_v1n2_1
- 30
- 31 Chung YJ.Drosophilid Survey of two Islands in the South Sea of Korea.J.Korean Cult Res Inst.1960;2:369-383. Available from:
- 32
- 33 <http://share.ewha.ac.kr/content/?p=000000006031>
- 34 Chung YL, Lee KS.Further collection record of drosophilid flies from Korea.*DrosophlInf Serv.*1971;46: 88.
- 35

- 36 Chung YL,Rho BJ.Drosophilid Survey at two Mountains in Kyung-pookprovince.J.
37 Korean Cult Res Inst.1960;2: 385-393.
- 38 Available from: <http://share.ewha.ac.kr/content/?p=000000006032>
- 39 Dalton DT, Walton VM, Shearer PW, Walsh DB, Caprile J, Isaacs R. Laboratory
40 survival of *Drosophila suzukii* under simulated winter conditions of the Pacific
41 Northwest and seasonal field trapping in five primary regions of small and stone fruit
42 production in the United States. Pest Manag Sci.2011;67: 1368-1374.
43 doi:10.1002/ps.2280
- 44 Deprá M,Poppe JL,Schmitz HJ, De Toni DC,Valente VLS.The first records of the
45 invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. J Pest Sci. 2014;
46 87:379-383.doi:10.1007/s10340-014-0591-5.
- 47 Follett PA, Swedman A, Price DK. Postharvest irradiation treatment for quarantine
48 control of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in fresh commodities. J Econ
49 Entomol. 2014;107: 964-969.doi:dx.doi.org/10.1603/EC14006
- 50 Gargani E, Tarchi F, Frosinini R, Mazza G, Simoni S. Notes on *Drosophila suzukii*
51 Matsumura (Diptera, Drosophilidae): Field survey in Tuscany and laboratory
52 evaluation of organic products.Redia J Zool. 2013;96: 85-90.
- 53 Gonzalez G, Mary AL, Goni B. *Drosophila suzukii* (Matsumura) found in
54 Uruguay.Drosophil Inf Serv. 2015;98:103-107.
- 55 Grassi A, Palmieri L, Giongo L. Nuovofitofago per i piccolifrutti in Trentino. Terra
56 Trentina.2009;10: 19-23. Available from: <http://hdl.handle.net/10449/19083>
- 57 Hamby KA, Bolda MP, Sheehan ME, Zalom FG. Seasonal monitoring for *Drosophila*
58 *suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in California commercial raspberries. Environ
59 Ent.2014;43: 1008-1018. doi:10.1603/EN13245
- 60 Hampton E, Koski C, Barsoian O, Faubert H, Cowles RS, Alm SR. Use of Early
61 ripening cultivars to avoid infestation and mass trapping to manage *Drosophila*
62 *suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in *Vaccinium corymbosum* (Ericales: Ericaceae). J
63 econ Entomol.2014;107: 1849-1857. doi:10.1603/EC14232
- 64 Hauser M, Gaimari S, Damus M. *Drosophila suzukii* new to North America. Fly
65 Times.2009;43: 12-15.
- 66 Hirai Y,Goto SG,Yoshida T,Kimura MT.Faunal and Ecological Surveys on Drosophilid
67 Flies in Iriomote-Jima, a Subtropical Island of Japan.Entomol Sci. 2000;3: 273-284.
68 Available from: <http://ci.nii.ac.jp/naid/110003374667/>
- 69 Hoddle M. Spotted wing *Drosophila* or Cherry Vinegar fly.Center for invasive species
70 research.2009.
71 Availablefrom:http://cistr.ucr.edu/spotted_wing_drosophila_cherry_vinegar_fly.html
- 72 Hu K, Carson HL.Interspecific copulation between far distant *Drosophila* species.
73 Drosophil Inf Serv. 1987;65: 75-76.

- 74 Iglesias LE, Price JF, Roubos CR, Renkema JM, Liburd OE, Price JF. Spotted wing
 75 Drosophila new in Florida Berry Culture. University of Florida IFAS Extension. 2009.
 76 Available from:<http://edis.ifas.ufl.edu/pdffiles/IN/IN83900.pdf>
- 77 Kaneshiro KY. *Drosophila (Sophophora) suzukii* (Matsumura). Proc Hawaii Entomol
 78 Soc. 1983;24: 179.
- 79 Kang YS, Chung OK, Lee HY. Studies on the classification and the living conditions of
 80 Drosophilidae in Korea. Korean J Zool. 1959;2: 61-65. Available from:
 81 <http://www.drosophila.jp/jdd/class/070301/07030137.pdf>
- 82 Kang YS, Moon KW. Further notes of drosophilid fauna in the vicinity. *Drosoph Inf*
 83 Serv. 1969;44:62.
- 84 Kang YS Moon KW. Drosophilid Fauna of Six Regions Near the Demilitarized Zone
 85 in Korea. Korean J Zool. 1968;11:65-68.
 86 Available from:http://www.koreascience.or.kr/article/ArticleFullRecord.jsp?cn=HGDMB_7_1968_v11n2_65
- 88 Kawanishi M, Choo J, Nakamura K. Altitudinal and seasonal variations of the family
 89 Drosophilidae (Diptera) on the southern slope of Mt Fuji. Kontyû. 1975;43: 106-116.
- 90 Kikkawa H, Peng FT. *Drosophila* Species of Japan and Adjacent Localities. Jpn J
 91 Zool. 1938;7: 507-552.
- 92 Kim K-W. Drosophilidae of Tol-San Island Korea. *Drosoph Inf Serv.* 1953;38:73.
- 93 Kim SS, Tripodi AD, Johnson DT, Szalanski AL. Molecular diagnostics of *Drosophila*
 94 *suzukii* (Diptera: Drosophilidae) using PCR-RFLP. J econ Entomol. 2014;107: 1292-
 95 1294. doi:[dx.doi.org/10.1603/EC13389](https://doi.org/10.1603/EC13389)
- 96 Kimura MT, Toda MJ. Drosophilid Fauna in Nakagawa Experiment Forest, Hokkaido
 97 University. Res Bull CollexpFor Hokkaido. 1976;33: 449-456.
- 98 Kondo M, Kimura MT. Diversity of Drosophilid flies on Kume-Jima, a subtropical
 99 Island: comparison with diversity on Iriomote-Jima. Entomol Sci. 2008;11: 7-15.
 100 doi:[10.1111/j.1479-8298.2007.00250.x](https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2007.00250.x)
- 101 Kwon OK, Toda MJ. A preliminary Study on the Ecological Structure of Note
 102 Drosophilid Community in the Quelpart Island, Korea, with a Supplementary Note on
 103 the Drosophilid Assemblage on tree Trunks. Nonmunjip Cheju Taehak. 1981;13:31-43.
- 104 Land M. Is there a new pest for Canada on the horizon? 2009. Available from:
 105 <http://www.fruitandveggie.com>
- 106 Landolt PJ, Adams T, Rogg H. Trapping spotted wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii*
 107 (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), with combinations of vinegar and wine, and
 108 acetic acid and ethanol. J appl Entomol. 2011;136: 148-154. doi:[10.1111/j.1439-0418.2011.01646.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2011.01646.x)
- 110 Leblanc L, O'Grady PM, Rubinoff D, Montgomery SL. New immigrant Drosophilidae in
 111 Hawaii, and a checklist of the Established immigrant species. Proc Hawaii Entomol
 112 Soc. 2009;41: 121-127.

- 113 Lee JC, Burrack HJ, Barrates LD, Beers EH, Dreves AJ, Hamby KA.et al. Evaluation
 114 of Monitoring Traps for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in North America.
 115 J econ Ent.2012;105: 1350-1357.
- 116 Lee TJ,Choo JK,Na DO,Kang KR.Studies on Ecological distribution of Drosophilidae
 117 in different localities of Korea.KisulKwahakYon'guso.1975;2:29-44.
- 118 Lee TJ, Kim NW.Drosophilidae collection from South Korea.*DrosophlInf*
 119 Serv.1991;70: 127.
- 120 Lee TJ. A list of Drosophilid fauna in Korea.ChungangUniv Theses Coll.1966;2: 7-20.
 121 Available from: <http://www.drosophila.jp/jdd/class/070301/07030155.pdf>
- 122 Lee TJ. Taxonomy and geographical distribution of Drosophilidae (Diptera) in
 123 Korea.ChungangUniv Theses Coll.1964; 9:425-459.Available from:
 124 <http://www.drosophila.jp/jdd/class/030706/03070608.pdf>
- 125 Lin FJ, Tseng HC, Lee WY. A catalogue of the family Drosophilidae in Taiwan
 126 (Diptera).Quarterly Journal of the Taiwan Museum.1977;30:345-372. Available from:
 127 <http://www.drosophila.jp/jdd/class/030707/03070757.pdf>
- 128 Lin QC, Zhai YF, Zhang AS, Men XY, Zhang XY, Zalom FG, Zhou CG, Yu
 129 Y.Comparative Developmental Times and Laboratory Life Tables for *Drosophila*
 130 *suzukii* and *Drosophila melanogaster*(Diptera: Drosophilidae).Fla
 131 Entomol.2014;97:1434-1442. doi:<http://dx.doi.org/10.1653/024.097.0418>
- 132 Maier CT. First detection and widespread distribution of the spotted wing *Drosophila*,
 133 *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), in Connecticut in 2011.Proc
 134 Entomol Soc Wash.2012;114:329-337. doi:dx.doi.org/10.4289/0013-8797.114.3.329
- 135 Makino S, Momma E, Takada H, Ishihara T. Species of *Drosophila* collected so far in
 136 Hokkaido, Japan (1952), by localities. *DrosophlInf* Serv.1952;26: 109-110.
- 137 Mikasa K. A statistical analysis of seasonal fluctuations of population sizes in
 138 *Drosophila* populations near human habitation at Himeji City. (Abstract). ZoolSci
 139 Tokyo.1990;7: 1179.
- 140 MortelmansJ,Casteels h, Belien T. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): A
 141 pest species new to Belgium. Belg J Zool.2012;142: 143-146.
- 142 Nicoladeli AT,Nunes HR,Ramirez MF, Cavalcante CJ,Carvalho-Pinto CJ,De Toni
 143 DC.First register of *Drosophila carcinophila* at South America, Brazil. *DrosophlInf*
 144 Serv.2014;97:110-115.
- 145 O'Grady PM, Beardsley JW, Perreira WD.New records for introduced Drosophilidae
 146 (Diptera) in Hawaii. Bishop Mus Occ Pap.2002;68: 34-35.
- 147 Okada T. New distribution records of the drosophilids in the Oriental Region. (In
 148 Japonese).Makunagi.1976;8: 1-16.
- 149 Available from: <http://www.drosophila.jp/jdd/class/030705/03070558.pdf> Paik YK,
 150 Kim KW. Local Key to species of drosophilidae collected so far in South
 151 Korea.*DrosophlInf* Serv.1957;31:153-154.

- 152 Paula MA, Lopes PHS,Tidon R.First Record of *Drosophila suzukii* in the Brazilian
153 Savanna. *Drosophil Inf Serv.*2014;97: 113-115.
- 154 Roque F, Mencarini L,Tidon R.Revised list of drosophilid species recorded in the
155 Brazilian Savanna.*Drosophil Inf Serv.*2015;98:70-74.
- 156 Sidorenko VS.New and unrecorded species of Drosophilidae from Soviet Far
157 East(Diptera, Brachycera).*Spixiana.*1992;15: 93-95.
- 158 Sidorenko VS.Tribe Drosophilini of the Asian part of the USSR (Diptera,
159 Drosophilidae).*Entomofauna.*1993;14: 253-267.Available
160 from:<http://www.drosophila.jp/jdd/class/030711/03071115.pdf>
- 161 Stewart TJ, Wang XG, Molinar A, Daane K. Factors limiting Peach as a potential
162 Host for *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae).*J econ Ent.*2014;107: 1771-
163 1779. doi:<http://dx.doi.org/10.1603/EC14197>
- 164 Suss L, Costanzi M. Presence of *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931)
165 (DipteraDrosophilidae) in Liguria (Italy). *J Entomol Acar Res.* 2010;42: 185-188.
166 doi:dx.doi.org/10.4081/jear.2010.185
- 167 Takada H,Lee TJ. A preliminary Survey of the Drosophilidae from Kongju and its
168 Adjacent Localities,South Korea. *AnnotZoolJpn.*1958; 31: 113-116.
- 169 Tiffany LA, Mc Robert SP. Population survey of *Drosophila* species in the
170 Philadelphia area, Pennsylvania, U.S.A. *Drosoph Inf Serv.* 2013;96: 179-180.
- 171 Tochen S, Dalton DT, Wiman N, Hann C, Shearer PW, Walton VM. Temperature-
172 related development and population parameters for *Drosophila suzukii* (Diptera:
173 Drosophilidae) on Cherry and Blueberry. *Environ Entomol.* 2014;43: 501-510,
174 doi:[10.1603/EN13200](http://dx.doi.org/10.1603/EN13200)
- 175 Toda MJ. Drosophilidae (Diptera) in Myanmar (Burma) VII.The *Drosophila*
176 *melanogaster* species-group, excepting the *D. montium* species subgroup. *Orient*
177 *Insects.*1991;25: 69-94. doi:[10.1080/00305316.1991.10432216](http://dx.doi.org/10.1080/00305316.1991.10432216).
- 178 Toda MJ. Influence of Forest Felling upon Drosophilid Fauna at Several Localities in
179 Hokkaido.*Res Bull Coll Exp For Hokkaido.*1973;30:389-410.
- 180 Availablefrom:http://eprints.lib.hokudai.ac.jp/dspace/bitstream/2115/20928/1/30%282%29_P389-410.pdf Vatte, GS. Bilan de reseaux de piegeage *Drosophila suzukii*. *Bull*
181 *de Santedu Veg.* 2011; 1:1-5.
- 182
- 183 Vilela CR, Mori L. The invasive spotted-wing *Drosophila*(Diptera, Drosophilidae) has
184 been found in the city of São Paulo (Brazil). *Rev Bras Entomol.* 2014;58: 371-375.
185 doi:dx.doi.org/10.1590/S0085-56262014000400004.
- 186 Wakahama,K-I.Further note on the geographical distribution of the Drosophilidae in
187 San-in Region.*Bull Shimane Univ (Natural SCI.).*1962;11: 41-46. Available
188 from:<http://www.lib.shimane-u.ac.jp/kiyo/b012/011/b004.pdf>
- 189 Walsh D. Spotted wing *Drosophila* could pose threat for Washington fruit
190 growers.Washington State University. 2009.

- 191 Available from: <http://ipm.wsu.edu/small/pdf/SWDrelease11-6-09>.
- 192 Watada M, Morinaga K, Ochi O. Predominance of two colonizing species of
193 *Drosophila* in Ehime Prefecture, Japan. *Drosoph Inf Serv.* 2000;83: 93-100.
- 194 Watanabe TK, Kawanishi M. Geographical Distribution of *Drosophila simulans* in
195 Japan. *Zool Mag Tokyo.* 1978;87: 109-116.
- 196 Withers P, Allemand R. Les Drosophiles de la region Rhone-Alpes(Diptera,
197 Drosophilidae). *Bull Socentomol Fr.* 2012; 117: 473-482.
- 198 Yamamoto AH. Niche differentiation of drosophilid in Oiso,Japan. *Mem Konan*
199 *Univ.* 1992; 39: 287-299.
- 200 Yang Y, Zhang YP, Qian YH, Zeng QT. Phylogenetic relationships of *Drosophila*
201 *melanogaster* species group deduced from spacer regions of histone gene H2A-H2B.
202 *Mol Phylogenet Evol.* 2004; 30: 336-343.

**ARTIGO 2- Mudança de nicho ecológico de *Drosophila suzukii* (Diptera:
Drosophilidae) e associação com sua expansão mundial**

Artigo a ser submetido Revista *Scientific Reports*

(Versão em Português)

1 Mudança de nicho ecológico de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) e
2 associação com sua expansão mundial

3

4 Luana Amaral dos Santos ^{1*}, Marco Silva Gottschalk ^{2,3+}, Monica Laner Blauth ³⁺, Flávio
5 Roberto Mello Garcia ^{1,2,3,4+}

6 ¹ Pós-Graduação em Entomologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal de
7 Pelotas.Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética (DEZG) 354, CEP: 96010-900, Capão do
8 Leão, RS, Brasil. e-mail:luanasantos129@hotmail.com

9

10 ² Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de
11 Pelotas. Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética (DEZG), 354,
12 CEP:96010-900,Capão do Leão, RS, Brasil. e-mail:gotts007@yahoo.com

13

14

15 ³ Universidade Federal de Pelotas. Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia,
16 Zoologia e Genética (DEZG) 354, CEP:96010-900, Capão do Leão, RS, Brasil. e-mail:
17 blauth.monica@gmail.com

18

19

20 ⁴ Pós-Graduação em Fitossanidade, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade
21 Federal de Pelotas. Instituto de Biologia, Departamento de Ecologia, Zoologia e Genética (DEZG),
22 354, CEP: 96010-900, Capão do Leão, RS, Brasil. e-mail:flaviormg@hotmail.com

23

24

25 * Correspondência para: luanasantos129@hotmail.com

26 **Resumo**

27 Quando estudado a evolução de nicho de Drosophilidae, as espécies tendem ao
28 conservadorismo de nicho (NC), porém há evidências de mudanças de nicho em
29 *Zaprionus indianus*, uma espécie invasora. Assim como *Z. indianus*, recentemente
30 introduzida no Brasil, *Drosophila suzukii*, originária do sudoeste asiático está em rápida
31 expansão mundial. Assim, o objetivo deste estudo é verificar se há evidências de
32 evolução de nicho durante o processo invasivo de *D. suzukii* comparando os dados de
33 registro da espécie em sua área nativa, por meio da Modelagem de Distribuição (DM). As
34 coordenadas geográficas dos registros foram obtidas na base de dados *Taxodros*, artigos
35 originais, Google Maps, e revisão bibliográfica. Obtiveram-se 184 pontos na área nativa e
36 deles foram extraídos os valores de 28 variáveis bioclimáticas do Worldclim. Foram
37 utilizados os algoritmos MaxEnt e GARP para a realização da DM onde observamos as
38 taxas de sensibilidade do nicho projetado quando comparado aos registros de ocorrência
39 de *D. suzukii* fora de sua área de origem, verificando quais as regiões de expansão
40 refletem mudança das características do nicho abiótico. Realizou-se ainda uma Análise de
41 Componentes Principais (PCA) das variáveis climáticas dos pontos de registro de cada
42 continente visando comparar seus valores nos diferentes continentes colonizados. Os
43 valores médios da AUC dos modelos foi de 0,96 para o MaxEnt e 0,91 no GARP, ambos
44 com ótimo desempenho. *Drosophila suzukii* expandiu sua distribuição em ambientes
45 similares ao da Ásia (temperado quente e temperado frio), com climas Cfa e Dfa, e
46 também em regiões tropicais, com clima Af e Aw. A PCA indica que os ambientes de
47 ocorrência de *D. suzukii* nas áreas invadidas, particularmente na Ásia não-nativa, Hawaii
48 e América do Sul, diferem-se grandemente daquele observado na Ásia nativa, com
49 evidências de mudança de nicho.

50 Palavras- chave: Conservadorismo de nicho, evolução de nicho, espécie invasora,
51 invasão biológica, nicho ecológico.

52 **Abstract**

53 When studied the niche evolution of Drosophilidae, most of the taxa tend to niche
54 conservatism (NC), but there is evidence of niche changes in *Zaprionus indianus*, an
55 invasive species. As recently as *Z. indianus*, recently introduced *Drosophila suzukii*, a
56 South-East Asian species that is rapidly expanding worldwide. Thus the objective of this
57 study is to verify if there is evidence of NC during the invasive process of *D. suzukii*
58 comparing the data of the species registration in its native area, through the Modeling of
59 Distribution (DM) and projected worldwide. We obtained the geographic coordinates of the
60 registers on the TaxoDros database, in the original articles, Google Maps, and literature
61 review. Were obtained 184 points in the native area and extracted the values of 28
62 environmental variables available in Worldclim. There were 184 points in the native area
63 and extracted the values of 28 environmental variables from Worldclim. The MaxEnt and
64 GARP algorithms were used to perform the DM where we observed the correctness rates
65 of the projected niche when compared to the records of *D. suzukii* occurrence outside its
66 area of origin, verifying which regions of expansion with a change of characteristics of the
67 niche abiotic. We used this data on the DM algorithms of MaxEnt and GARP, and
68 analyzed the success rate and expansion of the projected niche. We made a Principal
69 Component Analysis (PCA) of the climatic variables from the register point of each
70 continent. The average values of the AUC of the models were 0,96 to MaxEnt and 0,91 to
71 GARP, indicating a great performance. *Drosophila suzukii* expanded its distribution in
72 Asia-like environments (temperate hot and temperate cold), with Cfa and Dfa climates, and
73 also in tropical regions with Af and Aw climates. PCA indicates that environments of *D.*
74 *suzukii* occurrence in the invaded areas, particularly in non-native Asia, Hawaii and South
75 America, differ greatly from that observed in native Asia, with evidence of niche change.

76 Key Words: Niche conservatism, niche evolution, invasive species, biological invasion,
77 ecological niche.

78 **Introdução**

79 *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) é originária do Sudeste
80 Asiático e foi descrita em 1931, pela primeira vez, no Japão ¹. Na década de 1980, *D.*
81 *suzukii* invadiu com sucesso o Hawaii ², mas sua expansão em nível mundial, com
82 registros de sua ocorrência na América do Norte e Europa, ocorreu a partir de 2008 ^{1,3,4}, e
83 na América do Sul a partir de 2013 ⁵. A espécie é considerada uma praga na maior parte
84 do mundo porque as fêmeas são capazes de perfurar a pele fina de frutos e utilizá-los
85 como substrato para oviposição e desenvolvimento das larvas, sendo responsáveis por
86 danos econômicos à fruticultura ⁶.

87 Estudos têm sugerido que as espécies tendem a ser conservadoras quanto ao seu
88 nicho ecológico, ou seja, retêm traços ecológicos do seu nicho fundamental ao longo do
89 tempo ^{7,8}. Segundo Harvey e Pagel ⁹, espécies aparentadas tendem a ser similares entre
90 si, e essas semelhanças podem ser encontradas em características morfológicas,
91 fisiológicas ou de nicho ecológico ¹⁰, esses padrões podem surgir por meio de restrições
92 evolutivas dessas espécies devido à ação de uma seleção estabilizadora, altas taxas de
93 fluxo de genes ou restrições genéticas associadas à pleiotropia ou ausência de variação
94 genética, levando ao conservadorismo do seu nicho ^{10,7}.

95 O conservadorismo de nicho pode ser avaliado através da medição do sinal
96 filogenético presente em traços de nicho de espécies ¹¹. No entanto, Losos ¹⁰ alega que a
97 simples detecção de sinal filogenético em dados ecológicos por meio de métodos
98 comparativos não significa necessariamente que ocorre o conservadorismo de nicho. De
99 acordo com Munkemuller et al. ¹² o modo de evolução dos nichos pode ser avaliado
100 utilizando modelos macroevolutivos e métodos comparativos filogenéticos para testar
101 corretamente a hipótese relativa ao conservadorismo de nicho. Um dos modelos mais
102 simples é o de evolução neutra, o movimento browniano (BM) Felsenstein (1985), a
103 evolução ocorre por um processo aleatório de deriva genética, no qual a variância em
104 uma dada característica ocorre com uma taxa constante e não é direcional ^{13,14}. No
105 entanto o modelo Ornstein-Uhlenbeck- (O-U) (Felsenstein,1988), considera a pressão
106 seletiva sofrida por uma espécie, ou seja, as mudanças evolutivas produzidas pela deriva

107 são contrabalanceadas por uma força de restrição, reduzindo assim o nível de inércia
108 filogenética¹³.

109 O conservadorismo do nicho permite prever a distribuição potenciais de espécies
110 invasoras, estudos, realizados por Broennimann et al.¹⁵ em *Centaurea maculosa* e
111 Fitzpatrick et al.¹⁶, com *Solenopsis invicta* sugerem uma rápida mudança de
112 características de nicho climático associadas ao processo de invasão.

113 Análises filogenéticas em *Drosophila* sugerem que este grupo de organismos
114 apresenta uma resposta conservadora a mudanças do clima¹⁷. No entanto estudos
115 realizado por Mata et al.¹⁸ sugerem mudança de nicho em *Zaprionus indianus* em áreas
116 invadidas dos continentes americanos e asiático, quando comparados com a África
117 (região de origem da espécie).

118 De acordo com Wiens et al.⁸, a modelagem de nicho com inferências sobre a
119 história demográfica e a filogeografia das espécies fornecem uma forma de estudar a
120 distribuição e a evolução do nicho das espécies. Este método utiliza registros
121 georreferenciados de presença ou presença/ausência de indivíduos e variáveis
122 ambientais, como as bioclimáticas, em uma abordagem correlativa, para a construção de
123 um mapa de adequabilidade ambiental, indicando áreas onde as espécies podem
124 sobreviver^{19,20}. E que, quando comparado a distribuição real da espécie, obtêm-se
125 indícios de conservadorismo ou evolução de nicho.

126 Nesse contexto, o principal objetivo do estudo foi testar se ocorreu a evolução de
127 nicho em *D.suzukii*, onde a espécie expandiu para regiões climaticamente semelhantes à
128 de sua área nativa ou os limites espaciais foram expandidos para além das áreas preditas
129 como similares ao do seu nicho original, durante o seu processo invasivo.

130 Resultados

131 Os modelos de nicho ecológico de *D. suzukii* gerados pelos algoritmos GARP e
132 MaxEnt obtiveram bons desempenhos, com valores médios de AUC para as 1000 réplicas
133 de 0,91 e 0,96, respectivamente. As extrações para todo o globo foram similares para
134 os dois algoritmos. Entretanto, o algoritmo GARP foi mais restritivo do que o do algoritmo
135 MaxEnt (Fig. 1).

136 Em relação à projeção do nicho de *D.suzukii* nos diferentes continentes, verificou-
137 se, uma alta taxa de sensibilidade na área nativa da Ásia (Tabela 1) – região utilizada
138 para gerar o modelo de nicho. No Hawaii, áreas não-nativas da Ásia e Europa foram
139 obtidas baixas taxas de sensibilidade (abaixo de 25%). Na América do Norte e América do
140 Sul, as taxas de sensibilidade foram similares, com valores intermediários
141 (aproximadamente 60%). Os pontos de ocorrência nas áreas invadidas por *D.suzukii* se
142 localizaram, em grande parte, fora das projeções dos modelos de nicho de ambos
143 algoritmos (Fig.1).

144 A PCA indica que os ambientes colonizados por *D. suzukii* nas áreas invadidas
145 diferem daqueles colonizados dentro de sua área nativa no Sudeste Asiático (Fig. 2). O
146 primeiro eixo (PC1) está associado principalmente à temperatura média do trimestre mais
147 frio (BIO11), temperatura média anual (BIO1), pressão de vapor média e mínima, radiação
148 solar média e mínima, temperatura mínima do mês mais frio (BIO6), sazonalidade da
149 temperatura (BIO4), e explica 38,73% da variabilidade dos dados. Já, o segundo eixo
150 (PC2) está associado principalmente a precipitação do trimestre mais quente (BIO18),
151 pressão de vapor máxima e radiação solar máxima, e explicou 19,00% da variação dos
152 dados. A PC2 auxilia na discriminação entre os pontos nativos e não-nativos de forma
153 mais efetiva e observamos uma grande sobreposição entre os pontos das áreas
154 invadidas. Alguns pontos da América do Norte se sobrepunderam com os pontos da Ásia
155 nativa, evidenciando grande similaridade entre estes ambientes quanto às variáveis
156 analisadas. No entanto, os pontos de ocorrência no Hawaii, Ásia não-nativa e América do
157 Sul foram mais distintos que os da Ásia nativa.

158 **Discussão**

159 Esses resultados podem sugerir que ocorreram mudanças no nicho ecológico de
160 *D.suzukii* durante o seu processo de expansão de sua distribuição geográfica invasão nas
161 áreas introduzidas. Estimando os parâmetros do nicho abiótico de *D. suzukii*, constata-se
162 que ela se encontra distribuída em sua área nativa no Sudeste asiático principalmente em
163 áreas com climas Cfa, mas também em algumas áreas com clima Cwa, Dfa, Dfb, Dwa e
164 Dwb, segundo a classificação de Köppen-Geiger ²¹. Assim, a espécie está associada ao
165 clima temperado quente e, em menor escala, ao clima temperado frio com verões e
166 invernos bem definidos, além de áreas com precipitação uniforme ao longo do ano ou

167 com verão úmido¹¹. A projeção do nicho de *D. suzukii* em áreas não-nativas engloba
168 climas similares e, em menor escala, áreas com o clima tropical (principalmente Af e Aw,
169 segundo a classificação de Köppen-Geiger), com chuvas no verão ou fortes precipitações
170 ao longo do ano ²¹. A capacidade de *D. suzukii* sobreviver e reproduzir em uma ampla
171 gama de condições climáticas é, obviamente, um fator relevante para a espécie. Alguns
172 estudos sobre os parâmetros biológicos da espécie indicam que as temperaturas
173 limitantes para a reprodução de *D. suzukii* são compatíveis com as regiões de distribuição
174 e parâmetros do nicho nativo estimado. Tochen *et al.* ²² observou que as temperaturas
175 ótimas para o desenvolvimento da espécie estão entre 20 e 25°C. Ainda, Sakai *et al.* ²³
176 observou que a oviposição ocorre entre temperaturas de 10 a 12°C e o macho é viável
177 reprodutivamente até 30°C. Ainda, em temperaturas superiores à 33°C ocorre grande
178 mortalidade dos indivíduos ²⁴.

179 As áreas invadidas que apresentam climas compatíveis com o nicho nativo estimado
180 para ambos modelos foram na América do Norte, a extensão ao Leste dos Estados
181 Unidos, e na América do Sul, a região ao Sul do Brasil. Nos demais registros de
182 ocorrência foram constatadas taxas elevadas de omissões dos modelos de nicho e,
183 provavelmente, representam áreas de expansão do nicho de *D. suzukii*.

184 No continente Europeu, os modelos não preveem áreas de adequabilidade próximas
185 ao Mediterrâneo, prevendo sua distribuição somente ao Centro ou Norte do continente.
186 Segundo Hauser *et al.* ²⁵, as áreas próximas ao Mar Mediterrâneo possuem clima seco,
187 não favorável para o estabelecimento de *D. suzukii*. Segundo Calabria *et al.* ²⁶, a sua
188 distribuição nestas regiões ocorre devido às elevadas altitudes, o que proporciona
189 temperaturas amenas e grande umidade ao longo do ano. Entretanto, ela vem ocorrendo
190 na costa mediterrânia da Espanha, França e Itália ²⁶, onde os climas predominantes são
191 Csa e Csb¹¹, que possuem temperatura similar ao encontrado na área nativa da espécie,
192 mas com precipitação concentrada nos meses mais frios ao invés dos meses mais
193 quentes ou ao longo de todo o ano. Apesar de Tochen *et al.* ²⁷ e Walsh *et al.* ²⁸ apontarem
194 que a dessecação é um fator determinante na distribuição de *D. suzukii*, na Europa ela
195 vem conseguindo se estabelecer em ambientes com diferentes regimes hídricos. De
196 acordo com Cini *et al.*³, a espécie deve se estabelecer em todo o continente, uma vez que
197 ela parece apresentar capacidade de colonizar todos os tipos climáticos do continente em
198 função de uma expansão no seu nicho climático.

199 Na América do Norte, os modelos indicam a expansão do nicho da espécie em
200 áreas de clima Csa e Csb²¹ na Costa do Pacífico dos Estados Unidos. Segundo Calabria
201 et al.,²⁶ *D.suzukii* expandiu sua distribuição nesta região em altitudes elevadas,
202 temperaturas amenas e áreas úmidas, sendo estas condições apontadas como favoráveis
203 para a espécie. Dalton et al.²⁹ previram que esta espécie provavelmente não sobreviveria
204 aos regimes climáticos nessas regiões, que variam desde temperaturas amenas durante
205 todo o ano, em áreas marítimas, até períodos mais severos de frio prolongado no inverno,
206 em áreas interiores. Entretanto, a espécie tem sido coletada frequentemente nestas áreas
207 4.

208 Na América do Sul, os registros principalmente demonstram áreas de expansão de
209 nicho nem condições climáticas diferenciadas da área nativa de *D.suzukii*, onde constata-
210 se ocorrências em áreas com clima semi-árido seco e frio (BSk) na Argentina³¹
211 temperado quente e com chuvas de inverno (Csb) no Chile³² e tropical com períodos
212 secos e chuvosos bem definidos (Aw) na região central do Brasil²¹. Segundo Benito et al.
213 ³³, os estados da região sul e sudeste do Brasil, incluindo São Paulo³⁴ e Minas Gerais³⁵,
214 apresentam condições favoráveis para o estabelecimento da espécie. Entretanto, todas
215 as outras regiões mencionadas anteriormente não se encontram englobadas na projeção
216 do modelo de distribuição de Benito et al.³³, que utilizou dados fisiológicos de *D. suzukii*
217 para realizar suas estimativas de distribuição. Isto novamente evidencia a capacidade de
218 *D. suzukii* colonizar zonas climáticas diferenciadas à de sua área nativa, tanto ao Norte
219 como ao Sul da América do Sul. É interessante constatar que Bubliy et al.³⁶ evidenciam
220 em *D. melanogaster* uma forte interação na resistência ao calor e condições de estresse
221 hídrico – em condições de dessecação a resistência ao calor é mais facilmente
222 desenvolvida. Tal mecanismos pode também existir em *D. suzukii* e proporcionar a
223 colonização de áreas mais quentes e secas, como é o caso das regiões centrais do Brasil.

224 Numa perspectiva geográfica mais ampla, a expansão global de *D. suzukii* em
225 regiões com condições climáticas que vão de temperado quente à frio é provável de
226 ocorrer²⁸, sendo previstos pelos modelos a projeção do seu nicho nos continentes da
227 África e Oceania, continentes onde o registro da espécie ainda não ocorreu. Porém, em
228 nossos modelos, as regiões previstas não foram congruentes. A despeito deste fato,
229 (Santos et al. no prelo) destacam amplas regiões do sudeste da África e toda região leste

230 da Austrália e a Nova Zelândia como susceptíveis a invasões de *D. suzukii*, quando
231 modelada sua distribuição mundialmente.

232 Outro fator importante é que as condições climáticas das áreas invadidas nos
233 diferentes continentes se assemelham mais entre si do que com as condições na área
234 nativa. A importância do regime hídrico para *D. suzukii* foi constatada também nos
235 estudos de (Santos *et al.* no prelo), onde foi aferido que a precipitação anual nas áreas de
236 ocorrência é importante para a predição da presença da espécie em nível mundial.
237 Entretanto, não foi constatado pelos autores a influência dos diferentes regimes hídricos
238 onde, aparentemente, um dos principais limitantes seria a ausência de chuva por períodos
239 muito prolongados, independentemente da época onde as chuvas se concentram.

240 A tolerância térmica é outro fator limitante para espécies de *Drosophila*, onde a
241 temperatura, variando em gradientes longitudinais, por exemplo, é determinante para
242 invasão de espécies em novos ambientes²⁹. Estes últimos autores apontam que os
243 drosofílideos de diferentes espécies que compartilham limites de distribuição ao norte do
244 Japão apresentam maior tolerância ao frio em comparação com as espécies dos limites
245 mais ao sul. Neste sentido, é possível que *D. suzukii* entre em diapausa para superar
246 suas deficiências de tolerância ao frio^{29,37,38}. Porém, acredita-se que este processo tende
247 a se desenvolver através de migração para áreas elevadas e por meio gradual de
248 aclimatização, o qual pode prolongar a sobrevivência dos indivíduos, e tem sido proposto
249 para explicar sua capacidade de suportar condições climáticas extremas^{29,39}. Um caso de
250 tolerância ao frio foi constatado por Bubliy *et al.*³⁶ em *D. melanogaster* onde os adultos
251 aclimatados a longo prazo à 11°C são resistentes ao frio e sobrevivem à uma temperatura
252 de 0°C, mantendo suas populações em diferentes regiões geográficas.

253 A plasticidade fenotípica permite que populações de espécies respondam a
254 mudanças dos ambientes em escalas de tempo muito curtas. Frequentemente os insetos
255 apresentam traços morfológicos sazonais adequados às condições ambientais, o que lhes
256 possibilita se estabelecer em diferentes locais^{30,31}. Por exemplo, segundo Austin e
257 Moehring⁴⁰, *D. simulans* exibe plasticidade fenotípica para responder de forma otimizada
258 em uma ampla gama de condições ambientes diferentes. Jakobs *et al.*³⁰ sugerem que *D.*
259 *suzukii* tem níveis relativamente baixos de tolerância ao frio. Stephens *et al.*⁴¹ verificou
260 que *D. suzukii*, quando mantida em condições de simulação de inverno, aumenta sua

longevidade quando brevemente exposto a temperaturas abaixo de zero. Entretanto, os autores não investigaram as taxas de sobrevivência em período prolongado de baixa temperatura. No entanto, Shearer *et al.*⁴² mencionam que a plasticidade fenotípica de *D. suzukii*, bem como o desenvolvimento de tolerância ao frio, podem explicar a sua presença em locais de baixa temperaturas. Além disso, os autores observaram que, sob condições de dias curtos e temperatura de 10°C, a espécie tende a apresentar "morfologia de inverno" caracterizada por pigmento mais escuro e maior comprimento das asas do que a "morfologia de verão" (quando exposta a dias mais longos e temperatura de 25°C), sendo relatada sua sobrevivência durante vários meses à 1°C. Além disso, o processo de diapausa na fase adulta possibilita a sobrevivência da espécie com sucesso em longos períodos de frios. Dalton *et al.*²⁹ constataram a capacidade de diapausa da espécie *D. suzukii* e sua sobrevivência à 10°C por longos períodos e mortalidade em temperaturas inferiores.

O nicho das espécies pode evoluir como resposta a mudanças adaptativas. Gilchrist *et al.*⁴³ observou a rápida adaptação de *D. suboscure* e resposta morfológica à latitude após sua introdução na América do Norte e Europa³⁴.

Assim como o relatado para *Zaprionus indianus*¹⁸, mudanças de nicho podem ocorrer por meio de respostas adaptativas às novas condições ambientais nas áreas invadidas e essas mudanças podem ser conduzidas pela seleção natural para a tolerância climática e capacidade de sobreviver em diferentes condições climáticas¹⁸. Não apenas espécies invasoras, como *D. suzukii* e *Z. indianus*, a mudança de nicho foi sugerido para outras espécies de *Drosophila*, indicando que elas têm capacidade de adaptação a diferentes ambientes. Sillero *et al.*⁴⁴ estudando *D. americana* observam que o modelo de distribuição prediz uma drástica redução na área adequada para a distribuição da espécie durante o último máximo glacial (LGM), podendo indicar que preferência de nicho evolui com a mudança ambiental e, portanto, não há evidência para apoiar o conservadorismo nicho nesta espécie.

Além disso, Robe *et al.*⁴⁵ evidenciam que a evolução do nicho contribuiu para a diversificação na radiação de *D. tripunctata* durante o processo de especiação, fato este que pode ter permitido sua dispersão na Região Neotropical. No entanto, Machado *et al.*⁴⁶ mostraram vários casos de sobreposição de nichos entre membros neotropicais do subgênero *Drosophila*, tanto em fatores bióticos quanto abióticos.

293 Apesar de não determinarmos as razões que aumentaram a capacidade dispersiva
294 de *D. suzukii*, sugerimos que a espécie está ocupando nichos diferentes do nicho que
295 ocupava em seus habitats originais, sendo capaz de sobreviver e reproduzir em
296 ambientes com condições climáticas diferentes ao seu nicho nativo, principalmente sendo
297 capaz de colonizar regiões com regimes hídricos bastante diferenciados.

298 **Material e Métodos**

299 **Obtenção de registros de ocorrência de *D. suzukii***

300 O conjunto de dados da distribuição da espécie foi obtido através da base de
301 dados *online* TaxoDros v.1.04, database 2016/7⁴⁷ e, posteriormente, complementada por
302 extensa revisão bibliográfica. Suas localidades de ocorrência e coordenadas geográficas
303 passaram por uma verificação e validação, com a consulta das fontes bibliográficas
304 originais e das coordenadas geográficas no aplicativo *online* Google Maps
305 (www.google.com/maps), evitando inserção de coordenadas geográficas duvidosas e/ou
306 com localidades incertas. Todas as coordenadas geográficas foram verificadas quanto ao
307 seu posicionamento nos arquivos *raster* das variáveis ambientais utilizadas nas análises
308 com o auxílio do programa QGIS 2.10.1 (http://www.qgis.org/pt_BR/site).

309 **Escolha das variáveis ambientais utilizadas nos modelos de distribuição
310 geográfica**

311 Para testarmos se ocorreu conservadorismo de nicho durante o processo de
312 invasão da espécie optamos por utilizar 28 variáveis ambientais. Dezenove delas são
313 variáveis bioclimáticas disponíveis no banco de dados *online* WorldClim Global
314 Climate(<http://www.worldclim.org/>):temperatura média anual (BIO1), média da amplitude
315 térmica diária (BIO2), isothermalidade (BIO3), sazonalidade da temperatura (BIO4),
316 temperatura máxima do mês mais quente (BIO5), temperatura mínima do mês mais frio
317 (BIO6), amplitude térmica anual (BIO7), temperatura média do trimestre mais úmido
318 (BIO8), temperatura média do trimestre mais seco (BIO9), temperatura média do trimestre
319 mais quente (BIO10), temperatura média do trimestre mais frio (BIO11), precipitação
320 anual (BIO12), precipitação do mês úmido (BIO13), precipitação do mês mais
321 seco(BIO14), sazonalidade da precipitação (BIO15), precipitação do trimestre mais úmido
322 (BIO16), precipitação do trimestre mais seco (BIO17), precipitação do trimestre mais

323 quente (BIO18) e precipitação do trimestre mais frio (BIO19). Nove variáveis foram
 324 obtidas através dos dados disponibilizados sobre radiação solar, velocidade dos ventos e
 325 pressão de vapor: média anual da radiação solar ($\text{kJ.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$), radiação solar máxima
 326 (média da radiação solar no mês de maior valor, em $\text{kJ.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$), radiação solar mínima
 327 (média da radiação solar no mês de menor valor, em $\text{kJ.m}^{-2}.\text{dia}^{-1}$), média anual da
 328 velocidade dos ventos (m.s^{-1}), velocidade dos ventos máxima (média da velocidade dos
 329 ventos no mês de maior valor, em m.s^{-1}), velocidade dos ventos mínima (média da
 330 velocidade dos ventos no mês de menor valor, em m.s^{-1}), média anual da pressão de
 331 vapor (kPa), pressão de vapor máxima (média da pressão de vapor no mês de maior
 332 valor, em kPa) e pressão de vapor mínima (média da pressão de vapor no mês de menor
 333 valor, em kPa). Os arquivos *raster* com as médias mensais das temperaturas média,
 334 máxima e mínima, precipitação, radiação solar, velocidade dos ventos e pressão de vapor
 335 foram obtidas na página do banco de dados WorldClim Global ClimateDatabase v.2.0
 336 (<http://www.worldclim.org/>), que inclui as médias mensais dos anos de 1970 a 2000. Os
 337 arquivos *raster* com a projeção das variáveis utilizadas foram calculadas com o pacote
 338 *dismo* v.1.1-4⁴⁸, do programa R (The R Project for Statistical computing).

339 **Modelagem de nicho ecológico de *D. suzukii* e avaliação de desempenho dos**
 340 **modelos**

341 *Drosophila suzukii*, originária do sudeste Asiático, foi registrada em países como
 342 Japão, a Coréia do Norte e a Coréia do Sul e o Leste da China^{3,26}. Atualmente apresenta-
 343 se distribuída em vários países, dos quais obtivemos 377 pontos sendo que 184 pontos
 344 se localizam na área nativa da Ásia. Para eliminarmos pontos de ocorrências redundantes
 345 do banco de dados, consideramos apenas um ponto de ocorrência por pixel de *raster*
 346 eliminando os restantes. Após, iniciamos o processo da modelagem de nicho ecológico da
 347 espécie, para o qual foram utilizados o algoritmo de máxima entropia (*Maximum entropy*
 348 *modeling-MaxEnt*), utilizando o aplicativo MaxEnt v.3.3.3k disponível no site:
 349 (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/>), e o algoritmo genético para a produção
 350 de conjunto de regras (*Genetic Algorithm for Rule-set Production-GARP*), utilizando o
 351 aplicativo Open Modeller v.1.5.0 (disponível no site <http://openmodeller.sourceforge.net/>).

352 De acordo com Phillips *et al.*⁴⁹, ambos algoritmos utilizam somente dados de
 353 presença, realizando previsões ou inferências e produzem mapas da probabilidade de

354 ocorrência das espécies, sendo que ambos têm um bom desempenho e acurácia com
355 poucos dados.

356 Para a geração dos modelos, todas as camadas foram recortadas para latitude +17
357 a +48 e longitude +100 a +150 (Sistema UTM). O desempenho preditivo dos mesmos foi
358 avaliado por meio da reconstrução de 1000 réplicas de inicialização e, em cada uma, 50%
359 dos registros foram retidos aleatoriamente como teste. A resolução da projeção foi de 10
360 minutos de arco.

361 A avaliação dos modelos se baseou na Curva característica do operador receptor
362 (*receiver operating characteristic*-ROC) e área sob a curva (área *under the curve*- AUC)
363 que varia de 0 a 1, medindo a capacidade de um modelo discriminar entre a omissão de
364 áreas com registros e a sobrevisão de áreas ausentes⁵⁰. Após a geração dos modelos
365 na área nativa, foi realizada a projeção dos mesmos em todo o globo com as mesmas
366 variáveis utilizadas nas modelagens. Como limiar para definição de áreas de possível
367 ocorrência de *D. suzukii* foi utilizado os valores mínimos de presença de treino (*Minimum*
368 *Training Presence* – MTP).

369 **370 Comparação da projeção mundial do nicho de *D. suzukii* e seus registros
atuais de ocorrência**

371 Para a comparação entre os modelos preditivos do nicho nativo de *D. suzukii* e as
372 localidades de ocorrência ao longo de todo o globo, foi feita a contagem dos pontos de
373 ocorrência localizados dentro da área prevista, para cada modelo gerado após aplicação
374 dos limiares. Após, foi calculada a razão entre a taxa de sensibilidade dos pontos de
375 ocorrência da espécie para cada continente com registros de invasão (Europa, América
376 do Norte, América do Sul, Ilhas do Hawaii e região não-nativa da Ásia).

377

378 **379 Comparação dos ambientes nativos e não-nativos de distribuição de *D.
suzukii***

380 Para comparar se os ambientes que *D. suzukii* colonizou na Europa, América do
381 Norte, América do Sul, Ilhas do Hawaii e região não-nativa da Ásia são semelhantes aos
382 da área nativa, ou seja, se houve conservadorismo de nicho, extraímos os dados

383 ambientais das 28 variáveis climáticas descritas anteriormente dos pontos de registro da
 384 espécie. Após apadronização das variáveis⁵¹, realizamos uma Análise de Componentes
 385 Principais (*Principal Component Analysis – PCA*) utilizando software Past 2.17c⁵².

386 **Referências**

- 387 1. Hauser, M. A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura)
 388 (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their
 389 identification. *Pest Manag Sci.* **67**, 1352-1357 (2011).
- 390 2. Kaneshiro, K.Y. *Drosophila (Sophophora) suzukii* (Matsumura). *Proc Entomol Soc.* **24**,
 391 157-204 (1983).
- 392 3. Cini, A., Loriatti, C. & Anfora, G.A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe
 393 and a draft research agenda for integrated pest management. *Bull Insectology.***65**, 149-
 394 160 (2012).
- 395 4. Burrack, H.J., Smith, J.P., Pfeiffer, D.G., Koehler, G. & Laforest, J.Using volunteer-
 396 based networks to track *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) an invasive pest of
 397 fruit crops. *J Integr Pest Manag.***3**, 1-5 (2012).
- 398 5. Deprá, M., Poppe, J.L., Schmitz, H.J., De Toni, D.C. & Valente, V.L.S. The first records
 399 of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. *J Pest Sci* **87**,
 400 379-383 (2014).
- 401 6. Gong, X. et al. Strawberry accessions with reduced *Drosophila suzukii* emergence from
 402 Fruits. *Front Plant Sci.***7**, 1880 (2016).
- 404
- 405 7. Wiens, J.J. & Graham, C.H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and
 406 conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* **36**, 519-539 (2005).
- 407 8. Wiens, J.J. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and
 408 conservation biology. *Ecol Lett.***13**, 24 (2010).
- 409
- 410 9. Harvey, P.H. & Pagel, M.D.The comparative method in evolutionary biology. (1.ed.
 411 Oxford University Press, Oxford) 1991.
- 412
- 413 10. Losos, J.B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship
 414 between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecol. Lett.* **11**,
 415 995-1003 (2008).

- 417 11. Blomberg, S.P. & Garland, T. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia,
418 adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.* **15**, 899-910 (2002).
- 419 12. Mukenmuller, T.; Boucher, F.C.; Thuiller, W. & Lavergne, S. Phylogenetic niche
420 conservatism – common pitfalls and ways forward. *Funct. Ecol.* **29**, 627–639 (2015).
- 421 13. Felsenstein, J. Phylogenies and quantitative characters. *Annu. Rev. Ecol. Evol.* **19**,
422 445-471 (1988).
- 423
- 424 14. Diniz-Filho, J. A. F. & Vieira, C. M. Padrões e processos na evolução do tamanho do
425 corpo em carnívoros (*Mammalia*) da América do sul. *Rev. Bras. Biol.* **58**, 649-657 (1998).
- 426
- 427 15. Broennimann, O.; Treier, U.A.; Müller-Schärer, H.; Thuiller, W.; Peterson, A.T. &
428 Guisan, A. Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecol. Lett.* **10**, 701-
429 709 (2007).
- 430
- 431 16. Fitzpatrick, M.C.; Weltzin, J.F.; Sanders, N.J. & Dunn, R.R. The biogeography of
432 prediction error: Why does the introduced range of the fire ant over-predict its native
433 range? *Global Ecol. Biogeogr.* **16**, 24-33 (2007).
- 434 17. Kellermann, V.; Heerwaarden, V.B.; Sgrò C.M. & Hoffmann, A. A. Fundamental
435 evolutionary limits in ecological traits drive *Drosophila* species distributions. *Science*. **325**,
436 1244-1246 (2009).
- 437
- 438 18. Mata, R.A., Tidon, R., Côrtes, L.G. & De marco, P., Diniz-filho, A.F. Invasive and
439 flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biol. Invasions*.
440 **12**, 1231–1241 (2010).
- 441 19. Guisan, A.; & Zimmermann, N.E. Predictive habitat distribution models in ecology.
442 *Ecol Model*,**135**,147–186 (2000).
- 443 20. Guisan, A. & Thuiller, W. Predicting species distribution: offering more than simple
444 habitat models. *Ecol Lett.* **8**, 993–1009 (2005).
- 445
- 446 21. Rubel, F., Brugger, K., Haslinger, K. & Auer, I. The climate of the European Alps:
447 Shift of very high resolution Köppen-Geiger climate zones 1800–2100. *Meteorol Z*.doi:
448 10.1127/metz/2016/0816 (2017).
- 449 22. Tochen, S. et al. Temperature-related development and population parameters for
450 *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) on cherry and blueberry. *Environ Entomol.* **43**,
451 501-510 (2014).

- 452 23. Sakai, M. Cherry *Drosophila suzukii*, in Primary Color Pest and Disease Encyclopedia.
453 Apples, Cherries, European Pearsand Walnuts. *Rural Culture Association Japan, Tokyo.*
454 **2**, 489-492 (2005)
- 455 24. Kinjo, H., Kunimi, Y. & Nakai, M. Effects of temperature on the reproduction and
456 development of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). *Appl Entomol Zool.* **49**, 297-
457 304 (2014).
- 458
- 459 25. Hauser, M., Gaimari, S. & Damus, M. *Drosophila suzukii*. New to North-
460 America *Flytimes*.https://www.researchgate.net/publication/292585271_Drosophila_suzuki_i_new_to_North_America (2009).
- 462
- 463 26. Calabria, G., Máca J., Bächli, G., Serra, L. & Pascual, M. First records of the potential
464 pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. *J Appl Entomol.* **136**,
465 139-147 (2010).
- 466 27. Tochen, S., et al. Humidity affects populations of *Drosophila suzukii* (Diptera:
467 Drosophilidae) in blueberry. *J Appl Entomol.* **140**, 47-57 (2016).
- 468 28. Walsh, D.B. et al. *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae): Invasive pest of ripening
469 soft fruit expanding its geographic range and damage potencial. *J Integr Pest Manag.* **2**, 1-
470 8 (2011).
- 471 29. Dalton, P.T et al. Laboratory survival of *Drosophila suzukii* under simulated winter
472 conditions of the Pacific Northwest and seasonal field trapping in five primary regions of
473 small and stone fruit production in the United States. *Pest Manag Sci.* **67**, 1368-1374 (2011).
- 474
- 475 30. Jakobs R, Gariepy T.D. & Sinclair B.J. Adult plasticity of cold tolerance in a
continental-temperate population of *Drosophila suzukii*. *J Insect Physiol.* **79**, 1-9 (2015).
- 476
- 477 31. Santadino, M.V. et al. Primer registro de *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae)
478 asociado al cultivo de arándanos (*Vaccinium* spp.) de Argentina. *Rev Soc Entomol Arg.* **74**,
183-185 (2015).
- 479
- 480
- 481 32. Medina-muñoz, M.C., et al. *Drosophila suzukii* arrived in Chile. *Drosoph Inf Serv.* **98**,
75 (2015).
- 482
- 483 33. Benito, N.P., Lopes-da-Silva, M. & Dos Santos, R.S. Potential spread and economic
impact of invasive *Drosophila suzukii* in Brazil. *Pesq.Agropec.Bras.* **51**, 571-578 (2016).
- 484
- 485
- 486 34. Vilela, C.R. & Mori, L. The invasive spotted-wing *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae)
487 has been found in the city of São Paulo (Brazil). *Rev Bras Entomol.* **58**, 4 (2014).

- 488 35. Andrezza, F., Haddi, K, Oliveira, E.E. & Ferreira, J.A.M. *Drosophila suzukii* (Diptera:
489 Drosophilidae) arrives at Minas Gerais State, a main strawberry producton region in Brazil.
490 *Fla entomol.* **99**, 1-3 (2016).
- 491 36. Bubliy, O, A., Kristensen, T.N., Kellermann, V. & Loeschke, V. Plastic responses to
492 four environmental stresses and cross-resistance in a laboratory population of *Drosophila*
493 *melanogaster*. *Functional Ecology*. **26**, 245–253 (2012).
- 494
- 495 37. Toxopeus, J., Jakobs R., Gariepy, T. D. & Sinclair. Reproductive arrest and stress
496 resistance in winter-acclimated *Drosophila suzukii*. *J Insect Physiol.* **89**, 37-51 (2016).
- 497
- 498 38. Wallingford, A.K. et al. Developmental Acclimation of *Drosophila Suzukii* (Diptera:
499 Drosophilidae) and its Effect on Diapause and Winter Stress Tolerance. *Environ Entomol.*
500 **45**, 1081-1089 (2016).
- 501
- 502 39. Anfora, G., Grassi, A., Revardi, S. & Graiff, M. *Drosophila suzukii*: a new invasive
503 species threatening European fruit production. *Enviro Change*, 1-7 (2012).
- 504
- 505 40. Austin, C.J. & Moehring, A. J. Optimal temperature range of a plastic species,
506 *Drosophila simulans*. *J Anim Ecol.* **82**, 663-72 (2013).
- 507
- 508 41. Stephens, A.R., Asplen, M.K., Hutchison, W.D. & Venette, R.C. Cold Hardiness of
509 Winter-Acclimated *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Adults. *Environ Entomol.*
510 **44**, 1619-26 (2015).
- 511
- 512 42. Shearer, P.W. et al. Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila*
513 *suzukii* to enhance winter survival. *BMC Ecology*. **16**, 11 (2016).
- 514
- 515 43. Gilchrist, G.W., Huey, R.B. & Serra, L. Rapid evolution of wing size clines in
516 *Drosophila subobscura*. *Genetica*.**112**, 273–286 (2001).
- 517
- 518 44. Sillero, N., Reis, M., Vieira, C.P. & Morales-Hojas, R. Niche evolution and thermal
519 adaptation in the temperate species *Drosophila americana*. *J Evol Biol.* **27**, 1549-61
520 (2014).
- 521
- 522 45. Robe, L.J., Valente, L. & Loreto, E.L. Phylogenetic relationships and macro-
523 evolutionary patterns within the *Drosophila tripunctata* "radiation" (Diptera:
524 Drosophilidae). *Genetica*.**138**, 725-35 (2010).
- 525 46. Machado, S., Gottschalk, M.S. & Robe, L.J. Historical patterns of niche dynamics in
526 Neotropical species of the *Drosophila* subgenus (Drosophilidae, Diptera).**30**, 47–67;
527 10.1007/s10682-015-9805-4 (2016).

- 528 47. Bachli, G. 2016. *Taxodros: The database on taxonomy of Drosophilidae.* <http://www.taxodros.uzh.ch/> (2016).
- 529
- 530 48. Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J. & J Elith, J. *Species Distribution Modeling.*
- 531 <https://cran.rproject.org/web/packages/dismo/dismo.pdf> (2017).
- 532
- 533 49. Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. Maximum entropy modeling of species
- 534 geographic distributions. *Ecol Model.* **190**, 231–259 (2006).
- 535
- 536 50. Wisz, M.S. et al. Predicting species distributions working group. Effects of sample size
- 537 on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions.* **14**, 763-773
- 538 (2008).
- 539 51. Pearson, K. On Lines and Planes of Closest Fit to Systems of Points in Space. *Philos*
- 540 *Mag.* **2**, 559-572 (1901).
- 541 52. Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. PAST: Paleontological Statistics Software
- 542 Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol Electron.* **4**, 1-9 (2001).

543 **Contribuição dos autores**

544 Conceitualização, L.S., M.G., M.L., e F.G.; Metodologia, L.S., M.G., M.L., e F.G.;

545 Investigação, L.S., M.G., M.L., e F.G., Analises, L.S., M.G., M.L., Escrita: L.S., M.G., M.L.,

546 e F.G.

547 **Legenda das Figuras**

548 **Figura 1. Projeção mundial do nicho ecológico estimado a partir dos registros de**
549 **ocorrência de *Drosophila suzukii* na sua área nativa no leste asiático.** (A) Modelo de
550 preditivo do nicho ecológico gerado pelo algoritmo GARP. (B) Modelo de preditivo do
551 nicho ecológico gerado pelo algoritmo MaxEnt.

552 **Figura 2. Análise de componentes principais das variáveis ambientais abióticas**
553 **obtidas nos pontos de ocorrência mundiais de *D. suzukii*.** O primeiro eixo (PC1)
554 explica 38,73% e o segundo (PC2) 19% da variação dos dados. As elipses englobam 95%
555 dos pontos de ocorrência de cada região que a espécie invadiu.

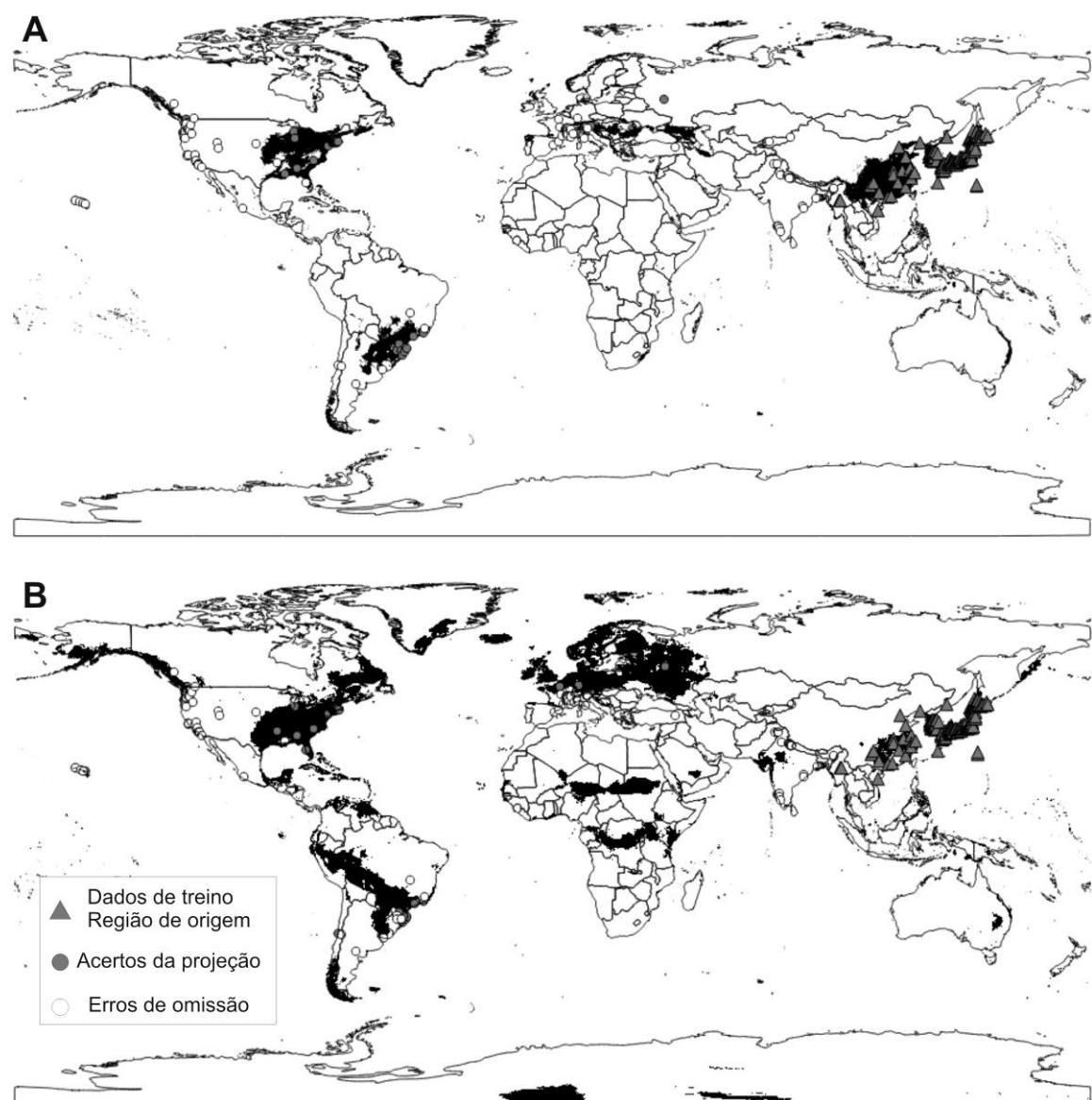


Figura 1. Projeção mundial do nicho ecológico estimado a partir dos registros de ocorrência de *Drosophila suzukii* na sua área nativa no leste asiático. (A) Modelo do nicho ecológico gerado pelo algoritmo GARP. (B) Modelo do nicho ecológico gerado pelo algoritmo MaxEnt.

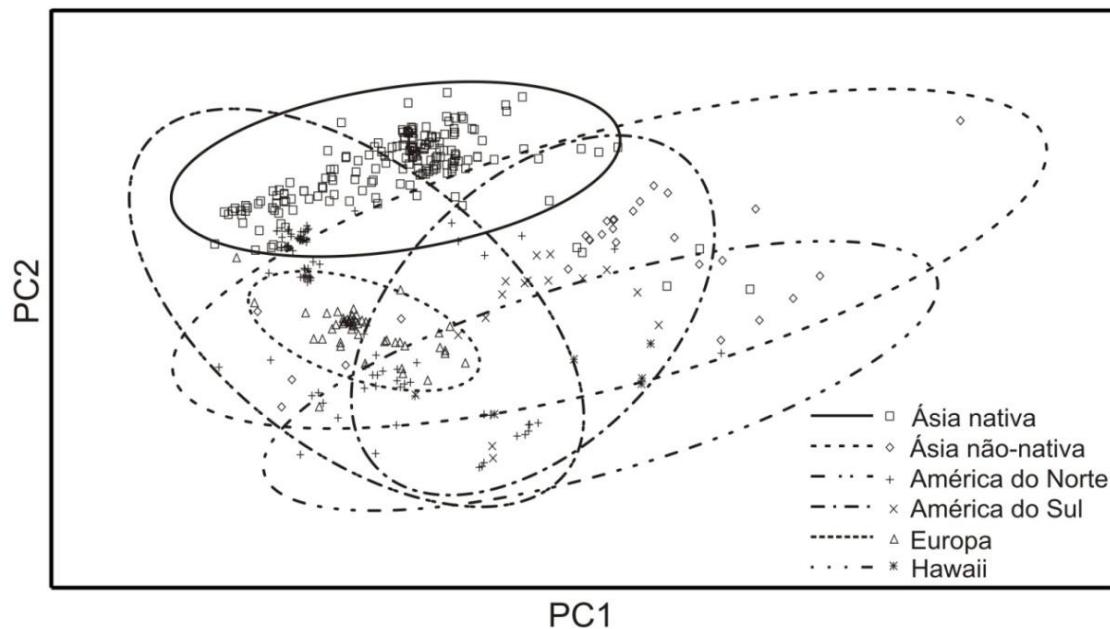


Figura 2. Análise de componentes principais das variáveis ambientais abióticas obtidas nos pontos de ocorrência mundiais de *D. suzukii*. O primeiro eixo (PC1) explica 38,73% e o segundo (PC2) 19% da variação dos dados. As elipses englobam 95% dos pontos de ocorrência de cada região que a espécie invadiu.

Tabela 1. Número de ocorrências e taxas de sensibilidade das projeções dos modelos de nicho de *D.suzukii* produzidos pelos algoritmos GARP e MaxEnt nos continentes colonizados.

Continentes	Número de ocorrência	Taxa de sensibilidade (%)	
		GARP	MaxEnt
Ásia nativa	184	98	96
Ásia não-nativa	28	25	0
Américado Norte	92	64	62
América do Sul	16	63	50
Hawaii	5	0	20
Europa	51	20	14

4. Considerações Finais

Drosophila suzukii ampliou sua distribuição mundial e nicho ecológico na última década e, atualmente, essa espécie invasora tem estabelecido populações estáveis em áreas que abrangem clima Cfa e Dfa, similares a observadas em seu nicho nativo na Ásia e distintos nas novas áreas invadidas durante seu processo de expansão territorial. Nas novas áreas invadidas, *D. suzukii* expandiu seu nicho ecológico em diferentes ambientes e ocupando áreas com clima Af e Aw, evidentemente o sucesso e estabelecimento da espécie nessas novas áreas ocorrem devido a sua grande capacidade de colonizar regiões com regimes hídricos diferenciados.

Drosophila suzukii se encontra distribuída em todos os continentes com exceção do continente da África e Oceania, e os modelos projetam regiões, com áreas de clima Cfa, principalmente, como sendo suscetíveis e adequadas para o estabelecimento da espécie caso, ocorra futuras invasões. Fato este que poderá ocorrer pela disponibilidade de plantas hospedeiras, através de migração natural ou atividades humanas, que certamente é a principal ameaça de propagação humana pelo transporte de frutos infestados.

Portanto, com base no conhecimento da distribuição atual de *D. suzukii*, e suas necessidades climáticas, analisadas pelas projeções dos modelos da distribuição potencial e de nicho ecológico de *D. suzukii*. Torna-se importante a realização de estudos com modelos de distribuição potencial em condições futuras (incluindo também previsões de mudanças climáticas – como aquecimento global) que podem projetar mudanças nas áreas consideradas adequadas futuramente ou revelar locais antes não previstos pelos modelos de distribuição potencial da espécie. Além disso, as informações obtidas pelas projeções da distribuição potencial de *D. suzukii* podem ser utilizadas para o monitoramento da distribuição e dinâmica populacional desta espécie, contribuindo no desenvolvimento de planos de manejo da espécie em áreas suscetíveis.

5. Referências Gerais

ANFORA, G.; GRASSI, A.; REVARDI, S.; GRAIFF, M. *Drosophila suzukii*: a new invasive species threatening European fruit production. **EnviroChange**, p.1-7, 2012.

AYALA, F.R.; SERRA, L.L.; PREVOSTI, A. A grand experiment in evolution: the *Drosophila subobscura* colonization of the America. **Genome**, v.31, n.1, p.246-255, 1989.

BÄCHLI, G. 2016. *Taxodros: The database on taxonomy of Drosophilidae*. Acesso em: 27 de out. Disponível em:<83TTP:// www.taxodros.uzh.ch/> Acesso em: 20 out. 2016.

BOLDA, M.P.; GOODHUE, R.E.; ZALOM, F.G. Spotted wing *Drosophila*: potential economic impact of a newly established pest. **Giannini Foundation Agricultural Economics**, v.13, p. 5-8, 2010.

CALABRIA, G.; MÁCA, J.; BÄCHLI, G.; SERRA, L.; PASCUAL, M. First records of the potential pest species *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) in Europe. **Journal of Applied Entomology**, v.136, n.1-2, p.139-147, 2012.

CINI, A.; LORIATTI, C.; ANFORA, G. A review of the invasion of *Drosophila suzukii* in Europe and a draft research agenda for integrated pest management. **Bulletin of Insectology**, v.65, n.1, p.149-160, 2012.

DALTON, P.T.; WALTON, V M.; SHEARER, P.W.; WALSH, D.; CAPRILE, J.; ISAACS, R. Laboratory survival of *Drosophila suzukii* under simulated winter conditions of the Pacific Northwest and seasonal field trapping in five primary regions of small and stone fruit production in the United States. **Pest Management Science**, v.67, n.11, p.1368-1374, 2011.

DAVID, J.; TSACAS, L. Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: different strategies within the drosophilid family (Diptera). **Comptes rendus des séances de la Société de Biogeographie**, v.57, p.11–26, 1981.

DAVID, J.R.; CAPY, P. Genetic variation of *Drosophila melanogaster* natural populations. **Trends in Genetics**, v.4, n.4, p.106-111, 1988.

DEPRÁ, M.; POPPE, J.L.; SCHMITZ, H.J.; De TONI, D.C.; VALENTE, V.L.S. The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. **Journal of Pest Science**, v.87, n.3, p.379-383, 2014.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; VIEIRA, C. M. Padrões e processos na evolução do tamanho do corpo em carnívoros (*Mammalia*) da América do sul. **Revista Brasileira Biológica**, v. 58, n. 4, p.649-657, 1998.

DINIZ-FILHO, J.A. F.; BINI,L.M.; RANGEL,T.F.; LOYOLA, R.D.; HOF, C.; NOGUÉS-BRAVO, D.; ARAÚJO, M.B. Partitioning and mapping uncertainties in ensembles of forecasts of species turnover under climate change. **Ecography**, v.32, n.6, p.897–906, 2009.

ELTON, C.S. **Animal ecology**. University of Chicago Press London I,1927. 296p

ELTON, S. Environmental Correlates of the Cercopithecoid radiations. **Folia Primatologica**, v.78, n. 5-6, p. 344–364, 2007.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, v.125, n.1, p. 1-15, 1985.

FELSENSTEIN, J. Phylogenies and quantitative characters. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.19, p. 445-471, 1988.

FUTUYMA, D. J. **Biologia evolutiva**. 3. ed. Ribeirão Preto, SP, 2009. 832p.

GALEGO, L.G.; CERON, C.R.; CARARETO, C.M. Scenario for the spreading of the invasive species *Zaprionus indianus* Gupta 1970 (Diptera: Drosophilidae) throughout Brazil. **Genetic and Molecular Biology**, v.33, n.4, p.767-773, 2010.

GALEGO, L.G; CERON, C.R; CARARETO, C.M. Analysis of the drosophilid *Zaprionus indianus* introduction in Brazil: contribution of esterase loci polymorphisms. **Drosophila Information Service**, v.90, p.79-84, 2007.

GARLAND, T. JR.; KELLY, S.A. Phenotypic plasticity and experimental evolution. **The Journal of experimental biology**, v.209, p. 2344-2361, 2006.

GOODHUE, R. E.; BOLDA M.; FARNSWORTH D.; WILLIAMS J. C.; ZALOM F. G. Spotted wing *drosophila* infestation of California strawberries and raspberries: economic analysis of potential revenue losses and control costs. **Pest Management Science**, v. 67, n.11, p.1396-1402, 2011.

GOUVEIA, S. F.; VILLALOBOS, F.; DOBROVOLSKI, R.; BELTRÃO-MENDES, R.; FERRARI, S. F. Forest structure drives global diversity of primates. **Journal of Animal Ecology**, v. 83, n. 6, p.1523–1530, 2014.

GRINNELL, J. The Niche-Relationships of the California Thrasher. **The Auk**. v.34, n.4, p.427-433, 1917

HAMBLIN, M.T.; VEUILLE, M. Population structure among African and derived populations of *Drosophila simulans*: evidence for ancient subdivision and recent admixture. **Genetics**, v.153, n.1, p.305-317, 1999.

HAUSER, M. A historic account of the invasion of *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae) in the continental United States, with remarks on their identification. **Pest Management Science**, v.67, n.11, p.1352-1357, 2011.

HANNAH,L.; MIDGLEY,G.;ANDELMAN,S.; ARAÚJO,M.; HUGHES,G.; MARTINEZ-MEYER,E.; PEARSON,R.; WILLIAMS, P. Protected area needs in a changing climate. **Frontiers in Ecology and Environment**,v.5, n.3, p.131-138, 2007.

HARVEY, P.H.; PAGEL, M. D. **The comparative method in evolutionary biology**. 1.ed. Oxford University Press, Oxford,1991. 239p.

HOLT, D.; AÇO, D.G.; TRANMER, M.; WRIGLEY, N. Aggregation and Ecological Effects in Geographically Based Data. **Geographical analysis**, v.28, n.3, p.244-261,1996.

HOFFMANN, M.H. The distribution of *Senecio vulgaris*: Capacity of climatic range models for predicting adventitious ranges. **Flora**, v. 196, n. 5, p.395-403, 2001.

HUTCHINSON, G.E. Concluding Remarks. **Cold Spring HarbOR Symposia Quantitative Biology**, v.22, p.415-427, 1957.

JAKOBS, R.; GARIEPY, T.D.; SINCLAIR, B.J. Adult plasticity of cold tolerance in a continental-temperate population of *Drosophila suzukii*. **Journal of Insect Physiology**, v.79, p.1-9, 2015.

KANESHIRO, K.Y. *Drosophila (sophophora) suzukii* (matsumura). **Proceedings of the Hawaiian Entomological Society**, 157-204, 1983

KANZAWA, T. **Studies on *Drosophila suzukii* Mats.** Kofu, Yamanashi Agric. Exp. Sta.1939.49p.

KIMURA, M.T. Cold and heat tolerance of drosophilid flies with reference to their latitudinal distribution. **Oecologia**, v.140, n.3, p.442–449, 2004.

LEE, J.C.; DREVES, A. J.; CAVE, A. M.; SHINJI, K.; ISAACS, R.; MILLER, J.C.; TIMMEREN, S.V.; BRUCK, D.J. Infestation of wild and ornamental noncrop fruits by *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v.108 n.2, p.117-129, 2015.

LIMA-RIBEIRO, M.S.; DINIZ-FILHO, J.A.F. Modelando a distribuição geográfica das espécies no passado: Uma abordagem promissora em paleoecologia. **Revista Brasileira Paleontologia**, v.15, n.3, p.371-385, 2012.

LORIATTI, C.; STACCONI, M.; ANFOR, G. Invasive Species Compendium. Datasheet report for *Drosophila suzukii* (spotted wing drosophila). 2013. Disponível em: <<http://www.cabi.org/isc/datasheet/109283#20133050623>> Acesso em: ago.2015.

MATA, R.A.; TIDON, R.; CÔRTES, L.G.; JR, P.M.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Invasive and flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). **Biological Invasions**, v.12, n.5, p.1231-1241, 2010.

IMITSUI, H.; KAZUO, H.; TAKAHASHI, K.H.; KIMURA, M.T. Spatial distributions and clutch sizes of *Drosophila* ovipositing on cherry fruits of different stages. **Population Ecology**, v.48, n.3, p.233-237, 2006.

MUKENMULLER, T.; BOUCHER, F.C.; THUILLER, W.; LAVERGNE, S. Phylogenetic niche conservatism – common pitfalls and ways forward. **Functional Ecology**, v.29, n.5, p.627–639, 2015.

MOFFETT, A.; SHACKELFORD, N.; SAHOTRA, S. Malaria in Africa: Vector Species' Niche Models and Relative Risk Maps. **PLoS ONE**, v.2, p. e824, 2007.

PANETTA, F.D.; DODD, J. Bioclimatic prediction of the potential distribution of skeleton weed *Chondrilla juncea* L. in Western Australia. **Journal of the Australian Institute of Agricultural Science**, v.53, p.11-16, 1987.

PAULA, M. A.; LOPES, P.H.S.; TIDON, R. First record of *Drosophila suzukii* in the Brazilian Savanna. **Drosophila Information Service**, v.97, p.113, 2014.

PEARMAN, P. B.; GUISAN, A.; BROENNIMANN, O.; RANDIN, C. F. Niche dynamics in space and time. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 3, p. 149–158, 2008.

PETERSON, A. T.; PAPES, M.; KLUZA, D. A. Predicting the potential invasive distributions of four alien plant species in North America. **Weed Science**, v.65, n.2, p.863-868, 2003.

PETERSON, A.T.; BAUER, J.T.; MILLS, J.N. Ecologic and geographic distribution of filovirus disease. **Emerging Infectious Diseases**, v.10, n.1, p.40-47, 2004.

PETERSON, A.T.; LASH, R.R.; CARROLL, D.S.; JOHNSON, K.M. Geographic potential for outbreaks of Marburg hemorrhagic fever. **American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v.75, n.1, p.9-15, 2006.

PIGLIUCCI, M.; MURREN, C. J.; SCHLICHTING, C. D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. **The Journal of experimental biology**, v. 209, p. 2362-2367, 2006.

POYET, M.; ESLIN, P.; HÉRAUDE, M.; LE ROUX, V.; PRÉVOST, G.; GILBERT, P.; CHABRERIE, O. Invasive host pest: when the Asiatic cherry fly (*Drosophila suzukii*) meets the American black cherry (*Prunus serotina*) in Europe. **Agriculture and Forest Entomology**, v.16, n.3, p.1-9, 2014.

PRICE, T. D.; QVARNSTROM, A.; IRWIN, D. E. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 270, p.1433–1440, 2003.

PYRON, R. A.; COSTA, G.C.; PATTEN, M. A.; BURBRINK, F.T. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v.90, n.30, p. 1248–1262, 2015.

REED, K.D.; MEECE, J.K.; ARCHER, J.R.; PETERSON, A.T. Ecologic Niche Modeling of *Blastomyces dermatitidis* in Wisconsin. **PLoS ONE**, v.3, p.e2034, 2008.

SEGURADO, P.; ARAÚJO, M.B. An evaluation of methods for modelling species distributions. **Journal of Biogeography**, v.31, n.10, p.1555–1568, 2004.

SILVA, N. M.; FANTINEL, C.; VALENTE, V.L.S.; VALIATI, V.H. Population dynamics of the invasive species *Zaprionus indianus* (Gupta) (Diptera: drosophilidae) in communities of drosophilids of Porto Alegre city, southern of Brazil. **Neotropical Entomology**, v.34, n.3, p.363-374, 2005a.

SILVA, N.M.; FANTINEL, C.C; VALENTE, V.L.S.; VALIATI, V.H. Ecology of colonizing populations of the figfly *Zaprionus indianus*(Diptera, Drosophilidae) in Porto Alegre, Southern Brazil. **Iheringia Série Zoologica**, v.95, n.3, p.233-240, 2005b.

SHEARER, P.W.; WEST, J.D.; WALTON, V.M.; BROWN, P.H.; SVETEC ,N.; CHIU, J.C. Seasonal cues induce phenotypic plasticity of *Drosophila suzukii* to enhance winter survival. **BMC Ecology**, v.16, p.11, 2016.

SOBERON, J.; GOLUBOV, J.; SARUKHÁN, J. The importance of opuntia in Mexico and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera: Pyralidae). **Florida Entomologist**, v.84, n.4, p. 486-492, 2001.

SOBERÓN, J.M. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. **Ecography**, v.33, n.1, p.159-167, 2010.

TIDON, R.; LEITE, D.F.; LEÃO, B.F.D. Impact the colonization of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. **Biological Conservation**, v.112, n.3, p.299-305, 2003.

TONINA, L.; MORI, N.; GIOMI, F.; BATTISTI, A. Development of *Drosophila suzukii* at low temperatures in mountain areas. **Journal of Pest Science**, v.89, n.3, p.1–12, 2016.

VAL, F.C.; SENE, F.M. A newly introduced *Drosophila* species in Brazil (Diptera: Drosophilidae). **Papéis avulsos do Departamento de Zoologia da Sociedade Agrícola**, v.33, n.19, p.293-298, 1980.

VOGL, C.; DAS, A.; BEAUMONT, M.; MOHANTY, S.; STEPHAN, W. Population subdivision and molecular sequences variation: theory and analyses of *Drosophila ananassae*. **Genetics**, v.165, n.3, p.1385-1395, 2003.

WALSH, D.B.; BOLDA, M.P.; GOODHUE, R.E.; DREVES, A. J.; LEE, J.; BRUCK, D.J.; WALTON, V.M.; O'NEAL, S.D.; 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.1-8, 2011.

WIENS J.J.; DONOGHUE, M. J . Historical biogeography, ecology and species richness. **Trends in ecology & evolution**, v.19, n.12, p. 639-644, 2004.

WIENS, J.J.; GRAHAM, H. NICHE CONSERVATISM: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v.36, p.519-539, 2005.

WIENS, J.J.; ACKERLY, D.D.; ALLEN, A.P.; ANACKER, B. L.; BUCKLEY, L.B.; CORNELL, H.V.; DAMSCHEN, E.I.; DAVIES, T. J.; ARVID GRYTNES, J.; HARRISON, S. P.; HAWKINS, B. A.; HOLT, R. D. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. **Ecology Letters**, v.13, n.10, p.1310–1324, 2010.

WOLTERECK, R. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien.
Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft, v.19, p.110-173, 1909.

YASSIN, A.; CAPY, P.; MADI-RAVAZZI, L.; OGEREAU, D.; DAVID, J.R. DNA barcode discovers two cryptic species and two geographical radiations in the invasive drosophilid *Zaprionus indianus*. **Molecular Ecological Notes**, v.8, n.3, p.491-501, 2000.

YU, D.; ZALOM, F.G.; HAMBY, K.A. Host status and fruit odor response of *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) to figs and Mulberries. **Journal of Economic Entomology**, v.106, n.4, p.1932-1937, 2013.

ZHAI, Y.; LIN, Q.; ZHANG, J.; ZHANG, F.; ZHENG, L.; YU, Y. Adult reproductive diapause in *Drosophila suzukii* females. **Journal of Pest Science**, v. 89, n.3, p. 679-688, 2016.

Apêndices

Scientific Reports

1. Diretrizes de Submissão

Scientific Reports publica pesquisa original em um formato, artigo. Na maioria dos casos, não impomos limites estritos à contagem de palavras ou ao número de página. No entanto, incentivamos os autores a escrever de forma concisa e a aderir às diretrizes abaixo:

Os requisitos de formato dos relatórios Científicos são descritos a seguir.

1. A *Scientific Reports* usa a ortografia inglesa do Reino Unido

2. Os artigos devem ser idealmente não mais do que 11 páginas de composição em comprimento. Como um guia, o texto principal (não incluindo Resumo, Métodos, Referências e legendas de figura) deve ser não mais de 4.500 palavras.

3. O comprimento máximo do título do artigo é de 20 palavras. O Resumo - que deve ter no máximo 200 palavras e não conter referências - deve servir tanto de introdução geral ao tópico quanto de resumo breve e não técnico dos principais resultados e suas implicações.

4. O arquivo de texto manuscrito deve incluir as seguintes partes, por ordem: uma página de título com afiliações de autores e informações de contato (o autor correspondente deve ser identificado com um asterisco). O texto principal de um artigo pode ser organizado de diferentes maneiras e de acordo com as preferências dos autores, pode ser apropriado combinar seções.

5. Para o corpo principal do texto, não há requisitos explícitos para a organização da seção. De acordo com a preferência dos autores, o texto pode ser organizado como melhor se adequa à pesquisa. Como orientação e na maioria dos casos, no entanto, recomendamos que você estruturar seu manuscrito da seguinte forma:

- Introdução
- Resultados (com subposições)
- Discussão (sem subposições)
- Métodos

6. Uma ordem específica para o corpo principal do texto não é obrigatória e, em alguns casos, pode ser apropriado combinar seções. Legendas de figura são limitadas a 350 palavras. Como referência, as referências devem ser limitadas a 60 (isto não é rigorosamente aplicado). Não devem ser utilizadas notas de rodapé.

7. Sugerimos que os artigos contenham no máximo 8 itens de exibição (figuras e / ou tabelas). Além disso, um número limitado de gráficos de estrutura molecular não criptografados e equações matemáticas numeradas podem ser incluídos, se necessário. Para habilitar a composição de papéis, o número de itens de exibição deve ser proporcional ao comprimento da palavra - sugerimos que para artigos com menos de 2.000 palavras, não mais de 4 figuras / tabelas devem ser incluídas. Observe que os esquemas não são usados e devem ser apresentados como figuras.

8. As abreviaturas, particularmente as que não são padrão, também devem ser mantidas ao mínimo. Quando for inevitável, as abreviaturas devem ser definidas no texto ou legendas na primeira ocorrência, e as abreviaturas devem ser usadas posteriormente. O contexto, a justificação e as principais conclusões do estudo devem ser claramente explicados. Títulos e resumos em particular devem ser escritos em linguagem que será prontamente inteligível para qualquer cientista. É altamente recomendável que os autores solicitem a um colega com especialização diferente que revise o manuscrito antes da submissão, a fim de identificar conceitos e terminologia que possam apresentar dificuldades aos leitores não especializados.

9. Como diretriz, recomendamos que as seções incluam uma introdução de texto referenciado que se expande no plano de fundo do trabalho. Algumas sobreposições com o Resumo são aceitáveis. Isto pode então ser seguido por seções intituladas Resultados (com subtítulos), Discussão (sem subtítulos) e Métodos.

10. O corpo principal do texto deve ser seguido por Referências, Agradecimentos (opcional), Contribuições de Autor (os nomes devem ser indicados como iniciais), Informações Adicionais (incluindo uma Declaração de Interesses Financeiros Competentes), Figura Legends (estes são limitados a 350 palavras por figura) E Tabelas (tamanho máximo de uma página). Notas de rodapé não são usadas.

11. O arquivo manuscrito deve ser formatado como um texto de coluna única sem justificativa. As páginas devem ser numeradas usando um algarismo arábico no rodapé de cada página. Fontes padrão são recomendadas e a fonte 'símbolos' deve ser usada para representar caracteres gregos.

Métodos

Quando apropriado, recomendamos que os autores limitem sua seção de Métodos para 1.500 palavras. Os autores devem assegurar que sua seção de Métodos inclua dados experimentais e de caracterização adequados necessários.

Referências

As referências devem ser numeradas sequencialmente, primeiro em todo o texto, depois em tabelas, seguidas por figuras; Ou seja, as referências que só aparecem em tabelas ou figuras devem ser as últimas na lista de referências. Apenas uma publicação é dada para cada número. Apenas os artigos que tenham sido publicados ou aceitos por uma publicação com nome ou pelo servidor de pré-impressão reconhecido devem estar na lista numerada; Preprints de artigos aceitos na lista de referência devem ser apresentados com o manuscrito.

O *Scientific Reports* utiliza o estilo padrão de referência da Natureza.Todos os autores devem ser incluídos nas listas de referência, a menos que existam seis ou mais, caso em que apenas o primeiro autor deve ser dado, seguido de "et al.".

Os autores devem ser listados sobrenome em primeiro lugar, seguido por uma vírgula e iniciais (seguido de paradas completas) de nomes. Os títulos dos artigos devem ser em texto romano, apenas a primeira palavra do título deve ter um capital inicial e o título deve ser escrito exatamente como aparece na obra citada, terminando com um ponto final.

Os títulos de livros devem ser indicados em itálico e todas as palavras do título devem ter letras iniciais. Os nomes dos jornais são em itálico e abreviados (com paradas completas) de acordo com o uso comum. Os números de volume e a vírgula subsequente aparecem em negrito

Artigos publicados:

Revistas impressas

Schott, DH, Collins, RN & Bretscher, A. A velocidade de transporte secretor da vesícula em células vivas depende do comprimento do braço de alavanca da miosina V. *J. Cell Biol.* **156**, 35-39 (2002).

Apenas on-line

Bellin, DL et al. Chip de câmera eletroquímica para imagens simultâneas de múltiplos metabólitos em biofilmes. *Nat. Commun.* **7**, 10535; 10.1038/ncomms10535 (2016). Para artigos com mais de cinco autores, incluir apenas o nome do primeiro autor seguido de "et al. '.

Livros:

Smith, J. Sintaxe de referência em Como referenciar livros (ed. Smith, S.) 180-181 (Macmillan, 2013).

Material on-line: Manaster, J. Sloth squeak. Rede de Blog Scientific American <http://blogs.scientificamerican.com/psi-vid/2014/04/09/sloth-squeak> (2014).

Agradecimentos

Os agradecimentos devem ser breves, e não devem incluir agradecimentos aos *on-line* árbitros anônimos e editores, ou comentários efusivos. Os números de concessão ou contribuição podem ser reconhecidos. A assistência de escritores médicos, provadores e editores também deve ser reconhecida aqui.

Informação suplementar

Qualquer informação suplementar deve ser submetida com o manuscrito e será enviada aos árbitros durante a revisão por pares. É publicado com manuscritos aceitos. Solicitamos que os autores evitem as declarações "dados não mostrados" e, em vez disso, incluam os dados necessários para avaliar as reivindicações do documento como Informações Suplementares. As informações suplementares não são editadas, compostas ou testadas, de modo que os autores devem assegurar que elas sejam apresentadas de forma clara e sucinta na apresentação inicial e que o estilo e a terminologia estejam em conformidade com o restante do artigo. Os autores devem incluir o título do manuscrito e a lista completa de autores na primeira página. As diretrizes abaixo detalham a criação, citação e apresentação de Informações Suplementares - a publicação pode ser adiada se estas não forem seguidas corretamente. Por favor, note que a modificação da Informação Complementar após a publicação do artigo requer uma correção formal, pelo que os autores são encorajados a verificar cuidadosamente as suas Informações complementares antes de enviarem a versão final.

1. Sempre que possível, as informações complementares (texto, tabelas e imagens) devem ser combinadas e fornecidas em um único arquivo, preferencialmente em formato PDF. Se necessário, também podemos aceitar vídeos, planilhas ou arquivos de dados adicionais como arquivos separados.
2. Designe cada item como Tabela Suplementar, Figura, Vídeo, Áudio, Nota, Dados, Discussão, Equações ou Métodos, conforme apropriado. Número de Tabelas Suplementares e Figuras como, por exemplo, "Tabela Suplementar S1". Esta numeração deve ser separada da utilizada nas tabelas e figuras que aparecem no artigo principal. Nota ou Métodos Suplementares não devem ser numerados; Títulos para estes são opcionais.
3. Consulte cada peça de material suplementar no ponto (s) apropriado (s) no artigo principal. Certifique-se de incluir a palavra "suplementar" cada vez que um é mencionado. Não se refira a painéis individuais de figuras suplementares.

4. Use os exemplos a seguir como um guia (nota: abreviatura "Figura" como "Fig." Quando no meio de uma frase): "Tabela 1 fornece um subconjunto selecionado dos compostos mais ativos. A lista completa de 96 compostos podem ser encontrados Como Tabela Suplementar S1 on-line. " "A via biossintética do ácido L-ascórbico em animais envolve intermediários da via do ácido D-glucurônico (veja a Figura Suplementar S2 online) .A Figura 2 mostra ..."
5. Lembre-se de incluir um breve título e legenda (incorporado ao arquivo para aparecer perto da imagem) como parte de cada figura enviada, e um título como parte de cada tabela.

Legenda das figuras

As legendas das figuras começam com uma breve frase do título para toda a figura e continuam com uma breve descrição do que é mostrado em cada painel em seqüência e os símbolos usados; Os detalhes metodológicos devem ser minimizados tanto quanto possível. Cada legenda deve totalizar não mais de 350 palavras. O texto das legendas figura deve ser fornecido em ordem numérica após as referências.

Tabelas

Submeter tabelas no documento do artigo principal em um formato editável (Word ou TeX / LaTeX, conforme apropriado) e não como imagens. As tabelas que incluem análise estatística de dados devem descrever seus padrões de análise de erros e intervalos em uma legenda de tabela.

Figuras

As figuras devem ser numeradas separadamente com números arábicos na ordem de ocorrência no texto do manuscrito. Quando apropriado, os números devem incluir barras de erro. Uma descrição do tratamento estatístico da análise de erro deve ser incluída na legenda da figura. Observe que os esquemas não são usados; Seqüências de reações químicas ou procedimentos experimentais devem ser apresentados como figuras, com legendas apropriadas.

Um número limitado de gráficos uncaptioned que descrevem estruturas químicas - cada um etiquetado com seu nome, por uma abreviatura definida, ou pelo numeral arábico bold (realce) - pode ser incluído em um manuscrito. As letras das figuras devem estar em um tipo de letra claro, sem-serif (por exemplo, Helvetica); O mesmo tipo de letra no mesmo tamanho de fonte deve ser usado para todas as figuras em um papel. Use a fonte dos símbolos para letras gregas. Todos os itens de exibição devem estar sobre um fundo branco e devem evitar o excesso de boxe, cor desnecessária, efeitos decorativos espúrios (como histogramas tridimensionais de "arranha-céus") e desenhos de computador altamente pixelados. O eixo vertical dos histogramas não deve ser truncado para exagerar pequenas diferenças. A rotulagem deve ser de tamanho e contraste suficientes para poder ser lida, mesmo após a redução adequada. As linhas mais finas na figura final não devem ser menores do que um ponto de largura. Os autores verão uma prova que incluirá figuras.

As figuras divididas em partes devem ser rotuladas com uma letra minúscula negrito a, b, e assim por diante, no mesmo tamanho de tipo usado em outra parte da figura. As letras em números devem ser em letra minúscula, com apenas a primeira letra de cada marcador em maiúscula. As unidades devem ter um único espaço entre o número e a unidade e seguir a nomenclatura SI (por exemplo, ms em vez de msec) ou a nomenclatura comum a um campo particular. Milhares devem ser separados por vírgulas (1.000). Unidades ou abreviaturas não usuais devem ser explicadas na íntegra ou definidas na legenda. As barras de escala devem ser usadas ao invés de fatores de ampliação, com o comprimento da barra definida na própria barra e não na legenda.

Em legendas, por favor, use pistas visuais em vez de explicações verbais como "triângulos vermelhos abertos". Figuras desnecessárias devem ser evitadas: os dados apresentados em pequenas tabelas ou histogramas, por exemplo, geralmente podem ser indicados brevemente no texto. As figuras não devem conter mais de um painel a menos que as partes estejam logicamente conectadas; Cada painel de uma figura de várias partes deve ser dimensionado de modo que a figura inteira possa ser reduzida pela mesma quantidade e reproduzida na menor dimensão na qual os detalhes essenciais são visíveis.

Números para revisão por pares

Na fase de apresentação inicial, os autores podem optar por fazer o upload de ficheiros de figuras separados ou incorporar figuras no ficheiro principal do artigo, assegurando que os números inseridos são de qualidade suficiente para serem claramente legíveis.

Imagens fotográficas e de bitmap

Todas as imagens fotográficas e bitmap devem ser fornecidas em formato de imagem bitmap, como tiff, jpg ou psd. Se salvar arquivos tiff, verifique se a opção de compactação está selecionada para evitar tamanhos de arquivos muito grandes.