



Universidade de Brasília - UnB
Instituto de Ciências Biológicas - IB
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Variações morfológicas em populações de mosca-branca mediadas pela
interação inseto-planta-paisagem: implicações para o uso de habitat e
exploração de hospedeiro**

Amanda Fernandes Pereira Machado

Orientador: Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni
Coorientador: Dr. Nicholas Ferreira Camargo

Brasília, DF
Julho de 2022



Universidade de Brasília - UnB
Instituto de Ciências Biológicas - IB
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Variações morfológicas em populações de mosca-branca mediadas pela interação inseto-planta-paisagem: implicações para o uso de habitat e exploração de hospedeiro

Amanda Fernandes Pereira Machado

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni
Coorientador: Dr. Nícholas Ferreira Camargo

Brasília, DF
Julho de 2022

Variações morfológicas em populações de mosca-branca mediadas pela interação inseto-planta-paisagem: implicações para o uso de habitat e exploração de hospedeiro

Amanda Fernandes Pereira Machado

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ecologia

Data da defesa: 07/07/2022

Banca Examinadora

Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni (Presidente/Orientador)
Departamento de Ecologia/UnB

Prof. Dra. Rosana Tidon (Titular)
Departamento de Genética e Morfologia/UnB

Dr. Miguel Michereff Filho (Titular)
Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Embrapa Hortaliças (CNPQ)

Prof. Dr. José Roberto Pujol Luz (Suplente)
Departamento de Zoologia/UnB

Brasília,
Julho de 2022

XXVII

“Só a Natureza é divina, e ela não é divina...

*Se às vezes falo dela como de um ente
É que para falar dela preciso usar da linguagem dos homens
Que dá personalidade às coisas,
E impõe nome às coisas.*

*Mas as coisas não têm nome nem personalidade:
Existem, e o céu é grande e a terra larga,
E o nosso coração do tamanho de um punho fechado...*

*Bendito seja eu por tudo quanto não sei.
Gozo tudo isso como quem sabe que há o sol”.*

s.d.

“O Guardador de Rebanhos”. Poemas de Alberto Caeiro. Fernando Pessoa.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à Universidade de Brasília. Nesta universidade, me formei enquanto profissional e enquanto pessoa. Durante este longo tempo, vivenciei a efervescência de ideias e pensamentos de uma universidade pública e pude trocar experiências com pessoas que me fizeram e me fazem um ser humano melhor. Meu reconhecimento às agências de fomento à pesquisa que possibilitam o desempenho de trabalhos de excelência em nosso país. Em especial, agradeço a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (Capes) por ter me concedido a bolsa de mestrado, à Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) (Processo 00193-00000934/2019-11) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) (Processo 2018/18274-3) pelo financiamento do projeto. Este trabalho também teve apoio financeiro da CAPES – Código de Financiamento 001, através do Programa PROEX/CAPES.

Esta jornada tão enriquecedora não teria ocorrido sem o acompanhamento e orientação do professor Pedro Henrique Brum Togni. Agradeço imensamente pela troca, pelos conselhos, pelos cafés e sobretudo, pelo incentivo. Tive a honra de ter um orientador que sonhou e acreditou nesta pesquisa junto comigo, mesmo com as adversidades no caminho. Falando em caminho, tive a sorte de também compartilhar este trajeto com Nicholas Ferreira Camargo, coorientador deste trabalho. Agradeço a disponibilidade e paciência nas nossas diversas horas rodando dados estatísticos e esforçando imensamente para entendê-los. Meus agradecimentos aos pesquisadores Erich Yukio Tempel Nakasu e Alice Kazuko Inoue Nagata que sempre me acolheram na Embrapa Hortaliças e em atividades em campo. Com todos vocês, pude aprofundar e aprimorar o meu olhar em fazer ciência, obrigada!

Agradeço os produtores e produtoras, Antônio, César, Cleide, Eucácia, Francisco, Gilliard, Jair, João, Juã, Lúcio, Luiz, Pedro, Sebastião, Valdemar e Zé Ebaldo, por terem me acolhido tão bem em suas propriedades agrícolas. Com vocês, pude ter o contato com este trabalho tão importante que é a alimentação do povo brasileiro. Muitos destes produtores também me mostraram o quão sublime é a natureza em todos os seus processos, inclusive em fazer o nosso alimento. Vocês também foram professores!

Durante este tempo, pude perceber o quanto a pesquisa é colaborativa. Tive a alegria de trabalhar com mulheres e pesquisadoras incríveis, que me mostraram a potência de ocuparmos este espaço tão difícil dentro da academia. Obrigada pelas risadas e

parceria, Karen Nascimento e Natália Barros, vocês possibilitaram que todas as atividades de campo e laboratório fossem desempenhadas tão bem. Obrigada, Ana Claudia, Camila, Dany, Érika e Rafa pela troca de experiências e pela amizade. Foi uma honra trabalhar com vocês! Agradeço também ao Luan, que se tornou um grande amigo e companheiro de disciplinas virtuais. Enfim, obrigada a todas e todos do Laboratório de Ecologia de Insetos – LECOI! Trabalhar durante uma pandemia mundial não foi fácil, mas com vocês, tudo foi mais leve.

Agradeço imensamente a quem sempre fez parte da minha história e me guia com muito amor e sabedoria, minha família. Esta conquista é nossa! Meus reconhecimentos ao meu pai, que desde pequena me instigou a questionar o mundo e sempre será o meu maior mestre de vida. Em qualquer lugar que você esteja, sei que vibrará assim como eu por este passo dado. Meus agradecimentos a minha mãe, por todos os conselhos, pela escuta, pelos abraços e por estar presente em diversos momentos que achava que não daria conta. Obrigada, Dedé, minha irmã! Com você, pude receber conselhos valiosíssimos que me motivaram a olhar para minha pesquisa com afeto e acreditar que cada passo dado pode ser transformador a depender do nosso olhar. Vocês me inspiram. Agradeço a quem traz mais felicidade e amor aos meus caminhos, Yago. Desfrutar do seu companheirismo, dos seus sorrisos e das suas celebrações em cada uma das minhas conquistas fizeram com que tudo valesse ainda mais a pena.

Agradeço aos meus amigos, que me trouxeram diversos momentos de alegria e me mostraram a maravilha da felicidade compartilhada. Obrigada em especial, à minha amiga e irmã de vida, Clara. Obrigada ao meu amigo Maycon que sempre esteve presente em toda a minha trajetória, como parceiro de diversas pesquisas ainda na graduação, como parceiro de mestrado e de momentos da vida. É uma honra a amizade de vocês.

Apreendi e aprendo com todos! Mais uma vez, obrigada.

RESUMO

Variações morfológicas intraespecíficas na capacidade de voo em insetos polívoros podem ser uma otimização para o forrageamento, colonização do habitat e seleção do hospedeiro. Em insetos polívoros e dispersores, como *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), já foi proposto a existência de morfotipos de voos de dispersão (longa distância) e voos triviais (curta distância) como adaptações aos hospedeiros e habitats. O objetivo desta dissertação foi testar como variações morfológicas intraespecíficas de *B. tabaci* são mediadas pela qualidade do recurso local e o papel da paisagem como filtro ambiental dessas variações. Para isso, foi avaliado o formato das asas e do tórax das populações do inseto com análises de morfometria geométrica. Os insetos foram coletados em 15 fazendas inseridas em diferentes matrizes para verificar o papel da composição da paisagem na ocorrência dos morfotipos na população. Testamos a qualidade do recurso como preditor das variações intraespecíficas de dispersão com coletas de insetos em diferentes estádios fenológicos do recurso em um experimento em casa de vegetação. Foi verificado um dimorfismo sexual na forma das asas, com machos de asas mais curvilíneas enquanto as fêmeas possuem asas mais alongadas. Os morfotipos de dispersão e possivelmente colonizadores aparecem em um gradiente de formas, com asas mais curvilíneas no início (vegetativo) e no final (senescência) do ciclo da planta. Próximo a senescência do recurso, possivelmente há um gatilho para dispersão relacionado a percepção da qualidade alimentar. Quando o recurso é previsível e de qualidade, morfotipos de asas retilíneas ocorrem mais frequentemente na população. Nesta fase, a população possui mais estímulos para voos apenas entre os microhabitats. A paisagem atuou como um filtro ambiental na seleção de morfotipos, dependendo da composição das áreas de vegetação nativa próximas aos cultivos. Aparentemente, apenas indivíduos com asas adaptadas a transpor obstáculos são capazes de driblar barreiras impostas pela vegetação nativa. Desse modo, foi observado que há variações morfológicas intraespecíficas de dispersão em moscas-brancas a fim de otimizar a exploração do recurso. Além disso, estas variações são mediadas por interações inseto-planta de forma escala dependente a depender da composição da paisagem. Também foi demonstrado explicitamente a existência de morfotipos de dispersão em *B. tabaci*.

Palavras-chave: *Bemisia tabaci*; Formato de asa; Morfometria geométrica; Efeito *bottom-up*; Escalas espaciais; Agroecossistemas

ABSTRACT

Interspecific morphological variations in flight ability in polyphagous insects may be an adaptation for foraging, habitat colonization and host selection. In polyphagous and dispersing insects, such as *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), dispersing (long distance) and trivial (short distance) flight morphotypes have already been proposed as adaptations to hosts and habitats. The objective of this dissertation was to test how intraspecific morphological variations of *B. tabaci* are mediated by local resource quality and the role of landscape as an environmental filter of these variations. For this, the wing and thorax shape of insect populations was evaluated with geometric morphometry analyses. Insects were collected in 15 farms inserted in different matrices to verify the role of landscape composition on the occurrence of morphotypes in the population. We tested the quality of the resource as a proxy for intraspecific dispersal variations with collections of insects at different phenological stages of the resource in a greenhouse experiment. Sexual dimorphism in wing shape was found, with males having more curved wings while females have more elongated wings. The dispersal and possibly colonizing morphotypes appear in a gradient of shapes, with more curved wings at the beginning (vegetative) and end (senescence) of the plant cycle. Near the senescence of the resource, there is possibly a trigger for dispersal related to perceived food quality. When the resource is predictable and quality, rectilinear wing morphotypes occur more frequently in the population. At this stage, the population has more stimuli for flights only between microhabitats. The landscape acted as an environmental filter in morphotype selection, depending on the composition of native vegetation areas near the crops. Apparently, only individuals with wings adapted to overcoming obstacles can circumvent barriers imposed by the native vegetation. Thus, it was observed that there are intraspecific morphological variations of dispersal in whiteflies to optimize the exploitation of the resource. Furthermore, these variations are mediated by insect-plant interactions in a scale-dependent manner depending on landscape composition. The existence of dispersal morphotypes in *B. tabaci* has also been explicitly demonstrated.

Keywords: *Bemisia tabaci*; Wing shape; Geometric morphometry; Bottom-up effect; Spatial scales; Agroecosystem

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	10
MATERIAL E MÉTODOS	13
<i>o Área de Estudo</i>	<i>13</i>
<i>o Amostragem de insetos no campo</i>	<i>15</i>
<i>o Experimento em casa de vegetação</i>	<i>16</i>
<i>o Análises morfométricas</i>	<i>17</i>
<i>o Análises em microscopia eletrônica.....</i>	<i>19</i>
<i>o Análises de paisagem</i>	<i>20</i>
<i>o Análise estatística.....</i>	<i>20</i>
RESULTADOS	22
<i>o Variações intraespecíficas em populações de Bemisia tabaci ao longo do tempo</i>	<i>22</i>
<i>o Interação inseto-planta mediando a ocorrência de morfotipos</i>	<i>26</i>
<i>o Estruturas de acoplamento nas asas</i>	<i>27</i>
<i>o Interações inseto-planta-paisagem</i>	<i>29</i>
DISCUSSÃO	34
CONSIDERAÇÕES FINAIS	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42
APÊNDICE 1	42

INTRODUÇÃO

Insetos fitófagos utilizam uma variedade de sinais e pistas do recurso alimentar e do ambiente durante o forrageamento e dispersão entre habitats (Turlings et al., 1990; Finch & Collier, 2000; West & Paul Cunningham, 2002; Bernays et al., 2004; Derstine et al., 2020). A integração sensorial desses estímulos desencadeia comportamentos relacionados à seleção do hospedeiro que ocorrem a longas e curtas distâncias (Bernays & Chapman, 1994). Em longas distâncias, sinais amplamente detectáveis como pistas visuais e voláteis constitutivos de plantas são mais relevantes para o encontro do habitat (Wolfen et al., 2020). Em curtas distâncias, sinais e pistas menos detectáveis, porém mais confiáveis (e.g., voláteis induzidos por herbivoria, pistas tácteis e prova do hospedeiro) são mais relevantes para seleção e aceitação do hospedeiro (Bernays & Chapman, 1994; Rojas & Wyatt, 1999). Juntos, esses estímulos podem ser interpretados como positivos ou negativos e determinar a aceitação do hospedeiro ou a exploração de novos habitats (Finch & Collier, 2000; Bruce et al., 2005; Bleeker et al., 2009; Togni et al., 2018)

Dentre os insetos fitófagos, os polífagos interpretam combinações de amplos estímulos para se beneficiarem da exploração de diferentes recursos (Bernays & Chapman, 1994; Wiklund & Friberg, 2009). Contudo, há um *trade-off* entre reduzir o gasto energético do deslocamento às custas de não localizar um hospedeiro nutricionalmente mais adequado (Root, 1973; Mazzi & Dorn, 2012; Straub et al., 2014), possivelmente isso ocorre devido a evolução de uma limitação neural para tomadas de decisões em insetos polífagos (Bernays, 2001). Essas características podem variar de acordo com o aparato sensorial do inseto para percepção (Bruce & Pickett, 2011), sincronia e plasticidade com a sazonalidade dos recursos (Sandre et al., 2013) e variações morfológicas intraespecíficas (Kant et al., 2007), aumentando ou diminuindo a eficiência de encontro do habitat e exploração de hospedeiros.

Interessantemente, alguns insetos polífagos possuem adaptações morfológicas, especialmente relacionada a dispersão, que podem aumentar a eficiência do forrageamento e capacidade de exploração do habitat. Por exemplo, a espécie *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Deplphacidae) apresenta indivíduos com padrões dimórficos de asa em suas populações (Denno & Peterson, 2000). Morfotipos alados (macróptero) são dispersores de longa distância enquanto morfotipos braquípteros compensam a baixa mobilidade explorando de forma mais eficiente os hospedeiros e percebendo a sazonalidade da qualidade do recurso (Huberty & Denno, 2006). Em afídeos, a presença

de morfotipos alados na população é determinado por estímulos densidade dependentes (i.e., alta densidade populacional) que reduzem a qualidade do recurso (Braendle et al., 2006; Sack & Stern, 2007) e desencadeia o surgimento de indivíduos alados dispersores (Braendle et al., 2006). Portanto, aparentemente há respostas especializadas à qualidade do recurso em insetos polípagos que podem mediar comportamentos específicos de interação com o hospedeiro.

Variações morfológicas intraespecíficas podem ser importantes para exploração do recurso em escalas mais amplas, ditando eventos de dispersão entre manchas (Bouget et al., 2015). Isto implica que a capacidade de dispersão, representada pela capacidade de voo, esteja intimamente ligada ao arranjo espacial dos habitats suscetíveis à colonização por populações de insetos fitófagos (Hunter, 2002; Hendrickx et al., 2007). Processos escala-dependentes são especialmente importantes em espécies polípagas, devido às movimentações constantes entre habitats adequados e não adequados (Hanski & Singer, 2001; Hunter, 2002). Paisagens com maior permeabilidade a estes insetos (i.e., baixo custo de deslocamento) podem otimizar a dispersão e o sucesso no estabelecimento da população (Root, 1973; Veres et al., 2013; Novaes, 2021). Atualmente, as paisagens são compostas por um mosaico de áreas agrícolas e urbanas intercaladas com remanescentes de vegetação nativa (Tschardt et al., 2012). Em insetos polípagos que são pragas, áreas de vegetação nativa podem representar barreiras que aumentam o custo de deslocamento entre habitats (Mazzi & Dorn, 2012). Desse modo, variações morfológicas nas populações destes insetos podem ser adaptações importantes para lidar com os recursos heterogeneamente distribuídos em paisagens muito dinâmicas no tempo e no espaço.

Neste estudo, avaliou-se como variações morfológicas intraespecíficas em populações de um inseto polífago podem ser mediadas pela qualidade do hospedeiro e composição do habitat. Para isso, foi utilizado o inseto-praga polífago mosca-branca *Bemisia tabaci* (MEAM-1) (antigo biótipo B) (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) como modelo. O inseto tem distribuição cosmopolita (Moraes et al., 2018), apresenta alta capacidade de dispersão (Riis & Nachman, 2006) e se beneficia da fragmentação da paisagem (Togni et al., 2021). Em escala local, habitats complexos podem propiciar que *B. tabaci* enfrente dificuldades na tomada de decisão tendo em vista sua limitação neural, assim como em outros insetos polípagos (Bernays, 1999; Togni et al., 2010, 2018). Em escala mais ampla, suas populações respondem a elementos da paisagem durante os eventos de dispersão (Abdelkrim et al., 2017; Ribeiro et al., 2021; Togni et al., 2021),

dispersando por longas distâncias com episódios de isolamento de populações ao longo do tempo (Abdelkrim et al., 2017).

A associação de *B. tabaci* e habitats heterogêneos pode selecionar variações morfológicas em resposta ao ambiente (Byrne & Houck, 1990). Alguns indivíduos se envolveriam apenas em voos triviais, restritos ao habitat local (morfofoto trivial) e outros realizariam voos de dispersão com possibilidade de colonização de novos habitats (morfofoto colonizador) (Byrne & Houck, 1990). Estes morfotipos são caracterizados por diferenças morfológicas nas asas anteriores e posteriores (Byrne & Houck, 1990). Morfotipos colonizadores, com asas anteriores maiores, sustentariam voos por mais tempo e respondem às pistas visuais de luz UV (espectro de 400nm) (Blackmer & Byrne, 1993b; Byrne et al., 1996; Riis & Nachman, 2006). Morfotipos triviais, com asas posteriores diferindo dos morfotipos colonizadores, deslocam em curtas distâncias e respondem a pistas visuais da cor verde (espectro de 550nm) (Byrne et al., 1996; Riis & Nachman, 2006). Ademais, *B. tabaci* possui uma capacidade de dispersão média de 2 – 8 km (Byrne et al., 1996; Isaacs & Byrne, 1998; Riis & Nachman, 2006) e provavelmente isso ocorre devido ao morfofoto colonizador (Ludwig et al., 2019). Apesar dessas sugestões, demais confirmações da existência desses morfotipos em números de amostras superiores aos que foram anteriormente testados não haviam sido feitos. Isso implica em verificar variações em formas da asa que diferenciam os indivíduos de *B. tabaci* já que asas de forma mais arredondadas garantem mais manobrabilidade e formas mais alongadas permitem maior sustentação (Wootton, 1990, 2020).

É possível que os morfotipos sugeridos por Byrne & Houck (1990) sejam uma resposta das populações de *B. tabaci* a qualidade do recurso, influenciando a capacidade do inseto explorar novos habitats e recursos de qualidade, a depender do tipo de paisagem. Considerando que o formato da asa é fundamental para sustentação do voo em longas e curtas distâncias (Wootton, 1990), possivelmente as diferenças entre os morfotipos e sua capacidade de voo (Blackmer & Byrne, 1993b; Riis & Nachman, 2006) deve residir no formato da asa e não necessariamente no tamanho como proposto anteriormente (Byrne & Houck, 1990). Assim como para afídeos (Braendle et al., 2006; Döring, 2014), as variações morfológicas dos insetos devem ocorrer em resposta a qualidade e previsibilidade do recurso. Plantas jovens devem ser mais atrativas a indivíduos dispersores devido a sua qualidade nutricional (Scheirs & de Bruyn, 2002), ao passo que plantas em amadurecimento são recursos previsíveis capazes de sustentar as gerações do inseto ao longo do tempo. Nesse momento, deve haver morfotipos com formas de asas

capazes de realizar melhor exploração do habitat. A população deve ser capaz de reconhecer que o recurso está senescendo, havendo um estímulo intergeracional na população relacionado a qualidade do recurso (e.g., estresse hídrico) que deve estimular o surgimento de indivíduos adaptados a dispersão em longas distâncias (Inbar et al., 2001; Asplen, 2020). Estas variações morfológicas intraespecíficas podem ser uma resposta das populações de *B. tabaci* à qualidade do recurso e à condição de filtro ambiental disposto na paisagem (Gámez-Virués et al., 2015). Desse modo, possivelmente as diferenças entre os morfotipos deve residir no formato da asa e características do tórax, elementos fundamentais de sustentação de voo (Wootton, 1990). Para testar essas hipóteses, avaliamos se variações morfológicas intraespecíficas nas asas de um inseto praga polífago (*B. tabaci*) são desencadeadas pela qualidade do recurso, bem como o papel da paisagem na ocorrência dessas variações, ligando interações especializadas e processos ecológicos escala-dependentes.

MATERIAL E MÉTODOS

○ Área de Estudo

O estudo foi realizado de julho de 2020 a outubro de 2021 em 15 fazendas produtoras de tomates para consumo *in natura* no Distrito Federal (15°47'42,79" S 48°8'40,98" W) (Figura 1). O tomateiro *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) foi escolhido como modelo devido a sua abundância e relevância social e econômica na região. As moscas-brancas são pragas-chave da cultura devido ao alto potencial de transmissão de vírus (como begomovírus e crinivírus) (Inoue-Nagata et al., 2016). O tamanho médio das fazendas era de $11,8 \pm 4,04$ ha e elas estavam inseridas em paisagens contrastantes. As fazendas estavam a pelo menos 6 km de distância. O manejo de pragas variou desde o uso semanal de inseticidas sintéticos de amplo espectro até o uso de produtos permitidos na agricultura orgânica brasileira, como produtos à base de *Bacillus thuringiensis* e vespa parasitoide de ovos de lepidópteros, *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). As fazendas tinham 3 a 5 culturas além do tomate. As culturas mais frequentes foram as brássicas, morangos, pimentas e abóboras, cuja irrigação foi feita por aspersão.

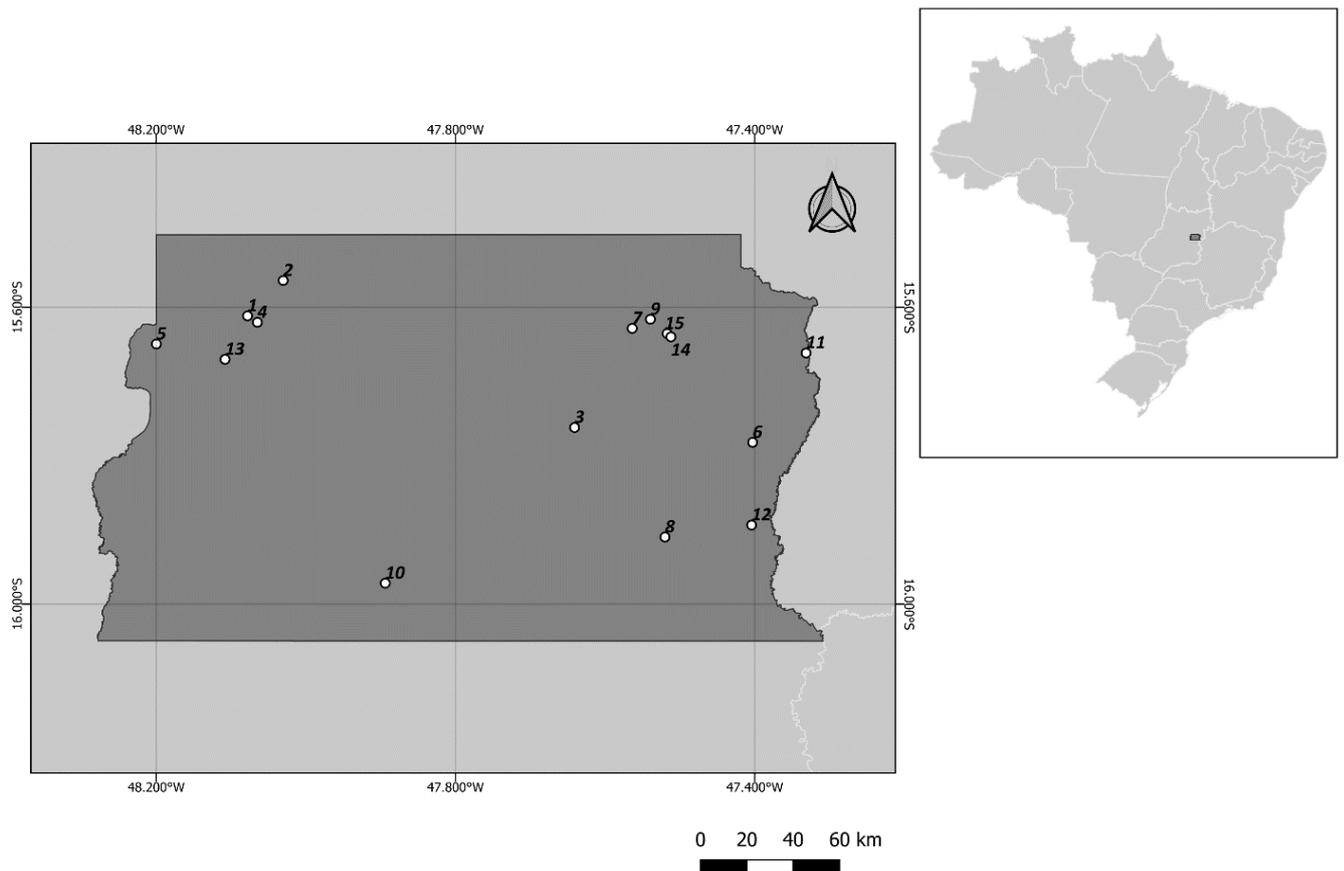


Figura 1. Mapa das 15 áreas de coleta de *Bemisia tabaci* MEAM-1 em cultivos de tomate localizados no Distrito Federal, Brasil.

A região de estudo está na área núcleo do bioma Cerrado. O Cerrado cobre cerca de 200 milhões de hectares do território brasileiro e é um dos *hotspots* de biodiversidade do mundo (Sano et al., 2019). O clima é do tipo Aw segundo a classificação de Köppen, com clima sazonal (Cardoso et al., 2014). A estação chuvosa (outubro a março) concentra mais de 90% da precipitação média do ano e durante a estação seca (abril a setembro) a umidade relativa cai abaixo de 15%. As temperaturas médias variam de 22°C a 27°C e a precipitação média é de 1.400 a 1.500 mm por ano (Cardoso et al., 2014). O Cerrado é a savana tropical brasileira e é considerada a última fronteira agrícola do país (Sano et al., 2019).

A paisagem na região é severamente fragmentada pela produção agrícola em grande escala, como soja, milho e algodão (Klink & Machado, 2005; Sano et al., 2019). Aproximadamente 43% do bioma foi convertido em diferentes tipos de uso do solo, com paisagens formadas principalmente por áreas agrícolas intercaladas com remanescentes

de vegetação nativa (Sano et al., 2019). A vegetação natural do Cerrado é formada por um mosaico de fisionomias vegetais que variam de campos e savanas a matas ciliares (Ribeiro & Walter, 1998). De acordo com a legislação brasileira, 35% da área total das fazendas deve ser comprometida com a conservação da vegetação natural (conhecida como reserva legal). Algumas fazendas tinham uma matriz dominada pela agricultura de larga escala enquanto outras são compostas predominantemente por matriz de vegetação nativa. Todas as áreas apresentaram florestas nativas como parte de sua reserva legal.

○ *Amostragem de insetos no campo*

Moscas-brancas adultas foram coletadas em campo durante três estádios fenológicos de plantas de tomate para verificar se morfotipos em populações de *B. tabaci* são influenciados pela idade da planta. Coletou-se insetos de ambos os sexos para avaliar o dimorfismo sexual relacionado à morfologia das asas e à capacidade de voo. Os insetos foram coletados com aspirador entomológico manual na face abaxial das folhas durante o crescimento vegetativo (25-45 dias), floração (60-80 dias) e senescência (90-120 dias). Cada estágio fenológico representou uma mudança na qualidade do recurso, possivelmente influenciando na ocorrência de diferentes morfotipos. A fase vegetativa receberia as populações de morfotipos dispersores quando o recurso for mais atrativo (Togni et al., 2010). A fase de floração abrigaria a população estabelecida e residente, formada principalmente pelos voadores triviais. O estágio de senescência representaria um gradiente entre indivíduos residentes e dispersores, com predominância de morfotipos propensos à dispersão devido à redução do valor nutricional dos recursos.

Durante a amostragem, os coletores caminharam aleatoriamente entre as linhas de cultivo e coletaram ativamente moscas-brancas vivas por pelo menos 60 minutos por fazenda em cada estágio fenológico da cultura no período da manhã (9h30 a 10h30 da manhã). Os insetos foram levados ao laboratório e armazenados em freezer (-20 °C) por 24 horas. Após esse período, os insetos foram separados por sexo e preparados para posterior extração das asas e tórax. Os insetos foram inspecionados em microscópio estereoscópico, e todos os indivíduos com asas e corpos intactos foram separados para análise. Usando esse método, evitamos quaisquer vieses relacionados a deformações não naturais das asas potencialmente causadas pela coleta, transporte e armazenamento dos insetos. Pelo menos 10 insetos de cada fazenda foram separados para identificar as

espécies crípticas com base na Reação em Cadeia da Polimerase do Polimorfismo do Comprimento do Fragmento de Restrição (RFLP-PCR) (Bosco et al., 2006). Todas as amostras foram identificadas como espécies de *B. tabaci* MEAM-1 (Apêndice 1).

○ *Experimento em casa de vegetação*

Para verificar se a qualidade do recurso determina o surgimento de variações morfológicas relacionadas ao voo (i.e., morfotipos triviais e dispersores), realizamos um experimento sob condições controladas. Plantamos mudas de tomateiro (cv. Santa Clara) em bandejas de isopor com substrato comercial (Bioplant®) em casa de vegetação (26 ± 4 °C, UR 55% - 70%). Após 45 dias do plantio, as mudas foram transplantadas individualmente para vasos plásticos de 2L contendo solo e substrato comercial (1:1). Os tomateiros foram transferidos para gaiolas de madeira cobertas com malha fina (1m x 80cm x 1m). Cada gaiola continha 20 plantas espaçadas em 5 cm entre si.

Após o estabelecimento das plantas (cerca de 30 dias após o transplante), foram coletados adultos de *B. tabaci* MEAM-1 em criação massal do inseto em plantas de repolho *Brassica oleracea* L. (Brassicaceae) mantidas em casa de vegetação. Os insetos foram coletados aleatoriamente com um aspirador entomológico manual de diferentes plantas da criação de insetos. Cada gaiola foi infestada com aproximadamente 1.000 moscas-brancas adultas. Cada gaiola contendo uma população inicial de moscas-brancas formou uma repetição do experimento (n=5). Os insetos foram deixados para se reproduzir por 45 dias para obter pelo menos duas gerações consecutivas do inseto estabelecido dentro das gaiolas.

Como foram liberadas moscas-brancas na fase vegetativa do tomateiro, foi coletado e analisado apenas os indivíduos presentes nas fases de floração e senescência. Primeiramente, coletamos 10 moscas-brancas de ambos os sexos por gaiola, totalizando 50 exemplares. Nesse período, as plantas estavam em fase de floração (~65 dias após o transplante das mudas). Quando as plantas atingiram o estágio de maturação dos frutos e iniciaram a senescência (~95 dias após o transplante das mudas), realizamos uma segunda amostragem de mosca-branca com o mesmo número de indivíduos da primeira coleta. Após as coletas, os insetos foram levados ao laboratório nas mesmas condições de armazenamento e preparo das coletas de campo. Todos os insetos foram preparados para a extração das asas para a realização das análises morfométricas.

Neste experimento, também foi usada a mudança na qualidade dos recursos como um possível determinante no aparecimento dos morfotipos. Portanto, a coleta no estágio de floração garantiu que os espécimes fossem 100% residentes e possivelmente uma população de morfotipo trivial. Por outro lado, coletas de espécimes em fase de senescência foram utilizadas para verificar a ocorrência de morfotipos adaptados a voos de dispersão.

○ *Análises morfométricas*

Foram medidas as formas das asas anteriores e posteriores de moscas-brancas coletadas em campo e em casa de vegetação usando análises de morfometria geométrica. Nos ensaios de campo, coletou-se 256 moscas-brancas, das quais foram obtidas 249 asas anteriores (227 de fêmeas e 29 de machos) e 256 asas posteriores (250 de fêmeas e 29 de machos). No experimento em casa de vegetação, foi analisada a forma das asas de 94 indivíduos, totalizando 92 anteriores (51 de fêmeas e 41 de machos) e 94 posteriores (51 de fêmeas e 43 de machos). Em ambos os experimentos, o tórax e as asas anteriores e posteriores do lado direito dos indivíduos foram removidos com microestiletos entomológicos. Em seguida, aplicamos etanol 90% nas estruturas para remover as ceras extracuticulares. Após a evaporação completa do álcool, fotografou-se cada asa em uma ampliação padronizada de 35x com uma câmera acoplada a um estereomicroscópio (Leica LAS EZ4®) e com utilização de escala milimétrica ancorada junto à foto. As imagens foram transferidas para o software TPSDIG2 (Rohlf, 2015) onde foram digitalizados os marcos anatômicos (Figura 2).

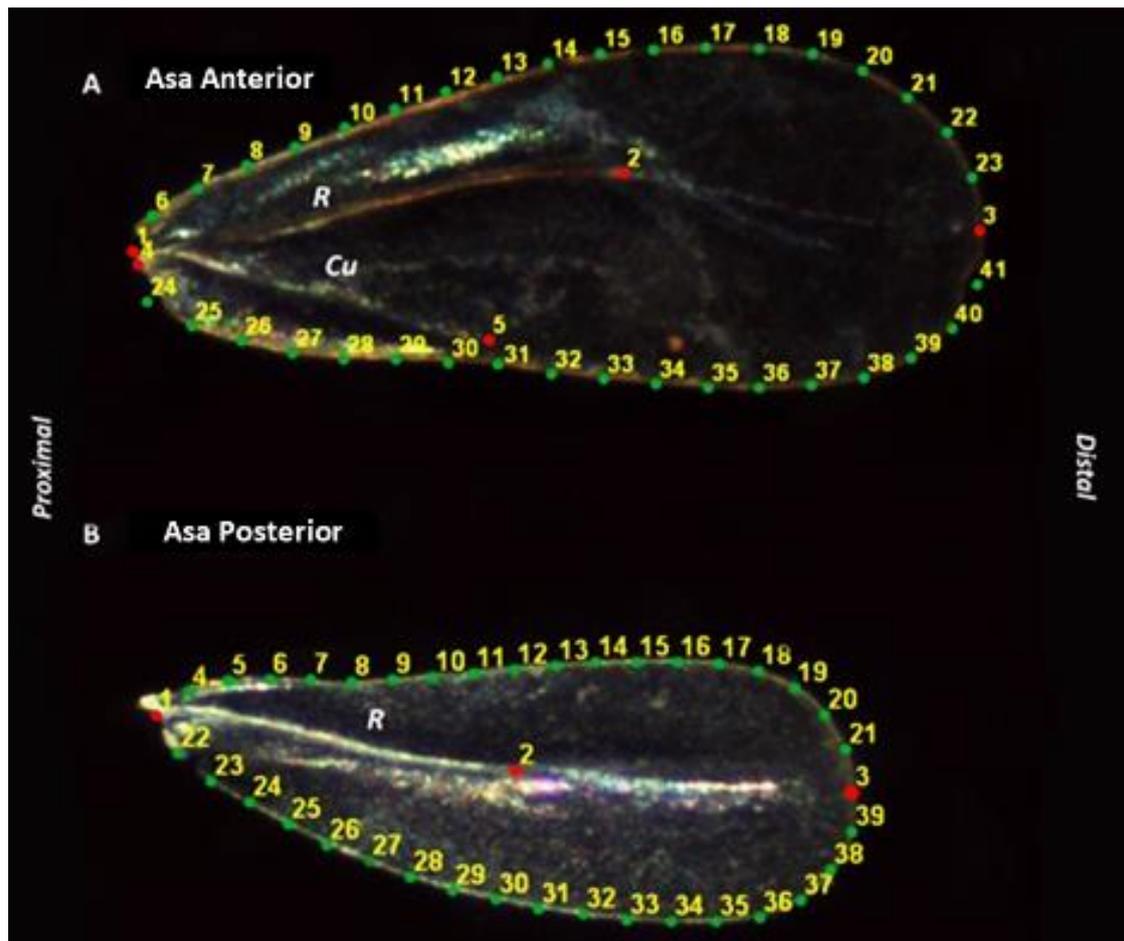


Figura 2. Asa anterior (A) e asa posterior (B) de *Bemisia tabaci* MEAM-1, fotografada em estereoscópio com aumento de 35x. Na imagem, estão representados os marcos anatômicos utilizados nas análises de morfometria geométrica, com base em Byrne & Houck (1990). A nervura radial é representada em R e a nervura cubital é representada em Cu.

A seleção dos marcos anatômicos foi modificada a partir de Byrne e Houck (1990), que primeiro propuseram morfotipos de *B. tabaci*. Utilizamos as veias radial (R) e cubital (Cu) da asa anterior e a veia R da asa posterior como principais pontos anatômicos. Essas veias longitudinais foram consideradas em nossas análises porque supostamente suportam a deformação da asa durante o voo (Wootton, 1981). O marco 1 de ambas as asas correspondeu à região proximal da asa em R; o marco 2 de ambas as asas à zona central da asa, que correspondia à porção medial de R, o marco 3 foi posicionado na curvatura máxima das asas e os marcos 4 e 5 corresponderam ao início e fim da veia Cu, respectivamente (Figura 2).

A forma de cada asa também foi obtida a partir do contorno de suas margens. Para isso, definimos 20 semi marcos anatômicos em ambas as asas posicionados de forma equidistante. As margens anteriores de ambas as asas foram medidas de R até a posição mais distal da asa, e a margem posterior foi medida exatamente na direção oposta (Figura 2). Os semi marcos anatômicos obtidos foram submetidos à Análise Generalizada de Procrustes para obtenção das variáveis de forma (componente uniforme e deformações parciais) e o tamanho do centroide (TC) das asas utilizando o software TPSRELW 1.53 (Rohlf, 2015). Os semi marcos anatômicos foram deslizados usando o software TPSutil 1.81 (Rohlf, 2015) para minimizar a energia de flexão e remover o efeito arbitrário da posição dos marcos ao longo do contorno definido na estrutura da asa (Gunz & Mitteroecker, 2013).

Também usamos o índice de volume do tórax para inferir a capacidade de voo de *B. tabaci* (Hall & Willmott, 2000). Este índice complementa as medidas do formato da asa, pois está relacionado ao movimento muscular do inseto para o voo. Primeiro calculamos o comprimento do tórax medindo a distância entre o pronoto e o metanoto e a largura do tórax medindo a distância entre ambas as extremidades das inserções anteriores. O comprimento da asa foi estimado calculando a distância entre a extremidade proximal e distal da asa (ou seja, do marco anatômico 1 ao marco anatômico 3). O volume do tórax foi calculado multiplicando o comprimento pela largura do tórax ao quadrado (Hill et al., 2001). O valor resultante do volume do tórax foi então dividido pelo quadrado do comprimento da asa anterior para obter o índice de volume do tórax. Escolhemos arbitrariamente o comprimento da asa traseira para este cálculo porque o padrão era o mesmo ao considerar o comprimento da asa anterior. Valores baixos do índice de volume torácico indicam corpos mais robustos, e voos menos manobráveis mais rápidos, enquanto valores mais altos indicam corpos mais finos e voos mais lentos manobráveis (Hill et al., 2001).

- *Análises em microscopia eletrônica*

Para verificar estruturas de acoplamento durante o voo, as asas da espécie *B. tabaci* foram examinadas por microscopia eletrônica de varredura. As amostras foram fixadas e armazenadas em etanol a 70%. Não foi realizada nenhuma outra etapa de preparo da amostra devido ao grau de sensibilidade das estruturas. As amostras foram colocadas em

suporte porta amostras do microscópio, revestidas com ouro e examinadas com o microscópio de eletrônico de varredura JEOL JSM 7001F do Laboratório de Microscopia e Microanálise do Instituto de Biologia – Universidade de Brasília. A identificação das estruturas de acoplamento foi baseada no estudo anterior realizado em um fóssil (Franielczyk-Pietryra et al., 2019) de mosca-branca.

- *Análises de paisagem*

A composição da paisagem ao redor dos cultivos foi determinada a partir da caracterização da cobertura do solo e classes de uso do solo obtidas por imagens de satélite para investigar o efeito da composição da paisagem na ocorrência de morfotipos de mosca-branca e suas implicações na colonização das culturas. Caracterizamos a paisagem no entorno das fazendas em dois *buffers* concêntricos com raios de 500 m (considerados em escala local) e 2000 m (considerados em escala de paisagem), sendo cada fazenda o ponto central. Os *buffers* foram estabelecidos considerando a capacidade média de voo da mosca-branca (2 – 8 km) (Byrne et al., 1996; Isaacs & Byrne, 1998; Riis & Nachman, 2006). Os mapas foram obtidos da sexta coleção do mapa do bioma Cerrado do Projeto Mapeamento Anual de Uso e Cobertura do Solo no Brasil (MapBiomas) (Souza et al., 2020). Este mapa conta com dados validados em resolução de 30 m com dados *raster* e um sistema de classificação pixel a pixel usando imagens de satélite Landsat. O processamento do mapa e a medição do *buffer* foram feitos usando o software QGIS 3.16.11, usando o plugin MMQGIS (versão 5.16) (QGIS Development Team, 2021). Estimamos a composição da paisagem nos *buffers* de cada propriedade a partir da proporção ocupada por cada cobertura e classe de uso do solo na área dentro dos *buffers*, usando o *plugin* LecoS (Jung, 2013). O *buffer* de 2000 m também foi utilizado para caracterizar a matriz paisagística.

- *Análise estatística*

A partir das variáveis que representam a forma da asa foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), que gerou 78 novas variáveis para as asas anteriores e 74 variáveis para as asas posteriores. Então, para reduzir a dimensionalidade dessas

variáveis (eixos PCA), mas capturando quase a totalidade da variação da forma da asa (99,9%), selecionamos 29 eixos para asas anteriores e 28 eixos para asas posteriores. Em seguida, submetemos essas variáveis a Análises Multivariadas de Variância (MANOVA) seguidas de Análises Discriminantes Lineares (LDA) considerando sexo e estádios de desenvolvimento da cultura como grupos definidos *a priori*. No entanto, para os dados de campo considerando os estádios de cultivo, as comparações foram realizadas separadamente agrupando machos e fêmeas, e apenas para fêmeas devido ao baixo número de machos capturados. No experimento em casa de vegetação, no entanto, as análises foram feitas agrupando ambos os sexos para verificar um possível efeito da qualidade do recurso influenciando os morfotipos de *B. tabaci* em nível populacional. Para verificar a morfologia associada aos eixos LDA (Variáveis Canônicas – VC), utilizou-se o software TpsRegr 1.43 (Rohlf, 2015).

Para avaliar os efeitos alométricos na forma da asa, foram realizadas regressões lineares utilizando os eixos LDA (variáveis dependentes) e TC (variáveis independentes). Para investigar possíveis diferenças na capacidade de voo de machos e fêmeas comparou-se o índice de volume torácico de ambos os sexos por meio de um teste t. Realizou-se uma Análise de Variância (ANOVA) para investigar se o índice de volume torácico diferiu entre os estádios fenológicos da planta, seguido de um teste de comparação de médias (teste de Tukey). Essa análise foi feita considerando machos e fêmeas e fêmeas separadamente. No experimento em casa de vegetação, as análises foram feitas com dados agrupados para ambos os sexos. As regressões multivariadas e lineares foram realizadas no software PAST 4.04.

Foi utilizado um Modelo Linear de Efeitos Mistos (LME, sigla em inglês) no software R para verificar se a ocorrência de morfotipos triviais e de dispersão é afetada pela proporção de áreas naturais (Crawley, 2013). Primeiramente, realizou-se uma PCA usando os escores LDA de ambas as asas anteriores e posteriores, considerando cada estágio fenológico. Foram utilizadas as duas primeiras variáveis canônicas (VC1 e VC2) da LDA. Não foram incluídos os dados de volume do tórax na análise porque covariou com um dos eixos relacionados à forma da asa anterior (VC1). Esse procedimento permitiu combinar todas as variações nas formas individuais das asas em uma única análise que explicou 61.28% da variação observada nos dados (PC1 = 32.9%, PC2 = 28.38%). Em seguida, foram extraídos os escores de PC1 e PC2 (consideradas variáveis dependentes) para cada estágio fenológico do tomateiro separadamente e utilizou-se as

proporções de áreas naturais para cada fazenda nos *buffers* de 500 e 200 m como variáveis independentes nos LMEs.

Para obter as proporções de áreas naturais, considerou-se a soma das proporções de formações florestais e savânicas na paisagem em cada *buffer* separadamente. Não foram utilizados os dados das formações campestres porque foi assumido que essas formações não resistem ao movimento das moscas brancas na paisagem (Togni et al., 2021). Os LMEs foram ajustados separadamente para cada eixo da PCA e cada estágio fenológico do tomateiro. Em todos os modelos, o local, a data de coleta e o sexo dos indivíduos foram utilizados como fatores aleatórios. A significância das variáveis nos modelos foi verificada por uma Análise de Deviância (ANODEV), usando um teste F (Crawley, 2013). A qualidade de ajuste do modelo foi avaliada por uma análise de resíduos.

RESULTADOS

○ *Variações intraespecíficas em populações de Bemisia tabaci ao longo do tempo*

Foi identificado dimorfismo sexual na forma das 249 asas anteriores ($F= 3,62$, $g.l= 29$, $P < 0,001$) e 256 asas posteriores entre machos e fêmeas de *B. tabaci* ($F= 3,89$, $g.l= 28$, $P < 0,001$). A margem anterior das fêmeas tem formato mais curvilíneo, com a veia cubital mais extensa que a dos machos (Figura 3A). Por outro lado, as asas posteriores dos machos têm formato triangular (Figura 3B). As análises de regressão mostraram efeitos alométricos insignificantes na forma da asa anterior ($r^2 = 0,06$, $P < 0,001$) e posterior ($r^2 = 0,03$, $P = 0,001$) para machos e fêmeas. Os machos apresentaram volumes torácicos significativamente menores ($60,41 \pm 2,3 \text{ mm}^3$) do que as fêmeas ($69,66 \pm 1,69 \text{ mm}^3$) ($t = 2,13$, $g.l = 1$, $P = 0,002$), sugerindo que os machos têm voos mais rápidos e menos manobráveis (Figura 4).

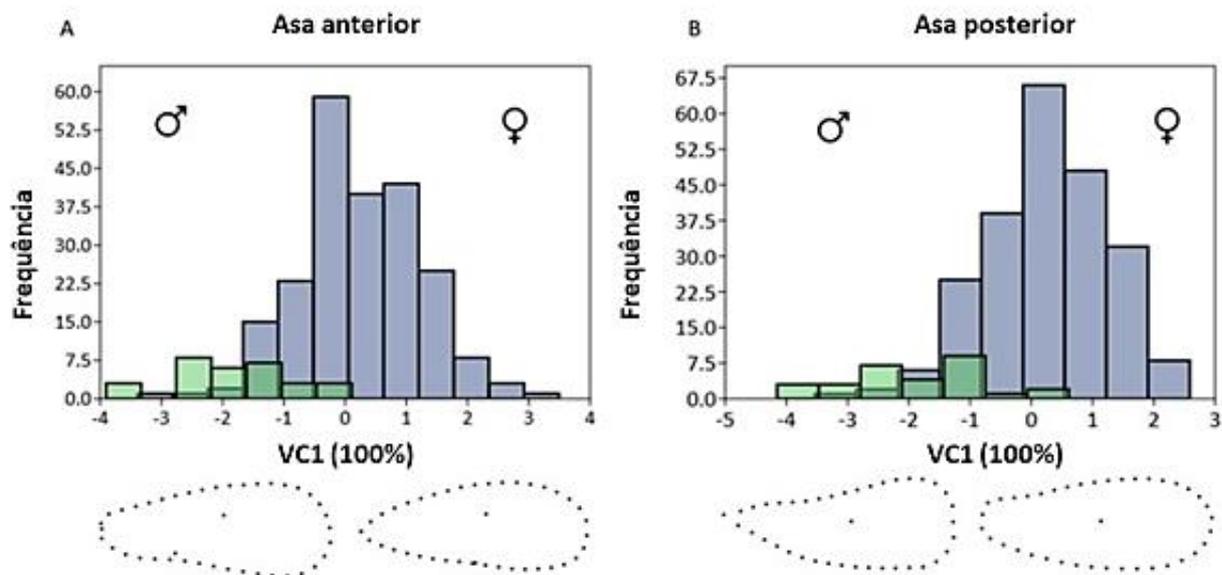


Figura 3. Distribuição da frequência (%) da forma das asas anteriores (a) e posteriores (b) de machos (representados em barras da cor verde) e fêmeas (representados em barras da cor azul) de *Bemisia tabaci* MEAM-1 coletadas em 15 fazendas produtoras de tomate no Distrito Federal, Brasil. Abaixo do eixo x, estão os formatos da asa consenso de machos (sempre à esquerda) e fêmeas (sempre à direita) a partir da sobreposição de Procrustes.

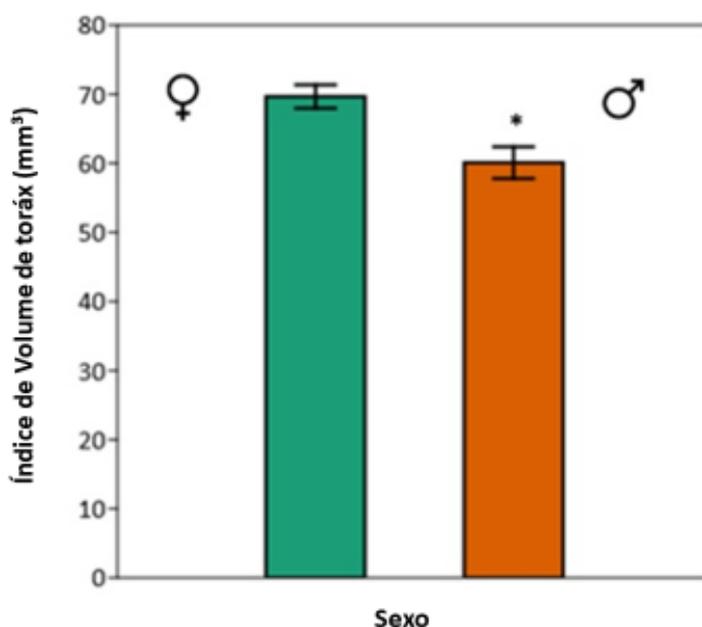


Figura 4. Média (\pm EP) do índice de volume de tórax (mm^3) de machos e fêmeas de *Bemisia tabaci* MEAM-1 coletados em 15 fazendas produtoras de tomate no Distrito Federal, Brasil. O asterisco indica diferença significativa ($P < 0,05$) pelo teste *t*.

A partir das coletas em campo, foi obtido que o formato das asas anteriores não teve diferença significativa entre os estádios fenológicos do tomateiro considerando machos e fêmeas juntos ($F = 1,31$, g.l = 58, $P = 0,070$) ou apenas fêmeas ($F = 1,30$, g.l = 58, $P = 0,070$). Contudo, em uma comparação *a posteriori* par a par usando os dados morfológicos de ambos os sexos e fêmeas mostrou apenas que os espécimes que colonizam os hospedeiros na fase vegetativa diferem dos insetos coletados no estágio de floração, com forma de asa mais curvilínea (Figura 5AB). As asas posteriores de machos e fêmeas ($F = 2,01$, g.l = 56, $P < 0,001$) e apenas as fêmeas ($F = 1,90$, g.l = 56, $P \leq 0,001$) também diferiram entre os estádios fenológicos do tomateiro, indicando uma mudança no formato das asas ao longo do cultivo, especificamente na fase vegetativa (Figura 5CD). As alterações no formato das asas concentraram-se no contorno da margem anterior, predominando as asas curvas na fase vegetativa e as asas arredondadas na fase de floração (Figura 5). Assim como, o índice de volume torácico dos espécimes coletados na fase vegetativa foi maior (voos lentos e mais manobráveis) enquanto os indivíduos coletados na fase de senescência apresentaram os menores valores (possivelmente para voos rápidos e menos manobráveis) (machos e fêmeas: $F = 3,71$, g.l = 115,6, $P = 0,020$; Fêmeas: $F = 2,91$, g.l = 98,47, $P = 0,030$) (Figura 6).

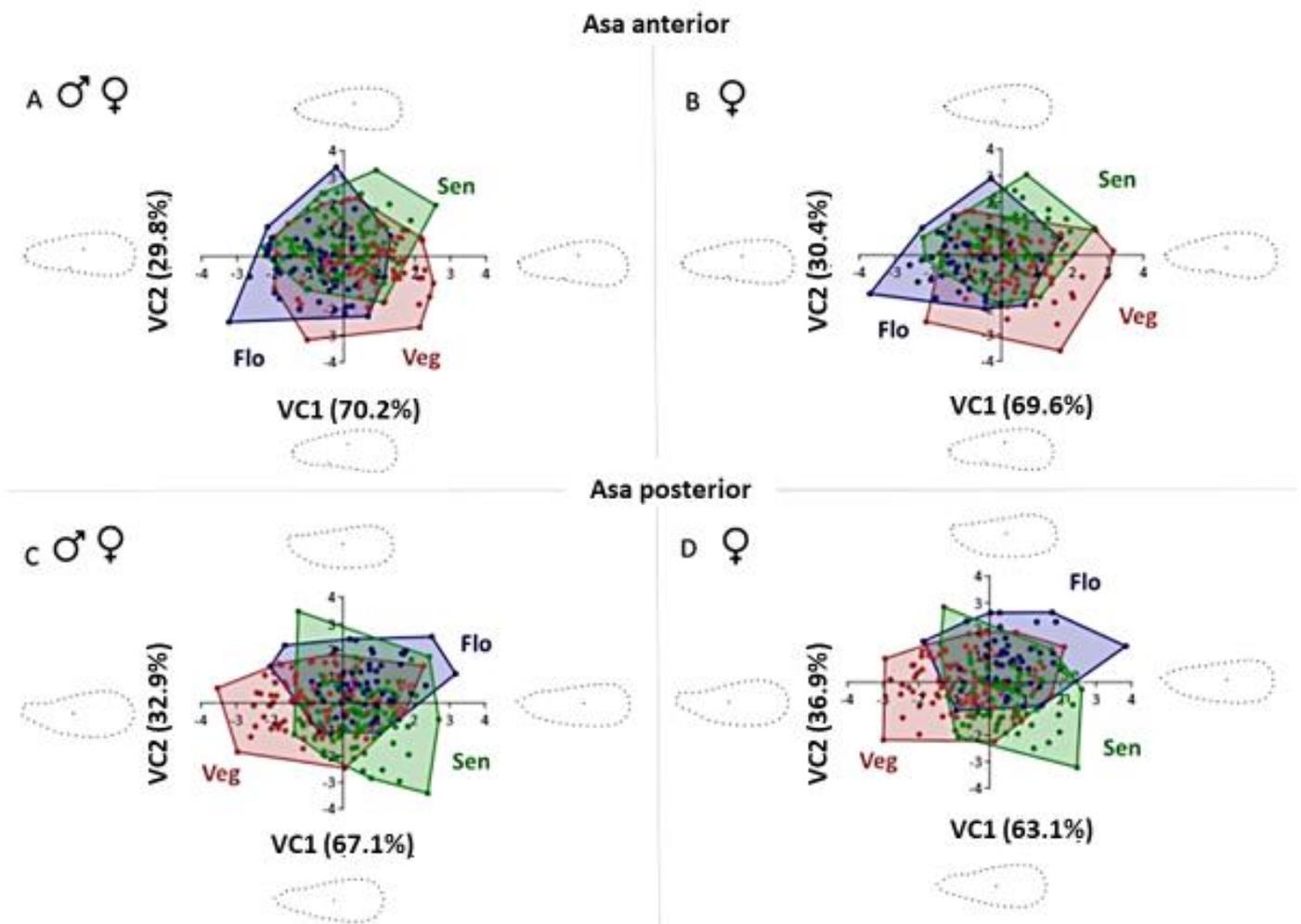


Figura 5. Análise discriminante linear (LDA, sigla em inglês) da mudança de formato da asa anterior (a e b) e posterior (c e d) de machos e fêmeas de moscas-brancas coletadas, respectivamente, durante o estágio vegetativo (Veg, em vermelho), floração (Flo, em azul) e senescência (Sen, em verde) de tomateiros em 15 fazendas no Distrito Federal, Brasil. Nos extremos positivos e negativos dos eixos x e y, estão representados os formatos da asa consenso de cada um dos estádios fenológicos obtidos a partir da sobreposição de Procrustes.

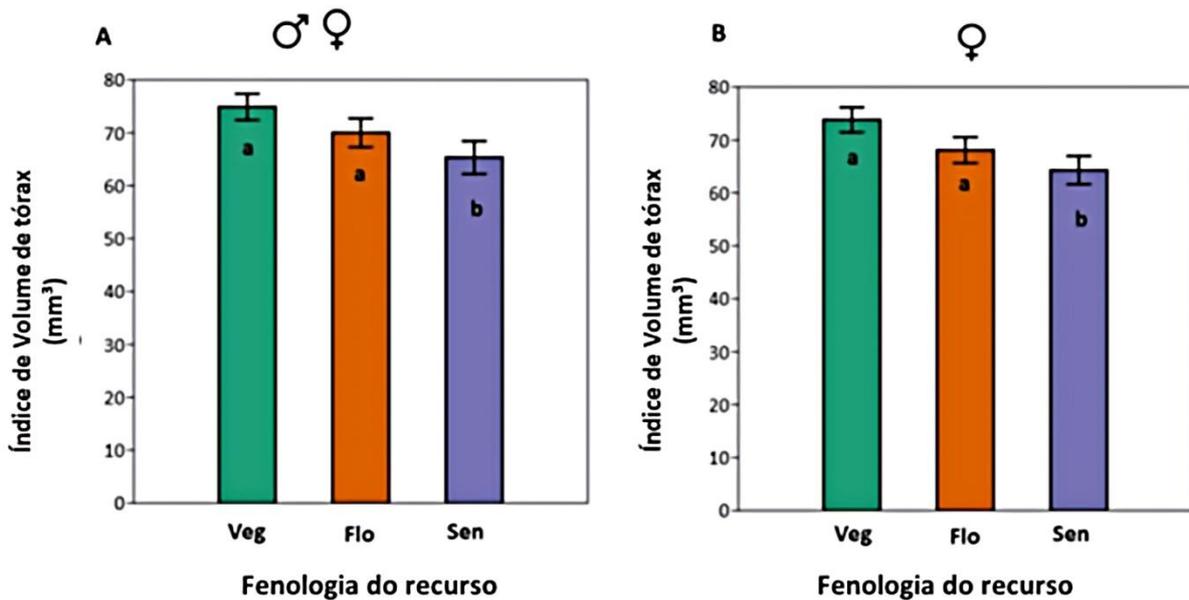


Figura 6. Média (\pm EP) do índice de volume de tórax (mm^3) de machos e fêmeas (a) e apenas fêmeas (b) de *Bemisia tabaci* MEAM-1 coletados durante o estágio vegetativo (Veg), floração (Flo) e senescência (Sen) de tomateiros em 15 fazendas produtoras de tomate no Distrito Federal, Brasil. Médias seguidas pelas mesmas letras minúsculas no interior das barras indicam que não há diferença significativa entre as médias pelo teste de Tukey ($P > 0,05$).

○ *Interação inseto-planta como mediadora de morfotipos*

O experimento em casa de vegetação evidenciou os padrões encontrados em campo. O formato das asas anteriores ($F = 26,25$, $g.l = 27$, $P < 0,001$) e posteriores ($F = 3,19$, $g.l = 74$, $P < 0,004$) dos indivíduos coletados no estágio de floração dos tomateiros diferiu dos indivíduos coletados no estágio de senescência. A asa posterior das moscas-brancas durante o estágio de floração dos tomateiros é mais arredondada do que no estágio de senescência (Figura 7B). As asas posteriores de indivíduos coletados durante a fase de senescência do tomateiro assemelham-se à morfologia das asas posteriores encontradas na fase vegetativa em campo. Em ambos os casos, as asas foram predominantemente mais curvas e arredondadas quando comparadas as asas de indivíduos coletados em campo durante a floração, sugerindo uma estratégia para voo com obstáculos (Figura 5, Figura 7). Os índices de volume do tórax não diferiram ($t = 0,12$, $g.l = 2$, $P = 0,093$) entre os

tratamentos (tratamento: volume do índice do tórax \pm desvio padrão - floração: $61,94 \pm 2,32 \text{ mm}^3$; senescência: $61,52 \pm 2,39 \text{ mm}^3$).

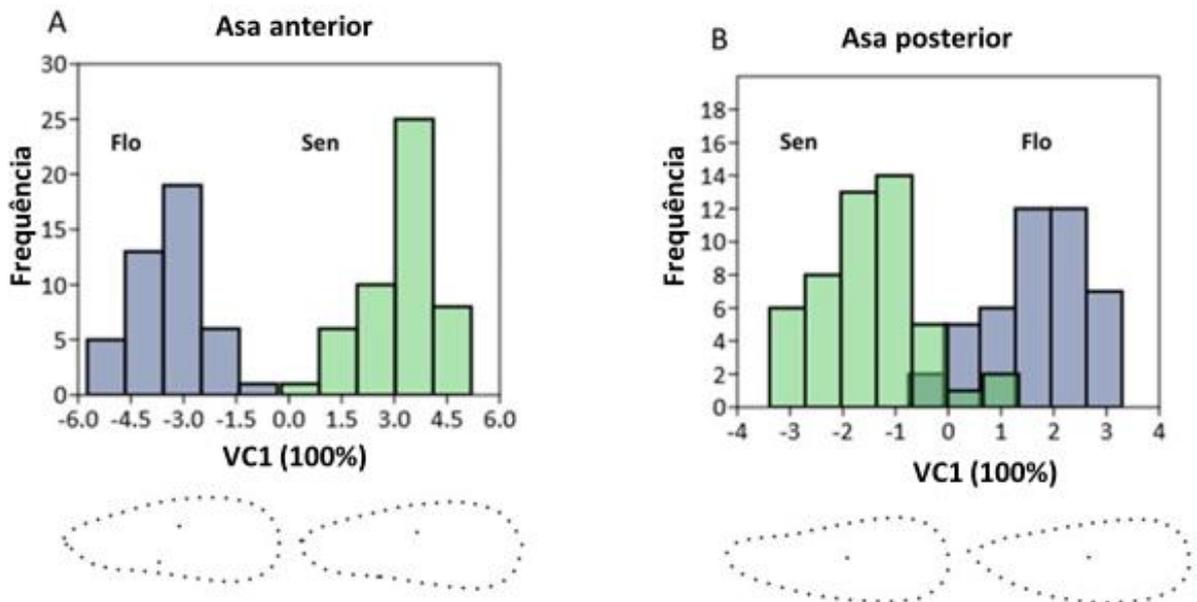


Figura 7. Análise discriminante linear (LDA, sigla em inglês) da mudança no formato da asa anterior (A) e posterior (B) de moscas-brancas coletadas nos estádios de floração (Flo, em azul) e senescência (Sen, em verde) em plantas de tomate em casa de vegetação. Abaixo do eixo x, estão os formatos da asa consenso de insetos coletados no estágio de floração (sempre à esquerda) e insetos coletados no estágio de senescência (sempre à direita) a partir da sobreposição de Procrustes.

o *Estruturas de acoplamento nas asas*

As análises de microscopia eletrônica de varredura nas asas anteriores e posteriores de mosca-branca mostraram estruturas na superfície da asa que compõem a camada de cera característica da espécie. Além disso, foi possível observar estruturas de ganchos na camada costal da asa posterior que potencialmente são utilizadas como estruturas de acoplamento tanto para movimentos de repouso e quanto para movimentos de dispersão.

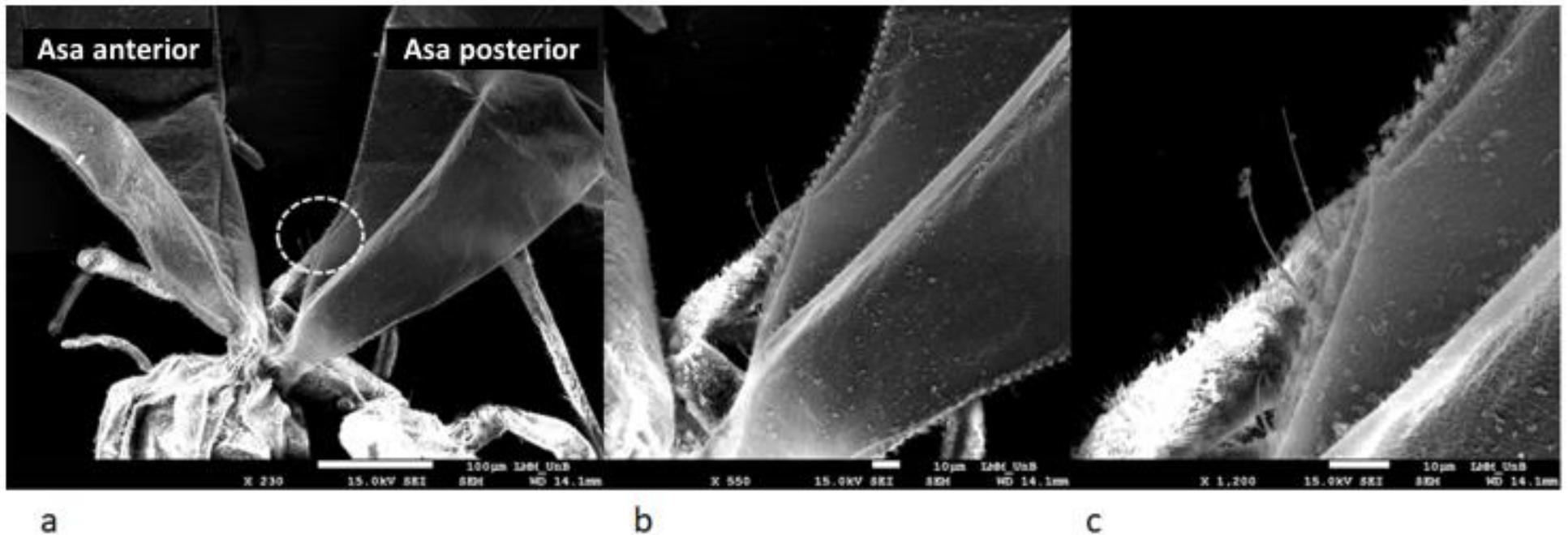


Figura 10. Microscopia eletrônica de varredura das asas de *Bemisia tabaci* MEAM-1. Em A, asa anterior e asa posterior fixadas ao tórax. A região circulada mostra a localização dos ganchos de acoplamento na margem costal da asa posterior. Em B, visualização de três ganchos em aumento de 550x. Em C, visualização dos ganchos de acoplamento em aumento de 1.200x.

○ *Interações inseto-planta-paisagem*

A maioria das fazendas estava inserida em uma matriz agrícola, mas com um gradiente da proporção de áreas naturais ao redor dos cultivos (Figura 8). Com exceção da Fazenda 1, que possui aproximadamente 80% de áreas naturais na paisagem, cultivos de soja em grande escala e pastagens dominam as paisagens (Figura 8). Portanto, as possíveis barreiras à dispersão de moscas-brancas (formações florestais e de savana) variaram entre as fazendas amostradas.

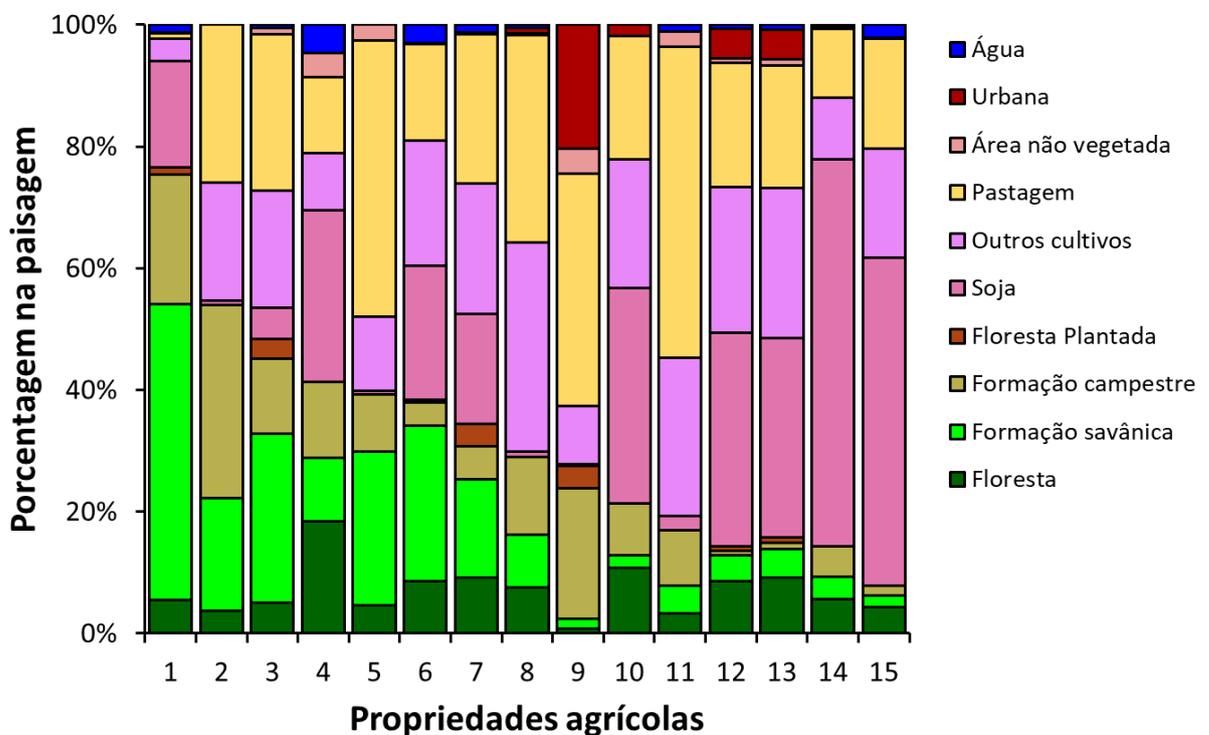


Figura 8. Porcentagem ocupada por diferentes classes de uso e ocupação do solo compondo as paisagens circundante de 15 fazendas produtoras de tomate no Distrito Federal, Brasil. A porcentagem de diferentes classes de uso da terra estabelecidas pelo mapa de uso e cobertura do solo do ano 2020 fornecido pelo projeto MapBiomias em um *buffer* de 2000m de raio.

Considerando a última parte das análises estatísticas descritas (ver seção de material e métodos) a PCA realizada para resumir e combinar os formatos das asas anteriores e posteriores indicou que o primeiro eixo (PC1) teve uma maior associação

(peso das variáveis $\geq 0,5$) com o VC1 (relacionado negativamente) da asa anterior e com o VC1 e VC2 (positivamente relacionados) da asa posterior. Já o segundo eixo (PC2) apresentou associação negativa com VC2 da asa anterior e VC1 da asa posterior (Figura 9 e Tabela 1). Portanto, os LMEs revelaram que a formato geral das asas da mosca-branca foi afetada pela proporção de vegetação nativa na paisagem em diferentes escalas espaciais (Tabela 2). No entanto, este efeito foi observado apenas para indivíduos coletados durante a fase vegetativa do tomateiro (Tabela 2, Figura 9).

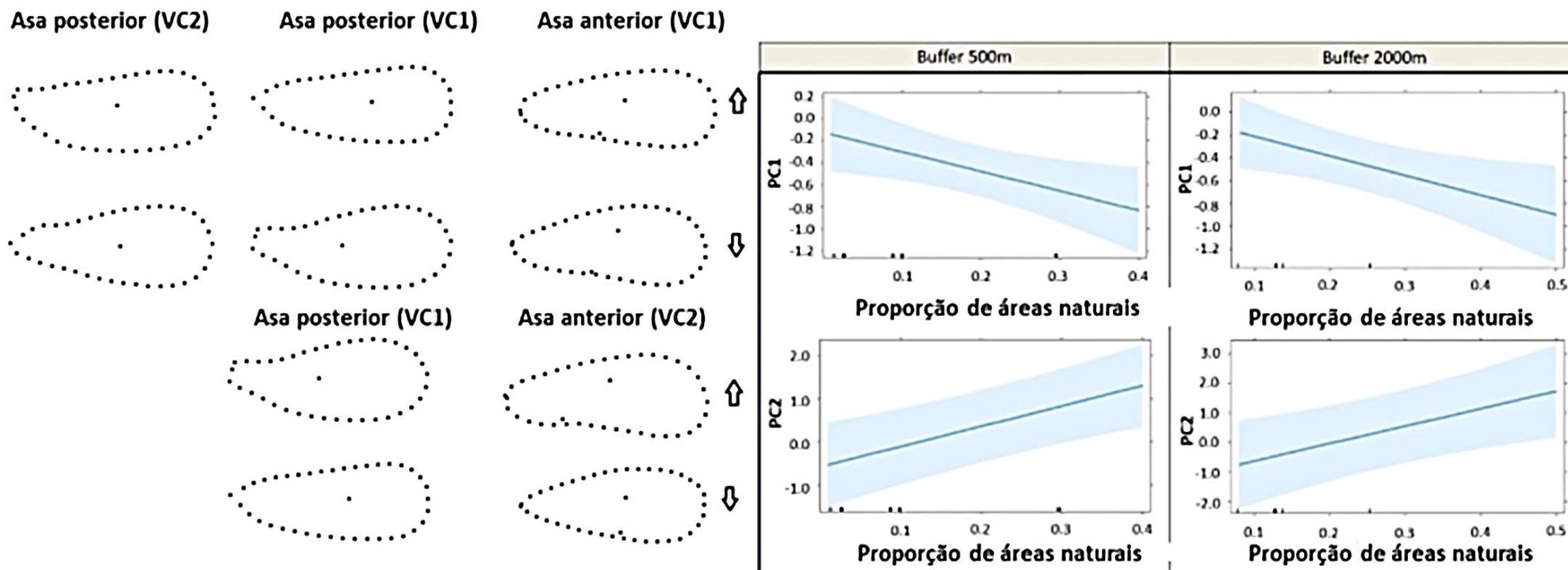


Figura 9. Relação entre proporção de áreas naturais na paisagem em *buffers* de 500m e 2000m e forma das asas (PC1: 32,9% e PC2: 28,38%) de moscas-brancas coletadas durante o estágio vegetativo de tomateiro em 15 fazendas no Distrito Federal, Brasil. A área sombreada do gráfico corresponde ao intervalo de confiança. Do lado esquerdo, estão as visualizações das formas das asas correspondentes às relações entre as formas das asas anteriores e posteriores do inseto em conjunto a partir dos escores dos eixos da PCA (PC1 e PC2).

Tabela 1. Resultados da Análise de Componentes Principais (PCA) a partir dos scores individuais obtidos para mosca branca (*Bemisia tabaci* MEAM-1) na Análise Linear Discriminante (LDA, sigla em inglês) utilizando as variáveis morfológicas das asas anteriores e posteriores. A LDA foi realizada considerando as diferentes fases fenológicas do tomateiro em 15 fazendas do Distrito Federal. Os valores indicam os coeficientes de correlação para cada autovetor. Em negrito, estão os valores correlacionados entre as variáveis (peso das variáveis $\geq 0,5$).

	PC 1	PC 2
VC1 (asa anterior)	-0,68	0,34
VC2 (asa anterior)	-0,42	-0,69
VC1 (asa posterior)	0,54	-0,60
VC2 (asa posterior)	0,62	0,42
Autovalor	1,32	1,14
Variância explicada (%)	32,9	28,4

Tabela 2. Efeitos da proporção de áreas naturais em escala local (*buffer* 500m) e regional (*buffer* 2000m) na morfologia (PC1 e PC2) das asas anteriores e posteriores de espécimes de *Bemisia tabaci* MEAM-1 coletados em diferentes estádios fenológicos de tomateiros em campo no Distrito Federal, Brasil. Os resultados foram calculados pelo modelo linear misto generalizado (LME). Valores em negrito indicam efeito significativo ($P < 0,05$) das áreas de vegetação nativa sobre a forma das asas dos insetos.

Parâmetro	Fenologia do recurso	F	g.l	P
Buffer 500m				
PC1	Veg	5,68	1	0,0210
PC2	Veg	13,28	1	0,0006
PC1	Flo	0,04	1	0,8458
PC2	Flo	0,17	1	0,6797
PC1	Sen	2,77	1	0,1014
PC2	Sen	1,02	1	0,3158
Buffer 2000m				
PC1	Veg	5,87	1	0,0190
PC2	Veg	7,14	1	0,0101
PC1	Flo	0,03	1	0,8615
PC2	Flo	0,10	1	0,7535
PC1	Sen	3,01	1	0,0874
PC2	Sen	1,88	1	0,1751

Quanto maior a proporção de vegetação nativa no entorno das fazendas nos *buffers* de 500 m e 2.000 m, maior a tendência de os indivíduos colonizadores das lavouras apresentarem asas anteriores e posteriores mais arredondadas e curvas, como observado nas asas encontradas na fase de senescência nas experimento em casa de vegetação (Figura 7). A morfologia das asas posteriores em paisagens com menor proporção de área nativa apresenta um alargamento tanto na região proximal quanto na distal da asa, indicando maior área de superfície de contato com o ar (Figura 9). Esta morfologia se assemelha ao formato das asas posteriores analisadas no estágio de senescência em coletas de campo (Figura 5CD).

DISCUSSÃO

Demonstrou-se que a interação inseto-planta-paisagem modula a ocorrência de adaptações morfológicas de um inseto polífago que melhoram sua eficiência de uso do recurso e a exploração/colonização de novos habitats. Especificamente, demonstrou-se que populações de *B. tabaci* podem apresentar variações morfológicas nas asas mediadas pela fenologia do recurso. Como consequência, as populações do inseto apresentam morfotipos de voos triviais e dispersores, semelhante ao proposto por Byrne & Houck (1990). Essas diferenças devem ocorrer porque insetos polípagos se beneficiam da capacidade de exploração de diferentes hospedeiros em uma grande variedade de habitats (Bernays & Minkenberg, 1997), onde a qualidade do recurso possui um papel chave (Asplen, 2020). Em uma escala mais ampla, a paisagem atua como um filtro (Duflot et al., 2014; Gámez-Virués et al., 2015) dos morfotipos capazes de se moverem entre as manchas de recurso e colonizar novos habitats. Portanto, é possível que alguns insetos polípagos apresentem mais respostas especializadas a qualidade do recurso do que anteriormente pensado. Essas respostas afetam de forma ampla o uso de habitat e a exploração de hospedeiros por esses insetos em um processo independente da densidade que ocorre dentro das populações do inseto. Já fatores relacionados a como o inseto se dispersa entre habitats são mediados pela composição da paisagem ao redor dos cultivos, onde as áreas de vegetação nativa podem ter um papel relevante em dificultar a colonização de novos habitats agrícolas.

Constatou-se um dimorfismo sexual em relação ao formato das asas nas populações de *B. tabaci*. Machos possuem asas anteriores menos curvadas e asas posteriores mais arredondadas e curvas. Essas características sugerem maior capacidade de sustentação no voo e maior manobrabilidade (Wootton, 1990; Hill et al., 2001; Graça et al., 2017). Ao mesmo tempo, o menor índice de volume do tórax pode auxiliar nos movimentos de maior força e controle ativo do voo (Blackmer et al., 1995; Dickinson et al., 1998) antes (decolagem) e depois (aterrissagem) do transporte passivo pelas correntes de vento (Byrne, 1999). Isso deve ser especialmente importante para os machos que devem combinar múltiplos voos de longas distâncias para encontro de habitats com fêmeas (Fischbein et al., 2018). Ao chegarem no habitat, os indivíduos podem possuir maior manobrabilidade de voo para se moverem entre as plantas em microhabitats

estruturalmente mais complexos em busca de fêmeas para acasalamento. De fato, experimentos anteriores demonstraram que machos de *B. tabaci* voam por mais tempo do que as fêmeas (Blackmer & Byrne, 1993) e são menos responsivos a semioquímicos das plantas (Togni et al., 2010). Por isso, os machos podem combinar características de dispersores ativos de longa distância para o forrageamento e de capacidade de manobra dentro dos microhabitats. Entretanto, destaca-se o modo de reprodução por partenogênese arrenótoca em moscas-brancas (Czosnek & Brown, 2009). Os ovos fecundados dão origem a fêmeas diploides, enquanto os machos são gerados a partir de ovos não fecundados (Czosnek & Brown, 2009). Desse modo, o aumento de densidade populacional não depende necessariamente da presença de machos dispersores advindos de outros habitats, mas características morfológicas de dispersão em machos podem favorecer o encontro das fêmeas dentro e entre habitats.

As fêmeas, por outro lado, possuem asas anteriores mais curvadas e arredondadas, asas posteriores menos curvadas e maior índice de volume de tórax. Isso sugere menores adaptações para momentos de voos ativos (Hill et al., 2001) e maior capacidade de sustentação do voo por longos períodos de forma mais passiva (Wootton, 1990, 2020). Uma asa posterior mais alongada e maior índice de volume de tórax deve garantir maior suporte durante o voo passivo em comparação aos machos (Wootton, 2020). Assim como observado em fósseis (Franielczyk-Pietyra et al., 2019), confirmamos estruturas de acoplamento (ganchos) na asa posterior que permitem voos com as duas asas juntas de forma mais eficiente. Essas estruturas de acoplamento em asas também ocorrem em outros insetos da ordem Hemiptera (Pentatomidae) e Hymenoptera (Ma et al., 2019; Ma et al., 2019). Este suporte permite a combinação de voo passivo e ativo em longas e curtas distâncias, sendo especialmente importante em fêmeas colonizadoras de habitat (Liu et al., 2007). Tais diferenças estão diretamente relacionadas a um padrão bimodal de sustentação de voos longos (morfotipo dispersor) ou apenas voos de curto alcance (morfotipo trivial) (Blackmer et al., 1995a). No presente estudo, constatou-se que isso deve estar diretamente relacionado à fenologia do recurso.

Os morfotipos colonizadores/dispersores são mais responsivos a pistas visuais durante a seleção de habitat. Os indivíduos são capazes de reconhecer comprimentos de onda de luz específicos que induzem uma resposta fototáxica (voos ascendentes) e fotoquínética (voos descendentes) para iniciarem ou cessarem o voo durante a dispersão (Blackmer et al., 1995ab; Byrne, 1999; Riis & Nachman, 2006; Ludwig et al., 2019). Isso porque as pistas visuais são mais detectáveis para insetos polípagos durante o voo em

longas distâncias para seleção de habitat (Bernays, 1999; Finch & Collier, 2000). Provavelmente este morfotipo possui maior curvatura da asa e menor índice de volume de tórax como uma estratégia para voos que exigem sustentação nas correntes de vento (Tennekes, 2009). Um *continuum* de formatos de asas reflete a plasticidade fenotípica da população dentro de morfotipos dispersores. Isso ressalta a capacidade de dispersão como um processo crucial para colonização do habitat em insetos polípagos (Silva & Clarke, 2020).

Após o período de colonização do habitat, os semioquímicos podem ser pistas mais confiáveis do que detectáveis e são utilizadas para melhorar o comportamento de direcionamento do hospedeiro (Finch & Collier, 2000). É neste ponto que pode haver o início da transição entre os morfotipos. Sugerimos que ocorre um estímulo ao surgimento do morfotipo trivial à medida que ocorre a oviposição no estágio fenológico reprodutivo da planta, devido a qualidade do recurso para alimentação e sustentação da prole em longo prazo. O morfotipo trivial deve responder mais às pistas e sinais locais (Brewster et al., 1997; Togni et al., 2010), voando em menores distâncias (Ludwig et al., 2019) já que é parte da população residente. A resposta aos fatores locais não exige adaptações a voos de dispersão, de modo que a população no estágio de floração do experimento e em campo apresenta asas menos curvadas e maior índice de volume de tórax para voos em curtas distâncias mais ativos e frequentes. Portanto, uma melhor exploração do hospedeiro e do habitat em insetos polípagos pode estar relacionada com plasticidade fenotípica da população (Bernays, 2001; Carrasco et al., 2015), aqui representadas pelas variações nos formatos das asas.

No experimento em casa de vegetação, observou-se que a qualidade do recurso alimentar é um mediador relevante para surgimento de morfotipos nas populações de *B. tabaci*. Como previsto em estudos teóricos anteriores, um dos possíveis fatores que desencadeia o gatilho para estratégias morfológicas para otimizar dispersão de moscas-brancas é a diminuição da qualidade nutricional do recurso, caracterizada, por exemplo, pelo estresse hídrico (Asplen, 2020; Gely et al., 2020; Han et al., 2020). Possivelmente, as moscas-brancas são mais propensas a voos de longa distância entre o meio e o final do cultivo, percebendo a qualidade reduzida do hospedeiro e mudando de voadores triviais para voadores de dispersão para colonizar novos habitats, assim como observado no experimento em casa de vegetação. Portanto, a percepção da qualidade dos recursos pode ser originada de um efeito intergeracional (Kant et al., 2007; Sandre et al., 2013). Para afídeos, tais respostas ocorrem principalmente por fatores densidade-dependentes

relacionados ao tamanho da população explorando o recurso (Brisson, 2010; Ogawa & Miura, 2014). Para *B. tabaci*, as variações morfológicas intergeracionais na população parecem ser processos independentes da densidade mais estritamente relacionados a interação inseto-planta, como pode ser o caso para outros Sternorrhyncha.

O papel dos morfotipos na seleção de habitats também se manifesta em escalas espaciais mais amplas, uma vez que a paisagem atua como um filtro ambiental para os morfotipos. Paisagens em matrizes mais complexas dificultam o encontro de pistas visuais para localização do habitat e cria barreiras físicas que aumentam o custo de deslocamento (Ries & Debinski, 2001; O'Rourke & Petersen, 2017). Considerando a limitação neural de espécies generalistas na tomada de decisão (Bernays, 2001), paisagens estruturalmente mais complexas podem dificultar a localização do habitat com hospedeiros adequados. Isto explica o padrão de asas mais curvas e com maior capacidade de realizar manobras à medida que há maior proporção de áreas naturais na paisagem. Apenas indivíduos adaptados à transposição de obstáculos físicos serão capazes de colonizar os habitats e transpor as barreiras impostas pelos fragmentos de vegetação nativa.

O crescimento populacional de *B. tabaci* é principalmente ditado por eventos constantes de dispersão entre habitats, característico de uma metapopulação (Hanski et al., 1996; Togni et al., 2021). A conexão das populações entre as manchas de recursos pode ser dificultada pelas áreas de vegetação nativa e facilitada pela matriz agrícola (Fahrig et al., 2011; Abdelkrim et al., 2017; Sánchez et al., 2022). Sugere-se que a vegetação nativa é permeável a apenas morfotipos dispersores enquanto a agrícola é permeável a ambos morfotipos. O papel da vegetação nativa como filtro dos morfotipos atua nas proximidades do cultivo (500m) e em escalas amplas (2000m), sugerindo que a complexidade da paisagem em diferentes escalas deve ser considerada na interação inseto-planta-paisagem. A degradação dos habitats naturais cria a possibilidade de múltiplas colonizações do cultivo por dispersores (vindo de outros habitats) e de voadores triviais (vindo de cultivos adjacentes) (Tscharntke et al., 2005; Blitzer et al., 2012). À medida que aumenta a proporção de áreas agrícolas, observamos que as asas são mais retilíneas e achatadas (i.e., voos curtos), assim como o padrão dos morfotipos verificados no estágio de floração do cultivo em casa de vegetação. Possivelmente representando uma estratégia a voos ativos de menores distâncias para exploração do recurso em microhabitats previsíveis. Desse modo, processos de interação inseto-planta-paisagem podem atuar principalmente sobre a dispersão de insetos polípagos entre diferentes áreas

(Togni et al., 2018; Macedo et al., 2019) e na conexão de suas populações em escalas mais amplas.

Juntos, os morfotipos e os mecanismos que os explicam auxiliam na compreensão das diferentes etapas de seleção de hospedeiro e dispersão entre habitats por *B. tabaci* (Figura 12). A seleção de hospedeiros em manchas na paisagem se inicia à medida em que ocorre o esgotamento da qualidade do recurso, induzindo voos de longa distância que possivelmente serão realizados pelos morfotipos dispersores (Asplen, 2020; Gely et al., 2020; Han et al., 2020) (Figura 11 e Figura 12, etapas 1 e 2). Como observado neste estudo, asas mais manobráveis devido à sua maior curvatura favorecerão o deslocamento em longas distâncias. O movimento para dispersão é influenciado pela composição da paisagem, em que a proporção de áreas com vegetação nativa pode afetar o deslocamento das populações e atuar como filtro ambiental (Dufлот et al., 2014) (Figura 12, etapa 3). Destaca-se o gradiente de formatos de asa à medida em que aumenta a proporção de vegetação nativa, com asas mais curvilíneas e possivelmente manobráveis.

Os morfotipos que conseguem se dispersar mediante estas condições, localizam a planta hospedeira por meio das pistas químicas como os semioquímicos liberados pela planta (Finch & Collier, 2000; Togni et al., 2018) e por pistas visuais, caracterizado pelo reconhecimento da luz de espectro verde (550nm) (Figura 12, etapas 4 e 5) (Blackmer & Byrne, 1993b; Byrne et al., 1996; Riis & Nachman, 2006). O reconhecimento de pistas juntamente com o encontro de um recurso alimentar possivelmente favorece o estabelecimento de uma população residente no cultivo em boa qualidade nutricional (Byrne, 1999; Finch & Collier, 2000) (Figura 12, etapas 4 e 5). Com a população já estabelecida, mudanças na morfologia da asa ocorrem à medida em que as plantas hospedeiras atingem diferentes níveis de amadurecimento (Figura 12, etapas 6 e 7). Estas mudanças morfológicas envolvem indivíduos com asas mais alongadas e possivelmente, com maior investimento em voos curtos para deslocamento entre microhabitats, já que o recurso é previsível e abundante.

Entre os estádios fenológicos vegetativos, floração e início da frutificação ocorre um estímulo intergeracional que propicia o desenvolvimento de morfotipos adaptados ao deslocamento entre os microhabitats do cultivo (morfotipo trivial) (Kant et al., 2007) (Figura 11 e Figura 12, etapa 5 e 6). Conforme o recurso atinge níveis mais avançados de amadurecimento, ocorre a percepção da mudança da qualidade nutricional do alimento pelo inseto (Figura 12, etapa 7). Esta percepção estimula os próximos eventos de dispersão em busca de novos habitats e novos hospedeiros. Provavelmente, a baixa

qualidade do recurso seja um dos fatores-chave para esse gatilho de deslocamento dos insetos (Asplen, 2020; Gely et al., 2020; Han et al., 2020). Portanto, há uma gama de fatores interdependentes que influenciam a exploração do recurso e uso do habitat em nível populacional de moscas-brancas.

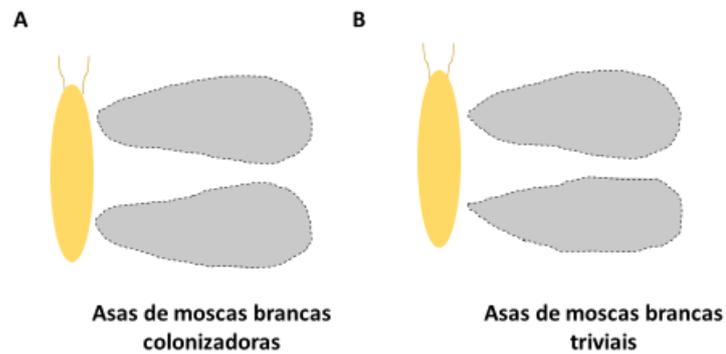


Figura 11. Representação gráfica das asas anteriores e posteriores de morfotipos colonizadores e triviais em populações de moscas-brancas. A representação gráfica do formato das asas foi realizada a partir das asas consenso obtidas pela morfometria geométrica das asas.

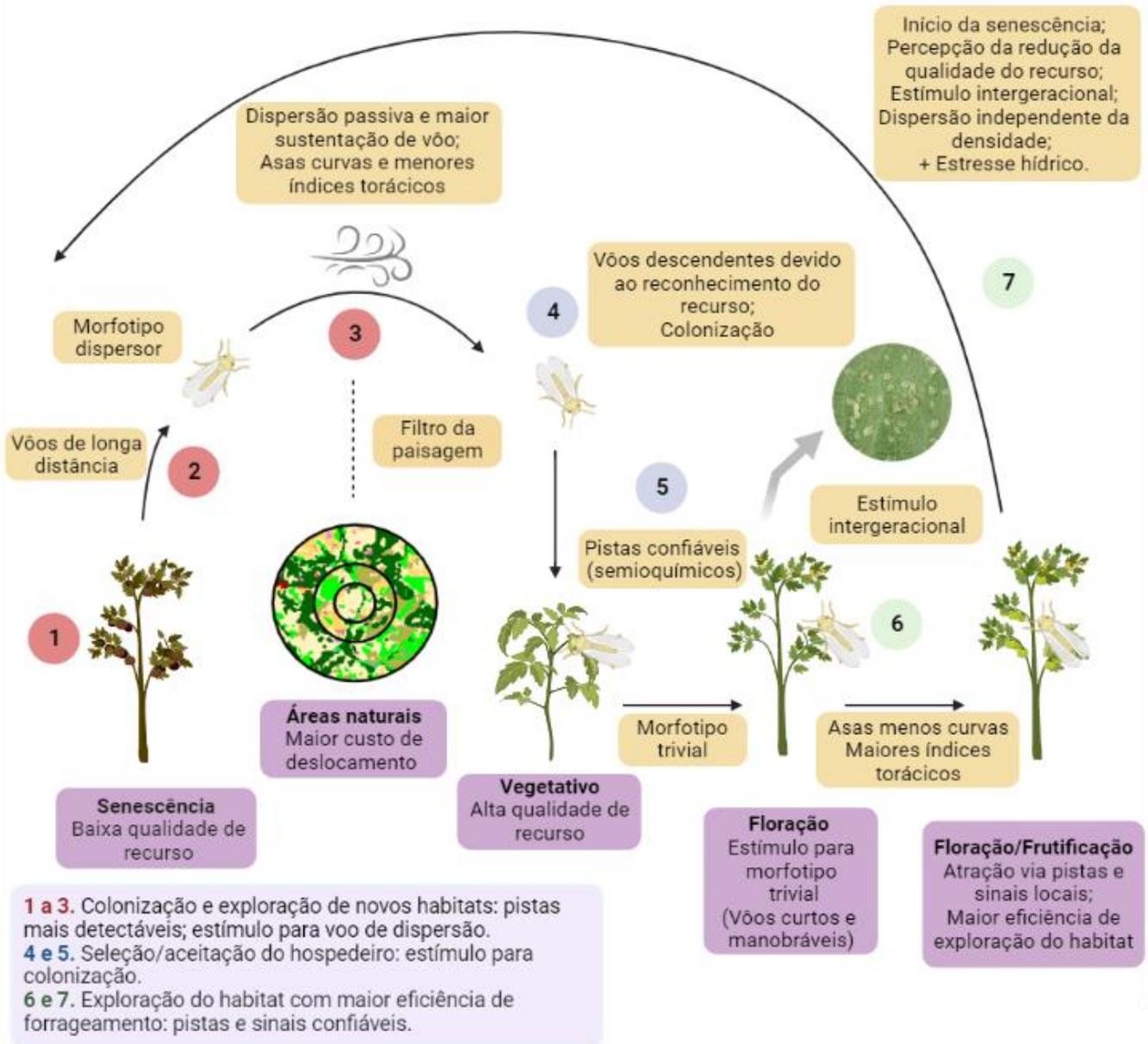


Figura 12. Representação esquemática dos diversos processos relacionados a diferentes etapas (1-6) de dispersão entre habitats e seleção e uso de hospedeiros que desencadeiam variações morfológicas intraespecíficas no formato das asas de *Bemisia tabaci* MEAM-1. Quadros em roxo e amarelo representam os processos ecológicos em cada etapa. As setas em preto indicam a sequência dos eventos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em conclusão, este estudo demonstra que há uma resposta especializada ao recurso alimentar em um inseto polífago desde a interação inseto-planta à interação com elementos da paisagem. Esta resposta está diretamente relacionada às variações morfológicas intraespecíficas observadas no formato das asas e índice de volume torácico em populações de mosca-branca. A qualidade do recurso e a paisagem podem mediar tais variações morfológicas, a permanência e a propensão ou não para o inseto dispersar. Provavelmente isto ocorre a partir de um gatilho local de origem ainda desconhecida (e.g., genético ou epigenético) que interfere na ocorrência de um gradiente de formas de asa que caracteriza os espécimes em morfotipos dispersores e triviais na população. Destaca-se que a presença de morfotipos na população implica em melhor exploração do habitat, mas a depender da percepção da qualidade do recurso.

Em escalas mais amplas, a depender do grau de diversidade composicional da paisagem, provavelmente pode ocorrer um efeito gargalo do tipo *bottom-up* nas populações e seus morfotipos, filtrando os morfotipos mais adaptados às condições impostas pela estrutura do habitat. Ao constatar que a paisagem interfere na colonização de habitats, verifica-se que os insetos polípagos também respondem a uma escala espacial ampla que pode chegar a quilômetros de distância de onde a mancha de recurso está localizada. Considerando a colonização como processo-chave na manutenção de populações conectadas pela dispersão, as estratégias de manejo de *B. tabaci* devem considerar a proposição de um manejo integrado em escala de paisagem ou em amplas áreas. Além de monitoramento de outros cultivos de larga escala, como soja, algodoeiro e feijoeiro que podem ser fontes de infestação local e regional para novos cultivos de tomateiro.

Adicionalmente, a presença da vegetação nativa na paisagem parece ser crucial para diminuir os episódios de infestação em áreas amplas (e.g., regiões produtoras com várias fazendas). Como *B. tabaci* é um importante vetor de viroses, estes resultados abrem possibilidades para investigar se os morfotipos diferem na capacidade de transmissão dessas doenças durante a dispersão primária das viroses. Além disso, variações intraespecíficas mediadas por processos independentes de densidade verificadas neste estudo apontam para novas perspectivas de abordagens de interação inseto-planta em insetos polípagos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdelkrim, B. A., Hattab, T., Fakhfakh, H., Belkadhi, M. S., & Gorsane, F. (2017). A landscape genetic analysis of important agricultural pest species in Tunisia: The whitefly *Bemisia tabaci*. *PLoS ONE*, *12*(10), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185724>
- Asplen, M. K. (2020). Proximate drivers of migration and dispersal in wing-monomorphic insects. *Insects*, *11*(1). <https://doi.org/10.3390/insects11010061>
- Bernays, E. A. (1999). When host choice is a problem for a generalist herbivore: experiments with the whitefly, *Bemisia tabaci*. *Ecological Entomology*, *24*(3), 260–267. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2311.1999.00193.X>
- Bernays, E. A. (2001). Neural Limitations in Phytophagous Insects: Implications for Diet Breadth and Evolution of Host Affiliation. <Http://Dx.Doi.Org/10.1146/Annurev.Ento.46.1.703>, *46*, 703–727. <https://doi.org/10.1146/ANNUREV.ENTO.46.1.703>
- Bernays, E. A., & Chapman, R. F. (1994). *Host-plant selection by phytophagous insects* (1st ed.). Springer, Boston, MA.
- Bernays, E. A., Singer, M. S., & Rodrigues, D. (2004). Foraging in nature: foraging efficiency and attentiveness in caterpillars with different diet breadths. *Ecological Entomology*, *29*(4), 389–397. <https://doi.org/10.1111/J.0307-6946.2004.00615.X>
- Blackmer, J. L., & Byrne, D. N. (1993a). Environmental and physiological factors influencing phototactic flight of *Bemisia tabaci*. *Physiological Entomology*, *18*, 336–342.
- Blackmer, J. L., & Byrne, D. N. (1993b). Flight behaviour of *Bemisia tabaci* in a vertical flight chamber: effect of time of day, sex, age, and host quality. *Physiological Entomology*, *18*, 223–232.
- Blackmer, J. L., Byrne, D. N., & Tu, Z. (1995a). Behavioral, Morphological, and Physiological Traits Associated with Migratory *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). In *Journal of insect Behavior* (Vol. 8, Issue 2).
- Blackmer, J. L., Lindley, V. A., & Byrne, D. N. (1995b). Histological examination of flight muscle development and breakdown in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae): Relationship to age and flight behavior. *Journal of Morphology*, *226*(2), 213–221. <https://doi.org/10.1002/JMOR.1052260208>
- Bleeker, P. M., Diergaarde, P. J., Ament, K., Guerra, J., Weidner, M., Schütz, S., de Both, M. T. J., Haring, M. A., & Schuurink, R. C. (2009). The Role of Specific Tomato Volatiles in Tomato-Whitefly Interaction. *Plant Physiology*, *151*(2), 925–935. <https://doi.org/10.1104/PP.109.142661>
- Blitzer, E. J., Dormann, C. F., Holzschuh, A., Klein, A. M., Rand, T. A., & Tschardtke, T. (2012). Spillover of functionally important organisms between managed and natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *146*(1), 34–43. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2011.09.005>

- Bosco, D., Loria, A., Sartor, C., & Cenis, J. L. (2006). PCR-RFLP identification of *Bemisia tabaci* biotypes in the Mediterranean Basin. *Phytoparasitica* 2006 34:3, 34(3), 243–251. <https://doi.org/10.1007/BF02980951>
- Bouget, C., Brin, A., Tellez, D., & Archaux, F. (2015). Intraspecific variations in dispersal ability of saproxylic beetles in fragmented forest patches. *Oecologia*, 177(3), 911–920. <https://doi.org/10.1007/S00442-014-3162-9/FIGURES/1>
- Braendle, C., Davis, G. K., Brisson, J. A., & Stern, D. L. (2006). Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, 97, 192–199. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800863>
- Brewster, C. C., Allen, J. C., Schuster, D. J., & Stansly, P. A. (1997). *Simulating the Dynamics of Bemisia argentifolii (Homoptera: Aleyrodidae) in an Organic Cropping System with a Spatiotemporal Model*. <https://academic.oup.com/ee/article/26/3/603/418252>
- Brisson, J. A. (2010). Aphid wing dimorphisms: linking environmental and genetic control of trait variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1540), 605–616. <https://doi.org/10.1098/RSTB.2009.0255>
- Bruce, T. J. A., & Pickett, J. A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects – Finding the right mix. *Phytochemistry*, 72(13), 1605–1611. <https://doi.org/10.1016/J.PHYTOCHEM.2011.04.011>
- Bruce, T. J. A., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science*, 10(6), 269–274. <https://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2005.04.003>
- Byrne, D. N. (1999). Migration and dispersal by the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97(4), 309–316. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(99\)00074-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00074-X)
- Byrne, D. N., & Houck, M. A. (1990). Morphometric Identification of Wing Polymorphism in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83(3), 487–493. <https://doi.org/10.1093/aesa/83.3.487>
- Byrne, D. N., Rathman, R. J., Orum, T. V., & Palumbo, J. C. (1996). Localized migration and dispersal by the sweet potato whitefly, *Bemisia tabaci*. *Oecologia*, 105(3), 320–328. <https://doi.org/10.1007/BF00328734>
- Cardoso, M. R. D., Marcuzzo, F. F. M., & Barros, J. R. (2014). Classificação climática de Köppen-geiger para o estado de Goiás e o Distrito Federal. *ACTA Geográfica*. <https://doi.org/10.5654/actageo2014.0004.0016>
- Carrasco, D., Larsson, M. C., & Anderson, P. (2015). Insect host plant selection in complex environments. *Current Opinion in Insect Science*, 8, 1–7. <https://doi.org/10.1016/J.COIS.2015.01.014>
- Crawley, M. J. (2013). *The R Book* (Second Edition). <http://www.bio.ic.ac.uk/research/mjcraw/therbook/index.htm>
- Czosnek, H., Brown, J.K. (2009). The Whitefly Genome – White Paper: A Proposal to Sequence Multiple Genomes of *Bemisia tabaci*. In: Stansly, P., Naranjo, S. (eds) *Bemisia*:

Bionomics and Management of a Global Pest. Springer, Dordrecht.
https://doi.org/10.1007/978-90-481-2460-2_18

- Denno, R. F., & Peterson, M. A. (2000). Caught Between the Devil and the Deep Blue Sea, Mobile Planthoppers Elude Natural Enemies and Deteriorating Host Plants. *American Entomologist*, 46(2), 95–109. <https://doi.org/10.1093/AE/46.2.95>
- Derstine, N. T., Meier, L., Canlas, I., Murman, K., Cannon, S., Carrillo, D., Wallace, M., & Cooperband, M. F. (2020). Plant Volatiles Help Mediate Host Plant Selection and Attraction of the Spotted Lanternfly (Hemiptera: Fulgoridae): a Generalist with a Preferred Host. *Environmental Entomology*, 49(5), 1049–1062. <https://doi.org/10.1093/EE/NVAA080>
- Dickinson, M. H., Lehmann, F. O., & Chan, W. P. (1998). The Control of Mechanical Power in Insect Flight. *Integrative and Comparative Biology*, 38(4), 718–728. <https://doi.org/10.1093/ICB/38.4.718>
- Döring, T. F. (2014). How aphids find their host plants, and how they don't. *Annals of Applied Biology*, 165(1), 3–26. <https://doi.org/10.1111/AAB.12142>
- Duflot, R., Georges, R., Ernoult, A., Aviron, S., & Burel, F. (2014). Landscape heterogeneity as an ecological filter of species traits. *Acta Oecologica*, 56, 19–26. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.01.004>
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F. G., Crist, T. O., Fuller, R. J., Sirami, C., Siriwardena, G. M., & Martin, J. L. (2011). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Finch, S., & Collier, R. H. (2000). Host-plant selection by insects – a theory based on ‘appropriate/inappropriate landings’ by pest insects of cruciferous plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96(2), 91–102. <https://doi.org/10.1046/J.1570-7458.2000.00684.X>
- Fischbein, D., Villacide, J. M., de La Vega, G., & Corley, J. C. (2018). Sex, life history and morphology drive individual variation in flight performance of an insect parasitoid. *Ecological Entomology*, 43(1), 60–68. <https://doi.org/10.1111/EEN.12469>
- Franielczyk-Pietyra, B., Depa, Ł., & Wegierek, P. (2019). Morphological and histological study of the forewing of *Aleyrodes proletella* (Linnaeus 1758) (Sternorrhyncha, Hemiptera) with a comparative analysis of forewings among Sternorrhyncha infraorders. *Zoomorphology*, 138(3), 321–333. <https://doi.org/10.1007/s00435-019-00449-1>
- Gámez-Virués, S., Perović, D. J., Gossner, M. M., Börschig, C., Blüthgen, N., de Jong, H., Simons, N. K., Klein, A. M., Krauss, J., Maier, G., Scherber, C., Steckel, J., Rothenwöhler, C., Steffan-Dewenter, I., Weiner, C. N., Weisser, W., Werner, M., Tschardtke, T., & Westphal, C. (2015). Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. *Nature Communications* 2015 6:1, 6(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms9568>

- Gely, C., Laurance, S. G. W., & Stork, N. E. (2020). How do herbivorous insects respond to drought stress in trees? *Biological Reviews*, 95(2), 434–448. <https://doi.org/10.1111/BRV.12571>
- Graça, M. B., Pequeno, P. A. C. L., Franklin, E., & Morais, J. W. (2017). Coevolution between flight morphology, vertical stratification, and sexual dimorphism: what can we learn from tropical butterflies? *Journal of Evolutionary Biology*, 30(10), 1862–1871. <https://doi.org/10.1111/jeb.13145>
- Gunz, P., & Mitteroecker, P. (2013). Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24(1), 103–109. <https://doi.org/10.4404/HYSTRIX-24.1-6292>
- Hall, J. P. W., & Willmott, K. R. (2000). Patterns of feeding behaviour in adult male riodinid butterflies and their relationship to morphology and ecology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69(1), 1–23. <https://doi.org/10.1111/J.1095-8312.2000.TB01666.X>
- Han, P., Becker, C., le Bot, J., Larbat, R., Lavoie, A. V., & Desneux, N. (2020). Plant nutrient supply alters the magnitude of indirect interactions between insect herbivores: From foliar chemistry to community dynamics. *Journal of Ecology*, 108(4), 1497–1510. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13342>
- Hanski, I., Foley, P., & Hassell, M. (1996). Random Walks in a Metapopulation: How Much Density Dependence is Necessary for Long-Term Persistence? *The Journal of Animal Ecology*, 65(3), 274. <https://doi.org/10.2307/5874>
- Hanski, I., & Singer, M. C. (2001). Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *The American Naturalist*, 158(4), 341–353. <https://doi.org/10.1086/321985>
- Hendrickx, F., Maelfait, J. P., van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V., & Bugter, R. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44(2), 340–351. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01270.x>
- Hill, J., Hamer, K., Tangah, J., & Dawood, M. (2001). Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia*, 128(2), 294–302. <https://doi.org/10.1007/s004420100651>
- Huberty, A. F., & Denno, R. F. (2006). Trade-off in investment between dispersal and ingestion capability in phytophagous insects and its ecological implications. *Oecologia*, 148(2), 226–234. <https://doi.org/10.1007/S00442-006-0371-X/FIGURES/3>
- Hunter, M. D. (2002). Landscape structure, habitat fragmentation, and the ecology of insects. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(3), 159–166. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2002.00152.x>
- Inbar, M., Doostdar, H., & Mayer, R. T. (2001). Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos*, 94(2), 228–235. <https://doi.org/10.1034/J.1600-0706.2001.940203.X>

- Inoue-Nagata, A. K., Lima, M. F., & Gilbertson, R. L. (2016). A review of geminivirus diseases in vegetables and other crops in Brazil: current status and approaches for management. *Horticultura Brasileira*, 34(1), 8–18. <https://doi.org/10.1590/s0102-053620160000100002>
- Isaacs, R., & Byrne, D. N. (1998). Aerial distribution, flight behaviour and eggload: Their inter- relationship during dispersal by the sweetpotato whitefly. *Journal of Animal Ecology*, 67(5), 741–750. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2656.1998.00236.X>
- Jung, M. (2013). *LecoS-A QGIS plugin for automated landscape ecology analysis*. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.116v2>
- Kant, M. R., Sabelis, M. W., Haring, M. A., & Schuurink, R. C. (2007). Intraspecific variation in a generalist herbivore accounts for differential induction and impact of host plant defences. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1633), 443–452. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2007.1277>
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00702.x>
- Liu, S. S., de Barro, P. J., Xu, J., Luan, J. B., Zang, L. S., Ruan, Y. M., & Wan, F. H. (2007). Asymmetric mating interactions drive widespread invasion and displacement in a whitefly. *Science*, 318(5857), 1769–1772. https://doi.org/10.1126/SCIENCE.1149887/SUPPL_FILE/LIU.SOM.PDF
- Ludwig, M., Ludwig, H., Conrad, C., Dahms, T., & Meyhöfer, R. (2019). Cabbage whiteflies colonise Brassica vegetables primarily from distant, upwind source habitats. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 167(8), 713–721. <https://doi.org/10.1111/eea.12827>
- Ma, Y., Ren, H., Rajabi, H., Zhao, H., Ning, J., & Gorb, S. (2019). Structure, properties, and functions of the forewing-hindwing coupling of honeybees. *Journal of Insect Physiology*, 118, 103936. <https://doi.org/10.1016/J.JINSPHYS.2019.103936>
- Ma, Y., Wan, C., Gorb, S., & Rajabi, H. (2019). Biomechanics of fore wing to hind wing coupling in the southern green stink bug *Nezara viridula* (Pentatomidae). *Acta Biomaterialia*, 100, 10–17. <https://doi.org/10.1016/J.ACTBIO.2019.09.027>
- Macedo, M. A., Inoue-Nagata, A. K., Silva, T. N. Z., Freitas, D. M. S., Rezende, J. A. M., Barbosa, J. C., & Bergamin Filho, A. (2019). Temporal and spatial progress of the diseases caused by the crinivirus tomato chlorosis virus and the begomovirus tomato severe rugose virus in tomatoes in Brazil. *Plant pathology*, 68(1), 72-84. <https://doi.org/10.1111/ppa.12632>
- Mazzi, D., & Dorn, S. (2012). Movement of insect pests in agricultural landscapes. In *Annals of Applied Biology* (Vol. 160, Issue 2, pp. 97–113). <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2012.00533.x>
- Moraes, L. A., Muller, C., Bueno, R. C. O. de F., Santos, A., Bello, V. H., de Marchi, B. R., Watanabe, L. F. M., Marubayashi, J. M., Santos, B. R., Yuki, V. A., Takada, H. M., de Barros, D. R., Neves, C. G., da Silva, F. N., Gonçalves, M. J., Ghanim, M., Boykin, L., Pavan, M. A., & Krause-Sakate, R. (2018). Distribution and phylogenetics of whiteflies

- and their endosymbiont relationships after the Mediterranean species invasion in Brazil. *Scientific Reports* 2018 8:1, 8(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32913-1>
- Novaes, D. (2021). *Conciliando agricultura e conservação: o papel da paisagem natural e do sistema de produção para o manejo ecológico da mosca-branca*. <http://pgeclunb.net.br/pt-br/documentos-2/dissertacoes-e-teses/category/20-dissertacoes-apos-2021>
- Ogawa, K., & Miura, T. (2014). Aphid polyphenisms: Trans-generational developmental regulation through viviparity. *Frontiers in Physiology*, 5 JAN, 1. <https://doi.org/10.3389/FPHYS.2014.00001/BIBTEX>
- O'Rourke, M. E., & Petersen, M. J. (2017). Extending the 'resource concentration hypotheses' to the landscape-scale by considering dispersal mortality and fitness costs. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 249, 1–3. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2017.07.022>
- Perez, S. I., Bernal, V., & Gonzalez, P. N. (2006). Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, 208(6), 769–784. <https://doi.org/10.1111/J.1469-7580.2006.00576.X>
- QGIS Development Team. (2021) QGIS Geographic Information System. Open-Source Geospatial Foundation Project. qgis.osgeo.org.
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (1998). Fitofitofisionomia do Bioma Cerrado. In *Cerrado: ambiente e flora* (pp. 89–166). Embrapa.
- Ribeiro, A. v., Ramos, R. S., de Araújo, T. A., Soares, J. R. S., Paes, J. da S., de Araújo, V. C. R., Bastos, C. S., Koch, R. L., & Picanço, M. C. (2021). Spatial distribution and colonization pattern of *Bemisia tabaci* in tropical tomato crops. *Pest Management Science*, 77(4), 2087–2096. <https://doi.org/10.1002/ps.6237>
- Ries, L., & Debinski, D. M. (2001). Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology*, 70(5), 840–852.
- Riis, L., & Nachman, G. (2006). Migration, trapping and local dynamics of whiteflies (Homoptera: Aleyrodidae). *Agricultural and Forest Entomology*, 8(3), 233–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2006.00302.x>
- Roehrdanz, R. L. (1993). An improved primer for PCR amplification of mitochondrial DNA in a variety of insect species. *Insect Molecular Biology*, 2(2), 89–91. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2583.1993.TB00129.X>
- Rohlf, F. J. (2015). The tps series of software. *Hystrix*, 26(1), 1–4. <https://doi.org/10.4404/hystrix-26.1-11264>
- Rojas, J. C., & Wyatt, T. D. (1999). Role of visual cues and interaction with host odour during the host-finding behaviour of the cabbage moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91(1), 59–65. <https://doi.org/10.1046/J.1570-7458.1999.00466.X>
- Root, R. B. (1973). Organization of a Plant-Arthropod Association in Simple and Diverse Habitats: The Fauna of Collards (Brassica Oleracea). *Ecological Monographs*, 43(1), 95–124. <https://doi.org/10.2307/1942161>

- Sack, C., & Stern, D. L. (2007). Sex and death in the male pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*: The life-history effects of a wing dimorphism. *Journal of Insect Science*, 7(1), 45. <https://doi.org/10.1673/031.007.4501/872185>
- Sánchez, A. C., Jones, S. K., Purvis, A., Estrada-Carmona, N., & de Palma, A. (2022). Landscape complexity and functional groups moderate the effect of diversified farming on biodiversity: A global meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 332, 107933. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2022.107933>
- Sandre, S. L., Kaasik, A., Eulitz, U., & Tammaru, T. (2013). Phenotypic plasticity in a generalist insect herbivore with the combined use of direct and indirect cues. *Oikos*, 122(11), 1626–1635. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0706.2013.00504.X>
- Sano, E. E., Rodrigues, A. A., Martins, E. S., Bettiol, G. M., Bustamante, M. M. C., Bezerra, A. S., Couto, A. F., Vasconcelos, V., Schüller, J., & Bolfe, E. L. (2019). Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of Environmental Management*, 232, 818–828. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>
- Scheirs, J., & de Bruyn, L. (2002). Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant–insect research. *Oikos*, 96(1), 187–191. <https://doi.org/10.1034/J.1600-0706.2002.960121.X>
- Silva, R., & Clarke, A. R. (2020). The “sequential cues hypothesis”: a conceptual model to explain host location and ranking by polyphagous herbivores. In *Insect Science* (Vol. 27, Issue 6, pp. 1136–1147). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12719>
- Simon, C., Frati, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H., & Flook, P. (1994). Evolution, Weighting, and Phylogenetic Utility of Mitochondrial Gene Sequences and a Compilation of Conserved Polymerase Chain Reaction Primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87(6), 651–701. <https://doi.org/10.1093/AESA/87.6.651>
- Souza, C. M., Shimbo, J. Z., Rosa, M. R., Parente, L. L., Alencar, A. A., Rudorff, B. F. T., Hasenack, H., Matsumoto, M., Ferreira, L. G., Souza-Filho, P. W. M., de Oliveira, S. W., Rocha, W. F., Fonseca, A. v., Marques, C. B., Diniz, C. G., Costa, D., Monteiro, D., Rosa, E. R., Vélez-Martin, E., ... Azevedo, T. (2020). Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. *Remote Sensing*, 12(17). <https://doi.org/10.3390/RS12172735>
- Straub, C. S., Simasek, N. P., Dohm, R., Gapinski, M. R., Aikens, E. O., & Nagy, C. (2014). Plant diversity increases herbivore movement and vulnerability to predation. *Basic and Applied Ecology*, 15(1), 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.12.004>
- Tennekes, H. (2009). *The Simple Science of Flight, Revised and Expanded Edition: From Insects to Jumbo Jets*. MIT press.
- Togni, P. H. B., Harterreiten-Souza, É. S., Novaes, D. R., & Sujii, E. R. (2021). Spatial dynamic and spillover of the polyphagous pest *Bemisia tabaci* is influenced by differences in farmland habitats on tropical organic farms. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 320. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107610>

- Togni, P. H. B., Laumann, R. A., Medeiros, M. A., & Sujii, E. R. (2010). Odour masking of tomato volatiles by coriander volatiles in host plant selection of *Bemisia tabaci* biotype B. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 136(2), 164–173. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2010.01010.x>
- Togni, P. H. B., Marouelli, W. A., Inoue-Nagata, A. K., Pires, C. S. S., & Sujii, E. R. (2018). Integrated cultural practices for whitefly management in organic tomato. *Journal of Applied Entomology*, 142(10), 998–1007. <https://doi.org/10.1111/jen.12558>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857–874. <https://doi.org/10.1111/J.1461-0248.2005.00782.X>
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H., & Lewis, W. J. (1990). Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science (New York, N.Y.)*, 250(4985), 1251–1253. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.250.4985.1251>
- Veres, A., Petit, S., Conord, C., & Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 110–117. <https://doi.org/10.1016/J.AGEE.2011.05.027>
- West, S. A., & Paul Cunningham, J. (2002). A General Model for Host Plant Selection in Phytophagous Insects. *Journal of Theoretical Biology*, 214(3), 499–513. <https://doi.org/10.1006/JTBI.2001.2475>
- Wiklund, C., & Friberg, M. (2009). The evolutionary ecology of generalization: among-year variation in host plant use and offspring survival in a butterfly. *Ecology*, 90(12), 3406–3417. <https://doi.org/10.1890/08-1138.1>
- Wolfen, M. S., Chilson, R. R., Thrall, J., Liu, Y., Volo, S., Cha, D. H., Loeb, G. M., & Linn, C. E. (2020). Habitat cues synergize to elicit chemically mediated landing behavior in a specialist phytophagous insect, the grape berry moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 168(12), 880–889. <https://doi.org/10.1111/EEA.13003>
- Wootton, R. (2020). The geometry and mechanics of insect wing deformations in flight: a modelling approach. *Insects*, 11(7), 446. <https://doi.org/10.3390/INSECTS11070446>
- Wootton, R. J. (1981). Support and deformability in insect wings. *Journal of Zoology*, 193(4), 447–468.
- Wootton, R. J. (1990). *The Mechanical Design of Insect Wings*. 263(5), 114–121. <https://doi.org/10.2307/24996980>

APÊNDICE 1

Extraímos DNA e realizamos a genotipagem via técnica de RFLP-PCR dos espécimes que foram utilizados na análise de morfometria geométrica para certificar que apenas populações de *B. tabaci* MEAM-1 foram amostradas. As amostras foram separadas de acordo com a propriedade de origem e o estágio fenológico do tomate. A extração de DNA ocorreu em grupos de seis insetos por amostra. O protocolo dos experimentos foi realizado a partir das instruções e modificações de (Roehrdanz, 1993; Simon et al., 1994; Bosco et al., 2006). Amplificação, eletroforese e sequenciamento foram feitos no laboratório de virologia da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA-Hortaliças), Brasil. Os primers utilizados para amplificação do material genético foram BtC1J2195 e BtL2N3014.

Somado a isso, também foi realizada a detecção de begomovíroses em amostras de folhas de tomate coletada em estádios fenológicos de floração e nas amostras de mosca-branca que também foram genotipadas. As amostras de folhas de tomate primeiramente foram submetidas a diagnose visual e posteriormente, destinadas às análises moleculares. Em ambas as amostras, tomate e mosca-branca, os testes de detecção de begomovírus foram realizados por amplificação por círculo rolante (RCA) e RFLP. Como resultado, foi observado que todas as nossas amostras estavam negativas para begomovírus (Figura Suplementar 1).

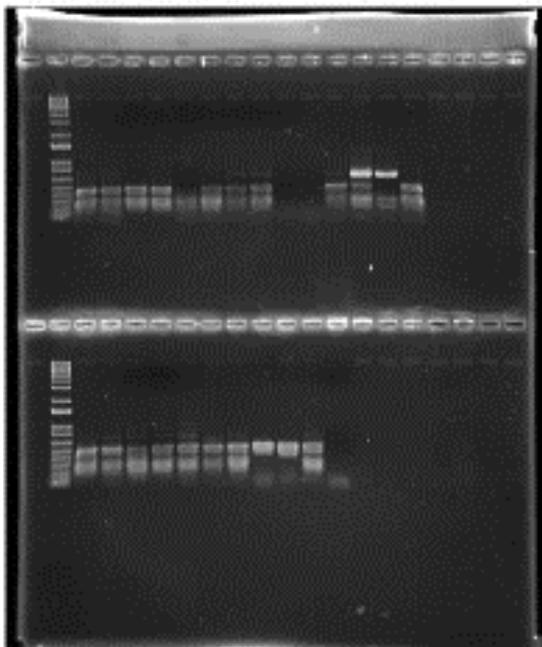
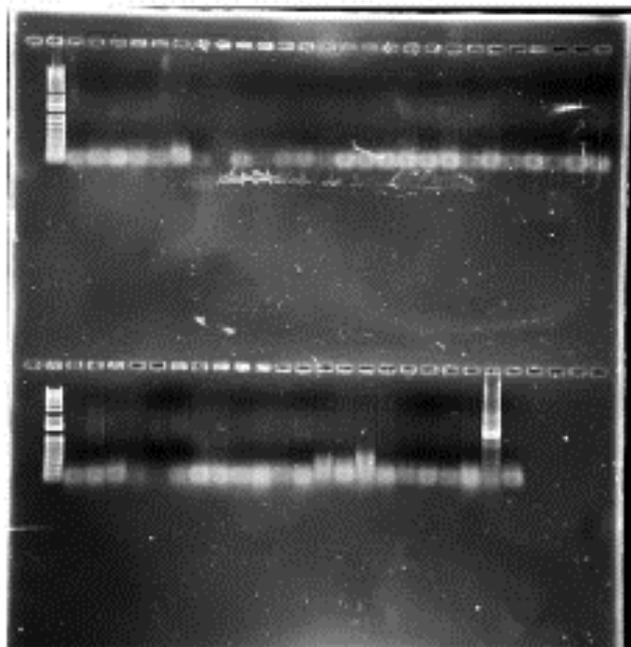
A**B**

Figura Suplementar 1. Gel de agarose com amostras de moscas-brancas e folhas de tomate coletadas em 15 fazendas produtoras de tomate no Distrito Federal, Brasil. Em (a), está representado o teste de genotipagem de moscas-brancas, com aproximadamente 90% das amostras identificadas como MEAM-1. Em (b), está representado o teste de detecção de begomovírus, com todas as amostras negativas.

