UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS Instituto de Biologia Ciências Biológicas - Bacharelado



Trabalho de Conclusão de Curso

Ensembles de Drosophilidae (Insecta: Diptera) em corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes

Felipe Berti Valer

FELIPE BERTI VALER

ENSEMBLES DE DROSOPHILIDAE (INSECTA: DIPTERA) EM CORPOS DE FRUTIFICAÇÃO DE FUNGOS BASIDIOMICETES

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Dra. Monica Laner Blauth

Coorientador: Dr. Marco Silva Gottschalk

Dados de catalogação na fonte: Ubirajara Buddin Cruz – CRB 10/901

Biblioteca de Ciência & Tecnologia - UFPel

V162e Valer, Felipe Berti

Ensembles de Drosophilidae (Insecta: Diptera) em corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes / Felipe Berti Valer. – 45f.; il – Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado em Ciências Biológicas). Universidade Federal de Pelotas. Instituto de Biologia. Pelotas, 2014. – Orientador Monica Laner Blauth; co-orientador Marco Silva Gottschalk.

1.Biologia. 2.Nicho trófico. 3.Micofagia. 4.Especialistas. 5.Generalistas. 6.Previsibilidade de recursos. 7.Insetos. I.Blauth, Monica Laner. II.Gottschalk, Marco Silva. III.Título.

CDD: 595.77

Banca examinadora:

Dra. Monica Laner Blauth (Orientadora)

Dr. Cristiano Agra Iserhard

Dra. Lizandra Jaqueline Robe

Dr. Eduardo Bernardi (Suplente)

"Aos mestres que durante esses anos me ensinaram os caminhos cativantes e emocionantes por trás dessa grande ciência que é a Biologia".

Agradecimentos

Aos meus pais, Alcides João Valer e Lourdes Angela Berti Valer, por ser minha primeira escola, incentivando e apoiando minhas decisões, mesmo quando sabem que a saudade será grande. Obrigado pelo conselho: "Aproveite o máximo dos seus professores, sugue-os! O conhecimento ninguém te tira". Amo vocês.

Aos orientadores, Dra. Monica Laner Blauth e Dr. Marco Silva Gottschalk, por todo saber transmitido, pelos conselhos, críticas e sugestões. Vocês são minha segunda escola, pessoas que sempre levarei comigo. Por tudo, muito obrigado.

Ao Dr. Eduardo Bernardi, que foi determinante para a realização deste trabalho. Obrigado por ampliar meu interesse em relação aos fungos.

Aos acadêmicos e técnicos do Laboratório de Evolução e Genética de Insetos – LEGIN, que colaboraram para a execução deste trabalho, especialmente a Mayara e Lilliane, pela ajuda na coleta do material e nas determinações.

Aos meus colegas e amigos que fiz durante todo o período do Curso.

A todos meus amigos de Nova Bréscia. Obrigado pelo companheirismo.

À Universidade Federal de Pelotas, principalmente ao Instituto de Biologia, por disponibilizar os recursos necessários para a realização deste trabalho.

Ao Colegiado do Curso de Ciências Biológicas, pela competência e dedicação em auxiliar com os processos administrativos.

"A chave para qualquer avanço científico está em explicar a complexidade visível por meio de alguma simplicidade invisível".

Jean Perrin

Resumo

VALER, Felipe, B. *Ensembles* de Drosophilidae (Insecta: Diptera) em corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes. 2014. 45f. Trabalho de Conclusão de Curso - Graduação em Ciências Biológicas - Bacharelado. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

Neste estudo, avaliamos a composição de espécies de Drosophilidae associadas a corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, coletados em uma área do Bioma Pampa, localizada no sul do Rio Grande do Sul, Brasil. Verificamos a emergência de adultos de Drosophilidae a partir de 70 amostras de corpos de frutificação. Para avaliar em que estágio do ciclo de vida as espécies utilizam os Basidiomicetes, também coletamos indivíduos sobrevoando as frutificações. As análises realizadas objetivaram descrever a estrutura da ensemble de Drosophilidae, assim como identificar de que forma suas espécies utilizam os recursos tróficos para oviposição. Nossos resultados ampliam o conhecimento da diversidade de Basidiomicetes utilizada por espécies de Drosophilidae, e adicionam sete novos registros para o estado do Rio Grande do Sul, ampliando a riqueza do estado para 94 espécies, e o conhecimento da diversidade da família no Bioma Pampa. Também fornecemos dados de emergência para 26 espécies em que, para pelo menos nove, nenhum fungo hospedeiro havia sido previamente referido. Através de uma Análise de Correspondência (AC) realizada a partir dos dados de emergência das espécies de Drosophilidae, diferentes níveis de especialização pelos corpos de frutificação foram encontrados. As espécies Drosophila ornatifrons, D. paraguayensis, Hirtodrosophila levigata, Mycodrosophila projectans e Zygothrica ptilialis se mostraram generalistas na utilização dos Basidiomicetes, enquanto H. morgani aff., H. morgani, H. mendeli, H. subflavohalterata aff. 1, Leucophenga sp. L001, Leucophenga sp. L002, Leucophenga sp. L005 e Z. bilineata, colonizaram uma gama mais restrita de hospedeiros, como algumas espécies de Agaricus, Lepiota, Marasmius e Auricularia. Nossa hipótese da existência de uma associação espécieespecífica entre Drosophilidae e fungos Basidiomicetes, sendo as espécies de fungos determinantes da composição das espécies de drosofilídeos, foi suportada.

Palavras-chave: Nicho trófico. Micofagia. Especialistas. Generalistas. Previsibilidade de recursos.

Abstract

VALER, Felipe, B. **Drosophilidae ensembles (Insecta: Diptera) in fruiting bodies of Basidiomycetes fungi.** 2014. 45f. Trabalho de Conclusão de Curso - Graduação em Ciências Biológicas - Bacharelado. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

In this study, we analyze the species composition of Drosophilidae associated with fruiting bodies of Basidiomycetes fungi collected in an area of Pampa Biome, located in southern Rio Grande do Sul, Brazil. We verified the emergence of adults Drosophilid from 70 samples of fruiting bodies. To assess the stage of the life cycle the species use the Basidiomycetes, we also collected individuals flying over the fruiting bodies. The analyzes aimed to describe the structure of the Drosophilid ensemble as well as identify how species use their trophic resources for oviposition. Our results extended the knowledge of the diversity of Basidiomycetes used by Drosophilidae species and added seven new Drosophilidae species records for the state of Rio Grande do Sul, increasing the species richness of the state to 94 and improving the knowledge of the diversity of the family in the Pampa Biome. We also provided emergency data for 26 species in which at least nine had not been previously referred to any fungal hosts. Through a Correspondence Analysis (CA) from emergency data of Drosophilidae species, different levels of specialization by fruiting bodies were found. Drosophila ornatifrons, D. paraguayensis, Hirtodrosophila levigata, Mycodrosophila projectans and Zygothrica ptilialis were generalists in the use of Basidiomycetes, while H. morgani aff., H. morgani, H. mendeli, H. subflavohalterata aff. 1, Leucophenga sp. L001, Leucophenga sp. L002, Leucophenga sp. L005 and Z. bilineata colonized a more restricted host range, as some species of Agaricus, Lepiota, Marasmius and Auricularia. Our hypothesis of the existence of a species-specific association between Drosophilidae species and Basidiomycetes, being the species of fungi determinants of composition of drosophilids species, was supported.

Keywords: Trophic niche. Micophagy. Specialist. Generalist. Resources predictability.

Lista de Figuras

Figura 1	Localização do Horto Botânico Irmão Teodoro Luís no município de
	Capão do Leão, estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Fonte: Google
	Earth (ano de obtenção, 2013)18
Figura 2	Gráfico de Whittaker mostrando a variação na abundância relativa das espécies de Drosophilidae coletadas emergindo e sobrevoando corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, no Horto Botânico
	Irmão Teodoro Luís26
Figura 3	Estimativa da riqueza de espécies da <i>ensemble</i> de Drosophilidae, utilizando dois estimadores não paramétricos, Chao 1 e Michaelis-Menten
Figura 4	Número de espécies de fungos utilizadas por cada espécie de Drosophilidae
Figura 5	Análise de Correspondência dos drosofilídeos que emergiram de corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, no Horto Botânico Irmão Teodoro Luís
Figura 6	Índice de especialização de Sevenster, calculado com base na abundância das espécies de Drosophilidae e no número de fungos hospedeiros utilizados por cada espécie como sítio de oviposição e alimentação larval

Lista de Tabelas

Tabela 1	Riqueza e abundância absoluta dos drosofilídeos que emergiram
	dos corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes coletados no
	Horto Botânico Irmão Teodoro Luís, no período de fevereiro a maio
	de 2011 e fevereiro a junho de 201321
Tabela 2	Riqueza e abundância absoluta dos drosofilídeos coletados
	sobrevoando os corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, no
	período de fevereiro a maio de 2011 e fevereiro a junho de 2013, no
	Horto Botânico Irmão Teodoro Luís24

Sumário

1 Introdução	11
1.1 Objetivo Geral	13
1.2 Objetivos Específicos	13
2 Revisão de Literatura	14
3 Material e Métodos	17
3.1 Área de estudo	17
3.2 Amostragens	18
3.3 Identificação do material biológico	19
3.4 Análises dos dados	19
3.4.1 Caracterização da ensemble	19
3.4.2 Análise do nicho trófico das larvas	20
4 Resultados	21
4.1 Descrição da ensemble	21
4.2 Análise do nicho trófico das larvas	29
5 Discussão	32
5.1 Composição da ensemble	32
5.2 Nicho trófico larval	34
6 Conclusão	38
Referências	39

1 Introdução

Drosophilidae está entre as mais representativas famílias de insetos que utilizam corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes como recurso para alimentação, oviposição ou criação de suas larvas (ATKINSON; SHORROCKS, 1981; KADOWAKI, 2010; TAKAHASHI; TUNO; KAGAYA, 2005; TUNO, 1999; YAMASHITA; HIJII, 2007). A micofagia em Drosophilidae possivelmente derivou do hábito detritívoro da biologia alimentar do grupo e parece ter evoluído independentemente por diversas vezes ao longo de sua evolução. Entretanto, a ancestralidade deste hábito não pode ser descartada (THROCKMORTON, 1975). Nos drosofilídeos de alguns gêneros, tais como Hirtodrosophila, Mycodrosophila e Zygothrica, esta característica provavelmente é sinapomórfica (GRIMALDI, 1987), enquanto em outros, como Drosophila, Leucophenga e Scaptomyza, pode ter surgido de modo independente (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990; HANSKI, 1989; LACY, 1984). Neste sentido, o hábito micófago pode ser compartilhado por drosofilídeos de diferentes linhagens evolutivas, como Hirtodrosophila e Leucophenga, representantes da subfamília Drosophilinae e Steganinae, respectivamente. A micofagia também foi sugerida para os gêneros Paraliodrosophila e Paramycodrosophila (VILELA; BÄCHLI, 2004), que formam juntamente com Hirtodrosophila, Mycodrosophila e Zygothrica, o grupo genérico supostamente monofilético Zygothrica (GRIMALDI, 1990; YASSIN, 2013).

Para muitas espécies de Drosophilidae, os corpos de frutificação são recursos necessários durante todo seu ciclo de vida, enquanto para outras, eles representam apenas uma parte da gama de recursos que as espécies podem utilizar. Neste sentido, o hábito micófago parece ser uma característica heterogênea. Por exemplo, gêneros como *Hirtodrosophila* e *Mycodrosophila* são considerados micófagos obrigatórios, uma vez que dependem dos fungos tanto na fase de larva como na de adulto (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990). Outros gêneros são mais diversos na utilização de recursos, como *Zygothrica*, que pode ser encontrado em fungos e flores, e *Drosophila*, que além dos fungos, pode estar associada a uma ampla variedade de recursos, como cactos, flores e frutos (COURTNEY; KIBOTA;

SINGLETON, 1990). Além disso, as frutificações dos fungos também podem ser utilizadas como arena para corte sexual, como visto em machos de muitas espécies de *Zygothrica*, que competem pelo recurso em busca da chance de acasalar com as fêmeas (GRIMALDI, 1987).

A especialização à micofagia em Drosophilidae é amplamente debatida e a manutenção de suas ensembles¹ está principalmente relacionada à previsibilidade temporal e espacial dos fungos utilizados como recurso (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990; TODA; KIMURA, 1997). Geralmente, fungos são considerados recursos efêmeros e imprevisíveis, fazendo com que muitas espécies tenham tendências a serem generalistas na escolha do hospedeiro (LACY, 1984). Ainda, espécies generalistas normalmente encontradas em outros tipos de substratos, como frutos em decomposição, utilizam ocasionalmente os fungos, sendo estes colonizados em estágios mais avançados de desenvolvimento (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990; YAMASHITA; HIJII, 2007). Espécies especialistas, por sua vez, colonizariam recursos abundantes, longevos e previsíveis, visto que podem ser consumidos por todos os estágios do ciclo de vida das moscas (DETHIER, 1954; LEVINS; MACARTHUR, 1969; SCHOENER, 1971). Assim, quanto maior o grau de especialização de uma espécie de Drosophilidae, mais cedo ela consegue colonizar os corpos de frutificação de fungos (HANSKI, 1989; KIMURA, 1980) sendo geralmente, micófagas obrigatórias, tanto na fase de larva quanto na de adulto (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990).

Interações entre drosofilídeos e corpos de frutificação de fungos ainda são alvo de poucas investigações e, consequentemente, estudos ecológicos mais abrangentes destas associações se mantêm praticamente inexplorados, assim como seus padrões de diversidade. Neste estudo, testamos a hipótese da existência de uma associação espécie-específica entre Drosophilidae e fungos Basidiomicetes, sendo as espécies de fungos determinantes da composição das espécies de drosofilídeos. Conhecer esta associação é importante para entender quais espécies utilizam os corpos de frutificação como substrato para alimentação, acasalamento ou criação das larvas, a fim de gerar uma melhor compreensão sobre seus aspectos ecológicos e evolutivos.

¹ O termo *ensembles*, segundo Fauth et al. (2006), designa um conjunto de espécies encontradas em um dado lugar e tempo, que são relacionadas taxonomicamente e exploram recursos em comum.

1.1 Objetivo Geral

Descrever a diversidade de *ensembles* de Drosophilidae associada a corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes em uma área de Mata do Bioma Pampa no sul do Rio Grande do Sul (RS), Brasil.

1.2 Objetivos Específicos

- Listar as espécies de Drosophilidae que utilizam os corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes como recurso na fase de larva e de adulto;
- Avaliar a riqueza e abundância (α-diversidade) dos drosofilídeos associados aos corpos de frutificação desta área;
- Verificar em qual estágio do ciclo de vida as espécies de Drosophilidae utilizam os corpos de frutificação;
- Buscar relações entre a composição de espécies de fungos e espécies de drosofilídeos (β-diversidade) a fim de identificar seu grau de especialização na utilização dos corpos de frutificação.

2 Revisão da Literatura

Assim como um rápido período de desenvolvimento, facilidade de cultura em laboratório e a disponibilidade de mutantes facilmente caracterizáveis tornaram algumas espécies de *Drosophila* bons modelos para estudos genéticos, a associação entre fungos e espécies de Drosophilidae propiciou boas ferramentas para o estudo de questões ecológicas básicas, como a descrição de padrões gerais de composição de espécies e manutenção de comunidades, interações entre espécies e fatores que determinam a escolha do hospedeiro (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990). Trabalhos acerca da colonização de macrofungos por populações de drosofilídeos micófagos levam em conta diversos fatores intrínsecos aos fungos, como previsibilidade espacial e temporal (JAENIKE, 1978; LACY, 1984; SHORROCKS; CHARLESWORTH, 1980), valor nutricional (KUKOR; MARTIN, 1987) e toxicidade (HANSKY, 1989; JAENIKE et al., 1983), assim como fatores extrínsecos a eles, como interações intra ou interespecíficas que podem determinar a composição das espécies micófagas (GRIMALDI; JAENIKE, 1984; GRIMALDI, 1985; SPIETH; HEED, 1975).

A maioria dos estudos sobre a ecologia dos drosofilídeos micófagos foi realizada na América do Norte, Europa e Japão (BURLA; BÄCHLI; HUBER, 1991; COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990; TODA; KIMURA; TUNO, 1999; YAMASHITA; HIJII, 2007), nos quais espécies micófagas de *Drosophila* foram utilizadas como modelo e geraram importantes contribuições. Estes trabalhos mencionam que dentre os gêneros da família em estudo, *Drosophila* pode representar a maior parcela de dípteros que emergem dos corpos de frutificação de fungos (TODA; KIMURA; TUNO, 1999), sendo que a maior parte das espécies do gênero com hábito micófago integra os grupos de espécies *pinicola*, *quinaria*, *testacea* e *tripunctata*, pertencentes à radiação *immigrans-tripunctata* (REMSEN; O'GRADY, 2002; MARKOW; O'GRADY, 2006). Yamashida e Hijii (2007) sugerem que entre 19-34% da variação na composição de espécies de drosofilídeos micófagos pode ser explicada pelos diferentes grupos taxonômicos de fungos macroscópicos que cada espécie coloniza.

Courtney, Kibota e Singleton (1990) questionam se os princípios de colonização dos fungos por drosofilídeos aplicados a zonas temperadas também determinam a ecologia das espécies de drosofilídeos em regiões tropicais e subtropicais. Embora os estudos em zonas temperadas tenham gerado importantes contribuições para o entendimento da ecologia e evolução dos drosofilídeos micófagos, é necessário considerar que as características dessa fauna nestas regiões podem diferir em relação àquela das regiões tropicais e subtropicais, além de abarcarem um número de gêneros e espécies inferior. Na Austrália, por exemplo, van Klinken e Walter (2001) realizaram um amplo levantamento em áreas tropicais e subtropicais do país e amostraram 37 espécies de drosofilídeos que utilizavam corpos de frutificação de fungos como substrato para criação de suas larvas, e observaram uma pequena sobreposição de nichos entre as espécies. Dentre estas, 25 espécies pertencentes aos gêneros Hirtodrosophila, Leucophenga, Lissocephala, Paramycodrosophila, Scaptodrosophila emergiram Mycodrosophila, Zygothrica, exclusivamente dos fungos, enquanto 12 espécies de Drosophila, Leucophenga e Scaptodrosophila emergiram também de outros substratos, como flores e frutos. Estes autores relatam que Agaricales, Aphyllophorales, Auriculariales e Boletales foram os taxa de fungos colonizados pelas espécies de drosofilídeos.

Na Região Neotropical, poucos estudos foram conduzidos envolvendo a associação entre drosofilídeos e fungos macroscópicos. Grimaldi (1987) coletou espécimes integrantes do gênero *Zygothrica* no Peru e notou que poucas espécies ovipositam em corpos de frutificação de fungos, mas muitas os utilizam somente como arena para corte sexual.

No Brasil, coletas esporádicas realizadas entre as décadas de 1940 e 1960, descrevem novas espécies de *Hirtodrosophila* e *Zygothrica* com hábito micófago (BURLA, 1956; CORDEIRO, 1952; FROTA-PESSOA, 1945, 1951; MOURÃO; GALLO; BICUDO, 1965). Val e Kaneshiro (1988) em uma amostragem realizada na Mata Atlântica utilizando fungos como iscas relatam *Zygothrica* como um dos gêneros de maior riqueza, juntamente com *Drosophila*, com quase 50 espécies identificadas. Roque, Figueiredo e Tidon (2006) realizaram coletas de drosofilídeos adultos sobrevoando e verificaram a emergência de corpos de frutificação de *Pleurotus* e outros gêneros de Agaricales e Boletales não identificados, em uma localidade no Cerrado (Brasil Central), que resultou na identificação de 20 espécies de cinco

gêneros de Drosophilidae (*Drosophila*, *Hirtodrosophila*, *Leucophenga*, *Zaprionus* e *Zygothrica*), sendo *Hirtodrosophila* o mais abundante.

Gottschalk et al. (2009) realizaram coletas no sudeste e sul do Brasil expandindo o hábito micófago (alimentação e criação nos fungos) para praticamente todos grupos de espécies da radiação *immigrans-tripunctata* na região Neotropical, inclusive para as espécies consideradas estritamente frugívoras, como *Zaprionus indianus*, corroborando sua versatilidade na utilização de recursos. Além disso, estes mesmos autores constataram a influência na distribuição das espécies de Drosophilidae em função do tipo de ambiente onde os fungos se desenvolvem e uma tendência das espécies generalistas colonizarem fungos que se decompõem rapidamente.

3 Material e Métodos

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado em uma Mata de Restinga com 23ha localizada na Unidade de Preservação Federal Horto Botânico Irmão Teodoro Luís (HBITL) (31°48'54"S; 52°25'48"W), no município de Capão do Leão, RS, Brasil (Fig. 1). Situado no Bioma Pampa, HBITL é uma área de preservação permanente (APP) com aproximadamente 100ha, com forte influência da Floresta Estacional Semidecidual Submontana (SCHLEE-JUNIOR, 2000; WOLFF et al., 2008). O clima é classificado como Mesotérmico Brando Superúmido, sem estação seca distinta (IBGE, 1997). Segundo o sistema de classificação climática Köppen-Geiger, esta área pertence ao tipo Cfa. Normais climatológicas do último período registrado entre os anos de 1971 a 2000 pela Estação Agroclimatológica de Pelotas (distante 8,7km do local de amostragem) mostram que a temperatura média anual é de 17,8°C, sendo a temperatura média máxima e mínima de 28,2°C e 8,6°C, respectivamente. A pluviosidade é de 1367mm/ano, com aproximadamente 120 dias chuvosos. A umidade relativa anual é de 80% e há nevoeiros frequentes. HBITL está localizado próximo a áreas cultivadas, banhados e outros ambientes abertos, com vegetação campestre, característica do Bioma Pampa.

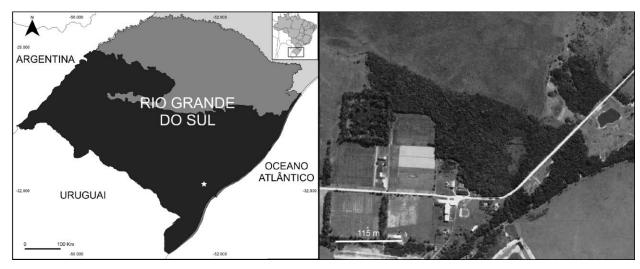


Figura 1 - Localização do Horto Botânico Irmão Teodoro Luís (HBITL). À esquerda, mapa do estado do Rio Grande do Sul com a localização do HBITL (estrela branca). Em cinza escuro, área do Bioma Pampa; em cinza claro, área do Bioma Mata Atlântica. Á direita, imagem de satélite mostrando a área de Mata de Restinga amostrada, obtida no *Google Earth*.

3.2 Amostragens

Foram realizadas varreduras em busca de fungos Basidiomicetes em uma trilha com 200m de extensão existente na área de Mata do HBITL. As varreduras constituíram-se em uma busca visual por corpos de frutificação associados ao solo, raízes de plantas, serapilheira ou madeira em decomposição, estendendo-se a um limite máximo de 10m para ambos os lados da trilha. As coletas foram realizadas mensalmente, no turno matutino, entre o período de fevereiro a maio de 2011 e fevereiro a junho de 2013. A duração de cada coleta foi em torno de 3h, totalizando 27h de esforço amostral.

Os indivíduos sobrevoando os corpos de frutificação foram capturados com auxílio de rede ou aspirador entomológico e armazenados em álcool 70%. Os corpos de frutificação foram coletados com auxílio de um canivete e transportados em saco plástico até o laboratório, onde foram acondicionados em recipiente de vidro com areia autoclavada, que foram fechados com tecido. Cada conjunto de Basidiomicetes pertencentes a uma mesma espécie e originados de um mesmo ponto de coleta foi considerado uma unidade amostral. As amostras foram mantidas em câmara climatizada a 25 ± 1°C por quatro a cinco semanas. Durante este período, verificou-se a emergência de insetos a cada um ou dois dias, sendo os adultos aspirados e

armazenados em álcool 70%. Para prevenir a desidratação, água destilada foi adicionada aos recipientes.

3.3 Identificação do material biológico

A determinação dos drosofilídeos machos foi baseada na morfologia externa e na análise da genitália masculina, sendo comparadas com descrições e revisões encontradas na literatura especializada. A determinação das fêmeas foi realizada somente com base na morfologia externa e, dentro das espécies crípticas, a abundância foi considerada proporcionalmente ao número de machos coletados. As genitálias masculinas foram preparadas de acordo com Wheeler e Kambysellis (1966) com modificações de Kaneshiro (1969) e identificadas segundo Frota-Pessoa (1945), Burla (1956), Wheeler e Takada (1971), Grimaldi (1987, 1990) e Vilela e Bächli (2004, 2007).

A identificação dos fungos amostrados foi realizada pelo Dr. Eduardo Bernardi (Departamento de Microbiologia e Parasitologia da UFPel), usando as fotografias dos corpos de frutificação feitas em campo, segundo Lincoff (1981, 2010), Putzke e Putzke (1998), Polese (2005) e Laessoe e Lincoff (2010).

3.4 Análise dos dados

3.4.1 Caraterização da ensemble

A fim de determinar o quão comuns ou raras foram as espécies de drosofilídeos encontradas nos corpos de frutificação de fungos, uma análise de abundância foi conduzida para definir o grau de uniformidade ou dominância da *ensemble*. Gráficos de Whittaker foram utilizados para a apresentação dos dados de abundância (KREBS, 1999). Neles, as espécies são ranqueadas em ordem decrescente de abundância ao longo do eixo y e suas abundâncias proporcionais (abundância relativa - pi) são apresentadas no eixo x.

Para estimar a riqueza da *ensemble* de drosofilídeos e avaliar a suficiência amostral dos dados, utilizamos dois estimadores não paramétricos, Chao 1 e Michaelis-

Menten. O cálculo das estimativas de riqueza foi realizado através do programa EstimateS versão 8.2 (COLWELL, 2005). Para as análises, foram utilizados os dados das espécies de drosofilídeos que emergiram e que foram coletadas sobrevoando as amostras de Basidiomicetes.

3.4.2 Análise do nicho trófico das larvas

Para testar a existência de associações entre espécies de fungos e espécies emergentes de drosofilídeos, uma Análise de Correspondência (AC) foi realizada através do programa PAST versão 2.17b (HAMMER; HARPER; RYAN, 2001). Nela, as espécies de fungos foram inseridas como a variável independente e a abundância das espécies de drosofilídeos como a variável dependente. Três critérios foram adotados para a seleção dos dados utilizados na AC: (1) espécies de drosofilídeos que apresentaram abundância absoluta (ni) ≥ 10 indivíduos; (2) espécies de drosofilídeos presentes em pelo menos três amostras; (3) amostras determinadas até o nível específico. Para testar a significância dos agrupamentos obtidos com a AC, uma Análise de Similaridade (ANOSIM) foi conduzida utilizando o mesmo programa, sendo tomada como medida de distância o índice Bray-Curtis com a correção de Bonferroni para comparações múltiplas (MAGURRAN, 2004).

Para identificar o grau de especialização das espécies de Drosophilidae na utilização dos corpos de frutificação como recurso trófico, usamos o índice de especialização (Ds) de Sevenster (1992), que é aplicado para as diferentes espécies de corpos de frutificação que cada espécie de drosofilídeo utiliza. Este índice indica o inverso da probabilidade de dois indivíduos de uma mesma espécie de mosca emergir de uma única espécie de fungo. O índice varia de 0 a 1 sendo que, quanto maior o valor, mais especializada é a espécie na utilização de um determinado recurso.

4 Resultados

4.1 Descrição da ensemble

Durante o período de amostragem, um total de 4.897 drosofilídeos foi coletado, pertencentes a 31 espécies e distribuídos nos gêneros *Drosophila* (9 espécies), *Hirtodrosophila* (8 espécies), *Leucophenga* (4 espécies), *Mycodrosophila* (2 espécies) e *Zygothrica* (8 espécies). Destes, 4.620 indivíduos pertencentes a 26 espécies emergiram de 70 amostras de fungos e 277 indivíduos de 17 espécies estavam sobrevoando 25 amostras de corpos de frutificação (tab. 1 e tab. 2, respectivamente). Cinco espécies de *Zygothrica* (*Z. dispar, Z. orbitalis, Z. prodispar, Z. vittimaculosa* e *Zygothrica* sp. 2002) foram coletadas apenas sobrevoando, não emergindo dos corpos de frutificação (tab. 2, indicado por asterisco).

 Tabela 1 - Riqueza e abundância absoluta dos drosofilídeos que emergiram dos corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes coletados no Horto Botânico Irmão Teodoro Luís, no período de fevereiro a maio de 2011 e fevereiro a junho de 2013.

Táxon Hospedeiro	N° de	Espécies	Sexo		Total
	amostras		Machos	Fêmeas	Total
Agaricaceae	•				
Agaricus sp.	1	Hirtodrosophila levigata	38	30	68
		Zygothrica ptilialis	16	14	30
Agaricus sp. 2	1	Drosophila griseolineata	0	2	2
		D. paraguayensis	1	1	2
Agaricus sp. 4	5	D. melanogaster	0	1	1
		D. nappae	1	1	2
		Leucophenga maculosa cf.	9	7	16
		Leucophenga sp. 2	47	41	88
		Leucophenga sp. 5	13	12	25
		Mycodrosophila projectans	1	0	1
		Z. ptilialis cf.	0	1	1
Agaricus sp. 6	2	D. paraguayensis	3	5	8
		Leucophenga sp. 2	1	1	2
Agaricus sp. 7	1	L. maculosa cf.	9	9	18

Tabela 1 – Continuação.

Táxon Hospedeiro	N° de amostras	Espécies	Sexo		
			Machos	Fêmeas	Total
	_	Leucophenga sp. 1	7	20	27
		Leucophenga sp. 2	22	10	32
		Leucophenga sp. 5	0	1	1
Lepiota spp.	3	D. nappae	3	4	7
		H. levigata	1	0	1
		Z. bilineata	44	56	100
		Z. ptilialis	1	0	1
Lepiota sp. 1	3	H. levigata cf.	0	1	1
		Leucophenga sp. 2	3	4	7
Auriculariaceae					
Auricularia auricula	10	D. paraguayensis	6	1	7
		H. levigata	5	6	11
		H. mendeli	92	112	204
		H. morgani	130	148	278
		H. morgani aff.	676	657	1333
		H. subflavohalterata aff. 1	6	7	13
		M. projectans	1	0	1
		Z. ptilialis	2	0	2
A. polytricha	4	H. mendeli	59	59	118
		H. morgani	10	9	19
		H. pleurostrigata	2	3	5
		H. subflavohalterata	7	3	10
		H. subflavohalterata aff. 1	19	30	49
		H. subflavohalterata aff. 2	23	14	37
Fomitopsidaceae					
Fomitopsis sp. 1	1	M. projectans	1	2	3
Geastraceae					
Geastrum sp. 3	1	D. paraguayensis	1	0	1
		Z. ptilialis	6	7	13
Marasmiaceae					
Marasmius spp.	2	D. paraguayensis	5	8	13
		Drosophila sp. Z2	4	5	9
		Leucophenga sp. 2	2	3	5
		Z. bilineata	1	0	1
Marasmius sp. 2	2	D. paraguayensis	2	1	3
		Drosophila sp. Z2	6	4	10
		H. levigata	16	15	31
		Z. ptilialis	5	6	11
Marasmius sp. 4	1	D. ornatifrons	3	7	10
		M. projectans	1	1	2

Tabela 1 – Continuação.

Táxon Hospedeiro	N° de amostras	Ecnásico	Sexo		Total
		Espécies	Machos	Fêmeas	Total
Marasmius sp. 5	1	D. ornatifrons	1	2	3
		D. paraguayensis cf.	0	2	2
		D. willistoni cf.	0	1	1
		H. levigata cf.	0	1	1
Marasmius sp. 7	4	H. levigata	3	2	5
		Leucophenga sp. 1	35	30	65
		Z. bilineata	242	217	459
		Z. ptilialis	5	5	10
Tricholomataceae					
Melanoleuca sp.	1	D. ornatifrons	1	3	4
		Leucophenga sp. 2	10	20	30
Tricholoma spp.	2	Leucophenga sp. 1	2	1	3
		Z. bilineata	12	11	23
		Z. ptilialis	1	5	6
Pleurotaceae					
Pleurotus sp. 2	2	D. nappae	3	2	5
		D. paraguayensis	2	5	7
		Drosophila sp. Z2	2	2	4
		H. levigata	14	21	35
		M. projectans	1	0	1
		Z. bilineata cf.	0	1	1
		Z. ptilialis	9	9	18
Polyporaceae					
Polyporus sp. 1	7	D. griseolineata	2	4	6
		D. ornatifrons	2	0	2
		D. paraguayensis	15	15	30
		H. levigata	4	6	10
		H. morgani aff.	1	1	2
		Leucophenga sp. 1	0	1	1
		M. projectans	15	15	30
		Z. ptilialis	12	15	27
Pycnoporus sp. 1	1	D. paraguayensis	5	9	14
Trametes sp. 2	1	M. projectans	2	1	3
Não determinado					
-	14	D. cardini	1	0	1
		D. ornatifrons	15	20	35
		D. paraguayensis	21	25	46
		D. simulans	3	2	5
		Drosophila sp. Z2	22	22	44
		H. levigata	207	208	415

Tabela 1 – Continuação.

Táxon Hospedeiro	N° de amostras	Espécies	Sexo		Total
			Machos	Fêmeas	Total
		H. mendeli	152	154	306
		H. morgani	13	13	26
		H. morgani aff.	9	6	15
		H. subflavohalterata aff. 1	1	0	1
		M. projectans	7	11	18
		Mycodrosophila sp. M001	6	5	11
		Z. bilineata	17	11	28
		Z. laevifrons	7	3	10
		Z. ptilialis	114	97	211
Total	70	26 espécies	2307	2313	4620

Tabela 2 - Riqueza e abundância absoluta dos drosofilídeos coletados sobrevoando os corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, no período de fevereiro a maio de 2011 e fevereiro a junho de 2013, no Horto Botânico Irmão Teodoro Luís.

Táxon Hospedeiro	N° de	N° de amostras Espécies	Se	Sexo	
	amostras		Machos	Fêmeas	Total
Agaricaceae	•				
Agaricus sp.	1	Zygothrica ptilialis	2	0	2
Auriculariaceae					
Auricularia auricula	5	H. levigata	4	1	5
		H. mendeli	8	4	12
		H. morgani	6	7	13
		H. morgani aff.	9	15	24
		H. subflavohalterata aff. 1	1	0	1
		Z. ptilialis	5	2	7
		Z. orbitalis*	1	0	1
		Z. vittimaculosa*	0	2	2
Marasmiaceae					
Marasmius sp.	1	Drosophila paraguayensis	3	0	3
Marasmius sp.2	1	Drosophila sp. Z2	0	1	1
		H. levigata	1	0	1
Marasmius sp.5	1	Z. ptilialis	2	1	3
Marasmius sp.7	2	H. levigata	1	0	1
		Z. bilineata	13	3	16
		Z. dispar*	4	0	4
		Z. prodispar*	1	3	4
		Z. ptilialis	2	11	13

Tabela 2 – Continuação.

Táxon Hospedeiro	N° de amostras Espécies	Se	Sexo		
		Especies	Machos	Fêmeas	Total
Pleurotaceae	•				
Pleurotus sp.2	1	Z. ptilialis	1	2	3
Polyporaceae					
Polyporus sp.1	5	D. nappae	4	1	5
		D. willistoni	2	1	3
		H. levigata	3	2	5
		H. morgani	1	1	2
		H. mendeli	2	1	3
		Z. ptilialis	3	5	8
Tricholomataceae					
Tricholoma sp.	1	Z. bilineata	1	0	1
Não determinado					
-	7	D. paraguayensis	12	4	16
		H. levigata	11	5	16
		H. mendeli	6	1	7
		H. morgani	2	3	5
		Mycodrosophila projectans	0	1	1
		Z. bilineata	4	0	4
		Z. ptilialis	35	14	49
		Zygothrica sp. Z002*	19	17	36
Total	25	17 espécies	169	108	277

^{*=} espécies coletadas sobrevoando, mas que não emergiram dos corpos de frutificação.

A Fig. 2 apresenta o gráfico de Whittaker construído com base nas 31 espécies presentes na amostragem, em que H. morgani aff. aparece com a maior abundância relativa da ensemble (pi = 0,28), seguida por H. mendeli (pi = 0,13), Z. bilineata (pi = 0,13) e H. levigata (pi = 0,12). Estas quatro espécies foram consideradas dominantes em nossa amostragem. Juntamente com Z. ptilialis (pi = 0,08), H. morgani (pi = 0,07), Leucophenga sp. L002 (pi = 0,03) e D. paraguayensis (pi = 0,03), estas oito espécies representam aproximadamente 88% dos indivíduos coletados. As demais 23 espécies foram raras na amostragem (pi \leq 0,01).

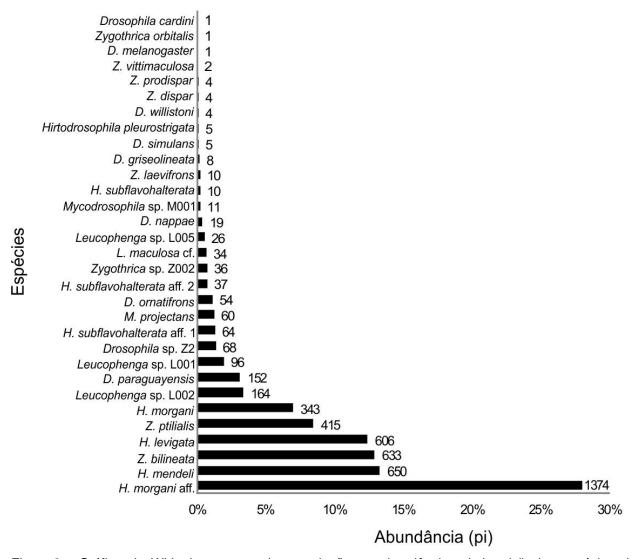


Figura 2 - Gráfico de Whittaker mostrando a variação na abundância relativa (pi) das espécies de Drosophilidae coletadas emergindo e sobrevoando corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, no Horto Botânico Irmão Teodoro Luís. Os números ao lado das barras indicam a abundância absoluta de cada espécie.

Através de dois estimadores não paramétricos (Chao 1 e Michaelis-Menten), estimamos a riqueza de espécies da *ensemble* e utilizamos essa mesma abordagem para inferir a suficiência amostral dos dados coletados. Tanto Chao 1 quanto Michaelis-Menten mostraram um desempenho semelhante de crescimento da curva e, por fim, ambos estimaram 35 espécies (Fig. 3). Em comparação com a riqueza observada (31 espécies), este resultado indica que poucas espécies seriam adicionadas caso mais amostras fossem feitas.

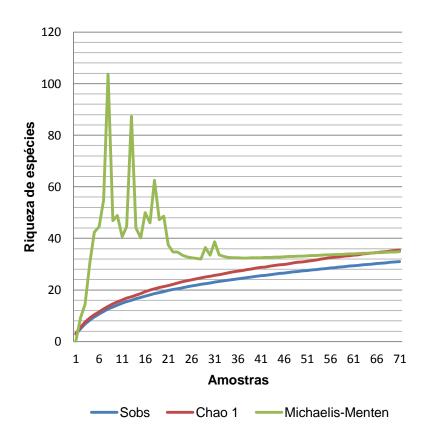


Figura 3 - Estimativa da riqueza de espécies da *ensemble* de Drosophilidae em comparação à riqueza de 31 espécies observada (Sobs – curva em azul). As curvas de acumulação em vermelho e verde foram estimadas pelos métodos Chao 1 e Michaelis-Menten, respectivamente.

O número de espécies de fungos utilizado por cada espécie de Drosophilidae está representado na Fig. 4. O gráfico, construído com base nas espécies que emergiram dos corpos de frutificação, fornece um panorama da gama de hospedeiros que as espécies de Drosophilidae podem utilizar, e dá indícios do quão generalista ou especialista são as espécies em sua colonização.

Espécies representantes de gêneros que, além dos fungos, podem ser encontradas em outros recursos, como *D. paraguayensis* e *Z. ptilialis* (GARCIA et al., 2012), utilizaram o maior número de espécies de fungos como substrato para criação de suas larvas. Outras, porém, representantes de gêneros considerados micófagos obrigatórios, como *M. projectans* e *H. levigata* (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990), também foram comuns em um grande número de recursos.

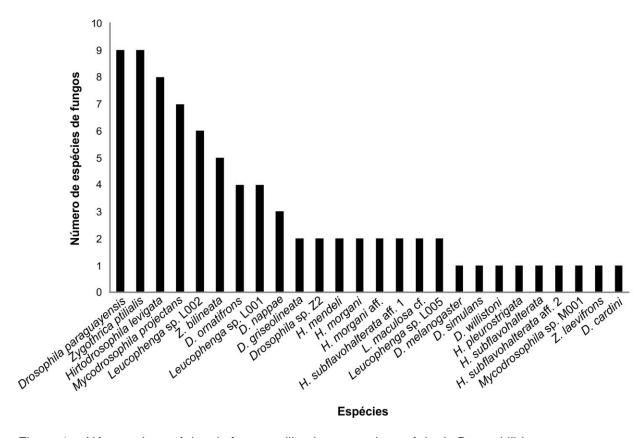


Figura 4 - Número de espécies de fungos utilizadas por cada espécie de Drosophilidae.

Em contrapartida, algumas espécies utilizaram os fungos de maneira mais restrita como hospedeiro. Com a exceção de *H. levigata* e *H. morgani* aff., todas demais espécies de *Hirtodrosophila* emergiram exclusivamente de duas espécies de *Auricularia* (*A. auricula* e *A. polytricha*). *Auricularia auricula*, por sua vez, representou o principal recurso utilizado pela espécie mais abundante da *ensemble*, *H. morgani* aff. Somente dois indivíduos desta espécie não emergiram deste recurso, sendo coletados em *Polyporus* sp. 1. Dentre as quatro espécies de *Leucophenga*, *L. maculosa* cf. e *Leucophenga* sp. L005 foram restritas a duas espécies de *Agaricus* (*Agaricus* sp. 4 e *Agaricus* sp. 7). Algumas espécies exóticas (*D. melanogaster* e *D. simulans*) e neotropicais (*D. cardini* e *D. willistoni*) de *Drosophila*, comumente amostradas em armadilhas com isca de banana (HOCHMÜLLER et al., 2010; POPPE et al., 2012), também foram coletadas emergindo exclusivamente de um único recurso.

Um total de 66 amostras de Basidiomicetes, pertencentes a 10 famílias, não apresentaram Drosophilidae emergindo ou sobrevoando os corpos de frutificação.

Destas, Agaricaceae contribuiu com o maior número de amostras em que drosofilídeos estavam ausentes, representando 39% do total, seguida por Marasmiaceae (24%), Polyporaceae (9%), Auriculariaceae (6%), Tricholomataceae (6%), Pleurotaceae (5%), Cantharellaceae (3%), Ganodermataceae (3%), Geastraceae (3%) e Cortinariaceae (2%). Entretanto, outras ordens e famílias de insetos estavam presentes, como Coleoptera, Hymenoptera e principalmente Diptera, representada pelas famílias Muscidade, Phoridae e Sciaridae. Estas ordens e famílias também estiveram presentes nas amostras que foram positivas para a emergência de Drosophilidae.

4.2 Análise do nicho trófico das larvas

Usando os dados da abundância absoluta de cada espécie de Drosophilidae que emergiu dos corpos de frutificação, realizamos uma AC. Na Fig. 5, são mostrados os três principais agrupamentos obtidos. Através da ANOSIM, foi observado que eles diferem significativamente quanto à composição das espécies (p=0,0003 para as três comparações). Os dois eixos utilizados na figura explicam aproximadamente 28% da variação na composição de espécies observada.

O primeiro agrupamento é formado por quatro espécies de *Hirtodrosophila* (*H. mendeli, H. morgani, H. morgani* aff. e *H. subflavohalterata* aff. 1), restritos a *A. auricula* e *A. polytricha*. No segundo agrupamento, estão presentes *Z. bilineata, Leucophenga* sp. L001, *Leucophenga* sp. L002 e *Leucophenga* sp. L005 emergindo de *Agaricus* sp. 4, *Agaricus* sp. 6, *Agaricus* sp. 7, *Lepiota* sp. 1 e *Marasmius* sp. 7. O terceiro grupo é composto pelas espécies de *Drosophila* (*D. ornatifrons* e *D. paraguayensis*) e representantes de três outros gêneros, *H. levigata, M. projectans* e *Z. ptilialis*, associadas a um maior número de espécies de fungos (*Agaricus* sp. 2, *Agaricus* sp. 6, *Fomitopsis* sp. 1, *Geastrum* sp. 3, *Lepiota* sp. 1, *Marasmius* sp. 2, *Marasmius* sp. 4, *Marasmius* sp. 5, *Marasmius* sp. 7, *Pleurotus* sp. 2, *Polyporus* sp. 1, *Pycnoporus* sp. 1 e *Trametes* sp. 2).

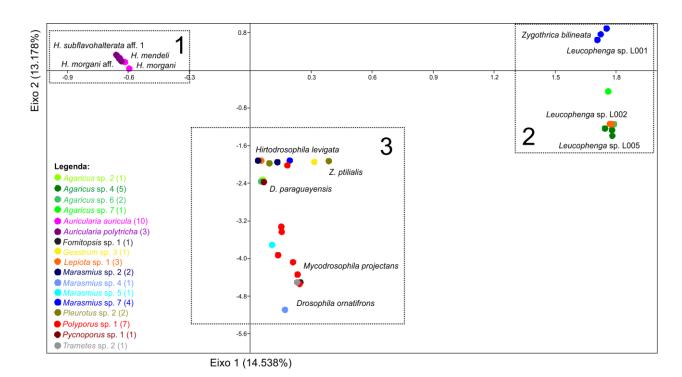


Figura 5 - Análise de Correspondência dos drosofilídeos que emergiram de corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes, no Horto Botânico Irmão Teodoro Luís. Entre parênteses, está indicado o número de amostras para cada espécie de fungo.

O grau de especialização dos drosofilídeos na utilização dos corpos de frutificação como recurso trófico foi testada através do Ds de Sevenster (Fig. 6). O valor do índice variou aproximadamente entre 0,2 a 1, e mostra a especificidade ou versatilidade das espécies em explorar os recursos. Dessa forma, espécies com os maiores valores, como *H. morgani* aff., *Z. bilineata, Leucophenga* sp. L005 e *H. morgani*, foram as que apresentaram menor amplitude de nicho trófico, uma vez que utilizaram poucos hospedeiros para a criação de suas larvas. Por sua vez, espécies com baixos valores, como *Z. ptilialis*, *D. paraguayensis* e *H. levigata*, são as que estiveram presentes em uma ampla gama de hospedeiros.

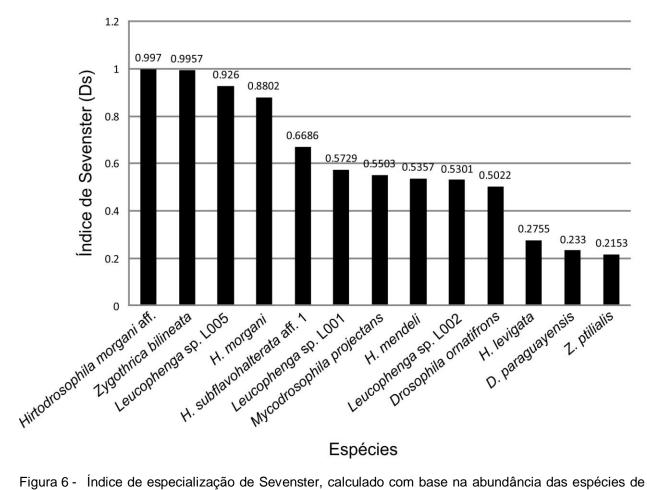


Figura 6 - Índice de especialização de Sevenster, calculado com base na abundância das espécies de Drosophilidae e no número de fungos hospedeiros utilizados por cada espécie como sítio de oviposição e alimentação larval.

5 Discussão

Neste estudo, ampliamos o conhecimento da diversidade de fungos Basidiomicetes utilizada por espécies de Drosophilidae, uma vez que poucos registros haviam sido realizados na região Neotropical. Assim, fornecemos dados de emergência para 26 espécies em que, para pelo menos nove, nenhum fungo hospedeiro havia sido previamente referido (GOTTSCHALK et al., 2009; ROQUE; FIGUEIREDO; TIDON, 2006). São elas: *D. melanogaster, D. simulans, H. levigata, H. mendeli, H. pleurostrigata, H. subflavohalterata, Z. bilineata, Z. laevifrons* e *Z. ptilialis*.

Baseado na revisão de Gottschalk, Hofmann e Valente (2008) e trabalhos posteriores (GARCIA et al., 2008, 2009; GARCIA et al., 2012; GOTTSCHALK et al., 2009, HOCHMÜLLER et al., 2010; POPPE; VALENTE; SCHMITZ, 2012, 2013; VALER et al., 2014), adicionamos sete novos registros de ocorrência das espécies *H. levigata*, *H. mendeli*, *H. morgani*, *H. pleurostrigata*, *H. subflavohalterata*, *Z. dispar* e *Z. laevifrons* para o RS. Estes resultados estendem o conhecimento sobre a diversidade de Drosophilidae no Bioma Pampa, local de coleta das espécies. Assim, ampliamos a riqueza do estado para 94 espécies e a distribuição geográfica desses novos registros até a latitude 31°48'S.

Em nossa amostragem, nove espécies não tiveram as identidades reconhecidas (*Drosophila* sp. Z2, *H. morgani* aff., *H. subflavohalterata* aff. 1, *H. subflavohalterata* aff. 2, *Mycodrosophila* sp. M001, *Zygothrica* sp. Z002, *Leucophenga* sp. L001, *Leucophenga* sp. L002, *Leucophenga* sp. L005) e podem representar espécies não descritas. Chamamos atenção para esta riqueza inexplorada, principalmente pelo fato da espécie mais abundante da *ensemble*, *H. morgani* aff., ser uma delas.

5.1 Composição da ensemble

Examinando os dados da composição de espécies da *ensemble*, nossos resultados concordam com trabalhos prévios que avaliaram a emergência de Drosophilidae em fungos Basidiomicetes para a região Neotropical, onde *Drosophila* representou o gênero com maior riqueza, enquanto *Hirtodrosophila* foi o mais

abundante (GOTTSCHALK et al., 2009; ROQUE; FIGUEIREDO; TIDON, 2006). No entanto, a dominância de *Hirtodrosophila* pode estar ligada a frequência com que *Auricularia* foi coletado, uma vez que constitui o principal sítio de criação de suas larvas.

A maioria dos grupos de espécies de *Drosophila* presentes em nossa amostragem pertence à radiação *immigrans-tripunctata*, notavelmente conhecida por abrigar espécies micófagas (MORALES-HOJAS; VIEIRA, 2012). No entanto, também foram coletados grupos de espécies considerados estritamente frugívoros, como o grupo *melanogaster* e *willistoni*. Assim, nossos resultados expandem o hábito micófago na região Neotropical para o grupo de espécies *melanogaster*, representadas em nossa amostragem por *D. melanogaster* e *D. simulans*. Para o grupo *willistoni*, corroboramos os encontros de Roque, Figueiredo e Tidon (2006), que previamente haviam coletado *D. willistoni* emergindo de Agaricales e Boletales. Tomados em conjunto, estes dados demostram a versatilidade destas espécies na utilização dos recursos.

Considerando as espécies de *Drosophila*, *D. paraguayensis* (grupo *tripunctata*) foi a mais abundante em nossas coletas, o que sugere os corpos de frutificação de fungos como importantes locais de criação para a espécie. Este fato concorda com sua baixa abundância em trabalhos que verificaram a emergência de Drosophilidae em frutos para o RS (SAAVEDRA et al., 1995).

Dentre as espécies coletadas sobrevoando os corpos de frutificação, somente as espécies de *Zygothrica* não foram encontradas emergindo dos fungos, corroborando Grimaldi (1987). Este encontro sugere que a presença dessas espécies nas frutificações dos fungos pode estar relacionada ao comportamento de corte, como previamente reportado por este autor.

Bem aceito na literatura é o fato de que espécies micófagas possuem hábitos generalistas uma vez que, em termos nutricionais, as frutificações dos fungos são consideradas homogêneas e, portanto, não diferindo intra ou interespecificamente (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990). Assim, espécies oligófagas ou especialistas seriam incomuns, e os registros que reportam tais hábitos provavelmente seriam artefatos de uma amostragem insuficiente (BUNYARD, 2003; HASNKI, 1989). Nossos dados concordam parcialmente com estas observações, uma vez que nove das 26 espécies amostradas colonizaram pelo menos três espécies de fungos. Entretanto, com a exceção de *H. levigata*, todas

as espécies de *Hirtodrosophila* e algumas espécies de *Leucophenga* foram restritas as frutificações dos fungos amplamente amostradas, indicando certa especialização por esses recursos, o que pode representar um contraponto a estes trabalhos. Além disso, algumas espécies de *Drosophila* foram coletadas esporadicamente, sendo muitas delas abundantes em outros tipos de recursos (FANARA; FONTDEVILA; HASSON, 1999; GOTTSCHALK, 2008; PIPKIN; RODRÍGUEZ; LEÓN, 1966; SAAVEDRA et al., 1995), indicando que são generalistas, porém, se considerássemos apenas os nossos dados, apontaríamos uma falsa monofagia.

Poucos estudos tem tentado explicar a ausência de Drosophilidae em corpos de frutificação de fungos. Sob um ponto de vista do hospedeiro, algumas frutificações possuem características físicas (como forma, textura e grau de lignificação) que podem representar desafios à colonização (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990). Além disso, muitos Basidiomicetes produzem metabólitos secundários tóxicos que podem impor dificuldades ao consumidor, embora essas propriedades defensivas sejam pobremente estudas (BUNYARD, 2003). Como exemplo desses fungos, podemos citar quatro espécies de *Lycoperdon* (com um total de cinco amostras) e três de *Agaricus* (com um total de quatro amostras).

Muitas espécies de Drosophilidae, por sua vez, podem exibir um comportamento gregário em colocar seus ovos sobre os recursos (ATKINSON; SHORROCKS, 1984). Evidências sugerem que este efeito facilitador pode garantir maior sobrevivência das larvas até uma determinada densidade (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990). Este parece ser o caso para exemplares de *Agaricus* sp. 6, *Lepiota* sp. 1, *A. auricula*, *A. polytricha*, *Marasmius* sp. 2, *Marasmius* sp. 5, *Marasmius* sp. 7, *Pleurotus* sp. 2, *Polyporus* sp. 1 e *Pycnoporus* sp. 1, pois apresentaram amostras não colonizadas. Outro fator que deve ser levado em conta é que nem todas as espécies conseguem utilizar a quantidade de frutificações disponíveis, sendo normal a coleta de amostras não colonizadas. Dessa forma, características intrínsecas tanto dos fungos como dos drosofilídeos podem contribuir para a ausência de suas espécies nas amostras.

5.2 Nicho trófico larval

A maioria dos trabalhos relatam hábitos generalistas para as espécies micófagas de Drosophilidae (BUNYARD, 2003; COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990; SHORROCKS; CHARLESWORTH, 1980), sendo que três principais

características relacionadas às frutificações dos fungos são consideradas responsáveis por tal: (1) a homogeneidade nutricional dos corpos de frutificação (HANSKI, 1989); (2) sua imprevisibilidade espacial e temporal (JAENIKE, 1978); (3) a tolerância das espécies de insetos às toxinas produzidas (KUKOR; MARTIN, 1987).

Neste estudo, entretanto, as espécies de Drosophilidae demonstraram diferentes preferências pelos corpos de frutificação dos fungos, como visto nos três agrupamentos formados na AC. Analisando a composição destes agrupamentos, verificamos que algumas espécies foram mais restritas a colonização dos recursos (agrupamentos 1 e 2), enquanto outras apresentaram uma ampla gama de hospedeiros (agrupamento 3). Este fato fica evidente quando comparamos os valores do Ds de Sevenster em que, as espécies que formaram o primeiro e segundo agrupamento (*H. morgani* aff., *Z. bilineata, Leucophenga* sp. L005 e *H. morgani*), obtiveram valores maiores comparativamente as espécies do terceiro agrupamento (*Z. ptilialis, D. paraguayensis* e *H. levigata*), que apresentaram valores muito mais baixos.

Para abrigar uma fauna especializada ao hábito micofágico, são referidas na literatura características determinantes relacionadas à biologia das frutificações dos fungos, como abundância, longevidade e previsibilidade espacial e temporal (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990; TODA; KIMURA, 1997). De fato, estes pré-requisitos são atendidos pelas espécies de Auriculariaceae (A. auricula e A. polytricha). Esta família é formada por fungos gelatinosos, que geralmente desenvolvem suas frutificações em madeira em decomposição. Além disso, apresentam características gregárias, ocorrendo em alta abundância e podem ser encontradas durante o ano todo (POLESE, 2005). Diversos trabalhos relatam a ocorrência de Hirtodrosophila em Auriculariaceae, tanto para a região Neotropical (GOTTSCHALK et al., 2009), como para a região Australasiana (van KLINKEN, WALTER, 2001). Kimura (1980) demonstrou que muitas espécies japonesas de Hirtodrosophila tem preferência por se alimentar e ovipositar em corpos de frutificação que estão em estágio inicial de desenvolvimento, e são mais especializadas na colonização do hospedeiro do que as espécies que preferem frutificações em estágio de apodrecimento. Embora não avaliássemos o estágio de maturação das frutificações, é possível que as espécies de Hirtodrosophila colonizem Auricularia durante todo seu ciclo de vida.

Espécies de *Leucophenga* e *Z. bilineata* demostraram uma preferência por espécies de *Agaricus* e *Marasmius* sp. 7, compondo um agrupamento da AC. Este resultado concorda com o fato de *Leucophenga* ser dominante em corpos de frutificação que apresentam tamanho pequeno (WORTHEN, 1989), como os encontrados para as espécies de *Marasmius*. No entanto, para as espécies de *Agaricus*, que geralmente apresentam frutificações carnosas de tamanho médio a grande (POLESE, 2005), *Leucophenga* também foi dominante. Esta associação corrobora os achados de van Klinken e Walter (2001) na Austrália, onde seis espécies de *Leucophenga* emergiram exclusivamente de Agaricales, embora estes autores não precisaram de qual gênero ou espécie. Por fim, Lachaise e Tsacas (1983) concluem que os locais de alimentação e criação das larvas de *Leucophenga* são distintos, o que pode explicar a ausência de indivíduos sobrevoando os corpos de frutificação.

As espécies que colonizaram uma ampla gama de hospedeiros, pertencentes ao terceiro agrupamento da AC, foram consideradas generalistas em nossas análises. Destas, estão presentes espécies consideradas estritamente micófagas, como H. levigata e M. projectans, e espécies onde a micofagia é mais lábil, como D. ornatifrons, D. paraguayensis e Z. ptilialis. Hábitos generalistas seriam principalmente esperados para espécies que utilizam as frutificações de fungos de maneira facultativa, uma vez que na ausência das frutificações estas espécies poderiam colonizar outros tipos de recursos, como flores e frutos. Este é o caso para algumas espécies de Drosophila e Zygothrica, em que pouco mais de 10% das espécies de Zygothrica utilizam os fungos como substrato para criação de suas larvas (COURTNEY; KIBOTA; SINGLETON, 1990). Em contrapartida, hábitos generalistas em espécies estritamente fungívoras poderiam ser mantidos pela presença de fungos longevos e previsíveis na área amostrada. Entretanto, estas espécies sofreriam a competição por espécies especialistas no recurso. Este fato é visto em nossos resultados, uma vez que H. levigata e M. projectans emergiram em baixa abundância de A. auricula, por exemplo.

Por fim, nossos resultados refutam duas observações feitas por Courtney, Kibota e Singleton (1990) baseadas em trabalhos de Burla e Bächli (1968), Kimura et al. (1977), Shorrocks e Charlesworth (1980) e Kimura e Toda (1989), que sugeriram padrões contrários a teoria ortodoxa da competição onde: (1) espécies fungívoras facultativas são mais abundantes do que as espécies com hábitos

estritamente micófagos; (2) espécies micófagas especializadas em colonizar um determinado recurso não são as espécies mais abundantes que emergem daquele hospedeiro. Nossos dados demonstram justamente o oposto para ambas as colocações. Em relação à primeira, H. levigata apresentou a maior abundância comparativamente as demais espécies generalistas alocadas no terceiro agrupamento, e dentre todas as espécies da ensemble, foi a quarta espécie mais abundante. Além disso, as espécies com maior dominância da ensemble foram especialistas, como é o caso de H. morgani aff., H. mendeli e Z. bilineata. Considerando a segunda colocação de Courtney, Kibota e Singleton (1990), esperaríamos encontrar uma razão inversamente proporcional entre a especialização e a dominância de uma espécie sobre um determinado recurso. Entretanto, nossos resultados sugerem que, mesmo servindo como substrato de criação para oito espécies de Drosophilidae, A. auricula é dominada pelas espécies que são especializadas em sua colonização, como H. morgani aff. e H. morgani. As espécies generalistas, por sua vez, são representadas por poucos indivíduos. O mesmo acontece para as espécies de Agaricus, que são principalmente colonizados por Leucophenga. Assim, espécies micófagas especialistas em um recurso tendem a dominar o mesmo, concordando com a teoria ortodoxa da competição.

6 Conclusão

Neste estudo, ampliamos o conhecimento sobre a diversidade de espécies de Drosophilidae associadas a corpos de frutificação de fungos Basidiomicetes. Igualmente, avaliamos a estrutura da *ensemble* de drosofilídeos micófagos e determinamos os locais de criação das espécies. A amplitude e sobreposição do nicho trófico utilizado pelas larvas de Drosophilidae e o grau de especialização das espécies na utilização dos fungos como recurso, também foram analisadas.

Concluímos que as frutificações dos fungos representam um importante local de criação e alimentação das espécies, tanto para àquelas consideradas micófagas facultativas como para as obrigatórias. Além disso, as espécies demonstraram diferentes padrões na utilização dos fungos como recurso trófico para as larvas, variando sua composição e abundância de acordo com o hospedeiro, como visto nos agrupamentos formados pela AC. Assim, nossa hipótese da existência de uma associação espécie-específica entre Drosophilidae e fungos Basidiomicetes, sendo as espécies de fungos determinantes da composição das espécies de drosofilídeos, foi suportada, uma vez que foram verificadas associações que sugerem a especialização de espécies de Drosophilidae em frutificações de fungos.

Claramente, este estudo indica a necessidade de investigações adicionais que abordem a interação entre Drosophilidae e fungos Basidiomicetes, principalmente para a região Neotropical, onde pouco da sua diversidade é conhecida. Verificar se os padrões de utilização dos Basidiomicetes encontrados para as espécies de Drosophilidae se mantêm em outras áreas com diferentes tipos de vegetação e que podem abrigar uma diversidade de espécies distinta tanto de fungos como de Drosophilidae, é um dos pontos centrais a serem estudados. Além disso, períodos de amostragem maiores, que busquem abranger possíveis variações temporais das espécies na colonização dos fungos, também devem ser considerados.

Referências

- ATKINSON, W. D.; SHORROCKS. B. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. **Journal of Animal Ecology**, v.50, n.2, p.461-471, 1981.
- ATKINSON, W. D.; SHORROCKS. B. Aggregation of Larval Diptera Over Discrete and Ephemeral Breeding Sites: The Implications for Coexistence. **The American Naturalist**, v.124, n.3, p.336-351, 1984.
- BUNYARD, B. A. Biodiversity and ecology of mycophagous diptera in northeastern ohio. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v.105, n.4, p.847-858, 2003.
- BURLA, H. Die Drosophilidengattung *Zygothrica* und ihre beziehung zur *Drosophila*-untergattung *Hirtodrosophila*. **Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin**, v.2, n.32, p.189-321, 1956.
- BURLA, H; BÄCHLI, G.; HUBER, H. *Drosophila* reared from the stinkhorn, *Phallus impudicus*, near Zurich, Switzerland. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v.29, n.2, p.97-107, 1991.
- COLWELL, R. K. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2. Disponível em: http://purl.oclc.org/estimates. Acesso em: 20 jul. 2013.
- CORDEIRO, A. R. *Drosophila* (*Hirtodrosophila*) *caxiensis*, a new species of fungus-feeding fly from Brasil. **Dusenia**, v.3, n.4, p.303-308, 1952.
- COURTNEY, S. P.; KIBOTA, T. T.; SINGLETON, T. A. Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. In: BEGON, B.; FITTER, A. H.; MACFADYEN, A. **Advances in Ecological Research**. London: Academic Press LTD, 1990. p.225-274.
- DETHIER, V. G. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. **Evolution**, v.8, n.1, p.33-54, 1954.
- ESTAÇÃO AGROCLIMATOLÓGICA DE PELOTAS. Disponível em: http://www.cpact.embrapa.br/agromet/estacao/index. Acesso em: 20 jul. 2013.
- FANARA, J. J., FONTDEVILA, A., HASSON, E. Oviposition preference and life history traits in cactophilic *Drosophila koepferae* and *D. buzzatii* in association with their natural hosts. **Evolutionary Ecology**, v.13, n.2, p.173-190, 1999.

- FAUTH, J. E.; BERNARDO, J.; CAMARA, M.; RESETARITS, W. J.; VAN BUSKIRK, J.; MCCOLLUM S. A. Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. **The American Naturalist**, v.147, n.2, p.282-286, 1996.
- FROTA-PESSOA, O. Sobre o subgênero *Hirtodrosophila*, com descrição de uma nova espécie (Diptera, Drosophilidae, *Drosophila*). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.5, n.4, p.469-483, 1945.
- FROTA-PESSOA, O. *Drosophila* (*Hirtodrosophila*) *magnarcus* n. sp. (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v.11, n.4, p.407-411, 1951.
- GARCIA, A. C. L.; VALIATI, V. H.; GOTTSCHALK, M. S; ROHDE, C.; VALENTE, V. L. S. Two decades of colonization of the urban environment of Porto Alegre, southern Brazil, by *Drosophila paulistorum* (Diptera, Drosophilidae). **Iheringia, série Zoologia**, v.98, n.3, p.329–338, 2008.
- GARCIA, A. C. L.; GOTTSCHALK, M. S; MONTES, M. A.; VALIATI, V. H.; ROHDE, C.; VALENTE, V. L. S. Spatial and temporal variation in Drosophilidae (Diptera) abundance in three environments with different vegetal cover levels in a park in Porto Alegre, southern Brazil. **Drosophila Information Service**, v.92, n.1, p.80–87, 2009.
- GARCIA, C. F.; HOCHMÜLLER, C. J. C.; VALENTE, V. L. S.; SCHMITZ, H. J. Drosophilid assemblages at different urbanization levels in the city of Porto Alegre, state of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. **Neotropical Entomology**, v.41, n.1, p.32-41, 2012.
- GOTTSCHALK, M. S.; HOFMANN, P. R. P.; VALENTE, V. L. S. Diptera, Drosophilidae: historical occurrence in Brazil. **Check List**, v.4, n.4, p.485-518, 2008.
- GOTTSCHALK, M. S.; BIZZO, L. E. M.; DÖGE, J. S.; PROFES, M. S.; HOFMANN, P. R. P.; VALENTE, V. L. S. Drosophilidae (Diptera) associated to fungi: differential use of resources in anthropic and Atlantic Rain Forest areas. **Iheringia**, **série Zoologia**, v.99, n.4, p.442-448, 2009.
- GRIMALDI, D.; JAENIKE, J. Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. **Ecology**, v.65, n.4, p.1113-1120, 1984.
- GRIMALDI, D. Niche separation and competitive coexistence in mycophagous Drosophila (Diptera: Drosophilidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v.87, n.3, p.498-511, 1985.
- GRIMALDI, D. Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v.186, n.2, p.103-268, 1987.

GRIMALDI, D. A phylogenetic, revised classification of the genera in the Drosophilidae (Diptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v.197, p.1-139, 1990.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**, v.4, n.1, p1-9, 2001.

HANSKI, I. Fungivory: fungi, insects and ecology. In: Wilding, N.; COLLINS, N. M.; HAMMOND, P. M.; WEBBER, J. B. Insect-fungus interaction. 14th Symposium of Royal Entomological Society London. London: Academic Press, 1989. p.25-68.

HOCHMÜLLER, C. J.; LOPES-DA-SILA, M.; VALENTE, V. L. S.; SCHMITZ, H. J. The drosophilid fauna (Diptera, Drosophilidae) of the transition between the Pampa and Atlantic Forest Biomes in the state of Rio Grande do Sul, southern Brazil: first records. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.50, n.19, p.285-295, 2010.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Unidades Climáticas. Disponível em: http://www.ibge.gov.br/<a hre

JAENIKE, J. Resource predictability and niche breadth in the *Drosophila quinaria* species group. **Evolution**, v.32, n.3, p.676-678, 1978.

JAENIKE, J.; GRIMALDI, D. A.; SLUDER, A. E.; GREENLAEF, A. L. α-amanitin tolerance in Mycophagous *Drosophila*. **Science**, v.221, n.4606, p.165-167, 1983.

KADOWAKI, K. Species coexistence patterns in a mycophagous insect community inhabiting the wood decaying bracket fungus *Cryptoporus volvatus* (Polyporaceae; Basidiomycota). **European Journal of Entomology**, v.107, n.1 p.89–99, 2010.

KANESHIRO, K. A study of the relationships of Hawaiian *Drosophila* species based on the external male genitalia. **The University of Texas Publication**, v.6918, n.4016, p.55-69, 1969.

KIMURA, M. Evolution of food preferences in fungus-feeding *Drosophila*: an ecological study. **Evolution**, v.34, n.5, p.1009-1018, 1980.

KREBS, C. Ecological Metodology. New York: New York, 1999. 620p.

KUKOR, J. J.; MARTIN, M. M. Nutritional ecology of fungos-feeding arthropods. In: SLANSKY JR, F.; RODRIGUEZ, J. G. **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates.** New York: John Wiley, 1987. p.791-814.

LACHAISE, D.; TSACAS, L. Breeding-sites in tropical African drosophilids. In: **The Genetics and Biology of Drosophila** (3ed). London: Academic Press, 1983. p.221-332.

- LACY, R. Predictability, toxicity, and trophic niche breadth in fungus-feeding Drosophilidae (Diptera). **Ecological Entomology**, v.9, n.1, p.43-54, 1984.
- LAESSOE, T.; LINCOFF, G. **Mushrooms.** The clearest recognition guides available. London: Dorling Kindersley, 2010. p.304.
- LEVINS, R.; MACARTHUR, R. H. An hypothesis to explain the incidence of monophagy. **Ecology**, v.50, n.5, p.910-911, 1969.
- LINCOFF, G. **Simon & Schuster's Guide to Mushrooms**. New York: Fireside book, 1981. p.511.
- LINCOFF, G. **The complete mushroom hunter** an illustrated guide to finding, harvesting and enjoying wild mushrooms. USA: Quarry Books, 2010. p.192.
- MAGURRAN, A. **Measuring biological diversity**. Oxford: Blackwell, 2004. p.256.
- MARKOW, T. A.; O'GRADY, P. M. *Drosophila*: A guide to species identification and use. London: Academic Press, 2006. p.272.
- MORALES-HOJAS, R.; VIEIRA, J. Phylogenetic Patterns of Geographical and Ecological Diversification in the SubgenusDrosophila. **Public Library Science**, v.7, n.11, p.1-15, 2012.
- MOURÃO, C. A.; GALLO, A. J.; BICUDO, H. E. M. C. Sobre a sistemática de *Drosophila* no Brasil, com descrição de *D. mendeli* sp.n. e "Relação de espécies brasileiras do gênero *Drosophila*". **Ciência e Cultura**, v.17, n.4, p.577-586, 1965.
- PIPKIN, S. B., RODRÍGUEZ, R. L., LEÓN, J. Plant Host Specificity Among Flower-Feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). **The American Naturalist**, v.100, n.911, p.135-156, 1966.
- POLESE, J. M. **The pocket guide to mushrooms**. Slovakia: Könemann, 2005. p.381.
- POPPE, J. L.; VALENTE, V. L. S.; SCHMITZ, H. J. Structure of Drosophilidae Assemblage (Insecta, Diptera) in Pampa Biome (São Luiz Gonzaga, RS). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.52, n.16, p.185-195, 2012.
- POPPE, J. L.; VALENTE, V. L. S.; SCHMITZ, H. J. Population dynamics of drosophilids in the pampa biome in response to temperature. **Neotropical Entomology**, v.42, n.3, p.269-277, 2013.
- PUTZKE, J.; PUTZKE, M. T. L. **O Reino dos Fungos**. Santa Cruz do Sul: UNISC, 2002. p.212.

- REMSEN, J.; O'GRADY, P. Phylogeny of Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae), with comments on combined analysis and character support. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.24, n.2, p.249-264, 2002.
- ROQUE, F.; FIGUEIREDO, R.; TIDON, R. Nine new records of drosophilids in the Brazilian savanna. *Drosophila* Information Service, v.89, n.1, p.14-17, 2006.
- SAAVEDRA, C. C. R.; CALLEGARI-JACQUES, S. M.; NAPP, M.; VALENTE, V. L. S. A descriptive and analytical study of four neotropical drosophilid communities. **Journal of Zoology Systematic and Evolution**, v.33, n.3-4, p.62-74, 1995.
- SCHLEE-JUNIOR, M. Fitossociologia arbórea e as relações ecológicas em fragmento de mata de restinga arenosa no Horto Botânico Irmão Teodoro Luis, Capão do Leão, RS. 2000. 55f. Monografia Graduação em Ciências Biológicas Bacharelado. Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.
- SCHOENER, T. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecoloy and Systematics**, v.2, s/n, p.369-404, 1971.
- SEVENSTER, J. G. The community ecology of frugivorous *Drosophila* in a **Neotropical Forest**. Leiden: Proefschrift Universiteit Leiden, 1992. p.167.
- SHORROCKS, B.; CHARLESWORTH, P. The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. **Ecological Entomology**, v.5, n.1, p.61-78, 1980.
- SPIETH, H. T.; HEED, W. B. The *Drosophila pinicola* species group. **Pan-Pacific Entomology**, v.51, n.4, p.287-295, 1975.
- TAKAHASHI, K. H.; TUNO, N.; KAGAYA, T. Abundance of mycophagous arthropods present on different species of fungi in relation to resources abundance at different spatial scales. **European Journal of Entomology**, v.102, n.1, p.39-46, 2005.
- THROCKMORTON, L. H. The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. In: KING, R. C. **Handbook of Genetics**. New York: Plenum Press, 1975, p.421-469.
- TODA, M. J.; KIMURA, M. T. Life-history traits related to host selection in mycophagous Drosophilids. **Journal of Animal Ecology**, v.66, n.2, p.154-166, 1997.
- TODA, M. J.; KIMURA, M. T.; TUNO, N. Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. **Journal of Animal Ecology**, v.68, n.4, p.794-803, 1999.

- TUNO, N. Insect feeding on spores of a bracket fungus, *Elfvingia applanata* (Pers.) Karst. (Ganodermataceae, Aphyllophorales). **Ecological Research**, v.14, n.2, p.97-103, 1999.
- VAL, F. C.; KANESHIRO, K. Y. Drosophilidae (Diptera) from the Estação Biológica de Boracéia, on the coastal range of the state of São Paulo, Brazil: geographical distribution. In: VANZOLINI, P. E.; HEYER, W. R. **Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1988. p.189-203.
- VALER, F. B.; NEUTZLING, A. S.; GARCIA, F. R. M.; GOTTSCHALK, M. S.; BLAUTH, M. L. The first record of *Zygothrica orbitalis* (Sturtevant, 1916) for the state of Rio Grande do Sul and the southernmost limits for seven species of Drosophilidae (Insecta: Diptera). **Drosophila Information Service**, v.96, n.1, p.120-123, 2014.
- VAN KLINKEN, R. D.; WALTER, G. H. Larval hosts of Australia Drosophilidae (Diptera): A field survey in subtropical and tropical Australia. **Australian Journal of Entomology**, v.40, n.2, p.163-179, 2001.
- VILELA, C. R.; BÄCHLI, G. On the identities of nine Neotropical species of *Hirtodrosophila* (Diptera, Drosophilidae). **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft**, v.77, n. 3/4, p.161-195, 2004.
- VILELA, C. R.; BÄCHLI, G. Revision of the Neotropical genus *Paraliodrosophila* (Diptera, Drosophilidae). **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft**, v.80, n.3/4, p.291-317, 2007.
- WHEELER, M. R.; KAMBYSELLIS, M. P. Notes on the Drosophilidae (Diptera) of Samoa. **The University of Texas Publication**, v.6615, s/n, p.533-565, 1966.
- WHEELER, M. R.; TAKADA, H. Male genitalia of some representative genera of American Drosophilidae. **The University of Texas Publication**, v.7103, s/n, p.225-240, 1971.
- WOLFF, L. F.; GOMES G. C.; RODRIGUES W. F.; BARBIERI R. L.; MEDEIROS C. A. B.; CARDOSO J. H. Flora apícola arbórea nativa na região serrana de Pelotas para a apicultura sustentável na Metade Sul do Rio Grande do Sul. Pelotas: Oscar Castro, 2008. p.15-23.
- WORTHEN, W. B. Effects of resource density on mycophagous fly dispersal and community structure. **Oikos**, v.54, n.2, p.145-153, 1989.
- YAMASHITA, S.; HIJII, N. The role of fungal taxa and developmental stage of mushrooms in determining the composition of the mycophagous insect community in a Japanese forest. **European Journal of Entomology**, v.104, n.2, p.225-233, 2007.

YASSIN, A. Phylogenetic classification of the Drosophilidae Rondani (Diptera): the role of morphology in the postgenomic era. **Systematic Entomology**, v.38, n.2, p.349–364, 2013.