UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

Instituto de Biologia

Curso de Ciências Biológicas – Bacharelado

Trabalho de Conclusão de Curso

Espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* do gênero *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): uma revisão de literatura aliada à análise de dieta de larvas antofílicas

Nathalia Pereira Dias

Pelotas, 2017

Nathalia Pereira Dias

Espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* do gênero *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): uma revisão de literatura aliada à análise de dieta de larvas antofílicas

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

Orientadora: Profª Drª Juliana Cordeiro

Pelotas, 2017

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

D541e Dias, Nathalia Pereira

Espécies dos grupos Bromeliae, Flavopilosa e subgênero Phloridosa do gênero Drosophila (diptera: drosophilidae): uma revisão de literatura aliada à análise de dieta de larvas antofílicas / Nathalia Pereira Dias ; Juliana Cordeiro, orientadora. — Pelotas, 2017.

15 f. : il.

Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) — Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2017.

1. Drosofilídeos. 2. Antofílico. 3. Ciclo de vida dependente de flores. I. Cordeiro, Juliana, orient. II. Título.

CDD : 595.77

Elaborada por Ubirajara Buddin Cruz CRB: 10/901

Nathalia Pereira Dias

Espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* do gênero *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): uma revisão de literatura aliada à análise de dieta de larvas antofílicas

Trabalho de Conclusão de Curso aprovado, como requisito parcial, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas.

Data da Defesa: 04 de dezembro de 2017

Banca examinadora:

Profª Drª Juliana Cordeiro (Orientadora)

Doutorado em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Profª Drª Lizandra Jaqueline Robe

Doutorado em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Hermes José Schmitz

Doutorado em Genética e Biologia Molecular pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Resumo

DIAS, Nathalia Pereira. **Espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* do gênero *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): uma revisão de literatura aliada à análise de dieta de larvas antofílicas**. 2017. 37f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas - Bacharelado) – Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2017.

Drosofilídeos são popularmente chamados de mosca-do-vinagre ou mosca-da-fruta, porém podem utilizar diferentes sítios de oviposição e alimentação, como flores vivas ou em decomposição, folhas, seiva de plantas, fungos, entre outros. O presente estudo trata de uma revisão de literatura sobre espécies neotropicais do gênero *Drosophila* da família Drosophilidae com ciclo de vida dependente de flores; focando principalmente nas espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e do subgênero *Phloridosa*. Desta forma, a revisão da bibliografia, proporcionará uma oportunidade de analisar perspectivas de pesquisa sobre o assunto, que ainda possui lacunas. A metodologia utilizada foi a busca por artigos sobre o assunto em bases de dados como o Periódicos CAPES, Web of Science, Scopus, Scielo, Google Scholar e Taxodros. As palavras-chave utilizadas foram: *flower-feeding Drosophila*, *flower-breeding Drosophila*, *bromeliae group*, *flavopilosa group*, *Phloridosa subgenus, Neotropical,* e a combinação pareada entre essas palavras-chave. Foram feitas análises para verificar quais anos possuem mais publicações, se há grupos de pesquisa de outras regiões biogeográficas que realizam estudos na região Neotropical e onde as espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* estão distribuídas na região Neotropical. Os resultados deste levantamento de publicações geraram um total de 91 artigos sobre drosofilídeos com oviposição restrita a flores na região Neotropical. Visando fazer uma análise exploratória sobre alimentação de larvas de espécies de *Drosophila* restritas a flores, foram verificados os fungos presentes nas flores de *Brugmansia suaveolens.* Estes foram comparados aos encontrados no intestino das larvas que emergem destas flores. Dois gêneros de fungos encontrados no trato digestório das larvas, *Cladosporium* sp. e *Fusarium* sp. também foram encontrados nas flores, sugerindo assim, que servem como alimento das larvas que se desenvolvem nas mesmas.

Palavras-chave: drosofilídeos; antofílico; ciclo de vida dependente de flores

Abstract

DIAS, Nathalia Pereira. **Species of the groups *bromeliae*, *flavopilosa* and the subgenus *Phloridosa* of the genus *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae): a literature review allied to the diet analysis of anthophilic larvae**. 2017. 37f. (Bachelor´s degree in Biological Sciences) Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2017.

Drosophilids are popularly called as vinegar-fly or fruit-fly, but the species can use different oviposition and feeding sites, such as live or decaying flowers, leaves, plant sap, fungi, among others. The present study deals with a literature review on neotropical species of the *Drosophila* genus of the Drosophilidae family with flower-dependent life cycle; focusing mainly on the species of the groups *bromeliae*, *flavopilosa* and the subgenus *Phloridosa*. In this way, this review will provide an opportunity to identify perspectives on the subject, which still has gaps. The methodology used was the search for articles on the subject in databases such as Periódicos CAPES, Web of Science, Scopus, Scielo, Google Scholar and Taxodros. The keywords used were: flower-feeding *Drosophila*, flower-breeding *Drosophila*, *bromeliae* group, *flavopilosa* group, *Phloridosa* subgenus, Neotropical, and the paired combination among these keywords. Analyzes were carried out to verify which years have more publications; if there are research groups from other biogeographic regions that carry out studies in the Neotropical region; and where the species of the groups *bromeliae*, *flavopilosa* and subgenus *Phloridosa* are distributed in the Neotropical region. The results of this publication survey generated a total of 91 articles on drosophilids with flower-restricted oviposition in the Neotropical region. Aiming to make an exploratory analysis on feeding of larvae of *Drosophila* species restricted to flowers, the fungi present in *Brugmansia suaveolens* (Solanaceae) flowers were verified. These were compared to those found in the gut of the larvae emerging from these flowers. Two genus of fungi found in the digestive tract of the larvae, *Cladosporium* sp. and *Fusarium* sp. were also found in the flowers, thus suggesting that they serve as food for the larvae that develop in them.

Keywords: drosophilids; anthophilic; flower-dependent life cycle

Sumário

1 Introdução 06
2 Material e métodos 08
3 Resultados e discussão 10
3.1 Aspectos taxonômicos e filogenéticos 10
3.2 Aspectos ecológicos 14
3.3 Teste de alimentação de larvas de *Drosophila* em flores de *Brugmansia suaveolens* (Solanaceae) 16
3.4 Distribuição geográfica das espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* na região Neotropical 17
3.5 Regiões biogeográficas dos estudos analisados nesta revisão 21
4 Considerações finais 23
Referências 24
Apêndices 29

1 Introdução

Apesar de serem conhecidas como “mosca-do-vinagre” ou “mosca-da-fruta”, as espécies do gênero *Drosophila* Fallén, 1823 (Diptera: Drosophilidae) apresentam uma grande diversidade de nicho ecológico. Em relação ao hábito alimentar, muitas espécies alimentam-se das leveduras que crescem na matéria orgânica em decomposição, geralmente sendo chamadas de saprófitas. Desta forma, podem utilizar diversos locais para alimentação, além de oviposição (CARSON, 1971). Vários trabalhos mostram que os drosofilídeos adultos são atraídos e alimentam-se das substâncias que estão em decomposição (BRNCIC, 1983; CARSON, 1971; 2001, DAVID et al., 2011; entre outros). Já em relação ao sítio de oviposição, pode existir uma especificidade. Nem todas as espécies que são generalistas quanto à alimentação, utilizam essa grande variedade de sítios também para oviposição. Desta forma, aparentemente o estágio larval pode apresentar uma especificidade maior de alimentação que o estágio adulto, como as espécies que possuem flores como sítio de oviposição (CARSON, 1971).

Apesar do conhecimento dos sítios de oviposição de algumas espécies, sua alimentação ainda deixa dúvidas, partindo disto, foi realizada a análise de dieta em larvas que emergiram de flores de *Brugmansia suaveolens* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Bercht. & J. Presl, pela observação do seu intestino, a procura de fungos e pólen, como Carson (1971) cita que pólen seria uma fonte de alimentação para drosofilídeos antofílicos.

Este trabalho trata de uma revisão de literatura acerca das espécies do gênero *Drosophila* que apresentam ecologia restrita a flores, ou seja, dependem de flores para completar seu ciclo de vida, com enfoque nas espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* Sturtevant, 1942. Estes grupos foram escolhidos para guiar esta revisão de literatura pelo fato de serem os mais representativos do gênero *Drosophila* a possuírem ciclo de vida dependente de flores, sendo assim foco de muitos trabalhos acerca do tema. Como os artigos apresentam-se de forma dispersa, este trabalho pretende reunir tais informações publicadas, oportunizando sua disponibilização. Além disso, a revisão de literatura

auxilia a identificação de lacunas de informações, gerando perspectivas de trabalhos.

Objetivo geral

O objetivo deste trabalho é realizar um levantamento das publicações sobre as espécies pertencentes aos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e ao subgênero *Phloridosa*, do gênero *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) com distribuição na região Neotropical. Além de uma análise de dieta de larvas de drosofilídeos restritos a flores.

Objetivos específicos

Identificar o número de trabalhos publicados em revistas científicas ou trabalhos de grande impacto acerca do tema;

Identificar a ocorrência de publicações de grupos de pesquisa que realizaram estudos fora da sua localização biogeográfica;

Identificar o intervalo de tempo, em anos, em que as publicações acerca do tema ocorreram;

Identificar a atual distribuição geográfica das espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa*; e,

Identificar a potencialidade dos fungos presentes nas flores de *Brugmansia suaveolens* (Solanaceae) de serem fonte de alimentação para as larvas de Drosophilidae presentes nesta planta.

2 Material e métodos

Inicialmente as buscas pelo assunto e artigos foram baseadas na tese de doutorado de Schmitz (2010). Para realizar a revisão de literatura sistemática, foram feitas consultas nos sites de busca de artigos científicos: Periódicos CAPES, Web of Science, Scopus, Scielo, Google Scholar e Taxodros. Trabalhos acadêmicos, como trabalhos de conclusão de curso, dissertações e teses, foram excluídos da análise para evitar um viés tendencioso das informações, exceto a tese anteriormente citada, utilizada como início das buscas. As buscas ocorreram no período de março a junho de 2017, sendo incluídos todos os trabalhos encontrados sobre o tema publicados até esta data. As palavras-chave utilizadas foram: *flower-feeding Drosophila*, *flower-breeding Drosophila*, *bromeliae group*, *flavopilosa group, Phloridosa subgenus*, *Neotropical*, foram feitas pesquisas com estas palavras-chave separadamente e a combinação entre elas. Além disso, foi realizada a busca de todos os trabalhos que foram citados nos artigos encontrados pela metodologia descrita acima, visando obter os trabalhos originais disponíveis.

Para as análises dos dados, as bibliografias encontradas foram agrupadas por regiões biogeográficas considerando: (i) o local de realização da pesquisa, (ii) o local do grupo de pesquisa do último autor, e (iii) o ano das publicações. As regiões biogeográficas foram classificadas conforme Olson et al., (2001) (Figura 1).

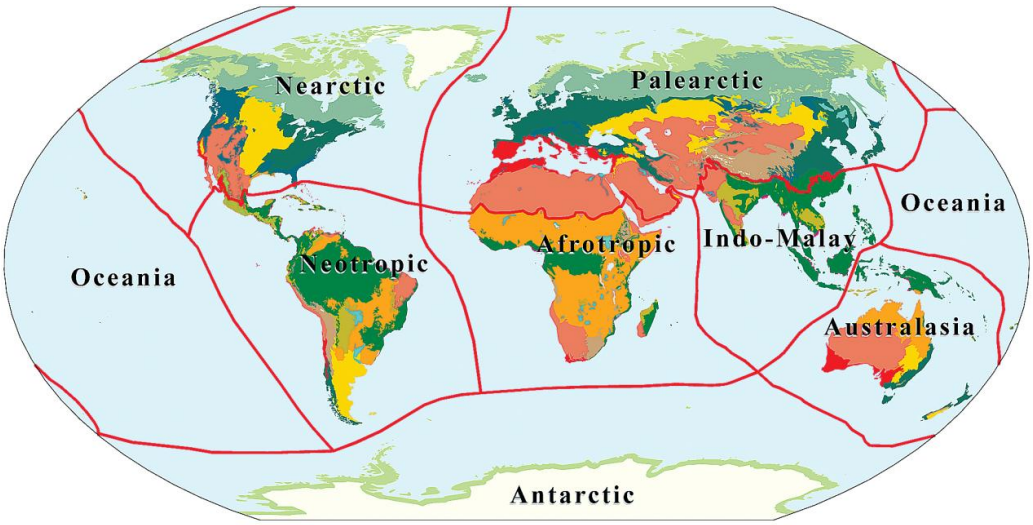

Figura 1 – Regiões biogeográficas utilizadas no agrupamento das bibliografias. Fonte: Olson et al., (2001).

Para a realização do levantamento das localidades em que há ocorrência das espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa*, foram utilizados os dados compilados no site TaxoDros v.1.04 (BÄCHLI, 2017). As coordenadas das localidades foram tabeladas no programa Excel® e mapeadas no programa DIVA-GIS 7.5.

Paralelamente ao levantamento bibliográfico, foi realizado um teste exploratório visando verificar se os fungos presentes nas flores são potenciais fontes de alimento para as larvas de espécies com oviposição restrita a flores. Selecionamos a flor de *Brugmansia suaveolens* (Solanales: Solanaceae) para realizar este teste por ser uma planta com constante floração ao longo do ano. Além disso, um trabalho realizado pelo nosso grupo de pesquisa mostrou que as espécies *D. lutzii* Sturtevant, 1916 (subgênero *Phloridosa*) e o morfotipo III (grupo *bromeliae*; SCHMITZ, 2010) ovipositam nesta flor na região da cidade de Capão do Leão/RS (OLIVEIRA et al., dados não publicados). Os micro-organismos presentes no interior da corola de 10 flores de *B. suaveolens* foram recolhidos com *swab* estéril e semeados em placas de Petri com meio de cultura específico para fungos. Logo após, as flores foram acondicionadas em vidros com areia estéril em local com temperatura (24°C) e umidade (±60%) controladas, para eclosão das larvas. Após a eclosão, 10 larvas foram retiradas dos vidros e mantidas em microtubos de 1,5 ml com álcool 90%. Para preparar a retirada do intestino, as larvas foram lavadas três vezes, separadamente, em álcool 90% em placas de Petri estéreis. Após, o intestino de cada larva foi retirado em solução de soro fisiológico esterilizado com o uso de pinças estéreis. O intestino foi macerado e colocado em lâminas para visualizar os fungos em microscópio óptico. Foram feitas análises de presença/ausência de fungos e pólen no intestino das larvas. Cuidados específicos para evitar contaminação foram adotados em todos os procedimentos. Os fungos encontrados nas lâminas dos intestinos foram comparados aos fungos provenientes de *B. suaveolens*. A identificação dos fungos foi realizada pelo especialista Dr. Eduardo Bernardi.

3 Resultados e discussão

3.1 Aspectos taxonômicos e filogenéticos

A família Drosophilidae, pertencente à ordem Diptera, possui cerca de 4.390 espécies descritas (BÄCHLI, 2017). Até 2008, apenas 304 espécies possuíam ocorrência no Brasil (GOTTSCHALK et al., 2008). Dentro desta família, o gênero *Drosophila* é o que apresenta maior número de espécies, com cerca de 1.209 espécies distribuídas em oito subgêneros. Dentre estes subgêneros, o subgênero *Drosophila* destaca-se por apresentar dois grupos de espécies com ciclo de vida totalmente dependente de flores (grupo *bromeliae* com 14 espécies e grupo *flavopilosa* com 16 espécies). Dentro da família Drosophilidae, outro subgênero que se destaca é o subgênero *Phloridosa*. Este subgênero apresenta sete espécies, todas também com ciclo de vida dependente de flores (Tabela 1) (BÄCHLI, 2017; BRNCIC, 1966; BRNCIC, 1983; PAVAN; DA CUNHA, 1947).

Tabela 1 – Lista de espécies pertencentes aos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa*, baseado nos dados presentes no banco de dados Taxodros v.1.04 (BÄCHLI, 2017).

Subgênero	Grupo	Espécie
Drosophila	*bromeliae**	*Drosophila aguape* Val & Marques, 1996
		Drosophila billheedi Grimaldi, 2016
		Drosophila bromeliae Sturtevant, 1921
		Drosophila bromelioides Pavan & Cunha, 1947
		Drosophila florae Sturtevant, 1916
		Drosophila mexiflora Grimaldi, 2016
		Drosophila sevensteri Grimaldi, 2016
		Drosophila speciosa da Silva & Martins, 2004
		Drosophila thurstoni Grimaldi, 2016
		Drosophila manni Grimaldi, 2016
		Drosophila paramanni Grimaldi, 2016
		Drosophila penispina Grimaldi, 2016
		Drosophila starki Grimaldi, 2016:
		Drosophila stylipennis Grimaldi, 2016
	flavopilosa	*Drosophila cestri* Brncic, 1978

	Drosophila cordeiroi Brncic, 1978
	Drosophila korefae Vela & Rafael, 2004
	Drosophila melina Wheeler, 1962
	Drosophila sisa Vela & Rafael, 2005
	Drosophila suni Vela & Rafael, 2005
	Drosophila taxohuaycu Vela & Rafael, 2005
	Drosophila acroria Wheeler & Takada, 1962
	Drosophila crossoptera Wheeler & Takada, 1962
	Drosophila flavopilosa Frey, 1919
	Drosophila hollisae Vilela & Pereira, 1992
	Drosophila lauta Wheeler & Takada, 1962
	Drosophila gentica Wheeler & Takada, 1962
	Drosophila incompta Wheeler & Takada, 1962
	Drosophila mariaehelenae Vilela, 1984
	Drosophila nesiota Wheeler & Takada, 1962
Phloridosa	*Drosophila alei* Brncic, 1962
	Drosophila alfari Sturtevant, 1921
	Drosophila cuzcoica Duda, 1927
	Drosophila denieri Blanchard, 1938
	Drosophila lutzii Sturtevant, 1916
	Drosophila merzi Vilela & Bächli, 2002
	Drosophila tristani Sturtevant, 1921

*baseado em Schmitz (2010), este grupo possui mais seis espécies ainda não descritas, classificadas em morfotipos III, III', IV, IV', V e V'.

Robe, Loreto e Valente (2010), por meio da análise com dados moleculares, identificaram que as espécies pertencentes aos grupos *bromeliae* e *flavopilosa* grupos não são grupos irmãos filogenéticos (Figura 2). Os dados desses autores, utilizando várias espécies do gênero *Drosophila,* sugerem que o subgênero *Drosophila* se ramificou em quatro linhagens principais, possivelmente no início do Oligoceno. Uma das linhagens deu origem à radiação *virilis-repleta*, onde estão os dois grupos são posicionados (THROCKMORTON, 1975; ROBE et al., 2005; ROBE; LORETO; VALENTE, 2010).

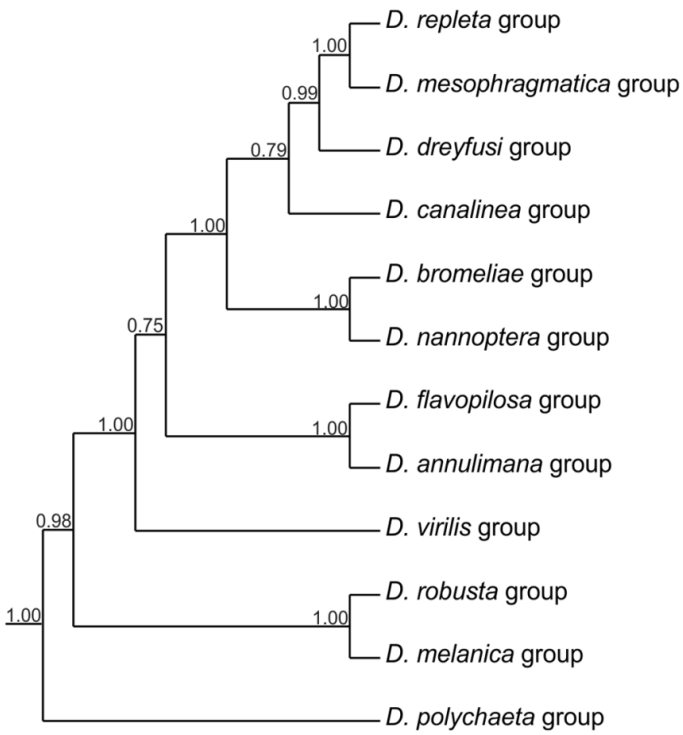

Figura 2 – Relações filogenéticas de espécies da radiação *virilis-repleta* do gênero *Drosophila* baseado em genes nucleares (amd e ddc). Valores presentes em cada ramo representam os valores de probabilidade posterior recuperado pela análise Bayesiana realizado por Robe et al (2010). Fonte: Robe et al. (2013).

Em um estudo recente, De Ré et al. (2017) inferiram o posicionamento de *D. incompta* (grupo *flavopilosa*) utilizando uma abordagem ampla analisando dados de 13 genes mitocondriais e 25 genes nucleares, todos codificantes de proteínas. Os autores identificaram inconsistência entre os resultados baseados em dados mitocondriais e em dados nucleares. Na primeira abordagem, *D. incompta* é posicionada no clado contendo *D. mojavensis* Patterson et al., 1940 (grupo repleta), e na segunda abordagem no clado contendo *D. virilis* Sturtevant, 1916 (grupo *virilis*) (Figura 3). Os autores argumentam que com a inconsistência dos dados, fica evidente a necessidade do uso de técnicas integrativas em análises de reconstrução filogenética.

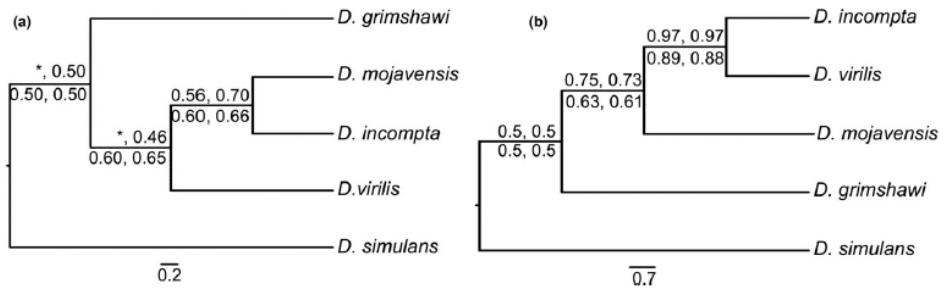

Figura 3 – Relações filogenéticas resultantes da análise de genomas de espécies que se mostraram filogeneticamente mais próximas a *D. incompta*. Em (a) está presente o resultado da análise baseada nos genes mitocondriais e em (b) nos dados de genes nucleares. Os números acima e abaixo dos ramos representam suporte resultante da análise de sequências nucleotídicas, e abaixo, o suporte baseado em dados de aminoácidos. Fonte: De Ré et al. (2017).

Em relação ao posicionamento filogenético do subgênero *Phloridosa* dentro do gênero *Drosophila*, ainda existem incertezas. Baseado em informações morfológicas, ecológicas e biogeográficas, Throckmorton (1975), posicionou este subgênero na radição *virilis-repleta*, onde se encontram os grupos *bromeliae* e *flavopilosa*. Já Grimaldi (1990) posiciona as espécies de *Phloridosa* de forma basal à divergência dos subgêneros *Drosophila* e *Sophophora*. Porém, no estudo mais recente acerca do tema e utilizando dados genéticos, Schmitz (2010) sugere o posicionamento deste grupo de espécies na radiação *immigrans-tripunctata* (Figura 4).

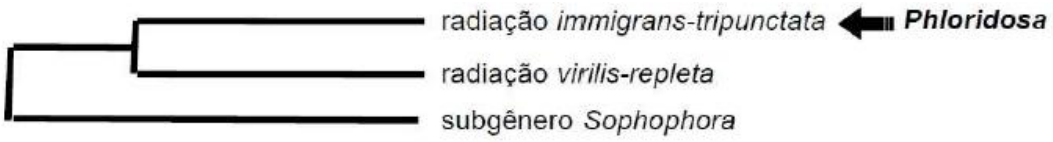

Figura 4 – Hipótese de Schmitz (2010) para posição filogenética do subgênero *Phloridosa.* Fonte: Schmitz (2010).

Apenas com estas análises filogenéticas ainda há dúvidas quanto à evolução da especialização dos drosofilídeos à oviposição em flores. Os grupos *bromeliae* e *flavopilosa* surgiram independentemente na radiação *virilis-repleta*, assim como a posição do subgênero *Phloridosa* que possui diferentes hipóteses, estando talvez em uma radiação com grupos não exclusivamente antofílicos.

3.2 Aspectos ecológicos

Drosofilídeos em geral são considerados saprófitos, alimentando-se de leveduras e bactérias que crescem na matéria orgânica em decomposição. Além disso, podem utilizar folhas, frutos, cladódios de cactos, raízes e vasos de seiva das plantas como sítios de alimentação e oviposição. Algumas espécies são minadoras de folhas, simbiontes com caranguejos, predadoras de hemípteros e larvas de mosquitos, parasitas de lagartas de lepidópteros e algumas larvas são até canibais, quando estão em local superpovoado (ASHBURNER, 1981; CARSON, 1971; LACHAISE; TSACAS, 1983; MIZUGUCHI, 1978; SCHMITZ; HOFMANN, 2005; VILELA et al., 1983). Algumas espécies de *Drosophila* são cosmopolitas, como *D. melanogaster* Meigen, 1830, *D. simulans* Sturtevant, 1919, *D. busckii* Coquillett, 1901, *D. funebris* Fabricius, 1787, *D. hydei* Sturtevant, 1921 e *D. immigrans* Sturtevant, 1921. Espécies cosmopolitas tendem a ser generalistas, utilizando diversos locais como sítio de oviposição e alimentação, como frutos e flores em decomposição (ATKINSON; SHORROCKS, 1977; CARSON, 1971).

Segundo Carson (1971), em 1956, Dobzhansky e colaboradores estudaram a preferência alimentar por espécies de levedura em 14 espécies de *Drosophila*. Este estudo foi realizado em adultos, porém o mesmo padrão de preferência alimentar ocorreu com larvas das espécies de *D. pseudoobscura* e *D. persimillis*, duas espécies pertencentes ao grupo *obscura* do gênero *Drosophila* (COOPER, 1960; LINDSAY, 1958). Desta forma, para essas duas espécies, tanto adultos quanto larvas apresentam preferência alimentar por diferentes espécies de leveduras (CARSON, 1971; COOPER et al., 1956).

Sturtevant foi o primeiro a relatar a existência de espécies que eclodiam de flores; *D.* (*Drosophila*) *florae* (grupo *bromeliae*) e *D.* (*Phloridosa) lutzii*. Essas duas espécies foram encontradas eclodindo de flores dos gêneros *Datura* e *Ipomoea*, ambas pertencentes à ordem Solanales (STURTEVANT, 1921, *apud* CARSON, 1971). Em uma publicação acerca da ecologia de espécies de *Drosophila* com oviposição em flores, Brncic (1983) cita 140 espécies de drosofilídeos que apresentam oviposição ou alimentação em flores. Porém, existem diversos níveis de utilização das flores. Algumas espécies utilizam as flores como um recurso secundário, outras têm apenas preferência pelas flores e outras ainda são restritas a flores, ou seja, dependem de algumas espécies de flores para completar seu ciclo

de vida. Estas espécies são também chamadas de antofílicas e são atraídas por flores vivas, já as espécies generalistas de *Drosophila* são atraídas por flores em decomposição. Desta forma, os diferentes níveis de utilização de flores geram diferenças ecológicas de acordo com o grau de especialização da mosca (SCHMITZ, 2010).

O gênero *Drosophila* apresenta grupos de espécies neotropicais dependentes de flores para o seu desenvolvimento, como os grupos *bromeliae*, *dreyfusi, flavopilosa*, e *onychophora* (todas pertencentes ao subgênero *Drosophila*), além do subgênero *Phloridosa*, composto inteiramente por espécies dependentes de flores. Outros grupos do gênero *Drosophila* também apresentam algumas espécies relacionadas a flores, como *annulimana*, *guarani*, *melanogaster*, *mesophragmatica*, *peruviana* e *tripunctata* (FIGUERO et al., 2012; GRIMALDI, 2016; VELA; RAFAEL, 2004). Por exemplo, a espécie *D. flavohirta*, pertencente ao grupo *melanogaster*, tem desenvolvimento dependente de flores de *Eucalyptus* sp. (Myrtaceae). De acordo com Tribe (1991) e Nicolson (1994), as larvas desta espécie alimentam-se do néctar das flores e os adultos de pólen. Esta espécie tem distribuição na Austrália e África do Sul (TRIBE, 1991) e recentemente foi encontrada na Califórnia (GRIMALDI, 2015).

As larvas das espécies antofílicas apresentam diferentes níveis de uso das flores. As espécies polífagas utilizam diversas famílias botânicas para oviposição de seus ovos, diferentemente das antofílicas monófagas, que geralmente são restritas a espécies de apenas um gênero botânico. Segundo Schmitz (2010), as espécies polífagas tendem a utilizar plantas que possuem o período de floração mais curto que as espécies monófagas, desta forma, sendo mais generalistas quanto aos gêneros botânicos que utilizam.

A maioria das espécies do grupo *bromeliae* (subgênero *Drosophila*) é considerada polífaga, pois as larvas se alimentam de espécies dos gêneros botânicos *Solanum*, *Brugmansia* (ambos pertencentes à família Solanaceae), *Ipomoea* (Convolvulaceae), *Hibiscus*, *Theobroma* (ambos da família Malvaceae), *Eichhornia* (Pontederidaceae), *Cucumis* (Cucurbitaceae), *Passiflora* (Passifloraceae) (OLIVEIRA et al., dados não publicados; GRIMALDI, 2016; SCHMITZ, 2010; SILVA; MARTINS, 2004). As representantes amplamente distribuídas, e polífagas, deste grupo são *D. bromeliae* e *D. bromelioides*. Em 2010, Schmitz encontrou seis

espécies novas no Brasil que estão em processo de descrição; quatro destas novas espécies são monófagas de flores de *Solanum* (Solanaceae).

As espécies do grupo *flavopilosa* utilizam, majoritariamente, espécies do gênero botânico *Cestrum* para oviposição e desenvolvimento larval (BRNCIC, 1978). Porém, apenas uma publicação realizou coleta de *Sessea brasiliensis* (Solanaceae), encontrando mais de uma espécie do grupo (SANTOS; VILELA, 2005). Todas as espécies deste grupo são consideradas monófagas (BRNCIC, 1983).

O subgênero *Phloridosa* possui sete espécies, todas com desenvolvimento restrito a flores. Poucos estudos exploraram aspectos ecológicos destas espécies, sendo *D. lutzii* e *D. denieri* as mais estudadas. Estas duas espécies são consideradas polífagas, apresentando os seguintes gêneros vegetais como sítio de oviposição: *Ipomoea* (Convolvulaceae), *Brugmansia* (Solanaceae), *Cucurbita* (Cucurbitaceae), *Hibiscus* (Malvaceae), *Passiflora* (Passifloraceae) (SCHMITZ; HOFMANN, 2005; SCHMITZ, 2010).

A grande diversidade de espécies antofílicas na região Neotropical pode ser explicada pelo fato da maior parte da região estar localizada em baixas latitudes. Por estarem próximas aos trópicos, existe uma grande diversidade de espécies de flores com períodos de floração mais prolongados (HEED; CARSON; CARSON, 1960; PIPKIN, 1966). Estudos mais refinados, utilizando a coleta das flores, como realizado por Schmitz (2010), tem grande potencial de descobrir espécies novas. Além de espécies novas que são monófagas e não são atraídas por iscas atrativas de banana.

3.3. Teste de alimentação de larvas de *Drosophila* em flores de *Brugmansia suaveolens*

Após análise das culturas de fungos coletados em flores de *B. suaveolens*, foram encontrados os fungos filamentosos esporulados *Fusarium* sp., *Alternaria* sp., *Paecilomyces* sp., *Cladosporium* sp., *Monilia* sp. e o não esporulado *Mycelia sterilia*. Ao analisar a cultura de fungos a partir do intestino das larvas de *Drosophila* que eclodiram nas flores, foram encontrados *Cladosporium* sp. (Figura 5) e *Fusarium* sp. (Figura 6). Esta descoberta evidencia que os fungos filamentosos presentes nas flores podem ser uma das fontes de alimento para drosófilas antofílicas. Conforme já apontado por Carson (1971), pólen é uma das fontes de alimentação de larvas

antofílicas. Contudo, não foi evidenciada a presença do mesmo nos intestinos das larvas aqui analisadas.

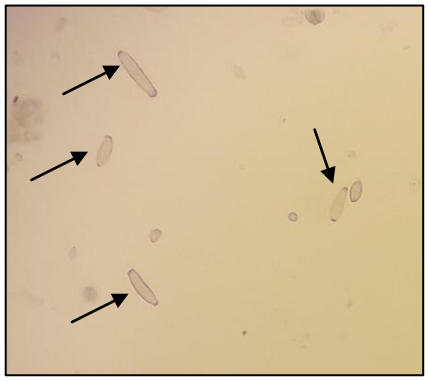

Figura 5 – Esporos de *Cladosporium* sp. (seta) encontrados no intestino de larvas de *Drosophila* sp. emergidas de flores de *B. suaveolens*. Aumento de 400X.

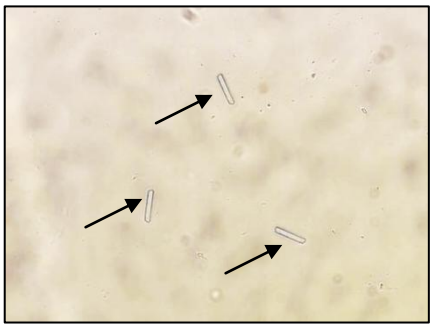

Figura 6 – Esporos de *Fusarium* sp. (seta) encontrados no intestino de larvas de *Drosophila* sp. emergidas de flores de *B. suaveolens*. Aumento: 400X.

Neste trabalho, foram identificados apenas os fungos filamentosos, pois para a identificação de leveduras são necessárias técnicas bioquímicas e moleculares mais refinadas.

3.4 Distribuição geográfica das espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e subgênero *Phloridosa* na região Neotropical

As espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e do subgênero *Phloridosa* apresentam ampla distribuição na região Neotropical. Os trabalhos realizados que avaliam a ocorrência de espécies do grupo *bromeliae* identificaram a presença dessas espécies nos seguintes países: Brasil, México, El Salvador, Honduras, Nicarágua, Colômbia, Equador, Costa Rica, Porto Rico, Panamá, Bolívia, além de

países caribenhos (Figura 7). As espécies do grupo *flavopilosa* estão distribuídas no Brasil, Colômbia, Equador, Panamá, El Salvador, México, Argentina, Bolívia, Peru, Uruguai, Chile, além de países caribenhos (Figura 8). O subgênero *Phloridosa* encontra-se no Brasil, México, Porto Rico, Costa Rica, Colômbia, Equador, Argentina, Uruguai, Peru, Chile, além de países caribenhos (Figura 9). De uma forma geral, as espécies destes três grupos de espécies antofílicas apresentam sobreposição da sua distribuição. Isto é um indicativo de que pode haver competição pelo uso de recurso entre as espécies de utilizam as mesmas espécies vegetais.

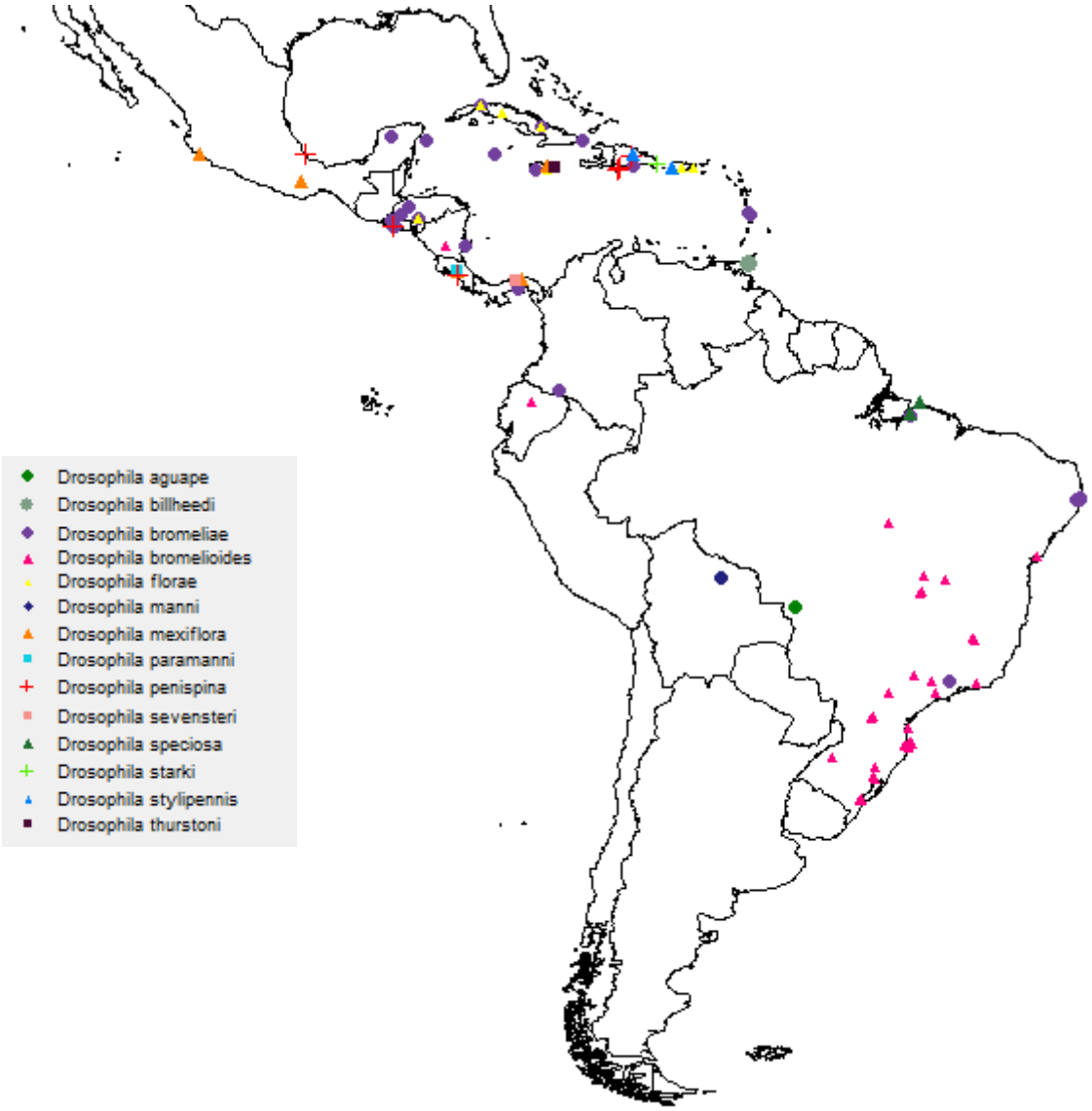

Figura 7 – Mapa de distribuição geográfica das espécies do grupo *bromeliae*, baseado nas coordenadas disponíveis na base de dados do TaxoDros (BÄCHLI, 2017; SCHMITZ, 2010).

Figura 8 – Mapa de distribuição geográfica das espécies do grupo *flavopilosa*, baseado nas coordenadas disponíveis na base de dados do TaxoDros (BÄCHLI, 2017).

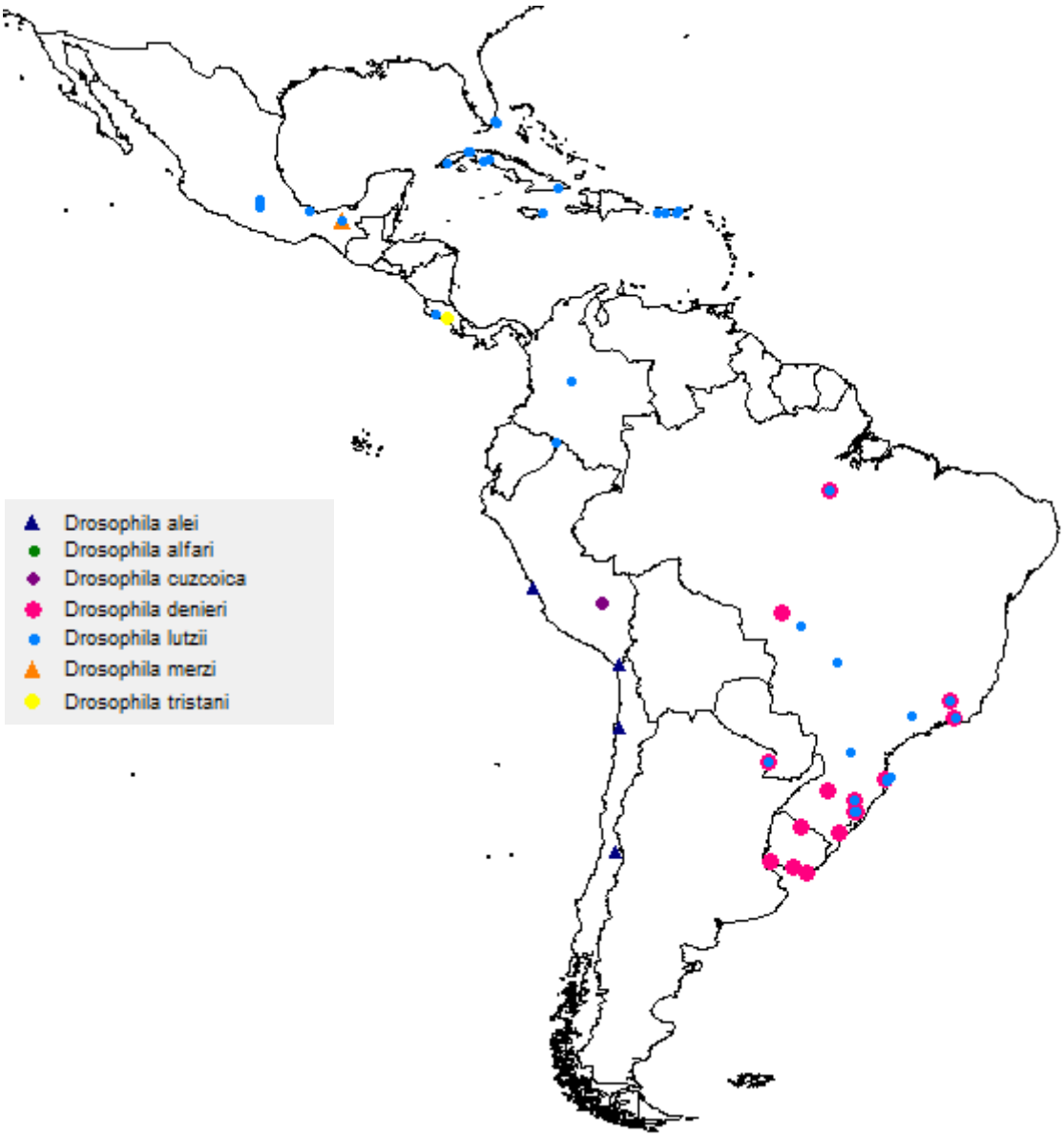

Figura 9 – Mapa de distribuição geográfica das espécies do subgênero *Phloridosa*, baseado nas coordenadas disponíveis na base de dados do TaxoDros (BÄCHLI, 2017; SCHMITZ, 2010).

A grande concentração de espécies em poucas localidades pode ser atribuída ao fato de baixa amostragem, representado pelo baixo número de pesquisas de amostragem de drosofilídeos antofílicos. Outro fator responsável por essa baixa amostragem, pode ser o recorrente uso de iscas atrativas, como a de banana, nos trabalhos de levantamento de espécies. Iscas atrativas não são eficientes na captura de espécies antofílicas (CHAVES; TIDON, 2008). Schmitz (2010) realizou coletas de 125 espécies de flores de 47 famílias. Este autor encontrou 28 espécies de Drosophilidae em 56 espécies de flores de 18 famílias. Entre essas espécies, foram encontradas espécies que utilizam flores como recurso secundário, espécies que

possuem preferência por flores, além das espécies de ciclo de vida dependente de flores. Entre estas últimas, Schmitz (2010) identificou seis espécies novas do grupo *bromeliae*, que por ainda não estarem descritas, não foram incluídas nos mapas de distribuição acima. Isto corrobora a ideia de que trabalhos mais focados em coletas de flores em antese e identificação de drosófilas encontradas eclodindo dessas flores, provavelmente aumentará o número de novas espécies. Além disso, expandir as metodologias de amostragem, incluindo coleta de flores, aumentará as localidades de registro dessas espécies de *Drosophila*.

3.5 Regiões biogeográficas dos estudos analisados nesta revisão

O levantamento bibliográfico resultou em 91 publicações (Apêndice A) sobre drosofilídeos restritos a flores encontrados na região Neotropical. A Figura 10 apresenta o gráfico da frequência das publicações por anos (agrupados em duas décadas, iniciando em 1916, ano da primeira publicação), sendo o período do ano 1990 a 2009 com mais estudos.

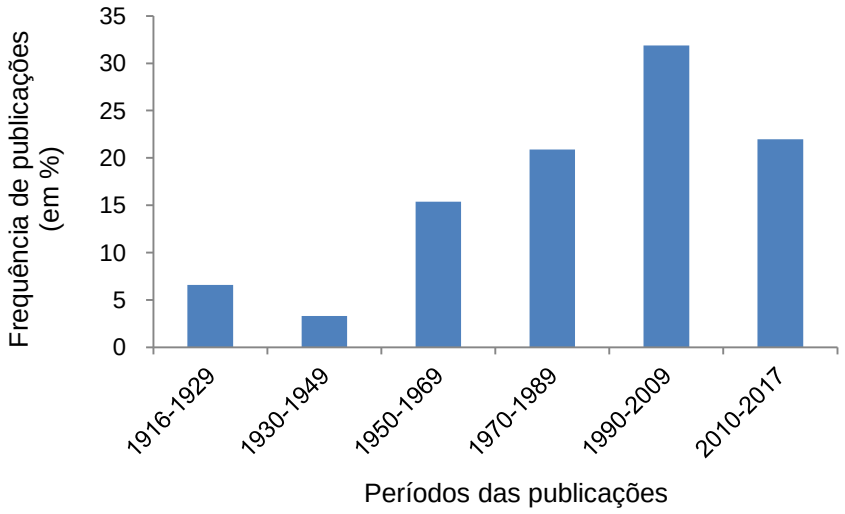

Figura 10 – Frequência de trabalhos encontrados sobre drosofilídeos restritos a flores, com buscas realizadas até o mês de junho de 2017, agrupadas a cada duas décadas, iniciando em 1916, ano da primeira publicação.

Após a análise das publicações realizadas na região Neotropical sobre drosofilídeos relacionados a flores, percebe-se que não são apenas publicações de pesquisadores alocados na própria região Neotropical. Existem pelo menos 10 trabalhos de grupos de pesquisa situados nas regiões Paleártica e Neártica que

foram realizados na região Neotropical (Figura 11). Este achado pode ser devido a dois fatores: (i) a grande diversidade biológica encontrada na região Neotropical, atraindo pesquisadores de outras regiões; e/ou (ii) a intensa colaboração entre grupos de pesquisa com coautores situados na região Neotropical.

Tabela 2 – Total de publicações sobre drosofilídeos antofílicos separados pela região biogeográfica do grupo de pesquisa que realizou o estudo, com buscas realizadas até o mês de junho de 2017.

Região biogeográfica do grupo de pesquisa	Número de publicações
Neotropical	89
Neártica	10
Paleártica	1

Como já foi informado anteriormente, a grande biodiversidade na região Neotropical provavelmente deve-se ao fato desta região estar disposta em baixas latitudes. Várias pesquisas apontam para a existência de um padrão biogeográfico de Gradiente de Diversidade Latitudinal (LDG). De acordo com esse padrão, a diversidade biológica está relacionada de forma inversamente proporcional à latitude (HILLEBRAND, 2004). Outras causas para a alta diversidade nas regiões tropicais, mas principalmente da região Neotropical, podem ser atribuídas à grande diversificação biológica ocorrida no Terciário. No Continente Americano, esta diversificação pode ser uma consequência de alterações geológicas que ocorreram naquele período, como a formação do Istmo do Panamá e a elevação da Cordilheira dos Andes (RULL, 2011).

Apesar das grandes diversificações biológicas no Terciário, as principais radiações de insetos antofílicos ocorreram no Cretáceo Inferior ao Cretáceo Superior. A exemplo das famílias Apidae e Vespidae, como insetos polinizadores, onde a diversificação destes é consistente cronologicamente com a aparência das flores e comprovada pela presença de pólen nos fósseis de insetos (GRIMALDI, 1999).

4 Considerações finais

Até a presente data existem 91 artigos publicados acerca de espécies dos grupos *bromeliae*, *flavopilosa* e do subgênero *Phloridosa*, e uma tese de grande impacto acerca desse mesmo tema. A primeira publicação ocorreu em 1916, com a publicação de Sturtevant (1916), e a última em 2017, com a publicação de De Ré et al. (2017). Do total de 91 artigos publicados, 89% dos trabalhos foram realizados por grupos de pesquisa localizados em países da região Neotropical, quase 10% em grupos de pesquisa localizados na região Neártica, e 1% localizados na região Paleártica. Estes resultados mostram que ainda há muitas informações a serem descobertas sobre estes drosofilídeos, sendo que muitas localidades carecem de amostragem, não possuindo nenhum registro destes grupos.

O teste de identificação de fungos consumidos por larvas de espécies com ecologia restrita a flores demonstrou que as larvas alimentam-se dos fungos presentes nas flores. Não foram encontrados grãos de pólen nos intestinos das larvas observadas. Além disso, esta análise da dieta de larvas gerou perspectivas para descobrir outras potenciais fontes de alimentação, como leveduras.

Referências

ASHBURNER, M. Entomophagous and other bizarre Drosophilidae. In: Ashburner M, Carson H. L. and Thompson Jr. J. N. (eds) **The Genetics and Biology of *Drosophila***: 3a. Academic Press, London, 1981. p 395-429, 1981.

ATKINSON, W.; SHORROCKS, B. Breeding site specificity in the domestic species of *Drosophila*. **Oecologia**, v. 29, n. 3, p. 223-232, 1977.

BÄCHLI, G. TaxoDros: The database on taxonomy of Drosophilidae. Disponível em: <http://www.taxodros.uzh.ch/>. Acesso em: 09 mai. 2017.

BRNCIC, D. Ecological and cytogenetic studies of *Drosophila flavopilosa*, a neotropical species living in *Cestrum* flowers. **Evolution**, p. 16-29, 1966.

BRNCIC, D. A note on the *flavopilosa* group of species of *Drosophila* in Rio Grande do Sul, Brazil, with the description of two new species (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v.38, n. 3, 1978.

BRNCIC, D. Ecology of flower-breeding *Drosophila*. **Genetics and biology of *Drosophila***, London, v. 3b, p. 333–382, 1983.

CARSON, H. L. The Ecology of *Drosophila* Breeding sites. Harold L. Lyon Arboretum Lecture two. **University Of Hawaii**, Honolulu, p. 1–32, 1971.

CARSON, H. L. Danko Brncic and the flower flies. **Revista Chilena de Historia Natural**, v. 74, p. 33-40, 2001.

CHAVES, N. B.; TIDON, R. Biogeographical aspects of drosophilids (Diptera, Drosophilidae) of the Brazilian savanna. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 3, p. 340-348, 2008.

COOPER, D. M. et al. Studies on the ecology of *Drosophila* in the Yosemite region of California IV. Differential attraction of species of *Drosophila* to different species of yeasts. **Ecology**, v. 37, p. 544-550, 1956.

COOPER, D. M. Food preferences of larval and adult *Drosophila*. **Evolution**, v. 14, n. 1, p. 41-55, 1960.

DAVID, J. R. et al. Scratching for food an original feeding behavior in an African flower breeding *Drosophila*. **Fly**, United States, v. 5, n. 4, p. 285–290, 2011.

DE RÉ, F. C. et al. Inferring the phylogenetic position of the *Drosophila flavopilosa* group: Incongruence within and between mitochondrial and nuclear multilocus datasets. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 55, n. 3, p. 208-221, 2017.

FIGUERO, M. L. et al. Four new species of the *Drosophila onychophora* species group (Diptera, Drosophilidae) in the Parque Arqueológico Rumipamba, Pichincha, Ecuador. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 102, n. 2, p. 212-220, 2012.

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

GRIMALDI, D. The Co-Radiations of Pollinating Insects and Angiosperms in the Cretaceous. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, 1999. Vol. 86, No. 2 p. 373-406.

GRIMALDI, D. et al. Strange little flies in the big city: exotic flower-breeding Drosophilidae (Diptera) in Urban Los Angeles. **PloS one**, v. 10, n. 4, p. e0122575, 2015.

GRIMALDI, D. A Revision of the *Drosophila bromeliae* Species Group (Diptera: Drosophilidae): Central American, Caribbean, and Andean Species. **American Museum Novitates**, n. 3859, p. 1-55, 2016.

GOTTSCHALK, M. S.; HOFMANN, P. R. P.; VALENTE, V. L. S. Diptera, Drosophilidae: historical occurrence in Brazil. **Check List**, Rio Grande do Sul, v. 4, n. 4, p. 485–518, 2008.

HEED, W. B.; CARSON, H. L.; CARSON, M. S. A list of flowers utilized by drosophilids in the Bogota region of Colombia. ***Drosophila* Information Service**, v. 34, p. 84-85, 1960.

HILLEBRAND, Helmut. On the generality of the latitudinal diversity gradient. **The American Naturalist**, v. 163, n. 2, p. 192-211, 2004.

LACHAISE, D.; TSACAS, L. Breeding-sites in tropical African Drosophilids. **Genetics and biology of Drosophila**, London, v. 3, p. 221-324, 1983.

LINDSAY, S. L. Food preferences of *Drosophila* larvae. **The American Naturalist**, v. 92, n. 866, p. 279-285, 1958.

MIZUGUCHI, Y. Preferência por substratos na ovoposição de *Drosophila* da caatinga. **Revista brasileira de biologia**, São Paulo, v. 38, n. 4, 1978.

NICOLSON, S. W. Pollen feeding in the eucalypt nectar fly, *Drosophila flavohirta*. **Physiological Entomology**, v. 19, n. 1, p. 58-60, 1994.

OLSON, D. M. et al. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience**, v. 51, n. 11, p. 933-938, 2001.

PAVAN, C.; DA CUNHA, A. B. **Espécies brasileiras de *Drosophila***. Departamento du Biologia Geral, 1947.

PIPKIN, S. B. A New Flower-Feeding Species Of *Drosophila*-Diptera-Drosophilidae. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 68, n. 1, p. 4-&, 1966.

PIPKIN, S. B.; RODRIGUEZ, R. L.; LEON, J. Plant host specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). **The American Naturalist**, v. 100, n. 911, p. 135-156, 1966.

ROBE, L. J. et al. Molecular phylogeny of the subgenus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) with an emphasis on Neotropical species and groups: a nuclear versus mitochondrial gene approach. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 36, n. 3, p. 623-640, 2005.

ROBE, L. J.; LORETO, E. L. S; VALENTE, V. L. S. Radiation of the, *Drosophila* subgenus (Drosophilidae, Diptera) in the Neotropics. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 48, n. 4, p. 310-321, 2010.

ROBE, L. J. et al. Molecular phylogeny of the subgenus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) with an emphasis on Neotropical species and groups: a nuclear versus mitochondrial gene approach. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 36, n. 3, p. 623-640, 2005.

ROBE, L. J.; LORETO, E. L. S; VALENTE, V. L. S. Radiation of the *Drosophila* subgenus (Drosophilidae, Diptera) in the Neotropics. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 48, n. 4, p. 310-321, 2010.

ROBE, L. J. et al. The *Drosophila flavopilosa* species group (Diptera, Drosophilidae) An array of exciting questions. **Fly**, v. 7, n. 2, p. 59-69, 2013.

RULL, V. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. **Trends in ecology & evolution**, v. 26, n. 10, p. 508-513, 2011.

SANTOS, R. C. O.; VILELA, C. R. Breeding sites of Neotropical Drosophilidae (Diptera): IV. living and fallen flowers of *Sessea brasiliensis* and *Cestrum* spp.(Solanaceae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 49, n. 4, p. 544-551, 2005.

SILVA, A. A. R.; MARTINS, M. B. A new anthophilic species of *Drosophila* Fallén belonging to the *bromeliae* group of species (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 3, p. 435-437, 2004.

SCHMITZ, H. J.; HOFMANN, P. R. P. First record of subgenus *Phloridosa* of *Drosophila* in southern Brazil, with notes on breeding sites. ***Drosophila* Information Service**, Oklahoma, v. 88, n. 4, p. 97-101, 2005.

SCHMITZ, H. J. **Genética, Ecologia e Evolução de drosofilídeos (Insecta , Diptera) associados a flores**. 2010. 190 f. Tese (Doutorado em Ciências) Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010.

STURTEVANT, A. H. The North American species of *Drosophila*. **Carnegie Institution of Washington**, Washington, v. 301, p. 1-151, 1921.

TRIBE, G. D. *Drosophila flavohirta* Malloch (Diptera: Drosophilidae) in *Eucalyptus* flowers: occurrence and parasites in eastern Australia and potential for biological control on *Eucalyptus grandis* in South Africa. **Austral Entomology**, v. 30, n. 4, p.

257-262, 1991.

THROCKMORTON, L. H. The phylogeny, ecology, and geography of *Drosophila*. **Handbook of genetics**, v. 3, p. 421-469, 1975.

VILELA, C. R. Revision of the *Drosophila repleta* species group (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 27, n. 1**,** p. 1-112, 1983.

VELA, D.; RAFAEL, V. Dos nuevas especies del grupe *flavopilosa*, genero *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en el Bosque Pasochoa, Provincia de Pichincha. **Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas**, v. 26, p. 7-13, 2004.

Apêndices

Apêndice A – Referências bibliográficas utilizadas na revisão de literatura

Autores	Ano	Título	Local de publ.	Vol/Pág
ACURIO, A.; RAFAEL, V.	2009	Diversity and geographical distribution of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) in Ecuador.	***Drosophila* Information Service**	v. 92 p. 20-25
BIZZO, L.; GOTTSCHALK, M.S.; DE TONI, D.C.; HOFMANN, P.R.P	2010	Seasonal dynamics of a drosophilid (Diptera) assemblage and its potential as bioindicator in open environments.	**Iheringia, Série Zoologia**	v. 100 p. 185-191
BLANCHARD, E.E.	1938	Descripciones y anotaciones de dipteros argentinos.	**Anales de la Sociedad Científica Argentina**	v. 126 p. 345-386
BLAUTH, M.L.; GOTTSCHALK, M.S.	2007	A novel record of Drosophilidae in the Cerrado biome of the Mato Grosso, west-central Brazil.	**Drosophila Information Service**	v. 90 p. 90-96
BRNCIC, D.	1962	New Chilean Species of the Genus *Drosophila*	**Biológica (Santiago)**	v. 33, p. 3-6
BRNCIC, D.	1968	The effects of temperature on chromosomal polymorphism of *Drosophila flavopilosa* larvae	**Genetics**	v. 59, n. 3, p. 427
BRNCIC, D.	1966	Ecological and Cytogenetic Studies of *Drosophila flavopilosa*, a Neotropical Species Living in *Cestrum* Flowers	**Evolution**	v. 20, n. 1, p. 16-29
BRNCIC, D.	1983	Ecology of flower-breeding *Drosophila*	**The Genetics And Biology of *Drosophila***	v. 3d p. 333-382
BRNCIC, D.	1970	Studies on the Evolutionary Biology of Chilean Species of *Drosophila*.	**In: Hecht, M.K. and Steere, W.C. (eds), Essays in Evolution and Genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky**	pp. 401-436.
BRNCIC, D.	1987	A review of the genus *Drosophila* Fallen (Diptera: Drosophilidae) in Chile with the description of *Drosophila atacamensis* sp. nov.	**Revista Chilena de Entomología**	v. 15. pag 37-60
BRNCIC, D.	1972	Seasonal fluctuations of the inversion polymorphism in *Drosophila flavopilosa* and the relationships with certain ecological factors.	**Univ. Texas Publs**	v. 7213 p. 103-116
BRNCIC, D.	1976	Geographic variation of the chromosomal polymorphism in *Drosophila flavopilosa*.	**Canadian Journal of Genetics and Cytology**	v. 18 p. 111-118
BRNCIC, D.	1978	A note on the *flavopilosa* group of species of *Drosophila* in Rio Grande do Sul, Brazil, with description of two new species (Diptera, Drosophilidae)	**Revista Brasileira de Biologia**	v. 38(3) p. 647-651

BRNCIC, D.; BUDNIK, M.	1982	Evidencias de competicion en especies monofagas y polifagas del genero *Drosophila*.	**Archivos De Biologia Y Medicina Experimentales**	v. 15 p.481-490.
BRNCIC, D.; MARTINEZ, H.	1990	Lista de ejemplares de Drosophilidae depositados en el Museo Nacional de Historia Natural.	**Noticiario Mensual-Museo Nacional de Historia Natural**	v. 317 p. 1-7
BRNCIC, D.; NAPP, M.	1980	Allozyme and inversion polymorphisms in Chilean natural populations of *Drosophila flavopilosa*.	**Revista brasileira de Genética**	v. 3. p. 21-29
CARSON, H. L.	2001	Danko Brncic and the flower-flies	**Revista Chilena de Historia Natural**	v. 74, p. 33-40
CARSON, H. L.	1971	The ecology of *Drosophila* breeding sites	**University of Hawaii Foundation Lyon Arboretum Fund.**	
CAVASINI, R.; BUSCHINI, M.L.T.; MACHADO, L.P.B.; MATEUS, R.P.	2014	Comparison of Drosophilidae (Diptera) assemblages from two highland *Araucaria* Forest fragments, with and without environmental conservation policies.	**Brazilian Journal of Biology**	v. 74 p.761-768
CHASSAGNARD, M. T.; TSACAS, L.	1992	*Drosophila (Phloridosa) lutzii* Sturtevant (Diptera: Drosophilidae), especie antofila de Mexico	**Folha Entomológica Mexicana**	v. 85 p. 95-105
CHAVES, N.B.; TIDON, R.	2005	Drosophilidae of the Brazilian Savanna, the forgotten ecosystem.	***Drosophila* Information Service**	v. 88 p. 25-27
CHAVES, N.B.; TIDON, R.	2008	Biogeographical aspects of drosophilids (Diptera, Drosophilidae) of the Brazilian savanna.	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 52 p. 340-348
CURRAN, C.H.	1928	Insects of Porto Rico and the Virgin Islands. Diptera or two-winged flies. In: Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands	**New York Academy of Sciences**	v. 11, part 1, 118 pp.
DE RÉ, ET AL.	2017	Inferring the phylogenetic position of the *Drosophila flavopilosa* group: Incongruence within and between mitochondrial and nuclear multilocus datasets.	**Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**	v. 55 p. 208–221.
DE TONI, D.C.; GOTTSCHALK, M.S.; CORDEIRO, J.; HOFMANN, P.P.R.; VALENTE, V.L.S.	2007	Study of the Drosophilidae (Diptera) Communities on Atlantic Forest Islands of Santa Catarina State, Brazil.	**Neotropical Entomology**	v. 36 p. 356-375
DOGE, J.S.; VALENTE, V.L.S.; HOFMANN, P.R.P.	2008	Drosophilids (Diptera) from an Atlantic Forest Area in Santa Catarina, southern Brazil.	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 52 p. 615-624
EMERICH, P.P.; VALADÃO, H.;	2012	High Abundance of Neotropical Drosophilids (Diptera: Drosophilidae) in	**Neotropical Entomology**	v. 41 p. 83-

SILVA, J.R.V.P.; TIDON, R.		Four Cultivated Areas of Central Brazil.		88
FIGUERO, M. L.; LEÓN, R.; RAFAEL, V.	2017	El género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae), asociado a flores de *Verbesina sodiroi* Hieron y *Pappobolus imbaburensis* (Hieron.) *Panero* (Asteraceae) en Pichincha, Ecuador	**Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas**	v. 35, n. 1-2, p. 83-92
FROTA-PESSOA, O.	1952	Flower-feeding Drosophilidae.	***Drosophila* Information Service**	v. 26 p. 101-102
GOÑI, B.; MARTINEZ, M.E.; VALENTE, V.L.S.; VILELA, C.R.	1998	Preliminary Data on the *Drosophila* Species (Diptera, Drosophilidae) from Uruguay.	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 42 p. 131-140
GOTTSCHALK, M. S. ET AL.	2006	On the geographical distribution of the *Drosophila* subgenus in southern Brazil (Drosophilidae Diptera). The *D. repleta* species group Sturtevant 1942.	**Tropical Zoology**	v. 19, n. 1, p. 129-139
GOTTSCHALK, M. S.; HOFMANN, P. R. P.; VALENTE, V. L. S.	2008	Diptera, Drosophilidae: historical occurrence in Brazil	**Check List**	v. 4, n. 4, p. 485-518
GOTTSCHALK, M.S., DE TONI, D.C., VALENTE, V.L.S., & HOFMANN, P.R.P.	2007	Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) Assemblages Across an Urbanization Gradient.	**Neotropical Entomology**	v. 36 p.848-862
GOWDEY, C.C.	1926	Catalogus insectorum jamaicensis.	**Department of Agriculture of Jamaica, Entomology Bulletin**	v. 4 p. 1-114
GRIMALDI, D.	2016	Revision of the *Drosophila bromeliae* Species Group (Diptera: Drosophilidae): Central American, Caribbean, and Andean Species	**American Museum Novitates**	n. 3859, p. 1-55
GRIMALDI, D.	2015	Strange Little Flies in the Big City: Exotic Flower-Breeding Drosophilidae (Diptera) in Urban Los Angeles	**PloS one**	v. 10, n. 4, p. e0122575
GRIMALDI, D. A.	1988	Relicts in the Drosophilidae (Diptera). In: Liebherr, J.K. (ed.), Zoogeography of Caribbean Insects	**Cornell University Press, Ithaca**	p. 183-213
HEED, W. B.	1971	Host Plant Specificity and Speciation in Hawaiian *Drosophila*	**Taxon**	p. 115-121
HEED, W. B.; CARSON, H. L.; CARSON, M. S.	1960	A list of flowers utilized by drosophilids in the Bogotá region of Colombia.	***Drosophila* Information Service**	v. 34, p. 84-85
HEED, W. B.; WHEELER, M. R.	1957	Thirteen new species in the genus *Drosophila* from the neotropical region.	**Univ. Texas Publ.**	v. 5721 p. 17-38

HOCHMULLER, C.J.C.; LOPES DA SILVA, M.; VALENTE, V.L.S.; SCHMITZ, H.J.	2010	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 (São Paulo)**	v. 50 p. 285-295
HOFMANN, P.R.P.; NAPP, M.	1984	Genetic environmental relationships in *Drosophila incompta*, a species of restricted ecology.	**Revista Brasileira de Genética**	v. 17 p. 21-39
HSU, T.C.	1949	The external genital apparatus of male Drosophilidae in relation to systematics.	**Univ. Texas Publs**	v. 4920 p. 80-142
JOHNSON, C.W.	1919	A revised list of the Diptera of Jamaica.	**Bulletin of the American Museum of Natural History**	v. 41 p. 421-449
KARREMANS, A. P. ET AL.	2015	Pollination of *Specklinia* by nectar-feeding *Drosophila*: the first reported case of a deceptive syndrome employing aggregation pheromones in Orchidaceae	**Annals of botany**	v. 116, n. 3, p. 437-455
LLANGARÍ, L. M.; RAFAEL, V.	2017	A New Species of *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) from the Inflorescences of *Xanthosoma sagittifolium* (Araceae)	**Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas**	v. 38, n. 1
LUDWIG, A.; VIDAL, N. M.; LORETO, E.L.S.; SEPEL, L.M.N.	2002	*Drosophila incompta* development without flowers	***Drosophila* Information Service**	v. 85, p. 40-41
MALOGOLOWKIN, C.	1951	Drosophilideos colhidos na Bahia, com descricao de uma espécie nova (Diptera).	**Revista Brasileira Entomologia**	v. 11 p.431-434
MARKOW, T. A.; GRADY, P. O.	2008	Reproductive ecology of *Drosophila*	**Functional Ecology**	v. 22, n. 5, p. 747-759
MATA, R.A.; ROQUE, F.; TIDON, R.	2008	Drosophilids (Insecta, Diptera) of the Paraná Valley: eight new records for the Cerrado biome.	**Biota Neotropica**	v. 8, n. 1, p. 55-60
METZ, C. W.	1916	Chromosome studies on the Diptera. III. Additional Types of Chromosome Groups in the Drosophilidae.	**The American Naturalist**	v. 50 p. 587-599
PAVAN, C.; DA CUNHA, A.B.	1947	Espécies brasileiras de *Drosophila*.	**Departamento Du Biologia Geral São Paulo**	v. 86 p. 20-64
PETERSEN, J.A.	1960	Studies on the ecology of the genus "*Drosophila*". I. Collections in two different life zones and seasonal variations in Rio Grande do Sul, Brazil.	**Revista Brasileira de Biologia**	v. 20 p. 3-16
PILARES, G. L.V.; VASQUEZ, E. J.A.	1977	Especies del genero *Drosophila* (Diptera) registradas para el Peru.	**Revista peruana de Entomologia**	v. 20 p. 103-106
PILARES, G.L.; SUYO, M.P.	1982	Distribution of different species of *Drosophila* from Peru (South America).	***Drosophila* Information Service**	v. 58 p.122-124

PIPKIN, S. B.	1965	The Influence of Adult and Larval Food Habits on Population Size of Neotropical Ground-Feeding	**The American Midland Naturalist**	v. 74 p. 1-27
PIPKIN, S. B.	1966	A new flower-feeding species of *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae)	**Proceedings of the Entomological Society of Washington**	v. 68, n. 1, p. 4-&
PIPKIN, S. B.	1966	Plants host specificity among flower-feeding neotropical *Drosophila*	**The American Naturalist**	v. 100, No. 911 pp. 135-156
POPPE, J.L.; SCHMITZ, H.J.; GRIMALDI, D.; DA SILVA VALENTE, V.L.	2014	High diversity of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in the Pampas Biome of South America, with descriptions of new *Rhinoleucophenga* species.	**Zootaxa**	v. 3779 p. 215-245
ROBE, L. J.; DE RÉ, F. C.; LUDWIG, A.; LORETO, E. L. S	2013	The *Drosophila flavopilosa* species group (Diptera, Drosophilidae)	**Fly**	v. 7, n. 2, p. 59-69
ROBE, L. J.; LORETO, E. L. S, VALENTE, V. L. S.	2010	Radiation of the *Drosophila* subgenus (Drosophilidae, Diptera) in the Neotropics	**Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**	v. 48 p. 310-321
ROQUE, F.; TIDON, R.	2008	Eight new records of drosophilids (Insecta; Diptera) in the Brazilian savanna.	***Drosophila* Information Service**	v. 91 p. 94-98
ROQUE, F.; TIDON. R.	2013	Five New Records od Drosophilids (Diptera) in a Riparian Forest in the Brazilian Savanna, an Endangered Neotropical Biome.	**Annals of the Entomological Society of America**	v. 106 p. 117-121
ROQUE, F.; DA MATA, R.A.; TIDON, R.	2013	Temporal and vertical drosophilid (Insecta: Diptera) assemblage fluctuations in a neotropical gallery forest.	**Biodiversity Conservation**	v. 22 p. 657-672
ROQUE, F.; MENCARINI, L.; TIDON, R.	2015	Revised list of drosophilid species recorded in the Brazilian Savanna.	***Drosophila* Information Service**	v. 98 p. 70-74
SAKAI, S.	2002	*Aristolochia* spp. (Aristolochiaceae) pollinated by flies breeding on decomposing flowers in Panama	**American Journal of Botany**	v. 89, n. 3, p. 527-534
SANTOS, R. C. O.; VILELA, C. R.	2005	Breeding sites of Neotropical Drosophilidae (Diptera) IV. Living and fallen flowers of *Sessea brasiliensis* and *Cestrum* spp. (Solanaceae)	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 49, n. 4, p. 544-551
SANTOS, R .C. O.; VILELA, C. R.	1995	Substratos naturais de criação de espécies de *Drosophila* do grupo flavopilosa (Diptera, Drosophilidae).	**Revista brasileira de Genética**	v. 18 p. 301
DA SILVA, A. A. R.; MARTINS, M. B.	2004	. A new anthophilic species of Drosophila Fallén belonging to the bromeliae group of species (Diptera, Drosophilidae).	**Revista Brasileira de Zoologia**	v. 21, n. 3, p. 435-437
SCHMITZ, H. J.	2010	Genética , Ecologia e Evolução de	**Universidade Federal do Rio**	

		drosofilídeos (Insecta, Diptera) associados a flores (Tese de Doutorado)	**Grande do Sul**	
SCHMITZ, H.J.; HOFMANN, P.R.P.	2005	First record of subgenus *Phloridosa* in southern Brazil, with notes on breeding sites.	***Drosophila* Information Service**	v. 88 p. 97-101
SCHMITZ, H.J.; VALENTE, V.L.S.; HOFMANN, P.R.P.	2007	Taxonomic Survey of Drosophilidae) Diptera) from Mangrove Forests of Santa Catarina Island, Southern Brazil.	**Neotropical Entomology**	v. 36 p. 53-64
SEPEL, L.M.N.; GOLOMBIESKI, R.M.; NAPP, M.; LORETO, E.L.S.	2000	Seasonal fluctuations of *D. cestri* and *D. incompta*, two species of the *flavopilosa* group.	***Drosophila* Information Service**	v. 83 p.122-126
SILVA, A. A. R.; MARTINS, M. B.	2004	A new anthophilic species of *Drosophila* Fallén belonging to the *bromeliae* group of species (Diptera, Drosophilidae)	**Revista Brasileira de Zoologia**	v. 21, n. 3, p. 435-437
STURTEVANT, A.H.	1916	Notes on North American Drosophilidae with descriptions of twenty-three new species.	**Annals of the Entomological Society of America**	v. 9 p. 323-343
STURTEVANT, A.H.	1921	The North American Species of *Drosophila*.	**Carnegie institution of Washington**	v. 301 p. 1-150
TIDON, R.; DE ALMEIDA, J.M.	2016	Family Drosophilidae.	**Zootaxa**	v. 4122, n. 1, p. 719-751
TIDON, R.; SENE, F.M.	1999	*Drosophila*	**Biodiversidade do estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX**	v. 5, p. 245-261
TOWNSEND, J.I.; WHEELER, M.R.	1955	Notes on Puerto Rican Drosophilidae, Including Descriptions of Two New Species of *Drosophila*.	**The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico**	v. 39 p. 57-64
VAL, F.C.	1982	The male genitalia of some Neotropical *Drosophila*: Notes and illustrations.	**Papéis avulsos de Zoologia**	v. 34 p. 309-347
VAL, F.C.; MARQUES, M.D.	1996	Drosophilidae (Diptera) from the Pantanal of Mato Grosso (Brazil), with the description of a new species belonging to the *bromeliae* group of the genus *Drosophila*.	**Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)**	v. 39 p. 223-230
VAZ, S. C. ET AL.	2014	Developmental Sites of Neotropical Drosophilidae (Diptera): V. Inflorescences of *Calathea cylindrica* and *Calathea monophylla* (Zingiberales: Marantaceae)	**Annals of the Entomological Society of America**	v. 107, n. 3, p. 607-620
VELA, D.; RAFAEL, V.	2004	Dos nuevas especies del grupe *flavopilosa*, genero *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en el Bosque Pasochoa, Provincia de Pichincha.	**Revista ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biologicas**	v. 26 p.7-13

VELA, D.; RAFAEL, V.	2005	Catorce nuevas especies del genero *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en el Bosque humedo montano del v.can Pasochoa, Pichincha, Ecuador.	**Revista ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biologicas**	v. 27 p. 27-41
VILELA, C.R.	1984	Notes on the holotypes of four Neotropical species of the genus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) described by A.H. Sturtevant.	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 28 p. 245-256
VILELA, C.R.	1986	The type-series of *Drosophila denieri* Blanchard (Diptera, Drosophilidae).	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 30 p. 223-226
VILELA, C.R.; MORI, L.	1999	The genus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) in the Serra do Cipo: further notes.	**Revista Brasileira de Entomologia**	v. 43 p. 319-128
WHEELER, M. R.	1962	*Drosophila melina*, nom. nov. (Diptera: Drosophilidae).	**Proceedings of the Entomological Society of Washington**	v. 64 p.246
WHEELER, M. R.; TAKADA, H.; BRNCIC, D.	1962	The *flavopilosa* species group of *Drosophila*	**Univ. Texas Publs**	v. 6205 p.395-413
WINDER, J. A.	1978	*Cocoa* Flower Diptera; Their Identity, Pollinating Activity and Breeding Sites	**Pans**	v. 24, n. 1, p. 5-18
WOLCOTT, G.N.	1951	The insects of Puerto Rico. Diptera.	**The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico**	v. 232 p.417-532