



Universidade de Brasília

HENRIQUE VALADÃO DE OLIVEIRA

**Associação entre drosofilídeos (Insecta: Diptera) e frutos
como sítios de criação larval**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia, Instituto de Biologia da
Universidade de Brasília, como requisito parcial à
obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Rosana Tidon

Brasília

2013



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Tese de Doutorado

HENRIQUE VALADÃO DE OLIVEIRA

Título:

“Associação entre drosofilídeos (Insecta: Diptera) e frutos como sítios de criação larval”.

Banca Examinadora:

Prof. Dra. Rosana Tidon
Presidente / Orientadora
GEM/UnB

Prof. Dr. Louis Bernard Klaczko
Membro Titular
UNICAMP

Prof. Dr. Raul Alberto Laumann
Membro Titular
Embrapa

Prof. Dr. José Roberto Pujol Luz
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. John Du Vall Hay
Membro Titular
ECL/UnB

Prof. Dra. Carolyn Elinore Barnes Proença
Suplente
BOT/UnB

Brasília, 27 de agosto de 2013.

Time flies like an arrow

Fruit flies like a banana

Dedico esta tese à minha família, pois sem um forte alicerce nenhuma estrutura se mantém. Rafa, Carlos, Delma e queridos irmãos, este trabalho é por vocês.

Este trabalho foi financiado pelo CNPq, CAPES. Parte do desenvolvimento desta tese foi realizada em parceria com o laboratório Inouye-Underwood no departamento de Ecologia e Evolução da *Florida State University* – Tallahassee, Flórida, EUA – sob a tutela do Dr. Brian Inouye.

Este trabalho foi possível através da ajuda de várias pessoas, ligadas diretamente ou não a este projeto e ao meio científico.

- À Profa. Rosana Tidon, pela grande orientação, não apenas nos últimos quatro anos, mas por todo trabalho desenvolvido nos últimos oito anos. Mestre, educadora, conselheira e amiga, sempre soube dizer o que era necessário para me manter confiante e me fazer seguir em frente. Você sempre teve a palavra certa para cada momento. Que nossa parceria ainda gere diversos frutos, não iguais aos frutos coletados por mim nos últimos anos (caídos e bem podres), mas vistosos e cheios de vida. Meu eterno muito obrigado!
- À Rafaela, por tanto! Muito obrigado por ler e criticar meu trabalho, por me ajudar com o trabalho de campo, por discutir ideias e me ajudar a enxergar tantas coisas. Mas muito obrigado pelo companheirismo nessa longa jornada, sempre estando ao meu lado e me apoiando nos momentos mais difíceis, tornado esses últimos anos tão agradáveis. Te amo, minha princesa.
- Aos meus pais, Carlos e Delma, por sempre me ensinarem que o caminho correto nem sempre é o mais curto e o mais fácil, mas é sempre o mais recompensador. Aos meus “irmãos”, por sempre estarem perto independente da situação. Família, sem o apoio emocional de vocês tudo seria bem mais triste e amargo. Amo vocês.
- Ao pessoal do Laboratório de Biologia Evolutiva, que têm sido uma equipe formidável! Este trabalho é de todos deste grupo.
 - Pedro Henrique (PH), sem você este trabalho não teria acontecido. Coletas intensas, pesar quilos de *Emmotum nitens* com nariz tampado, ser assustado por mim quatro vezes por dia em cada coleta e ter que continuar a coletar após ter visto uma onça, e tudo isso com um grande humor. Você foi 10! Não poderia ter tido melhor ajudante neste trabalho.

- Jonas, um novo amigo e irmão. Muito obrigado por ler, discutir, trocar ideias, criticar, propor parcerias, jogar futebol, ouvir papo furado em botecos e tantas outras coisas que fizemos nos últimos quatro anos e meio. Muito obrigado e que essa amizade perdure sempre!
- Francisco, companheiro de trabalho e amigo a tanto tempo. Muito obrigado por tudo que me ensinou, tanto dentro quanto fora do ambiente de trabalho. Me sinto muito grato por ter um amigo com tantas qualidades e que nossa amizade continue! Conte sempre comigo!
- Sabrina, uma nova amiga! Muito obrigado pelas discussões, conselhos e pela amizade e por tudo mais. Muito obrigado!
- Renata, muito obrigado por estar sempre presente e sempre disposta a discutir todos os tipos de dados. Agradeço especialmente pela grande assistência no desenvolvimento dessa tese. Sua contribuição foi de fundamental importância! Muito obrigado.
- A todos que também estiveram envolvidos: à Nilda, por sempre estar envolvida com nossos trabalhos, ao vários Pedros, Stefânia, Brito, Jéssica, Jaqueline, Johnatan, Natacha, e a tantos outros que me ajudaram. Obrigado por tornar nosso ambiente de trabalho tão especial.
- Aos vários amigos que me ajudaram, seja com discussões científicas ou apenas momentos de descontração. Cecília, Karla, Danilo, Maria Cristina, Arcanjo, Helena e a todo pessoal do futebol da pós da ecologia, meu muito obrigado.
- Ao Dr. Brian Inouye, pela valiosa oportunidade de aprender tanto sobre ciência, ecologia e especialmente sobre o modelo de coexistência por agregação. Muito obrigado pela oportunidade que você me proporcionou.

- A tantas outras pessoas nas FSU, ligadas ou não ao laboratório do Dr. Inouye. Em especial, agradeço à Dra. Nora Underwood, Megan, David, Amanda, Heather, Andreas, Joshua, Althea, Nick, Matt, Zach, Carly/Will, Abigail, Travis, Elise, Yasar, e a tantos outros.
- A todos os professores da Ecologia e Zoologia, pelos grandes ensinamentos que contribuíram para a minha formação.
- À Carolyn Proença e ao Marcelo Kuhlmann pela valiosa ajuda na identificação de diversas espécies vegetais.
- À Universidade de Brasília (UnB), pelo apoio logístico.
- À Reserva Ecológica do IBGE, ao Jardim Botânico de Brasília, ao Parque Nacional de Brasília e à Estação Ecológica de Águas Emendadas, pela permissão para coleta de dados.
- Ao CNPq, CAPES, FAP-PRONEX, pelas bolsas, aqui e durante o estágio sanduíche, e pelo apoio financeiro, devido aos quais pude me dedicar exclusivamente ao projeto.

Sumário

Resumo.....	1
Abstract.....	3
Introdução Geral.....	5
Capítulo 1.....	12
Introdução.....	13
Material e Métodos.....	15
Resultados.....	17
Discussão.....	32
Referências.....	38
Capítulo 2.....	45
Introdução.....	46
Material e Métodos.....	49
Resultados.....	53
Discussão.....	61
Referências.....	66
Apêndice.....	72
Capítulo 3.....	75
Introdução.....	76
Material e Métodos.....	79
Resultados.....	84
Discussão.....	93
Referências.....	99
Apêndice.....	104
Considerações finais e direções futuras.....	107
Material Suplementar.....	110

Lista de figuras

Capítulo 1

- Figura 1.** Famílias de plantas em cujos frutos foram registradas larvas de drosofilídeos, na Região Neotropical. As barras representam o número de espécies da família com registros de ocorrência de drosofilídeos.23
- Figura 2.** Proporção de recursos (espécies de plantas) utilizados como sítios de criação pelos gêneros de Drosophilidae (A) e pelos grupos de espécies do gênero *Drosophila* (B) na região Neotropical. *táxon exótico.31
- Figura 3.** Relação entre o total de recursos explorados (número de espécies de plantas) por espécies de drosofilídeos e o número de referências que documentam o registro.36

Capítulo 2

- Figura 1.** Disponibilidade de frutos vazios e colonizados e abundância de drosofilídeos, em coletas mensais realizadas entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.55
- Figura 2.** Disponibilidade de frutos vazios e colonizados e riqueza de drosofilídeos, em coletas mensais realizadas entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.56
- Figura 3.** Curvas de rarefação (S_{obs} aleatorizado) entre as assembleias de frutos das mata e dos cerrados. Barras verticais representam os intervalos de confiança (95%).57
- Figura 4.** Ranque de abundância relativa de das 23 espécies de drosofilídeos coletadas em matas e cerrados do DF entre outubro de 2010 e janeiro de 2012. A abundância relativa de cada espécie é mostrada na escala \log_{10}58
- Figura 5.** Abundância relativa de espécies exóticas e neotropicais e número de fragmentos colonizados ao longo dos meses amostrados, em cerrado *sensu stricto* (A) e mata de galeria (B). *indicam variação significativa ($\alpha=0,007$ após correção de Bonferroni) na proporção de espécies exóticas entre os habitats.60
- Figura 6.** Análises de Coordenadas Principais (PCO) mostrando a relação de dissimilaridade entre as assembleias (23 espécies) encontradas em cada espécie de fruto (n=27), classificados de acordo com o ambiente onde foi coletado. ▲ = Mata de galeria, ○ = cerrado *sensu stricto*.61

Capítulo 3

Figura 1. Índice de agregação intraespecífica (J_x) em diferentes recursos. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*). cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.88

Figura 2. Relação entre o número de fragmentos disponíveis de cada espécie de recurso e o índice de agregação médio do recurso (J_r).89

Figura 3. Relação entre o peso médio dos fragmentos de cada espécie de recurso (ln transformados) e o índice de agregação médio do recurso (J_r).89

Figura 4. Índice de associação interespecífica (C_{x-x}) em diferentes recursos. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*). cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.90

Figura 5. Índice de estabilidade da coexistência entre espécies e seus competidores (T_{x-x}) em diferente espécies de recursos. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*). cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.91

Figura 6. Índice de agregação intraespecífica (J_x) nas duas fitofisionomias estudadas. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*).92

Figura 7. Índice de associação interespecífica ($C_{x,-x}$) nas diferentes fitofisionomias estudadas. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*).92

Figura 8. Índice de estabilidade da coexistência ($T_{x,-x}$) nas diferentes fitofisionomias estudadas. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*).93

Material Suplementar

Figura 1. Principais frutos coletados neste estudo. A: *Caryocar brasiliensis*, B: FrutoMata01, C: *Pouteria ramiflora*, D: *Alibertia edulis*, E: *Garcinia gardneriana* e F: *Emmotun nitens*. Fonte: Google Images (A, C, D, F) e HVO (B e E).110

Figura 2. Algumas das principais espécies de drosofilídeos registradas em frutos no Cerrado. A: *Drosophila nebulosa*; B: *Zaprionus indianus*, C: *D. willistoni*, D: *D. simulans*, E: *D. malerkotliana*, F: *D. immigrans*. Fonte: <http://www.boldsystems.org>. 110

Lista de tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Lista de espécies de plantas cujos frutos são utilizados como sítios de criação de drosofilídeos, na Região Neotropical. *Dados não publicados.18

Tabela 2. Gêneros, grupos e espécies de Drosophilidae registrados em frutos na Região Neotropical. A coluna Famílias compreende o total de famílias botânicas utilizadas pelo táxon. As autoridades das espécies podem ser consultadas em Bachli (2013).24

Capítulo 2

Tabela 1. Riqueza e abundância de frutos e drosofilídeos, nas duas estações e ambientes.....54

Tabela 2. Resultados da PERMANOVA mostrando as diferenças na estrutura das assembleias de drosofilídeos (23 espécies) entre matas e cerrados, obtidos a partir de uma matriz de similaridade de Bray-curtis entre as espécies de frutos (27 frutos).59

Capítulo 3

Tabela 1. Abundância de espécies de drosofilídeos cujas larvas se desenvolvem em frutos do Cerrado nas estações chuvosa e seca e nas fitofisionomias cerrado *sensu stricto* e mata de galerias no IBGE, JBB, PNB e ESECAE. As colunas “Hymenoptera” referem-se a duas morfoespécies de vespas parasitóides de drosofilídeos. Dados coletados entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.85

Material Suplementar

Tabela 1. Lista de espécies de plantas cujos frutos são utilizados como sítios de criação de drosofilídeos, na Região Neotropical. A coluna código é referente à Tabela 3 do Material Suplementar.111

Tabela 2. Gêneros, grupos e espécies de Drosophilidae registrados em frutos na Região Neotropical. A coluna código é referente à Tabela 3 do Material Suplementar.115

Tabela 3. Associação entre frutos (colunas) e drosofilídeos (linhas) na região Neotropical. Os códigos de frutos e drosofilídeos podem ser encontrados nas tabelas 1 e 2 respectivamente do Material Suplementar.119

Resumo

O estudo dos organismos e dos recursos por eles utilizados é essencial para o entendimento das dinâmicas populacionais no espaço e no tempo, assim como sua relação com outros organismos que utilizam os mesmos recursos. Drosofilídeos têm sido amplamente utilizados como modelos em pesquisas em genética, evolução, ecologia, dentre outros, mas sua relação com recursos de oviposição, criação e alimentação larval recebeu pouca atenção. Dessa forma, a investigação de frutos com um dos principais recursos para a criação de estágios imaturos é de suma importância para um melhor entendimento deste organismo como modelo biológico. Nesse contexto, esta tese visa ampliar o conhecimento da relação drosofilídeos-recursos. No primeiro capítulo, foram levantados e catalogados os registros de uso de frutos como sítio de criação por drosofilídeos na região Neotropical. Foram encontradas 100 espécies de drosofilídeos, além de outros 15 táxons, utilizando frutos de 178 táxons vegetais. Estas espécies de moscas corresponderam à aproximadamente 11% de todas as espécies já registradas na região Neotropical. Todas as espécies que puderam ser classificadas com relação à amplitude no uso de recursos foram classificadas como generalistas e possíveis hipóteses foram levantadas para explicar a falta de espécies especialistas. No segundo capítulo, foram investigados os drosofilídeos que se criam em frutos no Cerrado do Distrito Federal, Brasil, em diferentes habitats e estações climáticas. A comunidade variou amplamente no espaço e no tempo, sendo que matas de galeria apresentaram uma maior riqueza e menor abundância de indivíduos que o cerrado *sensu stricto*. Entretanto, a maior variação encontrada foi na dimensão temporal, com um forte afinamento populacional durante a estação seca, com apenas 0,5% da abundância encontrada na estação chuvosa. Nossos dados apontam que o principal mecanismo responsável por essa redução populacional foi a disponibilidade de recursos, tanto em termos de números de frutos disponíveis quanto de

biomassa, representada pelo peso dos frutos. No terceiro capítulo, essa mesma comunidade foi estudada com o intuito de testar se o modelo de coexistência por agregação explica a coexistência das diversas espécies encontradas. Todas as espécies de drosophilídeos se distribuíram de forma agregada em todos os frutos, independente do hábitat e quase todas atingiram o critério de coexistência estável. Novamente, a disponibilidade do recurso parece ser bastante importante, sendo que os maiores níveis de agregação foram encontrados em plantas com mais frutos e fruto de maior peso médio. A coexistência foi mais estável em matas de galeria, possivelmente devido ao menor encontro interespecífico nesse hábitat, uma vez que a agregação não variou entre as fitofisionomias.

Palavras-chave: Drosophilidae, frutos, recurso, competição, Região Neotropical, Cerrado, variação temporal, variação espacial, agregação intraespecífica, encontro heterospecífico, coexistência estável.

Abstract

The study of organisms and the resources used by them is critical to understanding population dynamics in space and time, as well as its relationship with other organisms using the same resources. Drosophilids have been widely used as biological models in genetics, evolution and ecology, among others, but its relationship with the oviposition, breeding and larval feeding resource received little attention. Thus, the investigation of fruits, one of the main breeding resources for the immature stages, is of crucial importance for a better understanding of this organism as a biological model. In this context, this thesis aims to expand the knowledge of the drosophilid-resource relationship. In the first chapter, were collected and cataloged the records of fruits used as breeding sites by drosophilids in the Neotropics. We found 100 species of Drosophilidae, and another 15 taxa, using fruits of 178 plant taxa. These fly species corresponded to approximately 11% of all species recorded in the Neotropics. All species were classified regarding the resource usage breadth and all were classified as generalists. Possible hypotheses were raised to explain the lack of specialist species. In the second chapter, we investigated drosophilids that breeds in fruits in the Cerrado of the Distrito Federal, Brazil, in different habitats and climatic seasons. The community varied widely in space and time, with gallery forests having a higher richness and a lower individual abundance than cerrado *sensu stricto*. However, the greatest variation was found in the temporal dimension, with a strong population bottleneck during the dry season, with only 0.5% of the abundance found in the rainy season. Our data indicate that the main mechanism responsible for this reduction in population was the availability of resources, both in terms of the number of fruits and biomass, represented by the weight of the fruit. In the third chapter, this same community was studied in order to test whether the aggregation model of coexistence explains the stable coexistence of the species found. All Drosophilidae species

showed an aggregated distribution in all fruit species, regardless of the habitat, and almost all reached the stable coexistence criterion. Once more, resource availability seems to be quite important, whereas the highest levels of aggregation were found in plants with more fruit available and with higher average weight. The stability of the coexistence was stronger in gallery forests, possibly due to lower interspecific encounter found in this habitat, since the aggregation did not differ among the habitats.

Keywords: Drosophilidae, fruits, resource, competition, Neotropical Region, Cerrado, temporal variation, spatial variation, intraspecific aggregation, heterospecific encounter, stable coexistence.

Introdução Geral

Dentre as diversas áreas de estudo na ecologia, o entendimento de como a biodiversidade das espécies é gerada e mantida ao longo do espaço e do tempo sempre recebeu bastante atenção. A distribuição de uma dada espécie é determinada principalmente pelo conjunto de condições que seus organismos conseguem tolerar (e.g. variação de temperatura, umidade) e dos recursos que conseguem captar (e.g. alimentação, espaço). Recursos alimentares são de grande importância para os indivíduos, pois eles são fundamentais para a aquisição de toda energia que o indivíduo precisa obter para sua sobrevivência e para gerar descendentes (Begon *et al.* 2006). Dessa forma, a distribuição de recursos ao longo da paisagem pode definir não apenas a distribuição dos organismos no ambiente, mas também pode regular os ciclos populacionais.

A aquisição dos recursos ainda pode ser amplamente influenciada pela limitação que este possa sofrer devido à presença de outros organismos, ou mesmo por indivíduos da mesma espécie que também demandem este mesmo recurso. Assim, a competição, que é a interação que surge quando diferentes indivíduos apresentam a mesma necessidade por um recurso limitante, pode ser um importante fator crucial na estruturação de algumas comunidades.

Antes de começarmos a falar de competição, é necessária uma clara definição de nicho ecológico. A definição atual foi proposta por Hutchinson (1957) e deve ser entendida como um hipervolume multidimensional, em que cada dimensão representa o intervalo de condições ou de recursos necessários para que os indivíduos da espécie consigam sobreviver e se reproduzir. Este nicho pode variar largamente de acordo com as relações mantidas com outras espécies. Na ausência de todas as outras espécies, o nicho ocupado é total e conhecido como nicho fundamental. Entretanto, a ausência de interações dificilmente é encontrada no mundo

fora dos laboratórios, e na presença de competidores e predadores o nicho de uma espécie é geralmente reduzido, sendo chamado de nicho efetivo, limitando o seu potencial no ambiente.

A competição pode ser classificada de diferentes maneiras. Primeiramente, ela pode ocorrer de duas formas distintas. A competição por interferência ocorre quando há interação direta entre os indivíduos competidores, como defesa de recursos ou eliminação de substâncias que dificultam ou impedem a presença de outros indivíduos. A competição por exploração ocorre de forma mais indireta, com a diminuição dos recursos disponíveis por consumo. Já em relação à identidade dos indivíduos competidores, ela pode ser do tipo intraespecífica, quando ocorre entre os indivíduos de uma mesma espécie, ou do tipo interespecífica, quando ocorre entre indivíduos de diferentes espécies. Por apresentarem o mesmo nicho ecológico, os indivíduos de uma mesma espécie apresentam uma alta similaridade nos requerimentos básicos para sobrevivência, crescimento e reprodução, e suas demandas pelo recurso podem torná-lo insuficiente para todos os indivíduos. Assim, a competição é altamente simétrica e pequenas diferenças individuais determinam quem adquire mais recurso. Por outro lado, na competição interespecífica quanto maiores forem as diferenças entre as espécies, maiores as possibilidades da competição ser assimétrica, com quase sempre o mesmo resultado: a espécie com menor coeficiente competitivo (α) quase sempre é “derrotada” e pode inclusive ser excluída da comunidade (Volterra 1926; Lotka 1932). De acordo com a teoria clássica de competição, o número de espécies que pode coexistir é igual ao número de recursos limitantes no ambiente. Diversas teorias já foram utilizadas para explicar a coexistência de espécies competidoras, baseadas na dissimilaridade no uso de recursos ou na heterogeneidade ambiental (Tilman & Pacala 1993; Chesson 2000).

Mesmo com várias hipóteses levantadas para explicar a coexistência de espécies competidoras, algumas comunidades ainda chamam atenção pela quantidade de espécies co-ocorrendo. Dentre essas podemos destacar as comunidades de insetos que ocorrem em

recursos efêmeros e fragmentados. Recursos são considerados efêmeros quando apresentam uma duração relativamente curta, geralmente o tempo de uma geração dos organismos que o utilizam, e são fragmentados quando disponibilizados como um recurso discreto, sendo que os indivíduos presentes em um fragmento não são capazes de utilizar outros. Como exemplo de recursos efêmeros e fragmentados, podemos citar frutos caídos, carcaças, fungos e fezes, colonizados por larvas de insetos. Shorrocks *et al.* (1979) sugeriram que a distribuição agregada dos potenciais competidores e o baixo encontro entre eles seria suficiente para explicar a coexistência estável das espécies nesses recursos. Diversos estudos testaram e confirmaram que a distribuição agregada de competidores promove a coexistência estável (Ives 1991; Sevenster & VanAlphen 1996; Heard 1998; Krijger & Sevenster 2001; Horgan 2006).

O entendimento de padrões e processos visando o teste de hipóteses para grandes comunidades são geralmente realizados baseando-se em poucos grupos taxonômicos, na expectativa de representarem todo ou, pelo menos, boa parte do sistema. Nesse contexto, poucos organismos foram tão utilizados como modelos biológicos como as moscas da família Drosophilidae. Estes insetos são bastante numerosos e especiosos, e estão amplamente distribuídos no planeta em diversos tipos de hábitat, inclusive com espécies associadas a ambientes urbanos (Powell 1997). Uma parte crítica do ciclo de vida dos drosofilídeos, durante as fases de ovo, larva e pupa, ocorre em recursos efêmeros e fragmentados e é principalmente durante a fase larval que os indivíduos estão sujeitos à competição (Grimaldi & Jaenike 1984; Inouye 1999).

O Cerrado é o segundo maior bioma da América do Sul e cobre aproximadamente 20% do território brasileiro. Este bioma é um complexo de mosaicos onde ocorrem diversas fitofisionomias, representados principalmente por áreas campestres, florestais e savânicas, sendo dominada por essa última. Em áreas savânicas, o cerrado *sensu stricto* corresponde à

paisagem mais marcante, com uma vegetação que mescla um contínuo extrato herbáceo e árvores pequenas, que apresentam uma média de sete metros de altura, troncos retorcidos e cobrem aproximadamente 40% do dossel, ou seja, o extrato arbóreo é bem espalhado na paisagem. Variações graduais dessa fitofisionomia ocorrem, de acordo com a relação entre árvores e gramíneas e podem receber nomes específicos, como por exemplo, cerrado ralo (maior dominância de gramíneas) ou cerradão (maior dominância de árvores). Formações florestais também são encontradas, principalmente acompanhando os cursos d'água (Ribeiro & Walter 1998). Dentre estas, matas de galerias e matas ciliares são de extrema importância para o bioma, porque apesar de ocuparem uma pequena área do bioma, aproximadamente 5%, abrigam menos 33% de toda flora fanerogâmica encontrada no Cerrado (Felfili *et al.* 2001). A variação temporal também é ampla ao longo do ano, apresentando uma sazonalidade bastante pronunciada em termos de pluviosidade. A estação chuvosa ocorre entre outubro a março e a estação seca ocorre entre abril e setembro (Eiten 1972).

Na primeira parte desse trabalho foi realizado um levantamento, em diversos bancos de dados, de estudos que amostraram drosofilídeos utilizando frutos como recurso de criação e alimentação larval. Como a maior parte dos estudos sobre drosofilídeos foi realizada principalmente com dados coletados de adultos, uma grande parte do nicho desses indivíduos permanece subestimada, e o conhecimento dos sítios de criação utilizados por essas moscas pode trazer diversas novas informações. Dessa forma, o Capítulo 1 tem por objetivo levantar, organizar e disponibilizar os registros de interações entre drosofilídeos e frutos em toda região Neotropical. A disponibilidade desses dados, de forma simples e acessível, poderá ajudar a entender de forma mais refinada a associação dessas moscas com o ambiente no qual elas estão inseridas. Adicionalmente, algumas análises exploratórias foram feitas para entender a relação organismo-recurso em larga escala.

No 2º Capítulo, utilizando dados inéditos de 23 espécies de drosofilídeos em 27 espécies vegetais, foi investigada a comunidade de drosofilídeos em dois habitats, cerrado *sensu stricto* e mata de galeria, e em duas estações climáticas, chuvosa e seca. As comparações dos padrões já descritos e bem estabelecidos para os adultos foram feitas para saber o quanto desses padrões são reflexo dos estágios juvenis, encontrados nos frutos. Adicionalmente, tentei entender como a disponibilidade de recursos pode influenciar a dinâmica das populações ao longo do tempo. No Cerrado, drosofilídeos apresentam um crescimento populacional extraordinário durante a estação chuvosa, mas na estação seca as populações sofrem afunilamentos extremos, quando poucos indivíduos são coletados e grande parte das espécies não é sequer amostrada.

No 3º e último capítulo, os dados do capítulo anterior foram analisados visando entender a distribuição dos indivíduos de cada espécie em cada fragmento do recurso (cada fruto individual) e determinar se a coexistência estável das espécies potencialmente competidoras pode ser alcançada mediante uma alta agregação intraespecífica e um baixo encontro interespecífico. Indo mais adiante, essas análises foram feitas entre diferentes recursos (espécies de plantas) e diferentes habitats (cerrado *sensu stricto* e matas de galeria). Como dito anteriormente, as populações estavam fortemente retraídas na estação seca e comparações entre estações não foram possíveis. Dessa forma, o objetivo do capítulo foi entender como a variação ambiental afeta a agregação e a estabilidade da coexistência destas moscas.

Referências

- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) Ecology: from individuals to ecosystems. Blackwell, Oxford. 738 pp.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics 31: 343-366.
- Eiten G (1972) Cerrado vegetation of Brazil. Botanical Review 38: 201-341.
- Felfili JM, Mendonça RC, Walter BMT, Silva Júnior MC, Fagg CW, Nóbrega MGG, Sevilha AC, Silva MA (2001) Flora fanerogâmica das matas de galeria e ciliares do Brasil central, 195-209. In Ribeiro J. F. (eds) Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria. Planaltina, 195-209.
- Grimaldi D, Jaenike J (1984) Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. Ecology 65: 1113-1120.
- Heard SB (1998) Resource patch density and larval aggregation in mushroom-breeding flies. Oikos 81: 187-195.
- Horgan FG (2006) Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru. Journal of Tropical Ecology 22: 359-370.
- Hutchinson GE (1957) Population Studies - Animal Ecology and Demography - Concluding Remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22: 415-427.
- Inouye BD (1999) Estimating competition coefficients: strong competition among three species of frugivorous flies. Oecologia 120: 588-594.
- Ives AR (1991) Aggregation and coexistence in a carrion fly community. Ecological Monographs 61: 75-94.
- Krijger CL, Sevenster JG (2001) Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. Ecology Letters 4: 106-115.
- Lotka AJ (1932) The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply Journal of the Washington Academy of Science 22: 461-469.
- Powell JR (1997) Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The *Drosophila* Model. Oxford University Press, New York. 562 pp.
- Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado, 89-152. In Sano S. M. , Almeida S. P. (eds) Cerrado: ambiente e flora. Planaltina, Embrapa, 89-152.

- Sevenster JG, VanAlphen JJM (1996) Aggregation and coexistence. 2. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65: 308-324.
- Shorrocks B, Atkinson W, Charlesworth P (1979) Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology* 48: 899-908.
- Tilman D, Pacala S (1993) Maintenance of species richness in plant communities 13-25. In Ricklefs R. E. , Schluter D. (eds) *Species diversity in ecological communities*. Chicago, University of Chicago Press, 13-25.
- Volterra V (1926) Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. (Reprinted in 1931). In Chapman R. N. (eds) *Animal Ecology*. New York, McGrawHill.

Capítulo 1

**Associações entre imaturos de drosofilídeos
(Insecta, Diptera) e frutos na Região Neotropical.**

Introdução

Algumas espécies de moscas da família Drosophilidae têm sido amplamente utilizadas como modelos biológicos, tanto no nível de espécie quanto no de comunidade. *Drosophila melanogaster* Meigen e *D. subobscura* Collin, por exemplo, são facilmente manipuladas em laboratório e foram amplamente utilizadas em estudos de genética e evolução (Powell 1997). Devido ao acúmulo de evidências de que drosofilídeos são muito sensíveis às variações ambientais, eles também têm sido utilizados como modelos ecológicos e como bioindicadores (Jaenike & Selander 1979; Nunney 1990; Parsons 1995; Sevenster & Van Alphen 1996; Mata *et al.* 2008; Mata *et al.* 2010b). Neste contexto, pesquisadores em todas as partes do mundo estudam esses insetos e armazenam informações em bancos de dados tais como o FlyBase (Marygold *et al.* 2013) e o TaxoDros (Bachli 2013).

A família Drosophilidae possui cerca de 4000 espécies distribuídas por todas as regiões biogeográficas, exceto na Antártica. Algumas delas (menos de 1%) são cosmopolitas e estão relacionadas à presença antrópica, enquanto que a maioria das espécies de drosofilídeos é restrita a uma única região biogeográfica (Bachli 2013). Em toda a região Neotropical existem 910 espécies dessa família, pertencentes a 32 gêneros, sendo *Drosophila* o mais rico (440 espécies), seguido por *Cladochaeta* (116 espécies) e *Zygothrica* (106 espécies) (Brake & Bachli 2008).

O estudo de drosofilídeos na região Neotropical começou no final do século XIX, e até 1940 as coleções eram esporádicas e conduzidas principalmente por pesquisadores europeus. A partir de 1941, no entanto, várias novas espécies foram descritas (Dobzhansky & Pavan 1943; Pavan & da Cunha 1947; Frota-Pessoa 1954) como resultado dos primeiros estudos brasileiros com ecologia de drosofilídeos (Dobzhansky & Pavan 1950; Pavan 1959). Finalmente, nos últimos 30 anos (1980-presente) estas moscas foram reconhecidas como um

importante sistema também para o estudo de questões evolutivas e ecológicas, e na Região Neotropical populações naturais de drosofilídeos foram investigadas por vários grupos de pesquisa (Budnik & Brncic 1983; Klaczko 2006; Manfrin & Sene 2006; Tidon 2006).

A contribuição da pesquisa sobre drosofilídeos neotropicais para a ecologia evolutiva ainda é um pouco limitada pela falta de conhecimentos sobre os sítios de criação das larvas. Drosofilídeos, tanto adultos quanto larvas, se alimentam de microorganismos que decompõem matéria orgânica, como os encontrados em frutos e flores caídos, cogumelos, fluxo de seiva de árvores e outros. Os odores liberados pelos recursos durante o processo de decomposição atraem os indivíduos adultos para alimentação e reprodução (Markow & O'Grady 2008). Enquanto os locais de alimentação para adultos podem ser muito flexíveis, as larvas apresentam uma forte limitação de dispersão e estão restritas ao local escolhido pela fêmea durante a oviposição (Heard & Remer 1997). Algumas espécies são generalistas (Heed 1957) enquanto que outras são especialistas em diferentes tipos de recursos (Pipkin 1965). Há revisões razoáveis sobre sítios de criação de drosofilídeos na África (Lachaise & Tsacas 1983), América do Norte (Carson & Stalker 1951), Havaí (Magnacca *et al.* 2008), Japão (Kimura *et al.* 1977) e para parte da Europa (Shorrocks 1982), e inclusive para alguns drosofilídeos domésticos (Atkinson & Shorrocks 1977). Na Região Neotropical, as informações registrando espécies de drosofilídeos em espécies de recursos são escassas e estão dispersas na literatura, mas é possível dizer que nessa região biogeográfica os frutos são o principal tipo de recurso utilizado por essas moscas (Valente & Araújo 1991; Leão & Tidon 2004b; Blaunch & Gottschalk 2007; Valadão *et al.* 2010).

A princípio, qualquer espécie de fruto pode ser utilizada como sítio de criação para drosofilídeos, mas existe uma clara preferência desses insetos por frutos carnosos (Pipkin 1965). Esses frutos podem permitir um rápido crescimento das populações de leveduras e bactérias, devido ao alto teor de água e açúcar encontrados neles. Estimativas mostram que há

entre 90.000 e 110.000 espécies de plantas com flores (angiospermas) na região Neotropical, o que pode representar aproximadamente 37% de todas as espécies na Terra (Antonelli & Sanmartín 2011). Esta riqueza impressionante pode fornecer uma quantidade igualmente impressionante de recursos para drosofilídeos.

Nesse contexto, esta é a primeira grande compilação sobre sítios de criação de drosofilídeos para a região Neotropical. O conjunto de dados foi organizado e analisado com os seguintes objetivos: (1) inferir o padrão de utilização de recursos de drosofilídeos que se criam em frutos na região Neotropical e (2) classificar as espécies de drosofilídeos em especialistas e generalistas, com relação ao uso do recurso para criação dos imaturos.

Material e Métodos

Os dados aqui reportados foram obtidos de três fontes: (1) artigos publicados, (2) teses de doutorado, e (3) dados inéditos ainda não publicados. Foi realizada uma procura exaustiva em materiais disponíveis de forma digital (*Web of Science*, *Drosophila Information Service*, *Flybase*) e nas referências dos trabalhos consultados. O foco da busca foram os estudos que registraram drosofilídeos em frutos na região Neotropical, entre 1900 até 2012. A delimitação utilizada para a região Neotropical segue a divisão da *BioSystematic Database of World Diptera* (Evenhuis *et al.* 2008), que inclui toda América do Sul e quase toda América Central (excluindo apenas alguns estados mexicanos).

Foram incluídos no banco de dados apenas estudos que registraram com sucesso o uso de frutos como sítio de oviposição e de criação para os estágios larvais de Drosophilidae. Assim, foram descartados todos os dados provenientes de armadilhas, varredura de indivíduos sobre recursos, ou qualquer coleta de adultos em viagens de campo. Nos casos de estudos com mais do que um procedimento de amostragem, apenas os dados dos frutos coletados

foram adicionados à base de dados. Por fim, foram utilizadas apenas as referências em que os frutos foram coletados perto da planta-mãe, excluindo assim dados que vieram de bancas comerciais (por exemplo, mercados e feiras), depósitos de lixo e similares. Neste contexto, cada registro no banco de dados é um relato de oviposição e desenvolvimento da fase larval de uma espécie de drosofilídeos em uma espécie de fruto.

Alguns dos trabalhos consultados não apresentaram o nome científico das espécies de plantas amostradas, limitando a identificação em gênero ou família. Esses táxons foram incluídos no banco de dados como gêneros/família. Nos casos em que apenas o nome popular foi utilizado, sempre que possível, tentamos inferir a identidade da espécie (ou gênero/família) por meio de literatura. A validade dos nomes das plantas foi checada no *The PlantList* (2010), um banco de dados feito através da colaboração entre o Royal Botanic Gardens (Kew) e do Missouri Botanical Garden, que fornecem a validade dos nomes usando vários conjunto de dados no mundo.

Em alguns casos, os drosofilídeos foram determinados apenas até o nível de grupo ou de gênero, principalmente espécies que não pertencem ao gênero *Drosophila*. Dentre eles, possivelmente alguns grupos continham pelo menos duas espécies (como no caso do grupo *D. willistoni*), e por essa razão não foram classificados em generalistas ou especialistas. A validade dos nomes e a origem geográfica das espécies de drosofilídeos foram checadas no *World Catalogue of Insects – Drosophilidae* (Brake & Bachli 2008) e espécies com identificação incerta (*afinnis*) foram retiradas de todas as análises.

A classificação das espécies de moscas como generalista ou especialista foi feita baseando-se na quantidade de famílias de plantas utilizadas como sítios de criação. Para isso, foi utilizado o registro de criação, que consiste em uma associação drosofilídeo-fruto encontrada em uma referência consultada. Assim, se uma associação foi registrada diversas vezes, cada associação foi considerada um registro de criação diferente. A classificação

seguiu a proposta de Magnacca *et al.* (2008), em que uma espécie é considerada especialista se duas condições forem atendidas. A primeira delas é que pelo menos dois terços (66,6%) de seus registros de criação pertençam a uma única família de plantas. A outra condição é que nenhuma outra família concentre mais de 25% dos registros restantes, assegurando deste modo que exista uma clara preferência para uma família, e o uso de outras famílias é suficientemente baixo para não ser considerada como uma família de uso constante. Por exemplo, uma dada espécie com 12 registros de criação será considerada especialista se pelo menos nove destes registros pertencerem a uma única família, e nenhuma outra família somar mais do que três registros. Assim, uma espécie de mosca pode ser considerada especialista mesmo que ele use outras famílias como hospedeiros secundários ou incidentais, caso o recurso principal não seja encontrado ou não esteja disponível. Espécies que não foram registradas em pelo menos duas referências também foram excluídas das análises, porque a baixa quantidade de amostras poderia inflar o número de especialistas.

Todas as análises estatísticas foram feitas no pacote estatístico R 2.14.1(R Development CoreTeam 2011).

Resultados

Foram encontrados registros de drosofilídeos utilizando frutos como sítio de criação na região Neotropical em 39 artigos científicos e em duas teses de doutorado. Estes dados foram agrupados com dados produzidos pelo nosso grupo (Laboratório de Biologia Evolutiva da Universidade de Brasília – UnB), coletados desde 2004.

Foram registradas 130 espécies de frutos, que pertencem a 52 famílias botânicas. Além dessas espécies, outros 47 táxons foram identificados apenas no nível de gênero e um identificado no nível de família (Tabela 1). As famílias com maior diversidade taxonômica

foram Myrtaceae, Arecaceae, Moraceae e Rosaceae (Figura 1) e as famílias mais utilizadas como recursos foram Arecaceae (58 espécies de drosofilídeos), Moraceae (36 spp), Myrtaceae (34 spp), Solanaceae (32 spp) e Rutaceae (29spp).

Todas as 100 espécies nominais de drosofilídeos registradas em frutos na região Neotropical pertencem a oito gêneros (*Chymomyza*, *Diathoneura*, *Drosophila*, *Hirtodrosophila*, *Neotanygastrella*, *Rhinoleucophenga*, *Scaptodrosophila* e *Zaprionus*). Além destas espécies, cinco táxons foram identificados no nível de gênero (*Mycodrosophila*, *Scaptomyza* e *Zygothrica*, aumentando o total de gêneros registrados para onze) e oito táxons foram identificados no nível de grupo, todos eles pertencentes ao gênero *Drosophila*. Por fim, oito táxons foram registradas como identificação incerta (*affins*). Apenas uma espécie foi removida do banco de dados por não apresentar nome válido – *Drosophila fumocalloptera* (*nomem nudum*). Os gêneros mais representados foram *Drosophila*, com 90 espécies, seguido por *Diathoneura*, com três espécies, enquanto que os outros gêneros foram representados apenas por uma única espécie (Tabela 2).

Tabela 1. Lista de espécies de plantas cujos frutos são utilizados como sítios de criação de drosofilídeos, na Região Neotropical. *Dados não publicados.

Família	Espécie vegetal
Anacardinaceae	<i>Anacardium giganteum</i> Hancock ex Engl. <i>Anacardium humile</i> A.St.-Hil.* <i>Mangifera indica</i> L. <i>Spondias mombin</i> L.
Annonaceae	<i>Annona muricata</i> L. <i>Annona</i> sp. <i>Xylopia</i> sp.
Apocynaceae	<i>Hancornia speciosa</i> Gomes <i>Parahancornia fasciculata</i> (Poir.) Benoist
Aquifoliaceae	<i>Ilex ovalifolia</i> Bonpl. ex Miers (Unresolved)
Araceae	<i>Anthurium</i> sp. <i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott ex Endl. <i>Syngonium</i> sp.1 <i>Syngonium</i> sp.2

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Família	Espécie vegetal
Araceae (cont.)	<i>Xanthosoma</i> sp.
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch. <i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin. <i>Schefflera</i> sp.
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart. <i>Astrocaryum murumuru</i> Mart. <i>Bactris gasipaes</i> Kunth. <i>Bactris</i> sp. <i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc. <i>Butia eriospatha</i> (Mart. ex Drude) Becc. <i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc. <i>Cocos nucifera</i> L. <i>Cryosophila warscewiczii</i> (H.Wendl.) Bartlett <i>Mauritia flexuosa</i> L.f.* <i>Oenocarpus distichus</i> Mart. <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman <i>Syagrus</i> sp.*
Balanophoraceae	<i>Helosis</i> sp.
Bromeliaceae	<i>Ananas</i> sp. <i>Bromelia antiacantha</i> Bertol. <i>Bromelia balansae</i> Mez
Cactaceae	<i>Cereus fernambucensis</i> Lem. <i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.
Caesalpinaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L. <i>Jaracatia</i> sp.
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> A.St.-Hil.*
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathl.
Celastraceae	<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.* <i>Salacia multiflora</i> (Lam.) DC.*
Clusiaceae	<i>Clusia grandiflora</i> Splitg. <i>Clusia</i> sp. <i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi*
Combretaceae	<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler <i>Terminalia catappa</i> L.
Cyclanthaceae	<i>Carludovica palmata</i> Ruiz & Pav.
Ebenaceae	<i>Diospyros hispida</i> A.DC.* <i>Diospyros inconstans</i> Jacq. <i>Diospyros kaki</i> Thunb. <i>Diospyros lotus</i> L.
Ericaceae	<i>Arbutus unedo</i> L.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Família	Espécie vegetal
Euphorbiaceae	<i>Aleurites moluccana</i> (L.) Willd. <i>Euphorbia phosphorea</i> Mart. <i>Hura crepitans</i> L.
Fabaceae	<i>Andira humilis</i> Mart. ex Benth.* <i>Andira inermis</i> (Wright) DC. <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb. <i>Hymenaea martiana</i> Hayne* <i>Inga sapindoides</i> Willd. <i>Inga</i> sp. <i>Inga vera</i> (Willd.) J.Leon <i>Phaseolus vulgaris</i> L.
Flacourtiaceae	<i>Dovyalis caffra</i> (Hook. f. & Harv.) Warb.
Ginkgoaceae	<i>Ginkgo biloba</i> L.
Icacinaceae	<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers*
Lauraceae	<i>Cinamomum</i> sp. <i>Nectandra grandiflora</i> Nees & Mart. <i>Ocotea</i> sp. <i>Persea americana</i> Mill.
Liliaceae	<i>Dracaena fragrans</i> (L.) Ker Gawl.
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.
Magnoliaceae	<i>Talauma</i> sp.
Malpighiaceae	<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.* <i>Byrsonima ligustrifolia</i> Mart. <i>Byrsonima</i> sp. * <i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) Rich. ex Juss.*
Malvaceae	Malpighiaceae <i>Ceiba</i> sp. <i>Matisia cordata</i> Bonpl. <i>Pseudobombax</i> sp.
Melastomataceae	<i>Marcetia</i> sp.
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.. <i>Cabralea</i> sp. <i>Guarea</i> sp. <i>Melia azedarach</i> L.
Moraceae	<i>Artocarpus altilis</i> (Parkinson ex F.A.Zorn) Fosberg <i>Brosimum alicastrum</i> Sw. <i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul* <i>Castilla elastica</i> Cerv. <i>Coussapoa</i> sp. <i>Ficus carica</i> L. <i>Ficus cestrifolia</i> Schott.

(cont.)

Tabela 1 (cont.)

Família	Espécie vegetal
Moraceae (cont.)	<i>Ficus</i> sp. <i>Helicostylis</i> sp. <i>Maclura pomifera</i> (Raf.) C.K.Schneid. <i>Maclura</i> sp. <i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud.. <i>Morus alba</i> L. <i>Morus nigra</i> L.
Musaceae	<i>Musa</i> sp.
Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i> (O.Berg) Burret. <i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg <i>Campomanesia phaea</i> (O.Berg) Landrung <i>Campomanesia pubescens</i> (Mart. ex DC.) O.Berg* <i>Campomanesia</i> sp. <i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg <i>Eugenia brasiliensis</i> Lam. <i>Eugenia dysenterica</i> DC.* <i>Eugenia</i> sp. <i>Eugenia uniflora</i> L. <i>Myrcia</i> sp. <i>Myrcia spectabilis</i> DC.. <i>Psidium cattleianum</i> Afzel. ex Sabine <i>Psidium guajava</i> L. <i>Psidium salutare</i> (O.Berg) Landrum* <i>Psidium</i> sp.* <i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels <i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston* <i>Syzygium</i> sp.
Olacaceae	<i>Heisteria</i> sp.
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i> L.
Passifloraceae	<i>Passiflora edulis</i> Sims <i>Passiflora ligularis</i> Juss. <i>Passiflora quindensis</i> Killip <i>Passiflora</i> sp.
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dioica</i> L.
Quiinaceae	<i>Lacunaria jenmanii</i> (Oliv.) Ducke
Rhamnaceae	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb. <i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl. <i>Fragaria</i> sp. <i>Malus domestica</i> Borkh. <i>Malus</i> sp.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Família	Espécie vegetal
Rosaceae (cont.)	<i>Malus sylvestris</i> Mill. <i>Prunus armeniaca</i> L. <i>Prunus persica</i> (L.) Stokes <i>Prunus</i> sp. <i>Prunus subcoriacea</i> (Chodat & Hassl.) Koehne <i>Pyrus</i> sp. <i>Rubus idaeus</i> L. <i>Rubus urticifolius</i> Poir.
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. ex DC.* <i>Coffea arabica</i> L. <i>Lichia</i> sp. <i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult. <i>Posoqueria</i> sp. <i>Psychotria</i> sp. <i>Randia armata</i> (Sw.) DC.
Rutaceae	<i>Citrus × bergamia</i> Risso & Poit. (Unresolved) <i>Citrus aurantium</i> L. <i>Citrus limon</i> (L.) Burm. f. <i>Citrus reticulata</i> Blanco <i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck <i>Citrus</i> sp.
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Radlk
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum cainito</i> L. <i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl. <i>Chrysophyllum</i> sp. <i>Lucuma</i> sp. <i>Manilkara zapota</i> (L.) P.Royen <i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.* <i>Pouteria viridis</i> (Pittier) Cronquist.
Siparunaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L. <i>Solanum americanum</i> Mill. <i>Solanum lycocarpum</i> A. St.-Hil. <i>Solanum lycopersicum</i> Lam. <i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil. <i>Solanum reitzii</i> L.B. Sm. & Downs
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis</i> sp.
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp.
Verbenaceae	<i>Citharexylum donnell-smithii</i> Greenm. <i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.

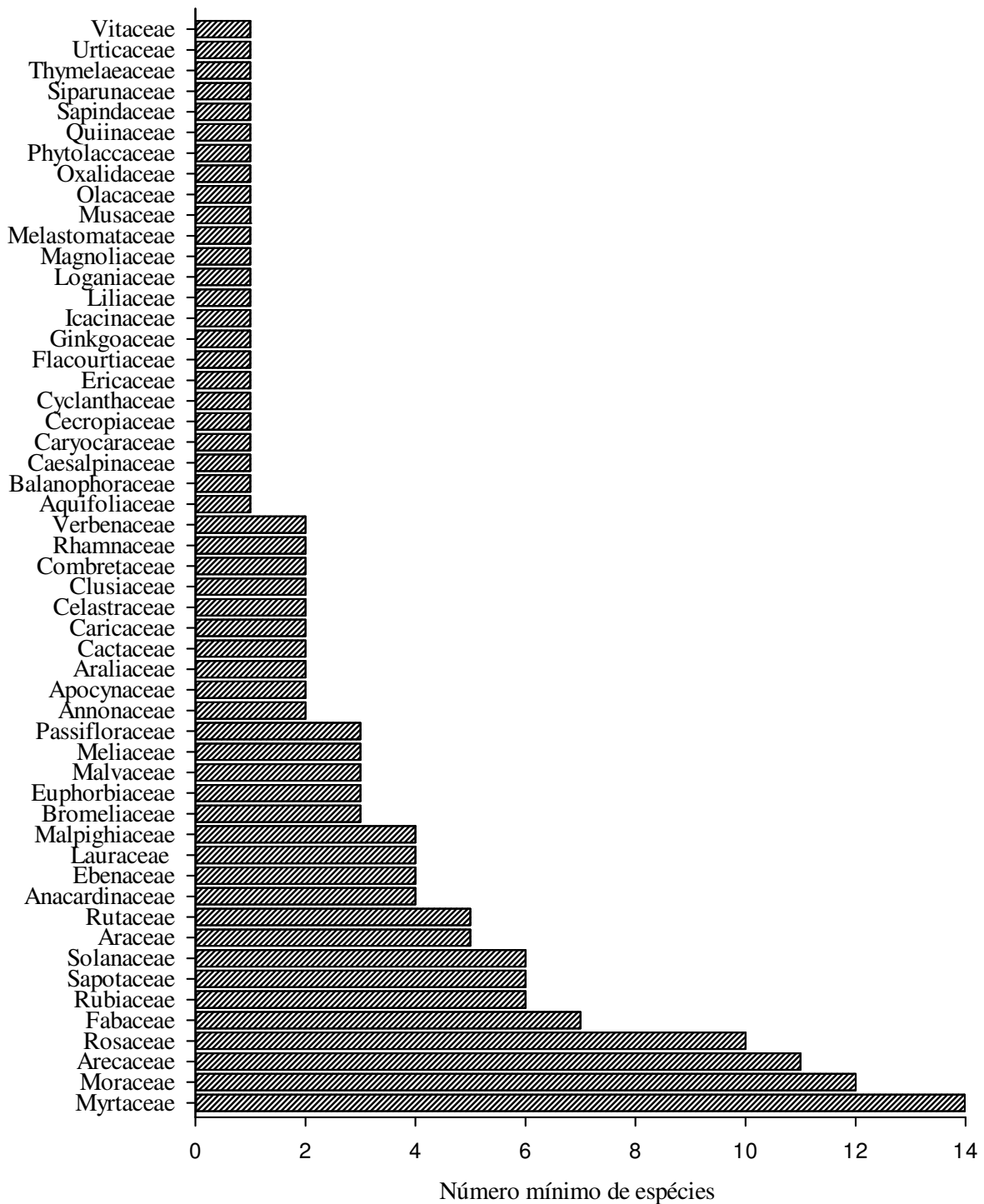


Figura 1. Famílias de plantas em cujos frutos foram registradas larvas de drosofilídeos, na Região Neotropical. As barras representam o número de espécies da família com registros de ocorrência de drosofilídeos.

Tabela 2. Gêneros, grupos e espécies de Drosophilidae registrados em frutos na Região Neotropical. A coluna Famílias compreende o total de famílias botânicas utilizadas pelo táxon. As autoridades das espécies podem ser consultadas em Bachli (2013).

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Famílias	Referências
<i>Chymomyza</i>	<i>procnemis</i>	<i>Chymomyza pectinifemur</i>	3	17
<i>Diathoneura</i>	sem grupo	<i>Diathoneura dubia</i>	1	19
		<i>D. opaca</i>	1	19
		<i>D. taeniatipennis</i>	1	23
		<i>Diathoneura sp.</i>	1	17
<i>Drosophila</i>	<i>annulimana</i>	<i>Drosophila annulimana</i>	1	17
		<i>D. arauna</i>	2	29, 39
		<i>D. gibberosa</i>	1	19
	<i>bromeliae</i>	<i>D. bromelioides</i>	4	17
	<i>busckii</i>	<i>D. busckii</i> ^G	9	2, 11, 17, 21, 34, 41, 42
	<i>calloptera</i>	<i>D. atrata</i> ^G	13	4, 35, 42
		<i>D. calloptera</i>	1	35
		<i>D. quadrum</i>	1	17, 35
		<i>D. shildi</i>	1	35
		gr. <i>calloptera</i>	2	12
	<i>canalinae</i>	<i>D. canalinea</i>	5	12, 22
	<i>cardini</i>	<i>D. cardini</i> ^G	12	6, 14, 17, 21, 28, 29, 34, 42
		<i>D. cardinoides</i> ^G	21	6, 9, 11, 17, 26, 27, 29, 30, 34, 37, 42
		<i>D. neocardini</i>	8	11, 17
		<i>D. neomorpha</i>	6	26, 32
				2, 4, 9, 11, 12, 15, 17, 21, 27, 28, 29, 30, 37, 39, 40,
		<i>D. polymorpha</i> ^G	24	42
		<i>D. polymorpha aff.</i>	2	17
		gr. <i>cardini</i>	9	5, 19

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Famílias	Referências
<i>Drosophila</i> (cont.)	<i>coffeata</i>	<i>D. coffeata</i>	1	22, 23
		<i>D. fuscolineata</i>	1	12
		<i>D. fuscolineata</i> aff.	1	19
	<i>dreyfusi</i>	<i>D. briegeri</i>	1	17
		<i>D. camargoi</i> ^G	6	12, 22, 23, 32, 35
		<i>D. dreyfusi</i>	2	17, 35
		gr. <i>dreyfusi</i>	1	22
	<i>guarani</i>	<i>D. griseolineata</i> ^G	17	9, 11, 17, 24, 30, 39
		<i>D. guaraja</i>	1	40
		<i>D. guaru</i>	1	17
		<i>D. maculifrons</i> ^G	22	2, 9, 12, 17, 21, 30, 35, 37, 39, 40
		<i>D. neoguaramunu</i>	1	17
		<i>D. ornatifrons</i> ^G	13	2, 4, 17, 21, 29, 35, 37
	<i>immigrans</i>	<i>D. immigrans</i> ^{*G}	16	1, 2, 3, 8, 9, 14, 15, 17, 29, 30, 34, 35, 37, 40, 42
	<i>melanogaster</i>	<i>D. ananassae</i> ^{*G}	15	6, 9, 17, 19, 26, 32, 34
		<i>D. kikkawai</i> ^{*G}	15	6, 11, 17, 39, 42
		<i>D. malerkotliana</i> ^{*G}	19	5, 6, 11, 17, 22, 23, 28, 32, 34, 35, 42
		<i>D. melanogaster</i> ^{*G}	21	1, 3, 8, 9, 15, 17, 19, 26, 32, 34 2, 3, 4, 5, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 19, 21, 22, 23, 28,
		<i>D. simulans</i> ^{*G}	33	29, 30, 34, 35, 37, 40, 42
		gr. <i>melanogaster</i> [*]	6	15
<i>obscura</i>		<i>D. subobscura</i>	2	1, 8
<i>pallidipennis</i>	<i>D. pallidipennis</i> ^G	5	9, 11, 17	
<i>peruviana</i>	<i>D. peruviana</i>	1	12	

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Famílias	Referências
<i>Drosophila</i> (cont.)	<i>repleta</i>	<i>D. buzzatii</i>	1 3	
		<i>D. fulvimacula</i> ^G	4 19, 22, 23	
		<i>D. hydei</i> * ^G	6 1, 3, 9, 15, 17, 21, 34, 42	
		<i>D. mercatorum</i> ^G	19 2, 9, 15, 17, 21, 25, 29, 30, 34, 37, 40, 42	
		<i>D. meridionalis</i>	2 15, 25	
		<i>D. onca</i> ^G	4 11, 17, 40	
		<i>D. paranaensis</i>	4 19, 40	
		<i>D. peninsularis</i>	1 25	
		<i>D. ramsdeni</i>	1 33	
		<i>D. repleta</i> ^G	6 4, 17, 19	
		<i>D. senei</i>	1 17	
		<i>D. zottii</i> ^G	7 17, 30, 37	
		<i>D. onca aff.</i>	1 19	
		<i>D. paranaensis aff.</i>	1 19	
		<i>D. zottii aff</i>	1 17	
		gr. <i>repleta</i>	6 12, 30, 37	
		<i>saltans</i>	<i>D. prosaltans</i> ^G	5 9, 17, 35, 42
	<i>D. saltans</i>		2 17, 33	
	<i>D. sturtevantii</i> ^G		14 11, 12, 17, 19, 21, 22, 23, 26, 29, 32, 34, 35, 42	
	gr. <i>saltans</i>	3 2, 22, 37		
<i>tripunctata</i>	<i>D. albicans</i>	1 19		
	<i>D. albirostris</i>	1 32		

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Famílias	Referências
<i>Drosophila</i> (cont.)	<i>tripunctata</i> (cont.)	<i>D. angustibucca</i> ^G	7	2, 9, 26, 30
		<i>D. bandeirantorum</i> ^G	8	2, 9, 12, 17, 30, 37
		<i>D. bodemanna</i>	1	17
		<i>D. cuaso</i> ^G	3	6, 35, 39
		<i>D. frotapessoai</i>	1	17
		<i>D. medioimpressa</i>	1	17
		<i>D. medioparva</i>	4	18, 26
		<i>D. mediopicta</i> ^G	3	17, 30, 37
		<i>D. mediopictoides</i>	1	17
		<i>D. mediopunctata</i> ^G	15	11, 17, 30, 34, 42
		<i>D. mediosignata</i> ^G	10	17, 23, 24, 35
		<i>D. mediostriata</i> ^G	14	6, 11, 12, 17, 19, 21, 28, 29, 34, 35, 42
		<i>D. mesostigma</i>	2	22, 29
		<i>D. metzii</i>	1	32
		<i>D. nappae</i>	2	17
		<i>D. neoguaramunu</i>	3	17, 22
		<i>D. paraguayensis</i> ^G	24	11, 17, 23, 26, 29, 30, 32, 39, 42
		<i>D. paramediostriata</i> ^G	10	17, 32, 34, 35, 42
		<i>D. pellewae</i>	1	17
		<i>D. setula</i>	1	17
		<i>D. trapeza</i> ^G	4	18, 19, 34
		<i>D. trifilum</i>	1	39
		<i>D. tripunctata</i>	1	9
		<i>D. tristriata</i>	1	17
		<i>D. metzii aff.</i>	2	19
		<i>D. paraguayensis aff.</i>	2	19

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Famílias	Referências
<i>Drosophila</i> (cont.)	<i>tripunctata</i> (cont.)	<i>gr. tripunctata</i>	17	2, 12, 24, 37
		<i>virilis</i>	1	17
	<i>willistoni</i>	<i>D. bocainensis</i> ^G	7	17, 29, 35, 42
		<i>D. bocainoides</i>	3	17
		<i>D. capricorni</i> ^G	10	17, 35, 39, 42
		<i>D. equinoxialis</i>	2	23, 32
		<i>D. fumipennis</i> ^G	10	11, 12, 17, 19, 22, 23, 28, 35, 37, 42
		<i>D. nebulosa</i> ^G	30	4, 5, 6, 7, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 26, 28, 29, 30, 32, 34, 35, 37, 39, 42
		<i>D. parabocainensis</i>	1	39
		<i>D. paulistorum</i> ^G	8	23, 31, 32, 39, 42
		<i>D. sucinea</i>	3	19
		<i>D. tropicalis</i>	2	23, 32
		<i>D. willistoni</i> ^G	29	2, 4, 9, 12, 14, 15, 23, 28, 29, 30, 31, 32, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41
		<i>gr. willistoni</i>	29	5, 6, 11, 12, 17, 19, 22, 24, 34, 42
		sem grupo	<i>D. aracea</i>	1
<i>D. caponei</i>	1		40	
<i>D. serenensis</i>	1		10	
<i>Hirhodrosophila</i>	sem grupo	<i>Hirhodrosophila pictiventris</i>	1	19
<i>Mycodrosophila</i>		<i>Mycodrosophila</i>	1	35
<i>Neotanygastrella</i>	sem grupo	<i>Neotanygastrella tricoloripes</i>	2	23, 35
<i>Rhinoleucophenga</i>	sem grupo	<i>Rhinoleucophenga bivisualis</i> ^G	7	19, 34, 42
		<i>Rhinoleucophenga</i> sp.	6	11, 17, 29

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Famílias	Referências
<i>Scaptodrosophila</i>	<i>latifasciaeformis</i>	<i>Scaptodrosophila latifasciaeformis</i> * ^G	9	17, 21, 23, 29, 34, 42
<i>Scaptomyza</i>		<i>Scaptomyza</i> sp.	1	17
<i>Zaprionus</i>	<i>vittiger</i>	<i>Zaprionus indianus</i> * ^G	25	6, 11, 13, 14, 16, 17, 21, 29, 34, 35, 39, 42
<i>Zygothrica</i>		<i>Zygothrica</i>	5	11, 17

*táxon exótico, ^GEspécie generalista. 1: Alamiri 2000, 2: Araújo & Valente 1981, 3: Beltrami *et al.* 2010, 4: Birch & Battaglia 1957, 5: Bizzo & Sene 1982, 6: Blanch & Gottschalk 2007, 7: Bonorino & Valente 1989, 8: Brncic & Budnik 1987, 9: Brncic & Valente 1978, 10: Brncic 1957, 11: De Toni *et al.* 2001, 12: Dobzhansky & Pavan 1950, 13: Fernandes & Araújo 2011, 14: Fernandes *et al.* 2009, 15: Goñi *et al.* 1998, 16: Goñi *et al.* 2001, 17: Gottschalk 2008, 18: Heed & Wheeler 1957, 19: Heed 1957, 20: Hoenigsberg 1977 in Bonorino & Valente 1990, 21: Leão & Tidon 2004, 22: Martins & Santos 2007, 23: Martins 1996, 24: Pavan 1959, 25: Pereira *et al.* 1983, 26: Pipkin 1965, 27: Rohde & Valente 1996, 28: Roque & Tidon 2008, 29: Roque *et al.* 2009, 30: Saavedra *et al.* 1995, 31: Santos & Valente 1990, 32: Sevenster & VanAphen 1996, 33: Stutervant 1916, 34: Valadão & Tidon in prep., 35: Valadão *et al.* 2010, 36: Valente & Araújo 1986, 37: Valente & Araújo 1991, 38: Valente *et al.* 2003, 39: Vilela & Selivon 2000, 40: Vilela 2001, 41: Wyckhuys *et al.* 2012, 42: Dados do Laboratório de Biologia Evolutiva não publicados

Apenas 43 das 100 espécies nominais foram relatadas em mais do que duas referências e todas elas foram classificadas como generalistas (Tabela 2). As espécies com maior amplitude no uso de recursos foram *Drosophila simulans* (90 táxons vegetais), *D. nebulosa* (58 táxons), *Zaprionus indianus* (44 táxons), *D. willistoni* (44 táxons) e *D. melanogaster* e *D. polymorpha* (42 táxons cada). Apesar de vários estudos não separarem completamente as espécies crípticas do subgrupo *willistoni*, quando a identificação foi realizada *D. willistoni* sempre esteve presente e, geralmente, em maior abundância do que as outras espécies do subgrupo. O subgrupo *willistoni* possui quatro espécies crípticas (*D. willistoni*, *D. paulistorum*, *D. equinoxialis* e *D. tropicalis*) que só podem ser distinguidas umas das outras pela análise da terminália masculina ou por meios de análises cromossômicas/genéticas. Se considerarmos que *D. willistoni* esteve presente em todas as referências em que a identificação não foi completa, o número de recursos utilizados por essa espécie seria 115 espécies vegetais, a maior amplitude de dieta de todas as espécies encontradas. Todas as associações registradas podem ser encontradas no Material Suplementar.

Considerando que os grupos de espécies de Drosophilidae geralmente representam táxons monofiléticos, e que em alguns casos a identificação de algumas espécies permanece apenas até no nível de grupo, nós também analisamos o uso de recursos nessa escala taxonômica (Figura 2). Os grupos com maior amplitude de dieta foram *willistoni* (115 táxons vegetais), *melanogaster* (104 táxons), *tripunctata* (89 táxons), *cardini* (77 táxons), *repleta* (57 táxons) e *guarani* (51 táxons). Cada um desses grupos foi encontrado em pelo menos 30% de todos os recursos amostrados, mostrando uma grande versatilidade ecológica em locais de reprodução.

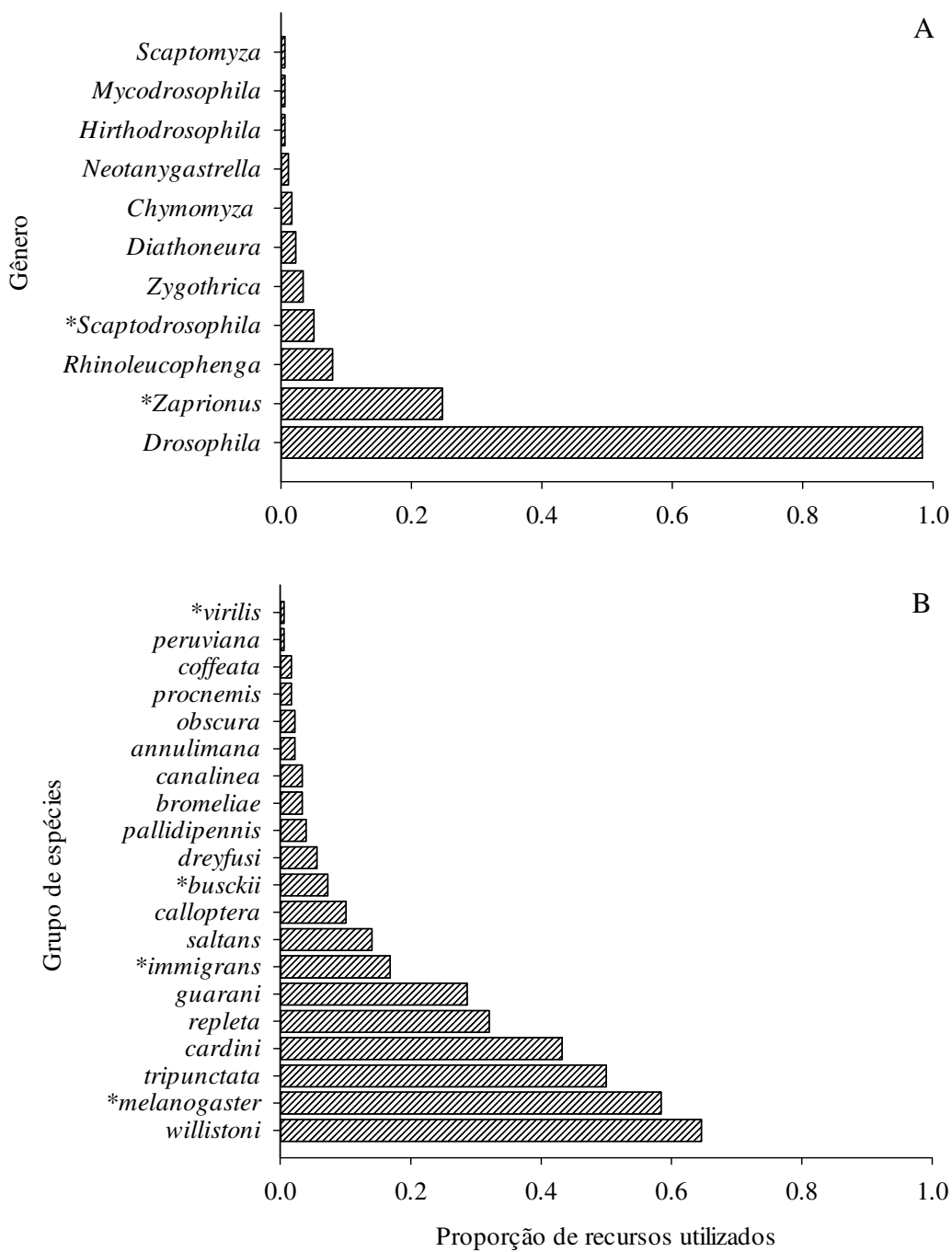


Figura 2. Proporção de recursos (espécies de plantas) utilizados como sítios de criação pelos gêneros de Drosophilidae (A) e pelos grupos de espécies do gênero *Drosophila* (B) na região Neotropical. *táxon exótico.

Discussão

Neste trabalho nós compilamos os registros de sítios de criação de 100 espécies nominais de drosofilídeos, um total que representa cerca de 11% das 910 espécies conhecidas na região Neotropical (Brake & Bachli 2008). O número relativamente baixo de espécies de drosofilídeos registradas nesta revisão pode ser explicado por algumas razões. A primeira delas é que algumas espécies podem não utilizar frutos, mas outros tipos de recurso, como por exemplo, flores (Brncic 1966) ou fungos (Gottschalk *et al.* 2009a). Outros recursos potenciais, como carcaça e fluxos expostos de seiva, ainda necessitam de investigações. A segunda razão é que o número de trabalhos que investigam sítios de criação de drosofilídeos ainda é muito baixo. Historicamente, a maior parte dos estudos com coletas de drosofilídeos foi realizada por meio de armadilhas atrativas, enquanto que estudos com amostragem de recursos foram esporádicos. Enquanto que armadilhas idealmente atraem todos os indivíduos em uma determinada área, o número de espécies que coexistem em um fruto pode ser uma pequena fração de toda a diversidade naquele lugar. Assim, estudos futuros devem revelar novas associações entre drosofilídeos e frutos. Por fim, alguns estudos mostraram que pode haver distinções entre o local de alimentação do adulto e o sítio escolhido para oviposição (Carson & Stalker 1951; Pereira *et al.* 1983), e aqui foram documentados apenas os sítios de oviposição. A maioria das 910 espécies registradas na região neotropical certamente foi capturada por armadilhas, que atraem indivíduos adultos, não só para a oviposição, mas também para a alimentação. Em suma, os locais de reprodução para a maioria dos drosofilídeos neotropicais ainda permanecem uma questão em aberto e exigem muito mais investigação.

O recurso no qual cada fêmea decide depositar seus ovos representa uma das maiores especificidade na ecologia de drosofilídeos (Carson 1971). As famílias vegetais com mais

espécies representadas na nossa amostra foram as que registraram as maiores riquezas de drosofilídeos: Arecaceae, Moraceae e Myrtaceae. Essa relação sugere que as famílias vegetais com mais espécies de frutos utilizados como recurso comportam uma riqueza maior de moscas. Os frutos dessas três famílias variam amplamente em tamanho e forma, mas geralmente são carnosos, do tipo baga ou drupa. Frutos carnosos geralmente são os mais utilizados por drosofilídeos tropicais para deposição dos ovos, pois oferecem condições apropriadas e recursos alimentares necessários para o desenvolvimento larval. Ainda que uma pequena porção de drosofilídeos neotropicais utilizem alguns frutos secos como sítio de criação, esses recursos são mais vulneráveis à dessecação e conseqüentemente são mais eficientes durante períodos chuvosos ou com alta disponibilidade de água. Por outro lado, frutos carnosos conseguem manter uma qualidade mínima e ser adequados como sítio de criação mesmo em estações com estresse hídrico (Pipkin 1965; Leão & Tidon 2004b).

Drosofilídeos generalistas

A evolução da amplitude de dieta e preferência alimentar tem sido amplamente debatida (Dethier 1954; Bernays & Graham 1988; Futuyma & Moreno 1988; Jaenike 1990; Fry 1996). Este debate tem gerado uma grande variedade de hipóteses sobre os cenários nos quais o especialismo ou o generalismo são favorecidos. Neste estudo, todas as espécies de drosofilídeos avaliadas foram classificadas como generalistas.

O critério utilizado para definir drosofilídeos especialistas foi bastante permissivo, com a categorização realizada em nível de família botânica e possibilidade de uso de recursos incidentais. Esses foram os mesmos critérios empregados por Magnacca *et al.* (2008), que registraram 67% de espécies de drosofilídeos especialistas em sítios de criação de drosofilídeos no Hawaii. Os padrões identificados no Hawaii, portanto, contrastam fortemente com os obtidos na Região Neotropical.

A possível ausência de drosofilídeos especialistas em famílias vegetais na região Neotropical pode ser explicada por diferentes hipóteses. É possível que a área reduzida das ilhas havaianas (comparativamente com a região Neotropical) resulte em uma menor variabilidade ambiental, favorecendo assim a fixação de especialistas (Futuyma & Moreno 1988; Kassen 2002). Essa variabilidade ambiental pode ser entendida, por exemplo, em termos de habitats, amplitude de condições climáticas e inclusive disponibilidade de recursos. A hipótese de constância ambiental (Levins & MacArthur 1969) sustenta que a evolução do especialismo está relacionada a ambientes mais estáveis, homogêneos e previsíveis. Já o generalismo geralmente surge em condições variáveis, com recursos imprevisíveis ao longo do tempo e mais difíceis de serem localizados. Quando o regime de recursos impõem limitações distintas para uma espécie de mosca, o valor adaptativo dela será uma média ponderada da sua performance em diferentes condições (Kassen 2002). Dessa forma, uma espécie generalista dificilmente é a mais eficiente em todos os recursos (veja Remold 2012 para excessões), mas ao conseguir utilizar uma ampla variedade deles ela aumenta seu valor adaptativo médio em ambientes espacialmente heterogêneos e/ou sazonais. Muitas espécies vegetais, inclusive, frutificam por períodos de tempo extremamente curtos e, portanto, não são adequadas como sítios de criação de drosofilídeos especialistas. As espécies generalistas, aptas a explorar recursos efêmeros e ocasionais, deixarão mais descendentes (Lacy 1984; Jaenike 1990).

Outra possível hipótese para explicar a ausência de drosofilídeos especialistas nos frutos seria a relação entre a natureza física e química dos sítios de criação e os indivíduos ali presentes. Diversos estudos em comunidades de insetos fitófagos revelaram índices de especialização altos (Coley & Barone 1996; Dyer *et al.* 2007). Em muitos casos, essa especialização é atribuída a uma coevolução entre herbívoros e hospedeiros (Bernays & Graham 1988; Coley & Barone 1996), em que os herbívoros estão bem adaptados às defesas

químicas, físicas e fenológicas das plantas. Entretanto, essa estreita coevolução não seria esperada em drosofilídeos utilizando frutos, pois essas estruturas estão relacionadas à dispersão de sementes das plantas, sendo geralmente atrativas para o consumo de animais (no caso de plantas zoocóricas). Dessa forma, é esperado que grande parte dos frutos, ao contrário de folhas, seja rico em substâncias nutritivas e não tenham necessidades de defesas contra hospedeiros. No caso dos drosofilídeos, é importante ressaltar que o recurso alimentar das larvas não é exatamente o fruto, mas a microbiota de decompositores relacionadas à sua maturação e decomposição (Carson 1971). Entretanto, Brncic (1962) estimou que 90% das espécies do gênero *Drosophila* sejam intimamente ajustadas a ambientes e reforçou que o conhecimento de espécies especialistas é de difícil obtenção devido às dificuldades de criá-las em laboratório. Tendo em vista que as relações entre os drosofilídeos e as espécies de micro-organismos que eles consomem ainda são pouco compreendidas, é possível que estudos futuros revelem a existência de drosofilídeos especialistas em espécies de micro-organismos, que por sua vez, não sejam restritas a poucas espécies de frutos.

Por fim, a categorização de espécies em generalistas e especialistas é importante para comparações, porém está bastante sujeita a pelo menos dois vieses amostrais. O primeiro refere-se à correlação positiva entre o número de recursos registrados como sítios de criação de uma espécie de drosofilídeo e o número de publicações abordando sítios de criação dessa espécie. A figura 3 ilustra que, quanto mais estudada uma espécie, maior o número de sítios de criação onde ela foi encontrada. Se o número de recursos vegetais associados a uma espécie de mosca aumenta com o número de publicações sobre essa espécie, então é possível que parte das espécies não classificadas por insuficiência de amostra (espécies reportadas em menos de duas referências – veja Material e Métodos) seja especialista simplesmente por falta de mais estudos. Outra fonte de viés taxonômico pode ser o interesse de alguns autores por determinados táxons, tanto vegetais quanto de moscas. Por exemplo, alguns dos trabalhos

analisados usaram as moscas para análises genéticas (Santos & Valente 1990; Valente *et al.* 2003), e nesse contexto amostraram sempre os mesmos recursos uma vez que o foco era obter uma grande quantidade de moscas. A família Arecaceae, por exemplo, foi a mais estudada e esteve presente em quase metade dos trabalhos consultados. Esta família foi também a que apresentou a maior riqueza de todas, com 59% de todas as espécies relatadas neste levantamento, e 61% mais espécies do que a segunda família mais utilizada (Moraceae).

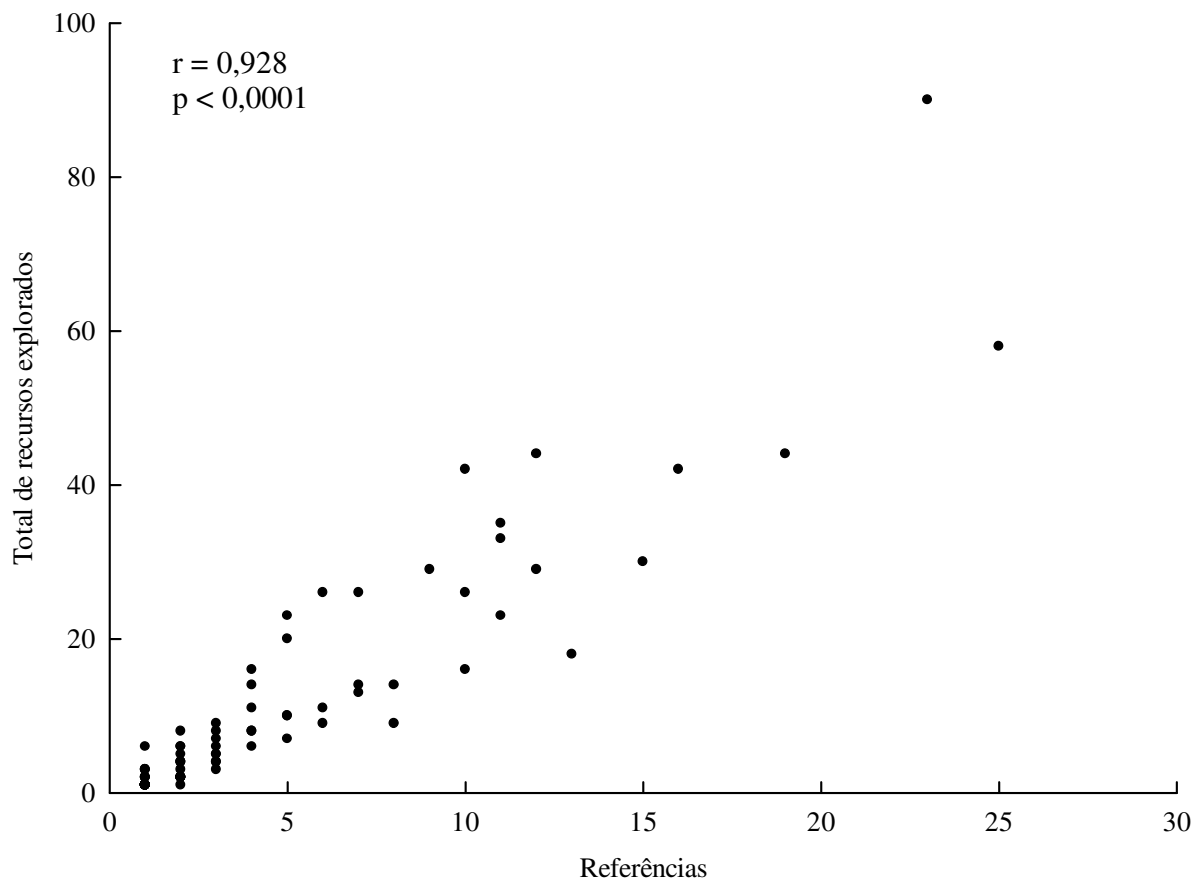


Figura 3. Relação entre o total de recursos explorados (número de espécies de plantas) por espécies de drosofilídeos e o número de referências que documentam o registro.

Direções futuras

Tendo em vista que não conhecemos os sítios de criação para quase 90% das espécies de drosofilídeos que ocorrem na Região Neotropical, nossa principal recomendação é a continuidade da investigação de recursos potenciais. Além dos frutos, devem ser também

avaliados fungos, flores e outros tipos de substratos (Pipkin 1966, Grimaldi 1987). Mesmo que sejam esporádicos e descritivos, os registros de associações entre plantas e moscas contribuem para o conhecimento da diversidade neotropical de duas formas. Em primeiro lugar, o acúmulo desse tipo de dado contribui para o entendimento das complexas relações tróficas entre organismos tropicais, em um sistema alternativo ao já consagrado modelo herbívoro-plantas. Considerando que o número de laboratórios que estudam drosofilídeos cresceu exponencialmente nos últimos anos, esta meta pode ser alcançada coletivamente por essa rede de pesquisadores. Adicionalmente, eles podem evidenciar espécies que não são atraídas pelas tradicionais armadilhas com isca de banana fermentada, aumentando assim a riqueza conhecida de moscas.

A descrição mais detalhada dos métodos empregados para o estudo dos sítios de criação também é muito importante e nem sempre é apresentada nas publicações. Idealmente, a localidade precisa de onde a coleta foi feita deveria ser informada (preferencialmente com coordenadas geográficas), a data da coleta, o tipo de ambiente, e a forma pela qual esses substratos foram mantidos no laboratório. É recomendável que os fragmentos de substratos (cada fruto/flor coletado) sejam mantidos em recipientes individualizados no laboratório, possibilitando assim a análise estatística de recursos “vazios” (ocupância nos recursos), do cálculo do número médio de insetos emergidos por espécie de recurso, dentre outras possíveis análises. Nesse sentido, devem ser investidos esforços na identificação taxonômica dos substratos e das moscas que emergiram deles, até o nível de espécie.

Conclusões

Os frutos que servem de sítios de criação de drosofilídeos na região Neotropical ainda são pouco conhecidos. Os registros compilados no presente estudo registraram apenas 11% das espécies dessas moscas conhecidas nessa região e, portanto, nós recomendamos mais

investigações sobre os sítios de criação dessas moscas. A aparente ausência de drosofilídeos especialistas em famílias vegetais, que contrasta com os padrões identificados no Hawaii, pode ser um artefato amostral em um banco de dados cheio de lacunas, ou pode ser real e ter um significado biológico. A inserção da microbiota que decompõe os frutos como um nível trófico adicional deste sistema nos parece muito promissora (Klaczko *et al.* 1983; Burla *et al.* 1991). As moscas se alimentam principalmente de leveduras e bactérias, e investigar os padrões de generalismo e especialismo neste nível propicia um interessante modelo para o estudo de interações tri-tróficas (substrato – micro-organismo – drosofilídeo).

Por fim, o estudo de sítios de criação na natureza não é fácil, tendo em vista que muitos deles sequer são conhecidos, e dentre os reconhecidos vários são fortemente sazonais, e sua localização não é fácil. Entretanto, a coleta dessas informações é muito importante porque elas podem contribuir para o entendimento de diversas teorias ecológicas, relacionadas, por exemplo, aos mecanismos que regem os ciclos sazonais de espécies (Valadão *et al.* 2010), a dinâmica de populações competidoras (Sevenster & Van Alphen 1996), a estrutura de redes tróficas, e até para gerar predições sobre a invasão por espécies exóticas mediante modelagem de nicho (Mata *et al.* 2010b).

Referências

- Alamiri Z (2000) Oviposition behavior in four species of *Drosophila*. *Gayana* 64 123-131.
- Antonelli A, Sanmartin I (2011) Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60: 403-414.
- Araújo AM, Valente VLS (1981) Observações sobre alguns lepidópteros e drosofilídeos do Parque do Turvo, RS. *Ciência e Cultura* 33: 1485-1490.
- Atkinson W, Shorrocks B (1977) Breeding site specificity in domestic species of *Drosophila*. *Oecologia* 29: 223-232.
- Bachli G (2013) *TaxoDros: The database on taxonomy of Drosophilidae*. <http://taxodros.unizh.ch/>. Accessed on 25 de fevereiro de 2013.

- Beltrami M, Medina-Munoz MC, Arce D, Godoy-Herrera R (2010) *Drosophila* pupation behavior in the wild. *Evolutionary Ecology* 24: 347-358.
- Bernays E, Graham M (1988) On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Birch LC, Battaglia B (1957) The abundance of *Drosophila willistoni* in relation to food in natural populations. *Ecology* 38: 165-166.
- Bizzo NMV, Sene FM (1982) Studies on the natural populations of *Drosophila* from Peruíbe (SP), Brazil (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Biologia* 42: 539-544.
- Blaunch ML, Gottschalk MS (2007) A novel record of Drosophilidae species in the Cerrado biome of the state of Mato Grosso, west-central Brazil. *Drosophila Information Service* 90: 90-96.
- Bonorino CBC, Valente VLS (1989) Studies on wild and urban populations and breeding sites of *Drosophila nebulosa*. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 771-776.
- Brake I, Bachli G (2008) *World Catalogue of Insects - Drosophilidae (Diptera)*. Apollo Books, Strenstrup. 412 pp.
- Brcic D (1957) *Las especies chilenas de Drosophilidae*. Universidad de Chile.
- Brcic D (1966) Ecological and cytogenetic studies of *Drosophila flavopilosa* a neotropical species living in *Cestrum* flowers. *Evolution* 20: 16-&.
- Brcic D, Budnik M (1987) Some interactions of the colonizing species *Drosophila subobscura* with local *Drosophila* fauna in Chile. *Genética Ibérica* 39: 249-267.
- Brcic D, Valente VLS (1978) Dinâmica das comunidades de *Drosophila* que se estabelecem em frutos silvestres no Rio Grande do Sul. *Ciência e Cultura* 30: 1104-1111.
- Budnik M, Brcic D (1983) Preadult competition between colonizing populations of *Drosophila subobscura* and established populations of *Drosophila simulans* in Chile. *Oecologia* 58: 137-140.
- Burla H, Bachli G, Huber H (1991) *Drosophila* reared from stinkhorn, *Phallus impudicus*, near Zurich, Switzerland. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 29: 97-107.
- Carson HL (1971) *The ecology of Drosophila breeding sites*. Harold L-Lyon Arboretum Lecture, New York. 27 pp.
- Carson HL, Stalker HD (1951) Natural breeding sites for some wild species of *Drosophila* in the eastern United States. *Ecology* 32: 317-330.
- Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

- De Toni DC, Hofmann PRP, Valente VLS (2001) First record of *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in the State of Santa Catarina, Brazil. *Biotemas* 14: 71-85.
- Dethier VG (1954) Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* 8: 33-54.
- Dobzhansky T, Pavan C (1943) Studies on Brazilian species of *Drosophila*. *Bol. Fac. Filos. Cienc. S. Paulo* 36: 7-72.
- Dobzhansky T, Pavan C (1950) Local and seasonal variations in relative frequencies of species of *Drosophila* in Brazil. *Journal of Animal Ecology* 91: 1-14.
- Dyer LA, Singer MS, Lill JT, Stireman JO, *et al.* (2007) Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448: 696-U9.
- Evenhuis NL, Pape T, Pont AC, Thompson FC (2008) *10.5 Biosystematic Database of World Diptera*. <http://www.sel.barc.usda.gov/diptera/biosys.htm>. Accessed on 20 de fevereiro de 2013.
- Fernades DRR, Araújo EL (2011) Ocorrência de *Zaprionus indianus* Gupta (Diptera: Drosophilidae) em frutos de juazeiro *Ziziphus joazeiro* Mart. (Rhamnaceae) no estado do Rio Grande do Norte. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33: 1356-1358.
- Fernandes DRR, Lara RIR, Perieto NW (2009) Drosofilídeos e seus himenópteros parasitoides em *Coffea arabica* L. *Coffee Science* 4: 110-113.
- Frota-Pessoa O (1954) Revision of the *tripunctata* group of *Drosophila* with description of fifteen new species (Drosophilidae, Diptera). *Arquivos do Museu Paranaense* 10: 253-304.
- Fry JD (1996) The evolution of host specialization: Are trade-offs overrated? *American Naturalist* 148: S84-S107.
- Futuyma DJ, Moreno G (1988) The Evolution of Ecological Specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 207-233.
- Goñi B, Fresia P, Calvino M, Ferreiro M, Valente VLS, Basso-da-Silva L (2001) First record of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in southern localities of Uruguay. *Drosophila Information Service* 84: 61-65.
- Goñi B, Martinez ME, Valente VLS, Vilela CR (1998) Preliminary data on the *Drosophila* species (Diptera, Drosophilidae) from Uruguay. *Revista Brasileira de Entomologia* 42: 131-140.
- Gottschalk MS (2008) Utilização de recursos tróficos por espécies neotropicais de Drosophilidae (Diptera). Ph.D, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

- Gottschalk MS, Bizzo L, Doge JS, Profes MS, Hofmann PRP, Valente VLS (2009) *Drosophilidae* (Diptera) associated to fungi: differential use of resources in anthropic and Atlantic Rain Forest areas. *Iheringia Serie Zoologia* 99: 442-448.
- Grimaldi DA (1987) Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). *Bulletin of American Museum of Natural History* 186:103-268.
- Heard SB, Remer LC (1997) Clutch-size behavior and coexistence in ephemeral-patch competition models. *American Naturalist* 150: 744-770.
- Heed WB (1957) Ecological and distribution notes on the *Drosophilidae* (Diptera) of El Salvador. *The University of Texas Publication* 5721.
- Heed WB, Wheeler MR (1957) Thirteen new species in the genus *Drosophila* from Neotropical region. *The University of Texas Publication* 5721: 17-38.
- Hoenigsberg HF, Lin FJ (1977) Population genetics in the American Tropics. XIV. *Drosophila melanogaster*: 57-58.
- Jaenike J (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 243-273.
- Jaenike J, Selander RK (1979) Ecological generalism in *Drosophila falleni* - Genetic evidence. *Evolution* 33: 741-748.
- Kassen R (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 173-190.
- Kimura MT, Toda MJ, Beppu K, Watabe H (1977) Breeding sites of drosophilid flies in and near Sapporo, northern Japan, with supplementary notes on adult feeding habits. *Kontyû*, Tokyo 45: 571-582.
- Klaczko LB (2006) Evolutionary genetics of *Drosophila mediopunctata*. *Genetica* 126: 43-55.
- Klaczko LB, Powell JR, Taylor CE (1983) *Drosophila* Baits And Yeasts - Species Attracted. *Oecologia*, 59: 411-413.
- Lachaise D, Tsacas L (1983) Breeding sites in tropical African *Drosophilids*, 221-332. In Ashburner M., Carson H. L. , Thompson F. C. (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*. London, Academic Press Inc, 221-332.
- Lacy RC (1984) Predictability, toxicity, and trophic niche breadth in fungus-feeding *Drosophilidae* (Diptera). *Ecological Entomology* 9: 43-54.
- Leão BFD, Tidon R (2004) Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the fruits of the native Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Annales de la Societe Entomologique de France* 40: 285-290.

- Levins R, MacArthur R (1969) An hypothesis to explain the incidence of monophagy. *Ecology* 50: 910-911.
- List TP (2010) *Versão 1 The Plant List*. <http://www.theplantlist.org/>. Accessed on 20 de fevereiro de 2013.
- Magnacca KN, Foote D, O'Grady PM (2008) A review of the endemic Hawaiian Drosophilidae and their host plants. *Zootaxa*: 1-58.
- Manfrin MH, Sene FM (2006) Cactophilic *Drosophila* in South America: A model for evolutionary studies. *Genetica* 126: 57-75.
- Markow TA, O'Grady P (2008) Reproductive ecology of *Drosophila*. *Functional Ecology* 22: 747-759.
- Martins MB (1996) Drosófilas e outros insetos associados a frutos de *Parahancornia amapa* dispersos sobre o solo da floresta. Ph.D, Universidade de Estadual de Campinas.
- Martins MB, Santos RCO (2007) Sítios de criação de *Drosophila* na Reserva Mocambo, Belém, Pará, 315-331. In Gomes J. I., Martins M. B., Martins-da-Silva R. C. V. , Almeida S. S. (eds) Mocambo. Diversidade e dinâmica biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá (Apeg). Belém, Embrapa Amazônia Oriental & Museu Paranaense Emílio Goeldi, 315-331.
- Marygold SJ, Leyland PC, Seal RL, Goodman JL, Thurmond JR, B. SV, Wilson RJ, Consortium F (2013) *FlyBase*. <http://flybase.org/>. Accessed on
- Mata R, McGeoch M, Tidon R (2008) Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodiversity and Conservation* 17: 2899-2916.
- Mata RA, Tidon R, Cortes LG, De Marco P, Diniz JAF (2010) Invasive and flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biological Invasions* 12: 1231-1241.
- Nunney L (1990) *Drosophila* on oranges - colonization, competition, and coexistence. *Ecology* 71: 1904-1915.
- Parsons PA (1995) Evolutionary response to drought stress - Conservation implications. *Biological Conservation* 74: 21-27.
- Pavan C (1959) Relações entre populações naturais de *Drosophila* e o meio ambiente. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo* 221: 1-81.
- Pavan C, da Cunha AB (1947) Espécies brasileiras de *Drosophila*. *Bol. Fac. Filos. Cienc. S. Paulo* 86: 20-64.

- Pereira MAQR, Vilela CR, Sene FM (1983) Notes on breeding and feeding sites of some species of the *repleta* group of the genus *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Ciência e Cultura* 35: 1313-1319.
- Pipkin S (1965) The influence of adult and larval food habitats on population size of Neotropical ground-feeding *Drosophila*. *American Midland Naturalist* 74: 1-27.
- Pipkin SB, Rodrigue RI & Leon J (1966) Plant host specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera - Drosophilidae). *Am Nat* 100, 135-56.
- Powell JR (1997) *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The Drosophila Model*. Oxford University Press, New York. 562 pp.
- Remold S (2012) Understanding specialism when the jack of all trades can be the master of all. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 279: 4861-4869.
- Rohde C, Valente VLS (1996) Ecological characteristics of urban population of *Drosophila polymorpha* Dobzhansky & Pavan and *Drosophila cardinoides* Dobzhansky & Pavan (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 40: 75-79.
- Roque F, Hay JV, Tidon R (2009) Breeding sites of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. I. *Emmotum nitens* (Icacinaceae), *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and *Anacardium humile* (Anacardiaceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 308-313.
- Roque F, Tidon R (2008) Eight new records for drosophilids (Insecta: Diptera) in the Brazilian savanna. *Drosophila Information Service* 91: 94-98.
- Saavedra CCR, Callegari-Jacques SM, Napp M, Valente VLS (1995) A descriptive and analytical study of four neotropical drosophilid communities. *Journal of Zoological Systematics and Evolution Research* 33: 62-74.
- Santos RA, Valente VLS (1990) On the occurrence of *Drosophila paulistorum* Dobzhanski & Pavan (Diptera: Drosophilidae) in an urban environment: ecological and cytogenetic observations. *Evolucion Biológica* 4: 253-268.
- Sevenster JG, Van Alphen JJM (1996) Aggregation and coexistence II. A Neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65: 308-324.
- Shorrock B (1982) The breeding sites of temperate woodland *Drosophila*, 385-428. In Ashburner M., Carson H. L., Thompson J. N. J. (eds) *The Genetics and Biology Of Drosophila*. London, Academic Press Inc., 385-428.
- Stutervant AH (1917) Notes on North American Drosophilidae, with description of 23 new species. *Annals of The Entomological Society of America* 9: 323-343.

- Team RDC (2011) R: A language and environment for statistical computing. Ver. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Tidon R (2006) Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 233-247.
- Valadão H, Hay JV, Tidon R (2010) Temporal dynamics and resource availability for drosophilid fruit flies (Insecta, Diptera) in a gallery forest in the Brazilian savanna. *International Journal of Ecology* Article ID 152437: 7 pgs.
- Valente VLS, Araújo AM (1986) Comments on breeding sites of *Drosophila willistoni* Stutervant (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 30: 281-286.
- Valente VLS, Araújo AM (1991) Ecological aspects of *Drosophila* species inhabiting wild environments in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 237-253.
- Valente VLS, Goñi B, Valiati VH, Rohde C, Morales NB (2003) Chromosomal polymorphism in *Drosophila willistoni* populations from Uruguay. *Genetics and Molecular Biology* 26: 163-173.
- Vilela CR (2001) Breeding sites of Neotropical Drosophilidae (Diptera). III. Rotting infructescences of *Philodendron bipinnatifidum* (Araceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 45: 339-344.
- Vilela CR, Selivon D (2000) Breeding sites of Neotropical Drosophilidae (Diptera). II. Fallen fruits of *Citharexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae). *Drosophila Information Service* 83.
- Wyckhuys KAG, Korytkowski C, Martinez J, Herrera B, Rojas M, Ocampo J (2012) Species composition and seasonal occurrence of Diptera associated with passionfruit crops in Colombia. *Crop Protection* 32: 90-98.

Capítulo 2

Diversidade de larvas de drosofilídeos (Insecta, Diptera) em frutos do Cerrado

Introdução

A família Drosophilidae tem distribuição cosmopolita e conta com cerca de 4.000 espécies (Brake & Bachli 2008). Esses pequenos dípteros são abundantes em diversos tipos de ambientes, facilmente coletados e manipulados, têm ciclo de vida curto e produzem muitos descendentes (Markow & O'Grady 2008). Por essas razões, algumas espécies dessa família têm sido muito usadas como modelos biológicos. *Drosophila melanogaster*, por exemplo, tem sido intensivamente investigada desde os primórdios do século XX, o que contribuiu para importantes progressos nas áreas de Genética, Biologia Evolutiva e Biologia do Desenvolvimento, entre outras (Brookes 2001; Clark *et al.* 2007). Como resultado desse investimento, a quantidade de informações disponíveis sobre drosofilídeos é enorme.

Os drosofilídeos são insetos holometábolos e, portanto podem ocupar dois tipos de habitats durante a vida (Powell 1997). As fêmeas depositam seus ovos principalmente em substratos orgânicos macios, geralmente partes de fungos ou plantas em decomposição. Após a eclosão dos ovos, as larvas se movimentam ativamente no substrato, onde se alimentam da microbiota envolvida com o processo de fermentação e decomposição do mesmo. Após alguns dias as larvas se desenvolvem em pupas, e após a metamorfose elas se rompem propiciando a emergência das imagos, que correspondem à fase adulta. Os adultos são mais resistentes do que as fases imaturas e, por serem alados, se dispersam mais que as larvas: passam a vida buscando parceiros e sítios de alimentação e oviposição. Assim como ocorre em outros organismos, algumas espécies de drosofilídeos podem se estabelecer em diversos tipos de ecossistemas, mas a maioria é restrita a algum tipo particular de ambiente.

Muitas espécies de drosofilídeos apresentam hábitos generalistas e são capazes de completar o ciclo de vida em diferentes substratos (Carson 1971, Capítulo 1). No outro extremo, estão os drosofilídeos especialistas. As larvas de *Drosophila quinaria*, por exemplo,

estão estreitamente associadas a uma espécie de Araceae (*Symplocarpus foetidus*, Jaenike 1978b), e várias espécies de drosofilídeos associados a flores são especializadas em um único hospedeiro (Pipkin *et al.* 1966).

O bioma Cerrado, que abrange cerca de dois milhões de km² da América do Sul (Oliveira & Marquis 2002), é considerado um hotspot de biodiversidade (Mittermeier *et al.* 2005a), devido ao seu alto endemismo e alta taxa de degradação. Devido à sua grande área, heterogeneidade ambiental e proximidade com outros biomas tropicais, o Cerrado apresenta uma enorme biodiversidade. Há registros de aproximadamente 8.340 espécies de plantas fanerógramas, com pelo menos 2.500 espécies em florestas e 2.880 em áreas savânicas, o que torna o Cerrado a flora mais diversificada entre as savanas tropicais do mundo (Mendonça *et al.* 2008). A paisagem é um mosaico de tipos de vegetação, desde campos limpos até matas inundadas, com uma forte predominância de vegetação savânica denominada cerrado *sensu stricto*. A precipitação média anual é de 1.500 milímetros, mas as chuvas estão fortemente concentradas entre novembro e março (Eiten 1972), época em que ocorre a maior parte da dispersão dos frutos carnosos. No Cerrado são conhecidas atualmente 123 espécies nominais da família Drosophilidae (Blaunch & Gottschalk 2007; Chaves & Tidon 2008; Mata *et al.* 2008; Roque & Tidon 2008; Valadão *et al.* 2010), o que certamente é uma subestimativa da riqueza real do bioma (Roque *et al.* 2013).

Os drosofilídeos do Cerrado vêm sendo sistematicamente estudados há 15 anos, mediante captura de adultos com armadilhas, o que gerou uma série de informações relevantes para o entendimento da organização das comunidades desses insetos (Tidon 2006; Mata & Tidon 2013; Roque *et al.* 2013). Durante as estações chuvosas, quando muitas espécies de plantas produzem e dispersam frutos carnosos (Oliveira 1998), a riqueza e abundância das moscas são altas. Na estação seca (abril a setembro), por outro lado, as populações dessas moscas sofrem fortes afunilamentos populacionais e muitas espécies

deixam de ser capturadas. A variação na comunidade se expressa também na dimensão espacial. Por exemplo, as assembleias de drosofilídeos das matas de galeria são mais ricas em espécies do que as dos ambientes abertos, como os cerrados *sensu stricto*. A abundância das moscas, entretanto, é geralmente maior nos ambientes savânicos. Como esses padrões, contudo, foram descritos a partir da amostragem dos adultos em armadilhas com iscas (Tidon 2006, Mata & Tidon 2013, Roque et al. 2013), não sabemos até que ponto eles refletem a comunidade como um todo. Diversos estudos com populações naturais de drosofilídeos salientam que a coleta com armadilhas captura apenas uma parcela da comunidade, que é o conjunto de espécies atraídas pela isca utilizada. A compreensão da organização das comunidades dos drosofilídeos do Cerrado, certamente, será aprimorada com o melhor conhecimento das assembleias em seus estágios imaturos, coletados em seus substratos naturais de criação.

Nas regiões temperadas, os principais recursos para a alimentação dos estágios imaturos de drosofilídeos são os fungos (Shorrocks 1982), enquanto que nas regiões tropicais esses insetos estão mais associados a frutos (Carson 1971). No Cerrado, já foi demonstrado que os frutos são recursos importantes para os drosofilídeos, especialmente lobeiras (*Solanum lycocarpum*, Solanaceae) (Leão & Tidon 2004b), buritis (*Mauritia flexuosa*, Arecaceae) (Valadão et al. 2010) e *Emmotum nittens* (Icacinaceae) (Roque et al. 2009). Embora esses estudos tenham revelado alguns aspectos da dinâmica populacional das larvas, eles foram pontuais porque focalizaram apenas uma espécie de recurso. Dessa forma, não permitem conclusões mais robustas sobre a comunidade de larvas de moscas distribuídas nos diferentes recursos disponíveis no tempo e espaço.

A investigação dos sítios de criação de drosofilídeos no Cerrado contribui para um melhor entendimento de como estes recursos podem regular as populações no ambiente, especialmente em relação à forte variação sazonal. Apesar de diversas variáveis ambientais

abióticas (tais como temperatura, umidade, etc...) já terem sido analisadas, nenhuma explicou satisfatoriamente os fortes afunilamentos sofridos pelas moscas durante a estação seca (Tidon 2006). Os poucos trabalhos que analisaram variações temporais no uso de recursos focalizaram apenas uma espécie de fruto, limitando conclusões generalizadas. Estudos com grandes amostragens devem ampliar o entendimento da relação indivíduo-recurso.

Este trabalho visou investigar as comunidades de larvas de drosofilídeos em frutos em decomposição de duas fitofisionomias contrastantes do bioma Cerrado, cerrado *sensu stricto* e matas de galeria, ao longo de 16 meses. Como as principais informações disponíveis para drosofilídeos são provenientes de amostragens com armadilhas (Tidon *et al.* 2003; Tidon 2006; Mata & Tidon 2013; Roque *et al.* 2013), o primeiro objetivo deste trabalho foi comparar as assembleias de larvas com as de adultos. Com base nas informações disponíveis sobre drosofilídeos adultos, foram testadas cinco predições decorrentes das comparações: estação seca x estação chuvosa e cerrado x mata de galeria: (1) a abundância de larvas de drosofilídeos é maior na estação chuvosa, (2) a riqueza de espécies de drosofilídeos é maior na estação chuvosa, (3) a abundância de larvas de drosofilídeos é maior em cerrados (4) a riqueza de drosofilídeos é maior em matas de galeria e (5) a abundância relativa de espécies exóticas é maior nos cerrados. O segundo objetivo foi testar se a disponibilidade de recursos, tanto em termos de quantidade de frutos quanto de biomassa, influencia a comunidade de drosofilídeos, em termos de abundância e de riqueza de espécies.

Material e Métodos

Área de estudos

Este estudo foi realizado em quatro unidades de conservação do Distrito Federal, Brasil: Estação Ecológica de Águas Emendadas – ESECAE (15° 34' 26'' S; 47° 34' 58'' W),

Parque Nacional de Brasília – PNB (15° 43' 56'' S; 47° 55' 53'' W), Jardim Botânico de Brasília – JBB (15° 52' 42'' S; 47° 50' 17'' W) e na Reserva Ecológica do IBGE (15° 56' 31'' S; 47° 52' 41'' W). Em cada unidade de conservação, duas áreas de matas de galeria e duas áreas de savana (*cerrado sensu stricto*) de aproximadamente 400 m² cada e pelo menos 200 m de distância entre elas foram amostradas mensalmente entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.

Coleta de dados e laboratório

Durante cada evento de coleta, dois coletores procuraram por frutos caídos no solo, em cada área, por 30 minutos, totalizando oito horas de esforço amostral em cada mês e 128 horas em todo o estudo, por cada coletor. Nessas ocasiões, foram recolhidos frutos caídos no solo, intactos ou parcialmente degradados, de várias espécies e em diferentes estágios de decomposição, totalizando no máximo 50 frutos de cada espécie vegetal em cada área/dia, mas raramente foram encontrados mais frutos que esta quantidade. No laboratório, os frutos foram pesados e armazenados individualmente em recipientes plásticos contendo vermiculita umedecida com uma solução de Nipagin[®], um inibidor de fungos filamentosos. Esses recipientes foram cobertos com uma tela fina e translúcida para reter os adultos que emergiram dos frutos. Todos os frutos foram acondicionados em temperatura constante (25°C). Os adultos que emergiram dos frutos foram removidos a cada dois dias e armazenados em microtúbulos com álcool 70%. A identificação dos frutos foi feita por meio de especialistas em botânica (C. E. B. Proença e M. Kuhlmann) e por meio de literatura especializada (Kuhlmann 2012). A identificação das moscas foi feita usando chaves taxonômicas (Freire-Maia & Pavan 1949; Burla & Pavan 1953), descrições (Chassagnard & Tsacas 1993) e, em alguns casos, a análise da terminália masculina (Vilela & Bächli 1990).

Análises

As comparações de abundância e riqueza entre as duas estações climáticas foi feita visualmente, por meio de gráficos e tabelas. Análises estatísticas não foram utilizadas nesta etapa devido ao número amostral extremamente baixo nos meses da estação seca. Para quantificar e testar as associações entre a disponibilidade de recursos e a comunidade das moscas, foram realizadas análises de correlação de Pearson em quatro contextos: (1) Log_{10} da abundância relativa de frutos x Log_{10} da abundância relativa de drosofilídeos, (2) Log_{10} da abundância relativa de frutos x Log_{10} do número de espécies de drosofilídeos, (3) Log_{10} do peso relativo dos frutos x Log_{10} da abundância relativa das espécies de drosofilídeos e (4) Log_{10} do peso relativo de frutos x Log_{10} do número de espécies de drosofilídeos. As variáveis avaliadas foram somadas para cada mês, relativizadas pelo total da amostra (com exceção do número de espécies de drosofilídeos) e transformadas para Log_{10} visando minimizar as drásticas diferenças entre os meses e consequentemente maximizar a detecção das associações entre as variáveis.

Para testar diferença na riqueza das moscas entre as duas fitofisionomias, curvas de rarefação baseadas no indivíduo foram calculadas para cerrados e matas individualmente, com os fragmentos individuais considerados como unidade amostral (Colwell 2013, EstimatS 9.0). Além disso, gráficos de ranques de abundância foram obtidos para as espécies das matas e cerrados para investigar o padrão de distribuição das abundâncias das espécies nesses ambientes.

A comparação das abundâncias relativas de espécies exóticas e neotropicais e entre os dois ambientes foi feita através de testes de qui-quadrado, em cada mês. A correção de Bonferroni foi utilizada para evitar a propagação de erro tipo 1. Por questões de ajustes dos dados ao teste, essas comparações foram realizadas apenas para os meses em que drosofilídeos estiveram presentes em ambos os habitats (Abundância = 1).

Os dados das espécies de drosofilídeos (individualmente) emergidas de cada espécie de fruto foram relativizados, transformados para raiz quarta, visando minimizar as grandes diferenças no número de espécimes de drosofilídeos entre as amostras (espécies de frutos) e para dar mais peso para as espécies raras. A partir disso, uma matriz de similaridade entre as amostras baseada no índice de Bray-Curtis foi calculada. Em seguida, tal matriz foi submetida à análise multivariada de variância por permutação – PERMANOVA (Anderson 2001; Anderson *et al.* 2008) para testar a existência de diferenças significativas na estrutura das assembleias de drosofilídeos *entre* os frutos das matas de galeria e do cerrado *sensu stricto*. Este é um método moderno que testa respostas simultâneas de uma ou mais variáveis a um ou mais fatores, em desenhos experimentais análogos aos da análise de variância. Essencialmente, a técnica realiza a partição de variância na matriz de dissimilaridade original, para qualquer modelo testar os termos individuais usando permutação. Essa técnica é mais flexível e robusta do que as tradicionais, nos casos em que os dados não atendem aos pressupostos das análises paramétricas. Ela é mais flexível porque analisa dados a partir de qualquer medida de dissimilaridade; é mais robusta porque não faz pressupostos explícitos sobre distribuição dos dados, ao contrário das técnicas multivariadas tradicionais. Portanto, a PERMANOVA permite a análise de dados em contextos mais complexos do que outros métodos multivariados, como por exemplo, a ANOSIM (Anderson *et al.* 2008). A ANOSIM é uma técnica não-métrica, isto é, baseada apenas no ranqueamento entre as amostras, no qual as informações de interesse são as *relações* entre as similaridades (se uma dissimilaridade é maior ou menor que outra) e não os *valores* de similaridade em si. Ao contrário dos métodos baseados apenas em ranqueamento, na PERMANOVA a informação de interesse são os *valores* de similaridade em si, por isso, ela preserva os valores originais da métrica escolhida para a partição de variância.

A Análise de Coordenadas Principais (PCO) foi utilizada para ilustrar a estrutura das assembleias de drosofilídeos entre as espécies de frutos, classificados de acordo com os ambientes onde foram encontrados (cerrados ou matas). De acordo com esta análise, espécies de frutos mais similares entre si estarão mais próximas no espaço multidimensional, enquanto aquelas com assembleias mais diferentes estarão mais distantes. Os escores entre as espécies de drosofilídeos e o primeiro e segundo eixo principal foram utilizados para evidenciar quais as espécies eram as principais responsáveis pela ordenação dos frutos no espaço multidimensional.

Resultados

Neste estudo foram amostrados 2496 frutos representando 57 táxons vegetais. Dentre estes, apenas 548 frutos de 27 espécies estavam colonizados por larvas de drosofilídeos. Desses substratos, emergiram no laboratório 4022 espécimes de drosofilídeos, distribuídos em 23 espécies, sendo 2645 indivíduos do gênero *Drosophila*. Espécies encontradas pertencentes a outros gêneros foram *Zaprionus indianus*, *Scaptodrosophila latifasciaeforis* e *Rhinoleucophenga bivisualis*. Além dessas espécies, foram amostradas outras quatro morfo-espécies de *Drosophila*, uma delas classificada no grupo *D. tripunctata*.

Variação temporal

A riqueza e abundância de frutos e de drosofilídeos foram notavelmente maiores na estação chuvosa (Tabela 1). Na estação seca, quando houve o afunilamento das populações das moscas, foi registrada uma drástica redução na oferta de recursos. Nos cerrado *sensu stricto* foi registrado apenas um drosofilídeo da espécie *D. nebulosa*, que emergiu de *Psidium* sp. (Myrtaceae). A assembleia de drosofilídeos da estação seca correspondeu a uma

subestimativa da chuvosa. Todas as espécies encontradas nesta estação - *D. nebulosa*, *D. simulans* e *D. willistoni* - não apenas foram registradas na estação chuvosa como também estiveram entre as cinco espécies mais abundantes desta estação (Apêndice 1).

Tabela 1. Riqueza e abundância de frutos e drosofilídeos, nas duas estações e ambientes.

Variáveis	Seca		Chuva	
	cerrados	matas	cerrados	matas
Número de espécies de frutos	1	2	15	12
Abundância de frutos	1	13	359	176
Riqueza de drosofilídeos	1	3	15	18
Abundância de drosofilídeos	1	22	3301	698

A figura 1 relaciona a quantidade de frutos disponíveis - tanto os colonizados por moscas, como os vazios (aqueles que não registraram nenhuma emergência após um período de observação de 30 dias) - com a abundância de drosofilídeos coletados. No auge da estação seca (junho a setembro) há um forte afunilamento populacional, mesmo na presença de frutos disponíveis (no caso das matas). A riqueza de espécies de drosofilídeos também declinou acentuadamente nessa última estação (Figura 2).

É importante enfatizar a grande quantidade de frutos vazios nos dois ambientes e estações do ano, indicando que, exceto no auge da estação seca nos cerrados quando não há frutos, a disponibilidade desses recursos é grande e não-saturada (Figuras 2 e 3).

As correlações \log_{10} da abundância relativa dos frutos x o \log_{10} da abundância relativa de drosofilídeos e \log_{10} da abundância relativa dos frutos x \log_{10} do número de espécies de drosofilídeos foram fortes ($r = 0,98$ e $r = 0,94$, respectivamente), assim como as correlações \log_{10} do peso relativo dos frutos x \log_{10} da abundância relativa de drosofilídeos e \log_{10} do peso relativo dos frutos x \log_{10} do número de espécies ($r = 0,91$ e $r = 0,84$, respectivamente). Todas as correlações foram significativas ($p < 0,005$), corroborando que

quanto a maior disponibilidade de frutos em termos de abundância e peso, maior a abundância e a riqueza das moscas.

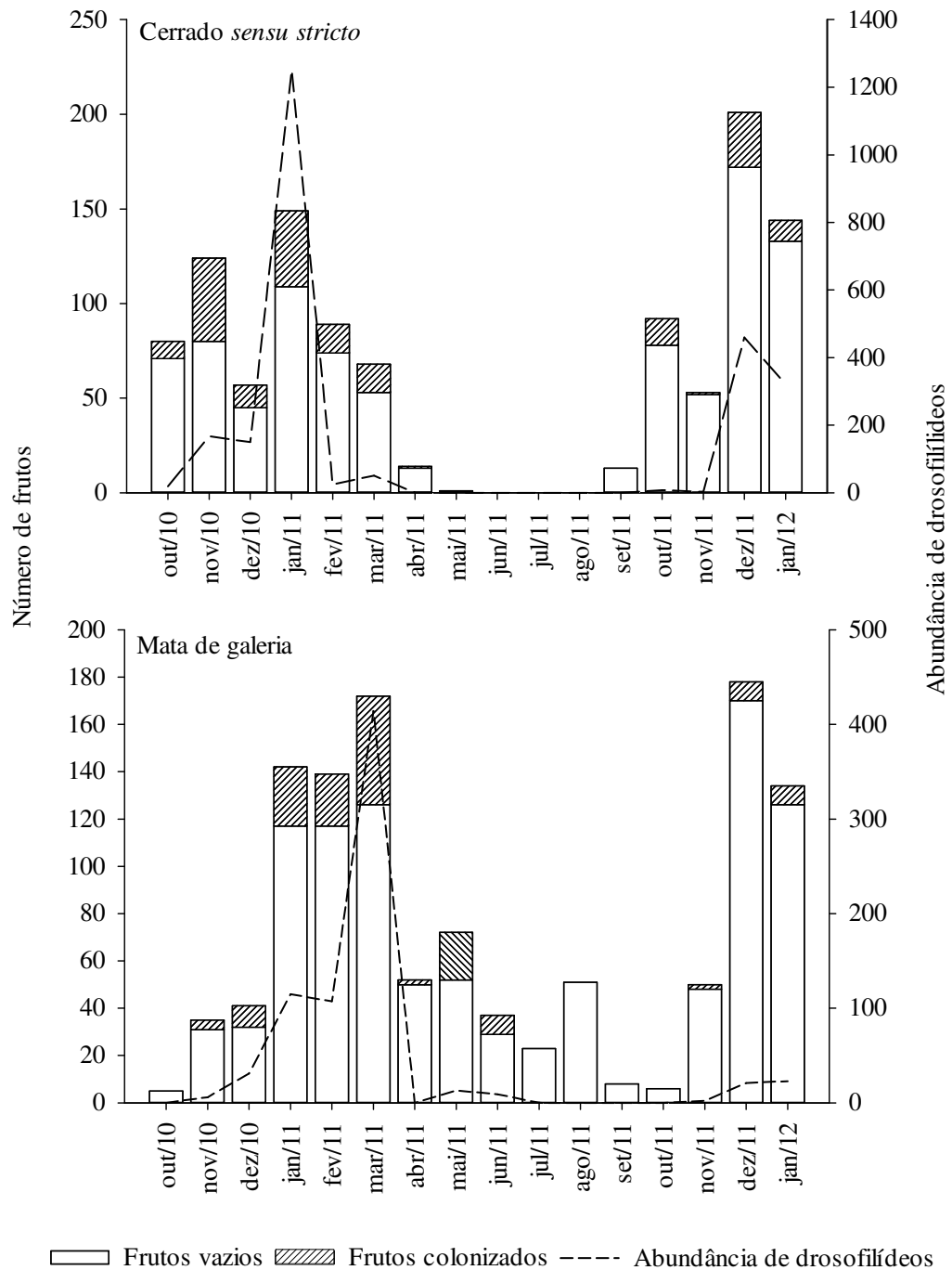


Figura 1. Disponibilidade de frutos vazios e colonizados e abundância de drosofilídeos, em coletas mensais realizadas entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.

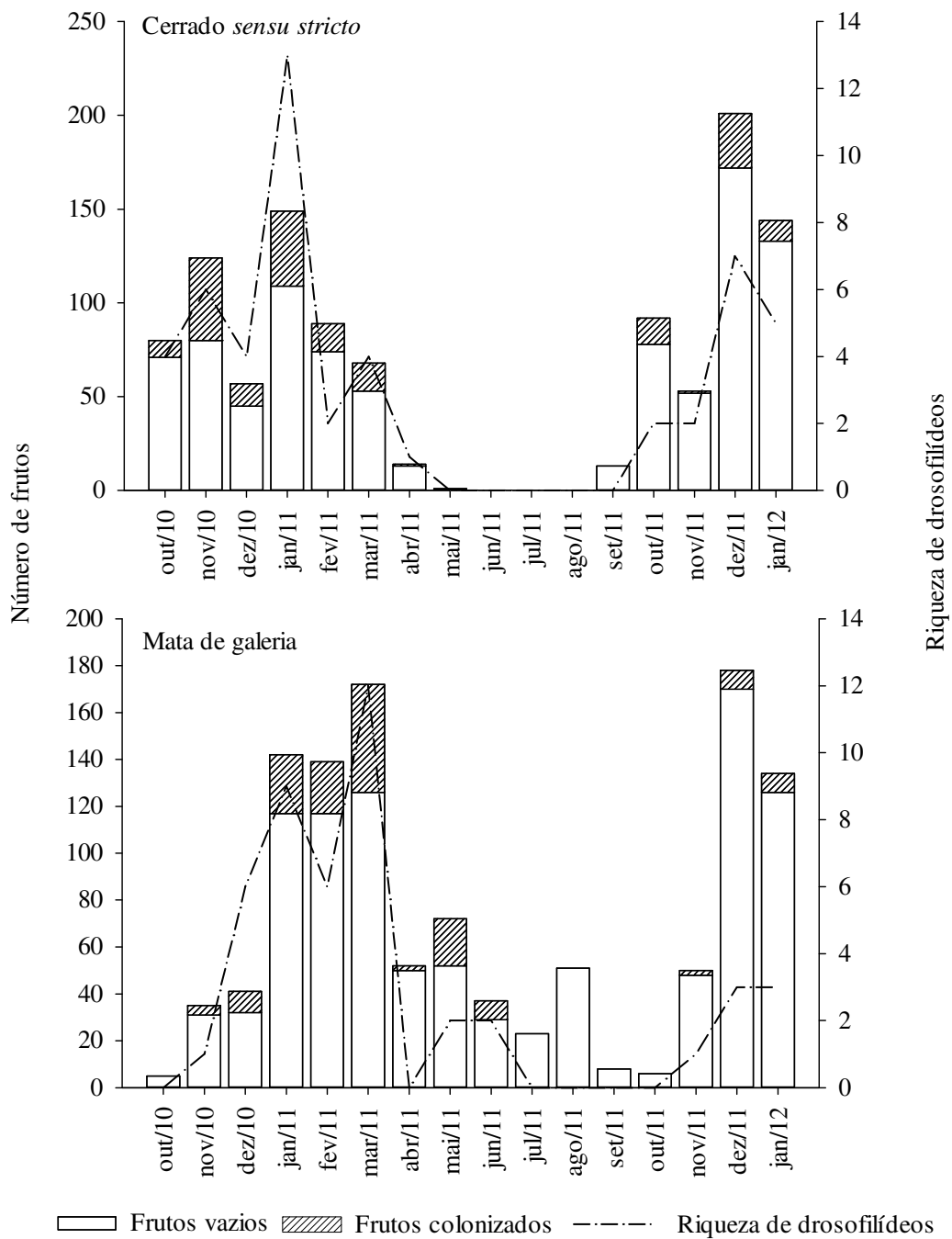


Figura 2. Disponibilidade de frutos vazios e colonizados e riqueza de drosofilídeos, em coletas mensais realizadas entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.

Variação espacial

Devido ao número amostral extremamente baixo nos meses da estação seca, as análises estatísticas comparando as assembleias dos cerrados e das matas foram realizadas conjuntamente com os dados de ambas as estações.

Dentre as 23 espécies de drosofilídeos encontradas, quinze delas (3302 indivíduos) foram registradas em 19 espécies de frutos coletados no cerrado sensu stricto. Na mata, foram identificadas 18 espécies (720 indivíduos) de drosofilídeos emergidas de nove espécies de frutos. Portanto, as matas são mais diversas que os cerrados, enquanto os últimos possuem mais espécimes (Figura 3).

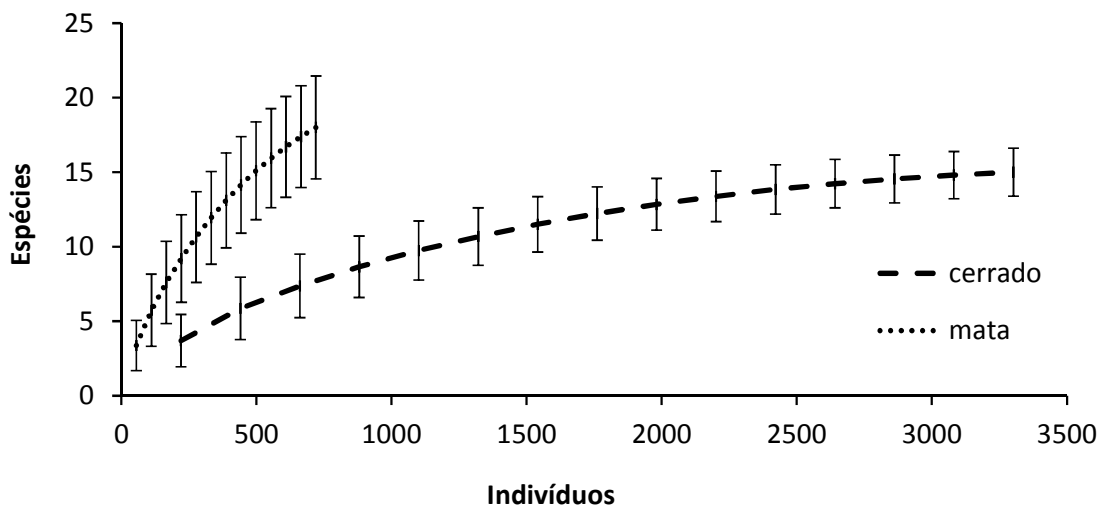


Figura 3. Curvas de rarefação (S_{obs} aleatorizado) entre as assembleias de frutos das mata e dos cerrados. Barras verticais representam os intervalos de confiança (95%).

As curvas de ranques de abundância (Figura 4) revelam que tanto nas matas como nos cerrados, existem poucas espécies muito abundantes e muitas raras, seguindo o padrão geralmente visto para outros organismos. Enquanto no cerrado as espécies mais abundantes foram *Zaprionus indinaus* (40%), *D. nebulosa* (37%) e *D. willistoni* (16%), na mata foram *Drosophila malerkotliana* (35%), *D. willistoni* (29%) e *D. nebulosa* (17%).

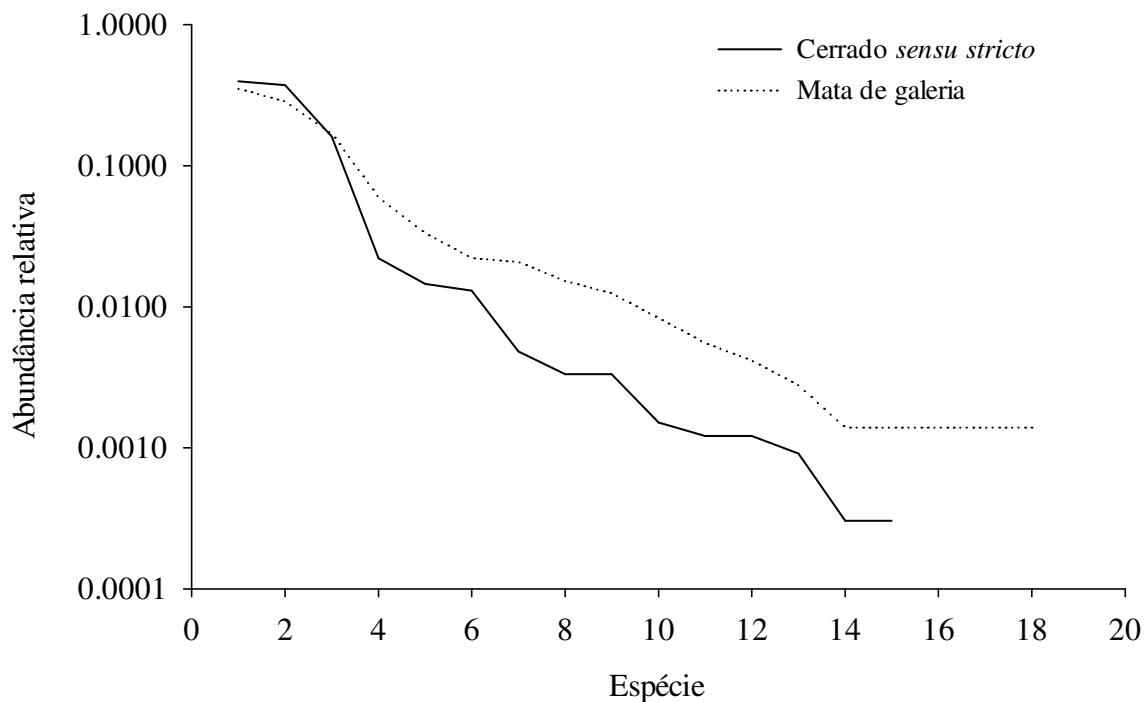


Figura 4. Ranque de abundância relativa de das 23 espécies de drosofilídeos coletadas em matas e cerrados do DF entre outubro de 2010 e janeiro de 2012. A abundância relativa de cada espécie é mostrada na escala \log_{10} .

Espécies neotropicais x exóticas

A abundância relativa de drosofilídeos neotropicais e exóticos também variou ao longo dos meses e entre as fisionomias estudadas (Figura 5). No cerrado, a dominância de espécies exóticas flutuou entre 17 e 67%, mas em abril de 2011 houve dominância total das espécies neotropicais. Os frutos das matas foram caracterizados pela predominância de larvas de espécies neotropicais (entre 75 e 100%), sendo que apenas em março as exóticas atingiram um máximo de 47%.

Tabela 2. Resultados da PERMANOVA mostrando as diferenças na estrutura das assembleias de drosofilídeos (23 espécies) entre matas e cerrados, obtidos a partir de uma matriz de similaridade de Bray-curtis entre as espécies de frutos (27 frutos).

Fonte de variação	GL	SS	MS	Pseudo-F	<i>p</i> (perm)
Hábitat	1	16114	16114	7.4116	0.0001
Resíduo	26	56527	2174		
Total	27	72641			

A ordenação das assembleias de drosofilídeos entre as espécies de frutos confirma que as matas abrigam assembleias distintas das dos cerrados. Considerando o PCO 1, *D. willistoni* está mais associada com as espécies de frutos localizadas à direita do gráfico (matas), enquanto que *D. simulans*, *R. bivisualis* e *Z. indianus* com as espécies de frutos localizadas à esquerda (cerrados). Em relação ao PCO 2, as espécies pertencentes ao grupo *willistoni* (*D. willistoni*, *D. capricorni*) e do grupo *tripunctata* (*grtrip01*, *D. mediotriata* e *D. mediopuncata*) ocorreram mais nos frutos localizados acima no gráfico (matas) (Figura 6).

O resultado da PERMANOVA mostrou diferença significativa entre a estrutura das assembleias de drosofilídeos de frutos coletados em matas de galeria e daqueles coletados em cerrados, como mostrado na tabela 2.

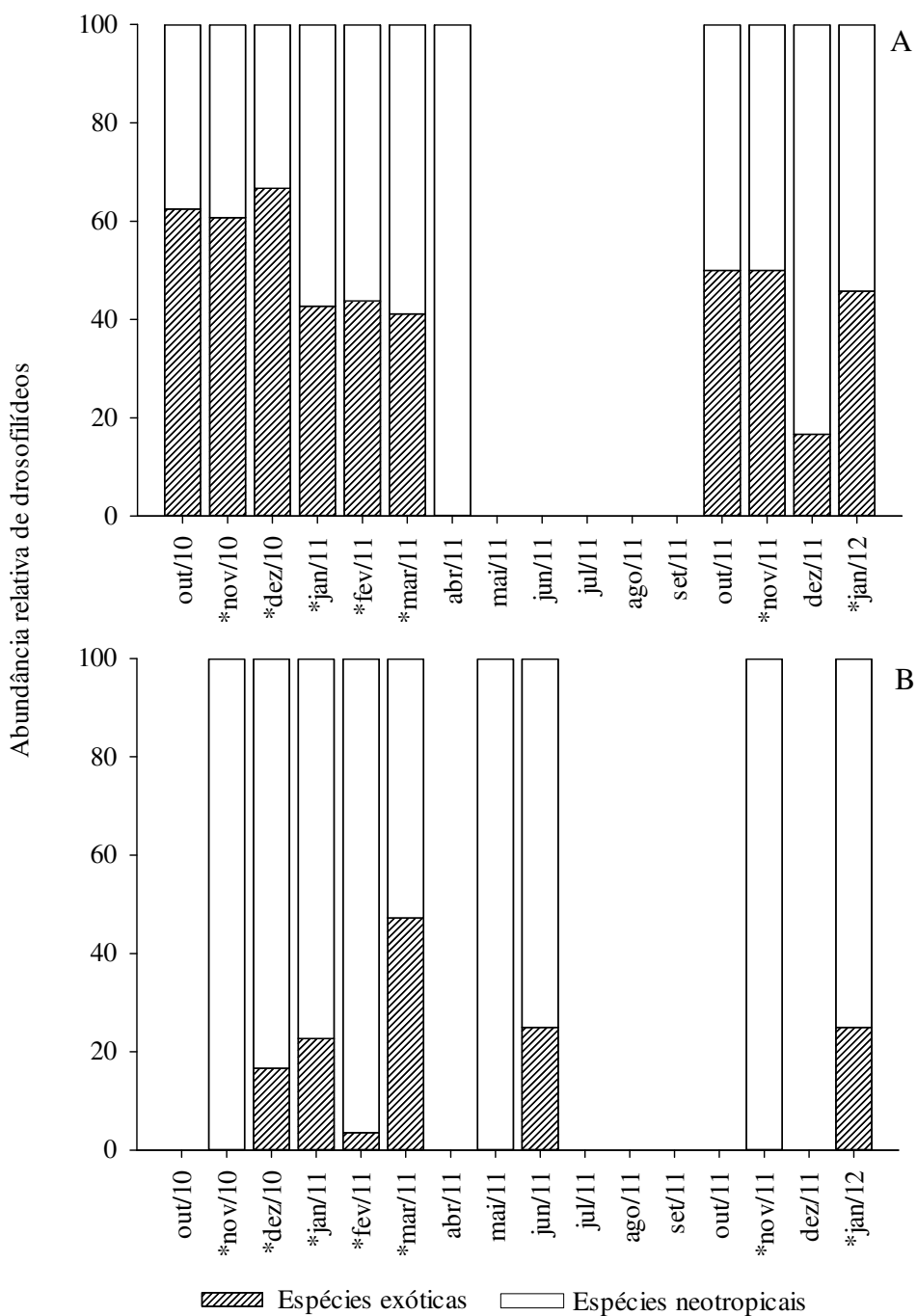


Figura 5. Abundância relativa de espécies exóticas e neotropicais e número de fragmentos colonizados ao longo dos meses amostrados, em cerrado *sensu stricto* (A) e mata de galeria (B). *indicam variação significativa ($\alpha=0,007$ após correção de Bonferroni) na proporção de espécies exóticas entre os habitats.

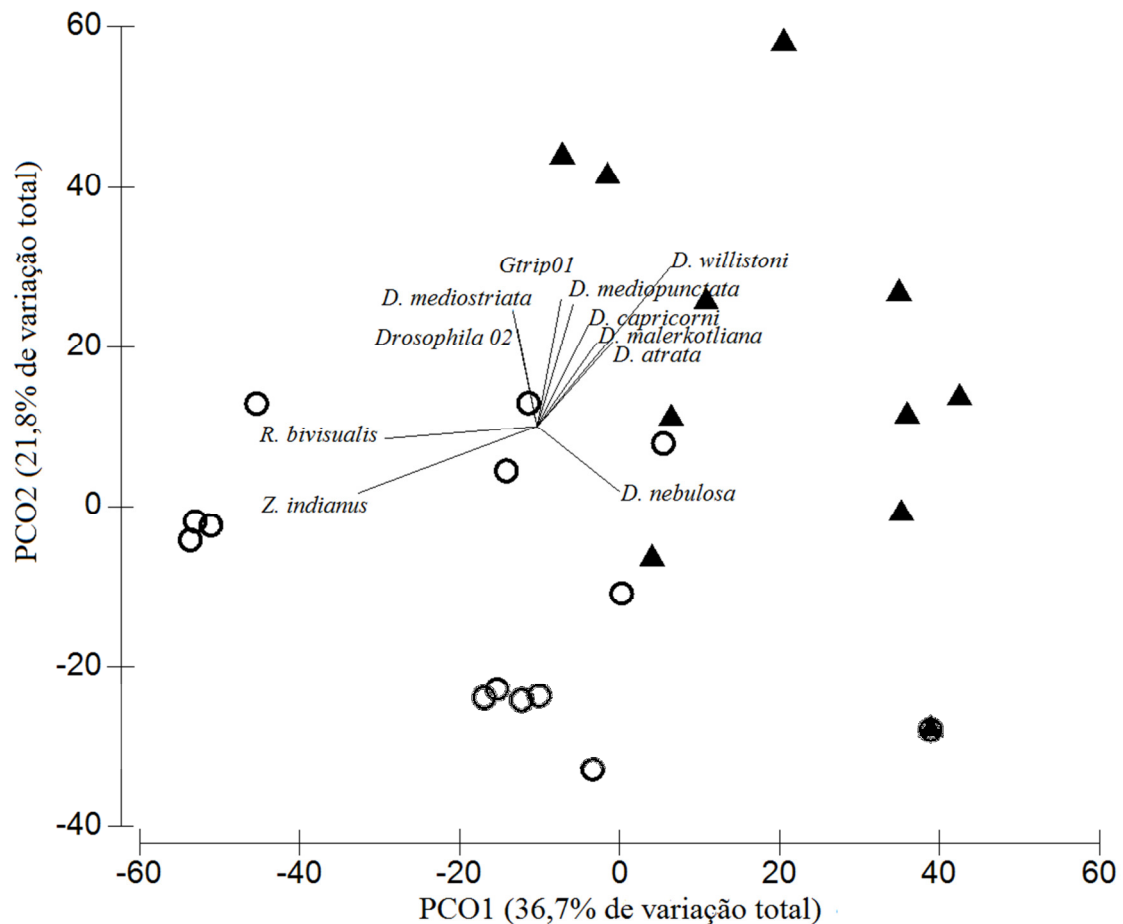


Figura 6. Análises de Coordenadas Principais (PCO) mostrando a relação de dissimilaridade entre as assembleias (23 espécies) encontradas em cada espécie de fruto (n=27), classificados de acordo com o ambiente onde foi coletado. ▲ = Mata de galeria, ○ = cerrado *sensu stricto*.

Discussão

Este estudo confirmou que as assembleias de larvas de drosofilídeos associadas a frutos do Cerrado variam no tempo e no espaço, e que refletem a dinâmica observada nas comunidades de adultos (Tidon *et al.* 2003; Tidon 2006; Mata & Tidon 2013; Roque *et al.* 2013). As possíveis causas dessas oscilações são discutidas a seguir.

Variação temporal na abundância e riqueza de moscas e de recursos

A abundância de indivíduos e a riqueza de espécies de drosofilídeos foram drasticamente reduzidas durante a estação seca, quando a disponibilidade de frutos também diminuiu. Flutuações temporais em populações de insetos têm sido associadas a oscilações nos fatores bióticos e abióticos (Wolda 1978; 1988), e em áreas temperadas muitas espécies de drosofilídeos sofrem drásticos afunilamentos no inverno, devido ao frio intenso (Patterson 1943; Poppe *et al.* 2013). Nos trópicos, por outro lado, a temperatura ao longo do ano oscila menos e os ciclos sazonais de drosofilídeos parecem ser regidos pela precipitação (Prakash & Reddy 1979), uma variável importante que determina a alternância entre estações secas e chuvosas. Estudos anteriores no Cerrado (Tidon 2006), entretanto, não encontraram relações consistentes entre a abundância de drosofilídeos e parâmetros climáticos abióticos (temperatura, pluviosidade, umidade relativa do ar e intensidade de luz). Nesse bioma, este é o primeiro estudo que encontrou correlações fortes e significativas entre as moscas e um parâmetro ambiental: a disponibilidade de recursos alimentares. A biomassa e número de fragmentos de frutos disponíveis no ambiente, ao longo do tempo, estão intimamente associados às flutuações temporais das comunidades de moscas. Embora a importância dos recursos como reguladores das populações tropicais de moscas já tenha sido reconhecida no Panamá (Pipkin 1953) e na Índia (Prakash & Reddy 1979), este é o primeiro estudo a relacionar o tamanho das populações de drosofilídeos com a disponibilidade de frutos de forma quantitativa.

Um importante resultado deste trabalho é a enorme quantidade de frutos que não registraram emergência de moscas. Em apenas 22% dos fragmentos dos frutos trazidos para o laboratório foram observados drosofilídeos, representando 30 das 57 espécies vegetais avaliadas neste estudo. É possível que a ausência de moscas na maioria dos fragmentos seja decorrência das condições artificiais do laboratório, mas esta é uma opção pouco provável

tendo em vista que a temperatura e a umidade foram cuidadosamente controladas, e os fragmentos de recursos monitorados a cada dois dias. Nesse contexto, mesmo reconhecendo que as taxas de mortalidade podem ser maiores no laboratório, achamos mais provável que os frutos que não apresentaram emergências estavam realmente vazios, ou seja, não foram colonizados por drosofilídeos no campo.

A proporção de frutos (fragmentos de recursos) desocupados foi alta nos dois ambientes e estações do ano, sugerindo que os recursos com potencial para desenvolvimento larval não estão saturados. Classicamente, competição não tem sido apontada como fator estruturador de comunidades de insetos (Shorrocks *et al.* 1984), e em drosofilídeos esse processo raramente é documentado em áreas naturais (Grimaldi & Jaenike 1984). Para que a competição ocorra o recurso precisa ser limitante, o que não parece ser o caso da disponibilidade de frutos no Cerrado.

É importante considerar, entretanto, que o recurso alimentar das moscas adultas e dos estágios larvais não são os frutos, mas as bactérias e leveduras envolvidas com sua decomposição. É possível que variações ambientais alterem a microbiota presente nos frutos, já que os valores nutricionais de alguns deles variam sazonalmente (Worman & Chapman 2005). A insuficiência nutricional poderia explicar a existência de frutos não colonizados: o fruto está disponível no campo, mas não abriga a microbiota que alimenta drosofilídeos. De fato, Biere & Bennett (2013) ressaltam que muitos estudos considerando apenas interações em dois níveis (plantas-insetos) podem falhar em detectar respostas para determinados padrões observados na natureza, pois esses sistemas muitas vezes envolvem interações entre três ou mais níveis (por ex. plantas – micro-organismos – insetos). Essas interações não apenas inserem uma complexidade necessária para a explicação adequada desses padrões, como também têm implicações importantes para a ecologia, evolução, e biologia da conservação (Biere & Bennett 2013). Assim, avaliação da composição de bactérias e

leveduras nesses substratos é uma linha de pesquisa necessária para que conclusões mais robustas sejam atingidas.

Variação espacial

As comunidades de larvas de drosofilídeos variam entre matas de galeria e cerrado sensu stricto, seguindo os padrões gerais já demonstrados para adultos (Mata & Tidon 2013). As matas, mais ricas em espécies, caracterizam-se por táxons neotropicais tais como as espécies do grupo *Drosophila willistoni* e pela morfo-espécie Gtrip01, do grupo *D. tripunctata*. Nos cerrados, por outro lado, a abundância de indivíduos é maior, a riqueza é mais baixa, e há uma forte dominância de espécies exóticas (*D. simulans* e *Z. indianus*). As causas desses padrões provavelmente são parecidas com as já discutidas em estudos anteriores com drosofilídeos adultos: matas são mais ricas porque apresentam condições abióticas mais estáveis, apresentam uma diversidade maior de micro-ambientes (Tidon 2006; Roque *et al.* 2013) e, possivelmente, também de recursos. Os cerrados, ambientalmente mais instáveis, são provavelmente estressantes para a maioria dos drosofilídeos neotropicais devido às suas condições abióticas extremas (Eiten 1972; Ribeiro & Walter 1998). Entretanto, eles comportam grandes populações de espécies generalistas e/ou exóticas, semelhantes às que se estabelecem em ambientes antropizados (Ferreira & Tidon 2005).

Considerações finais

As 23 espécies de drosofilídeos registradas neste trabalho correspondem a menos de 20% das 123 espécies conhecidas no Cerrado (Blanch & Gottschalk 2007; Chaves & Tidon 2008; Mata *et al.* 2008; Roque & Tidon 2008; Valadão *et al.* 2010), e essa discrepância pode ser explicada por diversos fatores. Em primeiro lugar, apenas uma pequena parcela do bioma, que é bastante extenso (2.000.000 km²) e ambientalmente heterogêneo, foi

amostrada neste trabalho. Estudos focando a diversidade β de insetos no Cerrado indicam que o *turnover* de espécies pode ser um importante fator da alta diversidade desses organismos, em diferentes escalas (Ferro & Diniz 2007; Mata *et al.* 2008; Carrijo *et al.* 2009; Mata *et al.* 2010a; Pacheco & Vasconcelos 2012; de Araujo *et al.* 2013; Neves *et al.* 2013). Dessa forma, é provável que a investigação de uma escala espacial maior amostrasse espécies não representadas aqui. Além da dimensão horizontal, parte dessa discrepância pode ser explicada também pela dimensão vertical. Outra razão para explicar a relativamente baixa riqueza de drosofilídeos, encontrada neste estudo, é que foram coletados apenas os frutos encontrados no solo, ou seja, eventuais substratos localizados em outros estratos verticais da floresta não foram amostrados. A estratificação vertical de espécies de drosofilídeos em matas já foi demonstrada (Tanabe 2002), e possivelmente reflete a variedade de nichos ao longo da dimensão vertical nesse ambiente. Roque *et al.* (2013) estudaram a comunidade de drosofilídeos adultos nos estratos verticais de uma das matas avaliadas no presente trabalho (Mata do Pitoco – IBGE), e encontraram 61 espécies de drosofilídeos. Essa riqueza corresponde a aproximadamente 2,5 vezes mais do que as 27 espécies registradas no presente estudo.

Embora este estudo tenha corroborado a importância dos frutos para a criação de drosofilídeos tropicais (Carson 1971), é possível que outros substratos, tradicionalmente menos investigados, sejam mais importantes do que se presume. Flores (Brncic 1983) e fungos (Jaenike 1978a), por exemplo, podem servir como sítios de criação de drosofilídeos inclusive em estratos mais elevados da floresta, longe do solo. Estudos recentes no Cerrado revelaram que a microbiota do solo desse bioma é muito rica em fungos (de Castro *et al.* 2008), bactérias (Araújo *et al.* 2012) e arqueias (Catão *et al.* 2013). É sabido que outros tipos de recursos, como a serapilheira, madeira em decomposição, fluxo de seiva em decomposição e até carcaças animais são usados como recurso para o desenvolvimento ontogenético dos

drosofilídeos (Skevington & Dang 2002). Tendo em vista que os registros de espécies de drosofilídeos no bioma se baseiam também em coletas desses substratos (Gottschalk *et al.* 2009b), é provável que amostras baseadas exclusivamente em frutos não representem adequadamente sua riqueza.

Conclusões

Este é o primeiro estudo que relaciona quantitativamente a forte sazonalidade de drosofilídeos com a disponibilidade de recursos. Durante a estação chuvosa, quando há mais frutos no solo, as populações de drosofilídeos apresentam uma grande expansão, enquanto na estação seca há um forte afunilamento populacional das espécies de moscas acompanhado da redução na disponibilidade de recursos. Esse padrão é concordante com o observado em comunidades de drosofilídeos adultos, assim como as diferenças espaciais entre as comunidades de larvas amostradas em matas e cerrados. Nesse contexto, os dados aqui obtidos corroboram os padrões de estruturação dessas assembleias obtidos com armadilhas. Este resultado é importante porque demonstra que, ainda que capture apenas uma parte da comunidade, a amostragem com armadilhas é capaz de refletir padrões comuns a outras dimensões da comunidade, como no caso das larvas que utilizam frutos.

Ainda que grande parte dos frutos amostrados esteja desocupada e disponível, a sua distribuição ao longo do tempo e do espaço é de fundamental importância para a dinâmica das populações dos drosofilídeos.

Referências

- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth. 214 pp.

- Araújo JF, de Castro AP, Costa MMC, Togawa RC, Pappas GJ, Quirino BF, Bustamante MMC, Williamson L, Handelsman J, Kruger RH (2012) Characterization of soil bacterial assemblies in Brazilian savanna-like vegetation reveals acidobacteria dominance. *Microbial Ecology* 64: 760-770.
- Biere A, Bennett AE (2013) Three-way interactions between plants, microbes and insects. *Functional Ecology* 27: 567-573.
- Blaunch ML, Gottschalk MS (2007) A novel record of Drosophilidae species in the Cerrado biome of the state of Mato Grosso, west-central Brazil. *Drosophila Information Service* 90: 90-96.
- Brake I, Bachli G (2008) World Catalogue of Insects - Drosophilidae (Diptera). Apollo Books, Strenstrup. 412 pp.
- Brcic D (1983) Ecology of flower-breeding *Drosophila*, 333-381. In Ashburner M., Carson H. L. , Thompson J. N. J. (eds) *The Genetics and Biology of Drosophila*. London, Academic Press Inc, 333-381.
- Brookes M (2001) Fly: an experimental life. Weindenfeld & Nicolson, London. 215 pp.
- Burla H, Pavan C (1953) The '*calloptera*' group of species (Drosophilidae, Diptera). *Revista Brasileira de Biologia* 13: 291-314.
- Carrijo TF, Brandao D, de Oliveira DE, Costa DA, Santos T (2009) Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado). *Journal of Insect Conservation* 13: 575-581.
- Carson HL (1971) The ecology of *Drosophila* breeding sites. Harold L-Lyon Arboretum Lecture, New York. 27 pp.
- Catão E, Castro AP, Barreto CC, Kruger RH, Kyaw CM (2013) Diversity of Archaea in Brazilian savanna soils. *Archives of Microbiology* 195: 507-512.
- Chassagnard MT, Tsacas L (1993) The subgenus *Zaprionus*-S Str definition of species groups and revision of the *vittiger* subgroup (Diptera, Drosophilidae). *Annales De La Societe Entomologique De France* 29: 173-194.
- Chaves NB, Tidon R (2008) Biogeographical aspects of drosophilids (Diptera, Drosophilidae) of the Brazilian savanna. *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 340-348.
- Clark AG, Eisen MB, Smith DR, Bergman CM, *et al.* (2007) Evolution of genes and genomes on the *Drosophila* phylogeny. *Nature* 450: 203-218.
- Colwell RK (2013) *EstimateS*. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Ver. 9. <http://purl.oclc.org/estimates>.

- de Araujo WS, Scareli-Santos C, Guilherme FAG, Cuevas-Reyes P (2013) Comparing galling insect richness among Neotropical savannas: effects of plant richness, vegetation structure and super-host presence. *Biodiversity and Conservation* 22: 1083-1094.
- de Castro AP, Quirino BF, Pappas G, Kurokawa AS, Neto EL, Kruger RH (2008) Diversity of soil fungal communities of Cerrado and its closely surrounding agriculture fields. *Archives of Microbiology* 190: 129-139.
- Eiten G (1972) Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review* 38: 201-341.
- Ferreira LB, Tidon R (2005) Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in environments with different grades of urbanization. *Biodiversity and Conservation* 14: 1809-1821.
- Ferro VG, Diniz IR (2007) Composition of the *Arctiidae* species (Insecta, Lepidoptera) in Cerrado areas. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 635-646.
- Freire-Maia N, Pavan C (1949) Introdução ao estudo da drosófila. *Cultus* 1: 1-171.
- Gottschalk MS, Bizzo LEM, Döge JS, Profes MS, Hofmann PRP, Valente VLS (2009) Drosophilidae (Diptera) associated to fungi: differential use of resources in anthropic and Atlantic Rain Forest areas. *Iheringia. Série Zoológica* 99: 442-448.
- Grimaldi D, Jaenike J (1984) Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. *Ecology* 65: 1113-1120.
- Jaenike J (1978a) Host selection by mycophagous *Drosophila*. *Ecology* 59: 1286-1288.
- Jaenike J (1978b) Resource predictability and niche breadth in *Drosophila quinaria* species group. *Evolution* 32: 676-678.
- Kuhlmann M (2012) Frutos e sementes do Cerrado: um atrativo para a fauna. Rede de Sementes do Cerrado, Brasília. 360 pp.
- Leão BFD, Tidon R (2004) Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the fruits of the native Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Annales De La Societe Entomologique De France* 40: 285-290.
- Markow TA, O'Grady P (2008) Reproductive ecology of *Drosophila*. *Functional Ecology* 22: 747-759.
- Mata R, McGeoch M, Tidon R (2008) Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodiversity and Conservation* 17: 2899-2916.
- Mata RA, McGeoch M, Tidon R (2010) Drosophilids (Insecta, Diptera) as tools for conservation Biology. *Natureza & Conservacao* 8: 60-65.

- Mata RA, Tidon R (2013) The relative roles of habitat heterogeneity and disturbance in drosophilid assemblages (Diptera, Drosophilidae) in the Cerrado. *Insect Conservation and Diversity* 2: 1-8.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Jr MC, Rezende AB, Filgueiras TS, Nogueira PE, Fagg CW (2008) Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12356 espécies. In Sano S. M., Almeida S. P., Ribeiro J. F. (eds) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Brasília, DF, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica.
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, Fonseca GAB (2005) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. Cemex, WA. 392 pp.
- Neves FS, Queiroz-Dantas KS, da Rocha WD, Delabie JHC (2013) Ants of three adjacent habitats of a transition region between the Cerrado and Caatinga biomes: The effects of heterogeneity and variation in canopy cover. *Neotropical Entomology* 42: 258-268.
- Oliveira PE (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado, 169-192. In Sano S. M., Almeida S. P. (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, Embrapa-CPAC, 169-192.
- Oliveira PS, Marquis RJ (2002) *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. 398 pp.
- Pacheco R, Vasconcelos HL (2012) Habitat diversity enhances ant diversity in a naturally heterogeneous Brazilian landscape. *Biodiversity and Conservation* 21: 797-809.
- Pattersson JT (1943) The Drosophilidae of the southwest. *The University of Texas Publications* 4313: 7-214.
- Pipkin SB (1953) Fluctuations in *Drosophila* populations in a tropical area. *American Naturalist* 87: 317-322.
- Pipkin SB, Rodrigue.RI, Leon J (1966) Plant host specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera - Drosophilidae). *American Naturalist* 100: 135-156.
- Poppe JL, Valente VLS, Schmitz HJ (2013) Population dynamics of drosophilids in the Pampa biome in response to temperature. *Neotropical Entomology* 42: 269-277.
- Powell JR (1997) *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The Drosophila Model*. Oxford University Press, New York. 562 pp.

- Prakash HS, Reddy GS (1979) Seasonality and population fluctuations in the *Drosophila* of Western Ghats. Proceedings of the Indian Academy of Sciences-Animal Sciences 88: 193-204.
- Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado, 89-152. In Sano S. M. , Almeida S. P. (eds) Cerrado: ambiente e flora. Planaltina, Embrapa, 89-152.
- Roque F, da Mata RA, Tidon R (2013) Temporal and vertical drosophilid (Insecta; Diptera) assemblage fluctuations in a neotropical gallery forest. Biodiversity and Conservation 22: 657-672.
- Roque F, Hay JV, Tidon R (2009) Breeding sites of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. I. *Emmotum nitens* (Icacinaceae), *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and *Anacardium humile* (Anacardiaceae). Revista Brasileira de Entomologia 53: 308-313.
- Roque F, Tidon R (2008) Eight new records for drosophilids (Insecta: Diptera) in the Brazilian savanna. Drosophila Information Service 91: 94-98.
- Shorrock B (1982) The breeding sites of temperate woodland *Drosophila*, 385-428. In Ashburner M., Carson H. L. , Thompson J. N. J. (eds) The Genetics and Biology Of *Drosophila*. London, Academic Press Inc., 385-428.
- Shorrock B, Rosewell J, Edwards K, Atkinson W (1984) Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. Nature 310: 310-312.
- Skevington JH, Dang PT (2002) Exploring the diversity of flies (Diptera). Biodiversity 3: 3-27.
- Tanabe S (2002) Between-forest variation in vertical stratification of drosophilid populations. Ecological Entomology 27: 720-731.
- Tidon R (2006) Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. Biological Journal of the Linnean Society 87: 233-247.
- Tidon R, Leite DF, Leao BFD (2003) Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. Biological Conservation 112: 299-305.
- Valadão H, Hay JV, Tidon R (2010) Temporal dynamics and resource availability for drosophilid fruit flies (Insecta, Diptera) in a gallery forest in the Brazilian Savanna. International Journal of Ecology Article ID 152437: 7 pgs.

- Vilela CR, Bächli G (1990) Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 63: 1-332.
- Wolda H (1978) Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *Journal of Animal Ecology* 47: 369-381.
- Wolda H (1988) Insect seasonality - Why. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 1-18.
- Worman CO, Chapman CA (2005) Seasonal variation in the quality of a tropical ripe fruit and the response of three frugivores. *Journal of Tropical Ecology* 21: 689-697.

Apêndice 1. Abundância de espécies de drosofilídeos cujas larvas se desenvolvem em frutos do Cerrado nas estações chuvosa e seca e nas fitofisionomias cerrado *sensu stricto* e mata de galerias no IBGE, JBB, PNB e ESECAE. Dados coletados entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.

Estação / fitofisionomia	Fruto	<i>D. nebulosa</i>	<i>Z. indianus</i>	<i>D. willistoni</i>	<i>D. malerkotliana</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. fumipennis</i>	<i>D. atrata</i>	<i>D. immigrans</i>	Grtrip01	<i>D. mediopunctata</i>	<i>D. mediostrata</i>	<i>R. bivisualis</i>	<i>D. cardini</i>	<i>S. latifasciaeformis</i>	<i>D. stutervanii</i>	<i>D. mercatorum</i>	<i>Drosophila02</i>	<i>D. capricorni</i>	<i>D. bocainenses</i>	<i>D. paulistorum</i>	<i>Drosophila01</i>	<i>D. hydei</i>	<i>Drosophila03</i>	Total Geral
Chuvosa																									
Cerrado	<i>Caryocar brasiliense</i>	1109	403	475	46	20	39		16			3		9	2	4	3			1	1				2131
	<i>Pouteria ramiflora</i>	35	755	56		9	4						2	1	1	1									864
	<i>Syagrus</i> sp.	30	43			8							2				1								84
	<i>Syzygium jambos</i>	18	18			28																			64
	<i>Byrsonima</i> sp.	19	24	1	2																				46
	<i>Emmotum nitens</i>	5	23			1																			29
	<i>Psidium pohlianum</i>	14	6																						20
	<i>Eugenia dysenterica</i>		12			1							5												18
	FrutoCerrado01	4	6			4																			14
	<i>Salacia crassifolia</i>		14																						14
	<i>Brosimum gaudichaudii</i>		4										2												6
	<i>Andira humilis</i>		2									1		1											4
	<i>Anacardium humile</i>		4																						4

(cont.)

Apêndice 1. (cont.)

Estação / fitofisionomia	Fruto	<i>D. nebulosa</i>	<i>Z. indianus</i>	<i>D. willistoni</i>	<i>D. malerkotliana</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. fumipennis</i>	<i>D. atrata</i>	<i>D. immigrans</i>	Gtrip01	<i>D. mediopunctata</i>	<i>D. mediostriata</i>	<i>R. bivisualis</i>	<i>D. cardini</i>	<i>S. latifasciaeformis</i>	<i>D. stutervanti</i>	<i>D. mercatorum</i>	<i>Drosophila02</i>	<i>D. capricorni</i>	<i>D. bocainenses</i>	<i>D. paulistorum</i>	<i>Drosophila01</i>	<i>D. hydei</i>	<i>Drosophila03</i>	Total Geral
Chuvosa (cont.)	<i>Campomanesia pubescens</i>					2																			2
	<i>Psidium</i> sp.	1																							1
Mata	FrutoMata01	31	9	92	240	2	11	8	1	1	12											1	1		409
	<i>Alibertia edulis</i>	57	27	19						1	1	1							1						107
	<i>Garcinia gardneriana</i>	5		73	14										6										98
	<i>Diospyros hispida</i>	3		4				16								1							1		25
	<i>Hymenaea martiana</i>									14		8							3						25
	<i>Emmotum nitens</i>	6	7	4																					17
	FrutoMata02	1		8																					9
	FrutoMata03	2																							2
	<i>Cheiloclinium cognatum</i>										2														2
	<i>Byrsonima basiloba</i>				1														1						2
	FrutoMata04	1																							1
	FrutoMata05	1																							1

(cont.)

Apêndice 1. (cont.)

Estação / fitofisionomia	Fruto	<i>D. nebulosa</i>	<i>Z. indianus</i>	<i>D. willistoni</i>	<i>D. malerkotliana</i>	<i>D. simulans</i>	<i>D. fumipennis</i>	<i>D. atrata</i>	<i>D. immigrans</i>	Gtrip01	<i>D. mediopunctata</i>	<i>D. mediostriata</i>	<i>R. bivisualis</i>	<i>D. cardini</i>	<i>S. latifasciaeformis</i>	<i>D. stutervanti</i>	<i>D. mercatorum</i>	<i>Drosophila02</i>	<i>D. capricorni</i>	<i>D. bocainenses</i>	<i>D. paulistorum</i>	<i>Drosophila01</i>	<i>D. hydei</i>	<i>Drosophila03</i>	Total Geral
	Seca																								
Cerrado	<i>Psidium</i> sp.	1																							1
Mata	<i>Mauritia flexuosa</i>	8		4		2																			14
	<i>Diospyros hispida</i>	7		1																					8
Total Geral		1358	1357	738	302	77	54	24	17	16	15	13	11	11	9	6	4	3	2	1	1	1	1	1	4022

Capítulo 3

**Influência de heterogeneidade ambiental na
agregação e na estabilidade da coexistência de
drosofilídeos em recursos efêmeros e
fragmentados**

Introdução

A coexistência de espécies competidoras tem sido um dos tópicos mais debatidos em ecologia, uma vez que é crucial para entender como a diversidade de espécies é mantida (Chesson 2000; Gordon 2000). Neste contexto, as comunidades de insetos que usam recursos efêmeros e fragmentados têm recebido muita atenção, pois frequentemente apresentam uma alta riqueza e uma aparente ausência de partição de recursos (Beaver 1977; Shorrocks 1990; Wertheim *et al.* 2000). O modelo de coexistência por agregação (Shorrocks *et al.* 1979; Ives 1988) tem sido frequentemente usado para explicar a alta riqueza nessas comunidades. De acordo com este modelo, se os indivíduos de um competidor superior apresentarem uma distribuição agregada nos fragmentos de recursos, então o encontro entre diferentes espécies será menor em relação aos encontros intraespecíficos, e a coexistência estável pode ser alcançada. Estudos mostram que altos níveis de agregação pode ser o mecanismo que proporciona uma maior diversidade em recursos efêmeros e fragmentados (Krijger & Sevenster 2001).

Embora os mecanismos básicos do modelo sejam muito bem compreendidos, os efeitos da variação espacial e temporal sobre os padrões de agregação ainda precisam de investigação. O modelo coexistência por agregação foi testado em diversos tipos de recursos, tais como frutos (Sevenster & VanAlphen 1996; Mitsui & Kimura 2000; Inouye 2005), fungos (Jaenike & James 1991; Heard 1998; Wertheim *et al.* 2000), carcaças de animais (Ives 1991; Woodcock *et al.* 2002) e fezes (Hutton & Giller 2004; Horgan 2006), e as comunidades mostram consistentemente padrões de alta agregação intraespecífica. No entanto, a maioria desses estudos foi feita com apenas um tipo de recurso (Ives 1991; Sevenster & VanAlphen 1996; Inouye 2005) ou, ao usar mais de um, os diferentes tipos de recursos foram agrupados para as análises (Jaenike & James 1991; Toda *et al.* 1999).

Diferentes tipos de recursos (espécies de frutos, fungos ou animais) podem fornecer fragmentos distintos em termos de disponibilidade, tamanho e conteúdo nutricional. Como uma distribuição agregada é resultado de uma combinação entre a localização de fragmentos de recursos adequados e o comportamento de oviposição, entender como os padrões de agregação são afetados por diferentes recursos, habitats e estações é essencial para a compreensão de como a agregação afeta comunidades.

Diferentes habitats oferecem condições diferentes para as comunidades e, portanto, podem interferir na forma pela qual as espécies localizam recursos adequados, e na distribuição dos indivíduos dentro dos fragmentos de recursos (Sevenster & VanAlphen 1996; Krijger & Sevenster 2001). No entanto, poucos estudos analisaram os efeitos da heterogeneidade ambiental (e.g. Mitsui & Kimura 2000; Krijger & Sevenster 2001; Woodcock *et al.* 2002) sobre padrões de agregação, especialmente em habitats naturais. Em muitas áreas, uma grande variedade de habitats ocorre naturalmente em mosaicos, e habitats vizinhos podem variar em características bióticas e abióticas. Assim, para compreender os padrões de agregação, devem ser considerados os efeitos de diferentes habitats, assim como os de diferentes tipos de recursos dentro de habitats.

Assim como a heterogeneidade espacial, variações temporais também podem desempenhar um papel fundamental na dinâmica de comunidades de insetos. A sazonalidade pode ter uma enorme influência sobre a riqueza, abundância e composição (i.e. Wolda 1988), mesmo em comunidades de insetos tropicais (Pinheiro *et al.* 2002; Grove & Forster 2011; Driessen *et al.* 2013). Embora Krijger & Sevenster (2001) tenham destacado a importância de se investigar os efeitos sazonais no modelo de coexistência por agregação, especialmente devido à variação na disponibilidade de recursos, eles ainda permanecem pouco compreendidos. Neste estudo, examinamos a variação espacial e temporal nos padrões de

agregação intraespecífica em comunidades de drosofilídeos que utilizam frutos como recursos de oviposição, no bioma Cerrado.

A família Drosophilidae é um grupo taxonômico bem estudado, e algumas de suas espécies, como *Drosophila melanogaster*, são consideradas modelos biológicos consagrados desde o início do século XX (Powell 1997). Nas últimas décadas as comunidades desses insetos tem sido avaliadas sob diferentes abordagens ecológicas (Grimaldi & Jaenike 1984; Nunney 1990; Markow & O'Grady 2008), revelando que esses insetos representam um excelente sistema biológico também para a Ecologia (Mata *et al.* 2010a). Os drosofilídeos compõem uma família bastante diversificada, com mais de 4000 espécies encontradas no mundo todo (Brake & Bachli 2008). Esses insetos são holometábolos, e suas larvas se alimentam de microrganismos presentes na matéria em decomposição, como frutos caídos e fungos, que são locais onde os adultos ovipositam. Como muitas outras comunidades de insetos, os drosofilídeos são fortemente influenciados pelo ambiente. No Cerrado, são mais diversos e abundantes em matas de galeria (Tidon 2006), onde existem muitas espécies de plantas frutíferas. Os drosofilídeos também são muito afetados pela sazonalidade, com um grande afunilamento populacional durante a estação seca (Mata & Tidon 2013; Roque *et al.* 2013).

O bioma Cerrado é um mosaico de fitofisionomias, com vegetações de campos limpos, savanas e densas matas de galerias (Eiten 1972; Oliveira & Marquis 2002). Esse bioma é um dos 34 *hotspots* de biodiversidade do planeta e é reconhecido por apresentar uma alta diversidade de espécies, altos níveis de endemismo, e por estar extremamente ameaçado devido a atividades antrópicas (Mittermeier *et al.* 2005b). Possui um clima bastante sazonal, principalmente em termos de precipitação, com uma estação chuvosa que ocorre entre outubro e março e uma estação seca entre abril e setembro. A precipitação anual média é de 1.500 mm (Oliveira & Marquis 2002), mas concentrada quase que exclusivamente no período chuvoso.

O Cerrado apresenta aproximadamente 8.340 espécies de plantas fanerógamas, com pelo menos 2.500 espécies em florestas e 2.880 em áreas savânicas (Mendonça *et al.* 2008). A dispersão de frutos carnosos ocorre durante todo o ano, mas é mais concentrada na estação chuvosa (Oliveira 1998).

A fim de examinar os padrões espaciais e temporais na agregação e coexistência de drosofilídeos no Cerrado, estudamos as comunidades de moscas em frutos caídos de uma vasta gama de espécies, tanto em florestas quanto em áreas savânicas, e durante as estações chuvosa e seca. Nosso objetivo foi entender como esses diferentes tipos de variação ambiental afetam a agregação e a estabilidade da coexistência destas moscas em substratos efêmeros e fragmentados. Nossa predição é que a agregação é mais intensa: em (1) frutos com mais fragmentos disponíveis, (2) nas áreas florestais, e (3) durante a estação chuvosa.

Material e Métodos

Área de estudos

Nosso estudo foi realizado em quatro unidades de conservação do Distrito Federal, Brasil: Estação Ecológica de Águas Emendadas – ESECAE (15° 34' 26'' S; 47° 34' 58'' W), Parque Nacional de Brasília – PNB (15° 43' 56'' S; 47° 55' 53'' W), Jardim Botânico de Brasília – JBB (15° 52' 42'' S; 47° 50' 17'' W) e na Reserva Ecológica do IBGE (15° 56' 31'' S; 47° 52' 41'' W). Em cada unidade de conservação, duas áreas de matas de galeria e duas áreas de savana (*cerrado sensu stricto*) de aproximadamente 400 m² cada e pelo menos 200 m de distância uma da outra foram amostradas mensalmente entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.

Coleta de dados e laboratório

Durante cada evento de coleta, dois coletores procuraram por frutos caídos no solo, em cada área, por 30 minutos, totalizando oito horas de esforço amostral em cada mês e 128 horas em todo o estudo, por cada coletor. Nessas ocasiões, foram recolhidos frutos de várias espécies e em diferentes estágios de decomposição, totalizando no máximo 50 frutos de cada espécie vegetal em cada área/dia, mas raramente foram encontrados mais frutos que esta quantidade. No laboratório, os frutos foram pesados e armazenados individualmente em recipientes plásticos contendo vermiculita umedecida com uma solução de Nipagin[®], um inibidor de fungos filamentosos. Esses recipientes foram cobertos com uma tela fina e translúcida, para reter os adultos que emergiram dos frutos. Todos os frutos foram acondicionados em temperatura constante (25°C). Os adultos que emergiram dos frutos foram removidos a cada dois dias e armazenados em microtúbulos com álcool 70%. A identificação dos frutos foi feita por meio de especialistas em botânica (C. E. B. Proença e M. Kuhlmann) e por meio de literatura especializada (Kuhlmann 2012). A identificação das moscas foi feita usando chaves taxonômicas (Freire-Maia & Pavan 1949; Burla & Pavan 1953), descrições (Chassagnard & Tsacas 1993) e, em alguns casos, a análise da terminália masculina (Vilela & Bächli 1990).

Análise de dados

A agregação das espécies em cada fruto foi calculada seguindo o método proposto por Sevenster (1996). De acordo com esse modelo, o índice de agregação J_x é o aumento proporcional no número médio de encontros intraespecíficos de uma espécie x em relação a uma distribuição aleatória, e é calculado de acordo com a seguinte equação:

$$J_x = \left(\frac{\sum e_i}{N^2} \times \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{e_i} \right) - 1$$

em que e_i é o tamanho do fruto i , N é o número total de indivíduos coletados e n_i é o número de indivíduos no fruto i . A distribuição da espécie é agregada quando $J_x > 0$, aleatória quando $J_x = 0$ e uniforme se $J_x < 0$. Um valor de $J = 0,5$ pode ser interpretado como um aumento de 50% no encontro intraespecífico experimentado por um indivíduo.

O tamanho do fragmento de recurso (cada fruto individual) e_i é uma medida análoga à capacidade suporte do fragmento de recurso e, idealmente, este parâmetro é a quantidade de polpa no fruto no momento da oviposição (Sevenster 1996). Apesar da diferença entre espécies de plantas na estrutura dos frutos (uma vs várias sementes, espessura da casca do fruto, etc.) o número médio de adultos que emergiram de uma espécie de fruto é correlacionado positivamente com o logaritmo da massa do fruto ($r=0,50$; $p<0,0001$), e portanto e_i foi calculado como o peso úmido do fruto após transformação logarítmica.

O índice de associação interespecífica, C_{xy} , que é o aumento no encontro médio entre a espécie x e seu competidor y comparado a uma distribuição aleatória, é similar ao J . Como na natureza as espécies não competem aos pares, a espécie denotada por y foi substituída por uma única “super-espécie”, que consiste em todas as outras espécies competidoras, e denotadas a partir daqui pelo acrônimo “- x ”. Esta suposição é razoável, pois espécies que dividem um mesmo recurso possivelmente apresentam uma alta similaridade ecológica e baixa assimetria competitiva (Sevenster & VanAlphen 1996; Wertheim *et al.* 2000). Assim, o índice de associação $C_{x,-x}$ foi calculado de acordo com a seguinte equação:

$$C_{x,-x} = \left(\frac{\sum e_i}{N_x \cdot N_{-x}} \times \sum \frac{n_{xi} \cdot n_{-xi}}{e_i} \right) - 1$$

Quando $C = 0$, os competidores da espécie estão distribuídos aleatoriamente em relação a ela, enquanto que $C > 0$ indica uma associação positiva entre as espécies (partilha de fragmentos de recursos) e $C < 0$ significa uma separação das espécies nos fragmentos de recursos. Tanto J quanto C variam de -1 a infinito.

Finalmente, o índice de estabilidade da coexistência, $T_{x,-x}$, que pode ser entendido como o efeito relativo da agregação do competidor superior, foi calculado segundo à equação:

$$T_{x,-x} = \frac{C_{x,-x} + 1}{J_{-x} + 1}$$

$T_{x,-x}$ varia entre zero e infinito e a espécie x persistirá na presença da super-espécie “- x ” se o valor do índice for menor do que um, sendo que valores mais próximos de zero indicam uma maior estabilidade da coexistência.

Para que $T_{x,-x}$ seja válido como critério de coexistência, duas premissas precisam ser reconhecidas: (1) cada fêmea deposita um único ovo em cada fragmento de recurso, e (2) o coeficiente de competição deve ser determinado pelo consumo per capita das espécies competidoras (Sevenster 1996). Apesar de não ter uma medida direta do tamanho da ninhada de cada fêmea, dados não publicados pelo nosso grupo (Döge, comunicação pessoal) mostraram que para algumas espécies no Cerrado o número médio de ovos postos é de aproximadamente 0,3 ovos por hora (em um período de 24 horas) em condições de laboratório. Considerando que fêmeas não permanecem muito tempo em um único fragmento de recurso, é razoável supor que o tamanho da ninhada é, na maioria dos casos, de um único ovo. Em relação ao coeficiente de competição, a competição em *Drosophila* é principalmente por exploração (devido ao consumo do recurso) e com as espécies apresentando períodos de alimentação bem similares (Bakker 1961), indicando que essa premissa foi satisfeita. Mais informações sobre as premissas e sobre outros modelos de agregação podem ser encontradas em Hartley & Shorrocks (2002).

Frutos não ocupados podem estar vazios por dois motivos: ou não foram localizados por uma fêmea no momento da oviposição ou não apresentavam as condições necessárias para o desenvolvimento das larvas e, conseqüentemente, não são considerados como um recurso adequado. As duas categorias devem ser tratadas com cuidado, pois apenas a primeira constitui um recurso verdadeiro e deveria ser incluída nos cálculos de agregação e

coexistência, enquanto que a inclusão de frutos da segunda categoria causaria um aumento na agregação. Como as duas categorias não são facilmente distinguíveis, foram incluídos apenas recursos com pelo menos cinco frutos utilizados por drosofilídeos. Adicionalmente, os índices foram calculados apenas para espécies com pelo menos cinco indivíduos coletados. Esse procedimento visa a eliminação de espécies muito raras e de frutos pouco explorados, que em alguns casos, podem causar uma inflação nos valores dos índices (Wertheim *et al.* 2000). Ainda que os índices tenham sido calculados apenas para espécies com o mínimo cinco indivíduos, todos os indivíduos de um fruto foram incluídos na super-espécie -x, pois constituíram potenciais competidores.

A comparação dos níveis de agregação e estabilidade de coexistência de drosofilídeos entre as espécies de recursos foi realizada utilizando o teste de Kruskal-Wallis. Para tanto, comparamos – entre as plantas – o conjunto de cada um dos índices (J_x , $C_{x,-x}$ e $T_{x,-x}$) das espécies de moscas que a utilizaram como recurso. A comparação entre matas de galeria e cerrados foi feita com o teste de Mann-Whitney e seguiu a mesma lógica, mas utilizando todo o conjunto de índices de cada fitofisionomia. Para relacionar (1) o número de fragmentos e (2) o peso dos frutos com a agregação das espécies foram realizadas correlações entre a agregação média do fruto r (J_r) e (1) o número de frutos colonizados (correlação de Spearman), e (2) o peso médio dos frutos (após transformação logarítmica – Correlação de Pearson).

A agregação média foi calculada como a média geométrica dos índices obtidos para cada espécie de mosca, individualmente para cada recurso, de acordo com a equação:

$$J_r = \exp\left(\left[\frac{1}{S_r} \sum \ln(J_x + 1)\right] - 1\right)$$

sendo J_r o valor do índice médio (de todas as espécies de moscas encontradas) no recurso r , e S_r a riqueza total de espécies de drosofilídeos no recurso r . Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa estatístico R (R Development CoreTeam 2011)

Resultados

Foram coletados 2.773 frutos, representando 59 espécies diferentes, mas dentre elas apenas 29 estavam ocupadas por drosofilídeos (Tabela 1). O número de espécies de plantas com frutos colonizados variou entre as fitofisionomias: 17 espécies no cerrado *sensu stricto* e 13 nas matas de galeria. Apenas uma espécie, *Emmotum nitens*, foi encontrada nas duas fisionomias. A variação na riqueza de espécies com frutos colonizados foi maior na dimensão temporal, com 29 espécies de plantas utilizadas por drosofilídeos na estação chuvosa e apenas três na estação seca, dentre as quais *Mauritia flexuosa* foi utilizada apenas nessa estação.

Foram coletados 4022 indivíduos pertencentes a 23 espécies de drosofilídeos, quatro delas identificadas apenas como morfo-espécies do gênero *Drosophila*, e dentre essas uma alocada no grupo *D. tripunctata*. Além destes drosofilídeos, 91 indivíduos de duas morfo-espécies de Hymenoptera parasitoides emergiram dos frutos coletados. No cerrado *sensu stricto*, foram coletadas 15 espécies de drosofilídeos, sendo cinco delas encontradas exclusivamente nesta fitofisionomia, enquanto que em matas de galeria, foram coletadas 18 espécies, sendo oito espécies coletadas apenas em matas. Em contraste com a riqueza, a abundância de drosofilídeos foi maior no cerrado *sensu stricto*, com 3302 indivíduos coletados nesta fitofisionomia e 742 coletados em matas de galeria.

Tabela 1. Abundância de espécies de drosofilídeos cujas larvas se desenvolvem em frutos do Cerrado nas estações chuvosa e seca e nas fitofisionomias cerrado *sensu stricto* e mata de galerias no IBGE, JBB, PNB e ESECAE. As colunas “Hymenoptera” referem-se a duas morfoespécies de vespas parasitóides de drosofilídeos. Dados coletados entre outubro de 2010 e janeiro de 2012.

Estação / fitofisionomia	Fruto	<i>D. nebulosa</i>	<i>Z. indianus</i>	<i>D. willistoni</i>	<i>D. malerkotliana</i>	Hymenoptera01	<i>D. simulans</i>	<i>D. fumipennis</i>	<i>D. atrata</i>	<i>D. immigrans</i>	Gttrip01	<i>D. mediopunctata</i>	<i>D. mediostrata</i>	<i>R. bivisualis</i>	<i>D. cardini</i>	<i>S. latifasciaeformis</i>	<i>D. stutervanti</i>	<i>D. mercatorum</i>	<i>Drosophila02</i>	<i>D. capricorni</i>	Hymenoptera02	<i>D. bocainenses</i>	<i>D. paulistorum</i>	<i>Drosophila01</i>	<i>D. hydei</i>	<i>Drosophila03</i>	Total Geral
Chuvosa																											
Cerrado	<i>Caryocar brasiliense</i>	1109	403	475	46	7	20	39		16			3		9	2	4	3					1	1			2138
	<i>Pouteria ramiflora</i>	35	755	56			9	4						2	1	1	1										864
	<i>Syagrus</i> sp.	30	43			2	8							2				1									86
	<i>Syzygium jambos</i>	18	18			22	28																				86
	<i>Byrsonima</i> sp.	19	24	1	2																						46
	<i>Emmotum nitens</i>	5	23				1																				29
	<i>Psidium pohlianum</i>	14	6																								20
	<i>Eugenia dysenterica</i>		12				1							5													18
	FrutoCerrado01	4	6				4																				14
	<i>Salacia crassifolia</i>		14																								14
	<i>Brosimum gaudichaudii</i>		4											2													6
	<i>Andira humilis</i>		2										1		1												4
	<i>Anacardium humile</i>		4																								4
	<i>Campomanesia pubescens</i>						2																				2

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Estação / fitofisionomia	Fruto	<i>D. nebulosa</i>	<i>Z. indianus</i>	<i>D. willistoni</i>	<i>D. malerkotliana</i>	Hymenoptera01	<i>D. simulans</i>	<i>D. fumipennis</i>	<i>D. atrata</i>	<i>D. immigrans</i>	Grtrip01	<i>D. mediopunctata</i>	<i>D. mediostrata</i>	<i>R. bivisualis</i>	<i>D. cardini</i>	<i>S. latifasciaeformis</i>	<i>D. stutervanti</i>	<i>D. mercatorum</i>	<i>Drosophila02</i>	<i>D. capricorni</i>	Hymenoptera02	<i>D. bocainenses</i>	<i>D. paulistorum</i>	<i>Drosophila01</i>	<i>D. hydei</i>	<i>Drosophila03</i>	Total Geral
	<i>Psidium</i> sp.	1																									1
Mata	FrutoMata01	31	9	92	240	24	2	11	8	1	1	12									2			1		1	435
	<i>Alibertia edulis</i>	57	27	19		2					1	1	1							1							109
	<i>Garcinia gardneriana</i>	5		73	14	12										6											110
	<i>Diospyros hispida</i>	3		4		20			16								1								1		45
	<i>Hymenaea martiana</i>										14		8						3								25
	<i>Emmotum nitens</i>	6	7	4																							17
	FrutoMata02	1		8																							9
	FrutoMata03	2																									2
	<i>Cheiloclinium cognatum</i>											2															2
	<i>Byrsonima basiloba</i>			1																1							2
	FrutoMata04	1																									1
	FrutoMata05	1																									1
Seca																											
Cerrado	<i>Psidium</i> sp.	1																									1
Mata	<i>Mauritia flexuosa</i>	8		4			2																				14
	<i>Diospyros hispida</i>	7		1																							8
Total Geral		1358	1357	738	302	89	77	54	24	17	16	15	13	11	11	9	6	4	3	2	2	1	1	1	1	1	4113

Agregação e coexistência

Dentre as 29 espécies de plantas com registros de emergência e as 23 espécies de drosofilídeos coletadas, apenas nove espécies de frutos e 14 espécies de moscas foram incluídas nas análises devido à suficiência amostral. Durante a estação seca não houve frutos e/ou moscas em quantidades suficientes para serem analisados.

Todas as espécies de drosofilídeos analisadas apresentaram distribuição agregada em todos os recursos analisados, com índices de agregação J_x variando entre 0,1 para *Zaprionus indianus* em *Syagrus* sp. e 37,7 para *Drosophila stutervanti* em *Caryocar brasiliense*.

O encontro interespecífico variou entre as espécies e os recursos analisados, sendo que 65% dos valores de $C_{x,x}$ foram negativos, ou seja, o encontro foi menor do que o esperado ao acaso. Nos casos em que os encontros interespecíficos foram positivos, os valores de C variaram entre 0,08 para *D. willistoni* e *D. malerkotliana* em *Garcinia gardneriana* e 1,22 para *D. immigrans* em *C. brasiliense*, valores que de maneira geral são baixos e indicam uma fraca associação entre as espécies.

Considerando a totalidade da amostra, o critério de coexistência estável ($T_{x,x}$) variou de 0,08 para *D. nebulosa* em *C. brasiliense* a 1,44 para *D. immigrans* no FrutoMata01, e foi atingido em 91% dos casos. Quase todas as espécies de drosofilídeos atingiram esse critério ($T_{x,x} < 1$) em pelo menos uma espécie vegetal. As exceções foram *D. immigrans* e *D. cardini*. A primeira foi encontrada nas duas fitofisionomias nos frutos de *C. brasiliense* e do FrutoMata01, com índices de estabilidade da coexistência iguais a 1,35 e 1,44 respectivamente. Já *D. cardini* foi coletada apenas no cerrado *sensu stricto* em frutos de *C. brasiliense* e de *P. ramiflora*, com índices 1,01 e 1,05, respectivamente.

Diferenças entre recursos

A variação dos índices de agregação das diferentes espécies de moscas em um mesmo recurso foi bastante alta (Figura 1), Entretanto, o teste de Kruskal-Wallis não acusou diferenças significativas entre os diferentes recursos (KW=13,18, GL=8, p=0,106). O índice de agregação da comunidade para o recurso (J_r) foi positivamente relacionado com a quantidade de fragmentos (Figura 2) e com o peso médio do recurso (Figura 3) indicando que plantas que produzem mais frutos e com frutos maiores permitem que as espécies se distribuam mais agregadamente.

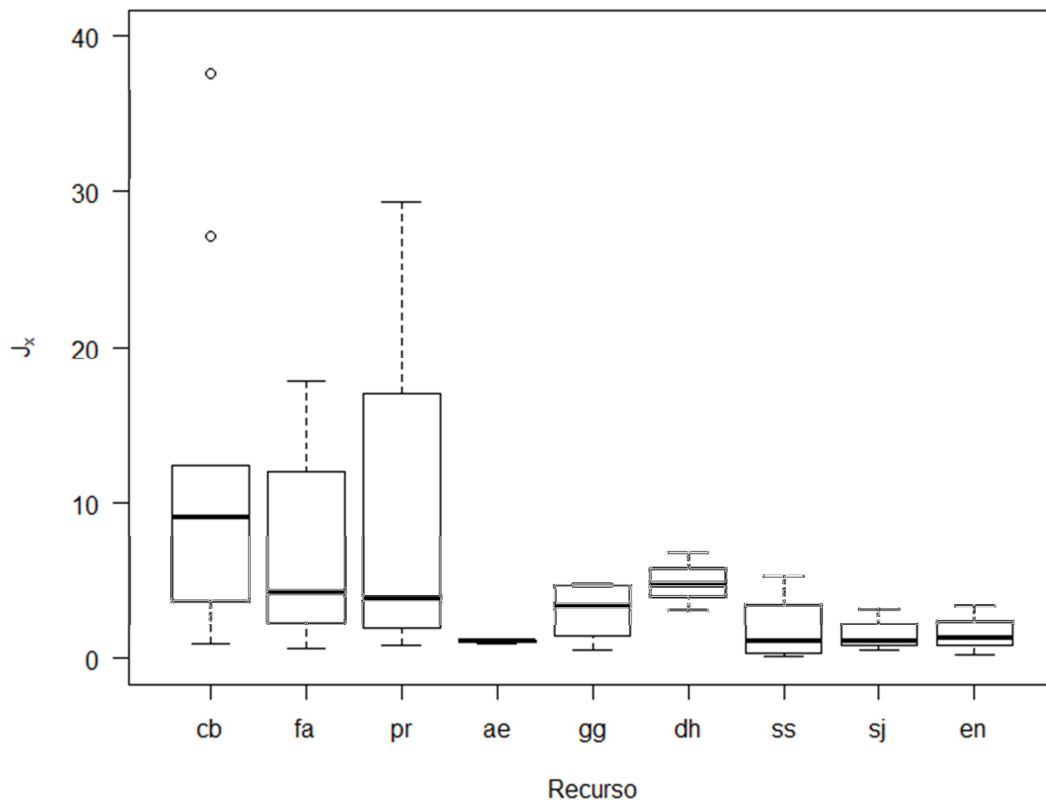


Figura 1. Índice de agregação intraespecífica (J_x) em diferentes recursos. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*). cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.

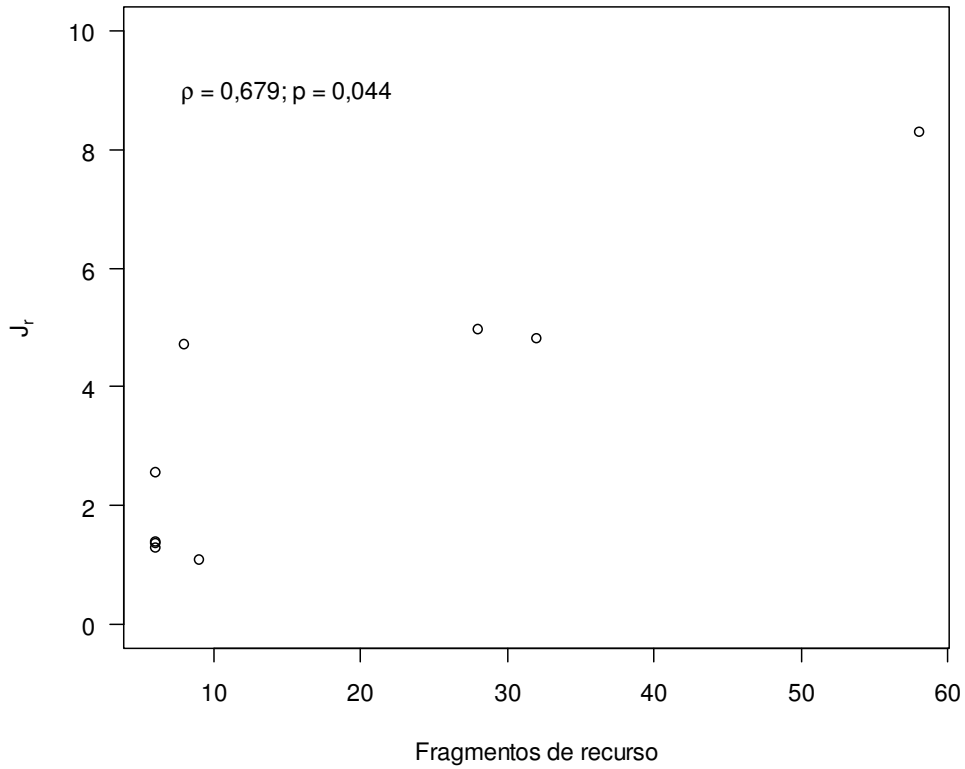


Figura 2. Relação entre o número de fragmentos disponíveis de cada espécie de recurso e o índice de agregação médio do recurso (J_r).

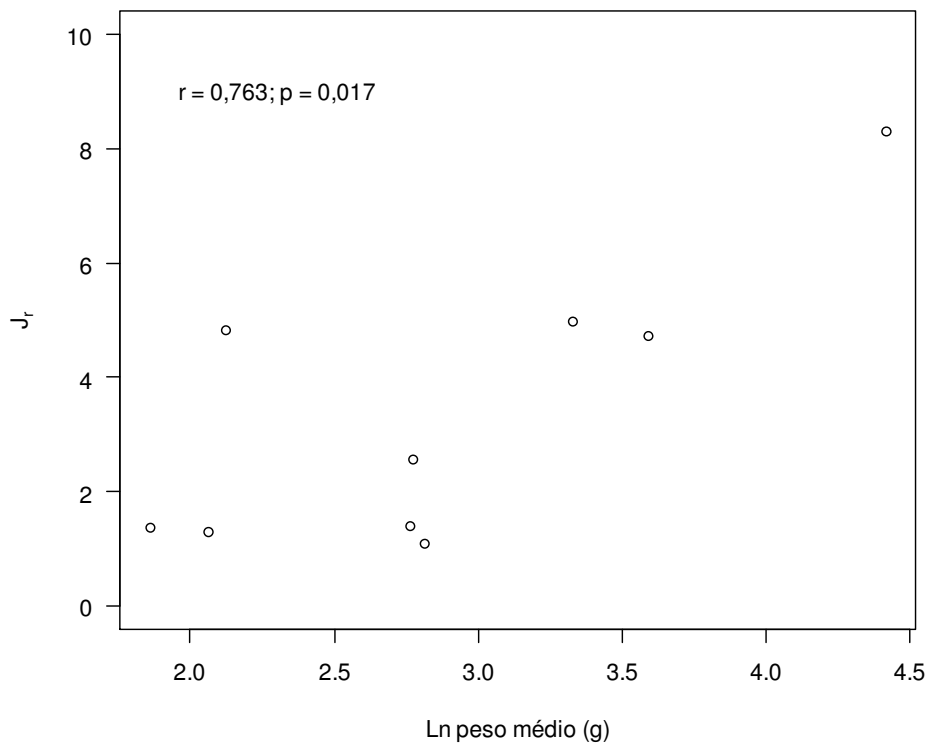


Figura 3. Relação entre o peso médio dos fragmentos de cada espécie de recurso (ln transformados) e o índice de agregação médio do recurso (J_r).

Ao contrário da agregação intraespecífica, a associação interespecífica variou significativamente nos recursos analisados (KW=21,47, GL=8, p=0,006), sendo maior do que o esperado ao acaso apenas em *Caryocar brasiliensis* e *Pouteria ramiflora* (Figura 4), ambos os frutos encontrados em cerrado *sensu stricto*. Nos demais frutos, o índice $C_{x,x}$ foi negativo, indicando que o encontro entre as espécies e seus competidores foi menor do que o esperado caso as espécies se distribuíssem aleatoriamente nos frutos.

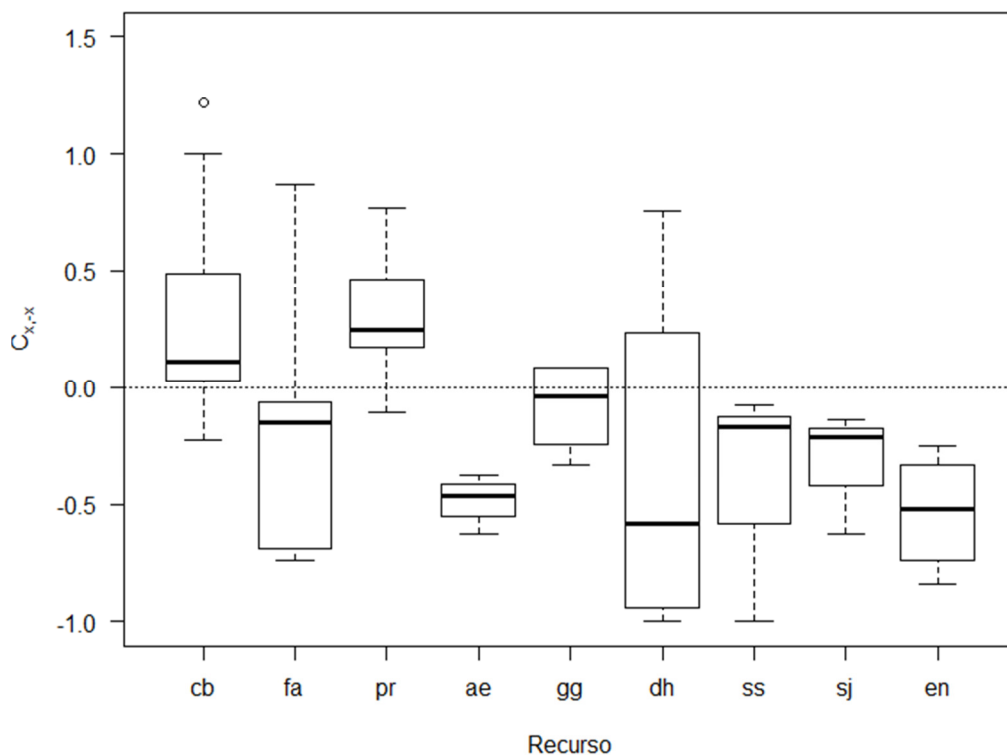


Figura 4. Índice de associação interespecífica ($C_{x,x}$) em diferentes recursos. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*). cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.

O critério de coexistência estável foi alcançado em todos os recursos, e não variou estatisticamente entre eles (KW=6.8677, GL=8, p=0.551) (Figura 5).

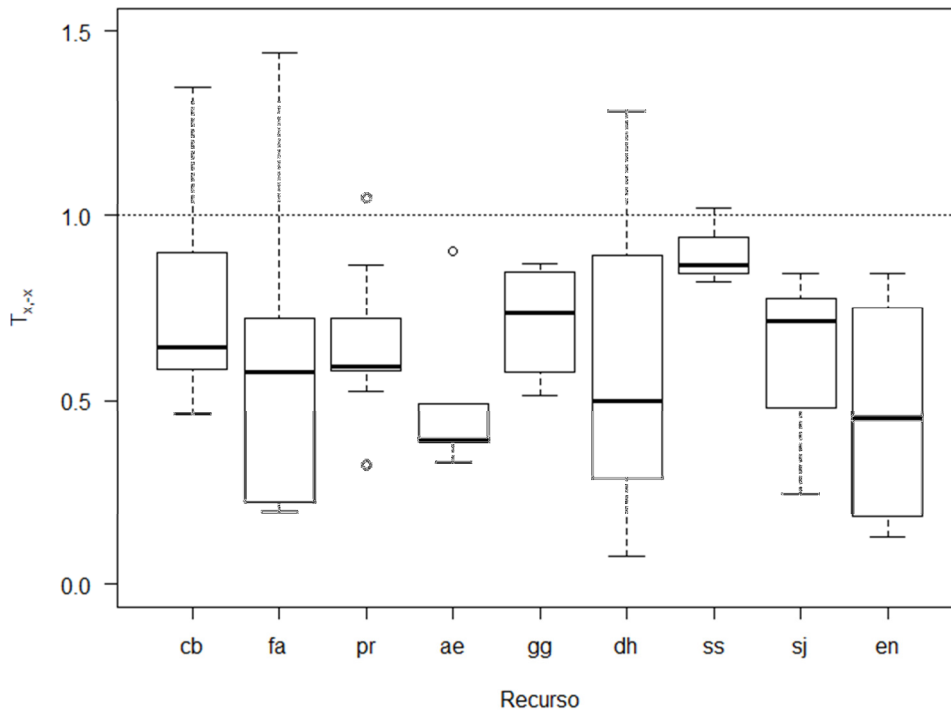


Figura 5. Índice de estabilidade da coexistência entre espécies e seus competidores ($T_{x,-x}$) em diferentes espécies de recursos. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*). cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.

Varição entre habitats

O índice de agregação não variou entre as duas fitofisionomias estudadas ($W=180$, $p=0,977$ – Figura 6), diferindo da predição inicial de que a agregação seria maior em áreas de mata de galeria. Por outro lado, o encontro interespecífico foi menor em matas de galeria ($W=323$, $p=0,004$ – Figura 7), assim como o índice de estabilidade da coexistência de espécies ($W=265$, $p=0,032$). Esses resultados, conjuntamente, indicam que a coexistência das espécies em matas de galeria é mais estável do que em áreas de cerrado *sensu stricto* (Figura 8).

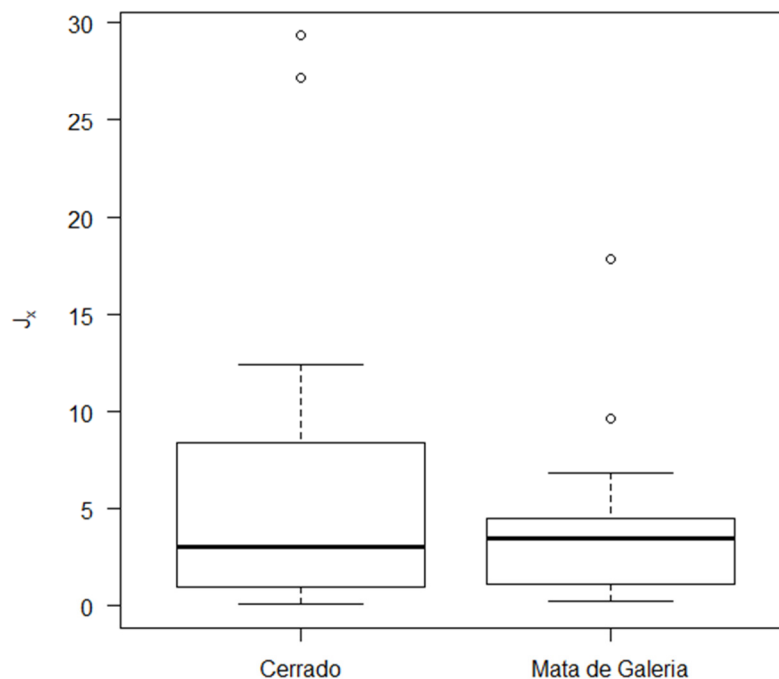


Figura 6. Índice de agregação intraespecífica (J_x) nas duas fitofisionomias estudadas. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*).

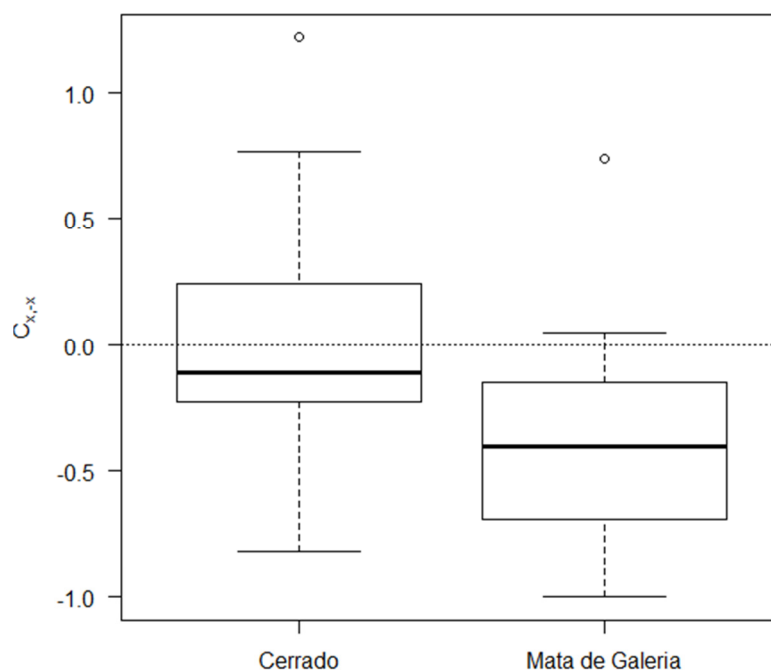


Figura 7. Índice de associação interespecífica ($C_{x,x}$) nas diferentes fitofisionomias estudadas. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*).

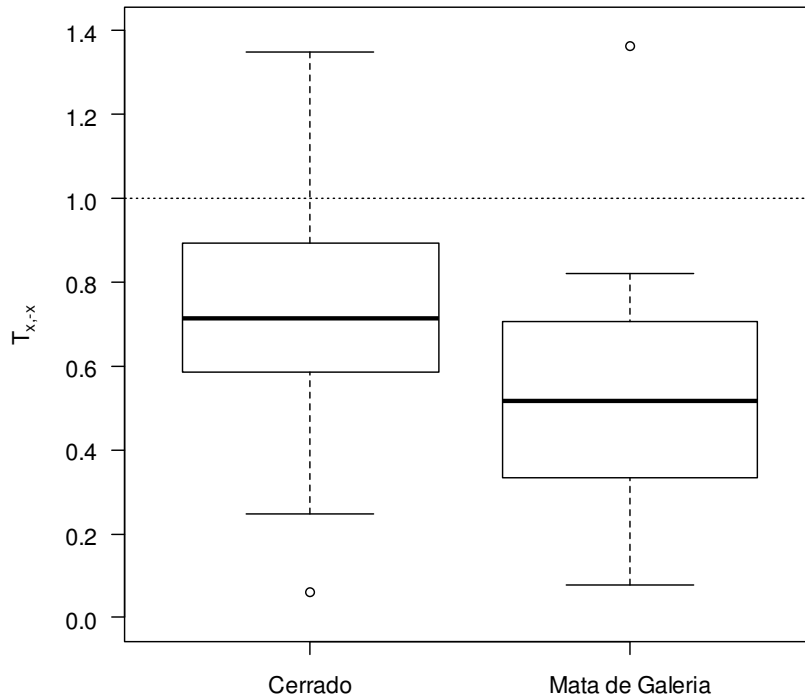


Figura 8. Índice de estabilidade da coexistência ($T_{x,-x}$) nas diferentes fitofisionomias estudadas. O bloco representa a variação entre os 25° e o 75° quantis e a linha horizontal no interior do bloco representa a mediana. As linhas fora do bloco representam a amplitude entre os 10° e 90° quantis e os círculos são valores extremos (*outliers*).

Discussão

De acordo com o modelo de coexistência por agregação, a coexistência estável entre espécies competidoras pode ser alcançada através de um alto grau de agregação intraespecífica dos competidores e um baixo encontro entre diferentes espécies (Sevenster 1996). Todas as espécies analisadas neste estudo apresentaram distribuição agregada na estação chuvosa, independente da espécie de fruto onde foram encontradas, ou do hábitat. O encontro interespecífico foi, em grande parte, abaixo do esperado ao acaso e, quando positivo, foi bem próximo do aleatório, condição essa que estabiliza a coexistência. De fato, quase todas as espécies de drosofilídeos atingiram o critério de coexistência estável em pelo menos uma espécie fruto.

A distribuição agregada depende de dois fatores específicos para ocorrer: a localização de fragmentos de recursos adequados para o desenvolvimento larval e o comportamento de oviposição (Rosewell *et al.* 1990; Heard & Remer 1997; Hoffmeister & Rohlf 2000). A localização de fragmentos apropriados é de fundamental importância para o sucesso da prole, uma vez que toda a necessidade nutricional para seu desenvolvimento deve estar contida no recurso. Ela depende dos aparatos adaptativos que as espécies possuam para localizá-los, e também da quantidade e distribuição de fragmentos em uma determinada área. Drosofilídeos percebem diversos odores através de sensores localizados principalmente nas antenas e nos palpos maxilares (Vosshall *et al.* 2000), podendo identificar substâncias específicas que caracterizam cada recurso (Linz *et al.* 2013). O comportamento de oviposição pode ser inclusive dependente do contexto, com escolhas de locais mais ou menos nutritivos de acordo com os custos para a sobrevivência da prole (Schwartz *et al.* 2012). A distribuição dos recursos no ambiente, por sua vez, pode ser bem variável. Nos casos de frutos, ela segue a distribuição das plantas, que em muitos casos é aleatória no ambiente. Por exemplo, recursos raros podem ser mais difíceis de serem localizados, o que impõe um alto custo para as moscas (Heard & Remer 1997), em relação aos recursos comuns, que são mais previsíveis no espaço. A produção individual de frutos por planta também pode afetar a escolha de sítios de oviposição. Como dito anteriormente, a localização dos recursos ocorre por pistas olfativas e uma grande concentração de frutos em um único local pode aumentar o raio de atração daquele recurso.

Após a localização de fragmentos adequados, o comportamento das fêmeas no momento da oviposição determina o tipo de distribuição dos ovos. Uma distribuição agregada pode ocorrer caso as fêmeas estejam agregadas no momento da oviposição e/ou os ovos sejam postos em ninhadas com mais de um ovo por fragmento (Ives 1988; Jaenike & James 1991). Especula-se que o principal mecanismo que promova a agregação de fêmeas seja feromônios

reprodutivos (Wertheim *et al.* 2006). Esses feromônios são produzidos pelos machos, passados para as fêmeas durante a cópula, e transferidos por ela para os sítios de criação (Wertheim 2005) que, por sua vez, podem atrair mais moscas. A agregação de fêmeas em sítios de oviposição tem sido relacionada a um maior sucesso da prole, uma vez que fêmeas podem melhorar o fragmento, trazendo e inoculando novos micro-organismos no substrato (Stamps *et al.* 2012) ou removendo conjuntamente fungos nocivos (Wertheim *et al.* 2002).

O outro mecanismo que pode ser responsável por uma distribuição agregada é a oviposição em ninhadas com grande número de ovos. É sabido que algumas espécies depositam mais de um ovo em cada ninhada (Ruiz-Dubreuil & Kohler 1994; Hoffmeister & Rohlf 2000). Um estudo com *D. subobscura*, por exemplo, mostrou que em condições controladas essa espécie deposita em média três ovos por fruto, podendo em alguns casos depositar até 12 ovos (Hoffmeister & Rohlf 2000). Entretanto, neste mesmo estudo foi constatado que a sobrevivência das larvas foi inversamente proporcional à densidade larval. Simultaneamente, o nível de agregação foi menor em substratos com maior número de ovos. É possível então que o tamanho da ninhada seja ajustável de acordo com as condições ambientais. O tamanho da ninhada também pode estar relacionado a traços da história de vida de cada espécie. Enquanto que espécies mais especializadas em sítios de criação tendem a concentrar ovos em maior número, espécies generalistas tendem a espalhar seus ovos entre vários recursos (Toda & Kimura 1997). Como todas as espécies encontradas foram classificadas como generalista (Capítulo 1), é bem possível que o principal mecanismo de agregação nas moscas neotropicais seja a agregação de fêmeas, ao invés de oviposição em forma de grandes ninhadas.

Variação entre recursos

Apesar da grande variação encontrada nos índices de agregação intraespecífica em cada espécie de fruto, a ausência de diferenças significativas nos índices entre diferentes espécies de recursos pode indicar estruturas similares de distribuição espacial. Se de fato a especialização em recursos é a exceção e não a regra (Capítulo 1), então é bem possível que alguns padrões sejam semelhantes em diferentes espécies de frutos. Entretanto, os valores de agregação intraespecífica foram correlacionados positivamente tanto com o número de fragmentos como com o peso médio dos fragmentos.

Como dito anteriormente, a localização de fragmentos adequados para oviposição ocorre por pistas olfativas. Enquanto que espécies especialistas podem localizar moléculas específicas do sítio de criação (Linz *et al.* 2013), espécies generalistas tendem a localizar principalmente as leveduras que estão presentes nos frutos, ao invés deste (Becher *et al.* 2012). Desta maneira, um maior raio de atração ocorrerá principalmente em espécies que contêm e dispersam mais odores que atraem as moscas. De fato, as espécies de plantas que apresentaram maior riqueza foram espécies com maior peso médio e/ou número de frutos disponíveis.

Plantas com frutos maiores e mais numerosos tendem a ser refúgios importantes para espécies raras (Sevenster & VanAlphen 1996). Vários estudos apontam que mesmo que a abundância total de indivíduos aumente com o peso do fruto, a densidade populacional tende a diminuir, minimizando o impacto que cada indivíduo experimenta ao dividir espaço com um competidor (Sevenster & VanAlphen 1996; Toda *et al.* 1999; Woodcock *et al.* 2002; Hutton & Giller 2004). O aumento no número de fragmentos disponíveis proporciona uma quantidade maior de refúgios vagos, diminuindo ainda mais o encontro interespecífico. Dessa forma, espécies vegetais que produzem frutos grandes e abundantes são de extrema importância para a manutenção das assembleias de drosofilídeos (Leão & Tidon 2004a).

Variação entre habitats

Variações nos níveis de agregação em diferentes habitats têm sido reportadas em vários estudos (vanKlinken & Walter 1996; Krijger & Sevenster 2001; Woodcock *et al.* 2002; Horgan 2006). Nossos dados não revelaram diferenças na agregação intraespecífica entre o cerrado *sensu stricto* e a mata de galeria, mas tanto o encontro interespecífico quanto o índice de estabilidade da coexistência foram maiores nas matas, suportando parcialmente nossa hipótese. Formações florestais têm sido apontadas como ambientes preferenciais para a maioria das espécies de drosofilídeos, ainda que algumas sejam exclusivas de áreas savânicas (Tidon 2006).

Diversos estudos relacionaram uma menor estabilidade da coexistência com uma menor “qualidade” ambiental, tanto em termos de ocupação humana (áreas cultivadas, residências – Krijger & Sevenster 2001) como de outros efeitos antrópicos (desmatamentos, fragmentação ambiental – Woodcock *et al.* 2002). Esses ambientes, classificados como de menor “qualidade”, geralmente estão relacionados com uma menor estabilidade ambiental (maior amplitude de temperatura, efeito de borda). Apesar de áreas como o cerrado *sensu stricto* não se encaixarem necessariamente nesses critérios, podemos traçar alguns paralelos. Ao contrário do que ocorre em formações florestais, em áreas savânicas as perturbações antrópicas pouco afetam as assembleias de drosofilídeos (Mata & Tidon 2013). Dessa forma podemos inferir que cerrados *sensu stricto* se assemelham em alguns aspectos a áreas de menor qualidade ambiental para drosofilídeos, enquanto que matas se assemelhariam mais a áreas com maior qualidade.

O critério de estabilidade da coexistência adotado ($T_{x,x} < 1$) tem sido relacionado com invasibilidade e saturação de espécies no ambiente (Sevenster 1996; Sevenster & VanAlphen 1996). Pressupõe-se que quanto mais o valor de $T_{x,x}$ se aproxima de um, mais saturada a guilda se torna. Em ambos os habitats o índice de coexistência foi abaixo de um, indicando

que os dois ambientes ainda não se encontram saturados e estão passíveis de novas invasões, especialmente as matas de galeria.

Estação seca

A ausência de moscas e de frutos durante a estação seca inviabilizou comparações efetivas dos índices entre as diferentes estações climáticas. Entretanto, este resultado não chega a surpreender, uma vez que a maioria dos drosofilídeos está intimamente associada com ambientes úmidos (David *et al.* 1983). Populações de drosofilídeos amostradas com armadilhas sofrem drásticos afunilamentos durante a estação seca (Tidon 2006; Mata & Tidon 2013; Roque *et al.* 2013). Este foi o primeiro estudo que amostrou mensalmente substratos de criação das moscas ao longo de três estações consecutivas (duas chuvosas e uma seca), e os dados obtidos corroboraram as flutuações populacionais observadas previamente em coletas com armadilhas.

A sazonalidade dos recursos pode ser um fator intimamente relacionado com os ciclos populacionais, tanto em termos de disponibilidade quanto de qualidade (Valadão *et al.* 2010). Grande parte dos recursos pode estar ausente durante a maior parte do ano, ou então disponível apenas em uma pequena quantidade, impossibilitando que esses insetos completem o ciclo reprodutivo. Neste trabalho, encontramos uma forte limitação na disponibilidade de recursos durante a estação seca, com diminuição de 65% da quantidade de frutos em relação à estação chuvosa anterior (Capítulo 2), com apenas 11 espécies coletadas e apenas 36% dessas espécies foram colonizadas. A limitação de recursos pode ser um dos principais fatores responsáveis pelo afunilamento populacional dessas moscas. Assim, ausência de recursos é o principal fator regulador da população na estação seca.

Além disso, variações ambientais podem impactar negativamente a microbiota decompositora, que é o recurso alimentar de moscas adultas e dos estágios larvais. É sabido

que os valores nutricionais de alguns frutos variam sazonalmente (Worman & Chapman 2005) e essas variações podem interferir na microbiota decompositora presente nos frutos. Entretanto, é necessário um estudo que avalie a composição de bactérias e leveduras nesses substratos para que conclusões mais robustas possam ser tomadas.

Conclusões

Os resultados encontrados neste estudo sustentam o modelo de coexistência por agregação e inclui novas informações sobre como a heterogeneidade ambiental pode afetar a estabilidade da coexistência de comunidades que utilizam recursos efêmeros e fragmentados. De maneira geral, a agregação intraespecífica das larvas nos fragmentos de recurso é suficientemente forte e estabiliza a coexistência de espécies potencialmente competidoras. Essa estabilidade é maior em recursos maiores e mais numerosos e em ambientes de matas de galeria. Durante a estação seca, as populações sofrem grandes afunilamentos e possivelmente são reguladas principalmente pela disponibilidade de recursos. Este é o primeiro estudo que analisa o modelo de coexistência por agregação em diferentes recursos de forma a enfatizar cada recurso separadamente.

Referências

- Bakker K (1961) An analyses of factors which determine sucess in competition for foodamong larvae of *Drosophila melanogaster*. Archives Neerlandaises de Zoologie 14: 200-281.
- Beaver RA (1977) Nonequilibrium Island Communities - Diptera Breeding in Dead Snails. Journal of Animal Ecology 46: 783-798.
- Becher PG, Flick G, Rozpedowska E, Schmidt A, *et al.* (2012) Yeast, not fruit volatiles mediate *Drosophila melanogaster* attraction, oviposition and development. Funct Ecol 26: 822-828.

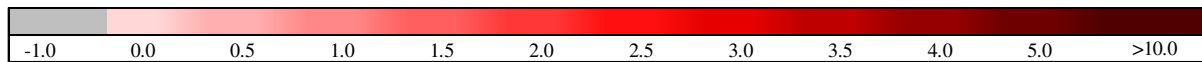
- Brake I, Bachli G (2008) World Catalogue of Insects - Drosophilidae (Diptera). Apollo Books, Strenstrup. 412 pp.
- Burla H, Pavan C (1953) The 'calloptera' group of species (Drosophilidae, Diptera). Revista Brasileira de Biologia 13: 291-314.
- Chassagnard MT, Tsacas L (1993) The Subgenus *Zaprionus*-S Str Definition of Species Groups and Revision of the Vittiger Subgroup (Diptera, Drosophilidae). Ann Soc Entomol Fr 29: 173-194.
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu Rev Ecol Syst 31: 343-366.
- David JR, Allemand R, Herrewege JV, Cohet Y (1983) Ecophysiology: Abiotic factors, 106-154. In Ashburner M., Carson H. L. , Thompson J. N. (eds) The Genetics and Biology of *Drosophila*. London, Academic Press Inc., 106-154.
- Driessen MM, Kirkpatrick JB, Mcquillan PB (2013) Shifts in Composition of Monthly Invertebrate Assemblages in Moorland Differed Between Lowland and Montane Locations but not Fire-Ages. Environ Entomol 42: 58-73.
- Eiten G (1972) Cerrado Vegetation of Brazil. Botanical Review 38: 201-341.
- Freire-Maia N, Pavan C (1949) Introdução ao estudo da drosófila. Cultus 1: 1-171.
- Gordon CE (2000) The coexistence of species. Rev Chil Hist Nat 73: 175-198.
- Grimaldi D, Jaenike J (1984) Competition in Natural-Populations of Mycophagous *Drosophila*. Ecology 65: 1113-1120.
- Grove SJ, Forster L (2011) A decade of change in the saproxylic beetle fauna of eucalypt logs in the Warra long-term log-decay experiment, Tasmania. 1. Description of the fauna and seasonality patterns. Biodivers Conserv 20: 2149-2165.
- Hartley S, Shorrocks B (2002) A general framework for the aggregation model of coexistence. Journal of Animal Ecology 71: 651-662.
- Heard SB (1998) Resource patch density and larval aggregation in mushroom-breeding flies. Oikos 81: 187-195.
- Heard SB, Remer LC (1997) Clutch-size behavior and coexistence in ephemeral-patch competition models. American Naturalist 150: 744-770.
- Hoffmeister TS, Rohlf M (2000) Aggregative egg distributions may promote species coexistence - but why do they exist? Evolutionary Ecology Research 3: 37-50.
- Horgan FG (2006) Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru. Journal of Tropical Ecology 22: 359-370.
- Hutton SA, Giller PS (2004) Intra- and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. Ecological Entomology 29: 594-605.

- Inouye BD (2005) Scaling up from local competition to regional coexistence across two scales of spatial heterogeneity: insect larvae in the fruits of *Apeiba membranacea*. *Oecologia* 145: 188-196.
- Ives AR (1988) Aggregation and the Coexistence of Competitors. *Annales Zoologici Fennici* 25: 75-88.
- Ives AR (1991) Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs* 61: 75-94.
- Jaenike J, James AC (1991) Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology* 60: 913-928.
- Krijger CL, Sevenster JG (2001) Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. *Ecology Letters* 4: 106-115.
- Kuhlmann M (2012) Frutos e sementes do Cerrado: um atrativo para a fauna. *Rede de Sementes do Cerrado, Brasília*. 360 pp.
- Leão BFD, Tidon R (2004) Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Ann Soc Entomol Fr* 40: 285-290.
- Linz J, Baschwitz A, Strutz A, Dweck HKM, Sachse S, Hansson BS, Stensmyr MC (2013) Host plant-driven sensory specialization in *Drosophila erecta*. *P Roy Soc B-Biol Sci* 280.
- Markow TA, O'Grady P (2008) Reproductive ecology of *Drosophila*. *Funct Ecol* 22: 747-759.
- Mata RA, McGeoch M, Tidon R (2010) Drosophilids (Insecta, Diptera) as Tools for Conservation Biology. *Nat Conservacao* 8: 60-65.
- Mata RA, Tidon R (2013) The relative roles of habitat heterogeneity and disturbance in drosophilid assemblages (Diptera, Drosophilidae) in the Cerrado. *Insect Conservation and Diversity* 2: 1-8.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva-Jr MC, Rezende AB, Filgueiras TS, Nogueira PE, Fagg CW (2008) Flora vascular do bioma Cerrado: checklist com 12356 espécies. In Sano S. M., Almeida S. P. , Ribeiro J. F. (eds) *Cerrado: Ecologia e Flora*. Brasília, DF, Embrapa Cerrados/Embrapa Informação Tecnológica.
- Mitsui H, Kimura MT (2000) Coexistence of drosophilid flies: Aggregation, patch size diversity and parasitism. *Ecological Research* 15: 93-100.
- Mittermeier RA, Gil PR, Hoffman M, Pilgrim J, Brooks T, Mittermeier CG, Lamoreux J, Fonseca GAB (2005) Hotspots revisited: earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. *Cemex, WA*. pp.

- Nunney L (1990) *Drosophila* on Oranges - Colonization, Competition, and Coexistence. *Ecology* 71: 1904-1915.
- Oliveira PE (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado, 169-192. In Sano S. M. , Almeida S. P. (eds) *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, Embrapa-CPAC, 169-192.
- Oliveira PS, Marquis RJ (2002) *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of Neotropical savanna*. Columbia University Press, New York. 398 pp.
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecol* 27: 132-136.
- Powell JR (1997) *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The Drosophila Model*. Oxford University Press, New York. 562 pp.
- Roque F, da Mata RA, Tidon R (2013) Temporal and vertical drosophilid (Insecta; Diptera) assemblage fluctuations in a neotropical gallery forest. *Biodivers Conserv* 22: 657-672.
- Rosewell J, Shorrocks B, Edwards K (1990) Competition on a Divided and Ephemeral Resource - Testing the Assumptions .1. Aggregation. *Journal of Animal Ecology* 59: 977-1001.
- Ruiz-Dubreuil DG, Kohler N (1994) Chromosomal Analysis of Gregarious Oviposition by *Drosophila-Melanogaster*. *Behav Genet* 24: 187-190.
- Schwartz NU, Zhong LX, Bellemer A, Tracey WD (2012) Egg Laying Decisions in *Drosophila* Are Consistent with Foraging Costs of Larval Progeny. *Plos One* 7.
- Sevenster JG (1996) Aggregation and coexistence. 1. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology* 65: 297-307.
- Sevenster JG, VanAlphen JJM (1996) Aggregation and coexistence. 2. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology* 65: 308-324.
- Shorrocks B (1990) Coexistence in a patchy environment, 91 - 106. In Shorrocks B. , Swingland I. R. (eds) *Living in a Patchy Environment*. New York, Oxford University Press, 91 - 106.
- Shorrocks B, Atkinson W, Charlesworth P (1979) Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology* 48: 899-908.
- Stamps JA, Yang LH, Morales VM, Boundy-Mills KL (2012) *Drosophila* Regulate Yeast Density and Increase Yeast Community Similarity in a Natural Substrate. *Plos One* 7.
- Team RDC (2011) *R: A language and environment for statistical computing*. Ver. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Tidon R (2006) Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biol J Linn Soc* 87: 233-247.
- Toda MJ, Kimura MT (1997) Life-history traits related to host selection in mycophagous drosophilids. *Journal of Animal Ecology* 66: 154-166.
- Toda MJ, Kimura MT, Tuno N (1999) Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology* 68: 794-803.
- Valadão H, Hay JV, Tidon R (2010) Temporal Dynamics and Resource Availability for Drosophilid Fruit Flies (Insecta, Diptera) in a Gallery Forest in the Brazilian Savanna. *International Journal of Ecology* Article ID 152437: 7 pgs.
- vanKlinken RD, Walter GH (1996) The ecology of organisms that breed in a divided and ephemeral habitat: Insects of fallen rainforest fruit. *Acta Oecol* 17: 405-420.
- Vilela CR, Bächli G (1990) Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 63: 1-332.
- Vosshall LB, Wong AM, Axel R (2000) An olfactory sensory map in the fly brain. *Cell* 102: 147-159.
- Wertheim B (2005) Evolutionary ecology of communication signals that induce aggregative behaviour. *Oikos* 109: 117-124.
- Wertheim B, Allemand R, Vet LEM, Dicke M (2006) Effects of aggregation pheromone on individual behaviour and food web interactions: a field study on *Drosophila*. *Ecological Entomology* 31: 216-226.
- Wertheim B, Marchais J, Vet LEM, Dicke M (2002) Allee effect in larval resource exploitation in *Drosophila*: an interaction among density of adults, larvae, and micro-organisms. *Ecological Entomology* 27: 608-617.
- Wertheim B, Sevenster JG, Eijs IEM, Van Alphen JJM (2000) Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *Journal of Animal Ecology* 69: 335-351.
- Wolda H (1988) Insect Seasonality - Why. *Annu Rev Ecol Syst* 19: 1-18.
- Woodcock BA, Watt AD, Leather SR (2002) Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology* 71: 131-140.

Apêndice 2. Agregação intraespecífica (J_x) de drosofilídeos (colunas) em frutos (linhas) do Cerrado, com todos os dados agrupados (Completo) e separados por hábitat (Cerrado e Mata de galeria) e estação temporal (Chuvosa). Espécies de drosofilídeos: neb: *Drosophila nebulosa*, zap: *Zaprionus indianus*, wil: *D. willistoni*, mlk: *D. malerkotliana*, sim: *D. simulans*, fum: *D. fumipennis*, atr: *D. atrata*, imm: *D. immigrans*, mep: *D. mediopunctata*, med: *D. mediotriata*, car: *D. cardini*, biv: *Rhinoleucophenga bivisualis*, sca: *Scaptodrosophila latifasciaeformis*, stu: *D. sturtevanti*. Espécies de planta: cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.



Completo

	neb	zap	wil	mlk	sim	fum	atr	imm	mep	med	car	biv	sca	stu
cb	0.98	2.31	3.72	8.44	11.08	12.43		9.19			27.19			37.68
fa	3.73	4.17	0.67	0.92	14.35	17.85	9.61		4.49					
pr	3.05	0.79	4.82		29.33									
ae	1.10	1.25	0.94											
gg	2.36		0.50	4.74									4.55	
dh	3.13		4.82				6.81							
ss	0.51	0.10			5.25							1.70		
sj	3.20	1.15			0.50									
en	1.36	0.28	3.38											

Cerrado

	neb	zap	wil	sim	mlk	fum	atr	imm	car	biv
cb	0.98	2.31	3.72	11.08	8.44	12.43		9.19	27.19	
pr	3.05	0.79	4.82	29.33						
ss	0.51	0.10		5.25						1.70
sj	3.20	1.15		0.50						
en	1.18	0.05								

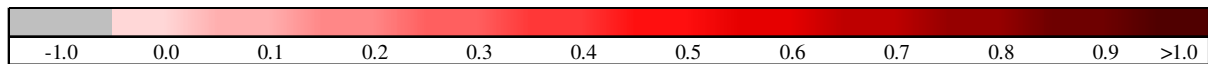
Mata de Galeria

	mlk	wil	neb	zap	atr	fum	mep	sca
fa	0.92	0.67	3.73	4.17	9.61	17.85	4.49	
ae		0.94	1.10	1.25				
dh		4.82	3.13		6.81			
gg	3.60	0.20	1.69					3.45

Chuvosa

	neb	zap	wil	mlk	sim	fum	atr	imm	mep	med	car	biv	sca	stu
cb	0.98	2.31	3.72	8.44	11.08	12.43		9.19			27.19			37.68
fa	3.73	4.17	0.67	0.92	14.35	17.85	9.61		4.49					
pr	3.05	0.79	4.82		29.33									
ae	1.10	1.25	0.94											
gg	2.36		0.50	4.74									4.55	
sj	3.20	1.15			0.50									
dh	2.08		2.19				3.03							
en	1.36	0.28	3.38											
ss	0.51	0.10			5.25							1.70		

Apêndice 3. Associação interespecífica (C_{x-x}) de drosofilídeos (colunas) em frutos (linhas) do Cerrado, com todos os dados agrupados (Completo) e separados por hábitat (Cerrado e Mata de galeria) e estação temporal (Chuvosa). Espécies de drosofilídeos: neb: *Drosophila nebulosa*, zap: *Zaprionus indianus*, wil: *D. willistoni*, mlk: *D. malerkotliana*, sim: *D. simulans*, fum: *D. fumipennis*, atr: *D. atrata*, imm: *D. immigrans*, mep: *D. mediopunctata*, med: *D. mediotriata*, car: *D. cardini*, biv: *Rhinoleucophenga bivisualis*, sca: *Scaptodrosophila latifasciaeformis*, stu: *D. sturtevanti*. Espécies de planta: cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.



Completo

	neb	zap	wil	mlk	sim	fum	atr	imm	mep	med	car	biv	sca	stu
cb	0.25	0.11	0.10	-0.22	0.11	-0.20		1.22		-0.04	0.67		0.31	1.00
fa	-0.69	0.74	-0.14	-0.15	-0.06	-0.70	-0.74	0.87	-0.29					
pr	0.24	0.17			0.46	-0.11					0.77			
ae	-0.48	-0.46	-0.37						-0.62					
gg	-0.33		0.08	0.08									-0.16	
dh	-0.88		-1.00				-0.29							0.75
ss	-0.08	-0.17			-1.00							-0.17		
sj	-0.14	-0.21			-0.63									
en	-0.85	-0.63	-0.42		-0.25									

Cerrado

	neb	zap	wil	sim	mlk	fum	atr	imm	car	biv	stu
cb	0.25	0.11	0.10	0.11	-0.22	-0.20		1.22	0.67		
pr	0.24	0.17	0.27	0.46		-0.11			0.77		-0.27
ss	-0.08	-0.17		-1.00						-0.17	
sj	-0.14	-0.21		-0.63							
en	-0.65	-0.82		-0.23							

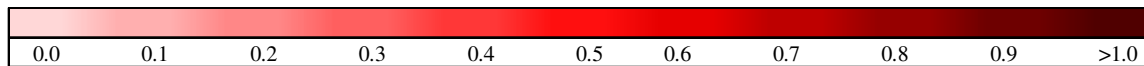
Mata de Galeria

	mlk	wil	neb	zap	atr	fum	mep	sca
fa	-0.15	-0.14	-0.69	0.74	-0.74	-0.70	-0.29	
ae		-0.37	-0.48	-0.46			-0.62	
dh		-1.00	-0.88		-0.29			
gg	-0.06	0.05	-0.42					-0.27

Chuvosa

	neb	zap	wil	mlk	sim	fum	atr	imm	mep	med	car	biv	sca	stu
cb	0.25	0.11	0.10	-0.22	0.11	-0.70		1.22		-0.04	0.67		0.31	1.00
fa	-0.69	0.74	-0.14	-0.15	-0.06	-0.70	-0.74	0.87	-0.29					
pr	0.24	0.17	0.27		0.46	-0.11					0.77			-0.27
ae	-0.48	-0.46	-0.37						-0.62					
gg	-0.33		0.08	0.08									-0.16	
sj	-0.14	-0.21			-0.63									
dh	-1.00		-1.00				0.20							1.31
en	-0.85	-0.63	-0.42		-0.25									
ss	-0.08	-0.17			-1.00							-0.17		

Apêndice 4. Índice de coexistência ($T_{x,x}$ de drosofilídeos (colunas) em frutos (linhas) do Cerrado, com todos os dados agrupados (Completo) e separados por hábitat (Cerrado e Mata de galeria) e estação temporal (Chuvosa). A coexistência é estável se $T_{x,x} < 1$. Espécies de drosofilídeos: neb: *Drosophila nebulosa*, zap: *Zaprionus indianus*, wil: *D. willistoni*, mlk: *D. malerkotliana*, sim: *D. simulans*, fum: *D. fumipennis*, atr: *D. atrata*, imm: *D. immigrans*, mep: *D. mediopunctata*, med: *D. mediotriata*, car: *D. cardini*, biv: *Rhinoleucophenga bivisualis*, sca: *Scaptodrosophila latifasciaeformis*, stu: *D. sturtevantii*. Espécies de planta: cb: *Caryocar brasiliensis*, fa: FrutoMata01, pr: *Pouteria ramiflora*, ae: *Alibertia edulis*, gg: *Garcinia gardneriana*, dh: *Diospyrus hispida*, ss: *Syagrus* sp., sj: *Syzygium jambos*, en: *Emmotum nitens*.



Completo

	neb	zap	wil	mlk	sim	fum	atr	imm	mep	med	car	biv	sca	stu
cb	0.59	0.61	0.64	0.46	0.67	0.48		1.35		0.58	1.01		0.79	1.21
fa	0.22	1.36	0.58	0.69	0.72	0.22	0.20	1.44	0.54					
pr	0.72	0.32	0.58		0.87	0.53					1.05	0.64	0.59	0.59
ae	0.39	0.39	0.49						0.33	0.90				
gg	0.51		0.83	0.87									0.64	
dh	0.08						0.50							1.28
ss	1.02	0.82										0.87		
sj	0.84	0.71			0.25									
en	0.13	0.24	0.66		0.84									

Cerrado

	neb	zap	wil	sim	mlk	fum	imm	car	biv	stu
cb	0.59	0.61	0.64	0.67	0.46	0.48	1.35	1.01		
pr	0.72	0.32	1.49	0.87		0.53		1.05	0.64	0.73
ss	1.02	0.82							0.87	
sj	0.84	0.71		0.25						
ss	1.02	0.82							0.87	

Mata de Galeria

	mlk	wil	neb	zap	atr	fum	mep	sca
fa	0.69	0.58	0.22	1.36	0.20	0.22	0.54	
ae		0.49	0.39	0.39	0.71		0.33	
gg	0.82	0.76	0.49					0.61
dh			0.08		0.71			

Chuvosa

	neb	zap	wil	mlk	sim	fum	atr	imm	mep	med	car	biv	sca	stu
cb	0.59	0.61	0.64	0.46	0.67	0.18		1.35		0.58	1.01		0.79	1.21
fa	0.22	1.36	0.58	0.69	0.72	0.30	0.20	1.44	0.54					
pr	0.72	0.32	0.74		0.87	0.53					1.05	0.64	0.59	0.43
ae	0.39	0.39	0.49						0.33	0.90				
gg	0.51		0.83	0.87									0.64	
sj	0.84	0.71			0.25									
dh							1.37							1.68
en	0.13	0.24	0.66		0.84									
ss	1.02	0.82										0.87		

Considerações finais e direções futuras

O estudo das relações entre os indivíduos e seus recursos é fundamental para o entendimento dos aspectos ecológicos mais básicos da espécie, desde sua distribuição no espaço e no tempo, suas relações com outras espécies e até seu papel no ecossistema. Drosofilídeos têm sido amplamente usados como modelos biológicos e o maior entendimento de suas relações com seus recursos certamente aperfeiçoará o seu uso como modelo.

O estudo de sítios de criação de drosofilídeos ainda é muito incipiente, o que pode ser comprovado pela discrepância entre o total de espécies já registradas na região Neotropical e as espécies registradas apenas em um tipo de recurso, frutos. Com apenas 11% do total de espécies registradas em frutos, é possível especular sobre os motivos que levam a esse quadro. Primeiramente, não há dúvidas de que recursos ainda são pouco estudados. Amostragem por armadilhas com iscas atrativas sempre foram mais utilizadas por diversas vantagens: fácil padronização em escala praticamente global, amostragem de grandes quantidades de indivíduos em um baixo intervalo de tempo e a um baixo custo, atração de um grande espectro da comunidade do local amostrado, entre outros. Por outro lado, questões de escalas mais finas, como interações entre indivíduos/espécies e estrutura das redes tróficas, são facilmente respondidas através do conhecimento dos recursos utilizados pelas espécies. Assim, o investimento na amostragem de recursos é de alta prioridade.

Outro ponto a ser levantado é a ampla gama de recursos que drosofilídeos são capazes de colonizar. Frutos têm sido apontados como os principais sítios de criação de drosofilídeos de áreas tropicais, mas se estes foram pouco estudados, outros tipos de recursos praticamente não foram. Poucos trabalhos que amostram fungos e flores podem ser encontrados na literatura, sendo geralmente ligados a poucos grupos de pesquisa. Muitos tipos de recursos já são conhecidos há vários anos, mas o avanço do conhecimento tem sido muito lento. É

bastante provável que o investimento na amostragem de diferentes recursos poderia inclusive modificar o que sabemos sobre sítios de criação para drosofilídeos. Por exemplo, o gênero de origem Neotropical *Zygothica* apresenta atualmente 124 espécies descritas e já foi caracterizado por utilizar principalmente fungos como sítios de criação. Com uma intensificação na amostragem de fungos, esse gênero poderia ser bem mais entendido.

Uma análise inicial mostrou que as espécies neotropicais de drosofilídeos são em sua maioria generalistas. É interessante notar que esses resultados contrastam com os encontrados em outras regiões, como o Havaí, e estudos futuros podem ampliar não apenas o entendimento evolutivo dos drosofilídeos, mas também do generalismo/especialismo em diferentes condições.

A amostragem de drosofilídeos em sítios de criação do Cerrado revelou que a diversidade desse grupo taxonômico não é homogênea no tempo e no espaço, e os padrões de riqueza de espécies e abundância de indivíduos são similares aos encontrados em adultos. Apesar deste resultado ser minimamente esperado, ainda havia necessidade de confirmação. Entretanto, pela primeira vez a disponibilidade de frutos foi reconhecida como um importante fator regulador da comunidade ao longo do tempo. Flutuações sazonais já foram sistematicamente descritas para drosofilídeos no Cerrado, mas só agora elas foram quantitativamente ligadas ao ambiente no qual estão inseridas.

Finalmente, o estudo da interação entre as espécies que se criam em frutos revelou que a coexistência das espécies quase sempre é estável devido à distribuição agregada das espécies nos fragmentos de recursos. Novamente, a disponibilidade de recursos desempenha um importante papel para a agregação das espécies, com níveis mais altos de agregação encontrados em espécies de plantas com maior oferta de recursos. Os padrões de agregação também variaram no espaço, sendo as matas de galeria os ambientes com maior estabilidade da coexistência entre as espécies.

Direções futuras

O estudo dos sítios de criação de drosofilídeos ainda está longe de ser satisfatório, apesar de sua importância, demonstrada, por exemplo, aqui nesta tese. Um maior investimento na amostragem de recursos é de fundamental importância para que a ecologia desse modelo seja mais compreendida. É importante ressaltar que este investimento seja dividido entre os diferentes tipos de recursos, como fungos, flores e até substratos ainda pouco ou não estudados, como o fluxo de seivas e resinas de algumas plantas e a serapilheira.

Entretanto, tão importante quanto a amostragem de sítios de criação, é de extrema importância que o principal recurso não seja esquecido: os micro-organismos presentes nos sítios de criação. Estudos apontam que são estes os responsáveis pela atratividade dos sítios de criação. Entretanto, o conhecimento destes é praticamente nulo, apesar de sua importância. Assim, a inclusão desse nível aumentará significativamente a compreensão do sistema drosofilídeo-recurso, podendo evidenciar padrões que possam estar mascarados, como a presença de espécies especialistas ou uma verdadeira partição de nicho.

Material Suplementar

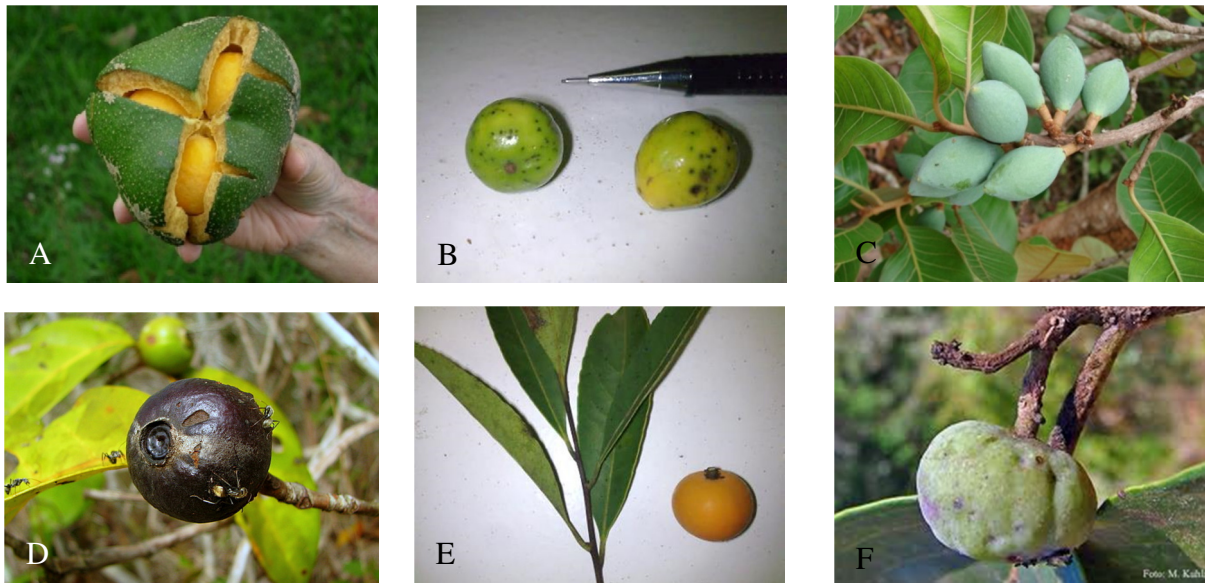


Figura 1. Principais frutos coletados neste estudo. A: *Caryocar brasiliensis*, B: FrutoMata01, C: *Pouteria ramiflora*, D: *Alibertia edulis*, E: *Garcinia gardneriana* e F: *Emmotun nitens*. Fonte: Google Images (A, C, D, F) e HVO (B e E).

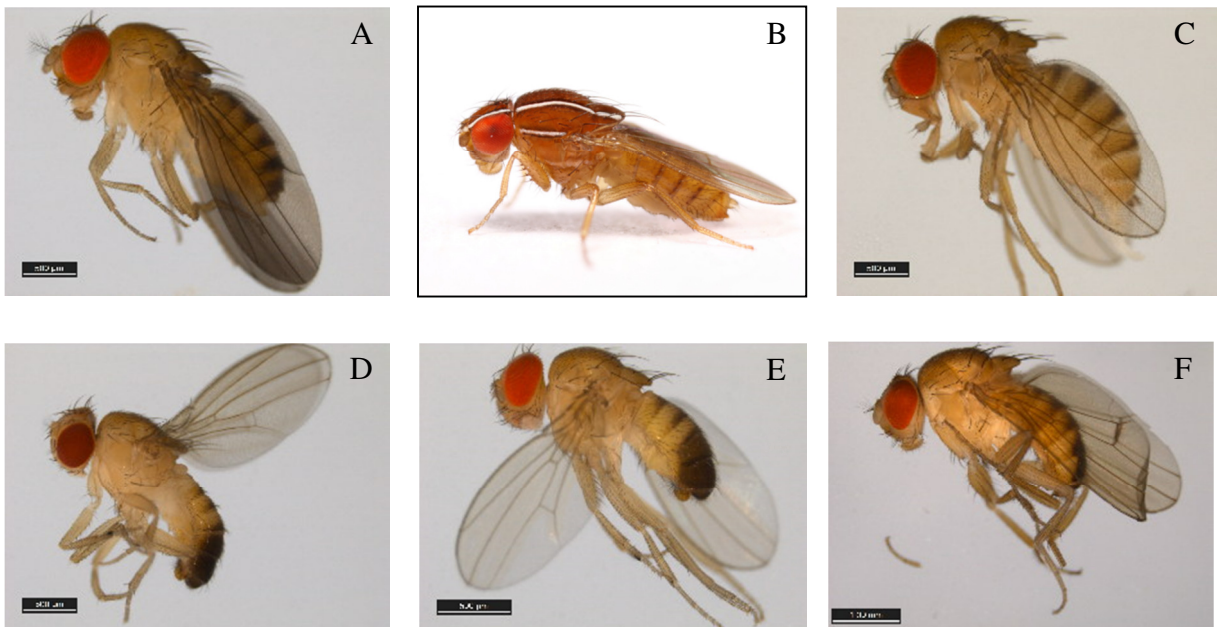


Figura 2. Algumas das principais espécies de drosofilídeos registradas em frutos no Cerrado. A: *Drosophila nebulosa*; B: *Zaprionus indianus*, C: *D. willistoni*, D: *D. simulans*, E: *D. malerkotliana*, F: *D. immigrans*. Fonte: <http://www.boldsystems.org>

Tabela 1. Lista de espécies de plantas cujos frutos são utilizados como sítios de criação de drosofilídeos, na Região Neotropical. A coluna código é referente à Tabela 3 do Material Suplementar.

Família	Espécie vegetal	Código
Anacardaceae	<i>Anacardium giganteum</i> Hancock ex Engl.	P001
	<i>Anacardium humile</i> A.St.-Hil.	P002
	<i>Mangifera indica</i> L.	P003
	<i>Spondias mombin</i> L.	P004
Annonaceae	<i>Annona muricata</i> L.	P005
	<i>Annona</i> sp.	P006
	<i>Xylopia</i> sp.	P007
Apocynaceae	<i>Hancornia speciosa</i> Gomes	P008
	<i>Parahancornia fasciculata</i> (Poir.) Benoist	P009
Aquifoliaceae	<i>Ilex ovalifolia</i> Bonpl. ex Miers (Unresolved)	P010
Araceae	<i>Anthurium</i> sp.	P011
	<i>Philodendron bipinnatifidum</i> Schott ex Endl.	P012
	<i>Syngonium</i> sp.1	P013
	<i>Syngonium</i> sp.2	P014
	<i>Xanthosoma</i> sp.	P015
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	P016
	<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire, Steyerl. & Frodin.	P017
	<i>Schefflera</i> sp.	P018
Arecaceae	<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	P019
	<i>Astrocaryum murumuru</i> Mart.	P020
	<i>Bactris gasipaes</i> Kunth.	P021
	<i>Bactris</i> sp.	P022
	<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.	P023
	<i>Butia eriospatha</i> (Mart. ex Drude) Becc.	P024
	<i>Butia yatay</i> (Mart.) Becc.	P025
	<i>Cocos nucifera</i> L.	P026
	<i>Cryosophila warscewiczii</i> (H.Wendl.) Bartlett	P027
	<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	P028
	<i>Oenocarpus distichus</i> Mart.	P029
	<i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman	P030
	<i>Syagrus</i> sp.	P031
Balanophoraceae	<i>Helosis</i> sp.	P032
Bromeliaceae	<i>Ananas</i> sp.	P033
	<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	P034
	<i>Bromelia balansae</i> Mez	P035
Cactaceae	<i>Cereus fernambucensis</i> Lem.	P036
	<i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill.	P037
Caesalpinaceae	<i>Holocalyx balansae</i> Micheli	P038

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Família	Espécie vegetal	Código
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	P039
	<i>Jaracatia</i> sp.	P040
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> A.St.-Hil.	P041
Cecropiaceae	<i>Cecropia glaziovii</i> Sneathl.	P042
Celastraceae	<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers) A.C.Sm.	P043
	<i>Salacia multiflora</i> (Lam.) DC.	P044
Clusiaceae	<i>Clusia grandiflora</i> Splitg.	P045
	<i>Clusia</i> sp.	P046
	<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	P047
Combretaceae	<i>Buchenavia tomentosa</i> Eichler	P048
	<i>Terminalia catappa</i> L.	P049
Cyclanthaceae	<i>Carludovica palmata</i> Ruiz & Pav.	P050
Ebenaceae	<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	P051
	<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	P052
	<i>Diospyros kaki</i> Thunb.	P053
	<i>Diospyros lotus</i> L.	P054
Ericaceae	<i>Arbutus unedo</i> L.	P055
Euphorbiaceae	<i>Aleurites moluccana</i> (L.) Willd.	P056
	<i>Euphorbia phosphorea</i> Mart.	P057
	<i>Hura crepitans</i> L.	P058
Fabaceae	<i>Andira humilis</i> Mart. ex Benth.	P059
	<i>Andira inermis</i> (Wright) DC.	P060
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	P061
	<i>Hymenaea martiana</i> Hayne	P062
	<i>Inga sapindoides</i> Willd.	P063
	<i>Inga</i> sp.	P064
	<i>Inga vera</i> (Willd.) J.Leon	P065
	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	P066
Flacourtiaceae	<i>Dovyalis caffra</i> (Hook. f. & Harv.) Warb.	P067
Ginkgoaceae	<i>Ginkgo biloba</i> L.	P068
Icacinaceae	<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	P069
Lauraceae	<i>Cinamomum</i> sp.	P070
	<i>Nectandra grandiflora</i> Nees & Mart.	P071
	<i>Ocotea</i> sp.	P072
	<i>Persea americana</i> Mill.	P073
Liliaceae	<i>Dracaena fragrans</i> (L.) Ker Gawl.	P074
Loganiaceae	<i>Strychnos brasiliensis</i> (Spreng.) Mart.	P075
Magnoliaceae	<i>Talauma</i> sp.	P076
Malpighiaceae	<i>Byrsonima basiloba</i> A.Juss.	P077
	<i>Byrsonima ligustrifolia</i> Mart.	P078
	<i>Byrsonima</i> sp.	P079
	<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) Rich. ex Juss.	P080
	<i>Malpighiaceae</i>	P081

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Família	Espécie vegetal	Código
Malvaceae	<i>Ceiba</i> sp.	P082
	<i>Matisia cordata</i> Bonpl.	P083
	<i>Pseudobombax</i> sp.	P084
Melastomataceae	<i>Marcetia</i> sp.	P085
Meliaceae	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	P086
	<i>Cabralea</i> sp.	P087
	<i>Guarea</i> sp.	P088
	<i>Melia azedarach</i> L.	P089
Moraceae	<i>Artocarpus altilis</i> (Parkinson ex F.A.Zorn) Fosberg	P090
	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	P091
	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	P092
	<i>Castilla elastica</i> Cerv.	P093
	<i>Coussapoa</i> sp.	P094
	<i>Ficus carica</i> L.	P095
	<i>Ficus cestrifolia</i> Schott.	P096
	<i>Ficus</i> sp.	P097
	<i>Helicostylis</i> sp.	P098
	<i>Maclura pomifera</i> (Raf.) C.K.Schneid.	P099
	<i>Maclura</i> sp.	P100
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don ex Steud..	P101
	<i>Morus alba</i> L.	P102
	<i>Morus nigra</i> L.	P103
Musaceae	<i>Musa</i> sp.	P104
Myrtaceae	<i>Acca sellowiana</i> (O.Berg) Burret.	P105
	<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg	P106
	<i>Campomanesia phaea</i> (O.Berg) Landrumg	P107
	<i>Campomanesia pubescens</i> (Mart. ex DC.) O.Berg	P108
	<i>Campomanesia</i> sp.	P109
	<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg	P110
	<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	P111
	<i>Eugenia dysenterica</i> DC.	P112
	<i>Eugenia</i> sp.	P113
	<i>Eugenia uniflora</i> L.	P114
	<i>Myrcia</i> sp.	P115
	<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	P116
	<i>Psidium cattleianum</i> Afzel. ex Sabine	P117
	<i>Psidium guajava</i> L.	P118
<i>Psidium salutare</i> (O.Berg) Landrum	P119	
<i>Psidium</i> sp.	P120	
<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	P121	
<i>Syzygium jambos</i> (L.) Alston	P122	
<i>Syzygium</i> sp.	P123	
Olacaceae	<i>Heisteria</i> sp.	P124

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Família	Espécie vegetal	Código
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i> L.	P125
Passifloraceae	<i>Passiflora edulis</i> Sims	P126
	<i>Passiflora ligularis</i> Juss.	P127
	<i>Passiflora quindensis</i> Killip	P128
	<i>Passiflora</i> sp.	P129
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca dioica</i> L.	P130
Quiinaceae	<i>Lacunaria jenmanii</i> (Oliv.) Ducke	P131
Rhamnaceae	<i>Hovenia dulcis</i> Thunb.	P132
	<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	P133
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i> (Thunb.) Lindl.	P134
	<i>Fragaria</i> sp.	P135
	<i>Malus domestica</i> Borkh.	P136
	<i>Malus</i> sp.	P137
	<i>Malus sylvestris</i> Mill.	P138
	<i>Prunus armeniaca</i> L.	P139
	<i>Prunus persica</i> (L.) Stokes	P140
	<i>Prunus</i> sp.	P141
	<i>Prunus subcoriacea</i> (Chodat & Hassl.) Koehne	P142
	<i>Pyrus</i> sp.	P143
	<i>Rubus idaeus</i> L.	P144
	<i>Rubus urticifolius</i> Poir.	P145
	Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. ex DC.
<i>Coffea arabica</i> L.		P147
<i>Lichia</i> sp.		P148
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.		P149
<i>Posoqueria</i> sp.		P150
<i>Psychotria</i> sp.		P151
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.		P152
Rutaceae	<i>Citrus × bergamia</i> Risso & Poit. (Unresolved)	P153
	<i>Citrus aurantium</i> L.	P154
	<i>Citrus limon</i> (L.) Burm. f.	P155
	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	P156
	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck	P157
	<i>Citrus</i> sp.	P158
Sapindaceae	<i>Allophylus edulis</i> (A.St.-Hil., A.Juss. & Cambess.) Radlk	P159
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum cainito</i> L.	P160
	<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Engl.	P161
	<i>Chrysophyllum</i> sp.	P162
	<i>Lucuma</i> sp.	P163
	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P.Royen	P164
	<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	P165
	<i>Pouteria viridis</i> (Pittier) Cronquist.	P166

(cont.)

Tabela 1. (cont)

Família	Espécie vegetal	Código
Siparunaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.	P167
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L.	P168
	<i>Solanum americanum</i> Mill.	P169
	<i>Solanum lycocarpum</i> A. St.-Hil.	P170
	<i>Solanum lycopersicum</i> Lam.	P171
	<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil.	P172
	<i>Solanum reitzii</i> L.B. Sm. & Downs	P173
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis</i> sp.	P174
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp.	P175
Verbenaceae	<i>Citharexylum donnell-smithii</i> Greenm.	P176
	<i>Citharexylum myrianthum</i> Cham.	P177
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	P178

Tabela 2. Gêneros, grupos e espécies de Drosophilidae registrados em frutos na Região Neotropical. A coluna código é referente à Tabela 3 do Material Suplementar.

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Código
<i>Chymomyza</i>	<i>procnemis</i>	<i>Chymomyza pectinifemur</i>	D001
<i>Diathoneura</i>	sem grupo	<i>Diathoneura dubia</i>	D002
		<i>D. opaca</i>	D003
		<i>D. taeniatipennis</i>	D004
		<i>Diathoneura</i> sp.	D005
		<i>Drosophila</i>	<i>annulimana</i>
<i>Drosophila</i>	bromeliae	<i>D. arauna</i>	D007
		<i>D. gibberosa</i>	D008
		<i>D. bromelioides</i>	D009
		<i>D. busckii</i>	D010
		<i>D. atrata</i>	D011
		<i>D. calloptera</i>	D012
		<i>D. quadrum</i>	D013
		<i>D. shildi</i>	D014
		gr. <i>calloptera</i>	D015
		<i>D. canalinea</i>	D016
		<i>D. cardini</i>	D017
		<i>D. cardinoides</i>	D018
		<i>D. neocardini</i>	D019
<i>D. neomorpha</i>	D020		
<i>D. polymorpha</i>	D021		
<i>D. polymorpha</i> aff.	D022		
gr. <i>cardini</i>	D023		
<i>D. coffeata</i>	<i>D. coffeata</i>	D024	

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Código	
<i>Drosophila</i> (cont.)	<i>coffeata</i> (cont.)	<i>D. fuscolineata</i>	D025	
		<i>D. fuscolineata aff.</i>	D026	
	<i>dreyfusi</i>	<i>D. briegei</i>	D027	
		<i>D. camargoi</i>	D028	
		<i>D. dreyfusi</i>	D029	
		gr. <i>dreyfusi</i>	D030	
		<i>D. griseolineata</i>	D031	
	<i>guarani</i>	<i>D. guaraja</i>	D032	
		<i>D. guaru</i>	D033	
		<i>D. maculifrons</i>	D034	
		<i>D. neoguaramunu</i>	D035	
		<i>D. ornatifrons</i>	D036	
	<i>immigrans</i>	<i>D. immigrans</i>	D037	
	<i>melanogaster</i>	<i>D. ananassae</i>	D038	
		<i>D. kikkawai</i>	D039	
		<i>D. malerkotliana</i>	D040	
		<i>D. melanogaster</i>	D041	
		<i>D. simulans</i>	D042	
		gr. <i>melanogaster</i>	D043	
		<i>obscura</i>	<i>D. subobscura</i>	D044
		<i>pallidipennis</i>	<i>D. pallidipennis</i>	D045
		<i>peruviana</i>	<i>D. peruviana</i>	D046
		<i>repleta</i>	<i>D. buzzatii</i>	D047
			<i>D. fulvimacula</i>	D048
			<i>D. hydei</i>	D049
			<i>D. mercatorum</i>	D050
	<i>D. meridionalis</i>		D051	
	<i>D. onca</i>		D052	
	<i>D. paranaensis</i>		D053	
	<i>D. peninsularis</i>		D054	
	<i>D. ramsdeni</i>		D055	
	<i>D. repleta</i>		D056	
	<i>D. senei</i>		D057	
	<i>D. zottii</i> G		D058	
	<i>D. onca aff.</i>		D059	
	<i>D. paranaensis aff.</i>	D060		
	<i>D. zottii aff.</i>	D061		
	gr. <i>repleta</i>	D062		
	<i>saltans</i>	<i>D. prosaltans</i>	D063	
		<i>D. saltans</i>	D064	
<i>D. sturtevantii</i>		D065		
gr. <i>saltans</i>	D066			
<i>tripunctata</i>	<i>D. albicans</i>	D067		

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Código	
<i>Drosophila</i> (cont.)	<i>tripunctata</i> (cont.)	<i>D. albirostris</i>	D068	
		<i>D. angustibucca</i>	D069	
		<i>D. bandeirantorum</i>	D070	
		<i>D. bodemanna</i>	D071	
		<i>D. cuaso</i>	D072	
		<i>D. frotapessoai</i>	D073	
		<i>D. medioimpressa</i>	D074	
		<i>D. medioparva</i>	D075	
		<i>D. mediopicta</i>	D076	
		<i>D. mediopictoides</i>	D077	
		<i>D. mediopunctata</i>	D078	
		<i>D. mediosignata</i>	D079	
		<i>D. mediotriata</i>	D080	
		<i>D. mesostigma</i>	D081	
		<i>D. metzii</i>	D082	
		<i>D. nappae</i>	D083	
		<i>D. neoguaramunu</i>	D084	
		<i>D. paraguayensis</i>	D085	
		<i>D. paramediotriata</i>	D086	
		<i>D. pellewae</i>	D087	
		<i>D. setula</i>	D088	
		<i>D. trapeza</i>	D089	
		<i>D. trifilum</i>	D090	
		<i>D. tripunctata</i>	D091	
		<i>D. tristriata</i>	D092	
		<i>D. metzii aff.</i>	D093	
		<i>D. paraguayensis aff.</i>	D094	
			gr. <i>tripunctata</i>	D095
		<i>virilis</i>	<i>D. virilis</i>	D096
		<i>willistoni</i>	<i>D. bocainensis</i>	D097
			<i>D. bocainoides</i>	D098
			<i>D. capricorni</i>	D099
			<i>D. equinoxialis</i>	D100
	<i>D. fumipennis</i>		D101	
	<i>D. nebulosa</i>		D102	
	<i>D. parabocainensis</i>		D103	
	<i>D. paulistorum</i>		D104	
	<i>D. sucinea</i>		D105	
	<i>D. tropicalis</i>		D106	
	<i>D. willistoni</i>		D107	
			gr. <i>willistoni</i>	D108
sem grupo	<i>D. aracea</i>		D109	
	<i>D. caponei</i>		D110	

(cont.)

Tabela 2. (cont.)

Gênero	Grupo	Drosophilidae	Código
<i>Drosophila</i> (cont.)	sem grupo (cont.)	<i>D. serenensis</i>	D111
<i>Hirtheadrosophila</i>	sem grupo	<i>Hirtheadrosophila pictiventris</i>	D112
<i>Mycodrosophila</i>		<i>Mycodrosophila</i>	D113
<i>Neotanygastrella</i>	sem grupo	<i>Neotanygastrella tricoloripes</i>	D114
<i>Rhinoleucophenga</i>	sem grupo	<i>Rhinoleucophenga bivisualis</i>	D115
		<i>Rhinoleucophenga</i> sp.	D116
<i>Scaptodrosophila</i>	<i>latifasciaeformis</i>	<i>Scaptodrosophila latifasciaeformis</i>	D117
<i>Scaptomyza</i>		<i>Scaptomyza</i> sp.	D118
<i>Zaprionus</i>	<i>vittiger</i>	<i>Zaprionus indianus</i>	D119
<i>Zygothrica</i>		<i>Zygothrica</i>	D120

Tabela 3. Associação entre frutos (colunas) e drosofilídeos (linhas) na região Neotropical. Os códigos de frutos e drosofilídeos podem ser encontrados nas tabelas 1 e 2 respectivamente do Material Suplementar.

	P001	P002	P003	P004	P005	P006	P007	P008	P009	P010	P011	P012	P013	P014	P015	P016	P017	P018	P019	P020	P021	P022	P023	P024	P025	P026	P027
D001																											
D002																X											
D003																											
D004									X																		
D005																											
D006																											
D007																											
D008																											
D009																											
D010																											
D011								X										X									
D012																											
D013																											
D014																											
D015																			X								
D016									X											X							
D017								X																			
D018				X																				X			
D019																											
D020			X																		X						
D021										X		X							X				X	X			
D022																											
D023													X	X	X												
D024									X																		
D025																											
D026																											
D027																											
D028			X						X																		
D029																											
D030																											
D031						X	X																				
D032												X															
D033																											

	P028	P029	P030	P031	P032	P033	P034	P035	P036	P037	P038	P039	P040	P041	P042	P043	P044	P045	P046	P047	P048	P049	P050	P051	P052	P053	P054	
D001																												
D002																												
D003																												
D004																												
D005			X																									
D006			X																									
D007																												
D008																												
D009			X																									
D010			X																			X						
D011	X		X												X									X				
D012	X																											
D013	X		X																									
D014	X																											
D015																												
D016		X																										
D017	X													X							X							
D018			X								X			X					X		X	X				X		
D019			X																			X						
D020																			X									
D021	X		X				X	X					X	X									X			X		
D022																						X						
D023					X				X			X																
D024																												
D025																												
D026																												
D027																												
D028	X	X																										
D029	X		X																									
D030																												
D031			X																									
D032																												
D033																												
D034	X		X					X			X		X												X			
D035																												
D036	X		X					X																				
D037	X		X											X														

	P055	P056	P057	P058	P059	P060	P061	P062	P063	P064	P065	P066	P067	P068	P069	P070	P071	P072	P073	P074	P075	P076	P077	P078	P079	P080	P081
D001																											
D002																											
D003																											
D004																											
D005																											
D006																											
D007															X												
D008																											
D009																X											
D010												X															
D011																						X			X		
D012																											
D013																											
D014																											
D015																											
D016				X																							
D017					X										X												
D018		X				X						X			X							X					
D019		X																							X		
D020						X																					
D021		X	X											X	X		X										X
D022																											
D023									X										X								
D024																											
D025																											
D026																											
D027																		X									
D028																											
D029																											X
D030																											
D031		X								X						X						X		X	X		X
D032																											
D033																											
D034			X							X							X				X	X					
D035																											
D036			X							X					X						X						
D037														X	X												

	P082	P083	P084	P085	P086	P087	P088	P089	P090	P091	P092	P093	P094	P095	P096	P097	P098	P099	P100	P101	P102	P103	P104	P105	P106	P107	P108	
D001																							X					
D002																												
D003																X												
D004																												
D005																												
D006																												
D007																												
D008																												
D009																X												
D010						X																						
D011							X									X												
D012																												
D013																												
D014																												
D015																												
D016																												
D017											X																	
D018																X		X		X				X				
D019																								X				
D020																												
D021				X												X				X		X	X		X			
D022																												
D023										X		X																
D024																												
D025									X																			
D026																X												
D027																												
D028		X							X																			
D029																												
D030																												
D031	X					X	X	X							X	X												
D032																												
D033																												
D034				X	X										X													
D035							X																					
D036							X																					
D037								X						X	X							X		X	X			

	P109	P110	P111	P112	P113	P114	P115	P116	P117	P118	P119	P120	P121	P122	P123	P124	P125	P126	P127	P128	P129	P130	P131	P132	P133	P134	P135	
D001																		X										
D002																												
D003																												
D004																												
D005																												
D006																												
D007																												
D008																												
D009			X			X			X																			
D010						X												X	X									
D011	X								X							X												
D012																												
D013																												
D014																												
D015																												
D016																						X						
D017																		X										
D018			X							X						X	X									X		
D019										X																X		
D020																												
D021		X				X				X					X	X										X		
D022										X																		
D023										X																		
D024																												
D025																												
D026																												
D027																												
D028																						X						
D029																												
D030																						X						
D031		X	X			X																X	X				X	
D032																												
D033							X																					
D034					X					X																		
D035																												
D036																					X							
D037	X	X				X												X								X	X	

	P136	P137	P138	P139	P140	P141	P142	P143	P144	P145	P146	P147	P148	P149	P150	P151	P152	P153	P154	P155	P156	P157	P158	P159	P160	P161	P162
D001																						X					
D002																											
D003																											
D004																											
D005																											
D006																											
D007																											
D008																											
D009																											
D010																	X										X
D011														X	X												
D012																											
D013																											
D014																											
D015																											
D016																											
D017												X											X				
D018					X								X		X			X				X	X			X	
D019																							X				
D020												X															
D021					X										X		X	X	X				X			X	X
D022																											
D023																											
D024																											
D025																											
D026																											
D027																											
D028																											
D029																											
D030																											
D031																						X	X				
D032																											
D033																											
D034																	X							X		X	X
D035																											
D036								X									X										X
D037			X						X			X					X			X		X				X	

	P163	P164	P165	P166	P167	P168	P169	P170	P171	P172	P173	P174	P175	P176	P177	P178
D001																
D002																
D003																
D004																
D005																
D006																
D007															X	
D008		X														
D009																
D010			X			X		X	X							
D011										X						
D012																
D013																
D014																
D015	X															
D016	X															
D017			X			X		X	X							
D018								X		X	X					
D019																
D020					X											
D021								X		X					X	
D022																
D023		X														
D024																
D025																
D026																
D027																
D028																
D029																
D030																
D031										X					X	
D032																
D033																
D034								X							X	
D035																
D036								X								
D037			X			X		X								

	P001	P002	P003	P004	P005	P006	P007	P008	P009	P010	P011	P012	P013	P014	P015	P016	P017	P018	P019	P020	P021	P022	P023	P024	P025	P026	P027
D038			X	X																		X				X	
D039																										X	
D040				X					X																		
D041			X	X																		X	X				
D042	X	X	X	X			X	X	X			X								X			X	X			
D043																							X				
D044																											
D045																											
D046																					X						
D047																											
D048									X																		
D049																											
D050												X											X				
D051																											
D052												X															
D053												X	X														
D054																											
D055																											
D056													X														
D057																											
D058																											
D059													X														
D060																											
D061																											
D062																					X						
D063																											
D064																											
D065			X	X	X				X												X	X					
D066																											
D067																											
D068				X																							
D069																											X
D070																				X							
D071																											
D072																											
D073																											
D074																											

	P028	P029	P030	P031	P032	P033	P034	P035	P036	P037	P038	P039	P040	P041	P042	P043	P044	P045	P046	P047	P048	P049	P050	P051	P052	P053	P054
D001																											
D002																											
D003																											
D004																											
D005			X																								
D006			X																								
D007																											
D008																											
D009			X																								
D010			X																			X					
D011	X		X											X										X			
D012	X																										
D013	X		X																								
D014	X																										
D015																											
D016		X																									
D017	X													X							X						
D018			X								X			X					X		X	X				X	
D019			X																			X					
D020																			X								
D021	X		X				X	X					X	X								X				X	
D022																						X					
D023					X				X			X															
D024																											
D025																											
D026																											
D027																											
D028	X	X																									
D029	X		X																								
D030																											
D031			X																								
D032																											
D033																											
D034	X		X					X			X		X												X		
D035																											
D036	X		X					X																			
D037	X		X											X													

	P055	P056	P057	P058	P059	P060	P061	P062	P063	P064	P065	P066	P067	P068	P069	P070	P071	P072	P073	P074	P075	P076	P077	P078	P079	P080	P081	
D001																												
D002																												
D003																												
D004																												
D005																												
D006																												
D007															X													
D008																												
D009																X												
D010												X																
D011																						X			X			
D012																												
D013																												
D014																												
D015																												
D016				X																								
D017					X										X													
D018		X				X						X			X							X						
D019		X																							X			
D020						X																						
D021		X	X											X	X		X											X
D022																												
D023									X										X									
D024																												
D025																												
D026																												
D027																		X										
D028																												
D029																												X
D030																												
D031		X								X						X						X		X	X			X
D032																												
D033																												
D034			X							X							X				X	X						
D035																												
D036			X							X					X					X								
D037													X	X														

	P082	P083	P084	P085	P086	P087	P088	P089	P090	P091	P092	P093	P094	P095	P096	P097	P098	P099	P100	P101	P102	P103	P104	P105	P106	P107	P108
D001																							X				
D002																											
D003																X											
D004																											
D005																											
D006																											
D007																											
D008																											
D009																X											
D010						X																					
D011							X									X											
D012																											
D013																											
D014																											
D015																											
D016																											
D017											X																
D018																X		X		X				X			
D019																								X			
D020																											
D021				X												X				X		X	X		X		
D022																											
D023										X		X															
D024																											
D025									X																		
D026																X											
D027																											
D028		X							X																		
D029																											
D030																											
D031	X					X	X	X							X	X											
D032																											
D033																											
D034				X	X										X												
D035							X																				
D036							X																				
D037								X						X	X						X		X	X			

	P109	P110	P111	P112	P113	P114	P115	P116	P117	P118	P119	P120	P121	P122	P123	P124	P125	P126	P127	P128	P129	P130	P131	P132	P133	P134	P135	
D001																		X										
D002																												
D003																												
D004																												
D005																												
D006																												
D007																												
D008																												
D009			X			X			X																			
D010						X												X	X									
D011	X								X							X												
D012																												
D013																												
D014																												
D015																												
D016																						X						
D017																		X										
D018			X							X							X	X									X	
D019										X																	X	
D020																												
D021		X				X				X					X		X										X	
D022										X																		
D023										X																		
D024																												
D025																												
D026																												
D027																												
D028																												
D029																						X						
D030																						X						
D031		X	X			X																X	X				X	
D032																												
D033							X																					
D034					X					X																		
D035																												
D036																					X							
D037	X	X				X												X									X	X

	P136	P137	P138	P139	P140	P141	P142	P143	P144	P145	P146	P147	P148	P149	P150	P151	P152	P153	P154	P155	P156	P157	P158	P159	P160	P161	P162
D001																						X					
D002																											
D003																											
D004																											
D005																											
D006																											
D007																											
D008																											
D009																											
D010																	X										X
D011														X	X												
D012																											
D013																											
D014																											
D015																											
D016																											
D017												X											X				
D018					X								X		X			X				X	X			X	
D019																							X				
D020												X															
D021					X										X		X	X	X				X			X	X
D022																											
D023																											
D024																											
D025																											
D026																											
D027																											
D028																											
D029																											
D030																											
D031																						X	X				
D032																											
D033																											
D034																	X							X		X	X
D035																	X										
D036							X										X										X
D037			X						X			X					X			X		X				X	

	P163	P164	P165	P166	P167	P168	P169	P170	P171	P172	P173	P174	P175	P176	P177	P178
D001																
D002																
D003																
D004																
D005																
D006																
D007															X	
D008		X														
D009																
D010			X			X		X	X							
D011										X						
D012																
D013																
D014																
D015	X															
D016	X															
D017			X			X		X	X							
D018								X		X	X					
D019																
D020					X											
D021								X		X					X	
D022																
D023		X														
D024																
D025																
D026																
D027																
D028																
D029																
D030																
D031										X					X	
D032																
D033																
D034								X							X	
D035																
D036								X								
D037			X			X		X								

	P001	P002	P003	P004	P005	P006	P007	P008	P009	P010	P011	P012	P013	P014	P015	P016	P017	P018	P019	P020	P021	P022	P023	P024	P025	P026	P027
D038			X	X																		X				X	
D039																										X	
D040				X					X																		
D041			X	X																		X	X				
D042	X	X	X	X			X	X	X			X									X			X	X		
D043																							X				
D044																											
D045																											
D046																					X						
D047																											
D048									X																		
D049																											
D050												X												X			
D051																											
D052												X															
D053												X	X														
D054																											
D055																											
D056													X														
D057																											
D058																											
D059													X														
D060																											
D061																											
D062																					X						
D063																											
D064																											
D065			X	X	X				X												X	X					
D066																											
D067																											
D068				X																							
D069																											X
D070																				X							
D071																											
D072																											
D073																											
D074																											

	P028	P029	P030	P031	P032	P033	P034	P035	P036	P037	P038	P039	P040	P041	P042	P043	P044	P045	P046	P047	P048	P049	P050	P051	P052	P053	P054
D038			X															X		X				X	X		
D039			X																	X	X					X	
D040	X		X	X					X					X				X		X	X	X				X	
D041			X																X								
D042	X		X	X			X	X	X	X	X			X								X			X	X	X
D043			X																								
D044																											
D045																											
D046																											
D047										X																	
D048																											
D049			X							X														X			
D050			X	X			X	X	X					X											X		
D051									X																		
D052			X																								
D053																											
D054						X																					
D055						X																					
D056			X																								
D057			X																								
D058			X																								
D059																											
D060												X															
D061																											
D062			X																								
D063	X		X											X											X		
D064			X			X																					
D065	X		X											X										X			
D066							X											X									
D067																											
D068																											
D069			X																X						X		
D070			X																								
D071			X																								
D072	X																				X						
D073																											
D074																											

	P055	P056	P057	P058	P059	P060	P061	P062	P063	P064	P065	P066	P067	P068	P069	P070	P071	P072	P073	P074	P075	P076	P077	P078	P079	P080	P081
D038						X			X																X		
D039		X										X															
D040		X																						X	X		
D041		X				X			X				X	X								X			X		X
D042	X								X				X	X	X	X					X	X		X	X	X	
D043													X	X													
D044																											
D045																											
D046																											
D047																											
D048											X																
D049																											
D050		X	X												X						X				X		
D051																											
D052																											
D053								X												X							
D054																											
D055																											
D056												X															
D057																											
D058																									X		
D059																											
D060																											
D061																											
D062																											
D063																											
D064																											
D065		X				X									X												X
D066																											
D067																											
D068																											
D069			X			X																					
D070																									X		
D071																											
D072																											
D073																											
D074																			X								

	P082	P083	P084	P085	P086	P087	P088	P089	P090	P091	P092	P093	P094	P095	P096	P097	P098	P099	P100	P101	P102	P103	P104	P105	P106	P107	P108	
D038									X							X							X					
D039														X									X					
D040								X					X	X		X	X						X			X		
D041								X	X			X		X		X	X						X					
D042						X		X				X	X	X	X	X	X				X	X		X		X	X	X
D043														X														
D044																						X						
D045															X													
D046																												
D047																												
D048																												
D049																								X				
D050															X					X			X		X			
D051														X														
D052																												
D053																												
D054																												
D055																												
D056						X																	X					
D057																												
D058					X	X	X														X							
D059																												
D060																												
D061																												
D062		X							X																			
D063											X																	
D064																												
D065																												
D066																												
D067												X				X												
D068																												
D069																												
D070					X										X						X							
D071																												
D072																												
D073																												
D074																												

	P109	P110	P111	P112	P113	P114	P115	P116	P117	P118	P119	P120	P121	P122	P123	P124	P125	P126	P127	P128	P129	P130	P131	P132	P133	P134	P135
D038		X								X							X	X									
D039									X	X			X				X	X								X	
D040									X	X			X				X	X								X	
D041	X					X		X	X	X							X	X								X	
D042	X	X	X	X		X	X	X	X	X			X	X			X	X		X		X				X	
D043																											
D044																										X	
D045	X																X										
D046																											
D047																											
D048																											
D049																											
D050		X								X												X				X	
D051																											
D052																	X										
D053																											
D054																											
D055																											
D056																		X									
D057																											
D058																										X	
D059																											
D060																											
D061	X																										
D062		X																									
D063																										X	
D064																											
D065	X																										
D066																											
D067																											
D068																											
D069		X																									
D070		X																									
D071																											
D072																											
D073									X	X																	
D074																											

	P136	P137	P138	P139	P140	P141	P142	P143	P144	P145	P146	P147	P148	P149	P150	P151	P152	P153	P154	P155	P156	P157	P158	P159	P160	P161	P162
D038		X				X		X														X					
D039		X																				X					
D040		X				X		X														X					
D041		X	X		X	X		X	X					X		X					X	X					
D042		X		X	X	X		X			X	X		X		X	X			X	X	X	X			X	X
D043					X																						
D044			X						X																		
D045																						X	X				
D046																											
D047																											
D048																						X					
D049	X		X						X																		
D050						X											X					X					
D051																											
D052																						X	X				
D053																											
D054																											
D055																											
D056																											
D057																											
D058																						X					
D059																											
D060																											
D061																											
D062																	X										
D063																											
D064																											
D065																						X					
D066																	X										
D067																											
D068																											
D069																	X										
D070																	X								X	X	
D071																											
D072																											
D073																											
D074																											

	P163	P164	P165	P166	P167	P168	P169	P170	P171	P172	P173	P174	P175	P176	P177	P178
D038							X	X	X							
D039			X						X						X	
D040								X	X	X						
D041		X						X								X
D042		X	X			X	X	X	X	X	X					X
D043																X
D044																
D045						X				X						
D046																
D047																
D048		X														
D049								X	X							
D050			X			X	X	X								
D051																
D052																
D053		X														
D054																
D055																
D056																
D057																
D058										X						
D059																
D060																
D061																
D062	X															
D063																
D064																
D065			X					X								
D066																
D067																
D068																
D069																
D070										X						
D071																
D072															X	
D073																
D074																

	P001	P002	P003	P004	P005	P006	P007	P008	P009	P010	P011	P012	P013	P014	P015	P016	P017	P018	P019	P020	P021	P022	P023	P024	P025	P026	P027
D076																											
D077																											
D078							X																				
D079									X																		
D080																X			X								
D081	X																										
D082				X																							
D083																											
D084																											
D085				X			X		X																		
D086				X																							
D087																											
D088																											
D089																											
D090																											
D091																											
D092																											
D093				X																							
D094																											
D095						X				X																	
D096																											
D097							X																				
D098																											
D099							X																				
D100				X					X																		
D101									X																		
D102	X	X	X	X				X	X	X										X			X	X			
D103																											
D104				X					X																X		
D105																											
D106				X					X																		
D107				X					X	X		X					X		X				X	X			
D108			X	X		X	X		X											X							
D109													X		X												
D110												X															
D111																											
D112																											

	P028	P029	P030	P031	P032	P033	P034	P035	P036	P037	P038	P039	P040	P041	P042	P043	P044	P045	P046	P047	P048	P049	P050	P051	P052	P053	P054	
D076			X																									
D077																												
D078			X													X												
D079	X		X																									
D080	X		X											X			X					X						
D081																												
D082																												
D083			X																									
D084																												
D085			X											X	X				X				X					
D086	X													X									X					
D087																												
D088																												
D089					X																							
D090																												
D091																												
D092																												
D093																												
D094					X							X																
D095		X	X						X				X													X		
D096																												
D097	X		X											X														
D098			X																									
D099	X		X																									
D100																												
D101	X		X											X				X	X									
D102	X		X	X					X		X		X	X			X		X	X	X		X	X	X			X
D103																												
D104														X														
D105																												
D106																												
D107	X		X				X				X		X													X		
D108	X	X	X	X					X					X			X	X	X	X	X	X	X		X		X	
D109																												
D110																												
D111												X																
D112																												

	P055	P056	P057	P058	P059	P060	P061	P062	P063	P064	P065	P066	P067	P068	P069	P070	P071	P072	P073	P074	P075	P076	P077	P078	P079	P080	P081
D076																											
D077																											
D078		X																X							X		
D079		X																									
D080		X			X			X			X				X												
D081															X												
D082																											
D083																											
D084																										X	
D085		X				X									X							X		X	X		
D086												X															X
D087																											
D088																											
D089									X																		
D090																											
D091																											
D092																											
D093																											
D094																											
D095			X	X						X							X				X						
D096																											
D097															X											X	
D098																										X	
D099																						X	X		X		X
D100																											
D101				X																				X	X	X	
D102				X		X								X	X		X							X		X	X
D103																											
D104																											
D105											X																
D106																											
D107													X	X	X					X							
D108		X		X						X					X	X				X			X	X	X	X	X
D109																											
D110																											
D111																											
D112																											

	P082	P083	P084	P085	P086	P087	P088	P089	P090	P091	P092	P093	P094	P095	P096	P097	P098	P099	P100	P101	P102	P103	P104	P105	P106	P107	P108
D076																											
D077						X																					
D078							X				X					X			X								
D079							X									X											
D080										X	X	X				X											X
D081																											
D082																											
D083																											
D084																											
D085						X	X																				
D086																											
D087																											
D088																											
D089										X		X															
D090																											
D091															X												
D092						X																					
D093										X						X											
D094																											
D095				X	X				X																		
D096																											
D097																											
D098																											
D099																											
D100																											
D101												X															
D102				X							X	X		X	X	X				X						X	
D103																											
D104																											
D105																X											
D106																											
D107				X				X						X	X	X				X					X	X	
D108		X				X	X	X	X			X	X			X	X						X				
D109																											
D110																											
D111																											
D112										X																	

	P109	P110	P111	P112	P113	P114	P115	P116	P117	P118	P119	P120	P121	P122	P123	P124	P125	P126	P127	P128	P129	P130	P131	P132	P133	P134	P135
D076																	X										
D077																											
D078			X			X		X	X																	X	
D079								X									X				X						
D080			X							X							X										
D081																											
D082																											
D083																											
D084	X																				X						
D085	X									X							X										
D086																		X									
D087																											
D088																											
D089																											
D090																											
D091																											
D092																											
D093																											
D094																											
D095					X					X																	
D096																											
D097										X																	
D098										X																	
D099										X																X	
D100																											
D101										X																	
D102					X					X	X	X		X													
D103																											
D104																	X									X	
D105																											
D106																											
D107		X			X					X							X		X	X		X		X		X	
D108	X		X		X	X	X	X	X	X			X				X	X					X			X	
D109																											
D110																											
D111																											
D112																											

	P136	P137	P138	P139	P140	P141	P142	P143	P144	P145	P146	P147	P148	P149	P150	P151	P152	P153	P154	P155	P156	P157	P158	P159	P160	P161	P162
D076														X			X										
D077																											
D078											X			X		X					X						X
D079																											
D080											X																
D081																											
D082																											
D083																											
D084																											
D085						X						X		X							X						
D086																											
D087																											
D088																											
D089																											
D090																											
D091																											
D092																											
D093																											
D094																											
D095																	X							X		X	
D096																											
D097																											X
D098																											
D099						X					X																X
D100																											
D101																X											X
D102					X						X	X													X	X	
D103																											
D104										X											X	X					
D105																											
D106																											
D107												X					X				X	X				X	X
D108		X				X					X	X				X					X	X					
D109																											
D110																											
D111																											
D112																											

	P163	P164	P165	P166	P167	P168	P169	P170	P171	P172	P173	P174	P175	P176	P177	P178
D076																
D077																
D078								X		X		X				
D079										X		X				
D080			X					X								
D081																
D082																
D083												X				
D084																
D085				X	X					X	X	X			X	
D086								X								
D087																
D088																
D089								X								
D090															X	
D091																
D092																
D093																
D094																
D095	X															
D096																
D097																
D098																
D099										X					X	
D100																
D101	X		X													
D102		X	X					X					X		X	X
D103															X	
D104															X	
D105														X		
D106																
D107							X								X	X
D108	X	X	X			X		X	X	X						
D109																
D110																
D111																
D112																

	P001	P002	P003	P004	P005	P006	P007	P008	P009	P010	P011	P012	P013	P014	P015	P016	P017	P018	P019	P020	P021	P022	P023	P024	P025	P026	P027
D113																											
D114									X																		
D115																											
D116								X																			
D117									X																		
D118																											
D119		X						X																	X		
D120																											

	P028	P029	P030	P031	P032	P033	P034	P035	P036	P037	P038	P039	P040	P041	P042	P043	P044	P045	P046	P047	P048	P049	P050	P051	P052	P053	P054
D113	X																										
D114	X																										
D115				X										X													
D116			X																								
D117			X											X						X		X					
D118																											
D119	X		X	X										X			X				X	X				X	
D120			X																								

	P055	P056	P057	P058	P059	P060	P061	P062	P063	P064	P065	P066	P067	P068	P069	P070	P071	P072	P073	P074	P075	P076	P077	P078	P079	P080	P081
D113																											
D114																											
D115									X																		
D116		X																							X		
D117															X												
D118																											
D119					X									X	X										X	X	
D120																											

	P082	P083	P084	P085	P086	P087	P088	P089	P090	P091	P092	P093	P094	P095	P096	P097	P098	P099	P100	P101	P102	P103	P104	P105	P106	P107	P108
D113																											
D114																											
D115											X	X															
D116																X											
D117																											
D118																											
D119			X					X			X					X							X				
D120							X																				

	P109	P110	P111	P112	P113	P114	P115	P116	P117	P118	P119	P120	P121	P122	P123	P124	P125	P126	P127	P128	P129	P130	P131	P132	P133	P134	P135
D113																											
D114																											
D115				X																							
D116																											
D117																											
D118																		X									
D119				X		X			X	X	X		X	X			X	X							X	X	
D120							X																				

	P136	P137	P138	P139	P140	P141	P142	P143	P144	P145	P146	P147	P148	P149	P150	P151	P152	P153	P154	P155	P156	P157	P158	P159	P160	P161	P162
D113																											
D114																											
D115																											
D116														X													
D117																						X					
D118																											
D119		X				X		X			X	X										X	X				
D120															X	X											X

	P163	P164	P165	P166	P167	P168	P169	P170	P171	P172	P173	P174	P175	P176	P177	P178
D113																
D114																
D115			X					X								
D116																
D117			X					X								
D118																
D119			X					X		X	X				X	
D120																