

**Rosângela Santa Brígida Costa**

**Estrutura da interação dos Drosophilidae micófagos na Floresta Nacional de Caxiuanã,  
Pará, Brasil**

Dissertação de mestrado apresentada à  
Coordenação do Programa de Pós-Graduação  
em Ciências Biológicas (Área de  
Concentração em Entomologia) da  
Universidade Federal do Paraná como  
requisito parcial para a obtenção do título de  
mestre em Ciências Biológicas.

Orientador:  
Claudio J. B. de Carvalho

Co-orientadoras:  
Marlúcia Bonifácio Martins (MPEG)  
Isabela Galarda Varassin (UFPR)

Curitiba/2015

ROSÂNGELA SANTA BRÍGIDA COSTA

“Estrutura da interação dos Drosophilidae micófagos na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil”

Dissertação aprovada como requisito parcial para obtenção do grau de “Mestre em Ciências Biológicas”, no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, pela Comissão formada pelos professores:



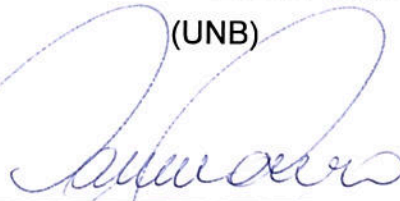
---

Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho (Orientador)  
(UFPR)



---

Profa. Dra. Rosana Tidon  
(UNB)



---

Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura  
(UFPR)

Curitiba, 04 de maio de 2015.

## Agradecimentos

Agradeço às instituições que apoiaram este trabalho: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela bolsa de mestrado; a Universidade Federal do Paraná, junto ao Departamento de Zoologia e o Programa de Pós-graduação em Entomologia por oferecer as condições necessárias para o desenvolvimento do trabalho da dissertação; à Pós-Graduação de Entomologia por ter financiado as passagens para realizar as coletas de campo no estado do Pará; ao projeto PELD (Pesquisa ecológica de Longa Duração) pelo apoio nas viagens de campo a Floresta nacional de Caxiuanã (FLONA); e a Estação Científica Ferreira Pena, pelo apoio nos campos e estadia na FLONA.

Ao meu Orientador, Cláudio José Barros de Carvalho, por ter me dado à oportunidade de trabalharmos juntos, pelo exemplo de trabalho com responsabilidade, respeito e colaboração e pela orientação sobre a minha formação acadêmica. A minha co-orientadora, Marlúcia Bonifácio Martins, por sempre estar a posto, mesmo a distância, quando precisei pedir apoio para as viagens de campo e ajuda no manuscrito. A minha co-orientadora Isabela Galarda Varassin, por sempre me ajudar com as análises, pelo seu conhecimento amplo e objetivo do trabalho sobre redes de interação. São essas três pessoas que gostaria de agradecer, por me ajudar a dar suporte a minha formação acadêmica nesses dois anos de estudos.

Aos meus colaboradores na identificação dos fungos, Priscila San Juan Medeiros e Felipe Wartchow. A meu colaborador que me auxiliou na identificação dos Drosophilidae, Marco S. Gottschalk. Devo agradecer sempre a vocês por contribuíram no desenvolvimento deste trabalho.

Aos colaboradores técnicos da Estação Científica Ferreira Penna, com o apoio nas coletas em campo, Cleumar Lopez (Seu Pão), Cleudimar Sousa (Pelado), Flávio Vaz (Seu Vigor) e Seu Raimundo. Aos colaboradores técnicos do Museu Paraense Emílio Goeldi, Luzanira Seleiro e Antônio Pena, pela ajuda na criação dos Drosophilidae e organização do material de trabalho de campo, respectivamente.

Ao professor Maurício Moura que sempre tirava minhas dúvidas sobre o programa R e análises estatísticas.

A minha amiga, Juliana Cordeiro que me hospedou por uma semana na sua casa em Pelotas-RS durante o período que levei o material para certificação das identificações dos espécimes de Drosophilidae pelo especialista.

Aos amigos do Laboratório de Biogeografia e Biodiversidade: Diptera, que tiveram paciência quando eu praticamente tomava o laboratório para mim, com a bagunça das minhas ferramentas de laboratório e apostilas nas bancadas: Gustavo, Victor, Maíra, João, André, Diana, Lica, Ândrio, Lucas, Tatiana e Stela.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos, Rosângela, Ana Luísa e Ivaneide.

Aos meus colaboradores amigos, Angélico Asenjo, Leonardo Trevelin, Camila Costa, Laércio Amaral-Neto, André Palmeira e Rosângela Amador, por me ensinar a usar programas, trocar scripts para o programa R, discutir sobre redes de interação e ecologia de comunidades e muitos outros assuntos que pudessem ajudar no desenvolvimento deste trabalho.

A pessoa que me apoiou ‘sair’ da minha zona de conforto científico e conhecer outro ambiente para minha formação acadêmica, Marcos de S. Fialho.

Aos meus amigos, João Fogaça e Maíra Xavier, com os quais me divertir muito com conversas “papo cabeça” nas refeições no RU (Restaurante Universitário) e grupo de *whatsapp*. Realmente somos uma família!

As minhas amigas de convivência durante esses dois anos na cidade de Curitiba, Eloísa Pinheiro, Renata Dandin e Marina Krasniak, que tiveram paciência com a minha bagunça de apostilas e livros pela casa. Agradeço também por cuidarem do meu animal de estimação (Lico), quando precisei viajar para fazer as coletas de campo para este trabalho.

Agradeço a D. Elica Kaneco por ser sempre solícita e me ajudar com internet e transporte durante minhas viagens.

Aos professores da Pós-graduação da Entomologia que compartilharam seus conhecimentos sobre os insetos e outras áreas da Biologia. Aos amigos da turma de mestrado pela convivência agradável nos dois anos do curso de entomologia.

Aos professores Jane M. Tesserolli de Souza, Maurício O. Moura e Rosana Tidon, que aceitaram o convite para participar da banca examinadora desta dissertação.

## Conteúdo

|  |    |
|--|----|
| Lista de Tabelas .....   | vi |
| Lista de Figuras.....  | vi |
| Resumo .....   | ix |
| Abstract.....  | x  |
| Introdução Geral .....   | 1  |
| Referências.....   | 3  |
| Capítulo 1.....  | 6  |
| Resumo .....   | 7  |
| Abstract.....  | 8  |
| 1. Introdução .....  | 9  |
| 2. Metodologia .....   | 11 |
| 2.1. Área de estudo.....   | 11 |
| 2.2. Método de Coleta.....   | 12 |
| 2.2.1. Amostragem.....   | 12 |
| 2.2.2 Coleta dos Drosophilidae, fungo e criação dos imaturos ..... | 13 |
| 2.3. Identificação dos Drosophilidae.....                          | 14 |
| 2.4. Identificação dos fungos .....                                | 15 |
| 2.5. Análise dos dados .....                                       | 15 |
| 3. Resultados .....  | 16 |
| 4. Discussão .....   | 26 |
| 5. Considerações Finais .....                                      | 29 |
| 6. Referências.....  | 29 |
| Capítulo 2.....  | 35 |
| Resumo .....   | 36 |
| Abstract.....  | 37 |
| 1. Introdução .....  | 38 |
| 2. Metodologia .....   | 42 |
| 2.1. Área de estudo.....   | 42 |
| 2.2. Método de Coleta.....   | 42 |
| 2.2.1. Amostragem.....   | 43 |
| 2.2.2 Coleta dos Drosophilidae, fungo e criação dos imaturos ..... | 43 |
| 2.3. Identificação dos Drosophilidae.....                          | 44 |

|  |    |
|--|----|
| 2.4. Identificação dos fungos .....  | 45 |
| 2.5. Redes de interação .....  | 45 |
| 2.5.1. Métricas de rede .....  | 45 |
| 2.5.2. Construção de matrizes de probabilidade de interação .....            | 46 |
| 2.5.3. Análises de verossimilhança de interações par-a-par .....             | 47 |
| 2.5.4. Análises estatísticas de rede agregada.....                           | 47 |
| 3. Resultados .....  | 48 |
| 3.1. Rede Drosophilidae-Fungi .....  | 48 |
| 3.2. Determinantes da rede Drosophilidae-Fungi .....                         | 52 |
| 4. Discussão .....   | 53 |
| 4.1. Rede Drosophilidae-Fungi .....  | 53 |
| 4.2. Determinantes da rede Drosophilidae-Fungi .....                         | 54 |
| 4.3. Predições da estatística de redes agregadas .....                       | 55 |
| 5. Referências.....  | 56 |
| Anexos .....   | 63 |
| Capítulo 2.....  | 63 |
| Anexo 1- Tabela de interação das espécies de Drosophilidae e os fungos ..... | 63 |

## Lista de Tabelas

### Capítulo 1

|  |    |
|--|----|
| Tabela 1. Abundância dos Drosophilidae para os períodos coletados (1ª Expedição= janeiro de 2013, 2ª Expedição= julho de 2013 e 3ª Expedição= maio de 2014).....   | 18 |
| Tabela 2. Espécies e morfoespécies de fungos registradas na FLONA de Caxiuanã, abundância de Drosophilidae, famílias e número de amostras (corpo de frutificação) coletas para cada espécie e morfoespécies..... | 19 |

## Lista de Figuras

### Capítulo 1

|  |    |
|--|----|
| Figura 1. Localização da FLONA de Caxiuanã, no Estado Pará em destaque a localização dos sitios PPBio e ECFPn.....   | 12 |
| Figura 2. Trilhas percorridas na área do PPBio (a) e na ECFPenna (b). Escalas no canto direito<br>abaixo de cada foto.....   | 13 |
| Figura 3. a) <i>Leucocoprinus cretaceus</i> ; b) <i>Ganoderma australe</i> ; c) <i>Marasmiellus</i> sp1.; d) <i>Polyporus tenuiculus</i> e o aspirador mecânico.....                       | 14 |
| Figura 4. Distribuição do <i>ranking</i> de abundância Log (N) para o dado total de Drosophilidae micófago para a FLONA de Caxiuanã.....   | 22 |
| Figura 5. Riqueza de Drosophilidae para as famílias de fungos.....   | 22 |
| Figura 6. Abundância de Drosophilidae para as famílias de fungos.....  | 23 |
| Figura 7. Curvas de acumulação de riqueza para os estimadores Jackknife 1 (a) e Chao 2 (b), comparado com a riqueza observada (c) para a guilda de Drosophilidae na FLONA de Caxiuanã..... | 24 |

Figura 8. a) Curvas de rarefação para as Expedição baseadas em amostras através do estimador Jackknife 1; b) Comparação da riqueza esperada para cada expedição através do estimador Jackknife de primeira ordem, com os intervalos de confiança.....24

Figura 9. Relação da riqueza de espécies Drosophilidae com a riqueza de espécies de fungos na FLONA de Caxiuaná.....25

Figura 10. Relação da riqueza de Drosophilidae com a abundância de fungos (amostras) na FLONA de Caxiuaná..... 25

Figura 11. Posição dos períodos no espaço formado pelos eixos produzidos pelo Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS) baseado na composição de espécies de Drosophilidae micófagos em cada período coletado durante a estação chuvosa em três momentos distintos. As formas geométricas representam as expedições realizadas; círculo representa as amostras (fungos) coletadas no período de janeiro de 2013, triângulo representa as amostras coletadas no período de julho de 2013 e a forma de quadrado representa as amostras coletadas no período de maio de 2014. STRESS= 0,47.....26

## Capítulo 2

Figura 1. Localização da FLONA de Caxiuaná, no Estado Pará em destaque a localização dos sítios PPBio e ECFPn dentro da Unidade de Conservação.....42

Figura 2. Trilhas percorridas na área do PPBio (a) e na ECFPenna (b). Escalas no canto direito                                   abaixo                                   de                                   cada foto.....43

Figura 3. a) *Leucocoprinus cretaceus*; b) *Ganoderma australe*; c) *Polyporus tenuiculus* e o aspirador mecânico.....44

Figura 4. Relação entre a especialização das espécies ( $d'$ ) e o grau ( $k$ ) para os Drosophilidae (a) e os fungos (b).....48

Figura 5. Variação do Índice de Especialização ( $d'$ ) dos Drosophilidae (D) e Fungo (F) na rede.....49



Figura 6. Rede de interação Drosophilidae-Fungi. Retângulos verdes representam diferentes espécies de Drosophilidae e retângulos laranja representam diferentes espécies de fungos. O tamanho de cada retângulo representa a abundância da espécie. Linhas de diferentes larguras ligando duas espécies representam a frequência da interação.....50

Figura 7. Módulos formados na rede Drosophilidae-Fungi. Cada forma geométrica representa um módulo, assim como os tamanhos dos mesmos. Na ordem decrescente de tamanho das formas geométricas estão organizados os módulos de 1 a 5. No lado esquerdo estão representados os Drosophilidae e no direito os fungos. Cada símbolo representa uma espécie listada ao lado da figura. A cor das formas geométricas de cada lado da rede representa os gêneros dos Drosophilidae (*Mycodrosophila*, *Hirtodrosophila*, *Drosophila*, *Zygothrica*, *Leucophenga* e *Paraliodrosophila*, na sequência das cores) e as famílias dos fungos (Tricholomataceae, Agaricaceae, Omphalotaceae, Physalacriaceae, Pleurataceae, Strophariaceae, Marasmiaceae, Entolomataceae, Mycenaceae, Polyporaceae, Meruliaceae, Ganodermataceae, Phanerochaetaceae, Hymemochaetaceae e Meripilaceae, seguindo à sequência das cores.....51

Figura 8.  $\Delta AIC$  entre os modelos probabilísticos e a matriz observada, obtida através da análise de verossimilhança das redes de interação Drosophildae-Fungo. A análise foi feita a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo o modelo nulo (N); modelo das ocorrências de interações (O); modelo das abundâncias das interações (A); modelo de fenologia (F); e as combinações possíveis entre esses fatores (OF, AF e OAF).....52

Figura 9. Médias e intervalos de confiança para a) Especialização da rede ( $H_2'$ ), b) Conectância, c) Equitatividade de interações e d) Aninhamento (NODF) calculados a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo o modelo nulo (N) onde todas as interações têm probabilidades iguais, modelo das ocorrências das interações (O), modelo das abundâncias das interações (A), modelo da fenologia (F) e as combinações entre os modelos (OF, AF e OAF). A linha vertical representa o valor observado para as métricas (Ob).....53

## Resumo

Este manuscrito está dividido em dois capítulos (Capítulo I e Capítulo II). O primeiro capítulo teve como objetivo caracterizar a guilda de Drosophilidae micófito para a FLONA de Caxiuanã no Estado do Pará. Para tanto, foram realizadas três coletas em duas áreas da FLONA denominadas PPBio e ECFPenna. Um total de 148 amostras de fungos foi coletado, distribuídas em 52 espécies e morfoespécies, pertencentes a 15 famílias, nestas 148 amostras foram encontrados 5060 indivíduos de Drosophilidae, distribuídos em 54 espécies e morfoespécies. O gênero *Zygothrica* foi o que apresentou maior riqueza, com 25 espécies, seguido do gênero *Hirtodrosophila*. A família Polyporaceae foi a que suportou maior riqueza de Drosophilidae, com 35 espécies. A distribuição de abundância da guilda foi ajustada pelo modelo Série geométrica, que descreve uma comunidade com predominância de espécies dominantes. Os estimadores de riqueza estimaram riqueza aproximada de 80 espécies para a FLONA. A riqueza de Drosophilidae está positivamente relacionada com a riqueza de fungo, embora não esteja com sua abundância. Os períodos de coletas foram similares quanto à composição Drosophilidae. A guilda dos Drosophilidae para FLONA de Caxiuanã é caracterizada por espécies do grupo de gêneros *Zygothrica*, linhagem que agrupa as espécies com hábitos micofagos para a região Neotropical. O segundo capítulo teve como objetivo investigar a estrutura da rede de interação Drosophilidae-Fungi da região Amazônica. Foram construídas matrizes de interação quantitativas e qualitativas para determinar as propriedades de redes, assim como matrizes probabilísticas para gerar modelos que incorporam fatores preditivos das interações par-a-par e da estrutura das redes: ocorrência, abundância, fenologia e as combinações entre eles. A abundância das interações foi que melhor predisse as interações entre pares de espécies. A estrutura da rede Drosophilidae-Fungi foi melhor predita pelos modelos de abundância e fenologia. De fato a abundância tem sido considerada como preditora da interação nas redes em vários estudos sobre redes de interações. A conectância e o aninhamento geradas pelas matrizes probabilísticas foram as propriedades de rede que melhor se aproximaram da matriz observada, indicando mais uma vez que a abundância e fenologia são suficientes para predizer a estrutura de redes ecológicas.

**Palavras-Chave:** Interação, Drosophilidae; estrutura da rede; fungos macroscópicos; Amazônia

## Abstract

This manuscript is divided into two chapters (chapter I and chapter II). The first chapter aimed to characterize the Drosophilidae mycophagous guild of FLONA Caxiuanã, Pará State. Thus, three samples were taken in two areas of the National Forest called PPBio and ECFPenna. A total of 148 fungi samples were collected distributed in 52 species and morphospecies belonging to 15 families, on these 148 samples were found 5060 Drosophilidae individuals, distributed in 54 species and morphospecies. The *Zygothrica* genera showed the greatest richness, with 25 species, followed by *Hirtodrosophila*. The Polyporaceae family was the one that sustained higher richness Drosophilid, with 35 species. The distribution of abundance of the guild was adjusted by the model geometric series, which describes a community with predominance of dominant species. The richness estimators approximate estimated 80 species from the FLONA. The richness of Drosophilidae is positively related to fungi richness, however not with its abundance. Collections were similar in Drosophilidae composition. The guild Drosophilidae mycophagous to FLONA Caxiuanã is characterized by species of the group of *Zygothrica* genus, lineage comprising species with mycophagous habits for the Neotropical region. The second chapter aimed to investigate the structure of the network Drosophilidae-Fungi interaction of the Amazon region. Qualitative and quantitative interaction matrices were constructed to determine the properties of networks, as well as probability matrices for generate models that incorporate predictive factors peer-to-peer interactions and the structure of networks: occurrence, abundance, phenology and the combinations among them. The abundance of interactions was that best predicted interactions between pairs of species. The structure of Drosophilidae-Fungi network was best predicted by the models of abundance and phenology. In fact abundance has been regarded as a predictor of interaction networks in several studies on interaction networks. Connectance and nestedness generated by probability matrices were the network properties that are better approached the matrice observed indicating again that the abundance and phenology are enough for predict the structure of ecological networks.

**Keywords:** Interaction; Drosophilidae; network structure; macrosopic fungi; Amazon

## Introdução Geral

A diversidade do mundo natural supera em muito a imaginação humana. Por um meio da seleção natural, assim como diversos outros fatores, os organismos desenvolveram os mais variados tipos de ocupação de nicho, hábito, reprodução, comportamento e interações. Em maior ou menor grau, “nessa busca pela sobrevivência, todos os seres vivos atuais dependem de outros seres vivos para alcançar o sucesso da vida na Terra” (Del-Claro 2012).

Os Drosophilidae são moscas consumidoras primárias de microrganismos, leveduras e bactérias, associadas a estágios iniciais de decomposição de diversos substratos, como flores, frutos, casca de árvore, fluxos de seiva e fungos carnosos. Podem também ser encontrados utilizando flores vivas e há registros de espécies de minadores de folhas e simbiontes com caranguejos e cercopídeos (Carson 1971). Ashburner (1981) também relatou casos de Drosophilidae vivendo como inquilinos ou predadores de outros animais, enquanto Tosi *et al.* (1990) descreveram uma espécie de *Drosophila* que visita guano de morcego. Os Drosophilidae pelo hábito primário de alimentação, não são geralmente considerados como pragas, mas *Drosophila suzukii* (Matsumura 1931) considerada praga para a agricultura já foi registrada em vários países como praga de plantações de frutos (Price *et al.* 2009; Steck *et al.* 2009; Santos 2014; Deprá *et al.* 2014; Vilela & Mori 2014).

A família Drosophilidae está dividida em duas subfamílias: Steganinae e Drosophilinae. Atualmente, mais de 4100 espécies válidas em 77 gêneros (Bächli 2014). Alguns desses gêneros possuem o hábito micófago (Val *et al.* 1981) e existe indícios de que este hábito possa ter surgido independentemente em várias linhagens (Throckmorton 1975). Para Grimaldi (1990) os gêneros *Zygothrica*, *Hirtodrosophila*, *Mycodrosophila*, *Paramycodrosophila* e *Paraliodrosophila* que formam o gênero grupo *Zygothrica*, apresentam o hábito micófago como uma sinapomorfia do grupo. Este hábito vem sendo confirmado em vários trabalhos, como por exemplo, van Kinken & Walter (2001) quatro desses gêneros foram encontrados somente em fungos, mostrando que estes gêneros tiveram os fungos como hospedeiros em sua radiação, e possivelmente mantiveram até hoje.

Alguns poucos estudos abordando os gêneros normalmente associados a fungos tem sido feitos de forma esporádica para o Brasil. Por exemplo, Hendel (1936) descreveu algumas espécies de *Zygothrica* para a Amazônia; Frota-Pessoa (1951) e Cordeiro (1952) descreveram algumas espécies de *Hirtodrosophila*, provenientes do sul e sudeste do Brasil; Burla (1956) fez estudos taxonômicos para os gêneros *Zygothrica* e *Hirtodrosophila* para o sudeste do Brasil. No entanto, grande parte das espécies necessita de revisões taxonômicas atualizadas.

Os estudos mais recentes que abordaram a sistemática de gêneros micófagos foram os de Grimaldi (1987, 1990) e Vilela & Bächli (2004) que revisaram algumas espécies dos gêneros *Zygothrica* e *Hirtodrosophila* da América do Sul, respectivamente. Apesar de muito importante, estes estudos de sistemática trazem poucas informações sobre aspectos ecológicos desses insetos. Por exemplo, Grimaldi (1987) relatou que são conhecidos os sítios de oviposição de apenas 16 das mais de 100 espécies do gênero *Zygothrica*. Este mesmo autor salientou que em muitos casos os fungos servem como sítio de agregação, onde os adultos são numerosos, mas não necessariamente todas as espécies visitantes os utilizam como sítio de oviposição. Para Courtney *et al.* (1990), espécies micófagas facultativas, que utilizam outros tipos de substrato (em oposição às obrigatórias, que se alimentam exclusivamente de fungo), um dos fatores que a tornam generalista é a incapacidade de suprir dos fungo todos os nutrientes necessários para sua sobrevivência, que desta forma procuram outras fontes de alimentos.

A maioria dos estudos com Drosophilidae micófagos foram feitos na América do Norte, Europa e Japão (Grimaldi & Jaenike 1984; Courtney *et al.* 1990; Burla *et al.* 1991; Shorrocks & Bingly 1994; Toda *et al.* 1999). Estudos específicos sobre a interação Drosophilidae-Fungo são raros para a região Neotropical e ainda não se conhece o quão espécie-específica podem ser esta interação e se ela foi importante na diversificação do grupo (Grimaldi 1990). Portanto, o conhecimento da fauna dos Drosophilidae micófagos para a região Neotropical ainda é incipiente.

Esses estudos nas zonas temperadas utilizaram os Drosophilidae micófagos como modelos em ecologia experimental, oferecendo importantes contribuições para a ecologia dessas moscas. Entretanto, ainda não se sabe se os padrões de interações encontrada nestas zonas podem ser aplicados para a zona tropical. Em um estudo feito por van Klinken & Walter (2001) na Austrália, 50% das espécies de Drosophilidae que emergiram dos fungos foram coletadas apenas uma vez, ao longo de três anos de estudos, indicando sua raridade e baixa sobreposição de nicho com outras espécies. Alguns poucos esforços recentes tem sido feitos no Brasil abordando a relação entre Drosophilidae e fungos como os de Gottschalk *et al.* (2009) para a Mata atlântica e Roque *et al.* (2006) para o Cerrado. Nenhum estudo semelhante foi realizado para a Amazônia. Ademais, inventários de diversidade de Drosophilidae tropicais na maioria das vezes fazem uso de armadilhas com isca de frutas, em especial banana. As pesquisas sobre os substratos naturais de criação das espécies são menos comuns, e se concentram em assembleias colonizadoras de frutos (Gottschalk *et al.* 2008).

Nesse contexto, o estudo dos Drosophilidae micófagos no bioma Amazônia é extremamente oportuno. O principal objetivo deste trabalho foi estudar a estrutura de interação dos Drosophilidae micófagos na Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço/Portel, Pará. Especificamente, foi caracterizada a guilda dos Drosophilidae micófago (Capítulo 1); e como está estruturada a rede Drosophilidae-Fungi (Capítulo 2).

## Referências

- Ashburner, M. (1981). Entomophagous and other bizarre Drosophilidae. Em *The Genetics and Biology of Drosophila* (eds. Ashburner M, Carson HL, Thompson, Jr. J.N.), Academic Press, London, v. 3a, p. 395-429.
- Bächli, G. (2014). Taxodros – The database on taxonomy of Drosophilidae. URL: <http://www.taxodros.uzh.ch/> (Acessado em Setembro de 2014).
- Burla, H. (1956). Die Drosophilidengattung *Zygothrica* und ihre beziehung zur *Drosophila*-untergattung *Hirtodrosophila*. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 32:189-321.
- Burla, H., Bächli, G. & Huber, H. (1991). *Drosophila* reared from the stinkhorn, *Phallus impudicus*, near Zurich, Switzerland. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 29: 97-107.
- Carson, H.L. (1971). *The ecology of Drosophila breeding sites*. New York, Harold L-Lyon Arboretum Lecture, University of Hawaii, p. 31.
- Cordeiro, A.R. (1952). *Drosophila (Hirtodrosophila) caxiensis*, a new species of fungus-feeding fly from Brasil. *Dusenya*, 3: 303-308.
- Courtney, S.P., Kibota, T.T. & Singleton, T.A. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. *Advances in Ecological Research* 20: 225-274.
- Del-Claro, K. (2012). Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. Em *Ecologia das interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológica-evolutiva*. (Eds. Del-Claro K & Torezan-Silingardi H.M). 1 ed. Technical Books, Rio de Janeiro, Brasil, p. 37-50.
- Deprá, M., Poppe, J.L., Schmitz, H.J., De Toni, D.C. & Valente, V.L.S. (2014). The first records of the invasive pest *Drosophila suzukii* in the South American continent. *Journal of Pest Science*, 87: 379–383.
- Frota-pessoa, O. (1951). *Drosophila (Hirtodrosophila) magnarcus* n. sp. (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 11: 407-411.

- Gottschalk, M.S., Bizzo, L., Doge, J.S., Profes, M.S., Hofmann, P.R.P. & Valente, V.L.S. (2009). Drosophilidae (Diptera) associated to fungi: differential use of resources in anthropic and Atlantic Rain Forest areas. *Iheringia*, 99(4): 442-448.
- Grimaldi, D. & Jaenike, J. (1984). Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. *Ecology*, 65: 1113-1120.
- Grimaldi, D.A. (1987). Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 186:103-268.
- Grimaldi, D.A. (1990). A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 197:1-139.
- Hendel, F. (1936). Ergebnisse einer zoologischen Sammelreise nach Brasilien insbesondere in das Amazonasgebiet, ausgeführt von Dr. H. Zerny. X. Teil. Diptera. Muscidae acalyptatae (excl. Chloropidae). *Annalen des Kaiserlich-königlichen Naturhistorischen*, 47: 61-106.
- Price, J.F., Liburd, O.E., Roubos, C.R. & Nagle, C.A. (2009). Spotted Wing *Drosophila* in Florida Berry Culture. University of Florida, Florida Cooperative Extension Service. Publication ENY-861. Disponível em <http://edis.ifas.ufl.edu/in839> (acessado 15 agosto 2014).
- Roque, F., Figueiredo, R. & Tidon, R. (2006). Nine new records of drosophilids in the Brazilian savanna. *Drosophila Information Service*, 89: 14-17.
- Santos, R.S.S. dos. (2014). *Drosophila suzukii* (Matsumura, 1931) (Diptera: Drosophilidae) atacando frutos de morangueiro no Brasil. *Enciclopédia Biosfera*, 10: 4005-4011.
- Shorrocks, B. & Bingley, M. (1994). Priority effects and species coexistence: experiments with fungal-breeding *Drosophila*. *Journal of animal Ecology*, 63: 799-806.
- Steck, G.J., Dixon, W. & Dean, D. (2009). Spotted wing *Drosophila*, *Drosophila suzukii* (Matsumura) (Diptera: Drosophilidae), a fruit pest new to North America. Disponível em <http://www.freshfromflorida.com/Divisions-Offices/Plant-Industry/Plant-Industry-Publications/Pest-Alerts/Pest-Alerts-Spotted-Wing-Drosophila-Drosophila-Suzukii-Matsumura-Diptera-Drosophilidae-A-Fruit-Pest-New-To-North-America>. (acessado 02 setembro 2014).
- Toda, M.J., Kimura, M.T. & Tuno, N. (1999). Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, 68: 794-803.

- Tosi, D., Martins, M., Vilela, C.R. & Pereira, M. A.Q. R. (1990). On a new cave-dwelling species of bat-guano-breeding *Drosophila* closely related to *D. repleta* Wollaston (Diptera, Drosophilidae). *Brazilian Journal of Genetics*, 13: 19-31.
- Throckmorton, L.H. (1975). The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. Em *Handbook of Genetics* (ed. R. C. King), Plenum Press, New York., p. 421-469.
- Van Klinken, R.D. & Walter, G.H. (2001). Larval hosts of Australian Drosophilidae (Diptera): A field survey in subtropical and tropical Australia. *Australian Journal of Entomology*, 40: 163-179.
- Val, F.C., Vilela, C.R. & Marques, M.D. (1981). Drosophilidae of the Neotropical region. In *The Genetics and Biology of Drosophila*, vol. 3a (eds. Ashburner, M., Carson, H.L. & Thompson, J.N.Jr.), Academic Press, London, p. 123-168.
- Vilela, C.R. & Bächli, G. (2004). On the identities of nine Neotropical species of *Hirtodrosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **77**: 161-195.
- Vilela, C.R. & Mori, L. (2014). The invasive spotted-wing *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) has been found in the city of São Paulo (Brazil). *Revista Brasileira de Entomologia*, 58(4): 371-375.



## **Capítulo 1**

### **Caracterização da guilda de Drosophilidae (Diptera) micófagos da Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil**

## Resumo

Este trabalho teve por objetivo caracterizar a guilda de Drosophilidae micófago para a FLONA de Caxiuanã no Estado do Pará. Para tanto, foram realizadas três coletas em duas áreas da FLONA denominadas PPBio e ECFPenna. Um total de 148 amostras de fungos foi coletado, distribuídas em 52 espécies e morfoespécies, pertencentes a 15 famílias, nestas 148 amostras foram encontrados 5060 indivíduos de Drosophilidae, distribuídos em 54 espécies e morfoespécies. O gênero *Zygothrica* foi o que apresentou maior riqueza, com 25 espécies, seguido do gênero *Hirtodrosophila*. A família Polyporaceae foi a que suportou maior riqueza de Drosophilidae, com 35 espécies. A distribuição de abundância da guilda foi ajustada pelo modelo Série geométrica, que descreve uma comunidade com predominância de espécies dominantes. Os estimadores de riqueza estimaram riqueza aproximada de 80 espécies para a FLONA. A riqueza de Drosophilidae está positivamente relacionada com a riqueza de fungo, embora não esteja com sua abundância. Os períodos de coletas foram similares quanto à composição Drosophilidae. A guilda dos Drosophilidae para FLONA de Caxiuanã é caracterizada por espécies do grupo de gêneros *Zygothrica*, linhagem que agrupa as espécies com hábitos micofagos para a região Neotropical.

## Abstract

This study aimed to characterize the Drosophilidae mycophagous guild of FLONA Caxiuanã, Pará State. Thus, three samples were taken in two areas of the National Forest called PPBio and ECFPenna. A total of 148 fungi samples were collected distributed in 52 species and morphospecies belonging to 15 families, on these 148 samples were found 5060 Drosophilidae individuals, distributed in 54 species and morphospecies. The *Zygothrica* genera showed the greatest richness, with 25 species, followed by *Hirtodrosophila*. The Polyporaceae family was the one that sustained higher richness Drosophilid, with 35 species. The distribution of abundance of the guild was adjusted by the model geometric series, which describes a community with predominance of dominant species. The richness estimators approximate estimated 80 species from the FLONA. The richness of Drosophilidae is positively related to fungi richness, however not with its abundance. Collections were similar in Drosophilidae composition. The guild Drosophilidae mycophagous to FLONA Caxiuanã is characterized by species of the group of *Zygothrica* genus, lineage comprising species with mycophagous habits for the Neotropical region.

## 1. Introdução

Os organismos dependem de interações bióticas para alcançarem o sucesso da vida na terra, que estão presentes em todos os ambientes do planeta, na água, no ar, no solo, sobre ou no interior de vertebrados ou invertebrados, plantas, fungos ou outros microrganismos (Del-Claro 2012). Assim, as comunidades são formadas e as espécies delimitam seus nichos ecológicos. Estudar os nichos ecológicos dos organismos podem nos ajudar a compreender como as comunidades estão estruturadas, como a diversidade é mantida e como as espécies interagem um com outros (Giller 1984). A ecologia de comunidades procura entender a abundância e a distribuição das espécies, que dependem de variáveis que são controladas por fatores abióticos e bióticos (Diamond 1986). Para muitos ecólogos, compreender esses processos não é uma tarefa fácil, pela complexidade das interações associadas. Explicar a diversidade de espécies de uma comunidade ainda é um desafio para a ciência, pois os fatores ou processos que mantêm o número de espécies em uma dada localidade ainda não são totalmente conhecidos para a Ecologia (Krijger 2000).

Uma das principais dificuldades nos estudos de comunidades é realizar a delimitação adequada, que permita entender os processos que condicionam uma determinada assembleia. Uma forma de facilitar a compreensão dos processos que organizam a comunidade é focar em um conjunto de espécies estreitamente relacionadas, por utilizarem o mesmo conjunto de recursos, que podemos definir como guilda. Fauth *et al.* (1996) descreveram conceitos para comunidade, assembleia e guilda; a comunidade é entendida como sendo coleções de espécies que ocorrem em um lugar e um tempo específico; as assembleias agrupam indivíduos filogeneticamente relacionados de uma comunidade; e nas guildas estão agrupadas as espécies que compartilham os recursos disponíveis e pertencem a mesma comunidade. A partir desses conceitos, os Drosophilidae micófitos podem ser classificados como uma guilda, pois são organismos que estão estreitamente relacionados por utilizarem o mesmo conjunto de recurso na Floresta Nacional de Caxiuanã.

Apesar das dificuldades encontradas nos estudos com comunidades, estes fornecem importantes contribuições para o entendimento da ecologia e evolução das espécies. A diversidade de uma comunidade é o parâmetro mais importante para conhecer como ela está estruturada, e com isso permitindo descrevê-la e compará-la com outras (Begon *et al.* 1990).

Ainda não existem trabalhos amplos e sistemáticos sobre a guilda dos Drosophilidae micófitos que fazem parte do grupo do gênero *Zygothrica*, linhagem que forma o grupo das *Hirtodrosophila*, *Mycodrosophila*, *Zygothrica*, *Paramycodrosophila* e *Paraliiodrosophila*,

considerados os Drosophilidae micófagos da região Neotropical (Remsen & O'Grady 2002). A primeira grande contribuição para a taxonomia do grupo para a região foi de Burla (1956), que descreveu espécies de *Hirtodrosophila* e *Zygothrica* coletadas no Brasil. Grimaldi (1987), abordou de forma mais ampla os sítios de oviposição e alimentação para o gênero *Zygothrica* para o Peru, observando que algumas espécies também utilizam o fungo apenas para a corte sexual e cópula. Os estudos mais recentes que abordaram a sistemática de gêneros micófagos foram os de Grimaldi (1987, 1990b) e Vilela & Bächli (2004) que revisaram algumas espécies de *Zygothrica* e *Hirtodrosophila* da América do Sul, respectivamente. Alguns outros trabalhos abordaram espécies de *Hirtodrosophila* em geral (Sturtevant 1920; Frota-Pessoa 1951; Brncic 1957) descrevendo ou revisando uma ou duas espécies. Apesar de importantes, estes estudos de sistemática trazem poucas informações sobre a ecologia desses insetos.

Dentro de Drosophilidae, o hábito micófago ocorre em vários gêneros (Val *et al.* 1981), e Throckmorton (1975) levantou indícios de que este hábito tenha surgido independentemente em várias linhagens. Grimaldi (1990a) ressaltou que a micofagia no grupo pode representar uma sinapomorfia.

Courtney *et al.* (1990) abordaram a ecologia dos Drosophilidae micófagos, classificando-os quanto ao tipo de alimentação: os obrigatórios, que se alimentam somente de fungos; e os facultativos, que podem se alimentar tanto dos fungos como de outros recursos disponíveis. Lacy (1984) descreveu que algumas espécies de Drosophilidae podem ser polípagas quanto a sua alimentação e que podem se alimentar de diferentes espécies de fungos, não restringindo a uma classe do hospedeiro. Courtney *et al.* (1990) ainda resalta que a maior parte do conhecimento sobre esse grupo reside na biologia de algumas espécies dos grupos *tripunctata* e *quinaria* de *Drosophila*. Do mesmo modo, todo esforço amostral foi concentrado em países da zona temperada, onde a fauna é menos diversa que nos trópicos (Ricklef 2005). Estudar os Drosophilidae tropicais é importante para poder comparar organismos de um mesmo grupo, mas que vivem em ambientes bastante diferentes (Cunha & Magalhães 1956).

A fauna de Drosophilidae brasileiros é riquíssima e distribuída de forma variável nas regiões brasileiras (Val *et al.* 1981). Entretanto, esta fauna ainda é mal amostrada em alguns estados da região do Nordeste (Piauí, Ceará, Alagoas e Sergipe) da região Norte (Amapá, Tocantins, Rondônia, Roraima e Acre) que não possuem nenhuma ou no máximo menos de vinte espécies registradas. Nos estados das regiões indicadas acima apenas Alagoas não apresenta registro de Drosophilidae (Gottschalk *et al.* 2008). Mesmo os estados que estão

bem representados, ainda apresentam lacuna de conhecimento quanto às espécies que habitam outros tipos de substratos que não sejam frutos, pois a maioria das coletas realizadas pelos drosofilistas utiliza a banana fermentada como isca que atrai preferencialmente espécies frugívoras (Gottschalk *et al.* 2008).

Os Drosophilidae fungívoros visitam corpos de frutificação onde realizam corte, acasalamento e depositam seus ovos (Grimaldi 1987). Algumas destas espécies podem ser atraídas a iscas produzidas com cogumelos comerciais, técnica que tem sido usada com sucesso no estudo de comunidades em áreas temperadas (Shorrocks & Charlesworth 1980), mas não foi empregada na região tropical. A maior parte do conhecimento das guildas tropicais de Drosophilidae fungívoros vem de coletas em fungos que ocorrem naturalmente nas áreas de floresta da Mata Atlântica e Cerrado. Porém, mesmo neste bioma não há registro de pesquisa que analisasse a guilda dos fungívoros de forma sistemática sobre os substratos (fungos) utilizados pelos grupos.

Trabalhos que abordaram a fauna micófaga no Brasil foram realizados por Roque *et al.* (2006) que registram nove espécies coletadas em fungos das ordens Agaricales e Boletales para a Região do Cerrado e Gottschalk *et al.* (2009) que abordaram os padrões de colonizações de Drosophilidae micófagos em áreas preservadas e antropizadas da Mata Atlântica. Outros trabalhos concentram-se em descrições de espécies que estavam depositadas em coleções, mas que não abordam os hospedeiros das moscas, apenas relatando que foram coletados em fungos (Hendel 1936; Frota-Pessoa 1951; Cordeiro 1952; Wheeler & Takada 1963; Mourão *et al.* 1956, 1967).

Este trabalho tem como objetivo caracterizar a guilda de Drosophilidae micófagos da Floresta Nacional de Caxiuanã e seus recursos.

## **2. Metodologia**

### **2.1. Área de estudo**

As coletas foram feitas na Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã (S1°44'07.3' W51°27' 39.1'), área do bioma Amazônia situada no estado do Pará, entre os municípios de Melgaço e Portel. Para as amostragens foram selecionados dois sítios, um definido pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade da Amazônia Oriental (PPBio - [www.museu-goeldi.br/ppbio](http://www.museu-goeldi.br/ppbio)) – as margens do rio Cacuajó e outro próximo a sede da Estação Científica Ferreira Pena (ECFPn - [www.museu-goeldi.br/ecfpn](http://www.museu-goeldi.br/ecfpn)) (Figura 1).

A FLONA de Caxiuanã possui cerca de 330.000 ha, sendo que cerca de 80% da fitofisionomia corresponde de Floresta de Terra Firme (Floresta Ombrófila Densa) e os outros 20% com manchas de vegetação Savonóide, Capoeira, Igapó, Várzea e uma vasta vegetação aquática (Lisboa *et al.* 2007). O clima segundo a classificação de Köppen é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático ‘Am’ com uma curta estação seca, com chuvas regulares durante o ano (Oliveira *et al.* 2008). Apresenta sazonalidade definida, sendo entre os meses de agosto a novembro o período mais seco e entre dezembro a junho o mais chuvoso (Oliveira *et al.* 2008). A temperatura média anual é de 26°C, com mínima de 22 e máxima de 32°C (Costa *et al.* 2009)

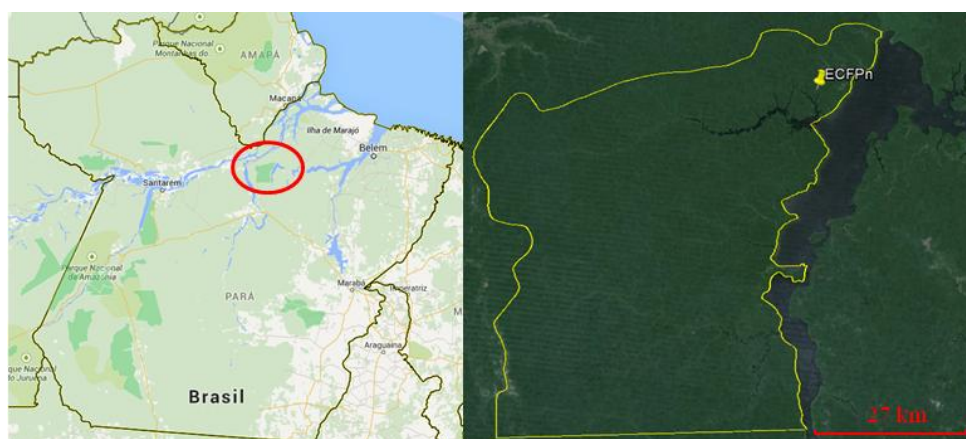


Figura 1. Localização da FLONA de Caxiuanã, no Estado Pará em destaque a localização dos sítios PPBio e ECFPn dentro da Unidade de Conservação.

## 2.2. Método de Coleta

### 2.2.1. Amostragem

Foram realizadas três expedições à FLONA de Caxiuanã, duas no ano de 2013 a primeira no mês de janeiro e a segunda em julho, e terceira em maio de 2014. Nos dois sítios de amostragem as buscas pelos corpos de frutificação de fungos com a presença de Drosophilidae foram feitas por busca ativa ao longo de trilhas já estabelecidas nas localidades (Figura 2a, b). No total foram 18 dias de busca ativa na floresta, seis dias para cada expedição, com o registro de 230 corpos de frutificação amostrados. Neste estudo a unidade amostral foi definida como cada corpo de frutificação encontrado na floresta (Figura 3a, b, c).

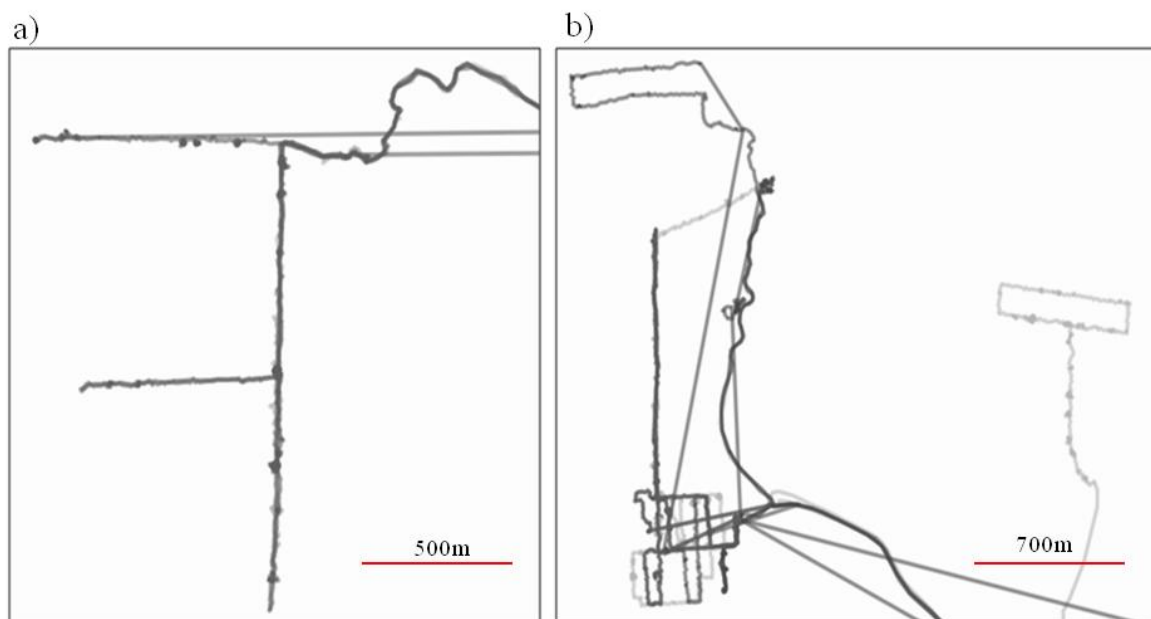


Figura 2. Trilhas percorridas na área do PPBio (a) e na ECFPenna (b). Escalas no canto direito abaixo de cada foto.

### 2.2.2 Coleta dos *Drosophilidae*, fungo e criação dos imaturos

As coletas foram realizadas no período matutino entre 8 e 11 horas, período em que a atividade dos *Drosophilidae* é intensa (Pavan *et al.* 1950). As moscas que estavam sobre os fungos foram capturadas por meio de aspirador mecânico (Figura 3d) ou redes entomológicas e acondicionadas em tubos com álcool etílico absoluto, devidamente etiquetado. Após a captura dos adultos que sobrevoavam os fungos, foram fotografados o corpo de frutificação exposto e o substrato (Figura 3a, b e c) onde o fungo foi encontrado e em seguida coletadas exsiccatas para identificação. Parte do material do corpo de frutificação foi armazenado em sacos de papel para o transporte até o laboratório. No laboratório, os corpos de frutificação separados para emergência foram transferidos para potes contendo areia previamente esterilizada. Os *Drosophilidae* que emergiram foram usados para ajudar na identificação do mesmo. Durante os 45 dias seguintes, os fungos e a emergência das moscas foi inspecionada diariamente e as emergidas foram retiradas e acondicionadas para identificação.





Figura 3. a) *Leucocoprinus cretaceus*; b) *Ganoderma australe*; c) *Marasmiellus* sp1.; d) *Polyporus tenuiculus* e o aspirador mecânico.

### 2.3. Identificação dos Drosophilidae

Todos os espécimes de Drosophilidae foram identificados ao nível específico, seguindo procedimentos de Grimaldi (1987, 1990) e Vilela & Bächli (1990). As espécies que não foram determinadas a nível específico, foram morfotipadas e codificadas (por exemplo, SB14001) para facilitar a diferença entre elas, quando etiquetadas. As moscas foram identificadas pela morfologia externa e terminália dos machos e fêmeas, quando possível, consultando a literatura especializada (Burla 1956, Grimaldi 1987, Vilela e Bächli 1990). As genitálias foram preparadas com Hidróxido de Potássio (KOH), a 10% e fucsina ácida, dissecadas e acondicionadas em tubos com glicerina (Bächli *et al.* 2004). O material foi depositado na coleção entomológica do Museu Paraense Emílio Goeldi em Belém-PA e na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure na Universidade Federal do Paraná em Curitiba-PR.

## 2.4. Identificação dos fungos

Os corpos de frutificação dos fungos macroscópicos foram coletados seguindo a metodologia de coleta e preservação preconizada por Fidalgo & Bononi (1989). Cada corpo de frutificação foi coletado separadamente, com auxílio de faca. Junto com os espécimes foi retirada uma porção do substrato onde este se encontrava, para ajudar na identificação, levando em conta que alguns grupos de fungos apresentam preferência por tipos específicos de substratos (Fidalgo & Bononi 1989). O material foi acondicionado em sacos de papel e seco em estufas de campo a gás com temperatura aproximada de 50° por 24h. Os espécimes com basidiomas mais sensíveis foram secos em sílica em gel. A identificação dos fungos foi feita por especialistas (Dr. Felipe Wartchow e a Doutoranda Priscila Medeiros). Para este estudo foram consideradas as interações realizadas com duas ordens de fungos macroscópicos, Polyporales e Agaricales, que representam mais de 95% das amostras deste estudo (ver resultados). As amostras restantes pertencem a cinco ordens e não foram utilizadas pela dificuldade de identificação, ao nível específico, e por estarem danificadas durante o período de coleta e/ou acondicionamento.

## 2.5. Análise dos dados

Para caracterizar a estrutura geral da assembleia de Drosophilidae micófagos, a distribuição da abundância observada das espécies foi plotada em gráfico de Whittaker (Krebs 1999). Para determinar qual modelo melhor descreve a distribuição de abundância foram testados quatro modelos de ajuste; (1) Modelo Série geométrica: é o modelo que pressupõe que cada espécie da comunidade utiliza uma parte do recurso restante, isso de acordo com a sua dominância (McGill 2011). (2) Série logarítmica: constitui o modelo com distribuição de abundância mais equitativa, onde o recurso é dividido de forma aleatória e sequencial entre os nichos (Magurran 2011). (3) Broken stick: constitui o modelo sem predominância de espécies dominantes. Baseia-se na divisão aleatória e simultânea do recurso entre as espécies (Pielou 1975). E o modelo (4) Log-normal: é o modelo que descreve boa parte da distribuição da abundância das espécies na comunidade, assim como o modelo série logarítmico está associado ao equilíbrio da comunidade, com baixa proporção de espécies raras (Sugihara 1980). Os modelos foram ajustados no programa Past 3.05 (Hammer *et al.* 2001).

Para comparar a riqueza observada com a riqueza estimada para a comunidade de Drosophilidae micófago foi construída uma curva de acumulação de espécies com estimadores Jackknife 1 e Chao 2 (Gotelli & Colwell 2010). Estes estimadores são baseados em dados de presença e ausência das espécies nas amostras (Magurran 2011). O estimador Jackknife 1 é baseado no número de espécies que ocorrem em uma única amostra, enquanto Chao 2 é baseado no número de espécies que ocorrem em uma ou duas amostras. Para avaliar a riqueza das espécies entre as expedições foi construída uma curva de rarefação com os resultados do estimador Jackknife 1, com o esforço amostral mínimo (Gotelli & Cowell 2010), e em outro gráfico os intervalos de confiança associados ao valor estimado pelo Jackknife. Com os intervalos de confiança plotados no gráfico foi possível comparar as expedições. As expedições realizadas serão iguais na riqueza quando o valor do intervalo de confiança da menor expedição estiver contido no intervalo de confiança da maior. Este estimador emprega o número de espécies que ocorrem em amostras únicas e é mais conservador com dados observados. As curvas e os estimadores de riqueza de espécies foram calculados (após 1000 aleatorizações das amostras) no programa EstimateS 8.2.0 (Cowell 2009).

Para avaliar se a riqueza de Drosophilidae está relacionada com a riqueza e com a abundância de fungos na assembleia, foi feita uma análise de correlação simples, entre as riquezas de espécies observadas de ambos os grupos; e a riqueza de Drosophilidae com a abundância dos fungos em cada dia de coleta. As análises foram feitas no programa R versão 0.98.11012- 2009-2014, com o pacote *Vegan* versão 2.0-2 (Oksanen *et al.* 2013).

Para caracterizar as tendências de variação das espécies entre os períodos de coletas realizados (expedição) foi feita a análise de escalonamento multidimensional não métrico (nMDS: *nonmetric multidimensional scaling*). O nMDS foi construído sobre uma matriz de distância de Bray-Curtis (dissimilaridade entre as expedições) baseada na abundância das espécies para as amostras coletadas para cada período. A distorção da ordenação pelo nMDS em relação à matriz de similaridade original foi determinada através da estatística chamada “*stress*” (S), cujos valores indicam os seguintes níveis de ajuste: 0,40= ajuste fraco, 0,20= regular, 0,10= bom, 0,05= excelente e 0,0= perfeito (Rohlf 2000). A análise foi feita no programa Past 3.05 (Hammer *et al.* 2001).

### **3. Resultados**

Foram coletados 5060 espécimes de Drosophilidae, distribuídos em 54 espécies (incluindo as morfoespécies) (Tabela 1). Um total de 148 corpos de frutificação (amostras) pertencentes a 52 espécies (incluindo as morfoespécies) de fungos foram sendo: 24 Polyporales (seis famílias, 21 espécies e três morfoespécies) e 28 Agaricales (nove famílias, sete espécies e 21 morfoespécies) (Tabela 2). Na ordem Polyporales foi registrada a maior riqueza de Drosophilidae e maior abundância, com 48 espécies e 3644 indivíduos, contra 32 espécies e 1416 indivíduos para Agaricales. As espécies de Drosophilidae ocorreram nos gêneros: *Zygothrica* (25 espécies); *Hirtodrosophila* (17 espécies); *Drosophila* (5 espécies); *Mycodrosophila* (5 espécies); *Leucophenga* (uma espécie); *Paraliodrosophila* (uma espécie) (Tabela 1).

As espécies mais comuns foram *Hirtodrosophila* (SB13011) (11% do total de Drosophilidae), *Zygothrica paraldrichi* Burla, 1956 (10%), as espécies *Zygothrica zygia* Grimaldi, 1987, *Zygothrica microerites*, *Zygothrica* (SB14016) e *Zygothrica virgatalba* Burla, 1956 apresentaram frequência de 7%, *Zygothrica. atriangula* Duda, 1927 (6%), *Zygothrica* (SB14038) e *Mycodrosophila neoprojectans* Wheeler & Takada, 1963 com 5% cada e as espécies *Zygothrica orbitalis* (Sturtevant, 1916), *Zygothrica poeyi* (Sturtevant, 1921), *Drosophila* (SB13009), *Zygothrica* (SB14025), *Paraliodrosophila antennata* e *Mycodrosophila pseudoprojectans* Wheeler & Takada, 1963 com abundância de 3% do total.

Dentre as 54 espécies de Drosophilidae micófagos registradas neste trabalho, 11 representam novos registros para o Estado do Pará, *H. clypeata* (Wheeler 1968), *Z. dimidiata* Duda, 1927, *Z. joeyco* Grimaldi, 1987, *H. minuscula* Vilela & Bächli, 2005, *H. morgani* Mourão, Galo & Bicudo, 1967, *M. pseudoprojectans* Wheeler & Takada, 1963, *M. neoprojectans* Wheeler & Takada, 1963, *Z. pallida* Grimaldi, 1987, *Z. poeyi* (Sturtevant, 1921), *Z. subcandens* Burla, 1956, *Z. virgatalba* Burla, 1956 e 26 morfoespécies identificadas que podem representar novos registros para a ciência.

Das sete espécies do gênero *Mycodrosophila* conhecidas para a região Neotropical (Wheeler & Takada 1963), apenas três eram registradas para o Brasil (Gottschalk *et al.* 2008). No presente estudo foram encontradas cinco espécies (Tabela 1), sendo o primeiro registro das espécies *M. neoprojectans*, e *M. pseudoprojectans* para o Brasil.

A distribuição da abundância total dos dados (Figura 4) mostrou que uma intermediária proporção das espécies apresentam baixa abundância, enquanto outras possuem abundância crescentes, com a exceção de uma espécie que apresentou valor de abundância muito discrepante das demais. A distribuição de abundância observada foi ajustada pelo modelo Série Geométrica ( $K=0,042$ ,  $x^2=0,966$ ,  $p=1$ ).

Tabela 1. Abundância dos Drosophilidae para os períodos coletados: I= 1ª Expedição (janeiro de 2013), II= 2ª Expedição (julho de 2013) e III= 3ª Expedição (maio de 2014).

| Subfamília               | Gênero            | Espécie  | I   | II  | III | Total |
|--------------------------|-------------------|--|-----|-----|-----|-------|
| Drosophilinae            | <i>Drosophila</i> | <i>atrata</i> Burla & Pavan, 1953              |     |     | 4   | 4     |
|                          |                   | <i>canalina</i> Patterson & Mainland, 1944     |     | 15  |     | 15    |
|                          |                   | SB13005  | 31  | 1   |     | 32    |
|                          |                   | SB13009  | 55  | 113 | 150 | 318   |
|                          |                   | SB14051  |     |     | 11  | 11    |
| <i>Hirtodrosophila</i>   |                   | <i>clypeata</i> (Wheeler, 1968)                | 45  | 4   | 61  | 110   |
|                          |                   | <i>minuscula</i> Vilela & Bächli 2005          |     |     | 10  | 10    |
|                          |                   | <i>morgani</i> (Mourão, Galo & Bicudo 1967)    | 5   |     | 3   | 8     |
|                          |                   | <i>subflavohalterata</i> (Burla, 1956)         | 23  |     |     | 23    |
|                          |                   | SB13010  | 86  | 3   | 60  | 149   |
|                          |                   | SB13011  | 423 | 31  | 305 | 759   |
|                          |                   | SB14003  | 4   |     | 12  | 16    |
|                          |                   | SB14004  | 2   |     |     | 2     |
|                          |                   | SB14005  | 1   |     |     | 1     |
|                          |                   | SB14006  | 1   |     |     | 1     |
|                          |                   | SB14007  | 4   | 2   | 59  | 65    |
|                          |                   | SB14009  | 1   |     |     | 1     |
|                          |                   | SB14011  | 1   |     | 9   | 10    |
|                          |                   | SB14033  | 2   |     |     | 2     |
|                          |                   | SB14034  | 22  |     |     | 22    |
| SB14041                  |                   |  | 3   | 3   |     |       |
| SB14042                  |                   |  |     | 78  | 78  |       |
| <i>Mycodrosophila</i>    |                   | <i>brunnescens</i> Wheeler & Takada, 1963      | 2   |     |     | 2     |
|                          |                   | <i>elegans</i> Wheeler & Takada 1963           | 12  | 5   | 20  | 37    |
|                          |                   | <i>neoprojectans</i> Wheeler & Takada 1963     | 183 |     | 132 | 315   |
|                          |                   | <i>projectans</i> (Sturtevant 1916)            | 94  | 8   | 41  | 143   |
|                          |                   | <i>pseudoprojectans</i> Wheeler & Takada, 1963 | 93  | 2   | 56  | 151   |
| <i>Leucophenga</i>       |                   | SB14053  | 21  |     |     | 21    |
| <i>Paraliodrosophila</i> |                   | <i>antennata</i> Wheeler, 1957                 | 146 | 18  | 1   | 165   |
| <i>Zygothrica</i>        |                   | <i>atriangula</i> Duda, 1927                   |     | 1   | 289 | 290   |
|                          |                   | <i>bilineata</i> (Williston, 1896)             |     | 14  |     | 14    |
|                          |                   | <i>caudata</i> Hendel, 1913                    |     |     | 1   | 1     |
|                          |                   | <i>dimidiata</i> Duda, 1927                    |     |     | 1   | 1     |

|                                     |     |             |             |             |
|-------------------------------------|-----|-------------|-------------|-------------|
| <i>joeyesco</i> Grimaldi, 1987      |     |             | 1           | 1           |
| <i>microerites</i> Grimaldi, 1987   | 5   | 257         | 262         |             |
| <i>orbitalis</i> (Sturtevant, 1916) | 140 |             | 140         |             |
| <i>pallida</i> Grimaldi, 1987       | 8   |             | 8           |             |
| <i>paraldrichi</i> Burla 1956       |     | 332         | 332         |             |
| <i>poeyi</i> Burla 1956             | 166 | 7           | 101         | 274         |
| <i>prodispar</i> Duda, 1925         |     | 1           | 1           |             |
| <i>radialis</i> Grimaldi, 1987      |     | 30          | 30          |             |
| <i>subcandens</i> Burla, 1956       |     | 60          | 60          |             |
| <i>virgatalba</i> Burla, 1956       | 10  |             | 193         | 203         |
| <i>virgatinigra</i> Burla, 1956     |     | 18          | 18          |             |
| <i>zygia</i> Grimaldi,              |     | 214         | 214         |             |
| SB14016                             |     | 184         | 184         |             |
| SB14025                             |     | 106         | 106         |             |
| SB14028                             |     | 1           | 1           |             |
| SB14035                             |     | 136         | 136         |             |
| SB14037                             |     | 19          | 19          |             |
| SB14038                             |     | 286         | 286         |             |
| SB14043                             |     | 3           | 3           |             |
| SB14047                             |     | 1           | 1           |             |
| SB14052                             |     | 21          | 21          |             |
| <b>Total</b>                        |     | <b>1412</b> | <b>390</b>  | <b>3258</b> |
|                                     |     |             | <b>5060</b> |             |

Tabela 2. Espécies e morfoespécies de fungos registradas na FLONA de Caxiuanã, famílias, amostras e Drosophilidae coletadas para cada espécie e morfoespécies e Drosophilidae registrado em cada espécie.

| Ordem      | Família        | Gênero               | Espécie                           | Amostras | Drosophilidae |
|------------|----------------|----------------------|-----------------------------------|----------|---------------|
| Agaricales | Agaricaceae    | <i>Leucocoprinus</i> | <i>cretaceus</i> (Bull.)<br>Locq. | 1        | 34            |
|            | Entolomataceae | <i>Entoloma</i>      | sp. 1                             | 1        | 1             |
|            | Marasmiaceae   | <i>Crinipellis</i>   | sp.                               | 1        | 1             |
|            |                | <i>Hydropus</i>      | sp 2                              | 1        | 19            |
|            |                | <i>Lactocollybia</i> | sp.                               | 3        | 232           |
|            |                | <i>Marasmius</i>     | sp.                               | 2        | 162           |
|            |                | <i>Nothopanus</i>    | sp.                               | 1        | 1             |
|            | Mycenaceae     | <i>Heimiomyces</i>   | sp.                               | 1        | 4             |
|            | Omphalotaceae  | <i>Gymnopus</i>      | sp.                               | 1        | 26            |
|            |                |                      | sp. 1                             | 5        | 48            |

|                  |                      |   |  |     |     |
|------------------|----------------------|---|--|-----|-----|
|                  |                      | sp. 2   | 2  | 8   |     |
|                  |                      | sp. 3   | 3  | 10  |     |
|                  | <i>Marasmiellus</i>  | <i>cf. volvatus</i>                                 | 3  | 20  |     |
|                  |                      | sp. 4   | 1  | 164 |     |
| Physalacriaceae  | <i>Oudemansiella</i> | <i>cubensis</i> (Berk. & M.A. Curtis) R.H. Peterson | 1  | 34  |     |
| Pleurotaceae     | <i>Pleurotus</i>     | <i>cf. djamor</i> (Rumph. Ex Fr.) Boedijn           | 1  | 8   |     |
|                  |                      | sp. 1   | 1  | 1   |     |
|                  | <i>Hoehnuehelia</i>  | sp.   | 2  | 2   |     |
| Strophariaceae   |                      | Agaricales sp. 1                                    | 1  | 36  |     |
|                  | <i>Gymnopilus</i>    | sp.   | 1  | 22  |     |
| Tricholomataceae | <i>Collybia</i>      | <i>Áurea</i> (Beeli) Pegler                         | 2  | 198 |     |
|                  | <i>Filoboletus</i>   | <i>Gracilis</i> (Klotzsch ex Berk.)                 | 3  | 119 |     |
|                  | <i>Hemimycena</i>    | sp. 1   | 5  | 100 |     |
|                  |                      | sp. 2   | 1  | 41  |     |
|                  |                      | sp. 13  | 1  | 1   |     |
|                  |                      | sp. 14  | 1  | 1   |     |
|                  |                      | Agaricales sp. 4                                    | 1  | 121 |     |
|                  | <i>Hygrocybe</i>     | <i>occidentalis</i> (Dennis) Pegler                 | 1  | 2   |     |
| Polyporales      | Ganodermataceae      | <i>Ganoderma</i>                                    | <i>australe</i> (Rf.) Pat.                   | 41  | 700 |
|                  | Hymenochaetaceae     | <i>Phellinus</i>                                    | <i>gilvus</i> (Schwein.) Pat.                | 1   | 1   |
|                  |                      |   | <i>baccharidis</i>                           | 1   | 1   |
|                  |                      |   | (Patouillard)                                |     |     |
|                  |                      |   | <i>rimosus</i> (Berk. Piát)                  | 1   | 1   |
|                  | Meripilaceae         | <i>Rigidoporus</i>                                  | <i>lineatus</i> (Pers.) Ryvardeen            | 10  | 207 |
|                  |                      |   | <i>biokoensis</i> (Bres. ex Lloyd) Ryvardeen | 5   | 123 |
|                  |                      |   | <i>microporus</i> (Sw.) Overeem              | 5   | 152 |
|                  | Meruliaceae          | <i>Flaviporus</i>                                   | <i>liebmannii</i> (Fr.) Ginns                | 2   | 2   |
|                  |                      | <i>Cymatoderma</i>                                  | sp 1   | 1   | 38  |
|                  | Phanerochaetaceae    | <i>Inflatostereum</i>                               | <i>glabrum</i> (Lév.) D.A. Reid              | 2   | 64  |

|   |                      |   |            |             |
|---|----------------------|---|------------|-------------|
|   | <i>Antrodiella</i>   | sp.   | 1          | 3           |
| Polyporaceae                              | <i>Echinochaete</i>  | <i>brachypora</i> (Mont.)<br>Ryvarden         | 2          | 55          |
|   | <i>Fomes</i>         | <i>fasciatus</i> (Sw.) Cooke                  | 2          | 5           |
|   | <i>Microporellus</i> | <i>obovatus</i> (Jungh.)<br>Ryvarden          | 4          | 45          |
|   | <i>Nigroporus</i>    | <i>vinosus</i> (Berk.)<br>Murril              | 1          | 1           |
|   | <i>Perenniporia</i>  | <i>inflexibilis</i> (Berk.)<br>Ryvarden       | 1          | 1           |
|   |                      | <i>martia</i> (Berk.)<br>Ryvarden             | 2          | 9           |
|   | <i>Polyporus</i>     | <i>guianensis</i> Mont.                       | 2          | 11          |
|   |                      | <i>tenuiculus</i> (P. Beauv.)<br>Fr.          | 11         | 2131        |
|   | <i>Trametes</i>      | <i>lactinea</i> (Berk.) Sacc.                 | 1          | 9           |
|   |                      | <i>máxima</i> (Mont.) A.<br>David & Rajchenb. | 1          | 7           |
| <i>modesta</i> (Kunze ex.<br>Fr. Ryvarden |                      | 2   | 55         |             |
| <i>pavonia</i> (Hook.)<br>Ryvarden        |                      | 1   | 2          |             |
| sp. 1                                     |                      | 1   | 4          |             |
| <b>Total</b>                              |                      |   | <b>148</b> | <b>5060</b> |



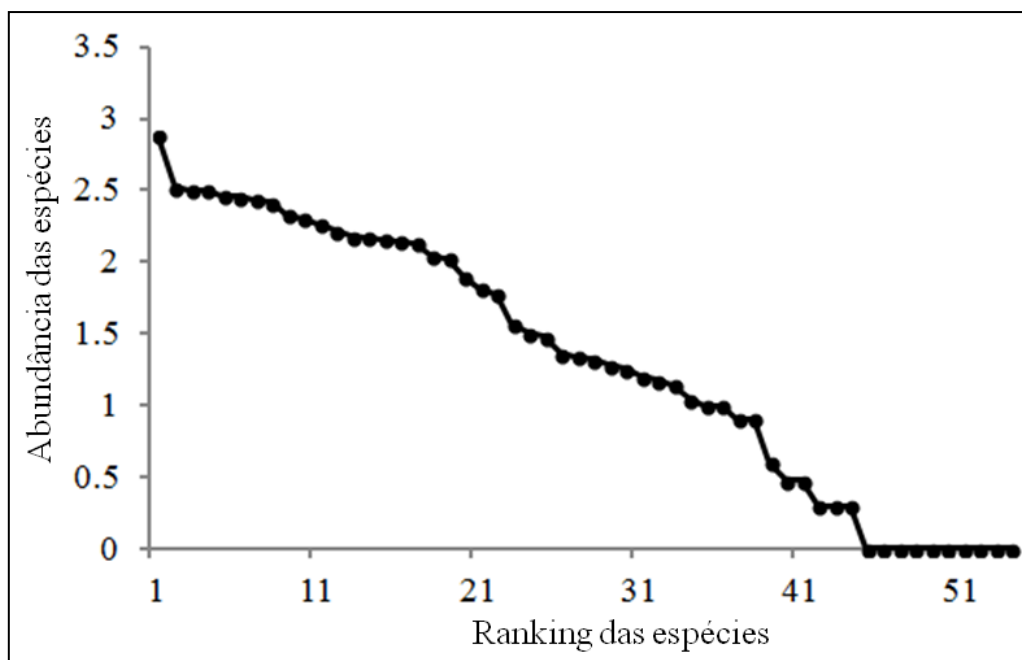


Figura 4. Distribuição do *ranking* de abundância Log (N) para a abundância de Drosophilidae micófago da FLONA de Caxiuanã.

Dentre as famílias de fungos registradas no trabalho, observou-se que Polyporaceae foi a que apresentou maior riqueza e abundância de Drosophilidae (Figura 5 e 6) e maior riqueza de espécies de fungos (Tabela 2). Ganodermataceae foi a família a que apresentou maior abundância (corpos de frutificação) (Tabela 2).

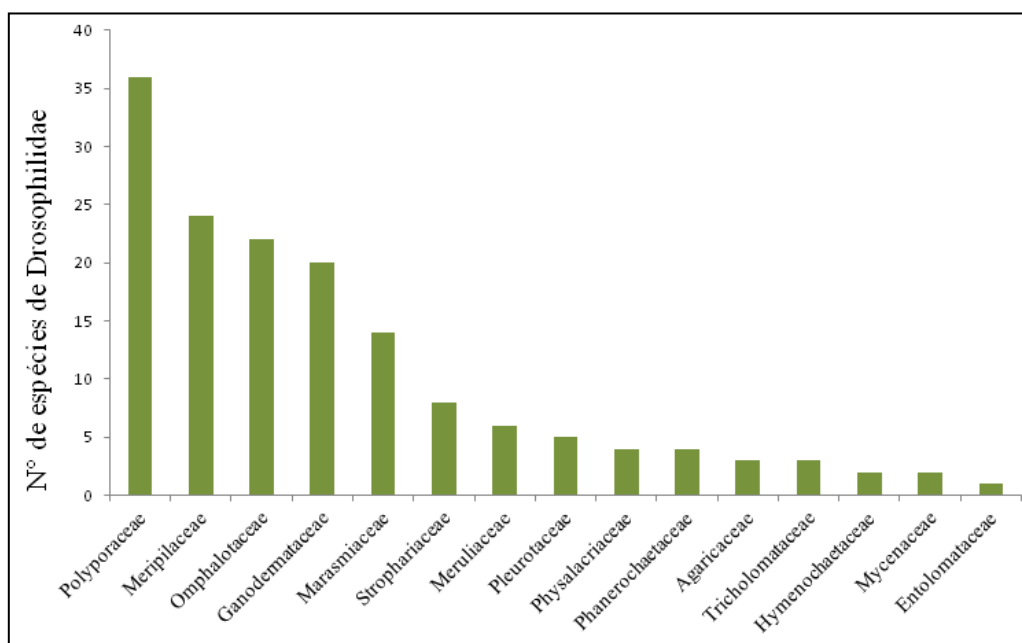


Figura 5. Riqueza de Drosophilidae para as famílias de fungos.

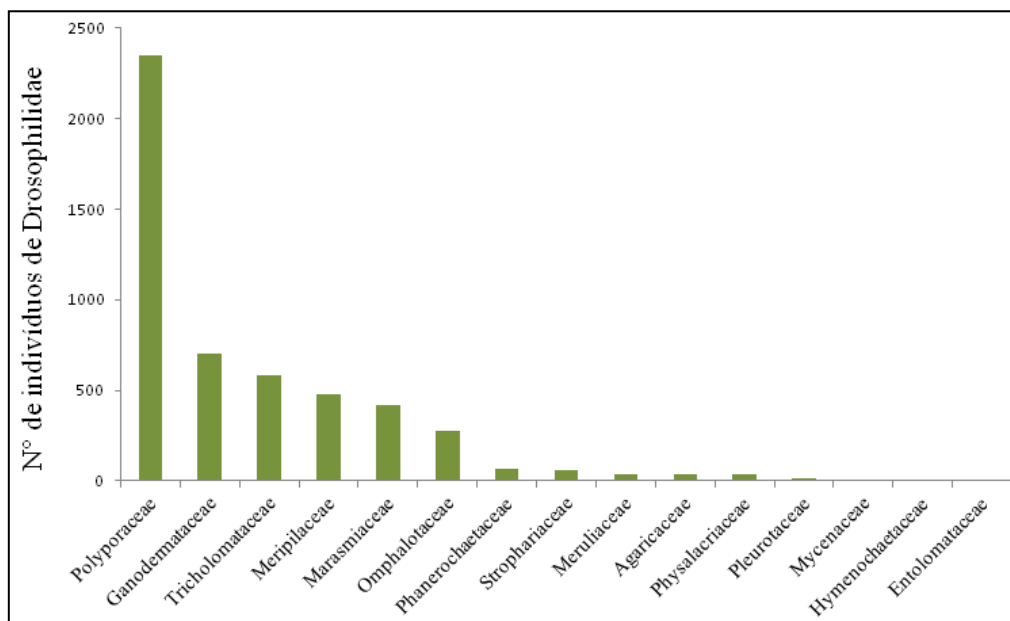


Figura 6. Abundância de Drosophilidae para as famílias de fungos.

A riqueza global estimada está entre 70 a 80 espécies de Drosophilidae micófagos. As curvas são ainda ascendentes, mas mostram sinal de estabilização (Figura 7).

Nas curvas de rarefação construídas para as expedições foi observada que a 3<sup>o</sup> expedição apresentou a maior riqueza estimada (Figura 8a) e a menor tendência de estabilização da curva. A riqueza esperada na terceira expedição foi também significativamente maior do que a das primeira e segunda expedição (Figura 8b).

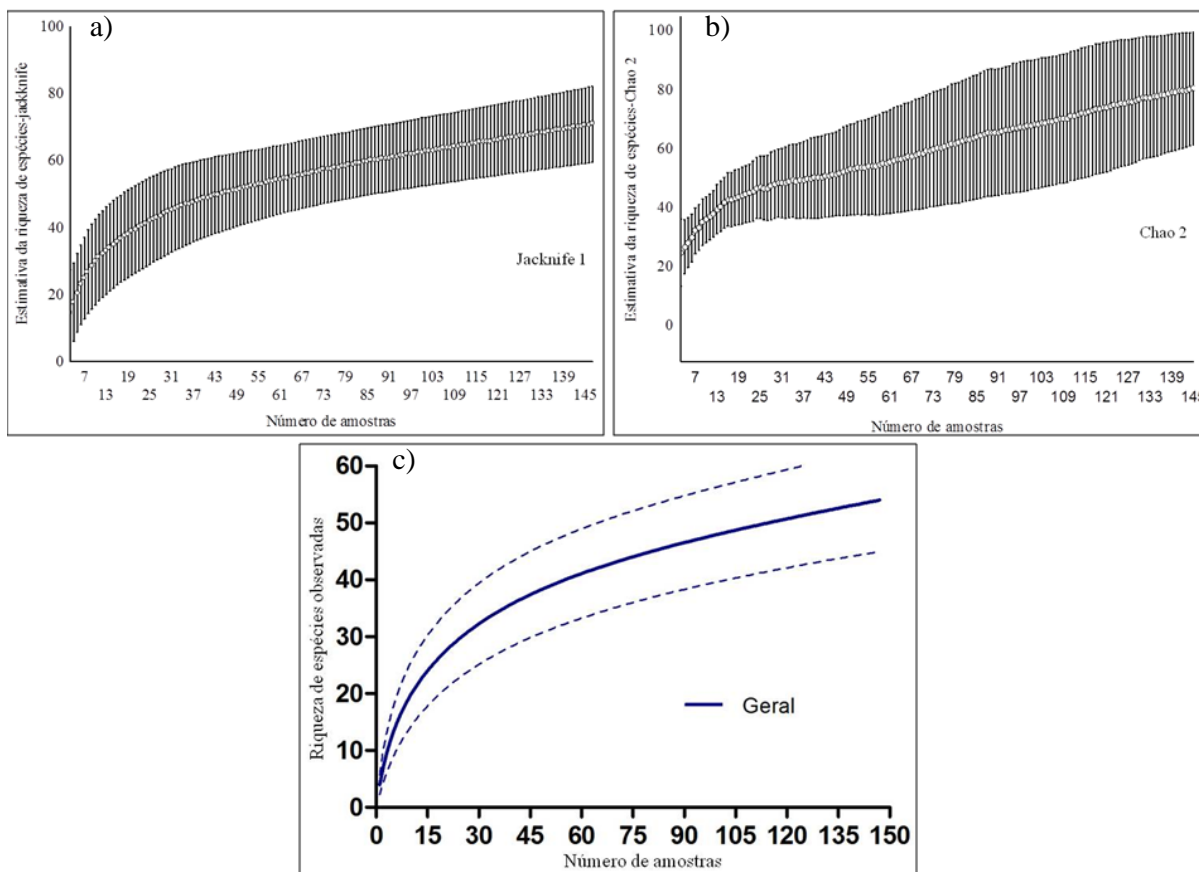


Figura 7. Curvas de acumulação de riqueza para os estimadores Jackknife 1 (a) e Chao 2 (b), comparado com a riqueza observada (c) para a guilda de Drosophilidae na FLONA de Caxiuanã.

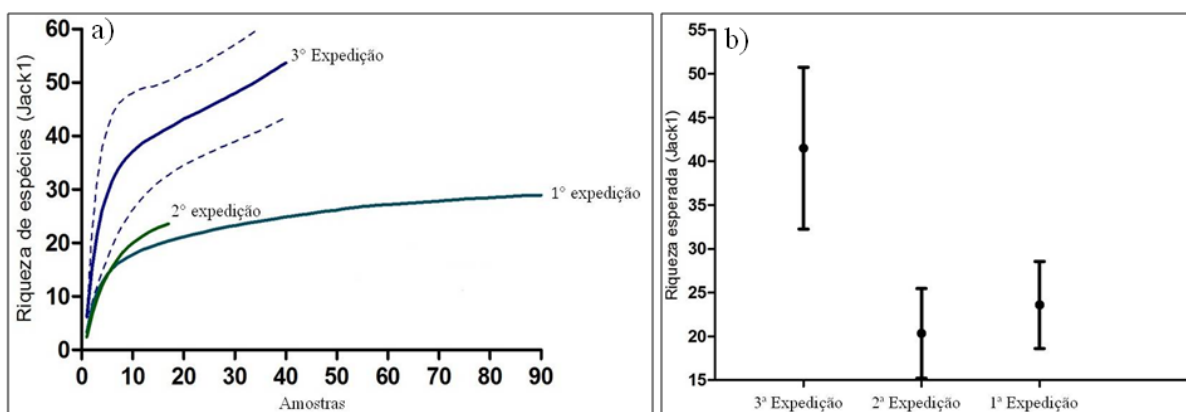


Figura 8. a) Curvas de rarefação para as expedições baseadas em amostras através do estimador Jackknife 1; b) Comparação da riqueza esperada para cada expedição através do estimador Jackknife de primeira ordem, com os intervalos de confiança.

A riqueza de espécies de Drosophilidae foi positivamente relacionada com a riqueza de espécies de fungos na comunidade ( $r_s=0,057$ ;  $p<0,01$ ) (Figura 9), enquanto que a riqueza não foi observada correlação com a abundância de fungos ( $r_s= -0,038$ ;  $p>0,75$ ) (Figura 10).

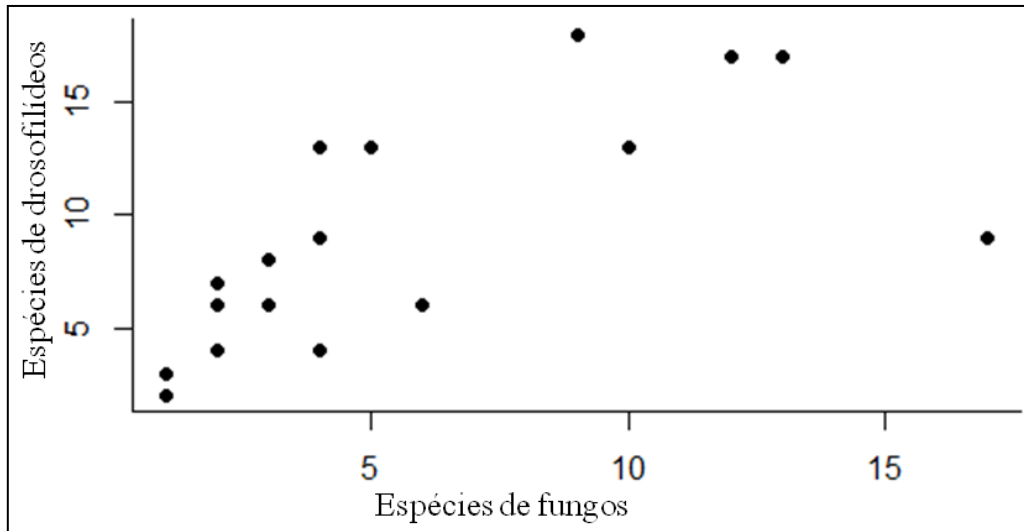


Figura 9. Relação da riqueza de espécies Drosophilidae com a riqueza de espécies de fungos na FLONA de Caxiuanã.

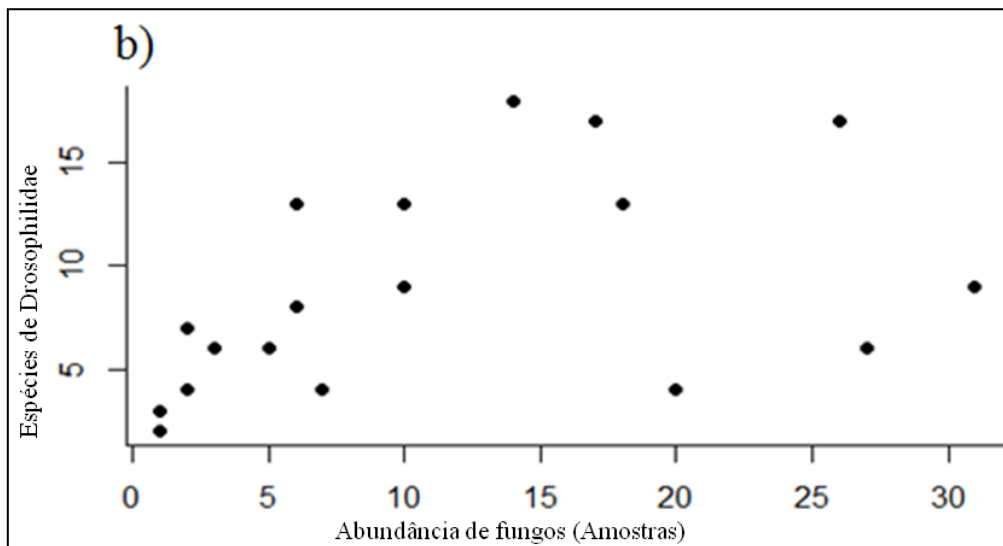


Figura 10. Relação da riqueza de Drosophilidae com a abundância de fungos (amostras) na FLONA de Caxiuanã.

Os períodos de coletas não diferem quanto à composição de Drosophilidae (Figura 11).

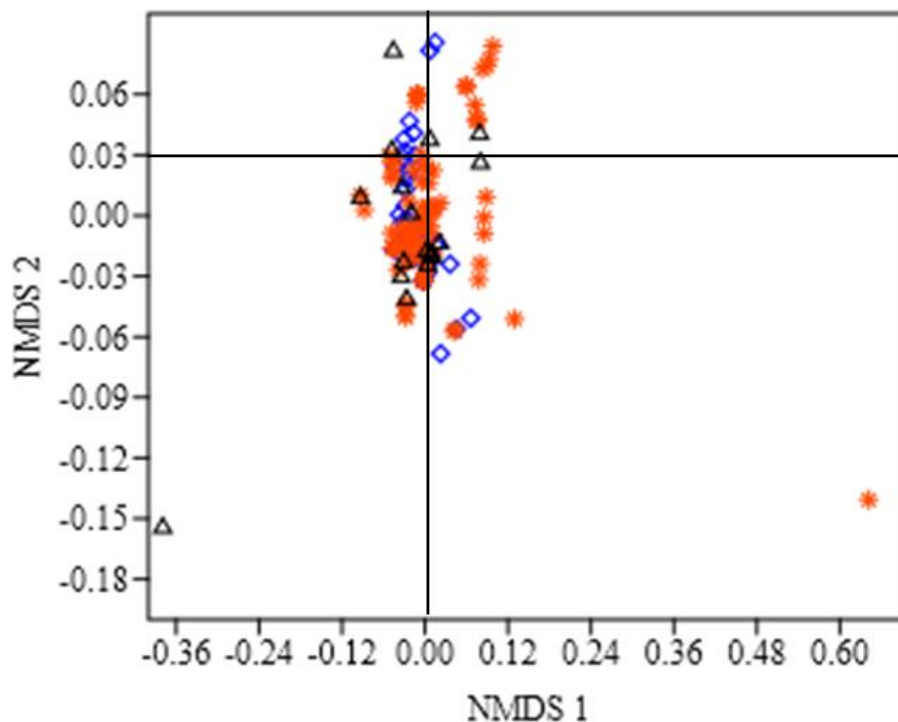


Figura 11. Posição dos períodos no espaço formado pelos eixos produzidos pelo Escalonamento Multidimensional Não Métrico (nMDS) baseado na composição de espécies de Drosophilidae micófagos em cada período coletado durante a estação chuvosa em três momentos distintos. As formas geométricas representam as expedições realizadas; círculo representa as amostras (fungos) coletadas no período de janeiro de 2013, triângulo representa as amostras coletadas no período de julho de 2013 e a forma de quadrado representa as amostras coletadas no período de maio de 2014. STRESS= 0,47.

#### 4. Discussão

Este estudo reafirma que os Drosophilidae micófagos neotropicais são representados principalmente por espécies do grupo de gêneros *Zygothrica* (Grimaldi 1987; Remsen & O'Grady 2002). A riqueza de Drosophilidae encontrada foi maior do que a Austrália (van Klinken & Walter 2001), Japão (Toda *et al.* (1999) e Estados Unidos (Lacy 1984), como já esperado por Val *et al.* (1981). A riqueza foi expressiva também quando comparada com estudos semelhantes realizados em outros biomas no Brasil (Roque *et al.* 2006; Gottschalk *et al.* 2009). Foram registradas 54 espécies, contudo, as curvas de acumulação indicam que entre 70 a 80 espécies podem ser encontradas, e confirmam as hipóteses de trabalhos anteriores (Burla 1956; Grimaldi 1987) que a fauna micófaga poderia ser maior em florestas tropicais maduras.

Os registros recorrentes das espécies de *Hirtodrosophila*, *Leucophenga*, *Mycodrosophila*, *Paraliodrosophila* e *Zygothrica* confirmaram a micofagia destes gêneros (Grimaldi 1987; Val & Kaneshiro 1988; Courtney *et al.* 1990). Também confirmam a afinidade destas espécies com ambientes florestais, como sugeridos por Spieth (1987). Cinquenta e duas espécies de fungos foram encontradas, quantitativo semelhante ao obtido por Medeiros & Cattanio (2011) para esta FLONA, para fungos poróides, no caso 57 espécies sendo estimada uma riqueza total de até 83 táxons para a região.

O modelo de Série geométrica, que melhor descreve a distribuição de abundância na guilda de Drosophilidae micófago e tem como premissa a dominância de espécies pelo recurso na comunidade, prevendo desta forma abundâncias extremamente desiguais dos táxons (McGill *et al.* 2007; MacGill 2011), evidenciando-se uma maior dominância por parte de algumas espécies como observado no resultado deste trabalho.

Polyporaceae sustentam grande parte da diversidade destas moscas (Grimaldi 1987, Lacy 1984, Gottschalk *et al.* 2009), e a sugestão de que esta é uma das famílias mais exploradas por Drosophilidae micófagos em florestas, foi condizente com os resultados deste trabalho. A preferência das espécies de Drosophilidae pelas espécies de Polyporaceae pode ser explicada pelo fato deste grupo apresentar os basidiomas mais carnosos e fáceis de penetração do ovipositor e permite maior mobilidade às larvas.

A alta riqueza e abundância de Drosophilidae registradas para a família Polyporaceae podem estar contribuindo com a pressuposição do modelo de agregação proposto por Shorrocks *et al.* (1979), Atkinson & Shorrocks (1981) e Hanski (1981), o qual pressupõe que recursos que são efêmeros, podem suportar a coexistência de espécies competidoras, isso se elas possuírem distribuição agregada e aleatória no ambiente. Desta forma, parte do recurso se torna disponível às espécies de baixa capacidade competitiva, que possuem menor probabilidade de colonizar o recurso quando comparada com as espécies de competitivamente superiores.

O modelo já foi aplicado para comunidades fungívoras, que também deram suporte ao pressuposto (Atkinson & Shorrocks 1984; Grimaldi & Jaenike 1984; Atkinson 1985; Shorrocks *et al.* 1990; Toda *et al.* 1999; Mitsui & Kimura 2000; Hartley & Shorrocks 2002). Neste trabalho foi observado que Polyporaceae esteve presente em todas as expedições realizadas, mas sua maior riqueza e abundância de Drosophilidae foram registradas na 3<sup>o</sup> expedição (maio de 2013), período que foi registrada a espécie *P. tenuiculus*, que suportou maior abundância de moscas (Tabela 2). Esta espécie de fungo é efêmera e heterogeneamente distribuída na FLONA de Caxiuanã em determinado período da estação chuvosa (Medeiros &

Cattanio 2011). Esses fatores provavelmente impossibilitam as espécies de suportar mais de uma geração de moscas, assim enquadrando perfeitamente nos pressupostos do modelo. Mas para que essa suposição seja aceita, mais estudos abordando agregação das larvas de *Drosophilidae* micófago para a região devem ser feitos.

A diferença na riqueza de espécies entre as expedições e principalmente entre as duas primeiras com relação à terceira talvez possa ser explicada pela diferença pluviométrica entre os períodos amostrados. A primeira e a segunda expedição foram realizadas em janeiro e julho, meses que marcam o início e o fim da estação chuvosa na região (Oliveira *et al.* 2008), com os corpos de frutificação emergindo no primeiro momento e com uma menor riqueza e abundância dos mesmos no segundo momento, visto o caráter mais seco da floresta. A terceira coleta, embora realizada no ano seguinte, ocorreu entre estes dois momentos, início e fim da estação chuvosa, ou seja, na plenitude deste período úmido. Medeiros & Cattanio (2011) observaram correlação positiva entre a riqueza de fungos e a pluviosidade, justificada pelo fato dos fungos necessitarem de alta umidade para formação dos seus basidiomas (corpo de frutificação) (Medeiros & Cattanio 2011). E como esperado, a riqueza de *Drosophilidae* na FLONA de Caxiuanã esteve positivamente relacionada com a riqueza de fungos, mesmo quando esta relação não é condicionada pela abundância.

Os dados corroboram que a riqueza de *Drosophilidae* está relacionada com a riqueza dos fungos, que por sua vez está relacionada com a pluviosidade. Além disso, a riqueza pode ser favorecida pela qualidade do fungo e sua atratividade durante a estação chuvosa. Brasil & Martins (2013) e Valadão *et al.* (2010) observaram que substratos de frutos tornavam-se mais atrativos para as moscas, sob condição de intensa pluviosidade. Enquanto que a abundância dos fungos na comunidade não interferiu na riqueza dos *Drosophilidae*.

Nos três períodos de coletas as composições de *Drosophilidae* foram similares, as espécies se sobrepõem quanto à visitação de seus hospedeiros em todos os períodos.

No conjunto, os resultados indicam que micofagia é muito mais comum do que se pensava anteriormente para a região Neotropical (Grimaldi 1990). Até o momento, os registros do hábito micófago dentro de *Drosophilidae* para o Brasil, foram para o grupo de espécies da radiação *immigrans-tripunctata* (Roque *et al.* 2006; Gottschalk *et al.* 2009). No estudo, as espécies do grupo de gêneros *Zygothrica* foram mais comuns, e representaram 80% das espécies associadas aos fungos. Este dado corrobora a hipótese de que os gêneros alocados nesse grupo apresentam hábitos micófagos para a região Neotropical (Grimaldi 1990; Remsen & O'Grady 2002).

## 5. Considerações Finais

A guilda dos Drosophilidae micófagos para FLONA de Caxiuanã é caracterizada por espécies do grupo de gêneros *Zygothrica*, linhagem que agrupa as espécies de quatro gêneros com hábitos micófagos para a região Neotropical.

A riqueza dos fungos parece ser o fator determinante da diversidade nos Drosophilidae.

## 6. Referências

- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, 50: 461-471.
- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1984). Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *American Naturalist*, 124: 336-351.
- Atkinson, W.D. (1985). Coexistence of Australian rain forest diptera breeding in fallen fruit. *Journal of Animal Ecology*, 54: 507-518.
- Bächli, G., Vilela, C.R., Escher, S.A. & Saura, A. (2004). The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 39: 1-362.
- Begon M, Harper J.L, Townsed, C.R. (1990). *Ecology: individuals, populations and communities*. Melbourne: Blackwell Scientific Publications.
- Brasil, A.L.C. & Martins, M.B. (2014). Variação sazonal na estrutura de comunidade de Drosofilídeos (Insecta; Diptera) em função dos elementos climáticos em remanescentes de floresta. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, p. 73.
- Brcic, D. (1983). Ecology of flower-breeding *Drosophila*. Em: *The Genetics and Biology of Drosophila*, vol. 3d (ed. Ashburner, M., Carson, H.L. & Thompson, J.N.Jr.), Academic Press, Inc., New York, p. 333-382.
- Burla, H. (1956). Die Drosophilidengattung *Zygothrica* und ihre beziehung zur *Drosophila*-untergattung *Hirtodrosophila*. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 32:189-321.
- Cordeiro, A.R. (1952). *Drosophila (Hirtodrosophila) caxiensis*, a new species of fungus-feeding fly from Brasil. *Dusenica*, 3: 303-308.



- Courtney, S.P., Kibota, T.T. & Singleton, T.A. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. *Advances in Ecological Research*, 20: 225-274.
- Colwell, R. K. (2009). *EstimateS: statistical estimation of species richness and hared species from samples*. Versão 8.2.0. Disponível em <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. Acessado 10 fevereiro de 2015.
- Costa, A.C.L., Almeida, S.S., Carvalho, C.R., Meir, P., Mahi, Y., Costa, R.F., Silva-junior, J.A., Costa, M.C., Tanaka, B.T., Fisher, R.A., Sotta, E.D., Oliveira, L.L., Gonçalves, P.H.L., Braga, A.P. & Barreto, P.N. (2009). Clima, p. 45-90. Em *Caxiuanã- Desafios Para A Conservação De Uma Floresta Nacional Na Amazônia* (Lisboa, P. L. B.). Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.
- Cunha, A.B. & Magalhães, L.E. (1965). A ecologia e a genética de populações de drosófila no Brasil. *Ciência e Cultura*, 17: 525-527.
- Del-Claro, K. (2012). Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. Em *Ecologia das interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológica-evolutiva*. (Eds. Del-Claro K. & Torezan-Silingardi H.M.). 1 ed. Technical Books, Rio de Janeiro, Brasil, p. 37-50.
- Diamond, J. (1986) Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. Em *Community Ecology* (Eds. Diamond J, Case T.J), New York, p 3-22.
- Fidalgo, O. & Bononi, V.L. (1989). *Guia de coleta, preservação e herborização de material botânico*. Instituto de Botânica: São Paulo, (Manual n° 4).
- Frota-pessoa, O. (1951). *Drosophila (Hirtodrosophila) magnarcus* n. sp. (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 11: 407-411.
- Fauth, J.E, Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Van Buskirk, J. & McCollum, S.A. (1996). Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147(2): 282-286.
- Giller, P.S. (1984). Community structure and the niche. Chapman and Hall, London.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2010). Estimating species richness. Pp. 39-54 Em: Magurran, A. E. & McGill, B. J. (eds.). *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, p. 39-54.
- Gottschalk, M.S, Hofmann, P.R.P. and Valente, V.L.S. (2008). Diptera, Drosophilidae: historical occurrence in Brasil. *Check List*, 4(4): 485-518.
- Gottschalk, M.S., Bizzo, L., Doge, J.S., Profes, M.S., Hofmann, P.R.P. & Valente, V.L.S. (2009). Drosophilidae (Diptera) associated to fungi: differential use of resources in anthropic and Atlantic Rain Forest areas. *Iheringia* 99(4):442-448.

- Grimaldi, D. & Jaenike, J. (1984). Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. *Ecology*, Tempe, 65: 1113-1120.
- Grimaldi, D.A. (1987). Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 186:103-268.
- Grimaldi, D.A. (1990a). A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 197: 1-139.
- Grimaldi, D.A. (1990b). Revision of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae), part II. The first African species, two new indo-pacific groups, and the *bilineata* and *samoensis* species groups. *American Museum Novitates*, 2964: 1-31.
- Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, Copenhagen, 37: 306-312.
- Hartley, S. & Shorrocks, B. (2002). A general framework for the aggregation model of coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 71: 651-662.
- Hammer, φ., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001). PAST: Palaeontological Statistics software for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9. Disponível em [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)- Acessado em 18 de fevereiro de 2015.
- Hendel, F. (1936). Ergebnisse einer zoologischen Sammelreise nach Brasilien insbesondere in das Amazonasgebiet, ausgeführt von Dr. H. Zerny. X. Teil. Diptera. Muscidae acalyptratae (excl. Chloropidae). *Annalen des Kaiserlich-königlichen Naturhistorischen*, 47:61-106.
- Krebs, C.J. (1999). *Ecological Methodology*. Menlo Park: Addison Wesley Longman, p. 620.
- Krijger, C.L. (2000). *Spatio-temporal heterogeneity and local insect diversity: A case study on Neotropical Drosophila communities*. Leiden, Proefschrift Universiteit Leiden, 179p.
- Lacy, R.C. (1984). Predictability, toxicity, and trophic niche breadth in fungus-feeding Drosophilidae (Diptera). *Ecological Entomology*, 9: 43-54.
- Lewinsohn, T. & Pardo, P. I. (2002). *Biodiversidade Brasileira: síntese do estado atual do conhecimento*. Ed. Contexto. 176p.
- Lisboa, P.L.B. (2007). A Estação Científica Ferreira Penna/ECFPn (1993-2000). Em *Caxiuanã: populações tradicionais, meio físico e diversidade biológica* (ed.P. L. B. Lisboa). Belém, Ed. Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 35-55.

- McGill, B.J., Etienne, R.S., Gray, J.S., Alonso, D., Anderson, M.J., Benecha, H.K., Dornelas, B., Enquist, B.J., Green, J.L., Hurlbert, A.H., Magurran, A.E., Marquet, P.A., Maurer, B.A., Ostling, A., Soykan, C.U., Ugland, K.I. & White, E.P. (2007). Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters*, 10: 995-1015.
- McGill, B.J. (2011). Species abundance distributions. Em: Magurran, A.E. & McGill, B.J. (eds.). *Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, p. 105-122.
- Medeiros, P.S. & Cattanio, J.H. (2011). Fungos poróides (Agaricomycetes) na Floresta Nacional de Caxiuanã: Fenologia e relação com o substrato, topografia e fatores micrometeorológicos. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais), Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém, p. 111.
- Magurran, A.E. (2011). *Medindo a diversidade biológica*. Editora da UFPR, Curitiba. 261 pp.
- Morisita, M. (1962). Id-index, a measure of dispersion of individuals. *Res. Popul. Ecol.* 4, 1.
- Mitsui, H. & Kimura, M.T. (2000). Coexistence of drosophilid flies: Aggregation, patch size diversity and parasitism. *Ecological Research*, Tsukuba, 15: 93-100.
- Mourão, C.A., Gallo, A.J. & Bicudo, H.E.M.C. (1965). Sobre a sistemática de *Drosophila* no Brasil, com descrição de *D. mendeli* sp.n. e "Relação de espécies brasileiras do gênero *Drosophila*". *Ciência e Cultura*, 17: 577-586.
- Mourão, C.A., Gallo, A.J. & Bicudo, H.E.M.C. (1967). *Drosophila morgani*, nova espécie brasileira (Drosophilidae, Diptera). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 20: 159-164.
- Oksanen, J., Blanchet, G.F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2013). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. Disponível em <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (acessado em 03 de janeiro de 2015).
- Oliveira, L.L., Costa, R.F., Costa, A.C.L., Souza, F.A.S. & Braga, A.P. (2008). Modelagem da interceptação na Floresta Nacional de Caxiuanã, no leste da Amazônia. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 23(2): 318-326.
- Pavan, C., Dobzhansky, T. & Burla, H. (1950). Diurnal behavior of some neotropical species of *Drosophila*. *Ecology*, 31: 36-43.
- Pielou, E.C. (1975). *Ecological diversity*. New York: John Wiley, p. 165.
- Remsen, J. & O'grady, P.M. (2002). Phylogeny of Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae), with comments on combined analysis and character support. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 249-264.

- Ricklefs, R.E. (2005). *A economia da natureza*. Guanbara Koogan, Rio de Janeiro, p. 572.
- Roque, F., Figueiredo, R. & Tidon, R. (2006). Nine new records of drosophilids in the Brazilian savanna. *Drosophila Information Service*, 89: 14-17.
- Spieth, H.T. (1987). The *Drosophila* fauna of a native California forest (Diptera: Drosophilidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 63: 247-255.
- Shorrocks, B. & Charlesworth, P. (1980). The distribution and abundance of the British fungal-breeding *Drosophila*. *Ecological Entomology*, 5: 61-78.
- Shorrocks, B., Rosewell, J. & Edwards, K. (1990). Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. II. Association. *Journal of Animal Ecology*, 59: 1003-1017.
- Sturtevant, A.H. (1920). The dipterous genus *Zygothrica* of Wiedemann. *Proceedings of the United States National Museum*, 58: 155-158.
- Sugihara, G. (1980). Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. *American Naturalist*, 116:770-787.
- Toda, M.J., Kimura, M.T. & Tuno, N. (1999). Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: Aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, 68: 794-803.
- Throckmorton, L.H. (1975). The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. Em *Handbook of Genetics* (ed. King, R.C.), Plenum Press, New York., p. 421-469.
- Val, F. C.; Vilela, C. R. & Marques, M. D. (1981). Drosophilidae of the Neotropical region. Em *The Genetics and Biology of Drosophila* ( eds. Ashburner, M., Carson, H.L. & Thompson, JR., J.N.), London, Academic Press, vol. 3a, p.123-168.
- Val, F.C. & Kaneshiro, K.Y. (1988). Drosophilidae (Diptera) from the Estação Biológica de Boracéia, on the coastal range of the state of São Paulo, Brazil: geographical distribution. Em *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns* (Eds. Vanzolini, P.E. & Heyer, W.R.), p.189-203.
- Valadão, H., Hay, J.D.V. & 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*, 152437, p. 7.
- Van Klinken, R.D. & Walter , G.H. (2001). Larval hosts of Australian Drosophilidae (Diptera): A field survey in subtropical and tropical Australia. *Australian Journal of Entomology*, 40: 163-179.

- Vilela, C.R. & Bächli, G. (1990). Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 63: 1-332.
- Vilela, C.R. & Bächli, G. (2004). On the identities of nine Neotropical species of *Hirtodrosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **77**: 161-195.
- Wheeler, M.R. & Takada, H. (1963). A Revision of the American Species of *Mycodrosophila* (Diptera; Drosophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 36: 391-399.

## **Capítulo 2**

### **Estrutura da Rede de Interação de Drosophilidae-Fungi na Amazônia**

## Resumo

A estrutura de rede interações tem implicações importantes para a coexistência e estabilidade das espécies, assim como para entender os processos de co-evolução. Este trabalho teve como objetivo investigar a estrutura da rede de interação Drosophilidae-Fungi da região Amazônica. Foram construídas matrizes de interação quantitativas e qualitativas para determinar as propriedades de redes, assim como matrizes probabilísticas para gerar modelos que incorporam fatores preditivos das interações par-a-par e da estrutura das redes: ocorrência, abundância, fenologia e as combinações entre eles. A abundância das interações foi que melhor predisse as interações entre pares de espécies. A estrutura da rede Drosophilidae-Fungi foi melhor predita pelos modelos de abundância e fenologia. De fato a abundância tem sido considerada como preditora da interação nas redes em vários estudos sobre redes de interações. A conectância e o aninhamento geradas pelas matrizes probabilísticas foram as propriedades de rede que melhor se aproximaram da matriz observada, indicando mais uma vez que a abundância e fenologia são suficientes para prever a estrutura de redes ecológicas.

## **Abstract**

The interaction network structure has important implications for the stability and coexistence of the species and to understanding the coevolution process. This study aimed to investigate the structure of the network Drosophilidae-Fungi interaction of the Amazon region. Qualitative and quantitative interaction matrices were constructed to determine the properties of networks, as well as probability matrices for generate models that incorporate predictive factors peer-to-peer interactions and the structure of networks: occurrence, abundance, phenology and the combinations among them. The abundance of interactions was that best predicted interactions between pairs of species. The structure of Drosophilidae-Fungi network was best predicted by the models of abundance and phenology. In fact abundance has been regarded as a predictor of interaction networks in several studies on interaction networks. Connectance and nestedness generated by probability matrices were the network properties that are better approached the matrice observed indicating again that the abundance and phenology are enough for predict the structure of ecological networks.



## 1. Introdução

As análises de redes ecológicas buscam mais do que compreender a estrutura de interação entre duas taxocenoses distintas. Elas permitem descrever o papel de cada organismo na comunidade, assim como são ferramentas importantes para compreender os padrões e processos que mantêm a biodiversidade em comunidades naturais (Del-Claro *et al.* 2013). Em redes complexas alguns padrões são predominantes nas interações de comunidades, como a distribuição assimétrica de parceiros interagindo, aninhamento e a assimetria na força das interações (Vázquez *et al.* 2009b; Blüthgen *et al.* 2007). Logo, torna-se interessante estudar os processos ecológicos e evolutivos que estruturam as redes de interações e determinam esses padrões nas comunidades.

A relação de mutualismo estabelecida entre organismos faz com que as espécies envolvidas formem um complexo sistema chamado rede de interações. As interações fazem parte dos indivíduos, que estruturam populações, que compõem as espécies e os conjuntos de diferentes espécies que estruturam os ecossistemas (Margulis & Faster 1991 *apud* Del-Claro 2012). Nesse mundo de interações, as redes ecológicas mais bem estudadas são as redes mutualísticas entre plantas e insetos (Jordano 1987; Lewinsohn *et al.* 2006a). Esta abordagem contribui para preencher importantes lacunas na identificação de padrões e processos que organizam determinada comunidade de plantas e animais ou outros tipos de interação (Vázquez *et al.* 2009b).

Além disto, através da abordagem de redes de interação é possível comparar os padrões que emergem em diferentes comunidades, através de quantificações estatísticas (Bascompte & Jordano 2007). Como padrões têm implicações importantes para a dinâmica da comunidade (Bascompte *et al.* 2006), através destas comparações pode-se avaliar se as comunidades e suas redes de interação podem estar sendo direcionadas por diferentes processos. Em redes ecológicas os padrões comuns são gerados pela interação aleatória entre as espécies em função das diferenças de abundância entre espécies, mas também por ligações proibidas causadas pelas incompatibilidades fenotípicas, influenciadas pela filogenia, como por exemplo, morfologia e fenologia (Jordano *et al.* 2003; Vázquez *et al.* 2009b; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

As redes complexas podem ser descritas através de propriedades em nível de rede ou espécie, usando dados de interação qualitativos ou quantitativos (Bascompte & Jordano 2007; Vázquez *et al.* 2009a).

As principais métricas em nível de rede que têm sido usadas para descrever redes de interação, em especial mutualísticas, são: Índice de Especialização da rede, Equitatividade de interações, Aninhamento, Conectância e Modularidade (Blüthgen *et al.* 2006; Fortuna *et al.* 2010; Tylianakis *et al.* 2010), mas muitas outras métricas estão disponíveis (Dormann *et al.* 2008). O Índice de Especialização da rede, assim como das espécies, são métricas de redes quantitativas que descrevem a complementaridade e exclusividade das interações (Blüthgen *et al.* 2008). O índice de especialização de rede descreve uma rede especializada quando as espécies visitam parceiros diferentes ou com frequência distinta, mostrando desta forma que as interações são complementares e exclusivas, enquanto que uma rede generalista, as espécies interagem com frequências semelhantes com as demais espécies (Blüthgen *et al.* 2008).

A Equitatividade de interação é uma métrica que descreve a homogeneidade das frequências distribuídas na rede. Uma rede que apresenta alta equitatividade possui baixa variação nas frequências de interação. O cálculo destas duas últimas métricas é baseado no índice de diversidade de Shannon (Dormann *et al.* 2013). O Aninhamento (NODF) é a uma métrica de rede qualitativa que mede quanto das interações das espécies com um menor número de interações são um subconjunto das interações realizadas pelas espécies com um maior número de interações (Guimarães & Guimarães 2006; Almeida-Neto *et al.* 2008). A Conectância descreve a proporção das interações observadas em relação ao total de interações possíveis (Jordano 1987). Uma rede com alta conectância pode ser interpretada como uma rede generalista, pois as espécies interagem bastante entre elas, ou seja, realizam a maior parte das interações possíveis entre pares de espécies. A Modularidade detecta e quantifica o número de módulos, subconjuntos de espécies, quando as espécies interagem mais entre si que com as demais espécies da rede, indicando então a existência de especialização em um grupo (Lewinsohn *et al.* 2006b; Olesen *et al.* 2007).

A estrutura das redes de interações pode ser descritas também por métricas ao nível de vértices. Entre as métricas em nível de vértice mais comumente usadas estão o Grau, Força da Espécie, Centralidade e Especialização da espécie (Vázquez *et al.* 2009a; Bascompte & Jordano 2007). O grau é uma métrica de rede qualitativa que é representada pela soma do número de interações de determinada espécie (Dormann 2011). A Força da Espécie descreve a soma das dependências de todas as espécies sobre uma espécie que estão interagindo (Bascompte & Jordano 2007). A Centralidade é uma métrica que permiti quantificar o papel da espécie na rede, descreve a sua posição dentro de uma rede, podendo ter uma posição central ou periférica (Sazima *et al.* 2010). O Índice de Especialização da espécie, assim como

o Índice de Especialização da Rede, é uma métrica de rede quantitativa que descreve a complementaridade e exclusividade das interações (Blüthgen *et al.* 2006). O Índice considera uma espécie extremamente especialista quando interage com uma espécie que nenhuma outra espécie da rede interagiu, enquanto que uma espécie extremamente generalista interage com espécies que todas as demais espécies da rede interagem (Blüthgen *et al.* 2006; Blüthgen *et al.* 2008).

A estrutura de uma rede pode ser afetada por diversos fatores, desde fatores mais neutros, como a abundância (Vázquez *et al.* 2007; Vázquez *et al.* 2009b), presumindo que as espécies são ecologicamente equivalentes na comunidade. Nesta rede os indivíduos interagem aleatoriamente, independentes de suas especializações, assim favorecendo as espécies mais abundantes a interagirem com mais parceiros e com maior frequência que as espécies mais raras (Vázquez *et al.* 2007; Cagnolo *et al.* 2011). Porém, outros fatores, como as características biológicas das espécies, como por exemplo, a diferenças morfológicas não coincidente entre espécies, podem determinar a estrutura de interações em diferentes redes ecológicas (Jordano *et al.* 2003, Krishna *et al.* 2008; Verdú & Valiente-Banuet 2011; Olito & Fox 2014; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). Neste caso, os fatores biológicos que tendem a impor restrições nas interações de possíveis parceiros, o que influencia a estrutura da rede (Jordano *et al.* 2003). Neste sentido, é importante notar que existem fatores neutros e biológicos que podem determinar as impossíveis ou improváveis interações em uma comunidade. Estudos que enfocaram esses fatores observaram que são os principais responsáveis por estruturar diferentes redes de interações (Vázquez *et al.* 2009b; Verdú & Valiente-Banuet 2011; Ságayo *et al.* 2013; Vizentin-Bugoni *et al.* 2014). Apesar dos modelos que incorporam fatores neutros e biológicos serem hábeis em explicar a estrutura de rede em geral, os modelos criados não foram eficientes para prever as interações par-a-par (Vázquez *et al.* 2009b; Olito & Fox 2014).

Em Drosophilidae o hábito micófago ocorre em vários gêneros (Val *et al.* 1981). Na região Neotropical os Drosophilidae micófagos são representados principalmente pelos gêneros *Mycodrosophila* Oldenberg, 1914, *Hirtodrosophila* Duda, 1923 e *Zygothrica* Wiedemann, 1830 (Grimaldi 1990a). A biologia desses grupos é melhor descrita para alguns países como Estados Unidos (Lacy 1984), Japão (Toda *et al.* 1999) e Inglaterra (Courtney *et al.* 1990), onde foi observada que a fauna é menos diversa comparada com a dos trópicos. Os estudos se restringiram aos realizados com espécies generalistas ou micófagas facultativas (Shorrocks 1991; Toda *et al.* 1999). Contudo, ainda existe uma lacuna de conhecimento quanto a fauna dos Drosophilidae micófagos, principalmente para a região Neotropical. Em

um estudo feito com larvas de Drosophilidae micófagos para a Austrália, a fauna desta região foi mais similar à fauna da região Neotropical, sendo que 50% das espécies micófagas australianas não apresentam sobreposição de nicho, emergindo cada uma de apenas um único corpo de frutificação (van Klinken & Walter 2001). No entanto, mais estudos devem ser feitos com objetivos de conhecer a fauna de Drosophilidae Neotropical para verificar se esta extrema especialização nas interações se mantém. A partir do conhecimento da fauna de Drosophilidae micófagos desta e de outras regiões, será possível comparar os padrões da interação das moscas com os fungos e compreender os processos ecológicos envolvidos na estrutura destas redes.

Neste trabalho, a estruturação de uma rede Drosophilidae-Fungo na Amazônia é investigada. Especificamente são abordadas as seguintes questões: (1) O número de interações determina a especialização das espécies? (2) As interações par-a-par são determinadas pela ocorrência, abundância ou fenologia das espécies? (3) A estrutura da rede de interação é determinada pela ocorrência, abundância ou pela fenologia das espécies?

## 2. Metodologia

### 2.1. Área de estudo

As coletas foram feitas na Floresta Nacional (FLONA) de Caxiuanã ( $S1^{\circ}44'07.3''$   $W51^{\circ}27'39.1''$ ), área do bioma Amazônia situada no estado do Pará, entre os municípios de Melgaço e Portel. Para as amostragens foram selecionados dois sítios, um definido pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade da Amazônia Oriental (PPBio - [www.museu-goeldi.br/ppbio](http://www.museu-goeldi.br/ppbio)) – as margens do rio Cacujó e outro próximo a sede da Estação Científica Ferreira Pena (ECFPn - [www.museu-goeldi.br/ecfpn](http://www.museu-goeldi.br/ecfpn)) (Figura 1).

A FLONA de Caxiuanã possui cerca de 330.000 ha, sendo que cerca de 80% da fitofisionomia corresponde de Floresta de Terra Firme (Floresta Ombrófila Densa) e os outros 20% com manchas de vegetação Savonóide, Capoeira, Igapó, Várzea e uma vasta vegetação aquática (Lisboa *et al.* 2007). O clima segundo a classificação de Köppen é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático ‘Am’ com uma curta estação seca, com chuvas regulares durante o ano (Oliveira *et al.* 2008). Apresenta sazonalidade definida, sendo entre os meses de agosto a novembro o período mais seco e entre dezembro a junho o mais chuvoso (Oliveira *et al.* 2008). A temperatura média anual é de  $26^{\circ}\text{C}$ , com mínima de  $22^{\circ}\text{C}$  e máxima de  $32^{\circ}\text{C}$  (Costa *et al.* 2009)



Figura 1. Localização da FLONA de Caxiuanã, no Estado Pará em destaque a localização dos sítios PPBio e ECFPn dentro da Unidade de Conservação.

### 2.2. Método de Coleta

### 2.2.1. Amostragem

Foram realizadas três expedições à FLONA de Caxiuanã, duas no ano de 2013 a primeira no mês de janeiro e a segunda em julho, e terceira em maio de 2014. Nos dois sítios de amostragem as buscas pelos corpos de frutificação de fungos com a presença de *Drosophilidae* foram feitas por busca ativa ao longo de trilhas já estabelecidas nas localidades (Figura 2a, b). No total foram 18 dias de busca ativa na floresta, seis dias para cada expedição, com o registro de 230 corpos de frutificação amostrados. Neste estudo a unidade amostral foi definida como cada corpo de frutificação encontrado na floresta (Figura 3a, b, c).

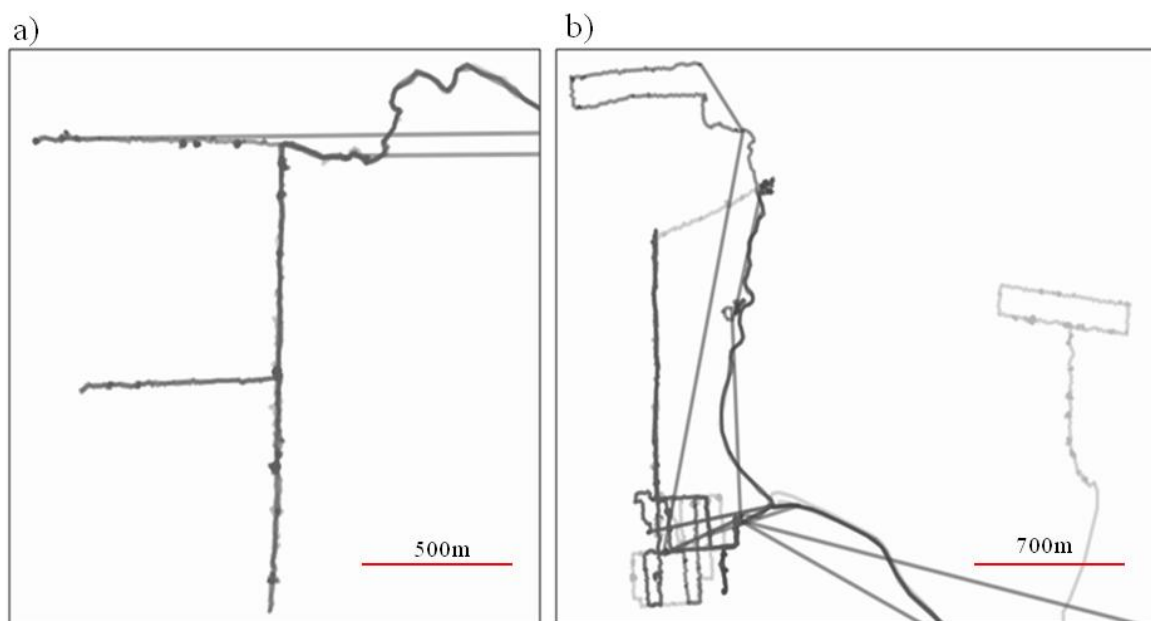


Figura 2. Trilhas percorridas na área do PPBio (a) e na ECFPenna (b). Escalas no canto direito abaixo de cada foto.

### 2.2.2 Coleta dos *Drosophilidae*, fungo e criação dos imaturos

As coletas foram realizadas no período matutino entre 8 e 11 horas, período em que a atividade dos *Drosophilidae* é intensa (Pavan *et al.* 1950). As moscas que estavam sobre os fungos foram capturadas por meio de aspirador mecânico (Figura 3d) ou redes entomológicas e acondicionadas em tubos com álcool etílico absoluto, devidamente etiquetado. Após a captura dos adultos que sobrevoavam os fungos, foram fotografados o corpo de frutificação exposto e o substrato (Figura 3a, b e c) onde o fungo foi encontrado e em seguida coletadas exsiccatas para identificação. Parte do material do corpo de frutificação foi armazenado em sacos de papel para o transporte até o laboratório. No laboratório, os corpos de frutificação

separados para emergência foram transferidos para potes contendo areia previamente esterilizada. Os Drosophilidae que emergiram foram usados para ajudar na identificação do mesmo. Durante os 45 dias seguintes, os fungos e a emergência das moscas foi inspecionada diariamente e as emergidas foram retiradas e acondicionadas para identificação.



Figura 3. a) *Marasmiellus* sp.1; b) *Cymatoderma* sp. 1; c) *Phellinus fastuosus* e d) *Polyporus tenuiculus* e aspirador mecânico.

### 2.3. Identificação dos Drosophilidae

Todos os espécimes de Drosophilidae foram identificados ao nível específico, seguindo procedimentos de Grimaldi (1987, 1990) e Vilela & Bächli (1990). As espécies que não foram determinadas a nível específico, foram morfotipadas e codificadas para facilitar a diferença entre elas, quando etiquetadas. As moscas foram identificadas pela morfologia externa e terminália dos machos e fêmeas, quando possível, consultando a literatura especializada (Burla 1956, Grimaldi 1987, Vilela e Bächli 1990). As genitálias foram preparadas com Hidróxido de Potássio (KOH), 10% e fucsina ácida, dissecadas e acondicionadas em tubos com glicerina (Bächli *et al.* 2004). O material foi depositado na

coleção entomológica do Museu Paraense Emílio Goeldi em Belém-PA e na Coleção Entomológica Padre Jesus Santiago Moure na Universidade Federal do Paraná em Curitiba-PR.

## **2.4. Identificação dos fungos**

Os corpos de frutificação dos fungos macroscópicos foram coletados seguindo a metodologia de coleta e preservação preconizada por Fidalgo & Bononi (1989). Cada corpo de frutificação foi coletado separadamente, com auxílio de faca. Junto com os espécimes foi retirada uma porção do substrato onde este se encontrava, para ajudar na identificação, levando em conta que alguns grupos de fungos apresentam preferência por tipos específicos de substratos (Fidalgo & Bononi 1989). O material foi acondicionado em sacos de papel e seco em estufas de campo a gás com temperatura aproximada de 50° por 24h. Os espécimes com basidiomas mais sensíveis foram secos em sílica em gel. Para este estudo foram consideradas as interações realizadas com duas ordens de fungos macroscópicos, Polyporales e Agaricales, que representam mais de 95% das amostras deste estudo. As amostras restantes pertencem a cinco ordens e não foram utilizadas pela dificuldade de identificação, ao nível específico, e por estarem danificadas durante o período de coleta e/ou acondicionamento.

## **2.5. Redes de interação**

### **2.5.1. Métricas de rede**

Foram construídas matrizes de interação quantitativas ou ponderadas, onde cada célula foi preenchida pelo número de interações entre Drosophilidae e os fungos macroscópicos. As matrizes foram organizadas em matriz de adjacência, em que as colunas representam as espécies de fungos e as linhas as espécies de Drosophilidae. Também foram construídas matrizes qualitativas, onde a ocorrência da interação é representada pelo número 1 e ausência pelo número 0.

Para avaliar a estrutura da rede e por quais fatores a estrutura e as interações par-a-par da rede são determinadas, foram calculadas algumas métricas de rede. As métricas ao nível do vértice utilizadas foram: o grau ( $k$ ) e especialização das espécies ( $d'$ ).



As métricas ao nível de rede avaliadas foram: a Conectância ( $C$ ), a Equitatividade de interações ( $E$ ), o índice de Especialização da rede ( $H_2'$ ), o Aninhamento ( $NODF$ ) e a Modularidade ( $M$ ).

As métricas grau ( $k$ ), Conectância ( $C$ ), Aninhamento ( $NODF$ ) e Modularidade foram calculadas a partir de matrizes binárias de Drosophilidae-Fungo, enquanto que as métricas especialização das espécies ( $d'$ ), especialização da rede ( $H_2'$ ) e Equitatividade de interações ( $E$ ) foram calculadas a partir das matrizes ponderadas, onde a ocorrência é representada pelo número de interações realizadas.

As métricas Conectância, Equitatividade de interação, Especialização da rede e Especialização da espécie e o grau foram calculadas no programa RStudio Versão 0.98.11012- 2009-2014, através do pacote *bipartite* (Dormann *et al.* 2008). O Aninhamento foi calculado no programa ANINHADO, com 1000 aleatorizações (Guimarães & Guimarães 2006; Almeida-Neto *et al.* 2008). A Modularidade foi otimizada por *simulated annealing* calculada no programa Netcarto (Guimerà & Amaral 2005 a, b), usando 100 aleatorizações.

Para avaliar a diferença média do índice de especialização das espécies ( $d'$ ) de Drosophilidae e fungo, foi feito um teste  $t$ . Para avaliar se o número de interações determina a especialização das espécies foi realizado o teste de correlação de Spearman entre o grau ( $k$ ) e especialização das espécies ( $d'$ ). Para as análises, utilizou-se o pacote *Vegan* versão 2.0-2 (Oksanen *et al.* 2013) do RStudio Versão 0.98.11012- 2009-2014.

### 2.5.2. Construção de matrizes de probabilidade de interação

Para determinar se a estrutura da rede de interação é determinada pela ocorrência, abundância e fenologia das espécies na rede de interação, foi usado o método proposto por Vázquez *et al.* (2009b). O método consiste em comparar a estrutura da rede observada com redes criadas a partir de probabilidades de interação. A matriz das interações observadas ( $O_b$ ) foi construída com dados quantitativos de fungos e Drosophilidae, com as linhas correspondendo às espécies de Drosophilidae (i) e as colunas (j) às espécies de fungos. Em cada célula foi inserido o número de interações registradas entre os Drosophilidae e fungos ( $o_{ij}$ ). Neste estudo, foram geradas quatro matrizes de probabilidades baseadas: i) modelo nulo (N), onde as probabilidades são iguais para todas as interações; ii) na ocorrência das interações entre as espécies (O), onde a probabilidade depende das ocorrências nas linhas e colunas; iii) na abundância (A), onde a probabilidade depende das abundâncias das interações nas linhas e iv) na fenologia (F), onde a probabilidade depende da co-ocorrência temporal das

espécies. Para esta última, a matriz de probabilidade foi criada a partir da multiplicação das matrizes de abundância (A) e uma matriz normalizada com os dados gerados a partir da multiplicação das matrizes da fenologia dos fungos e dos Drosophilidae, registrada nas células a presença e ausência nos três períodos de coletas para cada espécie. A partir das matrizes de O, A e F foram construídas matrizes com todas as combinações possíveis: OF, AF e OAF para investigar o efeito combinado de múltiplos modelos. Todas as matrizes foram normalizadas, de forma que as probabilidades de interações somassem 1.

### **2.5.3. Análises de verossimilhança de interações par-a-par**

Para comparar a capacidade das matrizes probabilísticas de ocorrência, abundância e fenologia, assim como as combinações possíveis entre elas de preverem a estrutura detalhada da matriz observada de interação, foi usado uma abordagem através do método da máxima verossimilhança, seguindo o conceito desenvolvido por Vázquez *et al.* (2009b). Foi utilizado também o critério de informação de Akaike para avaliar a capacidade de previsão de cada modelo e  $\Delta AIC$  para compará-las. O  $\Delta AIC$  é o valor obtido da diferença entre o AIC da matriz baseada no modelo em questão menos o AIC da matriz observada. Para a definição do valor de AIC, foi preciso definir o número de parâmetros usados para construir a matriz probabilística, que neste caso foi o número de espécies de cada matriz de probabilidade incluídas nos modelos. Neste sentido, os modelos O, A e F com 54 espécies e morfoespécies de Drosophilidae e 52 espécies e morfoespécies de fungos, tinham 106 parâmetros. Os modelos OF e AF tinham 212 parâmetros (soma dos parâmetros dos modelos envolvidos) e o modelo OAF teve 318 parâmetros a partir de três matrizes. O modelo nulo (N) foi atribuído com um parâmetro, pois não foi baseado em uma matriz.

### **2.5.4. Análises estatísticas de rede agregada**

Para avaliar se as propriedades da rede observada podem ser preditas pela ocorrência, abundância e fenologia das espécies, foram calculadas as métricas especialização da rede ( $H_2'$ ), equitatividades, conectância e aninhamento (*NODF*) das matrizes probabilísticas contendo cada fator. Foram realizadas 1000 aleatorizações, gerando uma média e um intervalo de confiança para cada métrica em cada modelo. Cada modelo pode ser considerado preditor de uma propriedade se o intervalo de confiança da métrica incluiu o valor da métrica observada. Os cálculos foram realizados no pacote *bipartite* do programa R (RStudio Versão

0.98.11012- 2009-2014), utilizando as funções implementadas por Diego Vázquez (Vázquez *et al.* 2009b).

### 3. Resultados

#### 3.1. Rede Drosophilidae-Fungi

Foram registradas interações entre 54 espécies (espécies e morfoespécies) de Drosophilidae e 52 espécies (espécies e morfoespécies) de fungos pertencentes a duas ordens de fungos Agaricales (8 famílias) e Polyporales (7 famílias). As espécies de Drosophilidae se distribuíram em seis gêneros (*Drosophila*, *Hirtodrosophila*, *Mycodrosophila*, *Leucophenga*, *Paraliodrosophila* e *Zygothrica*).

O grau dos Drosophilidae variou de um a 31, com média de cinco interações para cada espécie de moscas. Destas, 18 espécies interagiram com uma espécie de fungo e nove com duas espécies. Já para os fungos, o grau variou de um a 30, com média de 5,2 interações para as espécies de fungos, sendo que 12 espécies interagiram com uma espécie de mosca e nove com duas espécies (Figura 1 e 6).

A especialização das espécies ( $d'$ ) de Drosophilidae foi positivamente relacionada com o grau ( $k$ ) ( $r_s = 0,27$ ;  $p = 0,04$ ) (Figura 4a), enquanto que não houve relação entre a especialização das espécies de fungo ( $d'$ ) com o grau ( $k$ ) ( $r_s = 0,13$ ;  $p = 0,3$ ) (Figura 4b).

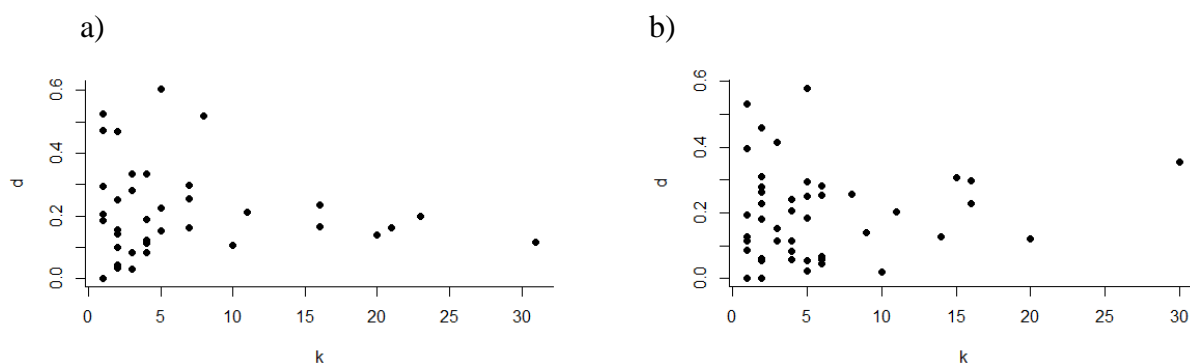


Figura 4. Relação entre a especialização das espécies ( $d'$ ) e o grau ( $k$ ) para os Drosophilidae (a) e os fungos (b).

Os índices de especialização dos Drosophilidae e fungos ( $d'$ ) foram semelhantes ( $F = 0,18$ ;  $GL = 1$ ;  $p > 0,05$ ) (Figura 5), com especialização média de aproximadamente  $d' = 0,2$ , indicando predominância de espécies mais generalistas.

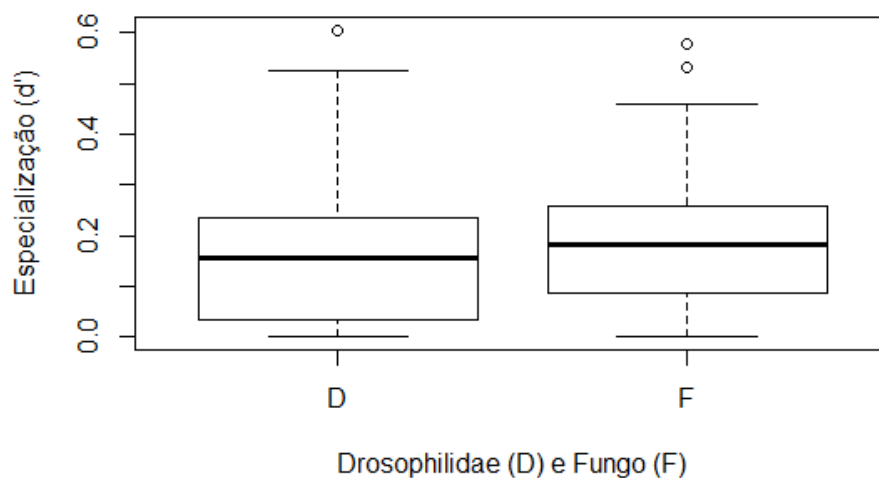


Figura 5. Variação do Índice de Especialização ( $d'$ ) dos Drosophilidae (D) e Fungos (F) na rede.

Foram registradas 5060 visitas de Drosophilidae com 270 interações distintas entre pares (Anexo 1). A Conectância foi baixa ( $C= 0,096$ ), a Equitatividade foi alta ( $E= 0,78$ ) e a especialização da rede foi intermediária ( $H_2'= 0,50$ ). O Aninhamento ( $NODF$ ) foi baixo ( $NODF= 39,98$ ,  $P_{(CE)}<0,05$ ). A Modularidade foi baixa ( $M=0,39$ ) e foram formados cinco módulos não exclusivos e nem circunscritos em grupos taxonômicos, indicando generalização das interações (Figura 7).

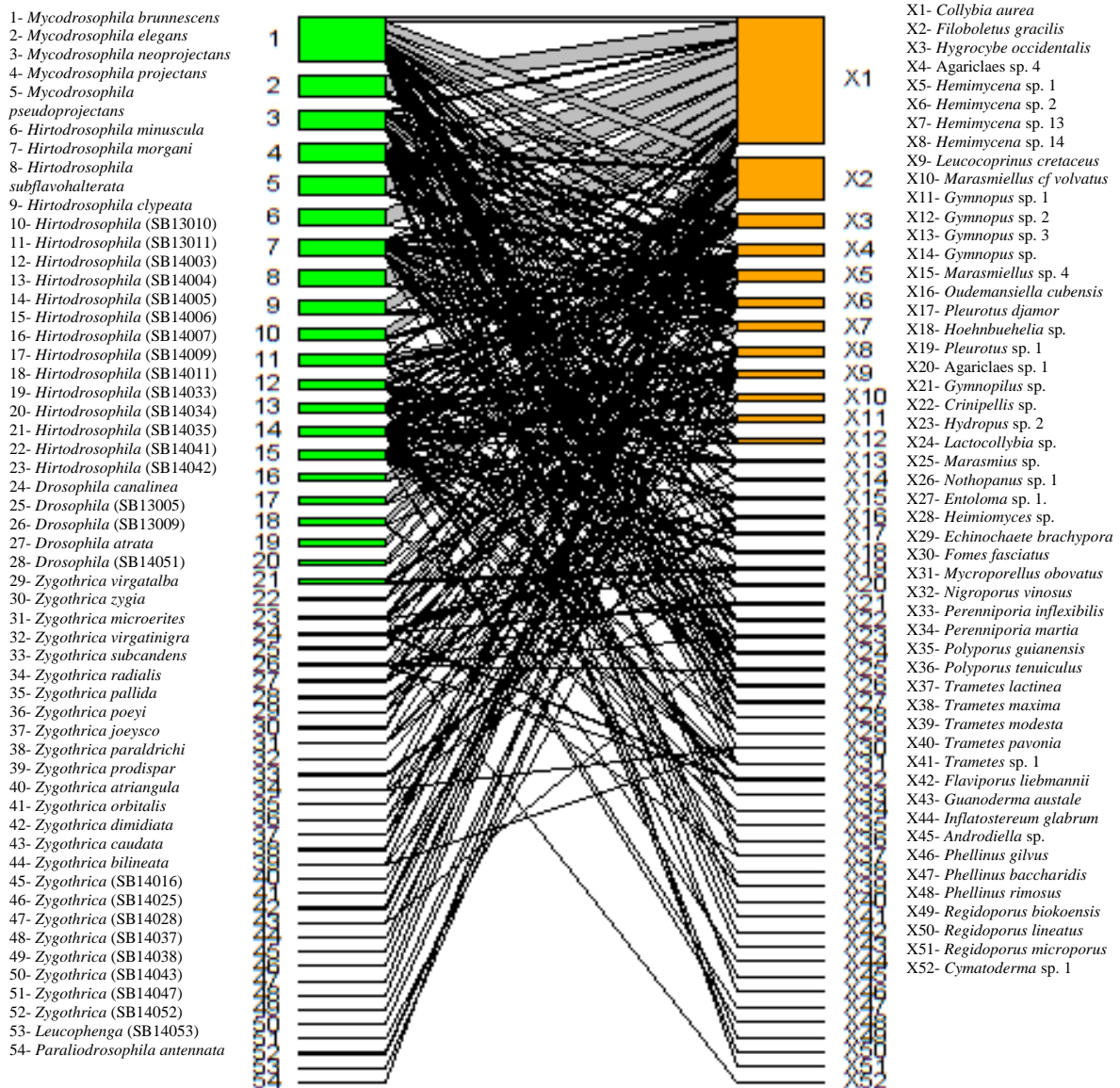


Figura 6. Rede de interação Drosophilidae-Fungi. Retângulos verdes representam diferentes espécies de Drosophilidae e retângulos laranja representam diferentes espécies de fungos. O tamanho de cada retângulo representa a abundância da espécie. Linhas de diferentes larguras ligando duas espécies representam a frequência da interação.

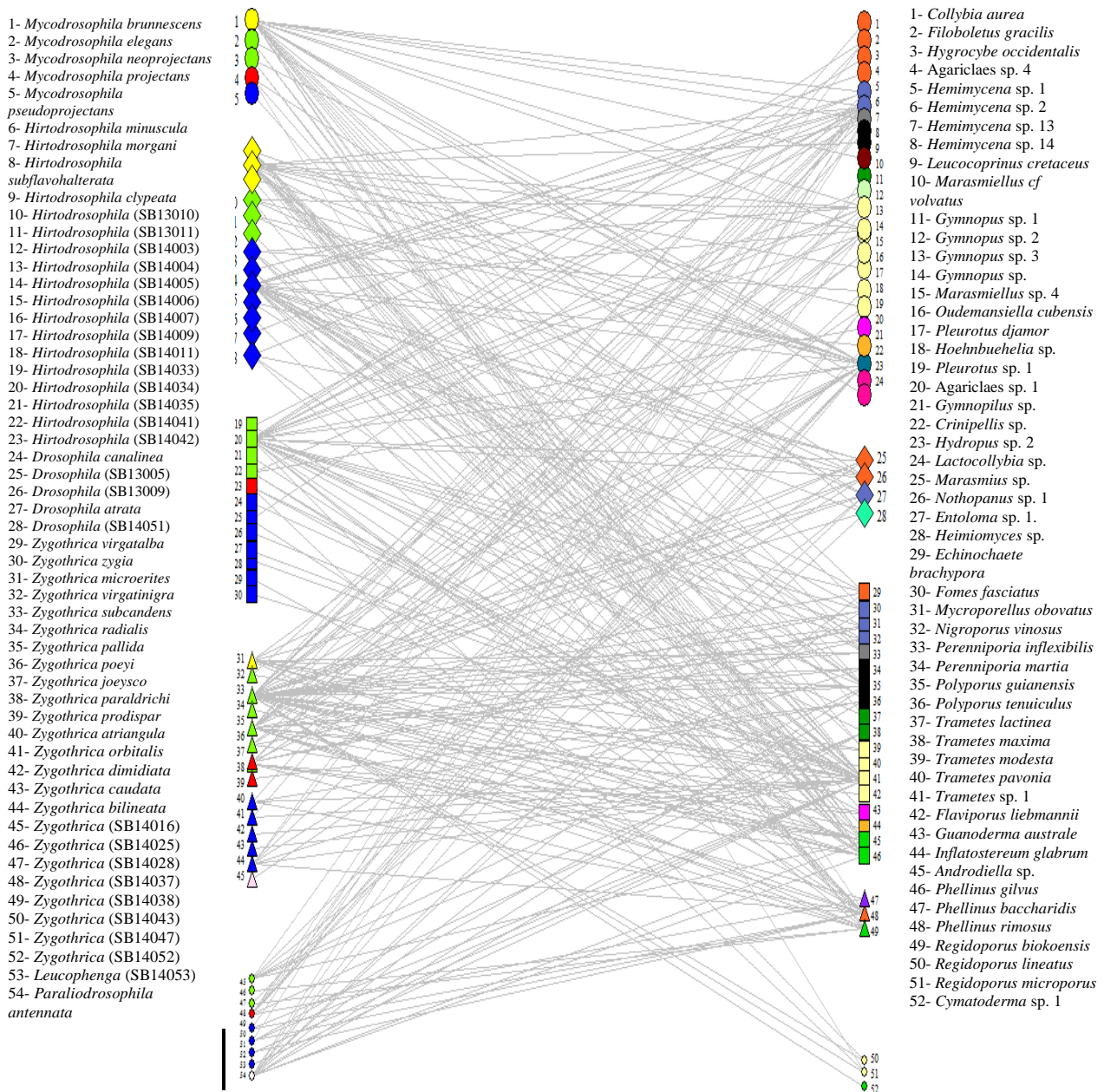


Figura 7. Módulos formados na rede Drosophilidae-Fungi. Cada forma geométrica representa um módulo, assim como os tamanhos dos mesmos. Na ordem decrescente de tamanho das formas geométricas estão organizados os módulos de 1 a 5. No lado esquerdo estão representados os Drosophilidae e no direito os fungos. Cada símbolo representa uma espécie listada ao lado da figura. A cor das formas geométricas de cada lado da rede representa os gêneros dos Drosophilidae (*Mycodrosophila*, *Hirtodrosophila*, *Drosophila*, *Zygothrica*, *Leucophenga* e *Paraliodrosophila*, na sequência das cores) e as famílias dos fungos (Tricholomataceae, Agaricaceae, Omphalotaceae, Physalacriaceae, Pleurataceae, Strophariaceae, Marasmiaceae, Entolomataceae, Mycenaceae, Polyporaceae, Meruliaceae, Ganodermataceae, Phanerochaetaceae, Hymemochaetaceae e Meripilaceae, seguindo à sequência das cores).

### 3.2. Determinantes da rede Drosophilidae-Fungi

O modelo que incluiu a estrutura com sendo associada a abundância (A) foi o melhor preditor da frequência das interações par-a-par entre Drosophilidae e fungos, seguido pelo modelo predito pela fenologia (F). Todos os outros modelos, incluindo os modelos complexos, com mais de um fator, foram piores preditores (Figura 8).

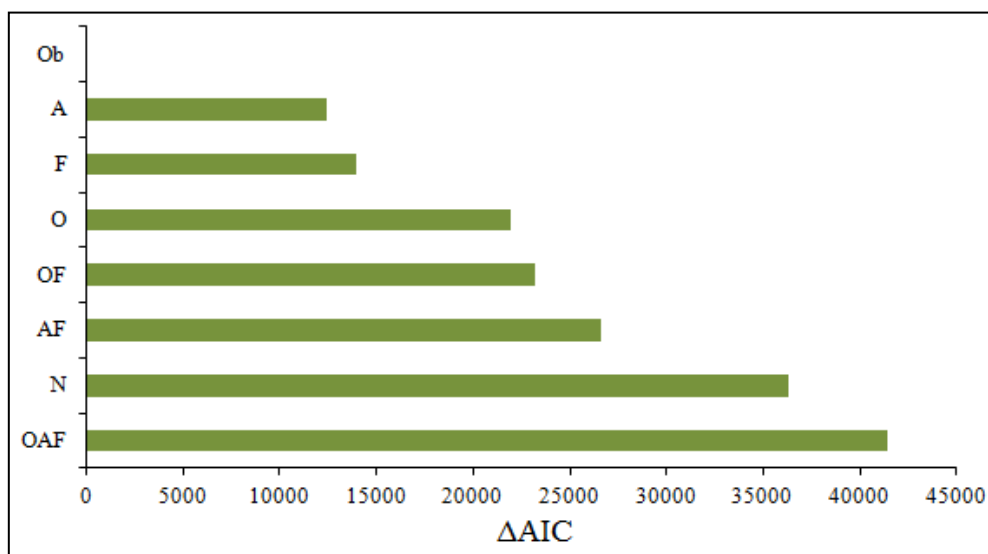


Figura 8.  $\Delta$ AIC entre os modelos probabilísticos e a matriz observada, obtida através da análise de verossimilhança das redes de interação Drosophilidae-Fungo. A análise foi feita a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo o modelo nulo (N); modelo das ocorrências de interações (O); modelo das abundâncias das interações (A); modelo de fenologia (F); e as combinações possíveis entre esses fatores (OF, AF e OAF).

A abundância e fenologia foram os fatores mais importantes para explicar as propriedades de rede, pois foi considerada nos modelos que conseguiu prever duas das quatro propriedades avaliadas. (Figura 9). Nenhum modelo conseguiu prever a especialização da rede (Figura 9a). Os modelos de abundância e de fenologia foram os que melhores predisseram o NODF (Figura 9b), enquanto que o modelo composto de abundância e fenologia conseguiu prever a Conectância (Figura 9c). A fenologia e ocorrência geraram resultados próximos da equitatividade observada (Figura 9d).

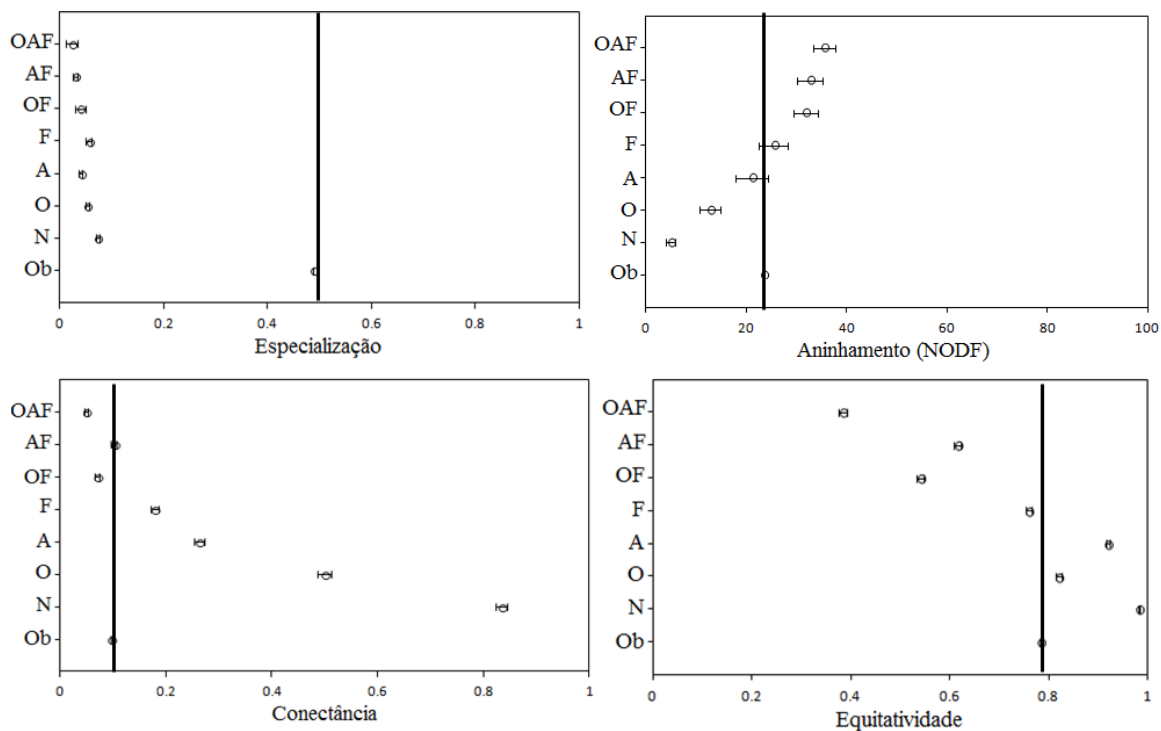


Figura 9. Médias e intervalos de confiança para a) Especialização da rede ( $H_2'$ ), b) Conectância, c) Equitatividade de interações e d) Aninhamento (NODF) calculados a partir das redes geradas pelas matrizes probabilísticas segundo o modelo nulo (N) onde todas as interações têm probabilidades iguais, modelo das ocorrências das interações (O), modelo das abundâncias das interações (A), modelo da fenologia (F) e as combinações entre os modelos (OF, AF e OAF). A linha vertical representa o valor observado para as métricas (Ob).

## 4. Discussão

### 4.1. Rede Drosophilidae-Fungi

A especialização das espécies de Drosophilidae está relacionada com o grau, ou seja, com o número de interações que as espécies de Drosophilidae realizaram com os fungos. Muitas espécies de moscas interagiram com apenas uma espécie de fungo, o que representou mais de 30% das interações, mas isso foi determinado pela abundância diferencial dos fungos. O alto número de moscas que apresentaram interação com apenas uma espécie de fungo pode ter influenciado o grau da especialização de cada espécie, logo ocasionando na correlação da especialização, como observado por Blüthgen *et al.* (2006). Neste estudo, este pode ter sido influenciado pela abundância das moscas e fungos, ou seja, uma consequência da estrutura de abundância das comunidades e dos prováveis critérios de seleção de recursos



efetivados pelas moscas, uma vez que a abundância foi um fator importante para explicar as interações par-a-par.

A modularidade foi baixa, não teve interação preferencial de sub-grupos exclusivos de espécies de Drosophilidae dentro dos módulos formados. As espécies usam seus recursos de forma independente das relações filogenéticas, pois não existe uma preferência dos Drosophilidae em visitar certos grupos de famílias e nem por gêneros dos fungos. Essa generalidade pode ser explicada pela imprevisibilidade de ocorrência de muitos fungos registrados no trabalho, que apresentam os corpos de frutificação mais sensíveis a variações do ambiente e, com isso, sua durabilidade acaba sendo curta (Nuñez 1996), dificultando a especialização dos Drosophilidae (Jaenike 1978; Kimura *et al.* 1978). De fato, espécies de Drosophilidae micófitos usam diferentes classes de fungos para se alimentar ou reproduzir (Lacy, 1984; Hanski, 1983, Courtney *et al.* 1990). Além disto, a fenologia foi um fator importante para predição das interações par-a-par o que reforça a ideia de que a disponibilidade temporal de recurso é um fator determinante das interações.

#### **4.2. Determinantes da rede Drosophilidae-Fungi**

Neste estudo, a abundância foi o modelo que mais se aproximou do valor observado da frequência de interação. Os outros modelos e os modelos combinados com a abundância ficaram distante do AIC observado. De fato, fatores neutros, como a abundância, são fatores ecológicos importantes na predição da estrutura de redes de interação (Vazquez *et al.* 2007; Sáyago *et al.* 2013). A importância da abundância neste estudo pode ser atribuída a vários fatores, como por exemplo, a alta abundância da interação das espécies de fungo *Polyporales tenuiculus* e *Guanoderma australe* com muitas espécies de Drosophilidae. Isto resulta em um modelo baseado na abundância das interações com probabilidades semelhantes para a maioria das interações entre pares. Por outro lado, a abundância de Drosophilidae em *P. tenuiculus* pode ser devida à preferência das espécies por fungos carnosos mesmo que imprevisíveis (Lacy 1984), como foi observado com esta espécie, indicando aqui que fatores biológicos podem explicar a abundância. Já a abundância de Drosophilidae em *G. australe* pode ser decorrente da grande abundância do fungo nas coletas, e por ser previsíveis, de longa duração, logo estava presente em todas as expedições realizadas.

A frequência de interação da rede Drosophilidae-Fungi pode estar sendo estruturada por outros fatores biológicos não estudados aqui, como a preferência por fungos menos tóxicos (Lacy 1984); preferência por fungos que tenham determinado tipo de leveduras, como

já observado em comunidades de Drosophilidae frugívoros que tem preferência por determinadas leveduras ao longo do estágio sucessional dos frutos (Begon 1982; Morais *et al.* 1995; Morais & Rosa 2000); a rigidez do corpo de frutificação (Kimura *et al.* 1978); cor do fungo ou até mesmo, a preferência por odores que o fungo libera ao longo da sua decomposição (Alexopoulos *et al.* 1996). O estudo desses fatores pode explicar a especialização da rede, que não foi prevista por nenhum dos modelos incluídos neste estudo.

### 4.3. Predições da estatística de redes agregadas

A abundância e a fenologia emergem novamente como um processo estruturador importante das redes de interação, e corroboram a ideia de estes mecanismos influenciam a frequência de interação e as propriedades de rede (Vázquez *et al.* 2009b; Krishna *et al.* 2008; Kallimanis *et al.* 2009; Verdú *et al.* 2011; Sáyago *et al.* 2013). As combinações de interações neutras são mais importantes para prever métricas, como por exemplo, Conectância e Aninhamento na análise de agregação. Para Olito & Fox (2014) os resultados de agregação da rede podem refletir as métricas de redes usadas nos estudos. No caso, as métricas são calculadas a partir de redes qualitativas, e possivelmente esses dados não expressam de forma correta a verdadeira estrutura da rede, e devem ser calculadas também com os dados quantitativos, para saber se os modelos estatísticos podem prever com sucesso medidas com estruturas de redes quantitativas.

Mesmo tendo um valor de especialização intermediário, a rede Drosophilidae-Fungi foi muito mais especializada que o esperado por fatores neutros e fenológicos. Na rede, onde o grau médio da especialização de ambas as partes é altamente recíproca, não existe uma parte mais especializada ou mais generalista, de tal modo não ocorre alterações concomitante na especialização dentro da outra parte (Blüthgen *et al.* 2007). Esse fator pode ter contribuído para gerar o valor intermediário da especialização da rede. No presente trabalho, a espécie de fungo *Polyporus tenuiculus* apresentou grande frequência de interação e especialização relativamente alta (0,6), mostrando que apesar de estabelecer muitas interações, ainda assim é uma espécie seletiva nas suas interações. Os fungos de FLONA de Caxiuana podem apresentar diferentes características que atraem os Drosophilidae, aumentando a especialização entre as espécies.

A inclusão de outros fatores funcionais, como o tipo de interação estabelecida entre Drosophilidae e fungos, pode incrementar o poder de previsão dos modelos, como por exemplos, o uso para oviposição e corte. Como no atual trabalho foi utilizado apenas o

critério de visitação dos adultos, isto pode ter influenciado na maior generalidade observada para a rede, já que algumas espécies podem utilizar os fungos para ovipositar e outras não (Grimaldi 1987). Um estudo complementar, considerando as emergências das espécies a partir dos corpos frutíferos poderá alterar este perfil. A rede Drosophilidae-Fungi apresenta padrões estruturais mais semelhantes aos padrões observados em redes mutualísticas, onde a maioria das espécies interage com poucas espécies, enquanto outras poucas interagem com muitos parceiros. As interações par-a-par podem ser estruturadas por outros fatores biológicos não incluídos no trabalho, mas a abundância é um fator neutro que ajuda estruturar a interação, assim como a fenologia. Além disto, ambos os fatores foram determinantes do Aninhamento e Conectância da rede Drosophilidae-Fungo, corroborando o observado em outros estudos (Jordano *et al.* 2006; Vázquez *et al.* 2009b).

Para entender melhor a interação entre Drosophilidae e os fungos ainda é preciso conhecer quais os benefícios mútuos que estariam direcionando esta rede de interação. Conhecer os benefícios que cada parte ganha com essa relação. Para isso, seria interessante conhecer melhor a história natural das espécies dessas moscas e dos fungos, para responder a verdadeira natureza da interação desses organismos. Neste tipo de relação, a mosca obtém local para reproduzir, alimentar ou até mesmo para agregação, como já observado para o gênero *Zygothirica* (Grimaldi 1987), mas ainda não sabemos se todas as espécies de Drosophilidae micófagos usam seus recursos para essas finalidades. São lacunas de conhecimento que ainda não nos permite afirmações conclusivas. Em relação aos fungos, as moscas participam de um mutualismo dispersivo, pois ao interagir com os corpos de frutificação, atuam como dispersores dos esporos dos fungos para outros ambientes (Alexopoulos *et al.* 1996).

Este estudo relata pela primeira vez a estrutura da rede de interação de Drosophilidae micófagos e os fungos macroscópicos, e estabelece que a abundância e fenologia são importantes determinantes da estruturação da rede ecológica desses grupos. Novos estudos serão necessários para revelar se o resultado é um caso especial ou não.

## 5. Referências

Alexopoulos, C.J., Mims, C.W. & Blackwell, M. (1996). *Introductory Mycology*. New York: John Wiley & Sons, Inc. 865p.

- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117:1227-1239.
- Bächli, G, Vilela, C.R., Escher, S.A. & Saura, A. (2004). The Drosophilidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, 39, 1-362.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 9383–9387. ç
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567-593.
- Begon, M. (1982). Yeasts and *Drosophila*. Em *The genetics and Biology of Drososphila* (Eds Ashburner, M., Carson, H.L. & Thompson, J.). Vol. 3. Academic Press, New York, p.345-384.
- Bersier, L., Banasek-richter, C. & Cattin, M. (2002). Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology*, 83: 2394-2407.
- Blüthgen, N., Menzel, F. & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 1-12.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen, N. (2007). Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, 17: 341-346.
- Blüthgen, N, Fründ, J, Vázquez D.P. & Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, 89: 3387–3399.
- Blüthgen, N. (2012). Interações plantas-animais e a importância funcional da biodiversidade. Em *Ecologia das interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológica-evolutiva*. (Eds. Del-Claro K & Torezan-Silingardi H.M). 1 ed. Technical Books, Rio de Janeiro, Brasil, p. 259-272.
- Burla, H. (1956). Die Drosophilidengattung *Zygothrica* und ihre beziehung zur *Drosophila*-untergattung *Hirtodrosophila*. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 32:189-321.
- Brasil, A.L.C. & Martins, M.B. (2014). Variação sazonal na estrutura de comunidade de Drosofilídeos (Insecta; Diptera) em função dos elementos climáticos em remanescentes de floresta. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais), Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, p. 73.

- Cagnolo L., Salvo A. & Valladares G. (2011). Network topology: patterns and mechanisms in plant–herbivore and host–parasitoid food webs. *Journal Animal Ecology*, 80, 342–351.
- Courtney, S.P., Kibota, T.T. & Singleton, T.A. (1990). Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. *Advances in Ecological Research*, 20: 225-274.
- Del-Claro, K. (2012). Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. Em *Ecologia das interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológica-evolutiva*. (Eds. Del-Claro K & Torezan-Silingardi H.M). 1 ed. Technical Books, Rio de Janeiro, Brasil, pp. 37-50.
- Del-Claro, K., Stefani, V., Lange, D., Vilela, A.A., Nahas, L., Velasques, M. & Torezan-Silingardi, H.M. (2013). The importance of natural history studies for a better comprehension of animal –plant interaction networks. *Bioscience Journal*, 29: (2) 439-448.
- Dormann, C.F., Gruber, B. & Fruend, J. (2008). Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, 8: 8-11.
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N. & Gruber, B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7-24.
- Dormann, C.F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialization in pollination networks. *Network Biology*, 1: 1-20.
- Dormann, C.F., Fruend, J. & Gruber, B. (2013). Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices – *manual of “bipartite” package*. 148 p.
- Devoto, M., Bailey, S., Craze, P. & Memmott, J. (2012). Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. *Ecology Letters*, 15: 319-328.
- Fortuna, M.A., Stouffer, D.B., Olesen, J.M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.R., Poulin, R. & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79: 811-817.
- Grimaldi, D. A. (1987). Phylogenetics and taxonomy of *Zygothrica* (Diptera: Drosophilidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 186:103-268.
- Grimaldi, D.A. (1990a). A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 197: 1-139.
- Guimarães, P.R. & Guimarães, P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 2: 1512-513.
- Guimerà, R. & L. A. N. Amaral. (2005a). Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics*, art. N°. P02001:1–13.

- Guimerà, R. & L.A.N. Amaral. (2005b). Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, 433: 895–900.
- Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.
- Hanski, I. (1983). Coexistence of competitors in patchy environment. *Ecology*, 64: 493-500.
- Hanski, I. (1989). Fungivory: fungi, insects and ecology. Em *Insect–fungus interactions* (Eds. N. Wilding, N. M. Collins, P. M. Hammond and J. F. Webber), pp. 25–68. Academic Press, London.
- Helano, R., Garcia, C., Jordano, P., Traveset, A., Gomez, J.M., Büthgen, N., Memmott, J., Moora, M., Cerdeira, J., Rodríguez-Echeverria, S., Freitas, H. & Olesen, J.M. (2014). Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. *Biology Letters*, 10: 20131000.
- Jaenike, J. (1978). Host selection by mycophagous *Drosophila*. *Ecology*, 59: 1286-1288.
- Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. *American Naturalist*, 129: 657-677.
- Jordano, P., Bascompte, J. & Olesen, J.M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*, 6: 69-81.
- Kallimanis, A.S., Petanidou, T., Tzanopoulos, J., Pantis, J.D & Sgardelis, S.P. (2009). Do plant – pollinator interaction networks result from stochastic processes? *Ecological Modelling*, 220: 684 – 693.
- Kimura, M.T., Beppu, K., Ichijo, N. & Toda, M.J. (1978). Bionomics of Drosophilidae (Diptera) in Hokkaido. II. *Drosophila testacea*. *Kontyû*, 46: 585-595.
- Krishna A, Guimarães Jr P.R, Jordano P. & Bascompte J. (2008). A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, 117: 1609–1618.
- Lacy, R.C. (1984). Predictability, toxicity, and trophic niche breadth in fungus-feeding Drosophilidae (Diptera). *Ecological Entomology*, 9: 43-54.
- Lewinsohn, T.M., Loyola, R.D. & Prado, P.I.(2006a) Matrizes, redes e ordenações: A detecção de estrutura em comunidades interativas. *Oecologia Brasileira*, 10(1): 90-104.
- Lewinsohn, T.M., Prado, P.I., Jordano, P.; Bascompte, J. & Olesen, J.M. (2006b). Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, 113: 174-184.
- Martins, M. (2001). Drosophilid fruit-fly guilds in forest fragments. Em *From Amazonia: The ecology and conservation of a fragmented forest* (Eds. Bierregaard, R.O.JR., Gascon,

- R.O.JR., Lovejoy, T.E. & Mesquita, R.). Yale University Press, Lessons Yale, p. 175-186.
- Martins, M.B. & Oliveira, L. (2007). Dinâmica espacial de *Drosophila* em remanescente de mata na Reserva do Mocambo e suas áreas adjacentes. Em *Mocambo: Diversidade e Dinâmica Biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá (APEG)*. (Orgs. Gomes, J.I. , Martins, M.B., Martins-da-Silva, R.C.V. & Almeida, S.S.). Museu Paraense Emílio Goeldi: Centro de Pesquisa Agroflorestral da Amazônia Oriental, Belém, Pará, p. 389-404.
- Martins, M.B. & Santos, R.C.O. (2007). Sítios de criação de *Drosophila* na Reserva Mocambo, Belém, Pará . Em *Mocambo: Diversidade e Dinâmica Biológica da Área de Pesquisa Ecológica do Guamá (APEG)*. (Orgs. Gomes, J.I. , Martins, M.B., Martins-da-silva, R.C.V. & Almeida, S.S.). Museu Paraense Emílio Goeldi: Centro de Pesquisa Agroflorestral da Amazônia Oriental, Belém, Pará, p.315-329.
- Morais, P.B., Marlúcia, B.M., Klaczko, L.B., Mendonça-Hagler, L.C. & Hagler, A.N. (1995). Yeast succession in the Amazon fruit *Parahancornia amapa* as resource Paartitioning among *Drosophila* spp. *Applied and Environmental Microbiology*, 61(12): 4251-4257.
- Morais, P.B & Rosa, C.A. (2000). Interações entre *Drosophila* e leveduras em ambientes tropicais. Em *Ecologia e comportamento de insetos*. (Eds Martins, R.P., Lewinshon, T.M. & Barbeiros, M.S.). Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.
- Núñez, M. (1996). Fructification of Polyporaceae s.l. (Basidiomycotina) along a gradient of altitude and humidity in the Guanacaste Conservation Area (Costa Rica). *Journal of Tropical Ecology*, v. 12, p. 893-898.
- Oksanen, J., Blanchet, G.F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H. (2013). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (acessado em 03 de janeiro de 2015).
- Olesen, J.M. & Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83: 2416-2424.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *PNAS*, 104: 19891-19896.
- Olito, C. & Fox, J.W. Species traits and abundances predict metrics of plant-pollinator network structure, but not pairwise interactions. *Oikos*, 000:001-009.

- Sazima, C., Guimarães-Jr, P.R., Reis, S.F. & Sazima, I. (2010). What makes a species central in a cleaning mutualism network? *Oikos*, 119:1319-1325.
- Sáyago R, Lopezaraiza-Mikel M, Quesada M, Álvarez- Añoeve M.Y, Cascante-Marín A, Bastida J.M. (2013). Evaluating factors that predict the structure of a commensalistic epiphyte–phorophyte network. *Proceedings the Royal of Society B*, 280: 20122821.
- Shorrocks, B. (1991). Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 43: 211-220.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A. & Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143: 2270-2279.
- Toda, M.J., Kimura, M.T. & Tuno, N. (1999). Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, 68: 794-803.
- Val, F.C., Vilela, C.R. & Marques, M.D. (1981). Drosophilidae of the Neotropical region. Em *The Genetics and Biology of Drosophila*, vol. 3a (eds. M. Ashburner H. L. Carson and J. N. Thompson Jr.), Academic Press, London. pp. 123-168.
- Van Klink, R.D. & Walter, G.H. (2001). Larval hosts of Australian Drosophilidae (Diptera): A field survey in subtropical and tropical Australia. *Australian Journal of Entomology*, 40: 163-179.
- Vázquez, D.P. & Aizen, M. (2004). Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant – pollinator interactions. *Ecology*, 85: 1251–1257.
- Vázquez, D.P., Morris, W.F. & Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology Letters*, 8: 1088-1094.
- Vázquez, D.P., Melian, C.J., Williams, N.M., Bluthgen, N., Krasnov, B.R. & Poulin, R. (2007). Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 116: 1120-1127.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009a). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103: 1445-1457.
- Vázquez, D.P., Chacoff, N.P. & Cagnolo, L. (2009b). Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. *Ecology*, 90: 2039-2046.
- Verdú M, Valiente-Banuet, A. (2011) The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos*, 120, 1351–1356.



- Vilela, C.R. & Bächli, G. (1990). Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 63: 1-332.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K. & Sazima, M. (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird – plant network. *Proceedings the Royal of Society B*, 281: 20132397.
- Yamashita, S. & Hijii, N. (2004). Relationships between seasonal appearance and longevity of fruitbodies of Agaricales and meteorological factors in a Japanese red pine forest. *Journal of Forest Research*, 9: 165-171.

## Anexos

## Capítulo 2

## Anexo 1- Tabela de interação das espécies de Drosophilidae e os fungos

| Espécies                            | <i>Polyporus tenuiculus</i> | <i>Ganoderma australe</i> | <i>Lactocollybia</i> sp. | <i>Rigidoporus lineatus</i> | <i>Collybia aurea</i> | <i>Marasmiellus</i> sp. 4 | <i>Marasmius</i> sp. | <i>Rigidoporus microporus</i> | <i>Rigidoporus biokoensis</i> | Agaricales 4 | sp <i>Filoboletus gracilis</i> |
|-------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------------------|-----------------------------|-----------------------|---------------------------|----------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------|--------------------------------|
| <i>Drosophila</i> (SB13011)         | 83                          | 174                       | 96                       | 99                          | 10                    | 3                         | 0                    | 45                            | 33                            | 26           | 9                              |
| <i>Zygothrica paraldrichi</i>       | 281                         | 0                         | 0                        | 0                           | 33                    | 18                        | 0                    | 0                             | 0                             | 0            | 0                              |
| <i>Drosophila</i> (SB13009)         | 36                          | 5                         | 8                        | 0                           | 8                     | 1                         | 0                    | 11                            | 0                             | 84           | 81                             |
| <i>Mycodrosophila neoprojectans</i> | 97                          | 37                        | 38                       | 26                          | 3                     | 23                        | 0                    | 1                             | 13                            | 0            | 0                              |
| <i>Zygothrica atriangula</i>        | 285                         | 0                         | 0                        | 0                           | 3                     | 1                         | 1                    | 0                             | 0                             | 0            | 0                              |
| <i>Zygothrica</i> (SB14038)         | 281                         | 0                         | 0                        | 0                           | 5                     | 0                         | 0                    | 0                             | 0                             | 0            | 0                              |
| <i>Zygothrica poeyi</i>             | 8                           | 6                         | 39                       | 0                           | 26                    | 26                        | 4                    | 0                             | 2                             | 0            | 1                              |
| <i>Zygothrica microerites</i>       | 248                         | 0                         | 0                        | 0                           | 6                     | 3                         | 5                    | 0                             | 0                             | 0            | 0                              |
| <i>Zygothrica zygia</i>             | 204                         | 0                         | 0                        | 0                           | 7                     | 3                         | 0                    | 0                             | 0                             | 0            | 0                              |
| <i>Zygothrica virgatalba</i>        | 188                         | 0                         | 1                        | 8                           | 0                     | 0                         | 0                    | 0                             | 0                             | 0            | 0                              |
| <i>Zygothrica</i> (SB14016)         | 36                          | 0                         | 0                        | 0                           | 77                    | 64                        | 0                    | 0                             | 0                             | 1            | 0                              |

|                          |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
|--------------------------|-----|-----|----|----|---|---|-----|----|----|---|---|
| <i>Paraliodrosophila</i> |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>antennata</i>         | 0   | 89  | 5  | 20 | 0 | 0 | 0   | 0  | 12 | 0 | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i>    |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>pseudoprojectans</i>  | 29  | 49  | 3  | 2  | 0 | 0 | 0   | 26 | 31 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>   |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| (SB13010)                | 8   | 22  | 33 | 1  | 7 | 2 | 0   | 11 | 0  | 4 | 4 |
| <i>Mycodrosophila</i>    |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>projectans</i>        | 36  | 41  | 4  | 20 | 0 | 1 | 0   | 7  | 16 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>        |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>orbitalis</i>         | 0   | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 | 137 | 0  | 0  | 0 | 3 |
| <i>Hirtodrosophila</i>   |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| (SB14035)                | 0   | 134 | 0  | 1  | 0 | 0 | 0   | 0  | 1  | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>   |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>clypeata</i>          | 0   | 105 | 0  | 0  | 0 | 0 | 0   | 0  | 2  | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>        |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| (SB14025)                | 106 | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>        |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| (SB14042)                | 76  | 0   | 0  | 0  | 0 | 2 | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>   |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| (SB14007)                | 0   | 4   | 0  | 5  | 0 | 0 | 0   | 21 | 4  | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>        |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>subcandens</i>        | 56  | 0   | 0  | 0  | 0 | 4 | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i>    |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| <i>elegans</i>           | 4   | 10  | 0  | 12 | 0 | 0 | 0   | 8  | 1  | 0 | 0 |
| <i>Drosophila</i>        |     |     |    |    |   |   |     |    |    |   |   |
| (SB13005)                | 0   | 1   | 0  | 0  | 0 | 0 | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>        | 25  | 0   | 0  | 0  | 1 | 4 | 0   | 0  | 0  | 0 | 0 |



|   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Drosophila atrata</i>                    | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i><br>(SB14041)         | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i><br>(SB14043)              | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i><br><i>brunnescens</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i><br>(SB14004)         | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i><br>(SB14033)         | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i><br><i>caudata</i>         | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i><br><i>dimidiata</i>       | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i><br><i>joeysco</i>         | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i><br><i>prodispar</i>       | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i><br>(SB14005)         | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i><br>(SB14006)         | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i><br>(SB14009)         | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>                           | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |



|                         |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
|-------------------------|----|---|---|----|---|---|----|----|---|----|---|
| SB14016                 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 2  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Paralirosophila</i>  |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>antennata</i>        | 1  | 7 | 0 | 15 | 0 | 0 | 0  | 0  | 1 | 0  | 2 |
| <i>Mycodrosophila</i>   |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>pseudoprojectans</i> | 0  | 8 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| (SB13010)               | 14 | 2 | 0 | 0  | 0 | 2 | 12 | 0  | 5 | 0  | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i>   |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>projectans</i>       | 0  | 3 | 0 | 5  | 0 | 3 | 0  | 1  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Zygothrica</i>       |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>orbitalis</i>        | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| (SB14035)               | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>clypeata</i>         | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Zygothrica</i>       |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| (SB14025)               | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Zygothrica</i>       |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| (SB14042)               | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| (SB14007)               | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 31 | 0 | 0  | 0 |
| <i>Zygothrica</i>       |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>subcandens</i>       | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 0  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i>   |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| <i>elegans</i>          | 0  | 0 | 0 | 0  | 0 | 0 | 0  | 1  | 0 | 0  | 0 |
| <i>Drosophila</i>       |    |   |   |    |   |   |    |    |   |    |   |
| (SB13005)               | 0  | 0 | 1 | 6  | 7 | 4 | 0  | 0  | 0 | 10 | 0 |









|                         |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
|-------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| <i>Zygothrica</i>       |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| (SB14016)               | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| <i>Paralirosophila</i>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>antennata</i>        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i>   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>pseudoprojectans</i> | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| (SB13010)               | 0 | 2 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Mycodrosophila</i>   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>projectans</i>       | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>       |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>orbitalis</i>        | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| (SB14035)               | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>clypeata</i>         | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 |
| <i>Zygothrica</i>       |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| (SB14025)               | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| (SB14042)               | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Hirtodrosophila</i>  |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| (SB14007)               | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Zygothrica</i>       |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>subcandens</i>       | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Mycodrosophila</i>   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |   |
| <i>elegans</i>          | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Drosophila</i>       | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |























(SB14006)

*Hirtodrosophila*

(SB14009) 0 0 0 0 0 0 0 0 1

*Zygothrica*

(SB14028) 0 0 0 0 0 0 0 0 1

*Zygothrica*

(SB14047) 0 0 0 0 0 0 0 0 1

*Zygothrica*

(SB14052) 0 0 0 0 0 0 0 0 1

**Total 1 1 1 1 1 1 1 1 5060**

