SECRETÁRIA
DE
PÓS-GRADUAÇÃO
I. B.

DROSÓFILAS E OUTROS INSETOS ASSOCIADOS A FRUTOS DE PARAHANCORNIA AMAPA DISPERSOS SOBRE O SOLO DA FLORESTA

Tese de Doutorado

Marlúcia Martins

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato(a) Marlúcia Donifácio Martins
e aprovada pela Comissão Julgadora.
18/4/96

orientação: Dr. Louis Bernard Klaczko

Ciências Biológicas/Ecologia
UNICAMP

Campinas SP
1996

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

UNIDADE BC
N. CHAMADA:
T UNICAMP
M366d
V Ex.
TOMBO BC/ 28981
PROC. 667/96
C [ ] D [x]
PREÇO R$ 11,00
DATA 02/11/96
N.º CPD
CM-00094477-5

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA

BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

Martins, Marlúcia
M366d Drosófilas e outros insetos associados a frutos de *Parahancornia amapa* dispersos sobre o solo da floresta/ Marlúcia Martins. -- Campinas, SP : [s.n.], 1996.

Orientador: Louis Bernard Klaczko.
Tese(doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Drosophila. 2. Comunidades Animais. 3. Florestas - Conservação. 4. Guilda. 5. Inseto. I. Klaczko, Louis Bernard. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 29 de março de 1996

Banca examinadora

titulares

Prof. Dr. Louis Bernard Klaczko (orientador) ----------

Assinatura

Prof. Dr. Ângelo Pires do Prado ----------

Assinatura

Prof.a Dra. Vera Lúcia de Melo Valente ----------

Assinatura

Prof. Dr. Flávio Santos ----------

Assinatura

Prof. Dr. Sérgio Reis ----------

Assinatura

suplentes

Prof. Dr. Carlos Vilela ----------

Assinatura

Prof. Dr. Paulo Oliveira ----------

Assinatura

APROVADO

Neide ,

Há dívidas que são impagáveis.
Que você receba, onde estiver
meu carinho, minha amizade
e meus eternos agradecimentos

Não existe possibilidade do desempenho profissional desvinculado da pessoa, do ser que exerce a atividade. Por isso o carinho dos amigos, a dedicação e o amor da família são parte integrante de qualquer trabalho

obrigada

Izabel, Cirema, Sandro, Alice
os Martins e os Bonifacio
Landinho, Giza, Helena, Nilce
Cândida, Ana Beatriz, Silvia, Sapanã
Nore, Maura, Aloisio, Serginho,
Míriam, Cléa, Malva, Tecê, Ronaldo
Cristina, Aline, Ruth, Adelino, Heraldo

Ao **Dr. Ângelo Prado** pelo incentivo e acompanhamento dado ao projeto desde seu inicio.

Aos meus alunos, amigos e companheiros de jornada: **Rita de Cássia Santos Francisco Fonseca, Izaura Cruz, Joana Evangelista, Lúcio Oliveira , Marivana Borges e Edilene Góes** pela efetiva ajuda nas diversas etapas deste trabalho e principalmente por tudo que pude aprender com vocês.

Ao Técnico **José Antônio Pena Filho** pela dedicação com que empreendeu todas as atividades de apoio ao projeto, nosso projeto.

A Auxiliar técnica **Luzanira Costa** pelo apoio indispensável no cuidado com os estoques e pelo carinho do nosso convívio.

A amiga **Therezinha Pimentel**, pelo apoio ao meu estabelecimento no setor de invertebrados do Departamento de Zoologia.

Aos Técnicos **Francisco Ramos (Xicão), Raimundo Nonato Bittencourt, José Orlando Dias e Fernanda Torres**, pela ajuda nas coletas e tratamento dos insetos coletados, pelo apoio e incentivo ao trabalho

Ao **Dr. Carlos Vilela** pelos ensinamentos e colaboração na árdua tarefa de desvendar os mistérios da identificação dos Drosophilidae.

Aos especialistas **Dr. Murça Pires, Dr. Sérgio Vanin, Dr. Ubirajara Martins, Dr. Ian Gould, Dr. Angelo Prado, Dr. Egalier Dr. Nigel Fergusson ,Dr. Allan Hagler, Dra Paula Moraes, Orlando Tobias e Therezinha Pimentel** , pelas identificações.

A **Dra. Vera Lúcia Valente** pela colaboração com o subgrupo willistoni.

A **Graça Lobo** e seus técnicos **Mário Rosa** e **Cosme dos Santos** do Departamento de Botânica do MPEG pela colaboração na tomada dos dados fenológicos e localização dos amapas.

Ao laboratório de sistemática de leveduras do Departamento de microbiologia da UFRJ pela identificação das leveduras.

Dr. Murça Pires (falecido) pela sessão de dados sobre a mortalidade de árvores na Reserva Mocambo nos últimos 30 anos.

Dr. Fernando Novaes pelas informações sobre o projeto APEG e sessão de foto da aérea em 1966

Ana Maria de Fátima Oliveira pela revisão das referências bibliográficas .

Alexandre Ferreira Gerhardt e **Paulo Roberto Melo da Silva** pela ajuda na formatação e impressão da tese

O suporte financeiro deste projeto foi feito pelos auxílios pesquisa do CNPq e pelo **Museu Paraense Emílio Goeldi/CNPq**. Os alunos foram financiados com bolsas de iniciação Científica e aperfeiçoamento do **CNPq.**

Ao meu orientador, mestre, amigo e companheiro de sonhos e lutas. **Louis**, para você qualquer agradecimento é pouco, mas mesmo assim, **Obrigada,**

Índice

Resumo 20

Abstract 21

Capítulo I

Introdução 22

Capítulo II

Material e Métodos

II.1. A Reserva Mocambo 36

II.1.1. Descrição da área 36

II.1.1.1 Clima 41

II.1.1.2. Temperatura 41

II.1.1.3. Umidade 41

II.1.1.4. Geomorfologia 41

II.1.1.5. Solo 42

II.1.2. Histórico da Reserva 42

II.2. Parahancornia amapa 47

II.2.1. Caracterização da espécie 47

II.2.2. Distribuição geográfica 49

II.2.3. Ocorrência na área de estudos 51

II.2.4. Padrão fenológico 53

II.3. Insetos associados aos frutos 53
II.3.1. Localização dos frutos 53
II.3.2. Coleta dos frutos 1990 54
II.3.3. Coleta dos frutos 1991 55
II.3.4. Coleta dos frutos 1992 56
II.3.5. Tratamento dos frutos no laboratório 56
II.3.6. Identificação dos insetos 60
II.3.6.1. Diptera 60
II.3.6.1.1. Drosofilídeos 60
II.3.6.2. Coleóptera 61
II.3.6.3. Hymenoptera 61
II.3.6.4. Outras ordens 61

II.4. Análise de diversidade e abundância 62
II.4.1. Padrões de diversidade 62
II.4.2. Análise de freqüência do sub grupo willistoni 62
II.4.3. Padrões de ocorrência de *Drosophila* 63
II.4.4. Padrões de abundância de *Drosophila* 63

II.5. Utilização dos recursos 65
II.5.1. Atratividade de frutos às espécies de *Drosophila* 65
II.5.2. Comportamento de oviposição no campo 66
II.5.3. Comportamento de pupação 68
II.5.4. Associação com leveduras 68
II.5.4.1. Leveduras presentes nos frutos 68
II.5.4.2. Leveduras transportadas por *Drosophila* 69
II.5.4.3. Leveduras consumidas por *Drosophila* 70
II.5.4.4. Leveduras presentes nas larvas 70

II.6. Características de estratégia de vida 70
II.6.1. Oviposição ao longo da vida da fêmea 71
II.6.2. Viabilidade ovo-adulto 74
II.6.3. Tempo de desenvolvimento 74
II.6.4. Longevidade 74

Capítulo III

Resultados
III.1. A fenologia de *Parahancornia amapa* 75

III.2. Os insetos
III.2.1. Emergência e padrão de abundância 78
III.2.2. Diversidade em cada ano e entre os anos 85

III.3. Os drosofilídeos
III.3.1. Espécies emergentes do fruto 87
III.3.2. Distribuição de freqüência das espécies do subgrupo willistoni 87
III.3.3. Abundância das espécies de *Drosophila* em cada ano 88
III.3.4. Diversidade em cada ano e entre os anos 97

III.4. Utilização de recursos pelas drosófilas
III.4.1. Ocorrência de *Drosophila* em relação ao peso dos frutos 99
III.4.2. Ocorrência de *Drosophila* em relação a idade dos frutos 103
III.4.3. Abundância de Drosophila em relação ao peso e idade dos frutos 109

III.4.4. Distribuição de freqüência das espécies nos frutos..... 114

III.5. Leveduras associadas

III.5.1. Associações com os frutos 124

III.5.2. Associações com os adultos de *Drosophila* 129

III.5.2.1 Consumo 129

III.5.2.2 Transporte 132

III.5.3 Associação com as larvas de *Drosophila* 134

III.6. Atratividade de frutos com diferentes idades..... 135

III.7 Comportamento de oviposição no campo 138

III.8. Comportamento de pupação 141

III.9. Avaliação dos parâmetros demográficos..... 145

III.9.1. Oviposição ao longo da vida da fêmea..... 145

III.9.2. Tempo de desenvolvimento..... 150

III.9.3. Longevidade de dultos..... 151

Capitulo IV

Discussão

IV.1. Fenologia e disponibilidade de recursos 153

IV.2. Metodologia de coleta e caracterização dos frutos 155

IV.3. Padrões de abundância e diversidade

IV.3.1. Conjunto dos insetos 157

IV.3.2. Conjunto das drosófilas 160

IV.4. Estratégias de utilização dos recursos pelas drosófilas

IV.4.1. Peso dos frutos 163

IV.4.2. Tempo de exposição dos frutos (idade) 163

IV.4.3. Oviposição no campo 164

IV.4.4. Pupação 165

IV.4.5. Associações com leveduras 166

IV.5. A relação entre as estratégias de vida e sucesso relativo as o das espécies 171

IV.6. Estabilidade da composição faunística e as alterações ambientais 173

Capitulo V.

Conclusões 178

Referências Bibliográficas 184

Apêndice 200

Tabelas

3.1- Insetos emergidos do fruto de *P.amapa*..... 80
3.2 - Número de indivíduos e caracterização por hábito alimentar dos insetos emergidos de *P.amapa*..... 81
3.3 - Índices de heterogeneidade para diversidade dos insetos 86
3.4 - Índice de similaridade de Morisita para os insetos..... 86
3.5 - Taxa de Drosophilidae..... 90
3.6 - Número de indivíduos dos taxa de Drosophilidae por ano de coleta..... 91
3.7 - Número de indivíduos das espécies do subgrupo willistoni e χ^2 da distribuição de freqüência 92
3.8 - Índices de heterogeneidade para a diversidade dos drosofilídeos 98
3.9 - Índice de similaridade de Morisita para os drosofilídeos..... 98
3.10- Peso dos frutos e teste - de diferença de médias para frutos com e sem *Drosophila* 99
3.11- Peso dos frutos e teste - de diferença de médias para frutos com e sem *subgrupo willistoni*..... 101
3.12 - Peso dos frutos e teste t - de diferença de médias para frutos com e sem *Drosophila malerkotliana* 101
3.13 - Peso dos frutos e teste-t - de diferença de médias para frutos com e sem *Drosophila sturtevanti*..... 102
3.14 Peso dos frutos e teste-t - de diferença de médias para frutos com e sem *Drosophila* agrupadas em "outras" 102
3.15 - Ocorrência de *D. malerkotliana* e subgrupo willistoni por ano de coleta e categoria de idade..... 104
3.16 - Ocorrência de *D. sturtevanti* e outras espécies por ano de coleta e categoria de idade 105
3.17- Freqüência de ocorrência de *Drosophila* por categoria de idade do fruto 106

3.18- Freqüência de ocorrência de *Drosophila* por ano de coleta 106
3.19 - Análise da ocorrência de *Drosophila* por categoria de idade e ano de coleta por CATMOD 107
3.20 - Análise da ocorrência de *Drosophila malerkotliana* por categoria de idade e ano de coleta por CATMOD 107
3.21- Análise da ocorrência do subgrupo willistoni por categoria de idade e ano de coleta por CATMOD 108
3.22- Análise da ocorrência de *D.sturtevanti* por categoria de idade e ano de coleta por CATMOD 108
3.23- ANOVA para abundância do gênero *Drosophila* em relação a peso e idade dos frutos 110
3.24- Médias e teste Tukey para número de *Drosophila* em relação ao peso e idade dos frutos 111
3.25- Correlação entre peso dos frutos e abundância de *Drosophila* 112
3.26- Freqüência das espécies de *Drosophila* por idade dos frutos 1990.. 113
3.27- Freqüência das espécies de *Drosophila* por idade dos frutos 1991.. 115
3.28- Freqüência das espécies de *Drosophila* por idade dos frutos 1992.. 116
3.29- Freqüência das espécies de *Drosophila* por peso dos frutos 1990.. 116
3.30- Freqüência das espécies de *Drosophila* por peso dos frutos 1991.. 117
3.31- Freqüência das espécies de *Drosophila* por peso dos frutos 1992.. 118
3.32- Análise da distribuição de freqüência das espécies de *Drosophila* em relação ao peso e idade e ano de coleta dos frutos por CATMOD 119
3.33- Análise da distribuição de freqüência das espécies de *Drosophila* em relação ao peso e idade dos frutos para cada ano de coleta por CATMOD 122
3.34- Número de isolados das diversas espécie de leveduras encontradas nas drosófilas e no fruto de amapa 123
3.35- Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas em 1991 127
3.36- Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas em 1992 129

3.37- Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas em 1992, coletadas em frutos com 2 dias 130
3.38- Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas em 1992, coletadas em frutos com 3 dias 130
3.39- Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas em 1992, coletadas em frutos com 5 dias 131
3.40- Leveduras transportadas pelas drosófilas coleta de 1991 131
3.41- Leveduras transportadas pelas drosófilas coleta de 1992 132
3.42- Leveduras presentes no trato digestivo das larvas de *Drosophila* ... 133
3.43- Insetos atraídos aos frutos de *P.amapa* 134
3.44- Teste χ^2 e número de drosófilas das espécies atraídas aos frutos de diferentes idades após 2 horas de exposição 136
3.45- Teste χ^2 e número de drosófilas das espécies atraídas aos frutos de diferentes idades após 24 horas de exposição 137
3.46- Medidas de agregação para ovos coletados no campo em 1991 137
3.47- Medidas de agregação para ovos coletados no campo em 1992 138
3.48- Teste de ajuste a binomial negativa para a distribuição dos ovos coletados no campo em 1991 139
3.49- Teste de ajuste a binomial negativa para a distribuição dos ovos coletados no campo em 1992 140
3.50- Experimento para verificação de pupação na areia 142
3.51- Análise de correlação entre a pupação na areia e o total de emergentes das diferentes espécies, do conjunto de espécies e o peso do fruto de origem. 143

Figuras

2.1- Localização da área de estudo 38

2.2- Vista geral da área das reservas da APEG 38

2.3- Reservas da APEG -Mocambo e Aurá 39

2.4- Aspectos do interior da reserva Mocambo 40

2.5- Vista da área da reserva em 1966 e em 1992 46

2.6- Árvore de *Parahancornia amapa* 48

2.7- Distribuição de *Parahancornia amapa.* 50

2.8- Localização dos indivíduos de *P.amapa* na reserva Mocambo 52

2.9- Marcação dos frutos para definição da vaiável idade 58

2.10- Pesagem dos frutos e acondicionamento nos recipientes com areia estéril 59

2.11- Disposição dos frutos no experimento de atratividade 65

2.12 Experimento de oviposição no campo 67

2.13 Recipiente para oviposição no laboratório 73

3.1- Variação da disponibilidade de frutos de *P.amapa* no solo 77

3.2- Proporção de indivíduos representando as diversas categorias de hábito alimentar entre os insetos emergentes de *P.amapa.* 82

3.3- Distribuição de abundância das famílias de inseto em 1990 e em 1991. 83

3.4- Distribuição de abundância das famílias de inseto em 1992 e nos três anos de estudo..... 84
3.5- Número médio de indivíduos por fruto das espécies mais abundantes entre os drosofilídeos..... 93
3.6- Freqüência relativa das espécies e/ou grupos de espécies mais abundantes..... 93
3.7- Ordenação de abundância dos taxa de Drosophilidae em 1990..... 94
3.8- Ordenação de abundância dos taxa de Drosophilidae em 1991..... 95
3.9- Ordenação de abundância dos taxa de Drosophilidae em 1992..... 96
3.10- Distribuição das drosófilas emergentes por categoria de peso dos frutos em cada ano..... 112
3.11- Distribuição das drosófilas emergentes por categoria de idade dos frutos em cada ano..... 112
3.12- Dados acumulativos da abundância relativa das espécies de *Drosophila* com relação as idades dos frutos de onde emergiram em cada ano..... 121
3.13- Distribuição de abundância das espécies de leveduras presentes no fruto de *P.amapa*. 126
3.14- Ocorrência das espécies de leveduras em relação aos dias de exposição dos frutos. 128
3.15- Porcentagem de emergência na areia das espécies de *Drosophila* X o total de emergentes em cada fruto de origem..... 143
3.16- Porcentagem de emergência na areia das espécies de *Drosophila* X o peso dos frutos de origem..... 144
3.17- Curva de oviposição de *D.paulistorum* 147

3.18- Curva de oviposição de *D. willistoni* 147

3.19- Curva de oviposição de *D. tropicalis* 148

3.20- Curva de oviposição de *D. sturtevanti* 148

3.21- Curva de oviposição de *D.malerkotliana* 149

3.22- Número médio de ovos produzidos por fêmea de cada uma das espécies em intervalos de 10 dias. 149

3.23- Curva de sobrevivência das fêmeas das espécies de *Drosophila* ... 152

3.24- Curva de sobrevivência das machos das espécies de *Drosophila*.... *152*

RESUMO

Drosófilas e outros insetos associados a frutos de *Parahancornia amapa* dispersos sobre o solo da floresta.

Um dos principais desafios apresentados àqueles interessados em estudar ecologia evolutiva tem sido conceituar, definir e explicar os padrões encontrados em uma comunidade O presente estudo visa investigar as relações entre espécies e recursos, no intuito de estabelecer em que grau esta relação pode contribuir para os padrões de abundância identificados para os drosofilídeos na região Amazônica. Ele aborda 4 enfoques básicos **1**. Estudo da composição e estrutura da comunidade de todos os insetos associados ao fruto de *Parahancornia amapa* (Apocynaceae) dispersos sobre o solo, estudados em três anos de observação. **2**.A composição, estrutura e distribuição de abundância das espécies componentes da guilda de drosofilídeos associada ao fruto. **3**.As relações entre as drosófilas e seus recursos, considerando tanto o fruto como as leveduras associadas aos frutos e às moscas. **4**. Uma avaliação preliminar das características de estratégia de vida das espécies de *Drosophila* mais abundantes nesta comunidade. A metodologia básica é a coleta de frutos e acompanhamento em laboratório das emergências dos insetos. Alguns experimentos de campos são desenhados para responder a questões específicas sobre forma do uso dos recursos pelas espécies. Experimentos de laboratório são utilizados nos estudos de estratégia de vida (análise da fecundidade, tempo de desenvolvimento e longevidade de adultos). Os resultados indicam uma riqueza específica alta para esta comunidade, porém a estrutura é marcada por uma baixa equitabilidade entre seus componentes. *Drosophila* é o grupo predominante entre os insetos. Nas drosófilas constatou-se alteração gradual de dominância, com a ascendência de *D. malerkotliana* ao longo do período, em detrimento do grupo dominante, composto pelas espécies crípticas do subgrupo **willistoni**, e das demais espécies que foram tornando-se mais raras, aumentando a discrepância entre suas abundâncias. *D. malerkotliana* está principalmente associada aos frutos em início de fermentação sendo, predominantemente, atraída aos frutos pelo menos um dia antes das demais espécies, apresentando efeito de prioridade. Possui alta concentração de apenas uma espécie de levedura, conhecidamente **r** estrategista que é *Kloeckera apiculata* enquanto que as demais espécies apresentam maior diversificação no uso de leveduras e utilizam frutos em fases de decomposição um pouco mais tardias. A distribuição de todas as drosófilas foi afetada pelo peso dos frutos, tendendo a maior concentração de moscas nos frutos mais pesados e à exclusão total nos frutos muito abaixo do peso médio. As estratégias de vida apontam para *D. malerkotliana* e as espécies do subgrupo **willistoni** como sendo espécies rápidas. *D. sturtevanti* mostra ser uma espécie lenta. Esta espécie destaca-se também das demais quanto ao padrão de oviposição, tempo de desenvolvimento e longevidade. O crescente sucesso de *D. malerkotliana* observado nestes três anos de estudo, tem correspondência com a recente expansão da espécie na região Amazônica e na região Neotropical como um todo. Os primeiros registros da espécie na região data dos anos 70 e hoje a espécie já se encontra entre as dominantes do grupo. Avaliações deste e de outros trabalhos apontam para uma combinação entre as características da espécie (estratégias reprodutivas e efeito de prioridade) e modificações ocorridas à nível de habitat, favorecendo a sua expansão e queda na diversidade da guilda. Estas constatações, indicam portanto para a possibilidade da utilização dos drosofilídeos como bioindicadores de alterações ambientais ocorridas em espaços de tempo relativamente curtos.

ABSTRACT.

Drosophilids and other insects associated with *Parahancornia amapa* fruits dispersed on the Amazonian forest floor.

For those interested in studying evolutionary ecology, one of the main challenges has been to conceive, define and explain the patterns discovered in a community. This paper investigates the relations between species and resources under natural condition in the field, to establish at which level these relations can contribute to abundance patterns identified for Amazonian drosophilids that feed on. The study is divided in four parts: **1**. The study of composition and structure of all the insects associated with the *Parahancornia amapa* (Apocynaceae) fruit, studied during three years. **2**. Composition, structure and distribution of species' abundance composing the drosophilid, guilds associated with the fruit. **3**. The relations among drosophilids and their resources, considering the fruits and the yeast associated with the fruits and the flies. **4**. A preliminary evaluation of those characteristics of the life strategies of the most abundant *Drosophila* species in this community. The basic methodology involve collecting the fruits and observation of the emergence of insects. Field experiments were designed to answer specific questions about the utilisation of resources by these species. Laboratory experiments were used in life strategy studies (fecundity analysis, development time and adult longevity). The results showed a high species richness for this community, but the community structure was marked by a low equitability among its components. *Drosophila* was the predominant group among the insects. A gradual dominance alteration was detected in the *Drosophila* group, with *D. malerkotliana* becoming progressively more abundant all along the period, affecting the dominant group, composed by the subgroup willistoni sibling species, and by these other species becoming rare, increasing the discrepancy among their abundances. *D. malerkotliana* was mainly associated with the fruits at the beginning of fermentation and presented a high concentration of only one yeast species, *Kloeckera apiculata*, a well known **r** strategist. *Drosophila malerkotliana* was consistently the first species to occupy the fruits on day before the others, showing a priority effect. The other *Drosophila* species presented a broader diversification in using yeasts and they used fruits in later decomposition stages. All *Drosophila* distribution was affected by the weight of the fruits, pointing to a higher concentration of flies on heavier fruits and to a total exclusion in those fruits below the median weight. Life strategies indicated *D. malerkotliana* and the subgroup species **willistoni** as being fast species and *D. sturtevanti* appeared to be a slow species. *D. sturtevanti* stood out in relation to oviposition patterns, development period and longevity. The increasing success of *D. malerkotliana* observed during these three years of studies corresponded with the recent expansion of the specie in the Amazon region and in the Neotropical region as a whole. The first records of the specie in the Neotropical region are dated from 70's and today the specie is already among the dominant ones in the group. This and other studies indicate a combination between the species characteristics and modifications occurred in their habitat, favouring their expansion and the decrease in their guild diversity. This also indicates the possibility of the using of drosophilids as bioindicators of environmental alterations occurring during relatively short periods.

E se errares?

Sou

Quem não é não pode errar.

Como poderia errar quanto a meu ser

quando é certo que sou quando erro?

(Santo Agostinho)

CAPÍTULO I

INTRODUÇÃO

Um dos principais desafios apresentados àqueles interessados em estudar ecologia evolutiva tem sido conceituar, definir e explicar os padrões encontrados em uma comunidade. Vários trabalhos publicados têm como objetivo uniformizar os termos, conceituar comunidade e estabelecer critérios objetivos para delimitar e analisá-las (Cody & Diamond 1975, Connel 1975, Connor & Simberloff 1979, Strong at al 1984, Southwood 1986, MacIntosh 1991). As dificuldades para isso são inúmeras. Na definição mais genérica, comunidade é uma assembléia local de organismos. Atualmente, distinguem-se dois tipos extremos de comunidade, admitindo-se uma gama variada de intergradações ocorrendo nas comunidades naturais. Esses dois tipos são considerados como: comunidade interativa e comunidade não interativa. A diferenciação entre as duas leva em conta as interações entre espécies e a relação da diversidade com a coexistência, competição, agregação espacial, história de vida e predação.

Na comunidade interativa, a assembléia de organismos deve ser vista com algum grau de organização ou estrutura, ditada pela interação entre os organismos que apresentam um vínculo biológico. Esse vínculo pode ser traduzido por interação direta ou indireta na transferência de matéria. Assim, a comunidade é composta por espécies de organismos interligados no processo de transferência. No caso de competidores, estes pertencem a um conjunto que realiza, simultaneamente, o mesmo tipo de transferência. No caso de predadores, as transferências são de naturezas diferentes. A coexistência na presença dessas interações é o maior problema a ser enfrentado pelos membros destas comunidades.

Os modelos propostos para explicar a coexistência são categorizados em dois tipos por Cornell & Lawton (1992): heterogeneidade de nicho e heterogeneidade espaço-temporal. Nos primeiros, a coexistência é favorecida pelas diferenças

entre espécies em uma ou mais dimensões do nicho. No segundo tipo as chances de interação são diminuídas por causa de variações espaço-temporais em seus ambientes, permitindo que o número de espécies coexistentes seja maior do que aquele esperado para uma comunidade com heterogeneidade de nicho em um ambiente homogêneo. São cinco os modelos de coexistência por heterogeneidade espaço-temporal apresentados por Cornell & Lawton (1992) :

1- espécies com mesma habilidade competitiva com recrutamento imprevisível dado a distúrbios aleatórios (exemplos em Sale 1977, Hubbell & Foster 1986)

2- utilização agregada dos fragmentos ambientais (exemplos em Shorrocks & Rosewell 1986)

3- distúrbios periódicos acoplados a taxas lentas de crescimento populacional (exemplos em Connell 1978, Huston 1979)

4- combinação de espécies "fugitivas" com competitivamente superiores (exemplos em Hutchinson 1951, Diamond 1975)

5- variação da distribuição espacial em casos de risco de ataque dos jovens por predadores especialistas (exemplos em Janzen 1970, Armstrong 1989)

Na comunidade não-interativa fatores de mortalidade independentes de densidade atuam sobre as populações prevenindo sua expansão. Como resultado, deslocamento competitivo, mudança de nicho e compensação de densidade são raros. É comum a existência de nichos vagos e que as espécies não compartilhem os mesmos fatores reguladores. Neste tipo de comunidade, a colonização por uma nova espécie é um processo aleatório e independente do número de espécies anteriormente presentes e a regulação das populações de cada espécie é completamente independente das demais.

Desde seus primórdios, com as idéias de Humboldt no século XIX, passando por Forbes, Clements, Gleason e outros, a visão de comunidade encerra uma discussão sobre as leis e mecanismos que atuam sobre um grupo local de espécies, conferindo-lhe uma estrutura que se reflete na ocorrência das espécies e abundância de suas populações e, sobre a dimensão das implicações evolutivas

da atuação destes mecanismos nas populações. A partir daí, o estudo de comunidades se expandiu para vários grupos de organismos, principalmente pássaros (p.ex. MacArthur & MacArthur 1961, MacArthur & Levins 1964, Diamond 1975), lagartos (p.ex. Pianka 1966 b) e insetos (p.ex. Elton 1946, Dobzhansky & Pavan 1950, Strong et al 1984) sobre os quais a maior parte da teoria de comunidades tem se desenvolvido. Essa diversificação levou a necessidade de redefinições e adequações dos conceitos, em termos dos diferentes tipos de comunidade sendo identificadas.

A questão se a comunidade é conseqüência de limitações individuais das populações das espécies que a compõe ou é estruturada a partir de interações interespecíficas, permeia calorosos debates na literatura (Cody & Diamond 1975, Strong et al 1984, Brown 1981, Tilman 1987, Drake 1990), incentivando a experimentação de campo e o desenvolvimento de modelos mais realísticos para descrever as interações e a coexistência de espécies.

A grande diversificação nos grupos de organismos utilizados nos estudos vem ao mesmo tempo esclarecendo e dificultando o estabelecimento de conceitos e generalizações sobre comunidades. McIntosh (1991) enfatiza como um dos principais problemas da ecologia de hoje as dificuldades conceituais e padronização dos termos designativos no que se refere a homogeneidade e heterogeneidade, principalmente em termos de se instrumentalizar a análise quantitativa da heterogeneidade.

Para comunidades interativas, o grande tema de discussão ainda é o papel da competição na sua estruturação. Atualmente a atenção está voltada aos mecanismos que facilitam a coexistência interespecífica, os quais, em último termo, são os responsáveis pelos padrões de diversidade observados nas diversas comunidades e ecossistemas.

Com a intensificação da interferência humana sobre as comunidades naturais, produzidas principalmente pela fragmentação dos habitats e facilitação da introdução de espécies alienígenas, têm-se também voltado a atenção para os fenômenos ocorridos em escala regional e para a interação destes com as comunidades locais. Com isso, os conceitos de metapopulação formulado por Levins (1969) e desenvolvidos por vários autores (Levins & Culvier 1971, Hansky 1983, Nee & May 1992, Moilanen & Hanski 1995) e metacomunidade (Hansky & Gilping 1991) alcançaram popularidade na literatura dos últimos anos. De acordo com esses modelos, a coexistência entre espécies similares pode ser permitida por mecanismos de compensação entre a boa dispersão versus habilidade competitiva, envolvendo o conceito de espécies fugitivas (senso MacArthur 1972) e enfatizando a dificuldade de se interpretar os estudo de competição sem olhar a dinâmica regional das espécies.

Na escala da metacomunidade, a proporção da ocupação da espécie é modelada em termos das taxas de migração e extinção, as quais são afetadas por competição interespecífica. A dificuldade na interpretação destes sistemas é estabelecer, entre as manchas vazias, quais são as realmente apropriadas para a colonização e aquelas não disponíveis.

Algumas teorias desenvolvidas em estudos com insetos sobre estruturação de comunidades relacionadas a recursos efêmeros e divididos espacialmente (Shorrocks et al 1979, Atkinson & Shorrocks 1981, 1984, Atkinson 1985) têm recebido maior importância neste novo contexto, dada a sua contribuição para o entendimento dos processos de manutenção da diversidade em situações de fragmentação de habitat. Estes modelos estão baseados na premissa da distribuição agregada do competidor superior, o que permite a existência de refúgios para as espécies com menor habilidade competitiva. Também os modelos incluindo efeitos de prioridade estão sendo propostos para explicar a coexistência de espécies para estes e outros grupos.

O modelo de Hansky (1983) apresenta que a distribuição pré-competitiva determina o sucesso da espécie em escala regional. A distribuição de sítios ocupados tem papel semelhante neste modelo ao da capacidade suporte (k) de Lotka & Volterra. Dois competidores têm maior probabilidade de coexistir regionalmente se eles são comuns do que se são raros. A diferença entre as escalas de tempo locais e regionais facilitam a coexistência embora a proporção de sítios ocupados possa decrescer. O efeito de prioridade regional é possível mesmo em casos extremos de grandes diferenças na escala de tempo. Uma distribuição desigual entre as manchas não necessariamente significa uma desigualdade entre as espécies. Se as escalas de tempo regional e local não são muito diferentes, a coexistência depende da estrutura espacial das populações, que é afetada pela estrutura do habitat. Se a escala local é mais lenta que a regional (organismos que produzem muitos propágulos) é possível a coexistência de muitas espécies raras. A competição interespecífica pode aumentar mais freqüentemente a proporção de espécies regionalmente raras (satélites) do que reduzir a proporção das espécies mais comuns.

No modelo apresentado por Shorrocks & Bingley (1994) a prioridade é apresentada como um fator complementar ao modelo de Atkinson & Shorrocks (1981), de agregação em habitats fragmentados. Os autores ressaltam que neste caso, o efeito de prioridade não se dá como "tudo ou nada", ou seja, a espécie que chega primeiro não evita o estabelecimento da sua concorrente, mas pode reduzir sensivelmente sua habilidade competitiva. Os resultados de simulação do modelo indicaram que nos casos em que o tempo de chegada é, em média igual para as duas espécies competidoras, a prioridade não contribui significativamente para a coexistência. Mas quando o competidor inferior chega, em média , antes, isso afeta sensivelmente a coexistência, mesmo que essa diferença seja de apenas um dia.

Em síntese podem ser enumeradas as seguintes razões para a coexistência:
1- Espécies são mantidas abaixo da capacidade suporte por ação extrínseca.

2- Espécies inibem o próprio crescimento mais do que o das outras espécies.

3-Se há heterogeneidade nos recursos, as espécies podem dividirem-se na utilização dos mesmos.

4- Se o recurso é dividido em manchas as espécies com maior habilidade de colonização podem persistir mesmo possuindo menor habilidade competitiva por utilizarem manchas cujos competidores superiores não foram capazes de encontrar.

5- Para espécies competidoras o número inicial de cada espécie em cada mancha pode determinar qual espécie irá prevalecer naquela mancha, produzindo coexistência para o conjunto de manchas.

6- Para recursos subdivididos e heterogêneos todas as explicações anteriores combinadas podem ser possíveis.

Partindo da definição de comunidade como um grupo de espécies vivendo em uma mesma área, uma assembléia de organismos registrada numa localidade poderia ser subdividida em diferentes comunidades. A noção de comunidade efetiva (a que verdadeiramente interage) deveria então ser também restringida pela relação temporal.

Para desenvolver este tipo de abordagem é útil definir comunidade à luz do conceito de guilda conforme definido por Root (1967) como "um grupo de espécies que exploram a mesma classe de recursos de um modo semelhante". Este conceito pressupõe a idéia de agrupar espécies com requerimentos semelhantes sem levar obrigatoriamente em consideração as relações taxonômicas. Simberloff & Dayan (1991) discutem a utilização deste conceito mostrando que sua aplicação se aproximou muito mais da idéia de competidores potenciais do que do sentido genuíno do termo de associação cooperativa. O termo passou a ser usado para definir a subunidade da comunidade onde as espécies componentes sejam passíveis de exclusão competitiva. Como a comunidade é definida pelos seus componentes, a classificação dos componentes centrada no uso dos recursos mais do que em afinidades taxonômicas faz da

guilda uma unidade organizacional orientada pela forma de utilização dos recursos que transcende os limites taxonômicos, apesar de ser razoável supor que espécies próximas taxonomicamente são também ecologicamente relacionadas. De um modo geral os ecologistas têm usado o termo guilda em 3 sentidos:

1- no contexto do estudo da competição interespecífica cuja visão extrema leva à noção de que a guilda é composta de indivíduos com potencialidade para competir.

2-como simplificador descritivo de interações complexas entre espécies da comunidade. Caixas pretas com atributos generalizados.

3- como unidade ecológica.

Elton (1927) ressalta que as semelhanças funcionais entre as comunidades se sobrepõem à taxonômica ou a estruturação quantitativa (número de espécies). A composição da guilda reflete os diferentes tipos de recurso e representa a redundância funcional do ecossistema, de modo que a estrutura da guilda pode ser mais previsível que as abundâncias das espécies, de indivíduos ou que a composição específica. A abundância da guilda é semelhante à capacidade suporte, enquanto que as espécies podem flutuar em função de outros fatores. A guilda pode ser vista como uma categoria funcional, moldada por adaptação para a exploração da mesma classe de recursos (Hawkins & MacMahon 1989)

Dentro da guilda a competição intraespecífica é preponderante em relação a competição interespecífica ou intertaxonômica. Neste caso, estudos de competição não objetivam simplesmente identificar existência ou não de competição mas sim estabelecer o grau de superioridade da competição interespecífica face à intraespecífica numa determinada guilda, considerando que aquilo que varia entre as espécies não é o tipo de recurso utilizado mas sim o modo como cada espécie se apropria do recurso compartilhado. E é esta diferença que pode ou não conferir a uma determinada espécie (população local) vantagem sobre as demais.

Hawkins & MacMahon (1989) expõem critérios para classificar guildas à priori e à posteriori. A classificação à priori procura identificar síndromes de adaptação que levariam a caracterização da guilda (adaptações morfológicas para o uso de um recurso alimentar, o modo de comer, tipos de sistemas reprodutivos, etc.). Para esta classificação não ser ambígua é necessário que as espécies se ajustem dentro do grupo de critérios morfológicos e comportamentais que definam uma síndrome adaptativa. Para vários autores (Root 1967, Moran & Sothwood 1982) guilda são grupos de espécies simpátricas desempenhando papéis funcionais similares na comunidade. Mas estas definições apresentam algumas dificuldades quanto por exemplo ao conceito de simpatria, a definição de escala e ao conceito de similaridade funcional. Qual o melhor modo para definir a guilda em relação aos recursos? O que é ser funcionalmente similar? A guilda deve ser definida em termos de uma única dimensão do nicho ou em múltiplas?

Os critérios para classificar guildas a posteriori usam estatística multivariada na representação das espécies no espaço do nicho para visualizar grupos ecológicos, o que parece interessante mas sempre há o perigo dos artefatos produzidos pelas análises. Saksdiê & Medel (1990) discutem também alguns destes métodos.

Como a composição da guilda é previsível baseada na disponibilidade do recurso, a estrutura da guilda é mais estável do que a composição em espécies. Por trás dessa acertiva está o pressuposto de que existe nas populações um balanço dinâmico com a disponibilidade do recurso, que as comunidades são altamente organizadas, apresentando padrões de composição específica com mudanças previsíveis e que o número de indivíduos e a biomassa pode sofrer grande variação e a riqueza de espécies permanecer semelhante (Wolda 1992). O maior problema de interpretação é a ambigüidade da definição dos recursos disponíveis, já que a simples quantificação dos recursos não reflete corretamente sua disponibilidade. Quanto melhor é avaliada a disponibilidade, mais correta se torna

a comprovação da associação entre abundância da guilda e recurso e, as mudanças na estrutura da guilda com as mudanças nos recursos.

Entre os insetos saprófitos, os drosofilídeos são insetos privilegiadamente estudados, graças à antiga tradição de sua utilização em estudos de Genética e Evolução nas suas diferentes vertentes.

Drosophila é um gênero com distribuição geográfica ampla e altamente diversificado. Ocorre tanto nas regiões temperadas quanto nas tropicais, onde se concentra com o maior número de espécies. A maioria das 1467 espécies conhecidas (Wheeler 1981), no entanto, só ocorre em áreas geográficas restritas (Throckmoron 1975). Porém, algumas poucas espécies apresentam amplas distribuições, podendo tornarem-se cosmopolitas ou semi-cosmopolitas em decorrência de sua associação com o homem como espécies domésticas (David 1979) ou a habitats de origem antropogênica (Parsons & Stanley 1981).

A ecologia das drosófilas é bastante variada. Existem espécies de *Drosophila* ocorrendo em quase todo tipo de habitat. Diferentes espécies porém apresentam grande variação com relação a seleção dos habitats, alimentos e substrato de oviposição. Muitas drosófilas utilizam frutos e flores em decomposição (Dobzhansky & Pavan 1950, Pipkin 1965, Val et al 1981, Brncic & Valente 1978, Bonorino e Valente 1989), outras podem ser encontradas em exudações de plantas, raízes e partes de caule de plantas em fermentação, várias espécies têm sido registradas como especializadas em cactos (Carson 1951, Kircher & Heed 1970); algumas vivem em flores vivas (Hunter 1979, Heed 1957, Pipkin et al 1966, Brncic 1966, Vilela & Pereira 1992); outras em corpos frutíferos de fungos (Shorrocks 1977, Parsons & Bock 1979, Bock & Parsons 1979, Lacy 1982); larvas podem também ser minadoras de folhas (Carson 1951), e há até mesmo uma espécie, que vive em associação simbiótica na parte externa dos sulcos nefríticos do caranguejo frugívoro *Caranus rubícola* (Carson 1971) e uma que se cria em guano de morcego (Tosi et al 1990). Apenas uma pequena parcela das espécies

conhecidas de *Drosophila* (menos de 10%) é cosmopolita. Brncic (1983) estima que pelo menos 90% das espécies de *Drosophila* são delicadamente ajustadas a ambientes específicos. As espécies que usam frutos tendem a ser mais generalistas do que as que usam fungos e outros tipos de recursos (Shorrocks 1982)

Estudos bastante completos de genética e ecologia de populações naturais das drosófilas associadas a cactos foram desenvolvidos no Hawai e nas áreas desérticas dos EUA e Austrália (Carson & Yoon 1982, Barker 1970). Pesquisas abordando competição intra e interespecífica em *Drosophila* foram intensas com experimentos utilizando meios de cultura como substrato de criação (Ayala 1969 a e b, 1970, 1971, Brncic & Budnik 1974, Budnik & Brncic 1975, 1976, Ayala & Gilping 1973, Wallace 1974, Jaenike 1982, Bos e Borema 1980, Prout & MacChesney 1985, Moth & Barker 1977, Benado & Montero 1988, Arthur & Cassey 1992, Yoon et al 1990) Vários estudos com *Drosophila* têm tratado das adaptações fisiológicas das espécies às condições do habitat. Resistência a temperatura e umidade, respostas às variações no espectro luminoso e tolerância a presença de compostos químicos secundários nos substratos têm sido principalmente abordados (Parsons, 1977, e 1989, Parsons & Spence, 1981, Parsons & Stanley, 1981, Parsons & Hoffmann 1986, Carracedo e Casares 1985 , McKenzie & Mckenzie 1979, Parsons 1991b). Numa síntese a partir dos resultados destes e outros trabalhos, Parsons (1989, 1991a) sugere a utilização dos drosofilídeos como bons indicadores de alterações ocorridas em ambientes de mata, ressaltando que esta indicação é dada principalmente pela diversidade de espécies, notadamente pela presença de espécies raras e daquelas com limiares conhecidamente restritos de resistência à variações nos fatores de clima. O bom indicador não seria uma espécie em particular mas sim a composição em espécies do habitat em questão.

A maioria das informações de que se dispõe até o presente sobre a ecologia de *Drosophila* vem de estudos realizados em laboratório (Taylor & Condra, 1980,

Muller & Ayala 1981, Worthen 1989, Yoon et al 1990). Apesar disso, observações e experimentações no campo têm sido de grande importância para entender os processos bioevolutivos que envolvem o grupo. Dobzhansky & Epling (1944), Pipkin (1953), Martins, (1987) , Brncic & Valente, 1978, Valente e Araújo (1986), Valente et al (1981), Frank & Valente (1985), Borba & Napp (1985) entre outros, estudaram flutuações de populações de *Drosophila*, identificando relações diretas entre estas flutuações e as variações climáticas de seus ambientes ou a padrões de disponibilidade de recursos. Dobzhansky e seus colaboradores realizaram alguns dos trabalhos pioneiros no Brasil, fazendo levantamentos de espécies em diversas localidades, tipos de habitat, recursos utilizados, transporte de leveduras e sua utilização na alimentação de adultos e larvas (Dobzhansky & Pavan 1950, Dobzhansky & Cunha 1955, Pavan 1959, Cunha 1957, Cunha et al 1957). Na mesma época e posteriormente, em diferentes partes do mundo, foram desenvolvidos inúmeros estudos, também imbuídos das idéias de identificação de sítios naturais de criação e separação de nicho entre espécies (Patterson et al 1944, Carson & Stalker 1951, Carson 1951, Phaff & Knapp 1956, Phaff et al 1956, Carson 1971, Pipkin 1965, Pipkin et al 1966, Lachaise 1977, Shorrocks 1977, Shorrocks & Charlesworth 1982 , Lachaise & Tsacas 1983, Couturier et al 1985, Bonorino & Valente 1989, Barker 1992).

Estudos de campo realizando a busca de evidências diretas de competição foram feitos principalmente com espécies de *Drosophila* associadas a cactos e flores com base em estudos de distribuição e co-ocorrência (Brncic 1983). Com base em observações de campo, inferências sobre competição foram feitas a partir de estudos sobre a distribuição relativa das espécies em diferentes habitats e alterações temporais das proporções relativas entre espécies e repartição de nicho (McKenzie & Mckechine 1979 , Barker 1983). Também foram demonstrados os efeitos de densidade larvar sobre o tamanho dos adultos em sítios de criação (Atkinson 1979) e a ação da presença de parasitas sobre o

resultado da competição (Grimaldi & Jaenike 1984, Jaenike 1982, Jaenike & Benway 1995)

A partir dos anos 70, intensificaram-se os trabalhos mistos com os experimentos de competição sendo feitos no laboratório, mas utilizando os recursos naturais como meio de criação. Entre estes pode-se destacar trabalhos como o de Mangan (1978, apud Barker 1983) e Kerney (1979, apud Shorrocks 1982).

Abordagens mais holísticas na avaliação das comunidades de *Drosophila* foram feitos nos primeiros trabalhos comparando padrões de diversidade entre habitats em latitudes tropicais e temperadas na Austrália (Parsons & Bock 1979) e por Martins (1985) em mata tropical. Todos estes trabalhos nos apontam para a idéia de que os drosofilídeos participam de uma comunidade do tipo interativa, senso Cornell & Lawton (1992).

Dos diversos segmentos de tipos de recursos ocupados pelas drosófilas, os frutos são os mais freqüentemente utilizados nos ambientes tropicais (Lachaise & Tsacs 1983) em contraste com as áreas temperadas, onde a maioria das espécies se concentra na utilização de fungos como substrato de alimentação e desenvolvimento larvar (Shorrocks 1982). Outra diferença interessante entre as espécies tropicais e temperadas é a maior freqüência de separação, nas espécies de áreas temperadas, entre os sítios de alimentação e reprodução, enquanto que isso raramente acontece entre as espécies tropicais, principalmente com aquelas associadas a frutos (Pavan 1959). As assembléias de espécies associadas a fruto são, independentemente da região de ocorrência, as mais ricas em espécies. Isto dá ao sistema *Drosophila*-fruto uma complexidade que proporciona condições interessantes para investigações mais detalhadas sobre os processos de estruturação da comunidade, dentro da ótica do estudo de guildas.

No caso específico das drosófilas o modo de usar os recursos pode ser traduzido por atratividade ao fruto, taxas de oviposição, tempo de desenvolvimento,

alimentação larvar, pupação, tempo de emergência e escolha de novos sítios de oviposição, tipo de relação com os demais membros da guilda. Desta forma a idéia de que as estratégias de consumo de diferentes espécies podem ser entendidas em termos de poucas síndromes é no mínimo comprometedora. Muitas vezes grupos de espécies simpátricas são tratadas com guildas com pouca ou nenhuma evidência objetiva de que realmente as sejam.

Observações dos padrões de flutuação populacional das espécies de *Drosophila* na região Amazônica mostraram pouca relação com as variações sazonais e uma ordenação de abundância constante nos habitats específicos, independentemente das flutuações populacionais em termos de números absolutos de indivíduos. Tal padrão é atribuído ao balanço dinâmico entre as populações e a disponibilidade de recursos e o padrão hierárquico a graus diferenciados de eficiência na utilização desses recursos (Martins 1987).

O presente estudo visa investigar as relações entre espécies e recursos, no maior nível de detalhamento possível, no intuito de estabelecer em que grau esta relação pode contribuir para os padrões de abundância identificados para o grupo na região. Tal estudo intenta ainda contribuir com a discussão mais ampla sobre utilização de recursos e estruturação de comunidades. A abordagem utilizada privilegiará a definição de comunidade aproximada do conceito de guilda, no entanto a idéia de delimitação da comunidade dentro de uma perspectiva taxonômica também será feita em relação às drosófilas.

O objetivo principal é subsidiar com dados empíricos a definição e estruturação da guilda de insetos associados ao fruto de *Parahancornia amapa*, com atenção especial aos drosofilídeos e ao papel que este recurso exerce sobre a comunidade. Como pressuposto as espécies envolvidas nessa discussão são generalistas, de modo que procura-se entender a dinâmica do sistema usando como exemplo apenas um segmento dentro do espectro de recursos que podem ser utilizados pelas espécies da suposta guilda.

Utilizando dados de observações no campo, experimentos mistos de campo e laboratório e avaliações em laboratório pretende-se determinar:

1. A disponibilidade do fruto de *Parahancornia amapa* como recurso de alimentação e criação dos insetos.
2. Características do recurso determinantes para a sua colonização pelos insetos.
3. Taxa que compõem o conjunto de insetos associados ao fruto de *Parahancornia amapa* a partir do momento de sua queda ao solo.
4. Padrões de abundância e diversidade desses taxa em relação aos frutos utilizados.
5. Estratégias de utilização dos frutos pelas drosófilas.
6. Leveduras presentes no fruto de *Parahancornia amapa*, quais as transportadas e consumidas pelas drosófilas
7. Relações entre drosófilas, leveduras e frutos de *Parahancornia amapa*
8. Padrão de oviposição das drosófilas no campo
9. Aspectos preliminares da estratégia de vida das espécies de *Drosophila* que utilizam este fruto em termos de padrão de oviposição, tempo de desenvolvimento e longevidade de adultos.

CAPÍTULO II

MATERIAL E MÉTODOS

II.1 A Reserva Mocambo

II.1.1 Descrição da área

Este trabalho foi desenvolvido em uma área denominada "Reserva Mocambo", situada no Município de Belém, Estado do Pará na amazônia brasileira (1°27" S, 48°27" O) (fig 2.1)

A Reserva é composta de um remanescente de mata de terra firme, com 5,7 ha, isolada de um tipo de vegetação semelhante em mais de 200 km. Faz parte de um complexo de reservas denominado "Área de Pesquisas Ecológicas do Rio Guamá" (APEG), pertencente a EMBRAPA e que compreende vegetação de várzea, Igapó, mata de terra firme e áreas experimentais de cultivos e pastagens, com área total de cerca de 50 ha (fig 2.2, 2.3). Desde os anos 50 as Reservas da APEG têm sido estudadas sob vários aspectos de sua dinâmica biológica, já tendo se tornado tradicional na realização de pesquisas (Martins, 1992). Cain et al (1956) analisou a composição e a estrutura da vegetação da Reserva e apresentou uma extensa relação de plantas encontradas. A floresta é colunar, composta na maioria por troncos moderados e finos. As árvores emergentes atingem entre 35 e 40 m de altura e têm distribuição irregular. É uma floresta de pequena estatura. Os estratos inferiores e a cobertura do solo são compostos principalmente por plântulas e indivíduos jovens (fig 2.4a). A composição é predominantemente de fanerógramas. A espécie dominante em termos de área basal é a *Vochysia guianensis*, seguida por *Goupia glabra* sendo que as 5 espécies mais importantes totalizam 40% da área basal e mais 25 espécies definem outros 25%, restando para completar os 35% restantes cerca de 130

espécies. Praticamente todas as espécies de vegetais superiores presentes são conhecidas em termos taxonômico e de distribuição espacial. As espécies de maior freqüência são: *Echeweilera odora* (Lecythidaceae), *Protium trifoliolatum* (Burseraceae), *Echweilera krukovii* (Lecythidaceae), *Vouchysia guianensis* (Vouchysiaceae) e *Protium* sp ("Breu mescla", Burseraceae), juntas elas totalizam 75% da freqüência de indivíduos na área. A grande maioria das espécies (81%) é representada por 3 ou menos indivíduos. Isto caracteriza não só a alta diversidade local mas também demonstra a relativa fragilidade do ecossistema.

No Mocambo, a mata de terra firme é quase toda circundada por vegetação de Igapó (fig 2.4b). A área de igapó sofre influência direta do regime de cheias do Rio Guamá, de modo que a área de terra firme sofre expansão e contração periódica a cada ano.

No período de cheia (janeiro a abril) o Igapó invade de 1 a 5 metros da terra firme em diferentes pontos das margens da reserva resultando numa redução equivalente da área de terra firme.

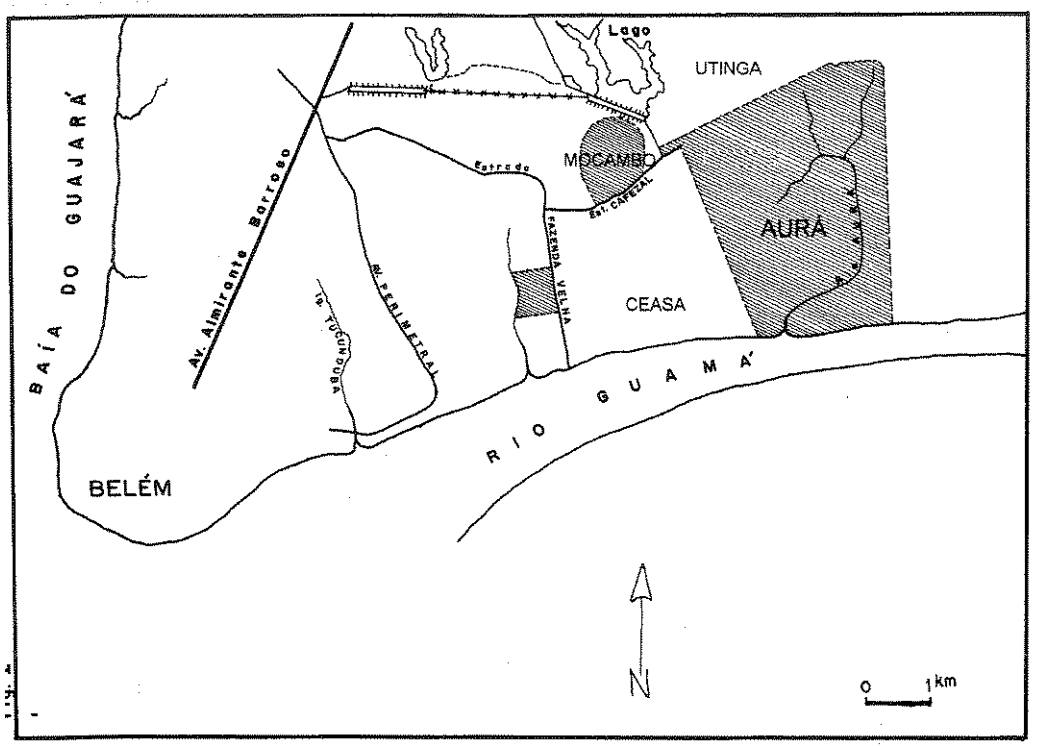


Fig. 2.1 Localização da área de estudo.

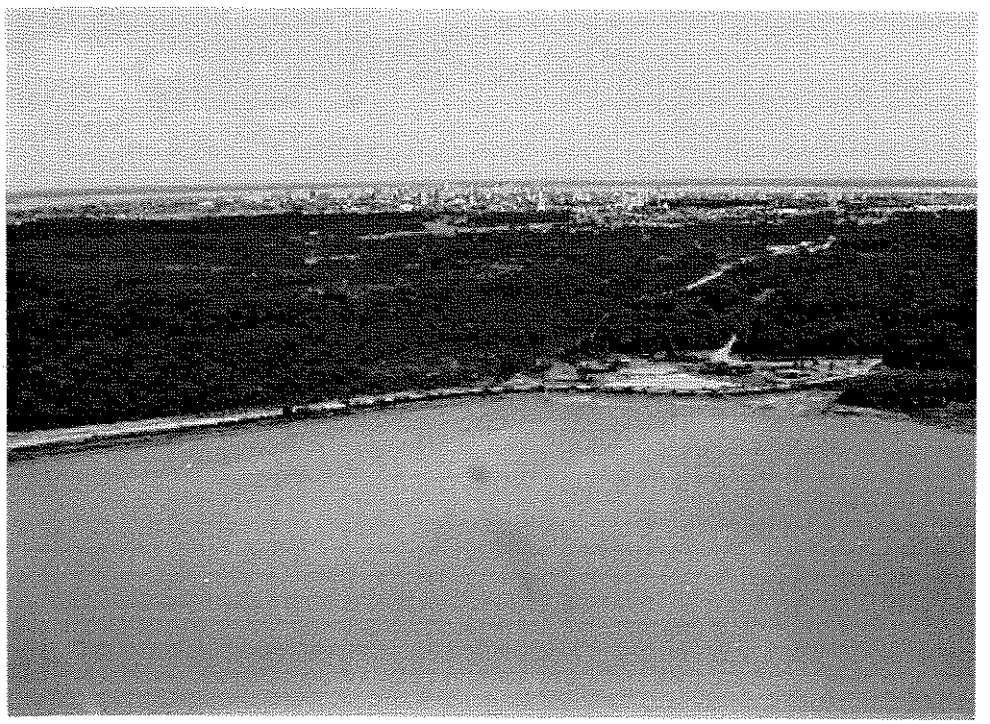


Fig 2.2 Vista geral da área das reservas da APEG , às margens do Rio Guamá, tendo ao fundo cidade de Belém.

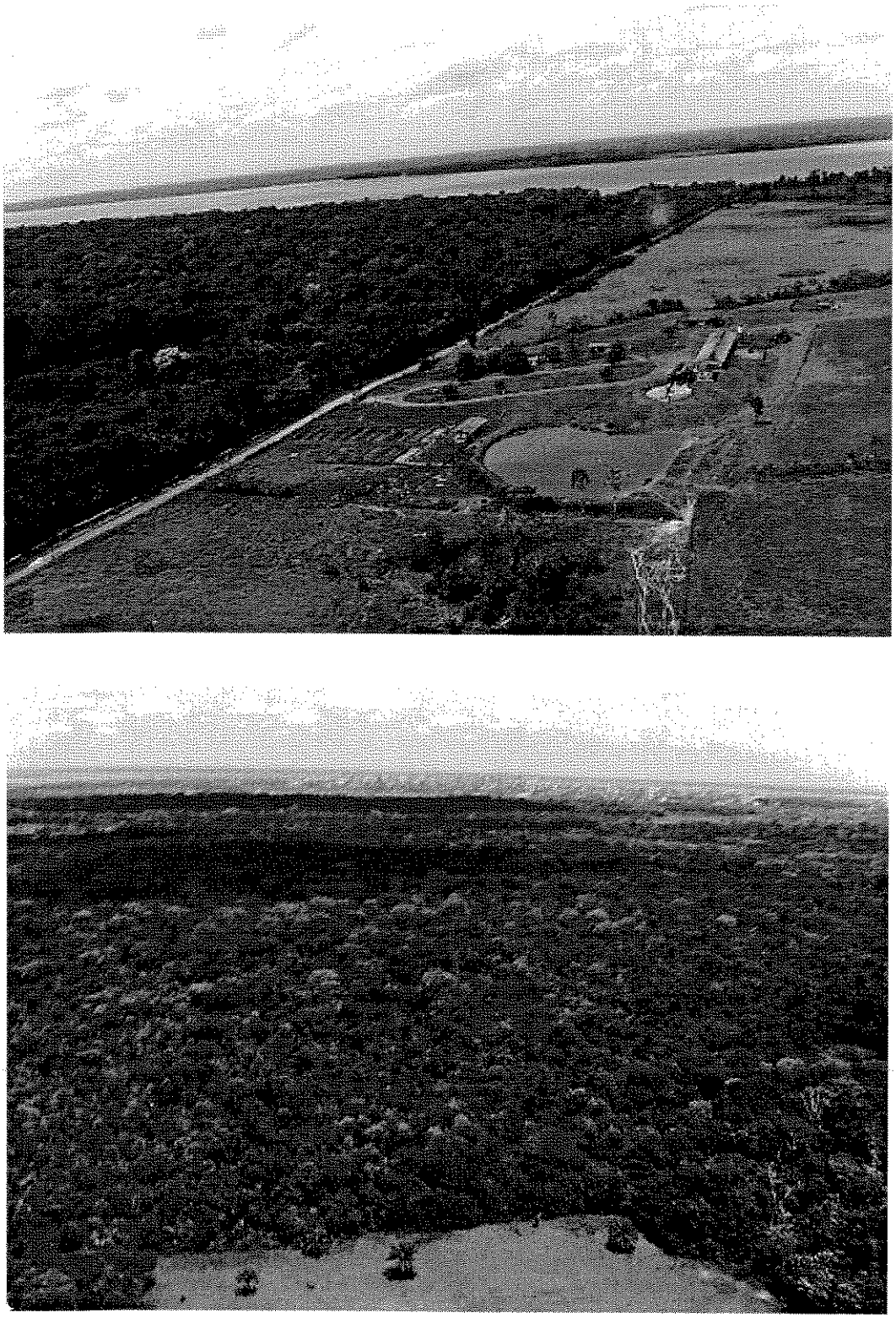


Fig. 2.3 Reservas da APEG (a) Reserva Mocambo (mata de terra firme) e área de pastagem, ao fundo a cidade de Belém. (b) Reserva Aurá (mata de Várzea) ao fundo o Rio Guamá.

(a)

(b)

Fig 2.4 - Aspecto do interior da Reserva Mocambo. (a) área de terra firme (b) área marginal ao Igapó.

I.1.1.1 Clima

O clima é do tipo AM (classificação de Koppen)- Com uma estação relativamente seca, mas com total pluviométrico anual suficiente para manter este período. O balanço hídrico de Thornthwaite indica pequena deficiência hídrica entre outubro e dezembro e um excedente de cerca de 300 mm nos meses de fevereiro a maio. O total pluviométrico anual é de 2.761 mm (Bastos 1972).

II.1.1.2 Temperatura

A média anual de temperatura do ar, no interior da mata (1,5m do solo), varia de 24,3° a 25,4° C. As flutuações anuais dentro da mata são $1,1^0$ C e ao longo do dia, em um dia sem chuva, podem ser de até de 6° C (Bastos et al 1974).

Fora da mata a média anual de temperatura é de 25,.9° C, a média das máximas é 31,4° e a média das mínimas é 22,4° C (Bastos 1972).

II.1.1.3 Umidade

A umidade relativa média anual da cidade de Belém é 86%. Dentro da mata a 1,5m do solo, a umidade relativa média pode variar de 97% nos meses de março e abril a 86% em julho. A média anual ficando em 93%. (Bastos 1972).

II.1.1.4 Geomorfologia

A Reserva situa-se em terreno sedimentar, 12 m acima do nível do mar, no domínio morfoclimático da grande planície amazônica. Sua formação data do quaternário superior.

III.1.1.5 Solo

O solo da Reserva Mocambo possui as seguintes unidades pedológicas: Latossolo amarelo, concrecionário laterítico, laterita hidromórfica e solo gleizado com concreções de cascalho (Italo Falesi, não publicado).

II.1.2 Histórico da Reserva Mocambo

O conjunto de reservas da APEG foi implantado em 17 de janeiro de 1966, como área experimental do Instituto de Pesquisas e Experimentação Agropecuária do Norte (IPEAN) por ocasião da instituição do programa APEG. O programa constou de uma cooperação científica multi-Institucional e caracterizava-se como um Sistema Integrado de Colaboração Científico Educacional na Amazônia, cujo objetivo era desenvolver pesquisa básica sobre a dinâmica da floresta tropical amazônica.

A principal reserva, "Aurá", possui vegetação de várzea, abrangendo uma extensão de cerca de 310 hectares. A esta área foram anexadas 2 outras a " Capoeira Black", área de vegetação secundária de aproximadamente 5 ha e a "Reserva Mocambo" com 5,7 ha de mata de terra firme, parcialmente circundada por uma área de igapó, o "Catú", com mais de 1 km^2 de extensão (APEG, relatório anual, 1966).

Na época de sua implantação, a Reserva Mocambo já constituía um dos poucos remanescentes da floresta de terra firme nas vizinhanças da cidade de Belém (Cain et al 1956). Hoje ela representa a única área com este tipo de vegetação, preservada num raio superior a 200 km da cidade.

Anteriormente ao programa, tanto a área da APEG como a área contígua, o "Utinga", estiveram na rota de várias expedições realizadas na Amazônia. Bates (naturalista do sec XIX) é o primeiro visitante ilustre em cujos registros esta área é citada (Bates, 1863). No inicio do século XX vários outros naturalistas realizaram coletas e observações na região. Podemos citar como exemplo: Abade Millis Moss (borboletas e besouros), 1925-1945; Antenor de Carvalho (répteis e anfíbios), entre 1938-1940; Oswaldo Cunha (borboletas e besouros, posteriormente répteis) desde 1946; Romualdo Ferreira de Almeida (borboletas), 1960; Bechiné & Bechiné (coleópteros) nos anos 60, entre outros. Além disso, desde 1954 o Laboratório de Vírus de Belém em cooperação com a Fundação Rockefeller realizava, no mesmo local, pesquisas sobre arboviroses em animais silvestres. Posteriormente, este projeto veio integrar o Programa APEG.

O programa APEG teve uma importância decisiva na contribuição ao conhecimento desta floresta. O Projeto constou dos programas de pesquisa: Botânica, Entomologia, Epidemiologia e Zoologia de Vertebrados. O programa de solos e climatologia, foi incluído posteriormente.

Como produto das pesquisas realizadas neste período na APEG, temos mais de 40 trabalhos publicados em periódicos nacionais e estrangeiros e até hoje, mais de 50 publicações acumuladas entre os estudos sobre a área. Muitos trabalhos pioneiros sobre a floresta foram realizados na Reserva Mocambo (Cain et al 1956, Pires & Prance 1977). No inicio dos trabalhos, foram identificadas 215 espécies de árvores, 65 espécie de formigas, 121 novas linhagens de vírus, 25 de morcegos e 37 espécies de lagartos (APEG, relatório anual 1966) e 69 espécies de pássaros (Novaes 1970). O Mocambo tornou-se localidade tipo de várias espécies, ali coletadas pela primeira vez, como por exemplo *Aioea mocambensis*, Lauraceae.

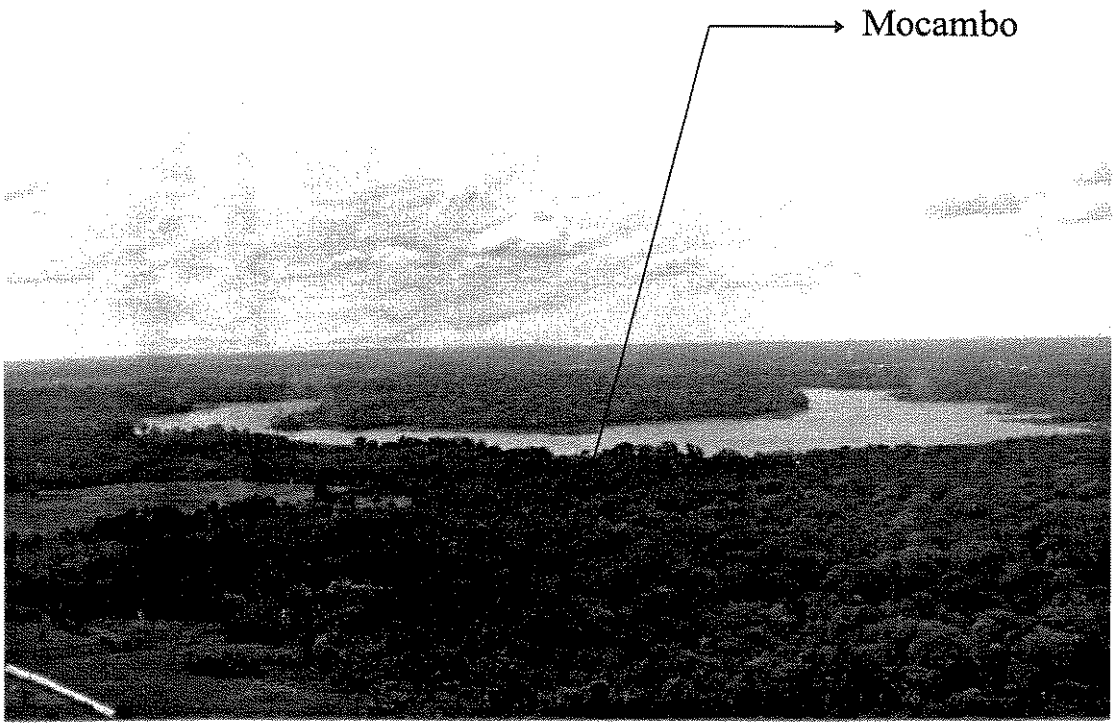
Com o fim do programa e a interrupção da ajuda financeira do Smithsonian Institute (1967) e, posteriormente da Rockefeller Fundation (1973), as pesquisas continuaram desenvolvendo-se, porém de maneira desarticulada. Outros ainda persistiram, contando apenas com a infra estrutura já implantada, como é o caso do Programa de Botânica do projeto APEG que foi mantido, mais ou menos dentro dos moldes em que foi concebido pelo Dr.Murça Pires, hoje falecido, por cerca de 36 anos mais.

Desde os anos 70 é notória a expansão da cidade de Belém, que possui hoje mais de 2 milhões de habitantes e cuja área urbanizada já atingiu, em alguns pontos, as proximidades das Reservas (fig.2.5 a e b) São freqüentes as invasões ao local para caça e coleta de produtos vegetais, incluindo palmito, frutos, essências e madeira, o que produz intensa depredação na área. Também na década de 70 foi instalada a menos de 1 km da Reserva Mocambo um posto de comercialização de produtos hortifrutigranjeiros da CEASA, cuja estrada de acesso margeia a área sul da Reserva. Na década de 80 uma faixa com cerca de 200m da margem leste da Reserva foi substituída por uma plantação experimental de capim colonial da EMBRAPA .

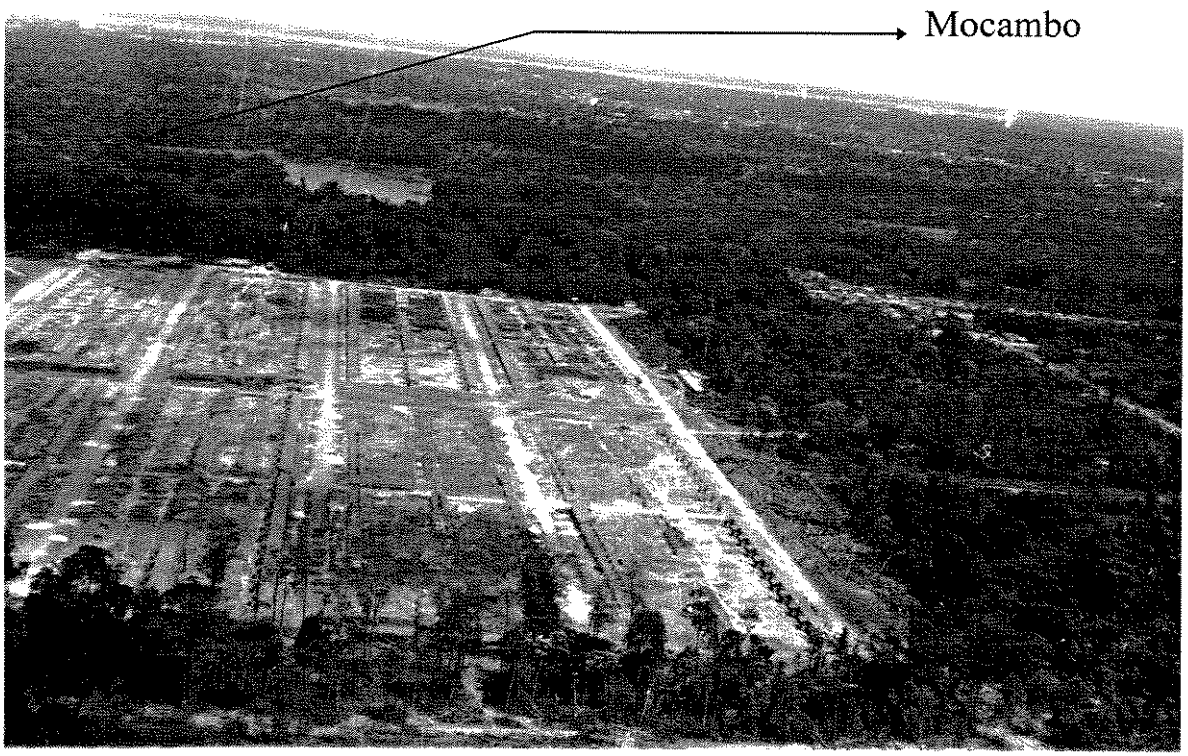
Estes fatores têm contribuído para produzir alterações visíveis na composição da fauna e flora locais. O desmatamento periférico e a alteração das margens produz intensificação de vento no interior da mata e conseqüente incremento da queda de árvores. Os dados de Murça Pires para a Reserva Mocambo (não publicados) apresentam como o esperado, grande variação de padrões de mortalidade entre as espécies, porém no cômputo geral pode-se observar um incremento na taxa de mortalidade da maioria das espé-cies nos últimos 10 anos. Com relação a fauna, a comparação entre as listas de espécies oriundas das pesquisas pioneiras e aquelas observadas atualmente indica o desaparecimento de várias espécies de aves (Novaes, com pess.). Boa parte dos roedores incluindo pacas e cutias, já não são mais observados na área e a sua ausência se

faz notar pela grande quantidade de frutos que ficam expostos ao solo sem serem comidos. Das espécies de macacos comuns na região hoje só resta o *Saguinus midas*. Alterações na fauna de invertebrados não são facilmente observáveis mas, provavelmente, também estão ocorrendo.

A Reserva Mocambo hoje, pode representar um bom exemplo de ecossistema em processo de deterioração, promovido pelo isolamento da floresta e ocorrência de perturbações internas e periféricas causadas pela atividade humana, apesar de manter estrutural e fisionomicamente todas as características de uma mata preservada.



(a)



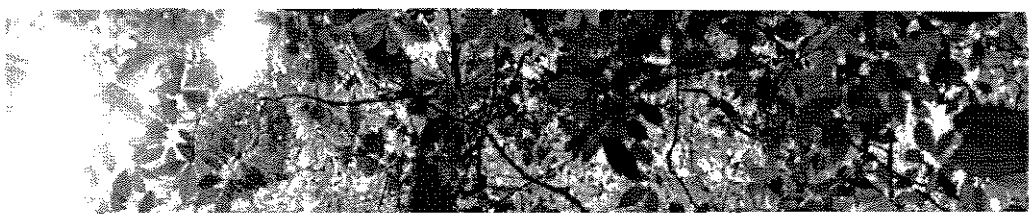
(b)

Fig 2.5 - Vista geral da. Área da reserva na epoca do projeto APEG em1966 (a) e no período atual em1992 (b) . Notar desmatamento periférico.

II.2- Parahancornia amapa

II.2.1 Caracterização da espécie

Parahancornia amapa (Huber) Ducke é uma Apocynaceae bastante conhecida na região pelo nome vulgar de "amapa" (fig. 2.6). Cavalcante (1979) em seu livro sobre árvores frutíferas da Amazônia apresenta-o como: "Árvore grande da floresta com tronco volumoso, atingindo 35 a 40m de altura e 1m de diâmetro na base, casca espessa com abundante leite branco. Os frutos são uma baga globosa com cerca de 8 cm de diâmetro, pericarpo roxo-escuro, espesso e carnoso de 1 a 1,5 cm de espessura envolvendo uma polpa doce, comestível e saborosa, com numerosas sementes achatadas. Para as populações interioranas, e até da capital, o "leite do amapa", líquido viscoso que escorre pela casca ao ser cortada possui valor medicinal, sendo utilizado como remédio contra fraqueza geral, tuberculose e doenças intestinais". Huber (1908) compara o amapa a uma espécie próxima, a mangabeira (*Hancornia speciosa*), com a qual foi por algum tempo confundida: " Árvore com tronco direito e alto, copa formada por galhos não dependentes e pela estrutura das folhas esta árvore se distingue suficientemente da mangabeira. Os frutos são maiores que os da mangabeira e de cor roxo-escura; o seu gosto é bem diferente" (Huber, 1908).



II.2.2 Distribuição geográfica

Esta espécie, até o presente momento não havia sido estudada detalhadamente com relação a sua biologia e distribuição geográfica, sendo apenas incluída em listagens gerais de levantamentos florestais e de espécies de importância econômica. A distribuição geográfica foi obtida através de dados de literatura, informações dos herbários do INPA (AM), Museu Goeldi (PA), Museu Costa Lima (AP), Universidade do Acre (AC) e consulta a base de dados do Projeto Flora. A distribuição dos indivíduos na área de estudo foi obtida a partir dos dados de levantamento botânico da Reserva Mocambo, coordenado pelo Dr. Murça Pires (Departamento de Botânica/Museu Paraense Emílio Goeldi).

Huber (1908) afirma que o amapa é uma árvore freqüente nas matas do baixo Amazonas, mas que não cresce em grandes grupos como a "sorva". Ele encontrou o amapa nas vizinhanças de Belém e no Rio Capim, tanto na terra firme quanto nas várzeas altas. Segundo o autor, ele não é raro nas matas do Aramá, em terrenos periodicamente alagados. Apesar de não conhecer exatamente a área de dispersão desta árvore, ele afirma não ter constatado ocorrência no alto Amazonas. O ponto mais afastado de onde sua presença é confirmada por uma amostra de madeira de sua coleção é a região do Faro. Cavalcante (1979) afirma que: o amapa é uma árvore típica da Amazônia brasileira, especificamente do Pará, dispersa do Baixo Amazonas até o estuário, ocorrendo na mata virgem alta em lugares úmidos e humosos da terra firme. Os dados coletados nos herbários resultaram na distribuição apresentada na fig. 2.7 indicando a ocorrência da espécie nas regiões do médio e do baixo Amazonas e Amapá.

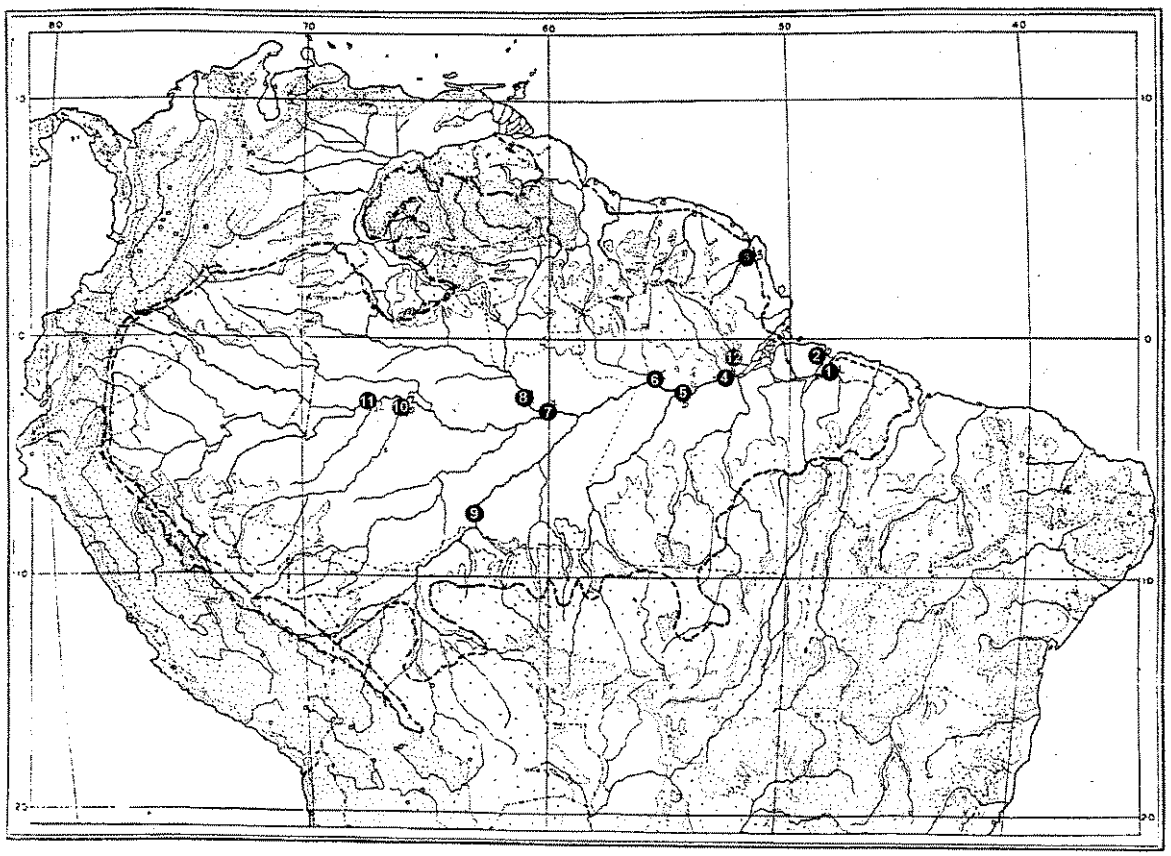


Fig. 2.7 Distribuição de *Parahancornia amapa* com base nos dados de herbário. Localidades: 1- Belém, 2- Salvaterra 3-Oiapoque 4 Almeirim, 5-Santarém, 6-Óbidos, 7-Manaus, 8-BR 174, 9-Humaitá, 10-Tefé, 11-Juruá, 12-Jari.

II.2.3 Ocorrência na área de estudos

Inicialmente estabeleceu-se um mapeamento de todas as árvores de amapa na área de estudo e um diagnóstico do grau de maturidade de cada um dos indivíduos baseado na altura do fuste, largura da copa e diâmetro do tronco. Além do grau de maturidade, a escolha dos indivíduos para a realização dos trabalhos experimentais foi feita em função da sua localização dentro da Reserva, pois as árvores de amapa se distribuem preferencialmente nas áreas de contato entre a mata de terra firme e o Igapó. Foram selecionados apenas aqueles indivíduos cuja localização permitia o acesso para a realização das manipulações experimentais desejadas.

Foram localizados 13 indivíduos em toda área. Apenas 7 deles estavam presentes na mata de terra firme e os demais localizaram-se na zona de transição entre esta e o Igapó. Dentre estes, 2 eram jovens, ainda imaturos, e um deles encontrava-se parasitado por *Ficus sp*, já com sua estrutura parcialmente destruída, vindo a morrer durante o período de investigação. Restaram portanto 4 árvores a serem acompanhadas com relação a produção de frutos e utilização dos mesmos pelos insetos (fig. 2.8). A produção de frutos foi medida pela contagem de frutos caídos a cada dia de coleta e/ou marcação de frutos.

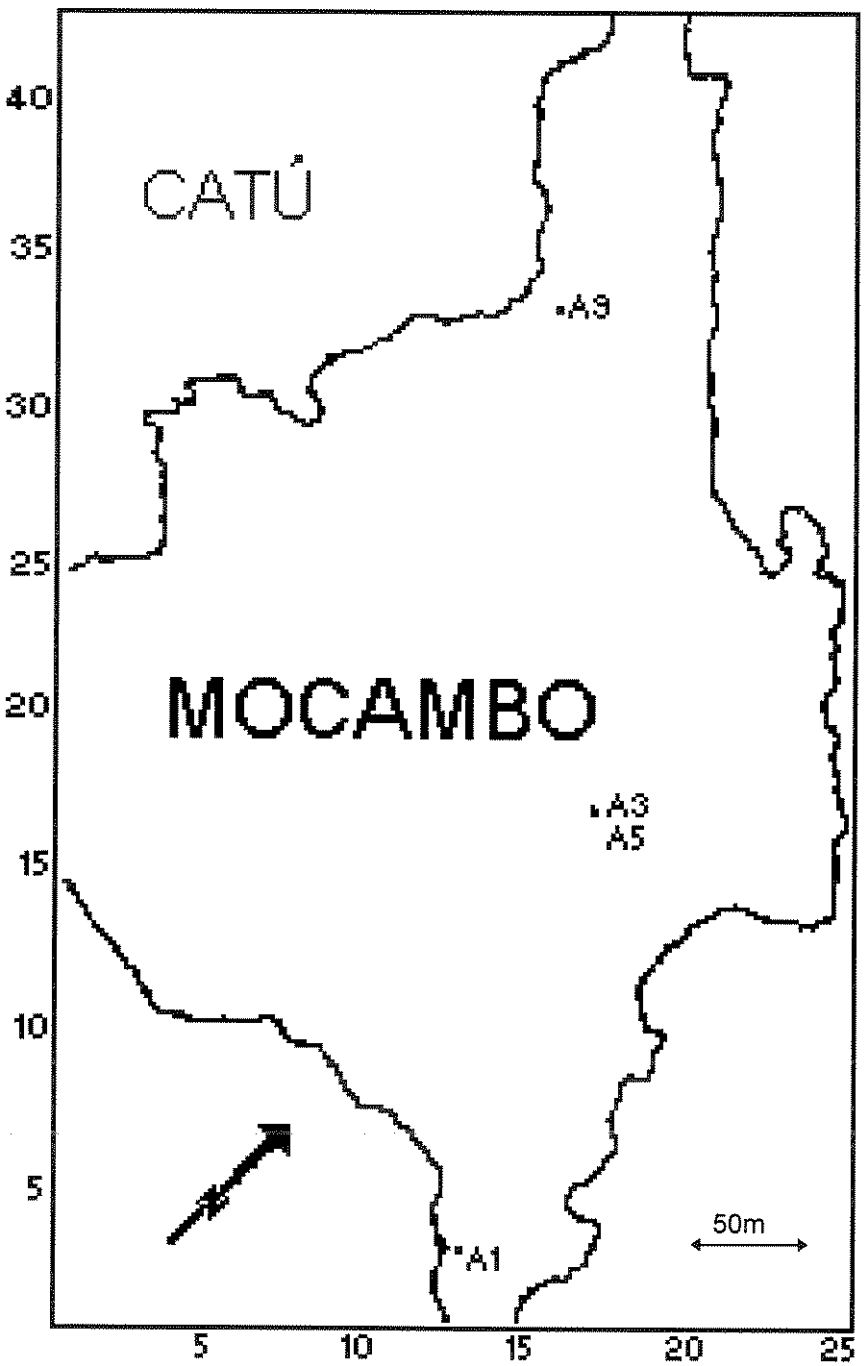


Fig. 2.8 Localização dos indivíduos de *Parahancornia amapa* estudados na Reserva Mocambo.

II.2.4. Padrão fenológico

A caracterização fenológica do "amapa" foi feita com base em informações de herbário para as áreas de distribuição da espécie não visitadas e em

sobre o solo. Usando o tronco da árvore como ponto de origem, 4 linhas de 10 metros foram traçadas na direção dos 4 pontos cardeais (N, S, L, O), definindo 4 quadras de 100 m2 . Nenhum fruto presente fora dos limites dessas quadras foi considerado para o estudo.

II.3.2 Coleta dos frutos em 1990 e definição da variável idade

Os trabalhos deste período iniciaram-se no dia 8/01/90 e foram finalizados no dia 18/04/90. A variável idade foi definida como o número de dias em que o fruto foi exposto ao solo a partir da sua queda da árvore.

No $1^{\underline{o}}$ dia de observação, os frutos presentes sobre o solo foram retirados e levados para o laboratório. Estes frutos são portanto frutos sem idade conhecida. A partir do dia seguinte, cada um dos novos frutos presentes no solo foi marcado, recebendo a designação do dia em que foi observado pela primeira vez fig. 2.9. Este procedimento foi diário, por um período de 10 dias. Ao final deste período coletaram-se todos os frutos previamente marcados. Deste modo obteve-se uma amostra não uniforme de frutos com idade variando de 1 a 10 dias.

O procedimento de campo repetiu-se várias vezes com intervalos de 5 a 10 dias entre cada coleta e o novo ciclo de marcações; até que cessasse completamente a queda de frutos. Sempre ao início de uma nova série, foi feita a limpeza dos frutos presentes sob a árvore em todas as quadras. Os frutos provenientes da limpeza foram tratados de modo semelhante aos demais. Neste caso eles foram incluídos na categoria de frutos "sem" idade. Em algumas das coletas a quantidade total de frutos trazida ao laboratório foi muito maior do que era possível acondicionar. Neste caso os frutos a serem observados foram determinados por sorteio, guardando-se um mínimo de 10 frutos por amostra.

Depois de individualizados, os frutos foram pesados e acondicionados em recipientes de vidro, forrados com areia estéril, recobertos com tecido organza e levados ao laboratório (fig. 2.10). Na superfície do tecido foi feito um pequeno orifício, o qual foi mantido fechado com algodão hidrófobo. Quando algum inseto adulto foi observado no fruto no momento de seu acondicionamento, este inseto foi retirado do fruto e guardado separadamente na categoria de inseto coletado no campo, para diferenciar-se daqueles futuramente emergidos dos frutos.

II.3.3 Coleta dos frutos em 1991 e definição da variável idade.

Esta etapa de atividades teve início em 10/12/1990 e término em 05/04/91. O procedimento inicial foi semelhante ao ano anterior, com a diferença que os frutos provenientes da limpeza inicial da área foram congelados ao invés de colocados para observação das emergências.

A partir do dia seguinte ao da limpeza da área, os novos frutos presentes no solo foram marcados, recebendo uma numeração seqüencial. Receberam número apenas aqueles que aparentavam possuir, pelo menos, a metade de sua constituição original. Desta maneira os pedaços de fruto espalhados pelos macacos e formigas foram excluídos da amostra. Ao final da marcação um sorteio indicava quantos dias cada fruto deveria ficar exposto ao solo. Os frutos foram sorteados seqüencialmente, três por classe, por dia, para cada uma das seguintes idades: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 14, 15, 19 e 20 dias.

As visitas ao campo foram diárias e a marcação procedeu-se até que houvesse pelo menos 10 frutos marcados para cada classe etária. As marcações cessaram com o final da queda dos frutos.

De acordo com o dia em que foram marcados, e com o período previsto para permanecerem expostos, os frutos foram sendo retirados do campo e levados

com os frutos, aspirados através do orifício feito na organza . Os insetos não pertencentes ao gênero *Drosophila* foram mortos e alfinetados e/ou mantidos em manta. As drosófilas foram tratadas de três maneiras: alguns casais de mesma espécie e nascidos de um mesmo fruto, no mesmo dia, foram guardados vivos em meio de cultura para obtenção de estoques. Uma pequena amostra de

[redacted]

II.3.6. Identificação dos insetos emergentes dos frutos.

II.3.6.1. Diptera

Os dípteros encontrados entre os insetos emergentes foram todos identificados a nível de família com base em MacAlpine et al (1987) e conferidas pelo Dr. Ângelo Pires do Prado (Departamento de Parasitologia da UNICAMP), que também realizou as identificações genéricas e específicas dos Phoridae. As determinações específicas da família Stratiomyidae foram feitas por Therezinha Pimentel Chaves (Departamento de Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi/CNPq/MCT).

II.3.6.1.1 Drosofilídeos e espécies do subgrupo willistoni

Os gêneros e espécies da família Drosophilidae foram identificados a partir de análise da morfologia externa, confirmada pelo exame comparativo das genitálias masculinas. Este procedimento foi feito em colaboração com o Dr. Carlos Ribeiro Vilela (Departamento de Genética da Universidade de São Paulo) e de Rita de Cássia Oliveira Santos (Departamento de Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi/CNPq/MCT).

A distinção entre as espécies crípticas do subgrupo **willistoni,** foi feita a partir do exame minucioso da genitália masculina de espécimes amostrados a partir dos emergentes previamente acondicionados em álcool 70%, utilizando-se o procedimento descrito em Vilela (1983) e as comparações feitas com base nas descrições de genitália de Burla et al (1949), Spassky (1957) e Winge (1971). A título de confirmação da acuidade dessas identificações alguns dos indivíduos do subgrupo, oriundos de estoques de isofêmeas mantidas vivas no laboratório, a partir dos insetos emergentes, foram examinados para a morfologia da genitália e

parte do mesmo estoque foi examinado citogeneticamente pela Dra. Vera Valente (Departamento de Genética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul).

II.3.6.2 Coleoptera

Os Coleópteros foram identificados a nível de família, contando com a colaboração do Dr. D'Egalier (Instituto Evandro Chagas), Dr. Sérgio Vanim (Departamento de Zoologia USP) e José Orlando Dias (técnico do Departamento de Zoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi) e com base na literatura (Borror & DeLong, 1969). Identificações genéricas e específicas foram feitas pelo Dr. Sérgio Vanim para as famílias Curculionidae, Staphilininidae e Nitidulidae. Também algumas das identificações de gêneros de Nitidulidae foram feitas com base em comparações com a coleção científica do Museu Paraense Emílio Goeldi. Os Cerambicydae foram identificados pelo Dr. Ubirajara Martins (Museu da Universidade de São Paulo)

II.4. Análise da diversidade e abundância dos insetos

II.4.1. Padrões de diversidade

O conjunto de famílias de insetos emergentes dos frutos de *P. amapa* em cada ano de coleta foi examinado quanto ao padrão de abundância e diversidade e em relação à similaridade entre os três anos de amostragem, utilizando-se os índices de diversidade de Shannon (H e N(1)), Símpson e o Índice de similaridade de Morisita, calculados de acordo com Krebs (1989) e índice de dominância de Berger-Parker (1970, apud Magurran, 1988). Ao conjunto de espécies e morfoespécies de drosofilídeos foi aplicado o mesmo tipo de análise. Em todas estas análises foram consideradas as emergências provinientes de todos os frutos.

II.4.2. Avaliação das distribuições de freqüência das espécies do subgrupo *willistoni* nos diferentes anos.

A freqüência das espécies crípticas do subgrupo ***willistoni*** entre os insetos emergentes em cada ano de estudo foi avaliada a partir de machos amostrados da seguinte forma: Para cada ano de coleta foram sorteados tubinhos contendo indivíduos do subgrupo, guardados separadamente, por fruto de origem e data de emergência. De cada um desses tubos foi retirado um macho para se efetuar a identificação específica. Esse procedimento se repetiu até que fossem obtidos pelo menos 100 machos analisados para cada ano de coleta. A distribuição das freqüências das espécies entre os anos foi avaliada por um teste de χ^2 .

II.4.3. Avaliação dos padrões de ocorrência de *Drosophila*

As análises quantitativas procederam-se utilizando os resultados de emergência apenas dos frutos com idade e peso conhecidos. As emergências provinientes dos pedaços de frutos e / ou de frutos com menos de 20g não foram incluídas.

O peso dos frutos com e sem emergência de *Drosophila* foi analisado para cada ano de coleta utilizando-se o teste **t** de Student, feito para o logarítmico do peso. A mesma análise foi feita com relação à presença e ausência das espécies *D.malerkotliana* e *D.sturtevanti*, para os grupo de espécie crípticas do Subgrupo **willistoni** e para todas as demais espécies menos freqüentes, agrupadas. Nos casos em que as variâncias foram desiguais, o teste utilizado foi Kruskal-Wallis. Todos os teste foram feitos na UNICAMP com o programa estatístico SAS (North Carolina, 1988), para microcomputadores.

A distribuição de freqüência de frutos com presença e ausência dos taxa de *Drosophila* em relação ao tempo de exposição dos frutos ao solo, foram analisadas por método de máximo verossimilhança do procedimento CATMOD (SAS, 1988). Esta análise foi aplicada ao total de indivíduos do gênero, ao subgrupo **willistoni,** a *D. malerkotliana* , a *D. sturtevanti* e ao conjunto das outras espécies do gênero.

II.4.4. Padrões de abundância de *Drosophila*

Os dados de abundância do gênero *Drosophila* em relação ao peso e idade dos frutos para cada ano de estudo, separadamente, foram avaliados por uma análise de variância (modelo III, procedimento GLM, SAS, 1988) com a normalização dos dados feita pelo método de Blom (SAS, 1988). Todas estas análises foram efetivadas a partir de dados de emergência dos frutos com total de *Drosophila* maior que zero.

A distribuição de freqüência das espécies de *Drosophila* em relação ao peso e idade dos frutos e ano de coleta foi avaliada pelo procedimento CATMOD (SAS).

Para todas as análises, as variáveis peso e idade dos frutos foram agrupadas em classes, designadas do seguinte modo: categorias de peso: **1**- **p**< 43g **2**- 42,9g <**p**<67,8g. **3**-67,7g<**p**<107,6g **4**- **p**>107,6 g categorias de idade: **1**- até 3 dias

II.5 Utilização dos recursos pelas drosófilas

II.5.1. Atratividade de frutos com diferentes idades às espécies de *Drosophila*

Este experimento foi realizado em fevereiro de 1992, após o término das marcações para o experimento de emergência de insetos no laboratório. Por dez dias consecutivos, frutos recém caídos nas quadras experimentais foram marcados e deixados sobre o solo. Ao final deste tempo, obteve-se um número variável de frutos com idades entre 1 e 10 dias. Para cada conjunto de frutos com mesma idade foram sorteados 9 frutos. Estes foram agrupados de 3 em 3, pesados em conjunto e, distribuídos através de sorteio em 3 pontos amostrais. Os pontos foram estabelecidos dentro da mata formando um transeto, na direção leste-oeste, perpendicular à borda da Reserva. O primeiro ponto foi estabelecido a 180m da margem e os demais a intervalos de 70 m. Em cada ponto, os grupos de frutos com diferentes idades (1, 2, 4, 6, 7 e 10 dias), foram distribuídos, guardando 2 metros de distância entre si, de modo a compor os vértices de um hexágono com 2 m de lado (fig. 2.11). A posição de cada isca dentro do hexágono foi definida por sorteio em todos os pontos amostrais. A coleta das moscas foi realizada com rede, 2 horas depois da colocação dos frutos (cerca de 11 horas da manhã). Vinte quatro horas depois, uma segunda coleta foi realizada sobre as mesmas iscas, utilizando procedimento idêntico. Os resultados foram comparados com testes χ^2, realizados separadamente para cada uma das duas coletas.

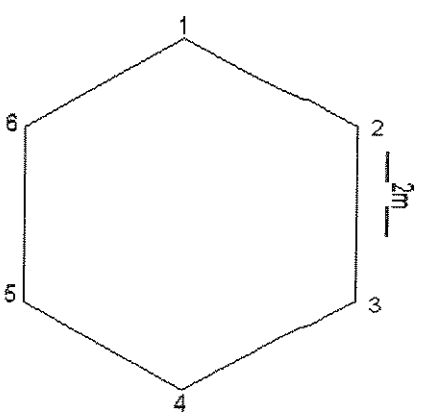


Fig. 2.11 Esquema da disposição dos frutos em cada ponto de amostragem no experimento de atratividade. A disposição dos frutos com as diferentes idades foram determinadas por sorteio, para cada ponto amostral.

II.5.2. Comportamento de oviposição no campo

Para este experimento foram utilizados coletores de ovos distribuídos em um transeto perpendicular à entrada da Reserva, distanciados entre si por, no mínimo, 60 metros. Cada coletor foi formado por um suporte de madeira com uma bandeja, também de madeira, onde distribuíram-se 36 placas de petri com 3,5 cm de diâmetro contendo meio de oviposição (fig. 2.12). O meio de oviposição constituiu-se de um preparado com ágar a 2%, leite, açúcar e corante alimentar. No campo, antes da colocação das placas sobre o suporte, cada uma delas foi pincelada com fermento biológico (*Saccharomyces cerevisiae*) concentrado a 8%.

O experimento procedeu-se em dois períodos distintos: janeiro e outubro de 1991. Em janeiro o procedimento repetiu-se por 5 dias consecutivos havendo troca das placas a cada 24 horas e utilizando-se 2 coletores. Em outubro foram utilizados 5 coletores e as trocas das placas foram feitas em intervalos de 12 horas por 3 dias consecutivos.

Após cada período de exposição, as placas foram levadas ao laboratório onde efetuaram-se as contagens de ovos presentes. Os ovos foram separados por morfologia externa, agrupados em 10 e repassados para tubinhos com meio de cultura para aguardar possíveis emergências. As drosófilas emergentes foram identificadas e quantificadas por espécie, sexo e placa de origem.

A distribuição dos ovos foi testada para agregação e ajuste à distribuição binomial negativa, utilizando-se o programa Negbinom (Krebs, 1989). A viabilidade média dos ovos foi estimada pelo número médio de emergentes para o total de tubos com 10 ovos. O tempo de desenvolvimento para os emergentes foi também computado.

II.5.3. Comportamento de pupação

plaqueadas em meio YM (0,3% de extrato de levedura; 0,3% de extrato de malte; 0,5% de peptona; 15% de glicose; 2% de ágar suplementado com 100 mg/L de clorofenicol e ajustado para PH 3,7-4,0 com 1N de HCl). As placas foram incubadas a 25^{0}C por 24 horas e, após esse período foram examinadas para o desenvolvimento de colônias de leveduras. As diferentes colônias presentes em cada uma das placas foram separadas e semeadas em meio líquido e assim transportadas para o Laboratório de Sistemática de Leveduras do Departamento de Microbiologia -Centro de Ciências da Saúde da Universidade Federal do Rio de Janeiro, onde procederam-se as identificações. Os dados de presença e ausência das espécies de levedura foram usados como base para descrever a freqüência da ocorrência das espécies por categoria de idade de fruto. Os números populacionais foram tomados pelas unidades formadoras de colônia (CFU) obtidas nas placas semeadas a partir das várias diluições (número de isolados)

II.5.4.2 Leveduras transportadas pelos adultos de *Drosophila*

Os insetos examinados para o carreamento de leveduras na parte externa do corpo foram coletados sobre os frutos de *P.amapa*, utilizando-se um aspirador, previamente esterilizado. Em 1992 as drosófilas utilizadas para a avaliação de leveduras transportadas na parte externa do corpo foram todas aspiradas sobre frutos com até de 1 dia de exposição. Após aspiradas, as drosófilas foram repassadas diretamente para uma placa de petri contendo meio de cultura de ágar YM. Essas placas foram levadas ao laboratório e foi permitido às moscas caminharem sobre elas por 5 a 8 horas. Após esse tempo, as drosófilas foram retiradas e identificadas no laboratório. As placas foram incubadas a 25 graus e o reconhecimento, separação de colônias e identificações procederam-se como no item anterior.

II.5.4.3. Leveduras consumidas pelos adultos de *Drosophila*

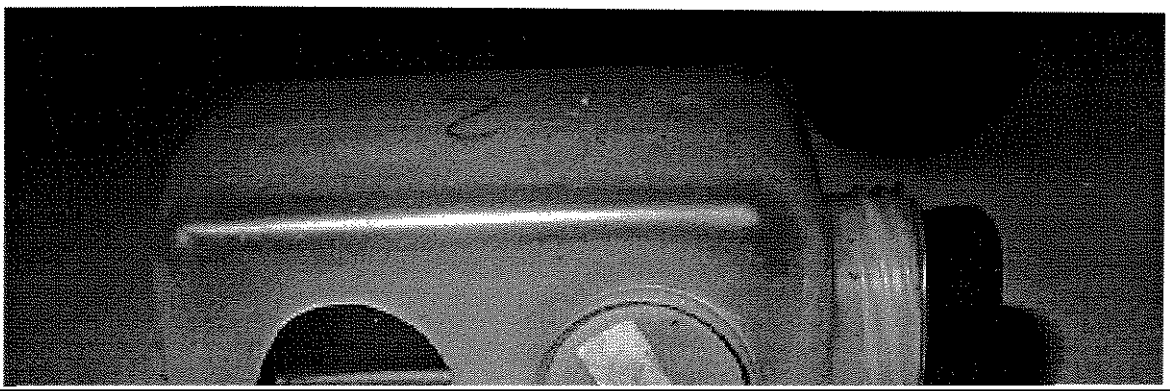
Para as moscas utilizadas na identificação das leveduras presentes no trato digestivo (papo) os frutos foram organizados de acordo com o mesmo procedimento utilizado no experimento de atratividade, sendo que neste caso, as moscas foram aspiradas sobre os conjuntos de frutos com idades diferentes e conhecidas. O exame das leveduras presentes no papo das drosófilas obedeceu

De cada uma das espécies foi efetuado um cruzamento entre duas linhagens do laboratório. Foram feitos os seguintes cruzamentos:

Espécie	**Linhagem da fêmea**	**Linhagem do macho**
D.sturtevanti	D21263	D11091
D.malerkotliana	E51026.01	D32002.10
D.paulistorum	C21015	C21015
D.tropicalis	E54020.02	E52026.01
D.willistoni	D13082	E32440

*As linhagens codificadas com a letra **C** foram coletadas em 1990, as com letra **D** em 1991 e **E** em 1992

Entre 15 e 25 casais de cada espécie foram individualizados em caixinhas contendo o meio de oviposição distribuído em uma placa de petri de 3,5 cm de diâmetro, removível (fig. 2.13). Diariamente as placas foram trocadas e os ovos contados. A cada troca, a placa com meio foi pincelada com fermento biológico (*Saccharomyces cerevisae*) a 8%. A contagem cessou com a morte da fêmea. Não houve a substituição dos machos mortos.



II.6.2- Viabilidade ôvo-adulto.

Vários experimentos foram desenvolvidos com o objetivo de estimar a viabilidade ôvo-adulto das mesmas espécies e linhagens avaliadas quanto ao padrão de oviposição em condições de laboratório. Estes experimentos foram feitos com algumas variações metodológicas com o intuito de obter-se uma padronização dos procedimentos, adequada ao material estudado. Uma descrição sucinta de cada variação experimental e os resultados alcançados em cada uma delas estão apresentados no apêndice 1. Estes resultados não foram incorporados ao corpo da tese. devido a não obtenção da padronização almejada.

II.6.3. Tempo de desenvolvimento

O tempo de desenvolvimento de cada espécie foi medido em experimento utilizando-se em torno de 30 tubos de meio de cultura com 10 ovos por tubo com 15cc de meio padrão e 0,1ml de fermento biológico. Os adultos foram retirados e contados diariamente até que cessassem todas as emergências. As linhagens utilizadas foram as mesmas do experimento de viabilidade, sendo que este experimento foi realizado anteriormente àqueles.

II.6.4. Longevidade das espécies

Os experimentos para a obtenção deste parâmetro foram efetuados utilizando-se o mesmo material de F1 do experimento de oviposição no laboratório. Dez casais, com um dia de emergidos, foram colocados em garrafas com 60 g de meio de cultura, em 5 replicações, alimentados e transferidos a cada três dias para uma nova garrafa com meio. No momento da troca, os indivíduos mortos foram contados e identificados por sexo. O procedimento estendeu-se até a morte do último indivíduo. A longevidade foi computada em termos da porcentagem de sobreviventes por dia e as idades com 50% de sobreviventes para cada espécie.

CAPÍTULO. III.

RESULTADOS

III. 1- A fenologia de *Parahancornia amapa*

O amapa segue um padrão fenológico do tipo regular, com ligeira assincronia entre os indivíduos de uma mesma localidade. Possui copa sempre verde, com mudança foliar gradativa. Na área do Mocambo a troca de folhas inicia-se em abril na maioria dos anos, estendendo-se até os meses de setembro/outubro quando pode-se observar até 80% de folhas novas nas copas. O padrão de floração aproxima-se do que Gentry (1974, apud Morellato et al 1990) classificou como "cornucópia", com produção de curta duração de um grande número de flores. O período de floração coincide seguramente com a época mais seca, entre junho e outubro. O pico de queda das flores ocorre na maioria dos anos em setembro. As flores de *P.amapa* são muito pequenas e difíceis de serem observadas na copa das árvores, de modo que em diversas ocasiões a floração só foi constatada a partir da queda das flores. À mudança foliar e a floração segue-se o período de frutificação e maturação dos frutos. Os frutos levam três a quatro meses para completar seu desenvolvimento. A queda de frutos maduros inicia-se no final de dezembro, coincidentemente com o início das chuvas e prolonga-se por todo período chuvoso, podendo ir até meados de abril ou maio, dependendo do ano. O exame do material coletado em outras regiões e depositados no herbário do MPEG, indica a presença de flores e botões em amostras coletadas entre abril e setembro dependendo da localidade e do ano da observação.

Na área do Mocambo a floração apresentou-se com razoável sincronia entre os indivíduos e esteve concentrada em um período de 1 a 2 meses enquanto que a frutificação abrangeu um período maior e a sua duração foi mais variável entre as árvores. O período de disponibilidade dos frutos para os insetos foi estabelecido considerando a observação da presença e queda dos frutos maduros da árvore.

A presença de frutos velhos no solo foi desconsiderada pois o fruto de *P. amapa* graças a sua consistência fibrosa, pode permanecer com a sua forma inalterada sobre o solo da floresta, mesmo muito tempo depois de terminada a frutificação e quando os mesmos já não são mais utilizados pelos insetos. O fruto de *P.amapa* esteve principalmente disponível entre novembro e março de cada ano. Havendo menor oferta entre julho e setembro (fase inicial da maturação) (fig. 3.1). A ausência de frutos pôde ser notada, dependendo do ano, nos meses de maio, junho, julho e agosto.

O processo de amadurecimento dos frutos ocorre apenas enquanto estes estão ligados à árvore mãe e é gradativo. O período de maior intensidade de queda de frutos é entre janeiro e fevereiro. A queda pode se dar espontaneamente, ou provocada prematuramente pela ação do vento ou de alguns animais. Macacos (*Saguinus midas)* costumam consumir a polpa e as sementes do fruto maduro ainda na árvore, lançando as sobras ao solo.

O fruto maduro apresenta uma casca fina, cor marrom escura ou arroxeada, um mesocarpo fibroso e um endocarpo de consistência gelatinosa onde prendem-se as sementes. O cheiro é bastante ativo mantendo-se mesmo depois do fruto congelado e descongelado. Trazido para o laboratório para a observação de emergência dos insetos o fruto foi capaz de permanecer até 3 meses a 25^{0}C sem apresentar sinais de apodrecimento. Os frutos velhos são reconhecidos por sua coloração mais escura, tendendo a preto.

Um número reduzido de frutos desenvolveu fungos do tipo Basideomyceto. Cerca de 11% dos frutos trazidos para o laboratório tiveram suas sementes germinando durante o período de observação produzindo plântulas de até 20cm e, neste caso, é bom lembrar que boa parte dos frutos já chegou no laboratório sem as sementes.

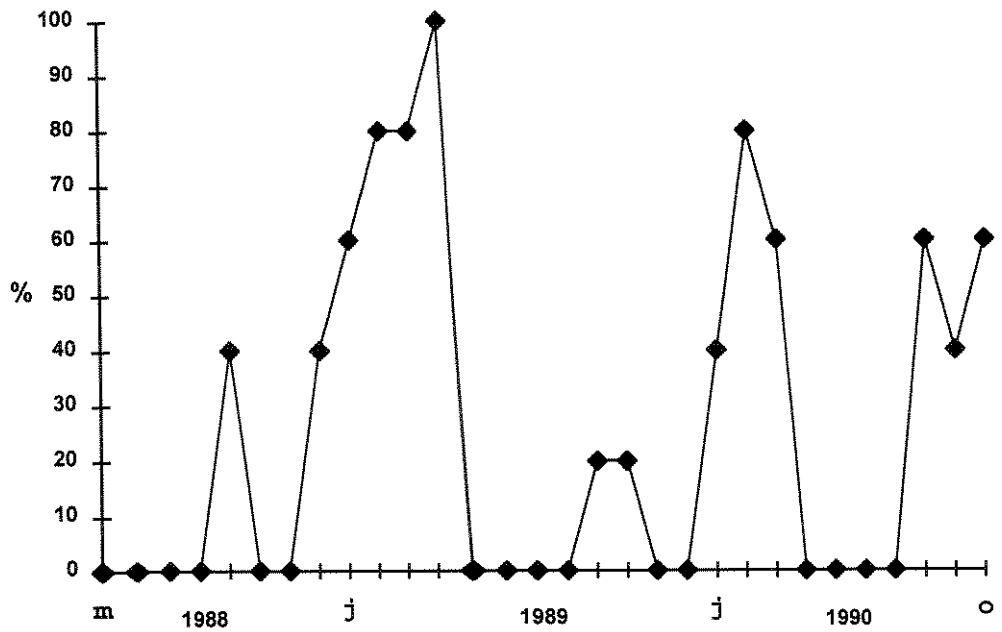


Fig. 3.1 Variação da disponibilidade de frutos de *P. amapa* sobre o solo, baseada em dados percentuais de plantas em fase de frutificação e queda de frutos. Dados obtidos entre maio de 1988 e outubro de 1990 para 5 árvores observadas.

III.2 Insetos

III.2.1 Emergência e padrão de abundância

Durante o período de frutificação de 1989/90 foram coletados no total 642 frutos. Destes 179 foram maduros, inteiros e com idade conhecida, de modo que puderam ser usados nas análises quantitativas. Em 1990 /91 foram 288 os frutos trazidos ao laboratório para verificação de emergências dos quais 189 compuseram as análises. No último período de observação, dos 176 frutos trazidos ao laboratório para observação de emergência de insetos 157 encontraram-se nas condições pré-definidas para serem incluídos nas análises. No cômputo geral observou-se a emergência de 32.482 insetos a partir de 534 frutos, sendo 11. 324 insetos emergidos de 264 frutos em 1990; 9.460 insetos emergidos de 105 frutos em 1991 e 11.698 insetos emergidos de 165 frutos em 1992.

A tabela 3.1 oferece uma lista dos insetos identificados entre os emergidos do fruto de *Parahancornia amapa* durante o período de estudo e a tabela 3.2 apresenta o número de indivíduos das ordens e famílias identificadas em cada ano. Os dípteros representaram mais de 90 % dos insetos presentes, seguido dos coleópteros que compuseram 1 a 2 % do total. As outras ordens representadas foram Hymenoptera com 4 famílias de parasitóides identificadas (Bethylidae, Braconidae, Eucoilidae e Evaniidae); Hemiptera (Miridae); Homoptera e Lepidoptera, cada um com um morfotipo não identificado. A família Drosophilidae predominou em todos os períodos e representou cerca de 63% do total de insetos emergidos, sendo seguida pelos Sciaridae (21%), Psychodidae (4%), Stratiomyidae (3%) e pelos besouros Nitidulidae (3%) .

De acordo com informações disponíveis na literatura e observações realizadas ao longo deste trabalho, as famílias de insetos emergentes foram agrupadas quanto ao hábito alimentar predominante em suas larvas, sempre que isto foi possível. Alguns taxa não foram classificados por não terem hábito alimentar conhecido ou tê-lo muito diversificado. Em todos os anos os saprófagos destacaram-se entre os emergentes do fruto (63%, 59% e 54% respectivamente em 1990, 1991 e 1992), enquanto que predadores e parasitas, representaram, entre 30 e 40% dos taxa presentes. Alguns insetos fitófagos foram identificados em todos os anos, representando no entanto menos de 10% das categorias taxonômicas identificadas em cada ano (tab. 3.2 e fig. 3.2 a, b, c).

Apesar de manter o predomínio, a família Drosophilidae sofreu diminuição gradativa na sua abundância relativa entre os períodos de coleta (76% em 1990, 62%. em 1991 e 52% em 1992). As curvas de distribuição de abundância tanto dos insetos emergidos nos três anos de estudo como dos insetos emergidos em cada ano mostram padrão semelhante, aproximando-se da distribuição log-série, com a maioria dos taxa ocorrendo com abundância intermediária (fig. 3.3 e 3.4)

TABELA 3.1 Insetos emergidos do fruto de *P. amapa* durante o período de estudo.

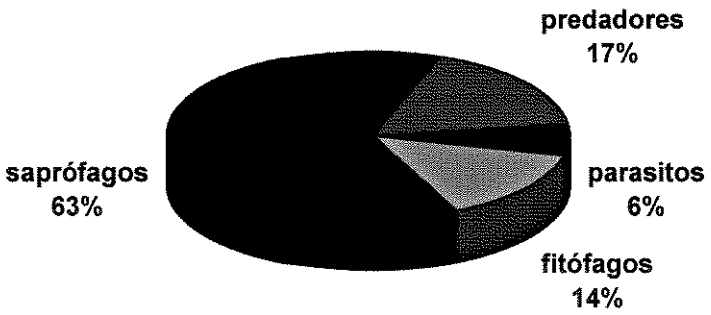
COLEOPTERA		**DIPTERA**
Anthribidae		Anisopodidae
Bostrichidae		Cecidomyiidae
Cerambycidae	Nyssodrysola n.sp	Ceratopogonidae
Curculionidae	Lechriops sp	Chironomidae
	Lithinini sp	Chloropidae
	Metamasius aff inaequalis n.sp	Dolichopodidae
Erotylidae		Drosophilidae
Hydrophilidae	Sphaeridiinae	Empididae
Lathridiidae		Micropezidae
Nitidulidae	Brachypeplus anceps	Milichiidae
	Stelidota	Mycetophilidae
	Lobiopa	Neriidae
Scarabaeidae		Phoridae
Scolytidae		Psychodidae
Staphylinidae	Copropus sp	Sciaridae
	Xantopygus sp	Stratiomyidae
	Brachydirus sp	Synneuridae
Crysomelidae		Syrphidae
Histeridae		Tachinidae
Cucujidae		Tipulidae
Hymenoptera		Nematocera (outros)
Braconidae	Alysiinae	Acalyptrata (outros)
	Brachistini	
	Phaenocarpa complexo	Hemiptera
	Phanerotoma	Miridae
	Rhaconotus	
Eucolidae	Gonopsis	Homoptera
Evaniidae	Semaeomya	
Diapriidae		

Tabela 3.2 Número de indivíduos e caracterização por hábito alimentar dos insetos emergidos dos frutos de *Parahancornia amapa* em cada ano.

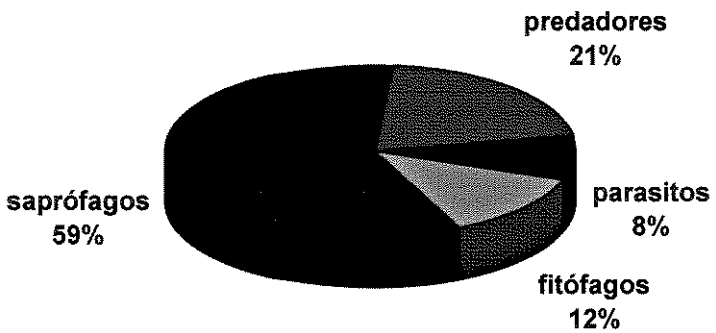
Taxa	Hábito Alimentar	Anos de Coleta			Total (534 frutos)
		1990 (264 frutos)	1991 (105 frutos)	1992 (165 frutos)	
COL-Anthribidae	*	0	0	1	1
COL-Bostrichidae	Fitófago	17	4	7	28
COL-Cerambycidae	Fitófago	15	1	187	203
COL-Curculionidae	Fitófago	4	6	5	15
COL-Erotylidae	Fitófago	2	0	0	2
COL-Hydrophilidae	Predador	3	0	0	3
COL-Lathridiidae	saprófago	1	0	0	1
COL-Nitidulidae	saprófago	86	189	569	844
COL-Scarabaeidae	saprófago	1	0	1	2
COL-Scolytidae	saprófago	5	0	5	10
COL-Staphylinidae	Predador	13	36	13	62
COL-Crysomelidae	Fitófago	0	1	0	1
COL-Histeridae	Predador	0	1	1	2
COL-Cucujidae	Fitófago	0	0	15	15
COL-outros	*	17	12	22	51
DIP- Anisopodidae	saprófago	4	4	0	8
DIP- Cecidomyiidae	saprófago	21	48	134	204
DIP- Ceratopogonidae	Predador	150	41	2	193
DIP- Chironomidae	saprófago	1	2	1	4
DIP- Chloropidae	saprófago	2	0	0	2
DIP- Dolichopodidae	Predador	96	30	27	153
DIP- Drosophilidae	saprófago	8.602	5.917	6.017	20.536
DIP- Empididae	Predador	0	0	3	3
DIP- Micropezidae	saprófago	8	2	0	10
DIP- Milichiidae	saprófago	3	0	1	4
DIP- Muscidae	saprófago	6	4	0	10
DIP- Mycetophilidae	saprófago	7	20	21	48
DIP- Neriidae	saprófago	1	0	0	1
DIP- Phoridae	saprófago	87	54	269	410
DIP- Psychodidae	saprófago	866	355	39	1.260
DIP- Sciaridae	saprófago	658	2483	3753	6.894
DIP- Stratiomyidae	saprófago	363	93	464	920
DIP- Synneuridae	saprófago	2	0	1	3
DIP- Syrphidae	Predador	8	4	0	12
DIP- Tachinidae	Parasita	21	2	17	40
DIP- Tipulidae	saprófago	22	46	3	71
DIP- Nematocera outros)	*	27	3	1	31
DIP- Acalyptrata (outros)	*	18	0	0	18
DIP- outros	*	2	2	2	6
HEM- Miridae	*	6	0	1	7
HOM	*	0	0	4	4
HYM- microhymenópteros	Predador	180	103	101	384
LEP	*	3	0	13	16
Totais		11324	9460	11698	32482

COL=COLEOPTERA DIP=DIPTERA HEM=HEMIPTERA HOM=HOMOPTERA HYM= HYMENOPTERA LEP=LEPIDOPTERA

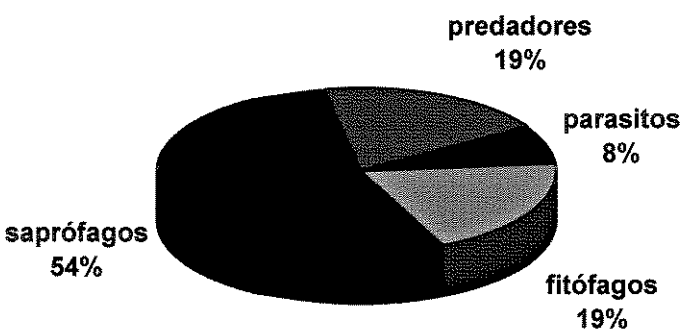
* grupo com habito alimentar não definido



(a)

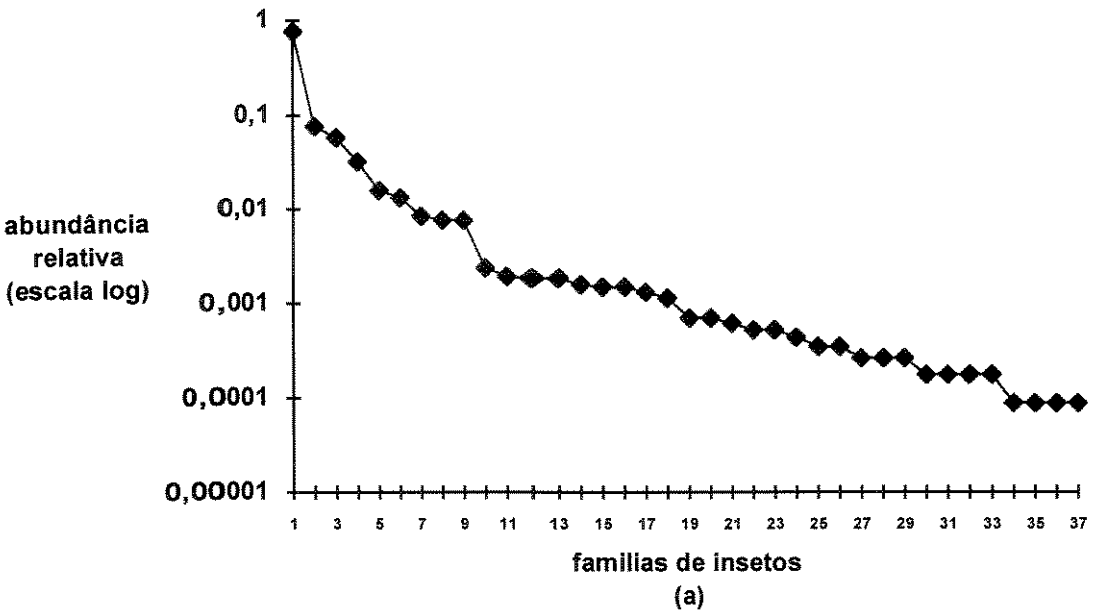


(b)



(c)

Fig. 3.2. Proporção de indivíduos representando as diversas categorias de hábito alimentar entre os insetos emergentes de *P.amapa* nos três anos de observação (a) 1990 (b) 1991 e (c)1992.



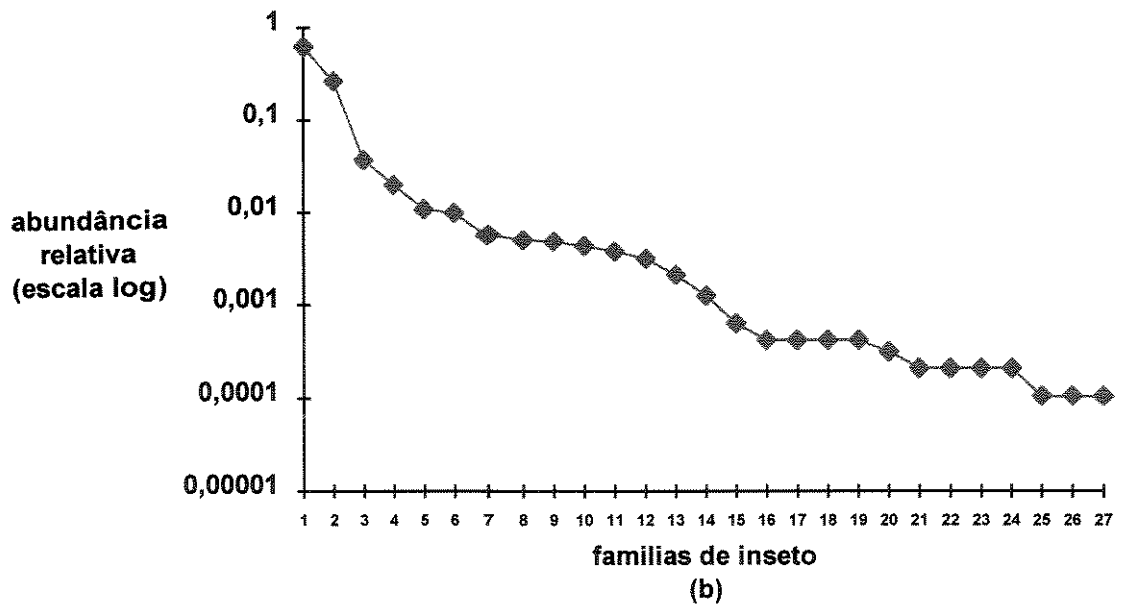


Fig. 3.3- Distribuição de abundância das famílias de inseto em (a)1990 (b)1991, para as familias apresentadadas na tab. 3.2

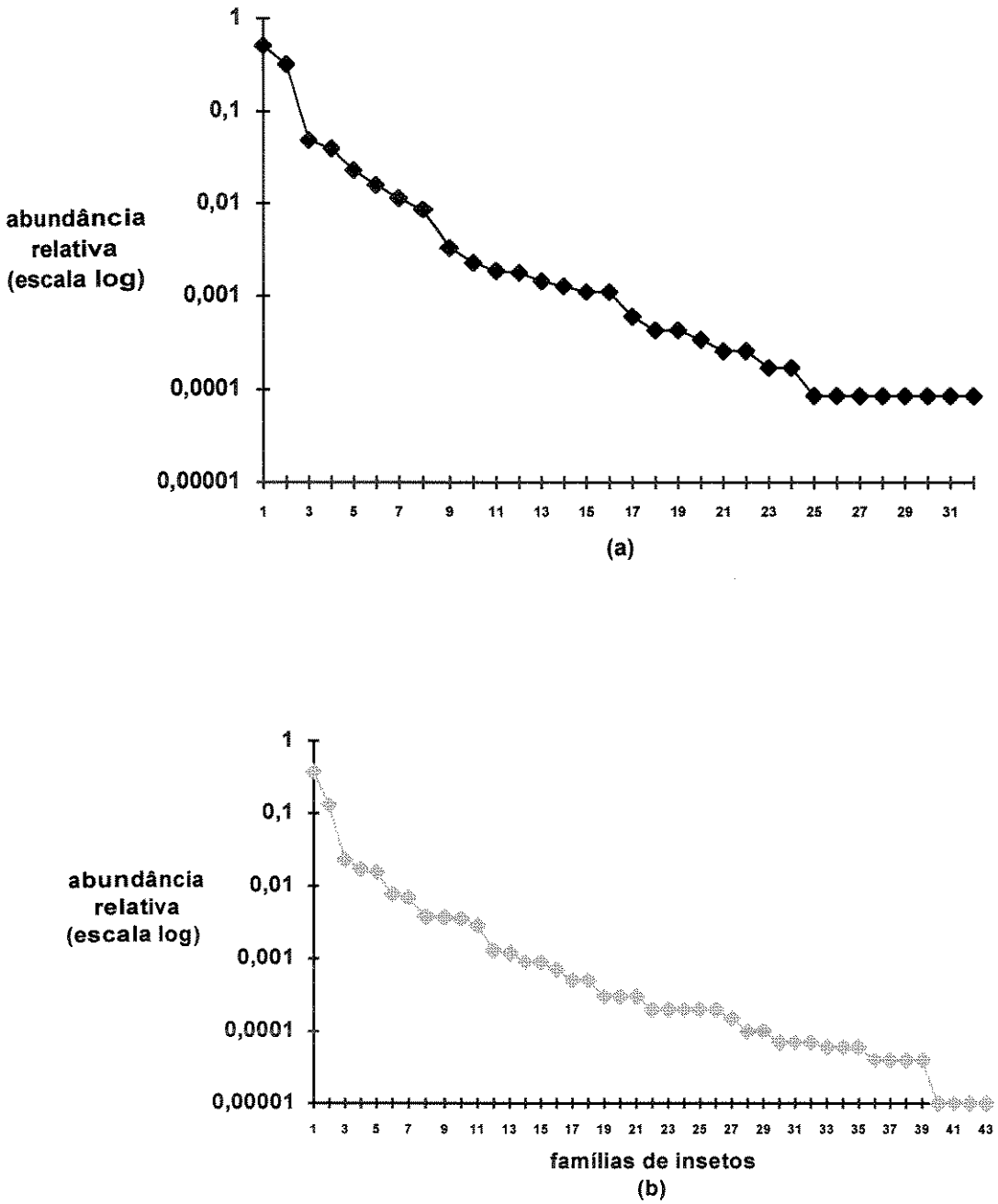


Fig. 3.4- Distribuição de abundância das famílias de inseto em (a)1992 (b)total dos anos, para as familias apresentadadas na tab. 3.2.

III.2.2 Diversidade em cada ano

A tabela 3.3 mostra os resultados da avaliação do padrão de diversidade apresentado pelos insetos emergentes do fruto de *P.amapa* nos três períodos de frutificação. O ano de 1990 foi o que apresentou a maior riqueza, quando foram distinguidos 37 taxa de insetos. Este número diminuiu para 27 em 1991 e voltou a crescer em 1992 com 32 taxa distinguidos. De acordo com as medidas de heterogeneidade obtidas pelos índices de Shannon e Simpson houve um aumento gradual na diversidade das amostras de 1990 para 1992. Os valores do índice de dominância de Berger-Parker (1970, apud Magurran, 1988) apontam para uma diminuição ano a ano na relação de predominância do taxa mais abundante (família Drosophilidae), indicando também um aumento da diversidade no período.

III.2.3 Diversidade entre os anos

As comunidades amostradas nos três anos de observação apresentaram uma similaridade de mais de 80% , de acordo com o índice calculado (tabela 3.4), indicando que não houve mudança substancial na composição nem na

Tabela 3.3 - Avaliação do padrão de diversidade das amostras de insetos emergente nos diferentes anos com base nos índices de heterogeneidade. N(1) e n(2) representam o número de espécies igualmente comuns necessárias para produzir a diversidade estimada pelos respectivos índices.

Anos de Coleta	Número de Taxa	Número de Indivíduos	Índice de Shannon (H') N(1)	Índice de Simpson (1-D) N(2)	Índice de Berger-Parker *d*
1990	37	11.324	1,534 2,9	0,413 1,702	0,76
1991	27	9.460	1,642 3,12	0,538 2,165	0,62
1992	32	11.698	1,938 3.83	0,628 2,686	0,51

Tabela 3.4 - Similaridade entre as amostras de insetos emergentes nos três anos de estudo, de acordo com o índices de Morisita (Krebs, 1988).

	1990	**1991**	**1992**
1990	1,00	0,94	0,86
1991		1,00	0,98
1992			1,00

III. 3. Drosofilídeos

III.3.1 Emergência dos Drosofilídeos

A tabela 3.5 apresenta a relação de todas as espécies e gêneros de Drosophilidae identificados neste trabalho, com os respectivos códigos de denominação utilizados e referências de autor e localidade tipo. A maior parte das espécies e gêneros são da região Neotrópica. As exceções são *D. latifasciaeformis* (faixa tropical), *D. malerkotliana* (faixa tropical) e *D. simulans* (cosmopolita). Na tabela 3.6 são apresentados os números de indivíduos obtidos de cada uma dessas espécies nos três anos de estudo. Para efeito de algumas das análises quantitativas, parte dessas espécies foram reunidas em seus grupos ou subgrupos e algumas morfoespécies foram acrescentadas à lista da coleção geral. Entre os drosofilídeos identificados foram encontradas 21 espécies de *Drosophila,* 1 espécie de *Neotanygastrela* e 1 espécie de *Diathoneura,* além de 12 outros morfotipos e alguns indivíduos reconhecidos apenas a nível de grupo ou subgrupo. O padrão geral entre os emergentes foi de um número reduzido de espécies muito abundantes (*D. malerkotliana* e as espécies do subgrupo **willistoni** totalizaram 85% das drosófilas coletadas) e de um maior número de espécies com baixa freqüência.

III.3.2. Distribuição de freqüência das espécies do Subgrupo *willistoni*

O teste Qui-quadrado para a distribuição da freqüência das espécies nos três anos de coleta indicou alteração significativa ($p<0,01$) na abundância relativa das espécies. *D. paulistorum* foi a espécie mais freqüente, entre os emergentes do subgrupo nos três anos de estudo, representando cerca de 48% da amostra. A segunda abundância ficou com *D. tropicalis* (38%), seguida de *D. willistoni* (19%).

D. equinoxialis foi a espécie menos freqüente, representando apenas 5% da amostra. *D. tropicalis* aumentou sua freqüência dentro do subgrupo do primeiro para o terceiro ano. A freqüência de *D. paulistorum* sofreu queda gradativa neste mesmo período e *D. willistoni* e *D. equinoxialis* mostraram oscilações de freqüência entre os anos de coleta (tab.3.7).

III.3.3 Abundância das espécies de Drosophila em cada ano.

D. malerkoltliana teve sua abundância ascendendo no decorrer dos anos. Em termos absolutos houve um salto entre 1990 e 1991 que se manteve em 1992. Em termos relativos houve uma ascendência aproximadamente constante ao longo dos três anos (20%, 33% e 48%). O subgrupo **willistoni** aumentou em abundância, em termos absolutos, entre 1990 e 1991 e decresceu em 1992 a níveis ligeiramente inferiores ao do primeiro ano. Em termos relativos o subgrupo sofreu um decréscimo gradativo ao longo dos três anos, sendo que a maior queda se deu entre 1990 e 1991, de 61% para 48%, ficando a abundância em 1992 em 45% do total. *D. sturtevanti* seguiu *D. malerkotliana* e o subgrupo **willistoni** na escala de abundância, apresentando respectivamente 9%, 18% e 6% de freqüência em relação aos totais anuais. *D. sturtevanti* apresentou abundância visivelmente maior em 1991, tanto em termos absolutos quanto relativos. A abundância relativa desta espécie sofreu um ligeiro decréscimo em 1992 em comparação a 1990. *D camargoi* e *D. fulvimacula* apresentaram níveis de abundância igual ou superiores a 1% do total de drosófilas apenas nas coletas de 1990. As demais espécies foram numericamente pouco expressivas, porém em termos absolutos suas maiores abundâncias também foram registradas em 1990 (tab. 3.6 e fig. 3.5 e 3.6)

Apesar do padrão geral de abundância não se modificar visivelmente entre os anos, nas curvas de ordenação da abundância onde são consideradas a abundância do subgrupo **willistoni** como um todo (curvas **a** das fig. 3.6, 3.7 e 3.8)

observa-se em 1992 a inversão de posição entre subgrupo **willistoni** e *D. malerkotliana,* entre o primeiro e segundo lugares. Considerando as curvas onde as espécies do subgrupo **willistoni** são tratadas separadamente (curvas b das fig. 3.6, 3.7 e 3.8), pode-se notar que o predomínio de *D. paulistorum* ocorre apenas no primeiro ano. Após isto, a espécie cai para o segundo lugar na ordenação de abundância trocando de posição com *D. malerkotliana* e a ordem de importância varia entre os anos para todas as demais 5 primeiras espécies mais abundantes.

Tab. 3.5 Lista de espécies e gêneros de Drosophilidae identificados entre os insetos presentes neste trabalho.

Código	*Espécies*	Localidade tipo
Diat	*Diatoneura Duda, 1924; sp. tipo D. taeniatipennis*	*loc. tipo Costa Rica*
cam	*Drosophila camargoi Dobzhansky & Pavan, 1950*	*loc. tipo Belém PA Brasil*
cof	*Drosophila coffeata Williston, 1896*	*loc. tipo St Vicent West Indies*
equi	*Drosophila equinoxialis Dobzhansky, 1946*	*loc. tipo Amazonas Brasil*
frot	*Drosophila frotapessoae Vilela & Bacchli, 1990*	*loc. tipo Peru*
ful	*Drosophila fulvimacula Patterson & Mailand, 1944*	*loc. tipo México*
fum	*Drosophila fumipennis Duda, 1925*	*loc. tipo Costa Rica*
lat	*Drosophila latifasciaeformis Duda, 1940*	*loc. tipo Uganda África*
mal	*Drosophila malerkotliana Parshad & Paika, 1964*	*loc. tipo Ásia*
men	*Drosophila medionotata Frota-Pessoa, 1954*	*loc. tipo São Paulo Brasil*
mes	*Drosophila mediosignata Dobzhansky & Pavan,*	*loc. tipo São Paulo Brasil*
met	*Drosophila mediostriata Duda, 1925*	*loc. tipo Costa Rica*
neb	*Drosophila nebulosa Sturtevant, 1916*	*loc. tipo Sto Vicent West Indies*
pal	*Drosophila pallidipennis Dobzhansky & Pavan, 1943*	*loc. tipo São Paulo Brasil*
pau	*Drosophila paulistorum*	*loc. tipo São Paulo Brasil*
pse	*Drosophila pseudosaltans Magalhães, 1956*	*loc. tipo São Paulo Brasil*
sim	*Drosophila simulans Sturtevant, 1919*	*loc. tipo New York USA*
stu	*Drosophila sturtevanti Duda, 1927*	*loc. tipo Mapiri Bolivia*
tro	*Drosophila tropicalis Burla & da Cunha, 1949*	*loc. tipo Goiás Brasil*
tuc	*Drosophila tuchaua Pavan, 1950*	*loc. tipo Belém PA Brasil*
wil	*Drosophila willistoni Sturtevant, 1916*	*loc. tipo Sto. Vicent West Indies*
Neo	*Neotanygastrella Duda, 1924 sp. tipo N. tricoloripes*	*loc. tipo Costa Rica*

TABELA 3.6 Total de indivíduos das espécies, grupos de espécies e morfoespécies espécies de Drosophilidae identificados entre os insetos emergentes dos frutos de *P. amapa* em cada um dos três anos de observação.

Número de frutos com insetos emergentes entre parênteses

Drosófilas	**1990 (112 frutos)**	**1991 (76 frutos)**	**1992 (96 frutos)**	**total (284 frutos)**
D. camargoi [1]	472	0	2	474
D. coffeata[1]	66	0	1	67
D. fulvimacula[1]	111	0	2	113
D. latifasciaeformis[1]	0	0	3	3
D. fumipennis[1]	1	0	1	2
D. malerkotliana	1707	1984	2875	6566
D. mediosignata[1]	4	0	0	4
D. medionotata[1]	1	0	0	1
D. nebulosa[1]	4	0	0	4
D. simulans[1]	34	4	7	45
D. sturtevanti[1]	798	1070	385	2253
Diatoneura[1]	5	0	9	14
Drosophilidae[1]	10	2	1	13

TABELA 3.7 Número de indivíduos do subgrupo **willistoni** identificados nas amostras de machos examinados entre os insetos emergentes do fruto de *Parahancornia amapa* nos três anos de estudo. Valores de χ^2 para cada célula e para o conjunto das espécies.

Espécie/anos	**1990**	**1991**	**1992**	**total**
D. equinoxialis	8 $\chi2$=0,80	2 $\chi2$=1,62	4 $\chi2$=0,14	14
D. paulistorum	49 $\chi2$=5,80	48 $\chi2$=0,00	43 $\chi2$=0,57	140
D. tropicalis	16 $\chi2$=3,50	22 $\chi2$=1,15	43 $\chi2$=8,58	81
D. willistoni	19 $\chi2$=0,03	28 $\chi2$=3,40	11 $\chi2$=4,04	58
total	92	100	101	293

$\chi2$= 29,63 p< 0,01

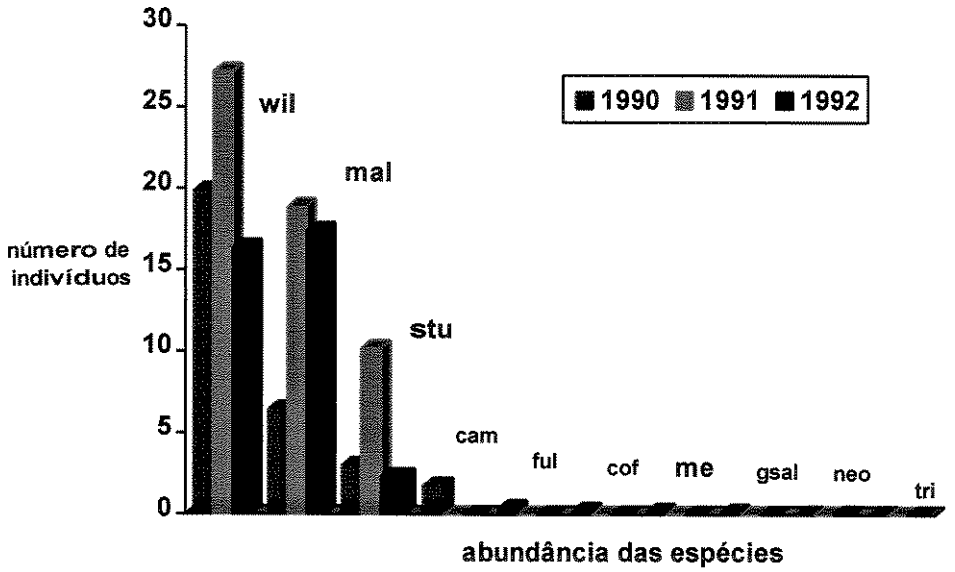


Fig. 3.5 Número médio de indivíduos por fruto das espécies mais abundantes entre os drosofilídeos emergentes em cada ano de estudo. Códigos das espécies definidos na tabela 3.5

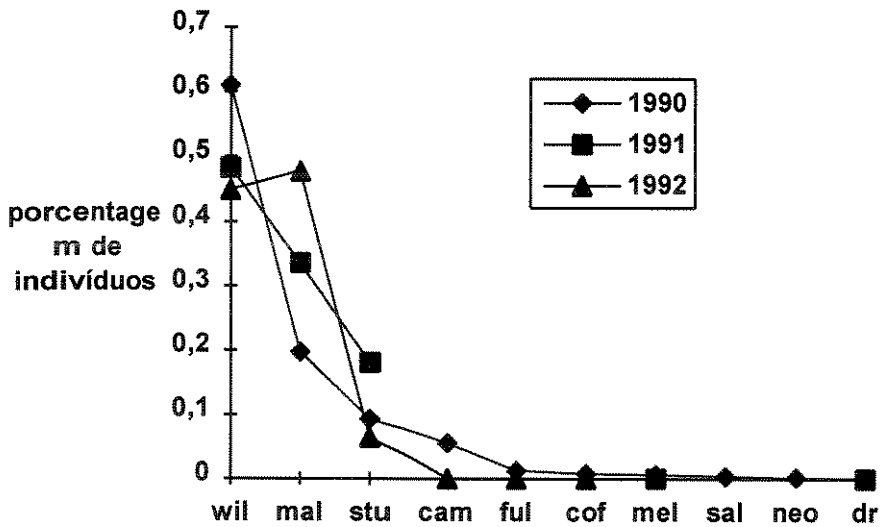


Fig. 3.6 Freqüência relativa das espécies e/ou grupos de espécies mais abundantes, em cada ano de estudo. Códigos das espécies definidos na tabela 3.5

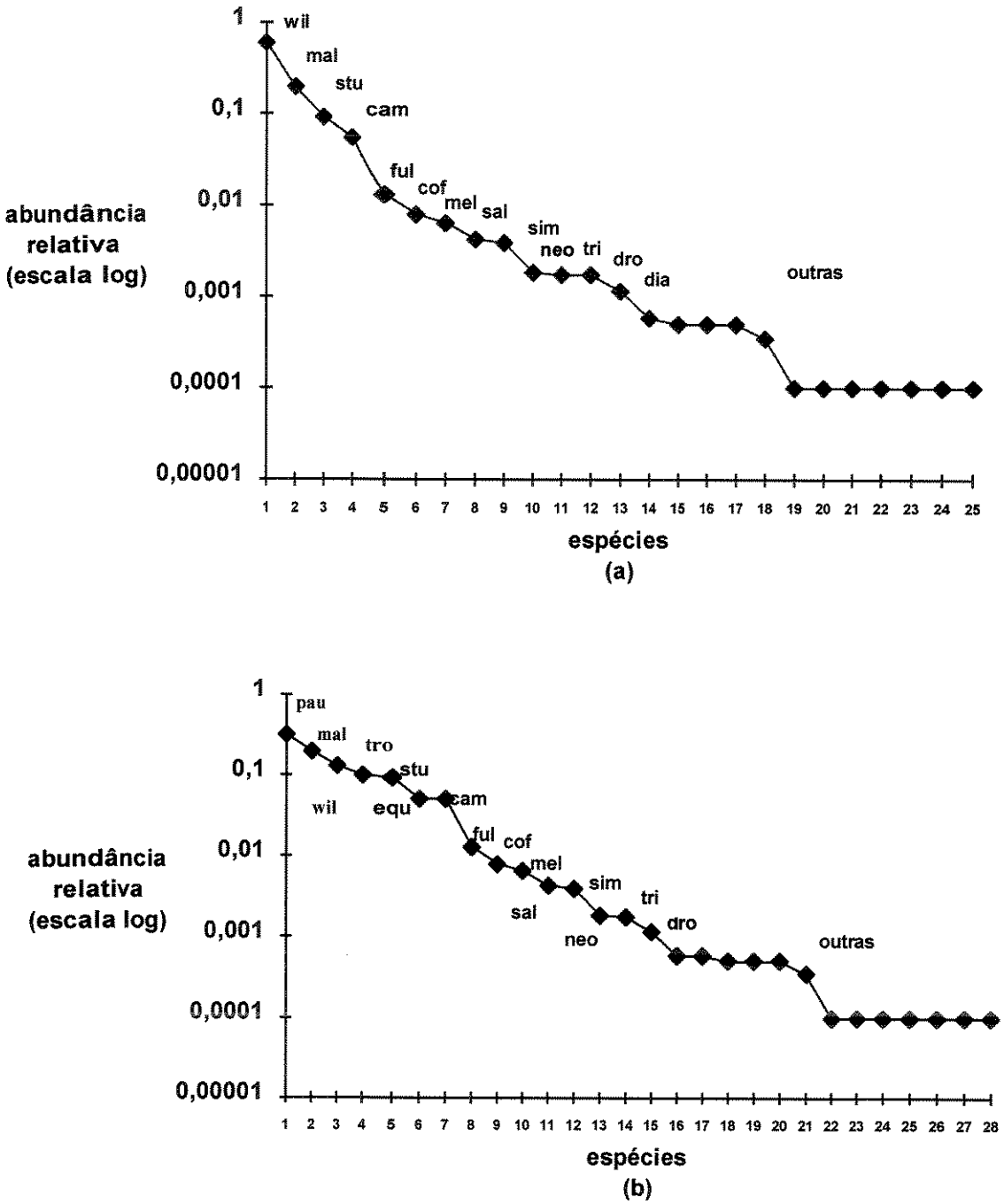
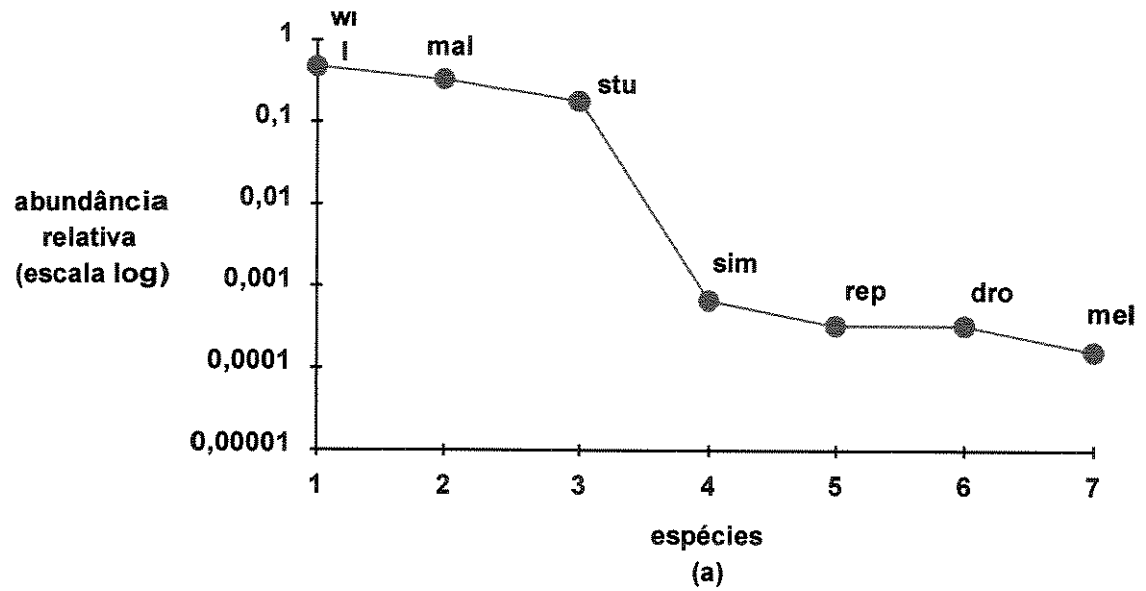


Fig. 3.7- Ordenação da abundância relativa dos taxa de Drosophilidae em 1990. (a)considerando o subgrupo **willistoni** como um só taxon e (b) considerando as 4 espécies do subgrupo **willistoni** separadamente. Códigos das espécies definidos na tabela 3.5



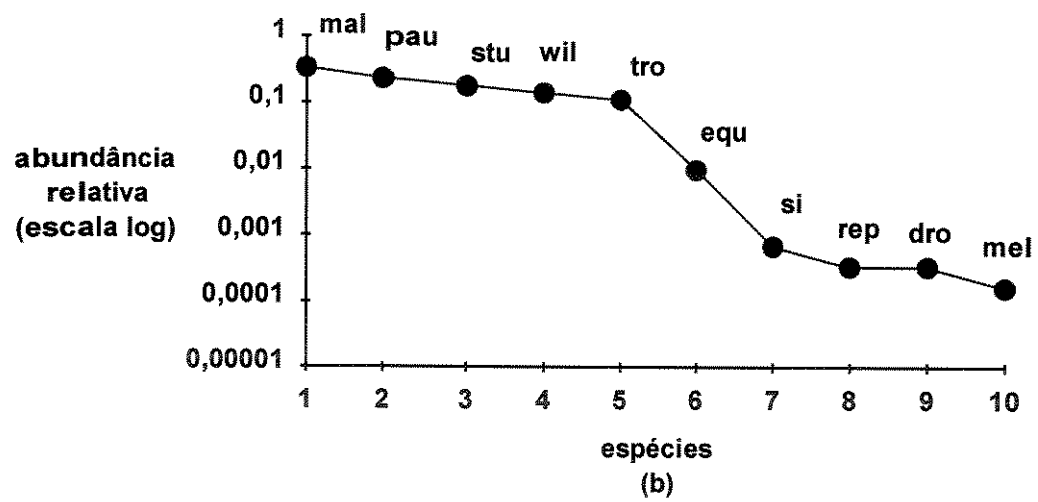
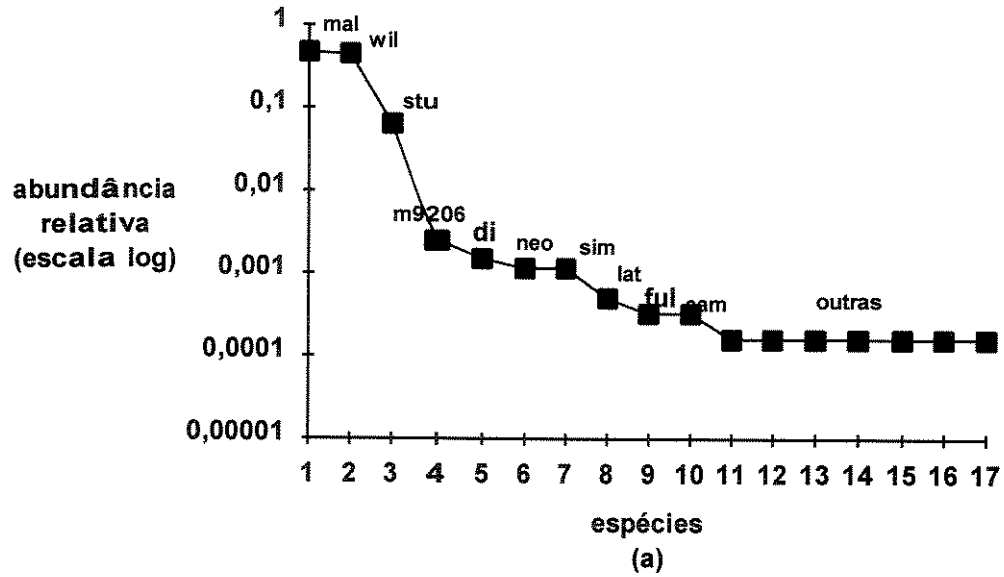
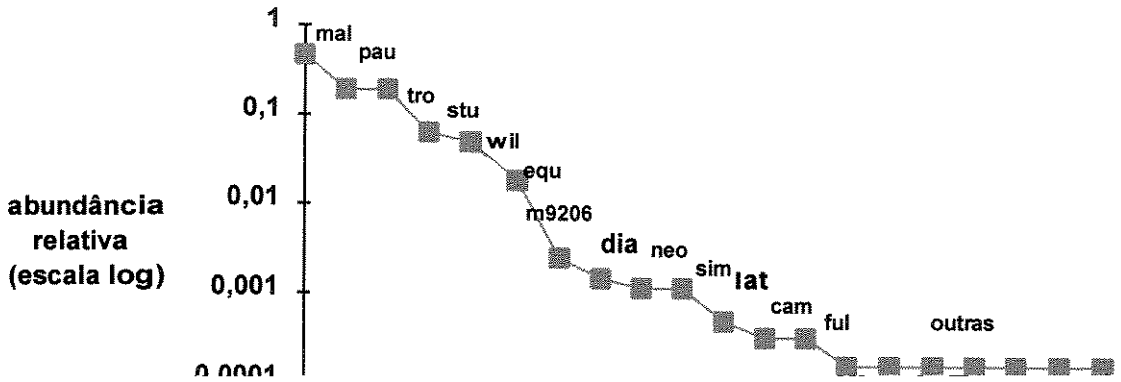


Fig. 3.8- Ordenação de abundância relativa dos taxa de Drosophilidae em 1991. (a)considerando o subgrupo **willistoni** como um só taxon e (b) considerando as 4 espécies do subgrupo **willistoni** separadamente. Códigos das espécies definidos na tabela 3.5.


1
0,1
0,01
0,001
0,0001
0,00001
abundância relativa (escala log)
mal
wil
stu
m9206
di
neo
sim
lat
ful
cam
outras
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17
espécies
(a)


1
0,1
0,01
0,001
abundância relativa (escala log)
mal
pau
tro
stu
wil
equ
m9206
dia
neo
sim
lat
cam
ful
outras

III.3.4 Diversidade de espécies em cada ano e entre os anos de estudo

Em 1990 foram registrados 25 taxa de *Drosophila*, em 1991, 7 taxa e em 1992, 17 taxa. Os índices de heterogeneidade de Shannon (tanto H' quanto N(1)), os quais são mais sensíveis às alterações nas espécies mais abundantes, indicam uma queda na diversidade de espécies de 1990 para 1992. Os índices de Simpson, mais sensíveis às modificações a nível das espécies de menor abundância, também mostram que a diversidade em 1992 foi menor do que em 1990, porém registra em 1991 um índice ligeiramente mais alto do que nos outros dois anos(tab. 3.8). A equitabilidade das amostras (E), medidas por ambos os índices, mostram também uma distribuição de abundância mais eqüitativa em 1991, quando as espécies menos abundantes estiveram ausentes e, um grau menor e aproximadamente igual de equitabilidade para 1990 e 1992.

Os índices de dominância de Berger-Parker (1970, apud Magurran, 1988) foram calculados com base nos dados de abundância das espécies, levando em consideração as freqüências estimadas para cada espécie do subgrupo **willistoni** nos três anos. Estes índices indicaram um aumento crescente de dominância da espécie mais abundante com o passar dos anos, o que consequentemente aponta para uma queda na diversidade das amostras.

De um modo geral os resultados indicam uma tendência de diminuição da diversidade com o passar dos anos.

O grau de similaridade entre os anos foi superior a 85% em todas as comparações (tab. 3.9). Isto confirma a existência de um conjunto relativamente fiel entre os taxa que utilizam o amapa em cada período de frutificação, porém a maior dissimilaridade entre 1990 e 1992 pode também indicar um processo gradativo de alteração nesta comunidade.

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

III. 4. Utilização de recursos pelas drosófilas

III. 4. 1 Ocorrência de *Drosophila* em relação ao peso dos frutos

As drosófilas foram ou não encontradas nos frutos acordo com o peso dos mesmos. (tabela 3.10). A ausência de emergência, nos frutos mais leves de cada ano, foi uma constante, apesar de haver variação no valor do peso médio dos frutos sem emergência de ano para ano.

TABELA 3.10: Peso médio dos frutos e teste-t de diferença de médias para o peso dos frutos com e sem emergência de espécimes do gênero *Drosophila.* (Teste-t feito para o logaritmo do peso.)

	1990	**1991**	**1992**
com *Drosophila*	91,23 ± 5,05 (n=112)	87,74 ± 5,70 (n=76)	97,39 ± 4,69 (n=96)
sem *Drosophila*	58,16 ± 4,38 (n=67)	60,66 ± 4,04 (n=113)	75,50 ± 4,01 (n=61)
teste-t	4,94	4,73	3,33
probabilidade	0,0001	0,0001	0,0011
peso médio dos frutos	78,85 (n=173)	71,54 (n=189)	86,44 (n=157)

Assim como o gênero como um todo, as espécies e grupos de espécie de *Drosophila* mais abundantes também apresentaram um padrão de ocorrência relacionado ao peso dos frutos. O peso médio dos frutos com emergência das espécies do subgrupo **willistoni** ficou entre 89 e 98 gramas, o de *D. malerkotliana* entre 92 e 105 gramas enquanto que o de *D. sturtevanti* ficou entre 101 e 139 gramas e o das demais espécies, agrupadas, ficou entre 94 e 174 gramas. Já com relação ao peso médio dos frutos onde não houve emergência para cada uma das espécies, este peso ficou entre 61 e 77 gramas para as **willistoni**, 62 e 74 gramas para *D. malerkotliana,* 66 e 85 gramas para *D. sturtevanti* e, 67 e 88 gramas para as demais espécies. Isto mostra que *D. sturtevanti* e as demais espécies de menor freqüência tenderam a concentrarem-se em frutos mais pesados do que as espécies mais abundantes.

A partir dos testes de comparação de médias detectaram-se diferenças significativas entre o peso médio dos frutos com e sem emergência, em todos os anos de coleta para o subgrupo **willistoni** (tab. 3.11), *D. malerkotliana* (tab. 3.12) e *D. sturtevanti* (tab. 3.13). A diferença entre os pesos médios dos frutos com presença ou ausência do agrupamento das demais espécies foi significativa nos 2 primeiros anos de coleta e reduziu-se em 1992, não sendo detectada a nível de 5% de significância (tab. 3.14).

TABELA 3.11 : Peso médio dos frutos e teste-t de diferença de médias para o peso dos frutos com e sem *Drosophila* do subgrupo **Willistoni**

	1990	**1991**	**1992**
com *Drosophila*	92,53 ± 5,49 (n=100)	89,35 ± 6,20 (n=67)	98,29 ± 5,09 (n=86)
sem *Drosophila*	61,55 ± 4,15 (n=79)	61,78 ± 3,88 (n=122)	77,49 ± 4,41 (n=71)
teste-t	4,47	4,61	3,08
probabilidade	< 0,001	< 0,001	0,002

TABELA 3.12 : Peso médio dos frutos e teste de diferença de médias (t) para o peso dos frutos com e sem *Drosophila malerkotliana*

	1990	**1991**	**1992**
com *Drosophila*	92,84 ± 6,97 (n=55)	95,49 ±7,64 (n=51)	105,58 ± 5,47 (n=73)
sem *Drosophila*	72,65±4,34 (n=124)	62,70 ±3,53 (n=138)	74,37 ±3,93 (n=84)
teste-t	2,89	4,51	5,00
probabilidade	0,004	< 0,001	< 0,001

TABELA 3.13: Peso médio dos frutos e teste-t de diferença de médias ou Kruskal-wallis* para o peso dos frutos com e sem *Drosophila sturtevanti*

	1990	**1991**	**1992**
com *Drosophila*	139,31 ± 9,50 (n=31)	126,41 ± 13,10 (n=18)	101,98 ± 6,66 (n=31)
sem *Drosophila*	66,68 ± 3,28 (n=149)	65,78 ± 3,27 (n=171)	85,66 ± 4,02 (n=126)
teste-t	-	5,27	2,38
probabilidade	-	<0,001	0,018
Kruskal-Wallis $\chi 2$	44,53	-	-
probabilidade	< 0,001	-	-

*Teste Kruskal-wallis utilizado para o caso de variâncias desiguais

TABELA 3.14. Peso médio dos frutos e teste-t de diferença de médias ou Kruskal-Wallis* para o peso dos frutos com e sem *Drosophila* das espécies agrupadas nas categoria "outras".

	1990	**1991**	**1992**
com *Drosophila*	111,51 (n=46)	174,67 (n=3)	94,40 (n=18)
sem *Drosophila*	67,56 (n=133)	69,89 (n=186)	88,17 (n=139)
teste-t	5,18	-	0,29
probabilidade	< 0,001	-	0,77
Kruskal-Wallis $\chi 2$	-	7,48	-
probabilidade	-	0,006	-

*Teste Kruskal-wallis utilizado para o caso de variâncias desiguais

III.4.2 Ocorrência das drosófilas em relação a idade dos frutos

O número de frutos com presença e ausência dos taxa de *Drosophila* em função da categoria de idade dos frutos e do ano de coleta estão apresentados nas tabelas 3. 15 e 3.16 e as freqüências das ocorrências do conjunto das drosófilas por categorias de idade do fruto e por ano de coleta nas tabelas 3.17 e 3.18. O conjunto das drosófilas apresentou efeito significativo para a idade dos frutos, sem variação significativa entre os anos de coleta ou qualquer interação entre as duas variáveis analisadas (tab. 3.19). O mesmo ocorreu para *D. malerkotliana* quando analisada separadamente (Tab. 3.20), que foi visivelmente mais abundante na categoria de idade 1. Os indivíduos do subgrupo **willistoni** mostraram diferenças significativas de ocorrência não só entre as categorias de idade dos frutos, predominando nas categorias de idade 1 e 2 , mas também em relação aos anos de coleta (a nível de 5%), com menor ocorrência em 1991. No entanto efeitos interativos entre estas duas variáveis também não foram detectados (tab. 3.21). *D. sturtevanti* não demonstrou sofrer qualquer efeito da idade dos frutos sobre a presença ou ausência das emergência nos frutos (tab. 3.22). A análise para o conjunto das demais espécies não dispôs de tamanho amostral suficiente para todas as comparações.

TABELA. 3.15 . Ocorrência de *Drosophila malerkotliana* (mal) e as espécies do subgrupo **willistoni** (wil) nos frutos por ano de coleta e categoria de idade.

Espécie	Ano de coleta	Categoria de idade dos frutos	Número de frutos com *Drosophila*	Número de frutos sem *Drosophila* a	Total de frutos
mal	90	1	15	24	30
		2	34	72	106
		3	6	28	34
		total	55	124	179
	91	1	22	16	38
		2	19	46	65
		3	10	76	86
		total	51	138	189
	92	1	47	23	70
		2	18	35	53
		3	8	26	34
		total	73	84	157
wil	90	1	20	19	39
		2	67	39	106
		3	13	21	34
		total	100	79	179
	91	1	20	18	38
		2	28	37	65
		3	19	67	86
		total	67	122	189
	92	1	46	24	70
		2	26	27	53
		3	14	20	34
		total	86	71	157

TABELA. 3.16 . Ocorrência de *Drosophila sturtevanti* (stu) e das espécies menos abundantes agrupadas (outras), nos frutos por ano de coleta e categoria de idade.

Espécie	Ano de coleta	Categorias de idade dos frutos	Número de frutos com *Drosophila*	Número de frutos sem *Drosophila* a	Total de frutos
stu	90	1	3	36	39
		2	17	89	106
		3	10	24	34
		total	30	149	179
	91	1	5	33	38
		2	7	58	65
		3	6	80	86
		total	18	171	189
	92	1	17	53	70
		2	9	44	53
		3	5	29	34
		total	31	126	157
outras	90	1	7	32	39
		2	29	77	106
		3	10	24	34
		total	46	133	179
	91	1	0	38	38
		2	2	63	65
		3	1	85	86
		total	3	186	189
	92	1	10	60	70
		2	3	50	53
		3	5	29	34
		total	18	139	157

TABELA. 3.17 Freqüência de ocorrência das espécies de *Drosophila* nos frutos de *P.amapa* em relação as categorias de idade dos frutos. Porcentagem de frutos com presença de cada espécie em relação ao número total de frutos observados.

categorias de idade	**número de frutos**	**willistoni**	**malerkotliana**	**sturtevanti**	**outras espécies**
1 (0 a 3 dias)	147	58,5	57,1	17,0	11,6
2 (4 a 8 dias)	224	54,0	31,7	14,7	15,2
3 (mais de 8 dias)	154	29,9	15,6	13,6	10,3

TABELA. 3.18. Freqüência de ocorrência das espécies de *Drosophila* nos frutos de *P.amapa* em relação aos anos de coleta. Porcentagem de frutos com presença de cada espécie.

Anos de coleta	**número de frutos**	**willistoni**	**malerkotliana**	**sturtevanti**	**outras espécies**
1990 (179)	179	55,8	30,7	16,7	25,7
1991 (189)	189	35,5	26,0	9,5	1,6
1992(157)	157	54,8	46,5	19,7	11,5
total dos anos	679	37,3	26,4	9,7	11,6

TABELA. 3.19 Análise da ocorrência do gênero *Drosophila* entre frutos de diversas categorias de idade, em diferentes anos de coleta.(CATMOD, SAS, 1988).

Fonte de variação	Gl	Qui quadrado	probabilidade
idade do fruto	2	16,17	0,0003
ano de coleta	2	9,21	0,0100
idade * ano de coleta	4	5,42	0,2471

TABELA. 3.20 Análise da ocorrência de *Drosophila malerkotliana* entre frutos de diversas categorias de idade, em diferentes anos de coleta.(CATMOD, SAS, 1988).

Fonte de variação	Gl	Qui quadrado	probabilidade
idade do fruto	2	46,98	0,0000
ano de coleta	2	5,57	0,0616
idade * ano de coleta	4	5,80	0,2144
intercepto	1	46,98	0,0000

TABELA. 3.21 Análise da ocorrência do sub grupo **willistoni** entre frutos de diversas categorias de idade, em diferentes anos de coleta (CATMOD, SAS, 1988).

Fonte de variação	**Gl**	**Qui quadrado**	**probabilidade**
idade do fruto	2	20,26	0,0000
ano de coleta	2	9,75	0,0077
idade * ano de coleta	4	6,06	0,1946
intercepto	1	1,12	0,2894

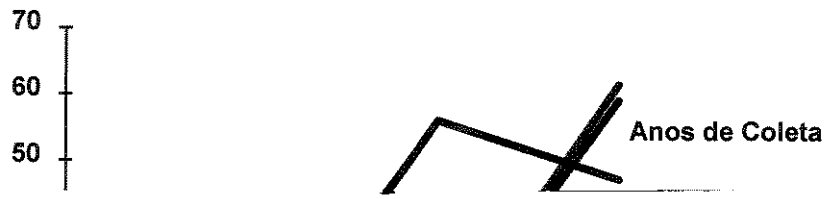
III. 4. 3 Abundância das drosófilas em relação ao peso e idade dos frutos

A distribuição do número médio de indivíduos emergentes em cada uma das categorias de peso de fruto (fig. 3.10) mostra a tendência das drosófilas a emergirem, predominantemente, dos frutos maiores e, a distribuição do número médio de indivíduos pelas categorias de idade mostra a mesma tendência em relação aos frutos mais novos (fig. 3.11). A análise de variância (tab. 3.23) confirma ambas as constatações, para a maioria dos anos de observação, sem no entanto indicar interações significativas entre as duas variáveis. É importante notar que o peso do fruto não demonstrou influenciar a distribuição das drosófilas em 1992 , o mesmo acontecendo para a variável idade em 1990. Esses anos são, coincidentemente os de maior e menor abundância de *D.malerkotliana*, respectivamente.

A partir do resultado apresentado pelo teste Tukey (tab. 3.24) para as categorias de peso em cada ano, observa-se que as diferenças significativas de abundância estão sempre entre os extremos da variação de pesos. No caso das idades, a abundância de *Drosophila* nos frutos com até 3 dias de exposição ao solo é significativamente diferente das demais categorias de idade em 1991 e 1992, reforçando que a predominância das drosófilas em frutos novos se intensifica nos últimos dois anos de observação.

TABELA 3.23 Análise de variância (modelo III, procedimento GLM, SAS, 1988) para a abundância do gênero *Drosophila* em relação ao peso e idade dos frutos em cada ano de observação (normalização pelo procedimento Blom do SAS). Análise feita apenas para os frutos com emergência de *Drosophila.*

Fonte de variação	**G.L**	**1990**		**1991**		**1992**	
		F	**P**	**F**	**P**	**F**	**P**
peso do fruto	3	3,72	0,014	6,38	0,0008	1,71	0,1721
idade do fruto	2	0,34	0,714	7,98	0,0008	12,78	0,0001
peso * idade	6	0,68	0,667	1,61	0,1581	1,30	0,2674


70
60
50
Anos de Coleta

Entre os frutos com emergência de *Drosophila* houve uma correlação positiva do peso do fruto com o número de emergentes (tab. 3.25). Comparando os anos de coleta observa-se que em 1992 - ano em que houve a menor diferença entre o peso médio dos frutos com e sem drosófilas -observou-se a menor correlação entre o peso do fruto e a abundância de emergentes. Na análise de variância (tab.3.23) não se detectaram diferenças significativas de abundância em relação ao peso dos frutos neste ano.

TABELA 3.25: Análise de correlação entre o logaritmo do peso dos frutos e abundância do gênero *Drosophila* para cada ano de observação. Estão considerados apenas os frutos com *Drosophila* > 0. (Normalização pelo procedimento Blom do SAS).

	1990	**1991**	**1992**
r	0,4398	0,4106	0,2348
probabilidade	0,0001	0,0002	0,0213

III. 4. 4 Distribuição de freqüência das espécies de *Drosophila* em relação ao peso e idade dos frutos

As espécies de *Drosophila* emergentes do fruto de *P. amapa* responderam em sua distribuição de freqüência às diferenças no tempo de exposição do fruto ao solo (idade do fruto). De um modo geral, as emergências dos drosofilídeos se concentraram nos frutos entre 1 e 4 dias, porém, foram observadas emergências em frutos com até 21 dias de exposição ao solo. Observando os taxa separadamente (tabelas 3.26 a 3.28) fica clara a concentração das emergências de *D.malerkotliana* nos frutos da categoria 1 (até 3 dias). O subgrupo **willistoni** se distribui entre as categorias 1 e 2, emergindo de frutos de 1 a 8 dias e as demais espécies concentram sua emergência nos frutos de 4 dias ou mais. Nos gráficos (fig. 3.12), pode-se observar a progressiva predominância de *D. malerkotliana,* que ocorreu acentuadamente nos frutos mais novos, enquanto que *D. sturtevanti* e as demais espécies menos abundantes dividem o predomínio nos fruto com mais de 4 dias. Em 1990, quando se tem um número maior de espécies pouco abundantes, pode-se notar que essas espécies estão mais concentradas nos frutos mais velhos. Mostrando a predominância marcante de *D. malerkotliana* nos frutos da primeira categoria. Com relação as categorias de peso dos frutos em cada ano, tendência geral das espécies foi concentrarem suas emergências nos frutos de categoria de peso mais altas (tab 3.29 a 3.31). A distribuição de freqüência das espécies responde significativamente tanto ao peso quanto a idade do fruto a todas as suas interações (tab. 3.32). O mesmo padrão de resposta é obtido quando os anos de coleta são examinados separadamente (tab. 3.33)

Tabela 3.26. Abundância e freqüência relativa das espécies de *Drosophila* por categoria de idade dos frutos em 1990.

Categorias de idade abundância freq.relativa %linha % coluna	**Drosophila malerkotliana**	**Subgrupo willistoni**	**Drosophila sturtevanti**	**Outras espécies**	**Total**
1	534 10,93 40,83 54,43	723 14,80 55,28 24,02	18 0,37 1,38 3,64	33 0,68 2,52 8,27	1308 26,78
2	421 8,62 14,10 42,92	1928 39,47 64,57 64,05	335 6,86 11,22 67,68	302 6,18 10,11 75,69	2986 61,13
3	26 0,53 4,40 2,65	359 7,35 60,74 11,93	142 2,91 24,03 28,69	64 1,31 10,83 16,04	591 12,10
Total	981 20,08	3010 61,62	495 10,13	399 8,17	4885 100,00

Tabela 3.27 Abundância e freqüência relativa das espécies de *Drosophila* por categoria de idade dos frutos em 1991.

Categorias de idade abundância freq.relativa % linha % coluna	**Drosophila malerkotliana**	**Subgrupo willistoni**	**Drosophila sturtevanti**	**Outras espécies**	**Total**
1	1394 36,73 63,39 82,10	773 20,37 35,15 45,05	32 0,84 1,46 8,53	0 0,00 0,00 0,00	2199 57,94
2	274 7,22 28,10 16,14	517 13,62 53,03 30,13	180 4,74 18,46 48,00	4 0,11 0,41 66,67	975 25,69
3	30 0, 79 4,83 1,77	426 11,23 68,60 24,83	163 4,30 26,25 43,47	2 0,05 0,32 33,33	621 16,36
Total	1698 44,74	1716 45,22	375 9,88	6 0,16	3795 100,00

Tabela 3.28 Abundância e freqüência relativa das espécies de *Drosophila* por categoria de idade dos frutos em 1992.

Categorias de idade abundância freq.relativa % linha % coluna	**Drosophila malerkotliana**	**Subgrupo willistoni**	**Drosophila sturtevanti**	**Outras espécies**	**Total**
1	2531 43,83 53,09 90,52	1972 34,15 41,37 77,33	238 4,12 4,99 61,98	26 0,45 0,55 59,09	4767 82,56
2	216 3,74 30,47 7,73	413 7,15 58,25 16,20	77 1,33 10,86 20,05	3 0,05 0,42 6,82	709 12,28
3	49 0,85 16,44 1,75	165 2,86 55,37 6,47	69 1,20 23,15 17,97	15 0,26 5,03 34,09	298 5,16
Total	2796 48,42	44 0,76	384 6,65	2550 44,16	5774 100,00

Tabela 3.29 Abundância e freqüência relativa das espécies de *Drosophila* por categoria de peso dos frutos em 1990.

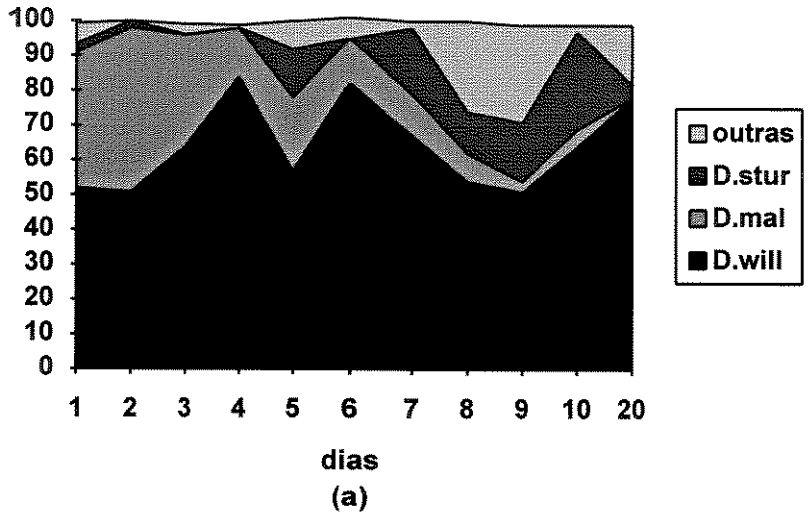
Categorias de peso abundância freq.relativa % linha % coluna	**Drosophila malerkotliana**	**Subgrupo willistoni**	**Drosophila sturtevanti**	**Outras espécies**	**Total**
1	55 1,13 25,58 5,61	154 3,15 71,63 5,12	0 0,00 0,00 0,00	6 0,12 2,79 1,50	215 4,40
2	200 4,09 22,05 20,39	690 14,12 76,07 22,92	0 0,00 0,00 0,00	17 0,35 1,87 4,26	907 18,57
3	238 4,87 24,14 24,26	622 12,73 63,08 20,66	67 1,37 6,80 13,54	59 1,21 5,98 14,79	986 20,18
4	488 9,99 17,57 49,75	1544 31,61 55,60 51,30	428 8,76 15,41 86,46	317 6,49 11,42 79,45	2777 56,85
Total	981 20,08	3010 61,62	495 10,13	399 8,17	4885 100,00

Tabela 3.30 Abundância e freqüência relativa das espécies de *Drosophila* por categoria de peso dos frutos em 1991.

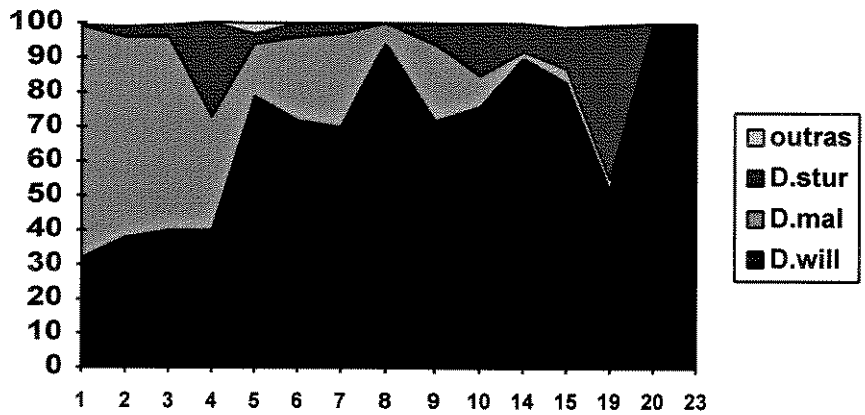
Categorias de peso abundância freq.relativa % linha % coluna	**Drosophila malerkotliana**	**Subgrupo willistoni**	**Drosophila sturtevanti**	**Outras espécies**	**Total**
1	144 3,79 62,07 8,48	88 2,32 37,93 5,13	0 0,00 0,00 0,00	0 0,00 0,00 0,00	232 6,11
2	295 7,77 60,33 17,37	188 4,95 38,45 10,96	6 0,16 1,23 1,60	0 0,00 0,00 0,00	489 12,89
3	400 10,54 48,78 23,56	410 10,80 50,00 23,89	10 0,26 1,22 2,67	0 0,00 0,00 0,00	820 21,61
4	859 22,64 38,11	1030 27,14 45,70	359 9,46 15,93	6 0,16 0,27	2254 59,39

Tabela 3.31 Abundância e freqüência relativa das espécies de *Drosophila* por categoria de peso dos frutos em 1992.

Categorias de peso abundância freq.relativa % linha % coluna	**Drosophila malerkotliana**	**Subgrupo willistoni**	**Drosophila sturtevanti**	**Outras espécies**	**Total**
1	30 0,52 22,90 1,07	85 1,47 64,89 3,33	13 0,23 9,92 3,39	3 0,05 2,29 6,82	131 2,27
2	354	253	52	10	669


100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 20
dias
outras
D.stur
D.mal
D.will

(a)


100
90
80
70
60
50
40
30
20
10
0
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 14 15 19 20 23
dias
outras
D.stur
D.mal
D.will

(b)

100
90
80

TABELA 3.32: Análise da distribuição de freqüências das espécies de *Drosophila* entre os frutos de diferentes classes de peso e idade e período de coleta (procedimento CATMOD, SAS). Para se efetuar a análise as categorias de peso 1 e 2 foram reunidas assim como as categorias 3 e 4 e também *D. sturtevanti* foi

TABELA 3.33: Análise da distribuição da freqüência das espécies de *Drosophila* entre os frutos de diferentes classes de peso e idade em cada ano de coleta utilizando-se o procedimento CATMOD (SAS). Espécies com freqüência menor que 1% do total foram agrupadas na categoria outras espécies.

Fonte de variação	1990			1991			1992		
	GI	χ^2	Prob	GI	χ^2	Prob	GI	χ^2	Prob

III. 5 Leveduras associadas

III. 5.1 Associações com os frutos de *P.amapa*

No total do estudo foram isoladas 36 espécies de leveduras, 34 no fruto de *P. amapa* somente (no total de 99 frutos examinados), ou concomitantemente nas drosófilas e duas somente nas drosófilas (tab. 3.34)

A população de leveduras nos frutos de *P.amapa* foi geralmente superior a 10^5 unidades formadoras de colônia por grama de fruto (UFC/g), sendo a maior unidade alcançada em 200 x 10^7 UFC/g em frutos com dois dias de exposição. A espécie mais freqüente foi *Kloeckera apiculata* que representou 15,4 % do total de leveduras isoladas. Outras espécies abundantes foram: *Candida sorboxilosa* (complexo de espécies) com 13% dos isolados; *Candida amapa* (sp. nova) com 7,4%; *Candida krusei* com 6,9%; *Candida sorbosa* (complexo de espécies) com 6 %; *Pichia kluyveri* (var kluyveri) com 5,4 %; *Kloeckera apis* com 4 %; *Candida fructus* com 4%. A curva de abundância das espécies de levedura (fig. 3.13), aproxima-se de uma série logarítmica, com cerca de um terço das espécies com freqüência relativa entre 10 e 60% e com um alto percentual de espécies com freqüência menor que 1%. A diversidade estimada com o índice de Shannon para as leveduras presentes no fruto foi de $H' = 2,9526$ com equitabilidade estimada em $E = 0,8373$ (para $H'_{max} = 3,52636$)

As habilidades fisiológicas da comunidade de leveduras associadas com os frutos foram restritas ao uso de compostos de carbono, na maior parte glicerol, celobiose, lactato, salicineo e l-sorbose. As espécies fermentativas somaram mais de 28% dos isolados, com a maioria sendo capaz de crescer a 37^0 C.
Com base nos dados obtidos em 1992 verificou-se que ao longo dos períodos de exposição dos frutos sobre o solo houve variação no tamanho populacional, na composição em espécies e na diversidade de leveduras.

As contagens totais das populações de leveduras foram pequenas logo após a queda do fruto (4,6 x 10^5 UFC/g). Nos frutos com um dia de exposição aumentaram para 8,36 x 10^5 UFC/g, chegando ao valor máximo de 200 x 10^5 UFC/g com 2 dias de exposição e permaneceu alta nos frutos com 3 dias (78 x 10^5 UFC/g). A partir do quarto dia, o número de unidades formadoras de colônia por grama de fruto começa a decair, até atingir cerca de 7,24 UFC/g nos frutos com dez dias de exposição. As mais altas contagens em espécies individuais foram alcançadas no segundo dia de exposição com *Kloeckera apis* e *Kloeckera*

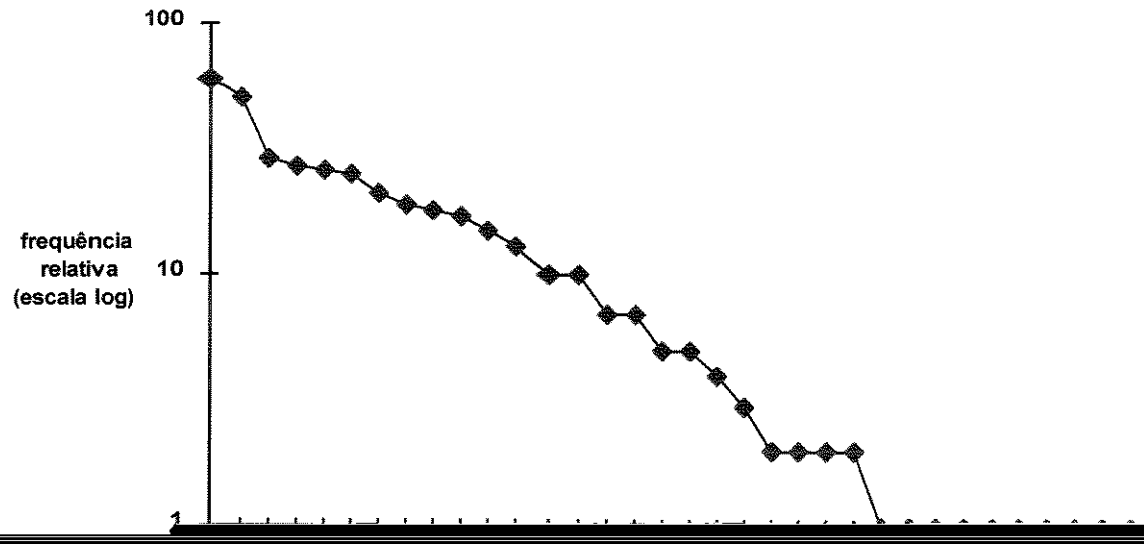

100
frequência
relativa
(escala log)
10
1

Tabela 3.34 Número de isolados das diversas espécies de leveduras encontradas nos frutos de *P.amapa* e/ou nas drosófilas

Códigos	Espécies	Número de Isolados	Freqüência Relativa (%)
ca	Candida amapa	29	7,4
cb	Candida berthetii	1	0,2
cbl	Candida blankii-like	1	0,2
cc	Candida citrea	1	0,2
cd	Candida diversa	18	5
cf	Candida fructus	15	4
cg	Candida guilliermondii	2	0,5
ci	Candida insectamans	10	2,6
cka	Candida karawaiewii	4	1
ck	Candida krusei	27	6,9
cl	Candida lypolytica-like	2	0,5
cn	Candida norvegensis	5	1,2
cp	Candida parapsilopsis	1	7
cq	Candida quercitrusa-like	2	0,5
cr	Candida rugopelliculosa-like	2	0,5
cs	Candida sorbosa-like	25	6
csy	Candida sorboxylosa-like	51	13
ct	Candida tereba-like*	0	0
cv	Candida versatilis	1	0,2

III.5.2- Associações com adultos de *Drosophila*

III. 5. 2. 1 Consumo

A levedura mais freqüentemente consumida pelas drosófilas foi *Kloeckera apiculata.* Ela representou nos dois anos de coleta pelo menos 60% das leveduras presentes em *D. malerkotliana*, 34 a 36% das presentes nos indivíduos do subgrupo **willistoni** e foi a única levedura identificada no papo dos indivíduo de *D. latifasciaeformis*, *D. sturtevanti* e *D. fumipennis* nas coletas de 1992, independentemente da idade do fruto sobre o qual as moscas foram coletadas . No cômputo geral *Candida insectamans* foi a segunda levedura mais freqüente no subgrupo **willistoni**, representando entre 11 e 20% das amostras totais no subgrupo. Entre as demais leveduras o grau de predominância variou com a espécie de *Drosophila. D. frotapessoae* que só foi coletada em 1991, apresentou distribuição eqüitativa entre as leveduras consumidas (tab. 3.35 a 3.39).

Tab. 3.35. Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas- freqüência relativa baseada no total de isolados de leveduras obtido para cada espécie de mosca coletada sobre frutos com diferentes idades durante as coletas de 1991.

sp/lev (n.ind)	ci	csy	kp	pm	cf	pp	pe	cn	ka	hg	g	pkl
wil (46)	5 11%	2 4%	1 2%	5 11%	2 4%	2 4%	3 7%	3 7%	16 35%	0	0	4 9%
fro (4)	0	1 25%	0	0	0	0	0	0	1 25%	1 25%	0	0
stu (2)	0	0	0	0	0	0	0	0	1 50%	0	1 50%	0
mal (1)	0	0	0	0	0	0	0	0	1 100%	0	0	0
[illegible]	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tab. 3.38 Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas- freqüência relativa baseada no total de isolados de leveduras obtido para cada espécie de mosca coletada sobre frutos com 3 dias de exposição no solo durante as coletas de 1992.

sp/lev (n.ind)	**ci**	**csy**	**kp**	**pm**	**cf**	**cn**	**ka**	**cs**	**pk**	**pp**
mal (10)	0	1 10%	0	0	1 10%	1 10%	6 60%	1 10%	0	0
wil (35)	6 17%	0	0	5 14%	2 6%	5 14%	12 34%	2 6%	0	1 3%
tri (1)	0	0	0	0	0	0	1 100%	0	0	

*códigos para as espécies de Drosophila e leveduras definido nas tabelas 3.6 e 3.34, respectivamente.

Tab. 3.39 Leveduras presentes no trato digestivo das drosófilas- freqüência relativa baseada no total de isolados de leveduras obtido para cada espécie de mosca coletada sobre frutos com 5 dias de exposição no solo durante as coletas de 1992.

sp /lev (n.ind)	**ci**	**csy**	**kp**	**pm**	**cf**	**cn**	**ka**	**cs**	**pk**	**kp**	**cg**	**pkl**
mal (3)	0	0	0	0	0	1 33 %	2 66%	0	0	0	0	0
wil (25)	3 12%	0	1 4%	2 8%	1 4%	1 4%	10 40%	3 12%	0	1 4%	2 8%	1 4%
fum (1)	1 100%	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
stu (1)	0	0	0	0	0	0	1 100%	0	0	0	0	0
lat (1)	0	0	0	0	0	0	1 100%	0	0			0

IIII.5.2.1 Transporte

Dez espécies de leveduras foram identificadas sendo transportadas pelas drosófilas coletadas em 1991 sobre frutos de várias idades (tab. 3.40) e dezesseis em 1992, sobre frutos com 1 dia de exposição (tab. 3.41). Dentre elas, K*loeckera apiculata* foi a mais abundante em *D. malerkotliana* e subgrupo **willistoni** nos dois anos de coleta e, em *D. sturtevanti* e *D. fumipennis* em 1992. Em 1991, os 57 indivíduos do subgrupo **willistoni** coletados, transportaram juntos 8 espécies de leveduras. De *D. malerkotliana D. fumipenis,* D. nebulosa e *D. frotapessoae* foram coletados sempre menos de 5 indivíduos, com cerca de 3 espécies de lêvedos identificadas em cada espécie. Os 52 indivíduos examinados de *D. malerkotliana* em 1992, transportaram no total, 10 diferentes tipos de leveduras e os 55 indivíduos do subgrupo **willistoni** 12. Seis espécies de leveduras foram identificadas entre os 17 indivíduos de *D. sturtevanti* examinados neste mesmo

Tab. 3.41 Leveduras transportadas pela parte externa do corpo das drosófilas coletas sobre frutos com 1 dia de exposição em 1992.

sp/lev (n.ind)	**ka**	**kp**	**g**	**pb**	**pa**	**csy**	**cc**	**ci**	**cd**	**pm**	**cb**	**ct**	**pt**	**cf**	**pkl**	**cv**
mal (52)	20 38%	1 2%	1 2%	1 2%	0	7 13%	0	0	0	0	2 4%	0	1 2%	4 8%	6 11%	9 17%
wil (55)	13 24%	2 4%	0	0	1 2%	1 2%	4 8%	2 4%	2 4%	12 22%	3 5%	1 2%	0	0	4 8%	10 18%
fum (5)	2 40%	0	0	0	0	1 20%	1 20%	0	0	0	1 20%	0	0	0	0	0
stu (17)	8 47%	0	0	3 18%	1 6%	0	2 12%	0	0	0	2 12%	0	0	0	1 6%	0

*códigos para as espécies de Drosophila e leveduras definido nas tabelas 3.6 e 3.34, respectivamente.

III.5.3. Associações com os locus de Drosophila

III.6 Atratividade de frutos com diferentes idades

Várias ordens e famílias de insetos foram atraídos aos frutos utilizados como isca no experimento (tab. 3.43). O número de insetos aumentou consideravelmente entre as coletas feitas com 2 e 24 horas de exposição dos frutos. Os drosofilídeos aumentaram em número cerca de 7 vezes, entre duas e vinte e quatro horas de exposição. Considerando a abundância relativa das espécies atraídas após 2 horas de exposição, *D. malerkotliana* alcançou a maior abundância (63%) e o subgrupo **willistoni** os 37% restantes. Com 24 horas de exposição houve uma alteração substancial na distribuição de abundância das espécies. O subgrupo **willistoni** passou a ser predominante, totalizando 74% da amostra, seguido por *D. malerkotliana* com 19% e as demais espécies somadas representaram 7% do total.

As drosófilas foram quantificadas por espécie em cada categoria de idade de fruto, para os dois momentos de coleta com 2 e 24 horas de exposição, respectivamente. As espécies com freqüência menor que 1% foram agrupadas como "outras". Em ambos os horários de coleta obteve-se diferença significativa para a distribuição de abundância das espécies entre as idades dos frutos. Com 2 horas de exposição houve o predomínio de *D. malerkotliana* nos frutos de 1 e 2 dias, com mais de 80% dos indivíduos e o subgrupo **willistoni** predominou nos frutos de 4 dias ou mais com cerca de 50% dos indivíduos do subgrupo. As outras espécies não foram representadas e os frutos com 10 dias não atraíram drosófilas (tab. 3.44). Após 24 horas de exposição *D. malerkotliana* predominou apenas nos frutos com 1 dia, com aproximadamente 60% de freqüência daqueles frutos. Coincidentemente ambas as espécies predominantes neste experimento estiveram ausentes nos frutos com 6 e 10 dias, nos quais apenas as espécies de menor freqüência, incluídas na categoria 'outras' foram coletadas. O maior número de indivíduos de drosofilídeos de outras espécies foi atraído aos frutos com 2 dias, representando 63% da coleta destas espécies (tab. 3.45).

TABELA. 3.43 Insetos atraídos aos frutos de *P. amapa* com idades variando entre 1 e 10 dias e expostos no solo da floresta por 2 e 24 horas antes da coleta.

Insetos atraídos	**2 horas**	**24 horas**
COL-Staphilinidae	2	0
DIP-Ceratopogonidae	8	0
DIP- Cecydomyidae	4	2
DIP-Culicidae	7	2
DIP-Dolichopodidae	0	1
DIP-Drosophilidae		
D. malerkotliana	59	49
D. fumipennis	3	2
D. sturtevanti	0	14
D. frotapessoae	0	2
não identificadas	0	5
subgrupo willistoni	112	267
Diathoneura sp	0	2
M90001	0	1
M90003	0	1
M90004	0	1
M90005	0	1
DIP- Mycetophilidae	1	0
DIP- Nematocera	1	0
DIP- Phoridae	1	0
DIP-Psychodidae	0	1
DIP-Sciaridae	5	0
DIP-Tipulidae	0	1
HOMOPTERA	3	1
HYMENOPTERA	6	3

III.7 Comportamento de oviposição no campo

O padrão de oviposição no campo só pôde ser identificado para o conjunto das drosófilas já que os ovos não foram distinguidos e consequentemente quantificados por espécie. O padrão obtido foi claramente agregado (tab. 3.46 e 3.47) ajustando-se em mais de 95% dos casos à distribuição binomial negativa e atingindo valores de K entre 0,1 e 1,5 (tab. 3.48 e 3.49). Este padrão foi semelhante tanto para o experimento realizado durante o período de frutificação (janeiro/91) quanto para aquele realizado fora deste período (outubro/91). No experimento realizado em outubro foi obtido um número maior de ovos por coletor e dia de coleta. Apesar disso o índice padronizado de Morisita indica valores semelhantes em ambas as coletas.

TABELA 3.46 Média, variância (S^2), coeficiente de dispersão (S^2/X),), índice de dispersão de Morisita e coeficiente de dispersão de Morisita padronizado, para o número de ovos coletados nos 36 recipientes distribuídos em 2 coletores e trocados a cada 24 horas durante 5 dias consecutivos em janeiro de 1991.

Intervalo de Coleta	Coletores	Média	S^2	S^2 / X	Índice de Morisita	Coeficiente de Morisita
1	1	2,03	15,40	7,59	4,205	0,54
1	2	10,11	153,07	15,14	2,363	0,52
2	1	3,03	44,99	14,86	5,492	0,56
2	2	9,11	88,04	9,66	1,927	0,51
3	1	3,94	22,28	5,65	2,154	0,52
3	2	10,22	127,78	12,50	2,097	0,52
4	1	2,61	14,02	5,37	2,644	0,52
4	2	10,41	96,19	9,23	1,771	0,51
5	1	2,83	19,80	6,98	3,075	0,53
5	2	20,36	259,20	12,73	1,561	0,51

Todos os valores para o teste de agregação tem $p<0,001$

TABELA 3.47 Média, variância (S^2), coeficiente de dispersão (S^2/X), Índice de dispersão de Morisita e Coeficiente de dispersão de Morisita padronizado, para o número de ovos coletados nos 36 recipientes, distribuídos em 5 coletores e trocados em intervalos de 12 horas durante 3 dias consecutivos de coleta em outubro de 1991. Os intervalos de coleta e coletores não apresentados têm o total de ovos menor que 20.

Intervalos de coleta	Coletores	Média	S^2	S^2/X	Índice de Morisita	Coeficiente de Morisita
2	1	2,19	58,90	31,40	14,64	0,69
3	1	0,58	4,19	7,19	11,83	0,64
3	2	0,67	8,59	13,03	19,30	0,75
4	1	5,17	98,94	19,15	4,43	0,55
4	2	7,06	10382	14,71	2,90	0,53
4	3	6,28	62,20	9,01	2,39	0,52
4	4	13,42	1344,19	100,19	8,20	0,60
4	5	1,42	13,05	9,21	6,75	0,58
5	1	5,33	77,66	14,56	3,48	0,53
5	2	3,36	17,04	5,07	2,19	0,51
5	3	4,44	72,82	16,39	4,39	0,55
5	4	5,86	49,04	8,367	2,23	0,52
5	5	5,39	108,70	20,171	4,48	0,55
6	1	30,39	1233,96	40,61	2,27	0,52
6	2	23,86	779,72	32,68	2,30	0,52
6	3	50,28	2026,03	40,50	1,77	0,51
6	4	32,17	757,97	23,56	1,68	0,51
6	5	53,25	3020,19	56,72	2,02	0,51

Todos os valores para o teste de agregação tem $p<0,001$

TABELA 3.48 Valores de K da binomial negativa e teste para o ajuste a distribuição binomial negativa (χ^2) para o número de ovos coletados nos 36 recipientes distribuídos em dois coletores e trocados em intervalos de 24 horas durante 5 dias consecutivos de coleta em janeiro de 1991. Os intervalos de coleta e coletores não apresentados não foram possíveis ter o valor de k calculados.

Intervalos de Coleta	Coletores	K	gl	χ^2
1	2	0,98809	12	10,2227ns
2	1	0,11859	3	8,7654*
2	2	0,84200	12	15,7101 ns
3	1	0,47680	6	10,3965 ns
3	2	0,71037	11	8,8367 ns
4	1	0,31964	4	9,0279 ns
4	2	1,19474	14	6,6556 ns
5	1	0,27376	4	3,8605 ns
5	2	1,43448	16	11,7705 ns

ns p> 0,05 para ajuste à binomial negativa
* p< 0,05

TABELA 3.49 Valores de K da binomial negativa e teste para o ajuste a distribuição binomial negativa (χ^2) para o número de ovos coletados nos 36 recipientes distribuídos em dois coletores e trocados em intervalos de 24 horas durante 5 dias consecutivos de coleta em outubro de 1991. Os intervalos de coleta e coletores não apresentados não foram possíveis ter o valor de k calculados.

Intervalos de Coleta	Coletores	K	gl	χ^2
4	1	0,11408	2	5,90ns
4	2	0,24651	5	8,26ns
4	3	0,32274	7	14,86
4	4	0,32421	7	17,32*
5	1	0,22900	5	1,92 ns
5	2	0,50953	5	6,25ns
5	3	0,32013	5	1,84ns
5	4	0,67927	8	12,93ns
5	5	0,18293	4	4,35 ns
6	1	0,80976	11	10,49 ns
6	2	0,88930	12	9,28ns
6	3	1,53304	9	9,01ns
6	4	1,36330	8	6,13ns
6	5	1,00144	9	8,41ns

III. 8 Comportamento de pupação

Neste experimento foram observados 22 frutos, dentre estes, de 21 emergiram insetos. Emergiram indivíduos de *Neotanygastrela* (3), *D. coffeata* (2), *D. simulans* (1), *D. latifasciaeformis* (3), *D. malerkotliana* (1101) , espécies do subgrupo **willistoni** (881) e *D. sturtevanti* (114). Em 19 frutos (cerca de 90%) foi observado o comportamento de saída do fruto, pela larva de 3° instar para pupar na areia. Oito por cento dos indivíduos de *D. malerkotliana* e 11% do subgrupo **willistoni** emergiram dos recipientes só com areia. Apesar do pequeno número de frutos observados com emergência de *D. sturtevanti*, aproximadamente 13,% dos emergentes desta espécie apresentaram o comportamento de sair do fruto para pupar. (tab 3.50)

O tempo da primeira emergência para *D. malerkotliana* e para as espécies do subgrupo **willistoni** neste experimento variou entre 6 e 9 dias, independentemente da emergência ocorrer diretamente do fruto ou do recipiente só com areia. As larvas que abandonaram o fruto o fizeram entre 3 e 4 dias de desenvolvimento. Independentemente da espécie, os indivíduos foram capazes de pupar e emergir como adultos num período de tempo semelhante ao das que ficaram no fruto.

O tempo total de desenvolvimento, medido para a primeira emergência observada para *D. sturtevanti* foi entre 13 e 15 dias para as pupas emergindo diretamente da areia e entre 14 e 17 dias para aquelas que não saíram dos frutos, mostrando que nesta espécie o tempo de desenvolvimento foi um pouco mais lento nas moscas que permaneceram no fruto.

Nem o peso do fruto nem o total de insetos emergente parecem estar relacionados com a porcentagem de indivíduos que emerge fora do fruto. As correlações significativas foram apenas entre os números de emergentes das diversas espécies demonstrando uma tendência à concentração das emergências nos mesmos frutos (tab. 3.51 e fig. 3.15 e 3.16)

ıs frutos para verificação de pupação na

ıgem de emergentes na areia MT= total de emergentes
W%=percentagem de emergentes na areia, WT= total
na areia de S%=percentagem de emergentes na areia,
total de emergentes por fruto.

	WT	STU	S%	ST	Total
	20	0	0	0	145
	68	0	0	0	222,
	20	0	0	0	29,
	1	0	0	0	14,
	12	0	0	0	13,
	67	0	0	24	126,
	52	0	0	0	60,
	0	13	54	24	135,
	1	0	0	0	14,
	0	0	0	0	0,
	10	1	25	4	113,
	0	0	0	0	57,
	0	0	0	0	30,
	0	0	0	0	5,
	206	0	0	33	315,
	81	0	0	0	316,
	0	0	0	0	2,
	12	0	0	0	18,
	44	0	0	0	50,
	46	0	0	28	148,
	83.	0	0	0	213,
	23	0	0	1	102,

Tabela 3.51 Matriz de correlação entre as variáveis apresentados na tabela 3.51 os valores em cor são significativos com p<0,05

	PES	MAL	MA%	MT	WIL	WA%	WT	STU	SA%	ST	TOT
PES	1.00	.24	.37	-.03	-.06	-.17	-.24	-.09	-.05	-.18	.26
MAL		1.00	.34	**.59**	**.47**	**.47**	.17	-.04	-.07	-.17	-.06
MA%			1.00	.13	**.65**	**.43**	.27	-.06	.19	-.19	-.01
MT				1.00	.19	.18	.33	.19	.11	.15	.10
WIL					1.00	**.89**	**.42**	-.06	.21	-.14	-.03
WA%						1.00	.31	-.12	.07	-.24	-.13
WT							1.00	-.15	-.03	**.51**	.18
STU								1.00	**.93**	.39	-.10
SA%									1.00	.35	-.10
ST										1.00	.12
TOT											1.00

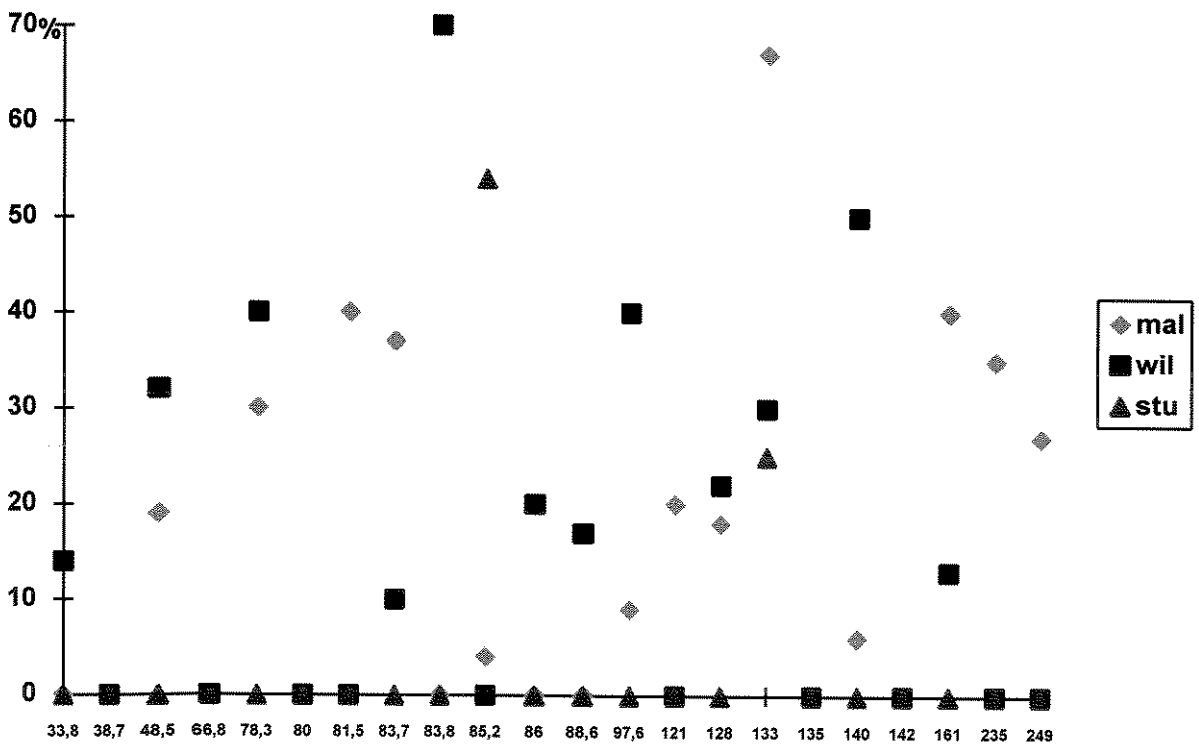


Fig. 3.15 . Porcentagem de emergências na areia das espécies de *Drosophila* X o peso dos frutos de origem (cálculos para frutos de 1 dia).

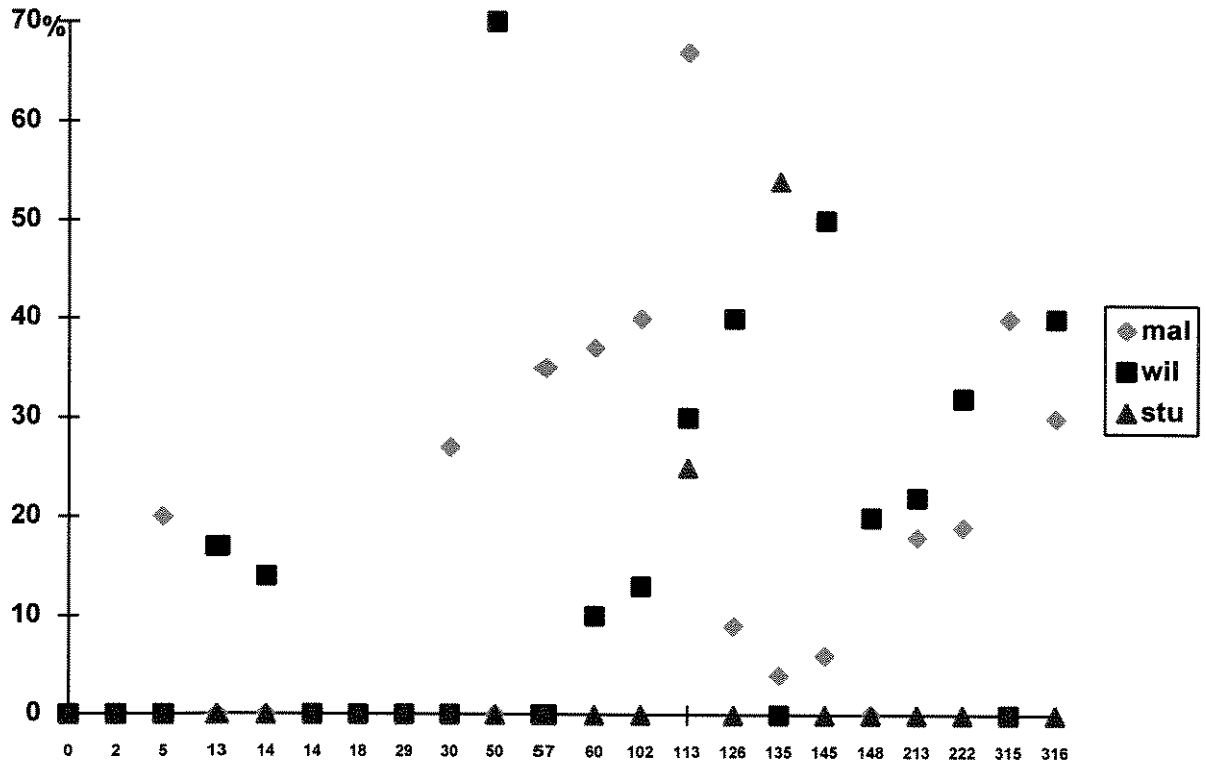


Fig. 3.16 . Porcentagem de emergências na areia das espécies de *Drosophila* X o total de emergentes em cada fruto de origem (cálculos para frutos de 1 dia).

III. 9 Avaliação dos parâmetros demográficos das espécies mais abundantes na guilda de drosofilídeos associada a *P.amapa*

III.9.1 Oviposição ao longo da vida da fêmea

As curvas de oviposição compostas a partir das médias diárias do número de ovos postos por fêmea diferem entre as espécies (fig. 3.17 a 3.21).

D. paulistorum iniciou a ovipor com 3 dias alcançando o pico de oviposição em torno de 10 dias com cerca de 40 ovos por fêmea ao dia. Daí para frente o número de ovos por fêmea começou a declinar, oscilando em torno de 10 ovos por fêmea ao dia e, cessando totalmente apenas com a morte das fêmeas, com cerca de 65 dias de idade (fig. 3.17).

D. willistoni começou a ovipor com 3 dias. Durante o pico de oviposição, que ocorreu entre o quinto e décimo quinto dias, as fêmeas produziram em torno de 35 ovos por dia, após esse período a produção de ovos ficou oscilando em torno de 20 ovos por fêmea ao dia, até a morte das últimas fêmeas com 80 dias (fig.

Com menos de 48 horas de vida as fêmeas de *D. malerkotliana* iniciaram a oviposição, alcançando sua capacidade máxima entre 3 e 15 dias de idade (cerca de 35 ovos por fêmea ao dia). A partir daí a produção [illegible]

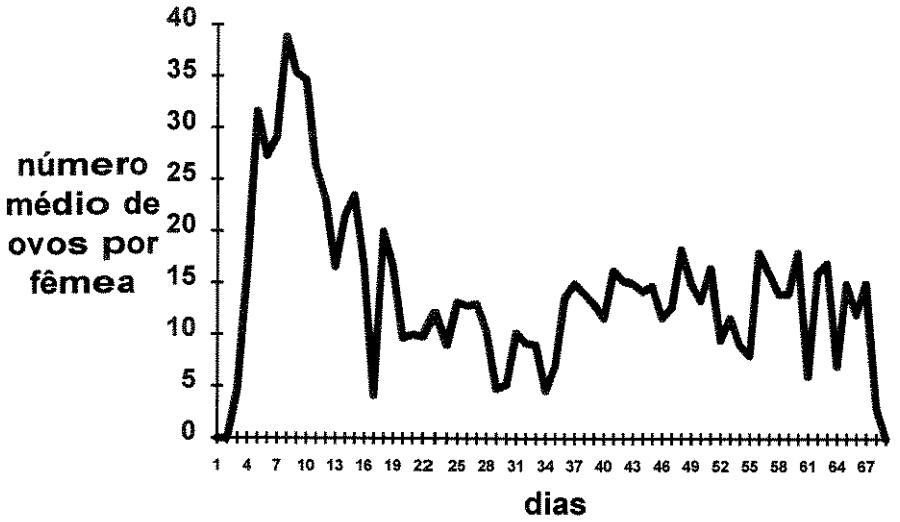


Fig. 3.17. Curva de oviposição de *D. paulistorum,* construída à partir das médias diárias do número de ovos postos por fêmea

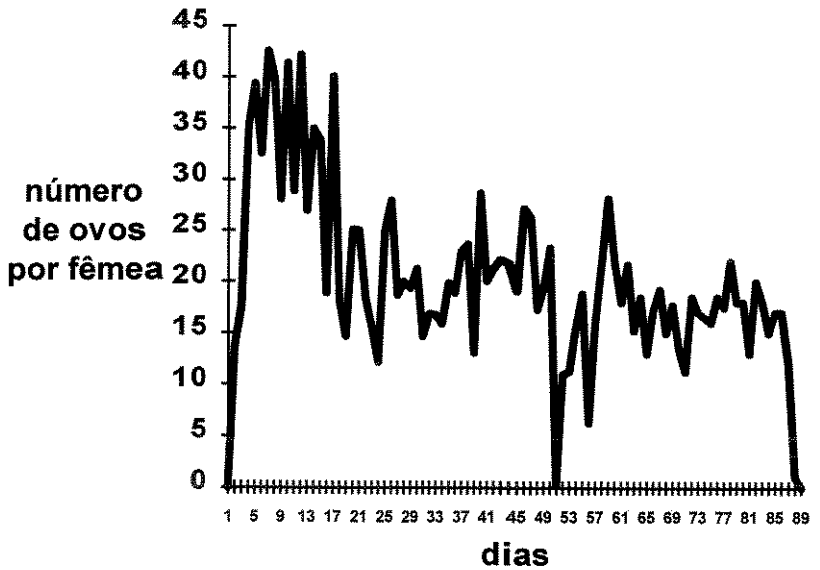


Fig. 3.18 Curva de oviposição de *D. willistoni,* construída à partir das médias diárias do número de ovos postos por fêmea

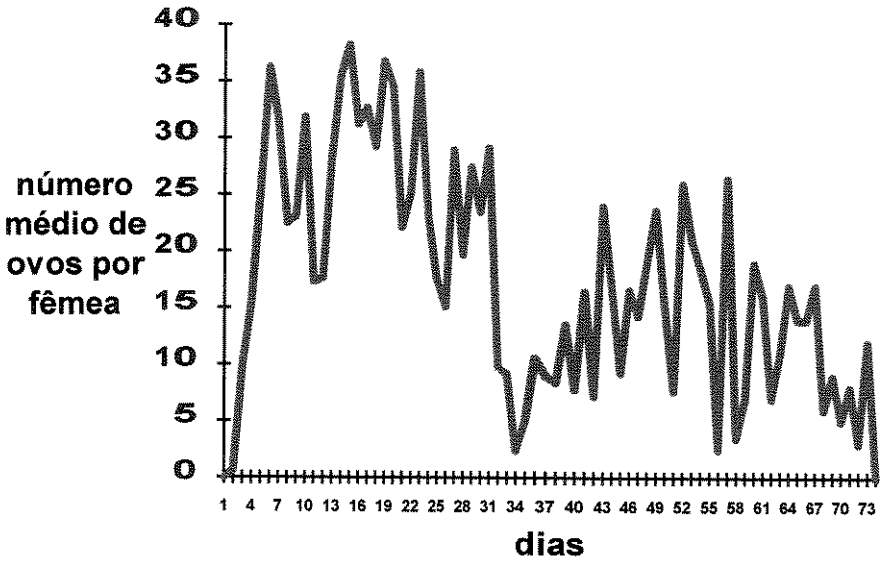
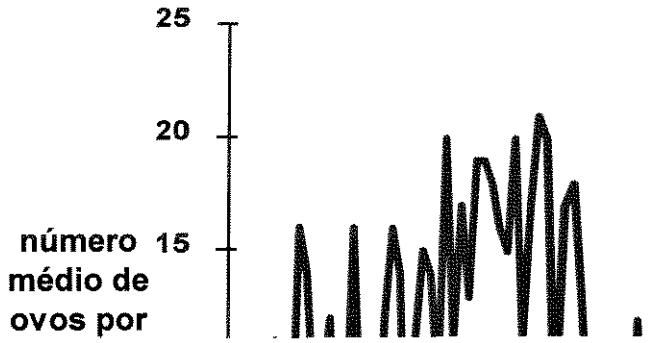


Fig. 3.19 Oviposição de *D .tropicalis,* construída à partir das médias diárias do número de ovos postos por fêmea



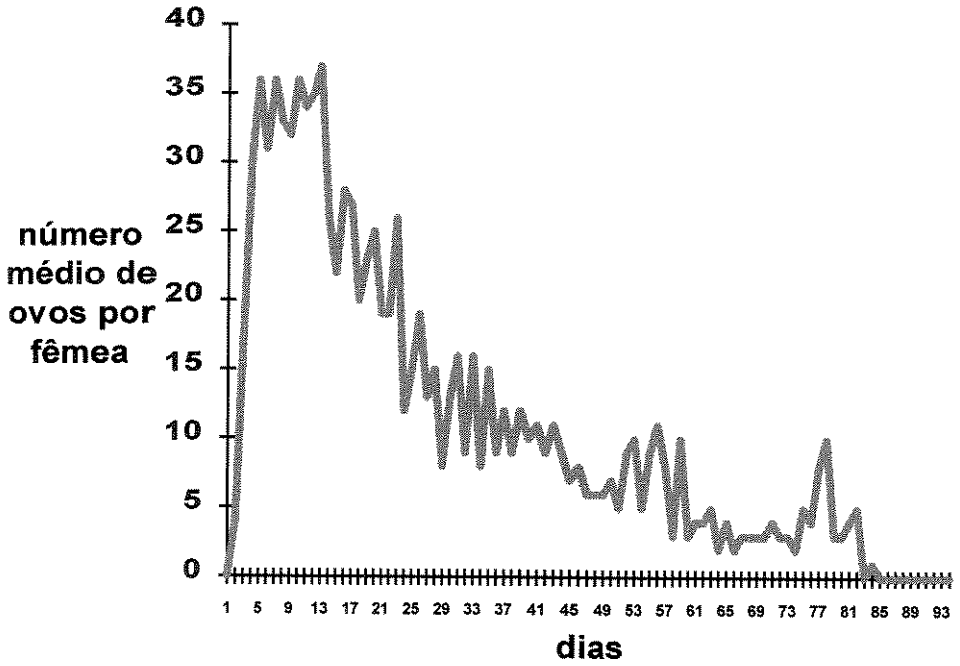


Fig. 3.21 Curva de oviposição de *D. malerkotliana,* construída à partir das médias diárias do número de ovos postos por fêmea

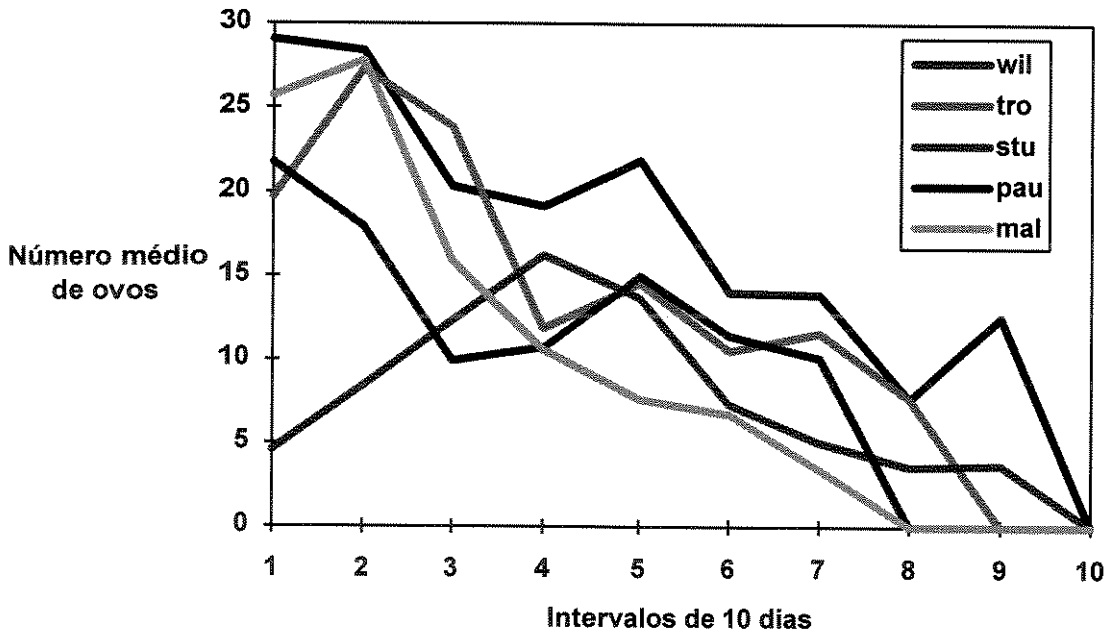


Fig. 3.22 Curvas de oviposição construídas á partir do número médio de ovos produzidos por fêmea de cada uma das espécies em intervalos de 10 dias.

III.9.2 Tempo de desenvolvimento de cada espécie de *Drosophila*

D. malerkotliana

Emergiram 98 adultos de 230 ovos utilizados. Destes, 56,7% foram machos. Mais de 80,% dos adultos emergiram entre 7 e 8 dias após a oviposição, sendo os limites mínimos e máximo de emergência 7 e 10 dias, respectivamente, com média de 7,9 dias. O aparecimento de pupas se deu entre 4 e 5 dias após a oviposição.

D. willistoni

Emergiram 110 adultos de 300 ovos utilizados no experimento, destes 64,3% foram machos. Mais de 90% dos adultos emergiram entre 9 e 10 dias após a oviposição, sendo os limites mínimo e máximo de emergência 8 e 16 dias, respectivamente, com média em 9 dias. O aparecimento de pupas se deu entre :4 e 6 dias após a oviposição.

D. tropicalis

Emergiram 166 adultos de 350 ovos utilizados no experimento, destes 63,7% foram machos. Cerca de 90% dos adultos emergiram entre 8 e 9 dias após a oviposição, sendo os limites mínimo e máximo de emergência, respectivamente, 8 a 14 dias, com média em 8 dias, O aparecimento de pupas se deu entre 3 e 5 dias após a oviposição.

D. sturtevanti

Emergiram 163 adultos de 290 ovos utilizados no experimento, destes 50,5% foram machos. Cerca de 70% dos adultos emergiram entre 14 e 16 dias após a oviposição, sendo os limites mínimo e máximo de emergência 13 a 27 dias, respectivamente, com média em 13 dias. O aparecimento de pupas se deu entre 7 e 10 dias após a oviposição.

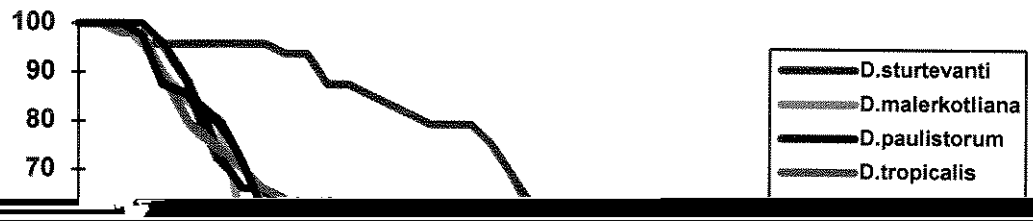
D. paulistorum

Emergiram 6 adultos de 300 ovos utilizados no experimento. Neste caso os tempos de desenvolvimento não foram computados.

III.9.3 Longevidade de adultos de *Drosophila*

Nas curvas de sobrevivência dos machos e fêmeas das espécies de *Drosophila* analisadas neste trabalho, observa-se que em todas as espécies, machos e fêmeas comportaram-se de modo semelhante (figuras 3.23 e 3.24)

As espécies do subgrupo **willistoni** apresentaram curvas de sobrevivência de adultos muito semelhantes entre si. A sobrevivência máxima dos indivíduos


100
90
80
70
D.sturtevanti
D.malerkotliana
D.paulistorum
D.tropicalis

CAPÍTULO IV

DISCUSSÃO

IV.1 Fenologia e disponibilidade de recursos.

Existem poucos trabalhos sobre fenologia de espécies tropicais e a maioria versa sobre descrição e caracterização fenológica da comunidade arbórea presente em determinado tipo de habitat e não de apenas uma espécie como é este caso. Isto gera uma certa dificuldade na interpretação dos dados apresentados em termos de comparação com as informações disponíveis na literatura.

A classificação de espécies quanto ao seu comportamento fenológico apresenta algumas dificuldades, principalmente em se tratando de espécies tropicais. Os resultados desse trabalho referem-se principalmente a dados coletados em apenas uma área de estudo e, os padrões de uma mesma espécie podem variar entre localidades. De fato os dados de herbário indicam diferentes épocas de floração e frutificação do amapa, dependendo da localidade. Dentro da Reserva Mocambo, os indivíduos demonstraram assincronia, inclusive havendo ausência de frutificação em certos indivíduos em alguns períodos. Este fato interferiu bastante na produção total de frutos e conseqüentemente em sua disponibilidade para os insetos estudados. A intensidade de produção e peso médio dos frutos produzidos também variou entre árvores de ano para ano.

As características fenológicas do amapa e a das demais espécies do mocambo parecem seguir o padrão descrito por Alencar et al (1979) para as florestas vizinhas a cidade de Manaus onde a floração está relacionada ao período de menor quantidade de chuvas e a frutificação culminando nas épocas de chuvas

início de floração coincidiu com os menores valores de precipitação e, em 70% das espécies, as folhas novas apareceram junto com a floração e 70% frutificaram entre os meses de setembro e maio. Diferentemente, a floração de várias espécies tropicais de floresta mesófila parece estar induzida pelos períodos de maior precipitação pluviométrica após períodos de estresse (Morellato et al 1990).

De acordo com os dados obtidos neste trabalho, a floração foi curta enquanto que a frutificação (entre o aparecimento dos primeiros fruto e o final da queda dos frutos maduros) estendeu-se por um período de aproximadamente 6 meses. Alencar et al (1979) comparou os períodos de floração e frutificação em espécies na floresta próxima a Manaus e concluiu que o período de frutificação foi sempre mais extenso que o de floração. Ele encontra períodos de floração entre 1 e 7 meses, com a maior freqüência em 3 meses e frutificação entre 1 e 9 meses, com maior freqüência em 5 meses .

Estes fatos incluem-se como evidências da imprevisibilidade do sistema e dos aspectos de sua dinâmica . Segundo Rathcke & Lacey (1985, apud Morellato et al 1990) sincronização intraespecífica tem base genética e atende saciar polinizadores. Uma ligeira assincronia entre indivíduos pode reduzir a competição

sincronizada for a frutificação, menor o tempo de disponibilidade do recurso. É preciso notar também a escala (intervalo de tempo) em que as medidas estão sendo tomadas. A densidade de recurso (quantidade de frutos por metro

aprimoramento metodológico, principalmente em seu aspecto prático, não produzindo diferenças qualitativas nos frutos coletados, exceto pela exclusão dos pedaços de frutos, coletados no primeiro ano. No entanto este problema foi contornado ao se desconsiderar as emergências a partir de pedaços de fruto no momento da análise dos dados, de todos os anos de coleta.

Houve uma otimização do trabalho. Em 1990 aproveitou-se 28% da coleta em 1991 e 1992, 89% da coleta pode ser usada nas análises quantitativas. A maioria dos excluídos em 1990 foram os pedaços de fruto de onde não emergiram

As curvas de abundância foram também utilizadas por explicarem de maneira direta as razões de dominância e equitabilidade entre os taxa, não tendo sido aqui tomadas como medida de diversidade.

A distribuição claramente agregada tanto de adultos quanto dos imaturos dificultou as avaliações quantitativas, já que os testes paramétricos estão baseados em distribuições normais ou normalizáveis. O procedimento de análise escolhido lançou mão de análises categóricas sempre que esta normalização não foi alcançada.

IV.3 Padrões de Abundância e diversidade

IV.3.1 Conjunto dos insetos:

Os resultados de emergência de insetos mostraram 42 famílias de insetos associados ao fruto de *Parahancornia amapa*. Como era de se esperar a maioria de dípteros saprófitos, com predominância numérica da família Drosophilidae, a qual esteve representada por 33 taxa, sendo 20 espécies denominadas e as demais morfoespécies. Vários grupos identificados emergindo do fruto de *Parahancornia amapa* juntamente com os drosofilídeos foram relacionados co-ocorrendo em levantamentos faunísticos em outros recursos. São eles Sciaridae, Dolichopodidae, Tipulidae, Psychodidae, Ceratopogonidae, Cecidomyidae, Anisopodidae, Stratiomyiidae, Empididae, Phoridae, Lauxanidae, Sphaeroceridae (Atkinson 1985). Infelizmente tanto neste como nos outros trabalhos a identificação foi feita apenas a nível de família, o que impede maiores interpretações dos dados quanto a associação dos grupos, padrões de sucessão e formas de uso do substrato compartilhado.

O número de taxa associado a este fruto supera a maioria dos registros de que se tem notícia até o presente momento, em dados de emergência de apenas um tipo de recurso natural, numa mesma localidade. O grau de riqueza observado reflete indubitavelmente a alta biodiversidade, característica das florestas tropicais (Wilson 1988) e deve-se também, provavelmente ao nível de detalhamento do trabalho em termos do tamanho amostral obtido. Tanto em número de famílias de insetos representadas como em espécie e morfoespécies de *Drosophila* o número de taxa é superior ao relatado na literatura ou previsto nos modelos que estimam tamanho de guildas em recursos efêmeros (Valente et al 1981, Hanski & Hammond 1986, Atkinson & Shorrocks 1984, Atkinson 1985, Lachaise 1976, Jaenike & James 1991, Shorrocks & Charlesworth 1982, Sevenster 1992, Worthen et al 1993) e, o desdobramento deste trabalho, com a continuidade das identificações à nível genérico e específico, guarda potencialmente um número surpreendente de taxa associados a este recurso.

Das 46 espécies de *Drosophila* registradas por Pavan (1959) por Martins & Fonseca (1988) e por Martins & Santos (1988) a partir de coletas realizadas sobre isca de banana e frutos nativos para a região, pelo menos 16 espécies foram comuns ao fruto de amapa. Isso mostra representatividade razoável do fruto escolhido para este trabalho em termos da sua utilização pelas espécies de *Drosophila* presentes no local

ainda a população pode estar usando uma gama variada de recursos, ocupando cada um deles com pequeno número de indivíduos. Aqui é importante ressaltar a importância das espécies raras para a comunidade com esse tipo de distribuição de abundância. As espécies raras é que são responsáveis pela diversidade conferida ao sistema. Presume-se que uma espécie rara em determinado recurso tenha maior freqüência em um tipo de recurso diferente, mas isso não é necessariamente verdade. Hansky (1989) mostra vários exemplos de superdominância em insetos em mata tropical (entre parasitos, predadores e saprófagos, excetuando apenas os coprófagos , por razões não identificadas) e argumenta que, talvez por causa da competição nos trópicos, as espécies mais comuns são freqüentemente relativamente mais abundantes do que suas correspondentes temperadas e lembra que Caswell (1976) tem argumentado que interações interespecíficas fortes, que supostamente, prevalecem nas florestas tropicais, devem indicar aumento da dominância, e não seu decréscimo como defendia MacArthur (1969). O grande percentual de espécies raras encontrado pode sugerir também que as espécies mais raras mantém-se principalmente pelos processos de recolonização e devem ter maior mobilidade e precisarem de maior área para sua sobrevivência.

Com relação a distribuição de abundância dos grupos de insetos estudados nos anos de observação, houve um grau razoável de flutuações em abundância com o desaparecimento de algumas famílias e inclusão de outras. Umas tenderam a aumentar e outras a diminuírem em abundância, com o passar do tempo. Esta tendência foi também observada em estudos de mais longo prazo em comunidades de aves (Willianson 1987) Os valores de diversidade e similaridade da comunidade, analisando-se todos os insetos, sofreram pequenas alterações. Esses dados seguem aproximadamente o mesmo padrão relatado por Wolda (1992), em sua avaliação da diversidade e abundância de insetos atraídos por armadilha luminosa em região Tropical, trabalhando com dados de 14 anos de estudo. Também Hansky (1987) chega a conclusões aproximadas estudando

insetos coprófagos e necrófagos na região tropical. A diversidade medida pelos índices, aumentou a cada ano, conforme diminui a freqüência relativa do grupo dominante (Drosophilidae), refletindo uma maior equitabilidade na abundância dos taxa.

IV. 3. 2 Conjunto da drosófilas

A cada ano *D. malerkotliana* tornou-se mais abundante, tanto em termos absolutos quanto relativos, aumentando seu grau de dominância em detrimento das espécies do subgrupo **willistoni**. Com o aumento populacional de *D. malerkotliana* também é exacerbado o grau de dominância das espécies mais comuns em relação as espécies mais raras explicitada nos coeficientes de dominância. Hansky (1989) relaciona o aumento de dominância nos grupos tropicais à intensificação das relações competitivas, com superdominância, espelhando um ambiente de intensa interação competitiva. Os dados deste trabalho sugerem a possibilidade de que a presença de *D.malerkotliana* esteja interferindo na abundância relativa das espécies do subgrupo willistoni, em razão de interações competitivas.

D. malerkotliana é uma espécie invasora, registrada no Brasil nos anos 70 (Sene & Val 1977) e na Amazônia à partir dos anos 80 (Martins 1985, 1989). Seu crescimento em abundância relativa vem sendo registrado desde então em algumas localidades da Amazônia. No início da década de 80 sua presença foi registrada em coletas com isca de banana e sobre frutos presentes no solo da

primeiras avaliações, com coletas em isca de banana, sua abundância relativa foi registrada em 8% (Martins & Fonseca 1988). Na área do Mocambo esta proporção vem subindo gradativamente ano a ano e a última avaliação feita no local, com o mesmo tipo de isca no período de maio de 92 a abril de 93, mostrou uma freqüência média relativa da espécie em 23% (Oliveira & Martins 1994). Populações de *D. malerkotliana* têm sido registradas também no Caribe, já sendo considerada como espécie incorporada entre as dominantes da guilda de drosofilídeos nessas regiões. Sevenster (1992) identificou *D. malerkotliana* como sendo a espécie mais abundante entre os insetos emergentes de frutos de *Spondias mombin* no Panamá, representando 25% da abundância total e ultrapassando em freqüência as espécies nativas. Esta espécie tem registro na área do Panamá também a partir dos anos 80.

Entre as espécies do subgrupo **willistoni** houve variação significativa na abundância relativa nos três anos, porém a falta de informações anteriores sobre a dinâmica das populações destas espécies não permite identificar até que ponto estas mudanças possam estar relacionadas ao incremento de *D. malerkotliana* ou a outro fator qualquer. Outros estudos já mostraram que o padrão de predominância entre as espécies do subgrupo varia com as localidades e habitats (Dobzhansky & Pavan 1950, Martins 1985). Sevenster (1992) indicou *D. equinoxilais* como a mais abundante entre as espécies do subgrupo no Panamá, seguida por *D. tropicalis*, *D. willistoni* e, com a menor abundância, *D. paulistorum*. Segundo as observações de Dobzhansky & Pavan (1950) *D. paulistorum* é, dentre as quatro, a espécie mais freqüente em Belém (PA), em todas as estações do ano. No sudeste do Brasil, onde apenas *D. paulistorum* e *D. willistoni* ocorrem, *D. paulistorum* é mais freqüente na época de frio e chuva. No presente trabalho *D. equinoxialis* foi identificada como a mais rara entre as crípticas enquanto que *D. paulistorum* foi a espécie predominante. Porém, entre os anos de coleta na reserva Mocambo, *D. tropicalis,* que inicia como a segunda espécie mais abundante dentro do subgrupo, sofreu um aumento significativo em sua

abundância chegando à níveis de freqüência idênticos ao de *D. paulistorum* no terceiro ano de amostra.

O padrão de distribuição geográfica das espécies do subgrupo **willistoni** mostra que esta região da Amazônia além de ser área de co-ocorrência das quatro espécies, corresponde à área aproximadamente central de distribuição de todas elas. Esta constatação é corroborada por dados genéticos dos estudos clássicos de polimorfismo cromossômico e carga genética (Ehrman & Powell 1982). Haldane (1956) sugere que a densidade populacional das espécies é proporcionalmente maior na área central e diminui nas áreas marginais de sua distribuição. Mas essa hipótese é criticada por Shorrocks (1977), que argumenta que a densidade populacional e a abundância relativa de uma espécie podem estar determinadas por fatores ecológicos e não apenas geográficos. Diferenças interespecíficas de preferência de habitat, assim como preferências por substrato podem determinar tais variações. Martins (1985) mostra diferenças nítidas no padrão de ocorrência das espécies do subgrupo **willistoni** entre habitats de mata tropical na região próxima a Manaus (Amazônia oriental). Lá, observou-se a predominância de *D. tropicalis* entre as espécies do subgrupo, tanto na área central como periférica de uma mata de 10 ha, com 36 e 35% dos indivíduos do subgrupo respectivamente, enquanto que *D. willistoni* predominou, com 50% dos indivíduos do subgrupo amostrados na mata de área menor (1 ha)

IV. 4 Estratégias de utilização dos frutos pelas drosófilas

IV. 4. 1 Peso do fruto

A influência do peso dos frutos no padrão de emergência das espécies foi clara. Tanto no que se refere ao aumento da freqüência de frutos sem registro de emergência nas categorias de frutos menores, quanto ao número decrescente da quantidade de emergentes com a redução no peso dos frutos. Isso pode estar relacionado tanto a menor atratividade desses frutos, sugerindo discriminação por parte das fêmeas, quanto a maior mortalidade de imaturos. Neste aspecto é bom lembrar que para espécies sob competição explorativa, onde a capacidade de consumo está homogeneamente distribuída, quantidades insuficientes de alimento podem provocar a mortalidade de todas as larvas, já que nenhuma conseguirá a quantidade mínima necessária de alimento para completar seu desenvolvimento (Sevenster & Van Alphen 1993 a e b). Este fato também poderia explicar a ausência de emergência em parte dos frutos.

IV. 4. 2 Tempo de exposição do fruto

As avaliações com respeito ao tempo de exposição do fruto mostraram claramente a maior atração de *D. malerkotliana* pelos frutos nas fases iniciais de fermentação (1 e 2 dias). Este comportamento se refletiu também na maior concentração de emergência a partir de frutos mais novos. As outras espécies dominantes no fruto de amapa (subgrupo **willistoni** e *D. sturtevanti*) apresentaram semelhantemente, atratividade para frutos entre 2 e 4 dias de fermentação. No entanto, nas emergências, *D. sturtevanti* se evidenciou com uma ligeira predominância em frutos mais velhos, provavelmente como reflexo de um tempo de desenvolvimento mais longo desta espécie em relação às demais. As espécies com baixa freqüência não foram avaliadas quanto a atratividade, mas suas emergências também estão mais concentradas nos frutos mais velhos. É

possível que este padrão também esteja refletindo um comportamento "fugitivo" dessas espécies, refugiando-se em frutos mais velhos, aproveitando-se de modificações qualitativas no substrato.

Burla (1955) reconhece a existência de sucessão entre espécies de *Drosophila* atraídas a um tronco de palmeira, mostrando variação de abundância das espécies conforme o tempo de exposição do substrato. Resultados semelhantes são encontrados por Lachaise (1982) em frutos de ficus, Nunney (1990) em laranjas e por Sevenster (1992) com frutos nativos na floresta do Panamá. Nunney (1990) também identificou sucessão de espécies quanto ao período de emergência do fruto, ao contrário de Shorrocks (1982) em estudos com o fungo *Phalus impudicus.* Também as avaliações feitas com pequenos frutos por Kearney (1979, apud Shorrocks 1982) não identificaram diferenças significativas no padrão de emergência das drosófilas, nem com a idade do fruto nem com seu peso, porém demonstraram a existência de uma densidade crítica de frutos no solo, que determinou a presença ou ausência das espécies.

IV. 4. 3 Oviposição no campo

O padrão agregado de oviposição ficou claramente demonstrado pelo experimento feito no campo, com meio de cultura homogeneamente distribuído. Exceto para situações onde a densidade de ovos foi extremamente baixa, os índices de agregação foram altamente significantes, com quase todas as distribuições ajustando-se à binomial negativa. Isso corrobora com os modelos de agregação propostos na literatura (Rosewell et al 1990, Shorrocks & Rosewell 1986, 1987,1988, Shorrocks et al 1979) indicando que os padrões agregados de

a existência de um contínuo entre os fenótipos gregários e não gregários e ressaltando que parte da heterogeneidade observada nos padrões de distribuição das espécies pode ser atribuída aos próprios animais. A presença de ferormônios de agregação descritos para algumas espécies de *Drosophila* (Schaner et al 1989) vem se somar a esta constatação. A importância da agregação como promotora de coexistência de espécies é discutida por Worthen & Mcguire (1988), Nunney (1990) e Jaenike & James (1991) que acrescentam que a agregação intraespecífica ocorre simultaneamente com a agregação interespecífica, mesmo entre espécies potencialmente competidoras, as quais são via de regra positivamente associadas na natureza. Os dados de agregação obtidos neste trabalho acompanham o mesmo tipo de constatação, pelo menos para as espécies mais abundantes, onde mesmo com o substrato homogeneamente distribuído, os indivíduos tenderam a agregar a oviposição.

IV. 4. 4 Pupação

O comportamento das larvas de último instar, de abandonar o fruto para pupar no solo, o qual foi identificado para o subgrupo **willistoni, em** *D. malerkotliana* e *D. sturtevanti* neste trabalho, já foi registrado anteriormente na literatura para *Drosophila willistoni* , inclusive com demonstração de sua base genética (Souza et al 1968). A baixa freqüência do comportamento e a falta de correlação com o peso dos frutos ou número total de emergentes podem ser indicativos de que este reflita uma variação sem forte significado adaptativo para a população. A identificação desse comportamento tem utilidade na interpretação dos dados de emergência, colaborando principalmente para o entendimento dos padrões observados nos frutos com mais de três dias de exposição no campo. Já que o

IV. 4. 5 Associações com leveduras.

A diversidade de leveduras associadas às drosófilas e ao fruto de amapa foi alta, se comparada com outros levantamentos feitos em frutos da floresta amazônica ou de outras regiões do Brasil (Cunha 1957, Moraes et al 1992).

A maioria dos indivíduos de *Drosophila* consumiu mais que uma espécie de levedura, contrariamente ao observado por Cunha (1957) onde a maioria dos indivíduos continha um só tipo de lêvedo. Qualitativamente a composição de leveduras consumidas foi bem diferente da identificada por Cunha (1957), com apenas 3 espécies em comum: *Pichia membranaefaciens*, *Candida guilhermondii* e *Kloeckera apiculata*. Dos lêvedos identificados em frutos pelo autor, 4 lêvedos, num total de 10, também estiveram presentes em *P.amapa* : *Candida krusei*, *Candida parapsilosis*, *Candida guilhermondii* e *Kloeckera apiculata*. O número máximo de espécie de levedura que ele encontrou numa mesma espécie de fruto foi de 5 leveduras em *Coccocypsilum* sp. Nos frutos de *P.amapa* foram identificadas 25 espécies de leveduras em 99 frutos examinados. *Kloeckera apiculata* foi a levedura mais abundante e a mais freqüente entre os frutos coletados tanto por Cunha (1957) quanto nesse trabalho. Também pôde-se notar uma distribuição mais ou menos eqüitativa de *Kloeckera apiculata* entre os adultos de *Drosophila*.

As drosófilas diferem nas suas reações aos odores diversos produzidos pelos produtos de diferentes lêvedos. Esta atratividade diferencial tem sido registrada na literatura em diversos experimentos e relacionadas a aspectos nutricionais de adultos e larvas, identificação de substrato adequado para oviposição e estímulo ao acasalamento (Carson et al 1956, Dobzhansky et al 1956, Klaczko et al 1983, Belo & Banzato 1984, Parsons & Hoffmann 1986, Barker 1992). Por sua vez as drosófilas atuam como vetores das leveduras e portanto a atratividade resultaria de um processo de coadaptação. A especialização nutricional apresenta para as

os lêvedos e os lêvedos como indicadores de bons sítios de oviposição para as moscas.

Os resultados de leveduras consumidas pelas larvas, apesar de serem numericamente pouco expressivos, confirmam as afirmações feitas na literatura (Begon 1982) de que existe uma pronunciada diferenciação entre as leveduras consumidas pelos adultos e larvas. Enquanto que entre os adultos *Kloeckera apiculata* foi obviamente a espécie mais freqüente, entre as larvas *Pichia pyperi* foi a levedura mais abundante, com 65 % dos isolados e *Kloeckera apiculata* teve apenas 9% de freqüência. Begon (1982) discute essa questão da seguinte forma "enquanto que as moscas nas regiões temperadas que utilizam exudados de plantas normalmente não se alimentam em seus sítios de oviposição e as que usam frutos comerciais parecem comer exclusivamente leveduras associadas com os estágios iniciais da decomposição dos frutos, os adultos de *Drosophila,* nos trópicos, especializam-se nestes lêvedos mas também comem outros, provavelmente presentes em estágios mais tardios. As evidências indicam que adultos comem seletivamente nos substratos em início de decomposição e que a larva, presumivelmente, encontra um espectro muito mais amplo de estágios de decomposição e tipos de leveduras, o que conseqüentemente produz uma maior diferenciação entre os nichos alimentares de adultos e larvas nos trópicos'. Esta explicação parece adequar-se perfeitamente aos resultados obtidos nesse trabalho onde as larvas mostraram tendência a concentrar leveduras presentes em estágios mais tardios de decomposição do fruto.

As drosófilas devem ser parcialmente responsáveis pela alta riqueza de leveduras associadas com o fruto de amapa. Como já mencionado, os odores resultantes da fermentação produzida pelos microorganismos colonizadores atraem as drosófilas, as quais por sua vez inoculam novas espécies de leveduras. Foglerman et al (1982) demonstrou a preferência de larvas e adultos por substâncias voláteis produzidos pelo metabolismo das leveduras que modificam

os tecidos do fruto, produzindo um substrato atrativo a adultos e larvas das drosófilas. A maior diversidade de espécies de *Drosophila* atraídas coincide com idades do fruto onde foi identificada maior diversidade de leveduras, permitindo-nos acoplar a idéia de Dobzhansky & Cunha (1955) de atratividade diferencial das moscas com a presença dos lêvedos, isto faz parecer que as drosófilas sejam atraídas pela maior diversidade de leveduras, o que pode ser conseqüência de uma maior emissão de odores e/ou de odores mais complexos.

A levedura mais habitualmente identificada entre as drosófilas- *Kloeckera apiculata*- foi também aquela mais abundante nos frutos de um modo geral. Esta levedura é bastante comum em frutos em qualquer lugar do mundo até hoje estudado. Suas características são: rápido crescimento, taxa fermentativa rápida e alta e baixa tolerância à acidez resultante do processo fermentativo, o que compromete sua sobrevivência. Sua ocorrência é generalizada em substratos açucarados fermentados (Moraes et al, no prelo)

Considerando-se a ocorrência das demais espécies de lêvedos, exceto *Kloeckera apiculata*, nota-se distinção entre aquelas mais freqüentemente consumidas: *Pichia mebraniefaciens* e *Candida sorbosa* foram as mais freqüentes no subgrupo **willistoni** e *Candida sorboxylosa* e *Candida novergensis* em *D. malerkotliana*. É interessante notar que para ambos os taxa as duas espécies mais freqüentes tiveram ocorrências distintas em relação a idade do fruto. *Candida sorbosa* e *Candida sorboxylosa* ocorreram em frutos com até 3 dias *Candida novergensis* em frutos entre 4 e 6 dias e *Pichia mebraniefaciens* em frutos com mais de 8 dias. Essas diferenças podem refletir não apenas preferências mas também a disponibilidade de leveduras nos frutos como conseqüência do processo sucessório entre as leveduras. Isto confirma as observações de Lachaise (1979 a) de que substrato e levedura não são dimensões independentes do nicho das drosófilas.

O incremento da diversidade de levedura com a deterioração dos frutos pode também ser conseqüência das modificações físico-químicas ocorridas a nível do substrato. No início há maior disponibilidade de açúcares simples e pH favoráveis. Conforme os recursos mudam, algumas espécies que colonizam os estágios iniciais, são subseqüentemente substituídas devido ao aumento da competição por recursos e a redução de açúcares simples causando o decréscimo nas populações e aumento da diversidade. O desenvolvimento de atividade larvar certamente também contribuiu para o esgotamento do substrato conforme sugere Sevenster (1992), produzindo finalmente a baixa diversidade na fase mais tardia, como resultado da exaustão dos nutrientes solúveis. Esta idéia é reforçada pelo aparecimento de leveduras com habilidades fisiológicas distintas em frutos mais velhos (Moraes et al, no prelo). As leveduras isoladas dos frutos entre 10 e 14 dias não estiveram presentes nas espécies de *Drosophila* . Isto sugere a participação de outros grupos de insetos como vetores de leveduras associadas aos frutos de amapa, assim como algumas das espécies presentes nos frutos recém caídos, cujos vetores podem ser alguns dos coleópteros identificados criando-se nestes frutos (Nitidulidae, Bostrichidae, Cerambicidae, Scolytidae, Curculionidae). O número de espécies de levedura transportadas pelas drosófilas é maior do que as identificadas no seu trato digestivo. Em compensação a concentração de certas leveduras é maior no trato digestivo de algumas espécies de *Drosophila* do que no fruto. As diferenças quantitativas entre as leveduras presentes no fruto e consumidas pelas moscas também são

Exploração diferencial dos frutos ao longo dos dias de exposição ao solo e segregação entre frutos identificados no experimento de atratividade, podem contribuir para a coexistência das espécies de *Drosophila* no fruto de amapa. As diferentes idades de deterioração dos frutos de amapa devem ser vistas como um mosaico de microhabitats onde as moscas coexistem em algumas manchas enquanto que são segregadas em outras. A ocupação diferencial dos frutos pelas

uma vez aproximaram *D. malerkotliana* das espécies do subgrupo **willistoni**, distinguindo-se de *D. sturtevanti*. As demais espécies identificadas emergindo do amapa não foram avaliadas com relação aos parâmetros de história de vida, porém observações de algumas dessas espécies mantidas nos estoques do laboratório, como por exemplo *D. fulvimacula* e *D. camargoi*, dão indicações de que elas estariam alocadas no segundo grupo, juntamente com *Drosophila sturtevanti*.

Sevenster & Van Alphen (1993 b) propõem um modelo e apresentam evidências experimentais para explicar como a história de vida pode afetar a comunidade e permitir a coexistência das espécies taxonômicamente relacionadas que usam recursos similares, em um ambiente temporalmente variável. Eles afirmam que enquanto muitos organismos experimentam intensificação da competição quando o alimento é escasso a situação dos drosofilídeos é diferente, porque seu tempo de geração é relativamente curto em relação a escala de tempo das flutuações dos recursos. Com base nessa premissa eles propõem a existência de um mecanismo de compensação entre o tempo de desenvolvimento e a longevidade dos adultos, com as espécies de rápido desenvolvimento e tempo de vida curto tendo vantagem em épocas de alta disponibilidade de sítios de oviposição e espécies de desenvolvimento mais lento e longevidade maior sendo favorecidas nos períodos quando as oportunidades de oviposição são menos freqüentes. O resultado da competição entre as espécies deve então depender da freqüência na qual as oportunidades de oviposição são oferecidas. Hipotetizam neste caso que a maior sobrevivência, aumenta a probabilidade de encontrar alimento. Usando simulação para o seu modelo, concluem que as espécies rápidas não seriam afetadas pelas lentas mesmo quando há limitação de recursos. Na ausência de competição as espécies lentas estabeleceriam maiores populações quando os sítios fossem freqüentes do que quando estes fossem raros. No entanto a presença de competição interespecífica direcionaria as espécies mais lentas à extinção quando os recursos fossem freqüentes. Os autores reforçam que as

variações temporais e espaciais na disponibilidade de recurso não têm necessariamente as mesmas conseqüências e que o modelo que apresentam refere-se apenas à variação temporal na disponibilidade dos recursos. Os dados obtidos no presente trabalho parecem indicar na mesma direção do modelo proposto por Sevenster & Van Alphen (1993 b), lembrando que todas as avaliações de emergência de insetos foram realizadas nas épocas de alta disponibilidade de recursos (período de frutificação).

IV. 6 A estabilidade da composição faunística e as alterações ambientais.

A identificação de alterações nas comunidades ao longo de um eixo temporal

aumento de dominância de *D. malerkotliana* na área e a diminuição do número de espécies observadas emergindo do recurso avaliado, com o passar dos anos. Coloca-se em discussão até que ponto estes dois fatos estão relacionados. A presença e o aumento em abundância de *D. malerkotliana* está levando as demais espécies à condição de raridade ou mesmo extinção local? Ou outros fatores, estão concomitantemente permitindo a expansão de *D. malerkotliana* e restringindo as populações de espécies nativas?

Crawley (1987) discute algumas das razões do estabelecimento e expansão de espécies invasoras. A mais habitualmente apresentada é a existência de nichos vagos, o que por sua vez abre uma ampla discussão dada a imprecisão da própria definição de nicho. O autor enumera ainda alguns fatores demográficos positivamente correlacionados com o sucesso de espécies de inseto invasoras. Estes são: alta taxa de crescimento intrínseco (r), menor agregação por pastura

entre as espécies A e B. Enquanto não formos capazes de desenvolver modelos nos quais os coeficientes de competição sejam específicos do contexto será quase impossível a ecologia de comunidade tornar-se genuinamente preditiva.

Um segundo aspecto a ser abordado relaciona-se às alterações a nível do habitat. De acordo com Wilson (1989) esta tem sido uma das principais causas de extinção no nosso século. Nos últimos 20 anos, como conseqüência da ação antrópica, tornou-se notória na área do Mocambo, a ausência de pequenos mamíferos, potencialmente consumidores dos frutos recém caídos sobre o solo. A conseqüência imediata deste fato foi o aparente aumento na oferta de frutos em fase inicial de decomposição disponíveis sobre o solo, aumentado assim a disponibilidade de recursos. Esta condição é favorável ao aumento de abundância de espécies oportunistas, com rápida taxa de desenvolvimento, de acordo com o modelo proposto por Sevenster & Van Alphen (1993 b). Também o fato de *D. malerkotliana* ser consistentemente a primeira a chegar ao recurso deve lhe conferir vantagem sobre as demais espécies conforme propõem Shorrocks & Bengley (1994) em seu modelo que inclui efeito de prioridade mesmo em situação de agregação e competição. Os efeitos de agregação são perfeitamente comprovados tanto nos dados de emergência como pelo experimento de oviposição no campo. A forte associação de *D. malerkotliana* praticamente apenas com a levedura *Kloeckera apiculata* pode indicar uma certa limitação para a espécie em ocupar estágios mais adiantados de decomposição do fruto, utilizando outras espécies de levedura como fonte de alimentação. Isso pode permitir que as espécies nativas usem os frutos não ocupados por *D. malerkotliana* nos primeiros dias como um refúgio no sentido tradicional de MacArthur & Levins (1967). Infelizmente não dispomos de dados sobre alimentação das larvas de cada espécie, os quais poderiam ser elucidativos neste caso. No entanto, no decorrer dos três anos de estudo, *D.malerkotliana* apesar de sempre predominar nos frutos entre 1 e 3 dias, tendeu a aumentar proporcionalmente sua freqüência de emergência a partir de frutos mais velhos.

A competição entre os drosofilídeos é predominantemente explorativa de modo que a rapidez no desenvolvimento larvar e exploração dos recursos são fatores de extrema importância (Barker 1983). Alguns dados demográficos levantados mostram que *D. malerkotliana* entre as espécies examinadas é a que tem reprodução inicial mais cedo, concentra a maioria dos ovos nas fases iniciais da vida, é a quem primeiro encerra sua fase reprodutiva e tem o tempo mais curto de desenvolvimento e longevidade média. Inversamente, *D. sturtevanti* é a espécie com tempo de desenvolvimento mais lento, início do período de oviposição mais tardio e maior longevidade, ficando as espécies do subgrupo **willistoni** em situações intermediárias porém mais semelhantes a *D. malerkotliana.* Essas características de estratégia de vida apontam para o maior sucesso de *D. malerkotliana* nas condições apresentadas. No entanto uma pergunta parece ainda não ter resposta satisfatória. As estratégias de vida apresentadas por *D. malerkotliana* são muito próximas às das outras espécies do grupo **melanogaster**, cujas presenças são registradas na região amazônica há quase 50 anos (Dobzhansky & Pavan 1950, Pavan 1959), ocupando habitats urbanos. Estas espécies no entanto não são capazes de colonizar com sucesso o interior da mata. Qual será a razão? A tentativa de obtenção desta resposta pode direcionar-nos a investigar mais profundamente as associações das *Drosophila* com leveduras e outros microrganismos e o papel dos compostos secundários presentes nos frutos nativos e nos tradicionalmente comercializados.

Parsons (1989) sugere a utilização das drosófilas como bioindicadores, devido a alta fidelidade a condições específicas do habitat e a baixa resistência ao estresse da maioria das espécies nativas, principalmente das regiões tropicais, as quais, em casos de perturbação do habitat, são substituídas de modo relativamente rápido por poucas espécies de distribuição ampla e conseqüentemente, com maiores níveis de tolerância. Esses efeitos são observados para florestas tropicais da Austrália onde a perda de diversidade pode ser diretamente correlacionada com a degradação da floresta. A falta de informações prévias

sobre a comunidade estudada na mata de terra firme do Mocambo não permite conclusões mais definitivas, porém, tanto a introdução com sucesso de *D. malerkotliana* como a diminuição em riqueza específica do conjunto das drosófilas associadas ao fruto de *Parahancornia amapa*, constatados durante o período de estudo, são indicações claras de conseqüências de modificações ocorridas no ecossistema. Esses achados reforçam a designação dos drosofilídeos como bons indicadores do estado de conservação da floresta e a aplicabilidade do estudo de sua ecologia em pesquisas sobre Conservação.

CAPÍTULO V.

CONCLUSÕES

Resumidamente os resultados desse trabalho mostraram que:

1. A mata da reserva Mocambo apresenta-se fisionomicamente bem preservada mas sua história recente demonstra a ocorrência de alto grau de perturbação antrópica, com desmatamento periférico, retirada de madeira e caça intensiva, tendo como uma das conseqüência a ausência de pequenos mamíferos , tradicionalmente consumidores de frutos dispersos sobre o solo
2. *Parahancornia amapa* é uma espécie endêmica da Região Amazônica, de freqüência intermediária entre as árvores dossel e que apresenta fenologia típica da maioria das espécies da Região, com floração na época mais seca e frutificação no período chuvoso.
3. A queda dos frutos de *Parahancornia amapa* se dá paulatinamente, com uma média de 7 a 10 frutos por árvore por dia, chegando a um total acima de 300 frutos por árvore em cada período de frutificação.
4. Os frutos de *Parahancornia amapa* são altamente atrativos para um grande número de insetos. Está disponível ao longo de todo período chuvoso, com maior concentração de queda nos meses de janeiro e fevereiro.
5. Quarenta e duas famílias de insetos emergiram dos frutos de *Parahancornia amapa*, os Diptera predominaram seguidos de Coleoptera, Hemiptera, Homoptera e Hymenoptera. O padrão de abundância dos insetos demonstrou a predominância de poucos taxa e grande número de grupos raros. Padrão este também comum a outros grupos de insetos tropicais.
6. A maioria dos emergentes foram insetos saprófitos. Os drosofilídeos predominaram numericamente representando mais de 60% do total de insetos emergidos dos frutos.

7. Foram reconhecidos 33 diferentes taxa de Drosophilidae, com 20 espécies denominadas, sendo a maioria dos taxa representado por poucos indivíduos. A curva de abundância assemelha-se a log série indicando predominância de espécies de abundância intermediária .
8. Durante os três períodos de frutificação em que foram desenvolvidos estes estudos houve ligeira variação na abundância relativa dos taxa de insetos. Entre as drosófilas constataram-se alterações visíveis de freqüência relativa de algumas espécies. *D. malerkotliana* dobrou sua freqüência do primeiro para o terceiro ano de coleta. Entre as espécies do subgrupo willistoni, *D. tropicalis* sofreu aumento significativo de abundância, equiparando-se a *D. paulistorum*, inicialmente dominante no subgrupo.
9. Os padrões de diversidade permaneceram praticamente inalterados, apresentando ligeira queda entre os anos, os quais no entanto, apresentaram níveis de similaridade superior a 80% entre si, tanto para a análise do conjunto de insetos como para as drosófilas separadamente.
10. A ocorrência e emergência das drosófilas a partir dos frutos variou com o peso dos frutos, tendendo a concentrarem-se nos frutos de maior peso. Os drosofilídeos estiveram ausentes nos frutos com pesos relativamente menores, indicando a possibilidade da fêmea discriminar o potencial nutricional do fruto para ovipor e/ou mortalidade diferencial entre os frutos por escassez de recursos.
11. As espécies de *Drosophila* apresentam diferenças em atratividade por frutos com tempos variados de exposição ao solo. *D.malerkotliana* é atraída aos frutos com 1 e 2 dias de exposição, em média um dia antes das demais espécies.
12. A idade do fruto (tempo de exposição do fruto sobre o solo) é uma variável importante para a distribuição de abundância das espécies que emergem do fruto. As drosófilas nativas emergem predominantemente de frutos com até 4 dias. A espécie colonizadora, *D. malerkotliana* demonstrou claramente prioridade em relação às demais, . As espécies do subgrupo willistoni

predominam em frutos entre 2 e 4 dias e *D. sturtevanti* e as demais espécies tenderam a concentrar as emergências a partir de frutos mais velhos.

13. A comunidade de leveduras associada ao fruto de *Parahancornia amapa* e às drosófilas que utilizam-no como substrato de alimentação e reprodução é altamente diversificada tendo sido isoladas 36 espécies de leveduras.

14. As espécies de leveduras sucedem-se conforme o tempo de exposição do fruto sobre o solo. Apenas duas espécies mantém-se no fruto ao longo dos 14 primeiros dias de decomposição. A sucessão se dá na direção de espécies fermentativas, que utilizam açúcares simples para espécies com fisiologia mais complexas.

15. *Kloeckera apiculata* é a levedura mais abundantemente encontrada entre os adultos de *Drosophila*. No fruto seu período de ocorrência foi entre o primeiro e quarto dia de exposição ao solo e, entre as larvas foi encontrada em baixa freqüência. A espécie de *Drosophila* mais fortemente associada a esta levedura foi *D. malerkotliana* .

16. Excetuando-se a presença comum de *Kloeckera apiculata* há uma diferenciação nítida entre os conjuntos de leveduras predominantemente consumidas pelas várias espécies de *Drosophila* indicando preferência e seletividade.

17. Todas as espécies de *Drosophila* transportaram maior número de leveduras do que consumiram. O conjunto de espécies transportado pelas *Drosophila* foi menor do que o encontrado nos frutos, indicando a participação de outros grupos de insetos como vetores das leveduras presentes nos frutos de *Parahancornia amapa*.

18. A comunidade de leveduras presente no fruto de amapa representou quase a totalidade das espécies transportadas e consumidas pelas *Drosophila* associadas ao fruto.

19.A oviposição das drosófilas no campo é agregada, mesmo quando o recurso é homogêneo e uniformemente distribuído.

20. Cerca de 8 a 15% dos adultos emergidos dos frutos são provenientes de pupas desenvolvidas fora do fruto, em decorrência do abandono do fruto pela larva de 3° instar, porém não se obteve evidências de que este comportamento esteja relacionado a efeitos de densidade.

21. *D. malerkotliana , D willistoni, D. tropicalis, D. Paulistorum* são espécies com maior parte da oviposição concentrada na primeira metade da vida enquanto que *D. Sturtevanti* é uma espécie com oviposição deslocada para etapas medianas e tardias da vida.

22. *D. malerkotliana* e as espécies do subgrupo willistoni apresentaram padrões de sobrevivência bastante diferenciados de *D. sturtevanti.* Enquanto 50% dos indivíduos de *D. sturtevanti* sobreviveu até 80 dias, as demais espécies apresentaram 50% de sobrevivência em torno de 30 dias de observação.

23. O tempo de desenvolvimento também distingue *D. sturtevanti* do subgrupo **willistoni** e *D. malerkotliana* , que podem ser consideradas espécies rápidas, enquanto que *D. sturtevanti* pertence ao grupo das espécies de desenvolvimento mais lento.

Em vista de tais resultados podemos concluir que

Não só a abundância mas também a forma como se dá a queda dos frutos de amapá desempenha um papel relevante na estruturação da comunidade dos insetos associados a estes frutos por produzir maior heterogeneidade, já que as espécies apresentam diferenças em atratividade por frutos com tempos variados de exposição ao solo.

A alta riqueza de taxa de insetos associados ao fruto de *P. amapa* em decomposição, está compatível com os níveis de diversidade regional e reflete, possivelmente, peculiaridades desta espécie de fruto (peso médio, teor nutritivo, tempo de decomposição, presença de compostos secundários, etc.)

O padrão de abundância dos insetos mostra predominância de um grande número de espécies pouco abundante e de um número restrito de espécies com alta abundância.

Os insetos associados ao fruto de *P. amapa* formam uma comunidade composta predominantemente por saprófitos, tendo como grupo dominante os drosofilídeos.

Notam-se alterações claras na guilda de drosofilídeos estudada durante o período. *D.malerkotliana* expandiu-se, ocupando posição entre as mais freqüentes. É possível que também a alteração de dominância entre as espécies do subgrupo willistoni, observada durante o estudo esteja relacionada a presença e expansão de *D.malerkotliana.*

As explicações mais prováveis para o sucesso da introdução de *D. malerkotliana* combinam tanto características da espécie como modificações ocorridas a nível de habitat. Quanto as características de estratégia de vida da espécie, *D. malerkotliana* assemelha-se bastante ao grupo tradicionalmente dominante nas florestas tropicais da Amazônia, que é o subgrupo **willistoni**. No entanto difere destas por apresentar maior rapidez em localizar e ocupar os frutos recém caídos sobre o solo, possivelmente em razão da sua forte associação com a levedura *K.apiculata* que atua nas fases iniciais da decomposição dos frutos. As modificações no habitat, contribuem para a expansão da espécie, na medida em que a diminuição de consumo pode aumentar a disponibilidade de frutos novos expostos ao solo.

Os dados produzidos neste trabalho corroboram com os modelos sobre mecanismos de coexistência de espécies que utilizam recursos efêmeros e espacialmente distribuídos, propostos por Shorrocks e seus colaboradores, incluindo o efeito de prioridade para aumentar a probabilidade de coexistência de

competidores inferiores ou, como poderia ser o presente caso intensificar a vantagem de uma espécie colonizadora sobre as demais.

Os drosofilídeos estudados neste trabalho podem ser considerados como uma guilda no sentido mais atual do termo, na medida que formam uma assembléia multiespecífica de competidores potenciais, taxonômicamente aparentadas, que utilizam a mesma classe de recursos (substrato e microorganismos)de modo semelhante.

As modificações observadas na guilda de drosofilídeos, com a expansão de *D.malerkotliana* e diminuição de riqueza específica associada às alterações do habitat, reforçam as proposições de utilização das drosófilas como espécies bioindicadoras do estado de conservação dos ecossistemas.

Referências Bibliográficas

ALENCAR, J.C., ALMEIDA, R.A., FERNANDES, N.P. Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central. Acta Amazonica , Manaus, v. 9, n. 1, p. 163-198, 1979.

ÁREA DE PESQUISA DO RIO GUAMÁ (APEG). Relatório anual. Belém Pa, 1966, p.1-135.

ARMSTRONG, R.A. Competition, seed predation, and species coexistence. Journal Theoretical Biology , v.141, p.141-194, 1989.

ARTHUR, W. ; CASSEY, S. Variability of niche difference between *Drosophila hydei* and *D. melanogaster*. Ecological Entomology, Londres n. 17, p. 354-358, 1992.

ATKINSON, W.D. A field investigation of larval competition in domestic *Drosophila*. Journal. Animal. Ecology , New York, n. 48, p. 91-102, 1979.

ATKINSON, W.D. Gregarious oviposition in *Drosophila melanogaster* is explained by surface texture. Australian Journal Zoology , Sidney, v.31, p. 925-929, 1983.

ATKINSON, W.D. Coexistence of Australian rain forest diptera breeding in fallen fruit. Journal Animal Ecology , New York, n. 54, p. 507-518, 1985.

ATKINSON, W.D. ; SHORROCKS, B. Competition in a divided and ephemeral resources simulation model. Journal. Animal Ecology, New York, n. 50, p. 461-471, 1981.

ATKINSON, W.D. ; SHORROCKS, B. Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. American Naturalist, Illinois, v. 124, n. 3, p. 336-351, 1984.

AYALA, F.J. (a) Genetic polymorphism and interespecific competitive ability in *Drosophila* Genetic Research, Cambridge, v. 14, p. 95-102, 1969.

AYALA, F.J. (b) Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. Nature, Londres, v. 224, n. 5224, p. 1076-1079, 1969.

AYALA, F.J. Invalidation of principle of competitive exclusion defended. Nature, Londres, v. 227, n. 5253, p. 89-90, 1970.

AYALA, F.J. Competition between species frequency dependence. Science, New York, v. 171, p. 820-827, 1971.

AYALA, F.J. ; GILPIN, M. Global models of growth and competition. Proceedings. National Academy of Science of the United States of America. Washington, v. 70, n. 12, p. 3590-3593, 1973.

BARKER, H.G. Evolution in the tropics. Biotropica, Washington, v. 2, n. 2, p. 101-111, 1970.

BARKER, J.S.F. Interspecific competition. Genetic and Biology of Drosophila Academic, London, v. 3c, p. 285-333, 1983.

BARKER, J.S.F. Genetic variation in cactophilic *Drosophila* of oviposition on natural yeast substrates. Evolution, Kansas, v. 46 n. 4, p. 1070-1083, 1992.

BASTOS, T.X. O estado atual dos conhecimentos das condições climáticas da Amazônia brasileira. Boletim Técnico IPEAN, Belém, v. 54, p. 68-122, 1972.

BASTOS, T.X. PEREIRA, F.B., DINIZ, T.D. Contribuição ao conhecimento da ecologia de floresta equatorial úmida. Boletim Técnico do IPEAN, Belém, v. 64, p. 1-57, 1974.

descriptions of four new species. Australian Journal Zoology, v. 27, p. 291-301. 1979.

BORBA, C.N.B. ; NAPP.N. Contribuições ao estudo das populações naturais de *Drosophila willistoni* do estado do Rio Grande do Sul. Ciência e Natura, Santa Maria, v. 7, p. 181-195, 1985.

BURLA, H. The order of attraction of *Drosophila* species to cut palm trees. Ecology, New York, v.36, p.153-155, 1955.

BURLA, H, CUNHA, A.B., CORDEIRO, A.R, et al. The willistoni group of sibling species of *Drosophila*. Evolution, Kansas, v.3, n.4, p.300-306, 1949.

CAIN, S.A., CASTRO, G.M.O., PIRES, J.M. Composition and structure of terra firme rain forest at Mocambo, Belém, Pa. American Journal of Botanic, New York, v. 43, n .1, p. 915-941, 1956.

CARSON, H.L. Breeding sites of *Drosophila persimilis* in the transition zone of the Sierra Nevada. Evolution, Kansas v. 5, n.2, p. 91-95, 1951.

CARSON, H.L. The ecology of *Drosophila* breeding sites. University of Hawai, 1971, 27p. (Harold L-Lyon Arboretum Lecture,2)

CARSON, H.L. ; STALKER, H.D. Natural breeding sites for some wild species of *Drosophila* in the eastern united states. Ecology , New York, v.32, n.2, p.317-330, 1951.

CARSON, H.L., YOON, J.S. Genetics and evolution of Hawaian *Drosophila*. In: The genetics and biology of *Drosophila*. Academic, London, 1982, v.3 p. 297-384.

CARSON, H.L., KNAPP, E.P., PHAFF, H.G. The yeast flora of the natural breeding sites of some species of *Drosophila*. Ecology New York, v. 39, n 3, p. 538-544, 1956.

CARRACEDO, M.C. ; CASARES, P. Influencia de la iluminación sobre la eficacia biologica y capacidad competitiva de *Drosophila melanogaster* y *D. simulans*. Revista.Biologia Universidade Oviedo, Oviedo, v.3, p.15-25. 1985.

CASWELL, H. Comunities structure: a neutral model analysis. Ecological monographs, v.46, p. 327-354, 1976.

CONNEL, J.N. Diversity in tropical rain forests and coral recifs. Science , New York, v. 99, p. 1302-1310, 1978.

CONNOR, F.E. ; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: chance or competition? Ecology, New York, v. 60, n. 6, p.1132-1140, 1979.

CORNELL, H.V. ; LAWTON, J.H. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. Journal Animal Ecology,New York, v. 6, p. 1-12, 1992.

COUTURIER, G., LACHAISE, D., TSACAS, L. Les Drosophilidae leurs gites

DOBZHANSKY, Th. ; DA CUNHA, A.B. Differentiation of nutritional preferences in Brazilian species of *Drosophila*. Ecology, Londres, v. 36, n.1, p. 34-39, 1955.

DOBZHANSKY, Th., EPLING, J. Contribuition to the genetics taxonomy and ecology of *Drosophila pseudobscura* and its relatives. Publication Carnegie Institute of Whashington, Washington, v. 554, p. 1-183, 1944.

DOBZHANSKY, Th. ; PAVAN, C. Local and seasonal variations in relative frequences of species of *Drosophila* in Brazil. Journal Animal Ecology, Londres, v. 19, n.1, p.1-14, 1950.

DOBZHANSKY, Th., COOPER, D.M., PHAFF, H.J., et al. Studies on the ecology of *Drosophila* in the yosemite region of California. IV. Diferential attraction of species of *Drosophila* to differents species of yeast. Ecology, New York, v. 37, n.3, p.544-530, 1956.

DOBZHANSKY, Th, LEWONTIN, R.C., PAVLOVSKY, O. The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudobscura*. Heredity, v.19, n.1, p.1-14, 1964.

DRAKE,J.M. Communities as assembled structure:Do rules govern pattern? TERRE VIE REVIE ECOLOGIE, v. 5, n. 5, p. 159-163, 1990.

ELTON, C. Animal Ecology , London, Sidgwick & Jacson, 1927, 209p.

ELTON, C. Competition and the structure of ecological communities. Journal. Animal Ecology, Londres, v. 15, p. 54-68, 1946.

EHRMAN,L. ; POWELL, J.R. The *Drosophila willistoni* species group In: The genetics and Biology of *Drosophila*. Academic , New York, 1982, v.3b, p. 193-225.

FOGLEMAN, J.C., STAMER, W.T. ,HEED, W.B. Comparisons of yeast florae from natural substrates and larval guts of southwestern *Drosophila*. Oecologia, Berlim, v.52, p. 187-191, 1982.

FRANCK, G. ; VALENTE, V.L.S. Study on the flutuation in *Drosophila* populations of Bento Gonçalves, R.S. Revista Brasileira Biologia, Rio de Janeiro, v. 45, n. 1/2, p. 133-141, 1985.

GANTER, P.F. The vectoring of cactophilic yeast by *Drosophila*. Oecologia, Berlim, v. 75, n. 3, p. 400-404, 1988.

GRIMALDI, D. ; JAENIKE, J. Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. Ecology, New York, v. 65, n. 4, p. 1113-1120, 1984.

HALDANE,J.B.S. The relation between density regulation and natural selection. Proceedings Royal Society, London, v.145, p.306-309, 1956.

HANSKI, I. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. Acta Zoologica Fennica, Helsinforside, v. 167, p. 1-45, 1983.

HANSKI, I. Carrion fly community dynamics: Patchiness, seasonality and coexistence. Ecological Entomology, Londres. v. 12, p. 257-266, 1987.

HANSKY, I. Dung beetles In: Tropical rain forest ecosystems biogeographical and ecological studies, Amsterdam, Elservier, 1989 cap.28, p.489-509.

HANSKI, I. ; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. Biological Journal Linnean Society, Londres, v. 2, p. 3-16, 1991.

JAENIKE, J. ; BENWAY, H. Parasite-induced mortality in mycophagous

LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental

MARTINS, M. Reservas da APEG: 30 anos de pesquisa Biológica no Pará, Liberal, Belém Pa, 27 jun. 1992

MARTINS, M. ; FONSECA, F.C.G. Verificação de atividade diurna de espécies de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, XV, 1988, Curitiba, Resumos.

MARTINS, M. ; SANTOS, R. C. Observações sobre a utilização de frutos da mata como sítio de reprodução por espécies de Drosophila (Diptera, Drosophilidae). In: Congresso Brasileiro de Zoologia, XV, 1988, Curitiba, Resumos.

MCKENZIE, J.A. ; MCKECHINE, S.W. A comparative study of resource utilization in natural populations of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. Oecologia, Berlim, v. 40, p. 299-309, 1979.

MCINTOSH, R.P. Concept and terminology of homogeneity in ecology In: Ecological heterogeneity, Springer-Verlag, 1991, v. 322,

MONACHINO, S. A revision of *Hancornia* (Apocynaceae). Lilloa, v.11, p.19-47, 1945.

MORAES,P.B., HAGLER,A.N., ROSA,C.A., et al. Yeast associated with *Drosophila* in tropical forest of Rio de Janeiro, Brazil Cannadian Journal Microbiology, v.38, p. 1150-1155, 1992.

MORAES, P.B., MARTINS, M., HAGLER, A.N., et al. Niche partitioning by *Drosophila* feeding on a succesion of yeasts in the amazonic *Parahancornia amapa* fruit. Applied Environmental Microbiology, Washington , no prelo.

MORELLATO, L.P.C. ; LEITÃO-FILHO, H.F. Estratégias, fenológicas de espécies [illegible]

MOILANEN, A. ; HANSKI, I. Habitat destruction and coexistence of competitors in a spatially realistic metapopulation model. Journal Animal Ecology, Londres, v. 64, p. 141-144, 1995.

MULLER, L.D. ; AYALA, F.J. Trade-off between r-selection and k-selection in Drosophila population. Procceding Naturalist Academic Science USA, v.78,

PARSONS, P.A. ; SPENCE, G.L. Ethanol utilization: threshold differences among three *Drosophila* species. American Naturalist, Illinois, v. 117, p. 568-571, 1981.

PARSONS, P.A. ; STANLEY, S.N. Domesticated and widespread species. In: The genetics and biology of *Drosophila*, London, Academic, 1981, v. 3a, p. 349-393.

PATTERSON, J. T. Studies in the genetics of *Drosophila*. IV Papers dealing with the taxonomy, nutrition, cytology and interespecific hibridization in *Drosophila*.

PROUT,T. ; MACCHESNEY, F. Competition among imatures affects their adult fertility and population dynamics. American Naturalist, Illinois, v. 126, n. 4, p. 521-558, 1985.

QUINLAN, J. Hymenoptera Cynipoidea : Eucoilidae. Royal Entomological Society London,Londres, v.8, n. 1b, p. 1-57, 1978.

QUINLAN, J. A key other afrotropical genera of Eucoilidae (Hymenoptera), with a revision of certain genera. Entomology series, v. 52, n. 4, p. 243-366, 1986.

QUINLAN, J. A revision of some afrotropical genera of Eucoilidae (Hymenoptera). Entomology series, v. 56, n. 4, p. 171-207, 1988.

ROOT, R.B.. The niche exploitation pattern of blue-gray gnatcatcher. Ecological Monagraphic, v. 37, p. 317-350, 1967.

ROSEWELL, J., SHORROCKS, B ,EDWARDS,K. Competition on divided and

SHORROCKS, B. An Ecological classification of European Drosophila species. Oecologia , Berlim, v. 26, p. 335-345, 1977.

SHORROCKS, B. The breeding sites of temperate woodland *Drosophila*. In Genetic and Biology of Drosophila, London, Academic , 1982, v.3d, p. 385-425.

SHORROCKS, B. ; BINGLEY, M. Priority effects and species coexistence : experiments with fungal-breeding *Drosophila*. Ecology,New York, v. 63, p. 799-806, 1994.

SHORROCKS, B. ; CHARLESWORTH, P. A field study of the association between the stinkhorn *Phallus impudicus* Pers and the British fungal-breeding *Drosophila*. Biological Journal Linnean Society, Londres, v. 17, p. 307-318, 1982.

SHORROCKS, B. ; ROSEWELL, J. Guild size in Drosophilids: A simulation model. Journal Animal Ecology , Londres, v. 55, p. 527-541, 1986.

SHORROCKS, B. ; ROSEWELL, J Spatial patchiness and community structure: coexistence and guild size of Drosophilids on ephemeral resources. In:

VILELA, C.R. ; PEREIRA, M.A.Q.R. Breeding sites of neotropical Drosophildae (Diptera). 1 Living flowers of *cestrum schlechtendalii* (Solanaceae). Revista Brasileira Entomologia, São Paulo, v. 36, n. 2, p. 475-482, 1992.

WALLACE, B. Studies on intra and inter specific competition in *Drosophila*, Ecology, Londres, v.55, p.227-244, 1974

WHEELER, M.R. The Drosophilidae: A taxonomic overview. In: Genetics and Biology of *Drosophila*, London, Academic, 1981, v. 3a, p. 1-84.

WILLIANSON, M.H. Are communities stable? In: Colonization, succession and stability, Londres, Blackwell Scientific Publications , 1987, p.353-372.

WILSON, E.D. Habitat destruction, mostly in the tropics, is driving thousands of species each year to extinction. The consequences will be dire-unless the trend is reserved. Scientific American, v. 261, n. 3, p. 60-70, 1989.

WILSON,E.O. Biodiversity , Washington, National Academic Press, 1988, 652p.

WINGE, H. Níveis de divergência evolutiva no grupo críptico de *Drosophila willistoni* Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 1971 Tese.

WOLDA, H. Trends in abundance of tropical forest insects. Oecologia, Berlim, v. 89, p. 47-52, 1992.

WORTHEN, W.B. Predator-mediated coexistence in laboratory communities of mycophagous *Drosophila* (Diptera : Drosophilidae). Ecological Entomolgy, v. 14, p. 117-126, 1989

WORTHEN, W.B. ; MCGUIRE, T.R. A criticism of the aggregation model of coexistence: Non-independent distribution of Diptera species on ephemeral resources. American Naturalist, Illinois, v. 1, p. 453-458, 1988.

WORTHEN, W.B. ; HIPP, M.N., TWARDOKUS , C.T. et al. Effects of ant predation and larval density on mycophagous fly communities. Oikos, Copenhagen, v. 66, p. 526-532, 1993.

YOON, J.S., GAGEM, K.P., ZHU, D.L. Longevity of 68 species of *Drosophila*. Ohio Journal Science, v. 90, n. 1, p. 16-32, 1990.

Apêndice 1

Estudo de viabilidade ovo-adulto

Os experimentos apresentados a seguir representam tentativas de comparar as espécies emergentes do fruto de *P.amapa* quanto a sobrevivência de imaturos. Identificados por Birch et al (1963), como os parâmetros mais difíceis de ser mensurado, em função da dificuldade de padronização, também em nosso caso não possível obter a padronização necessária para comparar as espécies as razões podem ter sido tanto de cunho metodológico, como relacionadas as linhagens estudadas. O experimento é apresentado neste apêndice a título de contribuição em termos dos achados para cada espécie nessa situação particular.

Procedimento

Dez casais parentais de cada espécie foram cruzados diretamente na caixa de oviposição e os ovos coletados diariamente entre o terceiro e vigésimo quinto dias de oviposição das fêmeas. Esses ovos foram transferidos ou para tubos com meio de cultura ou para frutos de *P. amapa* especificamente preparados para isso. Os tubos com meio de cultura foram de dois tamanhos: 15g, onde utilizou-se a densidade de 10 ovos por tubo com 30 replicações e 30g, que recebeu densidades de 20, 100 e 200 ovos, cada uma com 5 replicações. O meio de cultura preparado constituiu-se de ágar a 2,5%, fermento 2%, leite 2%, açúcar 20% acrescido nipangin e clorofenicol. Antes de adicionar os ovos, todos os tubos com 15g de meio receberam 0,1 ml de fermento liquido a 8%, acrescido de clorofenicol succinato. Os tubos com 30g de meio receberam 0,2 ml do mesmo fermento. Os frutos utilizados neste experimento são frutos de *P.amapa* congelados após as coletas em 1991 e 1992 e descongelados cerca de 24 horas antes do experimento. Esses frutos foram individualizados em pedaços de 30 gramas, colocados em vidro com areia estéril coberto com organza. Antes de receberem os ovos foi adicionado a cada fruto 0,1 ml de nipagin a 10% e 0,2 ml

de fermento biológico a 8% acrescido de clorofenicol (0,1 ml de clorofenicol succinato para 25 ml de fermento em 30 gramas de meio ou fruto).

Cada frasco com fruto ou meio de cultura foi observado diariamente, anotando-se sempre que possível o aparecimento de pupas. Os adultos emergentes de cada espécie foram contados , separados por sexo. Todos os emergentes foram guardados em álcool 70%.
Os experimentos com tubos de 10 ovos foram feitos em 3 séries (p, x, z). O experimentos com densidades de 20,100 e 200 ovos foram feitos em 3 séries (s, x, z). E na série α para a densidade 10.

Resultados

A tabela 1 apresenta os resultados de viabilidade média de cada espécie, obtidos em três séries de experimentos, relacionando a densidade de ovos e os tipos de substrato utilizados. O **n** apresentado representa o número de replicações em cada célula.

A viabilidade média de *D.malerkotliana* variou de 0% no experimento **S** para densidade de 100 ovos à 27,8 % no experimento Z para a mesma densidade de ovos, ambos no substrato fruto.

A viabilidade de *D. paulistorum* variou entre 0% e 52%, sendo ambos os valores obtidos para a densidade de 100 ovos e substrato fruto, nos experimentos S e Z, respectivamente.

D willistoni alcançou viabilidade entre 0%, no experimento X para densidade 20 no meio de cultura e 27,5%, no experimento Z e densidade de 200 ovos no fruto.

D. tropicalis também apresentou, viabilidade 0% nos experimentos **X** (densidade 20 no meio de cultura e densidade 100 no fruto) e Z (densidades 100 e 200 ovos no fruto). O maior valor de viabilidade alcançado por esta espécie foi de 55% no fruto, com densidade 20, no experimento S.

Os valores de viabilidade de *D.sturtevanti* variaram entre 0% no experimento X, na densidade de 20 ovos em meio de cultura, à 55%, valor este alcançado no experimento **S** para 100 ovos colocados no fruto de *P.amapa*.

O tempo médio de desenvolvimento das espécies computado para a densidade **20** na série **Z** foi de : 6,50± 0,09 dias para *D. malerkotliana* ; 9,66 ± 0,11 dias para *D.paulistorum* ; 8,67 ±0,31 para *D.willistoni* e 13,2 ± 0,49 para *D.sturtevanti.* O tempo de desenvolvimento de *D.tropicalis* foi calculado a partir da série **S** densidade **20** e foi de 6,90 ± 0,03 dias.

Tabela 1. Viabilidade das espécies de *Drosophila* em dois tipos de substrato (meio de cultura e fruto de *Parahancornia amapa*) em três densidades de ovos (20, 100, 200).

Densidade	Espécie	Meio de Cultura			Fruto de Parahancornia amapa		
		série S	série X	série Z	série S	série X	série Z
	D.malerkotli-ana	-*	16 (n=1)	20,70 (n=5)	*-	27,38 (n=4)	23,10 (=5)
	D.paulistorum	-*	-*	19,00 (n=5)	-*	13.75 (n=2)	50,2 (n=5)