

COMPETIÇÃO EM *Drosophila*. I. *D. hydei* VERSUS *D. immigrans*

Natália Vinhal Grupioni¹

Muracy Bélo²

José Carlos Barbosa³

RESUMO: Comparações na aptidão competitiva de *D. hydei* e *D. immigrans* foram realizadas em populações intraespecíficas (unitárias) e em populações interespecíficas (mistas), mantidas pela técnica da transferência seriada. *Drosophila hydei* foi a espécie que apresentou maior número de moscas durante todo o período experimental, este fato foi devido ao seu melhor desempenho nas populações unitárias. Nas populações mistas, *D. immigrans* teve maior aptidão competitiva relativa, influenciada pela superior emergência de imagos, e o seu número de indivíduos foi igual ao de *D. hydei*. Deste modo, as duas espécies diferiram em suas habilidades competitivas, *D. hydei* foi melhor competidora na fase adulta e *D. immigrans*, nos estados imaturos da espécie. Assim, nas condições testadas, a exploração diferencial dos recursos disponíveis e diferenças na aptidão competitiva entre estados imaturos e adultos foram as principais causas da coexistência destas duas espécies em laboratório, durante todo o período experimental. Neste caso, os resultados mostram a desqualificação do princípio da exclusão competitiva, ou princípio de Gause.

Palavras chave: Aptidão competitiva, coexistência, populações, princípio de Gause

COMPETITION IN *Drosophila*. I. *D. hydei* VERSUS *D. immigrans*

ABSTRACT: Fitness ability comparisons between *Drosophila hydei* and *D. immigrans* were carried out in intraspecific (single) interspecific (mixed) populations, maintained by the serial transfer technique. *Drosophila hydei* presented the largest fly number during the experimental period due to the performance of its single populations. In the mixed populations, *D. immigrans* showed greater relative competitive ability, influenced by greater imagoes emergence, and its number was equal to *D. hydei* adults. The two species differed in their fitness abilities, *D. hydei* was better competitor in the adult phase and *D. immigrans* was better in the species immature phases. Statistical analysis confirmed capacity between the two species concerned with exploration of space and available food sources. Thus, the differential explorations of the available resources and differences in fitness between immature and adult stages were the principal causes of coexistence for these two species in the laboratory during the experimental period. For these two species, the results showed the disqualification of the principle of competitive exclusion, or Gause's principle.

Key Words: Coexistence, fitness, populations, Gause's principle

¹ Aluna de Pós-graduação em Genética e Melhoramento Animal, Câmpus de Jaboticabal. FCAV – UNESP.

² Depto. Biologia Aplicada à Agropecuária, Câmpus de Jaboticabal. FCAV – UNESP.

³ Depto. de Ciências Exatas, Câmpus de Jaboticabal, FCAV – UNESP.

INTRODUÇÃO

Darwin (1859) deu ênfase especial à competição, na sua contribuição à seleção natural, como sendo luta acirrada e a grande batalha pela vida. Entretanto, Mayr (1977) tem enfatizado que pode haver competição entre espécies sem um contato físico direto. Assim, espécies ou indivíduos com crescimento mais rápido podem sobrepujar e eliminar os concorrentes de crescimento mais lento, e que uma área restrita a ser utilizada pode se transformar num fator limitante para a vida. Este tipo de competição indireta tem sido chamada de exploração (Park, 1954); outro tipo de competição, descrito pelo autor, é quando larvas de uma espécie de *Drosophila*, em culturas mistas, exploram mais eficientemente o meio de cultura que as larvas de outra espécie, em que ambas as espécies têm reduzida a produção de imagos nas culturas mistas, em relação às culturas unitárias, ou seja, “puras”. Outros exemplos clássicos de interferência são os encontros agressivos entre predadores.

Segundo Mayr (1977), ocorre competição quando duas espécies procuram simultaneamente um recurso natural (como por exemplo: alimento, lugar para viver, esconder ou reproduzir) que não seja suficiente para todos. É possível que nem todos os fenômenos que ocorrem entre espécies diferentes (competição interespecífica), possam ocorrer também entre os membros de uma mesma espécie (competição intraespecífica). A aptidão competitiva é referida como a capacidade de uma espécie em deixar mais descendentes que outra, quando ambas estão em luta pelo mesmo recurso limitado, de alimento e/ou espaço (Tadei 1973, 1975, Odum, 1977, Bélo 1978, Vartanian & Tadei 1980).

Em uma mesma localidade, a competição entre duas espécies ecologicamente parecidas em suas necessidades pode acarretar a extinção de uma delas, por ter capacidade inferior, ou por ter uma desvantagem inicial. Assim, duas espécies não podem coexistir indefinidamente numa mesma localidade. Este processo é conhecido como princípio de Gause, ou, segundo Hardin (1969), da exclusão competitiva. Este princípio tem grande valor heurístico (Mayr, 1977), provas para verificar a sua validade ou não têm provocado inúmeras tentativas. Ayala (1969, 1970, 1971 e 1972) tem descrito que este princípio não é universalmente válido.

Estudos de competição entre espécies de *Drosophila* contra *Zaprionus indianus* (Bélo, em preparação) mostraram grande sucesso obtido em experimentos de laboratório por esta espécie invasora recente, contra outros competidores nativos e também introduzidos anteriormente à sua presença na América do Sul. Entre estas espécies, as que tiveram maior

sucesso e superaram em competição *Z. indianus*, estão *D. hydei* e *D. immigrans*, as quais também invadiram o continente em período anterior ao atual. A primeira espécie é comum nas proximidades de habitações humanas, principalmente na zona rural; grande número de exemplares desta espécie foram capturados em um depósito de resíduos orgânicos de laranja, provenientes de uma fábrica de suco (Bélo, 2000); ao passo que *D. immigrans* é comum em plantações de frutíferas no Estado de São Paulo, principalmente em Jaboticabal (Pires & Bélo, 2005). Devido à importância dos fatos citados, houve motivação para a necessidade de extrair, tanto quanto possível, maiores informações sobre as habilidades competitivas destas duas espécies, para que forneçam mais conhecimentos a respeito de como elas desenvolvem os seus potenciais que influenciam as suas aptidões competitivas, são os objetivos deste trabalho.

MATERIAL E MÉTODOS

As moscas da espécie *D. hydei* foram capturadas na fazenda Bela Vista, no município de Olímpia (SP), em plantações de laranjas, e os exemplares de *D. immigrans* foram capturados no Câmpus de Jaboticabal (SP) da Universidade Estadual Paulista (UNESP). No laboratório, estas moscas de cada espécie, iniciaram os estoques com 10 garrafas de ¼ de litro, cada uma contendo 10 casais provenientes dos locais de coletas. Em cada geração, casualmente, as moscas de cada duas garrafas foram misturadas, para a formação da geração posterior, aquelas da geração de número 3 do estoque (populações-controle) foram usadas para constituição das populações “mistas”, as moscas do estoque da geração de número 4, foram usadas para formação das populações “unitárias”.

O delineamento experimental foi constituído por nove populações, sendo que três réplicas foram iniciadas com 150 casais de *D. hydei* (populações unitárias) e três réplicas, com 150 casais de *D. immigrans* (populações unitárias). Três réplicas foram formadas para competição interespecífica entre *D. hydei* e *D. immigrans* (populações mistas), cada uma iniciada com 150 casais de cada espécie.

As competições foram realizadas em garrafas de ¼ de litro, com 35 ml de meio de cultura, constituído por água (1000 ml), farinha de trigo (80 g), fubá (80 g), araruta (10 g), agar (4,5 g), gelatina (12 g), glicose (mel Karo, 25 g), ácido propiônico (2 ml) e solução alcoólica de nipagin à 10% (8 ml). O experimento foi realizado em câmara climatizada com $25 \pm 1^\circ\text{C}$ de temperatura, 70-80% de umidade relativa do ar e fotoperíodos de 12 horas. Foi introduzido, em cada garrafa, um pedaço duplo de papel toalha (4,5 x 19 cm), dobrado em forma de W, onde os

vértices foram inseridos no meio de cultura, e o restante serviu como superfície adicional para pupariação e pouso dos imagos, e também para colocação das moscas, após a contagem de cada censo.

As populações foram mantidas pela técnica da transferência seriada, modificada de Buzzati-Traverso (1955) por Dobzhansky & Pavlovsky (1961), que consta do seguinte: as moscas iniciais (150 casais nas populações unitárias e 150 casais de cada espécie, nas populações mistas) foram colocadas em uma garrafa de ¼ de litro com meio de cultura. Após uma semana, as moscas são contadas e transferidas para uma segunda garrafa; na semana seguinte, as moscas adultas da garrafa número 2 são contadas, mais as que podem ter emergido na garrafa número 1 e juntas são transferidas para a garrafa de número 3. Na quarta semana, as moscas da garrafa de número 3 são contadas e transferidas com as moscas emergentes das garrafas de números 1 e 2 para a garrafa de número 4, e assim sucessivamente. Na sexta semana, a garrafa de número 1 é descartada e, desta forma, o experimento continuou com cinco garrafas até completar 12 semanas com as moscas em competição. Assim, foi possível contar semanalmente o número de imagos emergidos, o número de moscas mortas e o tamanho da população. Mais detalhes sobre esta técnica, podem ser encontrados em Tadei & Mourão (1981).

A análise estatística dos dados foi feita por meio de um delineamento fatorial (2 x 2), isto é, duas espécies de moscas e as condições de populações unitárias ou mistas. Diferenças entre as médias foram analisadas pelo teste de Tukey a 5%.

RESULTADOS

A Figura 1 mostra a dinâmica das populações (réplicas) de *D. hydei* e de *D. immigrans*; a primeira observação indica que as réplicas dentro de cada espécie são todas semelhantes, em números de indivíduos, o que foi confirmado para todas as estimativas, através de aplicação de análises de variância. As diferenças estão relacionadas entre as espécies, com os tamanhos das populações, sendo as de *D. hydei* maiores que as de *D. immigrans*. O pico maior atingido por uma das réplicas de *D. hydei* foi de 1125 e, o menor, de 274 moscas; em *D. immigrans*, o pico de maior número foi de 619 e, o menor, de 214 moscas.

Nas réplicas das populações unitárias de *D. hydei* (Figura 1), na maioria dos censos, os valores atingidos foram superiores a 500 moscas. Nas réplicas de *D. immigrans*, a maioria dos censos estiveram abaixo da quantia citada anteriormente, confirmando que o tamanho de suas populações unitárias foram menores que as de *D. hydei*. Também a dinâmica populacional das duas espécies mostraram diferenças: *D. hydei* parece estar mais próxima de uma estabilidade

em números (segundo Ayala, 1972), enquanto, *D. immigrans* parece tender para evoluir em aumento de números de indivíduos.

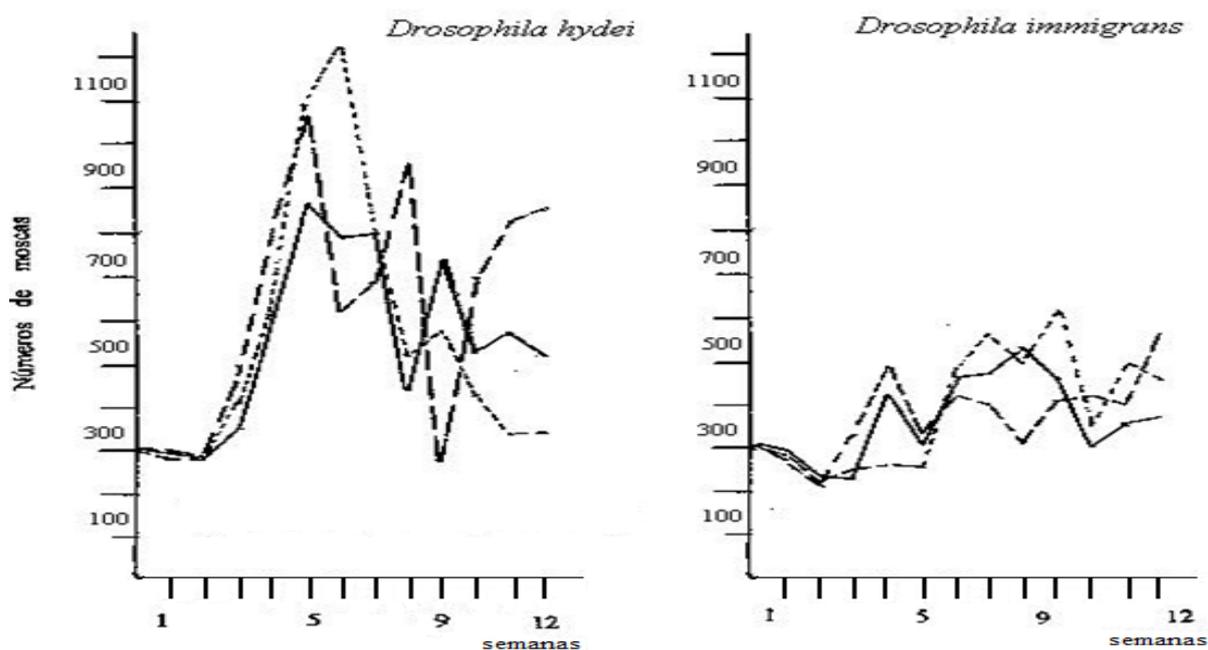


FIGURA 1. Dinâmica das réplicas das populações unitárias das duas espécies em cada censo, durante o período experimental

Nas réplicas das populações mistas (Figura 2), durante o período experimental, houve trocas na dominância entre as espécies cujos números totais de indivíduos apresentados nestas populações de competição interespecífica parecem ser aproximadamente iguais, indicando também redução no tamanho das populações mistas das duas espécies, quando comparadas com as suas populações unitárias, o que sugere interferência de uma espécie sobre a outra. Em todas as três réplicas de populações interespecíficas analisadas houve reversão de dominância entre as duas espécies de moscas, com uma espécie sendo ultrapassada pela outra competidora, coexistindo bem durante o período experimental.

As análises das populações experimentais mostraram que os dados, obtidos através do teste fatorial (Tabela 1), indicaram que o número de moscas e taxa de mortalidade entre as duas espécies apresentaram diferenças significativas, o que não foi obtido para o número de indivíduos emergidos durante todo o período experimental. *Drosophila hydei* ($\bar{X} = 5104,67 \pm 1069,93$) apresentou um total maior de moscas que *D. immigrans* ($\bar{X} = 3811,50 \pm 518,01$). Os números totais de indivíduos apresentados por todas as populações unitárias ($\bar{X} = 6189,17 \pm$

586,01) diferiram significativamente do menor número de moscas, apresentado pelas populações mistas ($\bar{X} = 2727,00 \pm 197,44$). Variações entre as populações unitárias e mistas também foram assinaladas, para números de moscas emergência e mortalidade, além das interações significativas entre as espécies com os tipos de populações. Os coeficientes de variações obtidos mostraram valores baixos para as três estimativas analisadas.

Assim, de acordo com as interações significativas, o desdobramento das populações unitárias e mistas dentro das espécies (parte superior da Tabela 2) mostra, para o número de moscas, que *D. hydei* apresentou diferenças significativas entre estes dois tipos de populações, o mesmo foi observado para *D. immigrans*. Desta maneira, as espécies apresentaram maior número de indivíduos nas populações unitárias e menor número de moscas nas populações mistas (Tabela 3). Quanto ao desdobramento das espécies dentro das populações unitárias ou mistas (parte inferior da Tabela 2), *D. hydei* apresentou maior número de indivíduos que *D. immigrans*, nas populações unitárias (Tabela 3); enquanto que, nas populações mistas, as duas espécies apresentaram estatisticamente o mesmo número de moscas.

A média total de moscas emergidas, durante o período experimental, mostrou que *D. immigrans* apresentou um valor ligeiramente maior ($\bar{X} = 2008,50 \pm 246,38$), mas não significativo que *D. hydei* ($\bar{X} = 1594,33 \pm 467,15$). Somente a diferença no total de indivíduos emergidos, nos dois tipos de populações, isto é, nas unitárias ($\bar{X} = 2552,00 \pm 141,93$) e mistas ($\bar{X} = 1050,83 \pm 225,13$) é que diferiram pelo teste de Tukey.

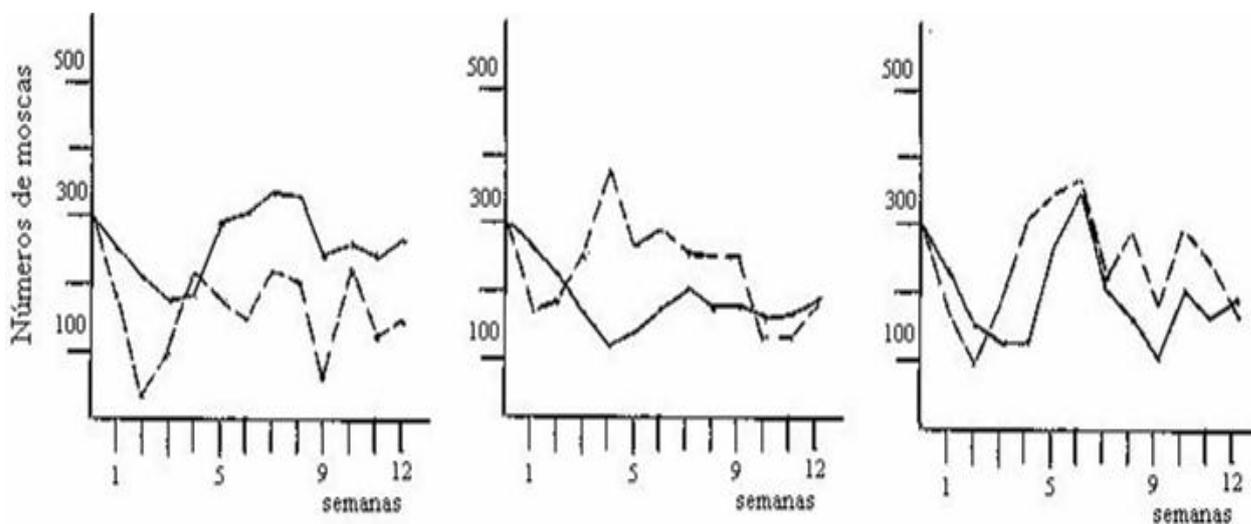


FIGURA 2. Numeros de moscas de *D. hydei* (—) e de *D. immigrans* (-----) nas tres réplicas das populações mistas.

TABELA 1. Valores de F da análise fatorial (2 x 2) para as estimativas analisadas da competição entre *D. hydei* e *D. immigrans* e valores dos coeficientes de variação (CV).

Causas de variação	Números de moscas	Emergência	Mortalidade
Espécies (A)	21,26**	4,76 ^{NS}	11,11*
Pop. Unitárias vs Pop. Mistas (B)	152,39**	62,56**	64,46**
Interação (A x B)	19,38**	6,91*	10,28*
CV	10,90%	18,25%	14,42%

^{NS} = não significativo

* = significativo ao nível de 5%

** = significativo ao nível de 1%

Pop = populações

TABELA 2. Desdobramento dos tipos de populações dentro de cada espécie de *Drosophila* e comparação do desempenho das duas espécies de moscas dentro de cada tipo de população, referente ao número total de moscas produzidas.

Causas de variação	Valores de "F"	P
Populações unitárias vs mistas - <i>D. hydei</i>	140,22**	<0,01
Populações unitárias vs mistas - <i>D. immigrans</i>	31,54**	<0,01
<i>D. hydei</i> vs <i>D. immigrans</i> - Populações unitárias	40,61**	<0,01
<i>D. hydei</i> vs <i>D. immigrans</i> - Populações mistas	0,02 ^{NS}	>0,05

^{NS} = não significativo

** = significativo ao nível de 1%

TABELA 3. Números de moscas das duas espécies com os respectivos erros-padrão referentes a todo o período experimental.

Tipos de populações	<i>D. hydei</i>	<i>D. immigrans</i>
Unitárias	7453,00 ± 334,73 A a	4925,33 ± 93,49 A b
Mistas	2756,00 ± 316,02 B a	2697,67 ± 307,77 B a

De acordo com o teste de Tukey, as letras maiúsculas servem para comparações entre as médias colocadas na vertical e as minúsculas para comparações entre as médias colocadas na horizontal.

A despeito da não diferenciação significativa entre as espécies de moscas com respeito à emergência, ocorreu interação significativa entre espécies e tipos de populações. O desdobramento das condições dos tipos de populações (unitárias ou mistas), dentro de cada espécie de mosca (parte superior da Tabela 4), mostra diferenças na emergência de *D. hydei*, entre os dois tipos de populações. O mesmo pode ser observado para *D. immigrans*. Ambas as espécies apresentaram maior emergência de indivíduos nas populações unitárias, que nas populações mistas (Tabela 5). O desdobramento das espécies, dentro de cada tipo de população (parte inferior da Tabela 4), mostra que elas não diferiram em relação à emergência de imagos nas populações unitárias; resultados significativos foram obtidos nas populações mistas, onde *D. immigrans* apresentou maior número de imagos emergidos que *D. hydei* (Tabela 5).

As espécies apresentaram diferenças significativas na taxa de mortalidade referente ao período experimental, onde *D. immigrans* apresentou maior valor ($\bar{X} = 1988,50 \pm 188,20$) que *D. hydei* ($\bar{X} = 1540,00 \pm 373,33$). Estas mortalidades foram mais frequentes nas populações unitárias ($\bar{X} = 2329,83 \pm 90,64$) que nas populações mistas ($\bar{X} = 1162,67 \pm 232,10$), das duas espécies juntas.

O desdobramento das condições comparativas dos tipos de populações, dentro de cada espécie de mosca, mostra diferenças significativas para as duas espécies (parte superior da Tabela 6). Assim, elas apresentaram maior taxa de mortalidade nas populações unitárias, que nas populações mistas (Tabela 7). O desdobramento das duas espécies, dentro de cada tipo de população (parte interior da Tabela 6), mostra a não ocorrência de diferenças entre as duas espécies, nas populações unitárias. Diferenças significativas foram assinaladas entre as duas espécies, nas populações mistas. Nestas populações, *D. immigrans* apresentou maior mortalidade que *D. hydei* (Tabela 7).

TABELA 4. Desdobramento dos tipos de populações dentro de cada espécie de *Drosophila*, e comparação do desempenho das duas espécies de moscas dentro de cada tipo de população, referente à taxa de emergência das moscas.

Causas de variação	Valores de "F"	P
Populações unitárias vs mistas - <i>D. hydei</i>	55,52**	<0,01
Populações unitárias vs mistas - <i>D. immigrans</i>	13,94**	<0,01
<i>D. hydei</i> vs <i>D. immigrans</i> - Populações unitárias	0,10 ^{NS}	>0,05
<i>D. hydei</i> vs <i>D. immigrans</i> - Populações mistas	11,57**	<0,01

^{NS}= não significativo

**=significativo ao nível de 1%

TABELA 5. Números médios de moscas emergidas, com os respectivos erros-padrão, durante todo o período experimental.

Tipos de populações	<i>D. hydei</i>	<i>D. immigrans</i>
Unitárias	2594,33 ± 286,74 A a	2509,67 ± 129,48 A a
Mistas	594,33 ± 97,74 B b	1507,33 ± 186,15 B a

De acordo com o teste de Tukey, as letras maiúsculas servem para comparações entre as médias colocadas na vertical; as letras minúsculas servem para comparações entre as médias colocadas na horizontal.

TABELA 6. Desdobramento dos tipos de populações dentro de cada espécie de *Drosophila*, e comparações do desempenho das duas espécies de moscas dentro de cada tipo de população, referente à taxa de mortalidade.

Causas de variação	Valores de "F"	P
Populações unitárias vs mistas - <i>D. hydei</i>	63,12**	<0,01
Populações unitárias vs mistas - <i>D. immigrans</i>	11,63**	<0,01
<i>D. hydei</i> vs <i>D. immigrans</i> - Populações unitárias	0,01 ^{NS}	>0,05
<i>D. hydei</i> vs <i>D. immigrans</i> - Populações mistas	21,38**	<0,01

^{NS}= não significativo

**= significativo ano nível de 1%

TABELA 7. Números médios de moscas mortas com os respectivos erros-padrão, para as duas espécies, durante todo o período experimental.

Tipos de populações	<i>D. hydei</i>	<i>D. immigrans</i>
Unitárias	2320,67 ± 149,78 A a	2339,00 ± 136,69 A a
Mistas	687,33 ± 88,62 B b	1638,00 ± 189,12 B a

De acordo com o teste de Tukey, as letras maiúsculas servem para comparações entre as médias colocadas na vertical; as letras minúsculas servem para comparações entre as médias colocadas na horizontal.

DISCUSSÃO

Os números de moscas das populações de competição intraespecífica ou interespecífica mostraram que as duas espécies apresentaram diferentes características. Em geral, *D. hydei* mostrou maior número de indivíduos que *D. immigrans*, principalmente nas populações unitárias, enquanto que, nas populações mistas, as duas espécies mostraram-se com tamanhos iguais. Portanto, nestas populações, *D. immigrans* teve comparativamente melhor desempenho, porque os seus indivíduos pré-adultos apresentaram melhor aptidão competitiva que os indivíduos pré-adultos de *D. hydei*, pois apresentaram maior emergência em imagos; enquanto que os adultos de *D. hydei* apresentaram melhores condições que os seus indivíduos pré-adultos, quando em comparação à *D. immigrans*.

Os estudos mostram que condições diferentes existem, mesmo em garrafas de ¼ de litro com meio de cultura; Barker (1971) tem mostrado que as larvas podem prosperar em situações diferentes, como na periferia ou no centro da superfície, na porção mais funda ou mais alta em relação à profundidade do meio de cultura. Enquanto que, nos locais de pupariação, além da periferia e do centro, já citados, existem também a superfície interna de vidro da parede da garrafa, a superfície da rolha voltada para o interior da garrafa, ou o papel dobrado inserido no meio de cultura. Para os adultos, os locais restringem-se principalmente ao papel dobrado, às paredes internas e à parte interna da rolha; ao meio de cultura, os adultos vão para se alimentar e colocar ovos.

A indicação de que resíduos biológicos, nos meios de cultura, podem causar diferentes tipos de interações em larvas de *Drosophila*, com interferência e facilitação, foi inicialmente descrito por Dawood & Strickberger (1969) e Joshi & Thompson (1995). Assim, competição nos estágios pré-adultos nos meios de cultura ocorrem, segundo Budnik & Cifuentes (1989) e Budnik et al. (2001), devido ao aumento da densidade larval ou aos resíduos produzidos e acumulados, os quais podem interagir com o metabolismo larval. Gelego & Carareto (2005)

assinalaram a influência negativa dos resíduos de *D. sturtevantii* em *Zaprionus indianus* e desta espécie, na viabilidade de *D. simulans* e *D. sturtevantii*.

As dinâmicas populacionais das duas espécies mostraram que os números de indivíduos foram quase duas vezes maior nas populações unitárias que nas populações mistas das duas espécies. Estes resultados indicam interferência de uma espécie sobre a outra, prejudicando o desenvolvimento dos indivíduos.

Ao longo do período competitivo, as duas espécies de moscas apresentaram alternâncias nos períodos de dominância, com *D. hydei* sendo a espécie mais comum em algumas semanas e *D. immigrans*, dominando em outras. Este fato tem sido denominado como reversão de dominância por alguns autores; entre eles Ayala (1970b) diz que este fato é devido a que os indivíduos dominantes competem mais entre si do que com a outra espécie, enquanto os membros desta espécie menos comum competem mais com os indivíduos da espécie dominante, que entre os seus membros. Deste modo, a espécie dominante estaria em desvantagem competitiva, sendo superada pelos membros da espécie menos comum.

Em todas as três réplicas de competição interespecífica observou-se que as duas espécies coexistiram durante todo o período experimental, mostrando não haver tendências de uma espécie eliminar a outra. As análises indicaram que as duas espécies exploraram diferentemente os recursos disponíveis, sendo esta talvez a causa principal das condições para a coexistência das espécies, durante o período experimental. Outra condição, segundo Ayala (1972), diz respeito às populações que reproduzem sexuadamente, as quais são altamente polimórficas; isto significa que entre indivíduos de uma mesma população podem surgir diferentes combinações de genes, o que não seria normalmente usual, o que se pode refletir em diferentes habilidades para utilizar diferentes recursos do ambiente. Estas devem ter sido as causas principais para a coexistência das duas espécies durante todo o período experimental.

A competição intraespecífica por longo tempo pode levar à diversificação da espécie e fixação de genes. Isto foi proposto por Carson (1975), como parte do modelo de especiação para moscas do arquipélago do Haváí (Carson, 1976, Carson & Kaneshiro, 1976 e Carson & Templeton, 1984) para as quais formulou um modelo chamado de fluxo, choque e destruição, com a competição intraespecífica tendo importante papel na seleção de indivíduos recombinantes, onde os ciclos de desorganização e reorganização poderiam ter ocorrido mais de uma vez, sendo este, em essência, o modelo proposto para explicar a grande diversificação de espécies ocorrida no arquipélago. Outro modelo que destaca a competição intraespecífica foi usado para explicar o sucesso da espécie invasora *D. obscura* (Pascual *et al.*, 1998) na Califórnia e no Chile, a qual é fraca competidora, mas nas suas populações unitárias é capaz de aumentar

em números maiores ou proporcionalmente aos seus competidores. De acordo com Bélo *et al.* (ver neste volume), nas duas espécies em competições intraespecíficas, ocorreu um aumento maior da diversidade genética e, na competição interespecífica há também um aumento da diversidade, os quais foram maiores que a diversidade observada para as populações-controle ou do estoque das duas espécies.

CONCLUSÕES

Os experimentos mostraram que as populações em competição interespecífica produziram menor número de moscas que aquelas de competição intraespecífica, indicando a presença de competição entre *D. hydei* e *D. immigrans* nos experimentos de laboratório.

As populações de *D. immigrans* apresentaram melhor desempenho na fase de larvas, enquanto entre os adultos, o melhor valor adaptativo foi mostrado por *D. hydei*, em relação à *D. immigrans*.

O desempenho diferencial de *D. hydei* e de *D. immigrans* em competição, nas diferentes fases do ciclo de vida destas moscas, foi a causa principal da coexistência das duas espécies em laboratório. Estes resultados descaracterizaram a universalidade do princípio da exclusão competitiva ou princípio de Gause.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AYALA, F.J. Genetic polymorphism and interspecific competitive ability in *Drosophila*. **Genetic Research Cambridge** **14**: 95-102, 1969.

AYALA, F.J. Population fitness of geographic strains of *Drosophila serrata* as measured by interspecific competition. **Evolution** **24**: 483-494, 1970.

AYALA, F.J. Competition, coexistence and evolution. In: **Essays in evolution and genetics**. Max K. Hecht & Willian C. Steere. Appleton-Century-Crofts. New York, 1970b.

AYALA, F.J. Competition between species: frequency dependence. **Science** **171**: 830-834, 1971.

AYALA, F.J. Competition between species. **American Scientist** **60**: 348-357, 1972.

BARKER, J.S.F. Ecological differences and competitive interaction between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* in small laboratory populations. **Oecologia** **8**: 139-156, 1971.

- BÉLO, M. Estudos de competição entre *Drosophila simulans*, *D. ananassae* e *D. kikkawai*. **Científica 6**: 185-189, 1978.
- BÉLO, M. 2000. Species and number of flies collected in the residue deposit area of an orange juice factory. **Drosophila Information Service 83**: 126-127.
- BÉLO, M. Competition between *Zaprionus indianus* and *Drosophila*, (em preparação).
- BÉLO, M.; N. V. Grupioni & J.C. Barbosa. Competição em *Drosophila*. II. Variações na frequências de genes (neste volume).
- BUDNIK, M. & CIFUENTES, L. Larval interactions between colonizing populations of *Drosophila subobscura* and three established species of *Drosophila* in Chile. **Revista Brasileira de Genética 12**: 499-504, 1989.
- BUDNIK, M.; VALENTE, V.L.; MARIGUEZ, G. & CIFUENTES, L. 2001. Preadult interactions between *Drosophila simulans* and *D. willistoni* (Diptera: Drosophilidae) emerged from the same substrata. **Acta Entomologia Chilena 25**: 21-26.
- BUZZATI-TRAVERSO, A.A. Evolutionary changes in components of fitness and polygenic traits in *Drosophila melanogaster* populations. **Heredity 9**: 153-186, 1955.
- CARSON, H.L. Inference of the time of origin of some *Drosophila* species. **Nature 259**: 395-396, 1976.
- CARSON, H.L. Chromosomal sequences and intersland colonizations in Hawaiian *Drosophila*. **Genetics 103**: 465-482, 1983.
- CARSON, H.J. & KANESHIRO, K.Y. *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics. **Annual Reviews of Ecology and Systematic 7**: 311-345, 1976.
- CARSON, H.L. & TEMPLETON, A.R. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. **Annual Review of Ecology and Systematic 15**: 97-131, 1984.
- DARWIN, C. Origem das espécies. Reedição de Lello e Irmão – Editores, Porto, Portugal, (1859).
- DAWOOD, M.M. & Strickberger, M.W. The effect of larval interaction on viability in *Drosophila melanogaster*. III. Effects of biotic residues. **Genetics 63**: 213-220, 1969.
- DOBZHANSKY, Th & PAVLOVSKY, O. A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. **Heredity 16**: 169-179, 1961.
- GALEGO, L.G. da C. & CARARETO, C.M.A. Intraspecific and interespecific pre-adult competition on the neotropical region colonizer *Zaprionus indianus* (Díptera: Drosophilidae) under laboratory conditions. **Bragantia 64**: 249-255, 2005.
- HARDIN, G. 1969. **A natureza e o destino do homem**. Companhia Editora Nacional, São Paulo. 334 p.

- JOSHI, A. & THOMPSON, J.N. Alternative routes to the evolution of competitive ability in two competing species of *Drosophila*. **Evolution** **49**: 616-625, 1995.
- MAYR, E. **Populações, espécies e evolução**. Companhia Editora Nacional e Editora da Universidade de São Paulo, 485 p., 1977.
- MOURÃO C.A. & AYALA, F.J. Competitive fitness in experimental populations of *Drosophila willistoni*. **Genetica** **42**: 65-78, 1971.
- ODUM, R. **Ecologia geral**. Editora Vozes Ltda, Petrópolis e Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 472 p., 1973.
- PARK, T. Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. **Physiological Zoology** **27**: 177-238, 1954.
- PASCUAL, M.; SERRA, L. & AYALA, F.J. Interspecific laboratory competition of the recently sympatric species *Drosophila subobscura* and *Drosophila pseudoobscura*. **Evolution** **52**: 269-274, 1998.
- PIRES, D. de J. & BÉLO, M. Flies collected in orchards. **Drosophila Information Service** **88**: 69-72, 2005.
- TADEI, W.J. **Aptidão competitiva e coexistência em populações experimentais de *Drosophila***. Dissertação de Mestrado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, 1973.
- TADEI, W.J. **Oscilações cíclicas em populações experimentais de *Drosophila***. Tese de Doutorado. Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto. Universidade de São Paulo, 1975.
- TADEI, W.J. & MOURÃO, C.A. Cyclic oscillations in population size of *Drosophila sturtevantii*. **Revista Brasileira de Genética** **2**: 149-164, 1981.
- VARTANIAN, G. & TADEI, W.J. Competição de *Drosophila* IV. Habilidade competitiva de *Drosophila ananassae*. **Revista Brasileira de Biologia** **40**: 579-583, 1980.