

COMPETIÇÃO EM *Drosophila*. II. VARIAÇÕES NAS FREQUÊNCIAS DE GENES

Muracy Bélo¹
Natália Vinhal Grupioni²
José Carlos Barbosa³

RESUMO: Resultados de análises eletroforéticas para isoenzimas esterásicas foram realizadas em populações que passaram por um processo competitivo por 12 semanas, com uma só espécie (populações unitárias), ou com duas espécies (populações mistas) e em moscas das duas espécies do estoque (populações-controle). O conjunto das esterases em *D. hydei* é de 10 proteínas, distribuídas em 6 grupos; em *D. immigrans*, as esterases estão constituídas por 16 tipos de proteínas, distribuídas em 9 grupos. Os resultados mostraram diferenças significativas nas frequências das bandas (genes) entre os tipos de populações. Em relação à população-controle, algumas bandas aumentaram nos indivíduos que passaram pelo processo competitivo. Em *D. immigrans*, foi possível detectar isoenzimas específicas que foram selecionadas nas populações unitárias e nas populações mistas. Após o período competitivo, nas populações mistas de *D. hydei*, apenas um tipo de isoenzima diminuiu, em relação à frequência apresentada na população-controle. Em *D. immigrans*, este processo de diminuição também ocorreu, após o período competitivo em dois tipos de isoenzimas. Os resultados mostraram que as populações que passaram pelo processo competitivo, apresentaram maior diversidade genética para as isoenzimas esterásicas, principalmente nas populações unitárias, nas duas espécies, em relação às respectivas populações-controle.

Palavras-chave: Diferenças, bandas, espécies, evolução, populações

COMPETITION IN *Drosophila*. II. VARIATIONS IN GENES FREQUENCY

ABSTRACT: Results were obtained from electrophoretic analysis of esterases isoenzymes for a 12-week competitive process with one (single populations) or two species (mixed populations) and with flies of each species from stock (control-populations). The esterases of *D. hydei* consists of 10 proteins that were distributed in 6 groups, in *D. immigrans* esterases consist of 16 types of proteins that were distributed in 9 groups. To each species the results showed significant differences among the population's types. Some bands (genes) increased in frequencies in the populations through the competitive process with regards to the control-populations. In *D. immigrans*, it was possible to detect specific isoenzymes that were selected in single and in mixed populations. When compared to control-population a decrease in frequency was observed in only one type of isoenzyme in the mixed *D. hydei* populations, after the competitive process. In *D. immigrans* populations, such process was observed in two types of isoenzymes. The results showed that populations which passed through competitive process presented greater genetic diversity to the esterases, mainly in the single populations of both species, than in the control-populations.

Key words: Bands, differences, species, evolution, populations

¹ Depto. Biologia Aplicada à Agropecuária, Câmpus de Jaboticabal. FCAV – UNESP.

² Aluna de Pós-graduação em Genética e Melhoramento Animal, Câmpus de Jaboticabal. FCAV – UNESP.

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

INTRODUÇÃO

Partindo do axioma de um gene, uma cadeia polipeptídica, podemos, através da eletroforese, estudar indiretamente a frequência de genes devido à presença de suas proteínas detectáveis em géis de diferentes composições químicas. Entre os pioneiros dos estudos de proteínas em dípteros, destacam-se os trabalhos de Hubby & Lewontin (1966) e Lewontin & Hubby (1966) que usaram a técnica da eletroforese para detectarem polimorfismo gênico; enquanto que foram Market & Moller (1959) quem introduziram o conceito de isoenzima para mostrar a existência de estruturas moleculares diferentes de uma mesma enzima.

As esterases representam um grupo heterogêneo de isoenzimas amplamente distribuídas nos organismos. A sua função principal é a hidrólise de ésteres de ácidos carboxílicos, mas podem agir sobre outros compostos, como peptídeos e amidas (Walker & Macness, 1983). Em *Drosophila*, foram encontradas enzimas deste tipo relacionadas ao comportamento reprodutivo (Mane et al., 1983 e Karotam & Oakeshott, 1994), regulação dos níveis de hormônio juvenil (Jones et al., 1986 e 1994), degradação de inseticidas (Kao et al., 1985) e processos digestivos (Timmermans et al., 1994 e Argentine & James, 1995).

Estudos de competição, em populações unitárias e populações mistas, podem, segundo Wallace (1974), conduzir a diferentes resultados, dependendo das espécies consideradas. Por outro lado, há poucas informações sobre o estudo da frequência de genes em populações resultantes de processo competitivo em laboratório.

Dobzhansky (1970) tem mostrado o valor das inversões na adaptação de organismos, principalmente em populações unitárias. Entretanto, de acordo com as análises eletroforéticas, há poucos trabalhos a este respeito, envolvendo o estudo de isoenzimas. Pianka (1974) afirmou que é vantajoso as espécies evitarem um contato direto, amenizando a competição (veja também Mayr, 1977). Assim, também, a competição interespecífica tem sido uma força evolucionária importante que tem levado à separação do nicho, especialização e diversidade.

Segundo Mayr (1977), na natureza, competição dramática ocorre quando duas espécies entram em contato pela primeira vez, ou quando uma mudança radical do ambiente ocorre desordenando o equilíbrio dinâmico anteriormente alcançado. Entretanto, em ambientes isolados, ilhas por exemplo, a competição pode perdurar por mais tempo e o aumento da densidade pode ser a causa principal de mortalidade e fecundidade, levando à seleção de genes nas populações e ao processo de especiação, como foi descrito por Carson (1975) e Carson & Templeton (1984) com moscas do arquipélago do Havaí.

Os objetivos deste trabalho foram de analisar os padrões das isoenzimas esterásicas em *D. hydei* e em *D. immigrans*, resultantes do estudo de competição em populações unitárias e mistas, a diversidade genética, seleção de genes devido à competição e as suas implicações nos processos de adaptação e evolução destas espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

As populações-controle (estoque) de cada espécie, usadas neste trabalho, foram iniciadas com 100 casais, capturados em Olímpia (*D. hydei*) e Jaboticabal (*D. immigrans*), Estado de São Paulo, Brasil. As competições realizadas com uma só espécie (populações unitárias) foram iniciadas com 150 casais, com três réplicas (estas populações foram iniciadas com moscas da geração de número 3 do estoque, ou populações-controle). Também com três réplicas foram montadas as populações com duas espécies (populações mistas), sendo cada repetição iniciada com 150 casais de cada espécie (estas populações foram formadas com moscas da geração 4 do estoque, ou populações-controle). As populações experimentais foram mantidas por 12 semanas, através da técnica da transferência seriada (Dobzhansky & Pavlovsky, 1961) em câmara com temperatura ($25 \pm 1^\circ\text{C}$) e umidade relativa do ar (70-80%) controladas. Mais detalhes sobre as coletas de moscas, estoque e populações podem ser encontrados em Grupioni *et al.* (neste volume).

A análise eletroforética das populações unitárias, mistas e populações-controle deu-se logo após o período competitivo. A metodologia empregada para eletroforese foi a mesma de Davis (1964) e Laemmli (1970), a qual foi ligeiramente modificada por Ceron (1988) e Pires (2003). As soluções, tampões e preparo dos géis podem ser encontrados com detalhes em Bélo *et al.* (2004). As bandas foram identificadas por números, e também reunidas em grupos ou zonas no gel, segundo a migração, espessura e coloração, de acordo com Narang *et al.* (1976), Coelho-Rits (1997), Alves (2001), Pires (2003) e Bélo *et al.* (2004). A banda mais rápida, resultante da maior migração, recebeu a numeração 1, as seguintes foram numeradas consecutivamente de acordo com a posição ocupada no gel. Nas populações, a diversidade das isoenzimas esterásicas foi analisada pelo índice de Shannon-Weiner, de acordo com Lewontin (1972).

RESULTADOS

As populações de *D. hydei* mostraram a existência de dez tipos de isoenzimas esterásicas. A Figura 1 mostra o padrão destas bandas: as que apresentaram especificidade de

coloração para o α -naftil acetato (3, 4, 6, 7, 8, 9 e 10) e para o β -naftil acetato (1, 2 e 5). A banda 4 é a mais espessa no gel, seguida pelas bandas 5 e 6; enquanto que as bandas 7, 8, 9 e 10 são mais finas. Assim, de acordo com as suas características, as bandas das isoenzimas esterásicas de *D. hydei* foram reunidas em seis grupos ou zonas: A (bandas 1 e 2); B (banda 3); C (banda 4); D (banda 5); E (banda 6) e F (bandas 7, 8, 9 e 10).

Drosophila immigrans apresentou nove grupos ou zonas (Figura 1): A (bandas 1 e 2); B (bandas 3 e 4); C (banda 5); E (bandas 7, 8, 9 e 10); F (bandas 11 e 12); G (bandas 14, 15 e 16); H (banda 17) e I (banda 18). De acordo com Bélo *et al.* (2004), nos adultos não ocorrem as bandas 6 (grupo D) e 13 (grupo G). Os grupos A, F e H apresentaram especificidade de coloração para o α -naftil acetato (bandas escuras) e os grupos G e H, para o β -naftil acetato (bandas vermelhas), sendo que os grupos B e E, indefinidos quanto à coloração de suas bandas. Ocorreram bandas grossas e espessas para os grupos A, B, C e F, e mais finas, para os grupos G, H e I; apresentando um grau intermediário ficaram as bandas do grupo E.

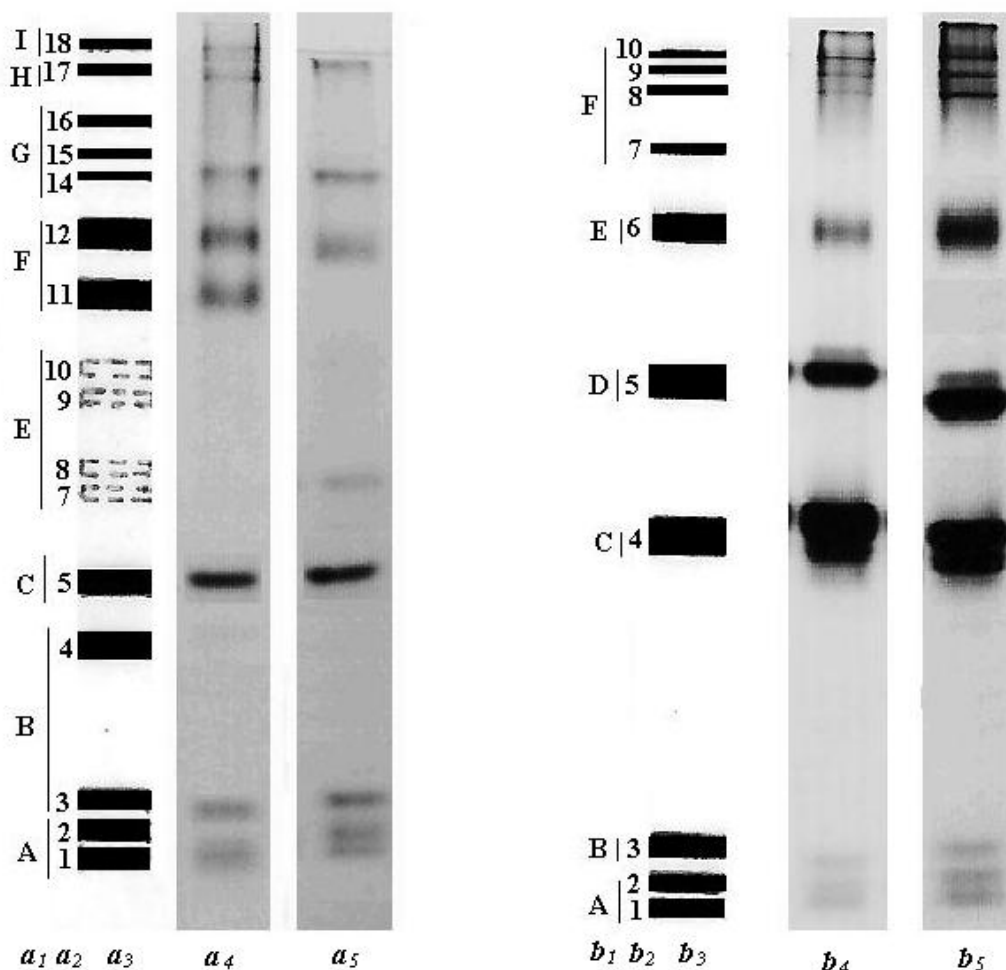


FIGURA 1. Representação das isoenzimas esterásicas, mostrando os grupos ou zonas (a_1 e b_1), os números das bandas (a_2 e b_2), os zimogramas hipotéticos (a_3 e b_3), as bandas de indivíduos machos (a_4 e b_4) e de fêmeas (a_5 e b_5) de *D. immigrans* (a) e de *D. hydei* (b).

Em *D. hydei* (Tabela 1), as bandas 2 e 7 apresentaram, durante o período competitivo, um aumento significativo nas populações unitárias e mistas. Diferença na frequência, entre indivíduos das populações unitárias e mistas, foi assinalada para a banda 9; na população unitária, as moscas apresentaram-na com frequência igual à da população-controle e ambas mostraram cerca de 30 pontos percentuais a mais, em relação aos indivíduos das populações mistas (48%), cuja abundância, durante o período competitivo, diminuiu em relação à população-controle.

TABELA 1. Frequências em porcentagens e em números absolutos dos tipos de bandas das isoenzimas esterásicas, apresentadas pelos indivíduos de *D. hydei*, nos três tipos de populações, resultados do teste do qui-quadrado e valores para o índice de Shannon-Weiner.

Bandas	Tipos de Populações						χ^2
	Controle		Unitária		Mista		
	%	Nº	%	Nº	%	Nº	
1	0,98	(88) a	0,82	(74) a	0,88	(79) a	1,25 ^{NS}
2	0,32	(29) b	0,54	(49) a	0,53	(48) a	6,05*
3	1,00	(90) a	0,99	(89) a	1,00	(90) a	0,00 ^{NS}
4	1,00	(90) a	1,00	(90) a	1,00	(90) a	0,00 ^{NS}
5	1,00	(90) a	1,00	(90) a	1,00	(90) a	0,00 ^{NS}
6	1,00	(90) a	1,00	(90) a	1,00	(90) a	0,00 ^{NS}
7	0,20	(18) b	0,58	(52) a	0,44	(40) a	16,21**
8	0,22	(20) a	0,25	(23) a	0,32	(29) a	1,75 ^{NS}
9	0,78	(70) a	0,79	(71) a	0,48	(43) b	8,23*
10	0,70	(63) a	0,56	(50) a	0,48	(43) a	3,96*
H	3,2393		3,4520		3,4126		

Os números de moscas (entre parênteses) colocados na horizontal, seguidos pelas mesmas letras, são iguais.

^{NS} = não significativo

* = significativo ao nível de 5%

** = significativo ao nível de 1%

As populações que apresentaram números de indivíduos significativamente maior para um determinado tipo de banda em cada linha horizontal (Tabela 1) o seu número absoluto está entre parênteses, sendo seguidos pela letra *a*; posteriormente, na mesma linha, os números menores das populações são seguidos, respectivamente, pelas letras *b* e *c*, de acordo com o teste aplicado. Assim, a população-controle de *D. hydei*, apresentou 8 bandas de seguidas pela letra *a*, a população unitária 10 e a população mista 9. Os resultados para o índice de Shannon-Weiner, em *D. hydei* (Tabela 1), mostraram maior valor para a diversidade das isoenzimas na população unitária; a seguir, vieram, respectivamente, a população mista e a população-controle, com

menor valor para o índice. Estes resultados indicam maior diversidade das esterases nas populações que passaram pelo processo competitivo.

As diferenças nas frequências das mesmas bandas, dentro de cada sexo (Tabela 2), mostraram que a banda 8, nas populações-controle, unitária e mista, foi mais comum em moscas do sexo masculino. Por outro lado, a população-controle apresentou a banda 9 com frequência superior nas fêmeas de *D. hydei*.

TABELA 2. Frequências em porcentagens e em números absolutos das bandas apresentadas pelos indivíduos de *D. hydei*, nos três tipos de populações que mostraram proporções significativas diferentes de 1:1 para cada sexo

Bandas	Tipos de populações	Fêmeas		Machos		χ^2
		%	Nº	%	Nº	
8	Controle	0,00	(0)	0,22	(20)	20,00**
8	Unitária	0,03	(3)	0,22	(20)	12,56**
8	Mista	0,05	(5)	0,27	(24)	12,43**
9	Controle	0,49	(44)	0,29	(26)	4,62**

**= significativo ao nível de 1%

Considerando as heterozigosidades das bandas 1 e 2 nas populações, não foram encontradas diferenças significativas nas proporções de heterozigotos para estas bandas, nem entre os sexos, nem entre os tipos de populações de *D. hydei* (Tabela 3). Apesar das populações unitárias e mistas terem apresentado números de heterozigotos para estas bandas maiores que os da população-controle, estes números não se refletiram em diferenças significativas.

TABELA 3. Frequências em porcentagens e em números absolutos de moscas heterozigotas para as bandas 1 e 2 de *D. hydei* e resultado do teste do qui-quadrado.

Controle		Unitária		Mista		χ^2
%	Nº	%	Nº	%	Nº	
0,29	(26) a	0,41	(37) a	0,40	(36) a	3,81 ^{NS}

^{NS}= não significativo

Números entre parênteses, seguidos pelas mesmas letras, são estatisticamente iguais.

As bandas de *D. immigrans* (Tabela 4) que tiveram maiores frequências nos dois tipos de populações que passaram pela competição, foram as bandas 2 e 17. Aquelas que aumentaram especificamente em um só tipo de população, foram as bandas 4 e 16, na população unitária, e as bandas 3, 9 e 14 na população mista. Por outro lado, as bandas 8 e 11 apresentaram-se em maior número de moscas da população-controle, que nas populações unitária e mista.

TABELA 4. Frequências em porcentagens e em números absolutos de bandas das isoenzimas esterásicas apresentadas pelos indivíduos de *D. immigrans*, nos três tipos de populações, resultados do teste do qui-quadrado e valores para o índice de Shannon-Weiner.

Bandas	Tipos de Populações						χ^2
	Controle		Unitária		Mista		
	%	Nº	%	Nº	%	Nº	
1	1,00	(180) a	0,93	(167) a	0,89	(160) a	1,22 ^{NS}
2	0,11	(20) b	0,85	(153) a	0,72	(130) a	100,06**
3	0,05	(9) c	0,25	(45) b	0,46	(84) a	61,17**
4	0,01	(2) b	0,30	(54) a	0,00	(0) b	100,43**
5	1,00	(180) a	1,00	(180) a	1,00	(180) a	0,00 ^{NS}
7	0,36	(65) a	0,28	(50) a	0,33	(59) a	1,97 ^{NS}
8	0,38	(68) a	0,22	(40) b	0,33	(59) ab	7,34*
9	0,18	(32) b	0,25	(45) b	0,46	(83) a	26,34**
10	0,20	(36) a	0,21	(38) a	0,30	(54) a	4,56 ^{NS}
11	0,48	(86) a	0,26	(47) b	0,13	(23) c	38,88**
12	1,00	(180) a	1,00	(180) a	1,00	(180) a	0,00 ^{NS}
14	0,02	(4) b	0,06	(11) b	0,20	(36) a	33,29**
15	0,87	(157) a	0,96	(173) a	1,00	(180) a	1,63 ^{NS}
16	0,07	(13) b	0,42	(76) a	0,13	(23) b	61,41**
17	0,44	(79) b	0,67	(121) a	0,83	(149) a	21,74**
18	0,54	(97) a	0,61	(110) a	0,56	(101) a	0,86 ^{NS}
H	3,9509		4,7549		4,6268		

Os números de moscas (entre parênteses) colocados na horizontal, seguidos pelas mesmas letras são iguais.

^{NS}= não significativo

*= significativo ao nível de 5%

**=significativo ao nível de 1%

Entre as 16 bandas esterásicas apresentadas pelos adultos de *D. immigrans*, 9 tipos foram selecionadas durante o período competitivo, com maior frequência nestas populações, enquanto que apenas duas (8 e 11) diminuíram as suas presenças nos indivíduos que passaram pelo processo competitivo.

De acordo com a distribuição dos valores obtidos para as frequências das bandas nas populações e segundo os resultados do teste aplicado, a população-controle apresentou 9 bandas com a letra *a*, a população unitária 11 e a população mista 13. Os resultados obtidos, para a diversidade das enzimas esterásicas de *D. immigrans*, seguiram o mesmo padrão apresentado por *D. hydei*. A população unitária apresentou o maior valor para o índice de diversidade; a seguir, vieram, respectivamente, a população-mista e a população controle. Assim, populações que passaram pelo processo competitivo, apresentaram maior diversidade para as esterases que a população-controle

Diferenças nas frequências de bandas, encontradas nos indivíduos de cada sexo de *D. immigrans* (Tabela 5), mostraram que as bandas 7, 8 e 10 apresentaram-se mais abundantes em indivíduos do sexo feminino; enquanto que as bandas 11 e 18 ocorreram em maior abundância no sexo masculino. Indivíduos machos das populações unitárias apresentaram a banda 16 em

maior número; já, nas populações mistas, esta banda foi mais comum nas fêmeas, enquanto que os machos da população unitária apresentaram em maior número a banda 18.

TABELA 5. Frequências em porcentagens e em números absolutos de bandas apresentadas pelos indivíduos de *D. immigrans*, nos três tipos de populações que apresentaram proporções significativamente diferentes de 1:1 para cada sexo.

Bandas	Tipos de Populações	Fêmeas		Machos		χ^2
		%	Nº	%	Nº	
7	Controle	0,30	(55)	0,06	(10)	31,14**
7	Mista	0,23	(41)	0,10	(18)	8,97**
8	Controle	0,36	(64)	0,02	(4)	52,94**
8	Mista	0,30	(54)	0,03	(5)	40,69**
10	Unitária	0,20	(36)	0,01	(2)	30,42**
11	Controle	0,03	(5)	0,45	(81)	66,16**
11	Unitária	0,09	(16)	0,17	(31)	4,79**
11	Mista	0,00	(0)	0,13	(23)	23,00**
16	Unitária	0,11	(20)	0,31	(56)	17,05**
16	Mista	0,13	(23)	0,00	(0)	23,00**
18	Unitária	0,22	(40)	0,39	(70)	8,18**

* =significativo ao nível de 5%

**=significativo ao nível de 1%

Os números de fêmeas e machos heterozigotos para as bandas 1 e 2, encontradas em *D. immigrans*, mostraram não haver diferenças significativas nos números de heterozigotos nas populações mista e, na unitária (Tabela 6), estas duas populações estão representadas com números consideráveis de indivíduos. Apenas os indivíduos da população-controle mostraram maior número significativo de machos heterozigotos em relação às suas fêmeas; entretanto, estes números de moscas são relativamente baixos. Assim, a Tabela 7 mostra, independentemente do sexo, os totais de moscas heterozigotas nos três tipos de populações, indicando um substancial aumento da heterozigosidade, após o período competitivo, pela presença significativa destes indivíduos, nas populações unitária e mista.

TABELA 6. Frequências em porcentagens e em números absolutos de moscas heterozigotas para as bandas 1 e 2 nos membros de cada sexo, nos três tipos de populações de *D. immigrans* e resultados do teste do qui-quadrado

Tipos de Populações	Fêmeas		Machos		χ^2
	%	Nº	%	Nº	
Controle	0,03	(5)	0,08	(14)	4,26*
Unitária	0,34	(62)	0,44	(79)	2,04 ^{NS}
Mista	0,33	(59)	0,30	(54)	0,22 ^{NS}

^{NS} = não significativo

**= significativo ao nível de 1%

TABELA 7. Frequências em porcentagens e em números absolutos de moscas heterozigotas para as bandas 1 e 2 de *D. immigrans* e resultado do teste do qui-quadrado.

Tipos de Populações						χ^2
Controle		Unitária		Mista		
%	Nº	%	Nº	%	Nº	
0,11	(19) b	0,78	(141) a	0,63	(113) a	89,76**

**= significativo ao nível de 1%

DISCUSSÃO

As 12 semanas de competição foram suficientes para demonstrar a ocorrência de variações nas frequências das bandas das isoenzimas esterásicas, nas populações analisadas. Assim, foi possível acompanhar, nas duas espécies de moscas, a dinâmica de genes nas populações-controle e naquelas que passaram pelo processo competitivo, o que foi suficiente para demonstrar a presença de genes com frequências estáveis nos três tipos de populações, aqueles com frequências altas e outros com frequências baixas nas populações citadas.

Também as comparações entre populações diferentes mostram, a despeito das diferenças taxonômicas entre as duas espécies de moscas, a existência de uma concordância entre os resultados obtidos para as duas espécies. As populações em competição mostraram adquirir ao longo do período experimental, maior diversidade genética para estes genes que a apresentada pelas populações-controle.

Assim, os dados mostraram a tendência desta heterozigozidade (bandas 1 e 2) aumentar nas populações que passaram pelo processo competitivo. Entretanto, em *D. hydei*, as diferenças em números de heterozigotos foi simplesmente próxima ao nível de significância. Em *D. immigrans*, as diferenças foram elucidativas, a respeito do aumento da mesma nas populações em competição, contra a população-controle.

Com respeito a especificidade sexo e bandas, os resultados apresentados não foram suficientes para se tirar conclusões abrangentes a este respeito. Em *D. hydei*, não houve diferenças nas frequências diferenciais para um tipo de isoenzima em um dos sexos em suas

populações. Apenas a banda 8 mostrou ocorrer com maior frequência nos machos. Por outro lado, em *D. immigrans*, algumas enzimas mostraram-se mais comuns em fêmeas (bandas 7 e 8); outras foram comuns em machos (banda 11), esta concordando com as observações de Bélo *et al.* (2004), onde nove linhagens diferentes de *D. immigrans* apresentaram esta característica, o que pode ser um padrão para este tipo de isoenzima nesta espécie. Deste modo, qual é o significado evolutivo destes genes limitados pelo sexo estarem presentes mais em um sexo do que no outro? A princípio esta parece ser uma questão aberta a respeito da diversidade genética destas bandas e suas implicações no valor adaptativo das populações analisadas.

Vinte por cento das isoenzimas esterásicas em *D. hydei* apresentaram aumentos diferenciais em relação à população-controle, entretanto, como ocorreu com *D. immigrans*, em *D. hydei*, não houve uma banda específica que ocorresse com aumento significativo e que a relacionasse com um tipo de população, mas foi possível detectar aumento da diversidade de suas populações que passaram pelo processo competitivo.

A despeito da superioridade em números de isoenzimas esterásicas que contribuíram para estudo da diversidade nas populações de *D. immigrans*, e do menor número em *D. hydei*, os resultados com ambas espécies foram suficientes para demonstrar que as populações unitárias apresentaram maior diversidade genética, para as duas espécies de moscas, a seguir vieram respectivamente as populações mistas e as populações controle.

As razões do aumento da diversidade, nas populações em competição, podem contar com explicações para a adaptação às condições ambientais e na exploração dos recursos disponíveis, como espaço e alimento, que devem ser fatores importantes. As garrafas de ¼ de litro usadas para manutenção ou para estudos de competição em laboratório, através da técnica da transferência seriada, modificada de Buzzati-Traverso (1955) por Dobzhnsky & Pavlovsky (1961), de acordo com Barker (1971), Wallace (1973) e Grupioni *et al.* (veja no trabalho anterior) têm mostrado alternâncias de possibilidades em relação ao meio de cultura dentro destes recipientes, pois há diferentes recursos passíveis de serem utilizados que aparentemente não o são, surgindo talvez como possibilidades a serem exploradas quanto ao meio tradicional (à base de fubá e farinha de trigo) estiver aparentemente em falta, ou quando está sendo explorado melhor por uma das espécies, ou por conjuntos gênicos dentro de uma mesma espécie. Estes recursos são: a superfície central e a periferia do meio de cultura dentro da garrafa, a parte superior e a inferior em relação a profundidade do meio, além do papel em forma de W, cujos vértices são inseridos no meio, o qual, conforme o desenrolar da competição pode apresentar condições diferentes para as moscas, cita-se também o papel dos excrementos das larvas e adultos (veja Budnik & Cifuentes, 1989, Budnik, 2001 e Galego & Carrareto, 2005), além dos

indivíduos cadavéricos que surgem devido à taxa de mortalidade, o que pode ocorrer com maior ou menor intensidade devido às influências da dinâmica da população dentro do recipiente.

Assim, a adoção do conceito de subdivisões do nicho ecológico, baseada em MacArthur (1967), encaixa-se muito bem à situação presente, onde os indivíduos que exploram estas condições possíveis, mas não aproveitadas pelos outros, os quais estão relacionados com o meio de cultura tradicional, e sendo aqueles geneticamente diferentes e aptos para explorar estas alternativas diferentes, são agora favorecidos, podendo florescer nas populações, aumentando a diversidade genética dos indivíduos em competição.

Deste modo, muitas destas subdivisões do nicho podem ser melhor exploradas por uma das espécies, do que por outra, pois durante as suas especiações tiveram histórias evolutivas diferentes (veja Mayr, 1977). Assim, nas populações, é possível que estas subdivisões sejam partilhadas durante a competição entre as espécies ou entre genótipos diferentes que devem apresentar indivíduos que possam melhor explorar estas subdivisões citadas. Enquanto que, nas populações unitárias, as subdivisões devem favorecer o aumento da população devido à ausência de uma outra espécie competidora e/ou pela presença de genótipos diversificados que apresentam, portanto, condições para explorar os recursos não usuais.

Deste modo, os dados mostraram que, ao longo do tempo, a competição pode levar à seleção de genes, os quais podem se coadaptarem com outros, estando sobre a influência seletiva também dos aumentos e diminuições da densidade durante os diferentes períodos da dinâmica populacional. Assim, estas informações adaptam-se muito bem à teoria desenvolvida por Carson (1975) e Carson & Kaneshiro (1976) sobre a formação de espécies de *Drosophila*, nas ilhas do arquipélago do Haváí, mostrando a importância que o processo competitivo tem no aumento da diversidade genética.

CONCLUSÕES

As isoenzimas esterásicas foram úteis para o estudo da diversidade genética nas populações de moscas em competição e naquelas consideradas como populações-controle, sendo suficientes para demonstrar alterações nas frequências de genes ocorridas nestas populações.

A despeito do número menor de isoenzimas esterásicas em *D. hydei*, foi possível relacionar maior diversidade genética para estas isoenzimas, às populações em competição, mostrando o mesmo para *D. immigrans*.

As populações unitárias foram as que apresentaram maior diversidade para os genes reguladores das isoenzimas esterásicas, seguindo as populações mistas e com menor diversidade genética, estão as populações-controle, nas duas espécies de moscas.

Os resultados apontam que a competição é um importante agente capaz de influir no processo de especiação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALVES, S.M. **Padrões Esterásicos e Populacionais em *Muscina stabulans* (Fálén) (Diptera: Muscidae) em Relação a Dois Tipos de Inseticidas**. 144p. Tese de Doutorado. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista (UNESP), 2001.
- ARGENTINE, J.A. & JAMES, A.A. Characterization of a salivary gland-specific esterase in the vector mosquito *Aedes aegypti*. **Insect Biochemistry and Molecular Biology** **25**: 621-630, 1995.
- BÉLO, M.; CERON, C.R. & OLIVEIRA, J.A. de, Análises de isoenzimas esterásicas em linhagens brasileiras de *Drosophila immigrans* (Díptera: Drosophilidae). **Bioikos** **18**: 39-49, 2004.
- CERON, C.R. **Padrão de Esterases no Desenvolvimento de *Drosophila mulleri*, *D. arizonensis* e seus Híbridos**. 142 p. Tese de Doutorado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 1988.
- COELHO-RITS, F.R. **Padrão de Esterases em *Megaseli scalaris***. 128 p. Tese de Doutorado. Instituto de Biologia, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, 1997.
- CARSON, H.L. The genetics of speciation at the diploid level. **The American Naturalist** **109**: 83-92, 1975.
- CARSON, H.L. & KANESHIRO, K.Y. *Drosophila* of Hawaii: systematics and ecological genetics. **Annual Review 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.
- DAVIS, B.J. Disc electrophoresis II. Methods and application to human serum proteins. **Ann. N. Y. Acad. Sci.**, 121: 404-427, 1964.
- DOBZHANSKY, Th. **Genética do Processo Evolutivo**. São Paulo, Editora Polígono S.A., 453 p., 1970.
- DOBZHANSKY, TH. & PAVLOVSKY, O. A further study of fitness of chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. **Heredity** **16**: 169-179, 1961.

HUBBY, J.L. & LEWONTI, R.C. A molecular approach to study of genic heterozygosity in natural population. I. Number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. **Genetics** **54**: 574-577, 1966.

JONES, D.; JONES, G.; RUDINICKA, M.; CLICK, A.J. & SPEEKRISHNA, S.C. High resolution isoelectric focusing of juvenile hormone esterase activity from the haemolymph of *Tricloplusia ni* (Hubner). **Experientia** **42**: 45-47, 1986.

JONES, D.; VENKATARAMAN, B.R.; RIDLEY, B.; OMANOY, T. & TURNER, H. Structure, expression and gene sequence of a juvenile hormone esterase-related protein from metamorphosing larvae of *Tricloplusia ni*. **Biochemical Journal** **302**: 827-835, 1994.

KAO, L.R.; MOTOYAMA, N. & DAUTERMAN, W.C. The purification and characterization of esterases from insecticide-resistant and susceptible house flies. **Pesticid Biochemical Physiology** **23**: 228-239, 1985.

KAROTAM, J. & OAKESHOTT, J.C. Regulatory aspects of esterase 6 activity variation in sibling *Drosophila* species. **Heredity** **71**: 41-50, 1993.

LAEMMLI, U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T₄. **Nature** **227**: 680-685, 1970.

LEWONTIN, R.C. The apportionment of human diversity. **Evolutionary Biology** **6**: 381-398, 1972.

LEWONTIN, R.C. & HUBBY, J.L. A molecular approach to study of genic heterozygosity in natural populations. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural population of *Drosophila pseudoobscura*. **Genetics** **54**: 595-609, 1966.

MACARTHUR, R. The theory of the niche. p. 159-176. In: R.C. Lewontin (ed.), **Population Biology and Evolution**, Chicago, Syracuse University Press, 1967.

MANE, S.D.; TOMPKINS, L. & RICHMOND, R.C. Male esterase 6 catalyses the synthesis of a sex pheromone in *Drosophila melanogaster* females. **Science** **222**: 419-421, 1983.

MARKET, C.L. & MOLLER, F. Multiple forms of enzymes: tissue, ontogenetic, and species specific patterns. **Proceeding of National Academic Science (USA)** **45**: 753-763, 1959.

MAYR, E. **Populações, Espécies e Evolução**. São Paulo, Companhia Editora Nacional. 185 p., 1977.

NARANG, S.; TERRANOVA, A.C.; MACDONALD, D.C. & LEOPOLD, R.C. Esterases in the housefly. **Journal of Heredity** **67**: 30-38, 1976.

PIANKA, E.R. 1974. **Evolutionary Ecology**. New York, Harper & Row, viii+356 p.

PIRES, D. de J. **Estimativas populacionais de *Zaprionus indianus* (Gupta, 1970) em Relação a Diferentes *Drosophilidae***. 130 p. Tese de Doutorado. Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, 2003.

TIMMERMANS, M.Y.; TEUCHY, H. & KUPPERS, L.P.M. The cDNA sequence encoding bovine pregastric esterase. **Gene** **147**: 259-262, 1994.

WALKER, C.H. & MACKNESS, M.I. Esterases: problems of identification and classification. **Biochemical Pharmacology** **32**: 3265-3269, 1982.

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