

**Dinâmica populacional de *Zaprionus indianus* (Gupta, 1970) (Diptera:  
Drosophilidae) sob condições experimentais.**

**Helena Gutierrez Oliveira**

Orientador: Prof. Dr. Cláudio José Von Zuben

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração - Zoologia) .

**Rio Claro**

**Estado de São Paulo – Brasil**

Fevereiro de 2009

*Aos meus pais, Francisco e Marlene*

## **Agradecimentos**

Agradeço ao Prof. Dr. Cláudio José Von Zuben pela orientação durante o desenvolvimento do trabalho. Ao aluno de doutorado do IMECC, UNICAMP, Moisés Cecconelo, pelo excelente trabalho feito na modelagem dos dados.

Ao CNPQ pela bolsa de pesquisa concedida.

Aos meus pais, Franciso Gutierrez Fernandez e Marlene Scofoni de Oliveira Gutierrez, e à minha irmã, Raquel Gutierrez Oliveira, pelo encorajamento, apoio e confiança nesses sete anos em que estive tão longe deles.

Às minhas colegas de laboratório, Ticiane, pela ajuda na coleta dos dados, e Gisele, simplesmente por estar presente.

Agradeço a todos aqueles que de alguma forma estiveram presentes em minha vida nestes últimos anos.

## SUMÁRIO

	Página
1. RESUMO .....	01
2. INTRODUÇÃO .....	03
3. REVISÃO DE LITERATURA .....	07
3.1 Importância de Diptera para a fruticultura brasileira .....	07
3.2 Espécies de Diptera de importância econômica .....	07
3.3 A espécie invasora <i>Zaprionus indianus</i> .....	07
3.3.1 O gênero <i>Zaprionus</i> .....	07
3.3.2 Biologia e ecologia de <i>Zaprionus indianus</i> .....	08
3.3.3 Ocorrência de <i>Zaprionus indianus</i> .....	09
3.3.4 Recursos alimentares da espécie .....	11
3.3.5 Importância econômica da espécie .....	12
3.4 Ação de espécies invasoras nos ecossistemas .....	13
3.5 Dinâmica populacional de insetos .....	13
4. OBJETIVOS .....	18
5. MATERIAL E MÉTODOS .....	19
5.1 Coleta e manutenção de <i>Zaprionus indianus</i> em laboratório .....	19
5.2 Efeito da densidade de ovos sobre o tempo de desenvolvimento de <i>Z. indianus</i> .....	19
5.3 Efeito da densidade de ovos sobre a fecundidade e sobrevivência de <i>Z. indianus</i> .....	19
5.4 Efeito da densidade de ovos sobre a proporção sexual de <i>Z. indianus</i> .....	20
5.5 Tipo de competição entre imaturos de <i>Z. indianus</i> .....	20
5.6 Modelo Matemático .....	21
5.6.1 Função Exponencial .....	22
5.6.2 Função Linear-Exponencial .....	23
5.6.3 Função Potência-Exponencial .....	25
6. RESULTADOS .....	28
6.1 Efeito de diferentes densidades de ovos sobre o tempo de desenvolvimento larval e pupal de <i>Z. indianus</i> .....	28
6.2. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a fecundidade e sobrevivência de <i>Z. indianus</i> .....	28
6.3. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a proporção sexual de <i>Z. indianus</i> .....	31

6.4. Tipo de competição entre imaturos de <i>Z. indianus</i> . . . . .	32
6.5 Aplicação do modelo matemático . . . . .	32
6.5.1 Exponencial-Exponencial . . . . .	34
6.5.2 Linear-Exponencial . . . . .	37
6.5.3 Potência-Exponencial . . . . .	40
7. DISCUSSÃO. . . . .	43
7.1 Efeito de diferentes densidades de ovos sobre o tempo de desenvolvimento larval e pupal de <i>Z. indianus</i> . . . . .	44
7.2. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a sobrevivência e fecundidade de <i>Z. indianus</i> . . . . .	46
7.3. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a proporção sexual de <i>Z. indianus</i> . . . . .	48
7.4. Tipo de competição entre imaturos de <i>Z. indianus</i> . . . . .	49
7.5 Aplicação do modelo matemático . . . . .	50
8. CONCLUSÃO. . . . .	53
9. BIBLIOGRAFIA . . . . .	54

## 1. Resumo

Um dos principais fatores que afetam negativamente a produtividade da fruticultura no país é o ataque dos frutos por pragas agrícolas como as moscas-das-frutas. A espécie *Zaprionus indianus* (Gupta, 1970) (Diptera: Drosophilidae), recentemente introduzida no Brasil, vem causando crescente preocupação devido aos danos causados pela mesma na produção de frutos, especialmente o figo roxo (*Ficus carica*, Moraceae) e aos impactos nas comunidades nativas de drosofilídeos. Esta dissertação apresenta um estudo dos efeitos da densidade e competição entre imaturos de *Z. indianus* no tempo de desenvolvimento larval, na fecundidade, na sobrevivência e na proporção sexual dos adultos, procurando elucidar características da dinâmica populacional da espécie estudada. Os dados obtidos foram aplicados em modelagem matemática para uma melhor interpretação e representação gráfica da dinâmica populacional teórica da espécie. Observou-se que o aumento nos níveis populacionais durante o desenvolvimento larval, e conseqüente elevação no nível de competição entre os imaturos causam aumento no tempo de desenvolvimento, alteração da proporção sexual dos adultos e queda tanto da fecundidade quanto da sobrevivência da espécie. Além disso, a aplicação do modelo matemático indicou que *Z. indianus* é uma espécie que pode apresentar comportamento cíclico de quatro pontos ou flutuação periódica. A dinâmica mais complexa pode favorecer a espécie em processos de invasão de ecossistemas. O melhor conhecimento desta dinâmica contribui para um melhor embasamento na escolha de futuros métodos e estratégias de controle desta espécie de importância agrícola.

**Palavras-chave:** *Zaprionus*, fruticultura, dinâmica populacional, modelagem matemática

**Abstract**

One of the major causes of losses on fruit crops in Brazil is the damage inflicted on fruits by plagues like the fruit flies. The species *Zaprionus indianus* (Gupta, 1970) (Diptera: Drosophilidae), which was recently introduced in Brazil, has become a reason of increasing concernment due to its damages to the fig crops in Brazil, specially the purple fig (*Ficus carica*, Moraceae). Besides that, it is also speculated that this species may cause changes on native communities of Brazilian drosophilids. This dissertation presents a study on the effects of population density and competition among larvae of *Zaprionus indianus* on the larval development period, sex ratio, fecundity and survivorship of this species. We applied mathematical modeling to assist a better understanding of the data and to construct a graphic representation of the population dynamics of the species. We observed that larval crowding, and thus, increased competition, are responsible for a longer larval development period, and also for changes on the sex ratio, and decrease on both fecundity and survivorship of the species. Besides that, the model applied showed that *Z. indianus* may have a four-point cyclic behavior or periodic fluctuation dynamics. More complex dynamics could be helpful for exotic species during ecosystems invasion. The greater knowledge of such dynamics is of great assistance on the selection of a controlling strategy for this agricultural pest.

**Key-words:** *Zaprionus*, fruit crops, population dynamics, mathematical modelling

## 2. Introdução

Pertencente à família Drosophilidae, a mosca *Zaprionus indianus* (Gupta 1970) é uma espécie que foi recentemente introduzida na região Neotropical. A primeira ocorrência no Brasil desta espécie foi registrada no início de 1999 no Estado de São Paulo, se alimentando de frutos caídos de caqui (*Diospyrus kaki*, L.; Ebenaceae) (VILELA *et al.*, 2000). *Zaprionus indianus* é originária da África e sua introdução se deu provavelmente de forma acidental em decorrência da importação de frutas desse continente. Apesar de ser a espécie mais comum do seu gênero, ela não tem status de praga em seu centro de origem (VILELA *et al.*, 2000).

Embora tenha diversos frutos hospedeiros (SOUZA FILHO *et al.*, 2000), foi na cultura brasileira do figo roxo-de-Valinhos que *Z. indianus* se tornou praga limitante e vem, desde a safra 1998/1999, exigindo a adoção de diferentes técnicas de combate, pois o uso exclusivo de inseticidas mostrou-se ineficaz (RAGA, 2002). As fêmeas realizam a postura no ostíolo do figo (VILELA *et al.*, 2000) e as larvas recém eclodidas entram rapidamente no interior no figo, o que diminui consideravelmente a eficácia de qualquer agrotóxico que seja aplicado na plantação.

A cultivar de figueira (*Ficus carica* L.) roxo-de-Valinhos produz frutos de coloração roxa, pesando entre 60 e 90 gramas, que possuem sabor muito agradável e apresentam boa aceitação para consumo “in natura”, sendo a mais cultivada comercialmente (SIMÃO, 1998). A durabilidade dos figos quando expostos para venda, a chamada “vida de prateleira”, é muito curta. Esse tipo de figo apresenta o ostíolo muito aberto e facilmente desenvolve rachaduras, o que favorece o ataque de pragas e surgimento de doenças (PENTEADO, 1986). Em anos chuvosos, as perdas podem ser altas a ponto de comprometer o sucesso da cultura, pois a exposição dos frutos à água da chuva aumenta a susceptibilidade dos mesmos a pragas e a patógenos em pré e pós-colheita (CHALFOUN & CARVALHO, 1997).

Uma técnica muito utilizada para se diminuir as perdas na produção é a proteção do ostíolo dos figos, buscando impedir o acesso de pragas e doenças ao interior do fruto. O uso de etiquetas adesivas sobre os ostíolos do figo é uma medida que funciona como uma barreira física para controle de pragas (CAMPOS, 1994). Esse método é uma tentativa de diminuir o uso de produtos fitossanitários, já que os fungicidas utilizados na ficicultura têm um peso negativo na aceitação comercial dos frutos. Eles são aplicados próximo à colheita e deixam os figos com um aspecto esbranquiçado, evidenciando o elevado uso de agrotóxicos (MAZARO *et al.*, 2005).

A principal praga da cultura de figos é a espécie estudada nesta dissertação, a “mosca-do-figo” *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae). Essa mosca geralmente está associada

com a levedura *Candida tropicalis*, que causa depreciação dos figos durante a produção e comercialização, além de atrair adultos da praga para alimentação e postura de ovos, o que torna os danos da “mosca-do-figo” bastante severos (RAGA *et al.*, 2003).

Na safra de 2000/2001, alguns ficicultores, principalmente do município de Valinhos-SP, abandonaram seus pomares em vista do elevado número de frutos atacados por este drosofilídeo. O Grupo de Trabalho para Controle da Mosca-do-figo (*Z. indianus*) instituído em 31/5/2000, pela Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, estabeleceu uma estratégia de ação, elegendo como prioridade a realização de estudos com protetores de ostíolo, que dificultassem a oviposição, a alimentação e conseqüentemente, conduzissem à interrupção do ciclo da PRAGA (RAGA *et al.*, 2003). Apesar do aprimoramento dessa técnica, é provável que o controle dessa praga seja difícil, uma vez que ela é capaz de ovipositar em frutos ainda em maturação na planta (RAGA *et al.*, 2003; TIDON *et al.*, 2003; STECK, 2005) e também porque ela pode se desenvolver em diversos substratos alimentares, e não apenas em frutos cultivados (SANTOS *et al.*, 2003; STECK, 2005).

Segundo VILELA *et al.* (2000), é possível que o alto grau de incidência de *Z. indianus* na safra de dezembro de 1998 a abril de 1999 tenha contribuído para a rápida disseminação dessa espécie por diversos estados brasileiros e também para países vizinhos que possuem importantes centros consumidores dos figos procedentes de Valinhos. Outros fatores que contribuíram no processo de ocupação do continente americano por essa espécie são a ampla gama de recursos alimentares utilizados por essa mosca e também a alta versatilidade ecológica da espécie, o que permite a ocupação de diferentes ambientes (LOH *et al.*, 2005).

As espécies de drosofilídeos que são generalistas quanto aos recursos alimentares e também apresentam tolerância a condições climáticas variáveis são boas candidatas a se tornarem espécies invasivas. Em geral, essas espécies são originárias de regiões distantes do ecossistema invadido (BRNCIC *et al.*, 1985), como foi o caso da invasão de *Z. indianus* no continente americano. A presença dessa mosca é motivo de preocupação por dois fatores. Primeiramente, ao contrário das espécies de *Drosophila*, as fêmeas de *Zaprionus indianus* são capazes de localizar e já ovipositar em frutos ainda no início da fase de maturação (CASTRO *et al.*, 2001). Além disso, a mosca-do-figo ameaça a estabilidade das comunidades brasileiras de drosofilídeos, que são muito ricas em número de espécies e apresentam delicadas interações entre os diferentes membros das comunidades (CASTRO *et al.*, 2001).

Existem diversos fenômenos envolvidos com o processo de invasão, tais como competição intra e interespecífica, predação, dispersão e estabilidade/extinção de populações locais (LODGE, 1993). Cada um desses fenômenos desempenha um importante papel na

determinação do sucesso ou fracasso da introdução de uma nova espécie em um ecossistema. Além das pesquisas de enfoque mais ecológico, os estudos de diversidade genética dos invasores podem também ser úteis para o entendimento do seu potencial de colonização e estabelecimento dos padrões geográficos de invasão e de seus limites de expansão, bem como do potencial para responder a pressões do novo ambiente, incluindo possíveis práticas de manejo (SAKAI *et al.*, 2001). De uma forma geral, o impacto de invasões biológicas vem recebendo grande atenção da comunidade científica em busca de uma compreensão dos fatores que afetam esse processo ecológico tão complexo (VITOUSEK *et al.*, 1997).

As espécies invasoras pertencem a diferentes grupos taxonômicos e podem ter diversas implicações sociais, econômicas e biológicas (SILVA *et al.*, 2005). Do ponto de vista econômico, existe um custo financeiro decorrente das tentativas de controle da espécie invasora, uma vez que esta pode provocar danos econômicos se for atingido o status de praga em culturais comerciais (SILVA *et al.*, 2005). Quanto aos aspectos ecológicos das invasões biológicas, a introdução de espécies em novos ambientes pode ter conseqüências importantes para a estabilidade de comunidades nativas (SILVA *et al.*, 2005). A espécie invasora pode não apenas alterar os mecanismos competitivos e reduzir o tamanho populacional das espécies nativas, como também provocar extinções locais e deslocamento de espécies nativas (SILVA *et al.*, 2005).

Como em todo processo de invasão biológica, é de grande importância o acompanhamento das variações populacionais nas comunidades de espécies locais para se saber quais são as mudanças no ecossistema invadido. Além disso, é preciso acumular conhecimento sobre a espécie invasora, tais como as habilidades competitivas intra e interespecíficas da espécie tanto na fase imatura quanto na fase adulta e as flutuações populacionais da espécie ao longo do tempo. A densidade populacional durante a fase larval, por exemplo, é um importante fator de competição. Em *Drosophila*, uma elevada agregação populacional em algumas espécies geralmente leva a um aumento no tempo de desenvolvimento larval, além de queda no tamanho corpóreo e na fecundidade dos adultos (MITROFANOV & BRODSKAYA, 1976; SCHEIRING *et al.*, 1984; BRNCIC, 1987; GALEGO & CARARETO, 2005), o que influencia a variação dos níveis populacionais da espécie.

O estudo de como e porque o tamanho populacional varia em tempo e espaço é chamado de dinâmica populacional. Assim, os trabalhos dessa área tratam dos padrões empíricos das mudanças populacionais e buscam determinar os mecanismos que explicam os padrões observados (TURCHIN, 2003). Estudos realizados com competição em *Drosophila*, por

exemplo, mostraram efeitos que influenciam fortemente a dinâmica populacional das espécies. Algumas das alterações tipicamente causadas pela competição por recursos são: aumento na variação da duração do período pré-adulto, diminuição da viabilidade larval e aumento na variação do tamanho corpóreo das moscas adultas (OHBA, 1961, GALEGO & CARARETO, 2005).

Segundo Silva *et al.* (2005), essa espécie apresenta facilidade em se estabelecer em áreas com diferentes níveis de urbanização. Ela é capaz de se tornar bastante abundante em áreas urbanas (VILELA, 1999; SANTOS *et al.*, 2003; FERREIRA & TIDON, 2005). Em áreas não urbanizadas, ela parece preferir ambientes de cerrado, sendo menos abundante em florestas densas (TSACAS *et al.*, 1981; TIDON *et al.*, 2003). A capacidade de habitar regiões urbanizadas e de atingir altos níveis populacionais quando em condições favoráveis, faz de *Z. indianus* uma espécie com facilidade para colonizar e expandir sua distribuição por novas áreas (SILVA *et al.*, 2005).

Entretanto, é provável que grande parte das espécies locais de drosofilídeos seja capaz de coexistir com *Z. indianus*. O processo de estabelecimento dessa espécie parece ser responsável por ajustes nas estratégias de sobrevivência das espécies locais de drosofilídeos, ao menos durante as épocas em que ocorrem altos níveis populacionais da espécie invasora em relação às demais espécies (SILVA *et al.*, 2005).

Assim, o processo de invasão dessa espécie no continente americano ainda é muito recente, sendo que se faz necessário um maior número de estudos sobre a biologia e a ecologia de *Z. indianus* como um todo para se ter uma melhor compreensão das conseqüências da invasão dessa mosca.

### **3. Revisão de Literatura**

#### **3.1 Importância de Diptera para a Fruticultura no Brasil**

O Brasil é um dos três maiores produtores mundiais de frutas, com uma produção que supera os 38 milhões de toneladas. A base agrícola da cadeia produtiva das frutas abrange 2,3 milhões de hectares, gera 6 milhões de empregos diretos ou seja, 27% do total da mão-de-obra agrícola ocupada no País (IBRAF, 2003). Embora o volume de exportações de frutas tenha aumentado nos últimos anos, em 2000, o país exportou menos de 430 mil toneladas (cerca de 1% da produção), o equivalente a US\$169,8 milhões (URAMOTO, 2002). Uma das principais causas para esta baixa taxa de exportação é a presença de pragas nas áreas cultivadas, entre elas os dípteros frugívoros (URAMOTO, 2002). Os danos diretos decorrem do fato das fêmeas realizarem a postura dos ovos no epi ou mesocarpo do fruto em amadurecimento e as larvas alimentarem-se da polpa, tornando os frutos impróprios para a comercialização.

#### **3.2 Espécies de Diptera de importância econômica**

As espécies de moscas das frutas tradicionalmente conhecidas como as de maior importância econômica no Brasil pertencem a três gêneros – *Anastrepha*, *Ceratitis* e *Neosilba*, todos classificados dentro da família Tephritidae. Entretanto, uma espécie da família Drosophilidae, *Zaprionus indianus*, recentemente introduzida no Brasil, vem causando crescente preocupação devido aos danos causados pela mesma na produção do figo roxo (*Ficus carica*, Moraceae).

#### **3.3 A espécie invasora *Zaprionus indianus***

##### **3.3.1 O gênero *Zaprionus***

A família Drosophilidae apresenta distribuição mundial e é composta por cerca de 62 gêneros e 3000 espécies de moscas de pequeno porte, geralmente com 2,5-3,0 mm de comprimento, sem interesse econômico (WHEELER 1981, 1986). O gênero *Zaprionus* (Coquillett, 1901) pertence à família Drosophilidae, sendo composto por dois subgêneros e um total de 57 espécies (CHASSAGNARD & KRAAIJEVELD, 1991; CHASSAGNARD & TSACAS, 1993). É mundialmente aceito que os dípteros pertencentes à família Drosophilidae são excelentes organismos para estudos biológicos. Segundo Powell (1997), nenhum outro animal modelo tem sido tão amplamente estudado quanto a *D. melanogaster*.

As espécies do gênero *Zaprionus* apresentam caracteristicamente na região dorsal do tórax, faixas longitudinais branco-prateadas, sendo duas dorsais e duas laterais. Essas faixas geralmente são bordejadas de outras faixas negras estreitas, que contrastam fortemente com as áreas castanho-aveludadas adjacentes (VILELA *et al.*, 2000). Na cabeça, as duas faixas brancas dorsais são limitadas medialmente por faixas negras e lateralmente pelos olhos

vermelhos (STECK, 2005). A espécie *Zaprionus indianus* está incluída no subgrupo *vittiger*, formado por 13 espécies crípticas, do grupo *armatus* (30 espécies), do subgênero *Zaprionus*, composto por 44 espécies essencialmente afrotropicais (CHASSAGNARD & TSACAS, 1993, CHASSAGNARD, 1996). Além destas, outras 13 espécies das regiões Oriental (OKADA & CARSON, 1983, WYNN & TODA, 1988, GUPTA & GUPTA, 1991) e Australiana são incluídas no subgênero *Anaprionus* Okada, 1990.

### 3.3.2 Biologia e ecologia de *Zaprionus indianus*

As moscas do gênero *Zaprionus* assim como a maioria dos demais drosofilídeos, alimentam-se basicamente de bactérias e leveduras que participam da fermentação de substratos ricos em carboidratos, especialmente frutos em decomposição (VILELA *et al.*, 2000). As substâncias voláteis que se originam na fermentação desses substratos funcionam como principal atrativo para as moscas. O substrato em fermentação geralmente é utilizado pelos adultos como local de alimentação, corte e oviposição, e pelas larvas, como sítio de desenvolvimento e, por vezes, de pupariação (VILELA *et al.*, 2000).

A criação em laboratório de *Z.indianus* não apresenta grandes dificuldades, sendo utilizado como fonte de alimento tanto de imaturos quanto de adultos, o mesmo meio de cultura convencional para drosofilídeos, preparado à base de banana, com suplementação de fermento fresco de pão (*Saccharomyces cerevisiae*) (VILELA *et al.*, 2000). Uma vez que as leveduras representam um importante papel na nutrição das larvas, a adição do fermento nas dietas garante a criação em laboratório com boa taxa de emergência de adultos. A dificuldade em regular a quantidade de alimento disponível nas culturas foi solucionada utilizando dieta à base de ágar-ágar não nutritivo acrescida das leveduras na forma de fermento fresco de pão (MUELLER, 1985). Como o meio de cultura é levado ao fogo após a adição do fermento, as leveduras não formam colônias e, portanto, a quantidade de alimento disponível para cada larva pode ser determinada de forma precisa (MUELLER, 1985).

No entanto, é preciso realizar a limpeza e esterilização adequada tanto dos potes de criação, como da dieta alimentar e dos utensílios utilizados no cuidado das moscas, uma vez que contaminações bacterianas, fúngicas e acaríadas não são raras. Em condições controladas de temperatura a  $27\pm 1^{\circ}\text{C}$  e fotoperíodo de 12h: 12h, L : E, o tempo transcorrido entre a oviposição e emergência dos adultos é de cerca de 13 dias, mas esse valor pode variar consideravelmente em função da densidade populacional durante a fase larval. Os adultos originados a partir de larvas que se desenvolveram em condições favoráveis apresentam comprimento corpóreo de cerca de 3,5 mm (STECK, 2005).

A mosca-do-figo pode utilizar uma grande variedade de frutos como fonte alimentar, tanto para imaturos como para adultos. O fato de ser generalista confere a essa espécie a possibilidade de se expandir por praticamente todo o continente americano, exceto áreas em que as condições climáticas não sejam favoráveis (VILELA *et al.*, 2000). A amplitude térmica em que *Z. indianus* se desenvolve é de 12 a 32°C, mostrando uma preferência por áreas tropicais quentes e subtropicais (KARAN *et al.*, 1999, ARARIPE *et al.*, 2004).

Vilela *et al.* (2000) citaram um comportamento peculiar dessa espécie, que será descrito a seguir. No processo de corte, as fêmeas de *Z. indianus* que não estão receptivas apresentam um comportamento característico para repelir os machos. Quando abordadas por um macho que efetua algum comportamento de corte, as fêmeas vibram violentamente o corpo enquanto mantêm as pernas fixas ao substrato, além de curvarem a extremidade abdominal em direção ao cortejador. Esse comportamento em geral faz com que os machos se afastem, já que a curvatura do corpo e a vibração impedem que os machos montem sobre as fêmeas. Ainda segundo o mesmo trabalho, não se tem informações precisas a respeito desse comportamento ser característico da espécie *Z. indianus* ou ser algo difundido entre outras espécies do gênero; entretanto estes autores afirmam que até aquele momento desconheciam alguma espécie do gênero *Drosophila* que efetue tal comportamento.

### **3.3.3 Ocorrência de *Zaprionus indianus***

Entre os gêneros de drosofilídeos que tipicamente habitam as regiões citadas, o gênero *Zaprionus* é de relevância especial devido à sua abundância e ao avantajado tamanho corpóreo de algumas de suas espécies (TSACAS *et al.*, 1981), incluindo a espécie *Z. indianus*. Apesar de sua abundância relativa, esta espécie não possui o status de praga na sua região de origem (COQUILLET 1902; CHASSAGNARD AND KRAAIJEVELD 1991; VILELA *et al.* 2000).

Esta espécie parece ser a única do gênero que está se espalhando pelos trópicos do planeta, provavelmente devido à intensificação do comércio mundial de frutas (STEIN *et al.*, 2003; TIDON *et al.*, 2003). Ela é nativa da África tropical e ocorre nas regiões Afrotropical, Oriental e Australiana (VILELA *et al.*, 2000), sendo que há registros de sua ocorrência nas Ilhas Comores, Madagascar, Seychelles, Reunião e Mascarenhas no Oceano Índico, nas Ilhas Canárias e Santa Helena no Oceano Atlântico, Índia, Arábia Saudita e Brasil (STEIN *et al.*, 2002).

Apesar de estar predominantemente restrita aos climas tropical e subtropical quentes (KARAN *et al.*, 1999; TIDON *et al.*, 2003; ARARIPE *et al.*, 2004), *Z. indianus* mostra características generalistas e é capaz de adaptar-se a diferentes condições ambientais

(PARKASH & YADAV, 1993). Há ainda relatos da introdução relativamente recente de espécies do gênero *Zaprionus* na região Paleártica (CHASSAGNARD & KRAAIJEVELD, 1991) e também no Panamá e na Flórida, nos Estados Unidos da América (VAN DER LINDE *et al.*, 2006). A espécie *Z. indianus* é uma mosca potencialmente semicosmopolita que, aparentemente por intermediação humana, tem se espalhado nas últimas décadas pelas regiões tropicais do planeta (VILELA *et al.*, 2000).

O primeiro registro de *Z. indianus* no continente americano ocorreu no início de 1999, se alimentando de frutos de caqui (*Diospyros kaki* L.) apodrecidos, no município de Santa Isabel (lat 23°12'00"S, long 46°12'00"W), Estado de São Paulo, Brasil (VILELA, 1999). Em março de 1999, época da safra de figos (*Ficus carica* var. roxo-de-valinhos), esta mosca foi observada atacando esses frutos em início de amadurecimento, antes da colheita, no município de Valinhos, São Paulo (lat 23°00'00"S, long 47°00'00"W) (STEIN *et al.*, 2003). Foi constatada a presença de uma grande quantidade de pequenas moscas se alimentando e fazendo posturas na região do ostíolo dos figos em início de maturação, quando é realizada a colheita. Uma grande quantidade de larvas foi também observada dentro de alguns frutos, inviabilizando a comercialização (VILELA *et al.*, 2000). Na época de sua constatação, ela chegou a causar cerca de 50% de perdas na produção de figo 'in natura' (STEIN *et al.*, 2002) e 80% de redução nas exportações (VILELA *et al.*, 2000).

Durante as safras subseqüentes, os prejuízos continuaram expressivos e sua disseminação por outros Estados aumentou (STEIN *et al.*, 2003). Quatro anos após o primeiro registro, a presença de *Z. indianus* foi observada desde o Uruguai (lat 34°30'00"S, long 56°00'00"W - Montevideú) (GOÑI *et al.*, 2001) até o norte do Brasil (lat 1°28'00"S, long 48°28'00"W – Belém, PA) (DAVID & TSACAS, 1981; BRNCIC & BUDNIK, 1987; PARSONS, 1987; LOH *et al.*, 2005). Atualmente há registro de ocorrência de *Z. indianus* em todas as regiões do Brasil (CASTRO & VALENTE, 2001; VILELA, 1999; VILELA *et al.*, 2000; TIDON *et al.*, 2003; SETTA & CARARETO, 2005). Segundo Vilela *et al.* (2000), é possível que só haja um empecilho para a expansão da espécie: o inverno mais rigoroso e seco das regiões de maior altitude e latitude tanto ao norte como ao sul das Américas.

A rápida infestação das plantações de figo na época da safra, pouco tempo após o registro da introdução da espécie, provavelmente se deu devido a uma série de fatores relativos à própria biologia das moscas, bem como características típicas do cultivo e comercialização do figo (VILELA *et al.*, 2000). Primeiramente, a introdução da mosca na área deve ter coincidido com, ou precedido imediatamente, o início da safra. Além disso, a colheita do figo é feita na fase de maturação, quando podem estar presentes vários

microorganismos responsáveis pela rápida deterioração que é característica dos figos comestíveis. A ação desses microorganismos pode ter favorecido a atração das moscas e estimulado a desova no ostíolo dos figos. O aumento da população seria então facilitado pelo fato das moscas do figo terem alto potencial biótico, aliado a um ciclo vital relativamente curto e diretamente proporcional à temperatura. Como na época da safra de figos (durante o verão) as temperaturas médias são mais altas, pode-se dizer que ocorre um conjunto de fatores favoráveis para um rápido desenvolvimento, tanto embrionário como larval e, conseqüentemente, um aumento da população. Por fim, a cultura concomitante de outras frutíferas em áreas próximas à de cultivo de figo pode ter auxiliado ainda mais a explosão populacional que se verificou logo após a introdução de *Z. indianus* no Brasil, já que se trata de uma espécie polífaga (VILELA *et al.*, 2000).

Desde seu registro como uma invasora na América do Sul, *Z. indianus*, tem se tornado um dos drosofilídeos mais abundantes em diversas áreas durante determinados períodos. Segundo FERREIRA *et al.* (2001), a mosca-do-figo alcançou uma freqüência de 83,5% no ambiente urbano de Brasília no período chuvoso, enquanto que no mesmo período em ambiente de cerrado bem preservado, sua freqüência foi de 90,5%. A menor freqüência foi encontrada no período seco, tanto no ambiente urbano como no cerrado, correspondendo respectivamente a 6,0% e 1,8% (FERREIRA *et al.*, 2001).

### **3.3.4 Recursos alimentares da espécie**

Apesar de *Z. indianus* ser conhecida popularmente no Brasil como mosca-do-figo, ela pode utilizar uma ampla variedade de frutos para alimentação dos adultos e desenvolvimento dos imaturos, se caracterizando como uma espécie generalista. De acordo com Lachaise & Tsacas (1983) (apud VILELA *et al.*, 2000), em estudos realizados na região Afrotropical, imagos de *Z. indianus* emergiram de frutos de 74 espécies de 31 famílias de plantas. Dessas plantas, inúmeras são nativas do continente americano, como abacate (*Persea americana*, Lauraceae), abacaxi (*Ananas comosus*, Bromeliaceae), cajá-mirim (*Spondias mombin*, Anacardiaceae), goiaba (*Psidium guajava* L., Myrtaceae) e mamão (*Carica papaya*, Caricaceae), ou foram aqui introduzidas, a exemplo de banana (*Musa* sp., Musaceae), carambola (*Averrhoa carambola*, Oxalidaceae), cítricos (*Citrus* sp., Rutaceae), manga (*Mangifera indica*, Anacardiaceae), nêspera (*Eriobotrya japonica*, Rosaceae) e figo (*Ficus carica*, Moraceae). Há ainda a possibilidade dela se desenvolver em inúmeras outras frutíferas nativas (STEIN *et al.*, 2003), se ajustando aos sítios disponíveis para criação de pré-adultos e para alimentação dos adultos, graças à alta versatilidade ecológica da espécie.

### **3.3.5 Importância econômica da espécie**

Segundo Stein *et al.* (2003), *Z. indianus* apresenta alto potencial reprodutivo, fato que explicaria os altos níveis de infestação alcançados no campo logo após sua constatação como praga, quando ainda não se aplicava nenhuma medida de supressão de sua população. Apesar de a mosca-do-figo possuir diversos frutos como hospedeiro, ela só é considerada limitante na cultura do figo-roxo, a ponto de muitos ficicultores da região de Valinhos/SP, abandonarem seus pomares durante a safra de 2000/2001 (RAGA *et al.*, 2002). Essa área não só é grande produtora de figos, como também possui plantios de outras frutas, como a goiaba e o caqui, que também são utilizados por *Z. indianus* como fonte alimentar. Os cultivos são feitos predominantemente em pequenas propriedades localizadas em relevo acidentado (VILELA *et al.*, 2000).

Como consequência da introdução de *Z. indianus* na região de Valinhos, foram registradas as primeiras devoluções de lotes de figos exportados (VILELA *et al.*, 2000). Os principais produtos utilizados em culturas de figos para buscar bons níveis de produção são fungicidas, sendo que raramente são utilizados inseticidas. Com o estabelecimento de *Z. indianus* como praga de figos, é possível que ocorram prejuízos sócio-econômicos e ambientais, em especial devido à aplicação de medidas de controle. Ao se empregar o controle químico, é possível que ocorra não só um aumento nos custos da produção, mas também a presença de resíduos dos inseticidas pode inviabilizar a exportação, já que muitos países impõem sérias restrições à importação de frutas com resíduos de determinados produtos químicos (VILELA *et al.*, 2000). O fato de que as áreas produtoras estão muito próximas à região urbana causa uma preocupação voltada à saúde humana e também aos danos ambientais decorrentes do uso de agrotóxicos (VILELA *et al.*, 2000).

Por ter encontrado condições favoráveis ao seu estabelecimento e desenvolvimento, *Z. indianus* atingiu rapidamente o “status” de praga nas principais regiões produtoras de figo do Estado de São Paulo (STEIN *et al.*, 2002). Por causa dessas características, a mosca-do-figo está sendo considerada pelo Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento como praga quarentenária A2 (KATO *et al.*, 2003). Essa classificação se refere a uma praga que já está presente no país, porém não se encontra amplamente distribuída, ou seja, existem áreas e/ou regiões geográficas em que a praga não está estabelecida (CEINFO, 2002). O estudo pormenorizado da espécie é necessário para que possa ser estabelecido um programa de controle da mesma, que é considerada como praga.

### **3.4 Ação de espécies invasoras nos ecossistemas**

O estudo do impacto causado pela invasão de ecossistemas por espécies exóticas tem recebido grande atenção visando a compreensão dos fatores que afetam este processo de

invasão (VITOUSEK *et al.*, 1997; SILVA *et al.*, 2005). Recentes revisões sobre o tema têm abrangido uma ampla gama de variáveis que podem afetar as invasões ecológicas, estando entre elas as características biológicas dos invasores (KOLAR & LODGE 2001), aspectos ecológicos das comunidades invadidas (LONSDALE, 1999; TSUTSUI *et al.* 2000), interferência do invasor na disponibilidade dos recursos locais (SHER & HYATT 1999, DAVIS *et al.* 2000), presença de inimigos naturais e capacidade de ocupação da área (KEANE & CRAWLEY 2002; SILVA *et al.*, 2005). Além disso, alguns estudos sugerem que o sucesso do processo de invasão de uma espécie pode estar mais diretamente relacionado à habilidade da espécie invasora em responder à seleção natural, do que à plasticidade ou tolerância fisiológicas da espécie (LEE, 2002).

A invasão de ecossistemas por espécies exóticas vem sendo extensamente estudada, devido às drásticas conseqüências para o ecossistema que tal processo pode trazer em uma situação de estabelecimento de uma nova espécie. Entretanto, segundo Carey *et al.* (1996), grande parte das pesquisas relacionadas ao processo de invasão está voltada para a tecnologia de controle de organismos invasores, ao invés de procurarem compreender os motivos pelos quais o processo de invasão pode ser bem sucedido ou não (TIDON *et al.*, 2003), ou mesmo relacionados ao estudo dos aspectos biológicos das espécies invasoras.

### **3.5 Dinâmica populacional de insetos**

Os estudos sobre o desenvolvimento dos imaturos e as características desse processo que influenciam traços da vida adulta (como fecundidade e sobrevivência) são de grande importância para a compreensão da dinâmica populacional de uma espécie (PROUT & MCCHESENEY, 1985). Um importante aspecto do estudo de dinâmica de populações é a identificação dos fatores responsáveis pelo crescimento populacional (RODRIGUEZ, 1989). Os trabalhos pioneiros nessa área com insetos foram realizados por Nicholson (1954, 1957) e mostraram que a intensidade da competição por recursos alimentares pode explicar os padrões da dinâmica populacional da mosca-varejeira *Lucilia cuprina* em laboratório.

Muitos dípteros apresentam no estágio larval competição por recursos alimentares considerada como do tipo exploratória (REIS *et al.*, 1994), em que cada larva procura ingerir o máximo de alimento possível, antes da completa exaustão dos recursos (ULLYETT, 1950; LOMINICKI, 1988). O aumento do nível de competição devido à diminuição da quantidade de alimento disponível para cada larva pode apresentar conseqüências para a dinâmica populacional da espécie, como a diminuição da fecundidade das fêmeas e também da própria sobrevivência até o estágio adulto, com reflexos na produção de progênie (PROUT & MCCHESENEY, 1985). Tais processos acabam provocando alterações nos níveis

populacionais das espécies, o que pode ser observado com certa frequência em ambiente natural.

Bellows (1981) afirmou que muitas populações biológicas exibem mecanismos de *feedback* negativo que restringem o crescimento populacional. Esses mecanismos são geralmente chamados de processos dependentes de densidade e têm grande relevância na determinação do comportamento dinâmico das espécies (MAY *et al.*, 1974; RODRIGUEZ, 1989). A idéia de dependência de densidade é um tema frequentemente discutido em ecologia de populações. Os pesquisadores da área acreditam que fatores bióticos atuam de forma dependente da densidade para que as populações possam ser mantidas dentro de limites (GUCKENHEIMER *et al.*, 1977, PETERSON & BLACK, 1988, BUSKIRK & SMITH, 1991).

Existem dois mecanismos ecológicos que influenciam fortemente a delimitação inferior e superior do tamanho de uma população: o efeito de Allee e a competição (BEGON *et al.*, 1996). O efeito de Allee é definido como uma taxa reduzida de crescimento populacional per capita que ocorre em densidades baixas (ETIENNE *et al.*, 2002). Esse efeito pode ser causado por dificuldades em diversas etapas da produção da nova geração, como por exemplo, dificuldade em encontrar um parceiro para o acasalamento, na exploração do alimento (no caso de que a resistência do hospedeiro só pode ser vencida por um número mínimo de consumidores), ao se evitar um predador ou se defender de algum outro fator externo (ALLEE, 1931; COURCHAMP *et al.*, 1999; STEPHENS & SUTHERLAND, 1999; STEPHENS *et al.*, 1999; MCCARTHY, 1997). A competição em altas densidades populacionais também pode levar a menores taxas de crescimento populacional. A competição por recursos (alimento, espaço e parceiros sexuais) varia entre espécies que apresentam competição do tipo *contest* e do tipo *scramble*. Na competição do tipo *contest*, um número limitado de indivíduos obtém a quantidade suficiente de recursos enquanto o número excedente de indivíduos não tem acesso algum aos recursos (ETIENNE *et al.*, 2002). Esse tipo de competição é visto como um mecanismo que tende a manter um tamanho populacional constante, desde que a quantidade de recurso alimentar disponível não mude (JONES *et al.*, 1996). Já na competição do tipo *scramble* (*sensu* NICHOLSON 1954), todos os indivíduos têm acesso a parcelas semelhantes do recurso, sendo que essa parcela pode ou não ser suficiente (CALOW *et al.*, 1998; ETIENNE *et al.*, 2002).

Um outro fator importante para a dinâmica populacional da espécie é a proporção sexual. O efeito da proporção sexual no aumento da população é evidente (ANDERSEN, 1961). A proporção sexual é um importante fator biológico, que influencia fortemente os

processos adaptativos, assim como a direção e a taxa dos processos genéticos em populações animais (BRYKOV, 2008).

Por exemplo, de acordo com STANLEY (1942) (apud ANDERSEN, 1961), em *Tribolium confusum*, ocorre canibalismo dos ovos tanto pelos machos como pelas fêmeas adultas. Portanto, quanto maior a proporção sexual das fêmeas (em relação ao total), maior será a quantidade limite de ovos que podem ser consumidos sem que haja grande influência na produção da geração seguinte.

Em *Drosophila*, diversos estudos em laboratório (revisados por BARKER, 1983 e MUELLER, 1985) demonstraram que a sobrevivência e a fecundidade da espécie são características que apresentam dependência da densidade populacional. Desde o início de estudos em ecologia populacional, vários trabalhos já haviam afirmado que tais efeitos dependentes de densidade podiam explicar a dinâmica das populações (PEARL, 1932; BODENHEIMER, 1938; SANG, 1950). Essa conclusão foi corroborada por estudos que ajustaram modelos de crescimento dependentes de densidade a dados experimentais de *Drosophila* (AYALA *et al.*, 1973; POMERANTZ *et al.*, 1980; HASTINGS *et al.*, 1981; MUELLER & AYALA, 1981).

No estudo da dinâmica de populações, se destaca a importância de modelos que sejam simples o bastante para que suas propriedades possam ser determinadas analiticamente e que também sejam gerais para descrever os diferentes modos nos quais a dependência da densidade pode ocorrer. Diversos modelos de equações de diferença não-linear têm sido desenvolvidos e empregados para estudar o crescimento populacional regulado pela densidade, e para modelar populações com gerações discretas (GUCKENHEIMER *et al.*, 1977). Mesmo os mais simples modelos de dinâmica de populações em tempo discreto podem exibir uma ampla diversidade de comportamento dinâmico, incluindo desde equilíbrio estável de um ponto, oscilações cíclicas estáveis de 2, 4, 8 ou mais pontos, até o regime caótico (RODRIGUEZ, 1988, SOUZA, 1992). Este último é um comportamento errático difícil de ser separado experimentalmente de um comportamento gerado por flutuações estocásticas (RODRIGUEZ, 1988, SOUZA, 1992). A maioria dos modelos em tempo discreto é baseada em uma função dependente da densidade, a qual pode representar um episódio único de regulação da densidade em populações com gerações não sobrepostas (RODRIGUEZ, 1988, SOUZA, 1992).

Pomerantz *et al.* (1980), Thomas *et al.* (1980), Mueller & Ayala (1981) e Souza (1992) verificaram a estabilidade da dinâmica populacional de *Drosophila*, e apesar desses trabalhos terem sido realizados com diferentes metodologias e estratégias de análise de dados, o

resultado encontrado é que as populações de *Drosophila*, sem exceção, apresentam equilíbrio estável de um ponto.

Entretanto, Prout & McChesney (1985) demonstraram que é possível ocorrer comportamento cíclico ou caótico em populações experimentais de *D. melanogaster*. Os mesmos autores estudaram o efeito de processos ecológicos ocorridos durante o estágio pré-adulto na dinâmica populacional, utilizando os adultos como estágio de obtenção de dados de sobrevivência e fecundidade. Antes desse trabalho, Prout (1984) havia ressaltado que a maioria dos modelos em dinâmica de populações é construída tendo como base apenas o número de indivíduos adultos. Nesse caso, a fecundidade é considerada como sendo constante, e como uma consequência lógica do fato da dependência de densidade ocorrer na fase imatura, a recursão adulto-adulto não podia ser definida (SILVA *et al.*, 2003). No estudo de Prout & McChesney (1985), foi constatado que, para *D. melanogaster*, a fecundidade das fêmeas depende da densidade larval na mesma geração. Assim, o estudo da dinâmica populacional baseando-se exclusivamente em características populacionais dos adultos pode levar a conclusões errôneas sobre a influência da dependência da densidade sobre tais dinâmicas (MUELLER, 1986). Esse assunto foi considerado no estudo de Prout & McChesney (1985) através da aplicação de uma equação de diferenças não-linear para a modelagem da transição ovo-a-ovo entre as gerações, considerando a sobrevivência e a fecundidade como funções decrescentes do aumento da densidade de ovos para uma quantidade fixa de alimento. Os resultados obtidos mostraram a importância de se considerar os efeitos da densidade em estágios pré-adultos para a comportamento dinâmico das espécies (RODRIGUEZ, 1989).

Após a abordagem de Prout & McChesney (1985), poucos trabalhos com moscas-de-frutas foram realizados com a metodologia por eles descrita, e os que foram feitos utilizaram apenas populações de *D. melanogaster* mantidas por um grande número de gerações em laboratório (RODRIGUEZ, 1988). Dessa forma, tem-se a necessidade de explorar a dinâmica populacional de outras espécies de drosofilídeos com esse modelo que descreve os efeitos da densidade nos estágios de vida pré-adulta, sobre a variação populacional ao longo das gerações.

A formulação de modelos para estudo de dinâmica populacional é amplamente utilizada para programas de monitoramento de pragas e pesquisas sobre conservação de espécies, sendo estes de grande utilidade para auxiliar a prever futuras características populacionais e orientar programas de conservação (LOMOLINO *et al.*, 1995; MUSICK, 1999). Tais estudos

apresentam especial importância quando relativos à conservação de comunidades nativas em presença de espécies exóticas invasoras.

#### **4. Objetivos**

O presente estudo tem como objetivo estudar a dinâmica populacional de *Z. indianus* sob condições de laboratório, buscando avaliar a variação na contribuição de progênie e seus efeitos na flutuação populacional da espécie, quando diferentes níveis de competição larval afetam a fecundidade e a sobrevivência dos adultos. O estudo da variação de caracteres bionômicos em insetos exóticos como *Z. indianus*, permite um melhor embasamento para se escolher as melhores estratégias de controle para a mesma. Os dados obtidos foram aplicados em modelagem matemática e simulação computacional, possibilitando a representação da dinâmica populacional teórica da espécie.

## **5. Material e Métodos**

### **5.1 Coleta e manutenção de *Zaprionus indianus* em laboratório**

Adultos de *Z. indianus* foram coletados com puçás entomológicos confeccionados especialmente para captura de drosofilídeos por meio de um pote plástico transparente acoplado ao final da parte de tecido do puçá. As coletas foram feitas em frutos caídos ao redor de árvores do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista, na cidade de Rio Claro, SP (22° 24' 39" S, 47° 33' 39" O) e também em pomares de laranja em chácaras na cidade de Analândia, SP (22° 7' 33" S, 47° 39' 46" W). Da amostra de drosofilídeos coletados, os espécimes de *Z. indianus* foram identificados com auxílio de lupa estereomicroscópica ZEISS®, separados e mantidos em potes de criação. Os potes de criação foram mantidos em equipamentos BOD sob condições controladas a 27±1°C, umidade relativa de 60±10% e fotoperíodo de 12L:12E. A alimentação oferecida foi a dieta artificial comum de drosofilídeos feita à base de 400g de banana, 10g de agar-agar, 7,5g de fermento biológico, 1L de água, 12mL de glicose de milho da marca Karo®, 2,5g nypagin e 10mL de ácido propiônico. Para a obtenção de oviposição, a dieta presente em cada pote foi substituída por uma porção nova do mesmo tipo de dieta e oferecida aos adultos em tampas plásticas acondicionadas no fundo dos potes de criação. A dieta foi deixada para que as fêmeas realizassem ovipostura durante um período de 24h, após o qual os ovos presentes na dieta foram contados e separados em diferentes densidades.

### **5.2 Estudo do efeito da densidade de ovos sobre o tempo de desenvolvimento de *Z. indianus***

Para a determinação do tempo de desenvolvimento dos imaturos para cada densidade estudada, efetuou-se a observação diária dos potes experimentais. Considerou-se como duração do estágio larval o tempo transcorrido desde a montagem das densidades até o momento em que foram encontradas um mínimo de 10 pupas em cada pote. A presença das pupas caracterizou o início do período de pupa. Já a duração do período de pupa para cada densidade foi determinada pelo intervalo entre o surgimento das 10 primeiras pupas e a emergência dos 10 primeiros adultos em cada recipiente experimental.

### **5.3 Estudo do efeito da densidade de ovos sobre a fecundidade e sobrevivência de *Z. indianus***

As larvas que eclodiram e compuseram os indivíduos experimentais foram mantidas sob as mesmas condições laboratoriais que as moscas parentais. A alimentação das larvas foi igual à dos parentais, tendo sido oferecida uma quantidade fixa de 12g de dieta artificial para cada densidade experimental (50, 100, 150, 200, 250, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 e 1000

ovos). Para as densidades 50, 150, 250, 600 e 700, foram utilizadas duas réplicas. Já para as densidades 100, 200, 300, 400 e 500 foram utilizadas três réplicas. Devido à dificuldade de obtenção de elevado número de ovos com idades semelhantes, não foi possível empregar réplicas para as densidades 800, 900 e 1000.

Os adultos que emergiram a partir de cada unidade experimental foram contados para determinação da taxa de sobrevivência em relação aos ovos. Para estimar a fecundidade desses adultos, uma amostra de 15 casais de cada densidade foi utilizada, sendo que os casais foram individualizados em potes iguais aos de criação e receberam uma quantidade de 3g de dieta durante o período de 24h para que as fêmeas realizassem a oviposição. Após este período, os adultos foram descartados e os ovos contados para se estimar a fecundidade por casal proveniente de cada densidade experimental. Portanto, para cada densidade estabelecida, foram obtidos valores de sobrevivência e fecundidade.

#### **5.4 Estudo do efeito da densidade de ovos sobre a proporção sexual de *Z. indianus***

Para a determinação de possíveis alterações na proporção sexual da espécie de acordo com a densidade de indivíduos durante a fase larval, foi realizada a sexagem dos adultos logo após a emergência. Esse estudo foi feito através de observação da genitália externa sob lupa estereomicroscópica para determinação do sexo de todos os adultos emergidos de cada densidade experimental. A proporção sexual foi determinada dividindo-se o número de machos emergidos pelo de fêmeas.

#### **5.5 Estudo do tipo de competição entre imaturos de *Z. indianus***

Para a determinação do tipo de competição entre as larvas (*contest* vs. *scramble*) utilizou-se o modelo proposto por Hassell (1975) (SIMMONS, 1987) em que as taxas de mortalidade dependentes de densidade são calculados através da equação:

$$k = \log_{10} L/A \quad (1)$$

onde L é a densidade de imaturos inicial e A é a densidade de sobreviventes até o adulto em relação à densidade inicial. Os valores de K são plotados contra as densidades iniciais de imaturos e a curva ajustada aos dados pelo menor desvio médio, através da equação

$$k = b \log_{10} (1 + aL) \quad (2)$$

Pelo valor de b (inclinação máxima da curva) pode-se estimar o tipo de competição da espécie. Para valores de b próximos de 1, a competição é do tipo *contest*. Já se b for maior do que 1, a competição será do tipo *scramble*.

## 5.6 Modelo Matemático

No estudo de aspectos da dinâmica populacional de *Z. indianus*, foi utilizado o modelo de Prout & McChesney (1985), que considera a equação

$$n_{t+1} = 1/2 F(n_t) S(n_t) n_t \quad (3)$$

Esta equação modela a dinâmica populacional de imaturos em gerações sucessivas,  $n_{t+1}$  e  $n_t$ , como uma função da variação da fecundidade ( $F$ ) e sobrevivência ( $S$ ) em relação ao número de imaturos  $n$ . Isto porque o estágio larval é o principal período em que ocorre competição por recursos alimentares em drosofilídeos.

Sabe-se que a fecundidade e a sobrevivência decrescem em função do aumento da densidade de imaturos, desenvolvendo-se em uma determinada quantidade fixa de alimento. O fator  $1/2$  indica que a proporção sexual considerada é de 1:1, ou seja, apenas metade da população será de fêmeas que irão contribuir com postura para a próxima geração.

A equação (1) é considerada como uma equação à diferenças finitas de primeira ordem, já que são consideradas apenas duas gerações sucessivas, e também não-linear, pela presença do produto  $F(n_t)S(n_t)$ .

O número teórico de imaturos em equilíbrio ( $k$ ) é dado por  $n_{t+1} = n_t = k$ , e esta condição ocorre quando

$$1/2 F(k)S(k) = 1 \quad (4)$$

A dinâmica da equação (3) pode ser deduzida pelo autovalor calculado no ponto de equilíbrio  $k$ , que é dado pela derivada de  $n_{t+1}$  com respeito a  $n_t$  avaliado no ponto de equilíbrio  $k$

$$\left. \frac{dn_{t+1}}{dn_t} \right|_{n_t=k} = \lambda \quad (5)$$

$$\left. \frac{d}{dn_t} [1/2 F(n_t)S(n_t)n_t] \right|_{n_t=k} = \lambda \quad (6)$$

$$\lambda = 1/2 F'(k)S(k)k + 1/2 F(k)S'(k)k + 1/2 F(k)S(k) \quad (7)$$

Como  $1/2 F(k)S(k)=1$ , temos que

$$\lambda = 1 + 1/2 F'(k)S(k)k + 1/2 F(k)S'(k)k \quad (8)$$

O decréscimo da fecundidade e sobrevivência em função da densidade de imaturos pode ser estudado ajustando diferentes tipos de regressões aos dados de sobrevivência e fecundidade, em função da densidade de imaturos. Os tipos de regressão e as respectivas equações matemáticas utilizados nesta dissertação foram: exponencial, linear-exponencial e potência-exponencial.

### 5.6.1 Função Exponencial: $g(x) = ae^{-bx}$

A função exponencial que foi aplicada no modelo de PROUT & MCCHESEY (1985) para a fecundidade é representada por

$$F(n_t) = \alpha_f e^{-\beta_f n_t} \quad (9)$$

onde  $\alpha_f$  representa o intercepto na análise de regressão (valor teórico para máxima fecundidade) e  $\beta_f$  é o coeficiente de regressão. Para sobrevivência, a função é representada por:

$$S(n_t) = \alpha_s e^{-\beta_s n_t} \quad (10)$$

onde  $\alpha_s$  indica o valor de máxima sobrevivência teórica e  $\beta_s$  é o coeficiente de regressão.

Substituindo as funções de regressão no modelo de PROUT & MCCHESEY (1985), tem-se que:

$$n_{t+1} = \frac{1}{2} \overbrace{(\alpha_f e^{-\beta_f n_t})}^{F(n_t)} \underbrace{(\alpha_s e^{-\beta_s n_t})}_{S(n_t)} n_t = \frac{1}{2} (\alpha_f \alpha_s e^{-(\beta_f + \beta_s) n_t}) n_t \quad (11)$$

O valor de  $k$  é determinado resolvendo a equação (4) que para este caso

$$\frac{1}{2} S(k)F(k) = 1$$

$$\alpha_f \alpha_s e^{-(\beta_f + \beta_s)k} = 2 \quad (12)$$

$$e^{-(\beta_f + \beta_s)k} = \frac{2}{\alpha_f \alpha_s} \quad (13)$$

$$-(\beta_f + \beta_s)k = \ln\left(\frac{2}{\alpha_f \alpha_s}\right) \quad (14)$$

$$k = -\frac{\ln\left(\frac{2}{\alpha_f \alpha_s}\right)}{\beta_f + \beta_s} \quad (15)$$

Já para o cálculo de  $\lambda$  precisamos determinar  $F'(k)$  e  $S'(k)$ :

$$\begin{aligned} F'(k) &= -\beta_f \underbrace{\alpha_f e^{-\beta_f n_t}}_{F(k)} = -\beta_f F(k) \\ S'(k) &= -\beta_s \underbrace{\alpha_s e^{-\beta_s n_t}}_{S(k)} = -\beta_s S(k) \end{aligned} \quad (16)$$

Temos, portanto:

$$\begin{aligned} \lambda &= 1 + k \frac{1}{2} F'(k) S(k) + k \frac{1}{2} F(k) S'(k) \\ &= 1 - k \beta_f \frac{1}{2} F(k) S(k) - k \beta_s \frac{1}{2} F(k) S(k) \end{aligned} \quad (17)$$

Que pela equação (4) pode ser simplificada para

$$\lambda = 1 - k(\beta_f + \beta_s) \quad (18)$$

O valor de imaturos em equilíbrio  $k$  é obtido aplicando-se na equação (15) os valores de regressão obtidos  $(\alpha_f, \beta_f, \alpha_s, \beta_s)$ , e o autovalor  $\lambda$  é obtido aplicando-se na equação (18) os valores de regressão obtidos.

### 5.6.2 Função Linear-Exponencial: $g(x) = (a + bx)e^{-cx}$

A função linear-exponencial para a fecundidade é definida por

$$F(n_t) = (\alpha_f + \beta_f n_t) e^{-\gamma_f n_t} \quad (19)$$

onde o componente linear  $(\alpha_f + \beta_f n_t)$  representa o intercepto na análise de regressão (valor teórico para máxima fecundidade) e  $\gamma_f$  é o coeficiente de regressão. A função para a sobrevivência é semelhante à de fecundidade, sendo definida por

$$S(n_t) = (\alpha_s + \beta_s n_t) e^{-\gamma_s n_t} \quad (20)$$

onde o valor teórico previsto para sobrevivência máxima é representado pelo componente linear  $(\alpha_s + \beta_s n_t)$ . O termo  $\gamma_s$  indica o coeficiente de regressão e componente exponencial da equação.

O valor de  $k$  pode ser calculado através da equação (4)

$$\frac{1}{2}S(k)F(k) = 1$$

$$\overbrace{[(\alpha_f + \beta_f k)e^{-\gamma_f k}]^{F(k)}} \underbrace{[(\alpha_s + \beta_s k)e^{-\gamma_s k}]^{S(k)}} = 2 \quad (21)$$

que é equivalente a

$$(\alpha_f + \beta_f k)(\alpha_s + \beta_s k)e^{-(\gamma_f + \gamma_s)k} = 2 \quad (22)$$

Para essa equação não é possível explicitar  $k$  assim como feito para o ajuste exponencial. A solução, portanto, deve ser encontrada por aproximação numérica.

Para  $F$  e  $S$  do tipo linear-exponencial, as derivadas  $F'$  e  $S'$  são:

$$F'(k) = \beta_f e^{-\gamma_f k} - \gamma_f \overbrace{(\alpha_f + \beta_f k)e^{-\gamma_f k}}^{F(k)} = \beta_f e^{-\gamma_f k} - \gamma_f F(k) \quad (23)$$

$$S'(k) = \beta_s e^{-\gamma_s k} - \gamma_s \underbrace{(\alpha_s + \beta_s k)e^{-\gamma_s k}}_{S(k)} = \beta_s e^{-\gamma_s k} - \gamma_s S(k) \quad (24)$$

A substituição dessas expressões na equação que determina  $\lambda$  resulta em:

$$\begin{aligned} \lambda &= 1 + k \frac{1}{2} F'(k) S(k) + k \frac{1}{2} F(k) S'(k) \\ &= 1 + k \frac{1}{2} \underbrace{[\beta_f e^{-\gamma_f k} - \gamma_f F(k)]}_{F'(k)} S(k) + k \frac{1}{2} F(k) \underbrace{[\beta_s e^{-\gamma_s k} - \gamma_s S(k)]}_{S'(k)} \\ &= 1 + k \frac{1}{2} \beta_f e^{-\gamma_f k} S(k) - k \frac{1}{2} \gamma_f F(k) S(k) + k \frac{1}{2} F(k) \beta_s e^{-\gamma_s k} - k \frac{1}{2} F(k) \gamma_s S(k) \\ &= 1 + \frac{1}{2} k \beta_f e^{-\gamma_f k} S(k) - k \gamma_f \frac{1}{2} F(k) S(k) + \frac{1}{2} k F(k) \beta_s e^{-\gamma_s k} - k \gamma_s \frac{1}{2} F(k) S(k) \\ &= 1 + \frac{1}{2} k \beta_f e^{-\gamma_f k} S(k) + \frac{1}{2} k F(k) \beta_s e^{-\gamma_s k} - k \gamma_f - k \gamma_s \\ &= 1 + \frac{1}{2} k [\beta_f S(k) e^{-\gamma_f k} + \beta_s F(k) e^{-\gamma_s k}] - k(\gamma_f + \gamma_s) \\ &= 1 + \frac{1}{2} k [\beta_f \underbrace{(\alpha_s + \beta_s k)e^{-\gamma_s k}}_{S(k)} e^{-\gamma_f k} + \beta_s \underbrace{(\alpha_f + \beta_f k)e^{-\gamma_f k}}_{F(k)} e^{-\gamma_s k}] - k(\gamma_f + \gamma_s) \\ &= 1 + \frac{1}{2} k [\beta_f (\alpha_s + \beta_s k) e^{-(\gamma_f + \gamma_s)k} + \beta_s (\alpha_f + \beta_f k) e^{-(\gamma_f + \gamma_s)k}] - k(\gamma_f + \gamma_s) \\ &= 1 + \frac{1}{2} k e^{-(\gamma_f + \gamma_s)k} [\beta_f (\alpha_s + \beta_s k) + \beta_s (\alpha_f + \beta_f k)] - k(\gamma_f + \gamma_s) \end{aligned} \quad (25)$$

Para efeito de simplificação, da quarta linha para a quinta foi usada a equação (4)

$$\frac{1}{2}S(k)F(k) = 1$$

### 5.6.3 Função Potência-Exponencial: $g(x) = ax^b e^{-cx}$

As funções ajustadas nesse caso são:

$$F(n_t) = \alpha_f n_t^{\beta_f} e^{-\gamma_f n_t} \quad (26)$$

$$S(n_t) = \alpha_s n_t^{\beta_s} e^{-\gamma_s n_t} \quad (27)$$

onde o componente potencial  $(\alpha_f n_t^{\beta_f})$  representa o intercepto na análise de regressão (valor teórico para máxima fecundidade) e  $\gamma_f$  é o coeficiente de regressão. Na função para a sobrevivência,  $(\alpha_s n_t^{\beta_s})$  representa o intercepto da regressão e  $\gamma_s$  representa o coeficiente de regressão.

O ponto de equilíbrio  $k$  é a solução da equação(4):

$$\frac{1}{2}S(k)F(k) = 1$$

$$\underbrace{(\alpha_f k^{\beta_f} e^{-\gamma_f k})}_{F(k)} \underbrace{(\alpha_s k^{\beta_s} e^{-\gamma_s k})}_{S(k)} = 2 \quad (28)$$

ou a equação equivalente:

$$\alpha_f k^{(\beta_f + \beta_s)} e^{-(\gamma_f + \gamma_s)k} = 2 \quad (29)$$

Como anteriormente, neste caso também não é possível explicitar  $k$  em termos dos parâmetros. Portanto, a solução da equação, e como consequência o valor de  $k$ , somente pode ser obtido por aproximação numérica.

As derivadas  $F'(k)$  e  $S'(k)$  são:

$$F'(k) = \beta_f \underbrace{(\alpha_f k^{\beta_f - 1} e^{-\gamma_f k})}_{\frac{F(k)}{k}} - \gamma_f \underbrace{(\alpha_f k^{\beta_f} e^{-\gamma_f k})}_{F(k)} = \left( \frac{\beta_f}{k} - \gamma_f \right) F(k) \quad (30)$$

$$S'(k) = \beta_s \underbrace{(\alpha_s k^{\beta_s - 1} e^{-\gamma_s k})}_{\frac{S(k)}{k}} - \gamma_s \underbrace{(\alpha_s k^{\beta_s} e^{-\gamma_s k})}_{S(k)} = \left( \frac{\beta_s}{k} - \gamma_s \right) S(k) \quad (31)$$

Fazendo essas substituição na expressão de  $\lambda$  temos:

$$\begin{aligned}
\lambda &= 1 + k\frac{1}{2}F'(k)S(k) + k\frac{1}{2}F(k)S'(k) \\
&= 1 + k\frac{1}{2}\underbrace{\left(\frac{\beta_f}{k} - \gamma_f\right)F(k)}_{F'(k)}S(k) + k\frac{1}{2}F(k)\underbrace{\left(\frac{\beta_s}{k} - \gamma_s\right)S(k)}_{S'(k)} \\
&= 1 + k\frac{1}{2}\frac{\beta_f}{k}F(k)S(k) - k\frac{1}{2}\gamma_fF(k)S(k) + k\frac{1}{2}\frac{\beta_s}{k}F(k)S(k) - k\frac{1}{2}\gamma_sF(k)S(k) \\
&= 1 + k\frac{\beta_f}{k}\frac{1}{2}F(k)S(k) - k\gamma_f\frac{1}{2}F(k)S(k) + k\frac{\beta_s}{k}\frac{1}{2}F(k)S(k) - k\gamma_s\frac{1}{2}F(k)S(k) \\
&= 1 + k\frac{\beta_f}{k} - k\gamma_f + k\frac{\beta_s}{k} - k\gamma_s \\
&= 1 - k(\gamma_f + \gamma_s) + \beta_f + \beta_s \tag{32}
\end{aligned}$$

Neste caso novamente foi utilizada a igualdade

$$\frac{1}{2}S(k)F(k) = 1$$

Pode-se observar que neste modelo, o  $k = 0$  é também um ponto de equilíbrio. Desde que para este  $k$  nulo também tenhamos  $\lambda = 0$ , e dependendo da população inicial, pode ocorrer a extinção da espécie.

Utilizando-se os valores obtidos nas análises de regressão para fecundidade e sobrevivência de *Z. indianus* em função da densidade de ovos, foram calculados os valores de  $n$  (número de imaturos) para sucessivas gerações, a partir da definição de um valor de número de imaturos inicial ( $n_0$ ) a ser considerado nos cálculos. Em outras simulações que utilizaram este modelo (VON ZUBEN *et al.*, 1993; REIS *et al.*, 1996; GODOY *et al.*, 2001), este valor foi de 100 imaturos. No presente trabalho, a densidade inicial utilizada foi de 50 indivíduos, já que esse valor é mais condizente com uma situação de infestação de frutos pequenos.

## 6. Resultados

### 6.1. Efeito de diferentes densidades de ovos sobre o tempo de desenvolvimento larval e pupal de *Z. indianus*

Houve um aumento no tempo médio de desenvolvimento dos indivíduos de *Z. indianus* criados nas maiores densidades em relação às menores, ou seja, a crescente competição entre os indivíduos parece ter causado um gradual atraso no desenvolvimento, como mostrado na Tabela 1. A partir da densidade 250 ocorre um aumento de pelo menos 1 dia em relação à densidade 50 no período de desenvolvimento larval. A partir da densidade 500 há um aumento expressivo no tempo necessário para completar o desenvolvimento. Nas densidades mais altas, de 800, 900 e 1000 indivíduos, ocorrem os maiores períodos de desenvolvimento total, chegando a um valor de 18 dias para a concentração 1000.

**Tabela 1.** Duração média ( $\pm$ DP) em dias dos estágios de larva e pupa para cada concentração estudada.

Densidade	Duração (dias)		
	Larva	Pupa	Total
50	4,00 (0,00)	6,00 (0,00)	10,00
100	4,33 (0,58)	5,33 (0,58)	9,67
150	4,00 (0,00)	5,00 (0,00)	9,00
200	4,33 (1,15)	5,67 (0,58)	10,00
250	5,00 (0,00)	5,50 (0,71)	10,50
300	5,50 (0,71)	6,33 (1,53)	11,83
400	5,00 (0,00)	5,33 (0,58)	10,33
500	6,67 (0,58)	6,33 (0,58)	13,00
600	7,00 (0,00)	6,50 (0,71)	13,50
700	7,00 (0,00)	6,00 (0,00)	13,00
800	8,00	7,00	15,00
900	7,00	9,00	16,00
1000	8,00	10,00	18,00

### 6.2. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a fecundidade e sobrevivência de *Z. indianus*

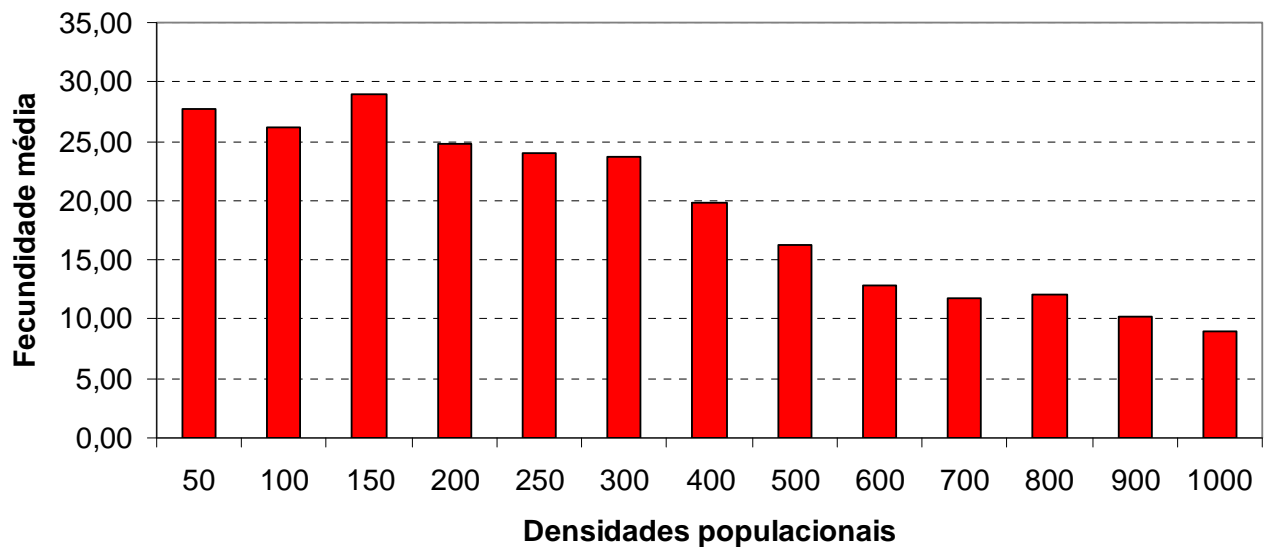
Os dados de fecundidade em relação às densidades estão apresentados na Tabela 2 e na Figura 1. Já os dados relativos à sobrevivência média de *Z. indianus* para cada densidade estudada estão apresentados na Tabela 3 e na Figura 2.

A Tabela 2 e a Figura 1 mostram os dados relativos à fecundidade média (número de ovos) de *Z. indianus* para cada densidade estudada. É possível perceber uma tendência geral de diminuição da fecundidade conforme há o aumento no número de indivíduos durante o desenvolvimento.

**Tabela 2.** Número de testes (n) e médias ( $\pm$ DP) dos valores de fecundidade (número de ovos) para cada densidade estudada

Densidade	n	Fecundidade
50	30	27,70 (8,12)
100	45	26,24 (6,50)
150	30	29,00 (6,56)
200	45	24,84 (7,25)
250	30	23,93 (6,34)
300	45	23,69 (5,78)
400	45	19,89 (4,37)
500	45	16,22 (4,25)
600	30	12,90 (3,23)
700	30	11,70 (3,56)
800	15	12,06 (5,48)
900	15	10,20 (5,14)
1000	15	9,00 (4,69)

### Fecundidade em *Zaprionus indianus*



**Figura 1.** Fecundidade em *Z. indianus*, representada pelo número de ovos por fêmea obtido a partir de cada densidade estudada.

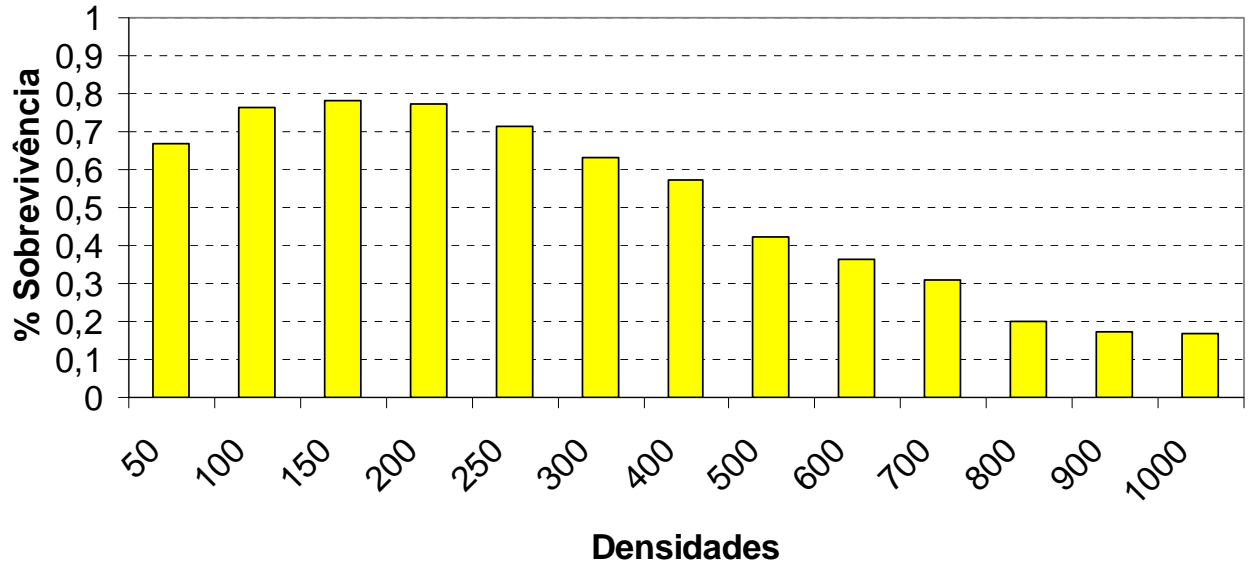
Pode-se observar que o aumento na densidade populacional é acompanhado por uma queda na taxa de sobrevivência. A partir da densidade 500, a sobrevivência passa a ser inferior a 50%, chegando ao valor de 17% nas densidades 900 e 1000. A densidade de 50

indivíduos apresentou tanto uma taxa de sobrevivência inferior às taxas apresentadas pelas densidades de 100 e 150, como pode ser observado na Tabela 3 e na Figura 2.

**Tabela 3.** Médias ( $\pm$ DP) dos valores de sobrevivência para cada densidade estudada.

Densidade	Sobrevivência (%)
50	67,00 (0,71)
100	76,33 (2,52)
150	78,00 (4,24)
200	77,17 (3,79)
250	71,40 (0,71)
300	63,17 (16,26)
400	57,08 (3,79)
500	42,33 (7,09)
600	36,17 (4,24)
700	31,07 (30,41)
800	19,88
900	17,22
1000	17,00

### Sobrevivência em *Zaprionus indianus*



**Figura 2.** Porcentagem de sobrevivência de *Zaprionus indianus* em cada densidade.

### 6.3. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a proporção sexual de adultos de *Z. indianus*.

A razão entre o número de machos e o de fêmeas formados para cada densidade é mostrada na Tabela 4. A observação dos dados indica que existe uma maior emergência de machos na espécie em densidades mais baixas. Porém, há uma tendência de inversão na

proporção sexual com o aumento da competição entre os imaturos. Em densidades mais altas, ocorre a formação de um maior número de fêmeas em relação ao de machos. Apesar da variação observada, o valor médio para a proporção sexual da espécie (1,04) é muito próximo de 1:1, indicando uma paridade na formação de machos e fêmeas em *Z. indianus*.

**Tabela 4.** Número de réplicas, número médio de machos ( $\pm$ DP) e fêmeas ( $\pm$ DP) e proporção sexual de *Z. indianus* por densidade estudada.

Densidade	n	Macho	Fêmea	r (m/f)
50	2	18,50 (0,71)	15,00 (0,00)	1,23
100	3	40,33 (1,53)	36,00 (1,00)	1,12
150	2	63,50 (3,54)	53,50 (0,71)	1,19
200	3	81,00 (2,65)	73,33 (1,15)	1,10
250	2	92,50 (0,71)	86,00 (1,41)	1,08
300	3	97,50 (3,54)	92,00 (12,73)	1,06
400	3	122,33 (3,06)	106,00 (1,00)	1,15
500	3	98,67 (1,15)	113,00 (6,24)	0,87
600	2	110,00 (2,83)	107,00 (1,41)	1,03
700	2	108,50 (30,41)	109,00 (0,00)	1,00
800	1	73,00	86,00	0,85
900	1	75,00	80,00	0,94
1000	1	82,00	88,00	0,93
<b>Total</b>	28	<b>230,00</b>	<b>254,00</b>	<b>1,04</b>

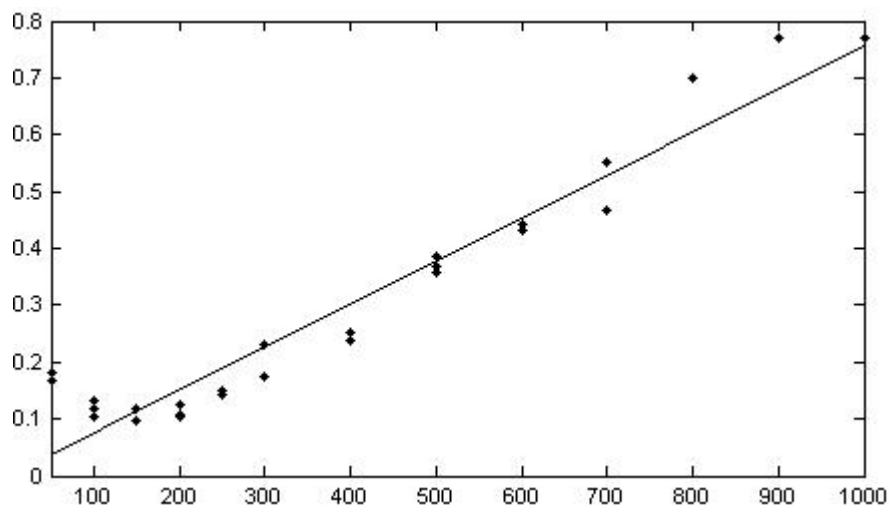
#### 6.4. Estudo do tipo de competição entre imaturos de *Z. indianus*

A equação ajustada para os valores de densidade inicial e de sobreviventes foi:

$$k = 285,2 \log_{10} (1 + 0,0000061L)$$

com valor de  $R^2$  de 0,922 (Figura 3).

Para  $b = 285,2$ , temos que a competição entre os imaturos de *Z. indianus* é do tipo *scramble*.



**Figura 3.** Ajuste dos dados de sobrevivência para o cálculo do tipo de competição em *Z. indianus*

(eixo x - densidade inicial; eixo y - número de sobreviventes)

#### 6.5 Aplicação do modelo matemático

Serão apresentados agora os parâmetros para os modelos ajustados com diferentes expressões matemáticas, tanto para sobrevivência quanto para fecundidade, juntamente com o respectivo  $R^2$ . Os ajustes foram obtidos utilizando-se a média dos dados dos parâmetros biológicos avaliados, ou os valores unitários (para os casos em que não houve repetição). A Tabela 5 apresenta os valores para os ajustes da fecundidade, mostrando que o decréscimo da fecundidade em função da densidade foi estatisticamente significativo ( $p < 0,001$ ). Já os dados de sobrevivência são apresentados na Tabela 6, mostrando também um decréscimo da variável estudada ( $p < 0,001$ ) em densidades populacionais mais altas. Através da comparação entre os valores de  $R^2$ , pode-se ver que as três regressões estudadas (exponencial, linear-exponencial, potência-exponencial) apresentaram muito bons ajustes.

**Tabela 5.** Resultados do ajuste das funções aos dados de fecundidade

	<b>Exponencial</b>	<b>Linear-Exponencial</b>	<b>Potência-Exponencial</b>
<b>Fecundidade máxima</b>	31,682	$(29,2129 + 0,0566n_t)$	$(18,7768 n_t^{0,1208})$
<b>Coefficiente de regressão</b>	0,0013	0,0024	0,0017
<b>N</b>	13	13	13
<b>r2</b>	0,9577	0,966	0,972

**Tabela 6.** Resultados do ajuste das funções aos dados de sobrevivência

	<b>Exponencial</b>	<b>Linear-Exponencial</b>	<b>Potência-Exponencial</b>
<b>Sobrevivência máxima</b>	0,9104	$(0,5851 + 0,0051n_t)$	$(0,1670 n_t^{0,3938})$
<b>Coefficiente de regressão</b>	0,0015	0,0038	0,0029
<b>N</b>	27	27	27
<b>r2</b>	0,90	0,9883	0,9932

### 6.5.1 Exponencial

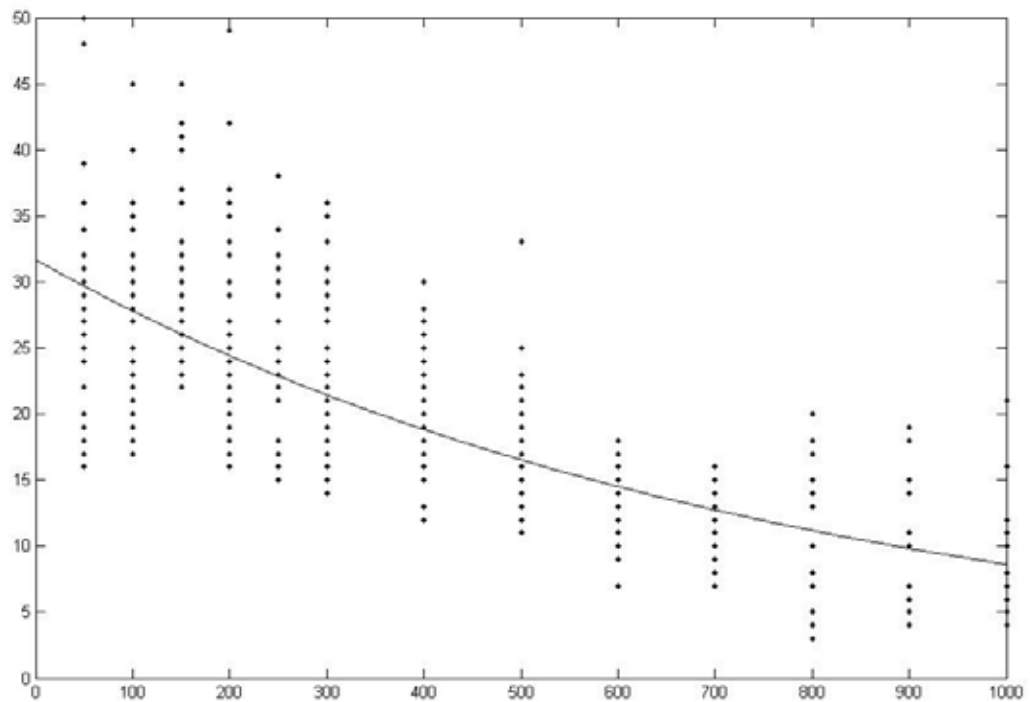
A expressão matemática utilizada para o ajuste exponencial foi

$$g(x) = ae^{-bx}$$

Para a fecundidade, foi obtida a expressão a partir da equação (9)

$$F(n_t) = 31.6820e^{-0.0013n_t} \quad (33)$$

com  $R^2 = 0,9577$  (Figura 4).

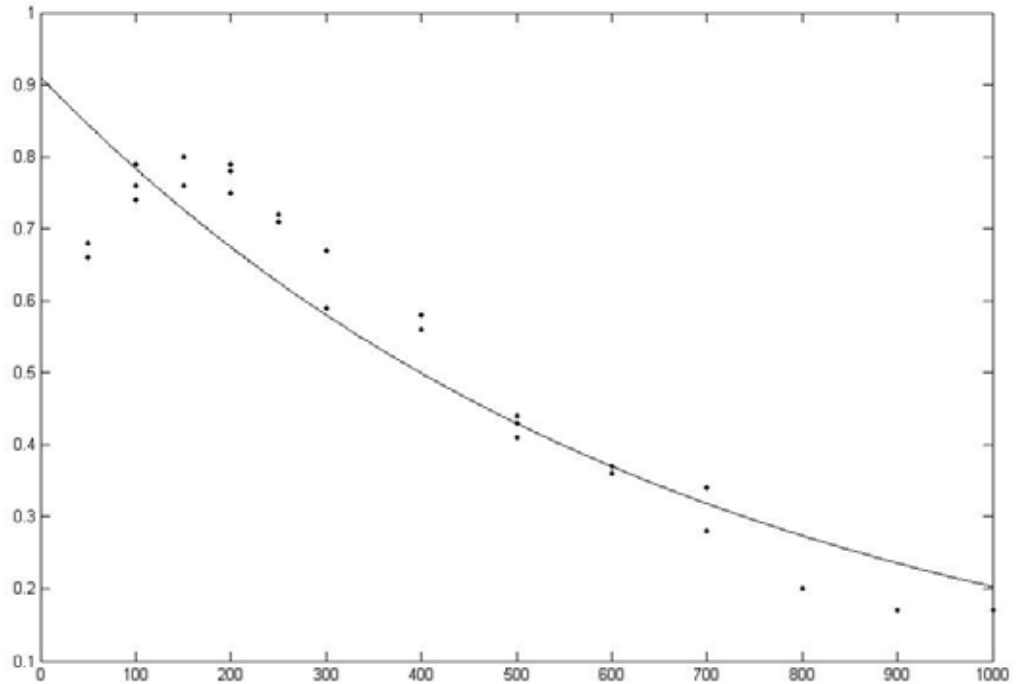


**Figura 4.** Ajuste exponencial aos dados de fecundidade em *Z. indianus*  
(eixo x – densidade inicial; eixo y – nº de ovos por fêmea).

Para a sobrevivência, a equação do ajuste utilizando a expressão exponencial (10) foi

$$S(n_t) = 0.9104e^{-0.0015n_t} \quad (34)$$

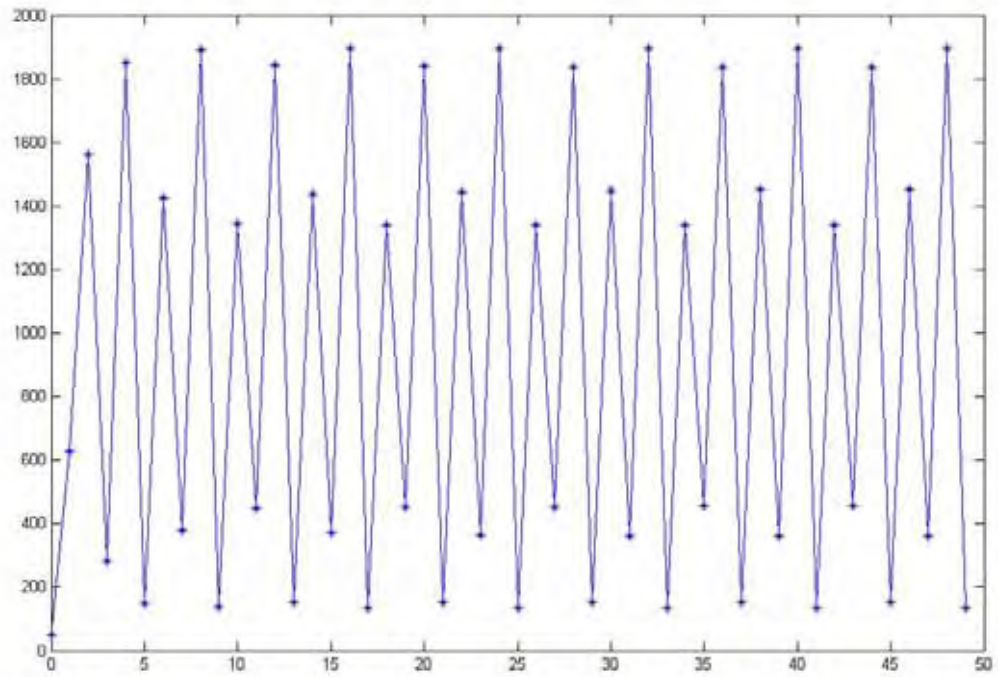
com  $R^2 = 0,90$  (Figura 5).



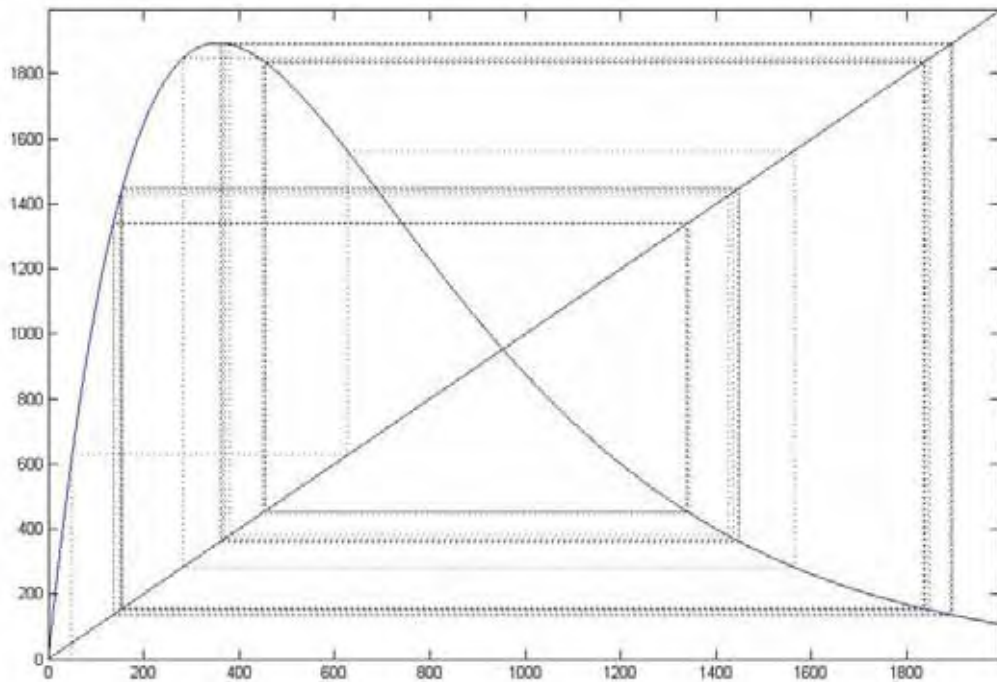
**Figura 5.** Ajuste exponencial aos dados de sobrevivência em *Z. indianus* (eixo x – densidade inicial; eixo y – sobrevivência ao final do desenvolvimento).

Para os parâmetros obtidos de fecundidade  $\alpha_f = 31,6820$  e  $\beta_f = 0,0013$  e os de sobrevivência  $\alpha_s = 0,9104$  e  $\beta_s = 0,0015$  (Tabelas 5 e 6), foram encontrados os valores de ponto de equilíbrio  $k = 953,1180$  e  $\lambda = -1,6687$ .

Os gráficos para o *cob webbing* e para a flutuação populacional da espécie são apresentados, respectivamente, nas Figuras 6 e 7.



**Figura 6.** Flutuação populacional de *Z. indianus*, de acordo com o modelo exponencial (eixo x: gerações; eixo y: nº de indivíduos na população).



**Figura 7.** Cob webbing para o modelo exponencial em *Z. indianus* (eixo x:  $n_t$ ; eixo y:  $n_{t+1}$ ).

### 6.5.2 Linear-Exponencial

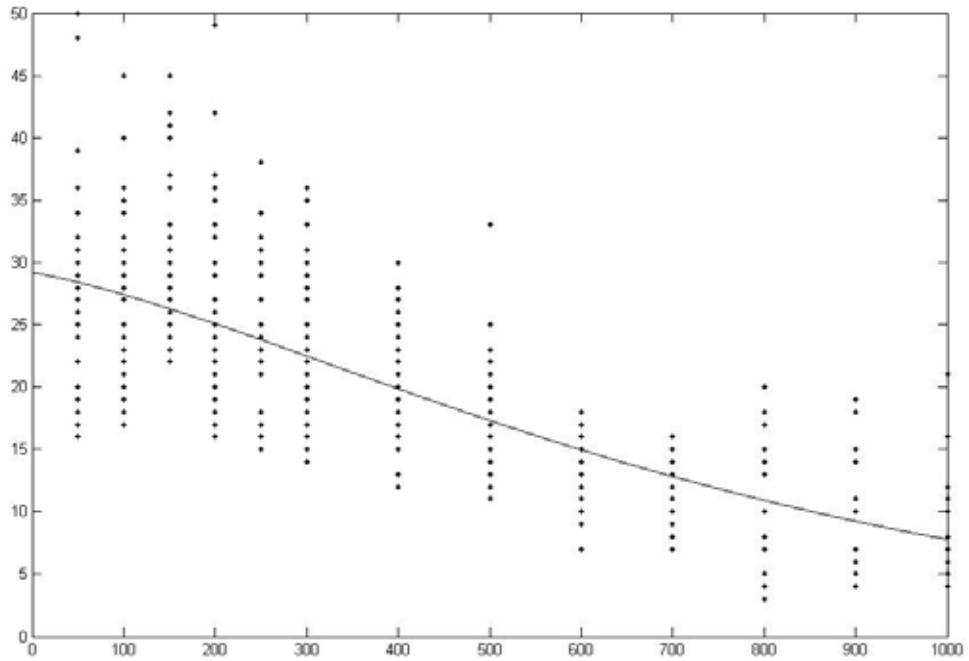
A expressão utilizada no ajuste linear-exponencial foi

$$g(x) = (a + bx)e^{-cx}$$

Para a fecundidade, foi obtida a partir da equação (19) a expressão

$$F(n_t) = (29.2129 + 0.0566n_t)e^{-0.0024n_t} \quad (35)$$

com  $R^2 = 0,9660$  (Figura 8).

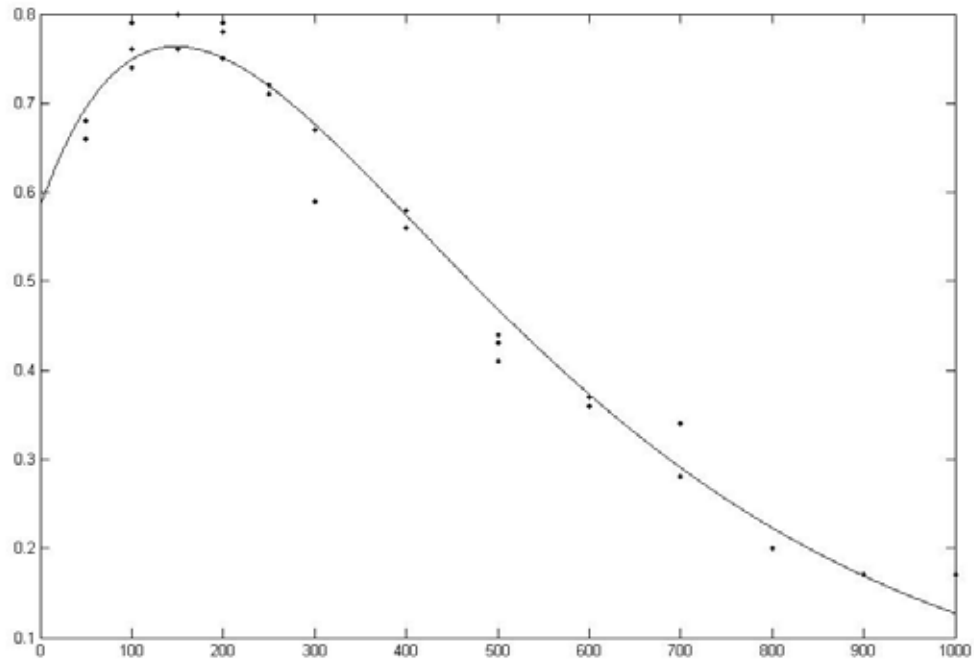


**Figura 8.** Ajuste linear-exponencial aos dados de fecundidade em *Z. indianus* (eixo x: densidade inicial; eixo y: nº de ovos por fêmea).

Para a sobrevivência, a equação obtida a partir da equação (20), com os valores de regressão linear-exponencial foi

$$S(n_t) = (0.5851 + 0.0051n_t)e^{-0.0038n_t} \quad (36)$$

com  $R^2 = 0,9883$  (Figura 9).

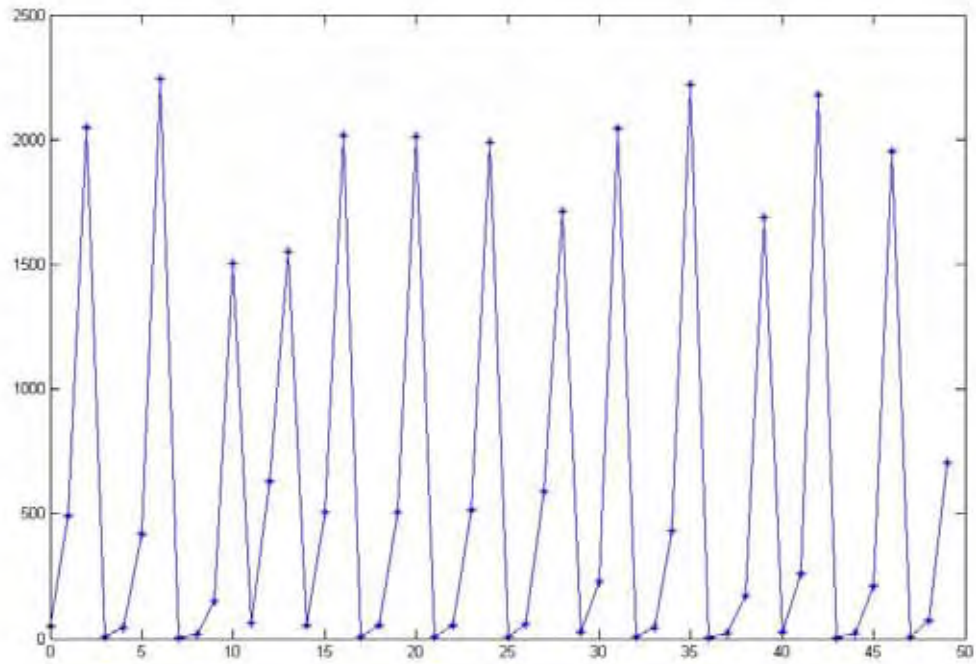


**Figura 9.** Ajuste linear-exponencial aos dados de sobrevivência em *Z. indianus* (eixo x: densidade inicial; eixo y: sobrevivência ao final do desenvolvimento).

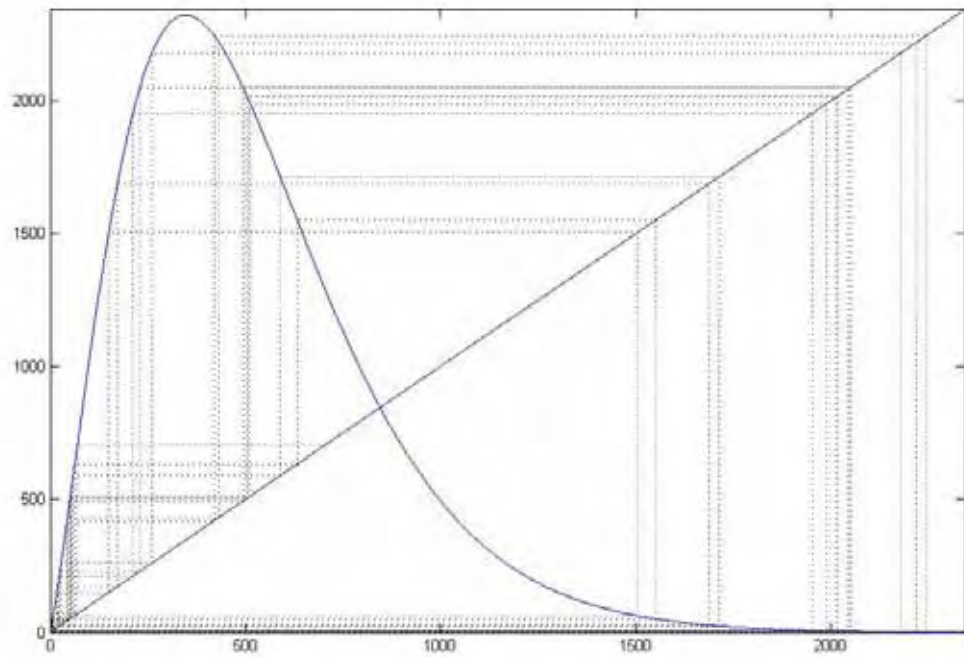
Os parâmetros encontrados para os dados de fecundidade foram  $\alpha_f = 29,2129$ ,  $\beta_f = 0,0566$  e  $\gamma_f = 0,0024$ . Já para a sobrevivência, os valores encontrados foram  $\alpha_s = 0,5851$ ,  $\beta_s = 0.0051$  e  $\gamma_s = -0,0038$  (Tabelas 5 e 6).

Para esses parâmetros, o valor de equilíbrio encontrado é  $k = 845,0698$ . O autovalor obtido foi  $\lambda = -2,7381$ .

Os gráficos para o *cob webbing* e para a flutuação populacional da espécie são apresentados, respectivamente, nas figuras 10 e 11.



**Figura 10.** Flutuação populacional de *Z. indianus*, de acordo com o modelo linear-exponencial (eixo x: gerações; eixo y: n° de indivíduos na população).



**Figura 11.** Cob webbing para o modelo linear-exponencial em *Z. indianus* (eixo x:  $n_t$ ; eixo y:  $n_{t+1}$ ).

### 6.5.3 Potência-Exponencial

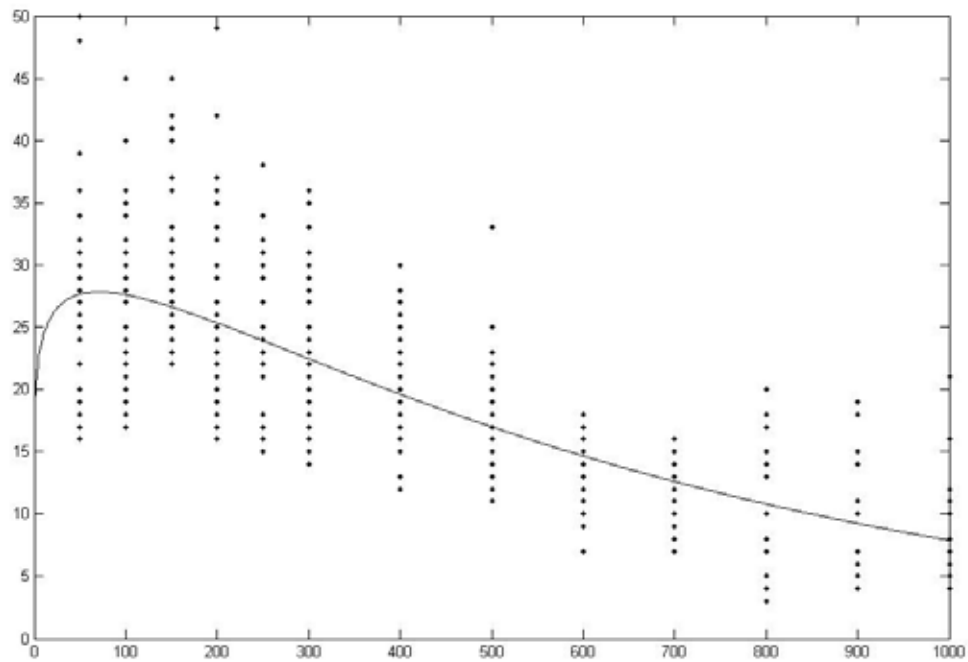
A expressão utilizada no ajuste potência-exponencial foi

$$g(x) = ax^b e^{-cx}$$

Para a fecundidade, foi obtida a partir de (26) a expressão:

$$F(n_t) = 18.7768n_t^{0.1208}e^{-0.0017n_t} \quad (37)$$

com  $R^2 = 0,9720$  (Figura 12).



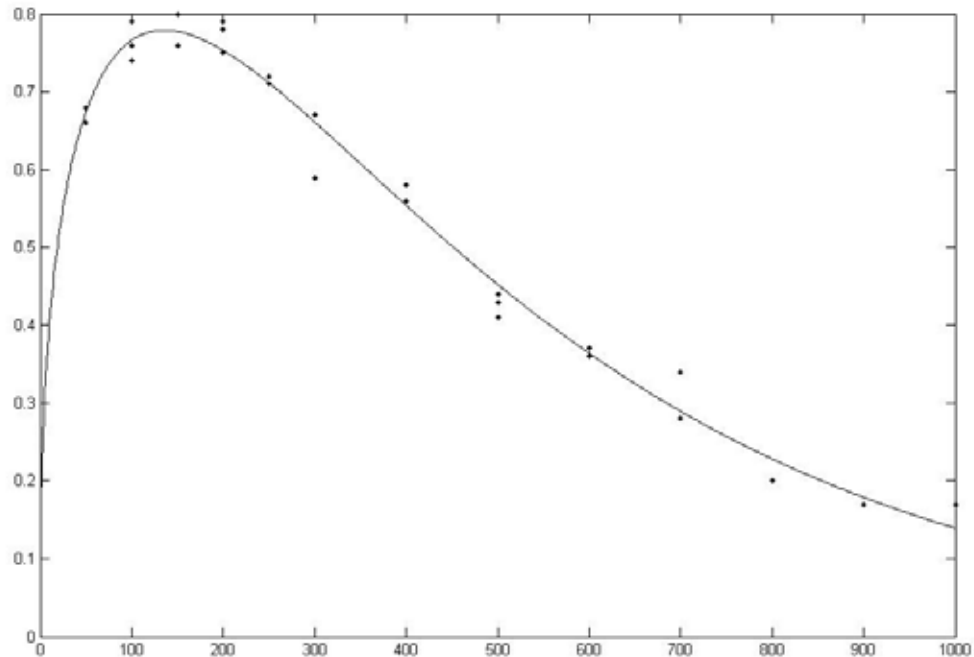
**Figura 12.** Ajuste potência-exponencial aos dados de fecundidade em *Z. indianus*

(eixo x – densidade inicial; eixo y – nº de ovos por fêmea).

Para a sobrevivência, a equação obtida a partir da equação (27) dos valores de regressão potência-exponencial foi

$$S(n_t) = 0.1670n_t^{0.3938} e^{-0.0029n_t} \quad (38)$$

com  $R^2 = 0,9932$  (Figura 13).

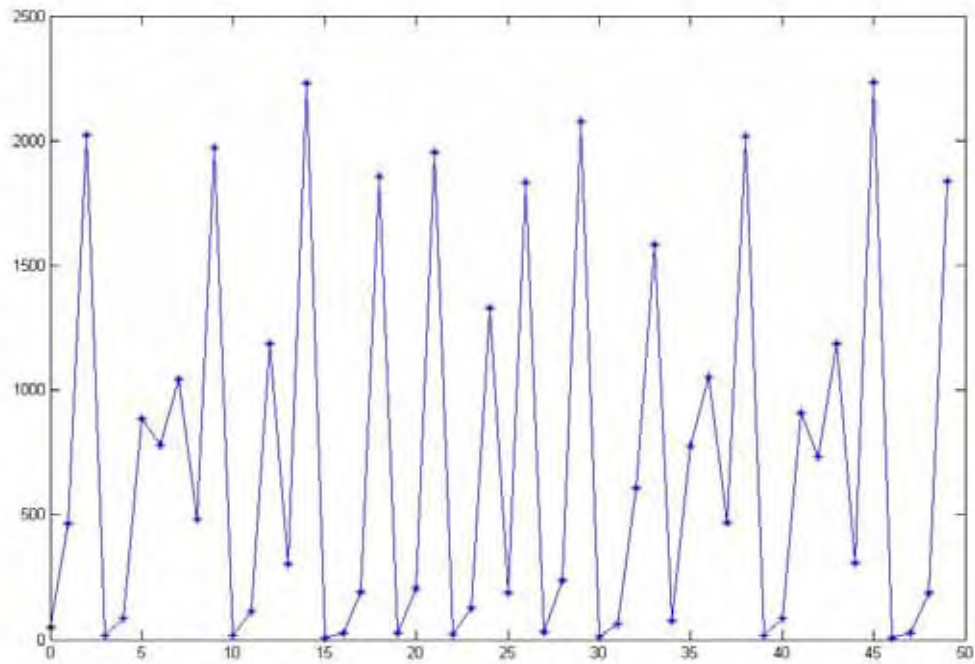


**Figura 13.** Ajuste potência-exponencial aos dados de sobrevivência em *Z. indianus* (eixo x – densidade inicial; eixo y – sobrevivência ao final do desenvolvimento).

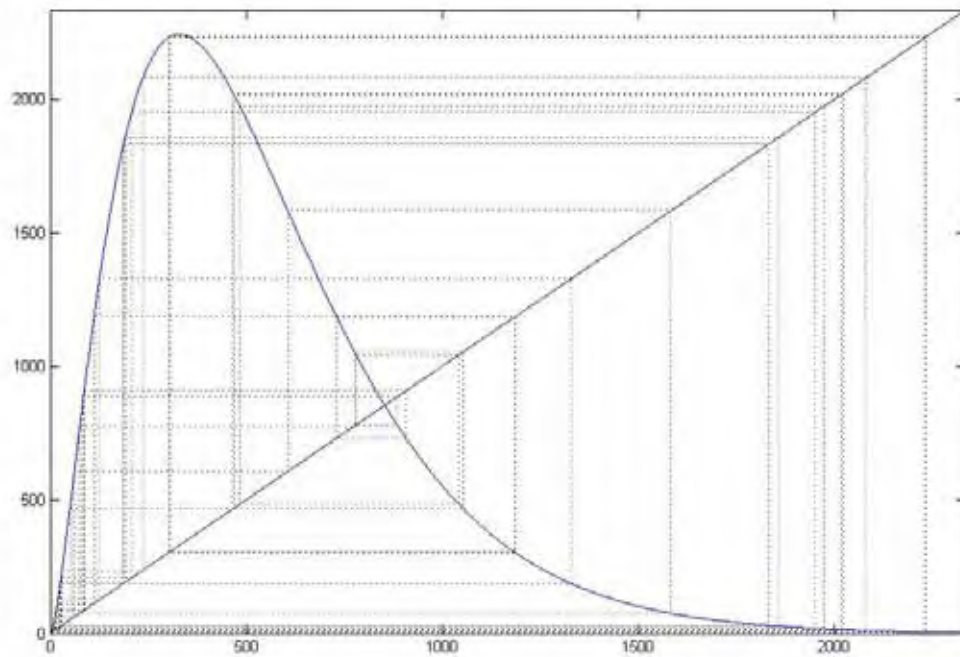
Os parâmetros ajustados são:  $\alpha_f = 18,7768$ ,  $\beta_f = 0,1208$  e  $\gamma_f = 0,0017$ . Já para a sobrevivência, os valores encontrados foram  $\alpha_s = 0,1670$ ,  $\beta_s = 0,3938$  e  $\gamma_s = 0,0029$  (Tabelas 5 e 6).

O valor de equilíbrio para esses parâmetros é  $k = 852,7060$  com  $\lambda = -2,4078$ .

Os gráficos para o *cob webbing* e para a flutuação populacional da espécie são apresentados, respectivamente, nas figuras 14 e 15.



**Figura 14.** Flutuação populacional de *Z. indianus*. de acordo com o modelo potência-exponencial (eixo x – gerações; eixo y – n° de indivíduos na população).



**Figura 15.** Cob webbing para o modelo potência-exponencial em *Z. indianus* (eixo x:  $n_t$ ; eixo y:  $n_{t+1}$ ).

## 7. Discussão

O estudo da biologia de espécies invasoras pode fornecer modelos que permitam a compreensão dos mecanismos pelos quais espécies ou grupos funcionais alteram os regimes de perturbação de ambientes (MACK & D'ANTONIO, 1998). Tais alterações ambientais ocorrem tanto em regiões já perturbadas como em áreas intactas, resultando em profundas transformações, sendo que em vários casos, pode ocorrer a realocação direta de espécies e alterações nos processos dos ecossistemas, que, em última análise, controlam as atividades animais e vegetais (KNOPS *et al.*, 1999). Para a compreensão das alterações nos ecossistemas receptores de novas espécies, é essencial que se desenvolva uma ampla pesquisa dos impactos causados por espécies recentemente introduzidas em ecossistemas naturais (TIDON *et al.*, 2003).

Diversos pesquisadores realizaram estudos com os efeitos de altas densidades populacionais durante o desenvolvimento de espécies de *Drosophila*. Os efeitos de tal condição já são bem conhecidos (SORENSEN & LOESCHCKE, 2001), embora haja grande variação na amplitude deles de acordo com a espécie. Entre esses efeitos, os mais marcantes e já bem documentados são: aumento no tempo de desenvolvimento, diminuição na sobrevivência ovo-adulto e redução do tamanho corpóreo e da fecundidade dos adultos, quando comparados com moscas criadas em densidades menos populosas (LINTS & LINTS, 1969; SCHEIRING *et al.*, 1984; ZWAAN *et al.*, 1991, SORENSEN & LOESCHCKE, 2001). Ainda não se tem informações precisas para se concluir se esses efeitos são causados por limitação nutricional ou pelo acúmulo de produtos metabólicos tóxicos, como uréia e ácido úrico, mas sabe-se que os dois fatores afetam parâmetros da história de vida em *Drosophila* (SCHEIRING *et al.*, 1984, JOSHI *et al.*, 1996).

No caso de *Z. indianus*, os altos níveis populacionais alcançados pela espécie em poucos anos após a invasão, mostram o elevado potencial invasor da espécie. Valiati *et al.* (2005) realizaram um estudo sobre as variações sazonais dos níveis populacionais de *Z. indianus* no sul do Brasil. Eles chegaram à conclusão de que “independentemente do local, da composição da comunidade de drosofilídeos, ou mesmo do tipo de substrato (frutos) utilizados como sítio de alimentação e ovoposição, as maiores frequências de *Z. indianus* foram obtidas nas estações de temperaturas médias mais altas (verão e primavera). Apesar das frequências de *Z. indianus* terem sofrido uma brusca queda no outono e inverno, elas rapidamente aumentaram na primavera, principalmente em relação à ocupação de sítios de oviposição, demonstrando uma impressionante capacidade reprodutiva e de ocupação de espaço, bons indicativos de potencial colonizador.” Em vista da recente colonização pela

mosca do figo, e da aparente alta capacidade de disseminação pelo continente americano, os estudos sobre essa espécie são de grande importância para se acompanhar as consequências de sua invasão e organizar planos de controle dessa praga agrícola.

Neste trabalho, cada característica estudada apresentou resultados indicando um efeito da densidade de imaturos sobre a biologia de *Z. indianus*. Foi possível observar alterações na fecundidade, sobrevivência, tempo de desenvolvimento e proporção sexual da espécie de acordo com o aumento da densidade inicial durante o desenvolvimento. Tais alterações se devem principalmente ao processo de competição pelos recursos limitados, sendo que este fenômeno é fortemente mediado pelas diferenças entre os indivíduos quanto à capacidade de obtenção de alimento. Segundo Bakker (1961) e Levot *et al.* (1979), no processo de competição, a velocidade de alimentação decidirá qual a porção dos recursos alimentares que será recebida por cada larva. Assim, aspectos como taxa de alimentação, habilidade na utilização de recursos, eficiência na incorporação do alimento consumido e peso mínimo para pupação são características importantes para o sucesso individual entre os competidores). Em última instância, essas habilidades influenciam características como tempo de desenvolvimento, sobrevivência e fecundidade, com nítida influência sobre a dinâmica populacional da espécie (MUELLER, 1988).

### **7.1. Efeito de diferentes densidades larvais sobre o tempo de desenvolvimento larval e pupal de *Z. indianus***

Um dos mais evidentes efeitos da alta densidade larval é o aumento da competição intraespecífica, como resultado da exaustão mas rápida dos recursos (JOSHI, 1997). No presente estudo, a quantidade fixa de alimento para os crescentes valores de densidade populacional provocou uma situação de aumento gradual nos níveis de competição entre os imaturos pelos recursos alimentares disponíveis. Com o passar do tempo, a competição é agravada pelo fato da fonte alimentar apresentar tanto uma limitação na disponibilidade de nutrientes, como também um aumento da concentração de resíduos metabólicos, sendo ambos consequência da utilização do alimento pelas larvas (SORENSEN & LOESCHCKE, 2001). Os efeitos da competição se refletem no *fitness* tanto dos adultos como das próprias larvas (JOSHI, 1997). Ocorre aumento do tempo necessário para que as larvas adquiram um peso mínimo para a pupação e diminuição do peso do adulto, com consequente diminuição do sucesso reprodutivo tanto dos machos quanto das fêmeas (JOSHI, 1997).

Com o aumento das densidades larvais no presente trabalho, pôde-se observar um gradual aumento no tempo de desenvolvimento tanto larval quanto pupal em *Z. indianus*. O mesmo efeito de atraso no desenvolvimento já vem sendo observado em diferentes espécies

de *Drosophila* há quase 100 anos (PEARL & PARKER, 1922; PEARL *et al.*, 1927; PROUT & MCCHESENEY, 1985; GRAVES & MUELLER, 1993; MUELLER *et al.*, 1993; CAREY *et al.*, 1995; SORENSEN & LOESCHCKE, 2001).

As densidades que apresentaram o menor tempo total de desenvolvimento foram 150 e 100, seguidas por 50 e 200 indivíduos. Não há grande variação entre essas densidades quanto à duração do período larval, e essa similaridade para a duração do período larval indica que ainda existe disponibilidade adequada de recursos per capita nestas quatro densidades (JOSHI, 1997). A restrição na quantidade de recursos alimentares para cada larva de *Z. indianus* parece já ter efeito negativo no desenvolvimento da espécie a partir da densidade 250, quando passa a ocorrer um atraso cada vez maior no tempo total de desenvolvimento. Isso indica que a partir dessa densidade se inicia um processo competitivo mais rigoroso entre os imaturos, acompanhado de um aumento no tempo de desenvolvimento (JONES *et al.*, 1996; SORENSEN & LOESCHCKE, 2001). Aparentemente, densidades relativamente baixas, como a de 300 indivíduos, já apresentam um nível de competição que é prejudicial para a espécie.

A partir da densidade 500, há um aumento expressivo no tempo necessário para se completar o desenvolvimento de *Z. indianus*. Em altas densidades, o tempo total de desenvolvimento é estendido para vários dias a mais do que nas densidades aparentemente ótimas para o desenvolvimento (100, 150, 200). Nas densidades mais altas, de 800, 900 e 1000 indivíduos, ocorrem os maiores períodos de desenvolvimento, chegando a um valor de 18 dias para a concentração 1000. Esse valor indica que nessas concentrações já ocorre uma forte pressão de competição entre os imaturos, uma vez que as densidades foram montadas com um número crescente de indivíduos para uma quantidade fixa de alimento oferecido. A menor duração do período de pupa nas concentrações 100 e 150, pode indicar um nível ótimo de disponibilidade per capita de recursos, o que é corroborado pelas maiores taxas de sobrevivências nessas duas densidades.

A importância de um tempo de desenvolvimento menor pode ser melhor entendida a partir da situação em ambiente natural. Em tais condições, as larvas exploram recursos alimentares relativamente pequenos e que são consumidos rapidamente, especialmente quando há altas densidades populacionais de consumidores (SEVENSTER, 1996; KRIJGER, 2001; WERTHEIM *et al.*, 2000). Um longo tempo de desenvolvimento larval aumenta as chances das larvas enfrentarem uma situação de limitação de recursos, o que pode ter fortes conseqüências para o *fitness* da espécie ao provocar redução de tamanho corpóreo (ZWAAN *et al.*, 1991; NUNEY *et al.*, 1996), queda nos níveis de fecundidade (NUNNEY, 1996; JOSHI

*et al.*, 1998) e diminuição do sucesso reprodutivo (PARTRIDGE & FARQUHAR, 1983), como será discutido no próximo tópico.

Segundo JOSHI (1997), altos níveis populacionais e condições variáveis de disponibilidade alimentar durante as fases adulta e larval apresentam importante influência na dinâmica populacional de criações de *Drosophila*. As larvas que se desenvolvem em condições favoráveis apresentam um menor tempo de desenvolvimento, o que pode afetar a dinâmica populacional de uma espécie por permitir a mais rápida produção de gerações ao longo do tempo (JOSHI, 1997). Da mesma forma, a baixa disponibilidade de recursos ou altos níveis populacionais interferem na dinâmica populacional por afetarem não somente o tempo de desenvolvimento, como também outros aspectos biológicos da espécie, como será discutido também a seguir.

## **7.2. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a sobrevivência e fecundidade de *Z. indianus***

As larvas de *Drosophila* precisam atingir um peso mínimo para que o processo de pupação seja bem sucedido (CHIANG & HODSON, 1950; BAKKER, 1959; JOSHI, 1997). Isso implica em haver um requerimento alimentar mínimo para a pupação, sendo que a magnitude dessa quantidade alimentar mínima é um reflexo da eficiência intrínseca da larva em converter alimento em biomassa (JOSHI, 1997). A consequência mais marcante da limitação de recursos é o forte aumento da mortalidade que ocorre quando as larvas não conseguem alcançar o peso mínimo necessário para a pupação (BAKKER, 1961; BAKKER & NELISSEN, 1963; KRIJGER *et al.*, 2001).

Os altos níveis de competição pelo alimento disponível e a consequente menor disponibilidade de recursos per capita, acarretam em uma seleção dos indivíduos que são capazes de obter os recursos alimentares indispensáveis para atingir o peso mínimo para a pupação (JONES *et al.*, 1996; JOSHI, 1997). Além disso, em culturas populosas, as moscas precisam lidar com problemas como limitação de espaço para pupação, acúmulo de resíduos metabólicos e, provavelmente de maior importância, restrição alimentar (MUELLER, 1985).

A crescente mortalidade a partir da densidade 250 observada no presente trabalho para *Z. indianus* deve ser referente aos indivíduos que não conseguiram obter os nutrientes necessários para empupar, ou então, mesmo empupando, não possuem reservas energéticas suficientes para completar o estágio de pupa e alcançarem a fase adulta (BAKKER, 1959; JOSHI, 1997). Neste estudo, a densidade de 50 indivíduos apresentou tanto uma taxa de sobrevivência inferior às taxas apresentadas pelas densidades de 100 e 150, como também um maior tempo de estágio de pupa em relação às mesmas densidades. Tal fato pode estar

relacionado à necessidade da presença de um agregado larval mínimo entre as larvas para possibilitar um desenvolvimento ótimo (ETIENNE *et al.*, 2002), evidenciando a ação do efeito de Allee, que afirma que muitos organismos não são capazes de apresentar um crescimento populacional ótimo em baixas densidades populacionais, mesmo havendo boa disponibilidade de recursos (ALLEE, 1931, apud ETIENNE *et al.*, 2002).

A diminuição dos valores de fecundidade com o aumento da densidade indica um efeito negativo da diminuição da disponibilidade de recursos durante a fase larval sobre a capacidade de cada fêmea em produzir e depositar ovos (RODRIGUEZ, 1989; SORENSEN & LOESCHCKE, 2001). A amplitude desse efeito negativo do aumento dos níveis de competição larval sobre a fecundidade dos adultos reflete o que deve ocorrer em populações naturais desta espécie em diferentes densidades populacionais.

O tamanho final dos adultos é fortemente influenciado pela quantidade de alimento ingerido durante a fase larval (JOSHI, 1997). Conforme a densidade e a competição intraespecífica aumentam, ocorre um aumento na mortalidade de imaturos. De acordo com JOSHI *et al.* (1996), esse processo de competição entre as larvas acarreta na formação de pupas menores e, conseqüentemente, adultos menores, com conseqüências negativas sobre a fecundidade das fêmeas.

Uma vez que o tamanho das fêmeas está correlacionado com a fecundidade, a nutrição das larvas tem um importante impacto na contribuição de cada fêmea para a geração seguinte, e conseqüentemente, no *fitness* do indivíduo (MUELLER, 1985; PROUT & MCCHESENEY, 1985).

Aparentemente, o aumento nas densidades larvais provoca uma seleção das larvas capazes de sobreviver a condições de restrição alimentar, e mesmo essas larvas mais aptas a sobreviver levam mais tempo para atingir o peso mínimo para pupação (KRIJGER, *et al.*, 2001). Se levarmos em consideração a diminuição na sobrevivência em densidades mais altas, pode-se estabelecer um paralelo que indica que mesmo em condições de restrição alimentar grave, alguns indivíduos da população são capazes de adquirir a quantidade de recursos necessária para completar o desenvolvimento, mesmo que o tempo necessário para tanto seja aumentado em relação a condições mais favoráveis. A variabilidade entre os indivíduos da população no que diz respeito à capacidade de captação de recursos alimentares possibilita a sobrevivência de uma parcela dos imaturos submetidos a altos níveis de competição (MACARTHUR & WILSON, 1967; JOSHI, 1997).

Mueller (1985) discorreu sobre a importância da variabilidade competitiva entre imaturos da seguinte forma: quando a quantidade média de alimento disponível por larva é

maior do que a quantidade mínima necessária para completar o desenvolvimento larval, é vantajoso que todas as larvas consumam quantidades semelhantes de alimento. Não havendo grandes variações na quantidade de alimento consumida pelas larvas, é mais provável que a grande maioria dos imaturos consiga ingerir mais alimento do que o mínimo necessário para a formação da pupa. Assim, nessas condições de disponibilidade alimentar adequada, a diminuição da variabilidade entre as larvas quanto à capacidade de obtenção de recursos é vantajosa para a população. Ainda segundo Mueller (1985), quando a quantidade média de alimento por indivíduo é menor do que o mínimo necessário para pupação, a única forma de garantir a formação de algumas pupas é havendo uma grande variabilidade entre os indivíduos quanto à capacidade de obtenção de recursos alimentares. Quando há restrição alimentar, é importante que alguns indivíduos se sobressaiam no processo de competição por recursos, e consumam muito mais do que a média disponível por larva e que outros consumam muito menos. Essa diferença caracteriza variabilidade individual e possibilita a sobrevivência de membros dessa população até a fase adulta.

Em *Drosophila*, a fase larval tem grande importância em estudos de ecologia experimental (KRIJGER *et al.*, 2001). Embora os efeitos sejam difíceis de serem quantificados, a criação em condições de altos níveis populacionais provoca os mais severos efeitos na viabilidade das moscas (MUELLER, 1985).

### **7.3. Efeito de diferentes densidades larvais sobre a proporção sexual (m/f) de adultos de *Z. indianus*.**

O efeito da variação da proporção sexual na flutuação da população é evidente, e geralmente é calculado de forma semelhante que a do efeito da mortalidade (ANDERSEN, 1961). Entretanto, apesar dos efeitos da proporção sexual serem claros na maioria dos casos, há uma questão que permanece sendo estudada em diferentes espécies. Trata-se da possível influência da densidade populacional sobre a proporção sexual da espécie (ANDERSEN, 1961).

No presente estudo, a média das razões sexuais para cada densidade estudada resultou em um valor próximo de 1. Entretanto, a observação dos dados parece indicar uma tendência de inversão na proporção sexual. Em densidades mais baixas, ocorre maior formação de machos. Conforme os níveis de competição entre os imaturos aumentam, a proporção sexual macho/fêmea diminui para valores inferiores a 1, com a maior formação de fêmeas.

Sokoloff (1955) observou a variação da proporção sexual em três espécies de *Drosophila* provenientes de criações com crescentes densidades larvais. Foram estudadas moscas do subgrupo *pseudoobscura*, sendo elas: *D. pseudoobscura*, *D. persimilis* e *D.*

*miranda*. No caso desta última espécie, a proporção sexual fêmeas/machos é naturalmente alta, mesmo quando não ocorre um elevado nível populacional. Já nas espécies *D. pseudoobscura* e *D. persimilis*, Sokoloff (1955) apresentou em seu trabalho um ótimo ajuste linear para a plotagem da proporção sexual fêmeas/machos em relação ao número inicial de larvas durante o período de desenvolvimento. Houve uma variação de formação de 49% de fêmeas nas densidades mais baixas, para 72% de fêmeas formadas em níveis populacionais mais altos.

A diminuição da proporção sexual para fêmeas nas gerações provenientes de altas densidades larvais só foi observada em espécies com fêmeas heterogaméticas (ANDERSEN, 1961). Nas espécies em que o macho é o sexo heterogamético ( $XX_{\text{♀}}-XY_{\text{♂}}$  ou  $XX_{\text{♀}}-X0_{\text{♂}}$ ), como é o caso de *Drosophila* e mamíferos (CHANDRA, 1991), o único efeito já observado de altas densidades populacionais sobre a proporção sexual é o aumento da proporção sexual fêmeas/machos. Tal fato está de acordo com a tendência amplamente aceita de que o sexo homogamético é mais resistente a fatores de mortalidade do que o sexo heterogamético, devido ao fato de que as mutações deletérias no cromossomo X serão expressadas no sexo heterogamético, mas não no sexo homogamético (ANDERSEN, 1961).

#### **7.4. Estudo do tipo de competição entre imaturos de *Z. indianus***

O estudo da competição durante o desenvolvimento larval de *Z. indianus* mostrou que esta competição por recursos alimentares é do tipo *scramble*, ou seja, existe uma divisão igualitária dos recursos para todos os indivíduos. O mesmo resultado foi encontrado para *Drosophila melanogaster* (BAKKER 1961).

Na competição do tipo *scramble*, além da divisão igualitária dos recursos, também há uma divisão eqüitativa dos efeitos da competição entre os competidores, sendo que os efeitos dessa interação podem ser o aumento na mortalidade, mudanças no peso corpóreo ou no número de ovos produzidos por fêmea (JONES *et al.*, 1996).

Como na competição do tipo *scramble* todos os indivíduos enfrentam a mesma intensidade dos efeitos da competição, é comum que nessas populações ocorra um rápido aumento nos níveis de mortalidade quando em situação de alta densidade populacional (ETIENNE *et al.*, 2002). Tal mortalidade acentuada pôde ser observada no presente trabalho, e está de acordo com a afirmação de Calow *et al.* (1998) de que em competições do tipo *scramble*, a divisão igualitária de recursos faz com que os recursos disponíveis podem ou não ser suficientes para completar o desenvolvimento. Os níveis populacionais mais altos apresentam aumento acentuado de mortalidade por não haver recursos disponíveis para completar o desenvolvimento (CALOW *et al.*, 1998).

### 7.5. Aplicação do modelo matemático

O ajuste das equações exponencial, linear-exponencial e potência-exponencial aos dados de fecundidade e sobrevivência, com posterior aplicação do modelo matemático de Prout & McChesney (1985), permitiu analisar as propriedades da dinâmica populacional de *Z. indianus*, demonstrando que a aptidão decresce significativamente com o aumento da densidade de ovos nesta espécie. Além disso, o modelo revelou um padrão de comportamento cíclico para a espécie. O uso do modelo citado apresenta o diferencial de considerar a dependência da fecundidade e da sobrevivência em relação à densidade dos imaturos, já que a consideração da variação na fecundidade pode ter efeitos significativos na estabilidade da dinâmica populacional (RODRIGUEZ, 1988).

Tanto a dinâmica cíclica de quatro pontos observada para os ajustes exponencial e linear-exponencial, quanto a dinâmica de flutuações periódicas para o ajuste potência-exponencial para *Z. indianus*, indicam que as populações dessa espécie são capazes de se manter em diferentes pontos de equilíbrio, ao contrário de espécies com dois ou apenas um ponto de equilíbrio. Essa afirmação é corroborada pelos resultados apresentados por Silva *et al.* (2005), que mostram uma ampla variação nos níveis populacionais de *Z. indianus* ao longo do ano no sul do Brasil. A porcentagem da mosca do figo em relação às outras espécies de drosofilídeos em uma única região variou de 2,7% durante a época mais fria e seca, até 85% em períodos mais quentes e úmidos (SILVA *et al.*, 2005). A variação cíclica observada em campo e predita pelo modelo tem grande papel no sucesso do processo de invasão por *Z. indianus*, como sugerido por May (1989). Em seu trabalho, May (1989) afirma que organismos com ciclos complexos seriam teoricamente favorecidos em condições de variabilidade ou imprevisibilidade ambiental, ou seja, a capacidade de se manter em diferentes pontos de equilíbrio confere à espécie uma maior capacidade de se restabelecer após algum tipo de perturbação ou condição desfavorável.

São dois os fatores que merecem destaque neste trabalho em relação a outros estudos que também aplicaram o modelo de Prout & McChesney (1985). Um deles é a utilização de duas novas equações para o ajuste dos dados, sendo elas a linear-exponencial e a potência-exponencial. No modelo proposto por Prout & McChesney (1985) foram utilizadas equações exponencial, linear e hiperbólica. Mueller (1986) questiona a acuracidade do autovalor estimado a partir da função linear, pois a inclinação desta função tem valor alto em magnitude absoluta, e é responsável por produzir autovalor igualmente alto, levando à dinâmica cíclica.

Aqui é apresentada uma adaptação tanto de equações na forma linear-exponencial e potência-exponencial, respectivamente. A utilização das equações exponencial, e dos novos

ajustes, o linear-exponencial e o potência-exponencial, é justificada pelo aumento inicial dos valores de fecundidade e sobrevivência de *Z. indianus*. A inflexão inicial da curva do ajuste só é possível através dos modelos linear-exponencial e do potência-exponencial, que são sensíveis ao aumento nos dados que ocorre entre as densidades 50 e 100, ao considerarem o intercepto como também dependente da densidade.

A utilização dos novos modelos permitiu observar o outro fator que merece destaque neste trabalho, que é o ótimo ajuste aos dados, o que pode ser percebido através do elevado valor de  $R^2$  para as equações estudadas, em relação a outros trabalhos que utilizaram o modelo de Prout & McChesney (1985). Souza (1992) utilizou as equações linear, exponencial e hiperbólica para ajustar dados de *Drosophila mercatorum* e obteve  $R^2$ , respectivamente, iguais a 0,42, 0,35 e 0,23 para fecundidade e 0,50, 0,40 e 0,26 para sobrevivência. As equações que foram utilizadas para ajustar aos dados de fecundidade e sobrevivência de *Z. indianus* tiveram ajustes bem mais altos (vide Tabelas 5 e 6, p. 33) e quando aplicadas ao modelo revelaram uma dinâmica complexa. Assim, pode-se dizer que o comportamento dinâmico da espécie, com seus complexos padrões de flutuação, é bem demonstrado no presente trabalho.

Pomerantz *et al.* (1980), Mueller & Ayala (1981), Thomas *et al.*, (1980) e Hastings *et al.*, (1981) estudaram diferentes espécies de *Drosophila* e observaram que a grande maioria das populações por eles estudadas apresentava dinâmica populacional estável de um ponto. No entanto, os resultados foram baseados em experimentos realizados com indivíduos adultos, ao passo que Prout & McChesney (1985) mostraram que os estudos de dinâmica em Diptera baseados apenas nos adultos podem levar a conclusões imprecisas no cálculo dos autovalores, pois nesse caso não ocorre a consideração da influência da densidade de imaturos na dinâmica da espécie. O modelo de Prout & McChesney (1985) aplicado à *Drosophila melanogaster* indicou a existência de comportamento cíclico ou mesmo caótico nessa espécie, indicando a ocorrência desse tipo de comportamento dinâmico mais complexo em Drosophilidae.

A dinâmica complexa provavelmente influencia diretamente a biologia populacional de *Z. indianus*, favorecendo o estabelecimento dessa espécie exótica em novos ecossistemas. Além disso, segundo uma simulação realizada por Johst *et al.* (1999), os mecanismos de evolução podem favorecer fenótipos que tenham um potencial intrínseco para dinâmicas com alta complexidade, contanto que o ambiente seja espacialmente estruturado e temporalmente variável.

A capacidade de recuperação de níveis populacionais altos após algum distúrbio e a facilidade de colonização de novos ambientes são características problemáticas para o controle dessa praga. Tanto a complexidade da dinâmica populacional de *Z. indianus* como as vantagens adaptativas da espécie, são fatores que dificultam o estabelecimento das estratégias de controle dessa praga da ficicultura.

Alguns aspectos importantes da biologia de *Z. indianus* atuam diretamente em habilidades como a rápida dispersão da espécie, a recuperação de altos níveis populacionais após épocas desfavoráveis e a influência nas comunidades nativas de drosofilídeos, sendo que tais habilidades podem ter influência direta na determinação da dinâmica populacional da espécie.

## 8. Conclusão

- Em níveis populacionais mais elevados, o tempo de desenvolvimento de *Z. indianus* é maior, ocorre uma formação ligeiramente maior de fêmeas do que de machos e há diminuição tanto da sobrevivência quanto da fecundidade da espécie.
- Nessa espécie, ocorre competição do tipo *scramble*, de forma que em uma situação de escassez de recursos, poucos indivíduos conseguem completar o desenvolvimento.
- A aplicação do modelo matemático indicou um comportamento de ciclo limite de quatro pontos para dois dos ajustes utilizados, e uma dinâmica de flutuações periódicas para um dos ajustes, caracterizando uma dinâmica complexa.
- A capacidade da população de *Z. indianus* de flutuar entre diferentes níveis populacionais pode ter um importante papel no sucesso da mosca-do-figo como espécie invasora de novos ecossistemas e também como praga agrícola.

## 9. Bibliografia

ALLEE, W.C., 1931. Animal aggregations, a study in general sociology. University of Chicago Press, Chicago, USA.

ANDERSEN, F.S., 1961. Effect of density on animal sex ratio. *Oikos*, 12(1): 1-16.

ARARIPE, L.O., KLACZKO, L.B., MORETEAU, B., DAVID, J.R., 2004. Male sterility thresholds in a tropical cosmopolitan drosophilid, *Zaprionus indianus*. *J. Therm. Biol.* 29: 73-80.

AYALA, F. J., GILPIN, M.E., EHRENFELD, J.G., 1973. Competition between species: theoretical models and experimental tests. *Theoretical Population Biology*, 4: 331-356.

BAKKER, K. 1959. Feeding period, growth, and pupation in larvae of *Drosophila melanogaster*. *Entomol. Exp. Appl.*, 2: 171-186.

BAKKER, K. 1961. An analysis of factors which determine success in competition for food among larvae of *Drosophila melanogaster*. *Arch. Neerl. Zool.*, 14: 200-281.

BAKKER, K. & NELISSEN, F.X., 1963. On the relations between the duration of the larval and pupal periods, weight and diurnal rhythm in emergence in *Drosophila melanogaster*. *Entomol. Exp. Appl.*, 6: 37-52.

BEGON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R., 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Science Ltd., Oxford.

BELLOWS, T.S., 1981. The descriptive properties of some models for density dependence. *Journal of Animal Ecology* 50: 139 – 156.

BODENHEIMER, F.S., 1938. *Problems in animal ecology*. Oxford University Press, Oxford.

BRNCIC, D., M. BUDNIK & R. GUÍÑEZ., 1985. An analysis of a Drosophilidae community in central Chile during a three years period. *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.* 23: 90-100.

BRNCIC, D. & BUDNIK, M., 1987. Chromosomal-polymorphism in *Drosophila subobscura* at different elevations in central Chile. *Genetica* 75: 161–166.

BRYKOV, V.A., KUKHLEVSKY, A.D., SHEYLYAKOV, E.A., KINAS, N.M., ZAVARINA, L.O., 2008. Sex ratio control in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* and Chum Salmon (*O. keta*)) populations: the possible causes and mechanisms of changes in the sex ratio. *Russian Journal of Genetics*, 44 (7): 786-792.

BUSKIRK, J.V. & SMITH, D.C., 1991. Density-dependent population regulation in a salamander. *Ecology* 72 (5): 1747 – 1756.

CALOW, P., FALK, D.A., GRACE, J., MOORE, P.D., 1998. The encyclopedia of ecology and environmental management. Blackwell Science, Oxford.

CAMPOS, D.C., 1994. Qualidade Pós-colheita de Frutos II. Informe Agropecuário, Belo Horizonte 17 (180): 19-21.

CAREY, J.R., LIEDO, P., VAUPEL, J.W., 1995. Mortality dynamics of density in the mediterranean fruit fly. *Experimental Gerontology*, 30 (6): 605-629.

CAREY, J.R., MOYLE, P.B., REJMÁNEK, M., VERMEIJ, G., 1996. Preface. *Biological Conservation* 78: 1–2.

CASTRO, F.L. & VALENTE, V.L.S., 2001. *Zaprionus indianus* is invading Drosophilid communities in the southern Brazilian city of Porto Alegre. *Drosophila Information Service* 84: 15-17.

CEINFO – Centro de Informações Tecnológicas e Comerciais para Fruticultura Tropical 2002 [online]. Disponível na Internet via WWW. URL: <http://www.ceinfo.cnpat.embrapa.br/index2.php>. Arquivo consultado em 24/04/08.

CHANDRA, H.S., 1991. How do heterogametic females survive without gene dosage compensation?. *J. Genet.*, 70(3): 137-146.

CHALFOUN, S.M., CARVALHO, V.L., 1997. Doenças da figueira. Informe Agropecuário, Belo Horizonte, 18(188): 39-42.

CHASSAGNARD, M.T., KRAAIJEVELD, A.R., 1991. The occurrence of *Zaprionus sensu stricto* in the Palearctic region (Diptera: Drosophilidae). *Annales de la Société Entomologique de France* 27 : 495–496.

CHALFOUN, S.M., CARVALHO, V.L., 1997. Doenças da Figueira, Informe Agropecuário, Belo Horizonte 18(188): 39-42.

CHASSAGNARD, M.T., TSACAS, L., 1993. Le sous-genre *Zaprionus* S. Str. Définition de groupes d'espèces et révision du sous-groupe *vittiger* (Diptera: Drosophilidae). *Annales de la Société Entomologique de France* 29 : 173–194.

CHIANG, H.C., HODSON, A.C., 1950. An analytical study of population growth in *Drosophila melanogaster*. *Ecol. Monographs*, 20: 173-206.

COQUILLET, D.W., 1902. New Diptera from Southern Africa. *Proc. U. S. Nat. Mus.* 24: 27-32.

COURCHAMP, F., CLUTTON-BROCK, T., GRENFELL, B., 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in Ecology and Evolution*, 14 : 405-410.

DAVID, J.R. & TSACAS, L., 1981. Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: different strategies within the drosophilid family. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Biogéographie* 57: 11–26.

DAVIS, M.A., GRIME, J.P. & THOMPSON, K., 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88: 528-536.

ETIENNE, R., WERTHEIM, B., HEMERIK, L., SCHNEIDER, P., POWELL, J., 2002. The interaction between dispersal, the Allee effect and scramble competition affects population dynamics. *Ecological Modelling*, 148: 153-168.

FERREIRA, L.B., LEÃO, B.F.D., MELO, J.G.M., TIDON, R., 2001. Sazonalidade de *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) em ambiente preservado e urbano. In: 2º Simpósio de Ecologia, Genética e Evolução de *Drosophila*. São José do Rio Preto, São Paulo, p.28.

FERREIRA, L.B. & TIDON, R., 2005. Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in environments with different grades of urbanization. *Biodivers. Conserv.* 14: 1809-1821.

GALEGO, L.G.C. & CARARETO, C.M.A., 2005. Intraspecific and interspecific pré-adult competition on the Neotropical region colonizer *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) under laboratory conditions. *Bragantia* 64(2): 249-255.

GODOY, W.A.C., ZUBEN, F.J.V., ZUBEN, C.J.V., REIS, S.F., 2001. Spatio-temporal dynamics and transition from asymptotic to bounded oscillations in *Chrysomya albiceps* (Diptera, Calliphoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro 96(5): 627-634.

GOÑI, B., FRESIA, P., CALVIÑO, M., FERREIRO, M.J., VALENTE, V.L.S. & SILVA, B., 2001. First record of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in southern localities of Uruguay. *Droso Infor. Ser.* 84: 61–65.

GUCKENHEIMER, J., OSTER, G., IPAKTCHI, A., 1977. The Dynamics of Density Dependent Population Models. *J. Math. Biology* 4: 101–147.

GUPTA, J.P., 1970. Description of a new species of *Phorticella* and *Zaprionus* (Drosophilidae) from Índia. *Proc. Indian Nat. Sci. Acad.* 36: 62-70.

GUPTA, K.K. & GUPTA, J.P., 1991. Four new and two unrecorded species of Drosophilidae from India (Insecta: Diptera). *Proc. Zool. Soc. Calcuta* 44(2): 110–126.

GRAVES J.L., J.R, MUELLER, L.D., 1993. Populatin density effects on longevity. *Genetica*, 91: 99-109.

HASSELL, M. P., 1975. Density dependence in single-species populations. *Journal of Animal Ecology*, 44: 283-295.

HASTINGS, A., SERRADILLA, J.M., AYALA, F.J., 1981. Boundary-layer model for the population dynamics of single species. *Proceedings of the National Academy of Sciences U.S.A.*, 78: 1972-1975.

IBRAF – INSTITUTO BRASILEIRO DE FRUTAS [online]. Disponível na Internet via WWW. URL: <http://www.ibraf.org.br>. Arquivo consultado em 20/03/06.

JONES, T.H., LANGEFORS, A., BONSALL, M.B., HASELL, M.P., 1996. Contest competition in *Drosophila subobscura*. *Res. Popul. Ecol.*, 38(1): 105-110.

JOHST, K., DOEBELI, M., BRANDL, R., 1999. Evolution of complex dynamics in spatially structured populations. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266: 1147–1154.

JOSHI, A., SHIOTSUGU, J., MUELLER, L.D., 1996. Phenotypic enhancement of longevity by environmental urea in *Drosophila melanogaster*. *Experimental Gerontology* 31: 533–544.

JOSHI, A., 1997. Laboratory studies of density-dependent selection: adaptations to crowding in *Drosophila melanogaster*. *Current Science*, 72(8): 555-562.

JOSHI, A., 1998. Density-dependent natural selection in *Drosophila*: adaptation do adult crowding. *Evolutionary Ecology*, 12: 363-376.

KARAN, D., MORETEAU, B., DAVID, J.R., 1999. Growth temperature and reaction norms of morphometrical traits in a tropical drosophilid: *Zaprionus indianus*. *Heredity* 83: 398–407.

KATO, C.M, FOUREAUX, L.V., CÉSAR, R.A., TORRES, M.P., 2003. Ocorrência de *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera: Drosophilidae) no estado de Minas Gerais. *Comunicação. Ciênc. agrotec.* 28(2): 454-455.

KEANE, R.M. & CRAWLEY, M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17: 164 -170.

KNOPS, J.M.H., TILMAN, D., HADDAD, N.M., NAEEM, S., MITCHELL, C.E., HAARSTAD, J., RITCHIE, M.E., HOWE, K.M., REICH, P.B., SIEMANN, E., GROTH, J., 1999. Effects of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters* 2, 286–293.

KOLAR, C.S. & LODGE, D.M., 2001. Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.* 16: 199-204.

KRIJGER, C.L., PETERS, Y.C., SEVENSTER, J.G., 2001. Competitive ability of neotropical *Drosophila* predicted from larval development times. *OIKOS*, 92: 325-332.

LACHAISE, D. & TSACAS, L., 1983. Breeding-sites in tropical African drosophilids. In: ASHBURNER, M., CARSON, H.L. & THOMPSON, J.N., eds., *The genetics and biology of Drosophila*. Academic Press, London, 221-332.

LEE, C. E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends Ecol. Evol.* 17: 386-391.

LEVOT, G.W., BROWN, K.R, SHIPP, E., 1979. Larval growth of some calliphorid and sarcophagid Diptera. *Buell. Ent. Res.*, 69: 469-475.

LINTS, F.A., LINTS, C.V., 1969. Influence of preimaginal environment on fecundity and ageing in *Drosophila melanogaster* hybrids. *Experimental Gerontology* 4: 231–244.

LODGE, D.M., 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 133-137.

LOH, R. & BITNER-MATHÉ, B.C., 2005. Variability of wing size and shape in three populations of a recent Brazilian invader, *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae), from different habitats. *Genetica* 125: 271 – 281.

LOMOLINO, M.V., CREIGHTON, J.C., SCHNELL, G.D., CERTAIN, D.L., 1995. Ecology and conservation of the endangered American Burying Beetle (*Nicrophorus americanus*). *Conserv. Biol.* 9 (3), 605–614.

LOMNICKI, A. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton: Princeton Press, 233 p.

LONSDALE, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80: 1522-1536.

MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O., 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey, 203p.

MACK, M.C., D'ANTONIO, C.M., 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 195–198.

MAY, R.M., 1989. The caotic rhythms of life. *New Science*, 124: 37-41.

MAY, R.M., CONWAY, G.R., HASSEL, M.P., SOUTHWOOD, T.R.E., 1974. Time delays, density-dependence and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.*, 43: 747 – 770.

MAZARO, S.M., GÔUVEA, A., CITADIN, I., DANNER, M.A., 2005. Ensacamento de figos cv. “roxo de Valinhos”. *Scientia Agraria*, v.6 (1-2): 59-63.

MCCARTHY, M.A., 1997. The Allee effect, finding mates and theoretical models. *Ecological Modelling*, 103: 99-102.

MITROFANOV, V.G., BRODSKAYA, T.V., 1976. Influence of the temperature and population density of the larvae on the appearance of mutations in *Drosophila virilis*. *Genetika, Moscow*, 11: 1244-1247.

MUELLER, L.D., 1985. The evolutionary ecology of *Drosophila*. *Evolutionary Biology*, 19: 37-98.

MUELLER, L.D., 1986. Density-dependent rates of population growth: estimation in laboratory populations. *Am. Naturalist*, 128(2): 282-293.

MUELLER, L.D., 1988. Density-dependent population growth and natural selection in food-limited environments: the *Drosophila* model. *Am. Nat.*, 132: 786-809.

MUELLER, L.D. & AYALLA, F.J., 1981. Dynamics of single-species population growth: Experimental and statistical analysis. *Theor. Pop. Biol.*, 20: 101 – 117.

MUELLER, L.D., GRAVES, J.L., ROSE, M.R., 1993. Interactions between density-dependent and age-specific selection in *Drosophila melanogaster*. *Funct. Ecol.*, 7:469-479.

MUSICK, J.A., 1999. Ecology and conservation of long-lived marine animals. Am. Fish. Soc. Symp. 23, 1–10.

NICHOLSON, A. J., 1954. An outline of the dynamics of animal populations. Australian Journal of Zoology, 2: 9-65.

NICHOLSON, A. J., 1957. The self-adjustment of populations to change. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 2: 153-173.

NUNNEY, L., 1996. The response of selection for fast larval development in *Drosophila melanogaster* and its effects on adult weight: an example of a fitness trade-off. Evolution, 50: 1193-1204.

OHBA, S., 1961. Analytical studies on the experimental population of *Drosophila*. 1. The effect of larval population density upon the pre-adult growth in *D. melanogaster* and *D. virilis* with special reference to their nutritional conditions. Biology Journal of Okayama University, 7: 87-125.

OKADA, T. & CARSON, H.L., 1983. The genera *Phorticella* Duda and *Zaprionus* Coquillett (Diptera: Drosophilidae) of the Oriental Region and New Guinea. Kontyû 51: 539-553.

PARKASH, R., YADAV, J.P., 1993. Geographical clinal variation at 7 esterase-coding loci in Indian populations of *Zaprionus indianus*. Hereditas 119: 161-170.

PARTRIDGE, L. & FARQUHAR, M., 1983. Lifetime mating success of males fruitflies (*Drosophila melanogaster*) is related to their size. Animal Behavior, 31: 871-877.

PARSONS, P.A., 1987. Evolutionary rates under environmental stress. Evol. Biol. 21: 311–347.

PEARL, R. & PARKER, S.L., 1922. Experimental studies on the duration of life. IV. Data on the influence of density of population on duration of life in *Drosophila*. *American Naturalist*, 56, 312-321.

PEARL, R., MINER, J.R., PARKER, S.L., 1927. Experimental studies on the duration of life. LXI. Density of population and life duration in *Drosophila*, 61, 289-318.

PEARL, R., 1932. The influence of density of population upon egg production in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Zoology*, 63: 57-84.

PENTEADO, S.P., 1986. Fruticultura de clima temperado em São Paulo. Campinas, Fundação Cargill, p.115-129.

PETERSON, C.H. & BLACK, R., 1988. Density-Dependent Mortality Caused by Physical Stress Interacting with Biotic History. *The American Naturalist*, 131 (2): 257 – 270.

POMERANTZ, M.J., THOMAS, W.R., GILPIN, M.E., 1980. Assymetries in population growth regulated by intraspecific competition: empirical studies and model tests. *Oecologia*, 47: 311-322.

POWELL, J.E., 1997. *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: the Drosophila Model*. Oxford University Press, New York.

PROUT, T., 1984. The delayed effect on adult fertility of immature crowding: population dynamics. In: *Population Biol. Evol* Ed. by Wöhrmann K.; Loeschcke, V. Berlin, Germany, Springer-Verlag, p. 83–86.

PROUT, T. & MCCHESENEY, F. 1985. Competition among immatures affects their adult fertility: population dynamics. *Am. Nat.* 126:521-558.

RAGA, A., SOUZA FILHO, M. F., SATO, M. E., 2002. A mosca-do-figo está sendo pesquisada no Instituto Biológico. Disponível em: <[http://www.biológico.br/ceib/a\\_mosca.htm](http://www.biológico.br/ceib/a_mosca.htm)>. Acesso em: 17/01/2006.

RAGA, A., SOUZA FILHO, M. F., SATO, M. E., 2003. Eficiência de protetores de ostíolo do figo sobre a infestação da mosca *Zaprionus idianus* (Gupta) (Diptera: Drosophilidae) no campo. Arq. Inst. Biol.,v.70(3): 287-289.

REIS, S. F., STANGENHAUS, G., GODOY, W.A.C., ZUBEN, C.J.V., RIBEIRO, O.B., 1994. Variação em caracteres bionômicos em função da densidade larval em *Chrysomya megacephala* e *Chrysomya putoria* (Diptera, Calliphoridae). Revista Brasileira de Entomologia, v. 38, n. 1, p. 33-46.

REIS, S. F., TEIXEIRA, M.A., ZUBEN, F.J.V., GODOY, W.A.C., ZUBEN, C.J.V., 1996. Theoretical Dynamics of experimental populations of introduced and native blowflies (Diptera: Calliphoridae). Journal of Medical Entomology, v. 33, n. 4, p. 537-544.

RODRIGUEZ, D.J., 1988. Models of growth with density regulation in more than one life stage. Theor. Pop. Biol., 34: 93 – 117.

RODRIGUEZ, D.J., 1989. A model of population dynamics for the fruit fly *Drosophila melanogaster* with density dependence in more than one life stage and delayed density effects. J. Anim. Ecol., 58: 349 – 365.

SAKAI, A. K., ALLENDORF, F. W., HOLT, J.S., LODGE, D. M., MOLOFSKY, J., WITH, K. A., BAUGHMAN, S., CABIN, R. J., COHEN, J. E., ELLSTRAND, N. C., MCCAULEY, D. E., O'NEIL, P., PARKER, I.M., THOMPSON, J. N., WELLER, S.G., 2001. The Population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 305-332, 2001.

SANG, J. H., 1950. Population growth in *Drosophila* cultures. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 25, 188-219.

SANTOS, J.F., RIEGER, T.T., CAMPOS, S.R.C., NASCIMENTO, A.C.C., FELIX, P.T., SILVA, S.V.O., FREITAS F.M.R., 2003. Colonization of northeast region of Brazil by the drosophilid flies *Drosophila malerkotliana* and *Zaprionus indianus*, a new potential pest for Brazilian fruit culture. Drosoph. Inf. Serv. 86: 92-95.

SCHEIRING, J.F., DAVIS, D.G., RANASINGHE, A., TEARE, C.A., 1984. Effects of larval crowding on life history parameters in *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera: Drosophilidae). Annal of Entomological Society of America, 77: 329- 332.

SETTA, N. & CARARETO, C.M.A., 2005. Fitness components of a recently-established population of *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in Brazil. Iheringia, Sér. Zool., 95(1):47-51.

SEVENSTER, J.G., 1996. Aggregation and coexistence. I.Theory and analysis. J. Animal Ecology, 65: 297-307.

SHER, A.A. & HYATT, L.A., 1999. The disturbed resourceflux invasion matrix: a new framework for patterns plant invasion. Biol. Invas. 1: 107-114.

SILVA, I.C.R., MANCERA, P.F.A., GODOY, W.A.C., 2003. Population dynamics of *Lucilia eximia* (Dipt., Calliphoridae). Journal of Applied Entomology, 127: 2-6.

SILVA, N.M., FANTINEL, C.C., VALENTE, V.L.S., VALIATI, V.H., 2005. Population Dynamics of the Invasive Species *Zaprionus indianus* (Gupta) (Diptera: Drosophilidae) in Communities of Drosophilids of Porto Alegre City, Southern of Brazil. Neotropical Entomology 34(3):363-374

SILVA, N.M., FANTINEL, C.C., VALENTE, V.L.S., VALIATI, V.H., 2005. Ecology of colonizing populations of the figfly *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in Porto Alegre, Southern Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.* 95(3): 233-240.

SIMÃO, S., 1998. Tratado de Fruticultura. Piracicaba, FEALQ, 760p

SIMMONS, B.W., 1987. Competition between larvae of the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae) and its effects on some life-history components of fitness. *Journal of Animal Ecology*, 56, 1015-1027.

SOKOLOFF, A., 1955. Competition between sibling species of the pseudoobscura subgroup of *Drosophila*. *Ecol. Monogr.*, 25, 387-409.

SORENSEN, J.G. & LOESCHCKE, V., 2001. Larval crowding in *Drosophila melanogaster* induces Hsp70 expression, and leads to increased adult longevity and adult thermal stress resistance. *Journal of Insect Physiology*, 47: 1301-1307.

SOUZA, L., 1992. Competição larval e dinâmica populacional em *Drosophila mercatorum* (Diptera: Drosophilidae). Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP. 68 p.

SOUZA FILHO, M.F., PRESTES, D.A.O., SATO, M.E.; RAGA, A., 2000. Host plants of *Zaprionus indianus* in the State of São Paulo, Brazil. In: International Congress of Entomology, 21., Foz do Iguaçu. *Abstracts*. Londrina: Embrapa Soja. Vol. I. p.294.

STANLEY, J., 1942. A mathematical theory of the growth of population of the flour beetle *Tribolium confusum* Duval. V. The relation between the limiting value of egg-populations in the absence of hatching and the sex-ratio of the group of adult beetles used in a culture. *Ecology*, 23: 24-31.

STECK, G.J., 2005. *Zaprionus indianus* Gupta (Diptera: Drosophilidae), a genus and species new to Florida and North America [online]. Disponível na Internet via:

<http://www.doacs.state.fl.us/pi/enpp/ento/zaprionusindianus.html>. Division of Plant Industry, Pest Alert. Acessado em 03/02/2007.

STEIN, C.P., TEIXEIRA, E.P., NOVO, J.P.S., 2003. Aspectos biológicos da mosca do figo, *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera: Drosophilidae). Entomotropica 18(3):219-221.

STEIN, C.P., TEIXEIRA, E.P. & NOVO, J.P.S. 2002. Mosca do figo - *Zaprionus indianus*. [online]. Disponível na Internet via WWW. URL: <http://sites.mpc.com.br/jpsnovo/artigos/zaprionus/index.htm>. Arquivo consultado em 19/02/06.

STEPHENS, P.A., SUTHERLAND, W.J., 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. Trends in Ecology and Evolutions, 14: 401-405.

STEPHENS, P.A., SUTHERLAND, W.J., FRECKLETON, R.P., 1999. What is the allee effect? Oikos, 87: 185-190.

THOMAS, W.R., POMERANTZ, M.J., GILPIN, M.E., 1980. Chaos, asymmetric growth and group selection for dynamical stability. Ecology, 61 (6): 1312 – 1320.

TIDON, R., LEITE, D.F., LEÃO, B.F.D., 2003. Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. Biological Conservation. 112 (299 – 305).

TSACAS, L., LACHAISE, D., DAVID, J.R., 1981. Composition and biogeography of the Afrotropical drosophilid fauna. In: Ashburner, M., Carson, H.L., Thompson Jr, J.N. (Eds.), The Genetics and Biology of *Drosophila*, Vol 3A. Academic Press, New York, pp. 197–200.

TSUTSUI, N.D., SUAREZ, A.V., HOLWAY, D.A. & CASE, T.J., 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 97: 5948-5953.

TURCHIN, P., 2003. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Princeton University Press, New Jersey. 451 p.

ULLYETT, G. C. 1950. Competition for food and allied phenomena in sheep-blowfly populations. Phil. Trans. R. Soc. Lond., v. B234, p. 77-174.

URAMOTO, K., 2002. Biodiversidade de moscas-das-frutas do gênero *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) no *campus* Luiz de Queiroz, Piracicaba, São Paulo. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo. Dissertação de Mestrado.

VALIATI, V.H., SOFIA, T., SILVA, N.M., GARCIA, A.C.L., ROHDE, C., GAIESKY, V.L.S.V., 2005. Colonização, Competição e Coexistência: insetos como modelo de invasões biológicas. Logos, 16 (1): 13 -23.

VAN DER LINDE, K., STECK, G. J., HIBBARD, K., BIRDSLEY, J. S., ALONSO, M.L. AND HOULE, D., 2006. First records of *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae), a pest species on commercial fruits from Panama and the United States of America. Florida Entomologist, vol 89 (3): 402-404.

VILELA, C.R., 1999. Is *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Díptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical Region? Drosophila Information Service 82:p. 37-39.

VILELA, C.R., TEIXEIRA, E.P., STEIN, C.P., 2000. Mosca-africana-do-figo, *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae). In: Vilela EF, Zucchi RA, Cantor F. editores. Histórico e Impacto das Pragas Introduzidas. Ribeirão Preto (Brasil): Holos Editora, p. 48-52.

VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L. LOOPE, M. REJMANEK & R. WESTBROOKS. 1997. Introduced species: A significant component of human caused global change. New Zeal. J. Ecol. 21: 1-16.

VON ZUBEN, C.J., REIS, S.F., VAL, J.B.R., GODOY, W.A.C., RIBEIRO, O.B. 1993. Dynamics of a mathematical model of *Chrysomya megacephala* (Diptera, Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology*, v. 30, n. 2, p. 443-448.

WHERTHEIM, B., SEVENSTER, J.G., EIJS, I.E.M., VAN ALPHEN, J.J.M., 2000. Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, 69: 335-351.

WHEELER, M.R., 1981. The Drosophilidae: a taxonomic overview, p 1 – 97. *In*: Ashburner, M.; Carson, H.L.; Thompson Jr., J.N. (Ed.). *The genetics and biology of Drosophila*, Vol. 3a. Academic Press, London.

WHEELER, M.R., 1986. Additions to the catalog of the World's Drosophilidae, p. 395 – 409. *In*: Ashburner, M.; Carson, H.L.; Thompson Jr., J.N. (Ed.). *The genetics and biology of Drosophila*, Vol 3e. Academic Press, London.

WYNN, S. & TODA, M.J., 1988. Drosophilidae (Diptera) in Burma. IV. The genus *Zaprionus*. *Kontyû* 56: 843-851. A

ZUCCHI, R.A. 2000. Taxonomia. *In*: MALAVASI, A.; ZUCCHI, R.A. (Ed.) *Moscas das frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado*. Ribeirão Preto: Holos. Cap. 1, p. 13-24.

ZWAAN, B.J., BIJLSMA, R., HOEKSTRA, R.F., 1991. On the developmental theory of ageing. I. Starvation resistance and longevity in *Drosophila melanogaster* in relation to pre-adult breeding conditions. *Heredity*, 66: 29–39.