



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS**

SÂMIA LUZIA SENA DA SILVA

**RIQUEZA E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DA GUILDA DE DROSOFILÍDEOS
FRUGÍVOROS (DIPTERA) EM RESPOSTA ÀS VARIAÇÕES AMBIENTAIS PELA
ESTRATIFICAÇÃO DA FLORESTA E TOPOGRAFIA**

**BELÉM/PA
2018**

SÂMIA LUZIA SENA DA SILVA

**RIQUEZA E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DA GUILDA DE DROSOFILÍDEOS
FRUGÍVOROS (DIPTERA), EM RESPOSTA ÀS VARIAÇÕES AMBIENTAIS PELA
ESTRATIFICAÇÃO DA FLORESTA E TOPOGRAFIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará (UFPA), em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi, como requisito básico para obtenção do título de mestre em Ciências Ambientais

Área de Concentração: Clima e dinâmica socioambiental na Amazônia.

Linha de Pesquisa: Ecossistemas Amazônicos e Dinâmicas Socioambientais.

Orientadora: Prof^a Dra. Marlúcia Bonifácio Martins.

BELÉM/PA

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- S586r Silva, Sâmia Luzia Sena da.
Riqueza e distribuição das espécies da guilda de drosofilídeos frugívoros (Diptera), em resposta às variações ambientais pela estratificação da floresta e topografia / Sâmia Luzia Sena da Silva, . — 2018.
70 f. : il. color.
- Orientador(a): Prof^a. Dra. Marlúcia Bonifácio Martins
Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Pará, Belém, 2018.
1. Drosophilidae. 2. Elementos do clima. 3. Riqueza de espécies. 4. Abundância. 5. Heterogeneidade do habitat. I. Título.

CDD 574.522209811

SÂMIA LUZIA SENA DA SILVA

**RIQUEZA E DISTRIBUIÇÃO DAS ESPÉCIES DA GUILDA DE DROSOFILÍDEOS
FRUGÍVOROS (DIPTERA), EM RESPOSTA ÀS VARIAÇÕES AMBIENTAIS PELA
ESTRATIFICAÇÃO DA FLORESTA E TOPOGRAFIA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará (UFPA), em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), como requisito básico para obtenção do título de mestre em Ciências Ambientais.

Área de Concentração: Clima e dinâmica socioambiental na Amazônia.

Linha de Pesquisa: Ecossistemas Amazônicos e Dinâmicas Socioambientais.

Data de aprovação: 07/06/2018

Banca Examinadora:



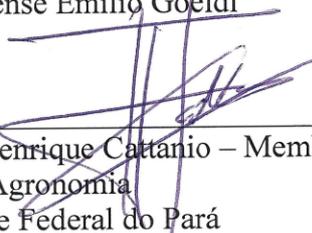
Prof^a Marlúcia Bonifácio Martins - Orientadora
Doutora em Ecologia
Museu Paraense Emílio Goeldi



Prof^o Allan Kardec Ribeiro Galardo – Membro Externo
Doutor em Biologia de Agentes Infecciosos e Parasitários
Instituto de Pesquisas Científicas e Tecnológicas do Estado do Amapá



Prof^o Mário Augusto Gonçalves Jardim – Membro Interno
Doutor em Ciências Biológicas
Museu Paraense Emílio Goeldi



Prof^o José Henrique Cattanio – Membro Interno
Doutor em Agronomia
Universidade Federal do Pará

*À minha mãe, Silvia Sena,
pelo amor, dedicação, incentivo
e investimento na minha educação.*

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar à Deus por me capacitar e permitir alcançar mais uma etapa em minha formação acadêmica.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais e as Instituições (Universidade Federal do Pará, Museu Paraense Emílio Goeldi e Embrapa Amazônia Oriental), pela oportunidade de cursar o Mestrado.

Aos professores do mestrado do Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, que com suas diversificadas formações e experiências, muito contribuíram para enriquecer o meu conhecimento.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior – CAPES pela concessão de Bolsa de Mestrado durante o segundo ano do curso.

À minha orientadora, Dra. Marlúcia Bonifácio Martins, por ter aceitado me orientar neste trabalho, pelos ensinamentos, pela oportunidade de crescimento. Fundamentalmente, agradeço por ter conduzido meus primeiros passos na pesquisa.

Ao Dr. Hermes Fonseca de Medeiros, pela permanente disposição e dedicação em ajudar, pelo apoio nas coletas de campo, pelas contribuições, ensinamentos e auxílio com as análises estatísticas. Agradeço também à sua família pela hospitalidade em Altamira durante a semana de análise de dados.

Ao Dr. Felipe Rossetti de Paula, pela colaboração nos estudos para ingresso no mestrado.

Ao Dr. Henrique Cattanio, por sua colaboração ao conceder os dataloggers para coleta de dados.

Ao Dr. Marcelo Carim e sua família, por receber minha equipe de campo na sua casa em Macapá e também pelo apoio com os processos burocráticos para realização da última expedição à FLONA do Amapá.

Ao Renan Guimarães, pelo apoio logístico para realização das coletas.

À minha equipe de campo: Hermes Fonseca, Camila Miranda, Rafael Moia, Reinaldo Vaz, Joelson e Adaiam Leal. Obrigada pelo apoio e bons momentos compartilhados. Obrigada Reinaldo pelas refeições maravilhosas e pela atenção com a equipe.

Aos meus colegas do Museu Paraense Emílio Goeldi: Pena, Rita Santos, Alessandra Lopes, Lêda Costa, Ruana Backman, Raissa Yukari, Eliandreson Almeida, Midian Modesto, Talita Carvalho, Rony Peterson e Rozi Mota, pelo carinho, apoio, incentivo, risadas e momentos descontraídos. Em especial a Catarina Praxedes e Camila Miranda por me ajudarem na identificação das amostras de drosofilídeos, pelos laços de amizade, parceria, cumplicidade e

companheirismo.

Aos queridos colegas de turma do PPGCA, pelos momentos alegres que compartilhamos nestes dois anos, pelas contribuições e apoio. Um agradecimento especial à Paola Negrão e Giovani Rezende, pela oportunidade de transpor a amizade para além do ambiente acadêmico.

Aos meus queridos amigos Cáritas Mercês, Leandro Furtado, Paulo Fernandes e Daniel Pereira pela amizade, cumplicidade e incentivo em todos os momentos. Obrigada por tudo.

À minha família pelo amor, orações, incentivo, dedicação e estímulo constante em relação à conclusão deste trabalho.

À banca examinadora pelas valiosas contribuições.

A todos que de alguma forma contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho, muito obrigada!

RESUMO

Entre os fatores que podem influenciar a distribuição das espécies estão, o clima, a topografia e os estratos da vegetação. Os dípteros que compõem a família Drosophilidae são insetos estreitamente adaptados às condições físicas de seu ambiente, e as respostas às condições ambientais são refletidas na estrutura da comunidade, tamanho das populações e composição local das espécies. Foi testado o efeito da variação dos elementos climáticos e topografia em microescala sobre a riqueza, composição e distribuição de abundância de Drosophilidae frugívoros em uma área de floresta ombrófila densa de terra firme. As coletas foram realizadas em abril/2016, setembro/2016 e setembro-outubro/2017 na grade do Programa de Pesquisa em Biodiversidade da Amazônia (PPBio) na Floresta Nacional do Amapá (0°40'N, 51°10'W; 2°50'N, 52°30'W). A captura dos insetos foi realizada com a utilização de armadilhas com isca de banana fermentada em porções de 100g. Foram contabilizados 2.028 insetos pertencentes à família Drosophilidae, com 674 machos distribuídos em 19 espécies. As espécies se distribuíram de forma seletiva entre os estratos verticais da vegetação e perfis topográficos, com maior riqueza encontrada no sub-bosque e nos níveis topográficos mais baixos da floresta. A heterogeneidade ambiental foi demonstrada pelas variações de abertura de dossel, temperatura e umidade relativa do ar. Independentemente da expedição, com exceção de *D. Sturtevanti*, as espécies demonstraram constância na ocupação dos estratos. As diferentes condições mesoclimáticas e microclimáticas existentes entre os estratos da floresta e perfis topográficos foram determinantes para a estruturação espacial da comunidade de drosofilídeos. No entanto, as diferenças observadas entre as expedições indicam que outros fatores também podem interferir no comportamento destes organismos causando variações na comunidade.

Palavras-chave: Drosophilidae. Elementos do clima. Riqueza de espécies. Abundância. Heterogeneidade de habitat.

ABSTRACT

Among the factors that may influence the distribution of the species are the climate, the topography and the strata of the vegetation. Diptera that make up the Drosophilidae family are insects closely adapted to the physical conditions of their environment, and responses to environmental conditions are reflected in community structure, population size and local species composition. The variation effect of the climatic elements and topography in microscale on the richness, composition and distribution of abundance of frugivorous Drosophilidae was tested, in an area of dense ombrophilous of “terra firme” forest. The collections were conducted in April / 2016, September / 2016 and September-October / 2017 in the Amazonian Biodiversity Research Program (PPBio) in the Amapá National Forest (0 ° 40 "N, 51 ° 10" W; 50 ° , 52 ° 30 ° W). The insects were collected using traps with fermented banana bait in 100g portions. There were 2.028 insects belonging to the family Drosophilidae, with 674 males distributed in 19 species. The species were distributed selectively between the vertical strata of vegetation and topographic profiles, with greater richness found in the understorey and lower topographic levels of the forest. The environmental heterogeneity was demonstrated by the variations of canopy opening, temperature and relative humidity of the air. Independently of the expedition, the species, except *D. sturtevanti*, demonstrated constancy in the occupation of the strata. The different microclimatic conditions between the forest strata and topographic profiles were determinant for the community structure of drosophilids. However, observed differences between expeditions indicate that other factors may also interfere with the behavior of these organisms causing variations in community.

Key words: Drosophilidae. Climate elements. Species richness. Abundance. Habitat heterogeneity.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 - Mapa de localização da FLONA do Amapá, Amapá, Brasil e dos sítios de estudo (perfis) na grade de trilhas delimitada pelo PPBio. Retângulos em preto correspondem aos sítios de amostragens.31
- Figura 2 - Armadilhas utilizadas para captura de drosofilídeos. a) armadilha feita com garrafa pet e b) armadilha de PVC e datalogger utilizado para medir a temperatura e umidade relativa do ar.32
- Figura 3 - Esquema demonstrando a) espaçamento das armadilhas b) disposição dos pontos de coleta nos perfis topográficos.33
- Figura 4 - Retirada dos insetos das armadilhas com o auxílio de um aspirador mecânico.34
- Figura 5 - Comparação dos valores dos elementos mosoclimáticos e microclimáticos nos estratos verticais da vegetação e perfis topográficos amostrados em cada expedição na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) temperatura média, b) variação de temperatura, c) umidade média e d) variação de umidade.41
- Figura 6 - Índices de densidade do sub-bosque e abertura de dossel nos diferentes perfis topográficos analisados na segunda e terceira expedições na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) densidade de sub-bosque, b) abertura de dossel.....42
- Figura 7 - Curvas de rarefação do número de espécies detectadas em função do número de indivíduos da guilda de drosofilídeos frugívoros coletados em cada expedição na FLONA do Amapá, Amapá, Brasil.....45
- Figura 8 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos coletados no com relação aos estratos da vegetação na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil.45
- Figura 9 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos com relação aos estratos da vegetação em cada expedição coletados na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) Primeira expedição, b) Segunda expedição e c) Terceira expedição.....46
- Figura 10 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos com relação à topografia, na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil.47

Figura 11 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos com relação à topografia em cada expedição à Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) Primeira expedição, b) Segunda expedição e c) Terceira expedição.	48
Figura 12 - Distribuição e abundância das espécies em relação a topografia, estratos da vegetação e sítio de coleta para as três expedições na Floresta Nacional do Amapá. a) primeira expedição, b) segunda expedição e c) terceira expedição.	50
Figura 13 - Distribuição e abundância das espécies em relação às variáveis dos elementos climáticos.	51

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Definição de termos e descrição das variáveis ambientais analisadas no presente trabalho.	35
Tabela 2 - Lista das espécies, número de machos, abundância e riqueza de espécies em cada expedição e no total, na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil.	44
Tabela 3 - Índices de similaridade de Jaccard entre estratos da vegetação na FLONA do Amapá, Amapá, Brasil.	47
Tabela 4 - Índices de similaridade de Jaccard entre perfis topográficos na FLONA do Amapá, Amapá, Brasil.	49
Tabela 5 - Resumo dos resultados dos testes PERMANOVA e PERMIDISP para efeito da estratificação da vegetação, topografia e sítio de coleta sobre as distribuições de abundância das espécies de drosofilídeos.	51
Tabela 6 - Resultados dos testes Wilcoxon para a abundância de algumas das espécies entre estratos da vegetação. Os valores na tabela representam a proporção dos indivíduos que foi coletada no dossel. A significância dos testes é informada por * para significância ao nível de 5% e ** para significância ao nível de 1%.	52

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
2.1 Objetivo Geral	18
2.2 Objetivos Específicos	18
3 HIPÓTESES	19
4 REFERENCIAL TEÓRICO	20
4.1 Drosofilídeos	20
4.2 Nicho ecológico e drosofilídeos	21
4.3 Os elementos do clima e sua influência sobre os drosofilídeos	22
4.4 A Topografia e sua influência sobre o mesoclima e os drosofilídeos	25
4.5 Estrutura da floresta seu mesoclima e microclima e a distribuição de drosofilídeos	27
5 MATERIAL E MÉTODOS	30
5.1 Área de estudo	30
5.2 Coleta de dados	32
5.3 Análise dos dados	36
5.3.1 Elementos Climáticos	36
5.3.2 Riqueza de espécies	37
5.3.3 Estrutura da floresta e padrões de abundância e distribuição nas comunidades de Drosophilidae	38
5.3.4 Padrões de distribuição das espécies mais abundantes entre os estratos da vegetação ...	39
6 RESULTADOS	40
6.1 Caracterização dos perfis topográficos e estratos da floresta	40
6.2 Padrão geral de ocorrência e riqueza de drosofilídeos na Floresta Nacional do Amapá	42
6.3 Riqueza de espécies e composição entre os estratos da vegetação e perfis topográficos	45
6.4 Padrão de distribuição e abundância das espécies em relação a topografia e estratos da vegetação	49

7 DISCUSSÃO	53
7.1 Caracterização dos perfis topográficos e estratos da floresta.	53
7.2 Riqueza de drosofilídeos na Floresta Nacional do Amapá	53
7.3 Efeito dos estratos verticais da floresta e perfis topográficos sobre a riqueza e composição de drosofilídeos	55
7.4 Padrão de distribuição e abundância das espécies em relação aos estratos verticais da floresta	56
8 CONCLUSÃO	57
REFERÊNCIAS	58

1 INTRODUÇÃO

A riqueza de espécies e a composição de comunidades ecológicas podem estar condicionadas a diversos fatores ambientais, entre estes, a heterogeneidade do habitat (SHORROCKS; SEVENSTER, 1995; DURÃES *et al.*, 2005), definida como a complexidade e/ou a variabilidade de uma propriedade do sistema no espaço e/ ou no tempo (LI; REYNOLDS, 1995).

As comunidades naturais são afetadas simultaneamente tanto pela heterogeneidade espacial, quanto pela heterogeneidade temporal (KRIJGER, 2000). No entanto, a heterogeneidade espacial vem sendo apontada como fator mais importante para a diversidade de espécies em uma comunidade, por ofertar maior quantidade de micro-habitat, maior gama de condições microclimáticas, maior disponibilidade de nichos e recursos alimentares, possibilitando assim a coexistência de um maior número de espécies em uma mesma área (KRIJGER, 2000; TEWS *et al.*, 2004; TOWNSEND *et al.*, 2009).

No caso dos insetos, a dinâmica populacional é altamente afetada pela heterogeneidade do ambiente (THOMAZINI; THOMAZINI, 2000). Os dípteros que compõem a família Drosophilidae são insetos estreitamente adaptados às condições físicas de seu ambiente, e as respostas às condições ambientais (pluviosidade, temperatura, umidade e insolação) são refletidas na estrutura da comunidade, tamanho das populações e composição das espécies das assembleias (MARTINS, 1987, 2001; BALANYA *et al.*, 2006; TORRES; MADI-RAVAZZI, 2006; MATA *et al.*, 2008).

A guilda de Drosophilidae associada a frutos é composta pela maioria das espécies conhecidas de drosofilídeos neotropicais (VALENTE; ARAÚJO, 1991; LEÃO; TIDON, 2004; VALADÃO *et al.*, 2010), onde a maior parte das espécies pertencem ao gênero *Drosophila* (BÄCHLI, 2018). No Brasil, dentre os subgêneros de *Drosophila*, destacam-se *Sophophora* com 32 espécies e o *Drosophila* com 143 espécies registradas (TIDON *et al.*, 2018). Todas as espécies do subgênero *Sophophora* conhecidas podem ser associadas a frutos em decomposição, enquanto que as espécies do subgênero *Drosophila* podem também ser atraídas a flores (PIPKIN *et al.*, 1966; BRNCIC, 1983; SCHMITZ *et al.*, 2010 a; SILVA; MARTINS, 2004) fungos (GOTTSCALK *et al.*, 2009) cactos (MATZKIN, 2005; MORAES; SENE, 2003; MANFRIN; SENE, 2006) e outros produtos vegetais.

Entre os fatores que podem influenciar a riqueza e distribuição das espécies, o clima pode ser considerado um dos mais importantes (HEIKKINEN *et al.*, 2007; DIAS *et al.*, 2007;

CASSEMIRO; DINIZ FILHO, 2010), pois a distribuição das espécies no ambiente está intimamente relacionada às características do ambiente físico (CASSEMIRO; DINIZ FILHO, 2010), no caso dos drosofilídeos não é diferente.

Segundo Carvalho (2014), há correlação positiva entre a abundância e riqueza de espécies e o aumento da precipitação. As variações da precipitação no tempo e espaço, juntamente com a atividade convectiva tropical, induzem as características de outros elementos tais como temperatura e umidade relativa que afetam os parâmetros vitais das populações de drosofilídeos como viabilidade, fertilidade, tempo de desenvolvimento e outros fatores que influenciam a taxa de aumento e sobrevivência da população (TORRES; MADI-RAVAZZI, 2006; ALBURQUERQUE *et al.*, 2010).

Em um cenário de mudanças climáticas globais, o aumento na magnitude e frequência de perturbações ambientais extremas levará a um desequilíbrio das interações espécie-meio, constituindo-se como um fator de ameaça à biodiversidade (ALEIXO *et al.*, 2010). Estas alterações podem causar oscilações na riqueza e abundância de espécies, em consequência das diferenças na tolerância das populações a condições climáticas específicas, que irão determinar o limite de sobrevivência das espécies (PARSONS, 1990, 1991; MATA *et al.*, 2008; POPPE *et al.*, 2013).

Outro fator que influencia a distribuição das espécies é a variação de altitude, que é um importante aspecto da topografia, sendo os gradientes altitudinais ideais para testar a generalidade de padrões na variação de abundância e riqueza de espécies.

Estudos apontam que a variação altitudinal tem um papel fundamental na determinação da diversidade desses organismos, pois a distribuição das espécies será explicada pela variabilidade de ambientes que poderão explorar (TANABE *et al.*, 2001; GONZÁLEZ-MEGÍAS *et al.*, 2007). Para Omena-Jr e Martins (2007), a existência de lagos e igarapés permitem ambientes mais estáveis em termos de variações microclimáticas, sugerindo uma seletividade das espécies entre perfis topográficos. Mesmo variações pequenas de topografia poderão ser importantes, pois promoverão um conjunto de fatores ambientais específicos que atuarão sobre a distribuição dos drosofilídeos.

A estrutura vertical da floresta também pode influenciar a riqueza e distribuição das espécies no ambiente. Esse padrão de distribuição espacial tem sido estudado com dificuldades em florestas tropicais devido o acesso às amostras nos estratos superiores e pela complexidade estrutural nestas áreas (TODA, 1992). No entanto, muitos insetos são adaptados a viver nas copas das árvores, raramente chegando ao solo (PRIMACK; RODRIGUES, 2001).

A distribuição vertical dos organismos é determinada por um conjunto de fatores, entre eles, a heterogeneidade da vegetação, a disponibilidade de recursos, adaptações microclimáticas e aos ciclos contínuos de produtividade desses ambientes (SCHULTZE *et al.*, 2001; TANABE, 2002; BASSET *et al.*, 2003; SCHMITZ *et al.*, 2014). Segundo Basset *et al.* (2003), a densidade de área foliar, abundância de folhas jovens, flores, frutos e sementes na copa são geralmente maiores que no sub-bosque. Por outro lado, o sub-bosque apresenta maior umidade relativa do ar, além de menores temperaturas, incidência de radiação solar e correntes de ar (SALMAH *et al.*, 1990).

A estratificação vertical de espécies de drosofilídeos já foi demonstrada em florestas nas regiões boreais (TANABE, 2002) e possivelmente reflete a variedade de nichos ao longo de uma dimensão vertical no ambiente. O estudo de Tidon-Sklorz e Sene (1992) sobre distribuição vertical e temporal de espécies de *Drosophila* em ambientes de cerrado demonstrou que as populações deste gênero se distribuem em agregados que variam em tamanho e localização nas matas ciliares.

Os fatores apontados até o momento são considerados determinantes e podem controlar a distribuição das espécies no ambiente, assim como alterar a dinâmica populacional e interferir no espectro das respostas adaptativas das espécies a possíveis mudanças no clima global (AMADOR, 2011).

Quando a variação topográfica é pequena as diferenças mesoclimáticas e microclimáticas associadas a eles devem ser mais sutis. Esta situação é interessante para definir quais alterações mesoclimáticas e microclimáticas interferem nas populações de drosofilídeos. Amador (2011) pesquisando em áreas com pequenas variações topográficas demonstrou a existência de estratificação na composição das guildas de drosofilídeos frugívoros em uma área de floresta amazônica e sugeriu a importância do microclima sobre as variações nesta distribuição, indicando que os pontos mais úmidos com menor temperatura e menor abertura de dossel são mais favoráveis à riqueza específica neste grupo.

O presente estudo visa verificar o efeito da variação mesoclimática e microclimática resultante da variação topográfica e da estratificação da floresta sobre a riqueza, composição e distribuição de abundância de drosofilídeos frugívoros.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Verificar o efeito da estratificação vertical da floresta e da topografia sobre os elementos mesoclimáticos e microclimáticos, riqueza, composição, abundância e distribuição dos drosofilídeos frugívoros em uma área de floresta ombrófila densa de terra firme no estado do Amapá.

2.2 Objetivos Específicos

- Caracterizar os perfis topográficos e estratos da vegetação em termos de elementos climáticos e estrutura da floresta.
- Descrever a riqueza de drosofilídeos na FLONA do Amapá.
- Estimar a riqueza e composição das espécies em função dos estratos da vegetação e perfis topográficos.
- Caracterizar a distribuição de abundância das espécies em relação a topografia e estratos da vegetação.

3 HIPÓTESES

- Os elementos climáticos e estruturais da floresta variam entre os perfis topográficos e estratos da vegetação.
- A estratificação vertical e a variação topográfica contribuem para a riqueza de espécies.
- A riqueza e a composição variam em relação à topografia. A riqueza de espécies segue um gradiente inverso a altitude.
- A riqueza e a composição variam em relação à estratificação vertical da floresta. A riqueza segue um gradiente positivo com os estratos da floresta.
- A distribuição dos drosofilídeos irá responder às variações dos elementos climáticos. Locais de maior umidade e com temperaturas mais amenas devem apresentar maior abundância de drosofilídeos.

4 REFERENCIAL TEÓRICO

4.1 Drosofilídeos

As moscas da família Drosophilidae são conhecidas popularmente, como moscas-da-fruta, possuem tamanho de aproximadamente 3 mm, ciclo de vida curto, que pode chegar a cerca de 90 dias, alta abundância de indivíduos por assembleia, com abundância de assembleias que podem chegar a mais de 40 mil indivíduos em uma coleta (TIDON, 2006; AMADOR, 2011; MARTINS, 1996).

Espécies de Drosophilidae são encontradas desde o nível do mar até 4.100 m de altitude. Ocorrem em todas as partes do mundo, com exceção de regiões árticas, concentrando-se em maior número na região tropical (THROCKMORTON, 1975; MARKOW; O'GRADY, 2005; MARTINS, 1996). No entanto a maior parte das espécies têm distribuição restrita a uma região geográfica e algumas espécies são localmente endêmicas. Um número reduzido de espécies alcança ampla distribuição e são consideradas cosmopolitas (PAVAN, 1959; TIDON *et al.*, 2005).

As moscas desta família compreendem mais de 4.300 espécies descritas, distribuídas em 78 gêneros. O gênero *Drosophila* Fallén 1823 é o maior deles, com 1.207 espécies (BÄCHLI, 2018). Dentro do gênero *Drosophila* destacam-se os subgêneros *Drosophila* com 778 espécies e *Sophophora* com 340 espécies (BÄCHLI, 2018). Dentre as *Sophophora*, seis espécies são cosmopolitas, e invasoras de outras regiões do mundo. No Brasil mais duas espécies de outros gêneros compõem o conjunto de drosofilídeos exóticos detectados: *Zaprionus indianus* e *Scaptodrosophila latifasciaeformis* (TIDON *et al.*, 2018).

Uma das características mais marcantes dos drosofilídeos é sua alta sensibilidade a fatores ambientais (PAVAN, 1959). Segundo Brncic (1983), 90% das espécies do gênero *Drosophila* são delicadamente ajustadas a ambientes específicos, sendo os representantes tropicais mais sensíveis do que os de regiões temperadas (PAVAN, 1959).

Entre os drosofilídeos existe uma variedade de guildas que, de acordo com Magurran (2013), são grupos de organismos que exploram um mesmo recurso de forma similar e pertencem a uma mesma comunidade e não necessariamente estão associados taxonomicamente. As principais guildas de drosofilídeos são: os frugívoros, os antofílicos e os micófagos. Os principais recursos alimentares utilizados por essas moscas são leveduras que colonizam frutos, flores e fungos em decomposição, que são os substratos de alimentação e oviposição para cada conjunto de guilda (PAVAN, 1959). No caso dos drosofilídeos observa-se uma relação bastante consistente entre as guildas e as relações de parentesco indicando

radiações adaptativas relacionadas aos usos de recursos (CARSON, 1971; THROCKMORTON, 1975).

Algumas espécies são ecologicamente restritas, utilizando como sítios de oviposição e alimentação apenas uma espécie de substrato, já outras são mais versáteis, podendo utilizar uma diversidade de recursos (CARSON, 1971; MARTINS, 1996; TIDON *et al.*, 2005).

Estudos voltados à ecologia de drosofilídeos vêm crescendo, devido a estes insetos reunirem características privilegiadas para esta finalidade, como especialização ao habitat, taxonomia estável e cada vez mais conhecida, fácil manipulação e observação, biologia e história natural bem compreendida, padrões de resposta refletidos em outros táxons e ampla distribuição geográfica (PEARSON, 1994).

Os drosofilídeos têm sido abordados em estudos nos mais diversos tipos de ecossistemas nos biomas brasileiros: Manguezal (SCHMITZ *et al.*, 2010), Cerrado (MATA; TIDON, 2013), Caatinga (GARCIA *et al.*, 2014; OLIVEIRA *et al.*, 2016), Restinga (BIZZO; SENE, 1982; BIZZO *et al.*, 2010), Pampas (POPPE *et al.*, 2012; 2013; 2015), Amazônia (MARTINS, 1987; 1989; 2001; MORAIS; MARTINS, 1995; MEDEIROS *et al.*, 2003; BARLOW *et al.*, 2007; GARDNER *et al.*, 2008; FURTADO; MARTINS, 2009; AMADOR, 2011; AMADOR *et al.*, 2011; PRAXEDES; MARTINS, 2013; SCHMITZ *et al.*, 2014; LAVELLE *et al.*, 2016), Mata Atlântica (TIDON-SKLORZ; SENE, 1992; MEDEIROS; KLACZKO, 2004; GOTTSCHALK *et al.*, 2007; DÖGE *et al.*, 2008) e ambientes urbanos (AVONDET *et al.*, 2003; GARCIA *et al.*, 2012).

Estes organismos também estão sendo utilizados para analisar a sobreposição de nicho, competição e coexistência (SEVENSTER; VAN ALFHEN, 1996; MITSUI; KIMURA, 2000; KRIJGER; SEVENSTER, 2001), como indicadores ambientais (FERREIRA; TIDON, 2005; BIZZO *et al.*, 2010), e em estudos sobre invasões biológicas (MARTINS, 1987; TIDON *et al.*, 2003; SILVA *et al.*, 2005; MATA *et al.*, 2010).

4.2 Nicho ecológico e drosofilídeos

Entre as diversas definições propostas para explicar o termo nicho, uma das mais difundidas foi dada por Hutchinson (1957), como sendo um hipervolume “*nicho multidimensional*”, no qual cada dimensão corresponde a uma variável biótica ou abiótica que determina o limite de sobrevivência das espécies, dentro dos quais podem persistir e manter populações viáveis.

Uma espécie pode potencialmente ocorrer e persistir em um determinado local desde que as condições estejam dentro de limites aceitáveis em termos dos seus requerimentos fisiológicos, além disso, o local ofereça os recursos necessários à espécie (PERONI; HERNÁNDEZ, 2011). Os limites de tolerância em termos de condições ambientais (fatores abióticos) e de recursos influenciam o funcionamento dos organismos e são fundamentais para entender os limites de distribuição dos organismos determinando seu nicho ecológico.

Além dos limites de tolerância às variáveis ambientais, o funcionamento dos organismos pode apresentar níveis ótimos de desempenho, onde organismo está melhor adaptado, ou seja, nos quais os organismos alcançam maiores taxas de sobrevivência e deixam o maior número de descendentes (PERONI; HERNÁNDEZ, 2011).

Um dos primeiros estudiosos da ecologia de drosofilídeos, TH Dobzhansky, descobriu que a grande variação genética entre populações selvagens de moscas de fruta lhes permitia adaptar-se a uma enorme diversidade de nichos ecológicos (GLICK, 2008). As populações de drosófila em geral diminuem de tamanho com a intensidade de luz solar e aumentam com a precipitação, umidade relativa e a temperatura (TIDON, 2005). Portanto, o nicho ecológico dos drosofilídeos não é estável ao longo do tempo e espaço, mas sim, dependente das variações climáticas que influenciam tanto nas respostas das moscas quanto na fenologia das plantas que, por sua vez, afetam a disponibilidade de recursos alimentares e sítios de oviposição (VALENTE; ARAÚJO, 1991).

Desta forma, o estudo do nicho ecológico dos drosofilídeos pode ajudar a compreender como a comunidade está estruturada, como a diversidade local se mantém e conseqüentemente, como se dá a coexistência das espécies (GOTTSCHALK, 2008).

4.3 Os elementos do clima e sua influência sobre os drosofilídeos

Entre os fatores que geram a variabilidade ambiental está o clima, descrito como o estado médio das condições e características da atmosfera em um intervalo de tempo, sendo definido quantitativamente através dos valores dos elementos climáticos (HARTMANN, 1994). Os fatores climáticos podem ser estudados em diferentes escalas (STOUTJESDIJK; BARKMAN 2014). O *macroclima* se refere à situação média de longo prazo que ocorre independentemente da topografia, tipo de solo e vegetação. O *mesoclima* é uma variante local do macroclima resultado da topografia, da vegetação ou da ação antrópica. O *microclima* se refere a variações devidas a proximidade da superfície do solo (entre aproximadamente 2m acima e 1m dentro do solo), superfície de folhas, fissuras em rochas, etc.

As florestas possuem características físicas que alteram direta e indiretamente todas as

variáveis climáticas (radiação, temperatura, umidade do ar, vento etc.), de forma que o microclima do sub-bosque florestal é bastante diferenciado de uma área aberta localizada a poucos metros de distância do mesmo (HOFMANN, 2010).

A região Amazônica é caracterizada por um clima quente e úmido, onde os gradientes de temperaturas são muito estritos, apresentando uma média anual entre 24 e 26°C, muita nebulosidade e bastante precipitação convectiva, com média de aproximadamente 2.300 mm.ano⁻¹, e a ocorrência de grande incidência dos raios solares durante todo ano (FISCH *et al.*, 1998; ANANIAS *et al.*, 2010).

O clima da Amazônia é caracterizado principalmente pelo regime de chuvas. A variabilidade espaço-temporal da precipitação na região amazônica estabelece basicamente dois regimes pluviométricos distintos, um chuvoso com elevada atividade convectiva entre dezembro e maio, e um período mais seco (com menor atividade convectiva), entre os meses de julho a outubro, tendo os meses de junho e novembro como meses de transição entre um regime e outro (ANANIAS *et al.*, 2010).

A pluviosidade influencia a assembleia de drosofilídeos aumentando a abundância de indivíduos, sugerindo que a época chuvosa seja propícia para o desenvolvimento, emergência e sobrevivência desses indivíduos (TORRES; MADI-RAVAZZI, 2006; CARVALHO, 2014; SRINATH; SHIVANNA, 2014). Além disso, no período chuvoso há maior disponibilidade de recursos utilizados para estes organismos (ROQUE *et al.*, 2009). As populações tropicais de drosofilídeos, mais precisamente aquelas em florestas úmidas, estão sujeitas às mudanças ambientais causadas pela alternância entre os períodos secos e chuvosos (DOBZHANSKY; PAVAN, 1950; SENE *et al.*, 1980; BORBA; NAPP, 1985; MARTINS, 1987).

A umidade relativa é outra variável que afeta as populações de drosofilídeos (MEDEIROS, 2006). Segundo suas pesquisas na mata atlântica, a distribuição de espécies de *Drosophila* se dá em resposta ao gradiente de proximidade com corpos d'água como uma estratégia de controle à perda de água, que pode ser explicada por características fisiológicas como a estrutura cerosa de seu exoesqueleto, a capacidade de absorção e reabsorção diretamente da atmosfera. Bublly *et al.* (2012) afirmaram que, no período seco as espécies do gênero *Drosophila* tendem a migrar para ambientes com condições adequadas, a fim de mitigar as altas temperaturas e baixa umidade. Um fator importante para a distribuição e comportamento dos insetos de uma maneira geral é o estresse à dessecação (BAZINET *et al.*, 2010). Espécies que ocorrem em florestas como *Drosophila birchii*, demonstram limitações no potencial de evoluir para resistência a dessecação (HOFFMANN *et al.*, 2003). Segundo este autor, alterações no microclima podem tornar-se fatores limitantes para estes organismos quando submetidos às

condições decorrentes da fragmentação das florestas tropicais. Já espécies cactofílicas normalmente encontradas em áreas desérticas como *D. mojavensis*, possuem adaptações que as tornam mais resistentes à dessecação perdendo água mais lentamente (GIBBS *et al.*, 2003).

A temperatura está fortemente relacionada com a diversidade nos padrões de desenvolvimento, morfologia, fisiologia e comportamento dos drosofilídeos (DAVID *et al.*, 2005). Em clima temperado, David *et al.* (1997) e Brncic (1968) destacaram que a temperatura é um fator determinante e por apresentar variações acentuadas entre as estações, influencia diretamente tanto na plasticidade fenotípica, como no tamanho corporal, comprimento de asas e tórax, pigmentação e quantidade de cerdas dos drosofilídeos. Medeiros (2006) ressaltou que o sobre ectotérmicos difere do efeito de outras pressões do ambiente, por penetrar livremente o corpo dos organismos interferindo em todas as funções metabólicas, indicando que estas espécies respondem às variações de temperatura de forma distinta, adaptando-se a diferentes microhabitats. A escolha de habitats é uma alternativa efetiva para controlar a temperatura corporal e manter o equilíbrio térmico com o ambiente (GIBBS *et al.*, 2003).

Schmitz *et al.* (2014) em um experimento sobre as oscilações do padrão circadiano de atividades ao longo do dia, mostrou que as oscilações de temperaturas ao longo do dia no sub-bosque da floresta foram maiores aproximadamente entre 12 e 16h, estes horários coincidem com uma queda na atividade dos drosofilídeos. Os autores afirmam que, a maior parte dos drosofilídeos apresenta maior atividade durante a manhã, diminuindo a partir das 12h. Algumas espécies como *Drosophila malerkotliana* e *Drosophila fulvimacula* apresentam um pico secundário no final da tarde.

O regime de luz de uma floresta está intimamente relacionado com o seu grau de complexidade estrutural, o que define ambientes mais ou menos iluminados, afetando a dinâmica das espécies existentes nos diferentes ambientes (clareira, sub-dossel e sub-bosque) e que estão adaptadas a esses diferentes regimes de luz (HOGAN; MACHADO, 2002). Segundo estes autores, fatores como a latitude, topografia, a estrutura da floresta (altura do dossel, área basal, densidade de indivíduos), a nebulosidade e outros fatores climáticos, irão determinar tanto a qualidade, quanto a quantidade de luz que chega na floresta. Segundo Kumar *et al.* (2007), a luminosidade pode interferir na fertilidade dos drosofilídeos, no tempo que um adulto leva para emergir, na pigmentação, no tamanho do corpo, e até sobre o comportamento de corte dos machos, contudo, cada espécie pode apresentar uma resposta peculiar. Espécies como *D. malerkotliana* e *D. melanogaster*, submetidas à intensidade de luz equivalente ao de áreas desflorestadas tendem a acelerar o desenvolvimento e reduzir o número de descendentes (SOARES, 2011).

4.4 A Topografia e sua influência sobre o mesoclima e os drosofilídeos

A palavra "topografia" deriva das palavras gregas "topos" (lugar) e "graphen" (descrever), o que significa, a descrição exata e minuciosa de um lugar (DOMINGUES, 1979). Segundo Rodrigues *et al.* (2007), numa escala local, a topografia tem sido considerada como a variável mais importante na distribuição espacial e na estrutura das florestas tropicais, porque ela comumente corresponde às mudanças nas propriedades dos solos, particularmente no regime de água e na fertilidade.

A elevação que corresponde à altitude do terreno está relacionada à distribuição altitudinal do solo e do clima, condicionando diferentes padrões vegetacionais na paisagem (SCHMIDT *et al.*, 2003). A declividade por sua vez possui ação direta sobre o equilíbrio entre a infiltração de água no solo e escoamento superficial, além de controlar a intensidade dos fluxos de matéria e insolação (SCHMIDT *et al.*, 2003).

De acordo com da Costa Siqueira e Rocha (2013), com o aumento da altitude há diminuição da temperatura, da produtividade primária e da área disponível para ocupação, há mudanças na complexidade do habitat, na quantidade de recursos alimentares, nas interações interespecíficas, no balanço hídrico, na umidade e na pressão parcial de O₂ e CO₂, e há maior intensidade de radiação ultravioleta. Todos estes fatores podem limitar, em alguma extensão, a distribuição e a biologia das espécies que vivem em um ambiente com gradiente altitudinal (NAVAS, 2002; NANIWADEKAR; VASUDEVAN, 2007).

Segundo Purificação *et al.* (2013), há dois modelos principais que representam a distribuição da riqueza de espécies ao longo de gradientes altitudinais. O primeiro modelo, consiste no modelo monotônico, no qual ocorre decréscimo linear do número de espécies com o aumento da altitude, o que já foi constatado em estudos com plantas (STEVENS, 1992), morcegos (PATTERSON *et al.*, 1996) e aves (TERBORGH, 1971, 1977; RAHBK, 1997). O segundo modelo defende um padrão em forma de domo, com maior riqueza de espécies nas faixas intermediárias do gradiente elevacional (PURIFICAÇÃO *et al.*, 2013), como demonstrado nos estudos realizados com mamíferos não voadores (GEISE *et al.*, 2004), insetos (MCCOY, 1990; FLEISHMAN *et al.*, 1998) e aves (RAJÃO; CERQUEIRA, 2006).

Colwell e Lees (2000) criaram uma teoria chamada de Efeito de Domínio Médio (*Mid-domain Effect*) para explicar o modelo simétrico em forma de domo. Segundo esses autores, há sobreposição das espécies características de altitudes mais elevadas com as de baixas altitudes em seus limites de distribuição topográficas, ou seja, em altitudes intermediárias as espécies

que se distribuem nas extremidades da cota altitudinal acabam ocupando uma mesma faixa de altitude.

Estudos com drosofilídeos em gradientes de altitudes foram realizados por Alcorta – Azcue *et al.* (1986) no norte da Espanha, lá a altitude foi um fator limitante para a abundância e riqueza de Drosophilidae, e houve diminuição marcante tanto em número de indivíduos quanto em número de espécies em altitude acima de 700 m. Guruprasad *et al.* (2010) estudaram a influência das variações altitudinais e sazonais sobre a densidade de 20 espécies de *Drosophila* na Índia e também verificaram que a altitude afeta de maneira negativa a abundância e riqueza das espécies.

Um estudo realizado na floresta Montana de Mt Oku na África Central, com amostras em sete locais uniformemente espaçados de 2200 m a 2800 m, não mostrou nenhum efeito significativo da altitude sobre a riqueza de espécies, mas um efeito forte foi encontrado na abundância, e podem estar associados à heterogeneidade ambiental em cada local de estudo (PRIGENT *et al.*, 2013).

Achumi *et al.* (2013) analisaram a variação altitudinal (1500, 1800, 2100, 2400 e 2700 m) e sazonal em espécies de *Drosophila* do Monte Japfu em Nagaland, no nordeste da Índia, ao longo de um ano. Estes autores observaram a influência da altitude nas densidades populacionais e abundância relativa das diferentes espécies em diferentes estações do ano, e encontraram maior diversidade de drosofilídeos a 1800m acima do mar.

O estudo de Guilin e Lisbeth (2015), sobre a diversidade de drosofilídeos em três níveis de altitude (1700 m, 2200 m e 3400 m), na província de Napo, no Equador, mostrou que a 1700 m de altitude a diversidade de espécies foi média, enquanto que a 2200 m a diversidade foi alta e a 3400 m a diversidade foi baixa.

O trabalho de Megha e Krishna (2015) no estado de Karnataka, Índia, analisou o efeito da variação altitudinal (800m a 1200m) sobre espécies do gênero *Drosophila*, e observou que a diversidade de espécies foi mais alta a 800m e começou a declinar com o aumento da altitude, mostrando que o padrão de distribuição dessas moscas em diferentes altitudes foi desigual no espaço e no tempo.

Sarswat *et al.* (2016) estudaram as assembleias de drosofilídeos ao longo de um gradiente altitudinal e identificou a diminuição da riqueza e abundância de moscas coletadas em altitudes mais elevadas e com a máxima abundância de moscas coletadas em altitudes intermediárias. Segundo estes autores, as condições climáticas severas em altitudes mais elevadas podem explicar a diminuição densidade populacional de todas as espécies, e o alto grau de heterogeneidade no clima e na vegetação na região intermediária pode explicar a máxima

abundância nesta área.

Céspedes e Rafael (2017) realizaram um estudo sobre a diversidade e composição de espécies do gênero *Drosophila* em uma variação de 3100 a 4000 m de altitude em Cruz Loma, Pichincha, Ecuador. Neste estudo a maior quantidade de espécies e indivíduos foi observado no ponto de amostra mais baixo a 3100 m, este número decresceu rapidamente até chegar a zero a 3850 m acima do nível do mar, onde a área de amostragem é caracterizada por um número muito pequeno de arbustos, tais condições dificultariam o estabelecimento de populações devido à ausência de um refúgio contra o vento e chuva, necessários também para obtenção de alimento e lugares para oviposição e cópula.

Uma pesquisa sobre o polimorfismo de inversão cromossômica em *Drosophila mediopunctata*, examinou as variações sazonal e altitudinal nas frequências das inversões, em uma área de mata atlântica com altitude entre 700 a 1660 metros (ANANINA *et al.*, 2004). Estes autores verificaram que as frequências de inversões cromossômicas variam sazonalmente, assim como em resposta à altitude, indicando que as variações de temperatura também atuam como fortes pressões seletivas nestes organismos.

4.5 Estrutura da floresta seu mesoclima e microclima e a distribuição de drosofilídeos

A fisionomia de uma floresta, manifestada pela aparência de sua vegetação, de acordo com as condições climáticas e pedológicas da região, é determinada pela estrutura da formação vegetal, tanto no sentido vertical, como no sentido horizontal (PEREIRA, 2010).

Segundo Pereira (2010), a estrutura horizontal está relacionada com o grau de proximidade ou de afastamento das espécies vegetais, considerando seu porte (ervas, arbustos, árvores). Para Lamprecht *et al.* (1990), este tipo de estrutura resulta das características e combinações entre as quantidades em que cada espécie ocorre por unidade de área (densidade), da maneira como estas espécies se distribuem na área (frequência) e do espaço que cada uma ocupa no terreno (dominância).

Já a estrutura vertical de uma floresta depende da região fitoecológica, do estágio de sucessão e do estado de conservação, podendo apresentar, por exemplo, sub-bosque, estrato inferior, estrato médio e estrato superior (SOUZA; SOUZA, 2004). O número de estratos é uma peculiaridade de cada floresta associada às diferenças em composição de espécies, relações competitivas, restrições ambientais e perturbações antrópicas ou naturais (LATHAM *et al.*, 1998). De acordo com Durigan (2009), as tentativas de estratificação em florestas tropicais, em geral têm sido baseadas na divisão arbitrária das árvores em classes de altura.

Os estratos médio e inferior, são formados por árvores de menores dimensões, formam o

sub-dossel da floresta, os quais abrigam quase sempre, a maior quantidade de espécies de arbóreas (SANQUETTA *et al.*, 2011).

No estrato superior, conhecido como dossel da floresta, encontram-se as árvores mais altas e geralmente com as maiores copas (SANQUETTA *et al.*, 2011). A estrutura do dossel é caracterizada pela organização dos seus componentes (ramos, galhos, folhas, troncos, flores e frutos), os quais afetam diretamente a extensão e o posicionamento das aberturas, modificando o microclima no interior da sua formação, especialmente em florestas tropicais, onde o dossel pode variar muito, tanto espacial como temporalmente (PEZZOPANE *et al.*, 2002; SOUZA *et al.*, 2014).

As características abióticas e bióticas da porção superior do dossel de florestas tropicais são diferentes daquelas das camadas inferiores da floresta (CURTO *et al.*, 2013). Ao longo do perfil vertical de florestas tropicais, a estrutura e composição da vegetação promovem heterogeneidade na disponibilidade dos recursos, sendo destacável a redução exponencial da irradiância a partir do dossel em direção ao sub-bosque (CASTRO, 2000; KENZO *et al.*, 2015). No estrato inferior das florestas chega, geralmente, apenas 1-2% da irradiância disponível nas camadas superiores do dossel (KENZO *et al.*, 2015).

Portanto, os estratos superiores tendem a apresentar temperaturas mais elevadas e umidade relativa do ar mais baixas, quando comparados com os estratos inferiores (PINTO-COELHO, 2009). De acordo com Schmitz *et al.* (2014), a luminosidade e a intensidade dos ventos que alcança o sub-bosque também é apenas uma pequena parte daquela que atinge o dossel, por isso o sub-bosque se constitui em um ambiente mais tamponado e menos sujeito a grandes oscilações nas condições ambientais.

O número, tamanho e localização de aberturas do dossel da floresta têm influência direta na variação da temperatura e umidade do ar, na temperatura do solo no sub-bosque (PEZZOPANE *et al.*, 2002) e no padrão de luz no sub-bosque ou sobre o solo (GANDOLFI, 2000; PEZZOPANE *et al.*, 2005). Quanto maior a abertura de dossel, maior a quantidade e intensidade de luz (PEARCY, 1999).

Os estratos verticais de florestas são importantes elementos de estudo, uma vez que abrigam diferentes nichos ecológicos e permitem a coexistência de diferentes grupos de espécies, sendo importantes indicadores de sustentabilidade ambiental de uma floresta (SOUZA *et al.*, 2003).

A fisionomia da floresta, arquitetura das plantas e a disponibilidade de recursos fazem com que as florestas estratificadas suportem maior diversidade de espécies vegetais e animais, devido a maior diferenciação de nichos ecológicos (BASSET *et al.*, 2003), fazendo com que as

espécies animais apresentem preferências por estratos que lhe ofereçam micro-habitats propícios ao seu estabelecimento (MORATO, 2001).

A distribuição vertical de animais já foi documentada para mamíferos (BERNARD, 2001), aves (ROBERTSON *et al.*, 2008), anfíbios (FERREIRA *et al.*, 2012) e para diversos grupos de artrópodes, como borboletas (VRIES *et al.*, 1997), aranhas (SORENSEN, 2003) formigas (BRUEHL *et al.*, 1998) e alguns insetos herbívoros (BASSET *et al.*, 1992).

Para drosofilídeos, estudos detalhados sobre distribuição vertical foram realizados principalmente em florestas de clima temperado e boreais de várias partes do mundo (SHORROCKS, 1975).

Em ambientes de clima temperado, os principais trabalhos realizados são de Tanabe *et al.* (2001); Tanabe (2002) e Toda (1992). Tanabe *et al.* (2001) mostraram que houve uma associação positiva entre a complexidade da floresta e a maior diversidade de espécies. Tanabe (2002) sugeriu que a complexidade vertical da estrutura da folhagem na floresta afeta a prevalência da estratificação vertical das espécies. Segundo Toda (1992) há correlação positiva entre a diversidade da folhagem e o alto grau de segregação vertical do hábitat com a distribuição das espécies de drosofilídeos. Segundo este autor, muitas espécies com preferência de dossel usam seiva de árvores para alimentação ou reprodução.

O primeiro estudo sobre distribuição vertical de drosofilídeos em clima tropical foi desenvolvido em savanas a Costa do Marfim (LACHAISE, 1975). Este autor identificou dois estratos de distribuição, e observou que os sexos se distribuíam diferentemente entre eles, com os machos predominando no dossel e as fêmeas no sub-bosque.

Kratz *et al.* (1982) realizaram um estudo em mata subcaducifólia na região centro-oeste do Brasil e concluíram que as diferentes espécies de drosofilídeos apresentam diferentes padrões de distribuição em relação às alturas. Tidon-Sklorz e Sene (1992) desenvolveram um estudo em uma área de mata mesófila semi-decídua no estado de São Paulo e demonstraram que as populações desta família se distribuem verticalmente em agregados, que variam em tamanho e localização na floresta ao longo do ano.

O estudo de Amador (2011) na floresta amazônica, mostrou que há mudança de composição e aumento no número de espécies nos estratos superiores, o que indica claramente a existência de diferenciação vertical da assembleia seguindo a estratificação da vegetação, confirmando que a estratificação da floresta contribui para a diversidade local e sugeriu a possível influência do microclima nos padrões de estratificação desses organismos.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Área de estudo

A Floresta Nacional do Amapá (FLONA-AP) é uma Unidade de Conservação (UC) de Uso Sustentável Federal, sob administração do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). Esta Unidade de Conservação foi criada em 10 de abril de 1989 pelo Decreto-lei Federal nº 97.630, com uma área de 412.000 ha. Localiza-se no centro do estado do Amapá e abrange terras dos municípios de Amapá, Ferreira Gomes e Pracuúba, entre os rios Falsino e Araguari (0°40'N, 51°10'W; 2°50'N, 52°30'W), distante cerca de 120 km em linha reta da capital, Macapá. O acesso a partir do município de Porto Grande se dá por via fluvial, pelo rio Araguari, distante cerca de 30 km da entrada da unidade (BERNARD, 2006).

A região da Floresta Nacional do Amapá encontra-se sob o domínio do Clima Tropical Quente-Úmido, com chuvas em todas as estações do ano. O período mais chuvoso estende-se de dezembro a julho, e o de estiagem de agosto a novembro (ICMBio, 2014). A precipitação média anual ao Sul da bacia do Rio Araguari, próximo ao início da FLONA é equivalente a 2.300 mm, enquanto que a temperatura média fica em torno de 26 °C (OLIVEIRA *et al.*, 2010).

A FLONA-AP apresenta uma fisionomia florestal não homogênea, onde a paisagem é caracterizada predominantemente pela floresta ombrófila densa de terra-firme, com algumas áreas alagadas (várzeas e igapós) (ICMBio, 2014). A altitude varia de 50 a 460 m acima do nível do mar (ICMBio, 2014). No geral, esta unidade de conservação é muito bem preservada, com muitas partes ainda intocadas devido ao difícil acesso à área, com áreas protegidas em seu entorno.

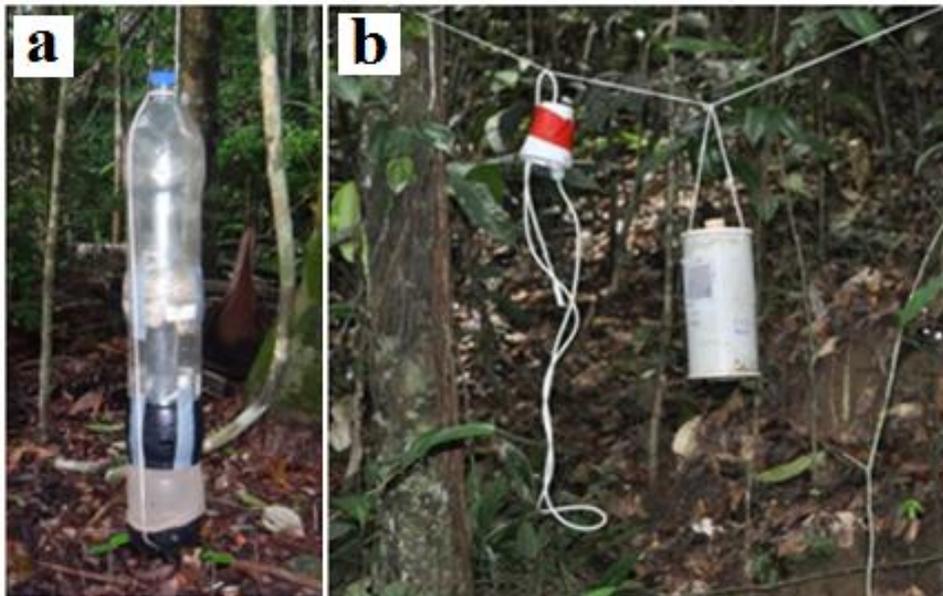
Os sítios de estudo foram estabelecidos dentro da grade delimitada pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade – PPBIO Amazônia Oriental, inserida na parte sul da Floresta Nacional do Amapá. A grade do PPBIO consiste em uma área de 25 km² formada por 12 trilhas com 5 km de comprimento cada (6 trilhas orientadas no sentido Norte-Sul e outras 6 trilhas no sentido Leste-Oeste). As trilhas são paralelas e se encruzam perpendicularmente a cada 1 km, sendo definidas e marcadas com um sistema de GPS geodésico. A cada 100 m de trilha é fixado um marco de PVC informando a coordenada no sistema de trilhas. Nesses pontos estão notificadas as medidas topográficas. Na grade a variação de altitude é de 63m a 172 m acima do nível do mar.

Os sítios de estudo foram selecionados dentro da grade onde foi possível detectar os maiores gradientes de altitude, seguindo a topografia do baixio até o platô. Foram definidos três

5.2 Coleta de dados

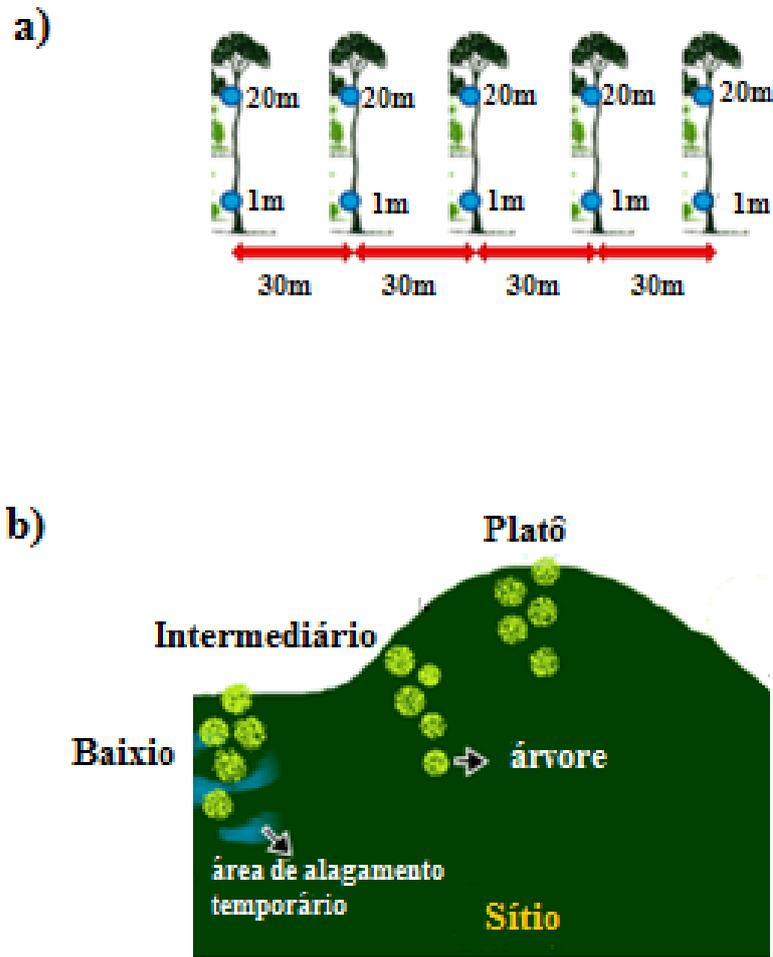
A coleta de dados foi feita em 3 expedições, realizadas em 26 de abril a 07 de maio de 2016 (inverno), 31 de agosto a 13 de setembro de 2017 (verão) e 23 de setembro a 09 de outubro de 2017 (verão). Os insetos foram capturados com a utilização de dois tipos de armadilhas equivalentes (MEDEIROS; KLACZKO, 1999; MARTINS *et al.*, 2008) representadas na Figura 2a e Figura 2b. Em todas as expedições foram utilizadas como isca porções de 100g de banana fermentada por 24 horas. Estas armadilhas possuem um raio de atratividade estimada em 10 metros. Em cada sítio foram selecionados 15 pontos (árvores), 5 em cada perfil topográfico: zonas mais baixas, intermediárias e platôs, totalizando 45 pontos por sítio. As armadilhas foram distribuídas nos três sítios de coleta, 10 armadilhas em cada perfil topográfico, sendo 5 em cada estrato da floresta (sub-bosque e dossel), ou seja, em cada ponto foram fixadas duas armadilhas, uma no sub-bosque a 1m do solo e outra no dossel a 20m. A distância mínima entre os pontos foi de 30m. O desenho amostral, portanto, incluiu 3 sítios para cada expedição, 3 perfis topográficos, 2 estratos verticais na vegetação, 90 pontos de armadilha para cada visita, totalizando 270 amostras de insetos (armadilhas) (Figura 3).

Figura 2 – Armadilhas utilizadas para captura de drosofilídeos. a) armadilha feita com garrafa pet e b) armadilha de PVC e datalogger utilizado para medir a temperatura e umidade relativa do ar.



Fonte: a) (MEDEIROS; KLACZKO, 1999) e b) (MARTINS *et al.*, 2008)

Figura 3 – Esquema demonstrando a) espaçamento das armadilhas b) disposição dos pontos de coleta nos perfis topográficos.



Após dois dias de exposição as armadilhas foram retiradas e os insetos capturados com o auxílio de um aspirador mecânico (Figura 4). O conteúdo de cada armadilha foi transferido para tubos de plástico contendo álcool a 70%. As amostras foram devidamente etiquetadas com a identificação da trilha, nível topográfico, estrato e o número da armadilha.

No Laboratório de Ecologia de Invertebrados do Museu Paraense Emílio Goeldi (LEI) os drosofilídeos foram separados dos demais táxons e identificados, ao nível de espécie, através da observação das características morfológicas externas e pela análise da terminália masculina, já que apenas os machos são identificáveis a este nível e contabilizados no estudo. A análise da genitália do macho é o método mais confiável para o reconhecimento de drosofilídeos neotropicais (VILELA, 1992). A identificação foi feita com auxílio de bibliografia especializada disponível em <https://www.taxodros.uzh.ch/index.php>, utilizando-se um microscópio óptico. Após a identificação taxonômica, as moscas foram tombadas na coleção de invertebrados do Museu Paraense Emílio Goeldi.

Figura 4 – Retirada dos insetos das armadilhas com o auxílio de um aspirador mecânico.



Conjuntamente a coleta dos insetos foram mensuradas 12 variáveis ambientais sintetizadas na tabela 1.

Para caracterizar a estrutura da floresta foram medidas a abertura de dossel e densidade do sub-bosque em todos os pontos coletados na segunda e terceira expedições. Os métodos para medidas de abertura de dossel foram descritos por Hogan e Machado (2002), Hu *et al.* (2009) e Paletto e Tosi (2009). Foram realizadas fotos hemisféricas com a utilização de uma câmera digital modelo Nikon D5000 (32 megapixels) e, com o auxílio do programa ImageJ (ABRÀMOFF *et al.*, 2004), foi estimada a porcentagem de abertura de dossel a partir da proporção de pixels brancos na imagem. Para medir a densidade de sub-bosque foi utilizada a metodologia proposta por Voltolini *et al.* (2009). Uma vara de dois metros de altura com 10 secções, onde foi contabilizada quantas secções foram visualizadas a 7 metros de distância do ponto de colocação das armadilhas, considerando-se as 4 direções cardeais.

Foram utilizados dataloggers que mediram temperatura e umidade relativa do ar a cada 10 minutos de forma contínua durante o período de exposição das armadilhas nos pontos de coleta (Figura 2b). Na primeira e segunda expedição, os dados locais de temperatura e umidade relativa do ar foram tomados com a utilização de 6 dataloggers para observar o comportamento

destas variáveis (One Computer Corporation HOBO U23-002). Os perfis topográficos foram distribuídos um por sítio através de sorteio. Em cada perfil foram instalados 2 dataloggers, um em cada estrato da vegetação (1m e 20m). Já na terceira expedição foram utilizados 15 dataloggeres (modelo One Computer Corporation HOBO U23-001 e HOBO U23-002), 9 dataloggeres no sítio 4 (três em cada perfil, sendo 2 no dossel e um no sub-bosque), 6 dataloggeres no sítio 2 (dois em cada perfil, um em cada estrato) e depois os 15 dataloggeres foram transplantados para o sítio 1 onde foram mensurados todos os pontos de coleta.

Os dados de precipitação interna foram tomados na segunda e terceira expedições com a colocação de um pluviômetro a cerca de 1,5m de altura do solo, próximo a cada ponto de amostragem, de acordo com metodologia proposta por Rezende *et al.* (2012). Os diâmetros das aberturas dos pluviômetros para captação da água da chuva foram de 90 mm na segunda expedição e 105 mm na terceira expedição. Estes pluviômetros permaneceram em campo durante período de permanência das armadilhas para coleta de drosofilídeos.

Tabela 1 - Definição de termos e descrição das variáveis ambientais analisadas no presente trabalho.

(continua)

Variáveis ambientais		Definição
1 - Estrato da vegetação	1.1 - Dossel	É o extrato da floresta onde encontram-se as árvores mais altas e geralmente com as maiores copas, cuja cobertura alcança mais de 20 m de altura.
	1.2 - Sub-bosque	Designa o conjunto de vegetação de baixa estatura que cresce em nível abaixo do dossel florestal.
2 - Perfil topográfico	2.1 - Baixio	Corresponde ao terço de menor altitude do gradiente topográfico, sujeitos às flutuações de água de acordo com a estação seca ou chuvosa, onde predominam espécies adaptadas a terrenos arenosos com solos mal drenados ou até hidromórficos.
	2.2 - Intermediário	Corresponde à área de transição entre o baixio e o platô, com características das duas variações topográficas, onde a parte mais baixa assemelha-se ao baixio e a parte mais alta assemelha-se ao platô.
	2.3 - Platô	Corresponde ao terço de maior altitude do gradiente topográfico, com solos argilosos, drenados, pobres em nutrientes e com árvores emergentes.

(conclusão)

Variáveis ambientais mensuradas		Definição
3 - Estrutura da vegetação	3.1 - Densidade de sub-bosque	Corresponde a forma de ocupação da vegetação no estrato inferior da floresta, estando elas em aglomerados ou mais espaçadas.
	3.2 - Abertura de dossel	Corresponde a abertura no dossel que se estende verticalmente para o solo, através de todos os níveis da vegetação.
4 - Elementos mesoclimáticos e microclimáticos	4.1 - Precipitação interna	É o fracionamento de água da chuva que ao ser recebida pelas copas das árvores alcança o solo da floresta.
	4.3 - Intervalo de Umidade (%)	Variância entre os intervalos de umidade máxima e mínima de cada ponto, utilizando os percentis entre 5 e 95%.
	4.4 - Umidade média (%)	Corresponde à média dos valores de umidade relativa do ar medida em um determinado tempo.
	4.5 - Intervalo de temperatura (°C)	Variância entre os intervalos de temperatura máxima e mínima de cada ponto, utilizando os percentis entre 5 e 95%.
	4.6 - Temperatura média (°C)	Corresponde à média dos valores de temperatura medida em um determinado tempo.

5.3 Análise dos dados

5.3.1 Elementos Climáticos

Para diminuir os efeitos de erros sistemáticos de medidas existentes entre dataloggers, para cada equipamento foram calculados valores de correção a serem aplicados às medidas por eles fornecidas. Para isto, os dataloggers utilizados foram colocados em funcionamento juntos dentro do laboratório, dispostos de forma a prevenir que fossem expostos a diferenças climáticas, por um período de 24 horas. Foi calculada a média das medidas obtidas por todos os equipamentos para cada intervalo de tempo de medição, sendo estes valores médios tomados como a melhor estimativa das condições mesoclimáticas e microclimáticas durante o experimento. Em seguida, foram realizados ajustes de regressões lineares entre os valores obtidos por cada datalogger e a média de todos eles juntos. Os valores de interceptos e coeficientes angulares obtidos para cada datalogger foram utilizados para ajustar os valores obtidos em campo, diminuindo a influência de diferenças sistemáticas de medição existentes entre eles.

Para cada período de amostragem foram utilizados apenas os dados do período em que todos os dataloggers estiveram posicionados nos pontos de amostragem, removendo-se os valores obtidos na primeira meia hora após a colocação do último datalogger do dia de

colocação das armadilhas, assim como última meia hora, antes da remoção do primeiro datalogger, do dia da remoção das armadilhas.

Para cada período de exposição foram extraídas quatro variáveis climáticas, a temperatura média “ T_m ”, a umidade média “ U_m ” e os intervalos de variação de temperatura “ T_i ” e umidade “ U_i ”, medidos entre os percentis 5% e 95% destas variáveis. A opção pela medição dos intervalos usando percentis, e não com os valores máximos e mínimos se justifica porque são observados alguns breves picos de medições, possivelmente devidos a manchas de sol ou algum outro evento passageiro. A adoção dos limites escolhidos resulta em valores que representam mais adequadamente os valores máximos e mínimos das curvas de oscilação das medidas, dentro do intervalo observado.

Como não ocorreu precipitação durante os dias de amostragem esta variável não foi considerada na análise. Para testar se as variáveis climáticas (temperatura e umidade) apresentam diferenças entre os sítios, perfis topográficos e estratos da vegetação, assim como suas interações para cada expedição, foram realizadas análises de variância (ANOVAs), com testes de significância por permutações, utilizando o pacote estatístico Vegan (OKSANEN *et al.*, 2017). As mesmas análises foram feitas para testar se a estrutura do habitat apresenta diferença entre os sítios, perfis topográficos, assim como suas interações, no quais os dados da segunda e terceira expedições são analisados juntos. Os resultados dos efeitos significativos foram apresentados com gráficos de Boxplot, com interpolação, utilizando o programa PAST (HAMMER *et al.*, 2001).

5.3.2 Riqueza de espécies

Para testar se a riqueza e composição de espécies diferiu entre os perfis topográficos e estratos da vegetação foram realizadas análises de rarefação das estimativas dos números de espécies, obtidas por algoritmos implementados na plataforma R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011). A opção pela rarefação em função do número de indivíduos e não da rarefação em função do número de amostras se justificou neste estudo por terem sido encontradas baixas densidades de espécimes por amostras. Quando as densidades são baixas o número de indivíduos obtidos se torna o principal limitante da detecção de espécies, justificando a opção metodológica utilizada (GOTELLI; GRAVES, 1996).

A comparação da composição entre os estratos da vegetação e perfis topográficos foram obtidas por meio do Índice de Similaridade de Jaccard (SJ) que expressa a semelhança entre ambientes, baseando-se no número de espécies comuns, utilizando o programa PAST

(HAMMER *et al.*, 2001).

5.3.3 Estrutura da floresta e padrões de abundância e distribuição nas comunidades de Drosophilidae

Para as análises multivariadas de padrões na comunidade de drosofilídeos, os dados de abundância das espécies foram transformados, utilizando a transformação de Hellinger, que consiste na substituição dos valores de cada espécie, em cada unidade amostral pela raiz quadrada da frequência relativa desta espécie: $X = \sqrt{(x_{ij} / \sum x_j)}$ (LEGENDRE; LEGENDRE, 2012). As matrizes de distância foram calculadas utilizando o método de distância euclidiana.

Para avaliar os principais eixos de variação na comunidade de drosofilídeos, assim como a ocorrência de associações entre as abundâncias das espécies em relação às variáveis ambientais, foram feitas análises de redundância (RDA), utilizando o pacote estatístico *vegan* implementado na plataforma R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011). Este é um método que combina regressão e análise de componentes principais (PCA), que pode ser utilizado para a análise conjunta de padrões em comunidades biológicas e variáveis ambientais (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; LEPŠ; ŠMILAUER, 2003).

Para testar a significância dos efeitos das variáveis estrato da vegetação, perfil topográfico e sítio sobre a abundância e distribuição de Drosophilidae, em cada expedição separadamente, foram utilizadas análises de variâncias multivariadas permutacionais (PERMANOVA). Para testar a ocorrência de diferenças, devidas aos mesmos efeitos, quanto à variação na comunidade entre unidades amostrais, foram utilizadas análises multivariadas permutacionais de homogeneidade em dispersões (PERMIDISP). Estas análises foram realizadas utilizando, respectivamente, as funções “*adonis*” e “*betadisper*”, do pacote estatístico *Vegan* (OKSANEN *et al.*, 2017) implementado na plataforma R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011). Uma vez que a metodologia utilizada para estas análises não é adequada para conjuntos de dados que incluam amostras sem nenhum indivíduo, o número de unidades amostrais utilizados nas análises de PERMANOVA e PERMIDISP foi reduzido, considerando como unidades amostrais médias de um conjunto de armadilhas, conforme descrito a seguir:

Para os testes do efeito da estratificação da vegetação, foram usadas como unidades amostrais as médias de todas as cinco armadilhas de um mesmo perfil topográfico, em um mesmo sítio, em uma mesma expedição (resultando em 18 unidades amostrais em cada expedição).

Para testes dos efeitos da topografia e do sítio sobre a abundância foram usadas as médias

dos resultados das armadilhas dos dois estratos da vegetação em um mesmo local (resultando em 45 unidades amostrais por expedição).

5.3.4 Padrões de distribuição das espécies mais abundantes entre os estratos da vegetação

Os padrões significativos detectados nas análises de Permanova, referentes à comunidade como um todo, foram utilizados para a identificação de padrões a serem estudados nas espécies isoladamente. Para isto, para cada espécie que alcançou, pelo menos, 20 indivíduos em uma expedição, foram comparadas as abundâncias entre os estratos da floresta e/ou perfis topográficos, por testes de Wilcoxon para amostras pareadas, por permutação (Monte Carlo, com 99999 permutações), feitos no programa PAST.

6 RESULTADOS

6.1 Caracterização dos perfis topográficos e estratos da floresta

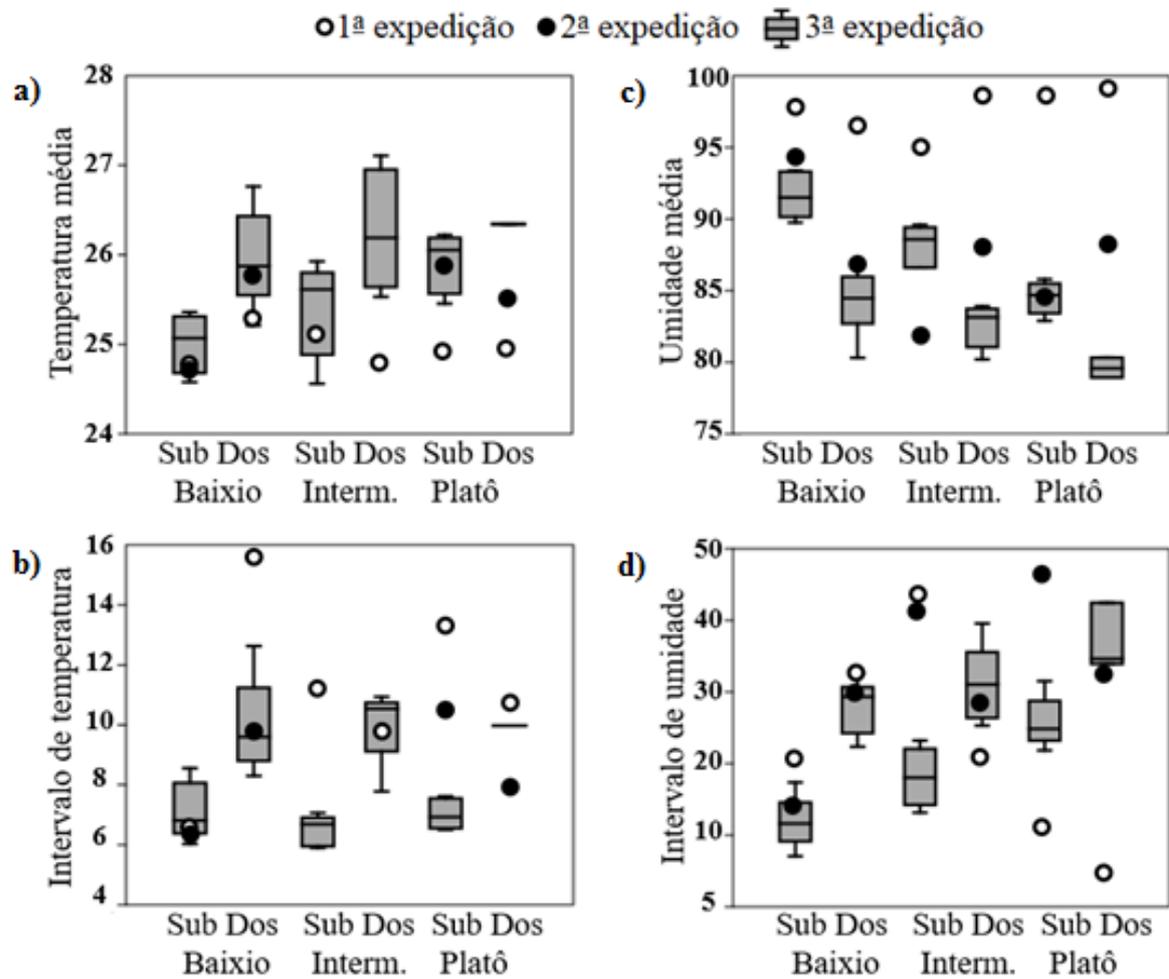
Na figura 5 são apresentados os resultados obtidos com as medições dos elementos mesoclimáticos e microclimáticos (temperatura e umidade) nos três perfis topográficos e nas duas dimensões do estrato da floresta em cada uma das expedições. Apenas na terceira expedição foram obtidas mais de uma medida por estrato e perfil.

Os valores médios de temperatura apresentaram diferenças significativas entre os estratos da vegetação (Permanova $F= 75,7$; $p < 0,001$), entre os perfis topográficos (Permanova $F= 6,7$; $p=0,007$) e entre os sítios de amostragem (Permanova $F= 9,2$; $p=0,001$). Também ocorreram diferenças significativa nos intervalos de variação de temperatura entre os estratos da vegetação (Permanova $F= 34,0$; $p<0,001$) e entre os sítios de amostragem (Permanova $F= 5,9$; $p=0,019$). Em nenhuma das análises foram detectados efeitos significativos para interações. A diferença entre estratos de vegetação foi de maior magnitude do que as detectadas para variações horizontais na floresta. O dossel apresentou temperaturas médias mais elevadas e maior variação de temperatura do que o sub-bosque.

Houve uma variação significativa na umidade do ar entre os estratos da vegetação ($F= 90,9$; $p<0,001$) e entre os perfis topográficos ($F=19,7$; $p< 0,001$).

Quanto ao intervalo de variação de umidade, foram detectados efeitos significativos para os efeitos isolados dos estratos da vegetação, $F= 97,9$; $p< 0,001$), perfis topográficos ($F= 13,8$; $p<0,001$) e sítios de amostragem ($F= 7,7$; $p=0,007$), sem efeito da interação. Os efeitos significativos detectados com parâmetros da umidade do ar correspondem à umidade mais alta e menos variável no baixio e no sub-bosque.

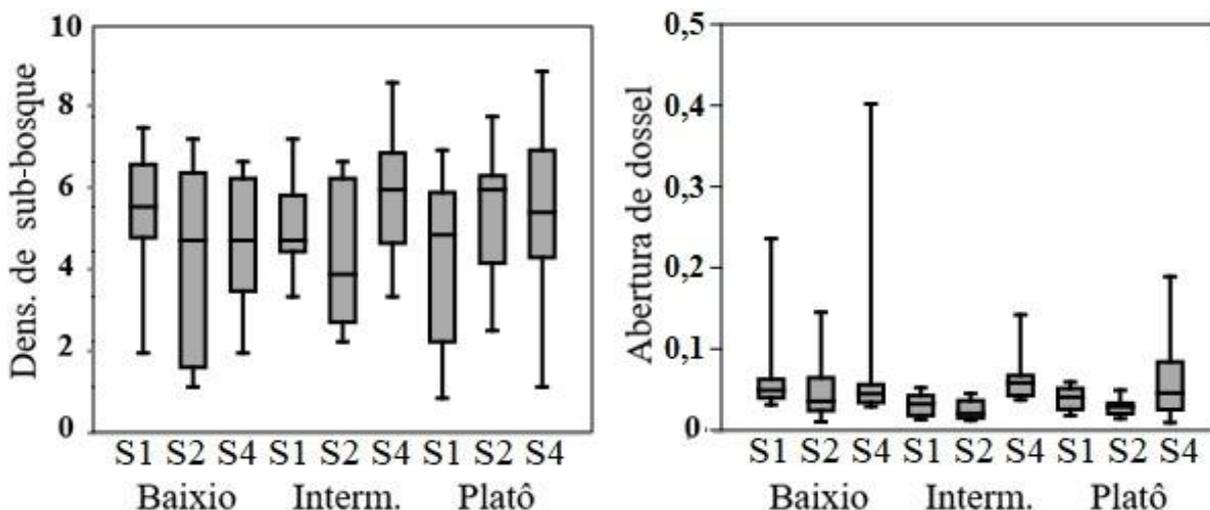
Figura 5 – Comparação dos valores dos elementos mosoclimáticos e microclimáticos nos estratos verticais da vegetação e perfis topográficos amostrados em cada expedição na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) temperatura média, b) variação de temperatura, c) umidade média e d) variação de umidade.



*A ausência de dados de temperatura na segunda expedição resultou de uma falha do datalogger usado em capturar essa variável.

Os resultados das medidas de densidade de sub-bosque e abertura de dossel estão apresentados na figura 6. Através da ANOVAs permutacionais foi verificado que, em ambas as expedições, não houve diferenças significativas nos valores de densidade de sub-bosque, nem entre os sítios, nem entre os perfis topográficos. A abertura de dossel apresentou diferença significativa apenas entre os sítios de amostragem ($F= 3,41$; $p=0,027$).

Figura 6 - Índices de densidade do sub-bosque e abertura de dossel nos diferentes perfis topográficos analisados na segunda e terceira expedições na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) densidade de sub-bosque, b) abertura de dossel.



6.2 Padrão geral de ocorrência e riqueza de drosofilídeos na Floresta Nacional do Amapá

A lista das espécies, a abundância de machos amostrados nas três expedições, o número total e a riqueza de espécies em cada expedição estão listados na tabela 2. No total foram contabilizados 2.028 insetos pertencentes à família Drosophilidae, com 674 machos (33%) distribuídos em 19 espécies representantes de 3 gêneros (*Drosophila*, *Scaptodrosophila* e *Zaprionus*).

A expedição 1 realizada em abril/2016 resultou na detecção de um número menor de espécies do que as demais. Nesta expedição foram contabilizadas apenas 7 espécies. Já na segunda e terceira expedição a riqueza quase duplicou, apresentado 12 e 13 espécies, respectivamente.

A maior parte das espécies pertence ao gênero *Drosophila*, com a maior riqueza do subgênero *Sophophora*, com 10 espécies (52,6%), responsável por 96,9% da abundância total. O subgênero *Drosophila* ocupou a segunda posição em termos de riqueza, com 7 espécies (36,8%), contribuindo com apenas 2,8% para o número de capturas do gênero.

Das 19 espécies identificadas, 84,2% (16) são nativas da região Neotrópica, com abundância total equivalente a 99,7% de todos indivíduos analisados e, 15,8% (3) são exóticas, correspondendo a apenas 2,07% da abundância total

Três morfoespécies, pertencentes ao gênero *Drosophila* ainda não foram descritas, sendo consideradas novas para a ciência. Estas foram designadas pelos códigos: *Drosophila* AC10001, *Drosophila* SA16001 e *Drosophila* SA17001. A primeira já havia sido coletada em

Melgaço (PA) e está em processo de descrição no Laboratório de Ecologia de Invertebrados do Museu Paraense Emílio Goeldi. As demais são registros inéditos. Uma das espécies pertence ao grupo **tripunctata** (SA16001) e a outra foi identificada apenas como pertencente ao gênero *Drosophila*.

As espécies mais abundantes foram *Drosophila sturtevanti* Duda, 1927 (52,1%); *Drosophila prosaltans* Duda, 1927 (12,2%) e *Drosophila neocordata* Magalhães, 1956 (8,3%), todas do grupo **saltans** (subgênero *Sophophora*). Este trabalho registrou a presença de três espécies exóticas, *Drosophila malerkotliana* Parshad and Paika, 1964 (5,9%), *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (0,15) e *Scaptodrosophila latifasciaeformis* (Duda) (0,1%) na FLONA do Amapá, com 40 indivíduos para a primeira espécie e apenas um indivíduo para segunda e terceira.

A abundância de drosofilídeos diferiu entre as expedições. A coleta feita no mês de abril/2016, apresentou maior abundância de indivíduos. Nesta expedição, a espécie mais abundante foi *D. sturtevanti*. Na segunda e terceira amostragens realizadas em setembro/2016 e setembro-outubro/2017, *Drosophila sturtevanti* e *Drosophila willistoni* Sturtevant, 1916 foram respectivamente, as espécies mais abundantes.

A riqueza e composição de espécies também variou entre as expedições. *Drosophila tropicalis* foi coletada apenas na primeira expedição. *Drosophila calloptera*, *Drosophila ellisoni*, *D. SA16001*, *S. latifasciaeformis* e *Z. indianus* foram coletadas apenas na segunda expedição, e *Drosophila equinoxialis*; *Drosophila fulvamacula*, *Drosophila subsaltans*; *Drosophila cuaso* e *D. SA17001* foram coletadas somente na terceira expedição.

Três espécies foram ausentes em uma das expedições: *D. AC10001* e *Drosophila neocardini* ausentes na coleta da primeira expedição e *D. malerkotliana* ausente na coleta da segunda expedição.

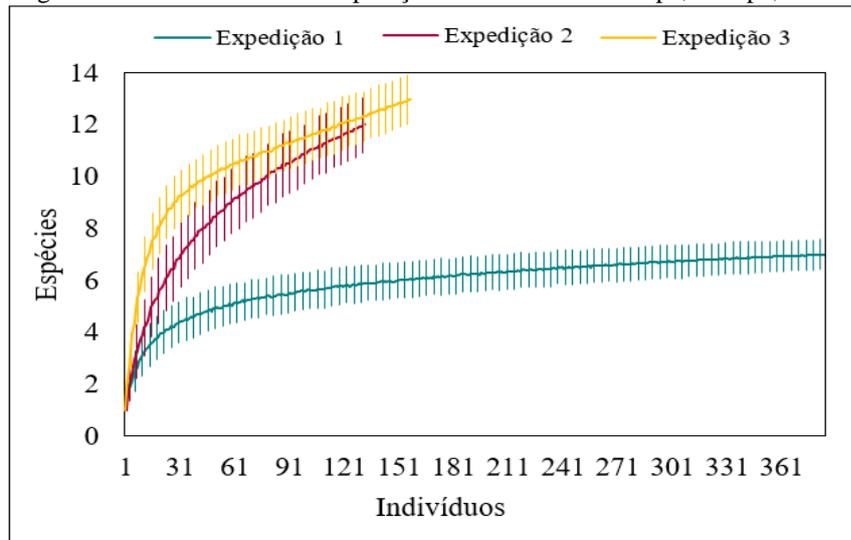
A figura 7 mostra a estimativa de riqueza de espécies baseados nos intervalos de confiança e valores médios obtidos por rarefação para amostras com 132 indivíduos. A riqueza estimada para a primeira expedição é significativamente menor que a riqueza estimada para a segunda e terceira expedição.

Tabela 2 - Lista das espécies, número de machos, abundância e riqueza de espécies em cada expedição e no total, na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil.

Gênero	Subgênero	Grupo	Espécies	abr/2016	set/2016	set-out/2017	total
<i>Drosophila</i>	<i>Drosophila</i>	grupo calloptera	<i>Drosophila calloptera</i> Schiner, 1868	0	2	0	2
		grupo cardini	<i>Drosophila neocardini</i> Streisinger, 1946	0	1	7	8
		grupo repleta	<i>D. ellisoni</i> Vilela, 1983	0	4	0	4
			<i>Drosophila fulvimacula</i> Patterson & Mainland, 1944	0	0	1	1
		grupo tripunctada	<i>Drosophila cuaso</i> Vilela and Ratcov, 2000	0	0	1	1
			<i>Drosophila</i> SA16001	0	2	0	2
		não determinado	<i>Drosophila</i> SA17001	0	0	1	1
	<i>Sophophora</i>	grupo melanogaster	<i>Drosophila malerkotliana</i> Parshad and Paika, 1964*	14	0	26	40
		grupo saltans	<i>Drosophila sturtevantii</i> Duda, 1927	257	82	12	351
			<i>Drosophila prosaltans</i> Duda, 1927	60	6	16	82
			<i>Drosophila neocordata</i> Magalhaes, 1956	42	1	13	56
			<i>Drosophila subsaltans</i> Magalhaes, 1956	0	0	1	1
			<i>Drosophila</i> AC10001	0	6	19	25
		grupo willistoni	<i>Drosophila willistoni</i> Sturtevant, 1916	2	10	38	50
	<i>Drosophila paulistorum</i> Dobzhansky & Pavan, em Burla <i>et al.</i> , 1949	8	16	15	39		
	<i>Drosophila equinoxialis</i> Dobzhansky, 1946	0	0	8	8		
	<i>Drosophila tropicalis</i> Burla & Cunha, 1949	1	0	0	1		
<i>Scaptodrosophila</i>		grupo latifasciaeformis	<i>Scaptodrosophila latifasciaeformis</i> (Duda)*	0	1	0	1
<i>Zaprionus</i>	<i>Zaprionus</i>	grupo vittiger	<i>Zaprionus indianus</i> Gupta, 1970*	0	1	0	1
Total de machos				384	132	158	674
Riqueza				7	12	13	19
Total de drosofilídeos				1104	328	596	2028

* Espécies exóticas

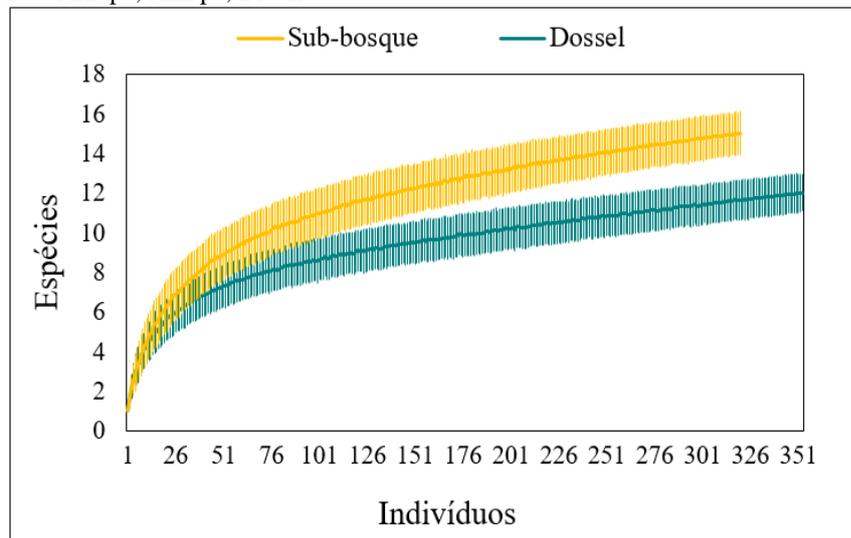
Figura 7 - Curvas de rarefação do número de espécies detectadas em função do número de indivíduos da guilda de drosofilídeos frugívoros coletados em cada expedição na FLONA do Amapá, Amapá, Brasil.



6.3 Riqueza de espécies e composição entre os estratos da vegetação e perfis topográficos

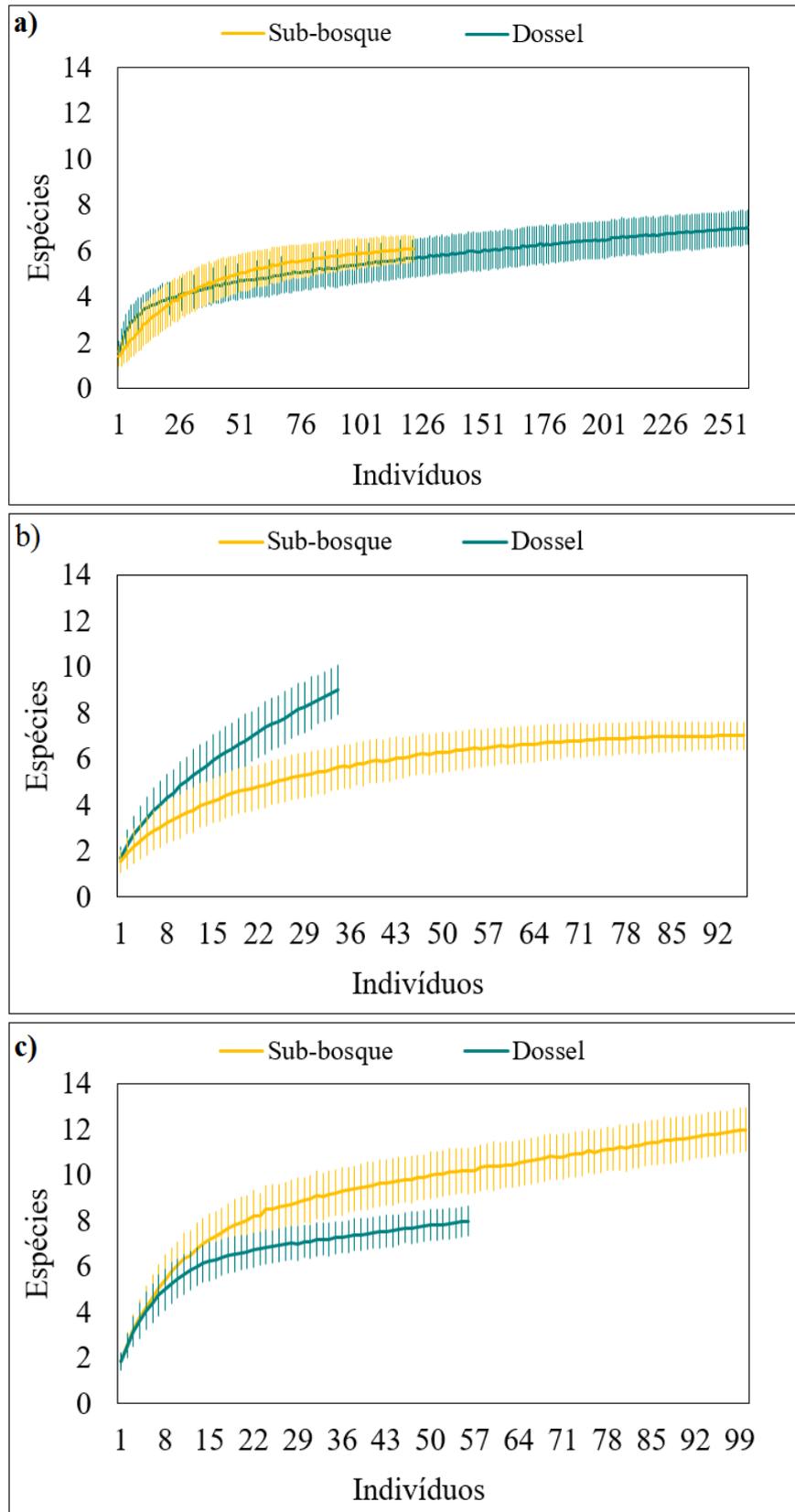
A comparação entre as estimativas de riqueza baseadas nos intervalos de confiança mostra que a riqueza variou entre os estratos da floresta amostrados. Quando se considerou o conjunto das coletas, o sub-bosque mostrou maior riqueza do que o dossel (Figura 8).

Figura 8 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos coletados no com relação aos estratos da vegetação na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil.



Quando as expedições foram consideradas separadamente, os padrões variaram entre as expedições (Figura 9). Na primeira expedição (a), não houve diferença de riqueza entre os estratos. Na segunda expedição (b), o estrato superior apresentou maior número de espécies que o estrato inferior. Já na terceira expedição (c), este padrão se inverteu apresentando maior riqueza no sub-bosque.

Figura 9 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos com relação aos estratos da vegetação em cada expedição coletados na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) Primeira expedição, b) Segunda expedição e c) Terceira expedição.



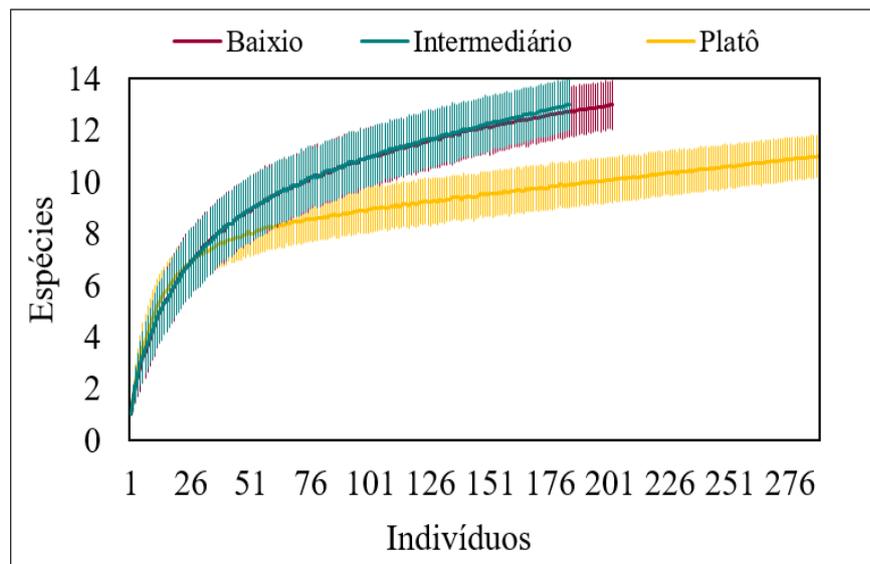
A comparação da composição entre os estratos da vegetação mostrou que o sub-bosque e o dossel da FLONA do Amapá compartilharam apenas a metade do conjunto de espécies (Tabela 3).

Tabela 3 - Índices de similaridade de Jaccard entre estratos da vegetação na FLONA do Amapá, Amapá, Brasil.

Estrato vertical	Dossel	Sub-bosque
Dossel	1	0,47368
Sub-bosque	0,47368	1

Com relação aos perfis topográficos, quando se considerou o conjunto das coletas, observou-se que o platô diferiu dos demais perfis por apresentar menor riqueza (Figura 10).

Figura 10 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos com relação à topografia, na Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil.



Separando as estimativas de riqueza com relação aos perfis topográficos por expedição, foi observado que na primeira expedição praticamente não houve diferença entre os perfis (Figura 11). Na segunda expedição o perfil intermediário se destacou apresentando maior riqueza. Na terceira expedição observa-se novamente a sobreposição entre os perfis com um aumento de riqueza do platô para o baixo.

A comparação da composição entre os perfis topográficos está descrita na tabela 4 e mostra que os perfis topográficos diferem entre si com cerca de 50% das espécies e que o perfil intermediário se assemelha mais ao baixo do que o platô.

Figura 11 - Curvas de rarefação da guilda de drosofilídeos com relação à topografia em cada expedição à Floresta Nacional do Amapá, Amapá, Brasil. a) Primeira expedição, b) Segunda expedição e c) Terceira expedição.

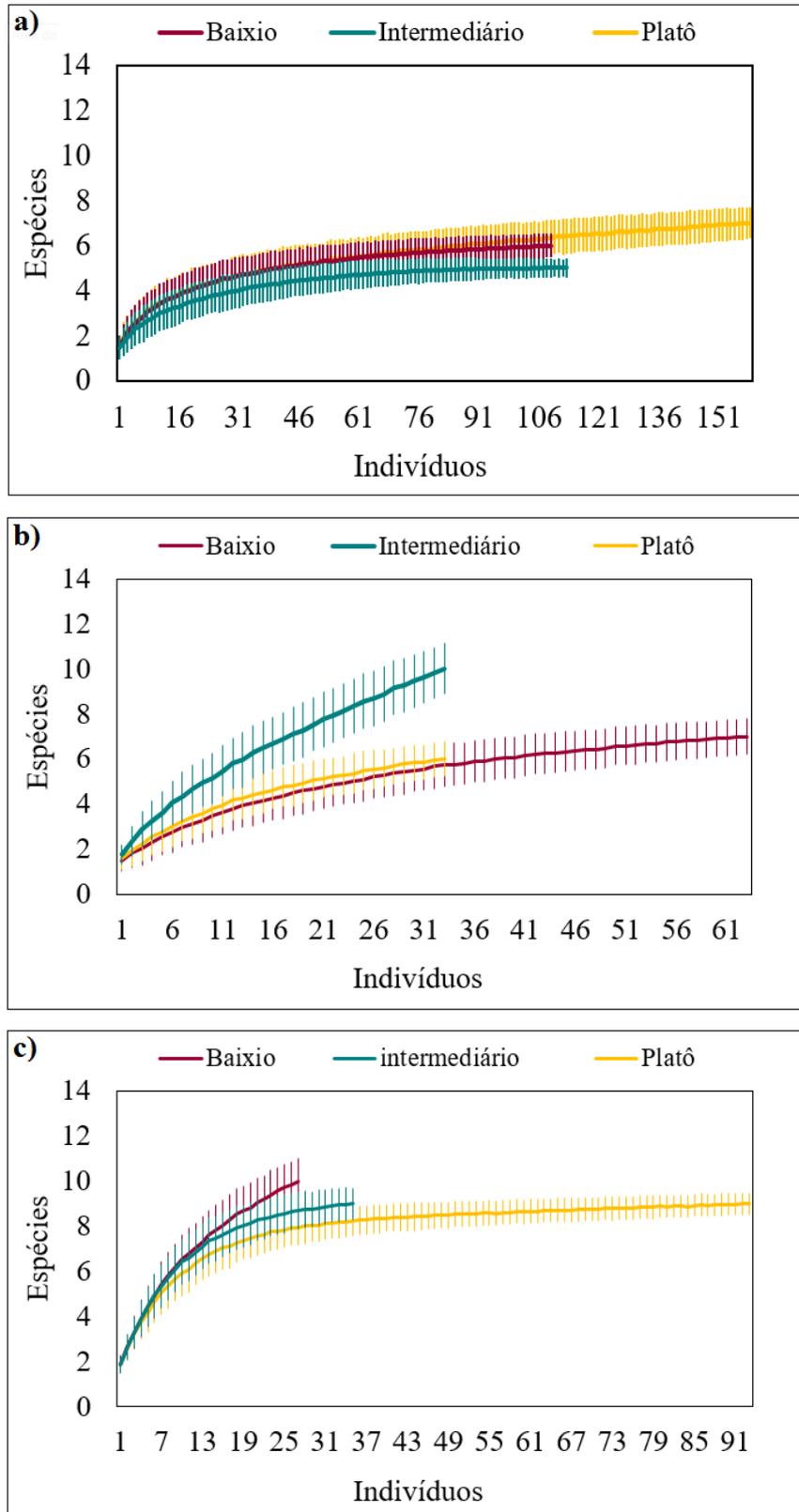


Tabela 4 - Índices de similaridade de Jaccard entre perfis topográficos na FLONA do Amapá, Amapá, Brasil.

Nível topográfico	Baixio	Intermediário	Platô
Baixio	1	0,625	0,4375
Intermediário	0,625	1	0,4375
Platô	0,4375	0,4375	1

6.4 Padrão de distribuição e abundância das espécies em relação a topografia e estratos da vegetação

A distribuição e abundância das espécies foram testadas em relação aos estratos da vegetação, perfis topográficos e sítios de coleta para as três expedições e os resultados podem ser observados na figura 12. Na primeira expedição, o primeiro eixo do RDA responde por 31,5% e o segundo explica 10,3% desta variação. Na segunda expedição, o primeiro eixo do RDA responde por 27,7% e o segundo explica 12% desta variação. Nestas expedições a distribuição das variáveis testadas indicou que, dentre as três categorias incluídas no desenho amostral, apenas estratificação da vegetação está associada ao primeiro eixo. O sentido desta associação reflete a maior abundância de Drosophilidae no dossel da floresta. Em ambas as expedições as espécies *D. paulistorum* (grupo **willistoni**) e *D. sturtevanti* (grupo **saltans**) apresentam tendência a maior abundância relativa perto do solo. Entretanto, na primeira expedição outras espécies do grupo **saltans**: *D. prosaltans* e *D. neocordata* apresentaram maior abundância relativa no dossel. Já na segunda expedição, a maior abundância relativa no dossel foi representada pelas espécies *D. prosaltans* e *D. AC10001*.

Na terceira expedição, o primeiro eixo responde por 26,6% e o segundo eixo explica 7,6% desta variação. A distribuição das variáveis indica que, dentre as três categorias incluídas no desenho amostral, apenas a estratificação da vegetação está associada ao primeiro eixo. Nesta expedição, o sentido da associação reflete a maior abundância de Drosophilidae no sub-bosque. As espécies *D. willistoni*, *D. paulistorum* e *D. sturtevanti* apresentam tendência a maior abundância relativa próximo ao solo, enquanto que *D. AC10001*, *D. prosaltans*, *D. cardini*, *D. neocordata* e *D. marlekotliana* tendem a apresentar maior abundância relativa no dossel.

Uma análise de RDA foi realizada somente com as variáveis dos elementos climáticos da terceira expedição (figura 13). O primeiro eixo respondeu por 26,3% e o segundo explicou 4,4% desta variação. O primeiro eixo foi associado à umidade média e à variação de umidade correlacionados negativamente, ou seja, ambientes com maior umidade média e menor variação de umidade (sub-bosque) e ambientes com menor umidade média e maior variação de umidade (dossel). As espécies com maior abundância (*D. willistoni* e *D. paulistorum*) ocorreram nos

locais com maior umidade média e menor variação de umidade, enquanto que as demais se distribuíram nos pontos com menor umidade média e maior variação de umidade.

Figura 12 - Distribuição e abundância das espécies em relação a topografia, estratos da vegetação e sítio de coleta para as três expedições na Floresta Nacional do Amapá. a) primeira expedição, b) segunda expedição e c) terceira expedição.

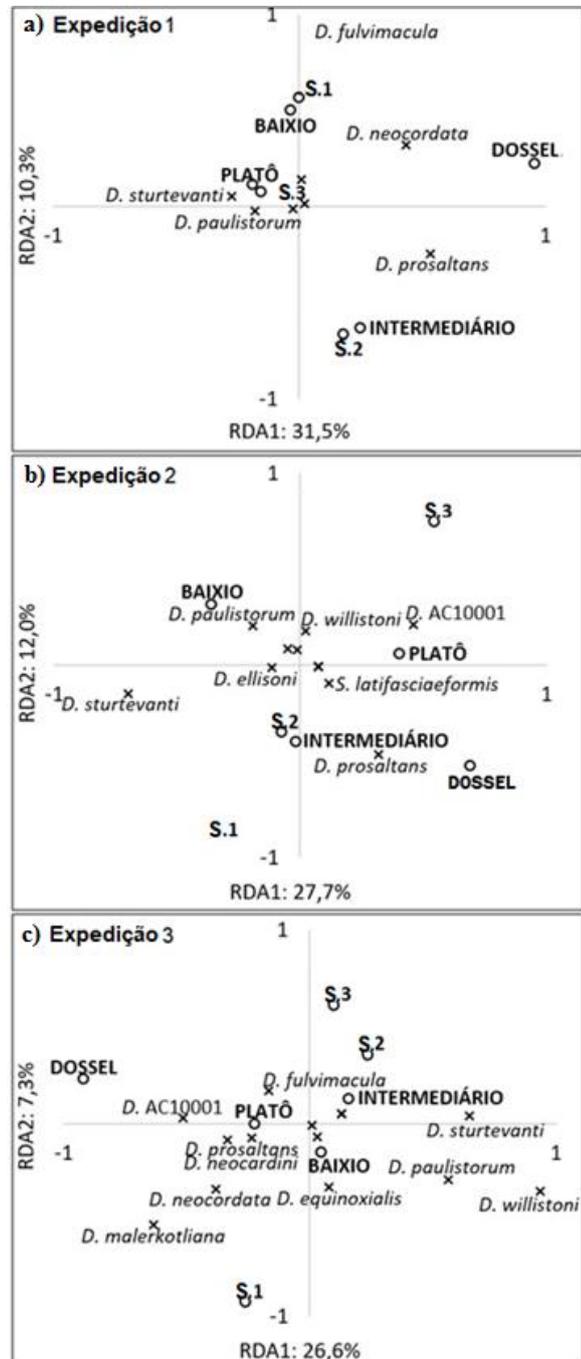
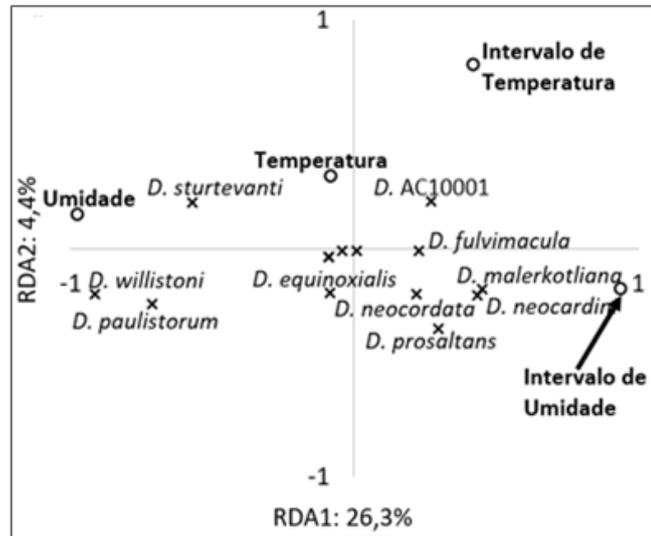


Figura 13- Distribuição e abundância das espécies em relação às variáveis dos elementos climáticos.



Os resultados da avaliação dos efeitos das categorias de estratos da vegetação, perfis topográficos e sítios sobre o conjunto das espécies realizada por ANOVA com permutação (PERMANOVA e PERMDISP) e estão resumidos na tabela 5.

Tabela 5 - Resumo dos resultados dos testes PERMANOVA e PERMDISP para efeito da estratificação da vegetação, topografia e sítio de coleta sobre as distribuições de abundância das espécies de drosofilídeos.

Expedição	Teste	Estratificação vertical da floresta			Níveis topográficos			Sítios de coleta		
		F	R ²	p	F	R ²	P	F	R ²	p
1	Permanova	6,44	0,29	0,0045	0,89	0,02	0,4293	0,99	0,03	0,3838
	Permdisp	0,01	-	0,9254	0,11	-	0,8922	0,65	-	0,5269
2	Permanova	3,17	0,17	0,0092	1,37	0,04	0,2063	3,62	0,1	0,0039
	Permdisp	4,52	-	0,0456	0,63	-	0,5411	3,96	-	0,0279
3	Permanova	4,59	0,23	0,0015	0,76	0,08	0,6413	1,91	0,04	0,0489
	Permdisp	0,36	-	0,5601	0,52	-	0,5934	3,75	-	0,0289

As respostas individuais das espécies aos diferentes estratos da floresta testados por Wilcoxon mostram diferenças significativas para *D. neocordata*, que predomina no dossel na primeira expedição, para *D. sturtevantii* e *D. willistoni* que predominam no sub-bosque na segunda e terceira expedição, respectivamente. Quando o conjunto das espécies é considerado, apenas na segunda expedição observa-se predominância de drosofilídeos no sub-bosque (tabela 6).

Tabela 6 - Resultados dos testes Wilcoxon para a abundância de algumas das espécies entre estratos da vegetação. Os valores na tabela representam a proporção dos indivíduos que foi coletada no dossel. A significância dos testes é informada por * para significância ao nível de 5% e ** para significância ao nível de 1%.

Espécies	Expedição 1	Expedição 2	Expedição 3
<i>D. sturtevantii</i>	60%	* 23%	-
<i>D. prosaltans</i>	85%	-	-
<i>D. neocordata</i>	** 94%	-	-
<i>D. willistoni</i>	-	-	* 18%
<i>D. malerkotliana</i>	-	-	62%

7 DISCUSSÃO

7.1 Caracterização dos perfis topográficos e estratos da floresta.

Os resultados significativos das variáveis ambientais mensuradas neste estudo mostram que mesmo pequenas variações topográficas são capazes de gerar diferenças significativas destas variáveis. Isto pode ser explicado pelo gradiente de condições físicas ao longo do perfil topográfico. Fritzsons *et al.* (2008) afirma que, uma diferença altitudinal de algumas centenas de metros provoca mudanças sensíveis no clima, no solo, na vegetação natural e, conseqüentemente, na adaptação das espécies animais e vegetais. Por sua vez, a declividade da superfície do solo contribui para a formação de gradientes de umidade no solo entre o topo e a base da vertente (GANDOLFI, 2000).

Neste estudo os estratos da vegetação foram mais determinantes para as variações ambientais do que os perfis topográficos. Isto se deve ao fato das florestas possuírem características físicas que alteram direta ou indiretamente todas as variáveis climáticas, de forma que o interior das formações florestais é caracterizado por uma maior estabilidade microclimática devido à existência de diferentes estratos que separam as camadas de ar exterior à floresta (acima das copas) da camada de ar junto ao solo florestal (sub-bosque) (HOFMANN *et al.*, 2010).

A variação da abertura de dossel entre os perfis topográficos decorre da influência da topográfica na estrutura da vegetação (CRUZ *et al.*, 2018), uma vez que os gradientes topográficos interferem na organização do dossel, ocasionando variações nos ângulos de penetração e distribuição de luz no interior de florestas (GANDOLFI, 2000).

7.2 Riqueza de drosofilídeos na Floresta Nacional do Amapá

A riqueza de espécies registrada para este estudo foi menor do que a esperada para as áreas de floresta amazônica (PAVAN, 1959). A abundância total registrada para este estudo foi menor quando comparado com estudos de Praxedes e Martins (2013) e Amador (2011) realizados na Floresta Nacional de Caxiuanã, Melgaço, Pará, os quais utilizaram esforços maiores. No presente estudo o número de machos por armadilha foi pelo menos 30 vezes menor do que em outras áreas de floresta conservada. Também a riqueza se comportou de forma inversa ao padrão usual, sendo menor no período chuvoso do que na época seca.

Duas das coletas do presente estudo foram concentradas nos períodos mais secos do ano e a coleta realizada no período chuvoso ocorreu após um ano de El Niño. É possível que a

redução no número de indivíduos e espécies capturadas tenha sido influenciada pelas alterações climáticas ocorridas em 2015, pois na região Norte os efeitos deste evento promoveram uma acentuada redução das chuvas, ocasionando uma seca que se prolongou pelo quarto ano consecutivo e foi agravada no último trimestre (CPTEC, 2015). As variações de temperatura e disponibilidade de água podem impor restrições fisiológicas aos drosofilídeos (BOWLER; TERBLANCHE, 2008) e alterar a disponibilidade recursos necessários para o crescimento e reprodução de indivíduos (VAN SCHAIK *et al.*, 1993; WILLIAMS; MIDDLETON, 2008), e talvez o conjunto de espécies capturadas em 2016 não represente a totalidade da fauna dos drosofilídeos frugívoros que habitam a FLONA do Amapá pois a detectabilidade de espécies de drosofilídeos é função da quantidade total de indivíduos capturados já que a distribuição de abundância entre as espécies é caracterizada pela ocorrência de poucas espécies muito abundantes e grande proporção de espécies raras (SCHMITZ *et al.*, 2010 b; AMADOR, 2011; PRAXEDES; MARTINS, 2013; COSTA, 2015), portanto, outras espécies poderão ser detectadas em períodos subsequentes quando as amostras populacionais se recuperarem.

Uma coleta com poucos indivíduos tende a capturar as espécies usualmente mais abundantes e com maior afinidade ao uso de frutos e, portanto, mais facilmente atraídas às iscas utilizadas e isto pode explicar a predominância do subgênero *Sophophora* (THROCKMORTON, 1975).

Como era esperado, o número de drosofilídeos na expedição ocorrida no período chuvoso correspondeu a aproximadamente à soma do número de drosofilídeos das expedições ocorridas nos períodos mais secos de cada ano. No entanto, isto surpreendentemente não se refletiu no quantitativo de riqueza de espécies.

Neste estudo destaca-se *D. sturtevanti*, pertencente ao grupo **saltans** do subgênero *Sophophora* como a espécie dominante. Este resultado foi também encontrado por Amador (2011) em seu estudo na FLONA de Caxiuanã, Melgaço, Pará. A dominância do grupo **saltans** em detrimento do grupo **willistoni** (até então considerado o grupo dominante nas florestas) foi sugerido pela autora como decorrência das coletas terem sido feitas também nos estratos superiores da floresta. No entanto, no presente estudo, *D. sturtevanti* foi dominante no estrato inferior da floresta.

Uma possível razão para a predominância de *Drosophila sturtevanti* na FLONA do Amapá em relação às espécies do subgrupo **willistoni** é que estas espécies usam mais frequentemente frutos mais velhos (MARTINS, 1996). Considerando que houve um período de seca prolongada em 2015 (CPTEC, 2015), a frutificação pode ter sido afetada, reduzindo a oferta de frutos e favorecendo assim as espécies com capacidade de utilizar os frutos

remanescentes no solo.

A ocorrência esporádica das espécies mais raras em apenas uma das expedições indica que há uma variação temporal em função do acaso, do deslocamento das espécies, das variações de abundância e da detecção pelas iscas. Suurkuukka *et al.* (2012) mostraram que, para espécies raras, o componente temporal da diversidade é extremamente importante e que, em amostras temporalmente restritas, muitas espécies não comuns serão perdidas.

Apesar do registro de espécies exóticas na área, elas tiveram pouca expressão de abundância, o que é um indicativo da integridade dos habitats da FLONA do Amapá e suas ocorrências podem ser computadas como ocasionais, e que apenas refletem à frequente circulação de pessoas e existência de moradias no entorno da FLONA. A abundância de drosofilídeos exóticos em floresta amazônica só é incrementada em circunstâncias de degradação ambiental. (MARTINS, 2001; PRAXEDES; MARTINS, 2013).

Três espécies pertencentes ao gênero *Drosophila* são novas para a ciência, duas delas detectadas a primeira vez, demonstrando que ainda há muito o que se conhecer da diversidade dos drosofilídeos na Amazônia.

7.3 Efeito dos estratos verticais da floresta e perfis topográficos sobre a riqueza e composição de drosofilídeos

O fato de o sub-bosque acumular mais espécies do que o dossel na FLONA do Amapá confronta com os resultados de Amador (2011) para a FLONA de Caxiuanã, que encontrou padrão inverso. Contudo, Toda (1992) afirma que, a maior densidade de folhagem no sub-bosque pode influenciar a preferência dos indivíduos por este estrato. Além disso, o sub-bosque está menos exposto às condições microclimáticas adversas encontradas no dossel, onde as temperaturas são mais elevadas e a umidade relativa do ar é menor (SCHMITZ *et al.*, 2014).

A ausência de espécies principalmente do subgênero *Drosophila*, que geralmente estão presentes no estrato superior da floresta (AMADOR, 2011) pode ter influenciado a maior riqueza relativa no sub-bosque.

Observando os resultados do presente estudo e o de Amador (2011) nota-se que somente *D. sturtevanti* alterou o padrão de uso de habitat. As demais espécies, quando coincidentes, indicaram o mesmo padrão de ocupação dos estratos da floresta. A inconsistência no padrão de ocorrência de *D. sturtevanti* entre os dois estudos pode ter sido ocasionada por duas razões, a primeira relacionada à variação de umidade entre os dois locais e períodos, já que em Caxiuanã a umidade, ficou sempre acima de 95%, enquanto que na FLONA do Amapá a umidade variou entre 50% e 98%. Outra razão possível para a discrepância do comportamento observado para

D. Sturtevanti entre as duas áreas de estudo é que sob o epíteto *D. sturtevanti* pode existir um complexo de espécies crípticas. Por isso é possível que as “*D. sturtevanti*” identificadas nos dois estudos sejam de fato espécies distintas e somente um estudo taxonômico minucioso poderá elucidar esta questão.

A maior riqueza encontrada nos baixios corrobora os achados de Amador (2011) realizado também em área com baixa variação topográfica (de 20 a 40m acima do nível do mar), mostrando que mesmo pequenas variações topográficas como as da região amazônica, criam diferenças em termos de habitat, que se refletem na riqueza de espécies.

As pesquisas de Guruprasad *et al.* (2010) Sarswat *et al.* (2016), Céspedes e Rafael (2017) usando variações topográficas de larga amplitude em regiões temperadas, defendem um modelo monotônico, no qual verifica-se o decréscimo linear do número de espécies com o aumento da altitude independentemente do grau de variação de altitude dos estudos.

A preferência da maior parte das espécies pelos baixios se associa aos maiores níveis de umidade do ar. Medeiros (2006) afirma que, a distribuição das espécies de *Drosophila* se dá em resposta ao gradiente de proximidade de igarapés, onde as espécies mais abundantes, próximas aos corpos d'água, são aquelas mais restritas ao ambiente de floresta.

7.4 Padrão de distribuição e abundância das espécies em relação aos estratos verticais da floresta

As espécies demonstraram constância na ocupação dos estratos, algumas delas preferindo o sub-bosque e outras o dossel. É possível que as espécies mais restritas ao sub-bosque estejam adaptadas a um ambiente mais estável e sejam mais sensíveis às oscilações de temperatura e umidade, como as que podem ocorrer no dossel (SCHMITZ *et al.*, 2014). Espécies que foram associadas ao dossel como *D. AC10001*, *D. prosaltans*, *D. cardini*, *D. neocordata* e *D. marlekotliana*, geralmente possuem maior resistência à dessecação, que é um atributo adaptativo diferenciador das espécies de drosofilídeos (OLIVEIRA, 2007; DOBZHANSKY; PAVAN, 1950) e pode ser um eixo importante na distinção de nicho entre espécies.

A quantidade de luz nas zonas eufótica (dossel) e oligofótica (sub-bosque) em florestas tropicais é um fator que também pode influenciar a distribuição dos drosofilídeos (VAN KLINKEN; WALTER, 2001).

8 CONCLUSÃO

Nem todos os elementos climáticos mensurados responderam aos perfis topográficos e estratos da vegetação. A temperatura variou entre os estratos da floresta, mas não houve variação entre os perfis topográficos. No dossel, a temperatura média foi mais alta e apresentou maior variação. Já a umidade variou tanto entre os estratos quanto entre os perfis topográficos. O subbosque e as áreas de baixo apresentaram-se mais úmidas e com menor variação.

A riqueza observada na FLONA do Amapá foi surpreendentemente baixa e apresentou padrão inverso ao usual, com período mais úmido caracterizado por menor riqueza, mesmo com abundância maior. No entanto a maior riqueza de espécie foi encontrada nos locais mais úmidos e com menor variação de umidade e temperaturas mais amenas

A composição de espécies diferiu em pelo menos 50% entre todos os perfis topográficos e estratos da floresta. As maiores diferenças foram registradas entre os conjuntos de espécies do platô (que é mais seco e tem maior variação de umidade) e dos demais perfis.

Os ambientes menos úmidos e mais variáveis abrigaram as espécies de drosofilídeos mais abundantes. Com relação aos estratos a abundância foi maior no dossel.

As diferentes condições mesoclimáticas e microclimáticas existentes entre os estratos da floresta e perfis topográficos foram determinantes para a estruturação da comunidade de drosofilídeos, e contribuiu para incrementar a riqueza da guilda.

REFERÊNCIAS

- ABRÀMOFF, M. D.; MAGALHÃES, P. J.; RAM, S. J. Image processing with Image. **J. Biophotonics International**, v. 11, n. 7, p. 36-42, 2004.
- ACHUMI, B. *et al.* Altitudinal and seasonal variation in *Drosophila* species on mount Japfu of Nagaland, a sub-Himalayan hilly state of India. **Journal of Insect Science**, v.13, 117p., 2013.
- ALBURQUERQUE, M. F. *et al.* Precipitação nas mesorregiões do estado do Pará: Climatologia, variabilidade e tendências nas últimas décadas (1978-2008). **Revista Brasileira de Climatologia**, v. 6, 2010.
- ALCORTA-AZCUE, E.; GARCIA-VAZQUEZ, E.; SANCHEZ-REFUSTA, F. Influence of the altitude in asturian communities of Drosophilidae. **Drosophila Information Service**, v. 63, p. 17-19, 1986.
- ALEIXO, A. *et al.* Mudanças Climáticas e a Biodiversidade dos Biomas Brasileiros: Passado, Presente e Futuro. **Natureza & Conservação**, v. 8, n 2, p. 194-196, 2010.
- AMADOR, R. B. **Efeito da heterogeneidade espacial sobre a comunidade de drosofilídeos (Diptera) na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará-Brasil**. 2011. 86f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Pará, Belém, 2011.
- AMADOR, R. B.; MARTINS, M. B.; FURTADO, I. S. Is *Zaprionus indianus* invading a preserved Amazon forest? **Drosophila. Drosophila Information Service**, v. 94, p. 73-73, 2011.
- ANANIAS, D. S. *et al.* Climatologia da estrutura vertical da atmosfera em novembro para Belém-Pa. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.25, n.2, p. 218 - 226, 2010.
- ANANINA, G. *et al.* Chromosomal inversion polymorphism in *Drosophila mediopunctata*: seasonal, altitudinal and latitudinal variation. **Genetics and Molecular Biology**, v. 27, n. 1, p. 61-64, 2004.
- AVONDET, J. L. *et al.* *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) response to changes in ecological parameters across an urban gradient. **Environmental Entomology**, v. 32, n. 2, p. 347-358, 2003.
- BÄCHLI, G. **TaxoDros**: the database on taxonomy of Drosophilidae. Database eletrônico. Disponível em: <http://www.taxodros.unizh.ch>. Acesso em: 07 de maio de 2018.
- BALANYA, J. *et al.* Global genetic change tracks global climate warming in *Drosophila subobscura*. **Science**, v. 313, n. 5794, p. 1773-1775, 2006.
- BARLOW, J. *et al.* Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 47, p. 18555-18560, 2007.
- BASSET, Y.; ABERLENC, H.; DELVARE, G. Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. **Ecological Entomology**, v. 17, n. 4, p. 310-318, 1992.

- BASSET, Y. *et al.* Vertical stratification of arthropod assemblages. *In*: BASSET, Y., NOVOTNY, V.; MILLER, S. E.; KITCHING, R. L. (eds.) **Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 17-27, 2003.
- BAZINET, A. L. *et al.* Rapid changes in desiccation resistance in *Drosophila melanogaster* are facilitated by changes in cuticular permeability. **Journal of Insect Physiology**, v. 56, n. 12, p. 2006-2012, 2010.
- BERNARD, E. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 1, p. 115-126, 2001.
- BERNARD, E. **Relatório técnico de inventários biológicos rápidos da Floresta Nacional do Amapá**. Macapá-AP: IEPA, Conservação Internacional, IBAMA, SEMA, 2006. p. 78-87.
- BIZZO, N. M. V.; SENE, F. M. Studies on the natural populations of *Drosophila* from Peruíbe (SP), Brazil (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 42, p.539-544.1982.
- BIZZO, L. *et al.* Seasonal dynamics of a drosophilid (Diptera) assemblage and its potencial as bioindicator in open environments. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 100, n. 3, p. 185-191, 2010.
- BORBA, C. M. B.; NAPP, M. Contribuição ao estudo das populações naturais de *Drosophila willistoni* do Estado do Rio Grande do Sul. **Cienc. Natur**, v. 7, p. 181-195, 1985.
- BOWLER, K.; TERBLANCHE, J. S. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? **Biological Reviews**, v. 83, n. 3, p. 339-355, 2008.
- BRNCIC, D. The effects of temperature on chromosomal polymorphism of *Drosophila flavopilosa* larvae. **Genetics**, v. 59, n. 3, p. 427, 1968.
- BRNCIC, D. Ecology of flower-breeding *Drosophila*. **Genetics and biology of Drosophila**, 1983.
- BRUEHL, C. A.; GUNSALAM, G.; LINSENMAIR, K. E. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. **Journal of Tropical Ecology**, v. 14, n. 03, p. 285-297, 1998.
- BUBLIY, O. A. *et al.* Plastic responses to four environmental stresses and cross-resistance in a laboratory population of *Drosophila melanogaster*. **Functional Ecology**, v. 26, p. 245–253, 2012.
- CARSON, H.L. The ecology of *Drosophila* breeding sites. *In*: HAROLD, L. **Lyon arbortum lecture number**. 2 (ed.). Honolulu: The University of Hawaii, 1971. p. 1–27.
- CARVALHO, A. L. B. **Variação sazonal na estrutura de comunidades de drosofilídeos (insecta; diptera) em função dos elementos climáticos em remanescente de floresta**, 2014. 73 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal do Pará, Belém, 2014.
- CASSEMIRO, F. A. S.; DINIZ FILHO, J. A. F. Gradientes de diversidade e a teoria metabólica da ecologia. **Oecologia Australis**, v. 14, n 2, p.490-503, 2010.
- CASTRO, F. Light spectral composition in a tropical forest: measurements and model. **Tree Physiology**, v. 20, n. 1, p. 49-56, 2000.

CENTRO DE PREVISÃO DE TEMPO E ESTUDOS (CPTEC). **Infoclima mensal**, 2015. Disponível em: <http://infoclima1.cptec.inpe.br/>. Acesso: 16 de maio de 2018.

CÉSPEDES, D.; RAFAEL, V. Diversidad del género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en la quebrada de Cruz Loma, Pichincha, Ecuador. **Revista Ecuatoriana de Medicina y Ciencias Biológicas**, v. 34, n. 1-2, p. 215-221, 2017.

COLWELL, R. K.; LEES, D. C. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. **Trends in ecology & evolution**, v. 15, n. 2, p. 70-76, 2000.

COSTA, R. S. B. **Estrutura da interação dos Drosophilidae micófagos na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará, Brasil**. 2015. 84f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2015 Disponível em: <https://dspace.c3sl.ufpr.br/handle/1884/40949>. Acesso: 21 de maio de 2018.

CRUZ, M. P. da; BATISTA CAMPOS, J.; DOMINGUES TOREZAN, J. M. Influência da topografia e da abertura do dossel na estrutura do componente herbáceo-arbustivo em dois fragmentos florestais na planície de inundação do alto rio Paraná. **Ciência Florestal (01039954)**, v. 28, n. 1, p. 191-205, 2018

CURTO, R. A. *et al.* Métodos de estratificação vertical em floresta estacional semidecidual. **Ciência Florestal**, v. 23, n. 4, p. 643-654, 2013.

DAVID, J. R. *et al.* Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila*: analysis and significance of reaction norms of Morphometrical traits. **Journal of Thermal Biology**. v. 22, n. 6, p. 441-451, 1997.

DAVID J. R. *et al.* Isofemales lines in *Drosophila*: an empirical approach to quantitative trait analysis in natural populations. **Heredity**, v. 94, p. 3-12, 2005.

DIAS, B.; DIÁZ, S.; MCGLONE, M. Mudança de clima e biodiversidade: Impactos observados e projetados. *In*: MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). **Inter-relações entre biodiversidade e mudanças climáticas**. 2007. 219p.

DOBZHANSKY, T.; PAVAN, C. Local and seasonal variations in relative frequencies of species of *Drosophila* in Brazil. **The Journal of Animal Ecology**, p. 1-14, 1950.

DÖGE, J. S.; VALENTE, V. L. S.; HOFMANN, P. R. P. Drosophilids (Diptera) from an Atlantic Forest Area in Santa Catarina, Southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 52, n. 4, p. 615-624, 2008.

DOMINGUES, F. A. A. **Topografia e astronomia de posição para engenheiros e arquitetos**. [São Paulo]: Mac Graw-Hill, 1979.

DURÃES, R.; MARTINS, W. P.; VAZ-DE-MELLOS, F. Z. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 5, p. 721-731, 2005.

DURIGAN, G. Estrutura e diversidade de comunidades florestais. *In*: MARTINS, Sebastião Venâncio. **Ecologia de florestas tropicais do Brasil**. Viçosa: Editora UFV, 2009. p. 185-215.

FERREIRA, L. B.; TIDON, R. Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in environments with different grades of urbanization. **Biodiversity & Conservation**, v. 14, n. 8, p. 1809-1821, 2005.

- FERREIRA, R. B.; DANTAS, R. B.; TONINI, J. F. R. Distribuição espacial e sazonal de anfíbios em quatro poças na região serrana do Espírito Santo, sudeste do Brasil: influência de corredores florestais. **Iheringia, série zoologia**, v. 102, n. 2, p. 163-169, 2012.
- FISCH, G.; MARENGO, J. A.; NOBRE, C. A. Uma revisão geral sobre o clima da Amazônia. **Acta Amazonica**, v. 28, n. 2, p. 101-126, 1998.
- FLEISHMAN, E.; AUSTIN, G. T.; WEISS, A. D. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. **Ecology**, v. 79, n. 7, p. 2482-2493, 1998.
- FRITZSONS, E.; MANTOVANI, L. E.; AGUIAR, A. V. de. Relação entre altitude e temperatura: Uma contribuição ao zoneamento climático no estado do Paraná. **Revista de Estudos Ambientais**, v. 10, n. 1, p. 49-64, 2008.
- FURTADO, I. S.; MARTINS, M. B. First record of *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in the URUCU oil field station (Coari, Amazona, Brazil). *Drosophila Information Service*, v. 92, p. 34-34, 2009.
- GANDOLFI, S. **História natural de uma floresta estacional semidecidual no município de Campinas (São Paulo, Brasil)**. 2000. 292f. Tese (Doutorado em Ciências) - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2000. Disponível em: <http://libdigi.unicamp.br/document/?code=vtls000197458>. Acesso: 22 maio de 2018.
- GARCIA, C. F. *et al.* Drosophilid assemblages at different urbanization levels in the city of Porto Alegre, state of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 41, n. 1, p. 32-41, 2012.
- GARCIA, A. C. L. *et al.* Abundance and richness of cryptic species of the willistoni Group of *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae) in the biomes Caatinga and Atlantic Forest, Northeastern Brazil. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 107, n. 5, p. 975-982, 2014.
- GARDNER, T. A. *et al.* The cost- effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. **Ecology letters**, v. 11, n. 2, p. 139-150, 2008.
- GEISE, L. *et al.* Pattern of elevational distribution and richness of non volant mammals in Itatiaia National Park and its surroundings, in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 3B, p. 599-612, 2004.
- GIBBS, A. G.; FUKUZATO, F.; MATZKIN, L. M. Evolution of water conservation mechanisms in *Drosophila*. **Journal of Experimental biology**, v. 206, n. 7, p. 1183-1192, 2003.
- GLICK, T. F. O Programa brasileiro de genética evolucionária de populações, de Theodosius Dobzhansky. São Paulo: **Revista Brasileira de História**, v. 28, n. 56, p. 315-325, 2008.
- GONZÁLEZ- MEGÍAS, A.; MARÍA GÓMEZ, J.; SÁNCHEZ- PIÑERO, F. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. **Ecography**, v. 30, n. 1, p. 31-41, 2007.
- GOTELLI, N. J.; GRAVES, G. R. **Null models in ecology**. Smithsonian Institution, 1996.
- GOTTSCHALK, M. S. *et al.* Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) assemblages across an urbanisation gradient. **Neotropical Entomology**, v. 36, n. 6, p. 848-862, 2007.

- GOTTSCHALK, M. S. **Utilização de recursos tróficos por espécies Neotropicais de Drosophilidae (Diptera)**, 2008. 404p. Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2008. Disponível em: <http://hdl.handle.net/10183/15483>. Acessado em: 22 de maio de 2018.
- GOTTSCHALK, M. S. *et al.* Drosophilidae (Diptera) associated to fungi: differential use of resources in anthropic and Atlantic Rain Forest areas. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 99, n. 4, p. 442-448, 2009.
- GUILIN, R.; LISBETH, E. **Diversidad del género *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) en tres pisos altitudinales en la Provincia de Napo, Ecuador**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) – PUCE, 2015. Disponível em: <http://repositorio.puce.edu.ec/handle/22000/9665>. Acessado em: 20 de agosto de 2017.
- GURUPRASAD, B.R; HEGDE, S.N; KRISHNA, M.S. Seasonal and altitudinal changes in population density of 20 species of *Drosophila* in Chamundi hill. **Journal of insect's science**, v.10, p 1-13, 2010.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. Past-palaeontological statistics, ver. 1.89. **Palaeontol Electron**, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001.
- HARTMANN, D. L. **Global physical climatology**. Academic Press. 411p., 1994.
- HEIKKINEN, R. K. *et al.* Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. **Global Ecology and Biogeography**, v. 16, p. 754-763, 2007.
- HOFFMANN, A. A. *et al.* Low potential for climatic stress adaptation in a rainforest *Drosophila* species. **Science**, v. 301, n. 5629, p. 100-102, 2003.
- HOFMANN, G. S. *et al.* **O clima na reserva particular de patrimônio natural SESC Pantanal**. Rio de Janeiro: SESC, Departamento Nacional, 2010.
- HOGAN, K. P.; MACHADO, J. L. **Ecología y conservación de bosques neotropicales**. Libro Universitario Regional. 2002.
- HU, L.; GONG, Z., LI, J.; ZHU, J. Estimation of canopy gap size and gap shape using a hemispherical photograph. **Trees**, v. 23, n. 5, p. 1101-1108, 2009.
- HUTCHINSON, G.E. "Concluding remarks". **Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology**, v. 22, n. 2, p 415-427, 1957.
- INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE (ICMBio). **Plano de manejo Floresta Nacional do Amapá**. Macapá, 2014. v. 1, Diagnóstico, p. 1-222.
- KENZO, T. *et al.* Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. **Oecologia**, v. 177, n. 1, p. 191-202, 2015.
- KRATZ, F. L. *et al.* Altura de vôo e o padrão de distribuição espacial em *Drosophila*. **Ciência e Cultura-Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência**, v. 34, p. 203-209, 1982.
- KRIJGER, C. L. **Spatio-temporal heterogeneity and local insect diversity**: a case study on neotropical *Drosophila* communities. Universiteit Leiden, 2000.
- KRIJGER, C. L.; SEVENSTER, J. G. Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. **Ecology Letters**, v. 4, n. 2, p. 106-115, 2001.

- KUMAR, S. *et al.* Selection on the timing of adult emergence results in altered circadian clocks in fruit flies *Drosophila melanogaster*. **The Journal of Experimental Biology**, n. 210, p. 906-918, 2007.
- LACHAISE, D. Les Drosophilidae des savanes preforestieres de Lamto (Cote-D'Ivoire). III. Le peuplement du palmier ronier. **Ann. Univ. Abidjan. Ser. E. Ecologie**, v. 8, p. 223-280, 1975.
- LAMPRECHT, H. *et al.* **Silvicultura nos trópicos**: ecossistemas florestais e respectivas espécies arbóreas; possibilidades e métodos de aproveitamento sustentado. Eschborn : GTZ, 1990.
- LATHAM, P. A.; ZUURING, H. R.; COBLE, D. W. A method for quantifying vertical forest structure. **Forest Ecology and Management**, v. 104, p. 157-170, 1998.
- LAVELLE, P. *et al.* Unsustainable landscapes of deforested Amazonia: An analysis of the relationships among landscapes and the social, economic and environmental profiles of farms at different ages following deforestation. **Global Environmental Change**, v. 40, p. 137-155, 2016.
- LEÃO, B. F. D.; TLDON, R. Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). In: ANNALES DE LA SOCIÉTÉ ENTOMOLOGIQUE DE FRANCE. 2004, Taylor & Francis Group, **Annales...** 2004. p. 285-290.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical ecology**. Second English edit. [S.l.: s.n], 1998. (Developments in Environmental Modelling, v.20).
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. F. J. **Numericale**. Amsterdam: Elsevier, 2012. 1006 p.
- LEPŠ, J.; ŠMILAUER, P. **Multivariate analysis of ecological data using CANOCO**. Cambridge: Cambridge University Press, 2003.
- LI, H.; REYNOLDS, J. F. On definition and quantification of heterogeneity. **Oikos**, p. 280-284, 1995.
- MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica**. Curitiba: UFPR, 2013.
- MANFRIN, M. H; SENE, F. M. Cactophilic *Drosophila* in South America: a model for evolutionary studies. **Genetica**, v. 126, n. 1-2, p. 57-75, 2006.
- MARKOW, T. A.; O'GRADY, P. O. **Drosophila**: a guide to species identification and use. London: Academic Press, 2005.
- MARTINS, M. B. Variação espacial e temporal de algumas espécies e grupos de *Drosophila* (Diptera) em duas reservas de matas isoladas, nas vizinhanças de Manaus (Amazonas, Brasil). **Bol. Mus. Pará. Emilio Goeldi**. Ser. Zool, v. 3; p. 195-217, 1987.
- MARTINS, M. B. Invasão de fragmentos florestais por espécies oportunistas de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). **Acta Amazônica**, v. 19, p. 265-271, 1989.
- MARTINS, M. **Drosófilas e outros insetos associados a frutos de Parahancomia Amapá dispersos sobre o solo da floresta**. 1996. 203f. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP. Disponível em: <http://libdigi.unicamp.br/document/?code=vtls000110917>. Acesso em: 20 mar. 2017.

- MARTINS, M. B. Drosophilid fruit-fly guilds in forest fragments. In: BIERREGAARD JR., R. O.; GASCON, C.; LOVEJOY, T. E.; MESQUITA, R. (ed.). **Lessons from Amazonia: the ecology and conservation of a fragmented forest**. Yale: Yale University Press, p. 175-186. 2001.
- MARTINS, M. B.; PENA, J. A. N.; BITTENCOURT, R. N. Traps for tropical drosophilids survey. **Drosophila Information Service**, v. 91, p 91-91, 2008.
- MATA, R. A. da; TIDON, R. The relative roles of habitat heterogeneity and disturbance in drosophilid assemblages (Diptera, Drosophilidae) in the Cerrado. **Insect Conservation and Diversity**, v. 6, n. 6, p. 663-670, 2013.
- MATA, R. A. da; MCGEOCH, M.; TIDON, R. Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. **Biodiversity and Conservation**, v. 17, p. 2899–2916, 2008.
- MATA, R. A. da *et al.* Invasive and flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). **Biological Invasions**, v. 12, n. 5, p. 1231-1241, 2010.
- MATZKIN, L. M. Activity variation in alcohol dehydrogenase paralogs is associated with adaptation to cactus host use in cactophilic *Drosophila*. **Molecular Ecology**, v. 14, n. 7, p. 2223-2231, 2005.
- MCCOY, E. D. The distribution of insects along elevational gradients. **Oikos**, p. 313-322, 1990.
- MEDEIROS, H. F.; KLACZKO, L. B. A weakly biased *Drosophila* trap. **Drosophila Information Service**, v. 82, p. 100-102, 1999.
- MEDEIROS, H. F ; MARTINS, M. B. ; DAVID, J. R. The extension of the geographic range of *Drosophila malerkotiana* on the American continent. **Drosophila Information Service**, v. 86, p. 10-13, 2003.
- MEDEIROS, H. F.; KLACZKO, L. B. How many species of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) remain to be described in the forests of São Paulo, Brazil? species lists of three forest remnants. **Biota Neotropica**, v. 4, n. 1, p. 01-12, 2004.
- MEDEIROS, H. F. **Relações entre características bionômicas e fisiológicas de espécies de *Drosophila* e a distribuição de suas abundâncias na natureza**. 2006. 153f. Tese (Doutorado) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, 2006.
- MEGHA, B. G; KRISHNA, M. S. Altitudinal variation in *Drosophila* Species of hadya, western Ghats, Karnataka state India. **International Journal of Current Research**, v. 7, n. 6, p. 16741-16745, 2015.
- MITSUI, H.; KIMURA, M. T. Coexistence of drosophilid flies: aggregation, patch size diversity and parasitism. **Ecological Research**, v. 15, n. 1, p. 93-100, 2000.
- MORATO, E. F. Efeitos da fragmentação florestal sobre vespas e abelhas solitárias na Amazônia Central. II. Estratificação vertical. **Rev. Bras. Zool**, v. 18, p. 737-747, 2001.
- MORAIS, P.; MARTINS, M. B. Yeast succession In The Amazon fruit Parahancornia Amapa as resource partitioning Among *Drosophila*. **Applied and Environmental Microbiology**, E.U.A., v. 61, n.12, p. 4251-4257, 1995.
- MORAIS, P.B. *et al.* Yeast succession in the Amazon fruit Parahancornia amapa as resource partitioning Among *Drosophila* spp. **Applied and Environmental Microbiology**, E.U.A., v. 61, n.12, p. 4251-4257, 1995.

MORAES, E. M.; SENE, F. M. Relationships between necrotic cactus availability and population size in a cactophilic *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) located on a sandstone table hill in Brazil. **Revista de Biología Tropical**, v. 51, n. 1, p. 205-212, 2003.

NANIWADEKAR, R.; VASUDEVAN, K. Patterns in diversity of anurans along an elevational gradient in the Western Ghats, South India. **Journal of Biogeography**, v.34, p. 842-853, 2007.

NAVAS, C. A. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology**, v. 133, n. 3, p. 469-485, 2002.

OKSANEN, F. J. *et al.* **Vegan**: community ecology package. R package version 2.4-4. <https://cran.r-project.org/package=vegan>, 2017.

OLIVEIRA, S. C. F. **Distribuição vertical e variação da proporção sexual em um gradiente de alturas de uma assembléia de drosofilídeos (Diptera, Drosophilidae) em uma área de Mata Atlântica na Ilha de Santa Catarina, Brasil.** 2007. 159f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007. Disponível em: <http://hdl.handle.net/10183/10937>. Acesso: 15 de maio de 2018.

OLIVEIRA, L. L. *et al.* Características hidroclimáticas da bacia do rio Araguari (AP). In: CUNHA, A.C.; SOUZA, E.B. de; CUNHA, H.F.A. (coord). **Tempo, clima e recursos hídricos: resultados do Projeto RMETAP no Estado do Amapá.** Macapá: IEPA, p. 83-96, 2010.

OLIVEIRA, G. F. *et al.* Contributions of dryland forest (Caatinga) to species composition, richness and diversity of Drosophilidae. **Neotropical Entomology**, v. 45, n. 5, p. 537-547, 2016.

OMENA-JR, R.; MARTINS, C. S. Reproductive Behavior and characterization of breeding sites of the Guianan Cock-of-the-Rock (*Rupicola rupicola*) in Amazonas, Brazil. **Revista Brasileira de Ornitologia**, v. 15, n. 1, p. 81-84, 2007.

PALETTO, A.; TOSI, V. Forest canopy cover and canopy closure: comparison of assessment techniques. **European Journal of Forest Research**, v. 128, n. 3, p. 265-272, 2009.

PARSONS, P. A. The metabolic cost of multiple environmental stresses: implications for climatic change and conservation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 5, n. 9, p. 315-317, 1990.

PARSONS, P. A. Biodiversity conservation under global climatic change: the insect *Drosophila* as a biological indicator? **Global Ecology and Biogeography Letters**, p. 77-83, 1991.

PATTERSON, B. D.; PACHECO, V.; SOLARI, S. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south- eastern Peru. **Journal of Zoology**, v. 240, n. 4, p. 637-658, 1996.

PAVAN, C. Relações entre populações naturais de *Drosophila* e o meio ambiente. **Boletins da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo.** Biologia Geral, São Paulo, v. 221, n. 11, p. 1-81, 1959.

PEARCY, R.W. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments. **Handbook of functional plant ecology**, p. 269-314, 1999.

PEARSON, D. L. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London.** v. 345, n. 1311, p. 75-79, 1994.

- PERONI, N.; HERNÁNDEZ, M. I. M. **Ecologia de populações e comunidades**. Universidade Aberta do Brasil, 2011.
- PEREIRA, A. B. A vegetação como elemento do meio físico. **Nucleus**, v. 3, n. 1, 2010.
- PEZZOPANE, J. E. M. *et al.* Temperatura do solo no interior de um fragmento de floresta secundária semidecidual. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 10, n. 1, p. 1-8, 2002.
- PEZZOPANE, J. E. M. *et al.* Caracterização da radiação solar em fragmento da Mata Atlântica. **Revista Brasileira de Agrometeorologia**, v. 13, n. 1, p. 11-19, 2005.
- PINTO-COELHO, R.M. **Fundamentos em ecologia**. [S.l.]: Artmed Editora, 2009.
- PIPKIN, S. B.; RODRIGUEZ, R. L.; LEON, J. Plant host specificity among flower-feeding Neotropical *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). **The American Naturalist**, v. 100, n. 911, p. 135-156, 1966.
- POPPE, J. L.; VALENTE, V. L. S.; SCHMITZ, H. J. Structure of Drosophilidae assemblage (insecta, Diptera) in pampa biome (São Luiz Gonzaga, RS). **Papéis Avulsos de Zoologia** (São Paulo), v. 52, n. 16, p. 185-195, 2012.
- POPPE, J. L.; VALENTE, V. L. V.; SCHMITZ, H. J. Population dynamics of drosophilids in the Pampa Biome in response to temperature. **Neotropical Entomology**, v.42, p. 269–277, 2013.
- POPPE, J. L. *et al.* Environmental determinants on the assemblage structure of Drosophilidae flies in a Temperate-Subtropical region. **Neotropical Entomology**, v. 44, n. 2, p. 140-152, 2015.
- PRAXEDES, C.; MARTINS, M. Inventário biológico: riqueza, biodiversidade local e regional de Drosophilidae (Diptera) Frugívoros na Floresta Nacional de Caxiuanã. *In: Caxiuanã: paraíso ainda preservado*. [S.l.]: Editors: Pedro Luiz Braga Lisboa, 2013. Chapter: 35, p.521-537.
- PRIGENT, S. R. *et al.* Seasonal and altitudinal structure of drosophilid communities on Mt Oku (Cameroon volcanic line). **Comptes Rendus Geoscience**, v. 345, n. 7, p. 316-326, 2013.
- PRIMACK, R. B.; RODRIGUES, E. **Biologia da conservação**. Londrina: E. Rodrigues, 2001. 328p.
- PURIFICAÇÃO, K. N. *et al.* Distribuição da avifauna ao longo de um gradiente altitudinal de pequena escala em área de cerrado, leste do Estado de Mato Grosso, Brasil. **Ornithologia**, v. 5, p. 78-91, 2013.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, 2011.
- RAHBK, C. The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. **The American Naturalist**, v. 149, n. 5, p. 875-902, 1997.
- RAJÃO, H.; CERQUEIRA, R. Distribuição altitudinal e simpatria das aves do gênero *Drymophila Swainson* (Passeriformes, Thamnophilidae) na Mata Atlântica Elevational distribution and sympatry of birds of the genus *Drymophila Swainson* (Passeriformes, Thamnophilidae) in the Atlantic forest. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 597-607, 2006.

- REZENDE, D. F.; FÁTIMA MARIANO, Z. de; PAIVA AGUIAR, R. C. de. O uso de materiais didáticos no ensino de climatologia. **Revista Geonorte, Manaus**, v. 2, n. 4, p. 207-217, 2012.
- ROBERTSON, A W.; LADLEY, J. J.; KELLY, D. Does Height Off the Ground Affect Bird Visitation and Fruit Set in the Pollen- Limited Mistletoe *Peraxilla tetrapetala* (Loranthaceae)? **Biotropica**, v. 40, n. 1, p. 122-126, 2008.
- RODRIGUES, L. A. *et al.* Efeitos de solos e topografia sobre a distribuição de espécies arbóreas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, em Luminárias, MG. **Revista Árvore**, v. 31, n. 1, p. 25-35, 2007.
- ROQUE, F; VALL, J. D; TIDON, R. Breeding sites of drosophilids (Diptera) in savanna. I – Fallen fruits of *Emmo tumnites* (Icacinaeae), *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and *Anacardium humile* (Anacardiaceae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 53, n.2, p. 308 – 313, 2009.
- SALMAH, S. *et al.* An analysis of apid bee richness (Apidae) in central Sumatra. **An analysis of apid bee richness (Apidae) in central Sumatra**. p. 139-174, 1990.
- SANQUETTA, C. R.; DALLA CORTE, A. P.; KOVALEK, N. Estrutura e composição de copas e clareiras em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista no centro-sul do Estado Paraná. **Revista de Estudos Ambientais**, v. 13, n. 2, p. 68-77, 2011.
- SARSWAT, M. *et al.* Implying quantitative ecology of Drosophilid fauna as a tool for biodiversity assessment-A case study along an altitudinal transect in the Garhwal region of Central Himalaya. **Tropical Ecology**, v. 57, n. 4, p. 637-647, 2016.
- SCHMIDT, J.; EVANS, I. S.; BRINKMANN, J. Comparison of polynomial models for land surface curvature calculation. **International Journal of Geographical Information Science**, v. 17, n. 8, p. 797-814, 2003.
- SCHMITZ, H. J. **Genética, ecologia e evolução de drosofilídeos (Insecta, Diptera) associados a flores**. 2010. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2010 Disponível em: <http://hdl.handle.net/10183/26602>. Acessado em: 22 de maio de 2018 a.
- SCHMITZ, H. J.; HOFMANN, P. R. P.; VALENTE, V. L. S. Assemblages of drosophilids (Diptera, Drosophilidae) in mangrove forests: community ecology and species diversity. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 100, n. 2, p. 133-140, 2010 b.
- SCHMITZ, H.J. *et al.* Relações biodiversidade vs. clima em escala local: um estudo de caso em busca de padrões espaço-temporais em insetos. *In*: EMILIO, T.; LUIZÃO, F. (org.). **Cenários para a Amazônia: clima, biodiversidade e uso da terra**. [S.l.:s.n.] , 2014, p. 19-30.
- SCHULTZE, C. H.; LINSENMAIER, E.; FIEDLER, K. Understorey versus canopy: patterns of vertical stratification and diversity among Lepidoptera in a Bornean rainforest. **Plant Ecology**, v. 153, p. 133–152, 2001.
- SENE, F. M. *et al.* Preliminary data on the geographical distribution of *Drosophila* species within morphoclimatic domains of Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 46, n. 2, p. 139-148, 1980.
- SEVENSTER, J. G.; VAN ALPHEN, J. J. M. Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. **Journal of Animal Ecology**, v. 65, n.3, p. 308-324, 1996.

- SHORROCKS, B. The distribution and abundance of woodland species of British *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). **The Journal of Animal Ecology**, v.44, n.3, p. 851-864, 1975.
- SHORROCKS, B.; SEVENSTER, J. G. Explaining local species diversity. **Proc. R. Soc. Lond. B**, v. 260, n. 1359, p. 305-309, 1995.
- SIQUEIRA, C. C.; ROCHA, C. F. D. Altitudinal gradients: concepts and implications on the biology, the distribution and conservation of Anurans. **Oecologia Australis**, v. 17, n. 2, p. 282-302, 2013.
- SILVA, A. A. R.; MARTINS, M. B. A new anthophilic species of *Drosophila* Fallén belonging to the bromeliae group of species (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 21, n. 3, p. 435-437, 2004.
- SILVA, N. M. *et al.* Population dynamics of the invasive species *Zaprionus indianus* (Gupta) (Diptera: Drosophilidae) in communities of drosophilids of Porto Alegre city, southern of Brazil. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 3, p. 363-374, 2005.
- SOARES, I. **Caracterização ecofisiológica de drosofilídeos sob diferentes intensidades de luminosidade**. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Centro Universitário do Estado do Pará, 2011.
- SORENSEN, L.L. **Stratification of the spider fauna in a Tanzanian forest. Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy**. Cambridge :Cambridge University Press, p. 92–101, 2003.
- SOUZA, D. R. *et al.* Emprego de análise multivariada para estratificação vertical de florestas inequidâneas. **Revista Árvore**; v. 27, n. 1, p. 59-63, 2003.
- SOUZA, D. R.; SOUZA, A. L. Estratificação vertical em floresta ombrófila densa de terra firme não explorada, Amazônia Oriental. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 28, n. 5, p. 691-698, 2004.
- SOUZA, F. M.; GANDOLFI, S.; RODRIGUES, R. R. Deciduousness influences the understory community in a Semideciduous Tropical Forest. **Biotropica**, Kansas, v. 46, n. 5, p. 512-515, 2014.
- SRINATH, B.; SHIVANNA, N. Seasonal variation in natural populations of *Drosophila* in Dharwad, India. **Journal of Entomology and Zoology Studies**, v. 2, n. 4, p. 35-41, 2014.
- STEVENS, G. C. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. **The American Naturalist**, v. 140, n. 6, p. 893-911, 1992.
- STOUTJESDIJK, P. H.; BARKMAN, J. J. **Microclimate, vegetation & fauna**. Brill, 2014.
- SUURKUUKKA, H.; MEISSNER, K. K.; MUOTKA, T. Species turnover in lake littorals: spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity and community composition. **Diversity and Distributions**, v. 18, n. 9, p. 931-941, 2012.
- TANABE, S. I.; TODA, M. J; VINOKUROVA, A. V. Tree Shape, forest structure and diversity of Drosophilid communities. Comparasion between boreal and temperate birch. **Ecological Research**, v. 16, p. 369-385, 2001.
- TANABE, S. Between-forest variation in vertical stratification of drosophilid populations. **Ecological Entomology**. v. 27, p. 720-731, 2002.

- TERBORGH, J. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. **Ecology**, v. 52, n. 1, p. 23-40, 1971.
- TERBORGH, J. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. **Ecology**, v. 58, n. 5, p. 1007-1019, 1977.
- TEWS, J. *et al.* Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 79–92, 2004.
- THOMAZINI, M. J.; THOMAZINI, A.P. B.W. A fragmentação florestal e a diversidade de insetos nas florestas tropicais úmidas. **Embrapa Acre-Documentos (INFOTECA-E)**, 2000.
- THROCKMORTON, L. H. The phylogeny, ecology, and geography of *Drosophila*. **Handbook of genetics**, v. 3, p. 421-469, 1975.
- TIDON-SKLORZ, R.; SENE, F. M. *Drosophila*. In: BRANDÃO, C.R.F; CANCELLO, E. M. (eds.). **Invertebrados terrestres, biodiversidade**, [São Paulo: s.n.], 1992. p. 254-261.
- TIDON, R.; LEITE, D. F.; LEÃO, B. F. D. Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. **Biological Conservation**, v. 112, n. 3, p. 299-305, 2003.
- TIDON, R. *et al.* Drosophilídeos (Diptera, Insecta) do Cerrado. In: SCARIOT, A.; FELFILI, J. M.; SOUZA-SILVA, J. C. (ed.). **Ecologia e biodiversidade do Cerrado**. Brasília,DF: Ministério do Meio Ambiente, 2005. 412 p.
- TIDON, R. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. **Biological Journal of the Linnean Society**, n.87, p. 233-247, 2006.
- TIDON, R. *et al.* **Drosophilidae in catálogo taxonômico da fauna do Brasil**. PNUD. 2018. Disponível em: <http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/183186>. Acessado em: 08 de fevereiro de 2018.
- TODA, M. J. Dimensional dispersion of drosophilid flies in a cool temperate forest of northern Japan. **Ecological Research** v. 7, p. 283- 295, 1992.
- TORRES, F. R.; MADI-RAVAZZI, L. Seasonal variation in natural populations of *Drosophila* spp (Diptera) in two woodlond in the state of São Paulo, Brazil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 96, n. 4, p. 437- 444, 2006.
- TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia**. [S.l.]: Artmed Editora, 2009.
- VRIES, P. J. de; MURRAY, D.; LANDE, R. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 62, p 343-364, 1997.
- WILLIAMS, S. E.; MIDDLETON, J. Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: implications for global climate change. **Diversity and Distributions**, v. 14, n. 1, p. 69-77, 2008.
- VALENTE, V. L.; ARAÚJO, A. M. de. Ecological aspects of *Drosophila* species in two contrasting environments in southern Brazil (Diptera, Drosophilidae). **Revista Brasileira de Entomologia (Brazil)**, v. 35, n.2, p. 237-253, 1991.

VALADÃO, H; HAY, J. D. V.; TIDON, R. Temporal dynamics and resource availability for drosophilid fruit flies (Insecta, Diptera) in a gallery forest in the Brazilian Savanna. **International Journal of Ecology**, v. 2010, ID 152437, p. 1-7, 2010.

VAN SCHAIK, C. P.; TERBORGH, J. W.; WRIGHT, S. J. The phenology of tropical forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. **Annual Review of ecology and Systematics**, v. 24, n. 1, p. 353-377, 1993.

VAN KLINKEN, R. D.; WALTER, G. H. Subtropical drosophilids in Australia can be characterized by adult distribution across vegetation type and by height above forest floor. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 5, p. 705-718, 2001.

VILELA, C. R. On the *Drosophila tripunctata* species group (Diptera, Drosophilidae). **Revista brasileira de Entomologia**, v. 36, n. 1, p. 197-221, 1992.

VOLTOLINI, J. C.; WLUDARSKI, A.; DA SILVA, I. Estrutura da vegetação na borda e interior de um fragmento florestal pequeno em área urbana. **Revista Biociências**, v. 15, n. 2, p. 133-138, 2009.