

O Gregarismo pode Explicar a Coexistência, mas o que Explica o Gregarismo? Padrões Determinísticos na Distribuição Espacial de *Drosófilas*.

Hermes Fonsêca de Medeiros & Louis Bernard Klaczko.

Depto. Genética e Evolução, Inst. Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP. e-mail: hermesfm10@yahoo.com.br

Introdução

A heterogeneidade espacial de comunidades de insetos que exploram recursos repartidos e efêmeros passou a receber mais atenção depois da publicação do “aggregation model of coexistence” (Atkinson & Shorrocks, 1981). A coexistência estável de espécies limitadas pelo mesmo recurso é possível se o impacto de um indivíduo sobre seus coespecíficos é maior do que sobre heterospecíficos. Em um sistema em que os competidores estão restritos a manchas de recursos, a agregação intraespecífica permite a coexistência por aumentar a probabilidade de encontros entre coespecíficos, em relação aos encontros heterospecíficos. Pelo menos teoricamente, a agregação intraespecífica independente entre espécies poderia surgir por fenômenos puramente estocásticos (Hartley & Shorrocks, 2002). Conseqüentemente, a agregação poderia explicar a coexistência de espécies limitadas pelo mesmo recurso sem qualquer diferenciação de nicho entre elas e representa uma explicação nova para a manutenção da diversidade (Begon, 1996). Estudos de comunidades naturais de insetos, que satisfazem os pressupostos deste modelo, demonstraram que a coexistência das espécies encontradas geralmente pode ser explicada pela distribuição agregada dos imaturos (por exemplo, Shorrocks & Sevenster 1995, Sevenster & van Alphen 1996, Kazuo et al. 2005). No entanto, os fatores responsáveis pela agregação dos imaturos não são conhecidos, tornando a agregação apenas uma descrição estatística da distribuição espacial das populações. Os padrões encontrados podem ser causados por diferenças entre as espécies na resposta à heterogeneidade ambiental, o que tornaria esta abordagem apenas uma forma simples de medir as conseqüências da diferenciação de nicho, mas não seria uma nova explicação para a coexistência.

Objetivos

Neste trabalho buscamos evidências da contribuição das restrições de nicho para a distribuição agregada de adultos de *Drosophila* dentro de florestas. Nossa abordagem se baseia no argumento de que a associação das densidades das espécies com variáveis ambientais é causada por restrições de nicho das espécies. Duas categorias de padrões foram estudadas: a associação com um gradiente de distância de riachos e associações interespecíficas. O controle da variância explicada por estas duas categorias resultou em substancial redução do gregarismo, confirmando a inclusão de fatores determinísticos entre as causas da agregação.

Material e Métodos

As amostras foram coletadas com armadilhas. Coletas foram realizadas em três sítios incluídos em diferentes remanescentes florestais do Estado de São Paulo, pertencentes a diferentes domínios fitossociológicos.

Em cada sítio, os pontos de coleta foram distribuídos em uma área aproximadamente retangular de 160 por 600 metros, com o eixo maior margeando um riacho. Trinta pontos de coleta foram distribuídos igualmente entre 10 classes de distância dos riachos: 1, 2,5, 5, 10, 20, 40, 60, 80, 120 e 160 metros. A distância mínima de 40 metros foi respeitada entre pontos de coleta e foram evitadas as clareiras. Os espécimes retidos foram coletados diariamente por três dias consecutivos. As iscas foram trocadas diariamente. Quatro coletas foram realizadas em cada sítio, duas na estação fria e seca e duas na quente e úmida. Apenas os machos de *Drosophila*, todos identificados até espécie, foram analisados. Uma descrição mais detalhada dos métodos foi apresentada em um trabalho anterior (Medeiros & Klaczko, 2004).

Detecção e descrição dos padrões – O coeficiente de correlação de Pearson entre as variáveis em escala logarítmica foi usado para a mensuração de todas as associações. As hipóteses foram testadas por testes de randomização (Manly, 1997). Quando necessário, o efeito filogenético foi controlado com o uso dos contrastes independentes de Felsenstein (Felsenstein, 1985). Os padrões testados foram: 1) associações entre as abundâncias de cada espécie e a distância da água; 2) a diferenciação entre os grupos de espécies quando à resposta das espécies à distância dos riachos; 3) se as variações entre pares de espécies quanto à intensidade da associação espacial se repetem em diferentes sítios; 4) se os pares de espécie mais associados espacialmente também são mais semelhantes quanto à variação de disponibilidade entre dias; 5) se a associação espacial é maior entre espécies taxonomicamente relacionadas.

Separando os dados a serem usados para estudar agregação – Uma variável ambiental apenas pode ser usada para a obtenção de uma estimativa conservadora da participação de efeitos determinísticos na determinação das variações populacionais de uma espécie se esta espécie está associada com a variável em questão. No

entanto, não é correto simplesmente usar as associações altas, pois estas ocorreriam dentre um grande número de testes, mesmo se não existisse efeito. Por esta razão dois padrões detectados aqui, apresentados nos resultados, foram utilizados como critério para obtenção de associações para os estudos de agregação.

Agregação – Foi empregado o índice “J”, que apresenta valores positivos quando a distribuição é agregada, e utilizado nos modelos recentes de gregarismo (Hartley, S. & Shorrocks, B. 2002). Para cada espécie analisada foi medida a agregação com os dados originais. Os dados foram transformados para escala logarítmica e em seguida foram calculadas as médias dos dados transformados. Foram feitas então regressões lineares entre as variáveis em escala logarítmica. Aos resíduos das abundâncias das espécies foram adicionadas as médias e os resultados transformados de volta para escala linear. Com os valores assim obtidos foram medidos os níveis de “J” após a remoção da variação explicada pelas associações.

Resultados e Discussão

Das quarenta e sete espécies analisadas, 28 mostraram associação significativa com a distância da água. Dentre estas, 23 são mais abundantes perto da água. Os grupos de espécies diferem significativamente quanto à associação com a distância da água. Dois grupos de espécies, *tripunctata* e *dreyfusi*, mostraram-se mais associados com a distância dos riachos e foram usados para o estudo de gregarismo. As análises de associações interespecíficas revelaram três padrões: 1) os valores de associação têm significativa homogeneidade entre sítios; 2) pares de espécies mais associadas espacialmente também são mais semelhantes quanto às variações de disponibilidade entre dias consecutivos, mesmo após o controle do efeito da filogenia; 3) espécies mais relacionadas taxonomicamente estão mais fortemente associadas espacialmente. O terceiro padrão provê um critério para utilização de associações interespecíficas para o estudo de gregarismo, a restrição a pares de espécies muito próximas. Os resíduos dos dois tipos de padrões têm menores valores de agregação, mas as associações entre espécies tiveram maior efeito. Nas análises com espécies muito próximas a agregação média passou de 0,91 para -0,29 (27 valores de J), enquanto a remoção da variância explicada pela distância dos riachos mudou a média de 0,77 para 0,17 (53 valores de J).

Conclusão

Os padrões detectados demonstram a participação de fatores determinísticos na determinação da heterogeneidade espacial das populações estudadas. A recorrência dos valores de associação em diferentes sítios indica que as espécies têm diferenças intrínsecas quanto às respostas a variáveis ambientais. A associação com a distância da água e o fato de que pares de espécies mais associados espacialmente também o são quanto aos padrões de atividade indicam a participação de preferências micro climáticas na variação dos padrões de distribuição. A evidente redução nos valores de agregação após o controle de uma parcela dos efeitos determinísticos indica a contribuição das respostas à heterogeneidade ambiental para os níveis de agregação. Os resultados apresentados corroboram a hipótese de que os padrões usados no modelo de gregarismo podem incluir diferenciação de nicho entre as espécies. Isto confirma a necessidade de elucidação das causas da agregação antes que ela possa ser apresentada como explicação para a alta diversidade de espécies observada em comunidade que exploram recursos repartidos e efêmeros.

Referências Bibliográficas

- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*. 50: 461-471.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *American Naturalist*. 125: 1-15.
- Hartley, S. & Shorrocks, B. 2002. A general framework for the aggregation model of coexistence. *Journal of Animal Ecology*. 71: 651-662.
- Manly, B. F. J. 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman & Hall, London. 2nd ed.
- Medeiros, H. F. Klaczko, L. B. 2004. 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*, 4: 1-12.
- Sevenster, J. G. and Van Alphen, J. J. M. 1996. Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology*. 65: 308-324.
- Shorrocks, B. & Sevenster, J. G. 1995. Explaining local species diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B* 260: 305-309.
- Takahashi, K.H., Tuno, N. and Kagaya T. 2005. The relative importance of spatial aggregation and resource partitioning on the coexistence of mycophagous insects. *Oikos*, 109: 125-134 (Apoio: FAPESP, CNPq, FAEP-UNICAMP, CAPES).