

Universidade de Brasília

Instituto de Ciências Biológicas

Departamento de Ecologia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

O Sucesso de Invasão de Drosofilídeos no Cerrado, Uma Abordagem Entrópica

Jonas da Silva Döge

Orientadora: Dr^a. Rosana Tidon

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Brasília - DF

2013



Tese de Doutorado

JONAS DA SILVA DÖGE

Título:

“O Sucesso de Invasão de Drosofilídeos no Cerrado: uma Abordagem Entrópica”.

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Rosana Tidon
Presidente / Orientadora
GEM/UnB

Prof. Dr. Antonio Francisco Pereira de Araújo
Membro Titular
CEL/UnB

Profa. Dra. Heloisa Sinatora Miranda
Membro Titular
ECL/UnB

Prof. Dr. Edison Ryoiti Sujii
Membro Titular
Embrapa/Cenargen

Profa. Dra. Isabel Belloni Schmidt
Membro Titular
ECL/UnB

Brasília, 28 de março de 2013.

*Os sonhos nos dão força para seguir
Obrigado a quem sonhou comigo*

Dedicado aos meus pais, Marli e Aldo, e à minha noiva, Jaqueline P. Bicca

Agradecimentos

Agradeço imensamente

- ✦ Aos meus pais, Aldo e Marli, por me darem muito apoio em momentos difíceis e incentivo desde sempre.
- ✦ À minha noiva Jaquelinne pela parceria na vida, pelo conforto nos momentos difíceis, pela paciência, por apoiar meus sonhos e tomá-los pra si.
- ✦ À minha irmã Fabiane, ao sobrinho Lucas, à cunhada Janine (Mana), aos tios Palilo e Beatriz, aos primos Vanessa, Micheli e Jackson, aos avós Gustavo e Serena e à Dori, pelo apoio e carinho.
- ✦ Aos meus sogros Cleonice Pires e Mário Moura por me tornarem da família. Sou muito grato pelo apoio, confiança, paciência,...
- ✦ À minha orientadora Rosana Tidon pelas discussões, oportunidades, estrutura para trabalhar e pelo apoio como um todo e especialmente para o doutorado sanduíche.
- ✦ Ao professor Dr. Richard Lewontin, da Harvard University, por me receber em seu grupo durante o doutorado sanduíche e tornar esse um período de aprendizado muito intenso. O admiro muito por sua sabedoria, ética e simplicidade. Sua inteligência o mundo já conhece.
- ✦ Ao Dr. Lloyd Demetrius, da Harvard University e Max Planck Institute, pelo seu grande empenho em me ensinar sobre sua teoria, filosofia da ciência e realidade acadêmica.
- ✦ Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia/UnB e seus professores que me proporcionaram uma formação que considero de alta qualidade.
- ✦ Ao IBGE-RECOR por permissões, dados meteorológicos e estrutura para o trabalho de campo. Vocês são ótimos. Agradeço em especial à Miriam e à Betania pela simpatia e eficiência.
- ✦ Ao Henrique Valadão pela grande amizade e disponibilidade para todo tipo de discussão científica, paracientífica, pseudocientífica, e também pela parceria científica. Meu irmão...

- À querida Jeca (Jessica G. Carneiro), meu braço direito em boa parte desta caminhada. Grande amiga e parceira científica. Essa tese só foi possível com sua ajuda. MUITO obrigado!
- À Xaque (Jaqueline P. Bicca), pela eficiência e disponibilidade no auxílio técnico em laboratório e campo. Meu ‘segundo braço direito’.
- Ao PH (Pedro Henrique Silva Lopes), pelo auxílio técnico no laboratório. Esse guri trabalha muito, é muito eficiente e uma ótima pessoa. Tenho grande admiração...
- Aos colegas Davi Rossato, Neander Heming, Daniel Gressler e Marcos Robalinho por dicas para a elaboração do projeto de doutorado sanduíche e para outros aspectos burocráticos relacionados ao processo.
- Ao Pedrinho (Pedro Paulo de Melo Cardoso), Natasha Tavares e Raphael Bonadio por auxílios em campo e laboratório.
- Aos demais colegas do laboratório que proporcionaram discussões, momentos de descontração e amizade: Pedro Emerich, Francisco Roque, Flávia Belham, Sabrina Oliveira, Felipe Brito, Maria Stefânia, Carol Bene, Renata Mata e Prof^a. Nilda Diniz.
- Aos amigos Danilo, Marina, Maria Cristina, Rafaela Toledo, Renato, Leonardo, Khesler, Davi Rossato, Daniel Gressler, Neander Hemmig, Karla Tepedino, Cecília Kosmann, Carol Valadão, Fábio Barbosa, Jânio Bicca, Mariana Graciosa, Gustavo Valadão e ao pessoal do Futeco (e diversos outros que certamente esqueci, me desculpem) pelos momentos extra-UnB.
- À Darli Massardo, à Simone Capellari, à Jennifer Thompson, à Diane Paul e ao Paulo Neves pela ajuda e amizade durante o doutorado sanduíche.
- Aos meus queridos ex-orientadores Vera Valente (Mestrado) e Paulo Hofmann (Graduação e Mestrado) pela boa base com que cheguei ao doutorado. Eles me ensinaram muito e serão eternamente meus exemplos...
- Ao CNPq e à CAPES pelo auxílio financeiro e bolsas.

Meus sinceros agradecimentos!

Sumário

Resumo	x
Capítulo I – Introdução	01
1. Um novo modelo para prever invasões biológicas	16
1.1. Mudanças na entropia, um resultado do processo seletivo	19
1.1.1. Sistemas físicos	19
1.1.2. Sistemas biológicos	20
2. Objetivo e organização da tese	23
3. Sistema biológico estudado	24
3.1. O Cerrado	24
3.2. A família Drosophilidae	26
3.3. Drosofilídeos no Cerrado	28
4. Referências	31
Capítulo II – A assinatura ambiental na demografia e suas implicações na evolução e conservação das populações	46
1. Introdução	47
2. Material e métodos	53
2.1. Abundância e diversidade de recursos	54
2.2. Dados de fecundidade e sobrevivência idade-específicas	56
2.3. Computação dos parâmetros demográficos	57
2.4. Análise dos dados	60
3. Resultados	60
4. Discussão	64
4.1. A correspondência entre o regime de recursos e os parâmetros Potencial Reprodutivo e Índice Demográfico	64
4.1.1. Implicações para a Biologia da Conservação	67
4.2. O regime de recursos e a evolução dos traços de história de vida	70
5. Conclusão	72
6. Referências	73

Capítulo III – O Princípio da Seleção Entrópica e a estabilidade das populações naturais	78
1. Introdução	79
2. Estabilidade e complexidade de redes demográficas	87
2.1. Estabilidade	88
2.2. Complexidade	89
3. Material e métodos	91
3.1. Estabilidade Populacional	91
3.2. Heterogeneidade demográfica	94
4. Resultados	95
5. Discussão	97
5.1. O Teorema da Flutuação-Estabilidade e a Biologia da Conservação	99
5.2. A evolução da estabilidade	100
6. Conclusão	103
7. Referências	105
Capítulo IV – Preditores demográficos do sucesso de invasão de drosofilídeos no Cerrado	109
1. Introdução	110
2. Material e métodos	114
3. Resultados	117
4. Discussão	119
5. Conclusão	125
6. Referências	127
Capítulo V – Considerações Finais: Perspectivas do estabelecimento de uma teoria geral da Biologia da Invasão	131
1. O sucesso de colonização em sistemas estruturados por competição	132
2. O sucesso de colonização em sistemas não estruturados por competição	136
3. Uma perspectiva global do sucesso de colonização	137
3.1. Algumas implicações para a Conservação	138
4. Direções futuras	139
5. Referências	141
Glossário	145

Lista de figuras

Capítulo I

Fig. 1. Diagrama esquemático representando a diversidade de fluxo energético e de eventos demográficos (reprodução, envelhecimento e morte) em sistemas físicos e biológicos, respectivamente. Em um sistema físico, as setas indicam os fluxos energéticos sob taxas b_j e m_j . Tais fluxos promovem mudanças no estado energético, representado pelos círculos, dos elementos do sistema (moléculas). Em um sistema biológico, as setas indicam os eventos reprodutivos e de envelhecimento (ou crescimento) que promovem mudanças na distribuição das idades (ou tamanho) dos elementos (indivíduos) de uma população. Assim, b_j e m_j indicam, respectivamente, as taxas de sobrevivência (ou crescimento) e fecundidade dos indivíduos na idade (ou tamanho) j . A idade ou o tamanho em sistemas biológicos são análogos ao estado energético em sistemas físicos17

Fig. 2. Localização geográfica do Cerrado (área em cinza escuro) e do Distrito Federal (área em preto), onde foram realizados os trabalhos de campo desta tese25

Fig. 3. Vegetação de cerrado *sensu stricto* em áreas do Distrito Federal27

Capítulo II

Fig. 1. Função reprodutiva líquida V_j – a contribuição reprodutiva idade-específica das fêmeas para a próxima geração – para (A) três drosofilídeos nativos no Cerrado e (B) três exóticos. A curva V_j é baseada na mediana e barras de erro nos valores mínimo e máximo das amostras obtidas pelo método *Jackknife*. mal - *Drosophila malerkotliana*, mer - *D. mercatorum*, neb - *D. nebulosa*, sim - *D. simulans*, stu - *D. sturtevantii*, zap - *Zaprionus indianus*61

Fig. 2. A relação entre o Potencial Reprodutivo Φ e o coeficiente de variação da abundância de recursos ($CV_{A_j(t)}$) para seis espécies drosofilídeos com a indicação do ajuste linear. As medidas obtidas para o Potencial Reprodutivo são representadas pela mediana e as barras de erro pelos valores mínimo e máximo das amostras obtidas através método *Jackknife*. O círculo grande branco representa um valor discrepante. a e b indicam, respectivamente, os resultados da análise de regressão com e sem o valor discrepante. Códigos das espécies conforme Fig. 162

Fig. 3. A relação entre o Índice Demográfico γ e (A) o coeficiente de variação da riqueza de táxons de recursos (diversidade) ($CV_{Rj(t)}$) e (B) a diversidade beta tal como medida por $1 - \overline{I_{MJ(t)}}$ para seis espécies de drosofilídeos. As medidas obtidas para o Índice Demográfico são representadas pela mediana e as barras de erro pelos valores mínimo e máximo das amostras obtidas através método *Jacknife*. *a* e *b* indicam, respectivamente, os resultados da análise de regressão com e sem *D. malerkotliana*, um possível valor discrepante. Códigos das espécies conforme Fig. 163

Fig. 4. Relação entre o Potencial Reprodutivo Φ e (A) o tempo de geração *T* e (B) a longevidade média *L* para seis espécies de drosofilídeos. As medidas apresentadas indicam a mediana e as barras de erro indicam os valores mínimo e máximo das amostras obtidas através método *Jacknife*. O círculo representa uma espécie excluída da análise em virtude de, para esta espécie, o Potencial Reprodutivo não refletir a flutuação na abundância de recursos (ver Fig. 3). Códigos das espécies conforme Fig. 165

Capítulo III

Fig. 1. Diagrama do ciclo populacional caracterizado por uma matriz de Leslie. m_j denota a contribuição média das fêmeas na classe etária *j* para a próxima geração (taxa de fecundidade), e b_j denota a probabilidade de que um indivíduo sobreviva da classe etária *j* até a classe etária *j+1* (taxa de sobrevivência)88

Fig. 2. Desenho amostral utilizado para medir a densidade de adultos de seis espécies de *Drosophilidae* em cada local amostrado e em cada mês. Círculos pretos representam as armadilhas utilizadas para estimar a densidade ($N = 37$), com uma área de atração total de 12.817,2 m². Círculos brancos representam as armadilhas utilizadas para minimizar o fluxo de indivíduos de fora para dentro das áreas de estudo, minimizando assim a superestimativa da densidade ($N = 36$)92

Fig. 3. Relação entre a heterogeneidade demográfica, tal como medida através da Taxa de Entropia Evolutiva *H*, e a estabilidade *Est* para seis espécies de *Drosophilidae* em áreas naturais do Cerrado. mal - *Drosophila malerkotliana*, neb - *D. nebulosa*, sim - *D. simulans*, stu - *D. sturtevanti*, zap - *Zaprionus indianus*97

Capítulo IV

Fig. 1. Abundância de recursos $A_{j(t)}$ para seis espécies de drosofilídeos no Cerrado ao longo de um ano. Os valores foram transformados como $\log(A_{j(t)} + 1)$. . mer - *Drosophila mercatorum*; neb - *D. nebulosa*; stu - *D. sturtevanti*; mal - *D. malerkotliana*; sim - *D. simulans*; e zap - *Zaprionus indianus*118

Fig. 2. A relação do sucesso de colonização, tal como medido pela abundância relativa média (ARM), com a Taxa de Entropia Evolutiva H (A) e com o Potencial Reprodutivo Φ (B) para seis espécies de drosofilídeos. O círculo grande branco indica um valor discrepante (*outlier*) em (B). a e b indicam, respectivamente, o resultado da análise de regressão com e sem o valor discrepante em (B). Medidas apresentadas indicam a mediana e barras de erros indicam o intervalo de valores obtidos para os parâmetros demográficos pelo método *Jackknife*. A linha em (B) indica o ajuste linear dos dados. Códigos das espécies conforme Fig. 1120

Fig. 3. A relação do sucesso de colonização, tal como medido pela abundância relativa média (ARM), com o Tempo de Geração T para seis espécies de drosofilídeos. O círculo grande branco indica um valor discrepante. a e b indicam, respectivamente o resultado da análise de regressão com e sem o valor discrepante. Medidas apresentadas indicam a mediana e as barras de erro indicam o intervalo de valores obtidos para Tempo de Geração T pelo método *Jackknife*. A linha indica o ajuste linear dos dados. Códigos das espécies conforme Fig. 1124

Lista de tabelas

Capítulo I

Tabela 1. Resumo das principais hipóteses relacionadas à Biologia da Invasão, foco da hipótese (organismo invasor – O – ou ambiente – A), relação com outras hipóteses e referências chave. Adaptada de Catford *et al.* 2009 e Inderjit *et al.* 2005.....7

Tabela 2. Drosofilídeos nativos mais comuns do Cerrado e as espécies exóticas registradas neste bioma, com indicação da origem biogeográfica, preferência de hábitat em áreas naturais do Cerrado e riqueza de sítios de criação29

Capítulo II

Tabela 1. Alguns exemplos da relação entre as condições ambientais e os atributos dos organismos49

Tabela 2. Parâmetros demográficos e diversidade e abundância de recursos nas áreas estudadas para seis espécies de drosofilídeos62

Capítulo III

Tabela 1. Parâmetros demográficos mensurados em laboratório ($24 \pm 1.0^{\circ}\text{C}$; fotoperíodo 12h/12h) e disponibilidade de recursos e densidade populacional mensurados em áreas naturais de Cerrado para seis espécies de Drosophilidae96

Capítulo IV

Tabela 1. Parâmetros demográficos, variação na abundância de recursos e abundância relativa de seis espécies de drosofilídeos do Cerrado117

Resumo

O Princípio da Seleção Entrópica propõe que o sucesso de invasão de uma população é determinado pela correspondência entre sua heterogeneidade demográfica e a heterogeneidade do ambiente. Esta teoria tem como pressuposto crítico uma correspondência entre o regime de recursos e a sensibilidade demográfica das populações, a qual é aqui validada com base em populações de drosofilídeos do Cerrado. O teorema da flutuação-estabilidade aponta que a heterogeneidade demográfica determina também a estabilidade demográfica das populações, sugerindo um potencial mecanismo pelo qual a vantagem seletiva é estabelecida em um sistema competitivo. Este teorema mostrou-se válido para o sistema drosofilídeos-Cerrado. Tendências na evolução da estabilidade são também derivadas. A validação do pressuposto crítico do Princípio da Seleção Entrópica, somado ao estabelecimento de um mecanismo potencial que determina o resultado da competição, torna tal princípio uma promissora teoria geral da Biologia da Invasão. Quando os recursos são homogêneos e sua abundância é bastante variável ao longo do tempo, como no sistema drosofilídeos-Cerrado, o Princípio da Seleção Entrópica prevê que as populações com menor heterogeneidade demográfica prevalecem competitivamente. Os dados desta tese, porém, não suportam tal previsão. A Hipótese da Sensibilidade Demográfica promulga que, em sistemas não estruturados por competição, o sucesso de invasão é determinado pela sensibilidade demográfica da taxa de crescimento populacional. É previsto, e corroborado, que quando as condições restritivas de recursos prevalecem no tempo, como no sistema drosofilídeos-Cerrado, as populações com menor sensibilidade demográfica são mais abundantes. As implicações conservacionistas dos resultados aqui obtidos são discutidas.

Palavras-chave: Biologia da Invasão; Complexidade; Demografia; Ecologia Evolutiva; Entropia Evolutiva; Estabilidade; Flutuação de Recursos; Hipótese da Sensibilidade Demográfica; História de Vida; Potencial Reprodutivo; Princípio da Seleção Entrópica; Teorema da Flutuação-Estabilidade.

CAPÍTULO I:

Introdução

O isolamento geográfico entre as biotas tem sido um importante fator na evolução da diversidade biológica na Terra. Desde o estabelecimento das sociedades humanas e de seus primeiros movimentos migratórios, porém, plantas e animais utilizados por estes povos têm sido levados deliberadamente a áreas onde originalmente não habitam (Clout 2002, Inderjit *et al.* 2005). Associados a essas migrações, muitos organismos foram também acidentalmente introduzidos. Nos séculos recentes os limites biogeográficos têm sido mais intensamente violados pelo transporte deliberado ou acidental de espécies pelo Homem. No século XX, particularmente, a taxa de introdução destas espécies – chamadas exóticas – acelerou rapidamente com a globalização do comércio e o aumento da velocidade do transporte (Clout 2002).

Dentre as espécies que são introduzidas, porém, somente algumas persistem nas novas áreas, sendo então chamadas de estabelecidas (Colautti & MacIsaac 2004). Atualmente, espécies exóticas estabelecidas representam considerável proporção da biota em algumas regiões no mundo. Elas constituem, por exemplo, 32,7% da fauna da Noruega e 22,3% da fauna do Canadá (Vitousek *et al.* 1997).

Uma pequena parte das espécies estabelecidas atinge alta abundância e grande amplitude geográfica, sendo então denominadas invasoras (Colautti & MacIsaac 2004). Allen (1936) observou que dentre 603 espécies introduzidas na Nova Zelândia apenas 48 tornaram-se invasoras. Mooney & Cleland (2001), por outro lado, estimam que apenas 1% das espécies que se estabelecem atinge o *status* de invasora. Espécies invasoras normalmente alteram as relações entre organismos e ambientes de forma irreversível (Wilcove *et al.* 1998, Clout 2002, Sax *et al.* 2004). Estas mudanças frequentemente implicam em mudanças evolutivas como deslocamento de nicho, mudanças comportamentais e introgressão (Mack *et al.* 2000, Mooney & Cleland 2001). Juntas, essas mudanças ecológicas e evolutivas são consideradas a segunda maior causa de extinções no planeta (Simberloff *et al.* 2005). Clavero & García-

Berthou (2005), por exemplo, observaram que a introdução de espécies exóticas foi responsável por 20% e co-responsável por 34% dentre 170 extinções de espécies de animais cuja causa da extinção era conhecida. Ainda, espécies invasoras têm gerado impactos para a economia global, com perdas anuais de US\$ 1,4 trilhão. No Brasil, calcula-se que tais prejuízos atinjam anualmente US\$ 50 bilhões (MMA 2010).

A preocupação em torno dos potenciais impactos econômicos e ecológicos das espécies invasoras começou há cerca de três séculos atrás. No final do século XVIII, John Bartram percebeu que algumas plantas introduzidas afetavam negativamente o ambiente e parte delas eram extremamente difíceis de controlar (Mack 2003). Em 1793, o surto devastador de febre amarela na Filadélfia foi associado à chegada de embarcações provenientes das Índias Ocidentais (Egerton 1976), fato que ampliou intensamente a consciência pública sobre os potenciais impactos de espécies exóticas. Hooker (1867) revelou que espécies de plantas europeias rapidamente substituíam plantas nativas da Nova Zelândia. Na segunda metade do século XIX, alguns trabalhos já reconheciam as ameaças agrícolas relacionadas a espécies exóticas (Fitch 1861, Forbes 1883, Howard 1898).

Os primeiros passos para o surgimento da disciplina Ecologia da Invasão como uma escola independente de pensamento iniciaram, entretanto, somente a partir do período entre 1936 e 1958. Neste período, estratégias associadas a introduções bem sucedidas de espécies exóticas passaram a ser estudadas explicitamente. Allen (1936) e Egler (1942) observaram que espécies exóticas bem sucedidas na Nova Zelândia e Havaí, respectivamente, apresentavam estratégias ecológicas diversificadas. Egler destacou ainda que isto tornava quase impossível a previsão dos efeitos da introdução de determinadas espécies nas comunidades. Ambos os autores sugeriram ainda que o controle da herbivoria e outros distúrbios promoviam uma vantagem competitiva das espécies nativas sobre as exóticas. Estudos de controle de espécies exóticas ganharam impulso em virtude de famosos casos de

controle biológico bem sucedido (Inderjit *et al.* 2005) – *p. ex.* o controle de *Hypericum perforatum* por besouros *Chrysomela* no oeste dos Estados Unidos (Huffaker & Holloway 1949, Huffaker 1951).

Na década de 1950, teóricos também usaram suas ferramentas para compreender a dinâmica da invasão por espécies exóticas. Skellam (1951) utilizou modelos de difusão de partículas para examinar a expansão da distribuição de uma população do rato almiscarado, *Ondatra zibethica*, no centro da Europa. D'Ancona (1954) mostrou como as equações de Lotka-Volterra poderiam ser utilizadas para entender a dinâmica das introduções de espécies. Estes estudos deram um importante impulso para o surgimento da Biologia da Invasão pois forneceram uma base teórica que possibilitou um estabelecimento formal desta disciplina.

A inauguração da disciplina Ecologia da Invasão, todavia, pode ser atribuída ao advento da publicação do livro *The ecology of invasions by animals and plants* (A ecologia da invasão por plantas e animais) de Charles Elton em 1958 (Parker 2001, p. 806, Rejmánek *et al.* 2005). Elton reuniu fatos e produziu teorias explicativas e previsões sobre como espécies exóticas se espalham e como as comunidades são invadidas. A previsão mais influente de seu livro, e uma das que ainda está sendo ativamente pesquisada, foi a de que comunidades mais diversas resistem mais ao estabelecimento de espécies exóticas (a Hipótese de Resistência Biótica).

Um relevante desenvolvimento da Biologia da Invasão seguiu-se com a publicação do livro *The genetics of colonizing species* (A genética de espécies colonizadoras) (Baker & Stebbins 1965), que reuniu textos de muitos dos ecólogos e biólogos evolucionistas mais influentes do mundo. Dentre as ideias mais notáveis desta literatura está a noção de que características das espécies invasoras podem ser usadas para prever seu impacto nas comunidades. Percebeu-se também que a genética e evolução poderiam ajudar a explicar alguns aspectos da ecologia da invasão (Inderjit *et al.* 2005). Nesta época foi ainda elaborado, baseado nas contribuições de MacArthur & Wilson (1967), Pianka (1970) e Roughgarden

(1971), um dos modelos mais influentes na Ecologia da Invasão: o modelo r - K . Este modelo prevê que, em ambientes com regime de seleção constante, a seleção favorece competitivamente: (i) as populações com a maior taxa de crescimento populacional intrínseco r — r -estrategistas — quando a densidade populacional é baixa; e (ii) as populações com a maior capacidade de suporte K (o tamanho populacional que o ambiente comporta para dada espécie) — K -estrategistas — quando a densidade populacional é alta (Pianka 1970, Roughgarden 1971).

Na década de 1980, a disciplina Biologia da Invasão passou de um tema de interesse de poucos pesquisadores a um dos mais frequentemente pesquisados por ecólogos, tornando-se uma disciplina acadêmica legítima (Davis 2006). Este momento foi marcado pela publicação de dois importantes livros: *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* (Ecologia de invasões biológicas na América do Norte e Havaí) (Mooney & Drake 1986) e *Biological invasions: a global perspective* (Invasões Biológicas: uma perspectiva global) (Drake *et al.* 1989). Esses livros tinham como objetivo explícito propor uma base teórica que permitisse prever a probabilidade de determinadas comunidades serem invadidas e de certas espécies se tornarem invasoras. Apesar disso, seus editores concluíram que uma base teórica com previsões eficientes estava ainda distante de se tornar realidade (Inderjit *et al.* 2005). Ainda assim, tais publicações expandiram o conhecimento sobre a resistência biótica das comunidades e o efeito de distúrbios na probabilidade de invasão.

O estabelecimento da Biologia da Invasão, tal como ela é entendida hoje, no entanto, pode ser atribuído a um artigo publicado por Carlton em 1985. Carlton sugeriu o particionamento do processo de invasão em uma série de estágios consecutivos, iniciando com o transporte e introdução, passando pelo estabelecimento de populações auto-suficientes, e terminando com a expansão da distribuição geográfica e aumento da abundância. Ainda, Carlton destaca que apesar de muitos organismos serem introduzidos, apenas poucos se

estabelecem, e menos ainda se tornam invasores. Esta ideia foi ainda expandida por Williamson (1996), em seu livro *Biological invasions* (Invasões Biológicas), que estabeleceu a conhecida ‘*tens rule*’ (‘Regra dos dez’). Tal regra prevê que apenas 10% das espécies introduzidas conseguem se estabelecer e 10% destas se tornam invasoras. Outra importante contribuição de Williamson foi sua percepção sobre a importância da pressão de propágulo – o número de indivíduos introduzidos ou de eventos de introdução em uma área – para o processo (Inderjit *et al.* 2005).

Atualmente, o entendimento da invasão como uma série de estágios tem sido considerado essencial para a compreensão do efeito de determinadas características dos organismos e dos ambientes sobre o processo (Richardson *et al.* 2000, Kolar & Lodge 2001, Colautti & MacIsaac 2004, Valéry *et al.* 2008). A identificação de características de invasores bem sucedidos e ambientes mais suscetíveis à invasão e dos mecanismos pelos quais elas atuam têm gerado novas hipóteses e promovido o ressurgimento de hipóteses clássicas/antigas para explicar o processo de invasão. As principais hipóteses da Ecologia da Invasão são apresentadas na tabela 1.

O entendimento dos fatores que influenciam a invasão biológica, entretanto, tem se mostrado ainda desafiador para os ecólogos. A multiplicidade de hipóteses relacionada ao tema tem dificultado o estabelecimento de leis mais gerais da Ecologia da Invasão (Inderjit *et al.* 2005, Gurevitch *et al.* 2011). Adicionalmente, algumas delas geram previsões conflitantes (*p. ex.* Susceptibilidade Aumentada x Relaxamento da Pressão por Inimigos; Facilitação por Invasão X Resistência Biótica) (ver Tabela 1). No entanto, o limitado poder preditivo da maioria delas resulta do fato de elas ignorarem que os organismos selecionam e são selecionados pelo ambiente, ou seja, elas ignoram a correspondência entre organismos e ambientes (Shea & Chesson 2002, Facon *et al.* 2006, Williamson 1996). Talvez esta seja uma

Tabela 1. Resumo das principais hipóteses relacionadas à Biologia da Invasão, foco da hipótese (organismo invasor – O – ou ambiente – A), relação com outras hipóteses e referências chave. Adaptada de Catford *et al.* 2009 e Inderjit *et al.* 2005.

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Pressão de Propágulo (PP)	Propagule Pressure	O/A	Alta abundância e frequência de indivíduos introduzidos aumentam a probabilidade de invasão devido à alta diversidade genética, suplementação contínua e alta probabilidade de introdução em um ambiente favorável.	CG, II/GPG.	Williamson 1996, Lonsdale 1999, Lockwood <i>et al.</i> 2005, Colautti <i>et al.</i> 2006, Pysek & Richardson 2006, Richardson & Pysek 2006.
Competição Global (CG)	Global Competition	O	Similar a PP. Um maior número de espécies introduzidas aumenta a probabilidade de que uma espécie com alta habilidade competitiva seja introduzida.	PP, Am, II/GPG, NV, RB, Nat.	Alpert 2006, Colautti <i>et al.</i> 2006.
Amostragem (Am)	Sampling	O/A	Similar a CG, mas a competição interespecífica (ao invés da pressão de propágulo) determina a invasão. A identidade da espécie é mais importante que a riqueza de espécies da comunidade receptora. A invasão ocorre quando as espécies introduzidas são capazes de explorar recursos e evitar inimigos mais eficientemente que as espécies residentes.	CG, II/GPG, CS.	Crawley <i>et al.</i> 1999.
Adaptação (Ad)	Adaptation	O/A	Invasores são pré-adaptados às condições do ambiente, ou se adaptam após a introdução, possibilitando o sucesso de invasão devido a sua especialização e habilidade competitiva associada.	FH, Nat.	Duncan & Williams 2002.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Modelo de Equilíbrio Dinâmico (MED)	Dynamic Equilibrium Model	A	Distúrbios e produtividade interagem afetando a invasão e cada fator pode reverter as respostas determinadas pelo outro. Invasores podem rapidamente se estabelecer em sistemas com baixa produtividade e pouco perturbados (mas não em ambientes muito pouco produtivos), mas se tornam dominantes apenas em sistemas com alta produtividade e altos níveis de distúrbio.	HA, DRA/RF, Di.	Huston 1979, 2004.
Resistencia Biótica (RB)	Biotic Resistance	A	Herbívoros, patógenos e principalmente competidores do ambiente invadido limitam a colonização, naturalização e persistência dos invasores, impedindo a invasão. Invasores não são adaptados ao ambiente, e a invasão depende somente do ambiente.	NV, CG, SL, Nat.	Levine <i>et al.</i> 2004, Parker & Hay 2005, Alpert 2006.
Similaridade Limitante (SL)	Limiting Similarity	O/A	Prediz que invasores bem sucedidos são funcionalmente distintos das espécies que habitam a área receptora. Estes encontram competição mínima e podem preencher um nicho vago. Invasores podem ter filogenias e características diferentes ou pertencer a grupos funcionais distintos das espécies nativas.	NV, JO, RB, HA, Nat.	MacArthur & Levins 1967, Emery & Gross 2006, Darwin 1859, Vitousek <i>et al.</i> 1997, Mack 2003, Callaway & Ridenour 2004, Hierro <i>et al.</i> 2005.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Inimigo de Meu Inimigo (IMI)	Enemy of My Enemy	A	Inimigos naturais tem um efeito mais forte sobre as espécies nativas resultando em competição aparente. Invasores acumulam patógenos generalistas, que limitam a abundância do invasor, mas limitam mais intensamente os competidores nativos.	II/GPG, NAs.	Eppinga <i>et al.</i> 2006, Colautti <i>et al.</i> 2004.
Inversão de Inimigos (IIIn)	Enemy Inversion	A	Inimigos naturais dos invasores são também introduzidos no novo ambiente mas são menos eficientes, ou podem ter um efeito oposto, nas novas condições bióticas e abióticas.	EHCA.	Colautti <i>et al.</i> 2004.
Invasor Descuidado (ID)	Reckless Invader	O	Características das espécies que facilitam a invasão sob certas condições ambientais podem ser desvantajosas para o invasor quando as condições mudam. Esses trade-offs podem explicar invasões efêmeras. Investimento em características ruderais, como crescimento populacional rápido e alta fecundidade, ajudam o invasor inicialmente mas apresentam um <i>trade-off</i> com a tolerância a estresses.	EBI, II/GPG.	Simberloff & Gibbons 2004, Alpert 2006.
Mutualismos Ausentes (MA)	Missed Mutualisms	A	Quando introduzidas em novos ambientes, as espécies perdem relações mutualísticas benéficas que ocorrem na área de distribuição nativa, impedindo assim a invasão.	RPI, RPI-R.	Mitchell <i>et al.</i> 2006, Alpert 2006.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Novas Associações (NAs)	New Associations	A	Espécies introduzidas formam novas relações com as espécies da comunidade receptora, o que aumenta (mutualistas e comensalistas) ou impede (inimigos naturais) o sucesso de invasão.	EBI, SA.	Callaway <i>et al.</i> 2004, Colautti <i>et al.</i> 2004, Mitchel <i>et al.</i> 2006.
Novas Armas (NAr)	Novel Weapons	O	Espécies introduzidas liberam químicos alopáticos que inibem potenciais competidores na área receptora. Espécies nativas não são adaptadas às novas armas químicas, aumentando a habilidade competitiva e sucesso dos invasores.	NV, JO, HA, Nat.	Callaway & Ridenour 2004, Hierro <i>et al.</i> 2005.
Invasora Ideal (II), Genótipo de Propósito Geral (GPG)	Ideal Weed, General-Purpose Genotype	O	História de vida, características e traços das espécies invasoras facilitam a invasão permitindo tais espécies prevalecer competitivamente sobre as espécies nativas. Algumas características que tem sido correlacionadas com a capacidade de invasão incluem história de vida ruderal, pequeno tamanho de semente, alta plasticidade fenotípica, rápido crescimento, fecundidade e fertilidade altas e precoces.	Am, CS, CH.	Elton 1958, Baker 1965, Rejmánek & Richardson 1996, Sutherland 2004.
Competidor Superior (CS)	Superior Competitor	O	A espécie se estabelece se ela é mais eficiente em obter recursos limitantes que as espécies residentes, resultando na supressão ou extirpação das espécies menos adaptadas.	II/GPG, Am.	Tilman 1977, 1980, 1982, 1988, Wedin & Tilman 1993, Grime 2002, Shea & Chesson 2002.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Facilitação por Invasões Prévias (FIP) ou Colapso por Invasão (CI)	Invasional Facilitation, Invasional Meltdown	A	Relações simbióticas e facilitativas diretas ou indiretas entre invasores causam um "efeito dominó". Muitas vezes ocorre em uma gama de níveis tróficos, onde uma espécie torna o hábitat ou comunidade mais amenos para outras espécies.	EBI.	Simberloff & Von Holle 1999, Mack 2003.
Distúrbio (Di)	Disturbance	A	Distúrbios aumentam a disponibilidade de recursos e reiniciam a sucessão, dando chance de sucesso de colonização e estabelecimento equivalente para as espécies invasoras e nativas.	JO, CH, II/GPG, DRA/RF, MED.	Sher & Hyatt 1999, Hood & Naiman 2000, Colautti <i>et al.</i> 2006.
Comensalismo com o Homem (CH)	Human Comensal	A	Espécies associadas a ambientes produzidos pelos homens (urbanos, áreas de agricultura, etc) têm maior probabilidade de serem invadidos.	Di, Nat, II/GPG, FIP/CI	Inderjit <i>et al.</i> 2005.
Naturalização (Nat)	Naturalization	A	O sucesso de invasão é atribuído à interferência humana, alta pressão de propágulo, condições ambientais favoráveis e interações favoráveis na comunidade.	RPI, CH, II/GPG, NV, Ad, LSL, Di, NAr, FH.	Darwin 1859, Lonsdale 1999, Richardson & Pysek 2006, Pysek & Richardson 2006.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Filtro do Hábitat (FH)	Habitat Filtering	O/A	Invasores bem sucedidos são bem adaptados às condições do ecossistema e capazes de vencer os filtros ambientais. A heterogeneidade do hábitat facilita a invasão devido à vasta gama de condições e nichos. A probabilidade de saturação dos nichos é baixa.	Ad.	Darwin 1859, Weither & Keddy 1995, Melbourne <i>et al.</i> 2007, Proches <i>et al.</i> 2008.
Efeitos Bióticos Indiretos (EBI)	Biotic Indirect Effects	A	Inclui uma gama de mecanismos que podem facilitar a invasão como um resultado de interações indiretas na comunidade, ou seja, como 'a' altera o efeito de 'b' sobre 'c'. As interações mais comumente citadas são competição aparente, mutualismo/comensalismo indireto, competição exploradora e cascatas tróficas.	RPI-R, RPI, MA, EHCA, IMI, IIn, NAs, FIP/CI.	Callaway <i>et al.</i> 2004, White <i>et al.</i> 2006.
Especialista-Generalista (EG)	Specialist-Generalist	A	Baseado nas interações entre as espécies invasoras e nativas, o sucesso de invasão é maximizado quando os inimigos no ambiente invadido são especialistas (incapazes de predação as espécies introduzidas) e os mutualistas nativos são generalistas (facilitam a invasão).	NAr, RPI, NAs.	Callaway <i>et al.</i> 2004, Sax <i>et al.</i> 2007.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Heterogeneidade Ambiental (HA)	Environmental Heterogeneity	A	Hábitats com alta variabilidade ambiental contém uma diversa gama de nichos que podem abarcar uma variedade de espécies. A invasão será bem sucedida se houver um número insuficiente de espécies nativas para preencher os nichos vagos.	NV, FH.	Melbourne <i>et al.</i> 2007.
Nicho Vago (NV)	Empty Niche	A	Devido ao limitado <i>pool</i> de espécies nativas, comunidades e ecossistemas não são saturados de modo que os invasores podem usar os recursos sobressalentes e ocupar os nichos vagos.	RB, HA, Nat.	MacArthur 1970, Hierro <i>et al.</i> 2005.
Janelas de Oportunidade (JO)	Opportunity Windows	A	Similar a NV, mas a disponibilidade de nichos flutua ao longo do tempo e espaço. Quando a oportunidade surge, espécies introduzidas se estabelecem e, após naturalizadas, se tornam invasoras.	NV, Di, DRA/RF, HA, NAr.	Johnstone 1986, Shea & Chesson 2002.
Suceptibilidade Aumentada (SA)	Increased Suceptibility	O/A	Baixa diversidade genética e ausência de defesa específica do invasor aumentam sua susceptibilidade a inimigos no ambiente invadido.	NAs.	Colautti <i>et al.</i> 2004.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Relaxamento da Pressão por Inimigos (RPI)	Enemy Release	A	Quando são introduzidos em novas áreas, invasores perdem seus inimigos naturais (herbívoros, patógenos) que limitam seu tamanho populacional na área de distribuição nativa. Há dois tipos de RPI; (1) regulatória: ocorre quando as espécies são relaxadas da pressão por inimigos que diretamente limitam sua distribuição nativa, de modo que eles imediatamente se beneficiam após a introdução e o tamanho populacional aumenta quando a limitação por inimigos está ausente; (2) compensatória: ocorre quando espécies perdem seus inimigos contra os quais eles se defendem. Assim, recursos previamente usados para defesa são realocados para o crescimento e reprodução, facilitando a invasão apesar do retardo temporal e de ser indiretamente.	RPI, EHCA, RPI-R.	Keane & Crawley 2002, Colautti <i>et al.</i> 2004, Joshi & Vrieling 2005.
Redução de Inimigos (RI)	Enemy Reduction	A	Similar a RPI no processo e no resultado, mas ao invés de completo relaxamento da pressão por inimigos, esta hipótese é baseada em uma redução no número de inimigos (parcial e não total).	RPI, Nat.	Colautti <i>et al.</i> 2004.

(cont.)

Tabela 1. (cont.)

Hipótese (Abreviatura)	Nome Original	Foco	Mecanismo	Hipóteses relacionadas	Referências
Evolução de Habilidade Competitiva Aumentada (EHCA)	Evolution of Increased Competitive Ability (EICA)	A	Similar a RPI compensatória. Cessão ou diminuição dos inimigos que limitam a população na área de ocorrência permite o invasor alocar recursos "economizados" para adaptação e aumento da habilidade competitiva no novo ambiente e comunidade.	RPI, Ad.	Blossey & Nötzold 1995, Callaway & Ridenour 2004, Joshi & Vrieling 2005.
Disponibilidade de Recursos Aumentada (DRA) ou Hipótese do Recurso Flutuante (RF)	Increased Resource Availability/Fluctuating Resources	A	Espécies requerem recursos para colonização e estabelecimento de forma que um aumento nos níveis de recursos promove oportunidades para a invasão.	Di, Ad, JO, MED.	Sher & Hyatt 1999, Davis <i>et al.</i> 2000, Colautti <i>et al.</i> 2006, Richardson & Pysek 2006.
Relaxamento da Pressão por Inimigos-Recursos (RPI-R)	Resource-Enemy Release	A	Combina a RPI e a DRA mas sugere que a invasão pode ser acelerada ou aumentada quando ambas ocorrem.	RPI, DRA.	Blumenthal 2006.
Dinâmica Neutra de Comunidade (DNC)	Neutral Community Dynamics	O	Descreve as mudanças na composição e abundância das espécies como resultado de processos de nascimento e morte aleatórios, levando a trajetórias de "caminhadas aleatórias" (<i>random walk</i>).	-	Bell 2001, Hubbell 2001, Chave 2004

das principais razões pelas quais o modelo r - K ainda possui grande apelo para os ecólogos (Crawley 1986, Lodge 1993, Byers 2000, Reznick & Ghalambor 2001, Sakai *et al.* 2001), apesar de sua capacidade preditiva ser amplamente contestada por dados empíricos (Lawton & Brown 1986, Williamson 1999, Demetrius & Legendre 2013). Neste modelo, a reciprocidade entre ambiente e organismos se revela na correspondência dos parâmetros r e K das populações com a limitação de recursos do ambiente a qual as populações estão submetidas.

1. Um novo modelo para prever invasões biológicas

Uma nova perspectiva à problemática da previsão do sucesso de espécies introduzidas tem emergido dos estudos de Demetrius e colaboradores (Demetrius 1997, Kowald & Demetrius 2005, Demetrius & Gundlach 2000, Demetrius & Legendre 2013). Estes autores sugerem que o valor adaptativo de uma população e, portanto, sua capacidade de invasão dependem da extensão em que a heterogeneidade ambiental e a heterogeneidade demográfica estão correlacionadas. A heterogeneidade ambiental, segundo o modelo, é definida pela variação na riqueza e abundância de recursos. A heterogeneidade demográfica é descrita pela variabilidade na idade em que os indivíduos da população se reproduzem e morrem.

A descrição matemática da heterogeneidade demográfica proposta por Demetrius e colaboradores resulta de uma analogia entre a diversidade dos eventos demográficos (reprodução, envelhecimento e morte) de uma população e a diversidade do fluxo energético em sistemas físicos (Fig. 1).

Boltzmann (1872) propôs que a diversidade no fluxo de energia entre moléculas em sistemas físicos pode ser inferida através de uma medida de diversidade do estado energético destas moléculas, à qual foi dado o nome de Entropia termodinâmica. Analogamente, Demetrius (1974, 1975) propôs que a diversidade de eventos demográficos (reprodução,

envelhecimento e morte) pode ser inferida através de uma medida de diversidade da idade (ou tamanho) em que as fêmeas se reproduzem, à qual foi dado o nome de Entropia Evolutiva. Estatisticamente, a Entropia Evolutiva representa uma medida adimensional da heterogeneidade de caminhos representados na figura 1. Seu valor é zero para populações semelparas e cresce à medida que o grau de iteroparidade aumenta. Ainda, esta medida é negativamente correlacionada ao tamanho de prole e positivamente correlacionada ao tempo de maturação sexual, ao tamanho de corpo, ao tempo de geração e aos gastos metabólicos (Demetrius 2004, Demetrius *et al.* 2009).

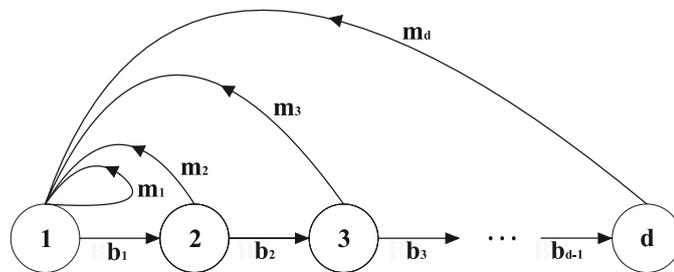


Fig. 1. Diagrama esquemático representando a diversidade de fluxo energético e de eventos demográficos (reprodução, envelhecimento e morte) em sistemas físicos e biológicos, respectivamente. Em um sistema físico, as setas indicam os fluxos energéticos sob taxas b_j e m_j . Tais fluxos promovem mudanças no estado energético, representado pelos círculos, dos elementos do sistema (moléculas). Em um sistema biológico, as setas indicam os eventos reprodutivos e de envelhecimento (ou crescimento) que promovem mudanças na distribuição das idades (ou tamanho) dos elementos (indivíduos) de uma população. Assim, b_j e m_j indicam, respectivamente, as taxas de sobrevivência (ou crescimento) e fecundidade dos indivíduos na idade (ou tamanho) j . A idade ou o tamanho em sistemas biológicos são análogos ao estado energético em sistemas físicos.

A Entropia Evolutiva não contempla o fator temporal, um fator de extrema relevância para o processo seletivo envolvido no processo de invasão. Assim, tem sido proposto que este fator seja incorporado em uma medida de heterogeneidade demográfica através da parametrização da Entropia Evolutiva em função do Tempo de Geração. Esta medida derivada de heterogeneidade demográfica é chamada **Taxa de Entropia Evolutiva**.

A Taxa de Entropia Evolutiva é análoga à taxa de decaimento das flutuações do nível energético até o equilíbrio em sistemas físicos (Demetrius *et al.* 2004). Esta observação resultou na formalização do chamado *Teorema da Flutuação-Estabilidade* (Demetrius 1977, Tuljapurkar 1982, Arnold *et al.* 1994, Demetrius *et al.* 2004), o qual prevê uma relação positiva entre a Taxa de Entropia Evolutiva e a estabilidade demográfica de populações biológicas. Isto sugere que estabilidade pode atuar como um dos mecanismos centrais associado às invasões biológicas, já que a heterogeneidade demográfica tem sido apontada como um dos componentes do valor adaptativo.

O efeito da estabilidade populacional sobre o valor adaptativo pode estar relacionado ao fato de que a estabilidade de uma população está relacionada à sua habilidade em obter energia do ambiente. Uma população com alta estabilidade é capaz de manter seu tamanho aproximadamente constante, o que possivelmente confere uma vantagem seletiva quando a abundância de recursos é aproximadamente constante. Isto ocorre porque a flutuação no tamanho populacional frente a recursos constantes levaria à competição em densidades acima do equilíbrio e sub-exploração dos recursos em densidades abaixo do equilíbrio. Argumentos similares implicam uma baixa estabilidade demográfica, ou seja, uma alta capacidade em variar em tamanho possivelmente confere vantagem seletiva em ambientes onde a abundância de recursos flutua amplamente.

1.1. Mudanças na entropia, um resultado do processo seletivo

1.1.1. Sistemas físicos

As mudanças no estado energético de equilíbrio que caracteriza um sistema físico refletem mudanças na entropia termodinâmica do sistema, e resultam de um processo dinâmico envolvendo a colisão das partículas que constituem o agregado de matéria. Em sistemas isolados, a entropia do sistema tende a aumentar, ou seja, a energia tende a se distribuir mais igualmente no sistema. Em analogia a sistemas biológicos, este processo pode ser interpretado como seleção, uma vez que o sistema com maior entropia é favorecido em detrimento do sistema com menor entropia. Assim, o processo de seleção em sistemas termodinâmicos isolados implica na maximização da entropia. Formalmente, esse processo pode ser descrito pela equação

$$s = \Delta S \quad (1)$$

onde s representa a vantagem seletiva do novo estado energético, $\Delta S = S^* - S$, e S^* e S representam a entropia termodinâmica no tempo $t+1$ e no tempo t , respectivamente. A condição $s > 0$ descreve a direção da mudança espontânea em um sistema isolado.

Quando energia é fornecida ao sistema, no entanto, a entropia do sistema é aumentada. Utilizando-se de argumentos matemáticos e princípios físicos, Clausius (1865) observou que mudanças da Entropia de um sistema termodinâmico oriundas de mudanças na quantidade de energia do sistema são moduladas pela temperatura e descritas pela equação

$$dS = \frac{dQ}{T} \quad (2)$$

onde T denota a temperatura absoluta, dQ a mudança global da energia do sistema e dS a mudança na entropia do sistema. A relação entre as mudanças da entropia e a mudança global da energia no sistema refletem a seguinte relação entre entropia e a energia do sistema

$$S = \frac{U - F}{T} \quad (3)$$

onde S representa a entropia, U a energia média do sistema, F a energia livre e T a temperatura.

1.1.2. Sistemas biológicos

A Evolução Biológica prevê que populações mais adaptadas prevalecem sobre as menos adaptadas, aumentando o valor adaptativo do sistema. Baseado na relação entre a energia livre (análoga à taxa de crescimento populacional), a Entropia Termodinâmica (análoga à Entropia Evolutiva) e a temperatura (análoga ao inverso do tempo de geração) e no processo evolutivo em sistemas físicos (ver Seção 1.1.1.), Demetrius e colaboradores¹ (Demetrius 1997, Demetrius & Gundlach 2000, Demetrius *et al.* 2009) propuseram que o sucesso de invasão de uma população introduzida (ou vantagem seletiva s) é determinado pela equação

$$s = - \left(\Phi - \frac{\gamma}{M} \right) \Delta H \quad (4)$$

¹ Tais estudos descreveram as tendências de mudança da Taxa de Entropia Evolutiva do sistema biológico com base na teoria ergódica para sistemas dinâmicos e na teoria de processos de difusão. A teoria ergódica estuda, em termos probabilísticos, o comportamento médio de sistemas (tais como a entropia, uma medida do estado energético médio) que evoluem no tempo e estão em equilíbrio. Esta teoria sugere que sistemas dinâmicos têm médias amostrais convergentes, e isso caracteriza o limite.

A teoria de processos de difusão é uma teoria probabilística para a solução de equações diferenciais estocásticas definidas pelo processo de Markov, através do qual pode-se prever o desencadeamento de um processo baseado somente no estado atual do sistema. A teoria de processos mimetiza a trajetória de uma molécula imersa em um fluido e, ao mesmo tempo, sujeita a deslocamentos randômicos resultantes das colisões com outras moléculas (movimento Browniano) e prevê probabilisticamente sua posição (Grinstead & Snell 2006, Cap. 11).

onde $s > 0$ indica que a população introduzida prevalecerá sobre a residente e $s < 0$ indica que a população residente prevalecerá sobre a introduzida. O termo ΔH denota a diferença entre a Taxa de Entropia da população introduzida H^* e da população residente H . Os parâmetros Φ e γ denotam o Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico, respectivamente, e M denota a soma os número de indivíduos das duas populações.

O **Potencial Reprodutivo** é uma medida da sensibilidade da taxa de crescimento populacional frente a mudanças nas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas. Demetrius & Legendre (2013) sugerem que populações submetidas a amplas variações na abundância de recursos, quando em equilíbrio evolutivo, tendem a ter taxas de crescimento populacional mais sensíveis a mudanças nas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas. Tal argumento condiz com o modelo de Clausius (Seção 1.1.1.) que afirma que o aumento na energia livre (determinada por mudanças na abundância de recurso em sistemas biológicos) promove a diminuição da Entropia do sistema.

O **Índice Demográfico** é uma medida da sensibilidade da variância demográfica frente a mudanças nas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas. Demetrius & Legendre (2013) sugerem que populações submetidas a amplas variações na diversidade de recursos, quando em equilíbrio evolutivo, tendem a ter sua variância demográfica mais sensível a mudanças nas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas. Assim, o modelo de Demetrius assume que o Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico são assinaturas ambientais do regime de recursos aos quais as populações estão submetidas. Este argumento implica na incorporação da relevância do ambiente na previsão do sucesso de invasão de populações introduzidas.

A interpretação matemática da Eq. (4) somada à argumentação da correspondência do Potencial Reprodutivo e do Índice Demográfico ao regime de recursos culminou na

proposição formal do *Princípio da Seleção Entrópica* (Demetrius 1997). Este princípio estabelece as seguintes previsões sobre o sucesso de invasão

- (I) quando os recursos variam amplamente em termos de diversidade e sua abundância é aproximadamente constante, a população com maior Taxa de Entropia Evolutiva prevalecerá;
- (II) quando os recursos são aproximadamente constantes em termos de diversidade e sua abundância varia amplamente, as populações com menor Taxa de Entropia Evolutiva prevalecerá.

O modelo r -K (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970 e Roughgarden 1971) é modelo mais geral até o momento a ser utilizado para o entendimento das invasões biológicas e um dos únicos que reconhecem a reciprocidade entre organismos e ambientes. O *Princípio da Seleção Entrópica* é uma generalização deste modelo e reconhece a heterogeneidade do ambiente, em termos de recursos, e não pressupõe uma distribuição etária estável nas populações, em contraposição ao modelo r -K. Ainda, sua noção de valor adaptativo incorpora tanto a capacidade do organismo (1) em apropriar os recursos do ambiente; quanto (2) em transformar esses recursos em sobrevivência e reprodução, enquanto a noção de valor adaptativo do modelo r -K incorpora apenas este último componente (Demetrius & Legendre 2013). Assim, o *Princípio da Seleção Entrópica* aprimora as contribuições do modelo r -K e estabelece um modelo quantitativo promissor para o entendimento das invasões biológicas. De fato, suas previsões têm se mostrado robustas em simulações computacionais (Kowald & Demetrius 2005), porém seu suporte empírico é ainda bastante escasso (Ziehe & Demetrius 2005, Demetrius & Legendre 2013).

2. Objetivo e organização da tese

Esta tese tem como objetivo a busca de uma teoria mais geral para explicar o sucesso de invasão de populações, utilizando drosofilídeos do Cerrado como modelo. O *Princípio da Seleção Entrópica* tem se candidatado como um modelo geral da Biologia da Invasão. O suporte empírico deste modelo, no entanto, é bastante escasso e as evidências geralmente baseiam-se em dados quantitativos demográficos e dados qualitativos do regime de recursos (Ziehe & Demetrius 2005, Demetrius *et al.* 2009, Demetrius & Legendre 2013).

Na presente tese, a validade de pressupostos e previsões do *Princípio da Seleção Entrópica* é testada empiricamente com base em dados de populações naturais de *Drosophilidae* que habitam o Cerrado. No Capítulo 2, é testada quantitativamente a correspondência dos parâmetros demográficos Potencial Reprodutivo e Índice Demográfico com a magnitude de flutuação na abundância e na variância de recursos, respectivamente. As implicações conservacionistas destas correlações são exploradas no capítulo. A correspondência organismo-ambiente é um pressuposto fundamental para a validade do *Princípio da Seleção Entrópica*, mas que nunca foi quantitativamente testada. A corroboração deste pressuposto permite ainda prever a relação entre a evolução da história de vida e o regime ambiental, uma abordagem também explorada neste capítulo.

No Capítulo 3, a relação positiva estabelecida analiticamente entre a estabilidade das populações e sua Taxa de Entropia Evolutiva, o *Teorema da Flutuação-Estabilidade*, é testada empiricamente. Este teorema relaciona-se ao *Princípio da Seleção Entrópica* pois sugere um mecanismo pelo qual a vantagem seletiva é estabelecida, o grau de estabilidade populacional. Além disso, este teorema permite estabelecer um modelo quantitativo para o entendimento da evolução da estabilidade das populações. Este é um tema de extrema relevância para a conservação das espécies e para a Biologia da Invasão já que não só o valor adaptativo, mas também a persistência das populações está relacionada à estabilidade.

No Capítulo 4, é testada a validade do *Princípio da Seleção Entrópica* como modelo preditivo do sucesso de invasão de populações de drosofilídeos em áreas do Cerrado. Este princípio é válido para sistemas estruturados por competição. O papel da competição na estruturação de assembleias de drosofilídeos é ainda incerto e, por isso, neste capítulo é também proposto e testado um modelo alternativo para sistemas não estruturados por competição. Neste modelo, chamado de Hipótese da Sensibilidade Demográfica, o parâmetro central é o Potencial Reprodutivo. Devido ao fato de que os mesmos processos demográficos determinam o sucesso de colonização de espécies nativas e exóticas (Melbourne *et al.* 2007, Davis *et al.* 2000, Gurevitch *et al.* 2011), sucesso de invasão é aqui utilizado indistintamente para as duas categorias de espécie.

Finalmente, no Capítulo 5 as principais conclusões dos capítulos 2, 3 e 4 são integradas em uma discussão sob a perspectiva do estabelecimento de uma teoria mais geral da Biologia da Invasão. A significância do conceito de Potencial Reprodutivo para o *Princípio da Seleção Entrópica* e para a *Hipótese da Sensibilidade Demográfica* é explorada para unir estas duas hipóteses em uma teoria mais geral da Biologia da Invasão. As implicações dos achados desta tese para o manejo das espécies são abordadas. Por fim, são discutidas perspectivas futuras para o avanço das abordagens aqui apresentadas.

Na seção a seguir, é caracterizado o sistema biológico no qual esta tese é baseada.

3. O sistema biológico estudado

3.1. O Cerrado

O Bioma Cerrado, situado na região central do Brasil (Fig. 2), é constituído por um mosaico de distintas formas estruturais em interflúvios bem drenados abrangendo desde florestas a campos além de matas de galeria e outras formações em zonas úmidas (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Os trabalhos de campo desta tese foram realizados na fitofisionomia

predominante do Cerrado, o cerrado *sensu stricto* (Fig. 3). Tal fitofisionomia é constituída por vegetação xeromórfica cujos arbustos e árvores apresentam casca espessa com troncos e galhos retorcidos e cobrem entre 30 e 40% das áreas (Eiten 1984).



Fig. 2. Localização geográfica do Cerrado (área em cinza escuro) e do Distrito Federal (área em preto), onde foram realizados os trabalhos de campo desta tese.

O clima que caracteriza o Cerrado é o tropical chuvoso (Aw variando à Cwa, segundo o sistema de classificação de Köppen). A temperatura varia pouco ao longo do ano (Eiten 1984) e a média anual é de 20,1°C (Ab'Saber 1983). A pluviosidade média anual é de 1200 a 1800 mm em 65% do bioma. Duas estações bem definidas são observadas: verão quente e chuvoso e inverno seco. O período de seca vai de maio a setembro com temperatura média do mês mais frio superior a 18°C (Ab'Saber 1983) e umidade relativa do ar média diária podendo chegar a 20% (Ratter *et al.* 1997). A estação chuvosa ocorre entre outubro e março (Ab'Saber 1983) e recebe 75% da precipitação total anual (Pereira *et al.* 1989). A variação anual na pluviosidade é determinante para a dinâmica populacional da flora e fauna do Cerrado, conforme demonstrado para plantas herbáceas (Munhoz & Felfili 2005) e lenhosas (Oliveira

& Felfili 2008), répteis (Nogueira *et al.* 2003), pequenos mamíferos (Mares & Ernest 1995), lepidópteros (Pessoa-Queiroz *et al.* 2008) e dípteros (Tidon *et al.* 2003), entre outros.

3.2. A família Drosophilidae

A família Drosophilidae (Diptera) é constituída por mais de 3900 espécies de moscas distribuídas em todas as regiões da Terra, exceto nos pólos (Bächli 2013). A maioria destas moscas alimenta-se de microorganismos, especialmente leveduras, presentes em frutos ou outras partes vegetais e fungos em decomposição (Markow & O’Grady 2006). Algumas destas espécies são mais restritas ecologicamente, utilizando um ou poucos sítios de alimentação e oviposição, enquanto outras são mais generalistas. Quanto ao hábitat, algumas espécies são mais abundantes em áreas abertas, como aquelas em processo de sucessão e ambientes urbanos (Petersen 1960, Vilela *et al.* 1983, Gottschalk *et al.* 2007), enquanto outras o são em áreas mais sombreadas e úmidas, como florestas (Martins 1987). A disponibilidade de água, a temperatura e a insolação são os fatores mais importantes para tal distribuição (Pavan 1959, Powell 1997), bem como o tipo de vegetação (Powell 1997) e os recursos disponíveis. Estes fatores devem também explicar a distribuição agregada observada nas espécies da família (Brcic & Valente 1978, Tidon-Sklorz & Sene 1992). Variações sazonais na abundância têm sido observadas para muitos drosofilídeos, tanto nos trópicos quanto na zona temperada (Benado & Brcic 1994). Isto se deve à alta sensibilidade a pequenas modificações no ambiente e a rapidez de resposta em termos de crescimento populacional, inerentes à família (Martins 1987).



Fig. 3. Vegetação de cerrado *sensu stricto* em áreas do Distrito Federal.

Os drosofilídeos vêm sendo apontados como bons modelos biológicos por sua alta abundância, facilidade de manipulação, tempo de geração curto e alta sensibilidade e rápida resposta às condições do ambiente (Powell 1997, Ferreira & Tidon 2005, Mata *et al.* 2008). Estes insetos vêm sendo usados como modelos nas mais diversas áreas da Biologia, especialmente a Genética, a Evolução e a Biologia do Desenvolvimento. Estudos sobre as respostas desses organismos aos gradientes ambientais sugerem que eles são bons modelos também para a Ecologia. Assim, o estudo dessas moscas vem sendo bastante eficiente para o entendimento do impacto da urbanização sobre a biodiversidade nativa (Bonorino *et al.* 1993, Ferreira & Tidon 2005, Gottschalk *et al.* 2007), como indicador para definir estratégias de

manejo de pragas (Hodge 2000), para a compreensão dos efeitos das mudanças climáticas (Rodriguez-Trelles & Rodriguez 1998) e do desmatamento de áreas tropicais (Davis & Jones 1994, Mata *et al.* 2008).

Populações exóticas e invasoras de drosofilídeos ocorrem em todo o planeta (David & Tsacas 1981, Parsons 1983). Apesar disso e da adequabilidade deste táxon como táxon-modelo, estas moscas são subexploradas para testar teorias da Biologia da Invasão. Alguns estudos, todavia, tem sugerido que o sucesso de invasão de drosofilídeos está relacionado à sua variabilidade genética e capacidade de adaptação (Parsons & Stanley 1981, Mata *et al.* 2010), à similaridade climática e ambiental entre o hábitat fonte e o hábitat receptor, à associação ao Homem (Dobzhansky 1965, David & Tsacas 1981), à capacidade de explorar uma grande variedade de recursos (Dobzhansky 1965), à estratégia de vida *r* (David & Tsacas 1981), à introdução de seus hospedeiros (plantas e/ou insetos) (David & Tsacas 1981) e à resistência a estresses ambientais tais como estresse termal e dessecação (David & Tsacas 1981). Estas estratégias podem ser contextualizadas nas hipóteses Adaptação, Invasora Ideal, Facilitação por Invasões Prévias, Comensalismo com o Homem, Naturalização, Filtro do Hábitat e Especialista-Generalista apresentadas na tabela 1.

3.3. Drosofilídeos no Cerrado

Dentre as 304 espécies de Drosophilidae registradas no Brasil (Gottschalk *et al.* 2008), 117 ocorrem no Cerrado, sendo a maioria delas espécies raras. As espécies nativas mais comuns do bioma são apresentadas na tabela 2, assim como as espécies exóticas já registradas no Cerrado.

As exóticas *D. simulans* e *Z. indianus* constituem normalmente grande parte dos indivíduos coletados em amostras realizadas no Cerrado. Já *S. latifasciaeformis* e *D. malerkotliana* são abundantes em poucos meses do ano enquanto as demais exóticas registradas são raras (Tidon 2006, Chaves & Tidon 2008 e dados desta tese).

Tabela 2. Drosofilídeos nativos mais comuns do Cerrado e as espécies exóticas registradas neste bioma, com indicação da origem biogeográfica, preferência de hábitat em áreas naturais do Cerrado e riqueza de sítios de criação.

Espécies	Origem biogeográfica	Hábitat ¹	Número de espécies (famílias) de frutos registradas como sítios de criação ²
Nativas			
<i>Drosophila cardini</i>	Neotropical	Matas de galeria e Savanas	11 (9)
<i>Drosophila mercatorum</i>	Neotropical	Predominantemente Savanas	27 (18)
<i>Drosophila nebulosa</i>	Neotropical	Mata de galeria e Savanas	36 (24)
<i>Drosophila paraguayensis</i>	Neotropical	Matas de galeria	10 (10)
<i>Drosophila polymorpha</i>	Neotropical	Matas de galeria e Savanas	30 (20)
<i>Drosophila prosaltans</i>	Neotropical	Matas de galeria e Savanas	6 (5)
<i>Drosophila sturtevanti</i>	Neotropical	Matas de galeria e Savanas	10 (8)
<i>Drosophila willistoni</i>	Neotropical	Predominantemente Matas de galeria	81 (40)
<i>Rhinoleucophenga bivisualis</i>	Neotropical	Savanas	4 (4)
Exóticas			
<i>Drosophila ananassae</i>	Oriental	*	13 (10)
<i>Drosophila busckii</i>	Desconhecida	Matas de galeria e Savanas	13 (10)
<i>Drosophila immigrans</i>	Oriental	Predominantemente Matas de galeria	24 (15)
<i>Drosophila kikkawai</i>	Oriental	*	20 (15)
<i>Drosophila malerkotliana</i>	Oriental	Matas de galeria e Savanas	27 (16)
<i>Drosophila melanogaster</i>	Afrotropical	**	30 (17)
<i>Drosophila simulans</i>	Afrotropical	Matas de galeria e Savanas	72 (32)
<i>Drosophila virilis</i>	Palaártica	*	1 (1)
<i>Scaptodrosophila latifasciaeformis</i>	Afrotropical	Predominantemente Savanas	7 (7)
<i>Zaprionus indianus</i>	Afrotropical	Predominantemente Savanas	34 (22)

*Abundância baixa impede a definição do hábitat preferencial; ** coletada somente em ambientes urbanos e peri-urbanos; ¹baseado em Tidon (2006) e R.A. Mata (dados não publicados); ²dados para todo o Brasil, baseado em compilação preliminar de H. Valadão.

Esta tese estuda a ecologia e demografia de seis das oito espécies mais abundantes do cerrado *sensu stricto*, as nativas *D. nebulosa*, *D. sturtevanti* e *D. mercatorum* e as exóticas *D.*

simulans, *D. malerkotliana* e *Z. indianus*. Todas estas espécies podem ser consideradas generalistas em termos do uso de recursos de alimentação e oviposição (Leão & Tidon 2004, Roque *et al.* 2009, Valadão *et al.* 2010 e dados não publicados de H. Valadão, ver tabela 2). *Zaprionus indianus* e *D. mercatorum* predominam em áreas abertas (como o cerrado *sensu stricto*) enquanto as outras quatro espécies são abundantes tanto em áreas abertas quanto em áreas mais sombreadas e úmidas (como as matas de galeria) (Tabela 2).

Drosophila simulans é uma espécie africana que tem sido coletada desde os primeiros inventários de drosofilídeos realizados no Brasil (Sturtevant 1921a,b, Duda 1927) e no Cerrado (Pavan 1950). Esta é a espécie introduzida de Drosophilidae que melhor se adaptou às diferentes regiões fitogeográficas da região Neotropical, estando atualmente entre os três drosofilídeos mais abundantes no Cerrado (Chaves & Tidon 2008). *Zaprionus indianus* é uma espécie africana introduzida recentemente no Brasil (Vilela *et al.* 1999) e no Cerrado (Tidon *et al.* 2003), que tem se tornado um dos drosofilídeos mais abundantes em vários ambientes neotropicais estando também entre as três espécies mais abundantes do Cerrado (Chaves & Tidon 2008). *Drosophila malerkotliana* é uma espécie asiática que foi pela primeira vez registrada no Brasil em 1977 (Sene & Val 1977) e logo em seguida no Cerrado (Sene *et al.* 1980). Esta espécie, apesar de abundante em outros biomas brasileiros como Mata Atlântica (Döge *et al.* 2008) e Amazônia (Martins 1987, 1989), é geralmente pouco abundante no Cerrado (dados desta tese e Tidon 2006).

Estudos realizados no Brasil apontam que estas três espécies exóticas são especialmente bem sucedidas em áreas de vegetação aberta e antropizadas (Martins 1989, Tidon *et al.* 2003, Gottschalk *et al.* 2007). A capacidade de explorar recursos tanto em substratos nativos quanto em exóticos tem também sido destacada (Vilela *et al.* 1999, Castro & Valente 2001, Leão & Tidon 2004, Roque *et al.* 2009, Valadão *et al.* 2010 e dados não publicados de H. Valadão e M. S. Gottschalk). Acredita-se que estas espécies afetam a abundância de drosofilídeos

nativos por competição (Tidon *et al.* 2003). Outros efeitos sobre os sistemas naturais são ainda desconhecidos. Porém, pelo fato de que drosofilídeos dispersam leveduras e bactérias associadas à decomposição de matéria orgânica e de que suas larvas escavam frutos em decomposição a procura de alimento, é possível que tais espécies alterem o processo de decomposição dos frutos e, conseqüentemente, a ciclagem dos nutrientes. A ocorrência desta alteração e a dimensão destes efeitos são temas ainda a serem investigados.

Finalmente, prejuízos econômicos causados por estas espécies são desconhecidos nas regiões dominadas pelo Cerrado. No entanto, larvas de *Z. indianus* têm sido observadas colonizando cítricos, pêssago e figo (culturas pouco exploradas na região). Isto vem trazendo prejuízos econômicos severos como, *p. ex.*, perdas de até 50% na safra de figo e redução em 80% nas exportações deste fruto no sudeste do Brasil (Vilela *et al.* 1999, 2001).

4. Referências

- Ab'Saber, A.N. 1983. O domínio dos cerrados: introdução ao conhecimento. *Revista Servidor Público* 40: 41-55.
- Allen, H.H. 1936. Indigene versus alien in the New Zealand plant world. *Ecology* 17: 187-193.
- Alpert, P. 2006. The advantages and disadvantages of being introduced. *Biol. Invas.* 8: 1523-1534.
- Arnold, L., Demetrius, L. & Gundlach, V.M. 1994. Evolutionary formalism for products of positive random matrices. *Ann. Appl. Probab.* 4: 859-901.
- Bächli, G. 2013. TaxoDros: The database on Taxonomy of Drosophilidae. Data base 2012/10 Version 1.04. Base de Dados Eletrônica acessível em <http://www.taxodros.unizh.ch>. Acessada em Janeiro de 2013.
- Baker, H.G. & Stebbins, G.L. (eds). 1965. The evolution of colonizing species. Academic Press, New York.

- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. *In*: HG Baker & GL Stebbins (eds). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York, pp. 147-169.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293: 2413-2418.
- Benado, M. & Brncic, D. 1994. An eight year phenological study of a local drosophilid community in Central Chile. *Z. Zool. Syst. Evol.* 32: 51-63.
- Blossey, B. & Nötzold, R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *J. Ecol.* 83: 887-889.
- Blumenthal, D.M. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecol. Lett.* 9: 887-895.
- Boltzmann, L. 1872. Further Studies on the Thermal Equilibrium of Gas Molecules. *In*: Kinetic Theory, Vol. 2. Trans. S. G. Brush. Oxford: Pergamon, 1966, 88-175.
- Bonorino, C.B.C., Valente V.L.S. & Calegari-Jacques, S.M. 1993. Urbanization and chromosomal polymorphism of *Drosophila nebulosa*. *Braz. J. Genet.* 16: 59-70.
- Brncic, D. & Valente, V.L.S. 1978. Dinâmica das comunidades de *Drosophila* que se estabelecem em frutos silvestres no Rio Grande do Sul. *Cienc. e Cult.* 30: 1104-1111.
- Byers, J.E. 2000. Differential susceptibility to hypoxia aids estuarine invasion. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 203: 123-132.
- Callaway, R.M. & Ridenour, W.M. 2004. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.* 2: 436-443.
- Callaway, R.M., Thelen, G.C., Rodriguez, A. & Holben, W.E. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. *Nature* 427: 731-733.
- Carlton, J.T. 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanogr. Marine Biol. Ann. Rev.* 23: 313-371.

- Castro, F.L. & Valente, V.L.S. 2001. *Zaprionus indianus* is invading Drosophilid communities in the southern Brazilian city of Porto Alegre. *DIS* 84: 15-17.
- Catford, J.A., Jansson, R. & Nilsson, C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity Distrib.* 15: 22-40.
- Chave, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecol. Lett.* 7: 241-253
- Chaves, N.B. & Tidon, R. 2008. Biogeographical aspects of drosophilids (Diptera, Drosophilidae) of the Brazilian savanna. *Rev. Bras. Entomol.* 52: 340-348.
- Clausius, R. 1865. The mechanical theory of heat. John van Voorst, London.
- Clavero, M. & García-Berthou, E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TREE* 20: 110.
- Clout, M.N. 2002. Biodiversity loss caused by invasive alien vertebrates. *Z. Jagdw.* 48: 51-58.
- Colautti, R.I., Grigorovich, I. & MacIsaac, H.J. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol. Invas.* 8: 1023-1037.
- Colautti, R.I. & MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define invasive species. *Diversity Distrib.* 10: 135-141.
- Colautti, R.I., Ricciardi, A., Grigorovich, I.A. & MacIsaac, H.J. 2004. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol. Lett.* 7: 721-733.
- Crawley, M.J. 1986. The population biology of invaders. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 314: 711-729.
- Crawley, M.J., Brown, S.L., Heard, M.S. & Edwards, G.R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecol. Lett.* 2: 140-148.
- D'Ancona, U. 1954. The struggle for existence. E. J. Brill, Leiden.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.

- David, J. & Tsacas, L. 1981. Cosmopolitan, subcosmopolitan and widespread species: different strategies within the drosophilid family (Diptera). C. R. Somm. Seances Soc. Biogeogr. 57: 11-26.
- Davis, A.J. & Jones, K.E. 1994. *Drosophila* as indicator of habitat type and habitat disturbance in tropical forest, central Borneo. DIS 75: 150-151.
- Davis, M.A. 2006. Invasion biology 1958-2004: the pursuit of science and conservation. In: MW Cadotte, SM McMahon & T Fukami (eds). Conceptual ecology and invasions biology: reciprocal approaches to nature. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 35-64.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J. Ecol. 88: 528-534.
- Demetrius, L. 1974 Demographic parameters and natural selection. PNAS 71: 4645-4647.
- Demetrius, L. 1975. Natural selection age-structured populations. Genetics 79: 535-544.
- Demetrius, L. 1977. Measures of the fitness and demographic stability. PNAS 74: 384-388.
- Demetrius, L. 1997. Directionality principles in thermodynamics and evolution. PNAS 94: 3491-3498.
- Demetrius, L. 2004 Caloric restriction, metabolic rate and entropy. J. Geront. 59A: 902-913.
- Demetrius, L. & Gundlach V.M. 2000. Game theory and evolution: finite size and absolute fitness measures. Math. Biosci. 168: 9-38.
- Demetrius, L., Gundlach, M. & Ochs, G. 2004. Complexity and demographic stability in population models. Theor. Popul. Biol. 65: 211-225.
- Demetrius, L. & Legendre, S. 2013. Evolutionary entropy predicts the outcome of selection: competition for resources that vary in abundance and diversity. Theor. Popul. Biol. 83: 39-54.

- Demetrius, L., Legendre, S. & Harremöes, P. 2009. Evolutionary entropy: A predictor of body size, metabolic rate and maximal life span. *Bull. Math. Biol.* 71: 800-818.
- Dobzhansky, T. 1965. "Wild" and "domestic" species of *Drosophila*. *In*: HG Baker & GL Stebbins (eds). *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York, pp. 533-546.
- Döge, J.S., Valente, V.L.S. & Hofmann, P.R.P. 2008. Drosophilids (Diptera) from an Atlantic Forest Area in Santa Catarina, Southern Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* 52: 615-624.
- Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M. & Williamson, M. 1989. *Biological invasions: a global perspective*. SCOPE 37, John Wiley and Sons, Chichester.
- Duda, O. 1927. Die sudamerikanischen Drosophiliden (Dipteren) unter Berücksichtigung auch der anderen neotropischen sowie der nearktischen Arten. *Archiv für Naturgeschichte* 91: 1-228.
- Duncan, R.P. & Williams, P.A. 2002. Ecology: Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature* 417: 608-609.
- Egerton, F.N. 1976. Ecological studies and observations before 1900. *In*: BJ Taylor & TJ White (eds). *Issues and ideas in America*. University of Oklahoma Press, Oklahoma, pp. 311-351.
- Egler, F.E. 1942. Indigene versus alien in the development of arid Hawaiian vegetation. *Ecology* 23: 14-23.
- Eiten, G. 1984. Vegetation of Brasilia. *Phytocoenologia* 12: 271-292.
- Elton, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Emery, S.M. & Gross, K.L. 2006. Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. *Oikos* 115: 549-558.

- Eppinga, M.B., Rietkerk, M., Dekker, S.C., Ruiter, P.C.D. & Van der Putten, W.H. 2006. Accumulation of local pathogens: a new hypothesis to explain exotic plant invasions. *Oikos* 114: 168-176.
- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. & David, P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *TREE* 21: 130-135.
- Ferreira, L.B. & Tidon, R. 2005. Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta) in environments with different grades of urbanization. *Biodivers. Conserv.* 14: 1809-1921.
- Fitch A. 1861. Sixth report on the noxious and other insects of the state of New York. New York State Agric. Soc. Trans. 20: 745-868.
- Forbes, S.A. 1883. Insects affecting corn. Illinois State Entomology Office, Circulation 1-21.
- Gottschalk, M.S., Hofmann, P.R.P. & Valente, V.L.S. 2008. Diptera, Drosophilidae: historical occurrence in Brazil. *Check List* 4: 485-518.
- Gottschalk, M.S., De Toni, D.C., Hofmann, P.R.P. & Valente, V.L.S. 2007. Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) assemblages across an urbanisation gradient. *Neotrop. Entomol.* 36: 848-862.
- Grime, J.P. 2002. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. 2nd ed. John Wiley and Sons, Chichester.
- Grinstead C.M. & Snell, J.L. 2006. Introduction to probability. 2nd rev. ed. The American Mathematical Society, Providence.
- Gurevitch, J., Fox, G.A., Wardle, G.M. Inderjit & Taub, D. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.* 14: 407-418.
- Hierro, J.L., Maron, J.L. & Callaway, R.M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.* 93: 5-15.

- Hodge, S. 2000. A comparison of *Drosophila* assemblages in conventional, integrated, and organic apple production. DIS 83: 1-4.
- Hood, W.G. & Naiman, R.J. 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. Plant Ecol. 148: 105-114.
- Hooker, J.D. 1867. Handbook of the New Zealand flora. Volume 2. Sir Joseph Dalton Hooker, London.
- Howard, L.O. 1898. The principal insects affecting the tobacco plant. Yearbook of Department of the Agriculture 121-150. Farmers' bulletin (United States Dept. of Agriculture) n° 120.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Huffaker, C.B. 1951. The return of native perennial bunchgrass following the removal of Klamath weed (*Hypericum perforatum* L.) by imported beetles. Ecology 32: 443-458.
- Huffaker, C.B. & Holloway, J.K. 1949. Changes in range plant population structure associated with feeding of imported enemies of Klamath weed (*Hypericum perforatum* L.). Ecology 30: 167-175.
- Huston, M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. Am. Nat. 113: 81-101.
- Huston, M.A. 2004. Management strategies for plant invasions: manipulating productivity, disturbance, and competition. Diversity Distrib. 10: 167-178.
- Inderjit, Cadotte, M.W. & Colautti, R.I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future. In: Inderjit (ed.). Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 19-44.
- Johnstone, I.M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. Biol. Rev. 61: 369-394.

- Joshi, J. & Vrieling, K. 2005. The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecol. Lett.* 8: 704-714.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *TREE* 17: 164-170.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *TREE* 16: 199-204.
- Kowald, A. & Demetrius, L. 2005. Directionality theory: a computational study of an entropic principle in evolutionary processes. *Proc. R. Soc. B* 272: 741-749.
- Lawton, J.H. & Brown, K.C. 1986. The population and community ecology of invading insects. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 314: 607-617.
- Leão, B.F.D. & Tidon, R. 2004. Newly invading species exploiting native host-plants: the case of *Zaprionus indianus* in the Brazilian Cerrado. *Ann. Soc. Entomol. Fr.* 40: 285-290.
- Levine, J.M., Adler, P.B. & Yelenik, S.G. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol. Lett.* 7: 975-989.
- Lockwood, J.L., Cassey, P. & Blackburn, T. 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TREE* 20: 223-228.
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *TREE* 8: 133-137.
- Lonsdale, W.M. 1999. Concepts and synthesis: global patterns of plant invasions, and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.
- MacArthur, R.H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theor. Popul. Biol.* 1: 1-11.
- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101: 377-385.

- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princetown.
- Mack, R.N. 2003. Plant naturalizations and invasions in the eastern United States: 1634-1860. *Ann. Missouri Bot. Garden* 90: 77-90.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.
- Mares, M.A. & Ernest, K.A. 1995. Population and community ecology of small mammals in a gallery forest of Central Brazil. *J. Mammal.* 76: 750-768.
- Markow, T. & O'Grady, P.M. 2006. *Drosophila: a guide to species identification and use.* Academic Press, London.
- Martins, M.B. 1987. 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. Para. Emilio Goeldi, ser. Zool.* 3: 195-217.
- Martins, M.B. 1989. Invasão de fragmentos florestais por espécies oportunistas de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Acta Amazon.* 19: 265-271.
- Mata, R.A., McGeoch, M. & Tidon, R. 2008. Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodivers. Conserv.* 19: 2899-2916.
- Mata, R.A., Tidon, R., Côrtes, L.G., De Marco Jr., P. & Diniz-Filho, J.A.F. 2010. Invasive and flexible: niche shift in the drosophilid *Zaprionus indianus* (Insecta, Diptera). *Biol. Invas.* 12: 1231-1249.
- Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., Hall, R.J, Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore,

- K. & Yokomizo, H. 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol. Lett.* 10: 77-94.
- Mitchell, C.E., Agrawal, A.A., Bever, J.D., Gilbert, G.S., Hufbauer, R.A., Klironomos, J.N., Maron, J.L., Morris, W.F., Parker, I.M., Power, A.G., Seabloom, E.W., Torchin, M.E. & Vázquez, D.P. (2006) Biotic interactions and plant invasions. *Ecol. Lett.* 9: 726-740.
- MMA. 2010. Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/sitio/index.php?ido=conteudo.monta&idEstrutura=174> (Acessado em dezembro de 2012).
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 98: 5446-5451.
- Mooney, H.A. & Drake, J.A. (eds). 1986. Ecology of biological invasions of North America and Hawaii. Springer-Verlag, New York.
- Munhoz, C.B.R. & Felfili, J.M. 2005. Fenologia do estrato herbáceo-subarbustivo de uma comunidade de campo sujo na Fazenda Água Limpa no Distrito Federal, Brasil. *Acta bot. bras.* 19: 979-988.
- Nogueira, C., Sawaya, R.J. & Martins, M. 2003. Ecology of the Pitviper, *Bothrops moojeni*, in the Brazilian Cerrado. *J. Herpetol.* 37: 653-659.
- Oliveira, A.P. & Felfili, J.M. 2008. Dinâmica da comunidade arbórea de uma mata de galeria do Brasil Central em um período de 19 anos (1985-2004). *Revta bras. Bot.* 31: 597-610.
- Oliveira-Filho A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. *In*: PS Oliveira & RJ Marquis. The cerrados of Brazil. Columbia University Press, New York, pp. 91-120.
- Parker, I.M. 2001. Invasion ecology: echoes of Elton in the twenty-first century. *Conser Biol* 15: 806-807.

- Parker, J.D. & Hay, M.E. 2005. Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol. Lett.* 8: 959-967.
- Parsons, P.A. 1983. The evolutionary biology of colonizing species. Cambridge University Press, Cambridge.
- Parsons, P.A. & Stanley, S.M. 1981. Domesticated and widespread species. *In*: M Ashburner, HL Carson & JN Thompson Jr (eds). The genetics and biology of *Drosophila* Vol. 3a. Academic Press, New York, 349-429.
- Pavan, C. 1950. Espécies brasileiras de *Drosophila*. *Bol. Univ. São Paulo. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras* 111: 3-36.
- Pavan, C. 1959. Relações entre populações naturais de *Drosophila* e o meio ambiente. *Bol. Univ. São Paulo. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras* 11: 1-81.
- Pereira, B.A.S., Furtado, P.P., Mendonça, R.C. & Rocha, G.I. 1989. Reserva Ecológica do IBGE (Brasília-DF): aspectos históricos e fisiográficos. *Bol. Fund. Brasil. Conserv. Nat* 24: 30-43.
- Pessoa-Queiroz, R., Morais, H.C., Diniz, I.R. 2008. Abundance and temporal distribution of *Gonioterma exquisita* Duckworth (Lepidoptera, Elachistidae, Stenomatinae) on *Byrsonima pachyphylla* Griseb. (Malpighiaceae) in the Brazilian cerrado. *Rev. Bras. Entomol.* 52: 62-67.
- Petersen, J.A. 1960. Studies on the ecology of the genus *Drosophila*. I. Collections in two different zones and seasonal variations in Rio Grande do Sul. *R. bras. Biol.* 20: 3-16.
- Pianka, E.R. 1970. On *r*- and *K*-selection. *Am. Nat.* 104: 592-597.
- Powell, J.R. 1997. Progress and prospects in evolutionary biology: The *Drosophila* model. Oxford University Press, Oxford.
- Proches, S., Wilson, J.R.U., Richardson, D.M. & Rejmánek, M. 2008. Searching for phylogenetic pattern in biological invasions. *Global Ecol. Biogeogr.* 17: 5-10.

- Pysek, P. & Richardson, D.M. 2006. The biogeography of naturalization in alien plants. *J. Biogeogr.* 33: 2040-2050.
- Ratter, J.A., Ribeiro, J.F. & Bridgewater, S. 1997. The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. *Ann. Bot-London* 80: 223-230.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., Higgins, S.I., Pitcairn, M.J. & Grotkopp, E. 2005. Ecology of invasive plants: state of the art. *In: HA Mooney, RN Mack, JA McNeely, L Neville, PJ Schei & J Waage (eds). Invasive alien species: a new synthesis.* Island Press, Washington, pp. 104-161.
- Reznick, D.N. & Ghalambor, C.K. 2001. The population ecology of contemporary adaptations: what empirical studies reveal about the conditions that promote adaptive evolution. *Genetica* 112: 183-198.
- Richardson, D.M. & Pysek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog. Phys. Geog.* 30: 409- 431.
- Richardson, D.M., Pysek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D. & West, C.J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity Distrib.* 6: 93-107.
- Rodriguez-Trelles, F. & Rodriguez, M.A. 1998. Rapid microevolution and loss of chromosomal diversity in *Drosophila* in response to climate warming. *Evol. Ecol.* 12: 829-838.
- Roque, F., Hay, J.D.V. & Tidon, R. 2009. Breeding sites of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. I. Fallen fruits of *Emmotum nitens* (Icacinaceae), *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and *Anacardium humile* (Anacardiaceae). *Rev. Bras. Entomol.* 53: 308-313.

- Roughgarden, J. 1971. Density-dependent natural selection. *Ecology* 52: 453-468.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 305-332.
- Sax, D.F., Gaines, S.D. & Stachowicz, J.J. 2004. *Species Invasions: insights to ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Sax, D.F., Stachowicz, J.J., Brown, J.H., Bruno, J.F., Dawson, M.N., Gaines, S.D., Grosberg, R.K., Hastings, A., Holt, R.D., Mayfield, M.M., O'Connor, M.I. & Rice, W.R. 2007. Ecological and evolutionary insights from species invasions. *TREE* 22: 465-471.
- Sene, F.M. & Val, F.C. 1977. Ocorrência de *Drosophila malerkotliana* Parshad e Paika, 1963, na America do Sul. *Cienc. e Cult.* 29: 716.
- Sene, F.M., Val, F.C., Vilela, C.R. & Pereira, M.A.Q.R. 1980. Preliminary data of geographical distribution of *Drosophila* species within morfoclimatic domains of Brazil. *Pap. Avulsos Zool.* 33: 315-326.
- Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE* 17: 170-176.
- Sher, A.A. & Hyatt, L.A. 1999. The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for patterns of plant invasion. *Biol. Invas.* 1: 107-114.
- Simberloff, D. & Gibbons, L. 2004. Now you see them, now you don't! Population crashes of established introduced species. *Biol. Invas.* 6: 161-172.
- Simberloff, D., Parker, I.M. & Windle, P.N. 2005. Introduced species policy, management, and future research needs. *Front. Ecol. Environ.* 3: 12-20.
- Simberloff, D.S. & Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biol. Invas.* 1: 21-32.

- Skellam, J.G. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196-218.
- Sturtevant, A.H. 1921a. Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 5: 488-500.
- Sturtevant, A.H. 1921b. The North American species of *Drosophila*. *Publs. Carnegie Instn.* 301: 1-150.
- Sutherland, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits of native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24-39.
- Tidon, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biol. J. Linn. Soc.* 87: 233-247.
- Tidon, R., Leite, D.F. & Leão, B.F.D. 2003. Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. *Biol. Conserv.* 112: 299-305.
- Tidon-Sklorz, R. & F.M. Sene. 1992. Vertical and temporal distribution of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) species in a wooded area in the state of São Paulo, Brazil. *R. bras. Biol.* 52: 311-317.
- Tilman, D. 1977. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58: 338-348.
- Tilman, D. 1980. Resource: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *Am. Natu.* 116: 362-393.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.
- Tuljapurkar, S. 1982. Why use population entropy? It determines the rate of convergence. *J. Math. Biol.* 13: 325-337.

- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. & Simberloff, D. 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invas.* 10: 1345-1351.
- Vilela, C.R., Pereira, M.A.Q.R. & Sene, F.M. 1983. Preliminary data on the geographical distribution of *Drosophila* species within morphoclimatic domains of Brazil: II. The *repleta* group. *Cienc. e Cult.* 35: 66-70.
- Vilela, C.R., Teixeira, E.P. & Novo, J.P.S. 1999. Nova praga nos figos: *Zaprionus indianus* Gupta, 1970. *Informativo da Sociedade de Entomologia do Brasil* 24: 2.
- Vilela, C.R., Teixeira, E.P. & Stein, C.P. 2001. Mosca-africana-do-figo, *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae). *In*: EF Vilela, RA Zucchi & F Cantor (eds). *Histórico e impacto das pragas introduzidas no Brasil*. Holos, Ribeirão Preto, pp. 48-52.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M. & Westbrooks, R. 1997. Introduced species and global change. *New Zeal. J. Ecol.* 21: 1-16.
- Wedin, D.A. & Tilman D. 1993. Competition among grasses along a nitrogen gradient: initial conditions and mechanism of competition. *Ecol. Monogr.* 63: 199-229.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos* 74: 159-164.
- White, E.M., Wilson, J.C. & Clarke, A.R. 2006. Biotic indirect effects: a neglected concept in invasion biology. *Diversity Distrib.* 12: 443-455.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubrow, J., Phillips, A. & Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607-615.
- Williamson, M.H. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M.H. 1999. *Invasions*. *Ecography* 22: 5-12.
- Ziehe M. & L Demetrius. 2005. Directionality theory: an empirical study of an entropic principle in life-history evolution. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 272: 1185-1194.

CAPÍTULO II:

A assinatura ambiental na
demografia e suas implicações
na evolução e conservação das
populações

1. Introdução

O princípio da seleção natural, um dos pilares da teoria evolutiva, postula que a interação recíproca entre o organismo e o meio ambiente é a força que forja a adaptação ou o ajuste da população ao seu habitat. O valor adaptativo, neste contexto, é definido como a capacidade do organismo se apropriar de recursos do ambiente — um componente ambiente-comportamental — e transformá-los em energia que é então canalizada para a sobrevivência e reprodução — um componente metabólico-demográfico.

Os esforços de teóricos para fornecer uma caracterização matemática do valor adaptativo têm sido baseados em modelos que focalizam quase que exclusivamente no seu componente metabólico-demográfico. Estes modelos assumem que os recursos são ilimitados em abundância e que o resultado da seleção é determinado por parâmetros intrínsecos de viabilidade e fecundidade. Essa perspectiva inclui os modelos de seleção nos quais se baseiam a Genética de Populações Clássica (Wright 1931, 1942) — veja Crow & Kimura (1970) e Ewens (1969, 2004) — e os modelos Malthusianos de seleção, baseados na taxa intrínseca de crescimento populacional (Fisher 1930) — veja Stearns (1992) e Roff (1997, 2002).

As tentativas de incluir a componente ambiente-comportamental na caracterização do valor adaptativo têm assumido que a abundância de recursos é limitada e que o resultado da seleção é então determinado pela capacidade de suporte do ambiente. Essa abordagem inclui os modelos de seleção dependente da densidade propostos por MacArthur (1962) e aperfeiçoados por diversos autores (*p. ex.* Roughgarden 1971, Turelli & Petri 1980). Tais modelos têm sido incorporados nos estudos de seleção r - K que, por sua vez, têm sido muito influentes no estudo da evolução da história de vida (Stearns 1992, Roff 2002).

Em 1980, o evolucionista inglês Brian Charlesworth publicou um influente trabalho que objetivava incluir a estrutura etária nos modelos clássicos de seleção r - K . O modelo de Charlesworth assume implicitamente que, em populações estruturadas por idade, fatores

dependentes da densidade modulam o processo de seleção natural. Ele sugeriu que a competição entre uma entidade biológica introduzida e uma entidade residente relacionada é um processo determinístico cujo resultado pode ser previsto pela taxa intrínseca de crescimento — o parâmetro Malthusiano. Assim, a interação entre um ambiente heterogêneo e uma população estruturada era ainda limitada a uma única dimensão do valor adaptativo: o componente metabólico-demográfico.

A importância da reciprocidade da interação organismo-ambiente na dinâmica evolutiva e a inerente limitação da abordagem metabólica-demográfica para caracterizar o valor adaptativo foram introduzidas por Lewontin (1982, 1983). Segundo esse autor, tal reciprocidade implica que o efeito da demografia sobre o valor adaptativo é modulado pela composição genética da população, e também por restrições de recursos que podem variar em abundância e diversidade. Assim, o resultado do processo seletivo dependerá da frequência dos genótipos e também do regime ambiental ao qual estão sujeitas as populações biológicas. Isso implica que os parâmetros clássicos tais como a taxa de crescimento da população e a capacidade de suporte do ambiente — evocados para caracterizar a dinâmica das populações em sistemas demograficamente homogêneos — podem não proporcionar previsões válidas para o processo seletivo. Lewontin destaca, desta forma, a necessidade da inclusão da capacidade de aquisição de recursos em uma medida válida de valor adaptativo.

Evidências empíricas do princípio da correspondência entre as características do organismo e seu ambiente têm sido acumuladas por diversos estudos. Essa propriedade tem sido utilizada para os mais diversos objetivos (ver pequena amostra na Tabela 1) como a bioindicação. Muitos destes trabalhos, inclusive, revelam o impulso da abordagem conservacionista — *p. ex.*, o estudo do efeito de poluentes em sistemas estuarinos (Martins *et al.* 2005, Dolbeth *et al.* 2007) e lagos (Reardon & Chapman 2009).

A correspondência entre as medidas ambientais e os traços fenotípicos (ou abundância) indica uma correspondência mais fundamental entre as populações e seus ambientes. Esta correspondência pode ser definida como a relação entre os recursos que a população explora e as características demográficas fecundidade e sobrevivência que a caracteriza. Esse argumento emerge do fato de que a evolução de qualquer traço por seleção natural, em resposta ao ambiente, é modulada pelas mudanças que tal traço induz nas taxas de fecundidade e sobrevivência.

Tabela 1. Alguns exemplos da relação entre as condições ambientais e os atributos dos organismos.

Condição ambiental	Atributo dos organismos	Relação	Referência
Pluviosidade e luminosidade	Abundância relativa de plantas oportunistas	Abundância aumentada em biomas altamente variáveis	Raunkiaer 1934 (Cap. 4)
Altura da vegetação	Tamanho da folha de Fanerófitas e Caméfitas	Correlação positiva	Raunkiaer 1934 (Cap. 10)
Temperatura da água	Espessura da concha e massa corporal de <i>Littorina obtusata</i>	Correlação negativa	Trussel 2000
Eutrofização	Abundância de macrófitas de equilíbrio ¹ e oportunistas ²	Abundância aumentada de espécies oportunistas em áreas eutrofizadas	Martins <i>et al.</i> 2005
Eutrofização	Abundância de macrófitas de equilíbrio ¹ e oportunistas ²	Abundância aumentada de espécies de equilíbrio após manejo para diminuição da eutrofização	Dolbeth <i>et al.</i> 2007
Heterogeneidade espacial / Flutuação de recursos	Tamanho corporal assintótico e comprimento médio do corpo na primeira reprodução de <i>Coregonus albula</i>	Correlação negativa	Bøhn <i>et al.</i> 2004

¹Espécies de equilíbrio são aquelas cujas populações passam a maior parte de sua história evolutiva na fase estacionária de crescimento; ²Espécies oportunistas são definidas por episódios recorrentes de crescimento exponencial e períodos de rápida diminuição no tamanho populacional.

A reciprocidade população-ambiente e o reconhecimento da heterogeneidade demográfica das populações e da heterogeneidade ambiental integram uma noção alternativa de valor adaptativo, introduzida por Demetrius (1974). Esta noção incorpora tanto o componente ambiente-comportamental quanto o metabólico-demográfico. Demetrius postula que o valor adaptativo dos organismos depende do grau em que a heterogeneidade de recursos e a heterogeneidade demográfica são correlacionadas. Neste modelo, a heterogeneidade de recursos se caracteriza pela variação na abundância e na diversidade de recursos. Já a heterogeneidade demográfica é caracterizada pela variabilidade na idade em que os indivíduos se reproduzem e morrem. A elaboração matemática desta ideia representa uma generalização do princípio de seleção Malthusiana de Fisher (Demetrius 1997). A vantagem seletiva² de uma população introduzida é descrita analiticamente por

$$s = - \left(\Phi - \frac{\gamma}{M} \right) \Delta S \quad (1)$$

onde $\Delta S = S' - S$, denota a diferença entre a Entropia Evolutiva das populações introduzida e residente. Os parâmetros Φ e γ denotam o Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico, respectivamente, e M denota o tamanho da população.

A Entropia Evolutiva S mede a variabilidade na idade em que os indivíduos da população se reproduzem e morrem. Assim, ela pode ser considerada uma medida estatística do grau de iteroparidade. A Entropia S assume o valor zero para populações semélparas e é positiva para populações iteróparas. Tem sido observado que este parâmetro assume valores entre 0,796 e 3,960 para plantas herbáceas, entre 1,690 e 3,979 para arbustos, entre 3,048 e

² A Eq. (1) é originada a partir da aplicação do postulado $\Delta S \Delta H > 0$ à equação que descreve a vantagem seletiva apresentada no Capítulo 1 — Eq. (3). Este postulado descreve a correlação positiva observada analiticamente entre as variações na Entropia Evolutiva S e as variações na Taxa de Entropia Evolutiva H que decorrem de pequenas perturbações da função reprodutiva líquida.

5,372 para árvores (Ziehe & Demetrius 2005), entre 1,077 e 3,041 para insetos (Demetrius *et al.* 2009) e entre 1,860 e 3,162 para rotíferos rabelóides (Demetrius & Legendre 2013).

O Potencial Reprodutivo é uma medida da sensibilidade da taxa de crescimento populacional a perturbações nas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas. Para este parâmetro, tem sido observados valores entre -0,380 e 0,360 para mamíferos, entre -0,168 e 0,113 para aves (Demetrius & Ziehe 2007) e entre 0,124 e -0,088 para rotíferos rabelóides (Demetrius & Legendre 2013). O Índice Demográfico é uma medida da sensibilidade da variância demográfica a perturbações nas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas. Para este parâmetro foram observados somente valores entre 0,064 e 1,660 para distintas populações de *Daphnia pulex*, entre 0,098 e 0,969 para rotíferos rabelóides (Demetrius & Legendre 2013), entre 1,099 e 0,202 para mamíferos e entre 0,698 e 0,237 para aves.

A argumentação de que o valor adaptativo é modulado pelo regime de recursos resulta da proposição de que o Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico estão relacionados ao regime de recursos aos quais as populações estão sujeitas (Demetrius & Legendre 2013). Baseado no significado demográfico destes parâmetros e em argumentações analíticas, foram previstas as seguintes relações

- (I) O Potencial Reprodutivo está correlacionado positivamente com a variação na abundância de recursos;
- (II) O Índice Demográfico está correlacionado positivamente com a variação na diversidade de recursos.

A elaboração matemática apresentada na Eq. (1) implica que mudanças evolutivas no Potencial Reprodutivo e no Índice Demográfico tenderão a promover mudanças na Entropia

Evolutiva. Incorporadas às relações pressupostas entre aqueles parâmetros e o regime de recursos, estas tendências geram postulados que foram formalizados no Princípio da Seleção Entrópica (Demetrius 1974)

- (a) Quando a diversidade de recursos varia amplamente e sua abundância é aproximadamente constante ao longo do tempo, populações com menor Entropia têm uma vantagem seletiva e aumentam em frequência;
- (b) Quando a diversidade de recursos é aproximadamente constante e sua abundância varia amplamente ao longo do tempo, populações com maior Entropia têm uma vantagem seletiva e aumentam em frequência.

Estas correlações, pressupostos críticos do Princípio da Seleção Entrópica, são análogos quantitativos da relação entre os atributos demográficos e condições ambientais subjacentes às relações documentadas na tabela 1.

Este princípio fornece também um embasamento teórico para a elucidação de padrões de evolução direcional nos traços da história de vida em função de restrições associadas ao regime de recursos. Isto decorre do fato de que a Entropia Evolutiva — conforme demonstrado por evidências analíticas, computacionais, e empíricas — é positivamente correlacionada ao tamanho do corpo, à taxa metabólica, à longevidade e ao tempo de geração (Demetrius *et al.* 2004, Ziehe & Demetrius 2005). A eficiência deste princípio como modelo preditivo da evolução da história de vida, no entanto, diminui com o aumento da distância filogenética. Ainda assim, evidências empíricas sugerem que este princípio explica satisfatoriamente a evolução de traços da história de vida dentro dos táxons Aves, Mamíferos e Insetos (Demetrius *et al.* 2009).

Este capítulo tem como objetivo avaliar a validade empírica da correlação organismo-ambiente descrita em (I) e (II) com base em dados de populações naturais de *Drosophilidae*. Será discutida como esta correspondência pode ser explorada para fins de conservação, em particular, para a escolha de áreas prioritárias para conservação e para o monitoramento do processo de degradação ambiental. Adicionalmente, são explorados os dados empíricos obtidos em populações de drosofilídeos para averiguar a correspondência entre regime de recursos, conforme inferido pelo Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico, e dois traços da história de vida: a longevidade e o tempo de geração. Por fim, é discutido como o Princípio da Seleção Entrópica fornece um embasamento teórico para explicar a evolução direcional vista em alguns exemplos apresentados na tabela 1.

2. Material e métodos

As espécies de drosofilídeos aqui estudadas — *Drosophila malerkotliana* Parshad & Paika 1964, *D. mercatorum* Patterson & Wheeler 1942, *D. nebulosa* Sturtevant 1916, *D. simulans* Sturtevant 1919, *D. sturtevanti* Duda 1927 e *Zaprionus indianus* Gupta 1970 — estão entre as oito espécies mais comuns de drosofilídeos do Cerrado. Para cada espécie foi estimada a abundância e a diversidade de recursos disponíveis em áreas naturais e foram estimadas taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas em populações de laboratório recém-estabelecidas.

As coletas dos recursos e dos espécimes de moscas fundadores das populações de laboratório foram realizadas na Reserva Ecológica do IBGE. Esta reserva constitui parte da Área de Preservação Ambiental Gama e Cabeça de Veado localizada no Distrito Federal, região central do Brasil. Esta unidade de conservação se estende por 10.000 hectares e reúne fitofisionomias savânicas de estrutura altamente variável nos interflúvios bem drenados e matas de galeria ou outros tipos de vegetação de zonas úmidas ao longo dos cursos de água

(Oliveira-Filho & Ratter 2002). A fitofisionomia onde as amostras foram obtidas foi o cerrado *sensu stricto*, a qual é dominada por arbustos com algumas árvores baixas, que cobrem entre 30 e 40% das áreas e tem ampla ocorrência de gramíneas (Eiten 1984).

2.1. Abundância e diversidade de recursos

Imaturos e adultos da maioria dos drosofilídeos neotropicais alimentam-se principalmente de leveduras que crescem em frutos carnosos em processo de decomposição. Drosofilídeos adultos transportam leveduras de um fruto a outro, inoculando-os em novos frutos. Assim, o principal fator limitante para estas moscas é a disponibilidade de sítios de criação para as leveduras (frutos).

Assim, entre julho de 2010 e agosto de 2011, duas pessoas realizaram o rastreamento de frutos caídos em cinco sítios de coleta — A: 15°56'42,2"S, 47°52'27,3"W; B: 15°56'35,9"S, 47°52'53,0"W; C: 15°56'29,5"S, 47°53'05,5"W; D: 15°55'51,4"S, 47°52'40,6"W; e E: 15°57'24,4"S, 47°53'19,4"W —, com áreas aproximadas de 4,3 ha. Em cada sítio, foram despendidos 30 minutos por mês para este rastreamento, sem que toda a área pudesse ser vistoriada. Os recursos localizados foram coletados, identificados, pesados e mantidos individualmente em laboratório (24,0 ± 1,0°C; fotoperíodo 12h/12h). Adultos emergidos foram removidos a cada dois dias e identificados.

A abundância de um recurso i para uma espécie de drosofilídeos j em um mês t foi obtida por

$$a_{ij}(t) = M_i(t) P_{ji}(t) \quad (2)$$

onde $M_i(t)$ representa a massa total do recurso i no mês t e $P_{ji}(t)$ representa a abundância relativa da espécie j dentre as moscas que emergiram do recurso i coletado no mês t .

A abundância total de recursos, inclusos todos os recursos i , para um drosofilídeo j no tempo t foi calculada por

$$A_j(t) = \sum a_{ij}(t) \quad (3)$$

Esta medida de abundância ignora possíveis diferenças entre os recursos quanto ao conteúdo nutricional por grama, já que dados mais precisos sobre o conteúdo nutricional não estão disponíveis.

A magnitude de variação na abundância de recursos para cada espécie j ao longo do tempo de estudo foi então medida através do coeficiente de variação de $A_j(t)$ ($t = 1, 2, \dots, 14$) — $CV_{A_j(t)}$. Este coeficiente é calculado a partir da razão entre o desvio padrão e a média das amostras.

Já a magnitude de variação temporal na diversidade de recursos disponíveis para um drosofilídeo j foi medida como o coeficiente de variação da riqueza de táxons de recursos que foram utilizados como sítios de criação por j no tempo t ($CV_{R_j(t)}$). Complementarmente, a variação temporal na diversidade de recursos foi medida através do complementar da média do índice de similaridade de Morisita (Magurran 2004) — $1 - \overline{I_{MJ}(t)}$ — calculado com base em todas as combinações de meses possíveis.

Drosofilídeos têm tempos de geração curtos e, conseqüentemente, até mesmo poucos meses representam um período suficiente para sua demografia evoluir (Mueller & Joshi 2000). No entanto, nenhuma mudança climática ou ambiental que sabidamente pudesse afetar significativamente a dinâmica dos recursos foi observada nas áreas estudadas ao longo dos últimos anos. Além disso, a dinâmica populacional dos drosofilídeos ao longo deste estudo foi similar à observadas em estudos anteriores (dados não mostrados). Deste modo, as estimativas de flutuação da abundância e diversidade de recursos aqui utilizadas são provavelmente

representativas das variações no regime de recursos que determinaram a evolução das taxas de fecundidade e sobrevivência tais como são observadas nas populações atuais.

2.2. Dados de fecundidade e sobrevivência idade-específicas

Taxas de fecundidade e sobrevivência foram medidas em linhagens recém-estabelecidas em laboratório (até dois meses). Foi assumido que o curto período de criação em laboratório, antes do início dos experimentos (cerca de duas gerações), foi insuficiente para promover mudanças evolutivas significativas na demografia. Além disso, o presente trabalho pressupõe que as condições em que as moscas foram mantidas não afetaram substancialmente as taxas de fecundidade e mortalidade ou afetaram similarmente todas as espécies. Estes pressupostos podem ser considerados realistas uma vez que as espécies estudadas são generalistas em termos de recursos alimentares e sobrevivem em uma variada gama de condições de temperatura. Além disso, as moscas foram mantidas em temperatura e fotoperíodo representativos do clima do Cerrado ($24,0 \pm 1,0^{\circ}\text{C}$; fotoperíodo 12h/12h). Estes procedimentos e pressupostos sugerem que os atributos demográficos aqui estimados refletem o regime de seleção em que estas populações evoluíram.

Placas de Petri com meio de cultura de ágar foram expostas em laboratório durante duas horas a moscas adultas e o número de ovos depositados foi contabilizado ($N > 30$). Três dias depois, foi contabilizado o número de larvas e estimada a taxa de sobrevivência ovo-larva através da razão *número de larvas/ número de ovos*. Similarmente, meios de cultura foram expostos a moscas adultas e dois ou três dias após a oviposição (dependendo da espécie), cinquenta larvas foram transferidas para uma nova placa de Petri. Duas a três semanas após (dependendo da espécie), o número de pupas e adultos foram contabilizados. A taxa de sobrevivência larva-pupa foi então obtida pela razão *número de pupas/ 50 larvas*. Já a taxa de

sobrevivência pupa-adulto foi obtida pela razão *número de adultos/ número de pupas*. Para cada estimativa, foram conduzidas no mínimo 20 réplicas com alimento abundante.

Taxas de sobrevivência e fecundidade de fêmeas adultas foram estimadas para classes etárias de quatro dias (3,5 dias para *D. sturtevanti* e *D. nebulosa*). Casais adultos com no máximo 20 horas após a emergência foram colocados individualmente em potes contendo uma placa de Petri com meio de cultura de Agar e alimento abundante ($N > 35$). A cada quatro dias (ou 3,5 dias), as placas foram substituídas e o número de ovos depositados foi contabilizado para determinação da taxa de fecundidade — o número médio de filhas produzidas por cada fêmea (assumiu-se que as descendentes fêmeas representavam 50% dos ovos depositados). Adicionalmente, as fêmeas mortas foram contabilizadas a cada quatro dias para determinar as taxas de sobrevivência por classe etária enquanto os machos mortos foram substituídos.

2.3. Computação dos parâmetros demográficos

Os dados empíricos que formam a base das análises aqui apresentadas são a sobrevivência l_j — a probabilidade de que um indivíduo nascido na idade zero irá sobreviver até a idade j — e a fecundidade m_j — o número médio de descendentes do sexo feminino produzido por uma fêmea na idade j .

Os parâmetros³ nos quais o Princípio da Seleção Entrópica baseia suas previsões são todos propriedades da função reprodutiva líquida V_j . Esta função V_j é dada pelo produto

$$V_j = l_j m_j \quad (4)$$

³ As fórmulas e a notação aqui apresentadas estão configuradas para uso com dados discretos. Todas as fórmulas apresentadas no capítulo são baseadas em Demetrius (1997) e Demetrius & Legendre (2013)

A Entropia Evolutiva S é dada por

$$S = - \sum_{j=1}^n p_j \ln p_j \quad (5)$$

onde n é o número de classes etárias, e p_j é a probabilidade de que mãe de um recém-nascido selecionado ao acaso pertença à classe etária j . O parâmetro p_j é dado por

$$p_j = \exp(-rj) V_j \quad (6)$$

Nesta equação, r é a taxa de crescimento populacional intrínseca, a qual é calculada por

$$r = \frac{\ln \sum_{j=1}^n V_j}{T} \quad (7)$$

onde o tempo de geração T especifica a idade média das mães na ocasião do nascimento de seus descendentes. O tempo de geração é dado por

$$T = \sum_{j=1}^n j p_j \quad (8)$$

O Potencial Reprodutivo Φ mede a sensibilidade da taxa de crescimento populacional r a perturbações nas taxas de fecundidade e mortalidade. Estas alterações são induzidas por

perturbações na função reprodutiva líquida V^j para produzir uma função $V_j^{1+\delta}$. A quantidade Φ é calculada através da derivada direcional de $r = r(\delta)$ — avaliada sob a condição $\delta = 0$

$$\left. \frac{dr}{d\delta} \right|_{\delta} = 0 \quad (9)$$

Quando $r(\delta)$ representa a taxa de crescimento associado à função V_j , a Eq. (9) se torna

$$\Phi = \frac{1}{T} \sum_{j=1}^n p_j \ln V_j \quad (10)$$

O Índice Demográfico γ , por outro lado, mede a sensibilidade da variância demográfica populacional σ^2 a perturbações nas taxas de fecundidade e mortalidade. A quantidade γ é calculada através da derivada direcional de $\sigma^2 = \sigma^2(\delta)$ avaliada ob a condição $\delta = 0$

$$\left. \frac{d\sigma^2}{d\delta} \right|_{\delta} = 0 \quad (11)$$

Quando $\sigma^2(\delta)$ é a variância demográfica associada à função V_j , a Eq. (11) se torna

$$\gamma = \frac{2}{T} \sum_{j=1}^n p_j W_j^2 + \frac{1}{T} \sum_{j=1}^n p_j W_j^3 - \frac{\sigma^2}{T} \sum_{j=1}^n j p_j W_j \quad (12)$$

A variância demográfica σ^2 de uma população é dada por

$$\sigma^2 = \frac{1}{T} \sum_{j=1}^n p_j W_j^2 \quad (13)$$

onde W_j é

$$W_j = -\frac{j}{T} \left(\sum_{j=1}^n p_j \ln V_j \right) + \ln V_j \quad (14)$$

2.4. Análise dos dados

A correspondência entre os parâmetros Φ e γ e a variação na abundância e na diversidade de recursos, respectivamente, foi testada através de análises de regressão simples realizadas com o auxílio do programa GENES 2009.7.0 (Cruz 2006). Análises de correlação de Pearson foram utilizadas para testar a correspondência dos parâmetros Potencial Reprodutivo Φ e Índice Demográfico γ a traços da história de vida — a longevidade média e o tempo de geração.

3. Resultados

Os parâmetros demográficos derivados da função V_j (Fig. 1), a magnitude de variação na abundância e diversidade de recursos para as seis espécies de drosofilídeos estudadas são apresentados na tabela 2.

As análises de regressão realizadas indicaram uma relação significativa positiva (média a forte) entre o Potencial Reprodutivo e a magnitude de variação na abundância de recursos (Fig. 2), conforme pressuposto pelo Princípio da Seleção Entrópica. Já a relação positiva pressuposta entre o Índice Demográfico γ e a magnitude de variação na diversidade de recursos não foi suportada, mesmo com a exclusão de um possível valor discrepante (Fig. 3).

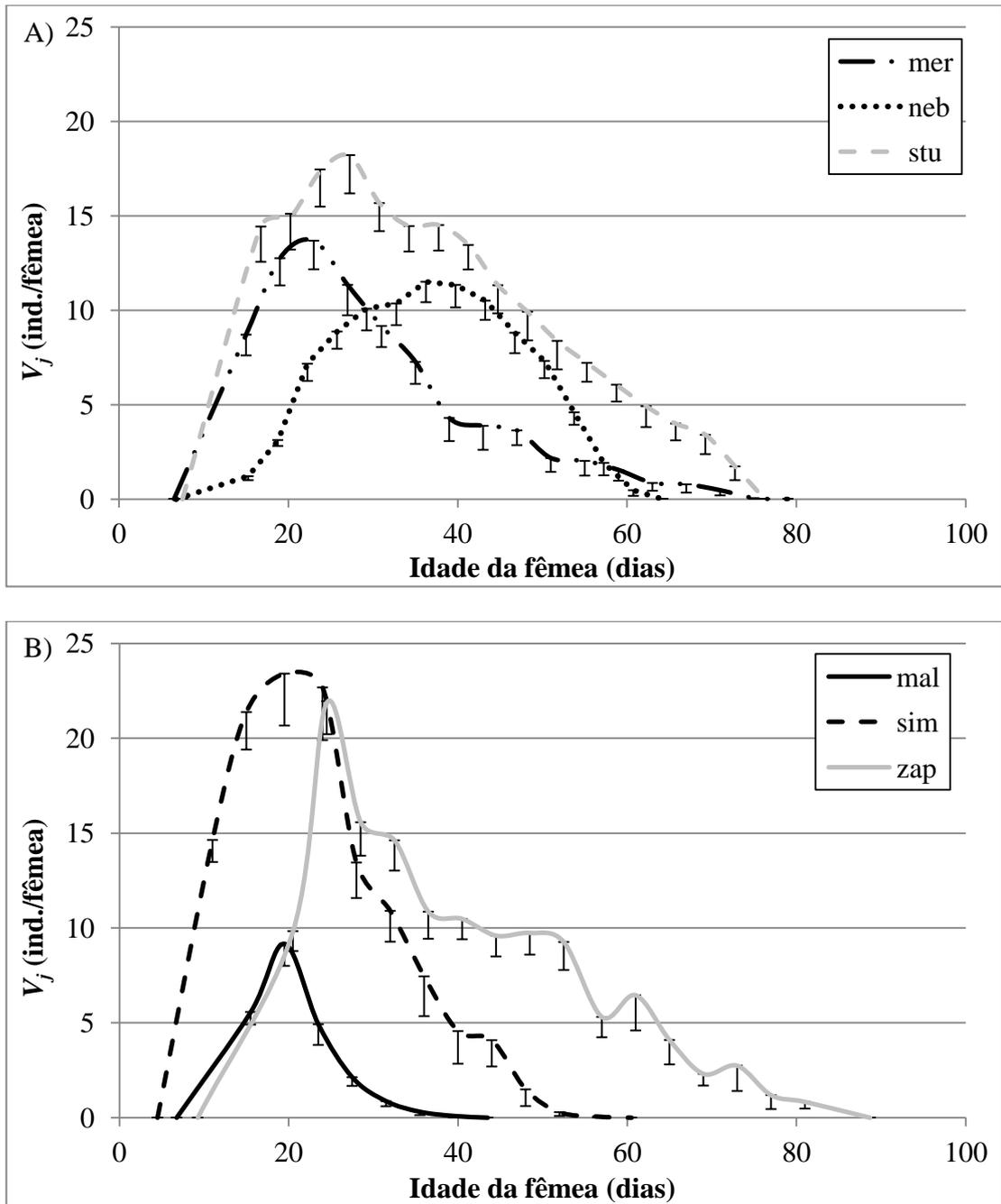


Fig. 1. Função reprodutiva líquida V_j – a contribuição reprodutiva idade-específica das fêmeas para a próxima geração – para (A) três drosofilídeos nativos no Cerrado e (B) três exóticos. A curva V_j é baseada na mediana e barras de erro nos valores mínimo e máximo das amostras obtidas pelo método *Jackknife*. mal - *Drosophila malerkotliana*, mer - *D. mercatorum*, neb - *D. nebulosa*, sim - *D. simulans*, stu - *D. sturtevanti*, zap - *Zaprionus indianus*.

Tabela 2. Parâmetros demográficos e diversidade e abundância de recursos nas áreas estudadas para seis espécies de drosofilídeos.

Espécie	Parâmetros demográficos					Variação no regime de recursos		
	Φ	γ	S	T	L	$CV_{Aj(t)}$	$CV_{Rj(t)}$	$1 - \overline{I_{MJ}(t)}$
<i>D. malerkotliana</i>	0.080	-0.006	1.463	20.9	17.2	3.66	1.99	1.00
<i>D. mercatorum</i>	0.068	0.046	2.374	30.2	30.3	2.74	1.99	0.97
<i>D. nebulosa</i>	0.057	0.011	2.452	36.9	29.4	2.81	1.39	0.97
<i>D. simulans</i>	0.115	0.036	2.106	23.5	21.9	1.67	1.32	0.98
<i>D. sturtevanti</i>	0.067	0.060	2.717	37.2	33.3	2.87	2.54	1.00
<i>Z. indianus</i>	0.059	0.052	2.541	39.6	34.7	2.56	1.88	0.99

Φ - Potencial Reprodutivo, γ - Índice Demográfico, S - Entropia Evolutiva, T - Tempo de Geração (dias), L - Longevidade Média (dias), $CV_{Aj(t)}$ - coeficiente de variação da abundância de recursos, $CV_{Rj(t)}$ - coeficiente de variação número de espécies de recurso, $1 - \overline{I_{MJ}(t)}$ - diversidade beta (complementar do Índice de Similaridade de Morisita).

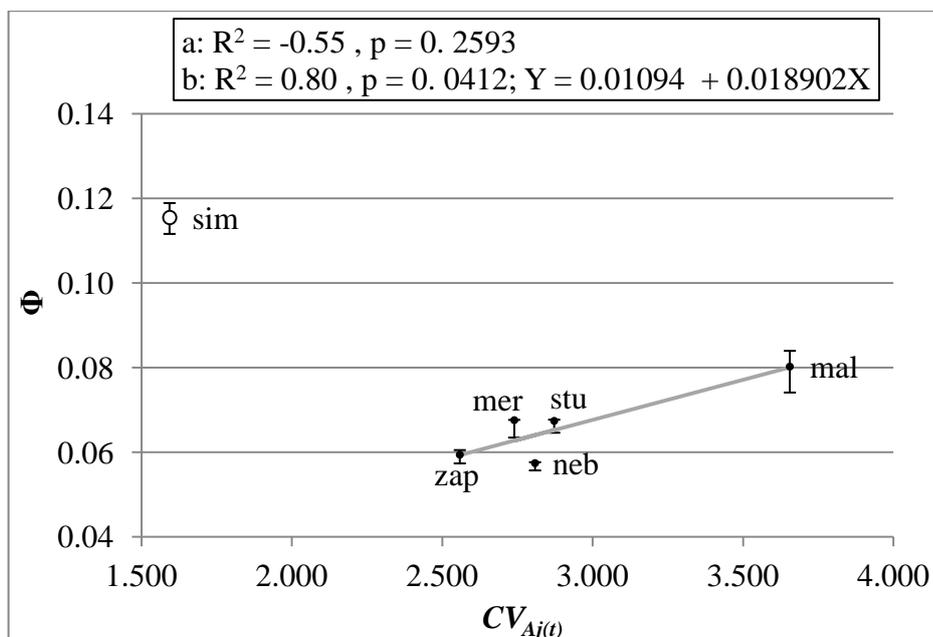


Fig. 2. A relação entre o Potencial Reprodutivo Φ e o coeficiente de variação da abundância de recursos ($CV_{Aj(t)}$) para seis espécies drosofilídeos com a indicação do ajuste linear. As medidas obtidas para o Potencial Reprodutivo são representadas pela mediana e as barras de erro pelos valores mínimo e máximo das amostras obtidas através método *Jackknife*. O círculo grande branco representa um valor discrepante. *a* e *b* indicam, respectivamente, os resultados da análise de regressão com e sem o valor discrepante. Códigos das espécies conforme Fig. 1.

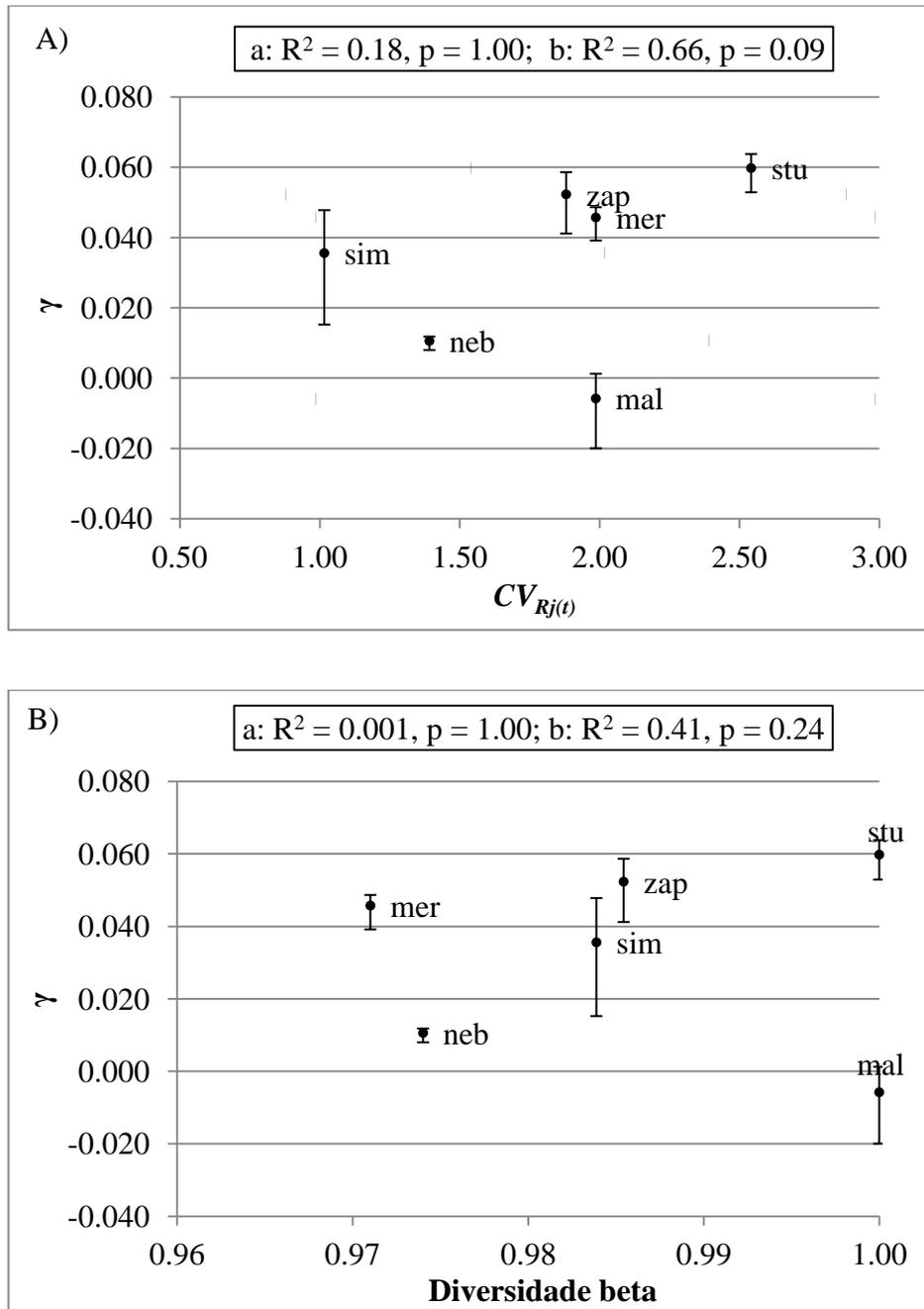


Fig. 3. A relação entre o Índice Demográfico γ e (A) o coeficiente de variação da riqueza de táxons de recursos (diversidade) ($CV_{Rj(t)}$) e (B) a diversidade beta tal como medida por $1 - \overline{I_{MJ(t)}}$ para seis espécies de drosofilídeos. As medidas obtidas para o Índice Demográfico são representadas pela mediana e as barras de erro pelos valores mínimo e máximo das amostras obtidas através método *Jackknife*. *a* e *b* indicam, respectivamente, os resultados da análise de regressão com e sem *D. malerkotliana*, um possível valor discrepante. Códigos das espécies conforme Fig. 1.

As populações aqui estudadas normalmente apresentam grandes tamanhos. A menor densidade média de adultos observada dentre estas espécies foi de 8,62 adultos / ha (dados não mostrados). A extrapolação desses valores para a área total da unidade de conservação (10.000 ha contíguos) resulta em estimativas de tamanhos populacionais médios superiores a 80.000 indivíduos adultos. Assim, em vista da Eq. (1) para a vantagem seletiva, o efeito do Índice Demográfico γ sobre as mudanças evolutivas na Entropia S , e em traços da história de vida, será bastante reduzido. Conseqüentemente, é prevista uma correspondência direta entre o Potencial Reprodutivo Φ e a Entropia S e assim, uma correspondência direta entre o Potencial Reprodutivo e os traços de vida tempo de geração e longevidade. Esta previsão foi confirmada para o tempo de geração (Fig. 4A) mas não para a longevidade média, embora haja aparentemente também uma relação negativa com este parâmetro (Fig. 4B).

4. Discussão

4.1. A correspondência entre o regime de recursos e os parâmetros Potencial Reprodutivo e Índice Demográfico

O reconhecimento da reciprocidade população-ambiente e da importância da heterogeneidade demográfica das populações e da heterogeneidade de recursos do ambiente estimularam a busca de uma nova noção matemática de valor adaptativo, culminando no Princípio da Seleção Entrópica. A reciprocidade população-ambiente e a importância da heterogeneidade de recursos do ambiente, no entanto, são incorporadas neste modelo através de parâmetros demográficos, e não ambientais. É argumentado, porém, que tais parâmetros demográficos são assinaturas ambientais do regime de recursos. Mais precisamente, é argumentado que o Potencial Reprodutivo reflete a amplitude de variação na abundância de recursos enquanto o Índice Demográfico reflete a amplitude de variação na diversidade de

recursos. Essas correlações são pressupostos críticos para as previsões realizadas pelo modelo (veja previsões (a) e (b) na Seção 1).

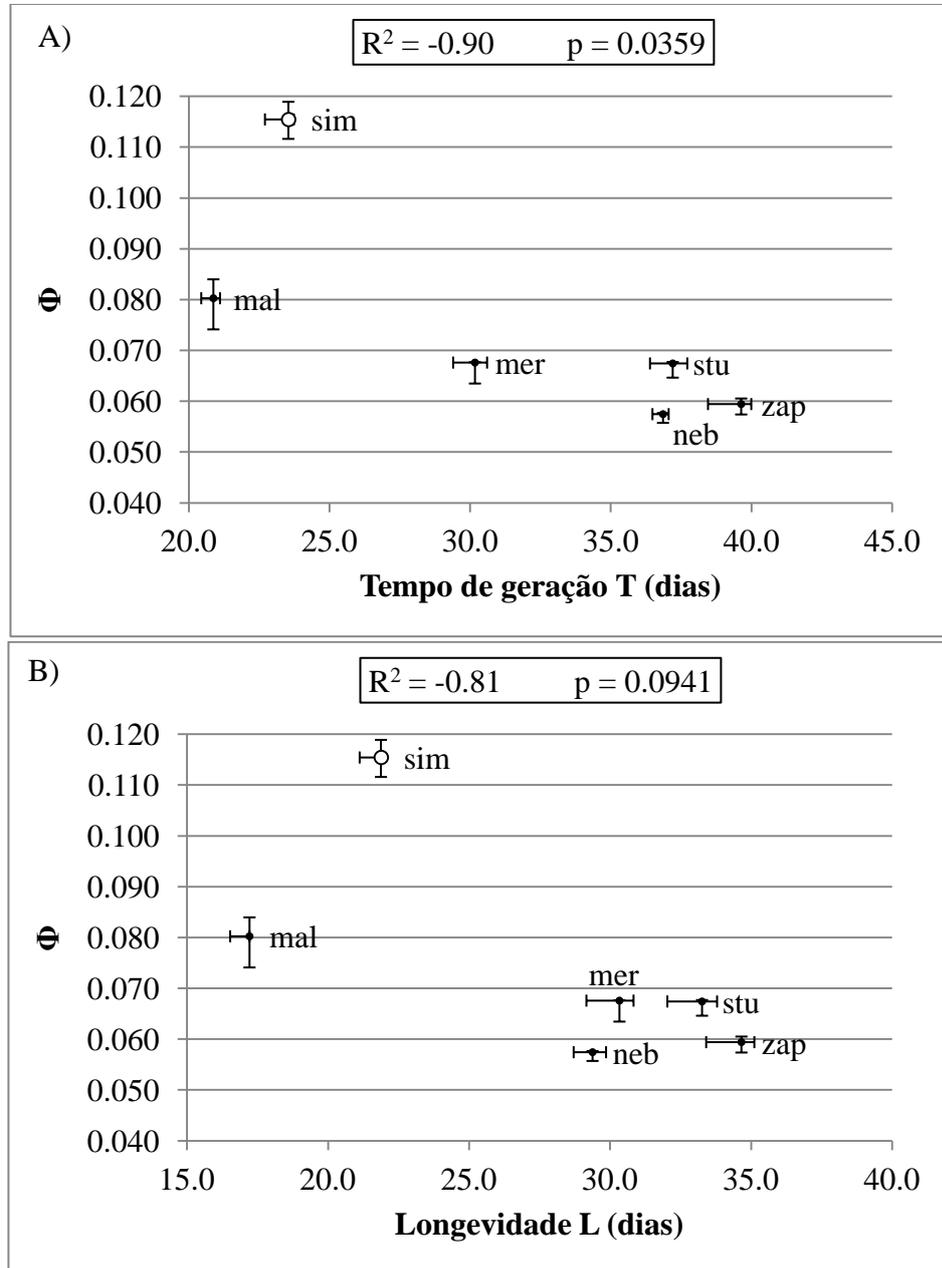


Fig. 4. Relação entre o Potencial Reprodutivo Φ e (A) o tempo de geração T e (B) a longevidade média L para seis espécies de drosofilídeos. As medidas apresentadas indicam a mediana e as barras de erro indicam os valores mínimo e máximo das amostras obtidas através método *Jackknife*. O círculo representa uma espécie excluída da análise em virtude de, para esta espécie, o Potencial Reprodutivo não refletir a flutuação na abundância de recursos (ver Fig. 3). Códigos das espécies conforme Fig. 1.

Argumentos analíticos para a validade destes pressupostos são fornecidos por Demetrius & Legendre (2013) enquanto suporte qualitativo é demonstrado por Demetrius e colaboradores (Kowald & Demetrius 2005, Ziehe & Demetrius 2005, Demetrius & Legendre 2013). No entanto, a presente tese representa o primeiro trabalho a fornecer um teste quantitativo direto, onde a heterogeneidade de recursos é também quantificada. Os dados aqui obtidos suportam a relação positiva prevista entre o Potencial Reprodutivo e a amplitude de variação na abundância de recursos (Fig. 2). Desta forma, o papel esta característica ambiental é suportada como um fator evolutivo crítico na Evolução dos sistemas biológicos e de caracteres da história de vida das populações.

Por outro lado, a correspondência entre o Índice Demográfico e a variação da diversidade de recursos (Fig. 3) não foi suportada. Isto pode resultar do fato de que o Cerrado é um bioma onde a distribuição de espécies vegetais é bastante heterogênea no espaço, de modo que a metodologia empregada é capaz de refletir apenas em parte a dinâmica da diversidade de recursos. Alternativamente, isto pode decorrer de uma interpretação errônea do que configura a diversidade de recursos para os drosofilídeos. Aqui a diversidade foi definida como a riqueza de recursos explorados e também por sua diversidade beta. No entanto, uma variação temporal em outras características do recurso como conteúdo nutricional e teor de água entre outros, pode também se configurar como uma variação na diversidade de recursos. Os dados coletados nesta tese, entretanto, não permitem avaliar estes outros aspectos.

Os resultados obtidos neste capítulo sugerem, porém, que independentemente do fator que determina a evolução do Índice Demográfico, este fator pouco afetará a capacidade competitiva e, assim, a evolução das populações aqui estudadas. A Eq. (1) indica que o Índice Demográfico γ altera o resultado da seleção determinado pelo Potencial Reprodutivo Φ somente diante da condição $M < \gamma/\Phi$. Porém, a maior razão γ/Φ observada entre as espécies foi de 0,87 (Tabela 2). Isto implica que o resultado do processo seletivo seria alterado

somente se o tamanho populacional M fosse menor que 1, o que não tem qualquer significado biológico. Os tamanhos populacionais dos drosofilídeos, pelo contrário, são normalmente bastante grandes (ver Seção 3). Assim, a evolução dos drosofilídeos deve ser primariamente impulsionada pela variação na abundância de recursos.

A seguir, serão discutidas as implicações destes resultados para a Biologia da Conservação.

4.1.1. Implicações para a Biologia da Conservação

O Princípio da Seleção Entrópica e seus pressupostos fornecem uma base conceitual para estudos sobre a conservação biológica, fornecendo entendimento sobre o processo de seleção envolvido em mudanças na composição da fauna e flora que seguem após alterações ambientais. De acordo com este princípio, espera-se que alterações ambientais promovam mudanças na demografia das populações, tais como: organismos com maior Potencial Reprodutivo terão sua abundância relativa aumentada em ambientes onde a disponibilidade de recursos se torna mais variável e vice-versa. As mudanças demográficas nas comunidades podem advir tanto de mudanças evolutivas nas frequências genótípicas quanto de processos ecológicos tais como a extinção local e migração. Aqui será explorada a relevância da correspondência entre o regime de recursos e parâmetros demográficos para a escolha de áreas prioritárias para a conservação e para o monitoramento de processo de degradação e restauração. Os argumentos apresentados baseiam-se na relação entre a variação na abundância de recursos e o Potencial Reprodutivo. A generalidade desta medida possibilita uma abordagem teórica e aplicada mais geral para estudos de conservação biológica quando comparada às teorias correntes.

A correspondência entre o Potencial Reprodutivo e regime de recursos fornece um meio para comparar a magnitude da flutuação da abundância de recursos entre diferentes áreas. Tal

avaliação pode ser realizada através da comparação do Potencial Reprodutivo de populações conspecíficas — as quais têm uma história evolutiva e necessidade de recursos similares — que as habitam. Esta ferramenta é de interesse prático para a conservação já que habitats sujeitos a flutuações de recursos mais intensas são mais propensos à perda da diversidade por extinção local. Isto decorre de efeitos aleatórios associados a afunilamentos populacionais, que incluem o efeito de Allee e a homogeneização genética. Por este motivo, áreas habitadas por populações com menor Potencial Reprodutivo são mais adequadas para promover a manutenção da biodiversidade. É necessário ressaltar, porém, que a manutenção de algumas espécies em particular depende da ocorrência de flutuações ambientais já que, do contrário, seriam excluídas competitivamente.

Os esforços atuais destinados à escolha de áreas para conservação têm sido baseados na diversidade de espécies (Raven 1980, Roberts 1988), na dissimilaridade na composição dos táxons (Vane-Wright *et al.* 1991), na redundância das áreas em termos de grupos funcionais (Walker 1992, Pressey *et al.* 1993), na complementaridade (Pressey *et al.* 1993) e no *design* das áreas (Williams *et al.* 2005). Tais medidas não reconhecem explicitamente a dinâmica dos sistemas nem consideram a persistência das populações. Desta forma, o uso da “ferramenta demográfica” pode constituir um método complementar para a escolha de tais áreas. O Potencial Reprodutivo de uma população, porém, informa somente sobre o regime de recursos associado à guilda a qual ela pertence. Assim, maior eficiência será alcançada à medida que o número de guildas contempladas nesta avaliação é aumentado.

A propriedade bioindicadora do Potencial Reprodutivo pode também ser evocada para monitorar um processo de degradação. Conforme os habitats se tornam mais degradados, a variação na abundância de recursos se torna mais intensa (Vitt *et al.* 1998, Rothstein *et al.* 2004), com condições físicas mais instáveis (Trombulak & Frissell 2000). De acordo com Demetrius & Legendre (2013), o Potencial Reprodutivo de populações sujeitas a este tipo de

regime de seleção aumentará gradualmente. Mudanças no Potencial Reprodutivo podem, desta maneira, ser evocados para indicar uma diminuição da qualidade ambiental. Esta abordagem é especialmente apropriada quando baseada em espécies de tempo de geração curto, já que o processo de degradação é frequentemente um processo a curto prazo.

Rápidas mudanças no Potencial Reprodutivo que caracterizam as comunidades podem resultar, alternativamente, de colonização e extinção local. Quando estes mecanismos atuam, mudanças ambientais podem ser prontamente informadas pelo monitoramento das mudanças na composição de espécies de uma guilda. É esperado que a degradação das áreas leve a um aumento na abundância relativa de espécies com maior Potencial Reprodutivo. Este mesmo raciocínio pode ser também evocado para o monitoramento do processo de restauração do hábitat. Tais previsões são consistentes, *p. ex.*, com o fato de que durante o processo de degradação — no qual ocorre uma mudança abrupta na disponibilidade de água e luz (Matlack 1993, Cadenasso *et al.* 1997) — gramíneas, cujo Potencial Reprodutivo é alto, aumentam em abundância comparadas a árvores (Begon *et al.* 2006), cujo Potencial Reprodutivo é baixo.

Os estudos de Martins *et al.* (2005) e Dolbeth *et al.* (2007) (Tabela 1) dão suporte adicional à validade desta abordagem. Martins *et al.* (2005) observaram que áreas não eutrofizadas do estuário de Mondego (Portugal) eram constituídas por pântanos dominados por *Spartina maritima* e prados dominados por *Zostera noltii*. No entanto, estas duas espécies de equilíbrio — e, portanto, com baixo Potencial Reprodutivo — desapareciam em áreas eutrofizadas. Nestas áreas, explosões populacionais da macroalga oportunista *Ulva* spp. eram muito comuns. Dolbeth *et al.* (2007) estudaram a dinâmica temporal deste mesmo estuário e observaram que, após períodos de perturbação, as espécies mais oportunistas (*p. ex. Hydrobia ulvae*) prevaleciam em termos de produção primária. No entanto, após o manejo do sistema, foram observadas evidências de sucessão de um estado de dominância de espécies

oportunistas em direção a um estado de prevalência de espécies de equilíbrio (*p. ex. Scrobicularia plana e Hediste diversicolor*). Áreas eutrofizadas são submetidas a uma maior variação na abundância de recursos (*p. ex. fósforo*), devido ao aporte periódico de poluentes provenientes de resíduos agrícolas e esgotos (Begon *et al.* 2006, Dolbeth *et al.* 2007). Assim, os resultados de Martins *et al.* (2005) e Dolbeth *et al.* (2007) são consistentes com a expectativa de uma relação positiva entre o grau de distúrbio e o Potencial Reprodutivo do sistema.

A correspondência entre a variação na abundância de recursos e o Potencial Reprodutivo assume que a dinâmica populacional tem regulação *bottom-up* (por recursos), conforme evidenciado para drosofilídeos (Tidon 2006). No entanto, muitos casos de regulação *top-down* têm sido relatados na literatura (Fretwell 1977, Oksanen *et al.* 1981, etc.) e, portanto, fatores como predação e doenças podem também impulsionar a evolução da demografia. Em tais casos, o Potencial Reprodutivo deve ser ainda informativo para fins de conservação, porém, os fatores que regulam a dinâmica da população devem ser previamente conhecidos.

4.2. O regime de recursos e a evolução dos traços de história de vida

Demetrius *et al.* (2009) demonstraram que a Entropia S é correlacionada a várias características de história de vida tais como tempo de geração, tamanho corporal e taxa metabólica. O Princípio da Seleção Entrópica prevê que mudanças evolutivas na Entropia resultam de mudanças no Potencial Reprodutivo e no Índice Demográfico. Esta teoria assume que tais parâmetros demográficos, por sua vez, refletem mudanças no regime de recursos. Os resultados apresentados neste capítulo sugerem que a variação na abundância de recursos está relacionada à variação no Potencial Reprodutivo e que este é o fator primário a determinar a evolução das populações. Isto sugere ainda que é este o fator primário para a evolução da história de vida. A relação negativa entre o Potencial Reprodutivo e o tempo de geração

confirma tais previsões enquanto a relação entre o Potencial Reprodutivo e longevidade parece reforçar isso, mesmo tal relação não tendo sido estatisticamente significativa (Fig. 4). Assim, o Princípio da Seleção Entrópica fornece uma estrutura conceitual para o entendimento da evolução da história de vida. Evidências qualitativas extraídas de dois estudos apresentados na tabela 1 – Trussel (2000) e Bøhn *et al.* (2004) – dão suporte adicional a esta estrutura conceitual.

Trussel (2000) observou que a temperatura da água e a massa corporal do gastrópode *Littorina obtusata* são correlacionadas negativamente. A diminuição da temperatura reduz a solubilidade dos nutrientes na água (Hoikkala *et al.* 2012). Uma maior limitação de recursos implica em menores taxas de crescimento e, portanto, menor flutuação na abundância de produtores primários (Morin *et al.* 1999). *Littorina obtusata* se alimenta de algas e, assim, uma diminuição na temperatura da água provavelmente implica em uma menor flutuação de recursos para este gastrópode que, por sua vez, resulta um menor Potencial Reprodutivo. Dado que a Entropia é positivamente relacionada ao tamanho corporal (Demetrius *et al.* 2009) e negativamente correlacionada ao Potencial Reprodutivo, é esperada uma relação negativa entre temperatura da água e a massa corporal, conforme observado por Trussel (2000).

Bøhn *et al.* (2004) descreveram a evolução de traços da história de vida em duas populações do peixe corégono branco (*Coregonus albula*) após sua introdução em um curso de água sub-ártico. Eles observaram que tanto o tamanho corporal assintótico quanto o tamanho corporal médio na ocasião da primeira reprodução eram maiores na população a jusante do que na população a montante. O tamanho da população a jusante era aproximadamente constante (Bøhn & Amundsen 1998, 2001). Já o tamanho da população a montante variava amplamente ao longo dos anos, em resposta à variação na abundância de recursos. Isto sugere que o Potencial Reprodutivo da população a jusante era menor e, conseqüentemente, sua Entropia era maior. As duas características da história de vida

avaliadas por Bøhn *et al.* são positivamente correlacionados com a Entropia (Demetrius *et al.* 2009) e, portanto, suas observações são consistentes com as previsões do Princípio da Seleção Entrópica.

A base teórica comumente utilizada para prever a evolução da história de vida é o modelo de seleção r -K⁴ (MacArthur & Wilson 1967). A validade do modelo r -K, no entanto, tem sido amplamente contestada (Lawton & Brown 1986, Williamson 1996). Este modelo não é realista pois não reconhece a heterogeneidade das populações e dos recursos e não considera a capacidade dos organismos em adquirir tais recursos. Assim, o Princípio da Seleção Entrópica fornece uma nova e promissora estrutura conceitual para o entendimento da evolução da história de vida.

5. Conclusão

As evidências aqui apresentadas validam um embasamento conceitual e analítico para uma série de ideias que relaciona os organismos e os ambientes. Mais precisamente, os dados apresentados indicam que o Potencial Reprodutivo de uma população reflete a flutuação na abundância de recursos à qual esta população está submetida. Tal parâmetro demográfico mede a sensibilidade da taxa de crescimento populacional a variações nas taxas de sobrevivência e natalidade. A relação entre o Potencial Reprodutivo e o regime de recursos é um pressuposto crítico do Princípio da Seleção Entrópica. Este princípio analítico prevê o resultado da competição entre uma população introduzida e uma população residente e também tendências no processo evolutivo. Ele sugere que mudanças evolutivas na Entropia resultam primariamente de mudanças no Potencial Reprodutivo mediadas pelo mecanismo de seleção natural. A interação entre esses dois parâmetros determina a vantagem seletiva.

⁴ Este modelo prevê que, para regimes de seleção constantes, a competição por recursos determina a evolução: (i) quando a densidade populacional é baixa, a seleção favorece os genótipos com a maior taxa de crescimento intrínseco populacional — r -estrategistas —; e (ii) quando a densidade populacional é alta, a seleção favorece os genótipos com a maior capacidade de suporte — K-estrategistas — (Roughgarden 1971).

Tem sido observado que a Entropia, a qual descreve o grau de iteroparidade da população, está correlacionada com diversos traços de vida. O efeito das mudanças no Potencial Reprodutivo sobre a Entropia implica que este parâmetro e, portanto, a variação na abundância de recursos, determina a evolução da história de vida. A relação entre o Potencial Reprodutivo e os traços tempo de geração e longevidade média aqui demonstrada suporta tal previsão. Isto sugere que a variação na abundância de recursos é o fator promotor primário da evolução da história de vida.

A correspondência entre o Potencial Reprodutivo e a flutuação na abundância de recursos fornece ainda um modelo conceitual para programas de conservação. Esta correspondência pode ser utilizada como ferramenta, por exemplo, para a escolha de áreas prioritárias para conservação e para o monitoramento do processo de degradação ambiental. Uma série de evidências qualitativas aqui apresentadas suporta esta noção. Assim, os resultados aqui apresentados contribuem não somente para o entendimento da evolução biológica, mas também para a conservação da diversidade biológica.

6. Referências

- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. 4th ed. Blackwell Publishing, Malden.
- Bøhn, T., Sandlund, O. T., Amundsen, P.-A. & Primicerio, R. 2004. Rapidly changing life history during invasion. *Oikos* 106: 138-150.
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 1998. Effects of invading vendace (*Coregonus albula* L.) on species composition and body size in two zooplankton communities of the Pasvik River System, northern Norway. *J. Plankton Res.* 20: 243-256.
- Bøhn, T. & Amundsen, P.-A. 2001. The competitive edge of an invading specialist. *Ecology* 82: 2150-2163.

- Cadenasso, M.L., Traynor, M.M. & Pickett, S.T.A. 1997. Functional location of forest edges: gradients of multiple physical factors. *Can. J. Forest Res.* 27: 774-782.
- Charlesworth, B. 1980. *Evolution in age-structured population*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crow, F. & Kimura, M. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row Publishers, New York.
- Cruz, C.D. 2006. *Programa Genes: Biometria*. Editora UFV, Viçosa.
- Demetrius, L. & Legendre, S. 2013. Evolutionary entropy predicts the outcome of selection: competition for resources that vary in abundance and diversity. *Theor. Popul. Biol.* 83: 39-54.
- Demetrius, L. & Ziehe, M. 2007. Darwinian fitness. *Theor. Popul. Biol.* 72: 323-345.
- Demetrius, L. 1974. Demographic parameters and natural selection. *PNAS* 71: 4645-4647.
- Demetrius, L. 1997. Directionality principles in thermodynamics and evolution. *PNAS* 94: 3491-3498.
- Demetrius, L., Gundlach, M. & Ochs, G., 2004. Complexity and demographic stability in population models. *Theor. Popul. Biol.* 65: 211-225.
- Demetrius, L., Legendre, S. & Harremöes, P. 2009. Evolutionary entropy: A predictor of body size, metabolic rate and maximal life span. *Bull. Math. Biol.* 71: 800-818.
- Dolbeth, M., Cardoso, P.G. & Ferreira, S.M. 2007. Anthropogenic and natural disturbance effects on a macrobenthic estuarine community over a 10-year period. *Marine Poll. Bull.* 54: 576-585.
- Eiten, G. 1984. Vegetation of Brasília. *Phytocoenologia* 12: 271-292.
- Ewens, W.J. 1969. *Population genetics*. Kluwer Academic Publishers, London.
- Ewens, W.J. 2004. *Mathematical population genetics*. 2nd ed. Springer, New York.

- Fisher, R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press, London.
- Fretwell, S.D. 1977. The regulation of plant communities by food chains exploiting them. *Perspect. Biol. Med.* 20: 169-185.
- Hoikkala, L., Lahtinen, T., Perttil, M. & Lignell, R. 2012. Seasonal dynamics of dissolved organic matter on a coastal salinity gradient in the northern Baltic Sea. *Cont. Shelf Res.* 45: 1-14.
- Kowald, A. & Demetrius, L. 2005. Directionality theory: a computational study of an entropic principle in evolutionary processes. *Proc. R. Soc. B* 272: 741-749.
- Lawton, J. & Brown, T. 1986. The population and community ecology of invading insects. *Phil. Trans. R. Soc. B* 314: 607-614.
- Lewontin, R.C. 1982. Organisms and environment. *In: EC Plotkin (ed.). Learning, development and culture.* Wiley, New York, pp. 151-170.
- Lewontin, R.C. 1983. Gene, organism and environment. *In: DS Bendall (ed.). Evolution from molecules to men.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 273-285.
- MacArthur, R.H. 1962. Some generalized theorems of natural selection. *PNAS* 48: 1893-1897.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princetown.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity.* Blackwell Publishing, Oxford.
- Martins, I., Neto, J.M., Fontes, M.G., Marques, J.C. & Pardal, M.A. 2005. Seasonal variation in short-term survival of *Zostera noltii* transplants in a declining meadow in Portugal. *Aquat. Bot.* 82: 132-142.
- Matlack, G.R. 1993. Microenvironmental variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biol. Conserv.* 66: 185-194.

- Morin, A., Lamoureux, W. & Busnarda, J. 1999. Empirical models predicting primary productivity from chlorophyll a and water temperature for stream periphyton and lake and ocean phytoplankton. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 18: 299-307.
- Mueller, L.D. & Joshi, A. 2000. *Stability in model populations*. Princeton University Press, Princeton.
- Oksanen, L., Fretwell, S., Arruda, J. & Niemela, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Natu.* 118: 240-261.
- Oliveira-Filho A.T. & Ratter, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado Biome. *In: PS Oliveira & RJ Marquis. The cerrados of Brazil*. Columbia University Press, New York, pp. 91-120.
- Pressey, R.L., Humphries, C.J., Margules, C.R., Vane-Wright, R.I. & Williams, P.H. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *TREE* 8: 124-128.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford.
- Raven, P.H. (ed.). 1980. *Research priorities in Tropical biology*. National Academy of Sciences, Washington.
- Reardon, E.E. & Chapman, L.J. 2009. Hypoxia and life-history traits in a eurytopic African cichlid. *J. Fish Biol.* 75: 1795-1815.
- Roberts, L. 1988. Hard choices ahead on biodiversity. *Science* 241: 1759-61.
- Roff, D.A. 1997. *Evolutionary quantitative genetics*. Chapman and Hall, New York.
- Roff, D.A. 2002. *Life history evolution*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Rothstein, D.E, Vitousek, P.M. & Simmons, B.L. 2004. An exotic tree alters decomposition and nutrient cycling in a Hawaiian Montane Forest. *Ecosystems* 7: 805-814.
- Roughgarden, J. 1971. Density-dependent natural selection. *Ecology* 52: 453-468.
- Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.

- Tidon, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biol. J. Linn. Soc.* 87: 233-247.
- Trombulak, S.C. & Frissell, C.A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conserv. Biol.* 14: 18-30.
- Trussell, G.C. 2000. Phenotypic clines, plasticity, and morphological trade-offs in an intertidal snail. *Evolution* 54: 151-166.
- Turelli, M. & Petry, D. 1980. Density-dependent selection in a random environment – an evolutionary process that can maintain stable-population dynamics. *PNAS* 77: 7501-7505.
- Valadao, H., Hay, J.D.V. & Tidon, R. 2010. Temporal dynamics and resource availability for drosophilid fruit flies (Insecta, Diptera) in a gallery forest in the Brazilian Savanna. *Int. J. Ecol.* 2010: 1-8.
- Vane-Wright, R. I., Humphries, C. J. & Williams, P. H. 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Cons.* 55: 235-254.
- Vitt, L.J., Avila-Pires, T.C.S., Caldwell, J.P. & Oliveira, V.R.L. 1998. The impact of individual tree harvesting on thermal environments of lizards in Amazonian rain forest. *Conserv. Biol.* 12: 654-664.
- Walker, B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conserv. Biol.* 6: 18-23.
- Williams J.C., ReVelle, C.S. & Levin, S.A. 2005. Spatial attributes and reserve design models: a review. *Environ. Model. Assess.* 10: 163-181.
- Williamson, M.H. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- Wright, S. 1942. Statistical genetics and evolution. *B. Am. Math. Soc.* 48: 223-246.
- Ziehe M. & L Demetrius. 2005. Directionality theory: an empirical study of an entropic principle in life-history evolution. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 272: 1185-1194.

CAPÍTULO III:

O Princípio da Seleção Entrópica e a estabilidade das populações naturais

1. Introdução

A estabilidade de uma rede de interações ecológicas (trófica) ou populacional (demográfica) é definida como a capacidade do sistema em manter suas funcionalidades frente a perturbações endógenas e exógenas. A importância e pertinência deste conceito na ecologia de populações derivam em parte das ideias difundidas por Herbert Spencer, em seu livro *Princípios de Biologia* (*Principles of Biology*) (1864). Nesta obra, Spencer argumenta que a persistência a longo prazo das populações ou espécies é determinada por sua estabilidade.

Dois tipos de forças que determinam a estabilidade podem ser distinguidas

- i. **proximal**, a qual resulta da dinâmica de interação entre os elementos do sistema — os indivíduos — e seus efeitos sobre a estabilidade;
- ii. **evolutiva**, a qual resulta de mudanças induzidas por mutação — que introduz novos tipos na população — e seleção — que rejeita ou preserva estes tipos de acordo com sua capacidade em apropriar recursos do ambiente e convertê-los em sobrevivência e reprodução.

Estudos empíricos e computacionais sobre redes demográficas (Ferrière & Fox 1995, Mueller & Joshi 2000) sugerem que o número de vias de auto-regulação que descreve a rede constitui uma causa proximal da estabilidade e persistência do sistema. A correlação entre a complexidade das redes e sua estabilidade, entretanto, não é exclusiva dos sistemas demográficos e correlações semelhantes foram documentadas no nível de ecossistema (Pimm 1980, Kokkoris *et al.* 1999, McCann 2000). Estas observações empíricas têm sido complementadas por modelos matemáticos da dinâmica populacional e ecossistêmica (McCann & Hastings 1997, Huxel & McCann 1998, Post *et al.* 2000) propostos para gerar

representações formais da noção qualitativa de estabilidade e de complexidade. As caracterizações matemáticas da estabilidade e da complexidade de redes demográficas e tróficas têm sido amplamente influenciadas por modelos da Física e da Química. Os modelos de sistemas físico-químicos são geralmente elaborados com base em sistemas isolados do ambiente ou que interagem com as restrições ambientais. Os estudos sobre a estabilidade em sistemas biológicos baseados nesta perspectiva assumem que o estado estacionário é definido por uma configuração de equilíbrio. Consequentemente, a estabilidade em sistemas biológicos pode ser descrita em termos dos autovalores da matriz que definem a condição estacionária.

A estabilidade de redes demográficas e tróficas, em acordo com estes modelos, tem sido frequentemente descrita em termos da razão entre o autovalor dominante e o subdominante da matriz de interação no estado estacionário (Coale 1972 e Keyfitz 1972 em sistemas demográficos e Pimm & Lawton 1977 em sistemas tróficos). Estudos empíricos, porém, não têm conseguido demonstrar a relação entre tais descrições matemáticas da estabilidade e as propriedades espectrais da matriz de interação. Em um estudo rigoroso elaborado por Mueller *et al.* (2000), 20 populações de *Drosophila melanogaster* foram submetidas a um regime ambiental que induzia flutuações amplas e regulares no tamanho populacional. No entanto, mesmo depois de 65 gerações, a evolução da demografia não resultou nas mudanças previstas para a taxa assintótica de convergência para o estado estável, definida como a razão entre os autovalores dominante e subdominante da matriz. Por outro lado, foi observada uma rápida evolução em características tais como a taxa de alimentação das larvas já nas primeiras 20 gerações deste experimento, sugerindo que a ausência de mudanças evolutivas na demografia não foi devida a uma ausência geral de mudanças evolutivas no curso dos experimentos.

Os modelos propostos para caracterizar a complexidade também assumem que o estado estacionário do sistema é definido por uma configuração de equilíbrio. Uma medida comum de complexidade sob essa perspectiva é a conectância da matriz no estado estacionário. Esta

medida é dada pela fração de elementos não nulos da matriz em relação ao número total de elementos não diagonais (Gardner & Ashby 1970, ver também Pimm 1984). Em modelos demográficos, a conectância pode ser descrita pelo número de vias de auto-regulação da rede demográfica; em redes tróficas, a conectância corresponde à probabilidade de que uma espécie i escolhida arbitrariamente afeta de algum modo a espécie j (Pimm 1980). Estas medidas de complexidade não levam em conta a intensidade da interação entre os elementos da rede. Os ecólogos têm reconhecido as limitações dessa caracterização e têm sugerido a incorporação de medidas de intensidade das interações (Hurd *et al.* 1971, McNaughton 1977).

Estudos numéricos explorando as relações entre as medidas clássicas de estabilidade e complexidade (Gardner & Ashby 1970, May 1973) não são consistentes com a correlação positiva entre complexidade e estabilidade observada em estudos empíricos, tanto em redes demográficas (Elton 1927, McNaughton 1977, Mueller & Joshi 2000) quanto tróficas (Hurd *et al.* 1971, McNaughton 1977). A inadequação destes estudos numéricos deriva do fato de que o comportamento de estado estacionário de redes demográficas e tróficas são raramente configurações de equilíbrio.

A condição de não-equilíbrio dos sistemas biológicos foi articulada em 1950 por Bertalanffy. Este autor ressaltou o fato de que os sistemas estudados na Física e Química são geralmente isolados, enquanto os sistemas biológicos são abertos. Sistemas biológicos mantêm sua viabilidade e integridade por meio de um influxo constante de energia e de matéria a partir do ambiente externo. Tais influxos resultam da apropriação de recursos, os quais são convertidos em energia para manutenção e reprodução, o que gera estados estacionários de não-equilíbrio

A implicação da condição de não-equilíbrio dos estados estacionários para o estudo da adaptação em sistemas ecológicos e genéticos foi estudada por Lewontin (1969, 1982, 1983). Suas ideias foram baseadas nos seguintes preceitos

- a. **organismos transformam a estrutura estatística dos seus ambientes.** Tal estrutura pode ser descrita em termos de várias propriedades físicas, tais como temperatura e recursos. Esses fatores são continuamente transformados a medida que o organismo se apropria dos recursos do ambiente e transforma estes recursos em energia metabólica;
- b. **os organismos respondem a seus ambientes.** Alterações nos fatores ambientais tais como a temperatura e recursos podem alterar a taxa de reações químicas e a capacidade de várias enzimas nas vias metabólicas. Estes efeitos podem afetar as atividades metabólicas do organismo com consequências para a demografia da população.

A reciprocidade entre organismos e ambientes implica que o estado estacionário de sistemas biológicos será caracterizado por um estado de equilíbrio dinâmico, ou simplesmente não-equilíbrio. Lewontin (1969) observou que as condições para a estabilidade local baseada nos autovalores da transformação linearizada do estado estacionário era inadequado para o estudo de sistemas biológicos longe do equilíbrio. Isto decorre do fato de que em sistemas de não-equilíbrio as variáveis macroscópicas que descrevem o sistema desviam do seu valor médio normalizado. Assim, ele concluiu que a estabilidade que caracteriza os sistemas biológicos requer o estabelecimento de modelos que reflitam as propriedades estatísticas inerentes a tais sistemas modificados pela interação entre os organismos e os ambientes.

Demetrius (1978, 1997) propôs medidas alternativas de estabilidade e complexidade com intuito de refletir a condição de não-equilíbrio dos sistemas biológicos. As descrições matemáticas apropriadas desses estados são realizadas a partir de medidas de probabilidade definidas no espaço de genealogias. A medida de estabilidade proposta é uma função da taxa

de decaimento das flutuações das variáveis macroscópicas à condição de estado estacionário fora do equilíbrio. Analiticamente, a estabilidade \mathcal{R} é definida por

$$\mathcal{R} = \lim_{n \rightarrow \infty} \left[-\frac{1}{n} \ln Q_n(\varepsilon) \right] \quad (1)$$

onde $Q_n(\varepsilon)$ representa a probabilidade de que o valor observado desvia do valor médio normalizado por uma magnitude maior que ε .

A medida de complexidade proposta para descrever sistemas de não-equilíbrio foi baseada na noção de que a descrição quantitativa da estrutura de redes demográficas e tróficas deve envolver os seguintes fatores

- (1) O número total de elementos que compõem a rede: classes etárias em sistemas demográficos ou espécies em sistemas ecológicos;
- (2) O conectância da rede: caminhos regulatórios na rede;
- (3) A intensidade da interação entre os diferentes elementos na rede.

Demetrius (1983) demonstrou que estas propriedades podem ser caracterizadas em termos da taxa assintótica de aumento do número de genealogias típicas N^* no tempo t gerado por um elemento da rede. Esta taxa de aumento, denominada Taxa de Entropia Evolutiva H , é dada por

$$H = \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{1}{t} \ln N^*(t) \right] \quad (2)$$

No caso de modelos em que o estado de equilíbrio do sistema é descrito por uma medida de probabilidade de Markov, a quantidade H é a Entropia associada à cadeia de Markov, e é dada por

$$H = -\sum_i \sum_j \pi_i p_{ij} \ln p_{ij} \quad (3)$$

onde $P = (p_{ij})$ denota a matriz de Markov que descreve a dinâmica de interações do sistema. O parâmetro $\pi = (\pi_i)$ denota a distribuição estacionária associada à matriz.

Demetrius *et al.* (2004) exploraram a teoria ergódica de sistemas dinâmicos para descrever a relação analítica entre a estabilidade, tal como definida por H , e a complexidade, tal como definida por \mathcal{R} . Tal análise resultou no Teorema da Flutuação-Estabilidade, o qual define uma relação analítica positiva entre as duas medidas ou, formalmente

$$\Delta H \Delta \mathcal{R} > 0 \quad (4)$$

onde $\Delta H = H^* - H$, $\Delta \mathcal{R} = \mathcal{R}^* - \mathcal{R}$. Os parâmetros H e \mathcal{R} referem-se à rede trófica ou demográfica original enquanto H^* e \mathcal{R}^* descrevem a rede perturbada. Suporte para a Eq. (4) tem sido dado em diversos contextos e incluem análises computacionais (Demetrius & Manke 2005) e estudos empíricos de redes celulares (Manke *et al.* 2006).

Assim, o Teorema da Flutuação-Estabilidade estabelece uma causa proximal para a estabilidade de redes biológicas – a complexidade, tal como medida por H – e lança uma nova perspectiva analítica sobre o debate estabilidade X complexidade.

O Teorema da Flutuação-Estabilidade também pode ser aplicado para determinar uma causa evolutiva para a existência de redes com grandes diferenças na estabilidade. Esta afirmação se baseia no fato analítico e empírico (Demetrius & Ziehe 2007, Demetrius &

Legendre 2013) de que o resultado da seleção é definido pela relação entre a Taxa de Entropia Evolutiva e a flutuação na abundância e diversidade de recursos do ambiente, tal como formalizado pelo Princípio da Seleção Entrópica

- (a) Quando a diversidade de recursos varia amplamente e sua abundância é aproximadamente constante ao longo do tempo, populações com menor Taxa de Entropia têm uma vantagem seletiva e aumentam em frequência;
- (b) Quando a diversidade de recursos é aproximadamente constante e sua abundância varia amplamente ao longo do tempo, populações com maior Entropia têm uma vantagem seletiva e aumentam em frequência.

A vantagem seletiva de uma população introduzida, a partir da qual resultaram as previsões (a) e (b), é descrita matematicamente por

$$s = - \left(\Phi - \frac{\gamma}{M} \right) \Delta H \quad (5)$$

onde $\Delta H = H^* - H$. Os parâmetros H e H^* denotam a Taxa de Entropia da população residente e da população introduzida, respectivamente. O Potencial Reprodutivo Φ e o Índice Demográfico γ são parâmetros demográficos correlacionados positivamente à magnitude de variação temporal da abundância de recursos e à magnitude de variação temporal da diversidade de recursos (Demetrius & Legendre 2013, ver também Capítulo 2 desta tese).

O Teorema da Flutuação-Estabilidade afirma que $\Delta H \Delta \mathcal{R} > 0$. Por isso, a vantagem seletiva dada pela Eq. (3) pode ser reformulada em termos da mudança $\Delta \mathcal{R}$ na estabilidade

$$s = - \left(\Phi - \frac{\gamma}{M} \right) \Delta \mathcal{R} \quad (6)$$

Tal integração do Princípio da Seleção Entrópica com o Teorema da Flutuação-Estabilidade implica em correlações entre a estabilidade da população e o regime de recursos

- (I) Quando a diversidade de recursos varia amplamente e sua abundância é aproximadamente constante ao longo do tempo, a diminuição da estabilidade das populações é favorecida;
- (II) Quando a diversidade de recursos é aproximadamente constante e sua abundância varia amplamente ao longo do tempo, o aumento da estabilidade das populações é favorecido.

Este capítulo tem como objetivo estudar a natureza das forças que determinam a causa proximal da estabilidade de populações naturais. Particularmente, é testada a validade empírica do Teorema da Flutuação-Estabilidade em redes demográficas a partir de dados de populações de drosofilídeos do Cerrado. Dados obtidos da literatura são também utilizados para verificar a consistência das previsões sobre as tendências evolutivas da estabilidade descritas em (I) e (II), oriundas da integração deste teorema com o Princípio da Seleção Entrópica. Finalmente, é discutida a relevância destes resultados para agendas conservacionistas.

Este capítulo está organizado da seguinte forma. A Seção 2 apresenta o quadro analítico em que o estudo empírico é baseado. Nesta Seção são introduzidos os conceitos matemáticos de estabilidade e complexidade que subjazem o capítulo. A Seção 3 apresenta a descrição estatística das medidas de Entropia e estabilidade a partir de dados empíricos. A Seção 4 descreve os principais resultados empíricos deste capítulo, os quais se baseiam em drosofilídeos coletados no Cerrado. Neste capítulo é testada a correlação positiva entre a

Entropia e a estabilidade populacional. A Seção 5.1 fornece subsídios à elucidação dos mecanismos evolutivos da estabilidade, com base neste corpo de dados e em evidências qualitativas na literatura. Esta abordagem resulta da integração do Teorema da Flutuação-Estabilidade ao Princípio da Seleção Entrópica. Finalmente, a Seção 5.2 discute a relevância do Teorema da Flutuação-Estabilidade para agendas conservacionistas.

2. Estabilidade e complexidade de redes demográficas

A caracterização matemática dos conceitos de estabilidade e complexidade utilizados neste capítulo é baseada no estudo da dinâmica do estado estacionário de uma rede biológica, que pode ser descrito em termos do modelo discreto

$$\bar{u}(t + 1) = A(t) \bar{u}(t) \quad (7)$$

onde, $\bar{u}(t) = [u_1(t), \dots, u_d(t)]$ e $A(t) = \{a_{ij}(t)\}$.

Uma vez que este estudo empírico é restrito a redes demográficas, é assumido que a matriz associada ao modelo é uma matriz de Leslie

$$A(t) = \begin{bmatrix} m_1(t) & m_2(t) & \dots & \dots & m_d(t) \\ b_1(t) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & b_1(t) & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & b_{d-1}(t) & 0 \end{bmatrix} \quad (8)$$

onde $m_j(t)$ denota a fecundidade média dos indivíduos na classe etária j , e $b_j(t)$, denota a probabilidade de que um indivíduo sobreviva da classe etária j até a classe etária $j+1$.

A análise da dinâmica populacional no estado estacionário, conforme descrito em Demetrius (1997), substitui o espaço fase da distribuição etária $\bar{u}(t) = \{u_j(t)\}$ por um espaço

fase de genealogias Ω , o qual denota o grupo de todos os caminhos discretos do gráfico G na figura 1.

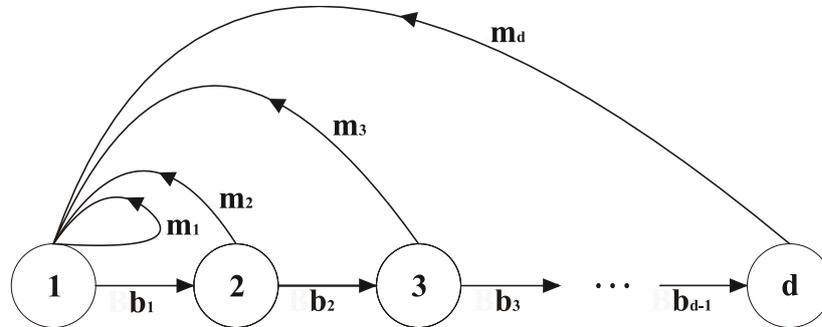


Fig. 1. Diagrama do ciclo populacional caracterizado por uma matriz de Leslie. m_j denota a contribuição média das fêmeas na classe etária j para a próxima geração (taxa de fecundidade), e b_j denota a probabilidade de que um indivíduo sobreviva da classe etária j até a classe etária $j+1$ (taxa de sobrevivência).

O estado do sistema é uma medida de probabilidade μ de uma genealogia Ω e a interação entre as classes etárias é descrita por uma função potencial φ que atribui a cada genealogia um número que descreve a taxa de fecundidade e sobrevivência dos indivíduos que definem a genealogia. O novo sistema dinâmico é dado pelo objeto matemático (Ω, μ, φ) .

Este novo objeto matemático é o quadro no qual as noções de estabilidade e complexidade são caracterizadas.

2.1. Estabilidade

A flutuação é uma propriedade inerente do sistema e gera desvios nos parâmetros macroscópicos que descrevem o sistema a partir dos valores referentes ao estado estacionário. A estabilidade neste contexto é descrita em termos da taxa na qual estes desvios das

configurações do estado estacionário tendem a zero. Em termos mais formais (ver Demetrius *et al.* 2004) o valor médio do potencial φ , denotado por Φ , é definido por

$$\Phi = \int \varphi \, du \quad (9)$$

A média amostral, $\frac{1}{n} S_n(\varphi)$, é definida pela atribuição de uma média do valor real verdadeiro de φ até o tempo n . O desvio da média amostral em relação ao valor médio normalizado é dado por

$$P_n(\varphi) = \left| \frac{1}{n} S_n \varphi(x) - \Phi \right| \quad (10)$$

O termo $Q_n(\varepsilon)$ denota a probabilidade que a media amostral difira do valor médio por uma magnitude maior que ε . A estabilidade do sistema, denotado por \mathcal{R} , é então dada pela Eq. (1) apresentada na introdução deste capítulo

$$\mathcal{R} = \lim_{n \rightarrow \infty} \left[-\frac{1}{n} \ln Q_n \varepsilon \right]$$

O parâmetro \mathcal{R} descreve o quão rápido, em uma escala logarítmica, o valor $Q_n(\varepsilon)$ tende a zero.

2.2. Complexidade

A complexidade de um sistema é descrita pela Taxa de Entropia dinâmica do sistema no estado estacionário. Esta medida pode ser explicitamente computada a partir da cadeia de Markov associada à matriz A definida pelo estado estacionário.

A matriz de Markov é dada por

$$P = \begin{bmatrix} p_1 & p_2 & \dots & \dots & p_d \\ 1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & 1 & \ddots & \ddots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & 1 & 0 \end{bmatrix} \quad (11)$$

onde $p_j = \frac{l_j m_j}{\lambda^j}$. O parâmetro l_j , a probabilidade de um indivíduo nascido na classe etária 1 sobreviver até a classe etária j , é dado por

$$l_j = \begin{cases} 1 & \text{para } j = 1 \\ b_1 \dots b_{j-1} & \text{para } j > 1 \end{cases} \quad (12)$$

O parâmetro λ é o autovalor dominante da matriz A .

A Taxa de Entropia Evolutiva, assim, é dada por

$$H \equiv \frac{S}{T} \quad (13)$$

onde a Entropia Evolutiva S descreve em um sistema demográfico a incerteza na idade da mãe de um recém-nascido escolhido ao acaso enquanto o tempo de geração T descreve a idade média das mães no nascimento de sua prole. O parâmetro S é, desta forma, uma medida do grau de iteroparidade. Uma população semélpara é caracterizada pela condição $S = 0$ e uma população iterópara é caracterizada pela condição $S > 0$.

A Taxa de Entropia Evolutiva H descreve tanto o grau de conectância da rede quanto a multiplicidade de vias regulatórias que descrevem a interação entre os elementos da rede.

3. Material e métodos

Este estudo engloba medidas (1) da Taxa de Entropia Evolutiva H baseados na história de vida de populações de drosofilídeos recém-estabelecidas em laboratório e (2) da estabilidade local dessas populações em áreas de cerrado *sensu stricto*. Estas medidas foram obtidas para seis das oito espécies de drosofilídeos mais comuns no Cerrado: *Drosophila malerkotliana* Parshad & Paika 1964, *D. mercatorum* Patterson & Wheeler 1942, *D. nebulosa* Sturtevant 1916, *D. simulans* Sturtevant 1919, *D. sturtevanti* Duda, 1927 e *Zaprionus indianus* Gupta 1970.

3.1. Estabilidade Populacional

A estabilidade populacional pode ser medida pela magnitude dos desvios do tamanho da população em relação ao ponto de equilíbrio. Este ponto de equilíbrio é determinado principalmente pela abundância de recursos disponíveis. Em ambientes naturais, a abundância destes recursos flutua ao longo do tempo, mudando constantemente o ponto de equilíbrio. Por este motivo, o tamanho populacional de espécies com tempo de geração curto, como os drosofilídeos, flutua juntamente com a abundância de recursos. Assim, uma medida adequada de estabilidade deve incorporar não só medidas do tamanho (ou densidade) populacional mas também medidas de abundância de recursos, conforme realizado neste estudo.

A densidade populacional das seis espécies de Drosophilidae foi estimada mensalmente entre agosto de 2010 e setembro de 2011 em coletas realizadas na Reserva Ecológica do IBGE. As capturas foram realizadas com armadilhas (Medeiros & Klaczko 1999) contendo isca de banana e levedura *Sacharomyces cerevisiae*. As armadilhas foram mantidas no campo em três sítios — A: 15°56'42,2"S, 47°52'27,3"W; B: 15°56'35,9"S, 47°52'53,0"W; C: 15°56'29,5"S, 47°53'05,5"W — durante três dias, e dispostas em um desenho amostral de captura exaustiva (*exhaustive trapping design*) (Fig. 2). Os espécimes capturados foram

anestesiados com CO₂, identificados e soltos. A densidade populacional da espécie j no mês t foi então estimada e denotada $D_j(t)$.

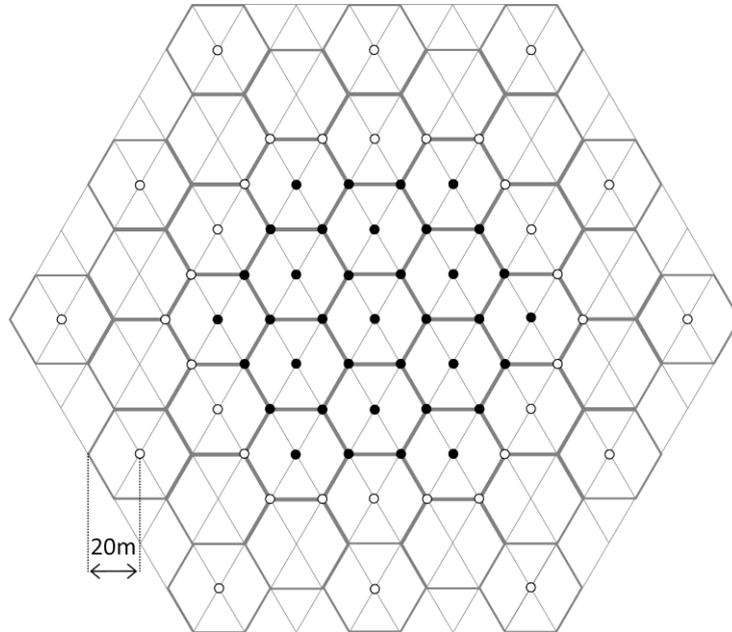


Fig. 2. Desenho amostral utilizado para medir a densidade de adultos de seis espécies de *Drosophilidae* em cada local amostrado e em cada mês. Círculos pretos representam as armadilhas utilizadas para estimar a densidade ($N = 37$), com uma área de atração total de 12.817,2 m². Círculos brancos representam as armadilhas utilizadas para minimizar o fluxo de indivíduos de fora para dentro das áreas de estudo, minimizando assim a superestimativa da densidade ($N = 36$).

A abundância de recursos alimentares disponíveis para cada espécie de drosofilídeo ao longo do tempo de estudo foi baseada em coletas mensais de frutos carnosos em decomposição. As amostragens ocorreram nos três sítios onde a densidade dos drosofilídeos foi estimada e em dois sítios adicionais da mesma unidade de conservação. Foram despendidos, em cada um desses sítios, 30 minutos por mês para o rastreamento e coleta dos frutos. A abundância de recursos disponíveis para um drosofilídeo j no mês t foi estimada por

$$A_j(t) = \sum a_{ij}(t) \quad (14)$$

onde a_{ij} denota a abundância de um recurso i disponível para uma espécie j no mês t e é calculado por

$$a_{ij}(t) = M_i(t) P_{ji}(t) \quad (15)$$

onde $M_i(t)$ representa a massa total do recurso i no mês t e $P_{ji}(t)$ representa a abundância relativa da espécie j dentre as moscas que emergiram do recurso i coletado no mês t . A medida de abundância de recursos aqui utilizada, $A_j(t)$, ignora possíveis diferenças entre os recursos quanto ao conteúdo nutricional por grama, já que dados mais precisos sobre o conteúdo nutricional não estão disponíveis.

A estabilidade populacional foi então estimada com base no desvio médio da razão entre a densidade da espécie de drosofilídeo e a abundância de recursos disponíveis para tal espécie no mês anterior. A estabilidade foi medida como

$$Est = \left(\frac{\sum_{t=1}^n \left| \ln \frac{D_j(t)}{A_j(t-1) + 1} - \left(\ln \frac{D_j(t)}{A_j(t-1) + 1} \right) \right|}{n} \right)^{-1} \quad (16)$$

onde n representa o número de meses em que foram coletados indivíduos da espécie j . Esta medida é insensível a possíveis diferenças entre as espécies de drosofilídeos quanto à capacidade de suporte dos recursos.

O uso da abundância do mês anterior como referência para o tamanho populacional de equilíbrio se deve ao intervalo de resposta na mudança da abundância de adultos em função de mudanças na abundância de recursos. Este intervalo decorre do fato de que o tamanho populacional de drosofilídeos é regulado (a) pela densidade de imaturos por meio de seu efeito sobre a mortalidade e a fecundidade dos adultos, e (b) pela densidade de adultos por meio de seu efeito na fecundidade dos adultos (Joshi *et al.* 1998, Mueller & Joshi 2000).

Conseqüentemente, o efeito de mudanças na abundância de recursos sobre o tamanho populacional será percebido somente na geração seguinte. O tempo de geração das espécies estudadas é de cerca de um mês, em média, e por isso foi estabelecido arbitrariamente este intervalo como o tempo de resposta da abundância de adultos nas análises realizadas. Assim, as coletas dos frutos ocorreram entre julho de 2010 e agosto de 2011. Outros detalhes relativos às estimativas de abundância dos recursos podem ser observados no Capítulo 2 desta tese (Seção 2.1, p. 54).

3.2. Heterogeneidade demográfica

A Taxa de Entropia Evolutiva H é um conceito matemático que proporciona uma medida da heterogeneidade demográfica de uma população. Esta taxa mede a incerteza na idade da mãe de um recém-nascido escolhido aleatoriamente. Seu cálculo se baseia completamente nas taxas de fecundidade e mortalidade idade-específicas. Estimar as taxas de fecundidade e mortalidade em populações naturais de drosofilídeos, todavia, é virtualmente impossível com as técnicas atuais. Assim, essas taxas foram estimadas através de experimentos conduzidos em laboratório. Os detalhes metodológicos da obtenção destes dados são apresentados no Capítulo 2 desta tese (Seção 2.2, p. 56).

A taxa H para dados discretos de fecundidade e sobrevivência é computada pela equação

$$H \equiv \frac{S}{T} = - \frac{\sum_{j=1}^n p_j \ln p_j}{\sum_{j=1}^n j \ln p_j} \quad (17)$$

onde n representa o número de classes etárias. O termo p_j denota a probabilidade de que a mãe de um recém-nascido selecionado ao acaso pertença à classe etária j e é dado por

$$p_j = \exp(-rj) V_j \quad (18)$$

onde r é a taxa de crescimento populacional intrínseco e V_j descreve a curva reprodutiva líquida.

A função V_j é determinada com base na sobrevivência l_j — a probabilidade de que um indivíduo nascido na classe etária 1 sobreviva até a classe etária j — e na fecundidade m_j — o número médio de descendentes produzidos por um indivíduo da classe etária j . A função V_j é dada por

$$V_j = l_j m_j \quad (19)$$

A taxa de crescimento populacional intrínseco r é calculada por

$$r = \frac{\ln \sum_{j=1}^n V_j}{T} \quad (20)$$

A hipótese de que a heterogeneidade demográfica — medida pela Taxa de Entropia Evolutiva H — e a estabilidade populacional — medida como o parâmetro Est — estão positivamente correlacionadas (o Teorema da Flutuação-Estabilidade) foi testada através da análise de correlação de Pearson (*post-hoc*: teste t de Student) com o auxílio do programa GENES 2009.7.0 (Cruz 2006).

4. Resultados

A abundância de recursos explorados como sítios de criação pelos drosofilídeos estudados oscilou amplamente ao longo do período analisado (Tabela 1). Para todos os drosofilídeos houve coletas em que nenhum recurso por elas explorado como sítio de criação foi detectado, em especial na estação seca. Por outro lado, as coletas durante a estação chuvosa propiciaram comparativamente grande quantidade de recursos, atingindo totais de até

772g·mês⁻¹ com esforços amostrais de duas horas e meia de busca e amostragem e dois coletores. Isto sugere que a densidade populacional de equilíbrio das espécies de drosofilídeos também variou amplamente. Consequentemente, era esperado que a densidade das populações de drosofilídeos também tivesse variado amplamente, o que de fato foi observado.

A relação entre a abundância de recursos e o tamanho populacional também variou amplamente ao longo do estudo. Isto significa que, ao longo do tempo, ocorreram amplos desvios da densidade de indivíduos por massa de recurso em relação ao equilíbrio. Isto demonstra graus de estabilidade distintos entre as espécies de drosofilídeos e sugere a ocorrência de distintas taxas de decaimento da flutuação em direção ao ponto de equilíbrio da densidade de indivíduos por grama de recurso. O Teorema da Flutuação-Estabilidade (Demetrius *et al.* 2004) afirma que esta taxa de decaimento é positivamente correlacionada com a heterogeneidade demográfica. Isto resulta na previsão de que a heterogeneidade demográfica é positivamente correlacionada à estabilidade, conforme suportado para as populações de drosofilídeos aqui estudadas (Fig. 3).

Tabela 1. Parâmetros demográficos mensurados em laboratório (24 ± 1.0°C; fotoperíodo 12h/12h) e disponibilidade de recursos e densidade populacional mensurados em áreas naturais de Cerrado para seis espécies de Drosophilidae.

Espécie	H	Abundância de Recursos (g/mês)*			Densidade de adultos (ind./ha·mês)		
		média	min	max	média	min	max
<i>D. malerkotliana</i>	0,070	26,54	0,00	363,61	8,60	<0,26	51,23
<i>D. mercatorum</i>	0,079	0,63	0,00	6,44	18,16	0,52	57,74
<i>D. nebulosa</i>	0,067	72,35	0,00	771,64	76,84	0,26	381,73
<i>D. simulans</i>	0,089	25,06	0,00	123,60	76,67	8,84	297,26
<i>D. sturtevanti</i>	0,073	2,84	0,00	29,53	72,99	0,26	507,43
<i>Z. indianus</i>	0,064	41,89	0,00	366,09	122,77	1,84	649,65

H - Taxa de Entropia Evolutiva; *esforço amostral de duas horas e trinta minutos de busca e amostragem com dois coletores por mês.

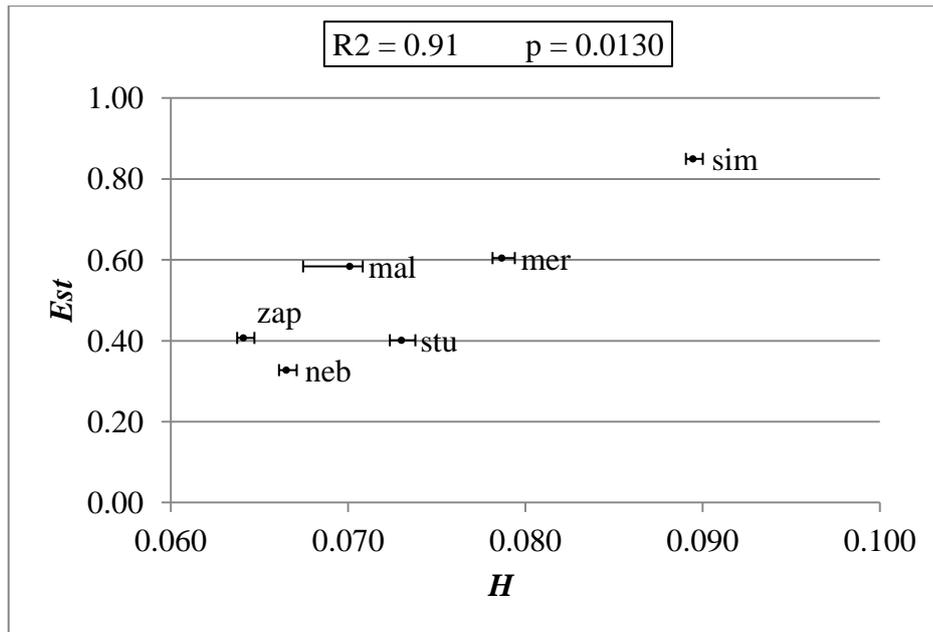


Fig. 3. Relação entre a heterogeneidade demográfica, tal como medida através da Taxa de Entropia Evolutiva H , e a estabilidade Est para seis espécies de Drosophilidae em áreas naturais do Cerrado. mal - *Drosophila malerkotliana*, neb - *D. nebulosa*, sim - *D. simulans*, stu - *D. sturtevantii*, zap - *Zaprionus indianus*.

5. Discussão

A reciprocidade da interação organismo-ambiente e a heterogeneidade dos indivíduos e dos regimes de recursos implicam que a flutuação em torno de um ponto de equilíbrio é uma característica intrínseca de todas as populações naturais. A capacidade de uma população para recuperar sua trajetória estável após perturbações determina sua persistência (Ferrière & Fox 1995, Mueller & Joshi 2000). Assim, as propriedades estruturais ou macroscópicas de uma população que permitem prever a estabilidade da população em face a perturbações são de extrema relevância para estudos de Biologia Evolutiva e Biologia da Conservação.

O Teorema da Flutuação-Estabilidade (Demetrius *et al.* 2004) postula que a heterogeneidade demográfica — inferida pela Taxa de Entropia Evolutiva — é capaz de prever a estabilidade populacional. Este modelo descreve analiticamente uma relação positiva entre a Taxa de Entropia Evolutiva e a estabilidade. O estudo empírico com drosofilídeos aqui

descrito fornece um suporte quantitativo a estas previsões sobre a causa proximal da estabilidade.

A validade do Teorema da Flutuação-Estabilidade permite estabelecer este teorema como um modelo quantitativo para as ideias dos ecólogos interessados no debate estabilidade-complexidade. Os resultados aqui obtidos sugerem que este teorema é capaz de descrever matematicamente as observações qualitativas que têm sido realizadas em redes demográficas (Mueller & Joshi 2000) e também em redes tróficas (McNaughton 1977, Tilman & Downing 1994, Tilman 1996, McGrady-Steed & Morin 2000).

Ecólogos envolvidos no debate estabilidade-complexidade têm sugerido que as interações individuais entre os elementos (espécies ou indivíduos) de uma rede são enfraquecidas à medida que o número de vias de interação aumenta. Em redes demográficas, o aumento do número de interações (*feedback loops*) leva ainda a uma auto-regulação mais contínua do tamanho populacional (Mueller & Joshi 2000). Em redes de interações tróficas a diminuição da intensidade das interações individuais limita o fluxo de energia em uma interação consumidor-recurso e, por isso, inibe o consumo excessivo que desestabiliza a dinâmica das cadeias alimentares. Este mecanismo, conhecido como o efeito da interação fraca (*weak-interaction effect*), enfraquece particularmente os efeitos do consumo de um recurso quando este está em baixas densidades (McCann 2000). Adicionalmente, a heterogeneidade nas vias de interação de cadeias alimentares aumenta a capacidade do ecossistema em mitigar os efeitos das perturbações quando tais vias são redundantes, um mecanismo subjacente à hipótese de segurança (*insurance hypothesis*) (Naeem 1998).

A seguir, o Teorema da Flutuação-Estabilidade será evocado para fornecer novas perspectivas sobre (a) a conservação biológica (Seção 5.1) e (b) a evolução da estabilidade populacional (Seção 5.2).

5.1. O Teorema da Flutuação-Estabilidade e a Biologia da Conservação

Estabilidade no contexto do Teorema da Flutuação-Estabilidade é uma função da resiliência do sistema, a taxa de decaimento nas flutuações das variáveis macroscópicas em direção ao seu estado estacionário. A relevância da resiliência para a Biologia da Conservação se baseia no fato de que este é um dos principais determinantes da persistência das populações. Newbery *et al.* (2011), *p. ex.*, demonstraram que a estabilidade populacional das árvores mais comuns em uma floresta submetida a secas moderadamente fortes foi principalmente determinada pela resiliência em suas taxas de crescimento. Similarmente, foi demonstrado que a resiliência é um fator determinante da estabilidade a longo prazo de populações de peixes em uma bacia hidrográfica sujeita aos efeitos da extração de madeira (Martin-Smith *et al.* 1999).

Neste capítulo foi demonstrado que a resiliência de uma população pode ser prevista pela sua heterogeneidade demográfica, tal como medida pela Taxa de Entropia Evolutiva da população. Esta relação permite prever como perturbações no regime de recursos irão alterar a estabilidade de uma população e a sua persistência, já que esta é positivamente correlacionada à estabilidade (Ferrière & Fox 1995, Mueller & Joshi 2000). Além disso, a persistência de uma população pode ser aumentada através do monitoramento e manipulação de sua demografia e/ou do regime de recursos a que ela está submetida.

A relação entre a estabilidade e a Taxa de Entropia Evolutiva também é útil para prever o sucesso de invasão de uma espécie introduzida em potencial quando é conhecido o regime de recursos do ambiente receptor. A estabilidade de uma população afeta sua capacidade de se apropriar dos recursos e, portanto, sua capacidade competitiva. O raciocínio subjacente a essa ideia é que a capacidade de uma população manter seu tamanho constante (oriundo da alta estabilidade demográfica) confere vantagem seletiva quando a abundância de recursos é constante. Isto ocorre porque a flutuação no tamanho populacional leva à competição —

quando a densidade está acima do ponto de equilíbrio — ou subexploração dos recursos — quando a densidade está abaixo do ponto de equilíbrio. Argumentos similares indicam que uma maior capacidade de alterar o tamanho populacional (associado a uma baixa estabilidade demográfica) confere vantagem seletiva em ambientes onde a abundância de recursos flutua. Assim, a mensuração das taxas de Entropia Evolutiva de espécies nativas e potenciais migrantes pode ser usada como uma ferramenta operacional para identificar a capacidade competitiva de espécies introduzidas em potencial e, portanto, a probabilidade de invasão. Mais precisamente, uma espécie introduzida se tornará invasora quando (1) ela apresenta maior estabilidade demográfica que as espécies nativas e a abundância de recursos é aproximadamente constante, ou (2) ela tem apresenta menor estabilidade demográfica que as espécies nativas e a abundância de recursos flutua significativamente. Essa abordagem pode ser implementada, *p. ex.*, na criação de listas negras (potencialmente danosas) e brancas (potencialmente inócuas) de espécies.

5.2. A evolução da estabilidade

O Teorema da Flutuação-Estabilidade fornece, além de uma causa proximal da estabilidade, subsídios para a elucidação da causa evolutiva da estabilidade de redes demográficas ou tróficas. A integração do Teorema da Flutuação-Estabilidade com o Princípio da Seleção Entrópica (ver Seção 1) implica em certas correlações entre o grau de estabilidade de uma rede biológica e o regime de recursos que modula sua história evolutiva

- (I) Quando a diversidade de recursos varia amplamente e sua abundância é aproximadamente constante ao longo do tempo, a diminuição da estabilidade das populações é favorecida;

- (II) Quando a diversidade de recursos é aproximadamente constante e sua abundância varia amplamente ao longo do tempo, o aumento da estabilidade das populações é favorecido.

Estas previsões são avaliadas a seguir com base em dados de populações de laboratório de *Lucilia cuprina* descritos em Nicholson (1957a, 1957b) e em dados de populações naturais de lobélias descritos em Young (1990).

Lucilia cuprina

A relação entre o regime de recursos e estabilidade das populações da varejeira das ovelhas, *Lucilia cuprina*, foi descrita por Nicholson (1957a, 1957b). Em seus experimentos, Nicholson criou duas populações para as quais havia um fornecimento contínuo de alimentos (controle) e outras oito que foram submetidos a uma variação sistemática do regime de recursos alimentares por dois anos. Nas populações controle, o número de adultos apresentou flutuações cíclicas a cada 40 dias, indicando uma base genética para tais flutuações. Em populações para as quais o fornecimento de alimento ocorria a cada 20 dias, o número de adultos oscilou com a periodicidade esperada (40 dias) durante os 400 a 500 dias iniciais. Após esse período, no entanto, houve uma mudança súbita e dramática na periodicidade destas flutuações, cujo ciclo passou a apresentar cerca de 20 dias. No outro extremo, as populações submetidas a ciclos de fornecimento de alimento de 80 dias flutuaram com a periodicidade de 40 dias nos 300 dias iniciais. Após tal período, o ciclo na abundância de adultos colapsou de modo que um pico principal e vários picos secundários no número de adultos ocorriam a cada 80 dias. Essas mudanças na periodicidade do ciclo no tamanho populacional, com retardo em muitas gerações na resposta, revelam que a evolução da

estabilidade tem uma base genética e depende de regime de flutuação da abundância de recursos.

Lobelia

O estudo de Young (1990) fornece evidências para elucidar a relação entre a estabilidade e o regime de recursos de duas espécies de planta. Este estudo inclui informações sobre a complexidade demográfica, o que permite uma comparação direta com as regras analíticas fornecidas pelo Princípio da Seleção Entrópica. Este estudo analisa a divergência demográfica das estratégias de *Lobelia telekii* e espécie evolutivamente relacionada *L. keniensis* no Monte Quênia. A espécie semélpara *L. telekii* habita encostas rochosas secas, um hábitat mais flutuante em comparação com os vales úmidos de altitudes mais baixas, onde a espécie iterópara *L. keniensis* é mais comum. Foi observado que *L. telekii* tem uma fecundidade mais variável e, portanto, uma estabilidade mais baixa do que *L. keniensis*. Young também avaliou a demografia de três populações da espécie iterópara. *Lobelia keniensis* pode tanto se reproduzir uma única vez, com uma elevada fecundidade, e morrer ou reproduzir ao longo de vários anos, com baixa fecundidade. Ele propôs um modelo para prever em quais condições demográficas (taxa de sobrevivência) uma mudança para a maior fecundidade associada à semelparidade era favorecida pela seleção em detrimento da fecundidade mais baixa associada à iteroparidade. Foi verificado que, para uma das três populações estudadas, a taxa de sobrevivência que a caracteriza favorece a evolução da semelparidade. Esta população habitava as encostas secas, o hábitat com maior flutuação em condições. Da mesma forma, outra população que ocorria em áreas secas encontrava-se próxima ao "domínio semélparo" no modelo, embora não tenha diferido estatisticamente da população que ocupava o hábitat úmido. Estas observações corroboram qualitativamente as

previsões sobre a relação entre estabilidade e regime de recursos derivados da integração do Teorema de Flutuação-Estabilidade ao Princípio da Seleção Entrópica.

A relação entre a estabilidade e as condições de recursos aqui evidenciada por meio de dados empíricos, todavia, pode nem sempre ser válida. O Princípio da Seleção Entrópica pressupõe que o Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico são assinaturas do regime de recursos na demografia da população. Esta correspondência tem sido corroborada por alguns estudos qualitativos (Ziehe & Demetrius 2005, Demetrius & Legendre 2013) e quantitativos (ver Capítulo 2, Seção 3, p. 60). Tal correspondência implica que a demografia da população é regulada *bottom-up* (regulada por elementos de nível inferior na cadeia alimentar, ou seja, recursos) — conforme tem sido observado para drosofilídeos (Tidon 2006). No entanto, tem sido observado que muitas populações são reguladas *top-down* (reguladas por elementos de níveis superiores na cadeia alimentar, tais como predação e doenças) (ver Begon *et al.* 2006). Nestes casos, as previsões sobre a evolução da estabilidade devem ser reinterpretadas como uma função dos fatores que regulam a demografia. Portanto, a evolução da estabilidade pode em alguns casos estar relacionada à dinâmica de interação entre as populações e seus parasitas e predadores.

6. Conclusão

O Teorema da Flutuação-Estabilidade representa uma elaboração quantitativa do debate complexidade-estabilidade. Ele sugere, em acordo com a maioria das observações empíricas, uma relação positiva entre a complexidade e a estabilidade que caracterizam redes tróficas e demográficas. Em contraposição aos modelos prévios, baseados em sistemas em equilíbrio, este teorema utiliza-se de medidas de complexidade e estabilidade que descrevem sistemas de não equilíbrio (ou equilíbrio dinâmico), uma característica intrínseca de sistemas biológicos.

Os dados empíricos quantitativos apresentados neste capítulo, baseados em populações de drosofilídeos, corroboram este novo modelo analítico.

A validação do Teorema da Flutuação-Estabilidade tem implicações para a conservação dos sistemas biológicos. A relação positiva entre a estabilidade e a persistência das populações a longo prazo implica que a complexidade, tal como medida pela heterogeneidade demográfica (uma medida do grau de iteroparidade da população), é um preditor quantitativo da persistência das populações. Consequentemente, o monitoramento e manipulação da heterogeneidade demográfica constitui uma ferramenta para a manutenção da diversidade. Adicionalmente, a heterogeneidade demográfica configura-se como um preditor do sucesso de invasão de uma espécie introduzida. Esta propriedade resulta de evidências de que a estabilidade da população determina sua capacidade em se apropriar de recursos e, portanto, sua capacidade competitiva.

Finalmente, o Teorema da Flutuação-Estabilidade fornece subsídios para o entendimento da evolução da estabilidade de redes demográficas ou tróficas. Este argumento se baseia em um princípio adicional, o Princípio da Seleção Entrópica, o qual prevê a evolução da complexidade de um sistema biológico como resposta ao regime de recursos no sistema. Quando integrado a este princípio, o Teorema da Flutuação-Estabilidade implica nas seguintes tendências na evolução de estabilidade

- (I) Quando a diversidade de recursos varia amplamente e sua abundância é aproximadamente constante ao longo do tempo, a diminuição da estabilidade dos sistemas é favorecida;
- (II) Quando a diversidade de recursos é aproximadamente constante e sua abundância varia amplamente ao longo do tempo, o aumento da estabilidade dos sistemas é favorecido.

Estudos prévios com populações de lobelias e *Lucilia cuprina* aqui apresentados fornecem evidências empíricas da validade destas previsões. Assim, o Teorema da Flutuação-Estabilidade fornece um embasamento conceitual e analítico para a elucidação da causa proximal (ecológica) e evolutiva da estabilidade.

7. Referências

- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 2006. Ecology. From individuals to ecosystems. 4th ed. Blackwell Publishing, Malden.
- Bertalanffy, L. Von. 1950. The theory of open systems in physics and biology. *Science* 111: 23-29.
- Coale, A.J. 1972. The growth and structure of human populations: a mathematical investigation. Princeton University Press, Princeton.
- Cruz, C.D. 2006. Programa Genes: Biometria. Editora UFV, Viçosa.
- Demetrius, L. 1978. Adaptive value, entropy and survivorship curves. *Nature* 275: 213-214.
- Demetrius, L. 1983. Statistical mechanics and population biology. *J. Statist. Phys.* 30: 709-753.
- Demetrius, L. 1997. Directionality principles in thermodynamics and evolution. *PNAS* 94: 3491-3498.
- Demetrius, L., Gundlach, M. & Ochs, G. 2004. Complexity and demographic stability in population models. *Theor. Popul. Biol.* 65: 211-225.
- Demetrius, L. & Legendre, S. 2013. Evolutionary entropy predicts the outcome of selection: competition for resources that vary in abundance and diversity. *Theor. Popul. Biol.* 83: 39-54.
- Demetrius, L. & Manke, T. 2005. Robustness and network evolution – An entropic principle. *Physica A* 346: 682-696.

- Demetrius, L. & Ziehe, M. 2007. Darwinian fitness. *Theor. Popul. Biol.* 72: 323-345.
- Elton, C. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- Ferrière, R. & Fox, G.A. 1995. Chaos and evolution. *TREE* 10: 480-485.
- Gardner, M.R. & Ashby, W.R. 1970. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems - critical values for stability. *Nature* 228: 784.
- Hurd, L.E., Mellinger M.V., Wolf, L.L. & McNaughton, S.J. 1971. Stability and diversity at three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science* 173: 1134-1136.
- Huxel, G.R. & McCann, K. 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *Am. Nat.* 152: 460-469.
- Joshi, A., Wu, W-P. & Mueller, L.D. 1998. Density-dependent natural selection in *Drosophila*: Adaptation to adult crowding. *Evol. Ecol.* 12: 363-376.
- Keyfitz, N. 1972. Population waves. *In*: TNE Greville (ed.). *Population dynamics*. Academic Press, New York, pp. 1-39.
- Kokkoris, G.D., Troumbis, A.Y. & Lawton, J.H. 1999. Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecol. Lett.* 2: 70-74.
- Lewontin, R.C. 1969. The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 13-24.
- Lewontin, R.C. 1982. Organisms and environment. *In*: EC Plotkin (ed.). *Learning, development and culture*. Wiley, New York, pp. 151-170.
- Lewontin, R.C. 1983. Gene, organism and environment. *In*: DS Bendall (ed.). *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 273-285.
- Manke, T., Demetrius, L. & Vingron, M. 2006. An entropic characterization of protein interaction networks and cellular robustness. *J. R. Soc. Interface* 3: 843-850.
- Martin-Smith, K.M., Laird, L.M., Bullough, L. & Lewis, M.G. 1999. Mechanisms of maintenance of tropical freshwater fish communities in the face of disturbance. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 354: 1803-1810.

- May, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton
- McCann, K.S. 2000 The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233
- McCann, K. & Hastings, A. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 1249-1254.
- McGrady-Steed, J. & Morin, P.J. 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology* 81: 361-373.
- McNaughton, S.J. 1977. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *Am. Nat.* 111: 515-525.
- Medeiros, H.F. & Klaczko, L.B. 1999. A weakly biased *Drosophila* trap. *DIS* 82: 100-102.
- Mueller, L.D. & Joshi, A. 2000. *Stability in model populations*. Princeton University Press, Princeton.
- Mueller, L.D., Joshi, A. & Borash, D.J. 2000. Does population stability evolve? *Ecology* 81: 1273-1285.
- Naeem, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conserv. Biol.* 12: 39-45.
- Newbery, D.M., Lingenfelder, M., Poltz, K.F., Ong, R.C. & Ridsdale, C.E. 2011. Growth responses of understorey trees to drought perturbation in tropical rainforest in Borneo. *Forest Ecol. Manag.* 262: 2095-2107.
- Nicholson, A.J. 1954a. Compensatory reactions of populations to stresses, and their evolutionary significance. *Aust. J. Zool.* 2: 1-8.
- Nicholson, A.J. 1954b. An outline of the dynamics of animal populations. *Aust. J. Zool.* 2: 9-65.
- Pimm, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- Pimm, S.L. & Lawton, J.H. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268: 329-331.

- Pimm, S.L. 1980. Food web design and the effect of species deletion. *Oikos* 35: 139-149.
- Post, D.M., Connors, E. & Goldberg, D.S. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology* 81: 8-14.
- Spencer, H. 1864. *The principles of biology*. Oxford University Press, London.
- Tidon, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biol. J. Linn. Soc.* 87: 233-247.
- Tilman, D. & Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350-363.
- Young, T.P. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evol. Ecol.* 4: 157-171.
- Ziehe, M. & Demetrius, L. 2005. Directionality theory: an empirical study of an entropic principle in life-history evolution. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 272: 1185-1194.

CAPÍTULO IV:

Preditores demográficos do sucesso de invasão de drosofilídeos no Cerrado

1. Introdução

A invasão dos habitats por espécies não-nativas é um fenômeno global que tem alterado drasticamente o mundo natural, com consequências para os sistemas ecológicos, econômicos e sociais (Vitousek *et al.* 1997, Williamson 1999, Pimentel *et al.* 2000, Gurevitch *et al.* 2011). O crescente reconhecimento dos impactos dos invasores tem estimulado a intensificação dos estudos sobre o tema (Baker 1965, Williamson 1996, 1999, Kolar & Lodge 2001, Facon *et al.* 2006). Dezenas de hipóteses têm sido propostas para explicar o(s) mecanismo(s) subjacentes ao sucesso de invasão em função das características das espécies (*invasiveness*) e/ou das características do ambiente (*invasibility*) (Williamson 1996, 1999, Kolar & Lodge 2001, Sakai *et al.* 2001, Inderjit *et al.* 2005, Catford *et al.* 2009) (ver tabela 1 do Capítulo 1, p. 7). Os avanços proporcionados por estes estudos indicam que os processos fundamentais associados ao sucesso de invasão de espécies exóticas são essencialmente os mesmos que determinam o sucesso de colonização das espécies nativas e permitem a sucessiva regeneração de suas populações (Davis *et al.* 2000, Melbourne *et al.* 2007, Gurevitch *et al.* 2011).

Uma característica comum das hipóteses centradas nas propriedades nos organismos é o papel central da demografia. Isto deriva do fato de que as interações entre os organismos e as condições bióticas e abióticas agem sobre o sucesso de uma população através de mudanças em suas taxas de sobrevivência e reprodução (Gurevitch *et al.* 2011). A disponibilidade de recursos no ambiente, por outro lado, é um fator central na determinação da susceptibilidade deste ambiente à colonização por espécies exóticas (Huenneke *et al.* 1990, Milchunas & Lauenroth 1995, Davis & Pelsor 2001). Isso ocorre porque a intensidade da competição é inversamente proporcional à quantidade de recursos não utilizados (Davis *et al.* 2000, Melbourne *et al.* 2007, Gurevitch *et al.* 2011). A maioria das hipóteses destinadas a explicar o sucesso de colonização, porém, ignora a reciprocidade entre os organismos e o ambiente e,

por isso, tem limitado poder preditivo (Shea & Chesson 2002, Facon *et al.* 2006, Williamson 1996).

O Princípio da Seleção Entrópica tem sido proposto para prever o sucesso competitivo das populações com base na interação entre características das populações e dos ambientes (Demetrius 1997, Kolwald & Demetrius 2005, Demetrius & Gundlach 2000, Demetrius & Legendre 2013). Ele sugere que o sucesso de uma população depende da extensão em que a heterogeneidade ambiental e a heterogeneidade demográfica estão correlacionadas. Tal princípio propõe que o resultado da competição entre duas populações, sejam elas nativas ou exóticas, é descrito como

$$s = - \left(\Phi - \frac{\gamma}{M} \right) \Delta H \quad \text{Eq. (1)}$$

onde $\Delta H = H' - H$, denota a diferença entre a Taxa de Entropia das duas populações. Os parâmetros γ e Φ denotam o Índice Demográfico e o Potencial Reprodutivo, respectivamente, enquanto M denota o número de indivíduos somadas as duas populações.

A Taxa de Entropia Evolutiva estima o grau de iteroparidade da população e é positivamente relacionada com sua estabilidade demográfica (Demetrius *et al.* 2004, ver também o Capítulo 3 desta tese). A estabilidade demográfica é potencialmente um componente crítico do valor adaptativo uma vez que determina a capacidade de uma população em variar em tamanho e, conseqüentemente, em se apropriar dos recursos. Quando a abundância de recursos é constante, a capacidade da população manter um tamanho constante possivelmente confere uma vantagem seletiva. Isso ocorre porque a flutuação no tamanho populacional induz à competição entre os indivíduos (densidade acima do ponto de equilíbrio) ou à subexploração dos recursos (densidade abaixo do ponto de equilíbrio). Argumentos similares implicam que uma alta capacidade da população em ajustar seu

tamanho (baixa estabilidade) confere vantagem seletiva em ambientes onde os recursos flutuam em abundância.

O Índice Demográfico mede a sensibilidade da variância demográfica a mudanças nas taxas de sobrevivência e fecundidade da população e é positivamente correlacionado à magnitude de variação na diversidade de recursos. Este parâmetro modula os efeitos do Potencial Reprodutivo sobre a habilidade competitiva de uma população. A influência do Índice Demográfico sobre a habilidade competitiva é frequentemente reduzida, pois ela é afetada pelo tamanho das populações.

O Potencial Reprodutivo mede a sensibilidade da taxa de crescimento populacional a mudanças nas taxas de sobrevivência e fecundidade e é positivamente correlacionado à magnitude de variação na abundância dos recursos (Demetrius & Legendre 2013). Este parâmetro infere a capacidade de uma população aumentar ou diminuir em tamanho em resposta ao regime ambiental ao qual está submetida. Assim, este modelo incorpora tanto a capacidade da população em se apropriar dos recursos quanto em transformá-los em prole.

A correspondência entre o regime de recursos e os parâmetros Índice Demográfico e Potencial Reprodutivo permite incorporar a relevância do ambiente à caracterização quantitativa da vantagem seletiva (Eq. 1). Quando incorporadas à Eq. (1), estas correlações têm as seguintes implicações no sucesso de colonização das espécies

- (I) quando os recursos variam substancialmente em diversidade e são aproximadamente constantes em abundância ao longo do tempo, populações com maior Taxa de Entropia serão mais abundantes;
- (II) quando os recursos são aproximadamente constantes em diversidade e sujeitos a grandes variações na abundância ao longo do tempo, populações com menor Taxa de Entropia serão mais abundantes.

A interação entre as populações e os ambientes determina também o sucesso de colonização em sistemas não estruturados por competição. Nestes sistemas, entretanto, a capacidade de se apropriar dos recursos se torna secundária e o tamanho da população dependerá primariamente da capacidade da população transformar os recursos em prole. Neste capítulo é proposto que, em sistemas não estruturados por competição, a abundância das espécies é regulada pela sensibilidade da taxa de crescimento populacional a alterações na fecundidade e sobrevivência. Populações com taxas de crescimento mais sensíveis terão um aumento acelerado no tamanho populacional após aumentos na disponibilidade de recursos. Por outro lado, o tamanho destas populações reduzirá rapidamente após reduções na abundância de recursos. Com base neste raciocínio e no fato de que a sensibilidade da taxa de crescimento populacional pode ser estimada pelo Potencial Reprodutivo, este capítulo propõe uma nova hipótese para prever o sucesso de colonização em sistemas não estruturados por competição. A Hipótese da Sensibilidade Demográfica sugere que

- (A) em ambientes onde as condições favoráveis de recurso prevalecem no tempo, as populações com maior Potencial Reprodutivo serão, em média, mais abundantes devido à maior capacidade de utilizar os recursos disponíveis;
- (B) em ambientes onde as condições restritivas de recurso prevalecem no tempo, as populações com menor Potencial Reprodutivo serão, em média, mais abundantes devido à maior capacidade de resistir às condições desfavoráveis.

O objetivo deste capítulo é testar a validade do Princípio da Seleção Entrópica e da Hipótese da Sensibilidade Demográfica como modelos preditivos do sucesso de colonização de drosofilídeos no Cerrado, em termos da abundância das populações, uma vez que o papel da competição na estruturação de assembleias de drosofilídeos é ainda controverso.

2. Material e métodos

Este estudo foi realizado com base em populações naturais de drosofilídeos que habitam a fitofisionomia predominante do Cerrado, o cerrado *sensu stricto*. Esta fitofisionomia é uma formação savânica na qual árvores e arbustos determinam uma cobertura entre 30 e 40% das áreas e há ampla ocorrência de gramíneas (Eiten 1984). Foram avaliadas seis das oito espécies de drosofilídeos mais comuns neste bioma: as nativas *Drosophila mercatorum* Patterson & Wheeler 1942, *D. nebulosa* Sturtevant 1916 e *D. sturtevanti* Duda 1927; e as exóticas *D. malerkotliana* Parshad & Paika 1964, *D. simulans* Sturtevant 1919 e *Zaprionus indianus* Gupta 1970. O sucesso de colonização dos drosofilídeos foi estimado com base na abundância relativa média de cada espécie, a partir de coletas mensais de adultos entre Agosto de 2010 e Setembro de 2011. As metodologias empregadas para a coleta e estimativa das densidades são detalhadas no Capítulo 3 (Seção 3.1, p. 92).

O componente “amplitude de distribuição geográfica”, que também define a noção de sucesso de colonização (Collauti & MacIsaac 2004), não foi incorporado nas análises pois as metodologias aqui empregadas estudam este processo localmente. Além disso, os fatores que determinam o sucesso de invasão atuam no nível de população e não no de espécie (Collauti & MacIsaac 2004) e justificam uma abordagem local.

A disponibilidade de recursos em cinco áreas de cerrado *sensu stricto* na Reserva Ecológica do IBGE foi estimada mensalmente entre Julho de 2010 e Junho de 2011 a partir de um esforço de dois coletores de frutos durante duas horas e meia por mês. Tais medidas permitiram caracterizar o regime de recursos ao qual os drosofilídeos do Cerrado estão submetidos e, assim, estabelecer as previsões para este sistema com base no Princípio da Seleção Entrópica e na Hipótese da Sensibilidade Demográfica. A caracterização da magnitude de variação da abundância de recursos foi baseada no coeficiente de variação

(média/desvio padrão) das medidas mensais de abundância. Condição desfavorável de recursos, para uma dada coleta, foi arbitrariamente definida como ausência de recursos coletados. A metodologia de amostragem dos recursos e de determinação da abundância de recursos disponível para cada espécie de drosofilídeo é descrita detalhadamente no Capítulo 2 (Seção 2.1, p. 54).

Os parâmetros envolvidos nas previsões do Princípio da Seleção Entrópica e da Hipótese da Sensibilidade Demográfica foram estimados com base em populações recém-estabelecidas em laboratório. Tais populações foram fundadas a partir de espécimes coletados (linhagem massal) nos mesmos sítios onde a densidade das espécies e a variação na abundância de recursos foram estimadas. Os procedimentos envolvidos na mensuração das taxas de fecundidade e sobrevivência idade-específicas, nas quais se baseiam os parâmetros Taxa de Entropia Evolutiva e Potencial Reprodutivo, são descritos no Capítulo 2 desta tese (Seção 2.2, p.56). Estes dois parâmetros descrevem propriedades da função reprodutiva líquida V_j , a qual descreve a contribuição idade-específica das fêmeas, em termos de prole, para a próxima geração

$$V_j = l_j m_j \quad \text{Eq. (2)}$$

onde l_j representa a sobrevivência — a probabilidade de que um indivíduo nascido com a idade zero sobreviva até a idade j — e m_j é a fecundidade — o número médio de descendentes produzidos por um indivíduo na idade j .

A Taxa de Entropia Evolutiva H é computada como a razão entre a Entropia Evolutiva S e o tempo de geração T . O parâmetro S mede a incerteza na idade da mãe de um recém-nascido escolhido ao acaso. O parâmetro T especifica a idade média das mães no momento do nascimento de seus filhos. Assim, Taxa de Entropia H é

$$H \equiv \frac{S}{T} = -\frac{\sum_{j=1}^n p_j \ln p_j}{\sum_{j=1}^n j \ln p_j} \quad \text{Eq. (3)}$$

onde n representa o número de classes etárias. O termo p_j denota a probabilidade de que a mãe de um recém-nascido selecionado ao acaso pertença à classe etária j e é dado por

$$p_j = \exp(-rj) V_j \quad \text{Eq. (4)}$$

A taxa de crescimento populacional intrínseco r é calculada por

$$r = \frac{\ln \sum_{j=1}^n V_j}{T} \quad \text{Eq. (5)}$$

O Potencial Reprodutivo Φ mede a sensibilidade da taxa de crescimento populacional r a perturbações nas taxas de fecundidade e sobrevivência. Estas perturbações induzem a mudanças na função reprodutiva líquida V_j dando origem a função $V_j^{1+\delta}$. O parâmetro Φ é computado através da derivativa direcional de r , com $r(\delta)$ avaliado sob $\delta = 0$

$$\left. \frac{dr}{d\delta} \right|_{\delta} = 0 \quad \text{Eq. (6)}$$

Quando $r(\delta)$ é a taxa de crescimento associado à função V_j , a Eq. (6) se torna

$$\Phi = \frac{1}{T} \sum_{j=1}^n p_j \ln V_j \quad \text{Eq. (7)}$$

A relação dos parâmetros Taxa de Entropia Evolutiva e Potencial Reprodutivo com o sucesso de colonização das populações aqui estudadas, tal como medido pela abundância relativa média das espécies nas assembleias ao longo do tempo, foi testada através de análises de regressão com o auxílio do programa GENES 2009.7.0 (Cruz 2006).

3. Resultados

Dentre os drosofilídeos estudados, a exótica *D. simulans* foi aquela que apresentou o maior sucesso de colonização, seguida pela nativa *D. nebulosa* e pela exótica *Z. indianus*. A exótica *D. malerkotliana* foi aquela com o menor sucesso de colonização (Tabela 1).

Tabela 1. Parâmetros demográficos, variação na abundância de recursos e abundância relativa de seis espécies de drosofilídeos do Cerrado.

Espécie	Parâm. Demográf.		Abundância relativa			Ab. Rec.
	Φ	H	Mín.	Máx.	Média	$CV_{Aj(t)}$
<i>D. malerkotliana</i> , ^{*A}	0,080	0,070	0,000	0,059	0,009	3,656
<i>D. mercatorum</i>	0,068	0,079	0,003	0,137	0,055	2,740
<i>D. nebulosa</i>	0,057	0,067	0,003	0,418	0,148	2,809
<i>D. simulans</i> ^{*B}	0,115	0,089	0,005	0,763	0,294	1,594
<i>D. sturtevanti</i>	0,067	0,073	0,003	0,369	0,105	2,873
<i>Z. indianus</i> ^{*C}	0,059	0,064	0,006	0,498	0,142	2,559
Outras	-	-	0,055	0,724	0,225	-

Φ - Potencial Reprodutivo, H - Taxa de Entropia Evolutiva, $CV_{Aj(t)}$ - coeficiente de variação da abundância de recursos (Ab.Rec.). * espécie exótica. Primeiro registro no Brasil: A - 1977 (Sene & Val 1977); B - 1920 (Sturtevant 1921); C - 1997 (Vilela *et al.* 1999).

Similarmente, a abundância de recursos variou intensamente ao longo do estudo, evidenciando a alta heterogeneidade ambiental a que os drosofilídeos do Cerrado estão submetidos (Fig. 1, Tabela 1). A condição desfavorável de recursos prevaleceu para a maioria das espécies (ausência de recursos em metade ou mais das coletas), a única exceção foi *D. simulans* (ausência de recursos 5 das 12 coletas). Estas características resultam, com base no

Princípio da Seleção Entrópica e na Hipótese da Sensibilidade Demográfica, respectivamente, nas seguintes previsões

1. as populações caracterizadas por menores **Taxas de Entropia Evolutiva** terão, em média, maiores abundâncias relativas;
2. as populações caracterizadas por menores **Potenciais Reprodutivos** terão, em média, maiores abundâncias relativas.

A previsão (1) pressupõe que o sistema drosofilídeos-Cerrado é estruturado por competição enquanto a previsão (2) pressupõe que tal sistema não é estruturado por competição.

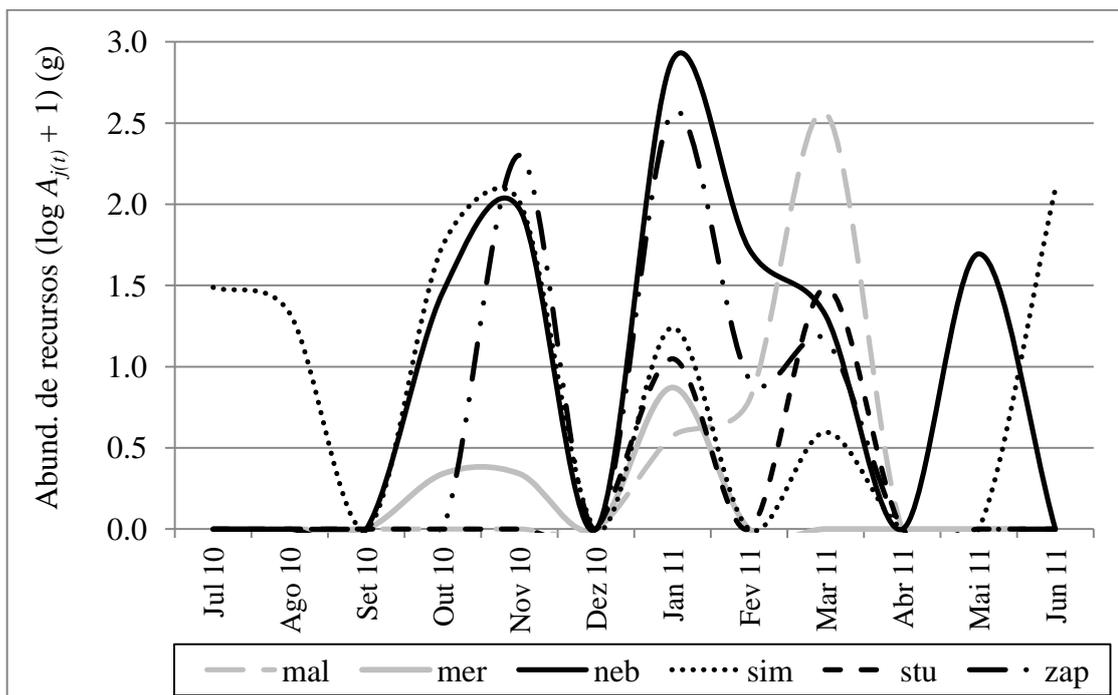


Fig. 1. Abundância de recursos $A_{j(t)}$ para seis espécies de drosofilídeos no Cerrado ao longo de um ano. Os valores na figura foram transformados como $\log(A_{j(t)} + 1)$. mer - *Drosophila mercatorum*; neb - *D. nebulosa*; stu - *D. sturtevanti*; mal - *D. malerkotliana*; sim - *D. simulans*; e zap - *Zaprionus indianus*

Análises de regressão não apontaram relações estatisticamente significativas entre o sucesso de colonização de drosofilídeos no Cerrado e a Taxa de Entropia, conforme previsto pelo Princípio da Seleção Entrópica (previsão 1) (Fig. 2A). A correlação entre a abundância relativa média e o Potencial Reprodutivo também não foi significativa ($R^2 = 0,2462$, $p = 0,6395$). No entanto, *D. simulans* constitui um valor discrepante evidente. A exclusão desta espécie na análise de regressão resultou em uma relação significativamente negativa entre o Potencial Reprodutivo e o sucesso de invasão, corroborando a Hipótese da Sensibilidade Demográfica (previsão 2) (Fig. 2B).

4. Discussão

O crescente entendimento sobre o processo de invasão tem indicado a necessidade de modelos conceituais unificadores que incorporem características tanto das espécies quanto dos ambientes (Inderjit *et al.* 2005, Gurevitch *et al.* 2011), tais como o Princípio da Seleção Entrópica e a Hipótese da Sensibilidade Demográfica. Estas hipóteses fazem previsões sobre a capacidade de colonização das populações com base na interação entre características demográficas e no regime de recursos do ambiente. Esses componentes permitem uma análise comparativa não somente entre populações de espécies exóticas, mas também entre populações destas espécies e de espécies nativas com as quais elas interagem. Essa perspectiva vai ao encontro das observações de que o sucesso de colonização de espécies nativas e exóticas é explicado essencialmente pelos mesmos processos (Davis *et al.* 2000, Melbourne *et al.* 2007, Gurevitch *et al.* 2011).

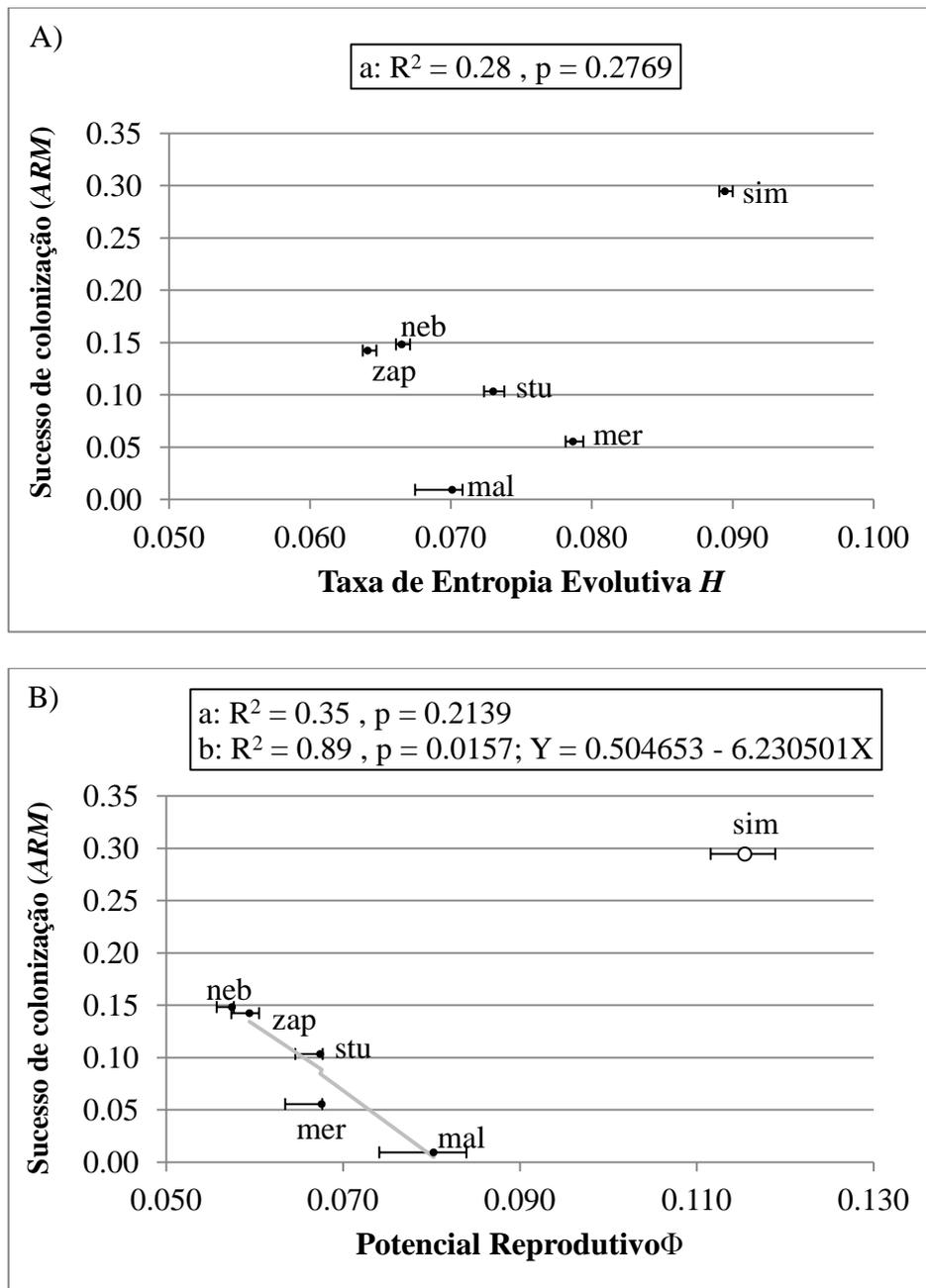


Fig. 2. A relação do sucesso de colonização, tal como medido pela abundância relativa média (*ARM*), com a Taxa de Entropia Evolutiva *H* (A) e com o Potencial Reprodutivo Φ (B) para seis espécies de drosofilídeos. O círculo grande branco indica um valor discrepante (*outlier*) em (B). *a* e *b* indicam, respectivamente, o resultado da análise de regressão com e sem o valor discrepante em (B). Medidas apresentadas indicam a mediana e barras de erros indicam o intervalo de valores obtidos para os parâmetros demográficos pelo método *Jackknife*. A linha em (B) indica o ajuste linear dos dados. Códigos das espécies conforme Fig. 1.

A diferença essencial entre o Princípio da Seleção Entrópica e a Hipótese da Sensibilidade Demográfica é o papel da competição na estruturação das assembleias. A primeira destas hipóteses prevê a capacidade de colonização das populações em sistemas estruturados por competição. Por este motivo, ela se baseia em parâmetros que consideram tanto a capacidade das populações se apropriarem dos recursos quanto a capacidade delas transformarem estes recursos em prole. Já a segunda hipótese estabelece tais previsões para sistemas não estruturados por competição e, por isso, se baseia em parâmetros que descrevem somente a capacidade das populações transformarem recursos em prole.

O papel da competição na estruturação das assembleias de drosofilídeos, como aquela estudada neste capítulo, é ainda controverso. Alguns estudos sugerem que a competição regula a dinâmica das populações de drosofilídeos e, assim, a estruturação destas assembleias (Shorrocks & Begon 1975, Grimaldi & Jaenike 1984). Por outro lado, a coexistência estável de um grande número de espécies de drosofilídeos tem sido observada mesmo sem uma evidente partição de recursos (Sevenster & van Alphen 1996). Ives (1988) sugere que tal coexistência é devida a uma baixa taxa de encontro entre os potenciais competidores e a uma alta agregação intraespecífica nas manchas de recursos. Este mecanismo resulta em baixas taxas de competição interespecífica e reduz o papel da competição na estruturação das assembleias, mesmo quando os recursos são limitados e os tamanhos populacionais são grandes. Desta forma, optou-se por testar as previsões tanto do Princípio da Seleção Entrópica quanto da Hipótese da Sensibilidade Demográfica.

Os resultados obtidos indicaram que o sucesso de colonização das espécies de drosofilídeos no Cerrado é mais adequadamente explicado pela Hipótese da Sensibilidade Demográfica do que pelo Princípio da Seleção Entrópica (Fig. 2). Isto sugere que a competição desempenha um papel reduzido na estruturação das assembleias estudadas. De fato, tem sido observado que a coexistência entre as espécies no sistema estudado é estável

para a maioria das interações observadas (H. Valadão, dados não publicados), o que proporciona evidências adicionais do papel reduzido da competição interespecífica. O desequilíbrio entre a abundância das populações e o regime de recursos poderia também ser evocado para explicar a inexistência de relação prevista pelo Princípio da Seleção Entrópica. Este argumento, todavia, é pouco plausível já que a capacidade de resposta dos drosofilídeos é alta, conforme evidenciado pelas amplas variações nos tamanho populacionais ao longo do estudo (Tabela 1).

A relação negativa entre o Potencial Reprodutivo e o sucesso de colonização das espécies estudadas sugere que a resistência das populações, em termos demográficos, é o fator determinante para o sucesso de invasão de drosofilídeos exóticos no Cerrado. Isto indica a razão pela qual a espécie africana *Z. indianus* tem, comparativamente, um alto sucesso de invasão no Cerrado enquanto a espécie asiática *D. malerkotliana* tem um baixo sucesso de invasão. A análise do ambiente a que os drosofilídeos estudados estão submetidos parece indicar ainda que o fator crítico ambiental em sistemas não estruturados por competição é a relação de dominância entre condições favoráveis e desfavoráveis de recursos.

A espécie africana *D. simulans*, o drosofilídeo com maior sucesso de colonização no Cerrado dentre nativas e exóticas, apresentou, porém, um valor discrepante nesta análise (Fig. 3B). Este resultado sugere que o sucesso de colonização pode estar associado a diferentes estratégias. *Drosophila simulans* foi a única espécie submetida predominantemente a condições favoráveis (seus recursos foram coletados em 7 das 12 coletas, dispersas ao longo do ano, veja Fig. 1). Segundo a Hipótese da Sensibilidade Demográfica, em ambientes onde há uma dominância temporal das condições favoráveis de recurso, um alto Potencial Reprodutivo como o de *D. simulans* é favorecido. Assim, a capacidade de explorar recursos com dinâmicas distintas determinará o tipo de estratégia demográfica que favorecerá cada população.

A resistência dos drosofilídeos a estresses ambientais, tais como baixos níveis de recursos alimentares, tem sido frequentemente associada à longevidade no nível de indivíduos (Service *et al.* 1985, Rose *et al.* 1992, Chippindale *et al.* 1996, Yadav & Singh 2007). Experimentos de laboratório sugerem que esta relação é determinada geneticamente (Service *et al.* 1985, Rose *et al.* 1992, Chippindale *et al.* 1996) e amplamente vinculada à capacidade de acumular reservas (lipídeos) durante a fase larval (Chippindale *et al.* 1996, Baldal *et al.* 2006, Yadav & Singh 2007). Maiores taxas de acumulação de lipídeos implicam em uma maior capacidade de manutenção das taxas metabólicas durante longos períodos de restrição alimentar, o que proporciona o aumento das taxas de sobrevivência (Baldal *et al.* 2006). Além disso, a acumulação de lipídeos causa um atraso no desenvolvimento, e contribui adicionalmente para o aumento do tempo de vida destas moscas.

O efeito da longevidade na manutenção dos tamanhos populacionais dependerá, todavia, da contribuição proporcional dos indivíduos mais longevos, em termos de prole, para a próxima geração. A produção idade-específica de descendentes pode ser caracterizada pelo tempo de geração, uma estimativa da idade média das mães no momento do nascimento de seus filhos. A contribuição reprodutiva de indivíduos mais longevos resulta em um aumento do tempo de geração. Desta forma, é esperada uma correlação positiva entre o tempo de geração e a resistência das populações.

Sob a perspectiva da Hipótese da Sensibilidade Demográfica, os argumentos acima descritos implicam que o tempo de geração é também um preditor adequado do sucesso de invasão em sistemas não estruturados por competição. Assim, em ambientes que imprimem uma prevalência temporal de restrição de recursos, como o Cerrado para drosofilídeos, espécies com maior tempo de geração terão maior sucesso de invasão, tal como definido por sua abundância relativa média. Esta predição, que pode ser testada com os dados desta tese, é suportada empiricamente (Fig. 3). *Drosophila simulans* apresentou novamente um valor

discrepante. Análises de correlação indicam que tempo de geração e Potencial Reprodutivo estão relacionados ($R^2 = -0,90$, $p = 0,0359$), o que sugere que as previsões da Hipótese da Sensibilidade Demográfica podem também ser reescritas em função deste parâmetro.

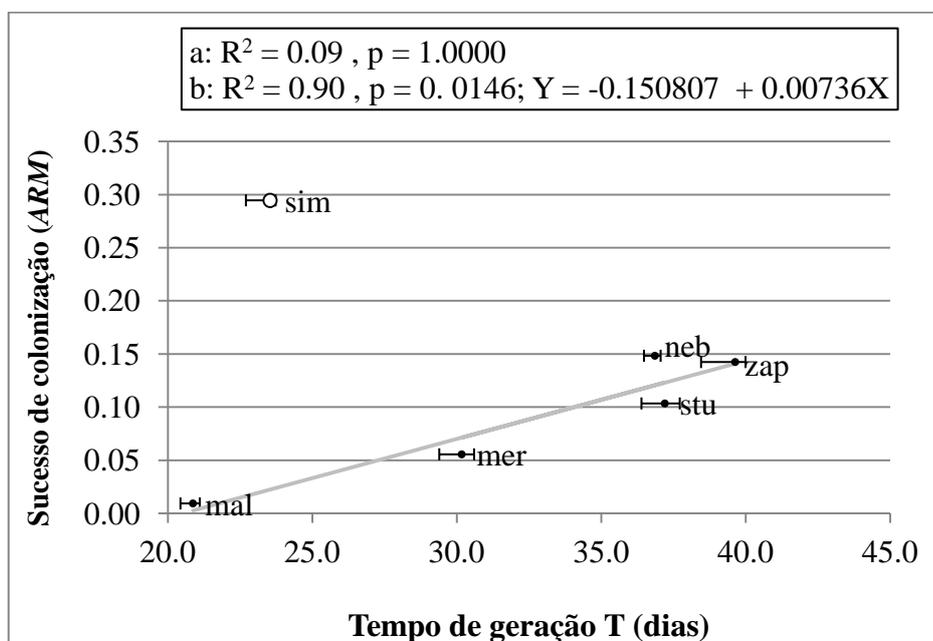


Fig. 3. A relação do sucesso de colonização, tal como medido pela abundância relativa média (*ARM*), com o Tempo de Geração *T* para seis espécies de drosofilídeos. O círculo grande branco indica um valor discrepante. *a* e *b* indicam, respectivamente o resultado da análise de regressão com e sem o valor discrepante. Medidas apresentadas indicam a mediana e as barras de erro indicam o intervalo de valores obtidos para Tempo de Geração *T* pelo método *Jacknife*. A linha indica o ajuste linear dos dados. Códigos das espécies conforme Fig. 1.

A resistência a estresses ambientais tem sido evocada para explicar o sucesso da invasão em diversos sistemas biológicos. A dominância do gastrópode estuarino invasor *Batillaria attramentaria* (Sowerby I 1855) em salinas da Califórnia tem sido associada à sua maior resistência (sobrevivência) a baixos níveis do recurso oxigênio quando comparado ao gastrópode nativo *Cerithidea californica* (Haldeman 1840) (Byers 2000). Nas ilhas sub-antárticas de Kerguelen, o besouro invasor *Merizodus soledadinus* (Guerin-Méneville 1830) (nome válido *Oopterus soledadinus*) tem se tornado o principal predador de invertebrados.

Este besouro resiste à falta de alimentos por mais de 60 dias e restaura rapidamente suas reservas energéticas quando o alimento se torna disponível (Laparie *et al.* 2012). Newsome & Noble (1986) propuseram que aves e plantas invasoras são caracterizadas por alta longevidade. Por outro lado, diversos estudos indicam que a baixa resistência a mudanças ambientais (maior sensibilidade), associada à estratégia oportunista, aumenta a probabilidade de invasão (Baker 1965, Lodge 1993, Sol *et al.* 2012). Estes resultados sugerem que a sensibilidade demográfica das populações pode ser um dos fatores-chave para o sucesso de invasão. Os padrões contrastantes, como observado para as populações de drosofilídeos estudadas neste capítulo, provavelmente refletem diferenças no regime de recursos e evidenciam a importância da correspondência organismo-ambiente para estudos da Biologia da Invasão.

Os modelos aqui estudados evidenciam a necessidade de que o entendimento do sucesso de invasão depende de estudos locais. Isto deriva do fato de que o estabelecimento de previsões sobre o sucesso de invasão dependerá, além do conhecimento sobre a demografia da espécie introduzida, da avaliação de diversas características do ambiente onde elas forem introduzidas. O regime de recursos, a demografia das demais populações que exploram esses mesmos recursos e o papel da competição na estruturação destas assembleias são os fatores críticos a serem estudados. Além disso, interações fortes com predadores e parasitas poderão implicar no aumento da complexidade da dinâmica do sistema e, assim, exigirão modelos potencialmente mais complexos.

5. Conclusão

O Princípio da Seleção Entrópica sugere que em sistemas estruturados por competição e com amplas variações na abundância de recursos, como o sistema drosofilídeos-Cerrado aqui estudado, o sucesso de invasão é negativamente correlacionado à Taxa de Entropia Evolutiva.

Tal parâmetro descreve o grau de iteroparidade da população. A Hipótese da Sensibilidade Demográfica propõe que, em sistemas não estruturados por competição e com predominância de baixos níveis de recursos, como no sistema drosofilídeos-Cerrado, o sucesso de invasão é negativamente correlacionado ao Potencial Reprodutivo. Tal parâmetro descreve a sensibilidade das taxas de crescimento populacional a mudanças ambientais. Estas duas hipóteses foram aqui testadas, uma vez que o papel da competição em assembleias de drosofilídeos é controverso.

Foi observado que o sucesso de invasão no sistema estudado é mais adequadamente explicado pela Hipótese da Sensibilidade Demográfica. Adicionalmente, foram apresentadas evidências de que, quando predominam condições favoráveis de recursos, as populações com maior Potencial Reprodutivo terão maior sucesso de invasão. Estes resultados indicam, além de um papel reduzido da competição na estruturação de tais assembleias, que a resistência da taxa de crescimento populacional é a propriedade demográfica determinante para o sucesso neste sistema, embora estratégias distintas sejam possíveis. Tais resultados também sugerem que o fator ambiental crítico em sistemas não estruturados por competição é a predominância temporal da restrição de recurso.

Os resultados apresentados neste capítulo oferecem um ponto inicial para o desenvolvimento de regras mais inclusivas baseadas na demografia dos organismos e no regime ambiental. Estas regras se estabelecem como importantes ferramentas quantitativas para prever sucesso de invasão, possibilitando evitar ou mitigar futuras invasões biológicas. O uso desta ferramenta em programas de manejo e conservação, porém, deverá levar em consideração que a demografia das populações é passível de evolução.

6. Referências

- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. *In*: Baker HG & Stebbins GL (eds). The genetics of colonizing species. Academic Press, New York, pp. 147-169.
- Baldal, E.A., Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. 2006. Multitrait evolution in lines of *Drosophila melanogaster* selected for increased starvation resistance: the role of metabolic rate and implications for the evolution of longevity. *Evolution* 60: 1435-1444.
- Byers, J.E. 2000. Differential susceptibility to hypoxia aids estuarine invasion. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 203: 123-132.
- Catford, J.A., Jansson, R. & Nilsson, C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity Distrib.* 15: 22-40.
- Chippindale, A.K., Chu, T.J.F. & Rose, M.R. 1996. Complex trade-offs and the evolution of starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 50: 753-766.
- Colautti, R.I. & MacIsaac, H.J. 2004. A neutral terminology to define invasive species. *Diversity Distrib.* 10: 135-141.
- Cruz, C.D. 2006. Programa Genes: Biometria. Editora UFV, Viçosa.
- Davis, M.A. & Pelsor, M. 2001. Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecol. Lett.* 4: 421-428.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88: 528-534.
- Demetrius, L. & Gundlach, V.M. 2000. Game theory and evolution: finite size and absolute fitness measures. *Math. Biosci.* 168: 9-38.
- Demetrius, L. & Legendre, S. 2013. Evolutionary entropy predicts the outcome of selection: competition for resources that vary in abundance and diversity. *Theor. Popul. Biol.* 83: 39-54.

- Demetrius, L. 1997. Directionality principles in thermodynamics and evolution. PNAS 94: 3491-3498.
- Demetrius, L., Gundlach, M. & Ochs, G. 2004. Complexity and demographic stability in population models. Theor. Popul. Biol. 65: 211-225.
- Eiten, G. 1984. Vegetation of Brasilia. Phytocoenologia 12: 271-292.
- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. & David, P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. TREE 21: 130-135.
- Grimaldi, D. & Jaenike, J. 1984. Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. Ecology 65: 1113-1120.
- Gurevitch, J., Fox, G.A., Wardle, G.M. Inderjit & Taub, D. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. Ecol. Lett. 14: 407-418.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A. & Vitousek, P.M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. Ecology 71: 478-491.
- Inderjit, Cadotte, M.W. & Colautti, R.I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future. *In*: Inderjit (ed.). Invasive plants: ecological and agricultural aspects. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 19-44.
- Ives, A.R. 1988. Aggregation and the coexistence of competitors. Ann. Zool. Fennici 25: 75-88.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. TREE 16: 199-204.
- Kowald, A. & Demetrius, L. 2005. Directionality theory: a computational study of an entropic principle in evolutionary processes. Proc. R. Soc. B 272: 741-749.
- Laparie, M., Larvor, V., Frenot, Y. & Renault, D. 2012. Starvation resistance and effects of diet on energy reserves in a predatory ground beetle (*Merizodus soledadinus*;

- Carabidae) invading the Kerguelen Islands. *Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.* 161: 122-129
- Lodge, D.M. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *TREE* 8: 133-137.
- Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., Hall, R.J., Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K. & Yokomizo, H. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol. Lett.* 10: 77-94.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecol. Appl.* 5: 452-458.
- Newsome, A.E. & Noble, I.R. 1986. Ecological and physiological characters of invading species. *In: RH Groves & JJ Burdon (ed.). Ecology of biological invasions.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-20.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience* 50: 53-65.
- Rose, M.R., Vu, L.N., Park, S.U. & Graves, J.L. 1992. Selection on stress resistance increases longevity in *Drosophila melanogaster*. *Exp. Gerontol.* 27: 241-250.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 305-332.
- Sene, F.M. & Val, F.C. 1977. Ocorrência de *Drosophila malerkotliana* Parshad e Paika, 1963, na America do Sul. *Cienc. e Cult.* 29: 716.
- Service, P.M., Hutchinson, E.W., Mackinley, M.D. & Rose, M.R. 1985. Resistance to environmental stress in *Drosophila melanogaster* selected for postponed senescence. *Physiol. Zool.* 58: 380-389.

- Sevenster, J.G. & van Alphen, J.J.M. 1996. Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *J. Anim. Ecol.* 65: 308-324.
- Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE* 17: 170-176.
- Shorrocks, B. & Begon, M. 1975. A model of competition. *Oecologia* 20: 363-367.
- Sol, D., Bartomeus, I. & Griffin, A.S. 2012. The paradox of invasion in birds: competitive superiority or ecological opportunism? *Oecologia* 169: 553-564.
- Sturtevant, A.H. 1921. Genetic studies on *Drosophila simulans*. I. Introduction. Hybrids with *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 5: 488-500.
- Vilela, C.R., Teixeira, E.P. & Novo, J.P.S. 1999. Nova praga nos figos: *Zaprionus indianus* Gupta, 1970. *Informativo da Sociedade de Entomologia do Brasil* 24: 2.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmánek, M. & Westbrooks, R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zeal. J. Ecol.* 21: 1-16.
- Williamson, M.H. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Williamson, M.H. 1999. Invasions. *Ecography* 22: 5-12.
- Yadav, J.P. & Singh, B.N. 2007. Evolutionary genetics of *Drosophila ananassae*: evidence for trade-offs among several fitness traits. *Biol. J. Linn. Soc.* 90: 669-685.

CAPÍTULO V:

Considerações Finais: Perspectivas do estabelecimento de uma teoria geral da Biologia da Invasão

Invasões biológicas alteram amplamente as interações ecológicas entre as espécies (Wilcove *et al.* 1998, Mack *et al.* 2000, Mooney & Cleland 2001, Clout 2002, Sax *et al.* 2004). Isto modifica o fluxo de matéria e energia dentro do sistema e também entre os sistemas, alterando o regime seletivo e, assim, os rumos da evolução da diversidade biológica (Clavero & García-Berthou 2005, Simberloff *et al.* 2005).

A crescente preocupação com estes impactos tem estimulado a busca por padrões nas adaptações e mecanismos subjacentes às invasões biológicas (Williamson 1996, Kolar & Lodge 2001, Sakai *et al.* 2001, Inderjit *et al.* 2005). Inúmeras hipóteses têm sido propostas para explicar o sucesso de invasão das espécies ou a susceptibilidade dos ambientes à invasão. A maioria destas hipóteses tem sido frequentemente desafiada por dados empíricos. Ainda, algumas delas geram previsões conflitantes com outras hipóteses. A multiplicidade e a parcial ineficiência destas hipóteses tem, desta forma, gerado a necessidade do estabelecimento de uma teoria mais geral da Biologia da Invasão (Inderjit *et al.* 2005, Gurevitch *et al.* 2011)

A fragilidade das hipóteses da Biologia da Invasão está principalmente relacionada ao fato de que a grande maioria delas dissocia o organismo do ambiente (Shea & Chesson 2002, Facon *et al.* 2006). O sucesso de colonização das populações, como já defendido por Darwin (1859), depende amplamente da interação com o ambiente. A reciprocidade entre organismos e ambientes define o valor adaptativo da população e, por conseguinte, a evolução das populações e dos ambientes (Lewontin 1982, 1983). Assim, o dinamismo – ecológico e evolutivo – do processo de invasão que emerge da reciprocidade organismo-ambiente é uma noção fundamental que deve ser incorporada em uma teoria geral da Biologia da Invasão.

1. O sucesso de colonização em sistemas estruturados por competição

A dinâmica do processo de invasão em sistemas regidos por competição tem sido estudada por Demetrius e colaboradores (Demetrius 1978, Demetrius 1997, Kowald &

Demetrius 2005, Ziehe & Demetrius 2005, Demetrius & Ziehe 2007, Demetrius *et al.* 2009, Demetrius & Legendre 2013). Estes estudos propõem que este processo pode ser previsto pelo Princípio da Seleção Entrópica. Este princípio estabelece um modelo quantitativo para prever a capacidade de invasão das populações quando a maioria das hipóteses gerais sobre o tema é qualitativa, exceto o modelo *r-K*. No entanto, os parâmetros considerados pelo modelo *r-K* consideram que os sistemas biológicos são caracterizados pelo equilíbrio estático enquanto os parâmetros daquele princípio descrevem sistemas em equilíbrio dinâmico. Adicionalmente, o Princípio da Seleção Entrópica incorpora a importância da correspondência entre as populações e os ambientes, assim como o modelo *r-K*, as hipóteses da Similaridade Limitante, do Filtro do Hábitat, da Amostragem e da Adaptação (Tabela 1, Capítulo 1, p. 7). Ainda, ele reconhece que os ambientes são heterogêneos, assim como as hipóteses da Heterogeneidade Ambiental, do Nicho Vago, das Janelas de Oportunidade e do Recurso Flutuante. Finalmente, tal princípio é o único que explicitamente incorpora a relevância da heterogeneidade demográfica das populações no processo de invasão. Por reunir todos estes aspectos relevantes ao processo da invasão em um único modelo, o Princípio da Seleção Entrópica se credencia como um modelo geral para a Biologia da Invasão.

O Princípio da Seleção Entrópica postula

- (I) quando os recursos são diversos e sua abundância é aproximadamente constante, populações com maior Taxa de Entropia Evolutiva prevalecem;
- (II) quando os recursos são singulares e sujeitos a grandes variações na abundância, populações com menor Taxa de Entropia Evolutiva prevalecem.

Estas previsões se baseiam no pressuposto de que o Potencial Reprodutivo e o Índice Demográfico são parâmetros demográficos que refletem, respectivamente, a variação na

abundância e na diversidade de recursos ao longo do tempo. O Capítulo 2 desta tese representa a primeira avaliação empírica quantitativa desses pressupostos. Os dados apresentados suportam a correspondência entre o Potencial Reprodutivo e a magnitude da variação na abundância de recursos. A correspondência entre o Índice Demográfico e a magnitude da variação na diversidade de recursos não foi confirmada. Um argumento analítico, no entanto, implica que em populações grandes, como as estudadas, o efeito do Índice Demográfico no processo evolutivo é reduzido. Estes resultados fornecem subsídios para o estabelecimento do Princípio da Seleção Entrópica como um modelo geral da Biologia da Invasão para sistemas estruturados por competição.

Estes resultados implicam ainda que o regime de recursos aos quais as populações estão submetidas pode ser inferido por sua demografia. Altos Potenciais Reprodutivos indicam que a abundância dos recursos varia amplamente, o que normalmente implica em amplas flutuações dos tamanhos populacionais. Tais ambientes são considerados mais suscetíveis à introdução de espécies pois a variação na abundância de recursos e nos tamanhos populacionais aumentam a probabilidade de que parte dos recursos não sejam utilizados pelas espécies residentes. Assim, as espécies introduzidas terão recursos suficientes para o estabelecimento de populações viáveis. Esta ideia é retratada na Hipótese do Recurso Flutuante (Davis *et al.* 2000) (ver tabela 1, Capítulo 1, p. 7), e representa uma das hipóteses mais promissoras para prever a susceptibilidade dos ambientes à invasão (Huenneke *et al.* 1990, Milchunas & Lauenroth 1995, Sher & Hyatt 1999, Davis & Pelsor 2001, Colautti *et al.* 2006, Richardson & Pysek 2006, Melbourne *et al.* 2007).

Paradoxalmente, ambientes mais variáveis podem reduzir a probabilidade de invasão de uma espécie exótica. Isto ocorre porque flutuações populacionais, associadas às variações ambientais, aumentam a probabilidade de extinção local devido a efeitos estocásticos quando associadas a pequenos tamanhos populacionais. O efeito das flutuações de recursos sobre o

tamanho populacional, entretanto, é mediado pela estabilidade demográfica da população, a qual determina capacidade de atingir o tamanho de equilíbrio. A probabilidade de populações introduzidas persistirem sob tamanhos reduzidos aumentará à medida que sua estabilidade demográfica for maior.

Demetrius *et al.* (2004) demonstram analiticamente, em seu Teorema da Flutuação-Estabilidade, que a causa proximal da estabilidade demográfica é a complexidade demográfica, tal como caracterizada pela Taxa de Entropia Evolutiva H . Os dados apresentados no Capítulo 3 (Fig. 3, p. 96) desta tese suportam tal teorema. Desta forma, além de uma medida do valor adaptativo, a Taxa de Entropia Evolutiva H fornece uma estimativa da probabilidade das populações persistirem sob tamanhos reduzidos. A capacidade de persistir sob pequenos tamanhos populacionais é particularmente relevante para os estágios iniciais da invasão (estabelecimento), quando normalmente apenas poucos indivíduos formam a população. Ainda, esta propriedade afeta a velocidade de expansão geográfica. Isto ocorre porque na dispersão saltatória, que proporciona uma alta velocidade de expansão comparada à dispersão por difusão (Liebhold & Tobin 2008), as novas (sub)populações têm normalmente tamanhos reduzidos.

Os resultados obtidos nos capítulos 2 e 3 fornecem indicações sobre os fatores ambientais (variação na abundância de recursos) e os possíveis mecanismos envolvidos na vantagem competitiva (estabilidade demográfica) que determinam o sucesso de invasão das populações que o Princípio da Seleção Entrópica promulga. No Capítulo 4 foi testada a validade deste princípio para prever o sucesso de invasão dos drosofilídeos no Cerrado, em termos da sua abundância relativa média (dominância). Este princípio prevê que ambientes com amplas variações na abundância de recursos, como observado no sistema drosofilídeos-Cerrado, as populações com menores Taxas de Entropia Evolutiva H terão maior sucesso de colonização. Esta previsão, no entanto, não foi confirmada pelos dados aqui obtidos (ver Fig.

3A do capítulo, p. 122). Foram apresentados argumentos e evidências empíricas de que isto possivelmente decorre de que tais assembleias não são estruturadas por competição.

2. O sucesso de colonização em sistemas não estruturados por competição

Em sistemas não estruturados por competição, o sucesso de colonização – aqui definido pela abundância relativa média da população – será determinado pela capacidade de resposta da população, em termos de abundância, às flutuações de recursos. Tal capacidade é dada pelo Potencial Reprodutivo, uma medida da sensibilidade da taxa de crescimento populacional a mudanças nas taxas de fecundidade e sobrevivência. Com base nestes argumentos, foi proposta a Hipótese da Sensibilidade Demográfica a qual estabelece que

- (I) quando predominam altos níveis de recursos, as populações com menor resistência a variações na abundância de recurso – maior Potencial Reprodutivo – terão maior sucesso de colonização;
- (II) quando predominam baixos níveis de recursos, as populações que resistem por mais tempo à restrição de recursos – menor Potencial Reprodutivo – terão maior sucesso de colonização.

No Cerrado, onde as condições restritivas de recurso predominam para a maioria dos drosofilídeos, foi observado que as espécies com menor Potencial Reprodutivo tenderam a apresentar maior sucesso de colonização, corroborando a Hipótese da Sensibilidade Demográfica (ver Fig. 3B do Capítulo 4, p. 122). Assim como o Princípio da Seleção Entrópica, esta hipótese é baseada em caracterizações quantitativas que descrevem sistemas em equilíbrio dinâmico e reconhece a importância da correspondência entre as populações e os ambientes. Esta hipótese, por outro lado, não considera a heterogeneidade demográfica das

populações uma vez que ela caracteriza a capacidade de adquirir recursos, um aspecto pouco relevante em sistemas não estruturados por competição.

3. Uma perspectiva global do sucesso de colonização

O Potencial Reprodutivo e a Taxa de Entropia H são estimativas correlatas da estabilidade de uma população. A primeira delas reflete a sensibilidade das taxas de crescimento a mudanças nas taxas de sobrevivência e reprodução. A segunda reflete a velocidade com que a população atinge o tamanho de equilíbrio após uma perturbação endógena (mudança na sobrevivência e reprodução) ou exógena (mudança no ponto de equilíbrio da população), ou seja, sua resiliência.

O Princípio da Seleção Entrópica postula que a Taxa de Entropia e o Potencial Reprodutivo são negativamente correlacionados em sistemas estruturados por competição. Esta correlação é especialmente válida para populações grandes nas quais a diversidade de recursos e a variância demográfica associada desempenham um papel irrelevante no resultado da competição. A relação entre estes dois parâmetros implica, desta forma, que as previsões baseadas na Taxa de Entropia podem ser reescritas em função do Potencial Reprodutivo. Assim, o Potencial Reprodutivo emerge como uma estimativa mais geral para prever o sucesso de colonização de uma população introduzida. Desta generalização, resultam as seguintes regras analíticas

- 1) Em sistemas regidos por competição,
 - a. populações com menor Potencial Reprodutivo são favorecidas quando a abundância de recursos é aproximadamente constante no tempo;
 - b. populações com maior Potencial Reprodutivo são favorecidas quando a abundância de recursos varia substancialmente ao longo do tempo.

- 2) Em sistemas não estruturados por competição,
 - a. populações com menor Potencial Reprodutivo são favorecidas quando as condições restritivas de recurso prevalecem;
 - b. populações com maior Potencial Reprodutivo são favorecidas quando as condições favoráveis de recurso prevalecem

Relações ecológicas e evolutivas entre a Entropia Evolutiva e uma série de características dos organismos (tais como tamanho corporal, taxa metabólica e longevidade) têm sido estabelecidas. As relações destas características com o Potencial Reprodutivo, todavia, ainda são desconhecidas (porém, veja a relação negativa entre este parâmetro e o tempo de geração evidenciada na Fig. 4 do Capítulo 2, p. 65). Assim, por mais que os postulados acima representem uma generalização do Princípio da Seleção Entrópica, o conceito de Entropia Evolutiva apresenta ainda relevância para a Biologia da Invasão e Ecologia Evolutiva.

3.1. Algumas implicações para a conservação

Caso estas previsões se mostrem robustas, o Potencial Reprodutivo poderá embasar não somente as previsões do sucesso de invasão das espécies mas também possíveis estratégias de manejo de espécies já introduzidas.

Em sistemas naturais estruturados por competição, a demografia da população pode ser manipulada para diminuir o valor adaptativo através da introdução de indivíduos selecionados artificialmente em laboratório. Isto pode ocorrer, *p. ex.*, através da introdução de variantes com menor Potencial Reprodutivo quando o ambiente é flutuante. Ainda o regime de flutuação de recursos pode ser manipulado, embora isto provavelmente afete também outras

populações. Tal manejo pode ocorrer, *p. ex.*, através de um aumento artificial na constância de recursos a fim de controlar espécies invasoras com alto Potencial Reprodutivo.

Em sistemas não estruturados por competição, manipulações similares na demografia dos organismos ou do ambiente podem ser conduzidas. Em sistemas dominados por condições favoráveis, *p. ex.*, as espécies invasoras com baixo Potencial Reprodutivo poderiam ser controladas através do estabelecimento de condições desfavoráveis (déficit de recursos) como a condição dominante. Já em sistemas dominados por condições desfavoráveis, *p. ex.*, a introdução de indivíduos com maior Potencial Reprodutivo poderia estabelecer um controle de populações com baixo Potencial Reprodutivo. A efetividade deste último depende de que a competição intraespecífica também não seja relevante e as condições restritivas atinjam de maneira similar indivíduos com alto potencial reprodutivo e baixo potencial reprodutivo, evitando assim a seleção da demografia em nível populacional.

O manejo de *Zaprionus indianus*, uma praga da cultura de figos no Brasil, poderia ser baseado nesses princípios. A produção de figos é um evento esporádico, normalmente com apenas uma safra por ano (C. Matavelli comun. pessoal). O baixo Potencial Reprodutivo desta espécie, comparado a outros drosofilídeos, favorece sua persistência frente à predominância temporal de baixos níveis de recurso (ver Capítulo 4, Fig. 3, p. 122). A introdução de indivíduos com alto Potencial Reprodutivo, obtidos a partir de populações mantidas sob um regime de recursos altamente variável, pode imprimir reduções mais drásticas destas populações quando os níveis de recursos são reduzidos. Esta estratégia requer, no entanto, que a introdução de indivíduos seja suspensa algum tempo antes da frutificação do figo para evitar o estabelecimento de grandes tamanhos populacionais durante a safra deste fruto.

4. Direções futuras

Esta tese corrobora bases fundamentais do Princípio da Seleção Entrópica, o qual vem se mostrando um modelo bastante promissor para prever mudanças evolutivas e ecológicas

nos mais diversos níveis de organização biológica regidos por competição. No entanto, este princípio é inapropriado para prever o sucesso de colonização de espécies (introduzidas ou nativas) em sistemas não regidos por competição.

Aqui é sugerido que o Potencial Reprodutivo pode representar um conceito central para o estabelecimento de uma teoria geral para prever o sucesso de colonização. Esta sugestão lança a necessidade de testar a robustez das regras analíticas (1) e (2) (Seção 3), que relacionam o sucesso de invasão das espécies ao regime de recursos mediado pelo Potencial Reprodutivo. Para tanto, inúmeros experimentos podem ser elaborados em laboratório utilizando-se drosofilídeos como modelos biológicos. O efeito de diferentes regimes de recursos sobre a evolução do Potencial Reprodutivo deverá ser testado. A relação do Potencial Reprodutivo com o sucesso de colonização deverá ser testada em sistemas competitivos e não competitivos (determinados pelas densidades das populações) com o uso de populações relacionadas. Estudos deverão também avaliar mudanças em outros parâmetros demográficos para averiguar a relação do Potencial Reprodutivo com outros possíveis preditores do sucesso de colonização, associados a diferentes regimes ambientais. Simulações computacionais serão também elaboradas para testar as regras analíticas aqui propostas.

Uma abordagem que deve ser implementada, caso a relevância do conceito de Potencial Reprodutivo se mostre central para o sucesso de invasão, é a contextualização da Hipótese da Sensibilidade Demográfica e da perspectiva global apresentada na Seção 3 em relação às principais hipóteses da Biologia da Invasão. A contextualização do Princípio da Seleção Entrópica em relação a estas hipóteses pode também ser relevante.

As ideias aqui apresentadas abrem outras perspectivas. Tanto o Princípio da Seleção Entrópica quanto a Hipótese da Sensibilidade Demográfica pressupõem que a vantagem seletiva é modulada pelo regime de recursos. Padrões de colonização de espécies exóticas poderão ser testados para averiguar a relevância desta característica ambiental para o sucesso

de colonização das espécies. Essa abordagem, implementada através de técnicas de modelagem de nicho, é um dos passos imediatos a serem dados.

O estabelecimento da relação do Potencial Reprodutivo com traços de história de vida é também relevante. Estas relações poderão ser utilizadas para interesses conservacionistas e econômicos como, *p. ex.*, a otimização do tamanho de peixes na exploração de recursos pesqueiros. Além disso, esta abordagem poderá fornecer um embasamento conceitual e empírico para o estabelecimento de uma teoria geral da história de vida.

Finalmente, muitos dados produzidos durante esta tese ainda não foram explorados: mortalidade de imaturos em experimentos em áreas naturais, tamanho de ovário e fecundidade de fêmeas coletadas no campo, tamanho corporal, distribuição espacial de adultos nos sítios de coleta. Estes dados serão utilizados para o entendimento (1) da dinâmica populacional de *Z. indianus* e *D. simulans*, as invasoras mais importantes no Cerrado e outros biomas brasileiros, com possíveis implicações para seu manejo (estudos prévios com o uso da análise de caminhos, *path analysis*, já foram realizados); (2) da dinâmica da distribuição espacial de drosofilídeos em áreas do Cerrado e suas implicações para a coexistência das espécies.

Dada a imensidão de ideias que tangem o processo de invasão e mesmo as ideias evolutivas associado à Biologia da Invasão, as futuras abordagens aqui definidas acarretarão em inúmeros outros desdobramentos.

5. Referências

- Clavero, M. & García-Berthou, E. 2005. Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *TREE* 20: 110.
- Clout, M.N. 2002. Biodiversity loss caused by invasive alien vertebrates. *Z. Jagdw.* 48: 51-58.
- Colautti, R.I., Grigorovich, I. & MacIsaac, H.J. 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol. Invas.* 8: 1023-1037.

- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Davis, M.A. & Pelsor, M. 2001. Experimental support for a resource-based mechanistic model of invasibility. *Ecol. Lett.* 4: 421-428.
- Davis, M.A., Grime, J.P. & Thompson, K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J. Ecol.* 88: 528-534.
- Demetrius, L. 1978. Adaptive value, entropy and survivorship curves. *Nature* 275: 213-214.
- Demetrius, L. 1997. Directionality principles in thermodynamics and evolution. *PNAS* 94: 3491-3498.
- Demetrius, L., Gundlach, M. & Ochs, G. 2004. Complexity and demographic stability in population models. *Theor. Popul. Biol.* 65: 211-225.
- Demetrius, L. & Legendre, S. 2013. Evolutionary entropy predicts the outcome of selection: competition for resources that vary in abundance and diversity. *Theor. Popul. Biol.* 83: 39-54.
- Demetrius, L., Legendre, S. & Harremöes, P. 2009. Evolutionary entropy: A predictor of body size, metabolic rate and maximal life span. *Bull. Math. Biol.* 71: 800-818.
- Demetrius, L. & Ziehe, M. 2007. Darwinian fitness. *Theor. Popul. Biol.* 72: 323-345.
- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A. & David, P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *TREE* 21: 130-135.
- Gurevitch, J., Fox, G.A., Wardle, G.M. Inderjit & Taub, D. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.* 14: 407-418.
- Huenneke, L.F., Hamburg, S.P., Koide, R., Mooney, H.A. & Vitousek, P.M. 1990. Effects of soil resources on plant invasion and community structure in Californian serpentine grassland. *Ecology* 71: 478-491.

- Inderjit, Cadotte, M.W. & Colautti, R.I. 2005. The ecology of biological invasions: past, present and future. *In*: Inderjit (ed.). *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects*. Birkhäuser Verlag, Basel, pp. 19-44.
- Kolar, C.S. & Lodge, D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *TREE* 16: 199-204.
- Kowald, A. & Demetrius, L. 2005. Directionality theory: a computational study of an entropic principle in evolutionary processes. *Proc. R. Soc. B* 272: 741-749.
- Lewontin, R.C. 1982. Organisms and environment. *In*: EC Plotkin (ed.). *Learning, development and culture*. Wiley, New York, pp. 151-170.
- Lewontin, R.C. 1983. Gene, organism and environment. *In*: DS Bendall (ed.). *Evolution from molecules to men*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 273-285.
- Liebhold, A.M. & Tobin, P.C. 2008. Population ecology of insect invasions and their management. *Annu. Rev. Entomol.* 53: 387-408.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol. Appl.* 10: 689-710.
- Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., Hall, R.J, Harrison, S., Hastings, A., Holland, M., Holyoak, M., Lambrinos, J., Moore, K. & Yokomizo, H. 2007. Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecol. Lett.* 10: 77-94.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. 1995. Inertia in plant community structure: state changes after cessation of nutrient-enrichment stress. *Ecol. Appl.* 5: 452-458.
- Mooney, H.A. & Cleland, E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *PNAS* 98: 5446-5451.

- Richardson, D.M. & Pysek, P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog. Phys. Geog.* 30: 409- 431.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O'Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32: 305-332.
- Sax, D.F., Gaines, S.D. & Stachowicz, J.J. 2004. *Species Invasions: insights to ecology, evolution and biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Shea, K. & Chesson, P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *TREE* 17: 170-176.
- Sher, A.A. & Hyatt, L.A. 1999. The disturbed resource-flux invasion matrix: a new framework for patterns of plant invasion. *Biol. Invas.* 1: 107-114.
- Simberloff, D., Parker, I.M. & Windle, P.N. 2005. Introduced species policy, management, and future research needs. *Front. Ecol. Environ.* 3: 12-20.
- Wilcove, D.S., Rothstein, D., Dubrow, J., Phillips, A. & Losos, E. 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607-615.
- Williamson, M.H. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Ziehe M. & L Demetrius. 2005. Directionality theory: an empirical study of an entropic principle in life-history evolution. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 272: 1185-1194.

Glossário

Entropia Evolutiva S . Uma medida de heterogeneidade demográfica que descreve a incerteza na idade da mãe de um recém-nascido escolhido ao acaso. Este parâmetro caracteriza o grau de iteroparidade da população. Veja descrição matemática na p.68.

Estabilidade Demográfica. A capacidade de uma população em manter seu estado de equilíbrio, em termos das variáveis que descrevem este estado. É determinada pela sensibilidade (ou resistência) demográfica (ver, *p. ex.*, Índice Demográfico γ e Potencial Reprodutivo Φ) e pela resiliência demográfica \mathcal{R} .

Função Reprodutiva Líquida $V(x)$ (dados contínuos) ou V_j (dados discretos). Descreve, em função da idade, a contribuição das fêmeas para a geração seguinte em termos de número de descendentes. Veja descrição matemática na p.65.

Hipótese da Sensibilidade Demográfica. Prevê o sucesso de colonização das populações, tal como medido por sua abundância relativa média, em sistemas não estruturados por competição. Estabelece um modelo com base na predominância de condições favoráveis/desfavoráveis de recursos no ambiente e na sensibilidade da taxa de crescimento a mudanças na sobrevivência e reprodução, tal como medido pelo Potencial Reprodutivo Φ . É previsto que

- (i) populações com maior Potencial Reprodutivo Φ serão, em média, mais abundantes em ambientes onde as condições favoráveis prevalecem no tempo; e
- (ii) populações com menor Potencial Reprodutivo Φ serão, em média, mais abundantes em ambientes onde as condições restritivas prevalecem no tempo.

Índice Demográfico γ . Mede a sensibilidade da variância demográfica populacional σ^2 a perturbações nas taxas de fecundidade e mortalidade. Esta variável está relacionada ao regime de variação da diversidade de recursos ao longo do tempo. Veja descrição matemática na p.69.

Iteróparo. Organismo que se reproduz em diversos eventos ao longo da vida.

Modelo de seleção r -K ou o modelo Malthusiano. Estabelece regras para prever o resultado da competição entre duas variantes. Para regimes de seleção constantes, é previsto que a competição por recursos determina a evolução do sistema:

- (i) quando a densidade populacional é baixa, a seleção favorece os genótipos com a maior taxa de crescimento intrínseco populacional — r -estrategistas; e
- (ii) quando a densidade populacional é alta, a seleção favorece os genótipos com a maior capacidade de suporte — K-estrategistas.

Potencial Reprodutivo Φ . Mede a sensibilidade da taxa de crescimento populacional r a perturbações nas taxas de fecundidade e mortalidade. Esta variável está relacionada ao regime de variação da abundância de recursos ao longo do tempo. Veja descrição matemática na p.69.

Princípio da Seleção Entrópica. Estabelece uma regra analítica para prever o resultado da competição entre duas variantes:

- (i) quando os recursos são diversos e aproximadamente constantes em abundância, populações com maior Taxa de Entropia Evolutiva (ou Entropia Evolutiva) têm uma vantagem seletiva e aumentam em frequência; e
- (ii) quando os recursos são diversos e sujeitos a grandes variações em abundância, populações com menor Taxa de Entropia Evolutiva (ou Entropia Evolutiva) têm uma vantagem seletiva e aumentam em frequência.

Regulação *bottom-up*. Regulação por elementos de nível inferior da cadeia alimentar, ou seja, recursos.

Regulação *top-down*. Regulação por elementos de níveis superiores da cadeia alimentar, tais como predação e doenças.

Resiliência Demográfica ou Robustez \mathcal{R} . Representa a taxa de decaimento das flutuações de variáveis macroscópicas à condição de estado estacionário. Veja descrição matemática na p.101.

Semélparo. Organismo cuja reprodução é confinada a apenas um evento.

Taxa de Crescimento Populacional ou Parâmetro Malthusiano r . Prevê o aumento ou decréscimo da abundância populacional em uma dada unidade de tempo. Veja descrição matemática na p.66.

Taxa de Entropia Evolutiva H . Uma medida de heterogeneidade demográfica que descreve a incerteza na idade da mãe de um recém-nascido escolhido ao acaso parametrizado por unidade de tempo. Resulta da divisão da Entropia Evolutiva S pelo Tempo de Geração T e caracteriza o grau de iteroparidade da população. Veja descrição matemática na p.102.

Taxa de fecundidade $m(x)$ (dados contínuos) ou m_j (dados discretos). Descreve o número médio de descendentes do sexo feminino produzido por uma fêmea na idade x ou classe etária j .

Taxa de sobrevivência $l(x)$ (dados contínuos) ou l_j (dados discretos). Descreve a probabilidade de que um indivíduo nascido na idade zero irá sobreviver até a idade x ou classe etária j .

Tempo de geração T . Descreve a idade média das mães na ocasião do nascimento de seus descendentes. Veja descrição matemática na p.66.

Teorema da Flutuação-Estabilidade. Promulga que a heterogeneidade demográfica, tal como medida pela Taxa de Entropia Evolutiva H , é positivamente correlacionada à Resiliência Demográfica \mathcal{R} .

Teoria de Processos de Difusão. Estuda, em termos probabilísticos, a solução de equações diferenciais estocásticas definidas pelo processo de Markov, através do qual pode-se prever o desencadeamento de um processo baseado somente no estado atual do sistema.

A teoria de processos mimetiza a trajetória de uma molécula imersa em um fluido e, ao mesmo tempo, sujeita a deslocamentos randômicos resultantes das colisões com outras moléculas (movimento Browniano) e prevê probabilisticamente sua posição.

Teoria Ergódica para Sistemas Dinâmicos. Estuda, em termos probabilísticos, o comportamento médio de sistemas (tais como a entropia, uma medida do estado energético médio) que evoluem no tempo e estão em equilíbrio. Ela sugere que sistemas dinâmicos têm médias amostrais convergentes, e isso caracteriza o limite.

Variância Demográfica σ^2 . Uma medida estatística da variância associada à curva que descreve a função reprodutiva líquida. Veja descrição matemática na p.68.