



Universidade de Brasília

HENRIQUE VALADÃO DE OLIVEIRA

**DINÂMICA TEMPORAL DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE  
DROSOPHILIDAE (INSECTA, DIPTERA) EM FRUTOS DO CERRADO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

**Orientadora:** Prof<sup>ª</sup>. Dr<sup>ª</sup>. Rosana Tidon

Brasília

2009

Aos meus pais, Carlos e Delma.

Obrigado por tudo que sou.

**SUMÁRIO**

Agradecimentos.....	2
Lista de figuras.....	4
Lista de tabelas.....	5
Abstract.....	7
Resumo.....	8
Considerações iniciais.....	9
Capítulo 1.....	13
Capítulo 2.....	34
Conclusões e Perspectivas.....	61
Anexos.....	63

## **Agradecimentos**

Gostaria de agradecer a todos que de alguma maneira contribuíram para a realização deste projeto, mas em especial:

- À minha orientadora, Rosana Tidon, por me ajudar sempre que eu precisei, pelo grande exemplo profissional, pela liberdade na escolha do projeto e por ter acreditado em mim quando nem mesmo eu acreditei. Obrigado por todos esses anos de amizade, e que venham os próximos!
- Aos meus pais e irmãos, por estarem sempre presentes e por todo apoio, mesmo às vezes não entendendo o porquê de se estudar mosquinhas em frutos podres. Em especial ao Guga, pela grande companhia.
- Ao meu amor, Rafa, não só por ter me ajudado em todas as etapas deste trabalho, mas pelo amor, carinho, compreensão e dedicação e cada momento da minha vida. Obrigado por tudo!
- Aos meus grandes amigos do laboratório: Nilda, Francisco, Priscila, Carol, Eli e Flávia, e àquelas não estão mais no laboratório, Renata, Roberta, Natália e Juliana. Obrigado pelas grandes discussões, amizade e ótima convivência durante todo esse tempo. Em especial gostaria de agradecer à Renata, por sempre ter me ajudado, com ótimas críticas em várias partes do trabalho, e ao Francisco, pela grande companhia, grandes sugestões e amizade todos esses anos.
- Ao Sr. Antônio, pela ajuda durante as coletas.

- À Priscila, pela ajuda no trabalho.
- Aos meus amigos da Pós, em especial à Luiza e ao Fabrício, pelas discussões biológicas, estatísticas ou apenas pelo papo furado durante os almoços da quarta.
- Ao novo amigo Jonas, pela grande ajuda na estatística.
- Ao Prof. John Hay, pelas críticas sugeridas em um dos manuscritos.
- A todos os professores da Ecologia e Zoologia, pelos grandes ensinamentos que contribuíram para a minha formação.
- Ao pessoal da secretaria da Ecologia, em especial ao Fábio e ao Iriode, por sempre terem me atendido de forma ágil e prestativa.
- À Universidade de Brasília (UnB), pelo apoio logístico.
- À Reserva Ecológica do IBGE, pela permissão para coleta de dados.
- Ao Conselho Nacional para o Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida, devido a qual pude me dedicar exclusivamente ao projeto.
- Ao CNPq e FAP-PRONEX pelo auxílio financeiro ao projeto.

A todos vocês, o meu muito obrigado!

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

**Figura 1.** Abundância relativa das espécies de drosofilídeos que se criam em *Mauritia flexuosa*. WIL: *D. willistoni*, FUM: *D. fumipennis*, SIM: *D. simulans*, IMM: *D. immigrans*, MLK: *D. malerkotliana*, PRO: *D. prosaltans*, STU: *D. stutervanti*, NEB: *D. nebulosa*, MIC: *Mycodrosophila sp.*, CUA: *D. cuaso*, PMD: *D. paramediostriata*, ZAP: *Zaprionus indianus*, MED: *D. mediostriata*, ORN: *D. ornatifrons*, CAM: *D. camargoi*, MDS: *D. mediosignata*, CAL: *D. calloptera*, DRE: *D. dreyfusi*, ATR: *D. atrata*, NEO: *N. tricoloripes*, SHI: *D. shildi*, MAC: *D. maculifrons*, CAP: *D. capricorni*, BOC: *D. bocainensis*, QUA: *D. quadrum*.....31

**Figura 2.** Variação temporal na emergência (%) de drosofilídeos neotropicais e exóticos em frutos de *Mauritia flexuosa*.....31

**Figura 3.** Densidade de espécies mostrada pelas curvas de rarefação (baseada em amostra) das espécies de drosofilídeos que emergiram de *Mauritia flexuosa* na estação seca (junho, julho e agosto, n=148) e na estação chuvosa (dezembro, janeiro e fevereiro, n=160).....32

**Figura 4.** Uso de *Mauritia flexuosa* por drosofilídeos de maio de 2006 a abril de 2007. A linha contínua representa o número médio de moscas por frutos e a linha pontilhada, a porcentagem de frutos colonizados. Valores acima da linha contínua referem se ao total de frutos coletados em cada mês.....32

**LISTA DE TABELAS**

## Capítulo 2

**Tabela 1.** Total de indivíduos das ordens Diptera e Hymenoptera criados em *Solanum lycocarpum* nas estações chuvosa (janeiro, fevereiro e março) e seca (julho, agosto e setembro) de 2008.....54

**Tabela 2.** Índice de agregação intra-específica ( $J_x$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) das espécies que utilizam a *Solanum lycocarpum* como sítio de criação, nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de zero (teste- $t$  simples).....55

**Tabela 3.** Índices de agregação dos competidores ( $J_{.x}$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) das espécies que utilizam a *Solanum lycocarpum* como sítio de criação, nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de zero (teste- $t$  simples).....56

**Tabela 4.** Índices de encontro hetero-específico ( $C_{x-x}$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) entre as espécies que utilizam a *Solanum lycocarpum* como sítio de criação nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de zero (teste- $t$  simples).....57

**Tabela 5.** Índices de coexistência ( $T_{x-x}$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) das espécies que utilizam a *Solanum lycocarpum* como sítio de criação nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de um (teste- $t$  simples).....58

**Tabela 6.** Diferenças entre a agregação intra-específica entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).....59

**Tabela 7.** Diferenças entre a agregação dos competidores entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).....59

**Tabela 8.** Diferenças entre o encontro hetero-específico das espécies competidoras entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).....60

**Tabela 9.** Diferenças entre o critério de coexistência das espécies entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).....60



**ABSTRACT**

The communities may experience great changes in time and space. Seasonal variations are common in most ecosystems and can affect the conditions of micro-habitat, resource availability and even the relationships between organisms. In this study, divided into two parts, we investigated the influence of temporal variation in the resource usage and in the patterns of aggregation and stability of species coexistence using the same resource. For this, we used species of the family Drosophilidae which breed in fruits of *Mauritia flexuosa* and *Solanum lycocarpum* as models. In the first study, the species density in the dry season was lower than in the wet season, suggesting that the former can act as selective pressure, with few species being collected. We found that when populations were small (dry season), a minor proportion of the fruits was used, and the mean density of individuals in fruits was lower. Thus, fruits do not appear to regulate the populations of drosophilid in the stressful season. Moreover, six new species were recorded in the Cerrado biome. In the second study, we found that populations were aggregated in patches of resource (individual fruits) and, despite the heterospecific associations had been higher than expected, the coexistence of species was ensured. The aggregation levels were lower in the dry season, as well as the stability of coexistence, suggesting that stressful seasons can weaken the stability of the community, causing the exclusion of some species. However, these species can use other resources, and so they can prevent their local extinction.

**Keywords:** Aggregation, coexistence, resource using, temporal variation.

## RESUMO

As comunidades podem sofrer grandes variações no tempo e no espaço. Variações sazonais são comuns na maioria dos ecossistemas e podem afetar a as condições do micro-hábitat, disponibilidade de recursos e até as relações entre os organismos. Neste estudo, dividido em duas partes, nós investigamos a influência da variação temporal no uso de recursos e nos padrões de agregação e estabilidade da coexistência de espécies que utilizam o mesmo recurso. Para isso, nós utilizamos espécies da família Drosophilidae em frutos de *Mauritia flexuosa* e de *Solanum lycocarpum* como modelo de estudo. No primeiro trabalho, nós encontramos uma menor densidade de espécies na estação seca, sugerindo que essa estação pode atuar como pressão seletiva, com poucas espécies sendo detectadas. Também foi encontrado que quando as populações estavam retraídas (estação seca), uma proporção menor de frutos era utilizada, além da densidade de indivíduos nos frutos também ter sido menor. Assim, os frutos parecem não regular as populações de drosofilídeos nas estações estressantes. Adicionalmente, seis novas espécies foram registradas no bioma Cerrado. No segundo trabalho, nós encontramos que as populações se distribuem de forma agregada nos fragmentos de recursos (frutos individuais) e que, apesar dos encontros hetero-específicos terem sido maiores que o esperado, a coexistência das espécies é assegurada. Os níveis de agregação intra-específica foram menores durante a estação seca, assim como a estabilidade da coexistência, indicando que estações estressantes podem enfraquecer a estabilidade da comunidade, podendo causar a exclusão de algumas espécies. Porém, essas espécies podem utilizar outros recursos, de modo a evitar sua extinção local.

**Palavras-chave:** agregação, coexistência, uso de recursos, variação temporal.

## CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Quando propus meu projeto, eu tinha duas perguntas: Por que o Cerrado abriga uma diversidade tão alta de drosofilídeos? Por que essa diversidade diminui de forma tão drástica durante a estação seca? Assim, procurei as respostas destas perguntas na relação espécie-recurso alimentar, uma vez que essa relação pode ser alterada profundamente ao longo do ano e variações nas condições ambientais parecem não responder completamente a essas questões (Tidon 2006).

Os drosofilídeos, em sua grande maioria, se alimentam de microorganismos decompositores, especialmente leveduras, encontrados principalmente em partes vegetais já em decomposição, como frutos, flores, seiva, além de fungos (Carson 1971). As larvas desses insetos possuem hábitos alimentares parecidos, porém em geral não apresentam mobilidade suficiente para alterar seu sítio de alimentação, o qual reflete a escolha da fêmea. Por isso, a fase larval é crítica para o sucesso do indivíduo, sendo muito vulnerável aos impactos da competição.

As moscas da família Drosophilidae são numerosas em termos de riqueza e abundância, amplamente distribuídas, sensíveis a modificações ambientais, facilmente coletadas e manipuladas em laboratórios; características que as tornam eficientes como modelos biológicos (Powell 1997). Essas moscas têm sido extensivamente utilizadas em estudos genéticos, citológicos e evolutivos, e nestes contextos têm se mostrado excelentes modelos experimentais; no entanto, os trabalhos que enfocam sua ecologia são poucos quando comparados com essas outras áreas. Entretanto, trabalhos sobre diferenciação e partição de nicho (Atkinson & Shorrocks 1977), amplitude de nicho (Carson 1971; Atkinson & Shorrocks 1977; Valente & Araújo 1986; Courtney *et al.* 1990; Valiati & Valente 1996), sucessão de espécies no mesmo recurso (Nunney 1990),

competição (Grimaldi & Jaenike 1984), agregação intra-específica e coexistência das espécies (Atkinson & Shorrocks 1984; Jaenike & James 1991; Sevenster & Van Alphen 1996), bioindicação ambiental (Mata *et al.* 2008), impacto da urbanização (Ferreira & Tidon 2005, Gottschalk *et al.* 2007) além de outros, mostram o quanto esses organismos são potenciais modelos ecológicos. Com isso, acreditamos que mesmo que nossos resultados enfoquem apenas Drosophilidae, nossas conclusões podem ser estendidas para diversos outros grupos, especialmente para outros insetos.

O bioma Cerrado, o segundo maior do Brasil em área e classificado como um dos 25 *hotspots* de conservação da biodiversidade do planeta (Myers *et al.* 2000), tem sido rapidamente degradado pela ação antrópica nas últimas décadas (Jepson 2005). Por isso, trabalhos que visam inventariar a biodiversidade desse bioma são de caráter urgente. Além disso, o Cerrado apresenta características que o torna único para diversos tipos de trabalhos ecológicos: o clima é sazonal, com uma estação seca e outra úmida, ambas muito bem definidas; possui diversas fitofisionomias que englobam formações florestais, savânicas e campestres (Ribeiro e Walter 1998), com uma flora característica e diferenciada. Assim, além da necessidade de se amostrar a diversidade do bioma, o Cerrado é um excelente local para se testar modelos que visam a heterogeneidade espacial e temporal.

É importante ressaltar que outros trabalhos estudaram a relação espécie e recursos alimentares realizados no Laboratório de Biologia Evolutiva da UnB (Leão & Tidon 2004, Roque *et al.* 2009). No entanto, este é o primeiro que se aprofunda em aspectos ecológicos, buscando responder questões sobre interações e coexistência de espécies e manutenção da biodiversidade.

## Referências

- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. 1977. Breeding site specificity in the domestic species of *Drosophila*. *Oecologia*, 29: 223-232.
- Atkinson, W. D. & Shorrocks, B. 1984. Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites - The implications for coexistence. *American Naturalist* 124: 336-351.
- Carson, H. L. 1971. The ecology of *Drosophila* breeding sites. Harold L-Lyon Arboretum Lecture, New York. 27pp.
- Courtney, S. P.; Kibota T. T. & Singleton T. A. 1990. Ecology of mushroom-feeding Drosophilidae. *Advances in Ecological Research*, 20: 225-274.
- Ferreira, L. B. & Tidon R. 2005. Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in environments with different grades of urbanization. *Biodiversity and Conservation*, 14: 1809-1821.
- Gottschalk, M. S.; De Toni D. C.; Valente V. L. S. & Hofmann P. R. P. 2007. Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) assemblages across an urbanisation gradient. *Neotropical Entomology*, 36: 848-862.
- Grimaldi, D. & Jaenike J. 1984. Competition in natural populations of mycophagous *Drosophila*. *Ecology*, 65: 1113-1120.
- Jaenike, J. & James, A. C. 1991. Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, 60: 913-928.
- Jepson W. 2005. A disappearing biome? Reconsidering land-cover change in the Brazilian savanna. *The Geographical Journal*, 171: 99-111.
- Leão B. F. D. & Tidon R. 2004. Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Annales De La Societe Entomologique De France*, 40: 285-290.
- Mata, R. A.; McGeoch M. & Tidon R. 2008. Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodiversity and Conservation*, 17: 2899-2916.
- Myers, N.; Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- Nunney, L. 1990. *Drosophila* on oranges: colonization and coexistence. *Ecology*, 71: 1904-1905.
- Powell, J. R. 1997. *Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The Drosophila Model*. - Oxford University Press, New York. 562pp.
- Ribeiro J. F. & Walter B. M. T. 1998. Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: Sano S. M. & Almeida S. P. *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa-CPAC, Planaltina. pp89-152.
- Roque, F.; Hay, J. V. & Tidon, R. 2009. Breeding sites of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. I. *Emmotum nitens* (Icacinaceae), *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and *Anacardium humile* (Anacardinaceae). *Revista Brasileira de Entomologia*. Aceito para publicação.
- Sevenster, J. G. & VanAlphen, J. J. M. 1996. Aggregation and coexistence .2. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology*, 65: 308-324.
- Tidon, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87: 233-247.
- Valente, V. L. S. & Araujo, A. M. 1986. Chromosomal-Polymorphism, Climatic Factors, and Variation in Population-Size of *Drosophila-Willistoni* in Southern Brazil. *Heredity*, 57: 149-159.
- Valiati, V. H. & Valente, V. L. S. 1996. Observations on ecological parameters of urban populations of *Drosophila paulistorum* Dobzhansky & Pavan (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 40: 225-231.

## **CAPÍTULO 1**

Este trabalho será submetido à revista *Journal of Tropical Ecology*

**O USO DO RECURSO PODE REGULAR A DINÂMICA TEMPORAL DE  
COMUNIDADES?**

Autores: Henrique Valadão<sup>1</sup>, Priscila L. Rocha<sup>2</sup>, John D. Hay<sup>1</sup> & Rosana Tidon<sup>2\*</sup>

1. Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Campus Universitário Darcy Ribeiro, 70919-970, Brasília, DF, Brasil.

2. Departamento de Genética e Morfologia, Universidade de Brasília, Campus Universitário Darcy Ribeiro, 70919-970, Brasília, DF, Brasil.



Resumo: A sazonalidade na disponibilidade de recursos é um dos fatores que influencia significativamente nos afunilamentos de populações naturais. O objetivo deste trabalho foi analisar se as variações temporais na guilda de drosofilídeos associados a frutos de *Mauritia flexuosa* podem ser explicadas pela escassez desses recursos durante a estação seca. Frutos de *M. flexuosa* foram coletados, durante um ano, em uma formação florestal no Cerrado do Brasil Central, e foram tomadas estimativas de densidade de espécies, de indivíduos e porcentagem de frutos utilizados. A guilda de drosofilídeos variou ao longo do tempo, com uma menor densidade de espécies e de indivíduos na estação seca, quando a porcentagem de frutos colonizados também foi menor. Estes resultados indicam que, apesar dos frutos estarem disponíveis durante a estação seca, eles são subutilizados. Deste modo, a disponibilidade de frutos parece não regular a comunidade durante a estação seca.

**Palavras-chave:** Cerrado, Drosophilidae, disponibilidade de recurso, mata de galeria, *Mauritia flexuosa*, variação temporal

## INTRODUÇÃO

A estrutura das comunidades varia no espaço e no tempo, e é fortemente influenciada pela heterogeneidade ambiental (Leibold *et al.* 2004, Ricklefs 2003). Mudanças de temperatura, umidade e disponibilidade dos recursos, entre outros fatores, podem alterar o tamanho, a densidade e a distribuição das populações. Parte das variações ambientais podem ter significado evolutivo, alterando a estrutura e composição genética das populações (Charton *et al.* 2000, Futuyma 1998). Entretanto, embora as relações entre organismos e ambiente sejam uma questão central na ecologia, elas ainda são pouco conhecidas (Begon *et al.* 2006).

Variações sazonais nos ambientes, comuns na natureza, podem impor condições estressantes aos indivíduos e limitar o crescimento das populações, especialmente em comunidades de insetos (Wolda 1988). Flutuações na temperatura e disponibilidade de água podem impor restrições fisiológicas (Bowler & Terblanche 2008), e paralelamente alterar a disponibilidade dos recursos necessários para o crescimento e reprodução dos indivíduos (Hone & Clutton-Brock 2007, van Schaik *et al.* 1993, Williams & Middleton 2007). Adicionalmente, interações biológicas com potencial para regular as populações, tais como competição, parasitismo e predação, também podem sofrer alterações de acordo com as diferentes estações climáticas (Veblen 2008). Tendo em vista que as espécies apresentam diferentes respostas à sazonalidade ambiental, conhecer como estes padrões sazonais afetam as populações é de fundamental importância para a compreensão das interações entre espécies. Essas informações, por sua vez, contribuem para o entendimento da dinâmica de comunidades e, conseqüentemente, para o manejo de áreas protegidas.

A diminuição de recursos alimentares experimentada pelas populações durante as estações estressantes reduz a quantidade de energia disponível para o crescimento e

reprodução (Denlinger 1980, Martins *et al.* 2006) podendo limitar seu crescimento (Pinheiro *et al.* 2002), ou até levá-las a extinções locais (Boeck *et al.* 2008). Se apenas a disponibilidade de recursos estiver regulando o tamanho populacional das espécies, então podemos esperar que as populações aumentem nas estações favoráveis, quando os recursos são abundantes, e diminuam nas estações estressantes quando os recursos são escassos. Entretanto, se uma pequena fração de recurso estiver disponível durante estações estressantes, este pode funcionar como um refúgio para a manutenção das populações que dele dependem. Nesse cenário, podemos prever que, sob condições estressantes, os recursos efêmeros que estiverem ocasionalmente disponíveis serão intensamente utilizados (Campos *et al.* 2006). De fato, alguns insetos têm suas histórias de vida reguladas pelos ciclos de abundância de recursos alimentares (Braby 1995).

A savana brasileira é um bom modelo para estudar efeitos de sazonalidade, pois é caracterizada pela alternância de estações secas e chuvosas (Eiten 1972). Esta área, localmente conhecida como Cerrado, é a maior savana em um único país, cobrindo aproximadamente 2 milhões de km<sup>2</sup> (Oliveira & Marquis 2002). É considerada um *hotspot* de biodiversidade, por ter um alto índice de endemismo e pelo alto nível de degradação, com mais de 60% de sua vegetação nativa destruída, principalmente devido às atividades humanas (Myers *et al.* 2000). A estação chuvosa vai de outubro a março, e a seca vai de abril a setembro, com precipitação média anual de 1500mm (Klink & Machado 2005), mas um evento de chuva é bem raro na estação seca. Já foi demonstrado que as populações de moscas nessa região sofrem afunilamentos durante a estação seca, e a pluviosidade parece ser um importante fator causal na flutuação populacional desses organismos (Tidon 2006).

As moscas da família Drosophilidae são excelentes modelos biológicos em estudos de genética e evolução, mas ainda relativamente pouco utilizadas para

investigar questões ecológicas (Powell 1997). Esses insetos se alimentam de microorganismos presentes em materiais biológicos em decomposição, como frutos, flores, fungos e outros, e apresentam variações sazonais bem marcantes (Barker *et al.* 2005, Dobzhansky & Pavan 1950, Kondo & Kimura 2008). No Cerrado, as populações de drosófilas apresentam picos populacionais durante a estação chuvosa e uma forte retração na estação seca, mas as razões dessa flutuação ainda não são bem compreendidas (Tidon 2006). É sabido que os ciclos populacionais de drosofilídeos são parcialmente explicados por fatores climáticos, como temperatura e umidade (David *et al.* 1983, Gilchrist *et al.* 1997, Tidon 2006), mas são poucos os estudos que focalizam a relação entre a disponibilidade de recursos e o tamanho populacional dessas moscas (Breitmeyer & Markow 1998, Dobzhansky & Pavan 1950, Moraes & Sene 2003).

No Cerrado, grande parte das espécies vegetais que produzem frutos carnosos (ideais como sítios de criação de drosofilídeos) os dispersam durante a estação chuvosa (Oliveira 1998), época em que são registrados os picos populacionais de drosofilídeos. Na estação seca, quando ocorre o afinilamento populacional dessas moscas, são encontrados relativamente poucos recursos alimentares. Nesse contexto, o presente estudo caracterizou uma assembléia de drosofilídeos associados a frutos da palmeira *Mauritia flexuosa* Linn. f., (Arecaceae) durante o período de um ano, com o intuito de investigar se a escassez de recursos para alimentação larval (sítios de criação) que caracteriza a estação seca explica o afinilamento populacional das moscas nessa estação. Essa hipótese gera as seguintes predições: (1) A densidade de espécies de drosofilídeos durante a estação seca é menor do que na estação chuvosa, quando a escassez de recursos é maior e (2) a densidade de indivíduos nos frutos e a porcentagem de frutos utilizados é maior durante a estação seca, uma vez que os indivíduos se concentram nos poucos frutos disponíveis durante esta estação.

## MÉTODOS

### *Área de estudo*

As coletas foram realizadas na Reserva Ecológica do IBGE - RECOR (15°56' S; 47°53' W). Essa reserva, juntamente com a Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília e a Fazenda Água Limpa, integra a APA Gama Cabeça de Veado, uma área de proteção ambiental contínua de 10.000 ha, representativa do bioma Cerrado. Foram amostradas seis palmeiras localizadas em uma mata de galeria inundável, das quais os frutos foram coletados mensalmente entre maio de 2006 e abril de 2007.

### *Espécie de planta*

*Mauritia flexuosa*, popularmente conhecida como buriti, é uma palmeira de origem amazônica, amplamente distribuída por toda América do Sul. Trata-se de uma espécie higrófito que ocorre agrupada em áreas brejosas ou permanentemente inundada e por isso também é conhecida como palmeira-dos-brejos. O fruto apresenta-se em forma de baga elipsóide com cerca de cinco centímetros de comprimento. Embora a frutificação seja mais intensa entre dezembro e junho (Almeida *et al.* 1998), não é raro encontrar árvores com frutos o ano todo. Há uma rica fauna de artrópodes associada à copa dessa palmeira (Gurgel-Gonçalves *et al.* 2006), sendo que seus frutos são um dos poucos recursos disponíveis para drosofilídeos durante a estação seca. *M. flexuosa* é uma das palmeiras mais importantes do Brasil, utilizada de várias formas também pela população.

### *Coletas e identificação*

Frutos foram recolhidos do solo, de modo que durante a estação seca (até o mês de agosto), época de baixa disponibilidade de frutos, todos os frutos encontrados foram coletados, e durante a estação chuvosa, apenas parte frutos foram coletados, devido à

grande abundância destes. Os frutos coletados foram armazenados em sacos plásticos e levados para o laboratório onde foram acondicionados individualmente em recipientes plásticos contendo areia úmida com solução de nipagim e tampados com tecido de tela fina. Um pedaço de algodão úmido foi mantido sobre essa tela, com o intuito de manter a umidade sempre alta. Não foram observadas grandes variações no tamanho e peso de frutos. Os adultos que emergiram foram removidos a cada dois dias, com um aspirador entomológico artesanal, e identificados ao nível de espécie por meio de chaves de identificação (Burla & Pavan 1953, Freire-Maia & Pavan 1949) e análise da terminália masculina (Malagolowkin 1952, Vilela & Bächli 1990). Todos os adultos coletados foram depositados na coleção do Laboratório de Biologia Evolutiva da Universidade de Brasília.

#### *Análise da assembléia*

O padrão de dominância das espécies na comunidade foi inferido ranqueando-se as frequências relativas de cada uma, somando todas as coletas. A relação entre espécies exóticas e neotropicais foi analisada mensalmente, para observar mudanças na composição destas duas categorias. Diferenças de densidade de espécies entre as estações seca (junho, julho e agosto) e chuvosa (dezembro, janeiro e fevereiro) foram avaliadas a partir de curvas de rarefação baseadas em amostras (EstimateS 7.5; Colwell 2005), sendo cada fruto considerado como uma amostra. Essas curvas são usadas para comparar as diferenças entre a densidade de espécies, que é o número de espécies por unidade de fruto, e não a riqueza em si (Gotelli & Colwell 2001). O teste de Mann-Whitney foi utilizado para verificar diferenças nas densidades populacionais (número médio de moscas por fruto) entre as estações seca e chuvosa. O teste binomial comparativo (Binomial Comparative Trial, Zar 1999) foi utilizado para verificar se a proporção de frutos colonizados (saturação do recurso) foi diferente entre as duas

estações. A correlação de Pearson foi aplicada para investigar como a densidade populacional se relaciona com a saturação do recurso.

## RESULTADOS

Dentre os 638 frutos coletados 245 estavam colonizados por moscas da família Drosophilidae, totalizando 3763 indivíduos pertencentes a 25 espécies, distribuídas em quatro gêneros, além de duas espécies ainda não identificadas (Apendice 1). A abundância relativa variou entre as espécies (Figura 1), com uma forte dominância de duas espécies neotropicais intimamente aparentadas, *Drosophila willistoni* e *D. fumripennis*. As quatro espécies exóticas registradas nos frutos de buriti (*D. simulans*, *D. immigrans*, *D. malerkotliana* e *Zaprionus indianus*) corresponderam conjuntamente a 11,4% de toda amostra. A relação entre espécies exóticas e endêmicas variou durante o ano (Figura 2), com um ligeiro aumento da proporção de espécies exóticas durante a estação chuvosa. Dentre as 21 espécies neotropicais encontradas, quatro são novas ocorrências para o bioma Cerrado: *Drosophila camargoi*, *D. quadrum*, *Mycodrosophila* sp e *Neotanygastrella tricoloripes*.

As curvas de rarefação estiveram bem próximas de atingir a assíntota, com poucas espécies acrescentadas após 50 amostras, para ambas as estações (seca e chuvosa). A densidade de espécies nos frutos foi menor durante a estação seca (Figura 3). A densidade populacional nos frutos também foi menor durante a estação seca ( $U=5095,00$ ;  $P<0,001$ ). Apesar da disponibilidade de frutos durante todo o período do estudo, a utilização desses recursos pelos drosofilídeos variou ao longo do tempo, com uma menor proporção de frutos colonizados durante a estação seca ( $\chi^2_{(1)}=87,54$ ;

$P < 0,001$ ). A porcentagem de frutos colonizados esteve correlacionada positivamente com a densidade de moscas ( $r = 0,654$ ;  $P < 0,05$ ) (Figura 4).

## DISCUSSÃO

*Mauritia flexuosa* apresentou uma alta riqueza de drosofilídeos quando comparado a outros sítios de criação (Leão & Tidon 2004, Vilela 2001) e em relação ao bioma Cerrado como um todo (Chaves & Tidon 2008). Esta alta riqueza, porém é caracterizada pela grande dominância de duas espécies do grupo *willstoni* (*D. willstoni* e *D. fumipennis*) que juntas perfazem 76,4% dos indivíduos amostrados. Essas espécies são características de formações florestais neotropicais, fisionomia em que o trabalho foi realizado, e são amplamente encontradas no Brasil (De Toni *et al.* 2007, Tidon 2006, Valente & Araújo 1986,). Em contrapartida, 16 espécies contribuíram com menos de 1% cada, e juntas totalizaram 4% de todos os indivíduos. Dentre essas últimas, quatro espécies pertencentes aos gêneros *Drosophila*, *Mycodrosophila* e *Neotanygastrella*, representam novos registros para o Cerrado. Esses dados reforçam a tese de que as comunidades de drosofilídeos ainda estão subamostradas no bioma, evidenciando a necessidade de mais inventários (Chaves & Tidon 2008).

Um resultado interessante foi a baixa frequência e riqueza de espécies exóticas. Apenas quatro delas foram registradas e, ainda que suas frequências variaram ao longo do ano, nunca ultrapassaram 40% da amostra. Esses dados contrastam com os padrões observados no Cerrado, onde espécies exóticas dominam as assembléias durante a estação seca e início da chuvosa, podendo ultrapassar 90% das amostras (Tidon *et al.* 2003, Tidon 2006). Outro resultado que merece destaque é a baixa frequência de *Z. indianus*, espécie que invadiu a região Neotropical no final do século XX (Vilela 1999)



e que se tornou predominante no Cerrado, especialmente em áreas de vegetação aberta (Leão & Tidon 2004).

Nossos dados corroboram a premissa de que a densidade de espécies é menor na estação seca. Variações da densidade de espécies sob diferentes condições ambientais já foram observadas para vários grupos de dípteros (Argemi *et al.* 1999, Folgarait *et al.* 2005), coleópteros (Botes *et al.* 2007, Crist & Ahren 1999) e formigas, nas quais variações na riqueza (e na densidade) de espécies parecem ser causadas por uma combinação de estresse ambiental e competição (Parr *et al.* 2005). No Cerrado, a estação seca corresponde a uma época de forte estresse ambiental para a maioria dos insetos, com condições de temperatura e umidade bem abaixo do ótimo das espécies (David *et al.* 1983, Janzen 1973, Tidon 2006). Neste sentido, as pressões seletivas podem estar atuando de forma severa, com poucas espécies gerando descendentes em níveis que possam ser detectados.

Durante a estação seca, tanto a densidade de drosofilídeos nos frutos como a proporção de frutos utilizados foram baixas, indicando que a utilização dos recursos nesse período é menor do que na estação chuvosa (quando a densidade de drosofilídeos e a proporção de frutos utilizados são mais altas). Esses resultados refutam a hipótese de que a escassez de recursos - que caracteriza a estação seca - explica o afunilamento populacional das moscas nessa estação. É possível que o tamanho das populações de moscas seja regulado por fatores abióticos, tais como temperatura e umidade, ou por fatores intrínsecos das espécies, como diapausa. Adicionalmente, tendo em vista que poucas espécies no Cerrado dispersam seus frutos na estação seca (Oliveira 1998), pode ser que a retração populacional observada nesse período seja impulsionada pela diminuição da quantidade do recurso como um todo, apesar de uma parte dele (i.e frutos de *M. flexuosa*) ainda estar presente. De qualquer maneira, esta espécie vegetal

desempenha um papel muito importante na história de vida destes insetos, mantendo as populações, mesmo que em baixas densidades.

É possível que a qualidade (e não a quantidade) do recurso possa variar entre as estações e assim regular as populações. É importante considerar que a sazonalidade do bioma Cerrado pode alterar profundamente a composição dos frutos, especialmente a quantidade de água e açúcares presente neles. Conseqüentemente, a microbiota decompositora, que serve de alimento para as larvas das moscas, também pode ser alterada, refletindo nas populações dos drosofilídeos. Lipídeos são um bom indicador de qualidade de frutos, e a quantidade destes em frutos neotropicais varia ao longo do ano, sendo maior durante estações chuvosas (Worman & Chapman 2005). Deste modo, mesmo que os frutos estejam disponíveis durante os períodos mais estressantes, seus valores nutricionais podem estar comprometidos a ponto de muitos não poderem sustentar as populações.

Em suma, nosso estudo mostra que a palmeira *Mauritia flexuosa* suporta uma rica fauna de drosofilídeos, alguns não registrados anteriormente no Cerrado, com predomínio de espécies neotropicais, além de prover novas informações sobre a relação espécie-recurso. A redução na quantidade relativa de frutos utilizados e na densidade individual de moscas durante a estação seca sugere que a população não está sendo regulada pela disponibilidade de frutos, mas sim por outros mecanismos. Estudos que investiguem a variação da qualidade dos frutos ao longo do ano e os fatores intrínsecos das espécies, como diapausa, são necessários para aprimorar o entendimento da dinâmica temporal dessas comunidades.

## LITERATURA CITADA

- ALMEIDA, S. P., PROENÇA, C. E. B., SANO, S. M. & RIBEIRO, J. F. 1998. Cerrado: espécies vegetais úteis. Embrapa-CPAC, Planaltina. 464pp.
- ARGEMI, M., MONCLUS, M., MESTRES, F. & SERRA, L. 1999. Comparative analysis of a community of Drosophilids (Drosophilidae; Diptera) sampled in two periods widely separated in time. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 37(4):203-210.
- BARKER, J. S. F., KREBS, R. A. & DAVIES, H. I. 2005. Geographical distributions, relative abundance and coexistence of *Drosophila aldrichi* and *Drosophila buzzatii* in Australia. *Austral Ecology* 30(5):546-557.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. 2006. Ecology: From Individuals to Ecosystems (4th edition edition). Blackwell Publishing, Oxford. 738pp.
- BOECK, H. J., VISSCHER, A., MILBAU, A. & NIJS, I. 2008. Quantifying the randomness of extinctions. *Ecography* 31(3):327-334.
- BOWLER, K. & TERBLANCHE, J. S. 2008. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? *Biological Reviews* 83(3):339-355.
- BRABY, M. F. 1995. Reproductive Seasonality in Tropical Satyrine Butterflies - Strategies for the Dry Season. *Ecological Entomology* 20(1):5-17.
- BREITMEYER, C. M. & MARKOW, T. A. 1998. Resource availability and population size in cactophilic *Drosophila*. *Functional Ecology* 12(1):14-21.
- BURLA, H. & PAVAN, C. 1953. The 'calloptera' group of species (Drosophilidae, Diptera). *Revista Brasileira de Biologia* 13:291-314.
- CAMPOS, W. G., SCHOEREDER, J. H. & DESOUZA, O. F. 2006. Seasonality in neotropical populations of *Plutella xylostella* (Lepidoptera): resource availability and migration. *Population Ecology* 48(2):151-158.
- CHAVES, N. B. & TIDON, R. 2005. Drosophilidae of the Brazilian Savanna, the forgotten ecosystem. *Drosophila Information Service* 88:25-27.
- COLWELL, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and application.
- COSTA, G. C., NOGUEIRA, C., MACHADO, R. B. & COLLI, G. R. 2007. Squamate richness in the Brazilian Cerrado and its environmental-climatic associations. *Diversity and Distributions* 13(6):714-724.
- DAVID, J. R., ALLEMAND, R., VAN HERREWEGE, J. & COHET, Y. 1983. Ecophysiology: abiotic factors. Pp. 105-170 in Ashburner, M., Carson, H. & Thompson, J. N., Jr. (eds.). *Genetics and biology of Drosophila*. Academic Press, New York.
- DE TONI, D. C., GOTTSCHALK, M. S., CORDEIRO, J., HOFMANN, P. P. R. & VALENTE, V. L. S. 2007. Study of the Drosophilidae (Diptera) communities on Atlantic Forest islands of Santa Catarina State, Brazil. *Neotropical Entomology* 36(3):356-375.
- DENLINGER, D. L. 1980. Seasonal and Annual Variation of Insect Abundance in the Nairobi-National-Park, Kenya. *Biotropica* 12(2):100-106.

- DOBZHANSKY, T. & PAVAN, C. 1950. Local and Seasonal Variations in Relative Frequencies of Species of *Drosophila* in Brazil. *Journal of Animal Ecology* 19(1):1-14.
- FOLGARAIT, P. J., BRUZZONE, O., PORTER, S. D., PESQUERO, M. A. & GILBERT, L. E. 2005. Biogeography and macroecology of phorid flies that attack fire ants in south-eastern Brazil and Argentina. *Journal of Biogeography* 32(2):353-367.
- FREIRE-MAIA, N. & PAVAN, C. 1949. Introdução ao estudo da drosófila. *Cultus* 1:1-171.
- FUTUYMA, D. J. 1998. Evolutionary biology (3rd edition edition). Sinauer Associates, Massachusetts. 763pp.
- GILCHRIST, G. W., HUEY, R. B. & PARTRIDGE, L. 1997. Thermal sensitivity of *Drosophila melanogaster*: Evolutionary responses of adults and eggs to laboratory natural selection at different temperatures. *Physiological Zoology* 70(4):403-414.
- GOTELLI, N. J. & COLWELL, R. K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4(4):379-391.
- GURGEL-GONÇALVES, R., PALMA, A. R. T., MOTTA, P. C., BAR, M. E. & CUBA, C. A. C. 2006. Arthropods associated with the crown of *Mauritia flexuosa* (Arecaceae) palm trees in three different environments from Brazilian Cerrado. *Neotropical Entomology* 35(3):302-312.
- HONE, J. & CLUTTON-BROCK, T. H. 2007. Climate, food, density and wildlife population growth rate. *Journal of Animal Ecology* 76(2):361-367.
- KLINK, C. A. & MACHADO, R. B. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19(3):707-713.
- KONDO, M. & KIMURA, M. T. 2008. Diversity of drosophilid flies on Kume-jima, a subtropical island: comparison with diversity on Iriomote-jima. *Entomological Science* 11(1):7-15.
- LEÃO, B. F. D. & TIDON, R. 2004. Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Annales De La Societe Entomologique De France* 40(3-4):285-290.
- LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7(7):601-613.
- MALAGOLOWKIN, C. 1952. Sobre a genitália dos “Drosophilidae” (Diptera). III. Grupo willistoni do gênero “Drosophila”. *Revista Brasileira de Biologia* 12(1):79-96.
- MARTINS, E. G., BONATO, V., DA-SILVA, C. Q. & DOS REIS, S. F. 2006. Seasonality in reproduction, age structure and density of the gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia : Didelphidae) in a Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 22:461-468.
- MORAES, E. M. & SENE, F. M. 2003. Relationships between necrotic cactus availability and population size in a cactophilic *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) located on a sandstone table hill in Brazil. *Revista De Biologia Tropical* 51(1):205-212.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R. A., MITTERMEIER, C. G., DA FONSECA, G. A.

- B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772):853-858.
- OLIVEIRA, P. E. 1998. Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. Pp. 169-192 in Sano, S. M. & Almeida, S. P. (eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Embrapa-CPAC, Planaltina.
- OLIVEIRA, P. S. & MARQUIS, R. J. 2002. The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of Neotropical savanna. Columbia University Press, New York. 398pp.
- PALSTRA, F. P., O'CONNELL, M. F. & RUZZANTE, D. E. 2007. Population structure and gene flow reversals in Atlantic salmon (*Salmo salar*) over contemporary and long-term temporal scales: effects of population size and life history. *Molecular Ecology* 16(21):4504-4522.
- PINHEIRO, F., DINIZ, I. R., COELHO, D. & BANDEIRA, M. P. S. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology* 27(2):132-136.
- POWELL, J. R. 1997. Progress and Prospects in Evolutionary Biology: The Drosophila Model. Oxford University Press, Oxford. 562 pp pp.
- RICKLEFS, R. 2003. A economia da natureza (3ª edição edition). Editora Guanabara Koogan S. A, Rio de Janeiro. 503pp.
- SCHMIDT, N. M., BERG, T. B., FORCHHAMMER, M. C., HENDRICHSEN, D. K., KYHN, L. A., MELTOFTE, H. & HOYE, T. T. 2008. Vertebrate predator-prey interactions in a seasonal environment. Pp. 345-370. *Advances in Ecological Research, Vol 40*.
- SCHMIDT, N. M., BERG, T. B., FORCHHAMMER, M. C., HENDRICHSEN, D. K., KYHN, L. A., MELTOFTE, H. & HOYE, T. T. 2008. Vertebrate predator-prey interactions in a seasonal environment. Pp. 345-370. *Advances in Ecological Research, Vol 40*. ELSEVIER ACADEMIC PRESS INC, San Diego.
- TIDON, R. 2006. Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society* 87(2):233-247.
- TIDON, R., LEITE, D. F. & LEO, B. F. D. 2003. Impact of the colonisation of Zaprionus (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. *Biological Conservation* 112(3):299-305.
- VALENTE, V. L. S. & ARAUJO, A. M. 1986. Chromosomal-Polymorphism, Climatic Factors, and Variation in Population-Size of Drosophila-Willistoni in Southern Brazil. *Heredity* 57:149-159.
- VANSCHAIK, C. P., TERBORGH, J. W. & WRIGHT, S. J. 1993. The Phenology of Tropical Forests - Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- VEBLER, K. E. 2008. Season- and herbivore-dependent competition and facilitation in a semiarid savanna. *Ecology* 89(6):1532-1540.
- VILELA, C. R. 1999. Is Zaprionus indianus Gupta 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical region? *Drosophila Information Service* 82:37-39.
- VILELA, C. R. 2001. Breeding sites of Neotropical Drosophilidae (Diptera). III. Rotting infructescences of Philodendron bipinnatifidum (Araceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 46:339-344.

VILELA, C. R. & BÄCHLI, G. 1990. Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 63:1-332.

WILLIAMS, S. E. & MIDDLETON, J. 2008. Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: implications for global climate change. *Diversity and Distributions* 14(1):69-77.

WOLDA, H. 1988. Insect Seasonality – Why? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:1-18.

WORMAN, C. O. & CHAPMAN, C. A. 2005. Seasonal variation in the quality of a tropical ripe fruit and the response of three frugivores. *Journal of Tropical Ecology* 21:689-697.

ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis (4<sup>th</sup> edition). Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ. 1 v. 663 pp.

## Legenda das figuras

Figura 1. Abundância relativa das espécies de drosofilídeos que se criam em *Mauritia flexuosa*. WIL: *D. willistoni*, FUM: *D. fumipennis*, SIM: *D. simulans*, IMM: *D. immigrans*, MLK: *D. malerkotliana*, PRO: *D. prosaltans*, STU: *D. stutervanti*, NEB: *D. nebulosa*, MIC: *Mycodrosophila sp.*, CUA: *D. cuaso*, PMD: *D. paramediostriata*, ZAP: *Zaprionus indianus*, MED: *D. mediostriata*, ORN: *D. ornatifrons*, CAM: *D. camargoi*, MDS: *D. mediosignata*, CAL: *D. calloptera*, DRE: *D. dreyfusi*, ATR: *D. atrata*, NEO: *N. tricoloripes*, SHI: *D. shildi*, MAC: *D. maculifrons*, CAP: *D. capricorni*, BOC: *D. bocainensis*, QUA: *D. quadrum*.

Figura 2. Variação temporal na emergência (%) de drosofilídeos neotropicais e exóticos em frutos de *Mauritia flexuosa*.

Figura 3. Densidade de espécies mostrada pelas curvas de rarefação (baseada em amostra) das espécies de drosofilídeos que emergiram de *Mauritia flexuosa* na estação seca (junho, julho e agosto, n=148) e na estação chuvosa (dezembro, janeiro e fevereiro, n=160).

Figura 4. Uso de *Mauritia flexuosa* por drosofilídeos de maio de 2006 a abril de 2007. A linha contínua representa o número médio de moscas por frutos e a linha pontilhada, a porcentagem de frutos colonizados. Valores acima da linha contínua referem se ao total de frutos coletados em cada mês.

## Figuras

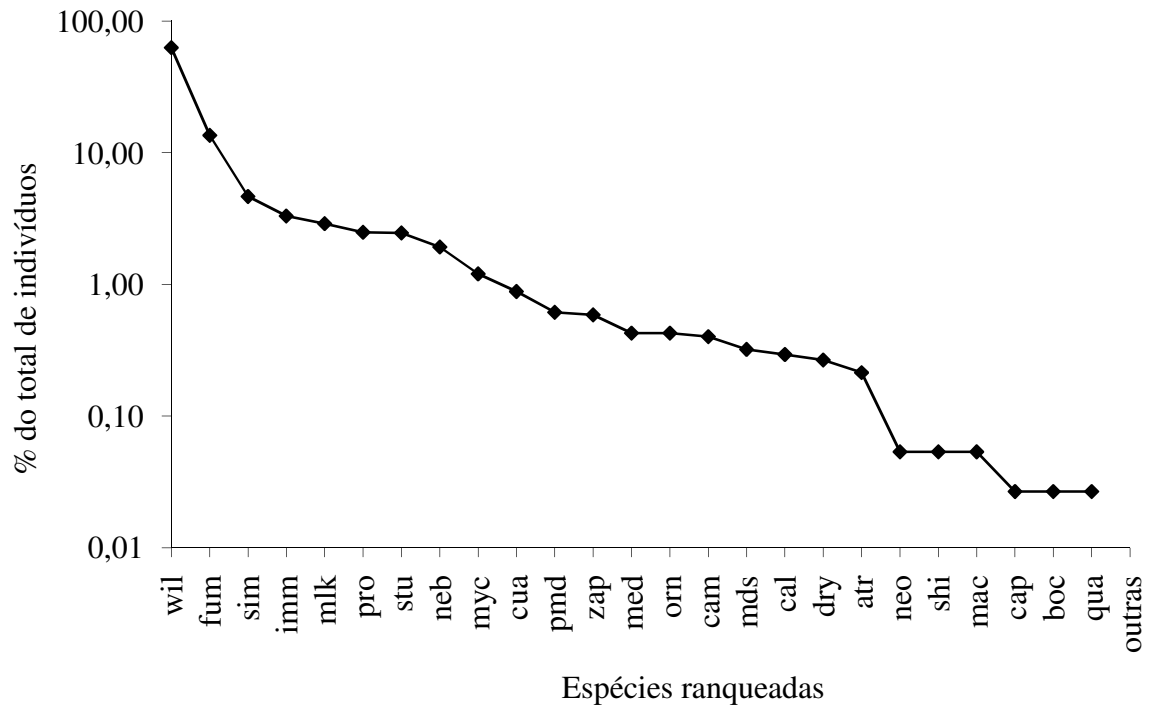


Fig. 1

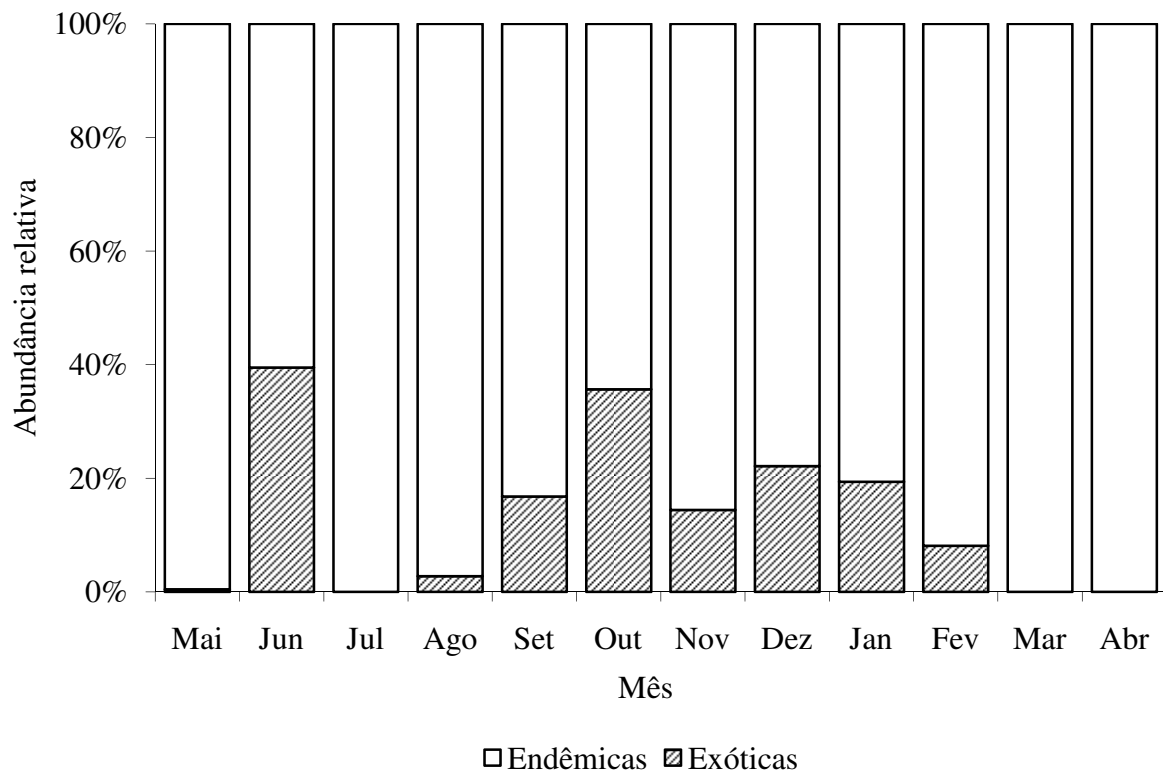


Fig. 2



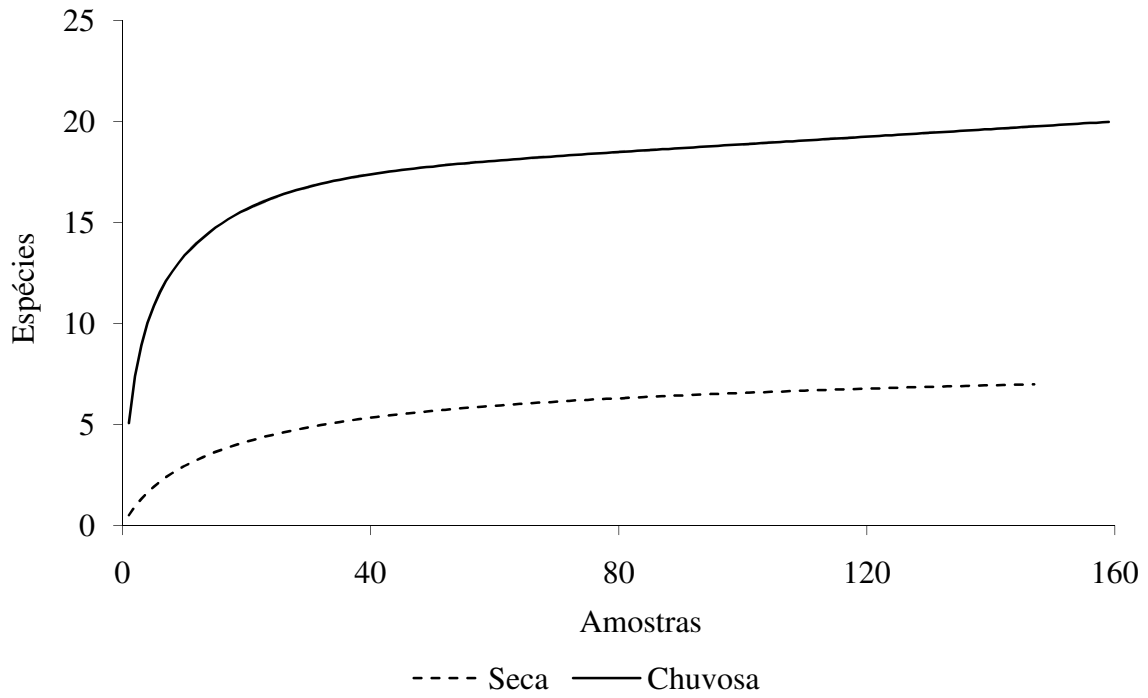


Fig. 3

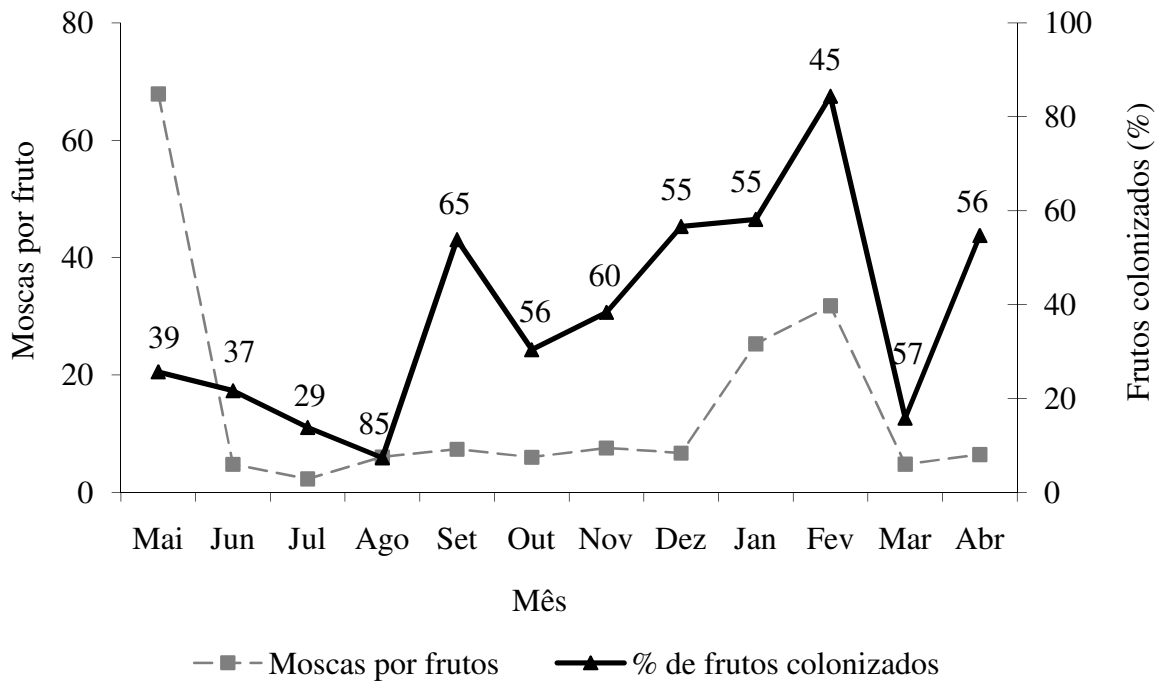


Fig. 4

Apêndice 1. Abundância das espécies de Drosophilidae criados em frutos de *Mauritia flexuosa*.

Espécie	Total
<i>Drosophila willistoni</i> Sturtevant, 1916	2351
<i>D. fumipennis</i> Duda, 1925	507
<i>D. simulans</i> Sturtevant, 1919	174
<i>D. immigrans</i> Sturtevant, 1921	124
<i>D. malerkotliana</i> Parshad & Paika, 1964	108
<i>D. prosaltans</i> Duda, 1927	93
<i>D. stutervanti</i> Duda, 1927	92
<i>D. nebulosa</i> Sturtevant, 1916	72
<i>Mycodrosophila</i> sp.	45
<i>D. cuaso</i> Bächli, Vilela & Ratcov, 2000	33
<i>D. paramediostriata</i> Townsend & Wheeler, 1955	23
<i>Zaprionus indianus</i> Gupta, 1970	22
<i>D. mediostriata</i> Duda, 1925	16
<i>D. ornatifrons</i> Duda, 1927	16
<i>D. camargoi</i> Dobzhansky & Pavan in Pavan, 1950	15
<i>D. mediosignata</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	12
<i>D. calloptera</i> Schiner, 1868	11
<i>D. dreyfusi</i> Dobzhansky & Pavan, 1943	10
<i>D. atrata</i> Burla & Pavan, 1953	8
<i>Neotanygastreia tricoloripes</i> Duda, 1925	2
<i>D. schildi</i> Malloch, 1924	2
<i>D. maculifrons</i> Duda, 1927	2
<i>D. capricorni</i> Dobzhansky and Pavan, 1943	1
<i>D. bocainensis</i> Pavan and da Cunha, 1947	1
<i>D. quadrum</i> Wiedemann, 1830	1
Grupo <i>tripunctata</i> não identificado	8
Outras	10

## **CAPÍTULO 2**

Este trabalho será submetido à revista *Journal of Animal Ecology*

**VARIAÇÃO TEMPORAL NA AGREGAÇÃO ESPACIAL DE UMA  
COMUNIDADE DE DROSOPHILIDAE (INSECTA, DIPTERA)**

Autores: Henrique Valadão<sup>1</sup> & Rosana Tidon<sup>2\*</sup>

1. Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, ICC Sul, térreo, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Asa Norte, 70919-970, Brasília, DF, Brasil. henriquevaladao@yahoo.com.br

2. Departamento de Genética e Morfologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, ICC Sul, térreo, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Asa Norte, 70919-970, Brasília, DF, Brasil. rotidon@unb.br

## SUMÁRIO

1. O modelo de coexistência por agregação prediz que a coexistência estável de espécies que utilizam recursos efêmeros e fragmentados é possível através de uma alta agregação intra-específica nos fragmentos de recursos. Apesar desse modelo ser amplamente aceito, nada se sabe sobre a influência da variação temporal nos padrões de agregação e coexistência.
2. Nosso estudo mostra que os drosofilídeos associados aos frutos de *Solanum lycocarpum* em uma área savânica se distribuem de forma agregada nos fragmentos de recurso, e que essa agregação promove a coexistência da maioria das espécies, especialmente durante a estação chuvosa.
3. Os padrões de agregação e de coexistência variaram ao longo das estações, com uma diminuição da intensidade da agregação e da estabilidade da coexistência na estação seca. Este resultado indica que estações estressantes podem alterar o padrão de distribuição espacial, fragilizando a estabilidade da comunidade.
4. A co-ocorrência de espécies quase não sofreu alterações entre as estações, indicando que a agregação das espécies potencialmente competidoras é o principal fator promotor da coexistência. A exceção foi *Drosophila mercatorum*, uma espécie neotropical, que passou de um padrão de alto encontro na estação chuvosa para encontros abaixo do esperado na estação seca.
5. A persistência das espécies que não atingiram o critério de coexistência e as que não foram registradas na estação seca pode ser possível através da utilização de outros recursos.

**Palavras-chave:** Agregação intraespecífica, associação de espécies, estabilidade da coexistência.

## INTRODUÇÃO

O entendimento dos mecanismos promotores de coexistência entre espécies competidoras tem sido um dos grandes objetivos da ecologia de comunidades. Trabalhos clássicos sobre competição concluíram que o número de espécies que podem coexistir deve ser inferior à quantidade de recursos limitantes ou de nichos disponíveis (MacArthur & Levins 1964, Schoener 1974). Adicionalmente, a heterogeneidade ambiental pode acrescentar novos eixos por onde os nichos das espécies podem se diferenciar (Amarasekare 2003) e mesmo em ambientes homogêneos as espécies podem coexistir se o efeito da competição intra-específica exceder o da interespecífica (Levin 1970).

A coexistência ainda pode ser alcançada sem que ocorra nenhum tipo de diferenciação de nicho, mesmo com índices de competição aparentemente altos (Begon, Harper & Townsend 2006). Shorrocks, Atkinson & Charlesworth (1979) sugeriram que recursos efêmeros e fragmentados frequentemente comportam potenciais competidores distribuídos de forma agregada intra-especificamente nos fragmentos de recursos, e este tipo de distribuição pode proporcionar a coexistência estável, ou seja, as espécies conseguiriam se recuperar caso suas populações fossem reduzidas. Como indivíduos presentes em um fragmento de recurso não interagem com indivíduos de outros, a agregação dos competidores reduz os níveis de competição interespecífica suficientemente para que a coexistência estável possa ocorrer (Ives 1991). Exemplos comuns desse tipo de recurso são frutos, carcaças, fungos e esterco, e são utilizados por insetos durante o estágio larval (Sevenster 1996).

O modelo de agregação foi testado em vários táxons: moscas (Ives 1991; Sevenster & van Alphen 1996; Inouye 2005; Takahashi, Tuno & Kagaya 2005; Reader,

Cornell & Rohani 2006), besouros (Horgan 2006; Moura *et al.* 2005, Larsen *et al.* 2005), pulgas (Krasnov *et al.* 2006) e até cracas (Hayashi & Tsuji 2008), e todos esses estudos mostraram que a coexistência de várias espécies pode ser explicada pela agregação intra-específica dos competidores. Além de promover a coexistência, a agregação promove uma alta diversidade de espécies (Krigjer & Sevenster 2001). Sabe-se também que estes padrões são afetados por diferentes fatores, como escala espacial (Hutton & Giller 2004; Inouye 2005), heterogeneidade espacial (Woodcock, Watt & Leather 2002) e perturbação ambiental (Krigjer & Sevenster 2001). Estudos relacionando a importância da partição de nicho também foram realizados, mas ainda sem respostas conclusivas (Toda, Kimura & Tuno 1999; Wertheim *et al.* 2000; Takahashi *et al.* 2005).

Apesar dos vários trabalhos utilizando o modelo da agregação, ainda não se sabe a influência temporal nos padrões de agregação e coexistência. A sazonalidade pode alterar profundamente a dinâmica das comunidades (Wolda 1988) em termos de riqueza, abundância e composição. Consequentemente, as relações entre os indivíduos também são alteradas, refletindo nos padrões de agregação e na estabilidade da coexistência. Por essa razão, é necessário avaliar os efeitos temporais nesse modelo, especialmente devido à variação na disponibilidade dos recursos (Krigjer & Sevenster 2001)

Neste estudo, nós avaliamos a comunidade de drosofilídeos que utiliza frutos de *Solanum lycocarpum* St. Hil. (Solanaceae) como sítio de criação. Foram comparadas a agregação intra-específica e a estabilidade da coexistência de cada espécie entre as duas estações do ano (seca e chuvosa), com o intuito de testar as seguintes predições: (1) a guilda de drosofilídeos que se cria em *S. lycocarpum* possui uma distribuição intra-específica agregada nos fragmentos de recurso, (2) essa guilda coexiste de forma

estável, e (3) os padrões de agregação e coexistência diferem entre as estações seca e chuvosa.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado no bioma Cerrado, um complexo de savanas localizado no interior do Brasil, sendo o segundo maior bioma da América do Sul (Oliveira & Marquis 2002) e um dos 25 hotspots de biodiversidade do mundo (Myers *et al.* 2000). Nesse bioma ocorrem diversas fitofisionomias, desde campos limpos a matas de galeria inundáveis, mas com predomínio de áreas savânicas, e com uma sazonalidade temporal bem marcante (Eiten 1972), com uma estação quente e chuvosa e outra fria e seca. As coletas foram feitas na Reserva Ecológica do IBGE – RECOR (15°56' S; 47°53' W), localizada 35 km ao sul de Brasília. Essa reserva, juntamente com a Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília e a Fazenda Água Limpa, integra a APA Gama Cabeça de Veado, uma área de proteção ambiental contínua de 10.000 ha, representativa do bioma Cerrado.

### **Espécie de planta**

*Solanum lycocarpum*, uma espécie neotropical da família Solanaceae, é especialmente abundante no centro-oeste e sudeste do Brasil, onde é conhecida popularmente como "fruta do lobo", "lobeira" ou "jurubebão". É uma árvore pequena, com aproximadamente 2,5 m de altura, caule retorcido, áspero, folhas com espinhos e frutos comestíveis. Seu fruto é de forma globular, com 8-12 cm de diâmetro, e pode ser usado como sedativo, diurético, antiepilético, e antiespasmódico (Chang *et al.* 2002).



Dados preliminares obtidos por nosso grupo sugerem que frutos de *S. lycocarpum*, um dos mais abundantes frutos carnosos nativos da região, são importantes sítios de oviposição de drosofilídeos no Cerrado (Leão & Tidon 2004).

### **Coletas e identificação**

As coletas ocorreram em uma área de cerrado sentido restrito, próxima a sede da reserva. Frutos caídos de cinco árvores não distantes mais de cinco metros entre si foram coletados uma vez por mês durante os meses da estação chuvosa (janeiro, fevereiro e março) e da estação seca (julho, agosto e setembro) e levados para o laboratório em sacos plásticos. No laboratório, os frutos foram pesados e acondicionados individualmente em recipientes plásticos contendo vermiculita úmida com solução de nipagim, um inibidor de fungos filamentosos, e tampados com tecido de tela fina. Os adultos que emergiram foram removidos a cada dois dias com um aspirador entomológico artesanal e identificados ao nível de espécie por meio de chaves de identificação (Freire-Maia & Pavan 1949) e análise da terminália masculina (Malagolowkin 1952, Vilela & Val 1985, Vilela & Bächli 1990). Indivíduos da ordem Hymenoptera que emergiram foram identificados no nível de ordem. Todos os adultos coletados foram depositados na coleção do Laboratório de Biologia Evolutiva da Universidade de Brasília.

### **Análise dos dados**

O padrão de distribuição das espécies nos frutos individuais (fragmentos) foi examinado seguindo a proposta de Sevenster (1996). Para isso, foi calculado o índice de agregação intra-específica  $J_x$ , que é o aumento proporcional no número médio de

encontros conspecíficos relativos a uma distribuição aleatória, conforme a seguinte equação:

$$J_x = \left( \frac{\sum e_i}{N^2} \times \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{e_i} \right) - 1$$

em que variável  $e_i$  é o peso do fruto  $i$ ,  $n_i$  é o número de indivíduos no fruto  $i$  e  $N$  é o total de indivíduos. A variável  $e_i$  representa o tamanho do nicho e é proporcional à capacidade suporte do fruto (para maiores informações, ver Sevenster 1996). Para valores de  $J=0$ , a espécie apresenta uma distribuição aleatória nos fragmentos, enquanto que  $J>0$  significa distribuição agregada da espécie e  $J<0$  distribuição uniforme. Um valor de  $J=0,5$ , por exemplo, significa um aumento de 50% na densidade de conspecíficos.

Adicionalmente, foi calculada a agregação da espécie competidora,  $J_y$ , que é o aumento da agregação desse competidor em relação a uma amostra aleatória. Como na natureza as espécies não competem aos pares, a espécie denotada por  $y$  foi substituída por uma única “super-espécie”, composta por todas as outras espécies amostradas reunidas, e sendo denotada a partir daqui por pelo acrônimo “- $x$ ”. Esta suposição, apesar de eliminar as diferenças entre as espécies, parece ser razoável, uma vez que as espécies que dividem os mesmos fragmentos devem apresentar uma alta similaridade ecológica (Sevenster & van Alphen 1996; Wertheim *et al.* 2000).

O grau de associação entre espécies  $C_{xy}$ , que é o aumento proporcional no número médio de encontros de competidores hetero-específicos relativos a uma distribuição aleatória, é análogo ao  $J$  e calculado de acordo com a equação:

$$C_{x-x} = \left( \frac{\sum e_i}{N_x \cdot N_{-x}} \times \sum \frac{n_{xi} \cdot n_{-xi}}{e_i} \right) - 1$$

sendo que  $x$  denota a espécie focal e  $-x$  o conjunto das espécies competidoras. Para valores de  $C=0$  os competidores hetero-específicos estão distribuídos de forma

aleatória em relação um ao outro, enquanto que  $C > 0$  significa uma associação entre as espécies (partilha dos fragmentos de recursos) e  $C < 0$  uma separação das espécies pelos fragmentos de recursos. Tanto  $J$  com  $C$  variam entre -1 e infinito. Parasitóides de *Drosophilidae* foram incluídos nos cálculos de  $J_{-x}$  e de  $C_{x-x}$ , uma vez que seus hospedeiros eram competidores antes de serem mortos.

Por fim, foi calculado o índice de facilitação de coexistência  $T_{x-x}$ , para verificar a persistência da espécie na presença de outras espécies potenciais competidoras. Esse índice é interpretado como o efeito relativo da agregação do competidor na coexistência das espécies e é calculado segundo a equação:

$$T_{x-x} = \frac{C_{x-x} + 1}{J_{-x} + 1}$$

O valor de  $T_{x-x}$  vai de zero ao infinito e a espécie  $x$  persistirá na presença das espécies competidoras ( $-x$ ) se o valor deste índice for menor do que um. Valores mais próximos de zero indicam uma maior estabilidade. É importante destacar que é a agregação dos competidores ( $J_{-x}$ ) e não da espécie focal que é importante para a coexistência, e a persistência das espécies a longo prazo pode ser alcançada tanto por uma baixa associação entre espécies quanto por uma alta agregação dos competidores.

Para o cálculo dos índices supracitados, apenas os táxons com mais de 20 indivíduos e os frutos com mais de 20 emergências de drosofilídeos foram incluídos. Esse procedimento visou eliminar da amostra frutos pouco utilizados e táxons pouco representados (Werthein *et al.* 2000). As estimativas de erro de  $J_x$ ,  $J_{-x}$ ,  $C_{x-x}$  e  $T_{x-x}$  foram obtidas pelo método *jackknife* e os valores dos índices encontrados nas estações chuvosa e seca foram comparados. O nível de significância utilizado foi de 5%.

## RESULTADOS

Do total de 146 frutos de *Solanum lycocarpum* coletados (85 na estação chuvosa e 61 na estação seca), 102 estavam colonizados por 14750 indivíduos da ordem Diptera, dos quais 87,4% pertenciam a 20 espécies da família Drosophilidae. A Tabela 1 apresenta um sumário das abundâncias absolutas das espécies encontradas, juntamente com seus respectivos acrônimos.

### Padrões de agregação e coexistência das espécies

Os valores de agregação intra-específica ( $J_x$ ) variaram amplamente entre as espécies, mas todos foram positivos tanto na estação chuvosa quanto na seca (Tabela 2), indicando que as espécies tendem a se distribuir de forma agregada nos fragmentos de recursos. Os valores de agregação dos competidores de cada espécie ( $J_{-x}$ ) também foram todos positivos (Tabela 3), demonstrando que os competidores também se distribuem de forma agregada

A associação das espécies com seus competidores ( $C_{x-x}$ ) foi quase sempre positiva, indicando que os encontros entre as espécies são maiores do que o esperado ao acaso, embora bem próximos de zero, sendo em sua maioria bem fracos (Tabela 4). As duas exceções foram *Zaprionus indianus* nas duas estações e *Drosophila mercatorum* na estação seca, que apresentaram valores negativos, ainda que próximos de zero, indicando que essas espécies apresentam associações abaixo do esperado ao acaso.

O critério de coexistência estável entre as espécies ( $T_{x-x}$ ) foi quase sempre menor do que um, mostrando que quase todas coexistem de forma estável (Tabela 5). *Drosophila cardini* superou o limiar na estação chuvosa e *D. simulans* não diferiu de

um na estação seca, indicando que estas espécies podem vir a ser excluídas dessa comunidade.

### **Diferenças nos padrões de agregação e coexistência entre as estações**

Como foi possível calcular os índices de agregação apenas para quatro espécies e para o grupo de dípteros não drosofilídeos durante a estação seca, a comparação foi feita apenas baseada nestes cinco grupos. Os valores de agregação intra-específica das espécies ( $J_x$ ) foram menores durante a estação seca para todas as espécies (Tabela 6). Do mesmo modo, os valores de agregação dos competidores ( $J_{-x}$ ) também diminuíram (Tabela 7).

A associação entre uma espécie e seus competidores ( $C_{x-x}$ ) não variou muito entre as estações, sendo diferente apenas para *D. simulans*, *D. melanogaster* e *D. mercatorum* (Tabela 8). A única espécie que variou amplamente foi *D. mercatorum*, que passou de uma alta associação com seus competidores na estação chuvosa para um padrão de associação negativa na estação seca.

Por fim, o índice de coexistência estável ( $T_{x-x}$ ) foi diferente entre as estações chuvosa e seca para todas as espécies (Tabela 9). Na maioria delas, esse índice foi mais elevado na estação seca, indicando uma diminuição da estabilidade da coexistência das espécies. A única exceção foi *D. mercatorum* que atingiu uma maior estabilidade durante a estação seca.

## **DISCUSSÃO**

Nossos dados sugerem que a agregação dos drosofilídeos nos frutos de *Solanum lycocarpum* parece ser o mecanismo que promove a coexistência das espécies nesse

recurso. A alta agregação intraespecífica da “super-espécie” permitiu, apesar do encontro entre espécies ter sido maior do que o esperado, a coexistência da maioria das espécies nas duas estações. Assim, este estudo corrobora o modelo de “coexistência por agregação”, e provê novas informações de como a heterogeneidade temporal pode afetar a estabilidade das comunidades em recursos efêmeros e fragmentados. É importante ressaltar que este é o primeiro trabalho com esse modelo realizado em área savânica.

### **Agregação das espécies e da “super-espécie”**

Todas as espécies e seus respectivos competidores se distribuíram de forma agregada tanto na estação chuvosa quanto na seca. Embora os mecanismos que promovem a agregação ainda não estejam suficientemente esclarecidos, foram propostas algumas explicações nos últimos 30 anos. Atkinson & Shorrocks (1984), por exemplo, sugeriram que a agregação ocorre se a visita das fêmeas nos fragmentos de recursos e o tamanho da ninhada forem aleatórios. Por outro lado, Ives (1991) propôs que diferenças na qualidade dos fragmentos de recursos explicariam a agregação nestes fragmentos, e posteriormente foi sugerido que cada espécie deve ser atraída por diferentes características de cada fragmento (Sevenster & van Alphen 1996; Jaenike & James 1991). Portanto, é possível que a agregação observada neste estudo se deva a atração diferenciada das espécies em função das variações na qualidade dos frutos de *S. lycocarpum*.

Os índices de agregação calculados para cada espécie variaram largamente. *Drosophila busckii* apresentou um grau de agregação muito superior ao de todas as outras espécies avaliadas neste estudo. Essa é a única espécie cosmopolita do sub-gênero *Dorsilopha*, o qual inclui outras três espécies distribuídas na região Oriental. Os outros sub-gêneros de *Drosophila* (*Drosophila* e *Sophophora*) são numerosos e

apresentam um grande número de espécies na Região Neotropical (Grimaldi 1990). Assim, devido a sua história filogenética, é possível que *D. busckii* selecione fragmentos de recurso com características peculiares, como uma microbiota decompositora específica.

### **Associação entre espécies**

As associações entre as espécies e seus competidores foram quase sempre positivas, porém na maioria das vezes foram fracas. Essas associações dificultam a coexistência, aumentando os níveis de competição interespecífica (Sevenster 1996), enquanto que associações aleatórias ou negativas facilitam a coexistência entre as espécies e, portanto, são esperadas em comunidade mais estáveis. Associações fracas têm sido frequentemente registradas nas comunidades que utilizam recursos efêmeros e fragmentados (Ives 1991; Sevenster & Van Alphen 1996; Krigjer & Sevenster 2001; Takahashi 2006), e são consistentes ao longo dos anos (Sevenster & Van Alphen 1996), indicando que elas representam um fator real e constante nas comunidades.

*Drosophila mercatorum* e *Zaprionus indianus* apresentaram índices de associação hetero-específica negativos, ainda que bem fracos, indicando que essas espécies tendem a evitar o encontro com competidores interespecíficos. É possível que as fêmeas dessas espécies escolham fragmentos com características diferentes das selecionadas pelos competidores, ou então que elas ovipositem em recursos que ainda não foram ocupados. Comportamentos como esses resultariam em um baixo encontro entre cada uma dessas espécies e seus competidores. Uma vez que a seleção do hábitat pode ser realizada de acordo com genótipos específicos (Taylor & Powell 1977; Parsons 1983), a escolha de fragmentos de recurso pouco utilizados por outras espécies pode oferecer ampla vantagem adaptativa. *Z. indianus* parece evitar sistematicamente o

encontro com seus competidores nas duas estações do ano, de modo a aumentar seu sucesso na colonização de novas áreas. Essa espécie invadiu a região Neotropical há aproximadamente 10 anos (Vilela 1999) e desde então tem se tornado frequente nessa região (Goñi *et al.* 2001; De Toni, Hofmann & Valente 2001; Tidon, Leite & Leão 2003), causando inclusive prejuízos econômicos. Sabe-se que alguns drosofilídeos produzem feromônios específicos e que outras espécies identificam estes feromônios (Wertheim *et al.* 2006), podendo ser atraídas ou repelidas por eles. Uma vez que essa espécie é uma das poucas que coloniza frutos ainda no início do estágio de maturação (Leão & Tidon 2004), ela pode evitar com sucesso, por meio de feromônios, a colonização dos fragmentos de recurso em que ela está presente por outras espécies.

### **Coexistência**

Nossos resultados sugerem que, de modo geral, a coexistência estável das espécies é alcançada, especialmente devido à agregação da “super-espécie”. Ives (1991) argumentou que mesmo havendo um alto nível de encontros hetero-específicos, a coexistência é possível quando contrabalanceada pela agregação das espécies competidoras.

Duas espécies, entretanto, não atingiram o critério de coexistência ( $T_{x-x} < 1$ ) e teoricamente serão excluídas da comunidade: *D. cardini* na estação chuvosa e *D. simulans* na estação seca. Diversas outras espécies não foram registradas durante a estação seca, possivelmente porque elas não atingiram o critério de coexistência. A redução da riqueza das espécies durante a estação seca já foi registrada em outros trabalhos com drosofilídeos (Dobzhansky & Pavan 1950; Tidon 2006; Capítulo 1) sugerindo que a estação seca reduz a estabilidade da coexistência das espécies.



### **Variações temporais nos padrões de agregação e coexistência**

Os níveis de agregação das espécies ( $J_x$  e  $J_{-x}$ ) variaram ao longo do período de estudo, todos diminuindo durante a estação seca e todos se tornando muito fracos nessa estação. Novamente, diferenças na qualidade do recurso poderiam ser a causa dessa variação, porém agora em uma escala temporal. A estação seca no Cerrado é bem marcante, com condições estressantes para a maioria das espécies de drosofilídeos (Tidon 2006) e, paralelamente, a disponibilidade de recursos é diminuída (Oliveira 1998). Apesar dos frutos estarem disponíveis durante todo o estudo, grande parte deles não estava colonizado durante a estação seca, indicando que estes não eram encontrados pelos drosofilídeos ou que eles não eram “utilizáveis”. Nós acreditamos que a segunda opção seja a mais provável, uma vez todos os frutos estavam muito próximos uns dos outros e que as condições durante a estação seca, especialmente a baixa umidade e pluviosidade, poderiam facilmente alterar a qualidade dos frutos. Assim, com poucos fragmentos de recursos realmente disponíveis e eventualmente com uma baixa qualidade, a distribuição das espécies poderia passar de um padrão agregado para um padrão aleatório ou até mesmo mais uniforme.

Se por um lado a agregação intra-específica sofreu forte alteração durante a estação seca, a associação hetero-específica mudou pouco entre as estações, e sem padrões muito nítidos. A única exceção foi o encontro de *Drosophila mercatorum* com seus competidores, que apresentou valores altos durante a estação chuvosa, e padrões de encontro abaixo do esperado durante a estação seca. Essa espécie, pertencente ao grupo *repleta*, é endêmica da região Neotropical e apresenta preferência por áreas savânicas em detrimento às formações florestais, ao contrário da maioria das espécies de drosofilídeos do Cerrado (Tidon 2006). A grande maioria das espécies desse grupo, inclusive *D. mercatorum*, está bem adaptada a ambientes mais secos e até desérticos

(Wasserman 1982) e a escolha de sítios de oviposição com baixa quantidade de água pode não afetar a sobrevivência dessa espécie. Assim, é possível que *D. mercatorum* utilize fragmentos de recurso com baixa qualidade para outras espécies de drosofilídeos. Essa estratégia adaptativa explicaria a redução dos encontros hetero-específicos e maior estabilidade da coexistência da espécie durante a estação seca.

A estabilidade da coexistência entre as espécies também foi menor na estação seca, e para *D. simulans* essa diminuição foi o suficiente para excluí-la da comunidade. Esse resultado se deu, principalmente, devido à menor agregação dos competidores das espécies na estação seca, evidenciando a importância do mecanismo de agregação para a coexistência das espécies que utilizam recursos efêmeros e fragmentados. A redução na abundância e riqueza de espécies durante a estação seca pode ter sido causada pela diminuição da estabilidade da coexistência, de modo a excluir sazonalmente parte das espécies dessa comunidade. Vários trabalhos discutem a importância da variação temporal da estabilidade da coexistência (Sevenster 1996, Toda *et al.* 1999). Nós concluímos que, de maneira geral, essa estabilidade diminui durante estações estressantes podendo, inclusive, explicar afunilamentos populacionais nessas comunidades.

É importante ressaltar, no entanto, que as espécies que não atingiram o critério de coexistência, e as que não foram encontradas na estação seca, não serão necessariamente extintas localmente. Mesmo que a partição de nicho não influa de forma significativa na coexistência das espécies (Jaenike & James 1991; Wertheim *et al.* 2000; mas ver Toda *et al.* 1999), o uso de outros recursos (i.e. frutos de outras espécies vegetais) poderia explicar a persistência delas na comunidade. Como a maioria das espécies de drosofilídeos utiliza mais de um recurso para oviposição (Valente & Araújo 1991; Wertheim *et al.* 2000; Markow & O'Grady 2008), é possível que extinções locais

sejam balanceadas pela recolonização de outros recursos. Concluindo, nossos resultados mostram que a comunidade de drosofilídeos coexiste de forma estável por meio da agregação espacial das espécies, principalmente na estação chuvosa. Na estação seca essa estabilidade é reduzida, podendo conduzir à eliminação de algumas espécies do recurso.

## REFERÊNCIAS

- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters*, **6**, 1109-1122.
- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1984) Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites - The implications for coexistence. *American Naturalist*, **124**, 336-351.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Chang, C.V., Felicio, A.C., Reis, J.E.D., Guerra, M.D. & Peters, V.M. (2002) Fetal toxicity of *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) in rats. *Journal of Ethnopharmacology*, **81**, 265-269.
- Dobzhansky, T. & Pavan, C. (1950) Local and Seasonal Variations in Relative Frequencies of Species of *Drosophila* in Brazil. *Journal of Animal Ecology*, **19**, 1-14.
- De Toni, D.C., Hofmann, P.R.P. & Valente, V.L.S. (2001) First register of *Zaprionus indianus* (Diptera, Drosophilidae) in the State of Santa Catarina, Brazil. *Biotemas*, **14**, 71-85.
- Eiten, G. (1972) Cerrado Vegetation of Brazil. *Botanical Review*, **38**, 201-&.
- Freire-Maia, N. & Pavan, C. (1949) Introdução ao estudo da drosófila. *Cultus*, **1**, 1-171.
- Goñi, B., Fresia, P., Calviño, M., Ferreiro, M.J., Valente, V.L.S. & Basso da Silva, L. (2001) First record of *Zaprionus indianus* Gupta, 1970 (Diptera, Drosophilidae) in southern localities of Uruguay, South America. *Drosophila Information Service*, **84**, 61-65.

- Grimaldi, D.A. (1990) A phylogenetic, revised classification of genera in the Drosophilidae (Diptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-139.
- Hayashi, R. & Tsuji, K. (2008) Spatial distribution of turtle barnacles on the green sea turtle, *Chelonia mydas*. *Ecological Research*, **23**, 121-125.
- Horgan, F.G. (2006) Aggregation and coexistence of dung beetles in montane rain forest and deforested sites in central Peru. *Journal of Tropical Ecology*, **22**, 359-370.
- Hutton, S.A. & Giller, P.S. (2004) Intra- and interspecific aggregation of north temperate dung beetles on standardised and natural dung pads: the influence of spatial scale. *Ecological Entomology*, **29**, 594-605.
- Inouye, B.D. (2005) Scaling up from local competition to regional coexistence across two scales of spatial heterogeneity: insect larvae in the fruits of *Apeiba membranacea*. *Oecologia*, **145**, 188-196.
- Ives, A.R. (1991) Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecological Monographs*, **61**, 75-94.
- Jaenike, J. & James, A.C. (1991) Aggregation and the coexistence of mycophagous *Drosophila*. *Journal of Animal Ecology*, **60**, 913-928.
- Krasnov, B.R., Stanko, M., Khokhlova, I.S., Mosansky, L., Shenbrot, G.I., Hawlena, H. & Morand, S. (2006) Aggregation and species coexistence in fleas parasitic on small mammals. *Ecography*, **29**, 159-168.
- Krijger, C.L. & Sevenster, J.G. (2001) Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. *Ecology Letters*, **4**, 106-115.
- Larsen, M.N., Nachman, G. & Skovgaard, H. (2005) Interspecific competition between *Sitophilus zeamais* and *Sitotroga cerealella* in a patchy environment. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **116**, 115-126.
- Leão, B.F.D. & Tidon, R. (2004) Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in the Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Annales De La Societe Entomologique De France*, **40**, 285-290.
- Levin, S.A. (1970) Community equilibria and stability, and an extension of competitive exclusion principle. *American Naturalist*, **104**, 413-423.

- MacArthur, R.H. & Levins, R. (1964) Competition habitat selection and character displacement in patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **51**, 1207-&.
- Malagolowkin, C. (1952) Sobre a genitália dos “Drosophilidae” (Diptera). III. Grupo willistoni do gênero “Drosophila”. *Revista Brasileira de Biologia*, **12**, 79-96.
- Markow, T.A. & O’Grady, P. (2008) Reproductive ecology of Drosophila. *Functional Ecology*, **22**, 747-759.
- Moura, M.O., de Carvalho, C.J.B. & Monteiro-Filho, E.L.A. (2005) Carrion community structure: the effect of resource partitioning on diversity. *Revista Brasileira De Zoologia*, **22**, 1134-1140.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Oliveira, P.E. (1998) Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. *Cerrado: ambiente e flora* (eds S.M. Sano & S.P. Almeida), pp. 169-192. Embrapa-CPAC, Planaltina.
- Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (2002) *The Cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a Neotropical savanna.*, Columbia University Press, New York.
- Parsons, P. A. (1983) *The evolutionary biology of colonizing species*, Cambridge University Press, New York.
- Reader, T., Cornell, S.J. & Rohani, P. (2006) Aggregation, intraguild interactions and the coexistence of competitors on small ephemeral patches. *Oikos*, **115**, 321-333.
- Schoener, T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27-39.
- Sevenster, J.G. (1996) Aggregation and coexistence .1. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 297-307.
- Sevenster, J.G. & van Alphen, J.J.M. (1996) Aggregation and coexistence. 2. A neotropical Drosophila community. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 308-324.
- Shorrocks, B., Atkinson, W. & Charlesworth, P. (1979) Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology*, **48**, 899-908.
- Takahashi, K.H. (2006) Spatial aggregation and association in different resource-patch distributions: experimental analysis with Drosophila. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 266-273.

- Takahashi, K.H., Tuno, N. & Kagaya, T. (2005) The relative importance of spatial aggregation and resource partitioning on the coexistence of mycophagous insects. *Oikos*, **109**, 125-134.
- Taylor, C.E. & Powell, J.R. (1977) Micro-geographic differentiation of chromosomal and enzyme polymorphisms in *Drosophila persimilis*. *Genetics*, **85**, 681-695.
- Tidon, R. (2006) Relationships between drosophilids (Diptera, Drosophilidae) and the environment in two contrasting tropical vegetations. *Biological Journal of the Linnean Society*, **87**, 233-247.
- Tidon, R., Leite, D.F. & Leao, B.F.D. (2003) Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. *Biological Conservation*, **112**, 299-305.
- Toda, M.J., Kimura, M.T. & Tuno, N. (1999) Coexistence mechanisms of mycophagous drosophilids on multispecies fungal hosts: aggregation and resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 794-803.
- Valente, V.L.S. & Araújo, A.M. (1991) Ecological aspects of *Drosophila* species in two contrasting environments in southern Brazil (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, **35**, 237-253.
- Vilela, C.R. (1999) Is *Zaprionus indianus* Gupta 1970 (Diptera, Drosophilidae) currently colonizing the Neotropical region? *Drosophila Information Service*, **82**, 37-39.
- Vilela, C.R. & Bächli, G. (1990) Taxonomic studies on Neotropical species of seven genera of Drosophilidae (Diptera). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, **63**, 1-332.
- Vilela, C.R. & Val, F.C. (1985) The male genitalia of types of six members of the *Drosophila tripunctata* species group (Diptera, Drosophilidae). **29**, 503-513.
- Wasserman, M. (1982) Evolution of the repleta Group. *The Genetics and Biology of Drosophila* (eds M. Ashburner, H.L. Carson & J.N. Thompson), pp. 221-332. Academic Press, New York.
- Wertheim, B., Allemand, R., Vet, L.E.M. & Dicke, M. (2006) Effects of aggregation pheromone on individual behaviour and food web interactions: a field study on *Drosophila*. *Ecological Entomology*, **31**, 216-226.
- Wertheim, B., Sevenster, J.G., Eijs, I.E.M. & Van Alphen, J.J.M. (2000) Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 335-351.

- Wolda, H. (1988) Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, **19**, 1-18.
- Woodcock, B.A., Watt, A.D. & Leather, S.R. (2002) Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 131-140.

Tabela 1. Total de indivíduos das ordens Diptera e Hymenoptera criados em *Solanum lycocarpum* nas estações chuvosa (janeiro, fevereiro e março) e seca (julho, agosto e setembro) de 2008.

Acrônimo	Táxon	Estação	
		Chuvosa	Seca
Diptera			
SCA	<i>Scaptodrosophila latifasciaeformis</i> Duda	5874	0
MER	<i>Drosophila mercatorum</i> Patterson & Wheeler	2925	60
ZAP	<i>Zaprionus indianus</i> Gupta	1353	102
MEL	<i>D. melanogaster</i> Meigen	1058	98
STU	<i>D. stutervanti</i> Duda	691	0
HYD	<i>D. hydei</i> Sturtevant	369	3
SIM	<i>D. simulans</i> Sturtevant	156	53
IMM	<i>D. immigrans</i> Sturtevant	81	0
CAR	<i>D. cardini</i> Sturtevant	71	2
WIL	<i>D. willistoni</i> Sturtevant	35	0
MLK	<i>D. malerkotliana</i> Parshad & Paika	35	0
BSK	<i>D. busckii</i> Coquillett	24	0
MED	<i>D. mediotriata</i> Duda	18	0
CDN	<i>D. cardinoides</i> Dobzhansky & Pavan	15	0
NEB	<i>D. nebulosa</i> Sturtevant	9	3
RHI	<i>Rhinoleucophenga sp 1</i>	4	7
ANA	<i>D. ananassae</i> Doleschall	10	0
TPZ	<i>D. trapeza</i> Heed and Wheeler	8	0
PMD	<i>D. paramediotriata</i> Townsend & Wheeler	6	0
MEP	<i>D. mediopunctata</i> Dobzhansky & Pavan	3	0
DIP	Dípteros não-drosofilídeos	1599	78
Hymenoptera			
HYM	Vespidae parasitóides de drosofilídeos	213	0
	Total	14557	406



Tabela 2. Índice de agregação intra-específica ( $J_x$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) das espécies que utilizam a lobeira como sítio de criação, nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de zero (teste- $t$  simples).

Espécie	$J_x$	$J_{jk}$	$s_{jk}$	$t$	GL	$p$
Estação chuvosa						
BSK	73,79	73,02	0,89	82,00	84	0,000
MLK	28,67	28,74	0,30	96,28	84	0,000
WIL	23,35	23,49	0,14	166,72	84	0,000
MEL	19,15	19,31	0,12	163,88	84	0,000
MED	17,56	17,70	0,17	101,42	84	0,000
CAR	13,84	13,97	0,05	256,93	84	0,000
HYD	10,27	10,31	0,08	135,71	84	0,000
SIM	7,59	7,66	0,04	197,11	84	0,000
IMM	5,90	5,97	0,03	195,84	84	0,000
SCA	5,46	5,53	0,02	342,90	84	0,000
DIP	4,99	5,00	0,01	391,03	84	0,000
STU	4,13	4,18	0,02	259,34	84	0,000
ZAP	3,63	3,68	0,01	367,45	84	0,000
MER	2,66	2,70	0,01	420,70	84	0,000
Estação seca						
SIM	6,42	5,08	1,30	12,99	10	0,000
MER	3,26	2,27	0,69	10,89	10	0,000
ZAP	2,23	1,75	0,33	17,38	10	0,000
DIP	1,75	1,13	0,17	21,46	10	0,000
MEL	1,67	0,86	0,12	24,46	10	0,000

Tabela 3. Índices de agregação dos competidores ( $J_{-x}$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) das espécies que utilizam a lobeira como sítio de criação, nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de zero (teste- $t$  simples).

Espécie	$J_{-x}$	$J_{-xjk}$	$s_{jk}$	$t$	GL	$p$
Estação chuvosa						
ZAP	2,08	2,12	0,05	388,88	84	0,000
DIP	2,07	2,10	0,05	383,86	84	0,000
MER	1,88	1,91	0,04	397,06	84	0,000
MEL	1,85	1,88	0,04	397,53	84	0,000
STU	1,84	1,87	0,04	393,31	84	0,000
HYD	1,79	1,82	0,04	400,27	84	0,000
SIM	1,75	1,78	0,04	398,28	84	0,000
MED	1,73	1,76	0,04	396,76	84	0,000
IMM	1,73	1,76	0,04	395,91	84	0,000
WIL	1,73	1,75	0,04	397,08	84	0,000
MLK	1,73	1,76	0,04	398,27	84	0,000
BSK	1,72	1,75	0,04	396,84	84	0,000
CAR	1,71	1,74	0,04	394,03	84	0,000
SCA	1,10	1,12	0,03	374,08	84	0,000
Estação seca						
ZAP	0,96	0,52	0,08	22,15	10	0,000
DIP	0,95	0,27	0,04	25,46	10	0,000
MER	0,81	0,45	0,06	24,76	10	0,000
MEL	0,70	0,39	0,07	18,20	10	0,000
SIM	0,62	0,27	0,04	25,46	10	0,000

Tabela 4. Índices de encontro hetero-específico ( $C_{x-x}$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) entre as espécies que utilizam a lobeira como sítio de criação nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de zero (teste- $t$  simples).

Espécie	$C_{x-x}$	$C_{jk}$	$s_{jk}$	$t$	GL	$p$
Estação chuvosa						
ZAP	-0,15	-0,14	0,03	-39,83	84	0,000
DIP	0,09	0,12	0,04	25,51	84	0,000
SIM	0,14	0,16	0,06	24,73	84	0,000
MEL	0,22	0,23	0,04	53,72	84	0,000
MED	0,23	0,24	0,07	32,69	84	0,000
HYD	0,29	0,31	0,07	40,57	84	0,000
STU	0,48	0,50	0,03	168,12	84	0,000
SCA	0,91	0,94	0,03	276,94	84	0,000
MLK	0,95	0,97	0,07	132,43	84	0,000
WIL	1,00	1,02	0,04	239,20	84	0,000
IMM	1,11	1,13	0,04	272,28	84	0,000
BSK	1,11	1,13	0,07	146,39	84	0,000
MER	1,29	1,32	0,04	285,02	84	0,000
CAR	2,34	2,38	0,07	310,39	84	0,000
Estação seca						
MER	-0,18	-0,09	0,07	-3,89	10	0,003
ZAP	-0,08	-0,12	0,07	-5,80	10	0,000
DIP	0,07	0,09	0,08	3,90	10	0,003
SIM	0,56	0,27	0,09	9,99	10	0,000
MEL	0,57	0,20	0,05	13,64	10	0,000

Tabela 5. Índices de coexistência ( $T_{x-x}$ ) e desvio-padrão ( $s$ ) das espécies que utilizam a lobeira como sítio de criação nas estações chuvosa e seca. A subscrição  $jk$  se refere a valores obtidos pelo método *Jackknife*. Os valores significativos são diferentes de um (teste- $t$  simples).

Espécie	$T_{x-x}$	$T_{jk}$	$s_{jk}$	$t$	GL	$p$
Estação chuvosa						
ZAP	0,28	0,28	0,01	-551,23	84	0,000
DIP	0,35	0,36	0,01	-402,08	84	0,000
SIM	0,41	0,42	0,02	-259,61	84	0,000
MEL	0,43	0,43	0,01	-387,37	84	0,000
MED	0,45	0,45	0,03	-193,83	84	0,000
HYD	0,46	0,46	0,02	-198,39	84	0,000
STU	0,52	0,52	0,01	-357,49	84	0,000
MLK	0,71	0,71	0,02	-133,30	84	0,000
WIL	0,73	0,73	0,02	-157,96	84	0,000
IMM	0,77	0,77	0,02	-129,36	84	0,000
BSK	0,77	0,77	0,03	-74,28	84	0,000
MER	0,80	0,80	0,01	-182,96	84	0,000
SCA	0,91	0,91	0,02	-51,13	84	0,000
CAR	1,23	1,23	0,03	75,37	84	0,000
Estação seca						
ZAP	0,55	0,58	0,05	-26,44	10	0,000
DIP	0,55	0,86	0,07	-7,11	10	0,000
MER	0,65	0,63	0,06	-21,09	10	0,000
MEL	0,92	0,86	0,05	-9,48	10	0,000
SIM	0,97	1,00	0,06	0,13	10	0,896

Tabela 6. Diferenças entre a agregação intra-específica entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).

Espécie	Média de $J_x$ por estação		$t$	GL	$p$
	Chuvosa	Seca			
ZAP	3,68	1,75	43,27	94	0,000
SIM	7,66	5,08	14,87	94	0,000
MEL	19,31	0,86	56,03	94	0,000
MER	2,70	2,27	5,71	94	0,000
DIP	5,00	1,13	96,69	94	0,000

Tabela 7. Diferenças entre a agregação dos competidores entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).

Espécie	Média de $J_x$ por estação		$t$	GL	$p$
	Chuvosa	Seca			
ZAP	2,12	0,52	92,86	94	0,000
SIM	1,78	0,27	116,11	94	0,000
MEL	1,88	0,39	97,92	94	0,000
MER	1,91	0,45	98,50	94	0,000
DIP	2,10	0,27	116,49	94	0,000

Tabela 8. Diferenças entre o encontro hetero-específico das espécies competidoras entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).

Espécie	Média de $C_{x-x}$ por estação		$t$	GL	$p$
	Chuvosa	Seca			
ZAP	-0,14	-0,12	-1,12	94	0,267
SIM	0,16	0,27	-5,86	94	0,000
MEL	0,23	0,20	2,52	94	0,013
MER	1,32	-0,09	93,27	94	0,000
DIP	0,12	0,09	1,86	94	0,065

Tabela 9. Diferenças entre o critério de coexistência das espécies entre as estações chuvosa e seca (Teste- $t$  para duas amostras).

Espécie	Média de $T_{x-x}$ por estação		$t$	GL	$p$
	Chuvosa	Seca			
ZAP	0,28	0,58	-45,39	94	0,000
SIM	0,42	1,00	-65,48	94	0,000
MEL	0,43	0,86	-67,18	94	0,000
MER	0,80	0,63	24,37	94	0,000
DIP	0,36	0,86	-60,78	94	0,000

## CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Este trabalho visou analisar a influência da variação temporal em dois aspectos da estrutura de comunidades, utilizando as moscas da família Drosophilidae como modelo. Os resultados e conclusões obtidos possivelmente podem ser generalizados para outras comunidades similares.

Na primeira parte do trabalho, o objetivo foi analisar a influência da variação sazonal do uso de recursos por populações naturais de drosofilídeos, avaliando se a escassez de sítios de criação, característica na estação seca, explica o afunilamento populacional das moscas nessa estação. Nossos resultados mostraram que mesmo havendo recursos disponíveis durante a estação seca, estes eram subutilizados, com uma menor densidade de moscas nos frutos e uma menor quantidade de frutos colonizados. Isso sugere que os afunilamentos populacionais experimentados pelas populações de drosofilídeos não é explicado pela falta de recursos. Além disso, esse estudo adicionou novas informações sobre a relação entre espécies nativas e exóticas que compartilham recursos e acrescentou seis novos registros de drosofilídeos para o bioma Cerrado.

Na segunda parte do trabalho, o objetivo foi analisar se as espécies de drosofilídeos apresentam uma distribuição espacial agregada nos fragmentos de recursos, se essas espécies coexistem de forma estável, e se os padrões de agregação e coexistência são alterados pela variação que ocorre entre as estações climáticas no Cerrado. Nós encontramos que todas as espécies se distribuem de forma agregada e que, apesar do encontro entre as espécies ter sido maior do que o esperado ao acaso, quase todas as espécies coexistem de forma estável durante a estação chuvosa. Os níveis de agregação foram menores durante a estação seca, assim como a estabilidade da coexistência da maioria das espécies. Nós concluímos que a estação seca, estressante

para os drosofilídeos, diminui a estabilidade da coexistência das espécies. Adicionalmente, sugerimos que essa redução talvez seja suficiente para eliminar espécies da comunidade durante o período estressante. Finalmente, as espécies que não atingiram o critério de coexistência, e portanto seriam excluídas da comunidade, podem manter suas populações em outros recursos.

Assim, o presente estudo atingiu os objetivos propostos, com grandes esclarecimentos para a Ecologia de Comunidades, especialmente de insetos. Porém, ao longo do trabalho surgiram alguns questionamentos que poderão inclusive ser testados futuramente. O primeiro e o mais importante deles é a variação temporal na qualidade dos recursos, especialmente a quantidade de água e açúcares presentes neles. Consequentemente, a microbiota que decompõe os frutos e que serve de alimentação para as larvas de drosofilídeos pode ser fortemente alterada, e isso pode interferir na escolha e colonização dos frutos. Outra questão importante é a necessidade de amostrar diferentes espécies vegetais e em várias outras fitofisionomias, com o intuito de se verificar como os padrões de agregação e coexistência variam com a heterogeneidade espacial e novos recursos. Com mais variáveis incorporadas nas análises, poderemos ter respostas mais completas sobre como as espécies se mantêm ao longo do tempo, mesmo que os modelos matemáticos predizam a extinção das mesmas.



## ANEXOS – Normas para publicação na revistas escolhidas

### Capítulo 1: *Journal of Tropical Ecology*

## Journal of Tropical Ecology

*Potential contributors are advised that careful attention to the details below will greatly assist the Editor and thus speed the processing of their manuscripts. Poorly prepared manuscripts will be returned to authors.*

### Scope of the journal

*Papers* may deal with terrestrial, freshwater and strand/coastal tropical ecology, and both those devoted to the results or original research as well as those which form significant reviews will be considered. Papers normally should not exceed 6000 words of text. *Short Communications* are acceptable: they should not exceed four printed pages in total length.

### Submission

All manuscripts must be submitted online via the website:

<http://mc.manuscriptcentral.com/jte>

Detailed instructions for submitting your manuscript online can be found at the submission website by clicking on the 'Instructions and Forms' link in the top right of the screen; and then clicking on the 'Author Submission Instructions' icon on the following page.

The Editor will acknowledge receipt of the manuscript, provide it with a manuscript reference number and assign it to reviewers. The reference number of the manuscript should be quoted in all correspondence with *JTE* Office and Publisher.

The submission of a manuscript will be taken to imply that the material is original, and that no similar paper has been published or is currently submitted for publication elsewhere. The original typescript and three complete copies must be submitted. Original figures should not be sent until they are requested; instead, submit four photocopies with the copies of your text and tables. In your covering letter please indicate the number of pages of text, references and appendices and the number of tables, figures and plates. Papers are first inspected for suitability by the Editor or a Board member. Those suitable papers are then critically reviewed by usually two or three expert persons. On their advice the Editor provisionally accepts, or rejects, the paper. If acceptance is indicated the manuscript is usually returned to the author for revision. In some cases a resubmission is invited and on receipt of the new version the paper will be sent to a third referee. If the author does not return the revised or resubmitted version within six months the paper will be classified as rejected. Final acceptance is made when the manuscript has been satisfactorily revised.

### Language

All papers should be written in English, and spelling should generally follow *The Concise Oxford Dictionary of Current English*. Abstracts in other languages will be printed if the author so desires together with an abstract in English. All abstracts must be provided by the author.

## Preparation of the manuscript

Authors are strongly advised to consult a recent issue of the *JTE* to acquaint themselves with the general layout of articles. Double spacing must be used throughout, allowing wide margins (about 3 cm) on all sides. Main text pages should be numbered.

A paper should be prepared using the following format:

Page 1. *Title page*. This should contain (a) the full title, preferably of less than 20 words and usually containing the geographical location of the study; (b) a running title of not more than 48 letters and spaces; (c) a list of up to 10 key words in alphabetical order suitable for international retrieval systems; (d) the full name of each author; (e) the name of the institution in which the work was carried out; and (f) the present postal address of the author to whom proofs should be sent.

Page 2. *Abstract*. This should be a single paragraph, in passive mode, no more than 200 words long, a concise summary of the paper intelligible on its own in conjunction with the title, without abbreviations or references.

Page 3 *et seq.* The main body of the text may contain the following sections in the sequence indicated: (a) Introduction, (b) Methods, (c) Results, (d) Discussion, (e) Acknowledgements, (f) Literature Cited, (g) Appendices, (h) Tables, (i) Legends to Figures. An extra section between (a) and (b) for Study Site *or* Study Species might be necessary.

Main headings should be in capital type and centred; sub-headings should be ranged left and italicised.

A *Short Communication* has a title and keywords but no abstract or section headings until

Acknowledgements and item Literature Cited.

*Acknowledgements* should be brief. *Notes* should be avoided if at all possible; any notes will be printed at the end of the paper and not as footnotes.

*Scientific names*. The complete Latin name (genus, species and authority) must be given in full for every organism when first mentioned in the text unless a standard reference is available which can be cited.

Authorities might alternatively appear in Tables where they are first used.

*Underlining*. The only underlining permitted is that of Latin names of genera and species; and subheadings.

*Units of measurement*. Measurements must be in metric units; if not, metric equivalents must also be given. The minus index ( $m^{-1}$ ,  $mm^{-3}$ ) should be used except where the unit is an object, e.g. 'per tree', not 'tree<sup>-1</sup>'). Use  $d^{-1}$ ,  $mo^{-1}$  and  $y^{-1}$  for per day, per month and per year.

*Abbreviations*. In general, abbreviations should be avoided. Numbers one to nine should be spelled out and number 10 onwards given in figures. Dates should follow the sequence day-month-year, e.g. 1 January 1997\*. The 24-hour clock should be used, e.g. 1615 h.

## Literature cited

References to literature in the text should conform to the 'name-and-date' system: e.g. Fleming (1982); (Goh & Sasekumar 1980); Montgomery *et al.* (1981). If a number of references are cited at one place in the text, they should be arranged alphabetically and not chronologically. In the reference list citations should take the forms given below. References with two or more authors should be arranged first alphabetically then chronologically. The names of cited journals should be given in full. Certain foreign language citations may be translated into English, and this should always be done where the English alphabet is not used (e.g. Chinese, Russian, Thai).

- FLEMING, T. H. 1982. Foraging strategies of plant-visiting bats. Pp. 287-325 in Kunz, T. H. (ed.). *Ecology of bats*. Plenum Press, New York. 425 pp.
- GOH, A. H. & SASEKUMAR, A. 1980. The community structure of the fringing coral reef, Cape Rachado. *Malayan Nature Journal* 34:25-27.
- MONTGOMERY, G. G., BEST, R. C. & YAMAKOSHI, M. 1981. A radio-tracking study of the American manatee *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). *Biotropica* 13:81-85.
- WHITMORE, T. C. 1984. *Tropical rain forests of the Far East* (2nd edition). Oxford University Press, Oxford. 352 pp.
- Use the following as contractions in text: 'pers. obs.', 'pers. comm.'; but 'unpubl. data', 'in press'.  
 Authors should double-check that all references in the text correspond exactly to those in the Literature Cited section.

## Tables and figures

Tables should be typed, together with their titles, on separate sheets. Column headings should be brief, with units of measurement in parenthesis. Vertical lines should not be used to separate columns. Avoid presenting tables that are too large to be printed across the page; table width must not exceed 80 characters, including spaces between words, figures and columns. Each table should be numbered consecutively with arabic numerals. The author should mark in the margin of the text where tables and figures are to be inserted; all tables and figures must be mentioned in the text.

Authors should ensure that all figures, whether line drawings or photographs, clarify or reduce the length of the text. Draw both diagrams and lettering in black ink on white drawing paper or tracing film, or on graph paper with *faint* blue ruling. Laser printer, or high quality ink-jet printer, output from computer graphics programs is preferable. Photographs should be provided as glossy black-and-white prints. If lettering or a scale is to be inserted on a print, this should be shown on a spare copy or an overlay, and an unmarked print should be provided for marking by the printer. Make sure that all figures are boldly drawn.

Figures need be no more than 50% larger than the final printed size (which is no more than 13 cm x 21 cm), great care being taken to make sure that all parts (e.g. lettering, scales, shading) will reduce satisfactorily. Especially ensure that histogram shading is simple and clear. Avoid solid black infills. Small illustrations should be grouped to occupy the least space consistent with good appearance. All unnecessary parts should be trimmed (e.g. borders of photographs). Allowing at least 3 cm margin on all sides, groups should be mounted on stout white paper using rubber cement. On the back of each figure the name of the author(s) and the figure number should appear. Send figures flat; do not fold or roll. All figures should be numbered consecutively with arabic numerals, using lower case letters for their subdivisions. Legends should be typed on a separate sheet. Where possible put keys to symbols and lines in Legends not on figures.

## Proofs

When proofs are received they should be corrected carefully and returned to the Editor without delay, together with the final marked-up typescript. Authors should adhere to the colour codes (blue for authors new changes/errors, red only for typesetter's errors) and complete and sign the accompanying 'notes to authors'. Authors, when returning proofs, should indicate whether they want the originals of their figures returned to them; typescripts will not be returned. Errors remaining in these first proofs after the author has checked them are the authors responsibility. Any further editorial changes, apart from minor grammatical and syntactical improvements, will be communicated to the author before second proofs are prepared. Ensure that the editorial office knows of changes in your address.

## **Offprints**

Twenty-five offprints of each paper will be provided free. Additional copies may be purchased from Cambridge University Press, and these should be ordered from the Press when the proofs are returned using the order form provided.

## **Copyright**

Authors of articles published in the journal assign copyright to Cambridge University Press (with certain rights reserved) and you will receive a copyright assignment form for signature on acceptance of your paper. Authors receiving requests for permission to reproduce their work should contact Cambridge University Press for advice.

## **Business correspondence**

Correspondence concerning offprints, copyright, back numbers, advertising and sales to libraries should be addressed to the publishers: Cambridge University Press, The Edinburgh Building, Shaftesbury Road, Cambridge CB2 8RU, UK *or* Cambridge University Press, 40 West 20th Street, New York, NY 10011-4211, USA.

*(Revised 21/5/2007)*

## Capítulo 2: *Journal of Animal Ecology*

### **INSTRUCTIONS FOR AUTHORS**

The British Ecological Society publishes four international journals that between them cover research in all aspects of the science of ecology. The subject matter and types of paper accepted vary between journals, but all journals employ a uniform format. Please follow these instructions carefully to ensure that your manuscript is dealt with speedily.

*Journal of Animal Ecology* now only accepts submissions online. When your manuscript has been prepared in accordance with the following instructions, please access the online submission site at <http://mc.manuscriptcentral.com/jae-besjournals>.

You must select the *Journal of Animal Ecology* when you log on.

### **Editorial policy and process**

*Journal of Animal Ecology* publishes original papers on any aspect of animal ecology, from molecular to community ecology. We aim to publish papers that make a substantial contribution to our understanding of animal ecology. They should also offer insights into issues of general interests to ecologists. Types of paper published: Standard, Essay Review, Forum.

Since moving to an online submission system in 2003, the journal has seen a dramatic increase in the number of high-quality submissions it receives. To manage this workload with respect to our aim of publishing top-quality papers, we have introduced a new editorial process consisting of two stages: pre-review and peer review.

After submission, a paper enters the pre-review stage. The aim of pre-review is to identify papers that have the potential to make novel, interesting and significant contributions to broad ecological areas rather than being mainly taxon- or system-specific in these respects. Rejecting papers at pre-review that lack the potential we are looking for ultimately saves everyone time and reduces the burden on our referee community and editorial system. The pre-review assessment is based on the following criteria.

1. Does the paper fall within the broad remit of *Journal of Animal Ecology*?
2. Does the paper address a broad rather than narrow ecological subject area?
3. Does the paper have the potential to make a substantial contribution to the development of a broad ecological subject area?

4. Is the subject area covered by the paper topical and, hence, potentially of interest to a wide readership?

5. Is the paper appropriately formatted for *Journal of Animal Ecology*?

A member of the editorial team undertakes the pre-review assessment, and they then communicate a decision to the corresponding author if the paper is to be rejected. About 20-30% of papers submitted to the journal will be rejected at this stage.

If a paper is not rejected at the pre-review stage it then goes into peer-review. This process is comparable to that used in the past - each paper is typically reviewed by two independent referees and a member of the editorial team then makes a decision concerning publication, i.e.

- Reject - the paper is not acceptable for publication and re-submission is not possible,
- Decline without prejudice - the paper is rejected but the option is open to submit a completely new version of the paper that has undergone considerable changes,
- Major Revision - the paper requires major changes and needs to go through the review process again, or
- Minor Revision - the paper is provisionally accepted, subject to conditions that need to be addressed in producing a final version of the manuscript.

The *Journal of Animal Ecology* endeavours to maintain a high standard of reviewing manuscripts, coupled with a prompt turnaround of getting decisions to authors. The average time from submission to first decision is approximately 40 days.

### **Welfare and legal policy**

Researchers must have proper regard for conservation and animal welfare considerations. Attention is drawn to the 'Guidelines for the Use of Animals in Research' published in each January issue of the journal *Animal Behaviour* since 1991. Any possible adverse consequences of the work for populations or individual organisms must be weighed against the possible gains in knowledge and its practical applications. Authors are required to sign a declaration that their work conforms to the legal requirements of the country in which it was carried out (See below), but editors may seek advice from referees on ethical matters and the final decision will rest with the editors.

### **Typescripts**

Papers are expected to be *no more than* 10 published pages in length (8500 words maximum), unless otherwise agreed or invited by the editor. There is no page charge.

## Submission

Manuscripts must be in English and spelling should conform to the *Concise Oxford Dictionary of Current English*. Lines must be numbered, preferably within pages. Manuscripts should be in double-spacing. Editors reserve the right to modify manuscripts that do not conform to scientific, technical, stylistic or grammatical standards, and minor alterations of this nature will normally be seen by authors only at the proof stage.

When your manuscript has been prepared in accordance with these instructions, please access the following web site: <http://mc.manuscriptcentral.com/jae-besjournals>. You must select the *Journal of Animal Ecology* when you log on to the online submission site.

## Pre-submission English-language editing

Authors for whom English is a second language may wish to consider having their manuscript professionally edited before submission to improve the English. A list of independent suppliers of editing services can be found at [www.blackwellpublishing.com/bauthor/english\\_language.asp](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/english_language.asp). All services are paid for and arranged by the author, and use of one of these services does not guarantee acceptance or preference for publication.

## Types of Paper

### STANDARD PAPERS

A standard paper should not normally be longer than 10 printed pages (8500 words). (A page of printed text, without figures/tables carries c. 800 words.) The passive voice is preferred in describing methods and results. The active voice may be used occasionally to emphasize a personal opinion (typically in Introduction and Discussion sections). The typescript should be arranged as follows, with each section starting on a separate page.

*Title page.* This should contain:

1. A concise and informative title (as short as possible). Do not include the authorities for taxonomic names in the title. Titles with numerical series designations (I, II, III, etc.) are acceptable provided the editors agreement is sought and that at least Part II of the series has been submitted and accepted before Part I is sent to the printer. Such series must begin in one of the journals of the BES.
2. A list of authors' names with names and addresses of Institutions.

3. The name, address and e-mail address of the correspondence author to whom proofs will be sent.
4. A running headline of not more than 45 characters.

*Summary.* This should list the main results and conclusions, using simple, factual, numbered statements. **It must not exceed 350 words.**

*Key-words.* A list in alphabetical order not exceeding five words or short phrases. Please pay attention to the keywords you select. Keywords should not already appear in the title or abstract. Rather they should be selected to draw in readers from wider areas that might not otherwise pick up your paper when they are using search engines.

*Introduction.* This should state the reason for doing the work, the nature of the hypothesis or hypotheses under consideration, and should outline the essential background.

*Materials and methods.* This should provide sufficient details of the techniques to enable the work to be repeated. Do not describe or refer to commonplace statistical tests in Methods but allude to them briefly in Results.

*Results.* This should state the results, drawing attention in the text to important details shown in tables and figures.

*Discussion.* This should point out the significance of the results in relation to the reasons for doing the work, and place them in the context of other work.

*Acknowledgements*

*References* (see Specifications).

*Tables* (see Specifications). These should be referred to in the text as Table 1, etc. Do not present the same data in both figure and table form.

*Figure legends* (see Specifications). Figures should be referred to in the text as Fig. 1, etc. (note Figs 1 and 2 with no period).

*Illustrations* (see Specifications) should be referred to as Figures.

## REVIEWS

The editors welcome short review articles on topical subjects which are of general interest to the readership. Intending authors are advised to consult with the editors before preparing essays for submission.

## FORUM

This section of the journal is designed to stimulate scientific debate. Contributions may be short articles presenting new ideas (without data), opinions or responses to material published in the journal.



## IN FOCUS

*In Focus* articles are short pieces designed to draw attention to papers of high expected interest in each issue of the journal. The *In Focus* articles act as mini-reviews that expand the context of the paper they are featuring, and they are generally commissioned by the Editors and Associate Editors. Guidelines for invited authors are available on the Manuscript Central site at <http://mc.manuscriptcentral.com/jae-besjournals>.

## BOOK REVIEWS

*Journal of Animal Ecology* no longer publishes book reviews.

## Specifications

### *Figures*

The publishers would like to receive your artwork in electronic form. Please save vector graphics (e.g. line artwork) in Encapsulated Postscript Format (EPS), and bitmap files (e.g. half-tones) in Tagged Image File Format (TIFF). Ideally, vector graphics that have been saved in a metafile (.WMF) or pict (.PCT) format should be embedded within the body of the text file. Detailed information on the Wiley-Blackwell digital illustration standards is available at: <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp>

**Figures should not be boxed (superfluous bounding axes) and tick marks must be on the inside of the axes.** Where possible, figures should fit on a single page in the submitted paper. In a final version they will generally be reduced in size by about 50% during production. Wherever possible, they should be sized to fit into a single column width (c. 70mm final size). To make best use of space, you may need to rearrange parts of figures (e.g. so that they appear side by side). Please ensure that symbols, labels, etc. are large enough to allow reduction to a final size of c. 8 point, i.e. capital letters will be about 2 mm tall. Lettering should use a sans serif font (e.g. Helvetica and Arial) with **capitals used for the initial letter of the first word only. Bold lettering should not be used.** Units of axes should appear in parentheses after the axis name.

Photographs should be glossy prints of good contrast. Where several photographs are used together to make one figure, they should be well matched for tonal range.

Colour photographs or other figures may be allowed, but it is the policy of the *Journal of Animal Ecology* for authors to pay the full cost for their print reproduction (currently £150 for the first figure, £50 thereafter). If no funds are available to cover colour costs, the journal offers free colour reproduction online (with black-and-white reproduction in print). If authors require this, they should write their figure legend to accommodate both

versions of the figure, and indicate their colour requirements on the Colour Work Agreement Form. This form should be completed in all instances where authors require colour, whether in print or online. Therefore, at acceptance, please download the form and return it to the Production Editor (Penny Baker, Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, 9600 Garsington Road, Oxford OX4 2DQ, UK. E-mail: penny.baker@wiley.com). Please note that if you require colour content your paper cannot be published until this form is received.

### ***Figure legends***

Legends should be grouped on a separate sheet. Furnish enough detail so that the figure can be understood without reference to the text. In the full-text online edition of the journal, figure legends may be truncated in abbreviated links to the full screen version. Therefore, the first 100 characters of any legend should inform the reader of key aspects of the figure.

### ***Tables***

Each table should be on a separate page, numbered and accompanied by a title at the top.

### ***Supporting Information***

The *Journal of Animal Ecology* rarely publishes Appendices in the printed version. However, Supporting Information that is referred to in the text may be made available in the online version of the article. Guidelines for the preparation of Supporting Information are available here:

<http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/suppmat.asp>

For the printed version, the Appendices should be listed under 'Supporting Information', and added after the References, with the opening statement: 'The following Supporting Information is available for this article online' followed by the captions for the Appendices/Figs/Tables to be included. These should be numbered Appendix S1, Fig. S1, Table S1, etc. All supporting information should be submitted online with the manuscript. Please name your online supporting files as 'online supporting information' but upload them as a main document. This allows the submission web site to combine all the relevant files together but keep them separate when it comes to publication stage.

### ***References***

References to work by up to three authors in the text should be in full on first mention, e.g. (Able, Baker & Charles 1996), and subsequently abbreviated (Able *et al.* 1996). When different groups of authors with the same first author and date occur, they should

be cited thus: (Able, Baker & Charles 1996a; Able David & Edwards 1996b), then subsequently abbreviated to (Able *et al.* 1996a, b). If the number of authors exceeds three, they should always be abbreviated thus: (Frank *et al.* 1996). The references in the list should be in alphabetical order with the journal name in full. The format for papers, entire books, chapters in books, and PhD theses is as follows.

Holyoak, M. (1993) New insights into testing for density dependence. *Oecologia*, **93**, 435-440.

Warham, J. (1996) *The Behaviour, Population Biology and Physiology of the Petrels*. Academic Press, London.

Møller, A.P. (1997) Parasitism and the evolution of host life history. *Host-Parasite Evolution* (eds D.H. Clayton & J. Moore), pp. 105-127. Oxford University Press, Oxford.

Stevenson, I.R. (1994) *Male-biased mortality in Soay sheep*. PhD thesis, University of Cambridge, Cambridge.

References should only be cited as 'in press' if the paper has been accepted for publication. Other references should be cited as 'unpublished' and not included in the list. Three copies of any paper cited as in press must be included with the typescript so that they can be sent to referees. Work not yet submitted for publication may be cited in the text and attributed to its author as: full author name, unpublished data.

We recommend the use of a tool such as EndNote or Reference Manager for reference management and formatting. EndNote reference styles can be searched for here: <http://www.endnote.com/support/enstyles.asp> Reference Manager reference styles can be searched for here: <http://www.refman.com/support/rmstyles.asp>

### ***Units, symbols and abbreviations***

Authors are requested to use the International System of Units (SI, *Système International d'Unités*) where possible for all measurements (see *Quantities, Units and Symbols*, 2nd edn (1975) The Royal Society, London). Note that mathematical expressions should contain symbols not abbreviations. If the paper contains many symbols, it is recommended that they should be defined as early in the text as possible, or within a subsection of the Materials and methods section.

### ***Scientific names***

Give the Latin names of each species in full, together with the authority for its name, at first mention in the main text. If they appear in the Summary/Abstract, use the common and Latin name only in the first instance, then the Latin or common name thereafter. If

there are many species, cite a Flora or checklist which may be consulted for authorities instead of listing them in the text. Do not give authorities for species cited from published references. Give priority to scientific names in the text (with colloquial names in parentheses, if desired).

### ***Makers' names***

When a special piece of equipment has been used it should be described so that the reader can trace its specifications by writing to the manufacturer; thus: 'Data were collected using a solid-state data logger (CR21X, Campbell Scientific, Utah, USA)'.

### ***Mathematical material***

Mathematical expressions should be carefully represented. Suffixes and operators such as d, log, ln and exp will be set in Roman type; matrices and vectors will be set in bold type; other algebraic symbols will be set in italic. Make sure that there is no confusion between similar characters like 'l' (ell) and '1' (one). Also make sure that expressions are spaced as you would like them to appear, and if there are several equations they should be identified by eqn 1, etc.

### ***Numbers in tables***

Do not use an excessive number of digits when writing a decimal number to represent the mean of a set of measurements (the number of digits should reflect the precision of the measurement).

### ***Numbers in text***

Numbers from one to nine should be spelled out except when used with units; e.g. two eyes but 10 stomata and 5°C.

### **Minor revisions**

All types of paper are subject to peer review. Only those that receive a minor revision decision are provisionally accepted for publication. If a manuscript is returned for minor revision, the correspondence author should carry out the revision within 4 weeks, unless there are special reasons for prolonged delay agreed with the editor.

### **Exclusive Licence Form**

Authors will be required to sign an Exclusive Licence Form (ELF) for all papers accepted for publication. This can also be downloaded via the 'Instructions and forms' icon located on the Manuscript Central web pages. Please read carefully before signing: conditions are changed from time to time and may not be the same as the last time you completed one of these forms.

Signature of the ELF is a condition of publication, and papers will not be passed to the publisher for production unless a signed form has been received. Please note that signature of the Exclusive Licence Form does not affect ownership of copyright in the material. After submission authors will retain the right to publish their paper in various medium/circumstances (please see the form for further details).

**NEW: Online production tracking is now available for your article through Author Services**

Author Services enables authors to track their article - once it has been accepted - through the production process to publication online and in print. Authors can check the status of their articles online and choose to receive automated e-mails at key stages of production. The author will receive an e-mail with a unique link that enables them to register and have their article automatically added to the system. Please ensure that a complete e-mail address is provided when submitting the manuscript. Visit [www.blackwellpublishing.com/bauthor](http://www.blackwellpublishing.com/bauthor) for more details on online production tracking, tips on article preparation and submission, and more.

**Handling the proofs**

The correspondence author will receive an e-mail alert when the proof - an Acrobat PDF (portable document format) file - can be downloaded from the e-proofing site. Acrobat Reader will be required in order to read this file. This software can be downloaded (free of charge) from the following web site: [www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html](http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html)

This will enable the file to be opened, read on screen, and printed out for any corrections to be added. Further instructions will be sent with the proofs. Proofs will be posted if no e-mail address is available; in your absence, please arrange for a colleague to access your e-mail to retrieve the proofs.

Alterations in the text, other than printers errors, may be charged to the author. Proofs must be returned by first-class mail, fax or e-mail within 3 days of receipt to:

*Journal of Animal Ecology,*

Wiley-Blackwell

John Wiley & Sons

9600 Garsington Road,

Oxford OX4 2DQ, UK.

Tel: +44 (0) 1865 476477

Fax: +44 (0) 1865 471477

E-mail: [jae@wiley.com](mailto:jae@wiley.com)

Foreign contributors might consider nominating someone in the UK to correct their proofs for them; they should do this when submitting their revised manuscript. The editors reserve the right to correct the proofs themselves, using the accepted version of the manuscript, if the authors corrections are overdue and the journal would otherwise be delayed.

### **Early View publication**

The *Journal of Animal Ecology* is covered by the Early View service. Early View articles are complete, full-text articles published online in advance of their publication in a printed issue. Articles are therefore available as soon as they are ready, rather than having to wait for the next scheduled print issue. They have been fully reviewed, revised and edited for publication, and the authors' final corrections have been incorporated. To register to receive an e-mail alert when your Early View article is published, please go to [http://www.blackwellpublishing.com/pdf/email\\_alert.pdf](http://www.blackwellpublishing.com/pdf/email_alert.pdf)

Because Early View articles are in their final, complete form, no changes can be made after online publication. Articles are given a Digital Object Identifier (DOI), which allows them to be cited and tracked before allocation to an issue. After print publication, the DOI remains valid and can continue to be used to cite and access the article. More information about DOIs can be found at <http://www.doi.org/faq.html>

### **OnlineOpen**

*Journal of Animal Ecology* is included in 'OnlineOpen', a trial pay-to-publish service that gives authors the option of paying a one-off fee of \$3000, excluding colour charges, to allow all readers online access to the paper without charge. NB No author will be prevented from publishing by the existence of these optional author charges; all papers will continue to be available online to subscribers.

Any authors wishing their paper to be OnlineOpen should indicate this ONLY after their paper is accepted: they will then be required to complete a combined payment and licence form agreeing that payment will be made met by, or on behalf, of the author before publication. When published, the online version of the article on Wiley Interscience (both full-text and PDF) will be available to all for viewing and download free of charge. The print version of the article will also be branded as OnlineOpen, and will draw attention to the fact that the paper can be downloaded for free.

A link to the appropriate form will be supplied by the editorial office. Following acceptance of a manuscript for publication, authors will be asked to upload their final version online at the same time as posting a signed Exclusive Licence Form to the Editorial Office.

The copyright statement for all authors will read:

© [date] The Author(s)

Journal compilation © [date] British Ecological Society.

All Authors will be required to sign an Exclusive Licence Form (ELF) as well.

### **Offprints**

The corresponding author will receive a PDF offprint of their article free of charge at the time of publication within an issue of the journal (i.e. once the article is paginated). Printed offprints may be ordered using the Offprint Order Form supplied with the proofs (see form for charges), provided that the form is returned promptly (i.e. at the time of proof correction). Order forms should be returned to C.O.S. Printers Pte Ltd, 9 Kian Teck Crescent, Singapore 628875; Fax: +65 6265 9074; E-mail: [offprint@cosprinterscom](mailto:offprint@cosprinterscom). Printed Offprints are normally dispatched by surface mail within 3 weeks of publication of the issue in which the paper appears. Please contact the publishers if offprints do not arrive: however, please note that offprints are sent by surface mail, so overseas orders may take up to 6 weeks to arrive. The PDF offprint is e-mailed to the first author at his or her first e-mail address on the title page of the paper, unless advised otherwise; therefore please ensure that the name, address and e-mail of the receiving author are clearly indicated on the manuscript title page if he or she is not the first author of the paper. A copy of the Publisher's Terms and Conditions for the use of the PDF file will accompany the PDF offprint and the file can only be distributed in accordance with these requirements. Authors can also nominate up to three colleagues whom they would like to receive a complimentary PDF offprint.