

Variação espacial como mecanismo promotor da coexistência em comunidades de insetos necrófagos

Mauricio O. Moura

Núcleo de Pesquisas Ambientais, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual do Centro-Oeste. Caixa Postal 3010, 85010-090 Guarapuava, Paraná, Brasil. E-mail: moura@unicentro.br

ABSTRACT. Spatial variation as a mechanism promoting coexistence in carrion insect communities. Coexistence in local communities could be mediated through several mechanisms such as interspecific competition, temporal and spatial heterogeneity. In this paper we analyse a highly diverse guild of necrophagous insects to determine the role played by aggregation on community structure. An experiment was designed to test predictions derived from aggregation model of coexistence that in short require that in the balance between intra and interspecific competition, the first one must be greater than interspecific competition in order to make coexistence more likely. The data gathered comprise two protocols: collecting adults visiting carcasses and rearing maggots collected from carcasses. The results showed a total of 21 necrophagous species reared and 18 collected. All species showed clumped patterns of distribution over resources and even though several negative values were found in association indices, the overall trend was a neutral covariation between species. The analysis also confirms that aggregation could maintain diversity in this community.

KEY-WORDS. Aggregation model, coexistence, local diversity.

RESUMO. A coexistência em comunidades locais pode ser mediada através de vários mecanismos tais como competição interespecífica e heterogeneidade espacial e temporal. Neste trabalho é analisada uma guilda de insetos necrófagos para se determinar o papel desempenhado pela agregação na estrutura da comunidade. Um experimento foi delineado para se testar as premissas derivadas do modelo de coexistência por agregação que, em resumo, requer que no balanço entre a competição intra e interespecífica, a primeira deva ser maior, para fazer com a coexistência seja possível. Os dados coletados compreendem dois protocolos: a coleta de adultos visitando a carcaça e a criação das larvas coletadas na carcaça. Os resultados demonstram que 21 espécies necrófagas foram criadas e 18 espécies coletadas. Todas as espécies mostraram-se distribuídas de forma agregada sobre os recursos e, embora vários valores negativos foram obtidos nos índices de associação, a tendência geral foi de uma covariação neutra entre as espécies. A análise confirma que a agregação pode manter a diversidade nesta comunidade.

PALAVRAS CHAVE. Diversidade local, insetos necrófagos, modelo de agregação.

Evidências experimentais acerca da coexistência sugerem que espécies próximas e limitadas pelo mesmo recurso não podem persistir indefinidamente no mesmo local. Em termos gerais, n espécies não podem coexistir em menos do que n recursos ou em menos do que n nichos (LEVINS 1968). Entretanto, a maioria das comunidades não segue este padrão, fato que deixou evidente a questão sobre como as espécies em determinadas comunidades podem coexistir a despeito de um potencial para a exclusão competitiva. Para explicar estes padrões de diversidade local, vários mecanismos tais como: partilha de recursos, heterogeneidade ambiental, efeitos de predadores e parasitas e variação espacial, tem sido propostos. A questão sobre qual destes mecanismos é mais freqüente e mais importante na

manutenção da diversidade tem sido um grande debate (WIENS 1977, CONNELL 1983).

A heterogeneidade ambiental, temporal ou espacial, pode levar a mudanças no espaço físico ocupado pela população, fato que impediria as espécies desta comunidade de chegarem a uma densidade de equilíbrio promovendo assim a coexistência (CHESSON 2000). Entretanto, mesmo quando as espécies encontram-se em equilíbrio e limitadas por um recurso a heterogeneidade ambiental ainda pode mediar a coexistência embora atuando através de uma via diferente. Neste caso, as populações poderiam coexistir pelo poder de dispersão dos competidores inferiores, que agiria promovendo uma dispersão contínua para novos sítios de colonização impedindo a

exclusão destas espécies do sistema, conforme discutido por HUTCHINSON (1951). Da mesma maneira, interações bióticas, tais como predação e competição, podem gerar e manter a diversidade. Predação e parasitismo poderiam prevenir a exclusão competitiva caso as taxas de ataque forem mais fortes na espécie dominante no sistema, reduzindo sua densidade e por conseguinte seu efeito na comunidade (PAINE 1974). A competição interespecífica é outro mecanismo que pode levar a coexistência através da mediação da utilização de porções diferentes nos eixos do nicho que representam os fatores limitantes do sistema (SCHOENER 1974). Alternativamente, uma maneira particular de se obter coexistência devido à variação espacial, mas sem separação nos eixos do nicho é através da agregação do competidor superior como demonstrado por HANSKI (1981) e SCHORROCKS *et al.* (1984). Neste modelo, a agregação dos competidores afetará o balanço entre a competição intraespecífica e interespecífica nas populações tendo como resultado global uma diminuição do efeito interespecífico (IVES, 1988a).

As comunidades compostas por espécies necrófagas são caracterizadas por uma alta diversidade alfa (HANSKI 1987a), recurso normalmente limitante (NICHOLSON 1957) e por estarem restritas tanto no espaço quanto no tempo devido às características efêmeras do substrato. Estas três características, variação espacial, imprevisibilidade temporal e alta riqueza, fazem destas comunidades um ótimo modelo para se estudar e testar hipóteses acerca da evolução e estrutura das comunidades, como discute FINN (2001).

Quase todos os mecanismos citados acima têm sido usados para explicar a coexistência entre as espécies em comunidades necrófagas. A hipótese das espécies fugitivas foi sugerida por BEAVER (1977) como um provável mecanismo de manutenção de diversidade, mas testes desta hipótese feitos por KNEIDEL (1983) não confirmaram o efeito esperado. Outra hipótese proposta (HANSKI & KUUSELA 1977) utilizava-se da idéia de efeitos de prioridade como o mecanismo responsável por manter as espécies menos competitivas no sistema. Embora existam evidências favoráveis acerca da existência em comunidades naturais de um efeito de prioridade (KNEIDEL 1983) as evidências produzidas através de experimentos controlados em laboratório (SCHORROCKS & BINGLEY 1994) demonstram que a magnitude deste efeito não seria suficiente para promover a diversidade encontrada. A partilha de recursos foi outro mecanismo considerado para explicar a diversidade em comunidades necrófagas (DENNO & COTHAM 1975), mas evidências provenientes de estudos feitos em campo demonstram que este mecanismo não manteria a diversidade em comunidades efêmeras, pelo menos na ausência de outros mecanismos (SCHORROCKS & SEVENSTER 1995, WERTHEIM *et al.* 2000). Recentemente, uma grande quantidade de evidências teóricas (HANSKI 1981, IVES & MAY 1985, IVES 1991, SEVENSTER 1996) experimentais (KNEIDEL 1984, HANSKI 1987) e de campo (IVES 1991) tem indicado que o modelo de coexistência por agregação é o mecanismo mais importante na manutenção da diversidade em comunidades efêmeras (SCHORROCKS & SEVENSTER 1995).

Embora existam muitas evidências acerca do papel da agregação como promotora da diversidade em comunidades efêmeras a maioria dos estudos de campo foram realizados em comunidades associadas a fungos e os poucos estudos realizados em campo com comunidades necrófagas restringiram-se a análise de poucas espécies. Neste trabalho, serão apresentados dados de uma guilda de insetos necrófagos neotropicais. Nesta comunidade o efeito da partilha de recursos na manutenção da diversidade foi considerado pequeno. Embora a partilha de recursos tenha sido considerada insuficiente para explicar a coexistência, foi encontrada uma grande variação espacial, hipotetizada como uma demonstração da variação na distribuição das espécies sobre os recursos, as carcaças. Se esta hipótese estiver correta, os resultados do trabalho deverão indicar um maior grau de competição intraespecífica do que interespecífica. Assim, o objetivo deste trabalho é determinar qual o papel, para as comunidades necrófagas, do padrão de distribuição espacial das espécies componentes do sistema sobre os recursos. Especificamente o experimento foi planejado para responder às seguintes questões: 1) Qual o padrão espacial que as espécies presentes no sistema apresentam?; 2) Como as espécies respondem entre si no sistema, i.e. como as espécies covariam? e; 3) Qual o efeito global da distribuição para a manutenção da diversidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta de dados

Para se determinar o padrão de ocupação empregado pelas espécies presentes na comunidade, foi realizado um experimento de colonização repetido três vezes (Réplicas I, II e III). O experimento foi realizado em um fragmento de Floresta Ombrófila Subtropical localizado dentro do campus da Universidade Federal do Paraná, em Curitiba. Neste ambiente a vegetação consistia de um mosaico de campo, composto principalmente por arbustos e árvores dispersas, e áreas de brejo.

O experimento consistiu em fornecer para colonização 36 carcaças de ratos (*Rattus norvegicus* L.) com pesos variando entre 17 e 440 g. Após serem sacrificados por deslocamento cervical, os animais foram aleatoriamente alocados em uma célula de uma grade medindo 50 x 60 m da seguinte maneira: dez carcaças pequenas (< 100g) foram alocadas isoladamente em copos plásticos dentro de uma armadilha para coleta de adultos confeccionada segundo FERREIRA (1978); dois grupos de dez carcaças pequenas foram alocadas dentro de gaiolas de arame (usadas para exclusão de necrófagos de porte médio e grande) além de quatro carcaças médias (100-200 g) e duas grandes (> 200 g) colocadas isoladamente em gaiolas de arame. O desenho acima permitia não só verificar as premissas do modelo de agregação em campo, mas também avaliar o efeito do agrupamento do recurso (carcaças agrupadas x não agrupadas) no padrão de ocupação da comunidade. Os copos plásticos tiveram 1/3 do seu volume preenchido por vermiculita e as gaiolas possuíam uma bandeja localizada abaixo da carcaça também preenchida parcialmente com vermiculita.

Após a instalação do experimento, as armadilhas foram vistoriadas diariamente sendo os adultos coletados em cada visita. As carcaças colocadas nos copos plásticos foram trazidas para o laboratório assim que tivessem perdido aproximadamente 1/3 do seu peso. Em cada gaiola, as bandejas eram vistoriadas diariamente para procura de larvas que eram então coletadas. Todas as larvas foram mantidas em laboratório sob condições equivalentes às de campo até a emergência dos adultos que foram, então, identificados e contados. As fêmeas coletadas em campo foram dissecadas para se determinar o estágio de desenvolvimento ovariano, que foi classificado de acordo com AVANCINI & PRADO (1986).

Análise dos dados

A análise dos dados, adultos coletados e criados, foi feita separadamente para cada repetição. Este procedimento foi utilizado para evitar vieses associados com o agrupamento de dados que exibem variação temporal na riqueza e densidade das espécies. Em cada base de dados foram analisados os seguintes níveis: 1) todas as espécies combinadas, 2) todas as espécies pertencentes à mesma família e 3) cada espécie.

O nível de agregação foi determinado utilizando-se a razão entre a variância e a média (índice de dispersão) e o índice de agregação intraespecífica de SEVENSTER (1996). A possível relação entre variância e a média foi determinada pelo ajuste da função exponencial de Taylor.

O desvio do índice de dispersão (I) em relação a uma distribuição de Poisson (I = 1) foi testado usando as seguintes expressões (LUDWIG & REYNOLDS 1988):

Para $n > 30$ indivíduos, $d = \sqrt{2c^2 - \sqrt{2(N-1)}}$ onde: $\chi^2 = I(N-1)$ e $N =$ tamanho amostral e, para amostras com $n < 30$ indivíduos a aproximação $I(N-1)$.

Para quantificar o aumento proporcional na densidade média de competidores em relação a uma distribuição ao acaso a seguinte expressão foi utilizada (SEVENSTER 1996):

$$J = \left(\frac{\sum e_i}{N^2} \times \frac{n_i(n_i - 1)}{e_i} \right) - 1 \text{ onde, } J = \text{índice de agregação intra-}$$

específica, n_i número de indivíduos que foram criados/coletados na carcaça i , e_i é o tamanho da carcaça i e N é o número total de indivíduos da espécie i coletados.

A função exponencial de Taylor ($V = am^b$) foi ajustada às bases de dados para se determinar se existia e qual era a magnitude de uma relação densidade dependente entre a média (m) e a variância (V), através de uma regressão $\log x \log$.

A existência ou não de associação entre as espécies foi determinada baseando-se em dois descritores: a função f (SHORROCKS *et al.* 1990) e o índice de agregação interespecífica de SEVENSTER (1996).

O Coeficiente de correlação Phi (ϕ) é determinado pela seguinte equação, baseando-se em uma tabela de contingência

de duas entradas: $f_{x,y} = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$ onde a re-

presenta o número de co-ocorrências das espécies x e y , b o número de presenças de x e ausências de y ; c o número de ausências de x e presenças de y e d o número de duplas ausências.

O grau proporcional de covariação entre as espécies foi verificado utilizando-se a seguinte expressão (SEVENSTER 1996):

$$C_{x,y} = \left(\frac{\sum e_i}{N_x \times N_y} \times \sum \frac{n_{xi}n_{yi}}{e_i} \right) - 1 \text{ onde, } C_{x,y} \text{ fornece a medida de}$$

associação (covariação) entre a espécie x e a espécie y , n_{xi} representa o número de indivíduos da espécie x na carcaça i , n_{yi} o número de indivíduos da espécie y na carcaça i , e_i representa o tamanho da carcaça i e N o número total de indivíduos.

Para se determinar se a agregação intraespecífica facilitaria a coexistência foi utilizada a seguinte equação (IVES, 1991),

considerada como o coeficiente A : $A = \frac{(J_x + 1)(J_y + 2)}{(C_{x,y} + 1)^2}$ onde J

denota a agregação intraespecífica das espécies x e y , calculado conforme expressão anterior, e C fornece a agregação interespecífica relativa das espécies x e y .

A análise de facilitação da coexistência foi feita primeiramente entre toda as espécies par a par. Entretanto, como as espécies na natureza competem com um arranjo de competidores potenciais, foi feita uma segunda análise (A_{agr}) onde a espécie x deveria competir com um "super competidor" formado pela soma das abundâncias e padrão de ocupação das carcaças de todas as espécies presentes no sistema.

Todas as análises foram realizadas no programa Statistica 5.1 (STATSOFT 1996). Foram utilizadas Análises de variância (ANOVA) paramétricas e não paramétrica (Kruskall Wallis - H) para se avaliar o efeito de mais de dois fatores e suas interações sobre a variável resposta. Para a comparação entre dois fatores foi utilizado o teste não paramétrico de Wilcoxon (W). Em todas as análises a variável resposta foi o número total de indivíduos das espécies.

RESULTADOS

A comunidade de insetos necrófagos na área de estudo é composta por 26 espécies: 21 espécies necrófagas, três predadoras e duas espécies de parasitóides (Tab. I). As únicas espécies necrófagas que não foram coletadas nas armadilhas para adultos foram *Ophyra chalcogaster* Wied. e duas morfoespécies de Sphaeroceridae. Foram coletados um total de 1.082 adultos e criados 16.353 indivíduos.

Agregação das fêmeas

O número de fêmeas coletadas por experimento foi muito irregular, com três espécies perfazendo mais de 70% de todo

Tabela I. Espécies coletadas e número de indivíduos coletados e que emergiram a partir de carcaças de ratos em decomposição durante os meses de Janeiro (réplica I), Fevereiro (réplica II) e março (réplica III) de 1999. O traço indica que a espécie ou não foi coletada ou não foi criada no período correspondente.

Táxon	Réplica I		Réplica II		Réplica III	
	Coletados	Criados	Coletados	Criados	Coletados	Criados
Diptera						
Calliphoridae						
<i>Chrysomya albiceps</i>	14	542	52	524	64	311
<i>Chrysomya megacephala</i>	–	19	1	–	4	–
<i>Lucilia eximia</i>	69	4738	156	2877	165	4647
<i>Lucilia sericata</i>	1	6	–	–	1	67
<i>Paralucilia xanthogeneiatae</i>	–	–	2	–	5	33
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	–	109	2	–	2	11
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	5	43	2	–	–	44
Muscidae						
<i>Ophyra aenescens</i>	2	55	1	–	1	–
<i>Ophyra chalcogaster</i>	–	27	–	–	–	–
<i>Sarcopromusca pruna</i>	–	50	1	–	1	–
Fanniidae						
<i>Fannia pusio</i>	–	17	6	–	–	–
<i>Fannia femoralis</i>	–	–	1	41	–	–
Anthomyiidae						
<i>Craspedochaeta punctipennis</i>	2	–	–	4	–	–
Sarcophagidae						
<i>Helicobia aurescens</i>	1	15	–	–	2	–
<i>Towsendmyia halli</i>	3	222	2	150	2	635
<i>Sarcodexia lambens</i>	–	34	4	27	6	–
<i>Pattonela resona</i>	2	61	–	–	–	–
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	30	9	53	–	61	20
Sphaeroceridae						
	–	49	–	–	–	–
Piophilidae						
	11	23	9	–	6	–
Hymenoptera						
Ichneumonidae						
	–	30	–	71	–	163
Encyrtidae						
	–	–	–	–	–	171
Coleoptera						
Histeridae						
	–	34	–	14	–	57
<i>Oxyletrum discicolle</i>	–	61	–	45	–	47
Staphilinidae						
	–	89	–	95	–	66

o material. Isto impôs uma análise incompleta da agregação das fêmeas já que foram analisadas apenas as espécies com um número amostral suficiente e que estavam nos estágios de oviposição recente ou ovo maduro. Com relação às espécies

mais abundantes *Chrysomya albiceps* (Wiedemann, 1819); *Lucilia eximia* (Wiedemann, 1819) e *Oxysarcodexia paulistanensis* (Mattos, 1919) (Tab. I), todas exibiram uma forte agregação intraespecífica, tanto quantificadas por *J* quanto pela

Tabela II. Razão entre a variância e a média e índice de agregação intraespecífica para cada réplica (I, II e III) do experimento de colonização para as Fêmeas coletadas na armadilha. O grupo A representa as espécies em estágio de oviposição recente ou de ovo maduro e o grupo B todas as espécies com mais de cinco indivíduos (ver resultados sobre agregação das fêmeas). O asterisco indica que o valor é significativamente diferente do valor esperado (ver metodologia) a um nível de 5% e o símbolo ns indica um valor não significativo.

Espécies	Razão entre a variância e a média (V/m)			Índice de agregação intraespecífica (I)		
	I	II	III	I	II	III
A						
<i>Chrysomya albiceps</i>	7,15 *	0,64 *	1,09 ns	7,80	-0,40	1,11
<i>Lucilia eximia</i>	8,94 *	4,23 *	2,18 *	4,70	1,50	1,57
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	-	3,31 *	5,13 *	-	2,14	8,84
B						
<i>Chrysomya albiceps</i>	4,88	11,22	1,05	3,47	2,14	0,57
<i>Lucilia eximia</i>	19,08	4,95	6,69	2,40	0,85	1,88
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	3,22	-	-	4,54	-	-
<i>Paralucilia xanthogeneiastes</i>	-	-	0,92 ns	-	-	1,20
Fanniidae	-	1,30	-	-	0,49	-
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	1,30	2,61	0,72	1,11	1,67	0,98

razão entre a variância e a média (Tab. II-A). Em apenas um experimento, *C. albiceps* não se distribuiu de forma agregada (Tab. II-A). Nenhuma das espécies teve sua captura influenciada pela posição da armadilha na grade (Anova, *L. eximia* $F_{9,199} = 0,7$, $p = 0,69$; *O. paulistanensis* $F_{9,176} = 1,24$, $P = 0,7$ e *C. albiceps* $F_{9,96} = 0,51$, $p = 0,86$) nem foi encontrada nenhuma interação entre a posição da armadilha e o estágio de desenvolvimento ovariano (Anova, *L. eximia* $F_{27,199} = 0,37$, *O. paulistanensis* $F_{27,176} = 0,82$, $p = 0,72$ and *C. albiceps* $F_{27,96} = 0,60$, $p = 0,93$). Se forem consideradas todas as fêmeas capturadas, não se levando em consideração seu status reprodutivo, mas com no mínimo cinco indivíduos coletados (Tab. II B), o mesmo padrão aparece, sendo que todas as fêmeas possuem a tendência de estar agregadas intraespecificamente e para as espécies dominantes, não existiu relação entre a posição da armadilha e a frequência dos indivíduos coletados (Kruskal Wallis, *L. eximia* $H = 11,87$, $p = 0,22$; *O. paulistanensis* $H = 7,82$, $p = 0,55$ e *C. albiceps* $H = 7,82$, $p = 0,55$).

Agregação dos adultos criados

Os resultados da razão entre variância e a média indicaram que todas as espécies estavam distribuídas de uma maneira agregada (Tab. III). Os testes de significância demonstraram que todos os valores foram significativamente diferentes dos valores esperados para uma distribuição de Poisson e que embora exista uma variação temporal nas densidades, não ocorreram diferenças temporais neste índice entre os experimentos (Kruskal-Wallis, $H = 1,23$, $p = 0,53$).

Todos os valores do índice de agregação de Sevenster, que mede o aumento relativo na densidade média de competidores relativos a uma distribuição ao acaso, são positivos em todos os experimentos (Tab. III) implicando que as espécies

neste sistema estavam agregadas sobre a carcaça. Os níveis de agregação encontrados correspondem a um aumento na densidade esperada de coespecíficos entre 0,28 e 82,55% de magnitude, embora fossem encontrados valores tão altos quanto 130% de aumento de densidade (Tab. III).

A função de Taylor se ajustou bem aos dados na maioria dos taxa ou combinações de taxa analisados (Tab. IV). A relação linear obtida foi significativa em 21 dos 33 casos e a variabilidade explicada pelo modelo foi em geral ao redor de 70%,. Os valores do intercepto (logaritmo de a) variaram entre -3,20 a 2,08. O coeficiente angular (b) teve 27 dos 33 valores estimados maiores do que um com variação entre -1,94 e 3,26 com uma média centrada ao redor de 2,0. Os valores negativos de b ocorreram apenas duas vezes, para *Ophyra aenescens* e em Staphilinidae, espécies que tiveram baixos tamanhos amostrais e densidades.

Associação de adultos criados

Foram encontrados em todo o experimento valores positivos e negativos do coeficiente de correlação phi (Fig. 1). Entretanto, em apenas uma das réplicas (réplica I) os valores negativos foram significativamente superiores aos positivos ($\chi^2 = 36,48$, 1 GL, $p < 0,001$). Com relação à variação temporal nos valores do coeficiente entre as réplicas não foram encontradas diferenças significativas ($H = 2,34$, $p = 0,65$) mas um teste de medianas indicou que os valores acima e abaixo da mediana (-0,004) são significativamente diferentes ($\chi^2 = 7,92$, 1 GL, $p = 0,01$). Embora foram encontrados mais valores negativos do que positivos (Fig. 1) a média destes valores não diferiu significativamente de zero ($p = 0,57$) da mesma maneira que a distribuição geral dos valores também não difere de uma distribuição com média zero (Wilcoxon, $p = 0,70$).

Tabela III. Média de indivíduos criados por carcaça (M); razão entre a variância e a média (V/m) e índice de agregação intraespecífica (J) para cada réplica (I, II e III) do experimento de colonização. O asterisco indica que o valor é significativamente diferente do valor esperado (ver metodologia) a um nível de 5%.

Táxons	M			V/m			J		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
Todas	182,60	142,50	190,51	217,59*	311,11*	728,54*	0,64	0,28	1,39
Calliphoridae	159,80	126,00	155,39	232,82*	318,00*	834,03*	0,80	0,33	2,09
Sarcophagidae	9,70	6,55	19,84	31,64*	45,69*	77,02*	5,97	30,62	4,41
Muscidae	3,88	-	-	29,18*	-	-	15,14	-	-
Sphaeroceridae	1,44	-	-	11,45*	-	-	14,87	-	-
Coleoptera	5,41	8,05	7,08	14,91*	22,97*	19,60*	0,40	1,08	1,01
Hymenoptera	-	-	10,12	-	-	30,99*	-	-	4,95
<i>Chrysomya albiceps</i>	15,94	19,40	9,42	83,21*	97,80*	74,49*	2,17	5,01	10,76
<i>Chrysomya megacephala</i>	0,56	-	-	18,40*	-	-	8,29	-	-
<i>Lucilia eximia</i>	138,70	106,60	141,27	225,24*	288,67*	901,96*	1,15	0,45	2,56
<i>L. lucilia sericata</i>	0,18	-	141,27	5,67*	-	901,96*	7,17	-	2,56
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	3,20	-	0,33	47,66*	-	7,28*	20,86	-	54,64
<i>Hemilucilia semidiaphana</i>	1,20	-	1,33	37,97*	-	30,41*	8,10	-	9,94
<i>Paralucilia xanthogeneiates</i>	-	-	1,00	-	-	31,92*	-	-	77,93
<i>Ophyra aenescens</i>	1,61	-	-	22,21*	-	-	31,09	-	-
<i>Ophyra chalcogaster</i>	0,80	-	-	19,01*	-	-	64,56	-	-
<i>Sarcopromusca pruna</i>	1,47	-	-	48,57*	-	-	52,92	-	-
<i>Fannia pusio</i>	0,50	-	-	16,47*	-	-	82,55	-	-
<i>Fannia femoralis</i>	-	-	1,52	-	-	39,41*	-	-	129,25
<i>Craspedochaeta punctipennis</i>	-	-	0,15	-	-	2,32*	-	-	5,76
<i>Helicobia aurescens</i>	0,44	-	-	14,55*	-	-	75,64	-	-
<i>Towsendmyia halli</i>	6,20	5,55	19,40	36,48*	52,25*	75,17*	10,79	38,81	4,48
<i>Sarcodexia lambens</i>	1,00	1,00	-	19,71*	25,90*	-	29,52	128,92	-
<i>Pattonela resona</i>	1,80	-	-	28,64*	-	-	22,86	-	-
<i>Oxysarcodexia paulistanensis</i>	0,26	-	0,60	4,32*	-	19,61*	55,49	-	30,45
Piophilidae	1,00	-	-	11,36*	-	-	37,64	-	-
Ichneumonidae	0,88	2,62	4,93	29,10*	20,50*	30,09*	8,47	2,34	2,76
Encyrtidae	-	-	5,18	-	-	40,64*	-	-	17,94
Histeridae	1,41	0,73	2,37	5,96*	2,57*	7,62*	1,09	3,87	1,20
<i>Oxyletrum discicolle</i>	2,54	2,36	8,64	4,13*	9,84*	4,43*	2,74	3,20	0,43
Staphilinidae	3,70	4,95	2,75	11,14*	17,66*	12,27*	0,52	0,71	1,76

A associação entre os componentes do sistema, mensurada pelo coeficiente de agregação interespecífica (Fig. 2), revelou que o número de associações negativas foi significativamente superior ao de associações positivas nas réplicas I e II (valores de χ^2 com probabilidade inferior a 0,001). Também, existem diferenças nos valores de C entre as réplicas ($H_{2,203} = 30,62$, $p < 0,001$). Embora as associações negativas tenham sido mais frequentes do que as positivas em duas réplicas, a tendência geral foi de

que estes valores não diferem significativamente de zero (Wilcoxon, $p = 0,32$; média global de 0,42).

Facilitação da coexistência

A análise dos valores pareados para o efeito da agregação intraespecífica (A) demonstrou que a maioria dos valores é superior a um ($\ln A > 0$, Fig. 3a). Especificamente, em todas as réplicas os valores de A foram significativamente diferentes de

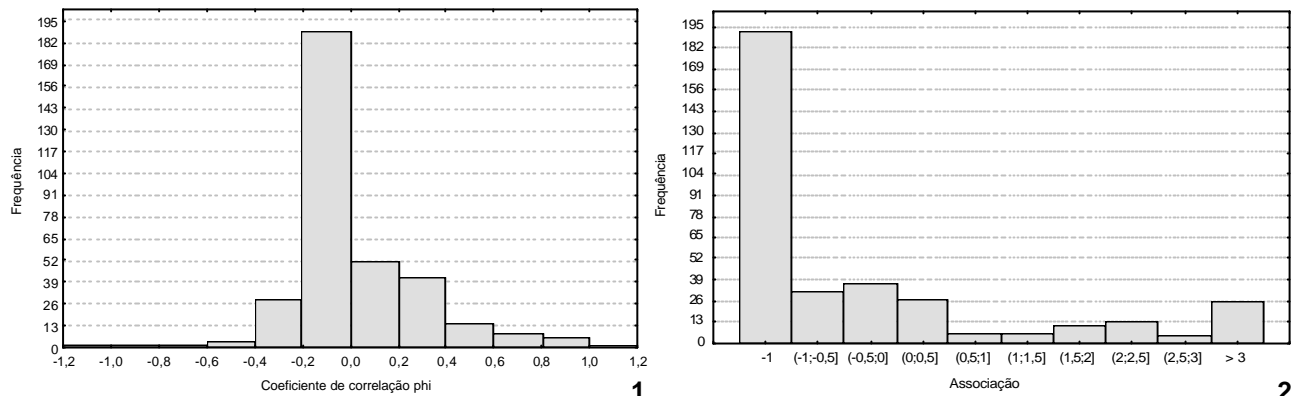
Tabela IV. Valores dos parâmetros da função exponencial variância = $a \cdot \text{médias}$ ajustada por regressão linear para os táxons que emergiram durante Março de 1999 (experimento I a III) a partir de carcaças de rato em decomposição. Estimativas dos parâmetros, erro padrão (SE), número de amostras (n), variância explicada pelo modelo (R²) e significância (Prob.) dos valores. (n.s) Não significativo, (*) significativo no mínimo a 0,05.

Táxons	n	Log a	se	b	se	R ²	Prob
Réplica I							
Todas	26	-1,122	0,578	2,752	0,369	0,70	*
Calliphoridae	24	-0,946	0,609	2,558	0,362	0,69	*
Sarcophagidae	8	-0,957	1,128	2,307	0,963	0,48	n.s.
Sphaeroceridae	3	-0,633	0,956	1,648	1,131	0,68	*
Coleoptera	10	-0,602	0,334	2,099	0,395	0,77	*
<i>Chrysomya albiceps</i>	6	-0,594	0,271	2,360	0,194	0,94	*
<i>Lucilia eximia</i>	16	0,528	0,356	1,829	0,196	0,86	*
<i>Sarconesia chlorogaster</i>	3	-0,229	0,229	1,313	0,199	0,97	n.s.
<i>Ophyra aenescens</i>	3	2,081	0,860	-1,947	0,940	0,81	n.s.
<i>Towsendmyia halli</i>	3	-2,553	2,010	2,721	1,455	0,77	n.s.
Piophilidae	3	-1,517	2,200	2,460	2,690	0,45	*
Histeridae	3	-0,018	0,001	1,524	0,001	0,99	*
<i>Oxyletrum discicolle</i>	4	0,022	0,022	0,261	0,024	0,98	*
Staphilinidae	4	-0,193	0,232	1,645	0,285	0,94	*
Réplica II							
Todas	11	-0,770	0,533	2,457	0,303	0,88	*
Calliphoridae	10	-2,011	1,000	2,587	0,550	0,73	*
Coleoptera	9	-0,766	0,962	2,598	0,122	0,98	*
<i>Chrysomya albiceps</i>	3	0,149	2,310	1,890	1,298	0,68	n.s.
<i>Lucilia eximia</i>	6	-2,169	1,815	2,914	0,896	0,72	*
<i>Oxyletrum discicolle</i>	4	-0,451	0,627	1,634	1,289	0,44	n.s.
Staphilinidae	5	-0,985	0,370	2,401	0,531	0,87	*
Réplica III							
Todas	23	-0,935	0,398	2,558	0,247	0,83	*
Calliphoridae	10	-1,062	0,290	2,686	0,171	0,97	*
Sarcophagidae	4	1,232	0,803	0,918	0,630	0,51	n.s.
Hymenoptera	4	0,244	0,488	1,630	0,460	0,86	n.s.
Coleoptera	17	0,096	0,107	1,091	0,197	0,67	*
<i>Chrysomya albiceps</i>	4	-0,045	2,158	1,308	1,642	0,24	n.s.
<i>Lucilia eximia</i>	9	-3,207	0,427	3,260	0,242	0,96	*
<i>Towsendmyia halli</i>	5	-2,319	1,265	2,420	0,807	0,75	*
Encyrtidae	4	1,031	0,850	0,994	0,749	0,46	n.s.
Ichneumonidae	4	0,324	0,809	0,536	0,851	0,16	n.s.
Histeridae	3	0,165	0,728	1,316	1,496	0,43	n.s.
Staphilinidae	4	1,059	0,302	-0,051	0,604	0,29	*

uma distribuição com média um (Wilcoxon, $p < 0,001$ em todos os casos).

Existe, também uma diferença significativa da variável A entre as réplicas ($KW_{2,160} = 9,37$, $p = 0,009$) sendo que nas réplicas I e III a mediana é superior ao valor dois (2,0) e na réplica II, inferior.

Os resultados das análises do efeito da agregação intraespecífica das espécies e seus competidores potenciais combinados (A_{agr}) demonstram que todos os valores excedem um ($A_{agr} > 1$, Fig. 3b) significativamente (W , $p < 0,001$). Uma comparação entre os experimentos demonstrou não haver diferenças significativas ($KW_{2,44} = 5,114$, $p = 0,07$) entre eles.



Figuras 1-2. (1) Distribuição geral dos valores dos coeficientes de correlação Phi das três réplicas calculado entre pares de espécies; (2) distribuição dos valores do coeficiente de associação C das três réplicas calculado entre pares de espécies.

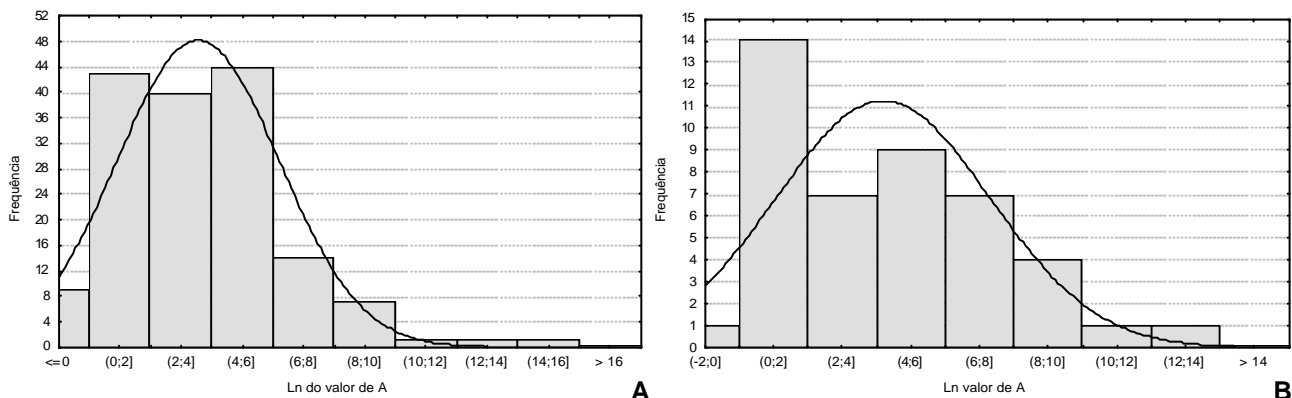


Figura 3. Distribuição dos valores da relação entre a agregação intraespecífica e interespecífica (Ln A) calculados entre pares de espécies (A) e para cada espécie e todos os seus competidores potenciais combinados, A_{agr} (B).

DISCUSSÃO

As premissas do modelo da agregação estabelecem que em ambientes com heterogeneidade espacial a agregação de um competidor superior permite o estabelecimento no sistema de outros competidores (ATKINSON & SHORROCKS 1981, HANSKI 1981). Tais afirmações baseiam-se na existência de áreas (carcaças, frutos ou fungos) em que a média dos indivíduos deste competidor superior será pequena ou zero (áreas não utilizadas) permitindo assim, que uma espécie que normalmente seria excluída permanecesse (HANSKI 1981, SEVENSTER 1996). Embora o modelo tenha sido descrito apenas para um par de competidores (IVES 1988a) a extensão de suas premissas a interações competitivas multiespecíficas permanecem válidas devido à robustez de suas premissas (IVES & MAY 1985).

As premissas do modelo incluem a existência de agregação das espécies na comunidade e a ausência de associações entre estas mesmas espécies. Todas as espécies estudadas nesta comunidade apresentaram valores dos índices estimadores de agregação consistentes com as predições do modelo. A grande

maioria dos valores é superior aos encontrados na literatura (cf. ATKINSON & SHORROCKS 1984, IVES 1991, SEVENSTER 1996).

Os dados apresentados somam-se a uma vasta literatura que evidencia o padrão de distribuição agregada das espécies que se utilizam ambientes efêmeros como sítios de oviposição (ATKINSON & SHORROCKS, 1984; ROSEWELL *et al.* 1990, KRUEGER & SEVENSTER 2001). Embora existam estas evidências sobre o papel da agregação, os resultados estão baseados na utilização de índices como o expoente k da distribuição binomial negativa e do índice I (razão variância/média) além de a maior parte estar baseados em espécies frugívoras e fungívoras (cf. ATKINSON & SHORROCKS 1984, SHORROCKS & ROSEWELL 1986, ROSEWELL *et al.* 1990). Tais índices embora úteis, modelam distribuições discretas e/ou possuem uma relação de dependência da densidade (PIELOU 1977, KREBS 1989).

Os valores de I descritos para a comunidade estudada são significativamente diferentes do que seria esperado em uma distribuição ao acaso da mesma maneira que descrito em outros estudos com comunidades necrófagas (HANSKI & KUUSELA

1977, BEAVER 1977, KUUSELA & HANSKI 1982).

A relação entre média e variância pode ser descrita por uma função exponencial (TAYLOR 1961). Da mesma maneira, o expoente k da distribuição binomial negativa varia com a densidade dos competidores. Desta forma, não poderia ser usado como descritor do grau de agregação de um sistema. A partir destas constatações a relação exponencial entre a variância e média (variância = $a \cdot \text{média}^b$) foi incorporada ao modelo, apresentando bons ajustes (ATKINSON & SHORROCKS 1981).

Na maioria dos casos desta comunidade, este modelo descreve bem a relação entre a média e a variância. Os casos onde a relação exponencial não foi significativa correspondem aos menores valores amostrais (Tab. IV) que podem, dependendo do valor das médias e das variâncias em cada carcaça, produzir ajustes fracos do modelo (ROUTLEDGE & SWARTZ 1991, HAGSTRUM *et al.* 1997). As variações do intercepto ($\log a$) e do coeficiente angular (b) são maiores do que a variação apresentada em outros trabalhos (ROSEWELL *et al.* 1990, SEVENSTER & VAN ALPHEN 1996). O valor médio do coeficiente angular encontrado foi dois (2,0) sendo que, este foi o valor utilizado por HANSKI (1981) quando da formulação de uma versão do modelo de agregação. Os valores destes dois parâmetros não foram diferentes entre experimentos. Este resultado indica que um mesmo mecanismo pode estar agindo na relação entre média e variância entre as várias espécies. Embora os valores do intercepto (a) e do coeficiente angular (b) não sejam significativamente diferentes entre experimentos, a variação de a é muito maior (duas magnitudes) que a de b . Tais variações de a podem ser causadas por uma mudança na linha de regressão (aumento da variância) ou por uma "modificação do meio" (variação espacial) como observado em outros sistemas (*e.g.* TAYLOR *et al.* 1998).

O índice de agregação de Sevenster (J) fornece uma medida da agregação que pode ser compreendida como o aumento proporcional da densidade (J) dos competidores em relação a sua distribuição ao acaso. Todos os valores de J demonstram que ocorre um aumento significativo de competidores em relação a sua distribuição ao acaso. Estes valores são, em geral, maiores do que os registrados em comunidades de drosófilídeos (SEVENSTER, 1996) e carcaças (IVES 1991, WOODCOCK *et al.* 2002).

A utilização de indivíduos que emergem das carcaças para a análise de agregação requer que a mortalidade no estágio larval seja independente da densidade (IVES, 1988a) caso contrário, as estimativas tenderão a ser inferiores à agregação original das fêmeas. Em dípteros necrófagos a mortalidade é dependente da densidade (VON ZUBEN *et al.* 1993), mas atua apenas após um determinado limiar. Até atingir este limiar o efeito da densidade é principalmente sobre o tamanho do adulto (HANSKI 1987, entre outros). Os resultados obtidos nas análises de agregação das fêmeas coletadas claramente indicaram agregação dos principais competidores bem como da comunidade de uma maneira geral, o que reforça o argumento sobre a validade da utilização dos dados das espécies criadas na análise.

A associação neutra entre as espécies é premissa do mode-

lo (HANSKI 1981, SHORROCKS *et al.* 1984). Em geral as médias das distribuições dos valores (ϕ e C) não diferem dos valores preditos. Em nível da comunidade o coeficiente ϕ indicou que, na maioria dos casos, a covariação entre as espécies tendeu a zero, embora os valores negativos foram em número maior que os positivos. O coeficiente de agregação interespecífica de Sevenster (C) é mais sensível à variação dos dados do que o coeficiente ϕ . Os resultados obtidos indicaram que a maioria dos valores nos réplicas I e II são negativos. Os valores de C estão próximos ao valor zero (média de 0,4). Estes valores negativos de C não devem refletir uma repulsão entre as espécies e sim a utilização de carcaças pequenas, as quais contém menor número espécies reduzindo assim as possibilidades de interação, e levando o valor do índice a ser negativo. Mesmo que estes valores indicassem um fenômeno real de repulsão entre espécies, evidências teóricas (IVES 1988b) apontam para a covariação positiva como sendo um fator que dificultaria muito mais a coexistência do que covariâncias negativas em ambientes espacialmente estruturados.

O efeito da agregação intraespecífica na coexistência foi avaliado através da relação entre agregação intraespecífica e interespecífica (A). Todos os valores excederam o valor unitário, indicando uma magnitude maior da agregação intraespecífica. Este mesmo padrão foi encontrado em comunidades de drosófilas (SEVENSTER & VAN ALPHEN 1996, SHORROCKS & SEVENSTER 1995, KRIGER & SEVENSTER 2001) e de moscas necrófagas (WOODCOCK *et al.* 2002). Levando-se em conta que as espécies competem com um arranjo das espécies presentes no sistema os valores de A utilizando-se de todos os competidores possíveis permanecem superiores ao valor unitário implicando na coexistência de todas as combinações de espécies, baseado em um estimador que tende a ser altamente conservativo. O mesmo padrão de estruturação também foi encontrado por SHORROCKS & SEVENSTER (1995), SEVENSTER & VAN ALPHEN (1996), KRIGER & SEVENSTER (2001) e WOODCOCK & COLS (2002).

De maneira geral, os dados expostos confirmam as premissas gerais associadas com o modelo da agregação indicando que este é um mecanismo importante na manutenção da diversidade neste tipo de comunidade.

AGRADECIMENTOS

A Cláudio J.B. de Carvalho e Gustavo Graciolli pelas críticas feitas ao trabalho. A Arício X. Linhares e um revisor anônimo pelas contribuições ao trabalho. Este trabalho foi parcialmente financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico e pela Fundação Araucária.

REFERÊNCIAS

- AVANCINI, R.M.P. & A.P. DO PRADO. 1986. Oogenesis in *Chrysomya putoria* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, London, **15**: 375-384.

- ATKINSON, W.D. & B. SHORROCKS. 1981. Competition on a divided

- and ephemeral resource: a simulation model. **Journal of Animal Ecology**, London, **50**: 461-471.
- ATKINSON, W.D. & B. SHORROCKS. 1984. Aggregation of larval diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implication for coexistence. **American Naturalist**, Chicago, **124**: 336-351.
- BEAVER, R.A. 1977. Non-Equilibrium 'Island' Communities: Diptera breeding in dead snails. **Journal of Animal Ecology**, London, **46**: 783-798.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, **31**: 343-366.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. **American Naturalist**, Chicago, **122**: 661-696.
- DENNO, R.F. & W.R. COTHRAN. 1975. Niche relationships of a guild of necrophagous flies. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanhan, **68**: 741-754.
- FERREIRA, M.J.M. 1978. Sinantropia de dípteros muscoides em Curitiba, Paraná I. Calliphoridae. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, **38**: 445-454.
- FINN, J.A. 2001. Ephemeral resource patches as model systems for diversity function experiments. **Oikos**, Copenhagen, **92**: 363-366.
- HAGSTRUM, D.W.; B. SUBRAMANYAM & P.W. FLINN. 1997. Nonlinearity of a generic variance-mean equation for stored grain insect sampling data. **Environmental Entomology**, Lanhan, **26**: 1213-1223.
- HANSKI, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. **Oikos**, Copenhagen, **37**: 306-312.
- . 1987. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonality and coexistence. **Ecological Entomology**, London, **12**: 257-266.
- HANSKI, I. & S. KUUSELA. 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. **Annals of Entomology Fennici**, Helsinki, **43**: 108-115.
- HUTCHINSON, G.E. 1951. Copepodology for the ornithologist. **Ecology**, Washington, **32**: 571-577.
- IVES, A.R. 1988a. Aggregation and coexistence of competitors. **Annals of Zoology Fennici**, Helsinki, **25**: 75-88.
- . 1988b. Covariance, coexistence and the population dynamics of two competitors using a patchy resource. **Journal of Theoretical Biology**, New York, **133**: 345-361.
- . 1991. Aggregation and coexistence in a carrion fly community. **Ecological Monographs**, Washington, **61**: 75-94.
- IVES, A.R. & R.M. MAY. 1985. Competition within and between species in a patchy environment: relation between microscopic and macroscopic models. **Journal of Theoretical Biology**, New York, **115**: 65-92.
- KNEIDEL, K.A. 1983. Fugitive species and priority during colonization in carrion breeding Dipteran communities. **Ecological Entomology**, London, **8**: 163-169.
- . 1984. Competition and disturbance in communities of carrion-breeding Diptera. **Journal of Animal Ecology**, London, **53**: 849-865.
- . 1985. Patchiness, aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. **Ecological Entomology**, London, **10**: 441-448.
- KUUSELA, S. & I. HANSKI. 1982. The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion. **Holarctic Ecology**, Lund, **5**: 337-348.
- KREBS, C. J. 1989. **Ecological Methodology**. New York, Harper & Row Publishers, XI+654p.
- KRUGER, C.L. & J.G. SEVENSTER. 2001. Higher species diversity explained by stronger spatial aggregation across six neotropical *Drosophila* communities. **Ecological Letters**, London, **4**: 106-115.
- LEVINS, R. 1968. **Evolution in changing environments**. Princeton, Princeton University Press, 132p.
- LUDWIG, J.A. & J.F. REYNOLDS. 1988. **Statistical ecology: A primer on methods and computing**. New York, John Wiley & Sons, XVIII+337p.
- NICHOLSON, A.J. 1957. The self-adjustment of populations to change. **Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology**, Cold Spring Harbor, **22**: 153-173.
- PAINE, R.T. 1974. Intertidal community structure: experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. **Oecologia**, Berlin, **15**: 93-120.
- PIELOU, E. C. 1977. **Mathematical Ecology**. New York, John Wiley & Sons, 385p.
- ROUTLEDGE, R.D. & T.B. SWARTZ. 1991. Taylor's power law re-examined. **Oikos**, Copenhagen, **60**: 107-112.
- ROSEWELL, J.; B. SHORROCKS & K. EDWARDS. 1990. Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions. 1. Aggregation. **Journal of Animal Ecology**, London, **59**: 977-1001.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. **Science**, Washington, **185**: 27-39.
- SEVENSTER, J.G. 1996. Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. **Journal of Animal Ecology**, London, **65**: 297-307.
- SEVENSTER, J.G. & J.J.M. VAN ALPHEN. 1996. Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. **Journal of Animal Ecology**, London, **65**: 308-324.
- SHORROCKS, B. & J. ROSEWELL. 1986. Guild size in *Drosophilids*: A simulation model. **Journal of Animal Ecology**, London, **55**: 527-541.
- SHORROCKS, B. & M. BINGLEY. 1994. Priority effects and species coexistence: experiments with fungal breeding *Drosophila*. **Journal of Animal Ecology**, London, **63**: 799-806.
- SHORROCKS, B. & J. G. SEVENSTER. 1995. Explaining local species diversity. **Proceedings of the Royal Society of London - serie B**, London, **260**: 305-309.
- SHORROCKS, B.; J. ROSEWELL & K. EDWARDS. 1984. Interspecific competition is not a major organizing force in many insect

- communities. **Nature**, London, **310**: 310-312.
- SHORROCKS, B.; J. ROSEWELL & K. EDWARDS. 1990. Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions II. Association. **Journal of Animal Ecology**, London, **59**: 1003-1017.
- STATSOFT. 1996. **Statistica for Windows 5.1. Computer program manual**. Tulsa.
- TAYLOR, L.R. 1961. Aggregation, variance and the mean. **Nature**, London, **189**: 732-735.
- . 1984. Assessing and interpreting the spatial distribution of insect populations. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, **29**: 321-357.
- TAYLOR, R.A.J.; R.K. LINDQUIST & J.L. SHIPP. 1998. Variation and consistency in spatial distributions as measured by Taylor's power law. **Environmental Entomology**, Lanhan, **27**: 191-201.
- VON ZUBEN, C.J.; S.F. DOS REIS; J.B.R. VAL; W.A.C. GODOY & O.B. RIBEIRO. 1993. Dynamics of a mathematical model of **Chrysomya megacephala** (Diptera: Calliphoridae). **Journal of Medical Entomology**, Lanhan, **30**: 443-448.
- WERTHEIM, B.; J.G. SEVENSTER; I.E.M. EIS & J.J.M. VAN ALPHEN. 2000. Species diversity in a mycophagous insect community: the case of spatial aggregation vs. resource partitioning. **Journal of Animal Ecology**, London, **69**, 335-351.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. **American Scientist**, New York, **65**: 590-596.
- WOODCOCK, B.A.; A.D. WATT & S.R. LEATHER. 2002. Aggregation, habitat quality and coexistence: a case study on carrion fly communities in slug cadavers. **Journal of Animal Ecology**, London, **71**: 131-140.

Recebido em 12.IX.2003; aceito em 07.VI.2004.