



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL E DIVERSIDADE  $\beta$  DE  
DROSOFILÍDEOS (INSECTA, DIPTERA) ASSOCIADOS A MATAS DE  
GALERIA NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL**

FRANCISCO ROQUE

Brasília

2013



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL E DIVERSIDADE  $\beta$  DE  
DROSOFILÍDEOS (INSECTA, DIPTERA) ASSOCIADOS A MATAS DE  
GALERIA NO CERRADO DO DISTRITO FEDERAL**

FRANCISCO ROQUE

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, como requisito à obtenção do título de Doutor em Biologia Animal.

Orientação: Prof.<sup>a</sup> Dra. Rosana Tidon

Co-orientação: Prof. Dr. Ricardo Bomfim Machado

Brasília, março de 2013

## ÍNDICE

Agradecimentos.....	04
Resumo.....	07
Considerações Iniciais.....	08
<b>Capítulo I</b> (Aplicação da Teoria de Metapopulações na região Neotropical).....	09
Introdução.....	10
Materiais e Métodos.....	13
Resultados.....	14
Discussão.....	17
<b>Capítulo II</b> (Estrutura e dinâmica metapopulacional de duas espécies crípticas do subgrupo <i>Drosophila willistoni</i> (Insecta; Diptera) em matas de galeria no bioma Cerrado).....	22
Introdução.....	23
Materiais e Métodos.....	29
Área de estudo.....	29
Tamanho e isolamento das matas de galeria.....	32
Espécies estudadas.....	34
Coletas e identificação.....	35
Análise dos dados.....	36
Estrutura e Dinâmica metapopulacional.....	37
Resultados.....	39
Estrutura metapopulacional.....	39
Dinâmica metapopulacional.....	44
Discussão.....	48
<b>Capítulo III</b> (Diversidade $\beta$ de drosofilídeos (Insecta, Diptera) em matas de galeria do bioma Cerrado).....	56
Introdução.....	57
Materiais e Métodos.....	60
Área de estudo.....	60
Coletas e identificação.....	62
Análise dos dados.....	63
Resultados.....	67
Composição das assembleias.....	70
Discussão.....	74
Considerações Finais.....	77
<b>Material suplementar</b> (Roque <i>et al.</i> (2011). Technical adaptations of retention trap used to catch drosophilids. <i>Drosophila</i> Information Service 94: 140–141.).....	78
Referências.....	83

## **AGRADECIMENTOS**

Antes de tudo, agradeço à minha família, que é a minha base. Em especial à minha amada mãe Luzia e à minha irmã Sandra pelo exemplo de mulheres guerreiras que são, por estarem comigo em todas as horas, incluindo as mais difíceis, me dando todo apoio que precisei. Também a minha pequena Flor por ser tão grande e especial para mim.

Aos meus inseparáveis amigos Zeca e Danilo, os quais sempre alegraram, alegaram e alegrarão minha vida. Aos meus queridos Tonhão, Xitão, Tales e Marcelinho que me ensinaram que cientista também pode amar, se decepcionar e, porque não, ser humano. Obrigado a todos vocês pelo apoio, compreensão, momentos difíceis e, melhor de tudo, por todos os sorrisos que nos proporcionamos nesse período.

Às minhas psicoterapeutas, Elaine Novaes e Bruna Tégo, pelos momentos de reflexões sobre vida pessoal e profissional e pelos inúmeros incentivos que foram essenciais para a continuação e finalização de importantes etapas da minha vida.

À minha orientadora, Rosana Tidon, por tantas oportunidades oferecidas ao longo de quase uma década de trabalho conjunto. Pela disponibilidade de discutir, sugerir, e dar importantes orientações sempre que necessário. Pelos desencontros de ideias também (nem toda relação precisa ser perfeita e nem deve ser), os quais foram necessários para o meu progresso como cientista. Muitíssimo obrigado pelo exemplo de responsabilidade, respeito e colaboração mútua. Não esquecerei esses atributos quando chegar minha hora de coordenar meu espaço e grupo de estudos.

Ao meu co-orientador, Ricardo Bomfim, pela atenção e colaboração no aprimoramento de capítulos importantes deste trabalho.

A todos os meus companheiros do presente e do passado de laboratório (Henrique, Natália, Roberta, Bárbara, Luciana, Renata, Priscila, Juliana, Carol, Flávia, Eli, Sabrina, Jonas, Stefânia, Brito e aos vários “Pedros” que o Laboratório de Biologia Evolutiva abrigou) que fazem e fizeram o ambiente de trabalho um ambiente de colaboração e respeito. Agradeço

especialmente ao Henrique e a Renata pela longa jornada de humanismo e companheirismo recíproco.

Ao brilhante pesquisador Ilkka Hanski pelas várias sugestões trocadas via e-mails e pelo material bibliográfico cedido, sendo alguns ainda não publicados.

Ao inesquecível Senhor Antônio, grande amigo e companheiro de início de doutorado, pelas conversas, experiências e ajuda nos trabalhos de laboratório e de campo.

Ao pessoal da SLU (Serviço de Limpeza Urbana) e cooperativa de catadores pelas garrafas utilizadas para a confecção do modelo de armadilha desenvolvido neste projeto.

Aos gestores do Parque Nacional de Brasília, da Reserva Ecológica do IBGE, da Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília e da Estação Ecológica de Águas Emendadas por permitirem a realização das coletas de drosofilídeos em suas dependências.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia animal, especialmente a Professora e, então, coordenadora, Carolina Lucci, as secretárias Daniele Brito e Ana Paula Cabral, as quais sempre me atenderam com bom humor, pela oportunidade de estudo.

À Universidade de Brasília, especificamente ao setor de transporte, pelo apoio em atividades de campo.

Finalmente, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida durante a realização deste trabalho, e ao CNPq pelo apoio financeiro ao projeto.

*“Quando a última árvore tiver caído,  
quando o último rio tiver secado,  
quando o último peixe for pescado,  
vocês vão entender que dinheiro não se come”.*

Greenpeace

## RESUMO

Atualmente, uma das maiores ameaças à biodiversidade é a fragmentação de áreas naturais. Nesse contexto, as populações remanescentes desse processo podem formar metapopulações, cuja manutenção no longo prazo é assegurada através da dispersão de indivíduos das diferentes subpopulações. Atualmente a Teoria de Metapopulações inclui uma variedade de definições, bem como de populações espacialmente estruturadas cuja preservação demanda medidas específicas. Visando contribuir para uma maior difusão dessa teoria, (1) foi avaliado o seu uso na Região Neotropical mediante a análise da literatura publicada até o ano de 2012 e (2) foram investigadas a estrutura e a dinâmica metapopulacional de duas espécies de drosofilídeos associadas a matas de galeria do Cerrado: *Drosophila willistoni* e *D. paulistorum*. Adicionalmente, (3) foram quantificadas as variações na composição das assembleias de drosofilídeos no tempo e no espaço. Este estudo revelou que a maioria dos artigos produzidos para a região Neotropical utilizou a Teoria de Metapopulações de forma imprecisa e não empregou os critérios pertinentes de classificação de metapopulações. Análises das observações de campo realizadas em 17 fragmentos de matas de galeria do DF ao longo de quatro ocasiões amostrais sugerem que *D. willistoni* e *D. paulistorum* preenchem bem os critérios de uma metapopulação clássica, cujas dinâmicas foram fortemente influenciadas pelo tempo e, em menor proporção, pelo isolamento das matas. A composição de espécies das assembleias de drosofilídeos nos 17 fragmentos de matas também flutuou no tempo e no espaço. Em resumo, nossos dados mostraram que os drosofilídeos associados a matas de galeria estão adaptados às flutuações ambientais típicas do Cerrado e que considerados no atual contexto da biodiversidade servem de evidência para a conservação de recursos ambientais desprotegidos ou para a manutenção daqueles protegidos. Por fim, sugerimos que a Teoria de Metapopulações receba mais atenção por parte dos pesquisadores e tomadores de decisões, tendo em vista sua importância para o manejo de espécies fragmentadas.

## CONSIDERAÇÕES INICIAIS

Atualmente, uma das maiores ameaças à biodiversidade é a fragmentação de áreas naturais contínuas em remanescentes de tamanhos e graus de isolamento diferenciados, imersos em uma área ambientalmente diferente da original, a matriz (Saunders *et al.* 1991). Nesse contexto, parte da fauna e flora desses ambientes pode desaparecer imediatamente e a remanescente pode constituir metapopulações, ou seja, um conjunto de populações fragmentadas (subpopulações) ligadas por dispersão suficiente para evitar o isolamento completo e garantir um equilíbrio dinâmico entre extinções e recolonizações. Atualmente a Teoria de Metapopulações inclui uma variedade de definições, bem como de populações espacialmente estruturadas cuja preservação demanda medidas específicas. O bioma Cerrado constitui um sistema apropriado para avaliar os efeitos da fragmentação da paisagem sobre a dinâmica de populações remanescentes (Klink & Machado 2005), em especial aquelas associadas a matas de galeria, pois são ambientes naturalmente fragmentados (distribuição discreta no espaço) onde a conversão artificial tem isolado ainda mais essa fitofisionomia.

No presente estudo, os drosofilídeos de matas de galeria foram usados como modelos para explorar os efeitos da fragmentação desses ecossistemas sobre populações naturais. A tese está estruturada em três capítulos principais e uma seção de material suplementar. O primeiro capítulo avalia e discute a adequação do uso da Teoria de Metapopulações na região Neotropical. O segundo descreve a estrutura e a dinâmica metapopulacional de *Drosophila willistoni* e *D. paulistorum*, e analisa os efeitos do tamanho e do isolamento de fragmentos sobre as dinâmicas dessas duas espécies. O terceiro capítulo analisa padrões de diversidade  $\beta$  dos drosofilídeos coletados nos fragmentos. O material suplementar traz uma nota técnica publicada no periódico *Drosophila Information Service* referente à descrição da armadilha de retenção de drosofilídeos desenvolvida e usada ao longo deste estudo (Roque *et al.* 2011).



## **CAPÍTULO I**

### **APLICAÇÃO DA TEORIA DE METAPOPULAÇÕES NA REGIÃO NEOTROPICAL**

## INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, o modo como a Biologia da Conservação administrou os problemas e soluções relacionados à extinção de espécies sofreu grandes mudanças qualitativas. Nas décadas de 1960 e 1970, os estudos sobre a conservação de espécies tinham como referência a Teoria de Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson 1967). De acordo com essa teoria, a perda de diversidade nas comunidades de seres vivos devido a extinções é maior em ilhas pequenas e isoladas de áreas fonte. Na mesma época, surgiu o conceito de metapopulações (Levins 1969), que ao longo das últimas décadas vem se tornando central para a Ecologia de Populações e a Biologia da Conservação. O persistente interesse nesse tópico é revelado pelo crescente número de artigos científicos e livros sobre biologia de metapopulações que foram publicados nas últimas décadas (Hanski & Gaggiotti 2004).

Embora descrições de populações espacialmente estruturadas e estudos sobre fragmentação sejam encontrados em Andrewartha & Birch (1954), o termo “metapopulação” é de autoria de Richard Levins, o qual introduziu a ideia de população de populações a partir de seu estudo sobre controle de pragas (Levins 1969). No geral, uma metapopulação descreve um conjunto de subpopulações de tamanho aproximadamente similar ligadas por dispersão suficiente para evitar o isolamento completo e garantir um equilíbrio dinâmico entre extinções e recolonizações (Hanski & Gilpin 1997; Hanski 1999). Contudo, vale ressaltar que nem todas as populações espacialmente estruturadas constituem metapopulações clássicas ou de Levins.

A Teoria de Metapopulações ganhou mais atenção com o reconhecimento de que a dispersão de indivíduos entre subpopulações tem implicações nos processos populacionais. Além disso, foi demonstrado que áreas de dimensões reduzidas podem ser as únicas que contêm populações (também pequenas) de certas espécies, promovendo assim o intercâmbio de indivíduos de subpopulações periféricas e sendo, por isso, relevantes para a conservação. Essa mudança de paradigma alertou os conservacionistas para a necessidade de preservar

pequenos fragmentos e estudar taxas de reprodução, mortalidade e movimento de organismos entre fragmentos (Hanski & Gaggiotti 2004).

O aparecimento das metapopulações está associado à fragmentação natural ou artificial da paisagem (Thomas *et al.* 1998; Travis & Dytham 1999). Junto com a perda de habitats naturais resultante desse processo, parte da fauna e flora é imediatamente perdida. Os indivíduos remanescentes passam a formar metapopulações, ou seja, a existir em ambientes fragmentados de tamanhos e graus de isolamento diferenciados, imersos em uma matriz (área ambientalmente diferente da original), conectados por dispersão (Saunders *et al.* 1991). Nesse cenário, as chances de extinção no longo prazo aumentam, pois a diminuição do tamanho das áreas nativas implica em uma redução do tamanho das populações nelas residentes. As barreiras e o isolamento geográfico resultantes dessa fragmentação, por sua vez, reduzem o fluxo gênico e aumentam as chances de deriva genética e de depressão endogâmica (Murcia 1995; Turner 1996; Noss & Csuti 1997). Devido à perda da variabilidade genética resultante desses mecanismos, as populações tornam-se mais vulneráveis às variações estocásticas do ambiente e, conseqüentemente, mais susceptíveis à extinção (Kageyama *et al.* 1998). A manutenção populacional é assegurada por meio da dispersão de indivíduos das diferentes subpopulações, permitindo que fragmentos que anteriormente tenham sofrido extinções locais sejam recolonizados, promovendo assim um equilíbrio entre extinções e recolonização de fragmentos e, conseqüentemente, a manutenção em longo prazo da metapopulação.

Atualmente, o termo metapopulação inclui uma variedade de definições, bem como de populações espacialmente estruturadas (Hanski & Gilpin 1997; Pannell & Obbard 2003; Hanski 2011). Embora muitas recomendações de manejo sejam aplicáveis aos diversos tipos de populações espacialmente estruturadas, é importante ter cuidado com as especificidades de cada metapopulação, visto que a estrutura espacial específica de uma população focal pode influenciar as decisões conservacionistas (Guiney *et al.* 2010). O reconhecimento de redes de populações formando metapopulações requer (I) que a dispersão esporádica de indivíduos

ocorra entre populações locais, (II) que existam extinções e colonização, (III) que a dinâmica seja diferente nas populações locais (Hanski 1999). A correta determinação do tipo de metapopulação em que uma população fragmentada se estrutura, portanto, requer o conhecimento de variáveis tanto abióticas quanto bióticas, por exemplo, medidas de qualidade, tamanho e isolamento dos fragmentos, do tamanho populacional e das taxas de dispersão específicas, dentre outros (Fronhofer *et al.* 2012).

Atualmente, são reconhecidas as seguintes populações espacialmente estruturadas: metapopulações clássicas, continente-ilha, fonte-sumidouro, *patchy* e não-equilíbrio (Harrison 1991; Hanski 2011). Para Hanski *et al.* (1995), uma metapopulação clássica tem suas subpopulações habitando fragmentos apropriados, todas elas são vulneráveis à extinção e à recolonização via dispersão esporádica, além de terem dinâmicas locais dessincronizadas para evitar a extinção de toda a metapopulação. No modelo continente-ilha, alguns fragmentos são bem maiores que outros. Geralmente, esses fragmentos contêm as ‘populações continentes’, que fornecem propágulos para as ‘populações ilhas’ que podem ser recolonizadas. Nesse modelo, toda a dinâmica é regulada pelos fragmentos maiores que possuem chances reduzidas de extinção (Morrison 1998). Nas metapopulações fonte-sumidouro, a diferença para a estrutura anterior reside no fato de algumas manchas possuírem qualidade superior (fonte) do que outras (sumidouro). Nesse caso, a persistência no longo prazo é determinada pelo conjunto de manchas de qualidade superior, onde as chances de extinção são menores (Pulliam 1988). As metapopulações do tipo *patchy* podem ser imaginadas como um conjunto de fragmentos conectados por níveis de dispersão tão altos que extinções locais seriam prevenidas (por efeito resgate) e nenhuma estrutura genética seria encontrada; tal metapopulação é panmítica. Finalmente, metapopulações não-equilíbrio são aquelas em que há declínio devido a extinções frequentes e/ou generalizadas, pois as populações são pequenas e independentes entre si, ou seja, sem nenhum fluxo de indivíduos entre elas.

A região Neotropical abriga expressiva parcela da biodiversidade global e sofre, ao mesmo tempo, as maiores taxas de destruição de áreas nativas. No Brasil, com a promulgação do novo Código Florestal (Lei 12.651 de 25 de maio de 2012) certamente aumentarão ainda mais as taxas de destruição e, conseqüentemente, a proporção de espécies vivendo em estruturas populacionais fragmentadas. Neste estudo, nós avaliamos publicações que citam a teoria de metapopulações com base em dados da região Neotropical. O objetivo foi descrever o uso da teoria, bem como a classificação dos sistemas espaciais populacionais dos trabalhos consultados e, por fim, discutir a relevância da aplicação correta desse conceito.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Para fins desta avaliação e considerando o conceito proposto por Hanski (2011), nós tratamos como estudo metapopulacional aquele que avalia a distribuição dos indivíduos de uma espécie focal, ou de várias analisadas separadamente, em uma paisagem fragmentada. Dessa forma, foram considerados os estudos que identificam padrões de ocupação pela quantificação de fragmentos ocupados e vazios, quantificam taxas de dispersão dentro de um sistema espacialmente estruturado e aqueles que associam parâmetros metapopulacionais às métricas da paisagem, visando predizer a persistência da metapopulação focal.

Inicialmente, procuramos no “*Web of Knowledge*” os estudos publicados até 2012 usando as seguintes combinações de termos: “metapop\* and Brazil” e “metapop\* and neotropic\*”. A busca foi realizada em todas as seções do artigo e aqueles listados foram lidos na íntegra. Os que se enquadraram como metapopulacional foram avaliados quanto as seguintes variáveis: (1) ano de publicação, (2) tipo de estudo (pesquisa, modelagem e revisão), (3) ambiente, (4) táxon focal, (5) classificação original do sistema populacional espacialmente estruturado e (6) classificação *a posteriori* desse sistema. A avaliação *a posteriori* foi feita a partir de características do ambiente (*e.g.* tamanho, isolamento e qualidade de fragmentos e tipo de

matriz adjacente) e da espécie focal (*e.g.* taxas de dispersão, estruturação genética e dinâmicas locais) disponíveis na literatura avaliada. Foram excluídos das análises os estudos realizados em áreas fora da Região Neotropical, os que focalizaram o nível de comunidades e os realizados em ambientes aquáticos (devido à fragmentação pouco evidente).

## RESULTADOS

Dos 83 estudos listados pela base de dados, apenas 33 foram classificados como metapopulacionais (**Tabela 1**). Dos 50 estudos excluídos, muitos foram eliminados porque usaram a Teoria de Metapopulações para explicar padrões observados em escala de comunidade. O primeiro estudo dessa natureza na Região Neotropical (Clayton *et al.* 1992) foi publicado cerca de duas décadas após o trabalho clássico de Richard Levins, e nos vinte anos seguintes (de 1992 até 2012) o número de publicações variou de 1 a 7 por ano. A maioria dos estudos se remete a observações de campo, realizadas em ambientes florestais, principalmente na Mata Atlântica, utilizando mamíferos como sistemas metapopulacionais. Apenas 30 % dos casos mencionaram alguma estrutura metapopulacional para o sistema avaliado, sendo que o principal tipo assumido foi de uma estrutura metapopulacional clássica ou de Levins. Análises *a posteriori* revelaram que 60% desses estudos classificaram corretamente o sistema populacional espacial e os demais, inclusive os que não mencionaram nenhuma estrutura metapopulacional, preenche relativamente bem os critérios de uma metapopulação continente-ilha, pois são constituídos por fragmentos de tamanhos variados, sendo assumido o maior fragmento como a origem dos dispersores.

**TABELA 1.** Sumário dos estudos metapopulacionais realizados na região Neotropical.

Referências	Ano	Bioma	Táxon	Classificação	Classificação <i>a posteriori</i>
Clayton <i>et al.</i> <sup>N</sup>	1992	Floresta	Hexápoda	Indefinida	Fonte-Sumidouro
Alvarez-Buylla <i>et al.</i> <sup>N*</sup>	1996	Floresta	Planta	Indefinida	Patchy
Kierulff & Oliveira <sup>B</sup>	1996	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Não-equilíbrio
Lima <i>et al.</i> <sup>N</sup>	1996	Deserto	Mamíferos	Indefinida	Clássicas e Não-equilíbrio
Torres-Contreras <i>et al.</i> <sup>N</sup>	1997	Deserto	Mamíferos	Clássica	Clássica
Husband & Barrett <sup>B</sup>	1998	Caatinga	Planta	Clássica	Clássica
Britton <i>et al.</i> <sup>N**</sup>	1999	Floresta	Hexápoda	Indefinida	Continente-ilha
Pires & Fernandez <sup>B</sup>	1999	Floresta	Mamíferos	Clássica	Continente-ilha
Brito & Fernandez <sup>B**</sup>	2000	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
Quental <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2001	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
Brito & Fernandez <sup>B**</sup>	2002	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
Pires <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2002	Floresta	Mamíferos	<i>Patchy</i> e clássica	<i>Patchy</i> , Clássica e Não-equilíbrio
Adin <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2004	Floresta	Plantas	Indefinida	<i>Patchy</i>
Brito & Grelle <sup>B**</sup>	2004	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
Johnson <sup>N**</sup>	2004	Floresta	Hexápoda	Fonte-sumidouro	Fonte-sumidouro
Johnson <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2004	Cerrado	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
León-Cortés <i>et al.</i> <sup>N</sup>	2004	Floresta	Hexápoda	Indefinida	Continente-ilha
Neckel-Oliveira <sup>N</sup>	2004	Floresta	Anfíbios	Indefinida	Continente-ilha
Raboy <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2004	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Fonte-sumidouro
Johnson <sup>N**</sup>	2005	Floresta	Hexápoda	Indefinida	Continente-ilha
Brito & Fonseca <sup>B**</sup>	2006	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-Ilha
Fiori & Defeo <sup>B</sup>	2006	Indefinido	Mollusca	Fonte-sumidouro	Fonte-sumidouro
Brito & Fonseca <sup>B**</sup>	2007	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
Miotto <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2007	Cerrado	Mamíferos	Indefinida	Clássica
Alvarenga <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2009	Floresta	Plantas	Indefinida	<i>Patchy</i> e Clássica
Brito <sup>B**</sup>	2009	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha

Faria <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2010	Indefinido	Aves	Fonte-sumidouro	Patchy
Marini-Filho & Martins <sup>B</sup>	2010	Cerrado	Hexápoda	Indefinida	Patchy e Clássica
Raboy <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2010	Floresta	Mamíferos	Indefinida	Continente-ilha
Hmeljevski <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2011	Indefinido	Plantas	Fonte-sumidouro	Clássica
Kennedy <i>et al.</i> <sup>N**</sup>	2011	Floresta	Aves	Indefinida	Patchy e Continente-ilha
Püttker <i>et al.</i> <sup>B**</sup>	2011	Floresta	Mamíferos	Patchy e clássica	Patchy e Clássica
Miotto <i>et al.</i> <sup>B</sup>	2012	Cerrado	Mamíferos	Fonte-sumidouro	Clássica

<sup>B</sup>: estudos realizados no Brasil e <sup>N</sup>: em outros países inseridos na região Neotropical; \*estudo de revisão; \*\*estudo de modelagem.



## DISCUSSÃO

Embora muito comum na literatura, o termo ‘metapopulações’ ainda é usado equivocadamente (Fronhofer *et al.* 2012). Nossos dados também corroboram essa tendência, pois dos 83 estudos listados no “*Web of Knowledge*” até 2012 que usaram as combinações de termos: “metapop\* e Brazil” e “metapop\* e neotropic\*”, apenas 40% foram classificados como metapopulacionais. Embora esse termo tenha se tornado popular, esse conceito só foi empregado na região Neotropical 23 anos após sua elaboração, e mesmo depois disso tem sido pouco explorado. Um dos motivos para essa aplicação equivocada e tardia pode ser devido às diversas modificações que essa teoria sofreu desde sua elaboração, o que aumentou sua complexidade, criando dificuldades de entendimento por parte da comunidade acadêmica (Pannell & Obbard 2003).

Dos estudos classificados como metapopulacionais, poucos mencionaram alguma estrutura metapopulacional para o sistema avaliado. Porém, nos casos em que isso aconteceu, o principal tipo assumido foi de uma estrutura clássica ou de Levins. Análises *a posteriori* revelaram que 45% dos sistemas preenchem relativamente bem os critérios de uma metapopulação continente-ilha. Revisões recentes mostraram que poucos exemplos de metapopulações clássicas foram reconhecidos no campo (Elmhagen & Angerbjörn 2001; Baguette 2004; Driscoll 2007; Hanski 2004) e que a maioria dos registros se enquadra em outras estruturas populacionais. Embora muitos estudos tenham tentado determinar quais espécies formam metapopulações, raramente os resultados foram conclusivos (Harrison 1991; Harrison & Taylor 1997; Sutcliffe *et al.* 1996) devido à escassez de evidências para um tipo específico de metapopulação. Os dados produzidos nesta revisão também seguem essa tendência, pois apenas Husband & Barrett (1998) relacionaram as evidências produzidas em sua pesquisa com os critérios de classificação de sistemas espaciais de populações (Hanski 2011). Os demais autores somente definiram o conceito de metapopulação e concluíram que as populações que eles estudaram funcionavam como metapopulações, porém com fraco

suporte empírico ou teórico. As consequências disso podem ser desastrosas, pois tendo as diferentes dinâmicas populacionais consequências ecológicas e evolutivas pré-estabelecidas, quando uma é erroneamente assumida como sendo de outro tipo, planos conservacionistas podem resultar em fracassos devido a eles serem específicos para outros contextos.

Os estudos avaliados nesta revisão utilizaram uma variedade de táxons como sistemas metapopulacionais, por exemplo, mamíferos (18), insetos (6), vegetais (5), aves (2), anfíbios (1) e moluscos (1). Elmhagen & Angerbjörn (2001) e Olivier *et al.* (2009) forneceram evidências com dados empíricos indicando que uma estrutura clássica de metapopulações é muito rara em mamíferos, em especial os de grande porte. Embora estruturas metapopulacionais possam existir em mamíferos (Olivier *et al.* 2009), sua detecção requer maiores períodos de observações tendo em vista que esses organismos geralmente possuem ciclo de vida longo e baixas taxas de reprodução (Murphy *et al.* 1990). Em outras palavras, a avaliação das taxas de reposição populacional (extinção e colonização) demandará estudos de longo prazo. Simulações produzidas recentemente também acompanham essa conclusão para mamíferos e indicam que tal estrutura metapopulacional é aplicável satisfatoriamente para espécies de artrópodes em prazos mais curtos (Fronhofer *et al.* 2012). Olivier *et al.* (2009) e Kehler & Bondrup-Nielsen (1999) sugerem, portanto, que a aplicação do conceito de metapopulações seja espécie-específico e dependente da escala.

Embora a Teoria de Metapopulação tenha potencial para alcançar o sucesso em programas de conservação, termos mal definidos ou definições conflitantes dificultam esse ideal devido à ineficiência da comunicação produzida (Hall *et al.* 1997). A aplicação confusa de termos inibe o desenvolvimento e difusão do conhecimento, promove debates improdutivos e previne mitigações efetivas de processos ameaçados (Lindenmayer & Fischer 2007; Lindenmayer & Likens 2011), com o potencial de grandes erros no gerenciamento de recursos financeiros.

Progressos nesse campo são necessários tendo em vista que os desafios conservacionistas impostos aos gestores de áreas protegidas continuam a crescer. As decisões devem ser feitas no contexto da crise global de biodiversidade (Koh *et al.* 2004; Stork 2010), agravada pelas mudanças climáticas e aumento da demanda por aportes financeiros (Ayres 2000; Butchart *et al.* 2010). Portanto, precisamos estar aptos a planejar e conduzir pesquisas que gerem dados apropriados para fazermos previsões razoáveis sobre as consequências das intervenções humanas nos ecossistemas naturais. Igualmente importante é comunicar nossos resultados de modo eficiente para a sociedade.

Por fim, em paisagens fragmentadas a delimitação de áreas prioritárias para a conservação de uma espécie focal dependerá do reconhecimento de uma rede de habitats adequados à sua sobrevivência e reprodução (Fahrig & Merriam 1994). O sucesso de tal estratégia conservacionista, por sua vez, depende do conhecimento acurado da estrutura populacional da espécie em diferentes escalas espaciais, bem como de sua capacidade de dispersão. Dessa forma, dados robustos são necessários para uma correta determinação da estrutura metapopulacional avaliada e, conseqüentemente, da rede de fragmentos que deverá ser considerada em um programa de conservação (Hanski 1991; Warren 1994). Nós recomendamos, portanto, cautela na implementação de estratégias conservacionistas baseadas na Teoria de Metapopulações que não avaliaram a descontinuidade do habitat, as chances de dispersão e o potencial de assincronia nas dinâmicas das populações locais. A aplicação da teoria para espécies que não preenchem os critérios para existir como um tipo específico de metapopulação pode levar a ações conservacionistas que comprometerão sua persistência (Grimm *et al.* 2003). Por exemplo, o conceito de metapopulações pode motivar o desenvolvimento de corredores ecológicos sem evidências de que seriam usados, ou evitariam extinções (Boitani *et al.* 2007). Tais ações são caras e poderiam comprometer esforços para proteger populações que demandam refúgios específicos (Simberloff *et al.* 1992; Boitani *et al.*

2007). Contudo, a aplicação correta e consistente dessa teoria pode melhorar a persistência de populações naturais em paisagens fragmentadas.

### ***Recomendações para estudos metapopulacionais***

Conforme já discutido neste capítulo, a identificação correta da estrutura e dinâmica populacionais é imprescindível para uma melhor compreensão dos processos influenciados pela fragmentação da paisagem, assim como para a implantação de planos conservacionistas bem sucedidos. Visando contribuir para o correto entendimento do conceito de metapopulação, e sua classificação em diversas categorias (metapopulações clássicas, continente-ilha, fonte-sumidouro, *patchy* e não-equilíbrio), são discutidas abaixo a importância da dispersão e da escala para a identificação e classificação desses sistemas.

A quantificação da dispersão dentro de um sistema espacialmente estruturado é fundamental para saber como ele funciona e como deve ser modelado (Harrison 1991), mas a obtenção de estimativas desse parâmetro é difícil em estudos de campo (Paradis *et al.* 1998). Evidências para uma estrutura metapopulacional podem ser inferidas, por exemplo, a partir de dados genéticos e da assincronia entre populações locais. A ausência de estrutura genética e de dinâmicas sincrônicas é uma evidência de que as taxas de dispersão são altas dentro de um sistema populacional, permitindo que tal metapopulação funcione como *patchy* (Ranta *et al.* 1998). Estruturação genética ou dinâmicas assincrônicas, por outro lado, podem refletir heterogeneidade de habitats que, por sua vez, podem induzir dinâmicas do tipo fonte-sumidouro (Pulliam 1988), ou outras. A taxa de dispersão sozinha, entretanto, pode não ser um bom indicador de uma dinâmica específica. A avaliação desse parâmetro em conjunto com outros constituirá um indicador mais robusto.

A questão das escalas espacial, temporal e a circunstância taxonômica na qual a teoria se aplica, devem ser avaliadas com cuidado. Observações recentes sugerem que a estrutura da

paisagem deve ser dimensionada em relação à mobilidade de uma espécie antes de determinar onde vários fragmentos podem representar populações contínuas ou separadas (Thomas & Hanski 1997). Assim, a distinção entre espécies relativamente sedentárias que são tidas como metapopulações e aquelas com alta capacidade de dispersão formando populações *patchy* pode ser apenas uma questão de escala.

Apesar da influência da escala na estrutura da metapopulação, são poucos os estudos que têm considerado seu papel (Rukke & Midtgaard 1998; Kehler & Bondrup-Nielsen 1999). No caso de *Wheeleria spilodactylus*, uma espécie de mariposa da Europa e Ásia, medidas diretas de dispersão mostraram que os indivíduos podem formar diferentes estruturas populacionais dependendo da escala. Em escalas locais, por exemplo, esses insetos dispersam ativamente, preenchendo assim a definição de Harrison (1991) de uma população *patchy*; em escala geográfica, por sua vez, não ocorrem movimentos entre os grupos de fragmentos, sendo, portanto, descritas como subpopulações separadas (Harrison 1991; Harrison & Taylor 1997); em mesoescala, ocorrem níveis limitados, porém significantes de dispersão, sendo os processos metapopulacionais clássicos importantes para a persistência da espécie nessa escala. Assim, prioridades de conservação podem depender da escala e do táxon considerado.

Em resumo, poucos foram os trabalhos que se enquadraram como estudos metapopulacionais e desses apenas um utilizou critérios de classificação de metapopulações para justificar seus sistemas populacionais. Além do mais, são fracas e raras as evidências empíricas para corroborar a classificação das metapopulações avaliadas. Nesse contexto, e tendo em vista a importância dessa teoria para a elaboração de planos conservacionistas, sugerimos que ela receba mais atenção por parte dos pesquisadores e tomadores de decisões.

## **CAPÍTULO 2**

**ESTRUTURA E DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL DE DUAS ESPÉCIES CRÍPTICAS  
DO SUBGRUPO *Drosophila willistoni* (INSECTA; DIPTERA) EM MATAS DE GALERIA  
NO BIOMA CERRADO**

## INTRODUÇÃO

A heterogeneidade ambiental é um dos principais determinantes dos padrões de distribuição dos seres vivos no tempo e no espaço. Ela pode ser causada por vários fatores, dentre eles distúrbios naturais ou antrópicos. A fragmentação da paisagem é um exemplo de distúrbio que interfere na distribuição dos organismos e por isso se tornou uma das maiores ameaças à biodiversidade (Denslow 1987). A fragmentação converte áreas de vegetação natural em remanescentes de tamanhos e graus de isolamento diferenciados, imersos em uma área ambientalmente diferente da original, a matriz (Saunders *et al.* 1991). A diminuição das áreas nativas implica em uma redução do tamanho das populações nelas residentes, e o isolamento físico resultante das barreiras impostas pela matriz, por sua vez, reduz o fluxo gênico entre fragmentos e aumenta as chances de deriva genética e depressão endogâmica (Murcia 1995; Turner 1996; Noss & Csuti 1997). Devido à perda de variabilidade genética resultante desses mecanismos, as populações tornam-se mais vulneráveis às variações estocásticas do ambiente e, conseqüentemente, mais susceptíveis à extinção (Kageyama *et al.* 1998).

O processo de fragmentação pode ter causas naturais ou antrópicas. Porém, devido ao elevado crescimento da população humana, o tipo mais frequente é o de origem antrópica (Thomas *et al.* 1998; Travis & Dytham 1999). Os fragmentos naturalmente formados possuem estrutura interna mais complexa e heterogênea, sendo geralmente mais parecidos com o ambiente adjacente, e têm maior probabilidade de apresentar espécies endêmicas em virtude de um maior tempo de isolamento (Constantino *et al.* 2005). Fragmentos artificialmente formados, por outro lado, geralmente possuem estrutura espacial mais simplificada e escassez de recursos naturais essenciais. Considerando as diferenças entre fragmentos naturais e antrópicos, os efeitos desse processo podem ser intensos ou sutis,

imediatos ou lentos, evidentes ou ocultos, dependendo sempre da escala, da biologia da espécie e dos processos ecológicos envolvidos (Fahring 2003).

A perda de habitats naturais resultante do processo de fragmentação elimina imediatamente parte de sua fauna e flora, e as remanescentes podem formar metapopulações. Essas estruturas populacionais são definidas por Hanski & Simberloff (1997) como “um conjunto de populações locais cuja persistência temporal dentro de uma área é assegurada através da dispersão de indivíduos das diferentes populações”. É por meio da dispersão que ocorre a colonização de fragmentos que anteriormente sofreram extinções locais, e é com o balanço entre extinções e recolonização de fragmentos que a metapopulação focal se mantém no longo prazo (Robinson *et al.* 1992; Hanski & Gilpin 1997; Hanski 1999; Sekercioglu *et al.* 2002). A dispersão é afetada por vários fatores, como a história de vida dos organismos, a dinâmica das populações e também aspectos da paisagem, incluindo o tamanho e isolamento dos fragmentos, e características da matriz onde estão inseridos (Wiens 1997; Cronin 2003). Embora o conhecimento direto da capacidade de dispersão de uma espécie seja de difícil obtenção em estudos de campo (Paradis *et al.* 1998), sua quantificação dentro de um sistema espacialmente estruturado é fundamental para saber como ele funciona e como deve ser modelado (Harrison 1991).

Com relação às taxas de dispersão, são reconhecidas atualmente as seguintes populações espacialmente estruturadas: metapopulações clássicas, metapopulações continente-ilha, metapopulações fonte-sumidouro, metapopulações *patchy* e metapopulações não-equilíbrio (Harrison 1991; Hanski 2011). Para Hanski *et al.* (1995), em uma metapopulação clássica, as subpopulações utilizam fragmentos de habitat apropriados, sendo todas vulneráveis à extinção e capazes de recolonizar ambientes vazios via dispersão esporádica; as dinâmicas das subpopulações são dessincronizadas, o que evita a extinção de toda a metapopulação de uma só vez. Em metapopulações continente-ilha, alguns fragmentos são bem maiores que outros. Geralmente, esses fragmentos constituem as ‘populações continentes’ que fornecem



propágulos para as ‘populações ilhas’ que podem ser recolonizadas. Nesse sistema, toda a dinâmica é regulada pelos fragmentos maiores, notadamente aqueles que possuem chances reduzidas de extinção (Morrison 1998). Nas metapopulações fonte-sumidouro, a diferença para a estrutura anterior reside no fato de alguns fragmentos possuírem qualidade superior (fonte) do que outras (sumidouro). Nesse caso, a persistência no longo prazo é determinada pelo conjunto de manchas de qualidade superior, cuja chance de extinção é menor (Pulliam 1988). As metapopulações *patchy*, por sua vez, podem ser imaginadas como um conjunto de fragmentos conectados por níveis de dispersão tão altos que as extinções locais seriam prevenidas (por efeito resgate) e nenhuma estrutura genética seria encontrada; tal metapopulação é panmítica. Finalmente, metapopulações não-equilíbrio são aquelas em que há declínio devido a extinções frequentes e/ou generalizadas, pois as populações são pequenas e independentes entre si, ou seja, com fluxo insuficiente de indivíduos entre elas.

No contexto atual de ampla degradação ambiental, a conservação da vida selvagem em diferentes paisagens demanda conhecimentos sobre a dinâmica de populações fragmentadas, visando uma melhor compreensão dos processos que são influenciados pela conversão de habitats. Um grande avanço nesse campo foi a elaboração de diversos modelos matemáticos metapopulacionais. Esses modelos são úteis porque simplificam parte da complexidade das dinâmicas espaciais de muitas populações e, simultaneamente, permitem avaliar os efeitos da fragmentação da paisagem sobre a persistência das mesmas. Vale ressaltar que o propósito desses modelos, eventualmente mal compreendidos, é o de isolar algum aspecto de interesse das populações reais para um estudo teórico, e não de recriar todos os detalhes possíveis dessas populações (Hanski 1999).

O mais famoso de todos os modelos metapopulacionais foi elaborado em 1969, por Richard Levins, para prever a dinâmica populacional de insetos pragas em campos agrícolas. Esse modelo serviu como base para a elaboração do conceito metapopulacional e sua principal conclusão é que, uma vez que as condições e os recursos não se encontram

homogeneamente distribuídos ao longo da paisagem retalhada, os organismos tendem a ocupar porções do ambiente onde as condições e os recursos são mais apropriados para sua sobrevivência e reprodução. Nesse modelo, uma metapopulação somente pode persistir caso ocorra um balanço entre as taxas de extinções locais e de recolonização de habitats. Entretanto, cada população local tem as mesmas chances de sofrer extinção ou colonização, ou seja, os processos de colonização e extinção independem do tamanho do fragmento, do grau de isolamento e da permeabilidade da matriz.

O tamanho e o isolamento dos habitats foram incorporados como fatores determinantes da persistência metapopulacional inicialmente por Hanski & Gilpin (1997). Eles afirmaram que a probabilidade de extinção de uma população local é inversamente relacionada ao tamanho do fragmento de habitat que ela ocupa, e que a probabilidade de colonização de um fragmento decresce à medida que aumenta a distância entre ele e o fragmento ocupado mais próximo. Nesse contexto é que foram desenvolvidos os modelos metapopulacionais que incorporam o tamanho e o isolamento dos fragmentos, os espacialmente realísticos.

Dos modelos metapopulacionais espacialmente realísticos, o Modelo de Função de Incidência tem sido o mais empregado (Metzger *et al.* 2007). Esse modelo é prático, pois estima as probabilidades de extinção e colonização utilizando apenas parâmetros realistas e de fácil estimativa, como o tamanho da população (inferido a partir do tamanho do fragmento) e a distância entre fragmentos, além dos dados de presença e ausência da espécie focal em uma rede de fragmentos. Atualmente esses modelos são extremamente importantes para a Biologia da Conservação, pois permitem prever de forma satisfatória, por exemplo, o tempo de persistência das subpopulações e os efeitos das mudanças no número ou tamanho das manchas de habitat sobre a dinâmica de populações fragmentadas.

O Cerrado é o segundo bioma da América do Sul em extensão e um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (Mittermeier *et al.* 2005). É a formação savânica de maior riqueza de espécies, composta por um complexo mosaico de fitofisionomias que se distinguem,

essencialmente, pela estrutura. No total, são reconhecidos três tipos fisionômicos básicos: formações florestais (mata ciliar, mata de galeria, mata seca e cerradão), savânicas (cerrado *strictu sensu*) e campestres (campo sujo, campo rupestre e campo limpo) (Ribeiro & Walter 1998). Trata-se, portanto, de um ambiente naturalmente fragmentado. A acelerada conversão artificial de sua paisagem tem transformado esse bioma em um modelo bastante oportuno para avaliar os efeitos da fragmentação de habitats sobre a dinâmica de populações remanescentes (Klink & Machado 2005).

Embora as matas de galeria sejam consideradas fragmentos naturais, pois são comunidades conspícuas em meio a outras comunidades campestres e savânicas, as altíssimas taxas de destruição desses ambientes têm contribuído para um maior isolamento das áreas remanescentes. Somente no estado de Goiás, aproximadamente 24.000 km<sup>2</sup> de matas de galeria já foram desmatados e as estimativas atuais para o Distrito Federal indicam que cerca de 60% da área original ocupada por essas matas já foi substituída por outros ambientes (UNESCO 2003). Esses ambientes ocupavam apenas 5% da área original do Cerrado e abrigam a maior biodiversidade da região, sendo responsáveis por cerca de 33% da flora fanerogâmica desse bioma (Felfili *et al.* 2001). Tal biodiversidade tem sido atribuída à alta disponibilidade de microhabitats, a qual por sua vez está relacionada à heterogeneidade observada no ambiente físico que as florestas ocupam (Tanabe 2002). A elevada riqueza ambiental e os riscos atuais sofridos por essas áreas reforçam a necessidade de estudos em nível local para o entendimento de padrões e mecanismos biológicos específicos desses ambientes.

Dentre todos os modelos biológicos poucos foram tão amplamente estudados e em tantos níveis como as moscas do gênero *Drosophila*. Uma boa parte desses insetos pode ser utilizada para pesquisas em várias áreas da Biologia, em parte, devido à relativa facilidade para coleta e manutenção das linhagens em laboratório e à possibilidade de se estudar amostras grandes em pequenos períodos de tempo, visto que apresentam ciclo de vida curto e se reproduzem rápido

e abundantemente. Dessa forma, essas moscas contribuíram para o desenvolvimento de várias áreas da ciência tais como a Genética, e as Biologias Evolutiva, Molecular e do Desenvolvimento. Do ponto de vista ecológico, os drosofilídeos ainda são relativamente pouco estudados, contudo alguns estudos com esses organismos avançaram em discussões sobre nichos ecológicos (Shorrocks 1974), competição (Shorrocks 1991; Budnik *et al.* 2001), mecanismos de coexistência de espécies (Atkinson & Shorrocks 1981; Sevenster & van Alphen 1993), estresse climático (Parsons 1989; Hoffmann *et al.* 2003), biogeografia de ilhas (Jaenike 1978), seleção natural (Harshman & Hoffmann 2000), dispersão (Fontdevila & Carson 1978) e colonização de novos ambientes por espécies exóticas (Tidon *et al.* 2003). Os estudos ecológicos atuais têm explorado o potencial desses insetos em refletir mudanças ambientais (Powell 1997; Mata *et al.* 2008a) devido ao fato de que muitos drosofilídeos são especialistas de hábitat e, portanto estreitamente associados a determinadas condições ambientais. Com relação aos efeitos da fragmentação de ambientes naturais, porém, pouco se sabe sobre o comportamento das assembleias desses insetos. No Cerrado, por exemplo, apenas Brant (2003) investigou os efeitos do tamanho e isolamento de fragmentos naturais sobre as assembleias de drosofilídeos. Nesse caso, a riqueza de espécies na estação chuvosa foi sempre maior em fragmentos antrópicos de menores dimensões (Planalto Central) do que em fragmentos naturais (Rondônia).

Em paisagens tropicais, que concentram a maioria da diversidade global (Whitmore & Sayer 1992) e onde a fragmentação da paisagem está acelerada (Achard *et al.* 2002), há urgência em se compreender a dinâmica estabelecida pelos organismos associados aos remanescentes de hábitats, visando estabelecer diretrizes confiáveis para a conservação de suas populações. Nesse sentido, este trabalho teve por objetivo (1) descrever a estrutura metapopulacional de *Drosophila willistoni* e *D. paulistorum* em matas de galeria no Cerrado, (2) descrever as dinâmicas temporais e espaciais dessas espécies na ocupação desses fragmentos, e (3) avaliar os efeitos da sazonalidade (estações chuvosa e seca) e de

características da paisagem (tamanho e isolamento de fragmentos) sobre essas dinâmicas metapopulacionais.

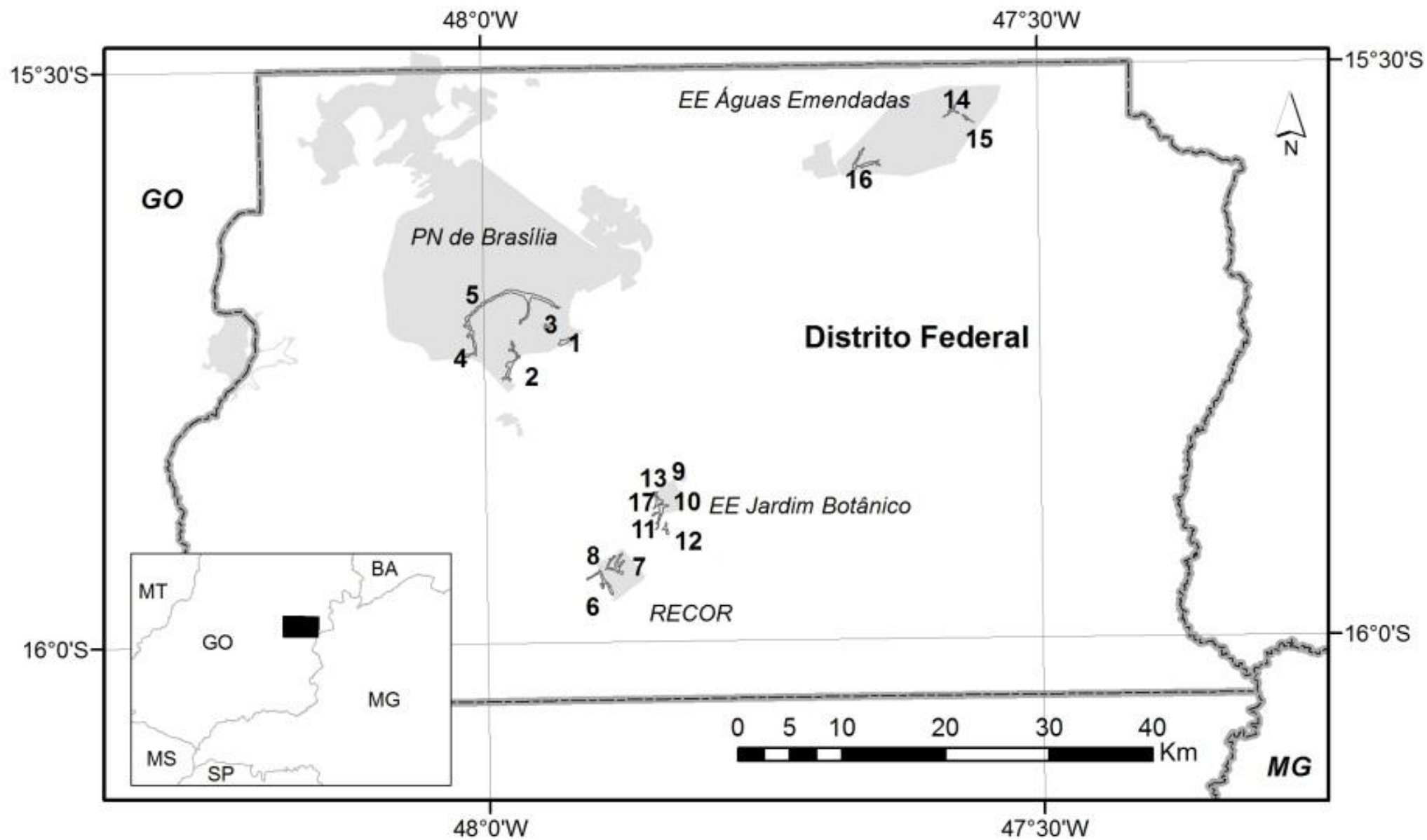
## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **ÁREAS DE ESTUDO**

Este estudo foi realizado em quatro áreas protegidas (APs) do Cerrado no Distrito Federal: Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE), Parque Nacional de Brasília (PNB), Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (EEJBB) e Reserva Ecológica do IBGE (RECOR). Essas áreas protegidas são de grande importância para o Cerrado, pois abrigam nascentes de rios que abastecem diferentes bacias hidrográficas e contêm amostras representativas das principais fitofisionomias do Cerrado (campos abertos, savanas arbustivas, cerradões e matas da galeria), sendo por isso consideradas áreas núcleo da Reserva da Biosfera do Cerrado no Distrito Federal, reconhecida pela UNESCO em 1993. A ESECAE, localizada na porção nordeste do Distrito Federal (15°32'S; 47°33'W), a 40 km do centro de Brasília, compreende uma área de cerca de 10.500 ha (Silva & Felfili 1996). O PNB, abrangendo uma área de aproximadamente 42.000 ha, está localizado no norte do Distrito Federal (15°35'S; 47°53'W). É a maior área de proteção integral do Distrito Federal, ocupando 7,31% do seu território (MMA & TNC 2007). A EEJBB ocupa uma área de 4.500 ha e é contígua à RECOR, estando situadas a 35 km ao sul de Brasília (EEJBB-15°55'S; 47°55'W e RECOR-15°56'S; 47°53'W). A RECOR possui uma área de 1.350 ha e faz limite a nordeste com a EEJBB. Além da matriz urbana (cidade de Brasília), que isola as áreas amostradas, existem também diferentes tipos de matrizes agropastoris que juntas inviabilizam ou reduzem o fluxo de indivíduos entre elas.

No interior dessas áreas foram selecionados 17 fragmentos de matas de galeria: do 1 ao 5 no PNB, do 6 ao 8 na RECOR, do 9 ao 13 e o 17 na EEJBB e do 14 ao 16 na ESECAE

(**Figura 1**). Além de constituírem fragmentos naturais no contexto da paisagem do bioma, essas matas também foram fragmentadas artificialmente, pois sofreram alterações antrópicas devido à criação de estradas, o que separou uma mata da outra (observação pessoal). Essas matas foram visitadas quatro vezes ao longo de dois anos, visando gerar um histórico de detecções para as espécies focais.



**Figura 1.** Áreas protegidas e fragmentos de matas de galeria onde os drosofilídeos foram amostrados no Distrito Federal.

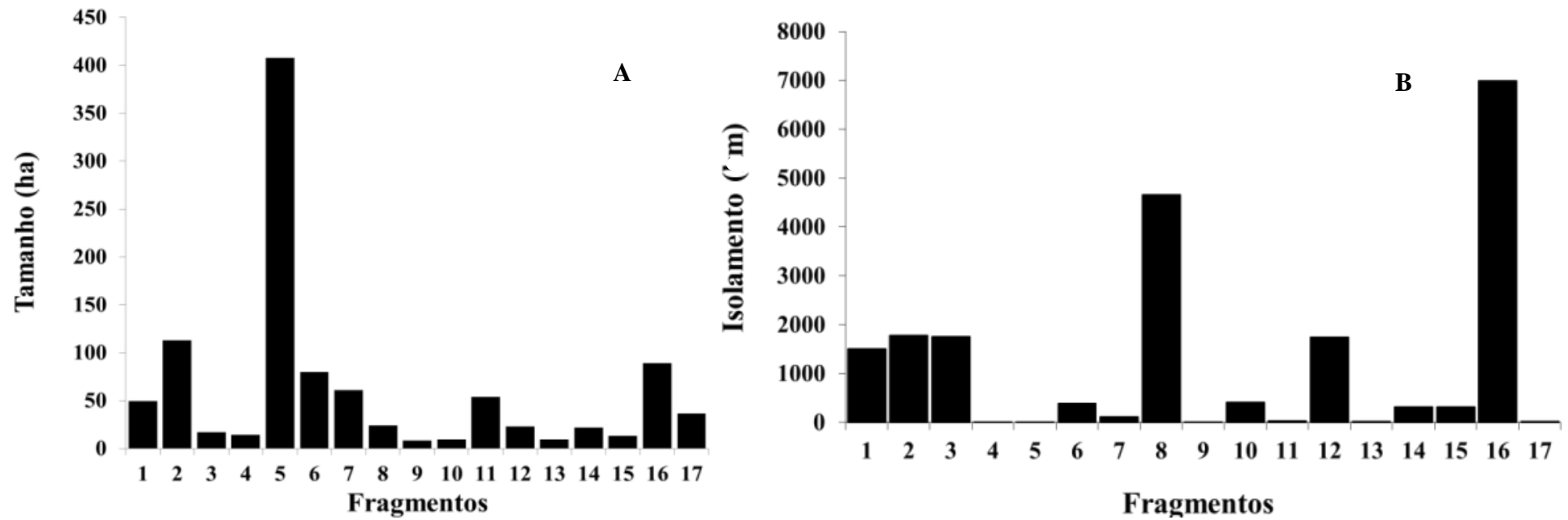
## TAMANHO E ISOLAMENTO DAS MATAS DE GALERIA

Os fragmentos amostrados (**Figura 1**) foram mapeados a partir da inspeção visual de uma imagem cedida pela Agência de Desenvolvimento do Distrito Federal – TERRACAP. A imagem, produzida pelo setor de Cartografia e Geodésica da Agência, representa um mosaico de 2.276 fotos obtidas em voos de baixa altitude e equipamentos de fotografia digital que permitiram a obtenção de uma resolução espacial de 25 cm. Depois de georreferenciadas e mosaicadas, as fotos compuseram uma imagem com resolução de 1 metro, que seguiu o sistema SIRGAS 2000 (Sistema de Referência Geocêntrico para as Américas – IBGE). A imagem cedida estava projetada para o sistema UTM e foi gravada no formato Geotiff.

A imagem foi então importada para o programa ArcGIS 10 (ESRI 2010), onde foi gerado o mapa com os fragmentos das matas de galeria nas áreas amostradas. Um fragmento de mata foi considerado como tal caso houvesse qualquer tipo de perda de continuidade em uma mata de galeria causada ou pela passagem de uma estrada, ou pela existência de uma área alagada ou pela presença de outra fitofisionomia diferente da floresta estacional semidecidual.

Após a digitalização dos fragmentos, foram calculadas as seguintes métricas: área total (em hectares) do fragmento e distância da borda da mata para a borda da mata mais próxima (em linha reta e metros). Esses índices foram calculados no programa Patch Analyst 4.0 (Rempel 2006). Com relação ao tamanho, o maior fragmento teve 408 ha e o menor 9 ha, sendo os outros 15 fragmentos inferiores a 120 ha (**Figura 2a**). Com relação ao isolamento, os fragmentos 16 e 8 foram os mais isolados, com índices de 7 km e 4,6 km, respectivamente. Os demais fragmentos tiveram índices de isolamento inferiores a 2 km (**Figura 2b**).





**Figura 2.** Tamanho (ha) (a) e isolamento (m) (b) das matas de galeria estudadas entre 2010 e 2011. Fragmentos 1 ao 5 no PNB, 6 ao 8 na RECOR, 9 ao 13 e o 17 na EEJBB e 14 ao 16 na ESECAE.

## ESPÉCIES ESTUDADAS

Neste estudo foi avaliada a distribuição temporal e espacial de *Drosophila willistoni* e *D. paulistorum*. Essas espécies pertencem ao grupo *willistoni* de *Drosophila* que juntamente com o grupo *saltans* representa a radiação do Novo Mundo do subgênero *Sophophora* (Throckmorton 1975; O'Grady & Kidwell 2002). O grupo *willistoni* abrange atualmente 23 espécies divididas em três subgrupos principais (Bächli 2013): *alagitans* (cinco espécies), *bocainensis* (doze espécies) e *willistoni* (seis espécies). O subgrupo *willistoni* compreende seis espécies crípticas: *D. willistoni*, *D. equinoxialis*, *D. insularis*, *D. paulistorum*, *D. pavlovskiana* e *D. tropicalis*. Embora sejam muito similares em sua morfologia externa, essas espécies são diferenciadas pela terminália externa masculina (Malogolowkin 1952; Spassky 1957), testes de cruzamento (Spassky *et al.* 1971), inspeção dos cromossomos politênicos (Rohde *et al.* 2006), e da alozima fosfatase ácida-1 (AcpH-1) (Garcia *et al.* 2006). Com exceção de *D. pavlovskiana* e *D. insularis*, endêmicas da Guiana e Antilhas Holandesas, respectivamente (Kastritsis & Dobzhansky 1967), as espécies do subgrupo *willistoni* são amplamente distribuídas na região Neotropical, e em muitas áreas elas ocorrem em simpatria. Apesar disso, as espécies desse subgrupo geralmente não conseguem inter cruzar devido à presença de algum grau de isolamento etológico (Ehrman & Powell 1982).

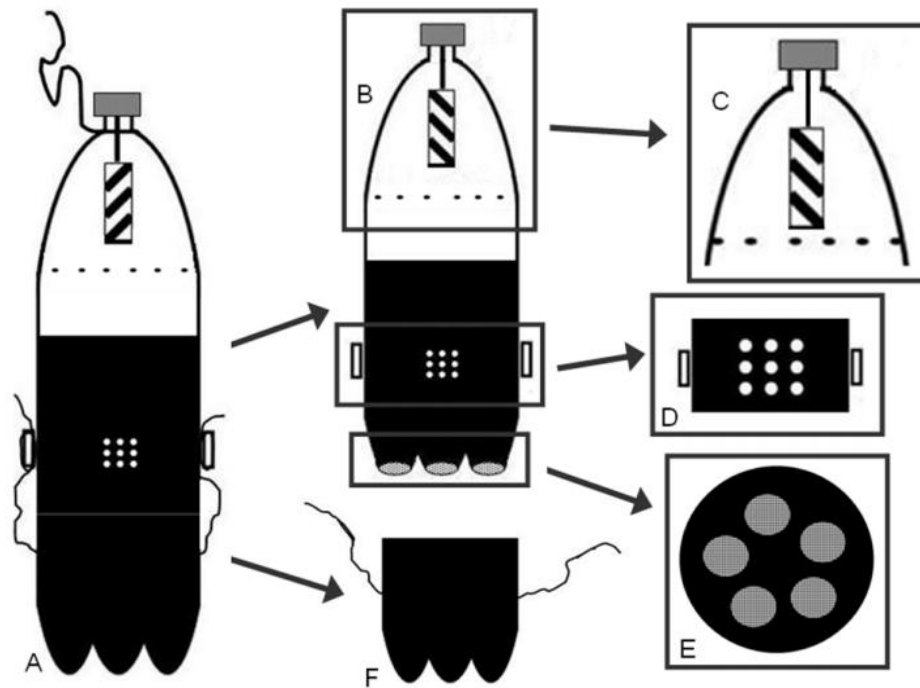
Considerando as espécies focais, *Drosophila willistoni* é a que apresenta maior amplitude geográfica na região Neotropical. Apesar das consideráveis flutuações sazonais, ela é a espécie dominante na maioria das florestas e comum nas demais formações vegetais (Dobzhansky 1957; Da Cunha *et al.* 1959; Spassky *et al.* 1971). Sua versatilidade ecológica é explicada pela faixa variável de sítios de criação que consegue explorar com sucesso, sendo os frutos fermentados os mais importantes (Carson 1965; Valente & Araújo 1986). *Drosophila paulistorum* é, de fato, uma superespécie, compreendida por seis semiespécies morfologicamente indistinguíveis: brasileiro-andina, centroamericana, orinocana, amazoniana, transicional (Dobzhansky & Spassky 1959) e interior (Pérez-Salas *et al.* 1970).

Em muitas áreas dos trópicos sul-americanos ela é a segunda mais abundante, especialmente em formações florestais e estações úmidas.

No Cerrado, as moscas do subgrupo *Drosophila willistoni* são características de florestas conservadas (Tidon 2006; Mata *et al.* 2008a), associadas principalmente ao solo do interior desses ambientes (Tidon-Sklorz & Sene 1992; Roque 2007). As populações desses drosofilídeos são maiores e amplamente distribuídas na estação chuvosa, porém com a chegada da estação seca elas praticamente desaparecem de todos os fragmentos, ou se tornam numericamente muito reduzidas (Tidon 2006).

## **COLETA E IDENTIFICAÇÃO**

Foram realizadas quatro coletas de drosofilídeos: em Fevereiro e em Julho de 2010, e em Fevereiro e em Agosto de 2011(houve queimadas extensas em todas as áreas protegidas nessa estação). Nesse caso, o primeiro mês de cada ano de coleta foi característico da estação chuvosa e o segundo da estação seca. Cada coleta consistiu na exposição de duas armadilhas de retenção de drosofilídeos (Roque *et. al.* 2011) (**Figura 3**) por mata de galeria. Essas armadilhas contêm câmara de retenção (**Figura 3b**), onde os adultos entram atraídos por iscas de banana (*Musa acuminata* Colla) fermentada por *Saccharomyces cerevisiae*, depositadas em compartimento próprio (**Figura 3F**). No interior do fragmento, as duas armadilhas foram distribuídas em pontos fixos, separados no mínimo por 30 m um do outro, e cuja localização geográfica foi obtida com um GPS Garmin II. As armadilhas ficaram no campo por três dias consecutivos, e as moscas atraídas nesse período foram coletadas e transportadas para o laboratório.



**Figura 3.** Armadilha de retenção para drosofilídeos adultos. Informações detalhadas em Roque *et. al.* (2011).

No laboratório, os indivíduos do subgrupo *willistoni* foram determinados pela análise da terminália externa masculina (Malogolowkin 1952). A identificação das fêmeas desse subgrupo foi obtida a partir das proporções de machos produzidos pela técnica citada anteriormente. Exemplares das espécies capturadas foram depositados na coleção do Laboratório de Biologia Evolutiva do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília para eventuais comparações.

## ANÁLISE DE DADOS

Antes de proceder com a caracterização da estrutura e dinâmica metapopulacionais das espécies focais foi avaliada a independência entre os fragmentos. As análises de autocorrelação espacial (*Índice de Moran*; SAM v4.0; Rangel *et al.* 2010) não identificaram nenhuma pseudoréplica.

## ***ESTRUTURA METAPOPOPULACIONAL***

Para caracterizar a estrutura metapopulacional estabelecida por *Drosophila willistoni* e *D. paulistorum*, foi feita inicialmente uma revisão bibliográfica. Todos os estudos sobre comunidades de drosofilídeos produzidos no Cerrado a partir de 1996 (ano do estabelecimento do Laboratório de Biologia Evolutiva na Universidade de Brasília e, conseqüentemente das amostragens regulares de drosofilídeos nessa região) foram avaliados quanto à presença, o hábitat de ocorrência e a abundância relativa de espécies do subgrupo *Drosophila willistoni*. Os resultados da análise desses dados foram discutidos considerando os modelos metapopulacionais sugeridos por Hanski (2011).

## ***DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL***

A dinâmica metapopulacional das duas espécies focais foi caracterizada com dados observados e com dados de modelagem. Para a dinâmica metapopulacional observada foram quantificadas em cada coleta: (1) as abundâncias relativas dessas espécies e (2) a porcentagem de ocupação real na rede de fragmentos. Para a dinâmica metapopulacional modelada foi utilizado um modelo de dinâmica de ocupação de fragmentos ‘multiestação’, conforme MacKenzie *et al.* (2003). Esse modelo estimou os seguintes parâmetros: a probabilidade de ocupação inicial de fragmentos ( $\psi_1$ ), de colonização ( $\gamma$ ), de extinção local ( $\epsilon$ ) e de detecção ( $p$ ) a partir do histórico de registros para cada fragmento ( $X_1$ ) obtido nas inspeções realizadas nas estações chuvosas e secas de 2010 e 2011. Nessas coletas, as ocorrências das duas espécies foram codificadas como 1 (detecção) e 0 (não-detecção) em cada fragmento. Foram consideradas detecções apenas os fragmentos que produziram no mínimo um casal (macho e fêmea) das espécies alvo. Em seguida, o histórico de registros resultante foi utilizado em um modelo de verossimilhança ( $L$ ), adaptado para detecção imperfeita (MacKenzie *et al.* 2003), para estimar os parâmetros mencionados da seguinte maneira:

$$L(\psi_1, \epsilon, \gamma, \mathbf{p} | \mathbf{X}_1, \dots, \mathbf{X}_N) = \prod_{i=1}^N \Pr(\mathbf{X}_i).$$

Onde  $\psi_1$  refere-se à ocupação inicial no primeiro período amostral,  $\epsilon$  e  $\gamma$  são as taxas de extinção local e colonização, as quais determinam a ocupação nas estações seguintes, e  $\mathbf{p}$  é a probabilidade de detecção. Dessa forma, o padrão de ocupação em um período específico do tempo depende do padrão de ocupação inicial medido, pois entre as estações a dispersão pode ocorrer para dentro ou para fora da metapopulação causando eventos de colonização ou extinção local. As variações nessas duas taxas determinam, portanto o padrão de ocupação de um fragmento ao longo dos anos. Neste trabalho, colonização ( $\gamma$ ) e extinção local ( $\epsilon$ ), são consideradas segundo o conceito proposto por Mackenzie *et al.* (2003):  $\gamma$  é a probabilidade de um fragmento desocupado em uma estação  $t$  estar ocupado pela espécie focal na estação  $t+1$ ; e  $\epsilon$  como a probabilidade de um fragmento ocupado pela espécie focal na estação  $t$  estar vazio na estação  $t+1$ . A probabilidade de detecção ( $\mathbf{p}$ ) é a chance de uma espécie, embora presente em um fragmento, não ser detectada durante as amostragens.

Nesse modelo foram inseridas as covariáveis área (ha) e isolamento (m) dos fragmentos, as quais não variam ao longo do tempo. Antes das análises essas covariáveis foram  $z$  transformadas visando normalizar o conjunto de dados. Os efeitos dessas covariáveis sobre os parâmetros estimados ( $\psi_1$ ,  $\gamma$ ,  $\epsilon$  e  $\mathbf{p}$ ) foram modelados usando o seguinte modelo logístico:

$$\theta = \frac{\exp(\mathbf{Y}\boldsymbol{\beta})}{1 + \exp(\mathbf{Y}\boldsymbol{\beta})}$$

Onde  $\theta$  representa o valor da probabilidade considerada ( $\psi_1$ ,  $\gamma$ ,  $\epsilon$  ou  $\mathbf{p}$ ) para um fragmento,  $\mathbf{Y}$  é o valor da covariável de interesse para esse fragmento, e  $\boldsymbol{\beta}$  é o coeficiente a ser estimado. Valores positivos ou negativos desse coeficiente indicam a existência de relação positiva ou inversa, respectivamente, entre as variáveis consideradas.

As análises foram conduzidas no software *PRESENCE* 5.3 (<http://www.mbrpwrc.usgov/software.html>) usando o modelo de dinâmica de ocupação específico para estimar os parâmetros de interesse ( $\psi_1$ ,  $\gamma$ ,  $\epsilon$  e  $\mathbf{p}$ ). Cada uma das quatro estações amostrais usadas nessa modelagem foi constituída por uma única observação em cada fragmento. Foi assumido, com base em estudos anteriores (Tidon 2006) que em cada fragmento os padrões de ocupação não mudam dentro da estação, mas entre elas. Nessas análises, foram considerados os efeitos sazonais e os efeitos isolados e conjuntos das covariáveis de hábitat (tamanho e isolamento). Os quatro modelos produzidos para cada espécie foram comparados entre si pelo procedimento de seleção de modelos AIC (Burnham & Anderson 2002). Os modelos foram ranqueados de acordo com os valores AIC, e aqueles com  $\Delta AIC$  de até 2 foram considerados plausíveis, porém o mais parcimonioso foi reconhecido pelo maior peso AIC ( $\omega$ ). Não foi realizado um teste para *goodness-of-fit* do modelo porque esse procedimento não existe para modelos de dinâmica de ocupação de fragmentos.

## **RESULTADOS**

### ***ESTRUTURA METAPOPOPULACIONAL***

Embora os estudos avaliados não tenham determinado as espécies crípticas do subgrupo *Drosophila willistoni*, a revisão bibliográfica revelou que as espécies desse subgrupo ocorrem em todos os ambientes do Cerrado. As maiores abundâncias relativas dessas espécies em matas de galeria, contudo, sugerem que elas têm forte associação com esse ambiente (**Tabela 1**), possivelmente usando os demais apenas como rota de dispersão. Tidon (2006), Mata *et al.* (2008b) e Valadão *et al.* (2010) revelaram que os picos populacionais dessas espécies ocorrem na estação chuvosa seguidos de afunilamento populacional na estação seca.

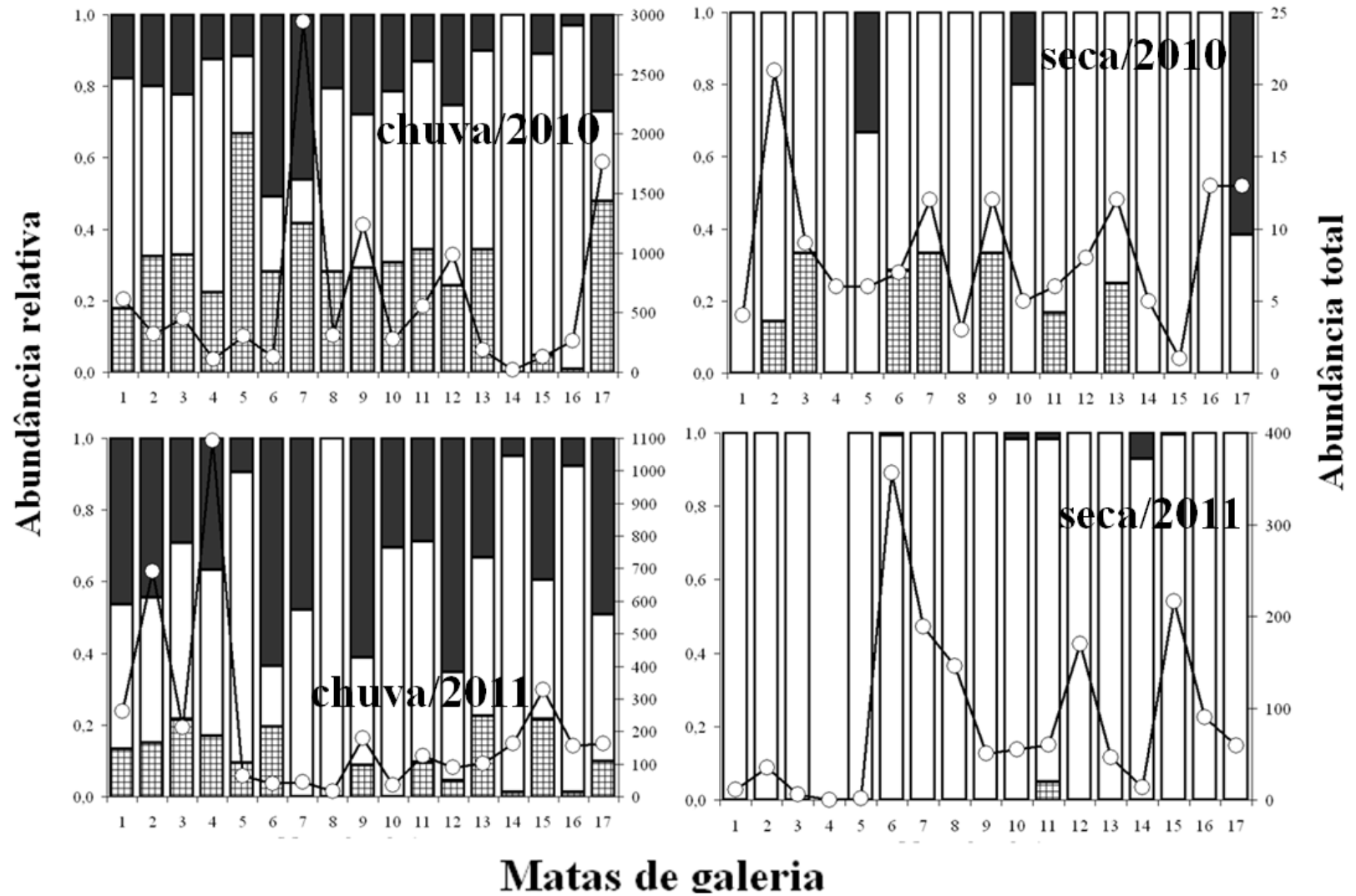
**Tabela 1.** Revisão bibliográfica para a distribuição espacial das abundâncias relativas de espécies do subgrupo *Drosophila willistoni* no Cerrado.

Referências	Abundância relativa			
	<i>ur</i>	<i>Pl</i>	<i>ce</i>	<i>Mg</i>
Emerich <i>et al.</i> (2012)	n.a.	<0,01	n.a.	n.a.
Valadão <i>et al.</i> (2010)	n.a.	n.a.	n.a.	0,62
Roque <i>et al.</i> (2009)	n.a.	n.a.	0	0,21
Chaves & Tidon (2008)	n.a.	n.a.	-	-
Mata <i>et al.</i> (2008a)	0	n.a.	0,01	0,5
Mata <i>et al.</i> (2008b)	n.a.	n.a.	0,03	0,21
Roque & Tidon (2008)	n.a.	n.a.	<0,01	0,03
Roque <i>et al.</i> (2006)	<0,01	n.a.	n.a.	n.a.
Tidon (2006)	n.a.	n.a.	0,01	0,47
Chaves & Tidon (2005)	n.a.	n.a.	-	-
Ferreira & Tidon (2005)	0	n.a.	n.a.	n.a.
Leão & Tidon (2004)	n.a.	n.a.	0	n.a.
Tidon <i>et al.</i> (2003)	n.a.	n.a.	-	-

*ur*: urbano; *pl*: plantação de soja; *ce*: cerrado; *mg*: mata de galeria; -valor indefinido; *n.a.*: ambiente não amostrado.

Dos 18.400 drosofilídeos coletados nas unidades de conservação, nas inspeções de 2010 e 2011, mais da metade foi determinada como espécies do subgrupo *Drosophila willistoni*. Houve variação na distribuição temporal e espacial de ambas as espécies. Durante as estações chuvosas, tanto *D. willistoni* (4154) quanto *D. paulistorum* (4135) estavam presentes e abundantes na maioria dos fragmentos avaliados. Nas estações secas, por outro lado, as poucas populações remanescentes dessas espécies sofreram expressiva redução populacional (**Figura 4**). Com relação às subpopulações, *Drosophila willistoni* foi a espécie que ocupou mais fragmentos nas estações chuvosas e a que praticamente desapareceu nas estações secas (**Tabelas 2 e 3**). *D. paulistorum*, por sua vez, esteve presente em todas as estações (**Tabelas 4 e 5**). Essa espécie foi a única que apresentou um padrão de ocupação decrescente ao longo do tempo de estudo na reserva do IBGE. Considerando as quatro estações amostradas, os fragmentos da EEJBB foram os que abrigaram mais subpopulações das duas espécies focais. Ambas as espécies foram mais abundantes no fragmento 7 (IBGE) e menos abundantes no fragmento 14 (ESECAE).





**Figura 4.** Abundâncias relativas (barras) e absolutas (linhas) de espécies do subgrupo *Drosophila willistoni* em 17 matas de galeria. Dados coletados entre 2010 e 2011.

**Tabela 2.** Presença (1) e ausência (0) de *Drosophila willistoni* em 17 fragmentos de matas de galeria do Cerrado, nas estações seca e chuvosa de 2010 e 2011. Dados baseados na presença de pelo menos um casal da espécie por fragmento/estação. Total: número de indivíduos (machos e fêmeas) coletados durante as amostragens.

Fragmentos	Presença/Ausência				Total
	2010		2011		
	<i>chuva</i>	<i>seca</i>	<i>Chuva</i>	<i>Seca</i>	
1	1	0	1	0	230
2	1	0	1	0	371
3	1	0	1	0	162
4	1	0	1	0	72
5	1	0	1	0	43
6	1	0	1	0	93
7	1	0	1	0	1.382
8	1	0	0	0	64
9	1	0	1	0	454
10	1	0	1	0	73
11	1	0	1	0	109
12	1	0	1	0	308
13	1	0	1	0	53
14	0	0	1	0	9
15	1	0	1	0	145
16	1	0	1	0	20
17	1	1	1	0	566
Total					4.154

**Tabela 3.** Ocupação (%) de *Drosophila willistoni* ao longo de 17 matas de galeria do Cerrado. Dados baseados na presença de pelo menos um casal de macho e fêmea dessa espécie entre 2010 e 2011.

AP	Ocupação (%)			
	2010		2011	
	<i>chuva</i>	<i>seca</i>	<i>Chuva</i>	<i>seca</i>
PNB (N=5)	100,0	0,0	100,0	0,0
IBGE (N=3)	100,0	0,0	66,7	0,0
JBB (N=6)	100,0	16,7	100,0	0,0
ESECAE (N=3)	66,7	0,0	100,0	0,0
Total (N=17)	94,1	5,9	94,1	0,0

**Tabela 4.** Presença (1) e ausência (0) de *Drosophila paulistorum* em 17 fragmentos de matas de galeria do Cerrado, nas estações seca e chuvosa de 2010 e 2011. Dados baseados na presença de pelo menos um casal da espécie por fragmento/estação. Total: número de indivíduos (machos e fêmeas) coletados durante as amostragens.

Fragmentos	Presença/Ausência				Total
	2010		2011		
	<i>chuva</i>	<i>seca</i>	<i>Chuva</i>	<i>Seca</i>	
1	1	0	1	0	143
2	1	1	1	0	211
3	1	1	1	0	196
4	1	0	1	0	65
5	1	0	1	0	206
6	1	1	1	0	46
7	1	1	0	0	1.229
8	1	0	0	0	87
9	1	0	1	0	382
10	1	0	0	0	86
11	1	0	1	1	206
12	1	0	1	0	243
13	1	1	1	0	91
14	0	0	1	0	2
15	1	0	1	0	77
16	0	0	1	0	4
17	1	0	1	0	861
Total					4.135

**Tabela 5.** Ocupação (%) de *Drosophila paulistorum* ao longo de 17 matas de galeria do Cerrado. Dados baseados na presença de pelo menos um casal de macho e fêmea dessa espécie entre 2010 e 2011.

AP	Ocupação (%)			
	2010		2011	
	<i>chuva</i>	<i>Seca</i>	<i>Chuva</i>	<i>seca</i>
PNB (N=5)	100,0	40,0	100,0	0,0
IBGE (N=3)	100,0	66,7	33,3	0,0
JBB (N=6)	100,0	16,7	83,3	16,7
ESECAE (N=3)	33,3	0,0	100,0	0,0
Total (N=17)	88,2	29,4	82,3	5,9

## DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL

Para *Drosophila willistoni*, o modelo mais parcimonioso foi o que considerou apenas as variações no histórico de detecções, sugerindo que o tempo é o principal fator regulador da dinâmica metapopulacional dessa espécie (**Tabela 6**). De acordo com esse modelo, as probabilidades de ocupação foram maiores que 90% em todas as estações chuvosas e inferiores a 6% nas estações secas. Na transição de uma estação chuvosa para a seca seguinte não houve colonização e as taxas de extinção local foram superiores a 90% sugerindo um drástico afunilamento populacional. Na transição de uma estação seca para a chuvosa seguinte, por outro lado, não ocorreram extinções locais e as taxas de colonização ultrapassaram os 90%, resultando em uma expansão da metapopulação (**Tabela 7**).

**Tabela 6.** Resultados da seleção de modelos para *Drosophila willistoni* indicando os efeitos do tempo (modelo fixo), do tamanho e do isolamento dos fragmentos, sobre as probabilidades de ocupação inicial ( $\psi_1$ ), colonização ( $\gamma$ ), extinção local ( $\varepsilon$ ) e detecção ( $p$ ). Cada modelo foi classificado pelo seu valor AIC e aqueles com  $\Delta$ AIC de até 2 foram considerados plausíveis, porém a eleição do mais parcimonioso foi indicado pelo peso AIC ( $\omega$ ). K é o número de parâmetros que cada modelo estimou.

Modelos	AIC	$\Delta$ AIC	$\omega$	K
$\psi_1, \gamma, \varepsilon, p$	44,57	0,00	0,38	11
$\psi_1$ (tam+isol), $\gamma$ (tam+isol), $\varepsilon$ (tam+isol), $p$ (tam+isol)	44,79	0,22	0,34	19
$\psi_1$ (isol), $\gamma$ (isol), $\varepsilon$ (isol), $p$ (isol)	45,94	1,37	0,19	15
$\psi_1$ (tam), $\gamma$ (tam), $\varepsilon$ (tam), $p$ (tam)	47,51	2,94	0,08	15

*tam* = tamanho, *isol* = isolamento

**Tabela 7.** Estimativas (probabilidades) dos parâmetros do modelo mais parcimonioso que descreveu a dinâmica metapopulacional de *Drosophila willistoni* entre as estações chuvosas e secas de 2010 e 2011.  $\psi$  = ocupação,  $\gamma$  = colonização,  $\varepsilon$  = extinção local e  $p$  = detecção. Erro padrão entre parênteses.

Estação	$\psi$	$\gamma$	$\varepsilon$	P
chuva (2010)	0,94 (0,06)			1,0 (0,0)
		0,0 (0,0)	0,94 (0,06)	
seca (2010)	0,06 (0,06)			1,0 (0,0)
		0,94 (0,06)	0,0 (0,0)	
chuva (2011)	0,94 (0,06)			1,0 (0,0)
		0,0 (0,0)	1,0 (0,0)	
seca (2011)	0,0 (0,0)			0,0 (0,0)

O modelo que considera os efeitos do isolamento dos fragmentos sobre a dinâmica metapopulacional de *Drosophila paulistorum* foi o mais parcimonioso, sugerindo que a distância entre os fragmentos é o fator que mais interfere no intercâmbio de indivíduos dessa espécie (**Tabela 8**). De acordo com esse modelo, na primeira estação chuvosa as probabilidades de ocupação ultrapassaram os 90 % em todos os fragmentos. Nas outras três estações a ocupação sempre foi inferior a 90%, atingindo menos de 3% em alguns fragmentos na primeira estação seca. Esse parâmetro praticamente não variou entre as duas últimas estações (**Tabela 9**). O modelo também mostrou que as probabilidades de colonização foram superiores a zero apenas na transição da primeira estação seca para a segunda chuvosa; os riscos de extinções locais foram nulos apenas na transição da última estação chuvosa para a última seca (**Tabela 10**). Com relação aos efeitos da covariável isolamento nos parâmetros do modelo, apenas a probabilidade de colonização ( $\gamma$ ) foi positivamente influenciada (**Tabela 11**).

**Tabela 8.** Resultados da seleção de modelos para *Drosophila paulistorum* indicando os efeitos do tempo (modelo fixo), do tamanho e do isolamento dos fragmentos, sobre as probabilidades de ocupação inicial ( $\psi_1$ ), colonização ( $\gamma$ ), extinção local ( $\varepsilon$ ) e detecção ( $p$ ). Cada modelo foi classificado pelo seu valor AIC e aqueles com  $\Delta$ AIC de até 2 foram considerados plausíveis, porém a eleição do mais parcimonioso foi indicado pelo peso AIC ( $\omega$ ). K é o número de parâmetros que cada modelo estima.

Modelos	AIC	$\Delta$ AIC	$\omega$	K
$\psi_1$ (isol), $\gamma$ (isol), $\varepsilon$ (isol), $p$ (isol)	74,84	0,00	0,43	15
$\psi_1$ , $\gamma$ , $\varepsilon$ , $p$	75,63	0,79	0,30	11
$\psi_1$ (tam+isol), $\gamma$ (tam+isol), $\varepsilon$ (tam+isol), $p$ (tam+isol)	76,06	1,22	0,23	19
$\psi_1$ (tam), $\gamma$ (tam), $\varepsilon$ (tam), $p$ (tam)	79,26	4,42	0,04	15

*tam* = tamanho, *isol* = isolamento

**Tabela 9.** Probabilidade de ocupação ( $\psi$ ) de fragmentos segundo o modelo mais parcimonioso que descreveu a dinâmica metapopulacional de *Drosophila paulistorum* entre as estações chuvosas e secas de 2010 e 2011. Erro padrão não mostrado, porém variou de 0,0021 a 0,22.

Fragmentos	Ocupação ( $\psi$ )			
	2010		2011	
	<i>chuva</i>	<i>Seca</i>	<i>chuva</i>	<i>seca</i>
1	0,97	0,39	0,79	0,78
2	0,97	0,41	0,76	0,76
3	0,97	0,41	0,76	0,76
4	0,91	0,26	0,88	0,88**
5	1,0			
6	0,93	0,29	0,86	0,86*
7	0,91	0,27	0,87	0,87*
8	0,99	0,65	0,65	0,65
9	0,91	0,26	0,88	0,88**
10	0,93	0,3	0,86	0,86*
11	0,91	0,27	0,88	0,88**
12	0,97	0,41	0,76	0,76
13	0,91	0,26	0,88	0,88**
14	0,93	0,29	0,86	0,86*
15	0,93			
16	0,99*	0,8	0,77	0,77
17	0,91	0,26	0,88	0,88**

*probabilidade de detecção* \* $<0,07$ , \*\* $<0,16$

**Tabela 10.** Probabilidades de colonização ( $\gamma$ ) e de extinção local ( $\epsilon$ ) de fragmentos segundo o modelo mais parcimonioso que descreveu a dinâmica metapopulacional de *Drosophila paulistorum*. As transições representadas pelos números 1, 2 e 3 referem-se, respectivamente, a transição entre a estação chuvosa e seca de 2010, entre a estação seca de 2010 e a chuvosa de 2011 e entre a estação chuvosa e seca de 2011.

Fragmentos	Transições					
	1		2		3	
	$\epsilon$	$\gamma$	$\epsilon$	$\gamma$	$\epsilon$	$\gamma$
1	0,59	0	0,18	0,76	0	0
2	0,57	0	0,16	0,71	0	0
3	0,58	0	0,17	0,72	0	0
4	0,71	0	0,26	0,93	0	0
5	1	0	0,26	0,93	0	0
6	0,68	0	0,24	0,9	0	0
7	0,7	0	0,25	0,92	0	0
8	0,34	0	0,07	0,13	0	0
9	0,71	0	0,26	0,93	0	0
10	0,68	0	0,24	0,9	0	0
11	0,7	0	0,26	0,93	0	0
12	0,58	0	0,17	0,72	0	0
13	0,71	0	0,26	0,93	0	0
14	0,68	0	0,24	0,91	0	0
15	0,68	0	0,24	0,91	0	0
16	0,2	0	0,03	0,01	0	0
17	0,71	0	0,26	0,93	0	0

**Tabela 11.** Estimativa do coeficiente ( $\beta$ ) do modelo logístico para *Drosophila paulistorum* indicando os efeitos do isolamento (m) dos fragmentos sobre as probabilidades de ocupação inicial ( $\psi_1$ ), colonização ( $\gamma$ ), extinção local ( $\epsilon$ ) e probabilidade de detecção (p). Um resultado positivo indica uma relação positiva entre essa covariável e o parâmetro do modelo de interesse. O valor entre parênteses indica o Erro Padrão.

Parâmetros	$\beta$
$\psi_1$	-0,18 (1,01)
$\gamma$	1,68 (5,02)
$\epsilon$	-4,49 (2,62)
P	-22,32 (6,24)

## DISCUSSÃO

Em uma paisagem naturalmente ou artificialmente fragmentada, os seres vivos encontram-se associados aos habitats com condições adequadas para sua sobrevivência e reprodução, constituindo populações espacialmente estruturadas (Hanski 2011). Neste estudo, indivíduos do subgrupo *Drosophila willistoni* foram mais abundantes em matas de galeria, um ecossistema constituído por fragmentos florestais de tamanhos e graus de isolamento variados imersos geralmente em uma matriz savânica. Estudos realizados em outros biomas também confirmaram a preferência de moscas do subgrupo *Drosophila willistoni* por florestas (Gottschalk 2004; Poppe *et al.* 2012), sendo associadas principalmente ao solo do interior desses ambientes (Tidon-Sklorz & Sene 1992; Roque 2007). Por causa dessa especificidade de habitat, as espécies focais têm suas populações fragmentadas em estruturas populacionais menores, as subpopulações ou populações locais, cuja manutenção dependerá da dinâmica estabelecida, que, por sua vez, determinará o tipo de metapopulação em que vivem (Hanski 2011). A correta determinação de uma metapopulação é importante, pois tendo as diferentes dinâmicas populacionais critérios e consequências ecológicas e evolutivas particulares, quando uma é erroneamente assumida como de outro tipo, planos conservacionistas podem resultar em fracassos devido eles serem específicos para outros fins (Fronhofer *et al.* 2012).

Considerando o padrão de ocupação observado nos fragmentos, nossos dados sugerem inicialmente que ambas as espécies possuem estruturas metapopulacionais específicas para cada estação. Nas estações chuvosas, as populações se estruturariam como metapopulações *patchy*, pois ambas as espécies ocuparam quase todos os fragmentos, sugerindo que as taxas de dispersão, e conseqüentemente de colonização, são altas. Nas estações secas, por outro lado, as espécies se estruturariam como



metapopulações não-equilíbrio tendo em vista que as subpopulações praticamente desapareceram. A correta determinação do tipo de metapopulação em que uma população fragmentada se estrutura, entretanto, requer o conhecimento de variáveis tanto abióticas quanto bióticas, por exemplo, medidas de qualidade, tamanho e isolamento dos fragmentos, do tamanho populacional, das taxas de dispersão específicas, dentre outros (Fronhofer *et al.* 2012).

Neste estudo, as medidas de tamanho e isolamento dos fragmentos revelaram a existência de um sistema espacial que variou desde matas maiores e bem conectadas a outras menores e isoladas. Nesse contexto, espera-se que o primeiro caso funcione como populações continentais para as demais. Nossos dados, contudo, mostraram que até nos fragmentos maiores e mais conectados aparentemente ocorreram extinções locais nas estações secas o que inviabiliza uma estruturação no modelo continente-ilha. Com relação às taxas de dispersão, nossas tentativas de medir esse parâmetro no campo não produziram resultados. Paradis *et al.* (1998) já havia ressaltado a dificuldade em se obter esse parâmetro em estudos de campo, porém sua quantificação dentro de um sistema espacialmente estruturado é fundamental para saber como esse funciona (Harrison 1991).

Pouco se sabe sobre a dispersão de drosofilídeos, porém estudos realizados na região temperada sugerem que a capacidade de dispersão desses insetos em ambientes naturais é altamente variável, sendo que alguns têm mobilidade muito alta (Powell 1997). Por exemplo, em territórios desfavoráveis, como desertos, drosofilídeos adultos podem dispersar por vários quilômetros em poucos dias à procura de habitats favoráveis (Jones *et al.* 1981; Markow & Castrezana 2000). Para a região tropical, em especial nos ambientes fragmentados, a capacidade de dispersão dos drosofilídeos é praticamente desconhecida. Burla *et al.* (1950) mostraram que mesmo em uma floresta indivíduos mutantes de *Drosophila willistoni* dispersam pouco e aleatoriamente, isso porque em

um intervalo de 24 horas a maioria das recapturas ocorreram nas imediações do ponto de soltura, com raríssimos indivíduos sendo coletados a 70 m desse ponto, ou seja, poucos são os indivíduos com boa capacidade de dispersão. A dispersão desses indivíduos em ambientes adjacentes (matriz) não foi avaliada nesse estudo, contudo evidências produzidas recentemente (Emerich *et al.* dados não publicados), sugerem que a dispersão de organismos do subgrupo *Drosophila willistoni* em matrizes savânicas e artificiais no bioma Cerrado é baixa, inclusive na estação chuvosa. Eles avaliaram a distribuição temporal das espécies focais em matas de galeria e em suas respectivas matrizes (savânica e cultivada) e verificaram que na estação chuvosa *D. willistoni* foi encontrada em todos os ambientes sendo predominante nas matas, com raros indivíduos tanto na matriz savânica quanto na matriz de cultivo. *D. paulistorum*, por outro lado, foi bem mais rara e não foi registrada na matriz alterada. Na estação seca, as espécies foram registradas apenas nas matas, sendo *D. paulistorum* a menos frequente. Esses dados corroboram a hipótese de que os poucos indivíduos dessas espécies encontrados na matriz apenas passam ao invés de viverem nesse ambiente, e de que as taxas de dispersão são baixas.

Considerando a especificidade de hábitat, as baixas taxas de dispersão e as flutuações populacionais das espécies focais, elas preenchem relativamente bem os critérios de uma metapopulação clássica ou de Levins (Hanski *et al.* 1995). Em primeiro lugar, *D. willistoni* e *D. paulistorum* vivem em fragmentos de matas de galeria que são comunidades conspícuas dispostas em uma matriz savânica inadequada para a maioria dos drosofilídeos. Segundo, não existe população continente, pois todas as populações locais tiveram um significativo risco de extinção, inclusive as maiores e bem conectadas durante a estação seca. Em terceiro lugar, e tendo em vista a especificidade de hábitat e a baixa frequência de indivíduos na matriz savânica, podemos supor que a dispersão pela matriz é esporádica. Finalmente, os dados de abundância relativa mostrou que a

dinâmica das subpopulações é assíncrona, pois o tamanho populacional variou entre os fragmentos tanto na estação chuvosa quanto na estação seca. Dessa forma, concluímos que esses insetos persistem como metapopulações clássicas com uma significativa reposição populacional ao longo das estações.

No estudo de modelagem, a dinâmica de ocupação de fragmentos para ambas as espécies foi caracterizada por altas taxas de ocupação nas estações chuvosas e drásticas reduções metapopulacionais nas estações secas. Esse padrão resultou das variações nas taxas de extinções locais e de colonização de fragmentos vazios que ocorreram nas transições entre as estações. A alta ocupação de fragmentos na estação chuvosa aconteceu porque na transição de uma estação seca para uma chuvosa houve altas taxas de colonização de fragmentos vazios e pouca ou nenhuma extinção local, sugerindo que a colonização é maior, ou seja, que essas espécies conseguem atravessar bem a matriz na estação chuvosa. De fato, diferentes tipos de matrizes promovem diferentes graus de barreiras às diferentes espécies, geralmente aumentando as taxas de dispersão e, conseqüentemente, as taxas de colonização quando a qualidade da matriz aumenta (Vandermeer & Carvajal 2001). Os afunilamentos populacionais recorrentes nas estações secas, por sua vez, aconteceram por causa de uma inversão nos valores dessas taxas na transição de uma estação chuvosa para a seca seguinte, havendo nesse caso altas taxas de extinções locais e pouca ou nenhuma recolonização de fragmentos de matas de galeria. Nossos dados corroboram padrões de expansão populacional de drosofilídeos já observados durante a estação chuvosa no Cerrado (Tidon 2006) e estão de acordo com aqueles observados para ambientes sazonais temperados, onde foi verificado que subpopulações de determinadas espécies de drosofilídeos conectadas por dispersão ocasional, mesmo que se tornem extintas em estações estressantes, têm chances de serem re-estabelecidas posteriormente por migrantes (Jones *et al.* 1981; Moore & Moore 1984; Kimura & Beppu 1993). Em ecossistemas sazonais, as variações

nas taxas de extinção local e de colonização de uma dinâmica metapopulacional são determinadas principalmente pela estocasticidade ambiental, ou seja, pelas variações na abundância de recursos, temperatura, umidade e/ou comprimento do dia (Wolda 1978; 1988). Com o início das chuvas, os ecossistemas começam a se recuperar dos efeitos da seca e se tornam mais produtivos permitindo a expansão das populações naturais e, tendo em vista que a maioria dos drosofilídeos tem ciclo de vida curto e geram inúmeros descendentes (Powell 1997) é provável que os poucos dispersores encontrados na matriz sejam os responsáveis por toda a ocupação de fragmentos nessa estação. Com o fim das chuvas, entretanto, a situação se inverte ocorrendo os afunilamentos populacionais em função da perda de capacidade de suporte das matas e por causa das condições ambientais prevalecentes na matriz savânica serem extremas (alta luminosidade, baixa disponibilidade de recursos, etc.), o que resulta em uma baixa frequência de indivíduos e, conseqüentemente, taxas de colonização baixas ou ausentes. Estudos prévios realizados no Cerrado, porém não foram bem sucedidos em associar as flutuações populacionais de moscas com variações em fatores abióticos (Tidon 2006) ou na disponibilidade de recursos (Valadão *et al.* 2010). É possível que as variações nos tamanhos das populações de drosofilídeos estejam diretamente mais relacionadas com a qualidade do recurso, ou seja, com o tipo de microrganismos disponíveis nos recursos em que esses insetos se alimentam (Yoshimoto & Nishida 2005).

Nossos dados dão suporte à ideia de que as espécies focais são adaptadas à atual sazonalidade predominante no Cerrado, sugerindo que os riscos de total extinção metapopulacional nesse ecossistema sejam compensados pelas altas taxas de colonização verificadas durante as estações chuvosas. Em um cenário de aquecimento global, como o previsto pelo IPCC (*International Panel on Climate Change*), é esperado que as condições ambientais na estação úmida do Cerrado se assemelhem às aquelas observadas durante as estações secas onde acontecem os afunilamentos

populacionais da maioria das espécies. Nesse contexto, as taxas de extinções superariam as de colonização e, conseqüentemente, o tempo de sobrevivência das metapopulações consideradas seria reduzido, levando-as à extinção completa em um curto período de tempo (Malcolm *et al.* 2006).

A dinâmica metapopulacional das duas espécies foi regulada por fatores diferentes. *Drosophila willistoni* foi mais regulada pela sazonalidade, enquanto *D. paulistorum* pelo isolamento das matas. Por que duas espécies crípticas e simpátricas, ou seja, muito relacionadas filogeneticamente e ecologicamente, tiveram suas dinâmicas metapopulacionais reguladas por fatores diferentes? A adaptação aos diferentes microhabitats disponíveis dentro de uma floresta pode ser uma explicação plausível. Sendo *Drosophila willistoni* o remanescente do ancestral comum que deu origem a todas as outras espécies do subgrupo (Spassky *et al.* 1971) é esperado que os indivíduos dessa espécie ocupassem a maioria dos microhabitats dentro de florestas. Dados não publicados produzidos recentemente para o interior de florestas têm revelado que essa espécie ocupa todas as áreas desse ambiente, enquanto que *D. paulistorum* é típica do interior, principalmente do solo. Dessa forma, parece ter sido estabelecido um mecanismo de coexistência (Atkinson & Shorrocks 1981) entre essas duas espécies devido a algum grau de segregação espacial e/ou temporal.

*Drosophila paulistorum* teve sua dinâmica metapopulacional influenciada mais pelo isolamento do que por qualquer outro fator considerado neste estudo. Desde que começaram as identificações das espécies desse subgrupo no Laboratório de Biologia Evolutiva da Universidade de Brasília, esta espécie tem se mostrado associada ao solo do interior de matas (Roque *et al.* dados não publicados). Tendo distribuição restrita a esses ambientes, é esperado que um aumento na distância entre seus habitats promova uma redução no intercâmbio de indivíduos ou uma redução nas taxas de colonização de fragmentos vazios. O modelo logístico, entretanto mostrou a existência de uma relação

positiva entre o isolamento das matas e as taxas de colonização, ou seja, um aumento na distância levaria a um aumento nas taxas de colonização. Esse modelo também mostrou que a ocupação de fragmentos não variou entre as duas últimas estações, em 2011. Considerando os aspectos biológicos da espécie mencionada e da qualidade ambiental durante a estação seca é provável que tal modelo tenha limitações para predizer a dinâmica dessa espécie, ou que outras covariáveis não consideradas neste estudo sejam melhores preditoras dessa dinâmica metapopulacional.

Por fim, a estrutura da paisagem pode afetar o movimento das espécies (Haas 1995; Pearson *et al.* 1995; Gustafson & Gardner 1996), a presença (Andries *et al.* 1994; Knick & Rotenberry 1995; Maehr & Cox 1995; Mladenoff *et al.* 1995; With & Crist 1995), a abundância (McGarigal & McComb 1995; Flather & Sauer 1996), e a diversidade (Bellamy *et al.* 1996; Marino & Landis 1996). Espera-se que tais parâmetros sejam positivamente afetados em paisagens constituídas por fragmentos maiores e bem conectados (Hanski & Gilpin 1997). Neste estudo, as extinções locais foram comuns até nos fragmentos maiores e mais conectados. Brant (2003), também mostrou que os padrões de riqueza de espécies de drosofilídeos em duas áreas de cerrado não estavam de acordo com o esperado, pois o parâmetro avaliado foi maior na estação chuvosa em fragmentos antrópicos de menores dimensões (Planalto Central) do que em fragmentos naturais (Rondônia). Esses dados contrastam com as suposições da maioria dos modelos teóricos relacionados com dinâmicas metapopulacionais (Leigh 1981; Hanski 1985), bem como com observações empíricas para outros animais, tais como aracnídeos (Toft & Schoener 1983; Schoener & Spiller 1987), aves (Williamson 1981; Jones & Diamond 1976), lagartos de ilhas (Schoener & Schoener 1983) e outros insetos (Mason 1987). É possível que os efeitos ou as consequências da fragmentação – assim como ocorre com outros processos biológicos - dependam de vários fatores tais como a escala, a biologia da espécie e os processos ecológicos envolvidos.

Em resumo, as duas espécies focais aqui consideradas preencheram os critérios de uma metapopulação clássica. Suas dinâmicas foram reguladas por fatores diferentes, mas, no geral, ocorreram altas taxas de colonização de fragmentos na transição das estações secas para as chuvosas, resultando em altas taxas de ocupação da paisagem. Na transição das estações chuvosas para as secas, por outro lado, as taxas de extinções locais foram altas, proporcionando drásticos afinilamentos populacionais.

### **CAPÍTULO 3**

DIVERSIDADE  $\beta$  DE DROSOFILÍDEOS (INSECTA, DIPTERA) EM MATAS DE  
GALERIA DO BIOMA CERRADO



## INTRODUÇÃO

O entendimento dos padrões de variação nos ecossistemas, no tempo e no espaço, é essencial para desenvolver e testar hipóteses sobre biodiversidade. Esses padrões, assim como os processos relacionados a eles, dependem da escala considerada (Wiens 1989; Levin 1992) e do táxon de interesse. No geral, a distribuição dos organismos reflete interações de diferentes escalas temporais e espaciais, o que proporciona heterogeneidade na diversidade de espécies. Essa complexidade, conseqüentemente, tem implicações no modo como a biodiversidade é estudada, conservada e manejada. Nesse contexto, quantificar a variabilidade temporal e espacial na distribuição dos organismos é um passo fundamental para identificar escalas relevantes para investigação, tanto em sistemas naturais, como antrópicos (Underwood 1992; Underwood *et al.* 2000).

A diversidade  $\beta$  é uma estimativa muito informativa no estudo e compreensão da biodiversidade. De acordo com Whittaker (1960; 1972), diversidade  $\beta$  é a variação na identidade das espécies entre sítios, ou seja, informa o quanto uma dada assembleia de espécies é diferente de outra em locais e tempos diferentes. Quando observada a partir de amostras organizadas em hierarquias, tal medida é de grande importância para o estudo da ecologia de comunidades, pois determina em quais escalas as comunidades estão estruturadas e fornece *insights* sobre os mecanismos relacionados, possibilitando a proposição de hipóteses sobre biodiversidade (Underwood *et al.* 2000). A última década foi marcada não apenas pelo ressurgimento do interesse no assunto, mas principalmente por um intenso debate sobre questões relacionadas com a diversidade  $\beta$ , tais como definição, medidas e métodos analíticos e escolha das escalas apropriadas de medida. Contudo, ainda não existe consenso sobre quais conceitos e/ou métodos são mais

adequados para questões ecológicas particulares (Vellend 2001; Koleff *et al.* 2003; Jost 2007; Jurasinski *et al.* 2009; Tuomisto 2010 a,b; Anderson *et al.* 2011).

Técnicas de partição da biodiversidade são ferramentas que podem quantificar a diversidade  $\beta$  nas diferentes escalas e auxiliar neste difícil desafio de identificar quais são seus principais níveis de organização. Dentre as inúmeras técnicas que surgiram nos últimos anos, está o teste de homogeneidade de dispersões multivariadas (*Test of Homogeneity of Multivariate Dispersions* – PERMDISP, Anderson 2006; Anderson *et al.* 2006). Neste caso, a diversidade  $\beta$  é definida como a variabilidade na composição das espécies entre unidades amostrais, para uma dada área e em uma dada escala espacial; ela pode ser comparada estatisticamente entre áreas (Anderson *et al.* 2006). Este método é mais flexível porque pode ser calculado a partir de qualquer medida de (dis)similaridade escolhida. Além disso, traz vantagens em relação a outras medidas, como a originalmente proposta por Whittaker (1960, 1972), pois permite a comparação de diferenças na diversidade  $\beta$  entre duas ou mais áreas ou grupos. Como um único valor calculado para uma dada área, a medida original de Whittaker não permite a comparação estatística entre valores de diversidade  $\beta$  entre áreas (Anderson *et al.* 2006).

O Cerrado é um bioma altamente heterogêneo, com florestas, savanas, campos e veredas ocorrendo na mesma região, na mesma latitude, sob as mesmas condições climáticas. O complexo mosaico vegetacional é o produto interativo da sazonalidade, topografia, recursos edáficos e flutuações climáticas do Quaternário (Ribeiro & Walter 1998; Oliveira & Marquis 2002). Esta grande heterogeneidade do Cerrado em diferentes escalas espaciais se reflete também nas comunidades animais. Estudos com os insetos – organismos que percebem o ambiente em escalas espaciais mais refinadas - mostram que a diversidade  $\beta$  é particularmente alta entre as diferentes formações vegetais (Pinheiro & Ortiz 1992; Pacheco & Vasconcelos 2012; Carrijo *et al.* 2009; Mata & Tidon 2013) e entre diferentes regiões do bioma (Mata *et al.* 2010; Ferro & Diniz 2007),

sendo que fitofisionomias e regiões particulares, apresentam comunidades específicas. Entretanto, trabalhos que quantifiquem a diversidade  $\beta$  de insetos para um mesmo tipo de habitat (i.e. matas de galeria) em diferentes escalas ainda são escassos.

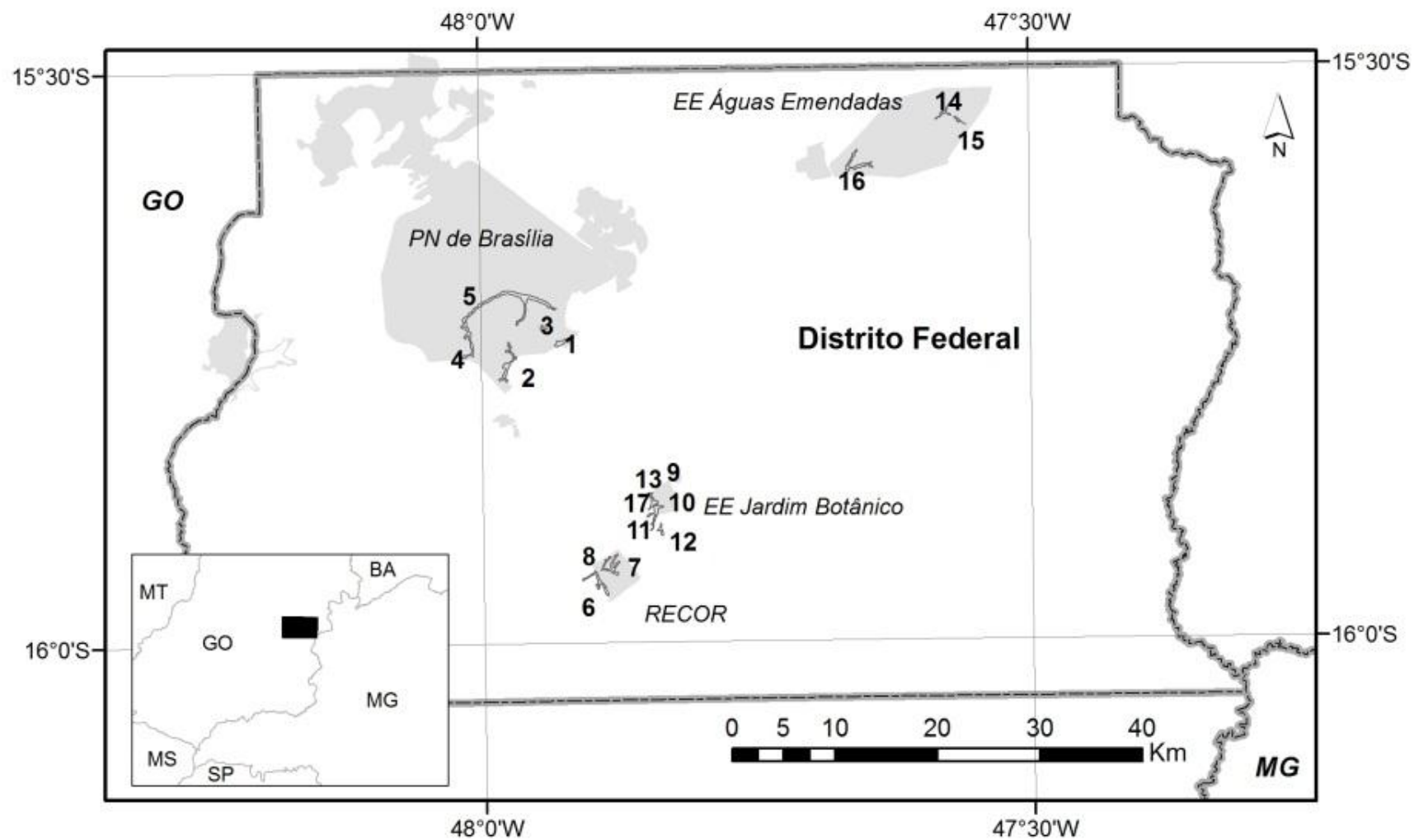
As moscas da família Drosophilidae do bioma Cerrado são associadas principalmente às formações florestais (Tidon 2006). Mesmo dentro das matas de galeria, é possível encontrar assembleias associadas aos diferentes estratos verticais (Roque *et al.* 2013). Além disso, essas moscas podem responder rapidamente - e de forma particular - a mudanças nas condições ambientais. Por exemplo, a riqueza de espécies de drosofilídeos responde a diferentes níveis de urbanização (Ferreira & Tidon 2005; Gottschalk *et al.* 2007). Essas características, que são associadas ao ciclo de vida curto, permitem que esses insetos forneçam sinais antecipatórios e reflitam diferenças nas condições ambientais em uma resolução espacial maior, sendo por isso, excelentes ferramentas em estudos dentro da biologia da conservação (Mata *et al.* 2008a; Mata *et al.* 2010).

Dentro desse contexto, as assembleias de drosofilídeos do Cerrado constituem um modelo apropriado para se estudar a variação da diversidade (diversidade  $\beta$ ) face à grande heterogeneidade ambiental nas diferentes escalas. Neste capítulo, a diversidade  $\beta$  de drosofilídeos associados a matas de galeria do Cerrado foi particionada na escala temporal e em duas escalas espaciais: entre áreas de preservação (regional) e entre matas (local). O principal objetivo deste estudo foi identificar as escalas espaciais nas quais a diversidade dessas assembleias está organizada visando refinar os protocolos de amostragem e formular hipóteses quanto aos mecanismos que estão por traz do padrão observado, para serem testados no futuro.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *ÁREA DE ESTUDO*

Este estudo foi realizado em quatro áreas protegidas (APs) do Cerrado no Distrito Federal: Parque Nacional de Brasília (PNB), Reserva Ecológica do IBGE (RECOR), Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília (EEJBB) e Estação Ecológica de Águas Emendadas (ESECAE). A ESECAE, localizada na porção nordeste do Distrito Federal (15°32'S; 47°33'W), a 40 km do centro de Brasília, compreende uma área de cerca de 10.500 ha (Silva & Felfili 1996). O PNB, abrangendo uma área de aproximadamente 42.000 ha, está localizado no norte do Distrito Federal (15°35'S; 47°53'W). É a maior área de proteção integral do Distrito Federal, ocupando 7,31% do seu território (MMA & TNC 2007). A EEJBB ocupa uma área de 4.500 ha e, assim como a RECOR, está situada a 35 km ao sul de Brasília (EEJBB - 15°55'S; 47°55'W e RECOR - 15°56'S; 47°53'W). A RECOR, por sua vez, possui uma área de 1.350 ha e faz limite a nordeste com a EEJBB. No interior dessas áreas foram selecionados aleatoriamente 17 fragmentos de matas de galeria: cinco no PNB, três na RECOR, seis na EEJBB e três na ESECAE (**Figura 1**).

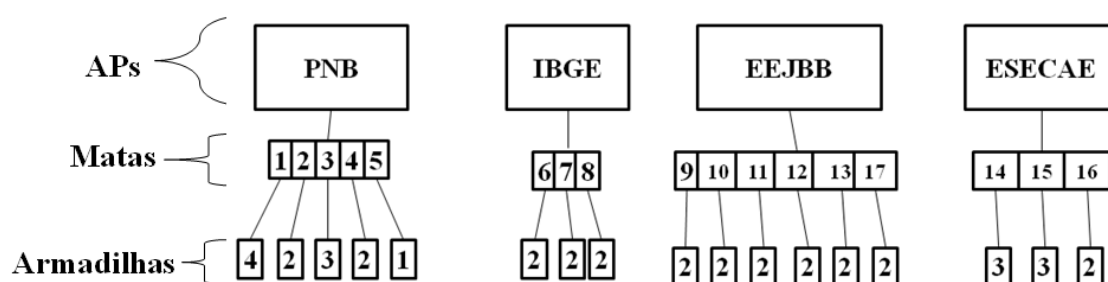


**Figura 1.** Áreas protegidas e fragmentos de matas de galeria onde os drosofilídeos foram amostrados no Distrito Federal.

## COLETA E IDENTIFICAÇÃO

Considerando que as assembleias de drosofilídeos apresentam forte variação sazonal (Tidon 2006), foram realizadas quatro coletas nesses fragmentos: em Fevereiro e Julho de 2010, e em Fevereiro e Agosto de 2011. Nesse caso, o primeiro mês de cada ano de coleta foi característico da estação chuvosa e o segundo da estação seca. Em cada ocasião amostral, duas escalas espaciais foram investigadas: entre diferentes áreas de proteção do Distrito Federal (regional) e entre os diferentes fragmentos de matas de galeria (local).

Cada coleta consistiu na exposição de uma a quatro armadilhas de retenção de drosofilídeos (Roque *et al.* 2011) por mata de galeria (**Figura 2**). Essas armadilhas contêm câmara de retenção onde os adultos entram atraídos por iscas de banana fermentada por *Saccharomyces cerevisiae*, depositadas em compartimento próprio. No interior da mata, as armadilhas foram distribuídas em pontos separados no mínimo por 30 m um do outro, cuja localização geográfica foi obtida com um GPS Garmin II. As armadilhas ficaram no campo por três dias consecutivos, e as moscas atraídas nesse período foram transportadas para o laboratório.



**Figura 2.** Total de armadilhas utilizadas nos 17 fragmentos selecionados em quatro áreas protegidas (APs) do bioma Cerrado.

No laboratório, os drosofilídeos coletados foram identificados, sempre que possível, em nível de espécie. Para esse propósito, foram usadas chaves de identificação, descrições de espécies e, em casos de espécies crípticas ou de difícil identificação,

inspeções da genitália masculina (Freire-Maia & Pavan 1949; Frota-Pessoa 1954; Magalhães 1962; Vilela 1983; Vilela & Bächli 1990; Chassagnard & Tsacas 1993). A abundância das fêmeas de espécies crípticas ou de difícil identificação foi obtida a partir das proporções de machos obtidos através da técnica mencionada anteriormente. Exemplares das espécies capturadas foram depositados na coleção do Laboratório de Biologia Evolutiva do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília.

### ***ANÁLISE DE DADOS***

Para minimizar os efeitos de *outliers* as armadilhas que não coletaram espécimes (6 em julho/2010; 3 em Agosto/2011) foram retiradas das análises. Esse procedimento foi realizado - ao invés de juntar armadilhas próximas - para preservar a medida de variabilidade dentro das matas, já que esta é uma medida de interesse neste estudo. Os dados remanescentes (143 armadilhas) foram convertidos para presença e ausência e, então, utilizados na produção de uma matriz de dissimilaridade entre as amostras baseada no índice de similaridade de Bray-Curtis (ver explicação dos motivos para a escolha da medida de similaridade no fim desta seção). Em seguida, tal matriz foi submetida à análise multivariada de variância por permutação – PERMANOVA (Anderson 2001a; Anderson *et al.* 2008) para testar a existência de diferenças significativas na variabilidade da composição de drosofilídeos *entre* os níveis de cada fator incluído no modelo.

Este é um método moderno que testa respostas simultâneas de uma ou mais variáveis a um ou mais fatores, em desenhos experimentais análogos aos da análise de variância. Essencialmente, a técnica realiza a partição de variância na matriz de dissimilaridade original, para qualquer modelo testar os termos individuais usando permutação. Essa técnica é mais flexível e robusta do que as tradicionais, nos casos em que os dados não atendem aos pressupostos das análises paramétricas. Ela é mais

flexível porque analisa dados a partir de qualquer medida de dissimilaridade; é mais robusta porque não faz pressupostos explícitos sobre distribuição dos dados, ao contrário das técnicas multivariadas tradicionais. Portanto, a PERMANOVA permite a análise de dados em contextos mais complexos do que outros métodos multivariados, como por exemplo, a ANOSIM (Anderson *et al.* 2008). A ANOSIM é uma técnica não-métrica, isto é, baseada apenas no ranqueamento entre as amostras, no qual as informações de interesse são as *relações* entre as similaridades (se uma dissimilaridade é maior ou menor que outra) e não os *valores* de similaridade em si. Ao contrário dos métodos baseados apenas em ranqueamento, na PERMANOVA a informação de interesse são os *valores* de similaridade em si, por isso, ela preserva os valores originais da métrica escolhida para a partição de variância.

O modelo analítico da PERMANOVA, utilizado para testar a hipótese de diferença estatística consistiu de três fatores aleatórios: coletas (escala temporal), áreas protegidas (escala espacial regional) e matas (escala espacial local), sendo as matas aninhadas nas APs. Valores dos componentes de variação de cada fator, corrigidos para os respectivos tamanhos amostrais também foram calculados nessa análise. Ou seja, através dessa análise, além do teste de hipótese, é possível também quantificar a variabilidade de cada fator e determinar a importância relativa das escalas consideradas. As estimativas da variabilidade multivariada nas diferentes escalas foram calculadas a partir dos quadrados médios da PERMANOVA, usando uma lógica análoga aos estimadores de variância da ANOVA (e.g. Searle *et al.* 1992). As medidas utilizadas na PERMANOVA são chamadas de pseudo-variação multivariada porque, ao contrário da tradicional matriz multivariada de variância-covariância, estas não contêm nenhuma informação sobre covariâncias entre variáveis (Mardia *et al.* 1979). A significância estatística de cada pseudo-componente de variância multivariada foi testada usando uma amostra aleatória de 9,999 permutações dos resíduos em um modelo reduzido



(Anderson 2001b), com unidades permutadas adequadas para cada termo na análise (Anderson & ter Braak 2003). Em seguida, a Ordenação *Principal Coordinates Analysis Ordination* (PCO), uma ordenação totalmente exploratória, baseada apenas nas relações de dissimilaridade foi utilizada para ilustrar as relações de dissimilaridade entre as amostras classificadas nos diferentes fatores.

Tendo em vista que tanto as variações na localização no espaço multivariado quanto na dispersão podem gerar resultados significativos na PERMANOVA, os dados de composição das assembleias de drosofilídeos foram submetidos também ao teste de homogeneidade das dispersões multivariadas (*Test of Homogeneity of Multivariate Dispersions* – PERMDISP) para testar os efeitos de dispersão separadamente. Aqui, a dispersão é definida como a dissimilaridade entre as amostras de um mesmo grupo em relação ao seu centroide<sup>1</sup>). Essa rotina testa a homogeneidade da dispersão multivariada entre os grupos (Anderson 2006; Anderson *et al.* 2006; Anderson *et al.* 2008). Quando investigados de modo complementar, os efeitos de localização e de dispersão informam sobre a natureza multivariada e heterogênea das assembleias, possibilitando que os efeitos dos termos investigados possam ser articulados com maior precisão e confiança. Os autores defendem que essa medida é mais flexível, porque pode ser calculada a partir de qualquer medida de dissimilaridade escolhida, e ainda, pode ser comparada estatisticamente entre os grupos pela PERMDISP (Anderson *et al.* 2006). Além disso, esse método é vantajoso sobre a medida de diversidade  $\beta$  originalmente proposta por Whittaker (Whittaker 1960; 1972), pois permite a comparação de diferenças na diversidade  $\beta$  entre duas ou mais áreas ou grupos.

Como a medida de dissimilaridade de Bray-Curtis não está inserida no espaço Euclidiano, o centroide não pode ser calculado diretamente como a média aritmética a

---

<sup>1</sup> Centroides corresponde ao centro da nuvem de pontos de um dado grupo; é definido pela soma das distâncias entre todos os pontos e dividido pelo total de pontos do grupo, a partir da matriz de similaridade escolhida, no espaço multivariado dos eixos da PCO (Anderson *et al.* 2006).

partir das variáveis originais. Neste caso, é necessário colocar as observações em um espaço Euclidiano que preserva as dissimilaridades entre elas. Isto é conseguido através da *Principal Coordinate Analysis* (PCO; Gower 1966). Especificamente, a distância Euclidiana entre duas amostras no espaço definido pelos eixos da PCO é equivalente as dissimilaridades originais entre elas. A PERMDISP segue 4 passos básicos para testar essa diferença *dentro* de grupos, *entre* grupos: 1) calcula a dissimilaridade entre as amostras a partir da medida de dissimilaridade escolhida; 2) faz a PCO visando recriar as relações originais de dissimilaridade entre as amostras em um espaço Euclidiano (PCO); 3) calcula os centroides (médias aritméticas) dos grupos a partir de todos os eixos da PCO; e 4) calcula a distância Euclidiana de cada amostra do centroide do seu grupo usando os eixos da PCO. *Este procedimento quantifica a dissimilaridade de cada amostra do centroide do seu grupo no espaço multivariado a partir da medida de dissimilaridade escolhida.* Essa análise usa a permutação dos resíduos (permutação das amostras entre grupos após centralizar todos os grupos em uma localização comum) para gerar os valores de  $p$  para o teste.

Anderson *et al.* (2008) explicam que nem todas as métricas de si/dissimilaridade pode ser interpretadas como diversidade  $\beta$ . Segundo os autores, apenas medidas de dissimilaridade baseadas na composição das assembleias podem ser utilizadas dentro de uma abordagem de diversidade  $\beta$  porque apenas métricas deste tipo podem ser diretamente interpretadas de maneira robusta e confiável como porcentagem de espécies não-compartilhadas. Ainda de acordo com Anderson *et al.* (2006), existem armadilhas potenciais em estender o conceito de diversidade  $\beta$  para as abundâncias das espécies. As padronizações geralmente incluídas nas métricas de similaridade comumente utilizadas por ecólogos afetam os padrões de dispersão relativa em caminhos que podem não ser facilmente interpretados ou preditos por referência às variáveis originais. Além disso, média e desvio padrão podem não corresponder a medidas estatísticas adequadas para

medir a variabilidade em abundância bruta das espécies por si. Em particular, abundância tem uma relação intrínseca com variância: aumentos nos valores médios são geralmente acompanhados por aumentos na variância (dispersão). Essa é a base para a Lei de Taylor (Taylor 1961). Assim, para examinar heterogeneidade nas abundâncias é necessário distinguir entre a diferença fundamental na variabilidade (como uma mudança na relação-média variabilidade) versus uma diferença nas variâncias causada por uma simples mudança nos valores médios, o que não é algo tão trivial (Anderson *et al.* 2006). Por este motivo, no presente estudo a similaridade de Bray-Curtis, transformada para presença/ausência foi usada para medir as dissimilaridades entre amostras.

## RESULTADOS

Neste estudo, foram capturados 18.400 indivíduos pertencentes a 51 espécies de drosofilídeos representantes dos gêneros *Amiota*, *Drosophila*, *Rhinoleucophenga*, *Scaptodrosophila*, *Scaptomyza* e *Zaprionus*. Cerca de 20 % desses indivíduos foram classificados como espécies exóticas (*Drosophila ananassae*, *D. busckii*, *D. immigrans*, *D. malerkotliana*, *D. simulans*, *Scaptodrosophila latifasciaeformis* e *Zaprionus indianus*). *Drosophila* foi o gênero mais representativo com 37 espécies reconhecidas e oito indeterminadas (**Tabela 1**). A maioria dos indivíduos (90,2%) foi capturada na estação chuvosa, sendo que 20 espécies foram exclusivas dessa estação e apenas quatro da estação seca. A Estação Ecológica do Jardim Botânico de Brasília foi a área protegida que mais produziu espécies (36) e dez das espécies raras (espécies com dois indivíduos - *doubletons* e espécies com 1 indivíduo - *singletons*) foram exclusivas dessa área.

**Tabela 1.** Composição e abundância de drosofilídeos coletados em 17 fragmentos de matas de galeria inseridos em quatro áreas de proteção ambiental do Distrito Federal, Brasil, entre Fevereiro de 2010 e Agosto de 2011. C: Estação Chuvosa, S: Estação Seca.

Espécies	PNB										IBGE						JBB						ESECAE						Total						
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11		12		13		17			14		15		16	
	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S	C	S		C	S	C	S		
<i>Drosophila paulistorum</i>	400	5	208	3	193	3	65	-	515	1	44	2	1225	4	87	-	378	4	86	-	202	4	243	-	88	3	861	-	2	-	77	-	157	1	4861
<i>D. willistoni</i>	707	-	371	-	162	-	72	-	119	2	91	2	1382	-	64	-	454	-	71	2	108	1	308	-	53	-	558	8	8	1	144	1	116	-	4805
<i>D. sturtevantii</i>	671	8	226	9	162	3	145	6	187	4	8	3	70	4	64	-	167	1	98	2	201	-	342	-	74	3	128	1	116	2	194	1	1138	13	4051
<i>D. simulans</i> *	17	69	34	31	7	7	26	-	16	-	8	344	39	178	35	146	34	50	1	52	23	51	13	168	8	44	8	57	6	11	8	212	11	126	1840
<i>D. malerkotliana</i> *	353	2	73	1	81	-	29	-	52	-	7	-	215	-	33	-	142	-	14	1	83	-	68	1	24	-	223	-	6	-	10	-	79	-	1497
<i>Zaprionus indianus</i> *	17	9	33	3	10	1	15	-	15	1	3	2	17	3	14	1	188	1	25	-	32	-	63	1	16	-	45	1	10	1	6	2	20	9	564
<i>D. nebulosa</i>	22	-	6	1	3	-	22	-	-	1	-	1	25	11	15	-	24	4	8	2	9	9	17	5	9	5	34	3	-	-	3	-	5	-	244
<i>D. neoelliptica</i>	18	-	33	4	23	-	4	-	8	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	91
<i>D. saltans</i>	5	2	4	1	8	1	9	-	5	1	1	2	2	-	4	1	3	1	2	-	8	1	-	-	5	2	4	-	5	-	4	1	2	3	87
<i>D. fumipennis</i>	4	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	3	-	-	-	8	-	29	-	-	-	4	-	-	3	55
<i>Scaptodrosophila latifasciaeformis</i> *	4	-	6	1	-	-	1	-	3	-	-	-	1	-	1	-	3	-	1	-	3	-	3	-	1	-	5	-	11	-	3	-	6	-	53
<i>D. cardini</i>	5	-	1	-	3	-	1	-	1	-	-	-	1	-	2	-	9	1	3	-	5	-	1	-	1	1	1	-	2	1	1	-	2	1	43
<i>D. immigrans</i>	2	-	11	-	1	-	1	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	2	-	1	-	1	-	5	-	30
<i>D. atrata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2	-	-	-	2	-	2	-	-	-	5	-	1	-	7	-	-	-	-	-	-	-	22
<i>D. ornatifrons</i>	3	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	2	-	-	-	1	-	1	-	16
<i>D. mercatorum</i>	1	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	1	-	3	-	-	-	2	-	15
<i>D. polymorpha</i> <sup>C</sup>	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	3	-	-	-	-	-	1	-	-	-	3	-	1	-	-	-	2	-	14
<i>D. mediopunctata</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	2	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	11
<i>D. ananassae</i> *	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-	10
<i>Drosophila sp.1</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	4	-	2	-	-	-	-	-	10
<i>D. mediotriata</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	9
<i>D. arauana</i>	2	-	-	2	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	8
<i>D. paraguayensis</i>	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	1	8
<i>D. capricorni</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	1	5
<i>D. austrosaltans</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1	-	4
<i>D. bocainensis</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>D. guaru</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2	-	4
<i>D. pagliolli</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>D. cardinoides</i> <sup>C</sup>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	3
<i>D. onca</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	3

<i>Drosophila</i> sp.2 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3		
<i>D. buscki</i> *	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>D. canalinea</i> <sup>C</sup>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>D. flexa</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>D. schildi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Amiota</i> sp.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Scaptomyza</i> sp.1 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>D. bromelioides</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. caponei</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. cuaso</i> <sup>S</sup>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. fascioloides</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. griseolineata</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. mediopicta</i> <sup>S</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. pseudosaltans</i> <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Drosophila</i> sp. 3 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Drosophila</i> sp.4 <sup>S</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Drosophila</i> sp.5 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Drosophila</i> sp.6 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Drosophila</i> sp.7 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Drosophila</i> sp.8 <sup>C</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Rhinoleucophenga fluminensis</i> <sup>S</sup>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<b>Total</b>	2234	96	1013	56	662	15	396	6	929	12	169	363	2987	201	327	149	1416	63	316	60	678	66	1076	178	291	58	1925	72	180	19	458	217	1552	160	18400					

\*espécies exóticas; <sup>C</sup>: espécies registradas exclusivamente na estação chuvosa; <sup>S</sup>: espécies registradas exclusivamente na estação seca.

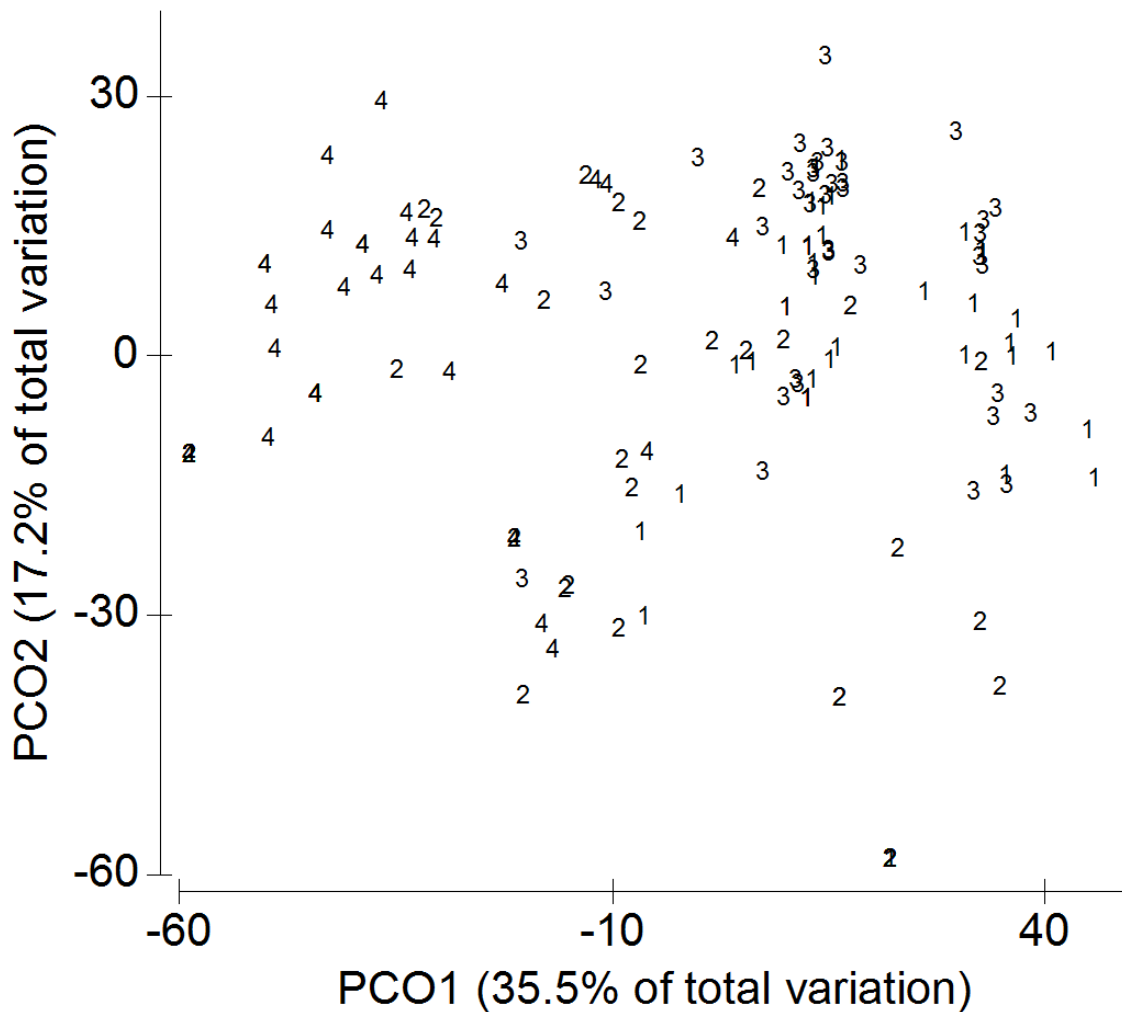
## COMPOSIÇÃO DAS ASSEMBLEIAS

O maior componente de variação ocorreu na escala temporal (27%) seguido pela escala regional (AP) e a interação entre coletas e AP (ambos com 12%). A variabilidade entre matas contribuiu com apenas 5%. A variabilidade do resíduo, interpretada como a existente entre armadilhas de um mesmo fragmento (menor escala espacial), contribuiu com 38% da variação total entre assembleias (**Tabela 2**). Estes resultados indicam que a maior variabilidade na composição das assembleias de drosofilídeos está na escala micro-espacial, ao longo das coletas e dentro de APs.

**Tabela 2.** PERMANOVA e PERMDISP baseadas em distâncias de Bray-Cutris calculadas a partir da matriz de abundâncias das espécies individuais transformadas para presença/ausência (51 variáveis).

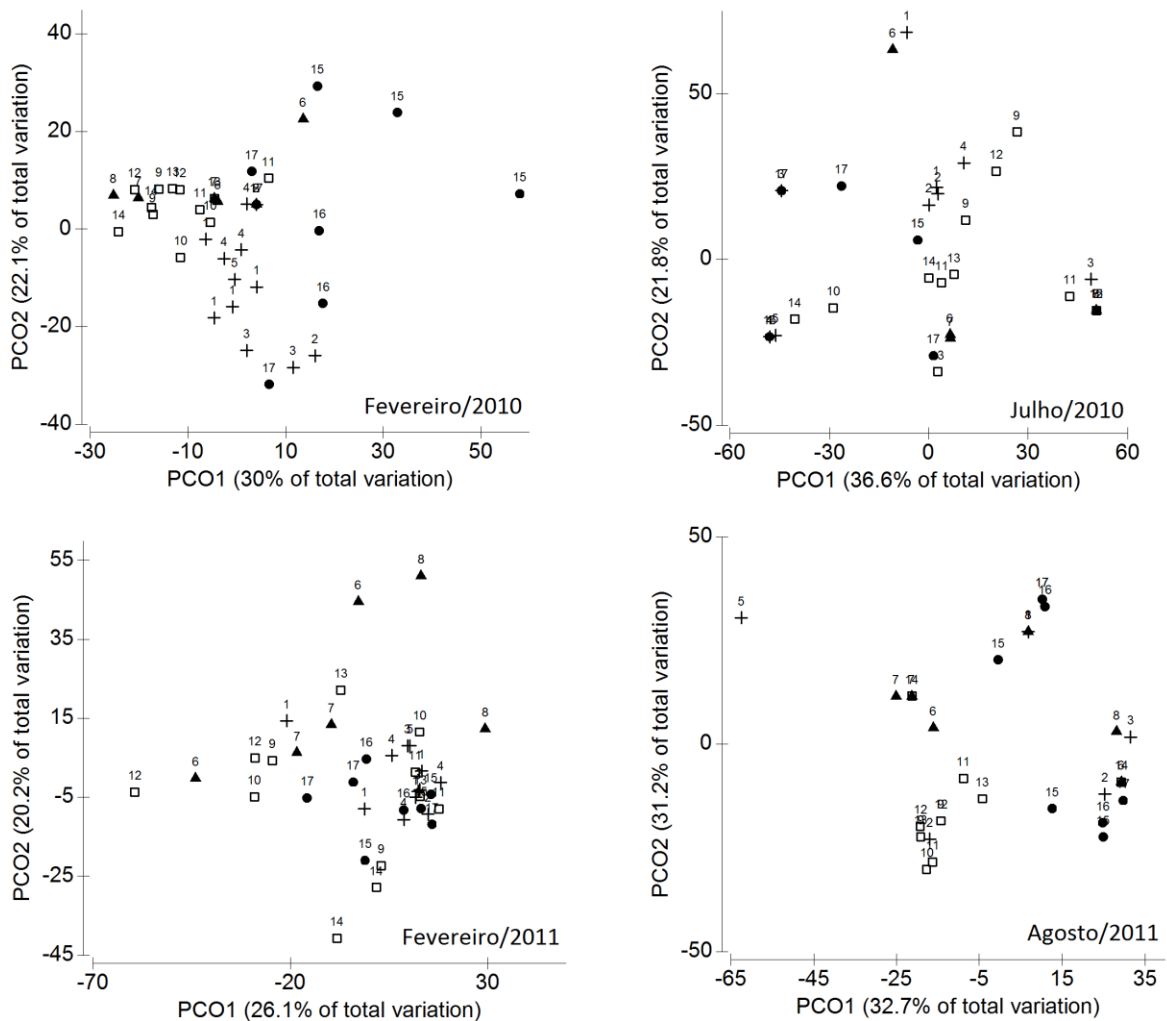
Fonte	PERMANOVA						PERMDISP		
	gl	SS	MS	Pseudo-F	P	Variation Proportion	F	p	
Coletas	3	80489	26830	10,11	0,0001	734	27	26,93	0,0001
AP	3	21903	7301	2,09	0,0001	138	12	0,03	0,9956
Matas (AP)	13	20795	1600	1,12	0,2689	21	5	0,98	0,7053
Coletas x AP	9	24411	2712	1,90	0,0005	149	12	7,72	0,0001
Resíduo	114	162560	1426			1426	38		
Total	142	320510							

Com relação a variação existente *entre* as quatro coletas, resultante da relação de similaridade entre todas as armadilhas (unidades amostrais), as amostras coletadas em fevereiro de 2010 e de 2011 formaram um grupo, localizado à direita no gráfico. As amostras de Julho de 2010 se dispersaram pelo espaço multivariado, e as coletadas em Agosto de 2011 se agruparam à esquerda (**Figura 3**).



**Figura 3.** Ordenação das assembleias de drosofilídeos amostradas nas matas de galeria do Distrito Federal nas quatro coletas. A ordenação foi realizada a partir da matriz similaridade de Bray-curtis entre as 143 armadilhas, sobre os dados transformados para presença/ausência. 1) Fevereiro/2010; 2) Julho/2010; 3) Fevereiro/2011; 4) Agosto/2011.

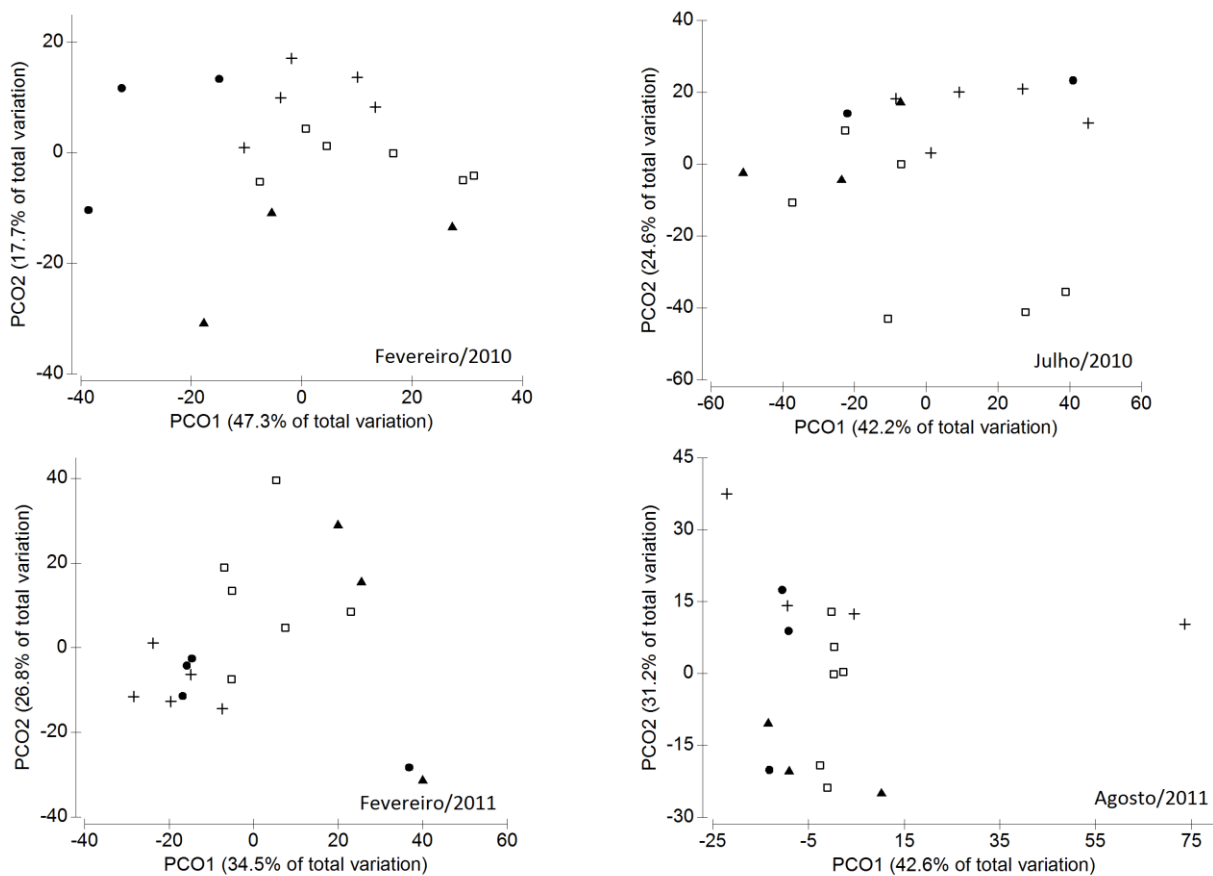
As relações de dissimilaridade entre todas as armadilhas, classificadas de acordo com cada AP e mata, dentro de cada ocasião amostral, estão representadas na **Figura 4**. Ela mostra a grande variabilidade dentro de cada mata (observe os números repetidos localizados no espaço multivariado). Essa figura evidencia a grande variabilidade entre as armadilhas de uma mesma mata, ainda que estejam separadas por apenas alguns metros, o que, por sua vez, explica a inexistência de variabilidade significativa entre matas.



**Figura 4.** Ordenação das assembleias de drosofilídeos das matas de galeria avaliadas em cada uma das quatro coletas. A ordenação foi realizada a partir da matriz de similaridade de Bray-curtis sobre os dados transformados para presença - ausência. Cada ponto representa uma armadilha de uma mata específica (número). + PNB; □ JBB; ▲ IBGE; ● ESECAE

As matas (centroide das armadilhas) de uma mesma área protegida mostraram uma tendência de se agruparem entre si e/ou com matas das APs vizinhas (efeito de localidade) (**Figura 5**). Estes agrupamentos, entretanto, variaram mais ou menos em função da ocasião amostral (ilustrando o efeito da interação dos fatores ocasião amostral e APs). A análise visual dessa figura sugere que em Fevereiro de 2010 foram formados três agrupamentos: matas da ESECAE, matas do PNB e matas do IBGE+JBB. Em Julho de 2010, por outro lado, apenas três matas do JBB foram agrupadas entre si e separadas das demais.





**Figura 5.** Ordenação das assembleias de drosofilídeos das matas de galeria avaliadas em cada uma das quatro coletas. A ordenação foi realizada a partir da matriz similaridade de Bray-curtis sobre os dados transformados para presença/ausência. Cada ponto representa o centroide das armadilhas dentro de cada mata. + PNB; □ JBB; ▲ IBGE; ● ESECAE

A PERMDISP mostrou diferenças estatisticamente significantes na dispersão dentro dos níveis da escala temporal, bem como na interação entre coletas e APs, mas não dentro das APs, nem das matas (**Tabela 2**). Houve grandes diferenças na dissimilaridade dentro de cada coleta, particularmente, a coleta de Julho de 2010 mostrou dissimilaridades médias *dentro* dos grupos significativamente maiores (52%) que as demais (Fevereiro/2010 - 26%; Fevereiro/2011 - 35% e Agosto/2011 - 37%). Como uma medida de dissimilaridade calculada a partir da matriz de presença e ausência, essa pode ser interpretada diretamente como a porcentagem de espécies não compartilhadas pelas matas dentro das APs. Ou seja, a porcentagem de espécies não compartilhadas em Julho/2010 foi de 52%. Assim, os resultados

indicam que as matas na estação seca compartilham menos espécies do que na estação chuvosa.

Considerando a interação entre a ocasião amostral e as APs, os testes mostraram que a dissimilaridade média das APs também variou mês a mês. Nas duas coletas de 2010, a dissimilaridade média entre APs não foi estatisticamente diferente. Na primeira ocasião amostral a dissimilaridade dentro das APs variou de 18 a 35%, enquanto que na segunda, de 36 a 51%. Em Fevereiro/2011, o PNB apresentou a menor dissimilaridade média (21% de espécies não compartilhadas entre matas) que as demais APs. JBB e IBGE não diferiram entre si (ambos com 38%) e a ESECAE (29%) diferiu do IBGE e do PNB, mas não do JBB. Em Agosto de 2011, a dissimilaridade média das matas do JBB foi menor (22%) do que as demais APs as quais apresentaram valores de dissimilaridade em torno de 35%.

## **DISCUSSÃO**

Este estudo registrou cerca de 40% da riqueza de drosofilídeos reconhecida para o bioma Cerrado (Blauth & Gottschalk 2007; Chaves & Tidon 2008; Mata *et al.* 2008b; Roque & Tidon 2008; Valadão *et al.* 2010; Roque & Tidon 2013). Estudos anteriores também revelaram alta diversidade de moscas desse grupo em matas de galeria (Tidon 2006; Roque & Tidon 2013) e sugeriram que tal padrão é resultante da heterogeneidade ambiental que essas áreas possuem. De fato, matas de galeria combinam espécies vegetais exclusivas de florestas com outras típicas de vegetação savânica (Silva & Felfili 1992), as quais proporcionam uma variedade de nichos devido às variações na umidade relativa, na luminosidade e disponibilidade de recursos.

Neste estudo, as assembleias de drosofilídeos variaram no tempo e no espaço. A PERMANOVA revelou que a maioria da variabilidade nas assembleias dos drosofilídeos

ocorreu ao longo da escala temporal, e em menor grau, na escala regional. A variação na escala local contribuiu apenas com uma pequena parte desta variação. Padrões de sazonalidade em assembleias de drosofilídeos já foram demonstrados anteriormente para o Cerrado (Tidon 2006; Mata & Tidon 2013; Roque *et al.* 2013). Como nos nossos dados, esses estudos mostraram que durante as estações chuvosas as espécies das assembleias expandem suas populações ocupando praticamente todas as matas avaliadas enquanto que nas estações secas ocorrem drásticos afunilamentos dessas populações. É provável que as flutuações temporais reflitam variações na disponibilidade de recursos para alimentação e reprodução (Wolda 1978), bem como variações na temperatura, umidade e comprimento do fotoperíodo (Wolda 1988). Embora essas flutuações estejam relacionadas com variações ambientais, estudos prévios realizados no Cerrado não foram bem sucedidos em associar a abundância e riqueza de espécies de drosofilídeos a variações em fatores abióticos (temperatura, umidade, pluviosidade e luminosidade) (Tidon 2006) ou na oferta de frutos (Valadão *et al.* 2010). Portanto, determinar quais fatores promovem flutuações nas assembleias de drosofilídeos é um tema promissor para pesquisas futuras.

Este estudo também revelou que expressiva parte da variação na composição de espécies ocorre na menor escala espacial, ou seja, entre armadilhas. Evidências produzidas recentemente (Roque *et al.* 2013) sugerem que tais diferenças entre armadilhas de uma mesma mata refletem as variações ambientais que as florestas possuem. Nesse estudo, realizado em uma mata de galeria do Cerrado, diferentes microhábitats foram avaliados para investigar padrões de agregação temporal e espacial das assembleias de drosofilídeos. Foi constatado que, durante a estação chuvosa, as assembleias associadas ao solo do interior da mata, ao dossel e as bordas diferiam significativamente uma da outra. Dessa forma, embora distanciados por apenas 30 m uma das outras, nossas armadilhas podem ter coletado faunas típicas dos diferentes microhábitats disponíveis no interior das matas avaliadas.

Além disso, a variabilidade mostrada pelas assembleias de drosofilídeos foi devida não apenas às diferenças *entre* (efeito de localidade no espaço cartesiano) os grupos, mas também devido às diferenças *dentro* dos grupos (efeito de dispersão). Em outras palavras, os resultados enfatizando a composição das espécies mostraram que a diversidade  $\beta$  flutuou ao longo dos meses e foi maior nos meses da estação seca, especialmente em Julho de 2010. Uma das razões para a grande dissimilaridade entre as amostras neste período é o drástico afunilamento das populações de drosofilídeos que a condições da estação seca promove. Assim, as espécies não eram as mesmas nas diferentes armadilhas e a grande quantidade de zeros registrados nesse mês proporcionou aumentos na dissimilaridade das assembleias. Altas dissimilaridades, como as observadas aqui, têm sido identificadas como potencial indicador de estresse em comunidades marinhas (Melo *et al.* 2011), e no caso de drosofilídeos podem refletir o grande estresse causado pela estação seca.

A diversidade  $\beta$  também variou entre APs ao longo da escala temporal. Isto equivale a dizer que em determinado mês as matas de uma dada área apresentavam grande dissimilaridade média, ou seja, compartilhavam poucas espécies, e em outro mês apresentavam pequena dissimilaridade, ou seja, compartilhavam um maior número de espécies. Considerando as flutuações temporais e espaciais na diversidade  $\beta$  e a proximidade das matas dentro de uma área protegida, é provável que durante a estação chuvosa as condições ambientais da matriz facilitaram a dispersão das diferentes espécies, o que promoveu uma alta similaridade faunística e, por consequência, uma baixa diversidade  $\beta$  nessa escala. Entender essa dinâmica pode trazer benefícios para a conservação de espécies de insetos e outros invertebrados dentro das APs.

Em conclusão, a quantificação da variabilidade temporal e espacial na composição dos drosofilídeos permitiu a identificação das escalas nas quais as assembleias estão estruturadas. A diversidade  $\beta$  de drosofilídeos variou *entre* e *dentro* da escala temporal e regional, mas não na escala local, devido à grande variabilidade na escala microespacial.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Tendo em vista a capacidade de prever a persistência de espécies em paisagem naturalmente e/ou artificialmente fragmentadas e a de determinar a importância de determinados fragmentos para espécies com populações fragmentadas, a Teoria de Metapopulações constitui uma importante ferramenta para identificar áreas prioritárias de conservação dos indivíduos dessas espécies. Devido a rica biodiversidade que abriga e as altas taxas de destruição da natureza, os estudos realizados na Região Neotropical precisam, portanto, aprimorar seus desenhos amostrais visando a conservação eficiente das espécies ameaçadas e o amplo entendimento dessa teoria. Este estudo produziu dados que interpretados no contexto das metapopulações permitiram a identificação da estação apropriada para a expansão das metapopulações focais, a estação chuvosa, e mostrou que fragmentos do EEJBB abrigam mais populações locais entre todas as estações amostradas, ou seja, também foi possível indicar áreas fontes ou continentes para as demais. Mesmo estando protegidas por legislação federal e/ou estadual, as matas de galeria vêm sendo progressivamente alteradas, e eventualmente destruídas, sendo, portanto, alvo de preocupação constante devido à sua importância científica e ambiental para a região do Cerrado. Dessa forma, nossos resultados, assim como outros de natureza similar, podem compor um conjunto de evidências para suportar políticas de conservação dos recursos ambientais dessas fitofisionomias ainda desprotegidas ou a manutenção de áreas que já são legalmente protegidas.

Os dados apresentados neste trabalho são, portanto, de extrema relevância nesse tipo de investigação e o aumento na quantidade e qualidade de estudos semelhantes propiciarão avanços em diversas questões relacionadas à preservação da biodiversidade.

## **MATERIAL SUPPLEMENTAR**

Roque, F.; Oliveira, S.C.F. & Tidon, R. (2011). Technical adaptations of retention trap used to catch drosophilids. *Drosophila* Information Service 94: 140–141.

## **Technical adaptations of retention traps used to catch drosophilids.**

**Francisco Roque<sup>1</sup>, Sabrina Cassimiro Fonseca de Oliveira<sup>1</sup> and Rosana Tidon<sup>2</sup>.<sup>1</sup>**

Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Ciências Biológicas, Campus  
Universitário Darcy Ribeiro, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília-DF, Brazil. <sup>2</sup>

Departamento de Genética e Morfologia, Instituto de Ciências Biológicas, Campus  
Universitário Darcy Ribeiro, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília-DF, Brazil.

Corresponding author: [rotidon@unb.br](mailto:rotidon@unb.br).

### **Introduction**

In Brazil, one of the current methods most utilized for the capture of live adult drosophilids in the field is the use of traps based on the model proposed by Tidon and Sene (1988). However, this model presented methodological problems that led to the implementation of structural changes by Klaczko and Medeiros (1999). Nevertheless, some problems remain. In this study, we present innovations aimed to resolve these problems improving the practicality and efficiency of drosophilid retention traps.

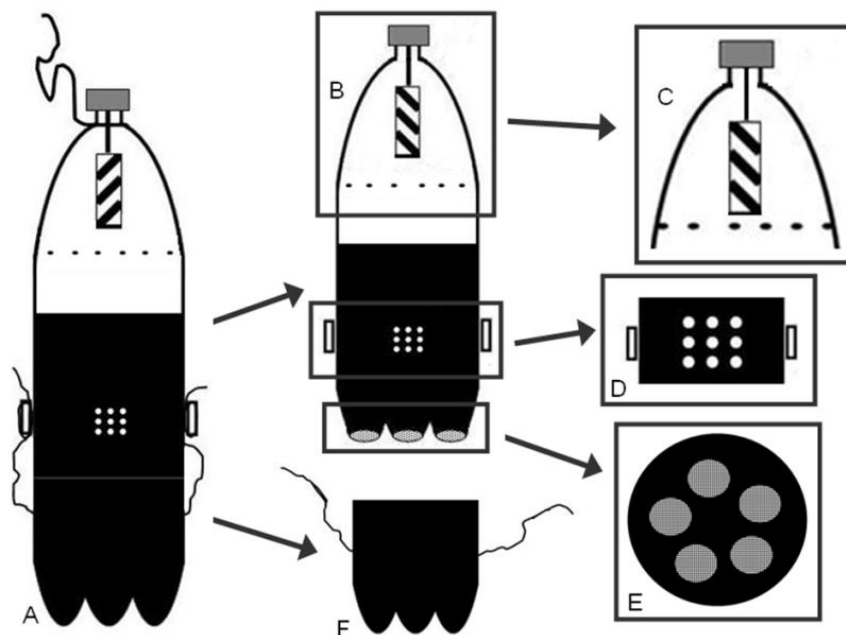
### **Trap Description**

For constructing of the proposed model, we use two joined PET two liter soft-drink bottles (Figure 1-A). For a perfect fit, the bottles should have the same format without curves.

The flies retention compartment consists of a whole bottle (Figure 1-B). In the bottleneck there is a wire to hang the traps in the sampling sites (usually trees). Inside the bottle cap there is another wire that anchors a cotton roll wrapped in gauze used by the flies as a landing site (perch). One millimeter holes located next to the bottleneck help eliminate excess moisture inside the bottle (Figure 1-C). The bottom half of this bottle is painted black to induce drosophilids to move toward the translucent region of the bottle, since they have positive

phototaxis. In the painted part, there are holes (0.5 cm diameter) arranged in sets of three parallel series allowing for the flies entry (Figure 1-D). These holes are closed with adhesive tape when the traps are removed from the field to prevent the escape of captured specimens. In addition, in the same part of the retention compartment, a wire is traversed from one side of the bottle to the other and tied at each end forming nodes. At the base of the retention compartment, there are five holes about 2.0 cm in diameter, covered by thin mesh screens and fixed with PVC or styrofoam glue. These holes allow for the passage of the bait smell, which is isolated in a specific compartment. This eliminates the direct contact of the flies with the bait (Figure 1-E).

The bottom of the trap is the bait storage compartment. This compartment is completely painted black and it is the bottom half of another bottle. On each side of the bottle there is a wire that is going to be tied to the nodes of the retention compartment when joining the bottles (Figure 1-F).



**Figure 1.** Improved trap model for live drosophilid retention. **A:** complete trap; **B:** flies retention compartment; **C:** perch flies and small holes for moisture elimination; **D:** holes for flies entry; **E:** holes for bait smell passage; **F:** bait storage compartment.



## **Advantages of this model compared to previous models**

One of the problems with the Tidon and Sene (1988) model is the flies contact with the bait, since the entry holes are located in the bait compartment. Medeiros and Klaczko (1999) made entry holes in the retention compartment and they covered the bait compartment with a piece of panty hose. However, this material proved to be inefficient due to damage caused by coleopterans. In our model, the retention compartment is totally isolated from the bait. Thus, captured flies do not adhere to the bait and oviposition chances outside of laboratory cultures are minimized.

In the previous two models, many specimens escaped due to inadequate joining of the compartments. In our model, there is a tight fit that prevents the flies entry directly into the bait compartment and reduces bait predation by small mammals (e.g. capuchin monkeys, coatis and marsupials).

Another disadvantage of the previous models is the loss of flies that stay trapped between the funnel and the wall of the upper bottle. In our model, the funnel is unnecessary and its absence minimizes such losses. This still decreases the number of bottles required for the traps manufacture, which saves time and financial resources.

Our trap model is very efficient in retaining drosophilids: Roque and Tidon (2008) obtained 1,050 individuals in a single trap. We recommend its use for field studies collecting drosophilids, considering the abundance of flies caught using our model as well as its technical advantages.

***Acknowledgements:*** We are grateful to the Sobradinho Garbage Collectors Association for the acquired bottles, to F. Chaves for our trap model illustration, to *Coordenação de aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes)* and to *Conselho Nacional de*

*Desenvolvimento Científico e Tecnológico* (CNPq) for financial support and to the *Universidade de Brasília* (UnB) for logistical support.

**References:** Medeiros, H.F. and L.B. Klaczko, 1999, *Drosophila* Information Service 82: 100-102. Roque, F. and R. Tidon, 2008, *Drosophila* Information Service 91: 94-98. Tidon, R. and F.M. Sene, 1988, *Drosophila* Information Service 67: 90.

## REFERÊNCIAS

- Achard, F. *et al.* (2002). Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science* 297:999–1002.
- Adin, A., Weber, J.C., Sotelo Montes, C., Vidaurre, H., Vosman, B. & Smulders, M.J.M. (2004). Genetic differentiation and trade among populations of peach palm (*Bactris gasipaes* Kunth) in the Peruvian Amazon - implications for genetic resource management. *Theoretical and applied genetics* 108:1564–1573.
- Alvarenga, L.D.P., Pôrto, K.C. & Silva, M.P.P. (2009). Relations between regional–local habitat loss and metapopulation properties of epiphyllous bryophytes in the Brazilian Atlantic forest. *Biotropica* (6):682–691.
- Alvarez-Buylla, E.R., García-Barrios, R., Lara-Moreno, C. & Martínez-Ramos, M. (1996). Demographic and genetic models in conservation biology: applications and perspectives for Tropical Rain Forest tree species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:387–421.
- Anderson, M.J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Anderson, M.J. (2001b). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Can J Fish Aquat Sci* 58:626–639.
- Anderson, M.J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245–253.
- Anderson, M.J., Ellingsen, K. E. & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9:683–693.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N. & Clarke, K.R. (2008). PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods, pp 214. PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Anderson, M.J. & ter Braak, C.J.F. (2003). Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *J Statist Comp Sim* 73:85–113.

- Anderson, M.J., *et al.* (2011). Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14:19–28
- Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1954). The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Andries, A.M., Gulinck, H. & Herremans, M. (1994). Spatial modelling of the barn owl *Tyto alba* habitat using landscape characteristics derived from SPOT data. *Ecography* 17:278–287.
- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 50:461–471.
- Ayres, E. (2000). The four spikes. *Futures* 32:539–554.
- Bächli, G. (2013). TaxoDros: the database on taxonomy of Drosophilidae. Disponível em <http://taxodros.unizh.ch/>. Acessado em 12/02/2013.
- Baguette, M. (2004). The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* 5:213–224.
- Bellamy, P.E., Hinsley, S.A. & Newton, I. (1996). Factors influencing bird species numbers in small woods in southeast England. *Journal of Applied Ecology* 33:249–262.
- Blauth, M.L. & Gottschalk, M.S. (2007). A novel record of drosophilidae species in the Cerrado biome of the state of MatoGrosso, west-central Brazil. *Drosophila Information Service* 90:90–96.
- Boitani, L., Falcucci, A., Maiorano, L. & Rondinini, C. (2007). Ecological networks as conceptual frameworks or operational tools in conservation. *Conservation Biology* 21:1414–1422.
- Brant, A. (2003). Efeitos da fragmentação do Cerrado sobre a diversidade de Drosophilidae (Insecta, Diptera). Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília. 52p.
- Brito, D. (2009). Genetic consequences of population subdivision: the marsupial *Micoureus paraguayanus* (Mammalia:Didelphimorphia) as a case study. *Zoologia* 26: 684–693.
- Brito, D. & Fernandez F.A.S. (2000). Metapopulation viability of the marsupial *Micoureus*

- demerarae* in small Atlantic forest fragments in south-eastern Brazil. *Animal Conservation* 3:201–209.
- Brito, D. & Fernandez F.A.S. (2002). Patch relative importance to metapopulation viability: the neotropical marsupial *Micoureus demerarae* as a case study. *Animal Conservation* 5:45–51.
- Brito, D. & Fonseca, G.A.B. (2006). Evaluation of minimum viable population size and conservation status of the long-furred woolly mouse opossum *Micoureus paraguayanus*: an endemic marsupial of the Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 15:1713–1728.
- Brito, D. & Fonseca, G.A.B. (2007). Demographic consequences of population subdivision on the long-furred woolly mouse opossum (*Micoureus paraguayanus*) from the Atlantic Forest. *Acta oecologica* 31:60–68.
- Brito, D. & Grelle, C.E.V. (2004). Effectiveness of a reserve network for the conservation of the endemic marsupial *Micoureus travassosi* in Atlantic Forest remnants in southeastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 00:1–18.
- Britton, N.F., Partridge, L.W. & Franks, N.R. (1999). A model of survival times for predator populations: the case of the army ants. *Bulletin of Mathematical Biology* 61:469–482.
- Budnik, M.; Valente, V.L.; Manriquez, G. & Cifuentes, L. (2001). Preadult interactions between *Drosophila simulans* and *D. willistoni* (Diptera: Drosophilidae) emerged from the same substrata. *Acta Entomologica Chilena* 25:21–6.
- Burla, H.; Cunha, A.B.; Cavalcanti, A.G.L.; Dobzhansky, T. & Pavan, C. (1950). Population density and dispersal rates in Brazilian *Drosophila willistoni*. *Ecology* 31:393–404.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002). *Model selection and Multimodel inference: A practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer-Verlag, UK.
- Butchart, S.H.M., *et al.* (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328:1164–1168.
- Carrijo, T.F., *et al.* (2009). "Effects of pasture implantation on the termite (Isoptera) fauna in the Central Brazilian Savanna (Cerrado)". *Journal of Insect Conservation* 6:575–581.

- Carson, H.L. (1965). Chromosomal morphism in geographically widespread species of *Drosophila*. In: Baker, H.G. & Stebbins, G.L. (eds). The Genetics of Colonizing Species. Academic Press, New York e London, pp. 503–531.
- Chassagnard, M.T. & Tsacas, L. (1993). The subgenus *Zaprionus* s.str. Definition of species groups and revision of the *vittiger* subgroup (Diptera: Drosophilidae). Annales de la Societe Entomologique de France 29:173–194.
- Chaves, N.B. & Tidon, R. (2005). Drosophilidae of the Brazilian Savanna, the forgotten ecosystem. *Drosophila* Information Service 88:25–27.
- Chaves, N.B. & Tidon, R. (2008). Biogeographical aspects of drosophilids (Diptera: Drosophilidae) of the Brazilian savanna. *Revista Brasileira de Entomologia* 52:340–348.
- Constantino, R., *et al.* (2005). Causas naturais. In: Rambaldi, D.M.; Oliveira, D.A.S. (eds), Fragmentação de Ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações políticas públicas. 2.ed. Brasília: mma/sbf.
- Cronin, J.T. (2003). Movement and spatial population structure of a Prairie Planthopper. *Ecology* 84:1179–1188.
- Clayton, D.H., Gregory, R.D. & Price, R.D. (1992). Comparative ecology of neotropical bird lice (Insecta: Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology* 61:781–795.
- Da Cunha, A.B., Dobzhanky, T., Pavlovsky, O. & Spassky, B. (1959). Supplementary data on the chromosomal polymorphism in the *Drosophila willistoni* in its relation to the environment. *Evolution* 13:389–404.
- Denslow, J.S. (1987). Tropical rain forest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:431–451.
- Dobzhansky, T. (1957). Chromosomal variability in island and continental populations of *Drosophila willistoni* from central America and the West Indies. *Evolution* 11:280–293.
- Dobzhansky, T. & Spassky, B. (1959). *Drosophila paulistorum*, a cluster of species in *statu nascendi*. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 45:419–428.

- Driscoll, D. (2007). How to find a metapopulation. *Canadian Journal of Zoology* 85:1031–1048.
- Ehrman, L. & Powell, J.R. (1982). The *Drosophila willistoni* species group. In: Ashburner, M.; Carson, H.L. & Thompson, J.N. (eds). *The genetics and biology of Drosophila*. Academic Press, New York, pp. 193–225.
- Elmhagen, B. & Angerbjörn, A. (2001). The applicability of metapopulation theory to large mammals. *Oikos* 94:89–100.
- Emerich, P.P., Valadão, H., Silva, J.R.V.P. & Tidon, R. (2012). High abundance of neotropical drosophilids (Diptera:Drosophilidae) in four cultivated areas of central Brazil. *Neotropical Entomology* 41:83–88.
- ESRI (2010) ArcGIS 10.0 - Geographical Information System. Environment System Research Institute, Inc., Redlands, CA.
- Fahring, L. (2003). Effects of fragmentation on biodiversity. *Annu rev ecol syst* 34:487–515.
- Fahrig, L. & Merriam, G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50–59.
- Faria, P.J., Campos, F.P., Branco, J.O., Musso, C.M., Morgante J.S. & Bruford, M.W. (2010). Population structure in the South American tern *Sterna hirundinacea* in the South Atlantic: two populations with distinct breeding phenologies. *J. Avian Biol.* 41:378–387.
- Felfili, J. M. *et al.* (2001). Flora fanerogâmica das matas de galeria e ciliares do Brasil Central. *In: Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria*. Planaltina, DF. p. 195–209.
- Ferreira, L. & Tidon, R. (2005). Colonizing potential of Drosophilidae (Insecta, Diptera) in environments with different grades of urbanization. *Biodiversity and Conservation* 14:1809–1821.
- Ferro, V.G. & Diniz, I.R. (2007). Composition of the Arctiidae species (Insecta, Lepidoptera) in Cerrado áreas. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:635–646.
- Fiori, S. & Defeo, O. (2006). Biogeographic patterns in life-history traits of the yellow clam, *Mesodesma mactroides*, in sandy beaches of South America. *Journal of Coastal Research*

224:872–880.

- Flather, C.H. & Sauer, J.R. (1996). Using landscape ecology to test hypotheses about large-scale abundance patterns in migratory birds. *Ecology* 77:28–35.
- Fontdevila, A. & Carson, H.L. (1978). Spatial distribution and dispersal in a population of *Drosophila*. *The American Naturalist* 112:365–380.
- Freire-Maia, N. & Pavan, C. (1949). Introdução ao estudo da drosófila. *Cultus* 1:1–171.
- Fronhofer, E.A., Kubisch, A., Hilker, F.M., Hovestadt, T. & Poethke, H.J. (2012). Why are metapopulations so rare? *Ecology*:1967–1978.
- Frota-Pessoa, O. (1954). Revision of the *tripunctata* group of *Drosophila* with description of fifteen new species (Diptera: Drosophilidae). *Arquivos do Museu Paranaensis* 10:253–304.
- Garcia, A.C.L., Rohde, C., Audino, G.F., Valente, V.L.S. & Valiati, V.H. (2006). Identification of the sibling species of the *Drosophila willistoni* subgroup through electrophoretic mobility of acid phosphatase-1. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 44:212–216.
- Gottschalk, M. (2004). Levantamento taxonômico das espécies da família Drosophilidae (Diptera) em áreas de mata Atlântica e urbanas na cidade de Florianópolis, SC, Brasil. In: *Influência da urbanização e da sazonalidade sobre assembleias de Drosophilidae na cidade de Florianópolis, SC, Brasil*. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre, RS. 90pp.
- Gottschalk, M.S., De Toni, D.C., Valente, V.L. & Hofmann, P.R.P. (2007). Changes in Brazilian Drosophilidae (Diptera) assemblages across an urbanisation gradient. *Neotropical Entomology* 36:848–862.
- Gower, J.C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53:325–38.
- Grimm, V., Reise, K. & Strasser, M. (2003). Marine metapopulations: a useful concept? *Helgoland Marine Research* 56:222–228.
- Guiney, M.S., Andow, D.A. & Wilder, T.T. (2010). Metapopulation structure and dynamics of



- an endangered butterfly. *Basic and Applied Ecology* 11:354–362.
- Gustafson, E.J. & Gardner, R.H. (1996). The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77:94–107.
- Haas, C.A. (1995). Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. *Conservation Biology* 9:845–854.
- Hall, L.S., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173–182.
- Hanski, I. (1985). Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology* 66:335–343.
- Hanski, I. (1991). Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42:17–38.
- Hanski, I. (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 87:209–219.
- Hanski, I. (2004). Metapopulation theory, its use and misuse. *Basic and Applied Ecology* 5:225–229.
- Hanski, I. (2011). Metapopulations. *In: Hastings, A. & Gross, L. (eds). Encyclopedia of Theoretical Ecology*, pp. 438–445. The University of California Press, in press.
- Hanski, I. & Gaggiotti, O.E. (2004). *Metapopulation Biology: Past, Present, and Future*. *In: Hanski, I. & Gaggiotti, O.E. (eds.). Ecology, Genetic and Evolution of Metapopulations*. Elsevier, Amsterdam. Pp. 3–22.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1997). *Metapopulation Biology. Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic, San Diego.
- Hanski, I., Pakkala, T., Kuussaari, M. & Lei, G. (1995). Metapopulation Persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos* 72:21–28.
- Hanski, I. & Simberloff, D. (1997). The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *In: Hanski, I. & Gilpin, M.E. (Eds.). Metapopulation*

- biology: ecology, genetics, and evolution. Academic Press, London, pp. 5–26.
- Harrison, S. (1991). Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of Linnean Society* 42:73–78.
- Harrison, S. & Taylor, A.D. (1997). Empirical evidence for metapopulation dynamics. *In* I. Hanski & M.E. Gilpin (eds). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Pp: 27–42. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Harshman, L.G. & Hoffmann, A.A. (2000). Laboratory selection experiments using *Drosophila*: What do they really tell us? *Trends in Ecology and Evolution* 15:32–36.
- Hmeljevski, K.V., Reis, A., Montagna, T. & Reis, M.S. (2011). Genetic diversity, genetic drift and mixed mating system in small subpopulations of *Dyckia ibiramensis*, a rare endemic bromeliad from Southern Brazil. *Conserv. Genet.* 12:761–769.
- Hoffmann, A.A.; Hallas, R.J.; Dean, J.A. & Schiffer, M. (2003). Low potential for climatic stress adaptation in a rainforest *Drosophila* species. *Science* 301:100–102.
- Husband, B.C. & Barrett, S.C.H. (1998). Spatial and temporal variation in population size of *Eichhornia paniculata* in ephemeral habitats: implications for metapopulation dynamics. *Journal of Ecology* 86:1021–1031.
- Jaenike, J. (1978). Effect of island area on *Drosophila* population densities. *Oecologia* (36): 327–332.
- Johnson, D.M. (2004). Source–sink dynamics in a temporally heterogeneous environment. *Ecology* 85:2037–2045.
- Johnson, D.M. (2005). Metapopulation models: an empirical test of model assumptions and evaluation methods. *Ecology* 86: 3088–3098.
- Johnson, M.C., Marinho-Filho, J.S. & Tomas, W.M. (2004). Species-habitat association of the spiny rat, *Proechimys roberti* (Rodentia: Echimyidae), in the National Park of Brasília, DF, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39:103–108.
- Jones, H.L. & Diamond, J.M. (1976). Short-time base studies of turnover in breeding bird

- populations on the California Channel Islands. *Condor* 78:526–549.
- Jones, J.S. *et al.* (1981). Gene flow and the geographical distribution of a molecular polymorphism in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 98:157–178.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439.
- Jurasinski, G., Retzer, V. & Beierkuhnlein, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia* 159:15–26.
- Kageyama, P.Y., Gandara, F.B. & Souza, L.M.I. (1998). Consequências genéticas da fragmentação sobre populações de espécies arbóreas. *Série Técnica IPEF* 12:65–70.
- Kastritsis, C.D. & Dobzhansky, T. (1967). *Drosophila pavlovskiana*, a race or a species? *The Am. Midl. Nat.* 78:244–247.
- Kehler, D. & Bondrup-Nielsen, S. (1999). Effects of isolation on the occurrence of a fungivorous forest beetle, *Bolitotherus cornutus*, at different spatial scales in fragmented and continuous forest. *Oikos* 84:35–43.
- Kennedy, C.M., Grant, E.H.C., Neel, M.C., Fagan, W.F. & Marra, P.P. (2011). Landscape matrix mediates occupancy dynamics of Neotropical avian insectivores. *Ecological Applications* 21:1837–1850.
- Kierulff, M.C.M. & Oliveira, P.P. (1996). Reassessing the status and conservation of the golden lion tamarin *Leontopithecus rosalia* in the wild. *Dodo-Journal of the Wildlife Preservation Trust* 32:98–115.
- Kimura, M.T. & Beppu, K. (1993). Climatic adaptations in the *Drosophila-immigrans* species group – seasonal migration and thermal tolerance. *Ecol. Entom.* 18:141–149.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19:707–713.
- Knick, S.T. & Rotenberry, J.T. (1995). Landscape characteristics of fragmented shrubsteppe

- habitats and breeding passerine birds. *Conservation Biology* 9:1059–1071.
- Koh, L.P., Dunn, R.R., Sodhi, N.S., Colwell, R.K., Proctor, H.C. & Smith, V.S. (2004). Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science* 305:1632–1634.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.J. (2003). Measuring beta diversity for presence–absence data. *J. Anim. Ecol.* 72:367–382.
- Kremen, C. *et al.* (1993). Terrestrial arthropod assemblages - their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7:796–808.
- Leão, B.F.D. & Tidon, R. (2004). Newly invading species exploiting native host-plants: the case of the African *Zaprionus indianus* (Gupta) in native fruits of the Brazilian Cerrado (Diptera, Drosophilidae). *Annales de la Societe Entomologique de France* 40:285–290.
- Leigh, E.G.J. (1981). The average lifetime of a population in a varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 90:213–239.
- León-Cortés, J.L., Pérez-Espinoza, F., Marín, L. & Molina-Martínez, A. (2004). Complex habitat requirements and conservation needs of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly. *Animal Conservation* 7:241–250.
- Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* (15):237–240.
- Lima, M., Marquet, P.A. & Jaksic, F.M. (1996). Extinction and colonization processes in subpopulations of five Neotropical small mammal. *Oecologia* 107:197–203.
- Lindenmayer, D.B. & Fischer, J. (2007). Tackling the habitat fragmentation pantheon. *Trends in Ecology and Evolution* 22:127–132.
- Lindenmayer, D.B. & Likens, G.E. (2011). Direct measurement versus surrogate indicator species for evaluating environmental change and biodiversity loss. *Ecosystems* 14:47–59.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press.

- Mackenzie, D.I., Nichols, J.D., Hines, J.E., Knutson, M.G. & Franklin, A.D. (2003). Estimating site occupancy, colonisation and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology* 84:2200–2207.
- Maehr, D.S. & Cox, J.A. (1995). Landscape features and pantheras in Florida. *Conservation Biology* 9:1008–1019.
- Magalhães, L.E. (1962). Notes on the taxonomy, morphology, and distribution of the *saltans* group of *Drosophila*, with descriptions of four new Species. The University of Texas Publications 6205:134–154.
- Malcolm, J.R., Liu, C., Neilson, R.P., Hansen, L. & Hannah, L. (2006). Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 20:538–548.
- Malogolowkin, C. (1952). Sobre a genitália dos Drosophilidae (Diptera) III. Grupo *willistoni* do gênero *Drosophila*. *Revista Brasileira de Biologia* 12:79–96.
- Mardia, K.V., Kent, J.T. & Bibby, J.M. (1979). *Multivariate Analysis*. Academic Press, London, UK.
- Marini-Filho, O.J. & Martins, R.P. (2010). Nymphalid butterfly dispersal among forest fragments at Serra da Canastra National Park, Brazil. *Journal of Insect Conservation* 14:401–411.
- Marino, P.C. & Landis, D.A. (1996). Effects of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications* 61:276–284.
- Markow, T. & Castrezana, S. (2000). Dispersal in cactophilic *Drosophila*. *Oikos* 89:378–376.
- Martins, M.B. (1989). Invasão de fragmentos florestais por espécies oportunistas de *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae). *Acta Amazônica* 19:265–271.
- Mason, L.G. (1987). Extinction, repopulation and population size in natural populations of Ambushbugs. *The American Naturalist* 129:445–447.
- Mata, R.A., McGeoch, M. & Tidon, R. (2008a). Drosophilid assemblages as a bioindicator system of human disturbance in the Brazilian Savanna. *Biodiversity and Conservation*

17:2899–2916.

- Mata, R.A., McGeoch, M. & Tidon, R. (2010). Drosophilids (Insecta, Diptera) as tools for Conservation Biology. *Natureza e Conservação* 8:60–65.
- Mata, R.A., Roque, F. & Tidon, R. (2008b). Drosophilids (Insecta: Diptera) of the Paranã Valley: eight new records for the Cerrado biome. *Biota Neotropica* 8:55–60.
- Mata, R.A. & Tidon, R. (2003). Insetos Informantes. *Ciência Hoje* 32:64–65.
- Mata, R.A. & Tidon, R. (2013). The relative roles of habitat heterogeneity and disturbance in drosophilid assemblages (Diptera; Drosophilidae) in the Cerrado. *Insect conservation and biodiversity*: doi: 10.1111/icad.12020.
- McGarigal, K. & McComb, W.C. (1995). Relationships between landscape structure and breeding birds in the Oregon Coast Range. *Ecological Monographs* 65:235–260.
- McGeoch, M.A. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73:181–201.
- McGeoch, M.A., Sithole, H., Samways, M.J., Simaika, J.P., Pryke, J.S., Picker, M. *et al.* (2011). Conservation and monitoring of invertebrates in terrestrial protected areas. *Koedoe* 53. doi:10.4102/koedoe.v53i2.1000.
- Melo, A.S., Schneck, F., Hepp, L.U., Simões, N.R., Siqueira, T. & Bini, L. M. (2011). Focusing on variation: methods and applications of the concept of beta diversity in aquatic ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia* 23:318–331.
- Metzger, J.P., Fonseca, M.A., Filho, F.J.B.O. & Martensen, A.C. (2007). O uso de modelos em ecologia de paisagens. *Megadiversidade* 3:64–73.
- Ministério do Meio Ambiente & The Nature Conservancy - MMA/TNC. (2007). Unidades de Conservação e Terras Indígenas dos Biomas Cerrado e Pantanal. Brasília.
- Miotto, R.A., Rodrigues, F.P., Ciocheti, G. & Galetti, P.M.J. (2007). Determination of the minimum population size of pumas (*Puma concolor*) through fecal DNA analysis in two protected Cerrado areas in the Brazilian southeast. *Biotropica* 39: 647–654.

- Miotto, R.A., Cervini, M., Begotti, R.A. & Galetti, P.M.J. (2012). Monitoring a puma (*Puma concolor*) population in a fragmented landscape in southeast Brazil. *Biotropica* 44: 98–104.
- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamoreux, J. & da Fonseca, G.A.B. (2005). Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions. Conservation International.
- Mladenoff, D.J., Sickley, T.A., Haight, R.G. & Wydeven, A.P. (1995). A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the Northern Great Lakes region. *Conservation Biology* 9:279–294.
- Moore, J.A. & Moore, B.C. (1984). The *Drosophila* of southern California. 2. Isolation of populations in the Death Valley region. *The American Naturalist* 124:738–744.
- Morrison, L.W. (1998). The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology* 79:1135–1146.
- Morrone, J.J. (2006). Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.* 51:467–494.
- Murcia, C. (1995). Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends Ecology and Evolution* 10:58–62.
- Murphy, D.D., Freas, K.E. & Weiss, S.B. (1990). An environment-metapopulation approach to population viability analysis for a threatened invertebrate. *Conservation Biology* 4:41–51.
- Neckel-Oliveira, S. (2004). Effects of landscape change on clutches of *Phyllomedusa tarsius*, a neotropical treefrog. *Biological Conservation* 118:109–116.
- Noss, R.F. & Csuti, B. (1997). Habitat fragmentation. *In*: G.K. Meffe & C.R. Carroll (eds), principles of conservation biology. Sinauer associates, Sunderland. p.269–304.
- O'Grady, P.M. & Kidwell, M.G. (2002). Phylogeny of the subgenus *Sophophora* (Diptera: Drosophilidae) based on combined analysis of nuclear and mitochondrial sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* 22:442–453.

- Oliveira, P.S. & Marquis, R.J. (2002). The Cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press, New York, USA.
- Olivier, P.I., Van Aarde, R.J. & Ferreira, S.M. (2009). Support for a metapopulation structure among mammals. *Mammal Review* 39:178–192.
- Pacheco, R. & Vasconcelos, H.L. (2012). Habitat diversity enhances ant diversity in a naturally heterogeneous Brazilian landscape. *Biodiversity and Conservation* 21:797–809.
- Pannell, J.R. & Obbard, D.J. (2003). Probing the primacy of the patch: what makes a metapopulation? *Journal of Ecology* 91:485–488.
- Paradis, E. *et al.* (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518–536.
- Parsons, P.A. (1989). Environmental stresses and conservation of natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:29–49.
- Parsons, P.A. (1991). Biodiversity conservation under global climatic change: the insect *Drosophila* as a biological indicator? *Global Ecology and Biogeography Letters* 1:77–83.
- Pearson, S.M., Turner, M.G., Wallace, L.L. & Romme, W.H. (1995). Winter habitat use by large ungulates following fire in northern Yellowstone Park. *Ecological Applications* 5:744–755.
- Pérez-Salas, S., Richmond, R.C., Pavlovsky, O.A., Kastritsis, C.D., Ehrman, L. & Dobzhansky, T. (1970). The interior semispecies of *Drosophila paulistorum*. *Evolution* 24:519–527.
- Pinheiro, C.E.G. & Ortiz, J.V.C. (1992). Communities of fruit-feeding butterflies along a vegetation gradient in central Brazil. *Journal of Biogeography* 19:505–511.
- Pires, A.S. & Fernandez, F.A.S. (1999). Use of space by the marsupial *Micoureus demerarae* in small Atlantic Forest fragments in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 15:279–290.
- Pires, A.S., Lira, P.K., Fernandez, F.A.S., Schittini, G.M. & Oliveira, L.C. (2002). Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. *Biological*



Conservation 108:229–237.

Poppe, J.L., Valente, V.L.S. & Schmitz, H.J. (2012). Structure of Drosophilidae assemblage (Insecta, Diptera) in Pampa Biome (São Luiz Gonzaga, RS). *Papéis Avulsos de Zoologia* 52:185–195.

Powell, J.R. (1997). Progress and prospects in evolutionary biology: The *Drosophila* model. Oxford University Press, Oxford. 562 p.

Pulliam, H.R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652–661.

Püttker, T., Bueno, A.A., Barros, C.S., Sommer, S. & Pardini, R. (2011). Immigration rates in fragmented landscapes – empirical evidence for the importance of habitat amount for species persistence. *PlosOne* 6:27963.

Quental, T.B., Fernandez, F.A.S., Dias, A.T.C. & Rocha, F.S. (2001). Population dynamics of the marsupial *Micoureus demerarae* in small fragments of Atlantic Coastal Forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 17:339–352.

Raboy, B.E., Christman, M.C. & Dietz, J.M. (2004). The use of degraded and shade cocoa forests by endangered golden-headed lion tamarins *Leontopithecus chrysomelas*. *Oryx* 38:75–83.

Raboy, B.E., Neves, L.G., Zeigler, S., Saraiva, N.A., Cardoso, N., Santos, G.R., Ballou, J.D. & Leimgruber, P. (2010). Strength of habitat and landscape metrics in predicting golden-headed lion tamarin presence or absence in forest patches in Southern Bahia, Brazil. *Biotropica* 42:388–397.

Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010). SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography* 33:46–50.

Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P. (1998). Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos* 83:376–382.

Rempel R (2006) Patch Analyst 4.0. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Lakehead

- University Campus, Ontario, CA. Disponível em <http://www.cnfer.on.ca/SEP/patchanalyst/>.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. *In*: Sano, S.M. & Almeida, S.P. (eds). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina, EMBRAPA. 556p
- Robinson, G.R. *et al.* (1992). Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* 257:524–526.
- Rohde, C., Garcia, A.C.L., Valiati, V.H. & Valente, V.L.S. (2006). Chromosomal evolution of sibling species of the *Drosophila willistoni* group. I. Chromosomal arm IIR (Muller's element B). *Genetica* 126:77–88.
- Roque, F. (2007). Drosophilídeos (Insecta, Diptera) da mata do Pitoco: diversidade e distribuição vertical. Dissertação de mestrado. Universidade de Brasília. 67p.
- Roque, F., Figueiredo, R. & Tidon, R. (2006). Nine new records of drosophilids in the Brazilian savanna. *Drosophila Information Service* 89: 14–17.
- Roque, F., Hay, J.V. & Tidon, R. (2009). Breeding sites of drosophilids (Diptera) in the Brazilian Savanna. I. Fallen fruits of *Emmotum nitens* (Icacinaceae), *Hancornia speciosa* (Apocynaceae) and *Anacardium humile* (Anacardiaceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 53:308–313.
- Roque, F., Mata, R.A. & Tidon, R. (2013). Temporal and vertical drosophilid (Insecta; Diptera) assemblage fluctuations in a neotropical gallery Forest. *Biodiversity and Conservation* (DOI 10.1007/s10531-013-0433-4).
- Roque, F., Oliveira, S.C.F. & Tidon, R. (2011). Technical adaptations of retention trap used to catch drosophilids. *D.I.S.* 94:140–141.
- Roque, F. & Tidon, R. (2008). Eight new records of drosophilids in the Brazilian savanna. *Drosophila Information Service* 91:94–98.
- Roque, F. & Tidon, R. (2013). Five new records of drosophilids (Diptera) in a riparian forest in the Brazilian Savanna, an endangered Neotropical biome. *Annals of the Entomological Society of America* 106:117–121.

- Rukke, B.A. & Midtgaard, F. (1998). The importance of scale and spatial variables for the fungivorous beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) in a fragmented forest landscape. *Ecography* 21:561–572.
- Saavedra, C.C.R., Callegari-Jacques, S.M., Napp, M. & Valente, V.L.S. (1995). A descriptive and analytical study of four neotropical drosophilid communities. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 33: 62–74.
- Samways, M. (2005). Sampling the variety of life. *Global Ecology and Biogeography* 14:503–504.
- Samways, M.J. (2007). Connecting biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution* 22:60.
- Samways, M., McGeoch, M.A. & New, T. (2011). *Insect conservation: an handbook of approaches and methods*. Oxford University Press, New York.
- Saunders, D.A.; Hobbs, R.J. & Margules, C.R. (1991). Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18–32.
- Schoener, T.W. & Schoener, A. (1983). The time to extinction of a colonizing propagule of lizards increases with island area. *Nature* 302:332–334.
- Schoener, T.W. & Spiller, D.A. (1987). High population persistence in a system with high turnover. *Nature* 330:474–477.
- Searle, S.R., Casella, G. & McCulloch, C.E. (1992). *Variance Components*. John Wiley & Sons, New York, USA.
- Sekercioglu, A.H. *et al.* (2002). Disappearance of insectivorous birds from tropical forest fragments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99:263–267.
- Sevenster, J.G. & van Alphen, J.J.M. (1993). A life history trade off in *Drosophila* species and community structure in variable environments. *Journal of Animal Ecology* 62:720–736.
- Shorrocks, B. (1974). Niche parameters in domestic species of *Drosophila*. *Journal of Natural History* 8:215–222.
- Shorrocks, B. (1991). Competition on a divided and ephemeral resource: a cage experiment.

Biological Journal of the Linnean Society 43:211–220.

Silva, JR.M.C. & Felfili, J.M. (1996). A vegetação da Estação Ecológica de Águas Emendadas. SEMATEC, IEMA, IBAMA, Brasília.

Simberloff, D., Farr, J.A., Cox, J. & Mehlman, D.W. (1992). Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6:493–504.

Spassky, B. (1957). Morphological differences between sibling species of *Drosophila*. Univ. Texas Publ. 5721:48–61.

Spassky, B., Richmond, R.C., Perez-Salas, S., Pavlovsky, O., Mourão, C.A., Hunter, A.S., Hoentgsberg, H., Dobzhansky, T. & Ayala, F.J. (1971). Geography of the sibling species related to *Drosophila willistoni*, and of the semispecies of the *Drosophila paulistorum* complex. *Evolution* 25:129–143.

Stork, N.E. (2010). Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation* 19:357–371.

Sutcliffe, O.L., Thomas, C.D. & Moss, D. (1996). Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *Journal of Animal Ecology* 65:85–95.

Tanabe, S.I. (2002). Between-forest variation in vertical stratification of drosophilid populations. *Ecological Entomology* 27:720–731.

Taylor, L.R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature* 189:732–735.

Thomas, C.D. & Hanski, I. (1997). Butterfly metapopulations. *In*: Hanski, I. & Gilpin M. (Eds), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, London, pp. 359–386.

Thomas, C.D.; Hill, J.K. & Lewis, O.T. (1998). Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localized butterfly. *Journal of Animal Ecology* (67):485–497.

Throckmorton, L.H. (1975). The phylogeny, ecology and geography of *Drosophila*. *In*: King, R.C. (ed.). *Handbook of genetics*. Plenum, New York, pp. 421–469.

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-Sklorz, R. & Sene, F.M. (1992). Vertical and temporal distribution of *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) species in a wooded area in the state of São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia* 5:311–317.
- Tidon, R., Leite, D.F. & Leão, B.F.D. (2003). Impact of the colonisation of *Zaprionus* (Diptera, Drosophilidae) in different ecosystems of the Neotropical Region: 2 years after the invasion. *Biological Conservation* 112:299–305.
- Toft, C.A. & Schoener, T.W. (1983). Abundance and diversity of orb spiders on 106 Bahamian islands: biogeography at an intermediate trophic level. *Oikos* 41:411–426.
- Torres-Contreras, H., Silva-Aránquiz, E., Marquet, P.A., Camus, P.A. & Jaksic, F.M. (1997). Spatiotemporal variability of rodent subpopulations at a semiarid neotropical locality. *Journal of Mammalogy* 78:505–513.
- Travis, J.M.J. & Dytham, C. (1999). Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proc. R. Soc. Lond.b* 226:723–728.
- Tuomisto, H. (2010a). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33:2–22.
- Tuomisto, H. (2010b). A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 2. Quantifying beta diversity and related phenomena. *Ecography* 33:23–45.
- Turner, I.M. (1996). Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology* (33):200–209.
- Underwood, A.J. (1992). Beyond BACI: the detection of environmental impact on populations in the real, but variable, world. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 161:145–178.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. & Connell, S.D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250:97–115.

- UNESCO. (2003). Subsídios ao zoneamento da APA Gama-Cabeça de Veado e Reserva da Biosfera do Cerrado: caracterização e conflitos sócios ambientais. Brasília: UNESCO, MAB, Reserva da Biosfera do Cerrado. 176p.
- Valadão, H., Hay, J.V. & Tidon, R. (2010). Temporal dynamics and resource availability for drosophilid fruit flies (Insecta, Diptera) in a gallery forest in the Brazilian Savanna. *International Journal of Ecology*:1–7.
- Valente, V.L.S. & Araújo, A.M. (1986). Comments on breeding sites of *Drosophila willistoni* Sturtevant (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 30:281–286.
- Vandermeer, J. & Carvajal, R. (2001). Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* 158:211–220.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of  $\beta$ -diversity measure species turnover? *J. Veg. Sci.* 12:545–552.
- Vilela, C.R. (1983). A revision of the *Drosophila repleta* species group (Diptera: Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 27:1–114.
- 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.
- Warren, M.S. (1994). The UK status and suspected metapopulation structure of a threatened European butterfly, the marsh fritillary *Eurodryas aurinia*. *Biological Conservation* 67:239–249.
- Whitmore, T.C. & Sayer, J. (1992). *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman and Hall, London.
- Whittaker, R.H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monography* 30:279–338.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213–251.
- Wiens, J.A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385–397.

- Wiens, J.A. (1997). Metapopulation dynamics and landscape ecology. Academic Press, San Diego, CA. p. 43–62.
- Williamson, M. (1981). Island Populations. Oxford University Press, Oxford.
- With, K.A. & Crist, T.O. (1995). Critical thresholds in species' responses to landscape structure. *Ecology* 76:2446–2459.
- Wolda, H. (1978). Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects. *J Anim Ecol* 47:369–381.
- Wolda, H. (1988). Insect seasonality: Why? *Annu Rev Ecol Syst* 19:1–18.
- Yoshimoto, J. & Nishida, T.K.T. (2005). Influence of resource abundance on the structure of the insect community attracted to fermented tree sap. *Ecol Res* 20:405–414.