

RODRIGO FERREIRA KRÜGER

**ANÁLISE DA RIQUEZA E DA ESTRUTURA DAS ASSEMBLÉIAS
DE MUSCIDAE (DIPTERA) NO BIOMA CAMPOS SULINOS, RIO
GRANDE DO SUL, BRASIL**

Tese apresentada à Coordenação do Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Claudio José Barros de Carvalho

Curitiba
2006

RODRIGO FERREIRA KRÜGER

**ANÁLISE DA RIQUEZA E DA ESTRUTURA DAS ASSEMBLÉIAS DE
MUSCIDAE (DIPTERA) NO BIOMA CAMPOS SULINOS, RIO GRANDE DO
SUL, BRASIL**

Tese apresentada à Coordenação do Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas,
Área de concentração em Entomologia, da Universidade Federal do Paraná, como
requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências Biológicas.

Prof. Dr. Claudio José Barros de Carvalho (orientador)

Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. José Henrique Schoereder

Universidade Federal de Viçosa

Profa. Dra. Márcia Souto Couri

Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura

UNICENTRO

Profa. Dra. Luciane Marinoni

Universidade Federal do Paraná

Data da defesa: 21 de fevereiro de 2006

Curitiba

2006

*Quando você está perto,
tudo parece mais fácil...*

Dedico a Letícia

AGRADECIMENTOS

Concordo com um compadre meu de que esta é uma das partes, senão uma das mais difíceis, uma das mais emocionantes no sentido *strictu* da palavra emoção. Relembrar as pessoas que fazem parte desta tese é rememorar os bons momentos desde os tempos de mestrado, do aprendizado com os amigos, das discussões acaloradas e geralmente “esfriadas” por muita cerveja e das conversas de corredor que muito contribuíram para minha formação.

À minha esposa Letícia, por todo amor, todo apoio e toda paciência.

A José Alceu e Vera Infeld pelo apoio e carinho e por todo aquele conjunto de fatores que tornam as pessoas verdadeiros pais.

À minha família.

Às famílias Amaral e Infeld por todo carinho e amizade.

Ao Professor Dr. Claudio José Barros de Carvalho pela orientação, pelo incentivo sempre motivador, pelas críticas e por ter servido de exemplo em diversos momentos.

Ao Professor Dr. Paulo Bretanha Ribeiro, pela co-orientação, disponibilidade de seu laboratório e acima de tudo pela amizade e ensinamentos em biologia de insetos.

À Professora Élvia E. S. Vianna que me iniciou na área de Zoologia.

Gostaria de agradecer professores que contribuíram para minha formação: Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura (UNICENTRO), Prof. Dr. José Alexandre F. Diniz-Filho (UFG), Prof. Dr. Og de Souza (UFV), Prof. Dr. Rodney R. R. Cavichioli, Profa. Dra. Luciane Marinoni, Profa. Dra. Lúcia Massutti de Almeida, Prof. Dr. Renato C. Marinoni, Prof. Dr. Gilson Moreira (UFRGS).

Ao Prof. Dr. James Roper pelas correções dos abstracts e sugestões.

Aos grandes amigos Gustavo (Mingau), Silvio (Meleka ou Japa, tanto faz) e Flávio (grande Popa) pela amizade sincera e confiança nestes anos de convívio (principalmente quando eu me enfiava na casa de vocês).

Ao André e Silvio pela ótima convivência em nosso primeiro ano em Curitiba nos intermináveis e sempre barulhentos jogos de War (é não tinha televisão mesmo, assistíamos a do zelador).

Aos amigos que tornaram minha vida e meu aprendizado muito maior: Gustavo, Silvio, Popa, Tiago, Azevedo, Free, Anamaria, Lisi, Freddy, Alex, Bretanha, André, Sionei, Zé, Marcela, Antônio, Jaime, Jonny, Marcelo, Marion, Carol, Guta, Marcus, Karin, Elaine, Peter, Elisa, Adriana, Luiz Gonzaga, Lisete, Guilherme e agregados.

Aos amigos do Cativeiro: Antônio, Jaime, Jonny, Carolina e Silvio. Valeu pelos churrascos.

Ao pessoal do laboratório de Biogeografia, Elaine, Lisiane, Mariza, Peter, Maureen, Jayme e Ana Paula pelo convívio.

Ao Silvio e ao André por terem contribuído para meu conhecimento básico (muito básico mesmo!) de análise filogenética e evolução. Ao Gustavo pelas discussões sempre interessantes sobre ectoparasitos e co-evolução (ou seria associação histórica); ao Free, meu sincero agradecimento pela ajuda nesses seis longos anos, você realmente contribuiu muito para minha formação, ao Popa pelos esclarecimentos em análises de agrupamentos e associações de parasitos e hospedeiros.

Ao Rodrigo R. Azevedo um agradecimento especial pela ajuda nas coletas do material da tese.

A Sra. Leda Maria Berwaldt Krause, pela confecção das armadilhas Malaise.

Ao Sr. Aloísio Cruz (in memorian) e Sra. Maria Teresa Ferreira Cruz que permitiram a instalação de uma das armadilhas em sua propriedade no Laranjal (Pelotas).

A Sr. Jorge Rosa e família que permitiram a instalação da armadilha Malaise em sua propriedade no Morro Redondo, auxiliando nas coletas do material.

Ao Prof. Dr. Paulo Bretanha Ribeiro que permitiu a instalação da armadilha Malaise em sua propriedade em Arroio Grande auxiliando na coleta do material.

Aos estudantes que estiveram ou estão sob minha orientação, Lisiane D. Wendt, Tiago K. Krolow, Rodrigo R. Azevedo, Alex S. Souza, Frederico D. Kirst, Juliano Duarte que souberam compreender os momentos de ausência e acima de tudo por eu ter aprendido muito com vocês.

Aos colegas de Judô que tornaram este final de tese bem mais calmo, ao Zé Maduell, Rogério e Mateus Bilhalva, Renato, Frango, Rafa, João Marcos, Airtom, Elton e Arthur.

Aos amigos do Departamento de Zoologia (UFPel), Èdison e Daniela.

Ao Diretor do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas (UFPel), Prof. Dr. Paulo Bretanha Ribeiro que facilitou o desenvolvimento deste trabalho, incentivando nossa pesquisa em Diversidade Biológica.

À chefe do Departamento de Zoologia, Profa. Cristina Verneti pela compreensão nos momentos que tive de ir a Curitiba.

Aos chefes do Departamento de Microbiologia e Parasitologia, Prof. Albino Magalhães, Elisabete Berne e Gladis Ribeiro pela disponibilidade das dependências do departamento para realização de parte desta tese.

Aos professores e funcionários do Departamento de Zoologia (UFPel) e do Departamento de Microbiologia e Parasitologia (UFPel).

Ao secretário do programa de pós-graduação em Ciências Biológicas, Sr. Jorge L. S. Santos.

A Fundação de Amparo à Pesquisa no Rio Grande do Sul (FAPERGS) pelas bolsas concedidas aos estudantes do laboratório de Biologia que participaram desta tese.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas concedidas aos estudantes do laboratório de Biologia que participaram desta tese.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida durante todo o período de doutoramento.

Ao povo brasileiro que através de sua contribuição, permitiu a bolsa de estudos através de seus órgãos representativos.

SUMÁRIO

CAPÍTULO I - Riqueza de espécies de Muscidae (Diptera) em quatro localidades do Rio Grande do Sul, Brasil	1
Resumo	1
Abstract	1
Introdução	2
Material e Métodos	7
Resultados	20
Discussão	37
Referências bibliográficas	44
CAPÍTULO II - Padrões de co-ocorrência das espécies de Muscidae (Diptera) no extremo-sul do Rio Grande do Sul, Brasil	55
Resumo	55
Abstract	56
Introdução	57
Material e Métodos	59
Resultados	63
Discussão	74
Referências bibliográficas	79
CAPÍTULO III - Proporcionalidade de guildas em assembléias de Muscidae (Diptera) no bioma Campos Sulinos, Rio Grande do Sul, Brasil	88
Resumo	88
Abstract	88
Introdução	89
Material e Métodos	93
Resultados	98
Discussão	107
Referências bibliográficas	111

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela I – Espécies de Muscidae (Diptera) em função de quatro localidades do bioma Campos Sulinos no extremo sul do Rio Grande do Sul. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), somatória (Σ). Classificação segundo Carvalho <i>et al.</i> (2005).....	24
Tabela II - Estimativa de Chao1 para a riqueza específica de Muscidae (Diptera) nas quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), desvio padrão (DP), limite inferior (LI), limite superior (LS).....	28
Tabela III – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera) em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).....	29
Tabela IV – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera), saprófagas em larva e adultos em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).	29
Tabela V – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera), entre as espécies predadoras no estágio larval e saprófagas no estágio adulto em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).....	30
Tabela VI – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera), predadoras nos estágios larval e adulto	

em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).....	30
Tabela VII – Matriz de similaridade das localidades baseado na distância euclidiana com transformação dos dados.....	31
Tabela VIII – Matriz de similaridade das localidades baseado no coeficiente de Jaccard.....	31

CAPÍTULO II

Tabela I – Modelo geral de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	66
Tabela II – Modelo de guildas tróficas, submodelo hábito das larvas, de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	66
Tabela III – Modelo de guildas tróficas, submodelo hábito dos adultos, de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	67
Tabela IV – Modelo de guildas tróficas, submodelo hábito das larvas e adutlos, de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W,	

pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	68
Tabela V – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Skidmore (1985), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas	69
Tabela VI – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Carvalho (1989), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	70
Tabela VII – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Couri & Carvalho (2003), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	71
Tabela VIII – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Carvalho <i>et al.</i> (2005), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	72
Tabela IX – Modelo de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul entre as estações do ano. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.....	73

CAPÍTULO III

Tabela I – Análise da proporcionalidade de guildas tróficas nas assembleias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade.....	102
Tabela II – Análise da proporcionalidade de guildas taxonômicas nas assembleias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul considerando as classificações propostas para subfamílias e gêneros. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade. M, média; V, variância.....	102
Tabela III – Riqueza observada (Sobs), abundância esperada (Aesp) e esperada na ausência de Azeliinae (Aesp s/aze) para as guildas taxonômicas (Subfamílias) de Muscidae (Diptera). De acordo com Carvalho <i>et al.</i> (2005).....	103
Tabela IV – Análise da riqueza observada (Sobs) e esperada (Sesp) para as guildas taxonômicas (Subfamílias) de Muscidae (Diptera) em quatro localidades do Rio Grande do Sul, Brasil. s/aze, sem Azeliinae; χ^2 , teste de qui-quadrado. *, $p < 0,05$; ns, não significativo.....	103
Tabela V – Análise da riqueza observada (Sobs) e esperada (Sest) para as guildas taxonômicas (Subfamílias) de Muscidae (Diptera) em três localidades do Paraná conforme Costacurta <i>et al.</i> (2003). s/aze, sem Azeliinae; χ^2 - teste de qui-quadrado. * $p < 0,05$; ns, não significativo	105
Tabela VI – Análise da riqueza observada (Sobs) e esperada (Sest) para as guildas taxonômicas (Sub-famílias) de Muscidae (Diptera) em três localidades do Paraná conforme Rodríguez-Fernández (2004). s/aze, sem Azeliinae; χ^2 , teste de qui-quadrado. * $p < 0,05$; ns, não significativo	106

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1 – Pontos de coletas situados no extremo-sul do Rio Grande do Sul.....	18
Figura 2 – Pontos de coletas. A, Arroio Grande; B, Morro Redondo; C, Capão do Leão; D, Pelotas.....	18
Figura 3 - Curva de acumulação de espécies baseada na estimativa não-paramétrica Chao1 para as quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. Sobs, riqueza observada; LI, limite inferior da estimativa Chao1; LS, limite superior da estimativa Chao1.....	32
Figura 4 – Curva de rarefação representando o número de espécies esperado (SE) baseado no número de indivíduos. AG, Arroio Grande; CL, Capão do Leão; MR, Morro Redondo; PEL, Pelotas.....	33
Figura 5 – Análise de agrupamento. A, Coeficiente de Jaccard; B, Distância Euclidiana	34
Figura 6 – Modelos de abundância segundo a distribuição de séries logarítmicas. A, Arroio Grande; B, Morro Redondo	35
Figura 7 – Modelos de abundância segundo a distribuição de séries logarítmicas. A, Capão do Leão; B, Pelotas.....	36

CAPÍTULO II

Figura 1 – Esquema da classificação hierárquica segundo os modelos testados de acordo com modelos nulos.....	74
--	----

CAPÍTULO III

Figura 1 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica do Capão do Leão	100
Figura 2 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica de Pelotas.....	100
Figura 3 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica do Morro	

Redondo.	101
Figura 4 – Figura 4 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica do Arroio Grande.....	101

Riqueza de espécies de Muscidae (Diptera) em quatro localidades do Rio Grande do Sul, Brasil.

Resumo: Riqueza de espécies é uma medida fundamental da diversidade de uma comunidade e de uma região. Para medir isto, a fauna de Muscidae de quatro localidades do extremo sul do Rio Grande do Sul, Brasil, foi coletada com armadilha Malaise entre julho de 2002 e junho de 2003. Foram coletados 5599 espécimes representando 99 espécies em 35 gêneros. Estimativas da riqueza de espécie (Chao1) e análise de rarefação foram apresentadas, onde não houve diferença entre três das quatro localidades. As análises de agrupamento delimitaram dois grupos, um formado por Arroio Grande e Morro Redondo e outro por Pelotas e Capão do Leão. O modelo de séries logarítmicas de distribuição de espécies proveu de uma justificativa teórica para a constatação de impacto sobre estas comunidades, causada pela pecuária na região.

Palavras-chaves: diversidade, rarefação, Campos Sulinos, log-series, extrapolação.

Abstract: Species richness of Muscidae (Diptera) at southern Brazil: one descriptive analysis. Species richness is a fundamental measurement of alpha and beta diversity. For measuring this, the Muscidae fauna of four sites of Rio Grande do Sul State, Brazil, were captured with Malaise trap from July 2002 to June 2003. A total of 5599 specimens from 99 species and 35 genera were sampled. Estimate of species richness (Chao1) was obtained. Based on this estimate and in the rarefaction analysis, Pelotas was richer. Ordination delimited two main groups, one with sites Morro Redondo and Arroio Grande and a second with the Pelotas and Capão do Leão. The log-series

distribution suggests a hypothesis that depauperate communities are due to presence of livestock.

Keywords: diversity, rarefaction, log-series, community, Campos Sulinos.

Introdução

O estudo da diversidade de espécies tem sido o foco principal da ecologia de comunidades nas últimas duas décadas por causa da perda de habitat e conseqüente extinção das espécies causada pela ação humana. A diversidade pode ser decomposta em dois componentes principais: riqueza de espécies e equitabilidade (Magurran 1988). Riqueza de espécies é o número de espécies em uma localidade ou região e a equitabilidade informa sobre a divisão dos espécimes entre as diferentes unidades taxonômicas (Magurran 1988).

Quantificar este número em uma localidade é a base para os modelos de estudos em ecologia de comunidades, principalmente no que diz respeito à estruturação das assembléias (MacArthur & Wilson 1967, Connell 1978), não somente para a comparação entre diferentes locais, mas também abordando a saturação de comunidades colonizadas a partir de um conjunto regional (Cornell 1999). Estas informações servem entre outros para os estudos de conservação (May 1988) e estimativas das dinâmicas de extinção (Simberloff 1986).

O estudo da conservação e dinâmica de invertebrados terrestres focou, na sua imensa maioria, as espécies de Lepidoptera, devido ao alto grau de conhecimento sobre este taxa (Caldas & Robbins 2003). Pouca atenção foi dada a estes aspectos em Diptera, principalmente no que diz respeito às coletas sistematizadas e por longos períodos.

Para este tipo de procedimento se devem utilizar os mesmos parâmetros de comparação, como por exemplo, mesma armadilha, mesmo período de exposição e mesmo manuseio. Para levantamentos da diversidade das espécies de Diptera, Hymenoptera e Lepidoptera, a armadilha Malaise (Malaise 1937) mostrou-se satisfatória para medir abundância relativa no decorrer da variação mensal dos insetos e na comparação da entomofauna de diferentes localidades (Juillet 1963, Evans & Owen 1965, Mathews & Mathews 1983). Para os dípteros, esta armadilha é altamente eficiente na captura de Nematocera (Mathews & Mathews 1970), Tabanidae (Martson 1965, Pruess & Pruess 1966, Pechuman & Burton 1969, Steyskal 1981), Syrphidae (Löhr 1990) e Muscoidea (Gressit & Gressit 1962, Carvalho & Couri 1991), possuindo como características: captura contínua (Gressit & Gressit 1962); facilidade de manutenção por longos períodos (Evans & Owen 1965) e a não utilização de atrativos, sendo portanto quase imparcial na amostragem (Breeland & Pickard 1965).

Esta armadilha foi utilizada em dois projetos de levantamento de diversidade de insetos com intenso esforço amostral no Paraná, Brasil: o Projeto “Levantamento da Fauna Entomológica do estado do Paraná” – PROFAUPAR (Marinoni & Dutra 1993) e o Projeto “Levantamento da Entomofauna no Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná” - PROVIVE (Ganho & Marinoni 2003).

Destes dois projetos, trabalhos de análise faunística de insetos (Dutra & Marinoni 1994a, Marinoni & Dutra 1997), Lepidoptera (Marinoni & Dutra 1996, Marinoni *et al.* 1997, 1999), Hymenoptera (Scatolini & Pentead-Dias 2003), Trichoptera (Marinoni & Almeida 2000), Coleoptera (Marinoni & Dutra 1997, Marinoni & Ganho 2003) e Diptera foram realizados em oito locais representativos da geomorfologia desta região.

Em Diptera, Tabanidae (Dutra & Marinoni 1994b), Syrphidae (Marinoni & Bonatto 2002, Marinoni *et al.* 2004) e Muscidae foram trabalhados quanto a sazonalidade e dados de distribuição e abundância das espécies. Em relação aos Muscidae, o aumento do número de espécies e gêneros para o Paraná foi significativo, ampliando a distribuição geográfica de vários taxa (Costacurta *et al.* 2003).

Além deste trabalho, Rodríguez-Fernández (2004) inventariou a fauna de outras localidades que não foram estudadas por Costacurta *et al.* (2003) e aplicou modelos nulos na análise do mecanismo biológico que estaria estruturando os conjuntos de assembléias.

Muscidae é uma das famílias de Diptera com alta diversidade. São 4500 espécies descritas em 180 gêneros distribuídos em todas as regiões biogeográficas, ocorrendo 846 espécies e 84 gêneros na Região Neotropical com estimativas de que esta riqueza é subestimada para esta região biogeográfica (Carvalho & Couri 2002, Carvalho *et al.* 2005). Estas constatações se devem ao fato dos muscídeos possuir habitats muito variados, onde adultos e larvas possuem estratégias alimentares que possibilitam a ocupação de diversos nichos como carcaças e fezes de vertebrados; ninhos e tocas de mamíferos, aves e outros insetos; troncos, raízes, folhas e fungos em decomposição; colunas d'águas em buracos de troncos de árvores, bromélias, margens de rios e lagos, áreas alagadas e lama; tecidos de animais vivos onde podem causar miíase obrigatória ou facultativa. Os adultos podem se alimentar nos substratos onde as larvas se desenvolvem, além de visitarem flores para obtenção de néctar, envolvendo-se na polinização das espécies que visitam (Skidmore 1985, Ferrar 1987). A respeito dos hábitos dos adultos, algumas espécies são hematófagas com destaque para *Stomoxys calcitrans* (Linnaeus, 1758) e *Haematobia irritans* (Linnaeus, 1758) que causam sérios prejuízos à pecuária. Outras espécies, devido ao hábito de visitação dos substratos de

criação das larvas como matéria orgânica em decomposição, se envolvem na transmissão de patógenos ao homem e outros animais, sendo que *Musca domestica* Linnaeus, 1758 é um dos principais agentes de veiculação (Greenberg 1971). Apesar disso, a maioria das espécies de muscídeos exercem papel significativo na reciclagem da matéria orgânica, além de regularem as populações de insetos e outros dípteros, podendo ser utilizadas no controle biológico.

A estimativa da diversidade desta família passa pelo conhecimento das espécies que ocorrem em diferentes regiões. Neste caso a riqueza de espécies é uma das medidas mais diretas da diversidade (Magurran 1988), servindo para testes de predições teóricas e de modelos ecológicos (Gotelli & Colwell 2001). O problema nesta estimativa é a alta dependência em relação ao tamanho e/ou número de amostras. Para diversos táxons, quanto mais coletas são realizadas, mais espécies são registradas (Bunge & Fitzpatrick 1993). Portanto, a curva de crescimento da frequência do número de espécies de uma região em função do número de coletas realizadas, tende a crescer rapidamente no início do período de amostragem e reduzir este crescimento conforme apenas os táxons raros são adicionados, definindo uma curva assintótica (Gotelli & Colwell 2001).

As curvas podem ser definidas de acordo com a escala do foco de interesse ou das hipóteses. Neste caso, um conjunto de dados baseado em indivíduos ou amostras pode ser analisado como se fossem replicas amostrais do mesmo universo estatístico (Engstrom & James 1981), quando se define a curva de rarefação como um método de interpolação que pode estimar a riqueza de espécies (Tipper 1979). Uma curva de rarefação é produzida por repetidas re-amostragens aleatórias do conjunto total de N indivíduos ou N amostras, gerando o número esperado de espécies em uma pequena coleção de n indivíduos (ou n amostras) de dentro do conjunto total (Simberloff 1978).

Além disso, estimativas não-paramétricas podem ser utilizadas para a extrapolação da riqueza de espécies em uma localidade. Estas estimativas usam informação da distribuição das espécies raras em uma assembléia – aquelas representadas por apenas um indivíduo (singleton), dois (doubletons) ou poucos indivíduos, estimando a riqueza assintótica através das curvas de acumulação de espécies (Palmer 1990, Soberón & Llorente 1993).

Os princípios das curvas de acumulação, rarefação, riqueza e densidade de espécies já foram estabelecidos há muitas décadas. Estes tópicos são especialmente importantes nos inventários de faunas e comunidades com alta riqueza (Gotelli & Colwell 2001). Estes métodos servem para dar um senso sobre a diversidade taxonômica e padrões geográficos de grupos hiperdiversos que possuem alta importância no planejamento de estratégias de conservação e uso da biodiversidade (Kremen *et al.* 1993).

O uso da biodiversidade no Rio Grande do Sul, Brasil, tem esbarrado no desconhecimento de grande parte da fauna de pequenos animais como os insetos. Neste estado brasileiro estão inseridos dois biomas com grande número de espécies endêmicas: a Mata Atlântica e os Campos Sulinos (MMA 2000).

Os Campos Sulinos estão totalmente inseridos dentro do Rio Grande do Sul. Neste bioma foram identificadas duas áreas de grande importância biológica, a campanha gaúcha e a planície costeira. Estas áreas foram caracterizadas pela grande diversidade de habitats (banhados, várzeas, matas ripárias e areais) e por sofrerem alta pressão antrópica da criação de gado e ovinos na campanha e pela urbanização e produção de arroz na planície costeira (MMA 2000). Estas atividades produtivas causaram a fragmentação da flora desta região, restando menos de 5% das áreas de florestas e campos nativos (Vieira & Rangel 1988).

O quanto que esta fragmentação causou de impacto na fauna da região ainda é uma questão em aberto. Distúrbios podem modificar a distribuição espaço temporal das espécies, sendo que a riqueza de espécies e sua abundância relativa podem responder algumas questões de sumo interesse na ecologia de comunidades. Os questionamentos devem abordar a quantificação e identificação das espécies dominantes na assembléia amostrada e grupos funcionais que foram coletados. Estas informações servem aos biólogos da conservação e planejadores ambientais que necessitam de métodos para avaliação do valor biológico de locais para monitorarem as mudanças ao longo do tempo. Neste sentido, este trabalho foi realizado para responder algumas questões: (1) quais espécies de muscídeos podem ser coletadas com armadilha Malaise nos quatro ambientes do extremo-sul do Rio Grande do Sul? (2) Quais espécies são mais abundantes? (3) o esforço amostral nestas áreas foi suficiente? (4) Qual local apresenta maior riqueza de espécies? (5) a qual modelo de distribuição de espécies se ajusta e qual o significado biológico destes modelos? Para isso, foram realizadas coletas em quatro locais desta região durante o período de julho de 2002 a junho de 2003 com armadilhas Malaise.

Material e Métodos

Caracterização da área de coleta (Fig. 1)

I – O Rio Grande do Sul (RS)

O Rio Grande do Sul está na parte mais meridional do Brasil, compreendendo características físicas diferenciadas em comparação ao resto do país. Certas

particularidades que ocorrem neste estado, subordinam vários elementos presentes nos ecossistemas desta região (Vieira & Rangel 1988). O Rio Grande do Sul está numa posição geográfica singular, do ponto de vista climato-meteorológico. O paralelo de 30° representa verdadeiramente a passagem da zona tropical à zona temperada e esta posição coloca-o no primeiro contato com as massas migratórias do anticiclone móvel polar. Um terceiro e também importante componente na definição climática do Rio Grande do Sul e de toda região sul, é a grande superfície líquida oriental (Moreira & Lima 1977, Vieira & Rangel 1988). O clima mesotérmico úmido, sem seca, superúmido em algumas áreas, caracteriza regular homogeneidade nas condições climáticas rio-grandenses. A dinâmica das massas de ar oriundas dos dois anticiclones, atlântico e polar, pode ser traçada da seguinte maneira: durante o verão o anticiclone polar está enfraquecido pela maior radiação solar no sul do continente e o deslocamento das massas de ar frias fica muito diminuído e sem maior poder de penetração. O inverso ocorre com o anticiclone sul, cujas massas de ar se deslocam livremente no sentido de NE-SE, dominando amplamente o Rio Grande do Sul. O verão ao longo de todo o litoral é quente e ventoso e as poucas penetrações de massas anticiclônicas do sul provocam pesadas e rápidas chuvas pré-frontais. Quando o sol ultrapassa o ponto vernal, no equinócio de outono, o anticiclone tropical atlântico começa progressivamente a enfraquecer, devido a menor força da radiação. Nesse caso ocorre o abrandamento térmico das massas tropicais atlânticas, caracterizando um estado subtropical. As novas condições são influenciadas pela maior força de impulsão das massas frias do anticiclone polar, mas com efeito compensador entre ambas. Na medida que o inverno se aproxima, o progressivo enfraquecimento do anticiclone trópico atlântico e o correspondente fortalecimento do anticiclone móvel polar põem o Rio Grande do Sul na rota das massas frias, com freqüentes passagens rumo SW – NE.

Durante os meses de inverno há um importante confronto entre as massas dos dois anticiclones, responsáveis pela maior precipitação pluviométrica anual. O grande regulador térmico que é o oceano atlântico mantém elevado grau de umidade atmosférica sobre o continente. Após o novo equinócio, o processo de radiação se inverte novamente (Nimer 1977, Moreira & Lima 1977, Vieira & Rangel 1988).

Na classificação de Köppen, o clima do Rio Grande do Sul, corresponde ao tipo “CF”, temperado, com chuva em todos os meses. Dentro do tipo “CF” ocorrem dois subtipos: “Cfa”, subtropical, com temperatura média das máximas superior a 22°C e a média das mínimas variando entre -3° e 18°C; “Cfb”, subtropical, com a média das máximas inferior a 22°C e a média das mínimas oscilando entre -3 e 18°C (Nimer 1977).

As glaciações pleistocênicas, ainda não bem avaliadas no hemisfério sul, representam uma escala de tempo recente. As causas das glaciações são imprecisas, o que tem importância fundamental à avaliação das possíveis alterações nos fluxos de radiação solar. Os estudos paleoclimáticos, principalmente pleistocênicos, tem indicado a ocorrência de apenas um período glaciário no hemisfério sul, coincidindo com a última glaciação no hemisfério norte. A extensão e os efeitos dessa glaciação parecem não ter sido grandes em função da distribuição das terras e águas no hemisfério sul, ou seja, por razões geográficas. O aprofundamento do estudo das oscilações climáticas do pleistoceno é fundamental não só para se determinar a evolução do quadro climático-vegetal, como para justificar ou não certas teorias da formação das restingas costeiras, baseadas em transgressões e regressões marinhas. Um efeito importante, na latitude do Rio Grande do Sul, ao final do pleistoceno, foi a ocorrência de um período pluvial de abundantes chuvas. Esse registro paleoclimático tem importância fundamental por ter ativado o intemperismo químico que deu origem a depósitos de material clástico

continental e colúvios na borda do escudo. Os geossistemas rio-grandenses tiveram alterado as condições de estabilidade, pela maior ação de alguns de seus componentes ligados, especialmente à morfogênese e a pedogênese. Por outro lado, iniciou-se o levantamento de parte da bacia sedimentar marginal oceânica, com a formação de um novo meio (a partir dos últimos 10.000 anos), cujo processo evolutivo permanece nos dias atuais. No Rio Grande do Sul, pode-se considerar, na evolução da vegetação, aspectos de ordem geológica e climática correlacionados (Alonso 1977, Vieira & Rangel 1988).

O quadro geológico fitogeográfico coloca-se numa dimensão espaço-temporal. As unidades morfoestruturais de gênese e evolução diferenciadas produziram, em interação com condições climáticas subtropicais, associações de natureza diversas. O escudo não possui vegetação do tipo florestal e as características do solo, a partir de rochas matrizes cristalinas, em clima mesotérmico médio, condicionaram a cobertura vegetal até os limites da mata, ou seja, praticamente um sub clímax. A antiguidade da área e a não ocorrência de perturbações tectônicas de vulto de idade recente não foram suficientes ao desenvolvimento de um geossistema de maior expressão. As feições morfológicas atuais de morros arredondados, em vertentes côncavas, favorecem a ampla lavagem das superfícies, removendo o material de alteração. O afloramento do cristalino, em blocos rochosos ou lajes, inibe um desenvolvimento mais ativo da vegetação. Formam-se amplas gramíneas, cuja continuidade é quebrada pelos afloramentos de rochas. Os solos são de textura grosseira, predominando os chamados campos limpos. Em áreas de declividade quase nula, com mantos de alteração mais espessos aparecem manchas arbustivas e touceiras de capinzal. Nas regiões mais úmidas, nas baixas encostas e nos fundos de vales, aparecem as matas arbustivas, ou matos densos, os capões, as matas galerias e mata virgem, de área muito reduzida mas

que caracteriza o clímax deste geossistema. Na planície costeira, a cobertura vegetal é recente e pode-se assistir hoje sua evolução, como as primeiras etapas fitogeográficas. Nessa área de emersão holocênica dominam as gramíneas arenícolas e as ciperáceas (Alonso 1977, Vieira & Rangel 1988).

II - Caracterização dos pontos de coletas

A) Arroio Grande – Distrito Mauá (32°13'22''S, 53°11'57''W) (fig. 2A).

Posição geográfica: está situado sobre duas formações diferentes, o escudo Sul-rio-grandense e a Planície Costeira Interna.

População do município: 18.470 habitantes e crescimento de 1991 a 1996 de 1,77% (Itepa 1998). A região onde se situa o município é caracterizada fundamentalmente pela presença de grandes estabelecimentos rurais com predomínio da exploração direta pelo proprietário. A utilização da terra baseia-se tradicionalmente na pecuária bovina de corte e na criação de ovinos para a produção de lã. A cultura irrigada do arroz está mais presente na parte do município localizada na planície litorânea, sendo o segundo município da região em termos de hectares plantados (Itepa 1998).

Geologia: O Distrito Mauá localiza-se no planalto que se encontra nos interflúvios dos principais rios, sendo intensamente trabalhado pela malha hidrográfica, caracterizando-se por formas arredondadas do tipo mamelmolar (Moreira & Lima 1977).

Clima: Nesta região o regime pluviométrico é em torno de 1.323 mm anuais, onde os meses com maior média de precipitação são julho, agosto e setembro, e o com menor índice pluviométrico é novembro, dezembro e maio. A temperatura média anual fica entre 16 e 18°C, com a temperatura máxima absoluta em torno de 38 – 40°C e a

mínima absoluta entre -4 e -8°C , sendo que em torno de três a cinco noites por ano ocorrem temperaturas menores ou iguais a zero. Nesta região há ocorrência de 10 a 20 geadas por ano (Nimer 1977).

Vegetação: os capões são matas de contorno arredondado e fisionomia compacta. A estrutura destes matos nativos diferencia-se de acordo com a região de ocorrência. No escudo sul-rio-grandense, os capões são dominados por *Luhea divaricata* (açoita-cavalo), *Fagara spp.* (espinilhos), *Salix humboldtiana* (salgueiro), *Ficus subtriplinervia* (figueiras), *Cabralea oblongifoliola* (canjerana) e *Cedrella fissilis* (cedro). Os capões seguem até Campos e Matas Galerias: no escudo sul-rio-grandense, as matas, os bosques e os parques têm processo evolutivo lento, deixando grandes espaços aos campos. Quando essas formações aparecem, são tipicamente de caráter hidrófilo, ou seja, se desenvolvem em lugares úmidos. Inicialmente instalados juntos às margens dos rios e arroios, acabam por se expandir pelas baixas encostas, chegando aos patamares mais elevados. Na região sul da Serra do Herval, sul do escudo, há grande incidência de campos com manchas de *Bacharis ssp.* (carqueja), touceira de macega e *Dodonaea viscosa* (vasouras-vermelhas) (Alonso 1977).

Uma armadilha foi instalada próxima de um pequeno córrego que deságua no Arroio Grande, sob o escudo sul-riograndense com altitude de aproximadamente 101m do nível do mar.

B) Morro Redondo – Distrito de Santo Amor ($31^{\circ}40'22''\text{S}$, $52^{\circ}35'30''\text{W}$) (Fig. 2B)

Posição geográfica: situado na encosta do Escudo Sul-rio-grandense na chamada Serra dos Tapes.

População do município e situação econômica: 5.971 habitantes, com decréscimo de 1,26% entre os anos de 1991 e 1996. O município de Morro Redondo situa-se nas chamadas serras do sudeste que podem alcançar as mais elevadas altitudes do Escudo Sul-rio-grandense, portanto é um terreno muito acidentado. Baseado nesta conformação a ocupação da terra nesta região se deu por imigrantes alemães, através de pequenas propriedades, onde há o cultivo de pêssego, batata-inglesa, pequenas criações de aves, bovinos, ovinos e suínos (Itepa 1998).

Geologia: assume a configuração de serra, onde a borda do escudo foi largamente desgastada por ação fluvial como comentada no item localidade.

Clima: A pluviometria média anual é de 1.315 mm, sendo semelhante às condições descritas para Arroio Grande quanto aos meses com maior e menor pluviometria, e temperatura média anual. A temperatura máxima absoluta pode chegar acima de 40°C e a mínima entre zero e -4°C. Nesta região ocorrem em torno de cinco a 10 geadas por ano (Nimer 1977, Vieira & Rangel 1988)..

Vegetação: ocorre a Floresta Estacional Semidecidual, como descrita por Teixeira & Neto (1986), inclui diferentes tipos, controlados pela altitude em que ocorre: Floresta Montana (400 – 1000 m), Floresta Submontana (30 – 400 m), Floresta Aluvial (ao longo dos cursos d'água) e Floresta das Terras Baixas (até 30 m). Com exceção da Floresta das Terras Baixas, restrita apenas às planícies originalmente inundáveis do Rio dos Sinos, na porção centro-leste do estado, os demais componentes dessa região fitoecológica, na sua configuração original estendiam-se, desde as proximidades da Barra do Ribeiro, ao norte, até as proximidades de Pelotas, ao sul, numa configuração alongada, grosso modo paralela à Laguna dos Patos, com cerca de 200 Km de comprimento e largura média de 30 Km, cobrindo, assim, uma área de 6000 Km². Atualmente, essa floresta encontra-se reduzida a apenas 32 Km², isto é, 0,53% da área

original. Nos remanescentes atuais dessa cobertura de Florestas Estacionais Semidecíduais, Teixeira & Neto (1986) identificaram, no que se refere às espécies arbóreas, 26 famílias, 74 espécies para o tipo Aluvial, 27 famílias e 81 espécies para o Tipo Terras Baixas, 35 famílias e 132 espécies para o Tipo Submontana e 31 famílias e 80 espécies para o tipo Montana. Esta é a floresta mais típica do Rio Grande do Sul, também chamada de floresta decídua ou semidecídua. A substituição das folhas ocorre, geralmente, no outono-inverno. A floresta readquire toda exuberância na primavera. As espécies nativas são bem representadas por *Holocalyx glaziovii* (alecrim), *Phytolacea dióica* (umbu), *Cordia trichotoma* (louro), *Piptadenia rígida* (angico), *Apuleia praecox* (grápia), *Patagonula americana* (guajuvira), *Fagara* sp. (espinilho), *Aspidosperma ramiflorum* (guatambu), *Vitex montevidensis* (tarumã), *Enterolobium timbouva* (timbaúva), *Arencastrum romanzoffianum* (jerivá), *Euterpe edulis* (palmito), *Bambusa* sp. (bambu), epífitas e samambaias (Alonso 1977, Vieira & Rangel 1988).

Uma armadilha foi instalada a 137m do nível do mar, próxima a um pequeno córrego e a um açude artificial.

C) Pelotas – Laranjal (31°44'39''S, 52°13'22''W) (Fig. 2D).

Posição geográfica: parte do município está localizada na serras do sudeste e outra parte na Bacia Sedimentar de Pelotas.

População do município e situação econômica: 304.285 habitantes, com aumento de 5,11% entre os anos de 1991 e 1996. Sua economia agropastoril baseia-se na pecuária extensiva, orizicultura, pêsego entre outros (Itepa 1998).

Geologia: o local de coleta fica próximo a Laguna dos Patos entre as praias do Barro Duro e Laranjal sobre a formação geológica do Graxaim. A parte emersa da bacia

sedimentar da margem continental (bacia de Pelotas), constituída de duas restingas costeiras, data dos últimos 10.000 anos que é representada pela planície costeira do RS. A parte emersa da bacia de Pelotas continua em evolução, progredindo em novos ambientes deltaicos e de pontais. No Plioceno, em novas condições ambientais e particularmente em função de um clima muito úmido e de uma malha hidrográfica bem hierarquizada, depositou-se uma seqüência continental, denominada Formação Graxaim e sobre ela, de idade pleistocênica/holocênica, os aluviões representativos da sedimentação combinada continental/marinha (Moreira & Lima 1977, Vieira & Rangel 1988).

Vegetação: enquadra-se em parte na descrição efetuada por Teixeira & Neto (1986), sendo considerada como resquício de Mata Atlântica.

A armadilha foi instalada em uma mancha de mata a 16m do nível do mar próximo a uma área alagada, um banhado.

D) Capão do Leão – Barragem da Eclusa (31°48'16''S, 52°24'13''W) (Fig. 2C)

Posição geográfica: As terras próximas à Barragem da Eclusa ficam próximas ao canal São Gonçalo (Figs 1 e 3), em uma área que funciona como lagos de inundação quando o nível da lagoa Mirim sobe, decorrente das chuvas de inverno. Estes lagos de inundação são denominados de Várzeas ou banhados.

População do município e situação econômica: 20.824 habitantes com crescimento de 1991 a 1996 de 9,86% (Itepa 1998). Nesta região se situam plantações de arroz e pecuária extensiva (Vieira & Rangel 1988).

Geologia: a geologia do local de coleta enquadra-se no mesmo tipo descrito para Pelotas, com a diferença de altitude, pois enquanto o local de coleta no *campus* da

Universidade Federal de Pelotas está a 7 m do nível do mar, em Pelotas, o local de coleta fica em torno de 16 m do nível do mar.

Clima: Idem à localidade de Morro Redondo quanto às condições de temperatura e pluviometria enquanto que as taxas de umidade relativa do ar estão mais próximas de Pelotas.

Vegetação: a várzea de inundação do São Gonçalo fica totalmente alagada durante as chuvas de inverno. Nos banhados prosperam os juncos, aguapés, repolho-d'água, corticeira-do-banhado, figueiras, orquidáceas e bromeliáceas. A feição heterogênea é realçada pela presença de cactáceas (Alonso 1977, Vieira & Rangel 1988). No Capão do Leão, ao nível do mar, a vegetação sofre influência predominantemente fluvial. Situa-se portanto no tipo de áreas de influência fluvial, formada originalmente por terrenos planos, por vezes brejosos, sujeitos a inundações. Teixeira & Neto (1986) identificaram 43 espécies vegetais, incluídas em 20 famílias, presentes no estrato arbóreo das Formações Pioneiras de Influência Fluvial.

Uma armadilha foi instalada a 1Km de distância da Barragem da Eclusa, próxima do Canal São Gonçalo em uma área muito extensa de várzea a 7m do nível do mar.

Coleta do material

As amostras foram coletadas com armadilha do tipo Malaise (modelo Townes 1972) com as modificações do frasco-coletor proposta por Yamamoto (1984) *apud* Marinoni e Dutra (1993) nas localidades de Arroio Grande, Capão do Leão, Morro Redondo e Pelotas (Fig. 1). Semanalmente o material foi retirado do frasco-coletor entre julho de 2002 e junho de 2003, totalizando 52 amostras para cada localidade. A identificação dos Muscidae foi realizada conforme as chaves de identificação de

Carvalho & Couri (2002), Couri & Carvalho (2002), Nihei (2004, 2005), Costacurta & Carvalho (2005) e Costacurta *et al.* (2005).

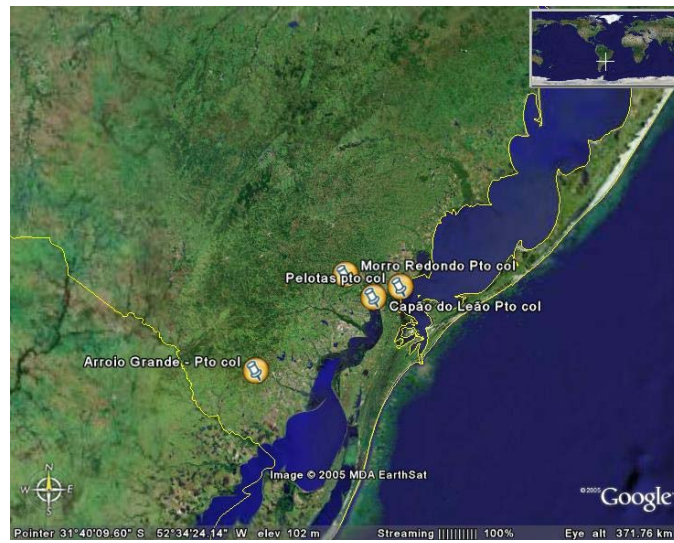


Figura 1 – Pontos de coletas situados no extremo-sul do Rio Grande do Sul.

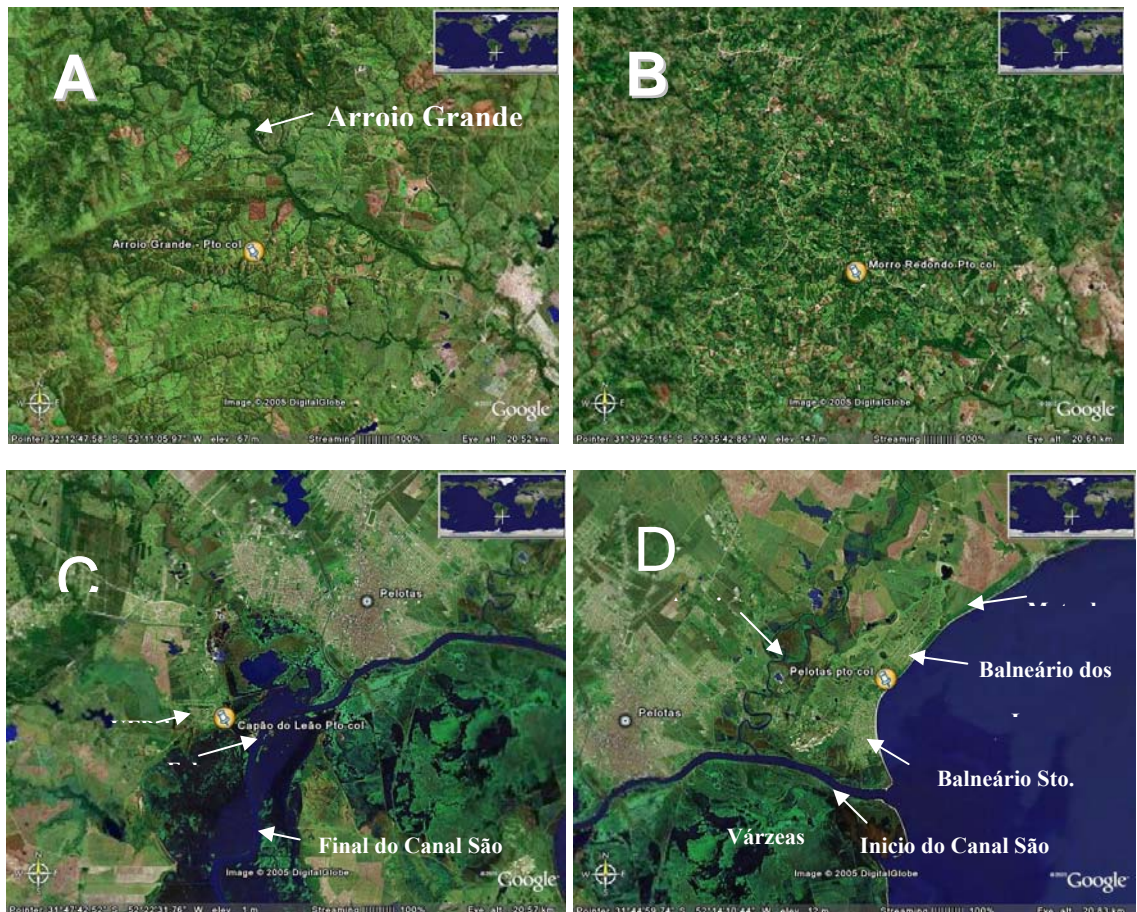


Figura 2 – Pontos de coletas. A, Arroio Grande; B, Morro Redondo; C, Capão do Leão; D, Pelotas.

Estimativas não-paramétricas de riqueza de espécies

Para estimativa da riqueza específica de cada localidade foi utilizado Chao1 (Chao 1984, 1987, Colwell & Coddington 1994) que é um método não-paramétrico que estima a riqueza de acordo com o número de espécies amostradas. A estimativa de riqueza e variância foi calculada utilizando o software EstimateS Win750 (Colwell

2005) de acordo com o modelo:

$$Chao1 = Sobs + (a^2/2b)$$

onde Sobs é o número de espécies observado nas amostras, a é o número de espécies representadas por apenas um espécime, e b é o número de espécies representado por exatamente dois espécimes.

Rarefação

A riqueza de espécies foi comparada ajustando o número de indivíduos entre as quatro localidades de acordo com a técnica de rarefação, onde o número esperado de espécies $E(S_n)$ é calculado por escolha aleatória a partir de uma sub-amostra n de todas as amostras contidas em N conforme:

$$E(S_n) = S \frac{\sum_{i=1}^S \binom{N - N_i}{n}}{\binom{N}{n}}$$

Foi aplicada a técnica de rarefação para todas as espécies coletadas por localidade e também para as espécies por localidade por guilda trófica. As guildas tróficas em Muscidae foram consideradas conforme o hábito alimentar das larvas e dos adultos de acordo com Skidmore (1985).

Análise de Agrupamento

Para definir a similaridade entre os locais baseando-se nas listas de espécies, foram construídas duas matrizes. Uma matriz de presença e ausência foi analisada com o coeficiente de associação de Jaccard e para a matriz de abundância das espécies foi utilizada a distância euclidiana. Os dois coeficientes foram tratados com o algoritmo “group average” no software BioDiversity Professional beta (McAleece 1998).

Modelos de distribuição de espécies

Para a distribuição da abundância de espécies foram comparados os dados dentro de cada comunidade para o modelo de séries logarítmicas, sendo que o ajuste da distribuição foi testado por qui-quadrado considerando $p < 0,05$ (Magurran 1988).

Uma coleção de referência foi depositada na Coleção de Entomologia “Pe. Jesus Santiago Moure”, Departamento de Zoologia (DZUP), Universidade Federal do Paraná.

Resultados

Foram coletados no total 5599 espécimes de Muscidae distribuídos entre 99 espécies em 35 gêneros. Em Arroio Grande foram coletados 1370 espécimes em 58 espécies em 25 gêneros. Nessa localidade, *Bithoracochaeta calopus* (Bigot, 1885) foi a espécie mais abundante, representando cerca de 34% da fauna de muscídeos coletada. Esta espécie juntamente de *Bithoracochaeta plumata* Albuquerque, 1955 foram representaram 57% do número de indivíduos coletados. Na localidade de Morro Redondo, o padrão foi semelhante à Arroio Grande quanto às espécies com maior frequência na Malaise, sendo que 67% dos 1426 espécimes coletados pertenceram à *B.*

calopus e *B. plumata*. Nessa localidade foram coletados 68 espécies e 28 gêneros e somente *B. calopus* representou quase 56% da fauna. (Tabela I).

Foram coletadas 67 espécies e 26 gêneros no Capão do Leão, com maior frequência de ocorrência de *Phaonia* sp. 1, representando 39% da fauna. *Cyrtoneuropsis pararescita* (Couri, 1995) e *L. paranaensis* (Albuquerque, 1954) apresentaram frequência relativa de 8% e 7,5% dos 1631 espécimes coletados. Foram coletadas 67 espécies e 23 gêneros em Pelotas, onde *Phaonia* sp. 1 foi a espécies mais abundante, com frequência relativa nessa localidade de 29% do total de indivíduos coletados. Ainda em Pelotas, *L. paranensis* representou 10% dos 1172 espécimes coletados (Tabela I).

Em Pelotas ocorreu o maior número de espécies com somente um indivíduo (22,38%), seguido de Arroio Grande (20,69%), Capão do Leão (19,4%) e Morro Redondo (16,17%), sendo que, a abundância relativa da frequência absoluta do número de espécies com apenas um indivíduo para a região foi de 17,17%. Em Arroio Grande ocorreu a maior proporção de singletons com 8,62% das 58 espécies coletadas (Tabela I).

A alta frequência relativa de singletons para as quatro localidades determinou altas estimativas de espécies de acordo com Chao1 (Tabela II). A riqueza observada esteve sempre abaixo do limite inferior dessa estimativa, sendo que, de acordo com o desvio padrão e os intervalos dos limites, os locais se mostraram muito semelhantes quanto ao número de espécies que ainda poderia ser coletado (Figura 3).

Para minimizar o efeito das coletas sobre o número de espécies, a análise de rarefação foi utilizada, revelando que Pelotas apresenta a maior riqueza de espécie quando o efeito do número de espécimes é standardizado (Figura 4). Apesar disso os limites inferior e superior do Capão do Leão, Morro Redondo e Pelotas e seus respectivos desvios padrões não permitem inferir uma maior riqueza em uma destas

localidades, sendo que de acordo com a análise desta estimativa, Arroio Grande possui a menor riqueza conforme o observado (Tabela III).

Quando são consideradas as guildas alimentares na análise de rarefação, ocorrem mudanças significativas na riqueza observada e estandarizada. A análise de rarefação das guildas tróficas de Muscidae, baseada no número de indivíduos das espécies que possuem larvas e adultos saprófagos, mostrou que a localidade de Morro Redondo possui a maior riqueza ($S=8,025 \pm 0,639$), corroborando a riqueza observada ($S = 9$), seguida de Pelotas, diferenciando-se do Capão do Leão e Arroio Grande, que apresentaram estimativas similares de acordo com os limites e o desvio (Tabela IV). Para as espécies com larvas predadoras e adultos saprófagos, Morro Redondo apresentou a maior riqueza esperada ($S=30,47 \pm 2,418$) apesar de Pelotas ter a maior riqueza observada ($S=36$). Arroio Grande apesar de ter um quinto dos indivíduos coletados quando comparada ao Capão do Leão, teve 50% mais espécies do que aquela localidade (Tabela V). Entre as espécies que possuem larvas e adultos predadores, a maior riqueza foi esperada no Capão do Leão ($S = 29,937 \pm 1,615$), confirmando a S observada naquela assembléia. As outras três localidades não apresentaram diferenças muito evidentes devido à sobreposição de intervalos de limites (Tabela VI).

As análises de agrupamentos (Figura 5) revelaram aquilo que foi verificado quando considerada as espécies mais abundantes em função de seus locais de coleta. Tanto na análise baseando na ocorrência, assim como na abundância, as localidades de Arroio Grande e Morro Redondo foram mais similares entre si do que quando comparadas às localidades de Pelotas e Capão do Leão. Esta similaridade foi maior quando a abundância foi considerada (Tabela VII) do que quando a ausência e presença (Tabela VIII), com alta similaridade entre os locais nas matrizes de presença e ausência (Figura 5a) e na de abundância (Figura 5b).

Levando em consideração a abundância das espécies em função das localidades foi possível ajustar a distribuição ao modelo de séries logarítmicas com exceção à Morro Redondo ($\chi^2 = 18,048$; $p > 0,01$; GL=7) (Fig. 6B). Nesse modelo, Arroio Grande ($\chi^2 = 9,702$; $p < 0,01$; GL = 7) (Fig. 6a), Pelotas ($\chi^2 = 2,837$; $p < 0,01$; GL = 7) (Fig. 7a) e Capão do Leão ($\chi^2 = 6,702$; $p < 0,01$; GL = 7) (Fig. 7b) não apresentaram diferença significativa entre a frequência esperada e a observada por classe de abundância.

Tabela I – Espécies de Muscidae (Diptera) em função de quatro localidades do bioma Campos Sulinos no extremo sul do Rio Grande do Sul. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), somatória (Σ). Classificação segundo Carvalho *et al.* (2005).

Espécies	AG	CL	MR	PEL	Σ
Muscinae					
<i>Biopyrellia bipuncta</i> (Wiedemann, 1830)	1	2	3	1	7
<i>Haematobia irritans</i> (Linnaeus, 1758)	1	0	4	0	5
<i>Morellia humeralis</i> (Stein, 1918)	0	0	0	3	3
<i>Morellia paulistanensis</i> Pamplona & Mendes, 1995	3	3	7	1	14
<i>Musca domestica</i> Linnaeus, 1758	0	0	2	0	2
<i>Polietina orbitalis</i> (Stein, 1904)	14	4	6	12	36
<i>Sarcopromusca pruna</i> Shannon & Del Ponte 1926	56	38	2	2	98
<i>Stomoxys calcitrans</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	5	1	7
<i>Trichomorellia trichops</i> (Malloch, 1923)	1	0	0	0	1
<i>Trichomorellia sp.</i>	0	0	1	0	1
<i>Xenomorellia holti</i> (Malloch, 1923)	0	0	1	0	1
Azeliinae					
<i>Micropotamia cilitibia</i> (Albuquerque, 1955)	1	0	0	0	1
<i>Micropotamia minuscula</i> (Albuquerque, 1955)	4	3	1	0	8
<i>Ophyra aenescens</i> (Wiedemann, 1830)	0	0	1	0	1
<i>Philornis sp.</i>	0	1	0	0	1
<i>Psilochaeta chlorogaster</i> (Wiedemann, 1830)	0	0	0	1	1
Cyrtoneurinae					
<i>Cariocamyia maculosa</i> Snyder, 1951	0	0	0	1	1
<i>Cyrtoneurina costalis</i> (Walker, 1853)	34	20	10	14	78
<i>Cyrtoneuropsis brunnea</i> (Hough, 1900)	2	29	3	55	89
<i>Cyrtoneuropsis paraescita</i> (Couri, 1995)	4	129	2	23	158
<i>Neomuscina inflexa</i> (Stein, 1918)	0	0	2	0	2
<i>Neomuscina neosimilis</i> Snyder, 1949	0	0	0	4	4
<i>Neomuscina pictipennis</i> (Bigot, 1858)	0	0	0	8	8
<i>Neomuscina sanespra</i> Snyder, 1949	0	0	2	1	3
<i>Neomuscina zosteris</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	4	3	14	14	35
<i>Neomuscina sp. 1</i>	0	0	0	1	1

<i>Neomuscina</i> sp. 2	1	0	0	0	1
<i>Neomuscina</i> sp. 3	1	1	1	18	21
<i>Nurotrixa felsina</i> (Walker, 1849)	66	9	1	0	76
<i>Neurotrixa sulina</i> Costacurta & Carvalho, 2005	0	0	2	2	4
Phaoniinae					
<i>Dolichophaonia plaumanni</i> (Carvalho, 1983)	0	1	2	6	9
<i>Dolichophaonia trigona</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	4	2	8	3	17
<i>Dolichophaonia</i> sp. 1	1	0	0	0	1
<i>Dolichophaonia</i> sp. 2	0	0	1	0	1
<i>Helina angustipennis</i> (Stein, 1911)	1	0	7	31	39
<i>Helina</i> sp. 1	1	5	1	1	8
<i>Helina</i> sp. 2	0	1	0	3	4
<i>Helina</i> sp. 3	16	9	15	3	43
<i>Helina</i> sp. 4	5	2	2	0	9
<i>Phaonia advena</i> (Snyder, 1957)	0	2	3	3	8
<i>Phaonia annulata</i> (Albuquerque, 1957)	0	1	6	1	8
<i>Phaonia grajauensis</i> (Albuquerque, 1957)	4	17	35	15	71
<i>Phaonia nigriventris</i> (Albuquerque, 1954)	4	2	57	4	67
<i>Phaonia similata</i> (Albuquerque, 1957)	0	8	11	6	25
<i>Phaonia trispila</i> (Bigot, 1885)	2	0	2	0	4
<i>Phaonia</i> sp. 1	0	641	9	343	983
<i>Phaonia</i> sp. 2	0	0	12	9	21
<i>Phaonia</i> sp. 3	0	6	0	2	8
<i>Phaonia</i> sp. 4	1	0	5	1	7
<i>Phaonia</i> sp. 5	4	1	5	0	10
Mydaeinae					
<i>Brontaea debilis</i> (Williston, 1896)	0	7	0	4	11
<i>Brontaea delecta</i> (Wulp, 1896)	0	2	0	4	6
<i>Brontaea normata</i> (Bigot, 1885)	0	0	1	4	5
<i>Brontaea quadristigma</i> (Thomson, 1869)	3	2	2	1	8
<i>Graphomyia analis</i> (Macquart, 1851)	1	0	1	0	2
<i>Graphomyia auriceps</i> Malloch, 1934	0	7	0	0	7
<i>Graphomyia maculata</i> (Scopoli, 1763)	0	3	0	0	3
<i>Mydaea plaumanni</i> Snyder, 1941	4	5	18	38	65
<i>Myospila meditabunda</i> (Fabricius, 1781)	0	1	2	1	4

<i>Myospila obscura</i> (Shannon & Del Ponte, 1926)	2	2	6	5	15
<i>Myospila pallidicornis</i> (Bigot, 1887)	0	0	0	7	7
<i>Myospila</i> sp.	0	0	0	1	1
Coenosiinae					
<i>Bithoracochaeta calopus</i> (Bigot, 1885)	473	74	795	60	1402
<i>Bithoracochaeta equatoralis</i> Couri & Marques, 2001	2	23	2	8	35
<i>Bithoracochaeta plumata</i> Albuquerque, 1955	319	38	169	27	533
<i>Coenosia</i> sp. 1	20	43	1	3	67
<i>Coenosia</i> sp. 2	0	0	6	0	6
<i>Coenosia</i> sp. 3	0	1	0	0	1
<i>Limnophora aurifascies</i> Stein, 1911	6	6	3	7	22
<i>Limnophora paranaensis</i> (Albuquerque, 1954)	23	126	9	123	281
<i>Limnophora</i> sp. 1	9	119	5	90	223
<i>Limnophora</i> sp. 2	0	65	0	12	77
<i>Limnophora</i> sp. 3	2	1	0	1	4
<i>Lispe serotina</i> Wulp, 1896	1	25	0	7	33
<i>Neodexiopsis erecta</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	12	1	26	28	67
<i>Neodexiopsis flavipalpis</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	54	54	66	50	234
<i>Neodexiopsis legitima</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	3	4	6	8	21
<i>Neodexiopsis neoaustralis</i> Snyder, 1957	5	8	5	1	19
<i>Neodexiopsis nigerrina</i> (Malloch, 1934)	5	3	4	1	13
<i>Neodexiopsis paranaensis</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	35	0	6	2	43
<i>Neodexiopsis paulistensis</i> Albuquerque, 1956	10	10	1	0	21
<i>Neodexiopsis rara</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	33	3	0	0	36
<i>Neodexiopsis rufitibia</i> (Stein, 1919)	18	1	2	1	22
<i>Neodexiopsis rustica</i> (Albuquerque, 1956)	1	1	5	1	8
<i>Neodexiopsis setipuncta</i> Snyder, 1957	1	1	0	0	2
<i>Neodexiopsis similis</i> Costacurta, Couri & Carvalho, 2005	24	7	1	2	34
<i>Neodexiopsis</i> sp. 1	1	0	2	0	3
<i>Neodexiopsis</i> sp. 2	37	2	0	5	44
<i>Neodexiopsis</i> sp. 3	22	9	24	22	77
<i>Neodexiopsis</i> sp. 4	0	6	0	1	7
<i>Neodexiopsis</i> sp. 5	0	2	0	0	2

<i>Neodexiopsis</i> sp. 6	4	6	2	3	15
<i>Neodexiopsis</i> sp. 7	1	2	1	0	4
<i>Neodexiopsis</i> sp. 8	0	16	1	10	27
<i>Stomopogon hirtitibia</i> (Stein, 1911)	2	1	2	41	9
Gênero A sp. 1	0	1	0	0	1
Gênero A sp. 2	0	0	1	0	1
Gênero B sp. 1	1	0	0	0	1
Gênero C sp. 1	0	2	0	0	2
Σ	1370	1631	1426	1172	5599

Tabela II - Estimativa de Chao1 para a riqueza específica de Muscidae (Diptera) nas quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), desvio padrão (DP), limite inferior (LI), limite superior (LS).

Estimadores	Locais			
	AG	CL	MR	PEL
Chao1	82,08	77,23	74,62	99,45
Chao1 95% LI	65,35	69,08	69,95	76,78
Chao1 95% LS	136,96	99,98	90,5	174,37
Chao1 DP	16,04	6,9	4,57	21,81

Tabela III – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera) em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).

Parâmetros estimados						
Locais	N	M	m	VD	LI	LS
AG	1370	55,36 (58)	55	2,196	52	58
CL	1631	61,38 (67)	62	4,278	57	65
MR	1426	64,57 (68)	65	2,958	61	68
PEL	1172	67,00	67	0	67	67

Tabela IV – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera), saprófagas em larva e adultos em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).

Parâmetros estimados						
Locais	N	M*	M	VD	LI	LS
AG	76	3,381 (6)	3	0,767	2	5
CL	48	3,770 (5)	4	0,666	2	5
MR	31	8,025 (9)	8	0,639	6	9
PEL	20	6,000	6	0	6	6

Tabela V – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera), entre as espécies predadoras no estágio larval e saprófagas no estágio adulto em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).

Locais	Parâmetros estimados					
	N	DM	m	VD	LI	LS
AG	170	24,00	24	0	24	24
CL	922	16,03 (30)	16	4,339	12	20
MR	250	30,47 (34)	31	2,418	27	33
PEL	638	23,73 (36)	24	4,912	20	28

Tabela VI – Análise de rarefação baseado no número de indivíduos entre as espécies de Muscidae (Diptera), predadoras nos estágios larval e adulto em função de quatro localidades do extremo-sul do RS. Arroio Grande (AG), Capão do Leão (CL), Morro Redondo (MR), Pelotas (PEL), número de indivíduos (N), média (M), mediana (m), desvio (VD), limite inferior (LI), limite superior (LS).

Locais	Parâmetros estimados					
	N	DM	m	VD	LI	LS
AG	1124	23,469 (28)	23	2,306	21	27
CL	661	29,937 (32)	30	1,615	27	32
MR	1145	19,678 (25)	20	2,889	16	23
PEL	514	25	25	0	25	25

Tabela VII – Matriz de similaridade das localidades baseado na distância euclidiana com transformação dos dados.

	Arroio Grande	Capão do Leão	Morro Redondo	Pelotas
Arroio Grande	*	61,5659	79,0565	64,4854
Capão do Leão	*	*	60,5937	79,9815
Morro Redondo	*	*	*	66,857
Pelotas	*	*	*	*

Tabela VIII – Matriz de similaridade das localidades baseado no coeficiente de Jaccard.

	Arroio Grande	Capão do Leão	Morro Redondo	Pelotas
Arroio Grande	*	58,2278	61,5385	48,8095
Capão do Leão	*	*	56,9767	63,4146
Morro Redondo	*	*	*	58,8235
Pelotas	*	*	*	*

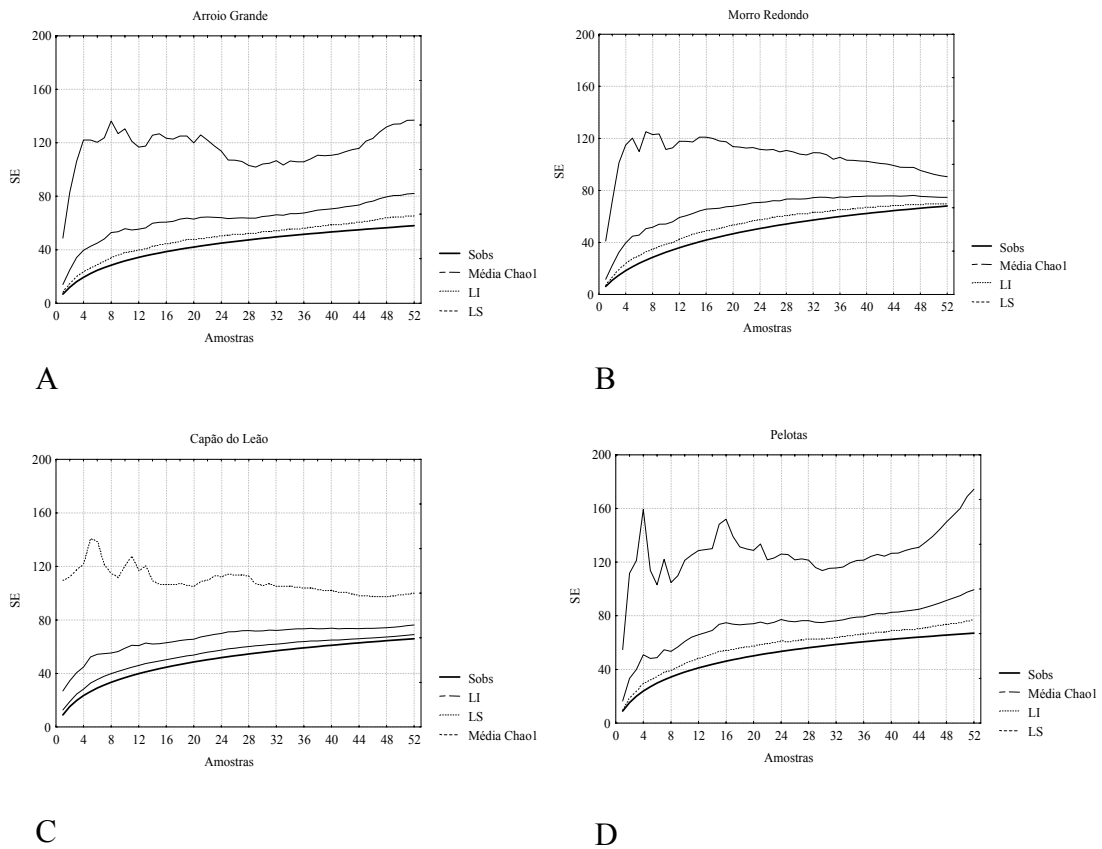


Figura 3 - Curva de acumulação de espécies baseada na estimativa não-paramétrica Chao1 para as quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. Sobs, riqueza observada; LI, limite inferior da estimativa Chao1; LS, limite superior da estimativa Chao1.

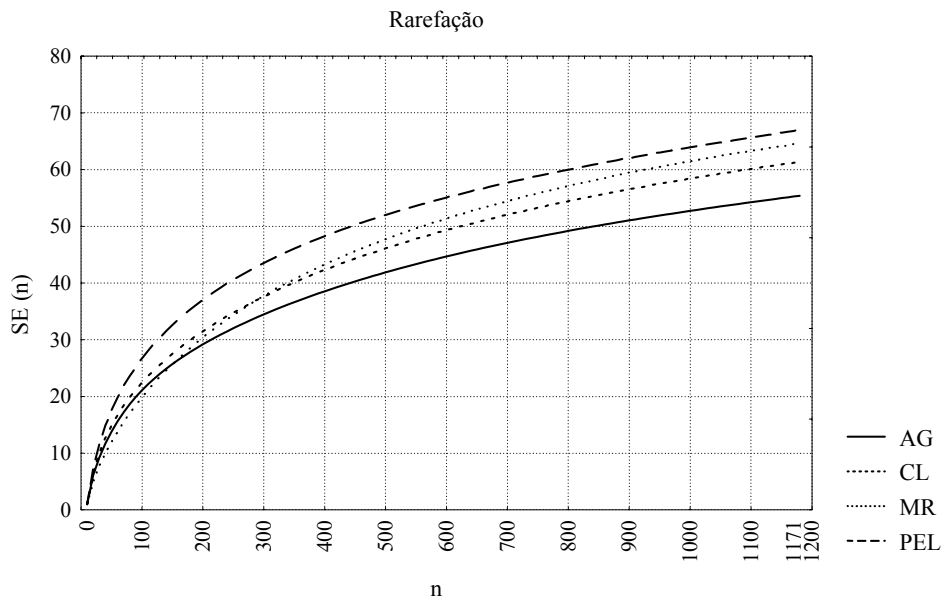
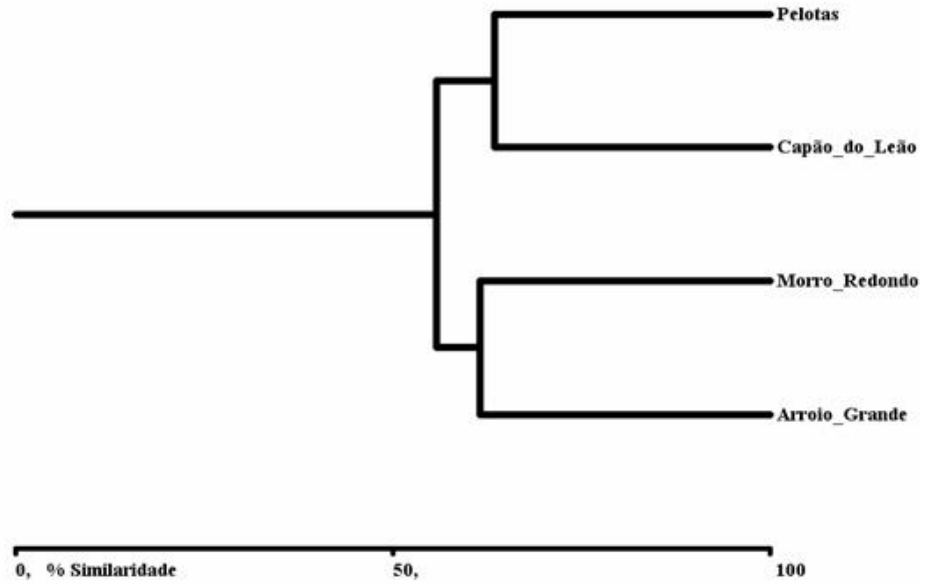
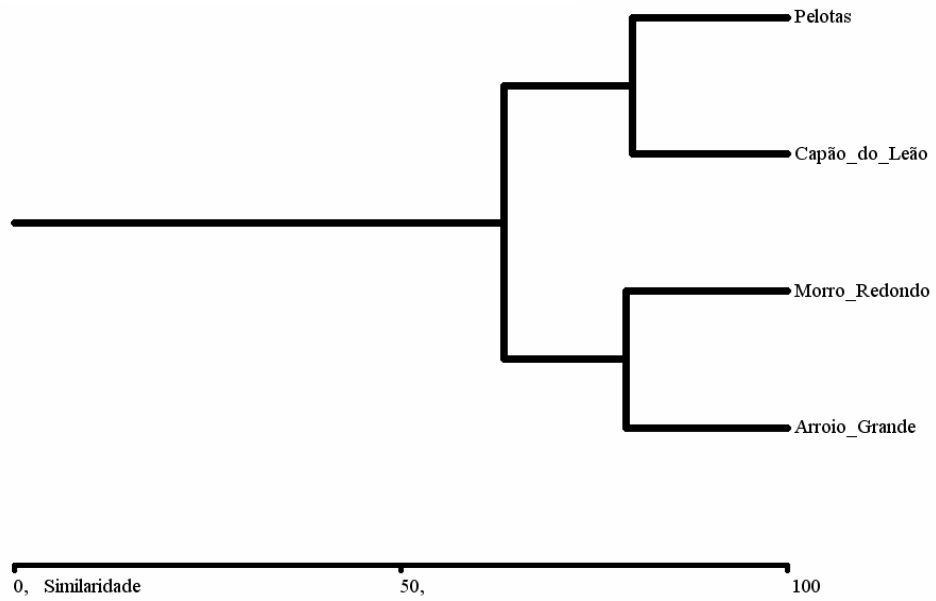


Figura 4 – Curva de rarefação representando o número de espécies esperado (SE) baseado no número de indivíduos. AG, Arroio Grande; CL, Capão do Leão; MR, Morro Redondo; PEL, Pelotas.



A



B

Figura 5 – Análise de agrupamento. A, Coeficiente de Jaccard; B, Distância Euclidiana.

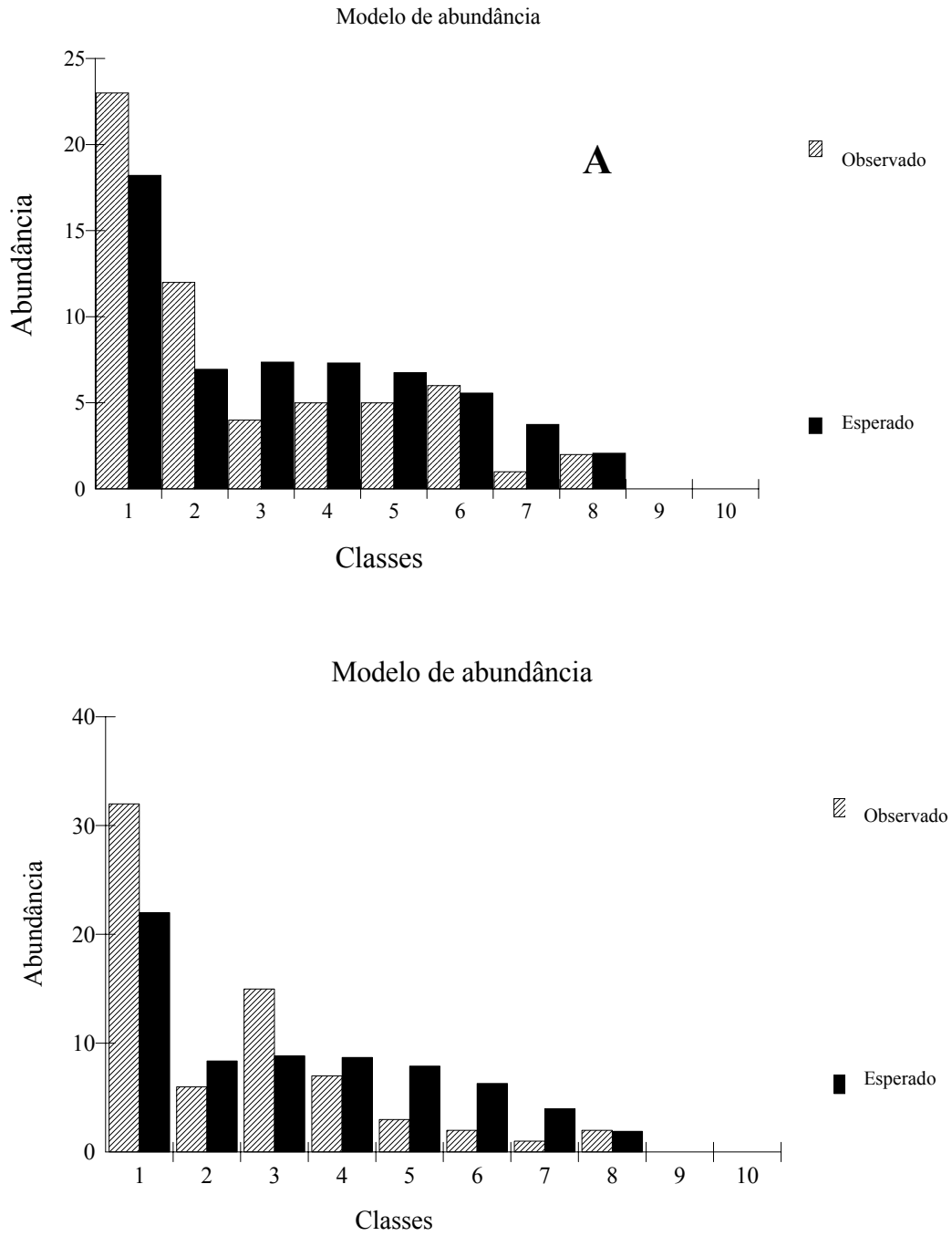


Figura 6 – Modelos de abundância segundo a distribuição de séries logarítmicas. A, Arroio Grande; B, Morro Redondo.

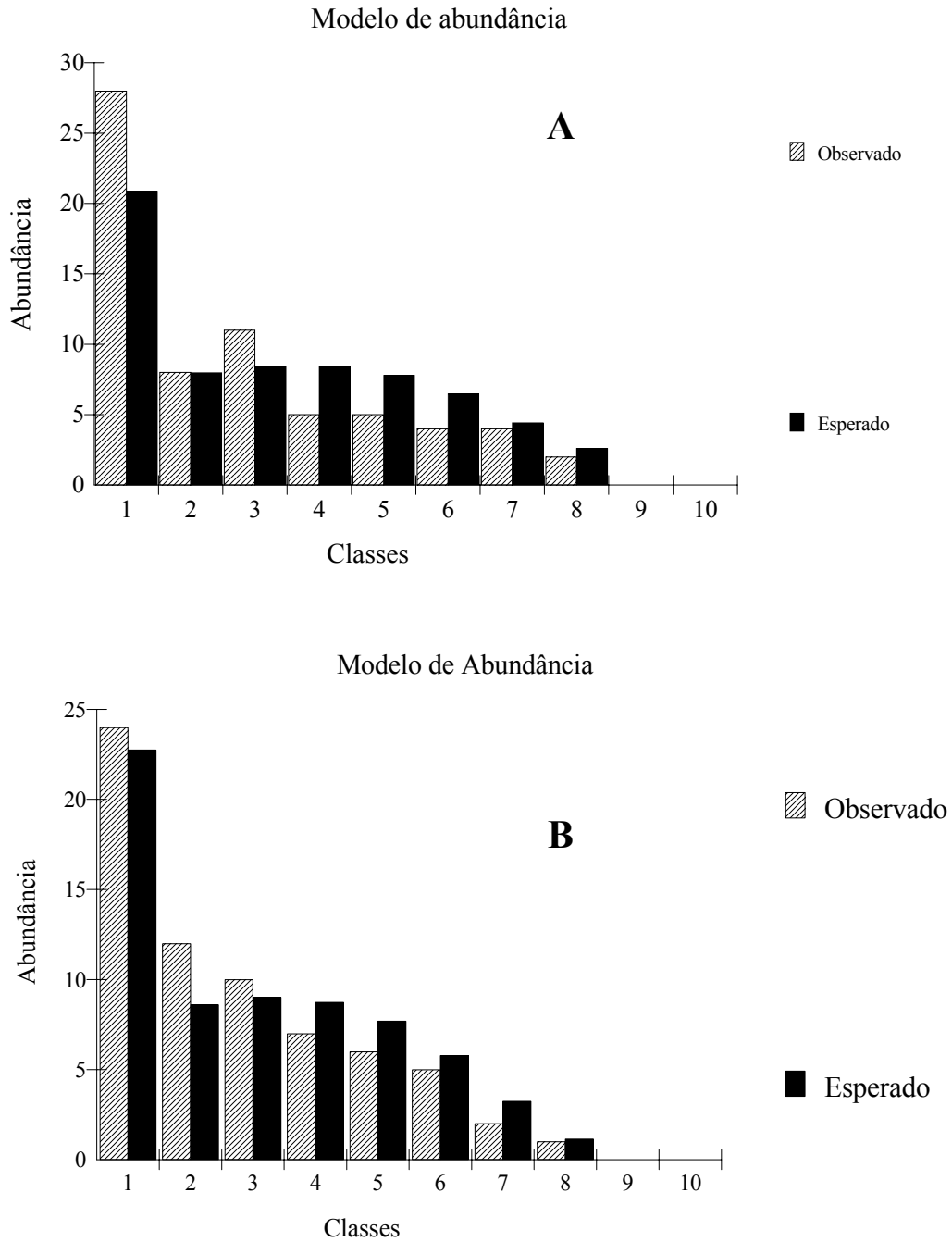


Figura 7 – Modelos de abundância segundo a distribuição de séries logarítmicas. A, Capão do Leão; B, Pelotas.

Discussão

A riqueza de espécies de Muscidae do extremo sul do Rio Grande do Sul foi menor do que o que foi verificado para o Estado do Paraná, levando-se em consideração as seis localidades amostradas por Costacurta *et al.* (2003) e Rodríguez-Fernández (2004). Entre este trabalho e os de Costacurta *et al.* (2003) e Rodríguez-Fernández (2004) foram compartilhadas 29 e 23 espécies respectivamente, sendo que esta similaridade aumenta consideravelmente em relação aos gêneros.

Rodríguez-Fernández (2004) comparou as espécies de seu trabalho com a matriz de ocorrência do trabalho de Costacurta *et al.* (2003) e identificou um padrão distinto entre os dois conjuntos de localidades, com similaridade e mecanismo biológico de estruturação distintos. O autor atribui estas diferenças ao fato das localidades amostradas por Costacurta *et al.* (2003) terem forte impacto antrópico, o que diminuiria consideravelmente a diversidade beta da região.

Dois padrões surgem entre os trabalhos realizados no Paraná e neste levantamento no Bioma Campos Sulinos. (1) as regiões que possuem alta abundância, possuem baixa diversidade beta; (2) *Neodexiopsis* Malloch, 1920 e *Cyrtoneuropsis* Malloch, 1925 foram os gêneros dominantes nas assembléias de Muscidae do Paraná, enquanto que no Rio Grande do Sul este papel coube a *Bithoracochaeta* Stein, 1911 e *Phaonia* Robineau-Desvoidy, 1830. O primeiro padrão foi constatado por Vandermeer *et al.* (2000) para árvores na América Central que após um furacão (distúrbio) aumentaram em abundância de indivíduos e em riqueza de espécies pioneiras que colonizaram rapidamente a área com impacto. Fazendo uma analogia às espécies de moscas, as espécies de árvores pioneiras são aquelas adaptadas à colonização de

habitats específicos que foram formados após o distúrbio. Este impacto que favorece determinadas espécies, possibilita o aumento de sua abundância, intensificando os processos de exclusão competitiva. Da mesma forma, uma área com impacto pode ser colonizada por muscídeos que tenham a capacidade de se estabelecer ali, devido a baixa variabilidade de recursos do ambiente após o impacto. Neste caso, o primeiro padrão pode automaticamente gerar o segundo que diz respeito às condições ótimas para o desenvolvimento de alguns grupos, fato que tem origem na flora das regiões.

O desenvolvimento ótimo de alguns grupos está ligado diretamente a um componente biológico que diz respeito a história de vida das espécies que ocorrem em cada localidade, mas especificamente à disponibilidade de nicho. Assim, as espécies raras respondem a este mesmo padrão mas de forma inversa a das espécies mais abundantes. De uma forma geral, nos trabalhos realizados com comunidades de insetos, a raridade é um fenômeno bem comum (Erwin 1988) sendo que em comunidades de insetos em florestas úmidas, as espécies raras frequentemente representam mais da metade da proporção de espécies coletadas ao total (Morse *et al.* 1988, Basset & Kitching 1991, Novotný 1993).

Espécies raras de insetos herbívoros podem se encaixar em umas das seguintes categorias: (1) pode ser turista, ocorrendo em uma determinada localidade por acaso; (2) especialista/generalista, inadequadamente amostrado; (3) especialista com baixa população; (4) generalista que ocasionalmente pode ocorrer na localidade; (5) especialistas que podem ocorrer naquela localidade mas que possuem preferência por outras com recursos mais abundantes (Schoener 1987). Todas estas categorias poderiam explicar a alta proporção de espécies com baixa abundância quando comparadas às espécies de alta abundância, como as pertencentes aos gêneros *Bithoracochaeta*, *Phaonia*, *Limnophora* e *Cyrtoneuropsis*. Estas categorias poderiam explicar ainda o alto

número de singletons e doubletons coletados em cada localidade o que gerou estimativas muito altas para o estimador Chao1. Em Arroio Grande e Pelotas, de acordo com este estimador, o esforço de amostragem foi 40% menor do que o esperado em média. No Capão do Leão e Morro Redondo este esforço diminuiu para cerca de 12%. Além das explicações biológicas e populacionais, poderia ser adicionado a sazonalidade das espécies que associado às categorias de Schoener (1987), aumentaria a influência do estimador.

Nestes casos a utilização de diferentes modelos para curvas de acumulação de espécies prediz diferentes valores para a riqueza esperada (SE) para um dado número de indivíduos ou amostras (n) (Palmer 1990, Soberón & Llorente 1993). No entanto, esta é mais uma razão para utilização de diferentes estimativas a fim de provar qual delas é mais eficiente para diferentes grupos de organismos ou diferentes ambientes.

Os valores obtidos para Chao1 foi distinto dos valores observado por Costacurta *et al.* (2003) que encontraram a estimativa Chao1 mais próxima da riqueza observada. Isto ocorreu porque proporcionalmente ocorreram menos espécies raras nas comunidades amostradas no Paraná pelos autores *op cit.* do que nas do Rio Grande do Sul, sendo que apesar da superdominância de *Neodexiopsis flavipalpis* Albuquerque, 1956 no Paraná, os indivíduos foram mais bem distribuídos entre as espécies, tanto que ela representou 17 e 19% da abundância da fauna de Guarapuava e Ponta Grossa, enquanto que as espécies dominantes do extremo sul do Rio Grande do Sul ficaram entre 29 e 56% da fauna para cada localidade.

Pela análise de rarefação, Pelotas foi a localidade com maior riqueza esperada baseada em um número mínimo de indivíduos. Essa análise demonstrou também, que onde há maior riqueza de espécie predadoras no estágio larval e saprófagas no estágio adulto, há maior abundância de espécies predadoras nos estágios larval e adulto, como

no caso de Arroio Grande e Morro Redondo. Nos locais onde as espécies predadoras nos estágios larval e adulto tiveram maior número de espécies esperadas (Pelotas e Capão do Leão) a maior abundância foi de uma espécie predadora no estágio larval e saprófaga no adulto, havendo portanto diferenças significativas nas estruturas das guildas regidas por algum fenômeno biológico local como a competição intra-guilda.

Uma análise válida de rarefação assume, não somente que a distribuição espacial dos indivíduos é aleatória, mas que o tamanho das amostras é suficiente e que as assembléias foram amostradas da mesma maneira (Abele & Walters 1979). Se o tamanho da amostra não foi suficiente, a rarefação não irá distinguir entre diferentes padrões de riqueza, porque todas as curvas desta estimativa tendem a convergir para abundâncias menores (Tipper 1979). Se as assembléias são taxonomicamente muito diferentes, o processo de amostragem pode não ser adequado para caracterizar cada táxon (Simberloff 1978). Se os métodos não são idênticos, diferentes tipos de espécies podem ser sub ou super representadas em diferentes amostras, já que nenhum método é completamente aleatório ou imparcial (Boulinier *et al.* 1998). Por esta razão, curvas de rarefação para duas comunidades com diferentes padrões de abundância relativa podem produzir diferentes interpretações, onde as diferenças nos indivíduos contados, podem refletir padrões biológicos de avaliação do recurso e condições de crescimento. No entanto, diferenças na abundância podem também refletir diferenças na amostragem ou condições de coleta (Gotelli & Colwell 2001) o que não houve neste trabalho por ter sido utilizada armadilha Malaise permanentemente instalada e com mesma estratégia de coleta para todos os locais. O estudo das diferenças entre espécies raras e comuns no que diz respeito a sua ecologia e histórias de vida, parece ser uma área promissora no entendimento das causas da raridade (Kunin & Gaston 1993).

A similaridade entre os locais de Arroio Grande e Morro Redondo e entre Pelotas e Capão do Leão devido à composição de espécies e sua abundância pode ter origem no tipo de vegetação, bem como na sua origem histórica. A vegetação dos Campos Sulinos tem origem em elementos da flora austral-antártica e andina (Leite 2002) e a floresta semidecidual tem origem em elementos pan tropicais além de alguns elementos andinos, principalmente por causa dos sucessivos ciclos de expansão e retração dos campos e florestas nesta região. Estas duas formações contribuem para a estrutura da flora das formações pioneira que, além disso, tem forte influência atlântica em sua composição (Waechter 2002). As espécies de *Bithoracochaeta* dominam a fauna de Muscidae nos Campos Sulinos e Florestas Semidecíduais de Arroio Grande e Morro Redondo respectivamente. Provavelmente nestas localidades esteja o nicho que proporciona melhor desempenho destas espécies já que elas são muito raras no Paraná, ou seja, não ocorrem em maiores populações nas localidades daquele Estado brasileiro. No Paraná, as espécies de *Neodexiopsis*, gênero próximo de *Bithoracochaeta* (Couri & Pont 2000), apresentam suas maiores abundâncias (Costacurta *et al.* 2003, Rodríguez-Fernández 2004).

O Rio Grande do Sul é geralmente entendido como a área de encontro entre as regiões Andina-Patagônica, de clima temperado, e a região Neotropical, que de um modo geral predomina o clima tropical, conforme a classificação biogeográfica da América Latina e do Caribe (Morrone 2005). Nesta classificação o extremo-sul do Rio Grande do Sul estaria na região Chaqueña, uma grande região que engloba desde parte do nordeste brasileiro, entrando pelo sertão e seguindo através do Chaco argentino para chegar nos pampas uruguaios e gaúchos. A própria Chaqueña é subdividida e a porção que reúne o sul do Rio Grande do Sul, Uruguai e a bacia do prata na Argentina, denomina-se de província do Pampa (Morrone 2005). O Pampa a despeito de seu solo

fértil está sofrendo degradação pela atividade de pastoreio de grandes rebanhos de ovinos e bovinos, animais introduzidos nesta região por imigrantes europeus (Porto 2002). A fauna de herbívoros desta região é composta atualmente por veados, capivaras e antas e tem se discutido se rebanhos de bovinos e ovinos realmente estão causando impacto por imprimir uma estratégia alimentar realizada por grande herbívoros presentes nesta região em um passado recente (do final do Plioceno até Pleistoceno) (Quadros & Pillar 2002). As populações de bovinos e ovinos vivem hoje em altas densidades e muitos locais da planície costeira, campos sulinos e floresta semidecidual foram desmatados para introdução da pecuária nestas localidades (MMA 2000). Esta influência também foi sentida no Uruguai e na província de Buenos Aires, Argentina (Paz & Bassagoda 2002, Parosi 2002).

A influência deste impacto na fauna de Muscidae no extremo sul do Rio Grande do Sul pode ser percebida através da análise do modelo de distribuição das espécies nestas localidades. O modelo de séries logarítmicas (Fisher *et al.* 1943) implica que as comunidades são menos independentes, necessitam de altas taxas de imigração para a manutenção de grandes números de espécies raras (Preston 1948), sendo que em comunidades em que há alta dominância, o modelo prevê menos espécies ocorrendo do que o observado em baixas abundâncias (Magurran 1988). A explicação biológica deste modelo está na colonização dos locais em intervalos de tempo aleatórios, preenchendo uma porção constante do recurso restante, caracterizando pequenas amostras, estressadas ou pioneiras, sendo que os efeitos estatísticos são estocásticos ou então se devem ao fato de existirem comunidades não-interativas como percebido por Rodríguez-Fernández (2004) para as localidades de Colombo, Ponta Grossa e Guarapuava, com taxas de nascimentos e mortes independentes (Gotelli & Graves 1996). O pequeno número de espécies com alta abundância e o grande número de

espécies com baixa abundância são predições do modelo, sugerindo um cenário onde um ou poucos fatores dominam a ecologia da comunidade (Magurran 1988).

A ocorrência das manchas de vegetação ao longo dos cursos d'água no extremo sul do Rio Grande do Sul causada pela fragmentação do habitat é muito semelhante à forma que a vegetação assume em períodos glaciais, onde as florestas ou matas estão presentes próximas à alta umidade. Neste cenário, grande parte da América do Sul apresentaria biomas abertos, caracterizados como savana, estepes ou campos (Webb 1991). Nestas pequenas manchas, representações de uma conformação de ocorrência em um passado recente (18 a 21 mil anos atrás) (Bolzon & Marchiori 2002), subsistem populações de espécies que provavelmente sejam tolerantes a esta fragmentação.

Este trabalho respondeu as questões iniciais de (1) quais espécies de muscídeos podem ser coletados com armadilha Malaise nos quatro ambientes do extremo-sul do Rio Grande do Sul? Foram coletados 99 espécies. (2) Quais espécies são mais abundantes? Espécies do gênero *Bithoracochaeta*, *Limnophora* e *Phaonia* sp. 1. (3) o esforço amostral nestas áreas foi suficiente? De acordo com o estimador Chao1, podem ser coletadas de 12 a 40% espécies a mais. (4) Qual local apresenta maior riqueza de espécies? Ao desconsiderar o efeito amostral, não há diferença na riqueza específica entre Capão do Leão, Morro Redondo e Pelotas. (5) a qual modelo de distribuição de espécies se ajusta e qual o significado biológico destes modelos? A distribuição das espécies das localidades de Arroio Grande, Capão do Leão e Pelotas se ajustaram ao modelo de séries logarítmicas com a predominância de dois ou três taxa devido a diminuição da diversidade de ambientes e flora da região causado pelo impacto da pecuária.

- Abele, L.G. & Walters, K. (1979). The stability-time hypothesis: Reevaluation of the data. *American Naturalist* 114: 559 - 568.
- Alonso, M.T.A. (1977). *Vegetação*, 80 – 110. In: *Geografia do Brasil – Região Sul*, vol. 5 IBGE, Rio de Janeiro, 534 p.
- Basset, Y. & Kitching, R.L. (1991). Species number, species abundance and body length of arboreal arthropods associated with an Australian rainforest tree. *Ecological Entomology* 16: 391 – 402.
- Bolzon, R.T. & Marchiori, J.N.C. (2002). A vegetação no sul da América: perspectiva paleoflorística. 5 – 24. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Breeland, S.G. & Pickard, E. (1965). The malaise trap-na efficient and unbiased mosquito collecting device. *Mosquito News* 25: 19 – 21.
- Boulinier, T., Nichols, J.D. Sauer, J.R., Hines, J.E. & Pollock, K.H. (1998). Estimating species richness: the importance of heterogeneity in species detectability. *Ecology* 79: 1018 – 1028.
- Bunge, J. & Fitzpatrick, M. (1993). Estimating the number of species; a review. *Journal American Statistics Association* 88: 364-373.
- Caldas, A. & Robbins, R.K. (2003). Modified pollard transects for assessing tropical butterfly abundance and diversity. *Biological Conservation* 110: 211 – 219.
- Carvalho, C.J.B. de de & Couri, M.S. (1991). Muscidae, Fanniidae e Calliphoridae (Diptera) do Projeto Maracá, Roraima, Brasil. *Acta Amazônica* 21: 35 – 43.

- Carvalho, C.J.B. de & Couri, M.S. (2002). Part I. Basal groups. 17 – 132. *in*: C.J.B. de Carvalho (ed.). *Muscidae (Diptera) of neotropical region: taxonomy*. Editora Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 287 p.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. (2005). A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa* 860: 1 - 282.
- Chao, A. (1984). Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265 – 270.
- Chao, A. (1987). Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics* 43: 783 – 791.
- Colwell, R.K. (2005). EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994). Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of Royal Society of London B* 345: 101 - 118.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302 - 1303.
- Cornell, H.V. (1999). Unsaturation and regional influences on species richness in ecological communities: a review of the evidence. *Ecoscience* 6: 303 - 315.
- Costacurta, N., Marinoni, R.C. & Carvalho, C.J.B. de (2003). Fauna de Muscidae (Díptera) em três localidades do estado do Paraná, capturada com armadilha malaise. *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 389 – 397.

- Costacurta, N.C., Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005). Descriptions of new species with a key to identification of the genus *Neodexiopsis* Malloch (Diptera, Muscidae) in Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 49: 353 - 366.
- Costacurta, N.C. & Carvalho, C.J.B. de (2005). Taxonomy of *Neurotrixa* Shannon & Del Ponte (Diptera: Muscidae) with description of new species from southern Brazil. *Neotropical Entomology* 34: 927 - 932.
- Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2002). Part II. Apical groups. 133 – 286. *in*: C.J.B. Carvalho (ed.). *Muscidae (Diptera) of neotropical region: taxonomy*. Editora Universidade Federal do Paraná. Curitiba.
- Couri, M.S. & Pont, A.C. (2000). Cladistics analysis of Coenosiini (Diptera: Muscidae: Coenosiinae). *Systematic Entomology* 25: 373 – 392.
- Dutra, R.R.C. & Marinoni, R.C. (1994a). Insetos capturados com armadilha Malaise na Ilha do Mel, Baía de Paranaguá, Parná, Brasil. I. Composição ordinal. *Revista Brasileira de Zoologia* 11: 227 – 245.
- Dutra, R.R.C. & Marinoni, R.C. (1994b). Insetos capturados com armadilha Malaise na Ilha do Mel, Baía de Paranaguá, Parná, Brasil. II. Tabanidae (Diptera). *Revista Brasileira de Zoologia* 11: 247 – 256.
- Engstrom, R.T. & James, F.C. (1981). Plot size as a factor in winterbird-population studies. *Condor* 83: 34 – 41.
- Erwin, T.L. (1988). The tropical forest canopy. The heart of biotic diversity. 109 – 127. *in*: Wilson, E.O. (ed.). *Biodiversity*. National Academy Press.
- Evans, F.C. & Owen, D.F. (1965). Measuring insect flight activity with a Malaise trap. *Papers on the Michigan Academy of Science, Arts and Letters* 50: 89 – 94.
- Ferrar, P. (1987). *A Guide to the Breeding Habits and Immature Stages of Diptera Cyclorrhapha*. Copenhagen, E. J. Brill / Scandinavian Science Press, part 1.

- Fisher, R.A., Corbet, A.S. & Williams, C.B. (1943). The relation between the number of species and the number of the individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42 – 58.
- Ganho, N. G. & Marinoni, R.C. (2003). Fauna de Coleoptera no Parque estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. Abundância e riqueza das famílias de capturadas através de armadilha Malaise. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 727 – 736.
- Gotelli, N. & Colwell, R.K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379 – 391.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, U.S.A.
- Greenberg, B. (1971). *Flies and disease. Ecology, classification and biotic associations*. New Jersey, Princeton University Press, Vol. I, 586 p.
- Gressitt, J.L. & Gressitt, M.K. (1962). An improved Malaise trap. *Pacific Insects* 4: 87 – 90.
- Itepa. (1998). Banco de dados da zona sul – RS. Boletim Informativo Nº 9. UCPel, Ed. Educat. 209 p.
- Juillet, J.A. (1963). A comparison of four types of traps used for capturing flying insects. *Canadian Journal of Zoology* 41: 219 – 223.
- Kremen, C., Colwell, R.K., Erwin, T.L. & Murphy, D.D. (1993). Arthropod assemblages: their use as indicators in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796 – 808.
- Kunin, W.E & Gaston, K.J. (1993). The biology of rarity: patterns, causes and consequences. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 298 – 301.

- Leite, P.F. (2002). Contribuição ao conhecimento fitoecológico do Sul do Brasil. 51 – 74. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Löhr, P.W. (1996). Hoverflies (Diptera, Syrphidae) from Malaise traps in Angermanland, coastal northern Sweden. *Entomologisk Tidskrift* 111: 79 – 82.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.
- Magurran, A.E. (1988). *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.
- Malaise, R. (1937). A new insect trap. *Entomologisk Tidskrift* 58: 148 – 160.
- Marinoni, L. & Almeida, G.L. (2000). Abundância e sazonalidade das espécies de Hydropsichidae (Insecta, Trichoptera) capturadas em armadilha luminosa no estado do Paraná. *Revista Brasileira de Zoologia* 17: 283 – 299.
- Marinoni, L. & Bonatto, S.R. (2002). Abundância e sazonalidade de três espécies de Syrphidae (Insecta, Diptera) capturadas e armadilha Malaise no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 95 – 104.
- Marinoni, L., Miranda, G.F.G. & Thompson, F.C. (2004). Abundância e riqueza de espécies de Syrphidae (Diptera) em área de borda e interior de floresta no Parque estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 553 – 559.
- Marinoni, R.C. & Dutra, R.R.C. (1991). Levantamento da Fauna entomológica no Estado do Paraná. I. Introdução. Situações climáticas e florísticas de oito pontos de coleta. Dados faunísticos de agosto de 1986 a julho de 1987. *Revista Brasileira de Zoologia* 8: 31 – 73.

- Marinoni, R.C. & Dutra, R.R.C. (1996). Levantamento da Fauna Entomológica no Estado do Paraná. II. Ctenuchidae (Lepidoptera). *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 435 – 461.
- Marinoni, R.C. & Dutra, R.R.C. (1997). Famílias de Coleoptera capturadas com armadilha Malaise em oito localidades do Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 751 – 770.
- Marinoni, R.C. & Ganho, N.G. (2003). Sazonalidade de *Nyssodrysina lignaria* (Bates) (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae), no Estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 141 – 152.
- Marinoni, R.C., Dutra, R.R.C. & Casagrande, M.M. (1997). Levantamento da Fauna entomológica no Estado do Paraná. III. Saturniidae (Lepidoptera). *Revista Brasileira de Zoologia* 14: 473 – 495.
- Marinoni, R.C., Dutra, R.R.C & Mielke, O.H.H. (1999). Levantamento da Fauna entomológica no Estado do Paraná. IV. Sphingidae (Lepidoptera). *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 223 – 240.
- Martson, N. (1965). Recent modifications in the design of Malaise insects trap with a summary of the insects represented in collections. *Journal of Kansas Entomological Society* 38: 154 – 162.
- Mathews, R.W. & Mathews, J.R. (1970). Malaise trap studies of flying insects in a New York Mesic Forest. I. Ordinal composition and seasonal abundance. *Journal of New York Entomological Society* 78: 52 – 59.
- Mathews, R.W. & Mathews, J.R. (1983). Malaise traps. The Townes model catches more insects. *Contribution to American Entomological Institute* 20: 428 – 432.
- May, R.M. (1988). How many species on earth? *Science* 241: 1441 - 1449.

- McAleece, N. (1998). Software BioDiversity professional beta. The Natural History Museum and the Scottish Association for Marine Science. User's Guide and application published at: <http://www.nhm.ac.uk/zoology/bdpro>.
- MMA. (2000). Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos.
- Moreira, A.A.N. & Lima, G.R. (1977). Relevo, 1 – 34. Geografia do Brasil – Região Sul, vol. 5 IBGE, Rio de Janeiro.
- Morrone, J.J. (2005). Biogeographic areas and transition zones of Latin América and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analysis of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467 – 494.
- Morse, D.R., Stork, N.E. & Lawton, J.H. 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecological Entomology* 13: 25 – 37.
- Nihei, S.S. (2004). Sistemática e biogeografia de Muscini (Diptera, Muscidae). Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Entomologia) - UFPR. 212p.
- Nihei, S.S. (2005). A review of the Neotropical genus *Sarcopromusca* Townsend (Diptera: Muscidae) with a key to species and a redescription of *S. sarcophagina* (Wulp). *Zootaxa* 1004: 51 – 64.
- Nimer, E. (1977). Clima, 35 – 79. Geografia do Brasil – Região Sul, vol. 5 IBGE, Rio de Janeiro, 534 p.
- Novotný, V. (1993). Spatial and temporal components of species diversity in Auchenorrhyncha (Insecta: Hemiptera) communities of Indochinese montane rain Forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 93 – 100.
- Palmer, M.W. (1990). The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71: 1195 – 1198.

- Parodi, L.R. (2002) Las regiones fitogeográficas Argentinas. 25 – 34. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Paz, E.A. & Bassagoda, M.J. (2002). Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. 35 – 50. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Pechuman, L.L. & Burton, J.J.S. (1969). Seasonal distribution of Tabanidae (Diptera) at Texas hollow, New York in 1968. *Mosquito News* 29: 216 – 220.
- Porto, M.L. (2002). Os campos sulinos: sustentabilidade e manejo. 119 – 138. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Preston, F.W. (1948). The commonness and rarity of species. *Ecology* 29: 254 – 283.
- Pruess, K.P. & Pruess, N.C. (1966). Note on a Malaise trap for determining flight direction of insects. *Journal of Kansas Entomological Society* 39: 98 – 102.
- Quadros, F.L.F. & Pillar, V.P. (2002). Transições floresta-campo no Rio Grande do Sul. 109 – 118. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Rodriguez-Fernández, J.I. (2004). Estrutura e diversidade de assembléias de Muscidae (Diptera) em alguns biótopos do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas (Entomologia) - UFPR. 50p.
- Scatolini, D. & Pentead-Dias, A.M. (2003). Análise faunística de Braconidae (Hymenoptera) em três áreas de mata nativa do estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 187 – 195.
- Schoener, T.W. (1987). The geographic distribution of rarity. *Oecologia* 74: 161 – 173.
- Simberloff, D. (1978). Use of rarefaction and related methods in ecology. In: *Biological Data in Water Pollution Assessment: Quantitative and Statistical Analyses*, eds

- Dickson K.L., Cairns J. Jr & Livingston R.J., pp. 150-165. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, PA, U.S.A.
- Simberloff, D. (1986). Are we on the verge of a mass extinction in tropical rain forests? In: Dynamics of Extinction, ed. Elliott D.K., pp. 165-180. John Wiley & Sons, New York.
- Skidmore, P. (1985). The biology of Muscidae of the world. Dordrecht Junk Publishers, XIV + 550 p.
- Soberón, J. & Llorente, J. (1993). The use of species accumulation functions for the predictions of species richness. *Conservation Biology* 7: 480 – 488.
- Southwood, T.R.E. (1978). Ecological Methods – With particular reference to the study of insect populations. Ed. Chapman & Hall. 2ª ed, XXIII + 524 p.
- Steyskal, G.C. (1981). Bibliography of the Malaise trap. *Proceedings of Entomological Society of Washington* 83: 225 – 229.
- Teixeira, M.B. & Neto, A.B.C. (1986) Vegetação. In: IBGE. Levantamento dos Recursos Naturais. Rio de Janeiro: IBGE, vol. 33 cap. 4 541 – 632.
- Tipper, J.C. (1979). Rarefaction and rarefaction – the use and abuse of a method in paleoecology. *Paleobiology* 5: 423 – 434.
- Townes, H. (1972). A light-weight Malaise trap. *Entomological News*, 83: 239 – 247.
- Vandermeer, J., Cerda, I.G., Boucher, D., Perfecto, I. e Ruiz, J. (2000). Hurricane disturbance and tropical tree species diversity. *Science* 290: 788 – 791.
- Vieira, E.F. & Rangel, S.S. (1988). Planície costeira do Rio Grande do Sul: Geografia física, vegetação e dinâmica sócio-econômica. Porto Alegre, Sagra.
- Waechter, J.L. (2002). Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. 93 – 108. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.

Webb, S.D. (1991). Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*
17: 266 – 280.

Padrões de co-ocorrência das espécies de Muscidae (Diptera) no extremo-sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

Resumo: Regras de assembleias podem gerar padrões de co-ocorrência de espécies em uma comunidade que é governada pela competição interespecífica. Para verificar isto, foram coletados dados de ocorrência de espécies de Muscidae (Diptera) em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul, utilizando armadilha Malaise entre julho de 2002 e junho de 2003. Foram usados modelos nulos para gerar comunidades não estruturadas pela competição e foi avaliado o padrão gerado utilizando quatro modelos: geral, guildas tróficas, guildas taxonômicas e estações. Em cada modelo foi testado índice de co-ocorrência c-score em dois conjuntos de algoritmos, um com linhas fixas variando as colunas e outro com a frequência absoluta de indivíduos por espécie como uma medida de pesagem para as linhas variando as colunas. Para o c-score, ocorreram dois padrões distintos, dependentes da bateria de algoritmos utilizados. Para os algoritmos sem pesagem, a distribuição das espécies foi randômica para qualquer um dos modelos testados com exceção do inverno no modelo de estações. Para os algoritmos que consideraram a abundância das espécies houve estruturação influenciada pela hierarquia dos modelos. Nas guildas taxonômicas houve dois padrões distintos e dependentes da utilização dos nichos. Um diz respeito àquelas espécies que utilizam fezes de bovinos para o desenvolvimento larval e outro padrão faz menção às espécies que se desenvolvem em matéria orgânica vegetal em decomposição ou em ambientes líquidos. O primeiro grupo apresentou distribuição aleatória e o segundo foi segregado pelas interações dentro das subfamílias. Nesse sentido, uma das regras de assembleias emerge como explicação a partir de interações competitivas, mas fatores ambientais e

auto-ecológicos podem também estar determinando a distribuição das espécies de Muscidae no extremo-sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

Palavras-chaves: competição, regras de assembléias, co-ocorrência, guildas.

Abstract: Coccurrence pattern of the species of Muscidae (Diptera) at southerern Brazil. Community assembly rules specify patterns of species co-occurrence dictated by interspecific competition. We collected data on the occurrence and abundance of muscoid flies in four localities at southern Brazil using trap Malaise between July of 2002 and June of 2003 to test one general assembly rule: reduced co-occurrence of species among communities. We used null models to generate random communities unstructured by competition and we evaluated the generated pattern using four models: general, trophic guilds, taxonomic guilds and seasons. In each model we tested co-occurrence index c-score in two batteries of algorithms, one with fixed lines varying the columns and other with the abundance for species as a weighting measure. The c-score occurrence two different patterns, dependent of the battery of used algorithms. For the algorithms without weighting, the distribution of the species was random to any one of the models tested except for the winter in the model of seasons and for the algorithms that considered the abundance of the species there was structuring influenced by the of the hierarchy of the models. In the taxonomic guilds there were two patterns different and dependent of the use of the niches. One concerns those species that use feces of bovine for the larval development and other pattern makes mention the species that grow in vegetable organic matter in decomposition or in liquid environmental. The first group presented random distribution and the second was segregated by the interactions inside of the sub families. In that sense, one of the rules of assemblies emerges as explanation starting from competitive interactions, but you factor environmental and

auto-ecological they can also be determining the distribution of the species of Muscidae at southern Brazil.

Keywords: competition, assembly rules, co-occurrence, guild.

Introdução

Um tema importante em ecologia de comunidades é que a distribuição de espécies em uma área pode ser governada por regras de assembléias determinísticas (Cody e Diamond 1975), que enfatizam a importância das interações interespecíficas com duas premissas básicas: (1) espécies que sobrepõem muito no uso do recurso (Diamond 1975) não podem coexistir e (2) espécies que coexistem diferem no tamanho corpóreo ou morfologia trófica por um mínimo crítico que permita a elas explorarem diferentes recursos (Grant & Schluter 1984).

Muitos tipos de regras que explicam a co-ocorrência têm sido descritos, incluindo razões de tamanho corpóreo (Dayan & Simberloff 1994), estados favorecidos (Fox & Brown 1993), proporcionalidade de guildas (Wilson 1989) e características do ambiente que proporcionam associações de espécies (Keddy & Weiher 1999). O modelo de Diamond (1975) foi o mais testado (Gotelli 1999).

Para saber se as regras de assembléias determinam a estrutura de comunidades naturais, têm sido utilizados modelos nulos que se baseiam na aleatorização de dados ecológicos ou amostras de uma distribuição conhecida ou imaginada, onde processos ecológicos e/ou evolutivos determinam as análises, sendo que a randomização é desenhada para produzir um padrão que pode ser esperado na ausência do mecanismo que se está testando (Gotelli & Graves 1996).

São modelos que possibilitam o teste de hipóteses no melhor sentido estatístico na procura de padrões (Gotelli 2001). Processos podem ser usados para prever padrões e o reconhecimento dos padrões pode levar a previsões sobre as consequências das manipulações em comunidades naturais (Harvey *et al.* 1983).

O principal processo a ser testado é a competição interespecífica. Neste contexto, espera-se que seja mais forte entre congêneres dentro de uma guilda (Root 1967), grupo funcional ou grupo taxonômico (Simberloff & Dayan 1991) do que entre grupos com diferentes modos de utilização do nicho. O número de espécies dentro de uma guilda também seria limitado pela competição e as escolhas dos grupos a serem analisados sugerem que guildas ecológicas são as unidades mais apropriadas para revelar padrões a partir de interações competitivas (Diamond 1975), já que a análise de grandes grupos taxonômicos como famílias, podem não revelá-los (Connor & Simberloff 1979), o que levaria a um efeito de diluição (Diamond & Gilpin 1982, Gilpin & Diamond, 1982).

Os processos ecológicos em Diptera são geralmente testados em escala local ou em laboratório quanto aos efeitos densidade-dependente (principalmente com Calliphoridae, ver Von Zuben *et al.* 1993), agregação e coexistência em carcaças (com Calliphoridae, ver Moura 2004) e em frutos ou cogumelos (com Drosophilidae, ver Sevenster & VanAlphen 1996). Com relação a Muscidae, as informações são escassas sobre a forma de estruturação de suas comunidades, apesar de ser um grupo de muscóides com grande importância para saúde pública e medicina veterinária (Carvalho *et al.* 2002).

Muscidae compreende mais de 4500 espécies em 180 gêneros, sendo que na Região Neotropical foram identificadas 846 espécies e 84 gêneros (Carvalho *et al.* 2005). Os habitats das larvas destas espécies são extremamente variáveis, tais como

fezes e carcaças de animais, matéria orgânica vegetal em decomposição, fungos (cogumelos), ninhos de pássaros e tocas de mamíferos. Podem ser fitófagos e ainda desenvolverem-se em meio líquido ou semilíquido, como lama, margens de rios e tocos de árvores. Nestes habitats, as larvas dos muscídeos podem ser saprófagas, predadoras facultativas de terceiro instar, predadoras obrigatórias e podem causar míases em pássaros. Os adultos apresentam hábitos fitófagos, saprófagos, predadores e hematófagos (Skidmore 1985). Por causa disso algumas espécies estão muito associadas ao homem e as suas habitações, assim como os animais domesticados, principalmente gado bovino e aves de criação (Carvalho *et al.* 2002), onde *Musca domestica* Linnaeus, 1758, *Stomoxys calcitrans* (L., 1758) e *Haematobia irritans* (L., 1758) causam sérios prejuízos econômicos (Greenberg 1971).

Modelos nulos (Gotelli & Graves 1996) foram usados para a realização de três questionamentos a respeito da distribuição das espécies entre as quatro localidades do Rio Grande do Sul (ver Capítulo I) amostradas neste trabalho: (1) A segregação de espécies é o mecanismo que estrutura as assembléias de Muscidae no bioma Campos Sulinos? (2) Qual o efeito dos diferentes agrupamentos ecológicos e taxonômicos nessa estruturação? (3) O tamanho das populações influencia estes padrões?

Material e Métodos

Coleta do material

O material para estudo foi obtido de coletas realizadas em quatro pontos no extremo sul do Rio Grande do Sul, localizados nos municípios de Arroio Grande (32°13'22''S, 53°11'57''W), Capão do Leão (31°48'16''S, 52°24'13''W), Morro Redondo (31°40'22''S, 52°35'30''W) e Pelotas (31°44'39''S, 52°13'22''W) (A

descrição detalhada das localidades está no capítulo I). Foi utilizada armadilha do tipo Malaise conforme Capítulo I. O material foi coletado semanalmente entre 29 de junho de 2002 e 27 de junho de 2003, totalizando 52 amostras em cada localidade. Os espécimes foram montados e identificados de acordo com Carvalho & Couri (2002), Couri & Carvalho (2002), Nihei (2004, 2005), Costacurta & Carvalho (2005) e Costacurta *et al.* (2005).

Análises de Co-ocorrência

Modelos

1. Geral – foi levado em consideração uma matriz de presença e ausência para todas as espécies de Muscidae para as quatro localidades amostradas.
2. Guildas tróficas – neste modelo foram construídas sete matrizes, duas matrizes para os hábitos das larvas, duas matrizes para os hábitos dos adultos e três matrizes para os hábitos das larvas mais os adultos de acordo com Skidmore (1985). Cada matriz foi analisada independentemente.
3. Guildas taxonômicas - conforme as hipóteses de classificação de acordo com Skidmore (1985), Carvalho (1989), Couri & Carvalho (2003) e Carvalho *et al.* (2005).
4. Estações – Foi construída uma matriz conforme o modelo geral para cada estação do ano, totalizando quatro matrizes analisadas independentemente uma da outra.

Procedimento de análise

As matrizes obtidas a partir dos modelos propostos foram analisadas no software EcoSim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001a) para busca de padrões não-aleatórios de co-ocorrência. Foram produzidas 5000 matrizes com um valor do índice de co-ocorrência para cada matriz. Após diversas iterações foi produzida uma distribuição de frequências dos valores obtidos e comparados ao valor do índice de co-ocorrência da matriz original, calculando-se a probabilidade do índice original ao longo da distribuição.

Como índice de estruturação de comunidades, baseando-se nas interações de espécies, foi escolhido o c-score (Stone & Roberts 1990). Este índice é a média das “unidades de tabuleiro” (“checkerboard units”) calculadas para todos os pares de espécies que ocorrem ao menos uma vez no mesmo grupo. A unidade de tabuleiro é uma submatriz de acordo com:

	Amostra 1	Amostra 2
Espécie 1	0	1
Espécie 2	1	0

ou

	Amostra 1	Amostra 2
Espécie 1	1	0
Espécie 2	0	1

O numero de unidades de tabuleiro (CU) para cada par de espécies é calculado da seguinte forma:

$$CU = (r_i - S)(r_j - S)$$

onde r_i e r_j são os números de locais onde as espécies i e j foram coletadas, e S é o número de locais onde ambas as espécies foram coletadas juntas. O c-score é um índice correlacionado negativamente a co-ocorrência de espécies, portanto em uma

comunidade estruturada pela competição, o c-score mostra-se significativamente maior do que o esperado pelo acaso.

A hipótese nula a ser testada é que a presença de uma dada espécie de muscóideo não influencia a ocorrência de outras espécies, não havendo por isso evidência de um processo determinístico influenciando a distribuição das espécies.

As comunidades nulas para o índice de co-ocorrência c-score foram construídas com os seguintes algoritmos (Gotelli 2000, Gotelli & Entsminger 2001a):

- Linhas Fixas (F_L) X Colunas Fixas (F_C): nesta simulação, as somas das linhas e colunas da matriz original são preservadas. Depois, cada comunidade randômica contém o mesmo número de espécies da comunidade original (o total da coluna fixa), e cada espécie ocorre na mesma frequência como na matriz original (o total das linhas fixa; Connor & Simberloff 1979). Este algoritmo tem boas propriedades estatísticas (frequência baixa de erros do Tipo I e do Tipo II) quando são testados em matrizes randômicas e estruturadas (Gotelli 2000). Possuem poderosa capacidade de detecção de padrões em conjuntos de dados ruidosos quando usado c-score.
- Linhas fixas (F_L) X Colunas proporcionais (P_C): Esta simulação mantém o número de espécies fixo para cada local e então randomiza a ocorrência das espécies entre os locais, o que significa que as espécies chegam aos locais aleatoriamente sendo a probabilidade de ocorrência proporcional ao número de espécies observadas.

Pesagem (W): como medida de pesagem, foi modificado o modelo utilizado por Gotelli & Ellison (2002), onde no lugar de serem utilizadas linhas fixas, foi utilizada a frequência absoluta de indivíduos para cada espécie nos quatro locais como uma medida

do tamanho das populações para a região amostrada, confrontando esta paisagem para as linhas conforme:

- Linhas com paisagem (W) X Colunas Fixas (F_C);
- Linhas com paisagem (W) X Colunas proporcionais (P_C).

Todas as simulações foram realizadas com o algoritmo “swap”, no qual a matriz original é re-amostrada repetidas vezes gerando submatrizes aleatórias (Stone & Roberts 1990, mas ver também Gotelli 2000, Gotelli & Entsminger 2001b, 2003), e foi obtido o tamanho do efeito estandardizado (Standardized effect size) (TEE) que é calculado como a média dos índices observados (índices simulados) sobre o desvio padrão (índices simulados). Esta métrica é análoga ao TEE que é usado em meta-análises (Gurevicht *et al.* 1992). É uma escala dos resultados presentes em unidades de desvio padrão que permitem comparações significativas entre diferentes testes.

Resultados

Foram coletados 5599 espécimes ao longo de um ano de experimento, sendo distribuídos entre 99 espécies e 35 gêneros de muscídeos nas quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul, Brasil.

No modelo geral, onde foram consideradas todas as espécies coletadas, o padrão de co-ocorrência foi aleatório nos algoritmos $F_L \times F_C$ e $F_L \times P_C$. Já para os algoritmos $W \times F_C$ e $W \times P_C$ houve segregação entre as espécies (Tabela I).

Assembléias compostas por espécies que possuem larvas com hábito saprófago não foram estruturadas por nenhum dos algoritmos testados, diferentemente das assembléias compostas por espécies que possuem larvas com hábito de predação, que seguiram o modelo geral (Tabela II).

Quando analisada a influência dos hábitos dos adultos das espécies de Muscidae, a estruturação das assembleias seguiu o modelo geral, ou seja, houve influência da paisagem (Tabela III).

Ainda em relação as guildas tróficas, as assembleias formadas pelas espécies que possuem larvas e adultos com hábito saprófago foram colonizadas aleatoriamente, independentemente da frequência dos indivíduos nestes locais. Já as assembleias formadas por espécies que possuem larvas com hábito de predação e adultos saprófagos e as assembleias compostas por espécies com hábito de predação, tanto no estágio larval quanto no estágio de adulto, foram estruturadas quando se levou em consideração a paisagem (W). De outra maneira, a distribuição foi aleatória (Tabela IV).

Entre os modelos propostos para as guildas taxonômicas, as assembleias compostas pela subfamília Phaoniinae e as assembleias formadas pela subfamília Coenosiinae mostraram-se estruturadas da mesma maneira, onde a paisagem influenciou significativamente neste padrão de distribuição (Tabelas V, VI, VII, VIII).

Muitos modelos não tiveram todas as subfamílias representadas na análise de co-ocorrência devido a baixa representatividade dos táxons ou então devido ao fato de que em algumas subfamílias de alguns modelos, as espécies que compunham as assembleias estavam representadas em todas as localidades.

No modelo de estações do ano houve forte segregação das espécies nas assembleias analisadas através dos algoritmos que consideraram a paisagem, sendo que no restante, a distribuição foi aleatória com exceção do inverno, onde no algoritmo $F_L \times F_C$ houve segregação das espécies (Tabela IX).

Houve estruturação das comunidades a partir da segregação das espécies quando consideradas as simulações realizadas com os algoritmos WxF e WxP (tamanho das populações), seguindo uma organização hierárquica conforme o esquema proposto (Fig.

1). Nesse esquema, o modelo geral levou em consideração à inclusão de muitos pares de espécies que não estavam interagindo na análise (p. ex. larvas aquáticas ou semi-aquáticas e larvas coprófagas). Para controlar este efeito, foram repetidas as análises para guildas tróficas (hábitos das larvas e dos adultos) e guildas taxonômicas (levando em consideração que espécies que pertencem a agrupamentos taxonômicos que compartilham similaridades de nichos). Nestes casos, as análises dos modelos com algoritmos de pesagem foram altamente estruturados pela segregação de espécies.

Tabela I – Modelo geral de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito standardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	p	TEE
	0,364			
$F_L \times F_C$		0,363	0,230	0,513
$F_L \times P_C$		0,364	0,412	0,006
$W \times F_C$		0,213	0,000	4,804
$W \times P_C$		0,214	0,000	4,758

Tabela II – Modelo de guildas tróficas, submodelo hábito das larvas, de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito standardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Submodelo	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Saprófaga		0,194			
	$F_L \times F_C$		0,194	1,000	0,000
	$F_L \times P_C$		0,204	0,465	-0,241
	$W \times F_C$		0,288	0,314	-0,573
	$W \times P_C$		0,194	0,364	-0,463
Predadora		0,368			
	$F_L \times F_C$		0,366	0,240	0,660
	$F_L \times P_C$		0,368	0,409	-0,023
	$W \times F_C$		0,203	0,000	4,952
	$W \times P_C$		0,204	0,000	5,015

Tabela III – Modelo de guildas tróficas, submodelo hábito dos adultos, de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Submodelo	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Saprófago		0,411			
	$F_L \times F_C$		0,405	0,123	1,180
	$F_L \times P_C$		0,436	0,131	-1,116
	$W \times F_C$		0,270	0,002	2,776
	$W \times P_C$		0,293	0,011	2,305
Predador		0,201			
	$F_L \times F_C$		0,200	0,435	0,058
	$F_L \times P_C$		0,225	0,133	-1,117
	$W \times F_C$		0,095	0,008	2,768
	$W \times P_C$		0,096	0,006	2,872

Tabela IV – Modelo de guildas tróficas, submodelo hábito das larvas e adultos, de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Submodelo	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Saprófaga – Saprófaga		0,194			
	$F_L \times F_C$		0,194	1,000	0,000
	$F_L \times P_C$		0,209	0,410	-0,395
	$W \times F_C$		0,288	0,314	-0,573
	$W \times P_C$		0,194	0,364	-0,463
Predadora – Saprófago		0,460			
	$F_L \times F_C$		0,448	0,075	1,766
	$F_L \times P_C$		0,479	0,209	-0,685
	$W \times F_C$		0,278	0,001	3,221
	$W \times P_C$		0,301	0,002	2,794
Predadora - Predador		0,201			
	$F_L \times F_C$		0,200	0,435	0,058
	$F_L \times P_C$		0,225	0,132	-1,117
	$W \times F_C$		0,095	0,008	2,841
	$W \times P_C$		0,096	0,006	2,872

Tabela V – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Skidmore (1985), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Subfamílias	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Reinwardtiinae		0,205			
	$F_L \times F_C$		0,220	0,380	-0,925
	$F_L \times P_C$		0,219	0,364	-0,350
	$W \times F_C$		0,178	0,387	0,266
	$W \times P_C$		0,161	0,302	0,484
Coenosiinae		0,254			
	$F_L \times F_C$		0,247	0,178	0,944
	$F_L \times P_C$		0,282	0,161	-0,980
	$W \times F_C$		0,136	0,015	2,386
	$W \times P_C$		0,144	0,017	2,233
Phaoniinae		0,493			
	$F_L \times F_C$		0,473	0,144	1,175
	$F_L \times P_C$		0,512	0,306	-0,347
	$W \times F_C$		0,258	0,002	3,073
	$W \times P_C$		0,286	0,006	2,571

Tabela VI – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Carvalho (1989), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Subfamílias	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Mydaeinae		0,679			
	$F_L \times F_C$		0,616	0,138	1,472
	$F_L \times P_C$		0,571	0,290	0,675
	$W \times F_C$		0,559	0,296	0,562
	$W \times P_C$		0,524	0,269	0,651
Coenosiinae		0,153			
	$F_L \times F_C$		0,157	0,356	-0,662
	$F_L \times P_C$		0,168	0,227	-0,666
	$W \times F_C$		0,074	0,020	2,325
	$W \times P_C$		0,073	0,018	2,393
Phaoniinae		0,479			
	$F_L \times F_C$		0,461	0,187	0,933
	$F_L \times P_C$		0,478	0,438	0,017
	$W \times F_C$		0,217	0,002	3,323
	$W \times P_C$		0,237	0,002	3,088

Tabela VII – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Couri & Carvalho (2003), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Subfamílias	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Muscinae		0,333			
	$F_L \times F_C$		0,395	0,278	-1,124
	$F_L \times P_C$		0,334	0,473	-0,005
	$W \times F_C$		0,458	0,350	-0,497
	$W \times P_C$		0,380	0,465	-0,181
Phaoniinae		0,524			
	$F_L \times F_C$		0,475	0,095	1,645
	$F_L \times P_C$		0,523	0,453	0,007
	$W \times F_C$		0,202	0,003	3,245
	$W \times P_C$		0,252	0,007	2,604
Coenosiinae		0,209			
	$F_L \times F_C$		0,211	0,529	-0,323
	$F_L \times P_C$		0,224	0,252	-0,546
	$W \times F_C$		0,111	0,022	2,179
	$W \times P_C$		0,111	0,022	2,250

Tabela VIII – Modelo de guildas taxonômicas, submodelo Carvalho *et al.* (2005), de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p , probabilidade; F_L , linha fixa; F_C , coluna fixa; P_C , coluna proporcional; W , pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Subfamílias	Algoritmo	V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Muscinae		0,255			
	$F_L \times F_C$		0,276	0,608	-0,557
	$F_L \times P_C$		0,302	0,302	-0,816
	$W \times F_C$		0,295	0,420	-0,275
	$W \times P_C$		0,310	0,391	-0,354
Azeliinae		0,900			
	$F_L \times F_C$		1,031	0,345	-1,377
	$F_L \times P_C$		0,704	0,299	0,686
	$W \times F_C$		0,974	0,496	-0,155
	$W \times P_C$		0,570	0,243	0,734
Cyrtoneurinae		0,319			
	$F_L \times F_C$		0,271	0,077	2,079
	$F_L \times P_C$		0,328	0,403	-0,147
	$W \times F_C$		0,157	0,062	1,636
	$W \times P_C$		0,193	0,089	1,351
Phaoniinae		0,479			
	$F_L \times F_C$		0,461	0,187	0,933
	$F_L \times P_C$		0,478	0,438	0,017
	$W \times F_C$		0,217	0,002	3,323
	$W \times P_C$		0,237	0,001	3,088
Mydaeinae		0,439			
	$F_L \times F_C$		0,430	0,407	0,355
	$F_L \times P_C$		0,499	0,282	-0,537
	$W \times F_C$		0,451	0,483	-0,071
	$W \times P_C$		0,482	0,414	-0,299

Coenosiinae	0,201			
F _L X F _C		0,200	0,435	0,058
F _L X P _C		0,225	0,132	-1,117
W X F _C		0,095	0,008	2,841
W X P _C		0,096	0,006	2,872

Tabela IX – Modelo de co-ocorrência das assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul entre as estações do ano. V_{obs}, valor observado; V_{esp}, valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade; F_L, linha fixa; F_C, coluna fixa; P_C, coluna proporcional; W, pesagem. Valores em negrito representam as assembléias estruturadas.

Subfamílias	Algoritmo	V _{obs}	V _{esp}	P	TEE
Inverno		0,612			
	F _L X F _C		0,595	0,012	3,108
	F _L X P _C		0,633	0,120	-0,695
	W X F _C		0,366	0,000	4,239
	W X P _C		0,398	0,001	3,586
Primavera		0,532			
	F _L X F _C		0,533	0,495	-0,344
	F _L X P _C		0,528	0,467	0,297
	W X F _C		0,271	0,000	5,987
	W X P _C		0,266	0,000	6,081
Verão		0,724			
	F _L X F _C		0,713	0,067	1,693
	F _L X P _C		0,752	0,222	-0,725
	W X F _C		0,382	0,000	5,723
	W X P _C		0,440	0,000	4,550
Outono		0,813			
	F _L X F _C		0,818	0,388	-0,467
	F _L X P _C		0,854	0,078	-1,579
	W X F _C		0,578	0,001	3,065
	W X P _C		0,604	0,005	2,426

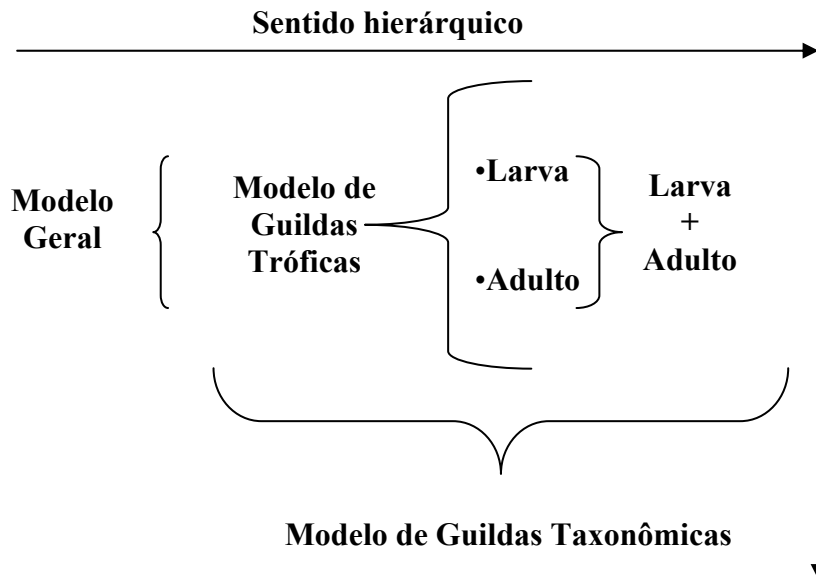


Figura 1 – Esquema da classificação hierárquica segundo os modelos testados de acordo com modelos nulos.

Discussão

Vários aspectos influenciam a distribuição das espécies. Podemos citar alguns fatores como por exemplo: a capacidade de adaptação das espécies a uma determinada localidade (Pielou & Pielou 1968); o efeito Icarus (espécies com alto poder de dispersão e necessidades ecológicas semelhantes) (Colwell & Winkler 1984); a escala espacial de observação; as condições de conservação das áreas amostradas; a semelhança entre os ambientes e a relação histórica das espécies coletadas (Gotelli & Graves 1996, Weiher & Keddy 1999, Gotelli & McCabe 2002).

Dípteros muscóideos são bons dispersores e colonizadores e isso se deve ao fato de usar recursos efêmeros e discretos, irregulares na disponibilidade e tamanho no espaço e no tempo, como o observado em carcaças (Moura 2004). Existe pouca informação sobre a utilização dos nichos e a capacidade de propagação das espécies de Muscidae o que restringe a avaliação desta influência nos padrões de co-ocorrência na Região Neotropical.

A capacidade de adaptação depende das características do ambiente e da disponibilidade do nicho de criação, estando associada a fatores que dizem respeito às interações intra e interespecíficas, o que pode ser inferido através dos padrões encontrados na natureza, já que o complexo de interações determina o sucesso da colonização (Floren *et al.* 2001). Além disso, o tamanho das populações de cada espécie nos respectivos ambientes, pode servir como uma medida do tamanho do nicho, onde o aumento das populações pode estar associado a maior disponibilidade de recurso, podendo ser causado pelo aumento da fragmentação das áreas que por sua vez causa a ruptura das regras de assembleias (Weiher & Keddy 1999). A fragmentação das áreas aumenta a abundância das espécies mais tolerantes a estas mudanças, favorecendo a invasão das comunidades por outras espécies que modificam a estrutura das comunidades em curto espaço de tempo, influenciando a estrutura das assembleias das espécies nativas (Gotelli & Arnett 2000, Sanders *et al.* 2003).

Capacidade de adaptação e potencial de dispersão são características que podem ser influenciadas pela distância entre os nichos, estando por isso, relacionados à escala espacial. Em escalas menores, o padrão de distribuição das espécies tem aparecido de forma aleatória (Sale & Williams 1982, Sale 1984, Findley & Findley 1985, Gotelli & Ellison 2002) e em escalas maiores o padrão é não-aleatório (Belwood & Hughes 2001, Gotelli & Ellison 2002). Nestes casos, além dos fatores mencionados, a análise de co-

ocorrência pode ser sensível aos padrões históricos (Cracraft 1988) e a heterogeneidade ambiental (Cornell & Lawton 1992).

O tamanho das populações das espécies influenciou na estrutura das comunidades de Muscidae satisfazendo duas premissas para a utilização destes algoritmos: (1) diz respeito ao sucesso da espécie em um dado ambiente, já que o tamanho da sua população pode ser relacionado ao sucesso reprodutivo das fêmeas e a capacidade de transformação dos recursos em indivíduos e (2); que algumas espécies ocorrem mais freqüentemente do que outras e por isso algumas combinações ocorrem mais comumente, o que leva pares de espécies comuns serem encontradas mais repetidamente do que os pares de espécies raras (Harvey *et al.* 1983). Neste caso, o tamanho das populações invoca uma dominância ecológica, já verificada para formigas (Cerdeira *et al.* 1997, Gotelli & Ellison 2002) e pássaros na Amazônia (Graves & Gotelli 1993). O problema de se utilizar a paisagem é a dificuldade de se quantificar o tipo de erro estatístico (Gotelli & Entsminger 2001a).

O tamanho das populações das espécies de Muscidae pode dar suporte a uma das regras de assembléias de Diamond (1975); espécies co-ocorrendo menos freqüentemente do que o esperado pelo acaso. A maioria das regras foi derivada das análises de populações insulares de vertebrados (Gotelli 1999) e recentemente tem se confirmado para populações de formigas (Gotelli & Ellison 2002), muscídeos em escalas maiores (Rodríguez-Fernández 2004) e em comunidades de plantas e animais não parasitos (Gotelli & MacCabe 2002), apesar de Ribas & Schoereder (2002) salientarem que muitas associações podem ser atribuídas a outros processos biológicos e eventos estocásticos, além da competição.

Além do menor número de co-ocorrências entre as espécies de Muscidae, a estruturação destas comunidades pode estar sendo influenciada por distúrbios

ambientais como o causado pela pecuária no bioma Campos Sulinos (MMA 2000). Esta alternativa deve ser considerada ao se analisar a aleatoriedade da distribuição das espécies de Muscinae, Mydaeinae e Cyrtoneurinae (Tabela VIII) que são atraídas por matéria orgânica animal em decomposição (Linhares 1981, Carvalho *et al.* 1984, d’Almeida 1992, 1993, Mendes & Linhares 1993, Marchiori *et al.* 1999), sendo que as espécies de Muscinae têm forte associação com fezes de bovinos (Skidmore 1985).

Estes resultados ressaltam a importância da decomposição do modelo geral de análise das comunidades de Muscidae em modelos de guildas tróficas conforme esquema proposto (Fig. 1). Esses modelos foram estruturados pelos predadores como constatado para as comunidades de muscídeos do Paraná, Brasil (Rodríguez-Fernández 2004).

As guildas tróficas são compostas pelas guildas taxonômicas. Por exemplo, o modelo de guilda trófica que levou em consideração as assembléias compostas por espécies que possuem os hábitos das larvas e adultos foi altamente estruturado para aquelas assembléias que tinham espécies com larvas predadoras e adultos saprófagos. Estas assembléias são compostas por espécies que pertencem às subfamílias Cyrtoneurinae, Mydaeinae e Phaoniinae (Carvalho *et al.* 2005), que foram analisadas independentemente no modelo de guildas taxonômicas (Tabela VIII), revelando o seguinte padrão de estruturação para as espécies de Muscidae: espécies de Muscinae, Mydaeinae e Cyrtoneurinae com distribuição aleatória e de Phaoninae e Coenosiinae segregados pelo tamanho das populações.

As espécies de Phaoniinae são encontradas principalmente em matéria orgânica vegetal em decomposição e os Coenosiinae em ambientes líquidos ou semilíquidos. Os adultos de Phaoniinae são saprófagos enquanto que os de Coenosiinae são predadores vorazes (Skidmore 1985).

A segregação foi mais evidente nos modelos temporais como o das estações, onde o inverno apresentou menos co-ocorrências. Este é outro fato muito relevante na construção dos modelos de co-ocorrência, já que pode haver parcelamento do recurso ao longo do tempo como verificado para formigas (Campos & Schoereder 2001).

A aleatoriedade ocorre entre as espécies que possuem disponibilidade de recursos em abundância no ambiente, facilitando a coexistência, o que poderia entrar em acordo com o modelo de agregação e coexistência, caso o mecanismo seja comprovado (Shorrocks *et al.* 1979, Atkinson & Shorrocks 1984, Hanski 1981, Ives 1988) se forem realizadas coletas em bolos fecais de bovinos. Este modelo tem sido desenvolvido principalmente com organismos que utilizam recursos efêmeros como os dípteros (Moura 2004), sendo que associações positivas são fenômenos reais ao longo do tempo (Sevenster 1996, Sevenster & van Alphen 1996).

A segregação está ocorrendo entre aquelas espécies que tiveram seus nichos modificados pela ação antrópica (Weiher & Keddy 1999), faltando verificar como se dá esta partição ao longo do tempo (Albrecht & Gotelli 2000). Portanto, o alto impacto antropocêntrico nas áreas coletadas, com alta fragmentação das áreas naturais no Rio Grande do Sul, causada principalmente pela pecuária de corte e a transformação de mata ou campo nativo em área de pastagem (Vieira & Rangel 1988, Porto 2002, MMA 2000) pode estar determinando a estrutura das comunidades de muscídeos no extremo-sul do Rio Grande do Sul, sendo que este distúrbio está alterando a distribuição e abundância dessas espécies de duas maneiras distintas. Uma maneira diz respeito àquelas espécies adaptadas aos substratos produzidos pela criação de animais para consumo humano como bovinos. Outra estrutura está se formando, baseando-se na dominância ecológica que determina as relações entre as espécies pela competição entre organismos muito similares na maneira de utilização do nicho ao longo do tipo de ambiente.

Voltando aos questionamentos anteriores, a segregação de espécies é o mecanismo que estrutura as assembléias de Muscidae no bioma Campos Sulinos? Qual o efeito dos diferentes agrupamentos ecológicos e taxonômicos nessa estruturação? Não. O padrão de distribuição das espécies não evidencia segregação quando utilizadas matrizes de presença e ausência, independentemente do agrupamento.

O tamanho das populações influencia estes padrões? Sim. O padrão de co-ocorrência das espécies é influenciado pela frequência absoluta, como uma medida do tamanho relativo das populações, evidenciando alta segregação em todos os modelos com as seguintes ressalvas a esta conclusão: o tipo de erro estatístico associado a pesagem em matrizes de co-ocorrência é de difícil visualização e a utilização da frequência de uma população nesta pesagem pode estar sendo influenciada pela proximidade do sítio de criação de espécies (Ribas & Schoereder 2002), apesar deste padrão se repetir em algumas localidades (Capítulo I).

Referências Bibliográficas

- Albrecht, M. & Gotelli, N.J. (2000). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134 – 141.
- d’Almeida, J.M. (1992). Calyptrate Diptera (Muscidae and Anthomyidae) of the State of Rio de Janeiro - I. Synanthropy. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 87: 381 – 386.
- d’Almeida, J.M. (1993) Capture of Calyptrate flies with different breeding substrates on beaches in Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 88: 215 – 220.

- Atkinson, W.D. & Shorrocks, B. (1984). Aggregation of larval Diptera over discrete and ephemeral breeding sites: the implications for coexistence. *American Naturalist* 124: 336–351.
- Belwood, D.R. & Hughes, T.P. 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. *Science* 292:1532 – 1534.
- Campos, R.B.F. & Schoereder, J.H. (2001). Dominance and resource temporal partitioning in pasture ants. *Sociobiology* 38: 539 – 550.
- Carvalho, C.J.B. de. (1989). Classificação de Muscidae (Diptera): uma proposta através da análise cladística. *Revista Brasileira de Zoologia* 6: 627 – 648.
- Carvalho, C.J.B. de, Almeida, J.R. & Jesus, C.B. (1984). Dípteros sinantrópicos de Curitiba e arredores (Paraná, Brasil). I. Muscidae. *Revista Brasileira de Entomologia* 28: 551 – 560.
- Carvalho, C.J.B. de & Couri, M.S. (2002). Part I. Basal groups. 17 – 132. *in*: C.J.B. Carvalho (ed.). *Muscidae (Diptera) of neotropical region: taxonomy*. Editora Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 287 p.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. (2005). A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa* 860: 1 - 282.
- Carvalho, C.J.B. de, Moura, M.O. & Ribeiro, P.B. (2002). Chave para adultos de dípteros (Muscidae, Fanniidae, Anthomyiidae) associados ao ambiente humano no Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 46: 107 – 114.
- Cerdá, X., Retana, J. & Cros, S. (1997). Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology* 66: 363 – 374.
- Cody, M.L. & Diamond, J.M. (1975). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.

- Colwell, R.K. & Winkler, D.W. (1984). A null model for null models in biogeography. 344 – 359. in: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Strong Jr., D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. e Thistle, A.B. (eds.). Princeton University Press.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. (1979). The assembly of species communities: chance or competition. *Ecology* 60: 1132 – 1140.
- Cornell, H.V. & Lawton, J.H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspectives. *Journal of Animal Ecology* 61: 1 – 12.
- Costacurta, N.C. & Carvalho, C.J.B. de (2005). Taxonomy of *Neurotrixa* Shannon & Del Ponte (Diptera: Muscidae) with description of new species from southern Brazil. *Neotropical Entomology* 34: 927 - 932.
- Costacurta, N.C., Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005). Descriptions of new species and key to identification to Neotropical genus *Neodexiopsis* Malloch (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*.
- Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2002). Part II. Apical groups. 133 – 286. in: C.J.B. Carvalho (ed.). *Muscidae (Diptera) of neotropical region: taxonomy*. Editora Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 287 p.
- Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de de. (2003). Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Díptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 63(2): 223 – 232.
- Cracraft, J. (1988). Deep-history biogeography: retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Systematic Zoology* 37: 221 – 236.
- Dayan, T. & Simberloff, D. (1994). Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *American Naturalist* 143: 462 – 477.

- Diamond, J.M. (1975). Assembly of species communities. 342 – 444. In: Cody, M.L. e Diamond, J.M. (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.
- Diamond, J.M. & Gilpin, M.E. (1982). Examination of the “null” model of Connor and Simberloff for species co-occurrence on islands. *Oecologia* 52: 64 – 74.
- Findley, J.S. & Findley, M.T. (1985). A search for pattern in butterfly fishes communities. *American Naturalist* 126: 800 – 816.
- Floren, A., Freking, A., Biehl, M., & Lisenmair, K.E. (2001). Anthropogenic disturbance change the structure of arboreal tropical ant communities. *Ecography* 24: 547 – 554.
- Fox, B.J. & Brown, J.H. (1993). Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67: 358 – 370.
- Gilpin, M.E. & Diamond, J.M. (1982). Factors contributing to non-randomness in species co-occurrence on islands. *Oecologia* 52: 75 – 84.
- Gotelli, N.J. (1999). How do communities come together? *Science* 286: 1684–1685.
- Gotelli, N.J. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606–2621.
- Gotelli, N.J. (2001). Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography* 10: 337 – 343.
- Gotelli, N.J. & Arnett, A.E. (2000). Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecology Letters* 3: 257–261.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2002). Biogeography at a regional scale: determinants of ant species density in New England bogs and forests. *Ecology* 83: 1604–1609.

- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001a). EcoSim: null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. At: <http://homepages.together.net/gentsmin/ecosim.htm>.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001b). Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the Knight's Tour. *Oecologia* 129: 281–291.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2003). Swap algorithms in null model analysis. *Ecology* 84: 532 – 535.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). Null models in ecology. Smithsonian Inst. Press.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091–2096.
- Grant, P. & Schluter, D. (1984). Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. 201 – 231. in: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Strong Jr., D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. e Thistle, A.B. (eds.). Princeton University Press.
- Graves, G.R. & Gotelli, N.J. (1993). Assembly of avian mixed-species flocks in Amazonian. *Proceedings of National Academy of Sciences in USA* 90: 1388 – 1391.
- Greenberg, B. (1971). Flies and disease. Ecology, classification and biotic associations. New Jersey, Princeton University Press, Vol. I, 586 p.
- Gurevicht, J., Morrow, L.L., Wallace, A. & Walsh, J.S. (1992). A meta-analysis of field experiments on competition. *American Naturalist* 140: 539 – 572.
- Hanski, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37: 306 – 312.
- Harvey, PH., Colwell, R.C., Silvertown, J.W. & May, R.M. (1983). Null models in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 189 – 211.

- Ives, A.R. (1988). Aggregation and the coexistence of competitors. *Annales Zoologici Fennici* 25: 75 – 88.
- Keddy, P. & Weiher, E. (1999). The scope and goals of research on assembly rules. 1 - 20 p. in: Weiher, E. e Keddy, P. (eds.). *Ecological assembly rules: perspectives, advances and retreats*. Cambridge university Press.
- Linhares, A.X. (1981). Synanthropy of Muscidae, Fanniidae and Anthomyiidae (Diptera) in the city of Campinas, São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 25: 231 – 243.
- Marchiori, C.H., Oliveira, A.T. & Linhares, A.X. (1999). Espécies de *Spalangia* (Hymenoptera: Pteromalidae) como inimigos naturais de *Cyrtoneurina paraescita* (Diptera: Muscidae) Couri, 1955, em fezes bovinas no Sul Goiano. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* 51: 50 – 51.
- Mendes, J. & Linhares, A.X. (1993). Atratividade por iscas, sazonalidade e desenvolvimento ovariano em várias espécies de Muscidae (Diptera). *Revista Brasileira de Entomologia* 37: 289 – 297.
- MMA. (2000). Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos Sulinos.
- Moura, M.O. (2004). Variação espacial como mecanismo promotor da coexistência em comunidades de insetos necrófagos. *Revista Brasileira de Zoologia* 21: 409 – 419.
- Nihei, S.S. (2004). Sistemática e biogeografia de Muscini (Diptera, Muscidae). Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Entomologia) - UFPR. 212p.
- Nihei, S.S. (2005). A review of the Neotropical genus *Sarcopromusca* Townsend (Diptera: Muscidae) with a key to species and a redescription of *S. sarcophagina* (Wulp). *Zootaxa* 1004: 51 – 64.

- Pielou, D.P. & Pielou, E.C. (1968). Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. *Journal of Theoretical Biology* 21: 202 – 216.
- Porto, M.L. (2002). Os campos sulinos: sustentabilidade e manejo. 119 – 138. in: *Fitogeografia do Sul da América. Ciência & Ambiente*. Universidade Federal de Santa Maria.
- Ribas, C.R. & Schoereder, J.H. (2002). Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia* 131: 606 – 611.
- Rodríguez-Fernández, J.I. (2004). Estrutura e diversidade de assembléias de Muscidae (Diptera) em alguns biótopos do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas (Entomologia) - UFPR. 50p.
- Root, R.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monograph* 37: 317 – 350.
- Sale, P.F. (1984). The structure of communities of fish on coral reefs and the merit of a hypothesis-testing, manipulative approach to ecology. 478 – 490. in: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Strong Jr., D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. e Thistle, A.B. (eds.). Princeton University Press.
- Sale, P.F. & Williams, D.McB. (1982). Community structure of coral reef fishes: are the patterns more than those expected by chance? *American naturalist* 120: 121 – 127.
- Sanders, N.J., Gotelli, N.J., Heller, N.E. & Gordon, D.M. (2003). Community disassembly by an invasive species. *Proceedings National of Academy Science of EUA* 100: 2474 – 2477.
- Sevenster, J.G. (1996). Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology*. 65: 297 – 307.

- Sevenster, J.G. & Van Alphen, J.J.M. (1996). Aggregation and coexistence. II. A neotropical *Drosophila* community. *Journal of Animal Ecology*. 65: 308 – 324.
- Shorrocks, B., Atkinson, W.D. & Charlesworth, P. (1979). Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal of Animal Ecology* 48: 899 – 908.
- Skidmore, P. (1985). The biology of the Muscidae of the world. Dordrecht, Dordrecht Kunk Publishers.
- Simberloff, D. & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115 – 143.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74 – 79.
- Vieira, E.F. & Rangel, S.S. (1988). Planície costeira do Rio Grande do Sul: Geografia física, vegetação e dinâmica sócio-econômica. Porto Alegre, Sagra.
- Von Zuben, C.J., Reis, S.F., Val, J.B.R., Godoy, W.A.C & Ribeiro, O.B. (1993). Dynamics of a mathematical model of *Chrysomya megacephala* (Diptera: Calliphoridae). *Journal Medical of Entomology* 30: 443 – 448.
- Weiher, E. & Keddy, P. (1999). Ecological assembly rules: perspectives, advances and retreats. Cambridge university Press.
- Wilson, J.B. (1989). A null model of guild proportionality, applied to stratification of a New Zealand temperate rain Forest. *Oecologia* 80: 263 – 267.

Proporcionalidade de guildas em assembléias de Muscidae (Diptera) no bioma

Campos Sulinos, Rio Grande do Sul, Brasil.

Resumo: **Proporcionalidade de guildas em assembléias de Muscidae (Diptera) no bioma Campos Sulinos, Rio Grande do Sul, Brasil.** Foi examinada a representação de muscideos dentro de assembléias em quatro locais no bioma campos sulinos, sul do Rio Grande do Sul, Brasil. As assembléias foram classificadas de acordo com representação de guildas taxonômicas e tróficas. Para isso foram criadas matrizes de presença e ausência para cada guilda nas assembléias que foram submetidas a análise de co-ocorrência do programa EcoSim usando os índices c-score e v-ratio. Foi testada a relação entre a riqueza local e riqueza macroregional (Região Neotropical) pelo teste de qui-quadrado no que diz respeito à proporcionalidade de guildas. A competição não foi o mecanismo estruturador das guildas das assembléias de Muscidae no bioma Campos Sulinos. A riqueza macroregional das guildas taxonômicas pode ser um fator que tenha forte influência na composição das guildas de Muscidae.

Palavras-chaves: estados favorecidos, competição, co-ocorrência, riqueza regional.

Abstract: **Guild proportionality in assemblages of Muscidae (Diptera) in the Southern Fields biome, Rio Grande do Sul, Brazil.** We examined the representation of muscids flies within assemblages at four sites in the southern Brazil. Assemblages were classified according to representation of taxonomic and trophic guilds and we created separate presence-absence matrices for each guild in the assemblages and analyzed each matrix using EcoSim's co-occurrence analysis and we used index of community structure c-score. We tested the proportionality between local richness and

macroregional (Neotropical Region) richness through the test of chi-square. In these analyses we tested the hypothesis Fox and Wilson and didn't structure the communities in what says respect to the competition for the trophic and taxonomic guilds. The macroregional richness of the taxonomic guilds is represented in the places of Rio Grande do Sul and Paraná, having a larger proportion of species of Phaoniinae and Coenosiinae in all of the muscids assemblages that it interferes in the analysis of the guild proportionality.

Keywords: favored states, competition, co-occurrence, regional richness.

Introdução

Uma aplicação clássica em ecologia é a divisão de recursos entre espécies formando comunidades que são construídas a partir de grupos que compartilham similaridades ecológicas ou filogenéticas (Blondel 2003). Neste contexto, o termo guilda diz respeito às semelhanças no modo de utilização dos recursos por um grupo de espécies (Root 1967) que limitam-no ao manejo do nicho, determinando o padrão de co-existência em uma comunidade (Hutchinson 1959) e constituindo uma das regras de assembléias (Diamond 1975).

Se as espécies são limitadas pela disponibilidade dos recursos, é mais provável que a competição estruture a comunidade a partir de grupos funcionais ou guildas do que no conjunto de espécies analisadas. Se a competição é importante nestes agrupamentos, espera que a proporção relativa de espécies dentro de cada guilda seja estável entre as comunidades de várias espécies e entre os vários grupos (Wilson 1989, Wilson & Whittaker 1995). Ao contrário disso, têm-se encontrado que certas guildas

são mais susceptíveis a extinção local do que outras, freqüentemente mudando a proporcionalidade de guildas como uma resposta à mudança na diversidade ou tamanho da área (Terborgh 1974, Faaborg 1982, Simberloff & Dayan 1991, Stouffer & Bierregaard 1995). E mais, membros de uma guilda são freqüentemente correlacionados com o tamanho corpóreo, um fator que geralmente está associado com a vulnerabilidade de extinção (Terborgh 1974).

O padrão resultante tem sido chamado de proporcionalidade de guilda (Wilson 1989, Wilson 1999), estados favorecidos (Fox 1987, Fox 1999) e razão constante de predador/presa (Pimm 1991). De acordo com o modelo de Fox (1987), a proporção de espécies dentro das guildas não é totalmente homogênea entre as comunidades, sendo que cada guilda ou grupo funcional é igualmente representado conforme o número de espécies. Quando as comunidades são igualmente representadas dentro das guildas, isto é considerado como um estado favorecido. Por exemplo, em uma comunidade composta de três guildas, a composição das espécies de (1,1,1), (1,1,2) ou (2,2,1) podem ser consideradas estados favorecidos, mas já (1,3,1), (0,1,2) ou (2,2,0) podem ser classificados todos como estados não-favorecidos, onde a abundância relativa das espécies de seus grupos tróficos não são independentes uma das outras, pelo contrário, estavam ligadas.

O mecanismo que rege esta regra de assembléia (estados favorecidos) é uma extensão da hipótese de compressão do nicho de MacArthur & Wilson (1967). Quando a competição interespecífica aumenta, a variedade de habitats ocupados (ou mais corretamente, o espaço procurado) mostra uma diminuição, ou pelo menos mostra uma alteração.

A hipótese nula freqüentemente implícita é que a freqüência relativa de guildas na assembléia representa uma amostra aleatória do conjunto de espécies regional. Dois

desvios deste modelo nulo são possíveis: a diferença na frequência da guilda entre o conjunto regional de espécies e assembléia pode ser muito grande ou muito pequena, sendo que ambas possuem importância biológica. Quando os desvios são muito grandes, certas guildas são super ou sub-representadas nas assembléias locais. Em particular, muitos autores notaram esta aparente “desarmonia” em faunas de aves em ilhas pequenas quando comparadas a grandes assembléias continentais (Gotelli & Graves 1996). No entanto, Gotelli & Graves (1990) esperavam alguns desvios para o número esperado de espécies em uma guilda por causa dos erros de amostragem. Famílias ou grupos que são super-representados geralmente possuem ampla distribuição geográfica e maior tamanho corpóreo (Gotelli & Graves 1990).

Estes pequenos desvios esperados na frequência das guildas têm sido considerados um padrão aceito como uma regra de assembléia. A explicação é que interações bióticas, como a competição entre diferentes grupos funcionais ou a predação entre diferentes teias alimentares, limitam a estrutura da comunidade, como por exemplo o verificado para as razões de predadores e presas (Pimm 1991). Como Diamond (1975) observou, a competição por recursos é a responsável pela frequência uniforme de diferentes grupos funcionais. No entanto, a hipótese de Fox (1987) é menos restritiva do que a de Diamond (1975) que foi restrita a espécies relacionadas. Grupos funcionais podem ser formados por espécies sem relacionamento filogenético e podem incluir espécies que são unidas por convergência na morfologia e estratégia de obtenção de recursos (Fox & Brown 1993). Espécies em diferentes grupos funcionais podem diferir no tamanho corpóreo (Fox & Kirkland 1992) sendo que os grupos funcionais podem ser definidos *a priori* para serem testados posteriormente.

Tem havido muito debate em torno do método mais apropriado para determinar expectativas nulas nestes estudos (Fox & Brown 1995, Wilson 1995a, 1995b, Stone *et*

al. 1996, Fox 1999, Simberloff *et al.* 1999, Brown *et al.* 2000, 2002, Stone *et al.* 2000). Esta disputa tem focado nos padrões de observação dos limites geográficos e de incidência (padrões de alopatria e simpatria) representados nos modelos nulos. Fox & Brown (1995), Fox (1999) e Brown *et al.* (2000, 2002) argumentaram que a competição pode influenciar os padrões de incidência e posição geográfica, o que por sua vez tem influência nas assembléias locais. Desta maneira, não seria apropriado excluir estes fatores dos modelos desenvolvidos para comunidades apesar de que modelos que incluem estes fatores podem sofrer de Efeito Narciso (Colwell & Winkler 1984). Ao contrário, Wilson (1995a), Simberloff *et al.* (1999) e Stone *et al.* (2000) afirmaram que os padrões de limite geográfico e funções de incidência podem ser representados em modelos nulos porque a rejeição do modelo é um artefato do fato de que as espécies diferem nas suas frequências de ocorrência e tem limites geográficos de diferentes tamanhos e em diferentes locais. Padrões de incidência e posição dos limites geográficos, necessariamente, não são funções da competição dentro das assembléias (Stone *et al.* 2000).

Muitos muscídeos abrangem mais de uma classe de recurso, o que torna muito difícil de se trabalhar em um nível de microhabitat, sendo que alguns grupos são mais específicos como por exemplo, as espécies de Muscinae e algumas de Cyrtoneurinae que têm nítida preferência por fezes de ungulados e de outros mamíferos e aves, enquanto que as espécies de alguns grupos como *Mydaea*, *Myospila*, *Limnophora*, *Helina* e *Phaonia* podem variar muito (Skidmore 1985, Ferrar 1987).

Levando em consideração que as guildas tróficas (Rodríguez-Fernández 2004) e taxonômicas (Capítulo II) têm forte influência no padrão de ocorrência dos muscídeos, este trabalho foi desenvolvido para responder os seguintes questionamentos: (1) as assembléias de muscídeos se enquadram nas regras de assembléias que levam em

consideração as guildas? (2) Há relação entre a proporção de espécies das guildas locais e regional? (3) Existe relação entre a abundância e a riqueza em cada localidade?

Material e Métodos

Coleta do material

O material para estudo foi obtido de coletas realizadas em quatro pontos no extremo sul do Rio Grande do Sul, localizados nos municípios de Arroio Grande, Capão do Leão, Morro Redondo e Pelotas conforme descrição no Capítulo I. Foi utilizada armadilha do tipo Malaise. O material foi coletado semanalmente entre 29 de junho de 2002 e 27 de junho de 2003, totalizando 52 amostras em cada localidade. Os espécimes foram montados e identificados de acordo com Carvalho & Couri (2002), Couri & Carvalho (2002), Nihei (2004, 2005), Costacurta & Carvalho (2005) e Costacurta *et al.* (2005).

Análises da Proporcionalidade de Guildas

Foram construídos dois modelos de guildas:

1. Guildas tróficas – foram construídas três matrizes que diferenciaram as espécies quanto aos hábitos das larvas, adultos e larvas mais adultos conforme Skidmore (1985).
2. Guildas taxonômicas – foram construídos quatro modelos para subfamílias, um para cada hipótese de classificação conforme Skidmore (1985), Carvalho (1989), Couri & Carvalho (2003) e Carvalho *et al.* (2005). Foi testada uma hipótese que reuniu em

guildas distintas, os diferentes gêneros considerando a proposta filogenética de Nihei (2004) para Muscini.

As matrizes foram analisadas usando o software EcoSim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001) aleatorizando a matriz original e criando um número especificado de pseudomatrizes. Primeiro o índice de co-ocorrência da matriz original foi calculado e em seguida a matriz é aleatorizada (geralmente 1000 vezes), quebrando o padrão que poderia existir. Um índice é calculado para cada matriz aleatorizada, o que permite construir um gráfico (histograma) com todos os 1000 índices calculados, gerando uma distribuição nula. Em seguida os índices observado e calculad são contrastados.

Como índice de estruturação de comunidades baseando-se nas interações de espécies foi escolhido c-score (Stone & Roberts 1990). Todas as simulações foram realizadas com o algoritmo “swap”, obtendo-se ainda o tamanho do efeito estandardizado (TEE) (Capítulo II).

Para construção das matrizes com as respectivas guildas, cada espécie foi classificada dentro de uma guilda que deve ter no mínimo dois táxons associados. As guildas são designações que estão na segunda coluna da matriz conforme esquema abaixo:

	Guildas	Local A	Local B	Local C	Local D
Espécie 1	AAA	0	0	1	1
Espécie 2	AAA	1	1	0	0
Espécie 3	BBB	1	0	1	0
Espécie 4	BBB	0	1	0	1

Nesta análise, o EcoSim mede o grau de significância do índice de co-ocorrência entre as diferentes guildas. Se o índice observado (Iobs) é maior ou menor do que o esperado pelo acaso. Este teste também mede a variância do índice de co-ocorrência entre as guildas. Uma variância muito maior que a média nos informa que as guildas diferem significativamente uma da outra nos seus níveis de co-ocorrência. Uma variância muito reduzida, indica que as guildas são muito similares entre si. Um valor aleatório, indica que as espécies são adicionadas aleatoriamente as guildas (Gotelli & Entsminger 2001).

Estados Favorecidos

A simulação realizada não altera a estrutura da matriz, mas aleatoriza também dentro de cada guilda as guildas entre as diferentes espécies. Se as comunidades são formadas pela seqüência de adição de espécies em diferentes guildas, então há um significativo número de estados favorecidos na assembléia (Stone *et al.* 1996, Gotelli & Entsminger 2001).

Definições das guildas tróficas

Skidmore (1985) definiu os agrupamentos taxonômicos baseando-se na morfologia dos estágios imaturos de Muscidae, principalmente nas larvas das espécies desta família e listou oito características anatômicas que indicam o hábito destas espécies (Skidmore 1985 p. 14), baseando-se principalmente na morfologia do esqueleto céfalo-faríngeo e espiráculos anais. Baseado nisto, se tem dois planos básicos de morfologia do esqueleto céfalo-faríngeo: um que diz respeito às larvas saprófagas que possuem espiráculos anais e mecanismo de sucção bem desenvolvido sem escleritos orais acessórios, caracterizando larvas trimórficas. O outro plano básico diz respeito às

larvas predadoras que possuem escleritos e ganchos orais desenvolvidos, podendo apresentar ou não mecanismo de sucção. As espécies que apresentam mecanismo de sucção são carnívoras facultativas de terceiro instar e as que não possuem mecanismo de sucção são carnívoras obrigatórias. Quanto aos adultos temos três formas: hematófaga com aparelho bucal adaptado a penetração e sucção, lambedor no caso das espécies saprófagas e predador no caso das espécies de Coenosiinae (para maiores detalhes ver Skidmore 1973, 1985, Ferrar 1987).

Guilda é definida como um grupo de espécies que exploram uma mesma classe de recursos de uma mesma maneira (Root 1967). Por isso foram definidas três guildas tróficas ou grupos funcionais para os Muscidae (ver Blondel 2003). Uma guilda de espécies que possuem larvas e adultos saprófagos; uma guilda que possui larvas predadoras e adultos saprófagos e uma guilda que possui larvas e adultos predadores.

Definições das guildas taxonômicas

Simberloff & Dayan (1991) em extensa revisão dos conceitos de guilda e da estrutura de comunidades definiram guilda taxonômica a partir de Schoener (1986) *apud* Simberloff & Dayan (1991) como um grupo de espécies próximas filogeneticamente utilizando uma mesma classe de recursos. Esta definição parte do pressuposto de que espécies taxonomicamente próximas possuem morfologia, fisiologia e comportamento semelhantes, logo, exploram o ambiente de mesma maneira.

Simberloff & Dayan (1991) partiram do pressuposto darwiniano de que espécies co-genéricas apresentam altos níveis de competição (Darwin 1859) porque possuem similaridades taxonômicas e portanto similaridades na forma de utilização do nicho, um paradigma Hutchinsoniano (Hutchinson 1959) de que a competição tende a ocorrer mais acentuadamente em grupos muito similares. Para as análises de proporcionalidade de

guildas e co-ocorrência a constituição das guildas torna-se uma hipótese *a priori* quando as informações sobre o grupo são muito escassas. Neste sentido, foram utilizadas quatro propostas de classificações para Muscidae como guildas taxonômicas, duas delas realizadas a partir da análise filogenética de gêneros (Carvalho 1989, Couri & Carvalho 2003). Uma classificação (Carvalho *et al.* 2005) foi baseada em trabalhos anteriores (Pont 1972) que seguiram a classificação de Hennig (1965). Outra classificação (Skidmore 1985) baseiou-se na taxonomia alfa das formas imaturas conforme descrito para as guildas tróficas.

Para os gêneros foi proposta uma hipótese que leva em consideração o agrupamento das espécies em guildas que na verdade representam os diferentes gêneros de Muscidae neste trabalho, agrupando as espécies de Muscini (*sensu* Nihei 2004) em uma guilda e as espécies de *Cyrtoneurina* e *Cyrtoneuropsis* também em uma guilda.

Análise da riqueza local e regional das guildas taxonômicas e sua proporcionalidade nas comunidades de Muscidae.

Para esta análise foi construída uma tabela com o número de espécies observadas (Sobs) para cada guilda taxonômica (subfamílias) de acordo com Carvalho *et al.* (2005). Em seguida a riqueza de espécies (Sobs) foi contrastada (teste de χ^2) com a riqueza local deste trabalho e dos trabalhos de Costacurta *et al.* (2003) e Rodríguez-Fernández (2004) para o Paraná. Como hipótese foram formuladas H0, onde não há diferença entre a proporção de espécies por guilda taxonômica no Sul do Brasil e a riqueza de espécies por guilda taxonômica na Região Neotropical; e H1, onde o Sul do Brasil e a Região Neotropical diferem na proporcionalidade das guildas.

Análise da relação entre riqueza e abundância por local no bioma Campos Sulinos.

Para esta análise foi construída uma tabela com a riqueza observada de cada guilda taxonômica por local (Sobs) e a abundância relativa destas guildas (Aobs). Em seguida a riqueza de espécies de Muscidae no bioma Campos Sulinos de acordo com a proporção relativa de cada guilda taxonômica foi constratada (teste χ^2) com a abundância relativa das espécies por localidade e por guilda taxonômica.

Foram consideradas como hipóteses para esta análise H0, onde não há diferença entre a proporção de espécies por guilda taxonômica e a abundância no bioma Campos Sulinos e H1, onde a abundância não se relaciona com a riqueza nesta região do Rio Grande do Sul.

Resultados

Guildas tróficas

Em nenhuma das guildas tróficas houve resultados significativos para a proporcionalidade de guildas e estados favorecidos. Houve uma fraca tendência de haver diferença no padrão de co-ocorrência para as guildas das assembléias de espécies, considerando os hábitos de larvas e adultos e somente de adultos, possuindo valores baixos para o TEE, indicando ainda que esta tendência é no sentido de diferenças nos padrões de co-ocorrência (Tabela I).

Guildas Taxonômicas

A análise da proporcionalidade de guildas e de estados favorecidos não revelou nenhum padrão significativo entre as guildas taxonômicas dos modelos testados (Tabela

II), sendo que em algumas guildas o número de pares de espécies proibidas foi maior do que em outros grupos.

A riqueza e abundâncias relativas das guildas taxonômicas (subfamílias) de Muscidae conforme Carvalho *et al.* (2005) está demonstrada na Tabela III.

De acordo com esta análise a fauna descrita de Muscidae é composta de 42% de Coenosiinae, 20% de Phaoniinae, 13% de Azeliinae, 12% de Cyrtoneurinae, 7% de Muscinae e 5% de Mydaeinae. Levando isso em consideração para as localidades do Rio Grande do Sul, a riqueza observada não foi diferente da esperada quando a análise desconsiderou a guilda Azeliinae, indicando ainda, uma alta proporção de espécies em Coenosiinae (Tabela IV).

Esta similaridade entre a riqueza local e a riqueza “macroregional” (Região Neotropical) não foi verificada para as análises das localidades de Costacurta *et al.* (2003), onde a riqueza esperada foi diferente da riqueza observada a 5% de significância (Tabela V).

Também para as localidades de Rodríguez-Fernández (2004), a riqueza esperada foi diferente da observada na ausência de Azeliinae para as localidades Antonina e Jundiá do Sul, sendo que na localidade de maior riqueza, Fênix, o padrão foi semelhante ao encontrado para as localidades do bioma Campos Sulinos (Tabela VI).

A abundância das quatro localidades do Rio Grande do Sul mostrou um padrão bem distinto da riqueza. Houve diferença significativa entre a abundância esperada e a observada principalmente para Phaoniinae e Coenosiinae para o Capão do Leão ($\chi^2=691,874$; $p>0,05$; GL = 5) (Fig. 1) e Pelotas ($\chi^2=358,869$; $p>0,05$; GL = 5) (Fig. 2) e Coenosiinae para o Morro Redondo ($\chi^2=904,248$; $p>0,05$; GL=5) (Fig. 3) e Arroio Grande ($\chi^2=967,080$; $p>0,05$; GL=5) (Fig. 4).

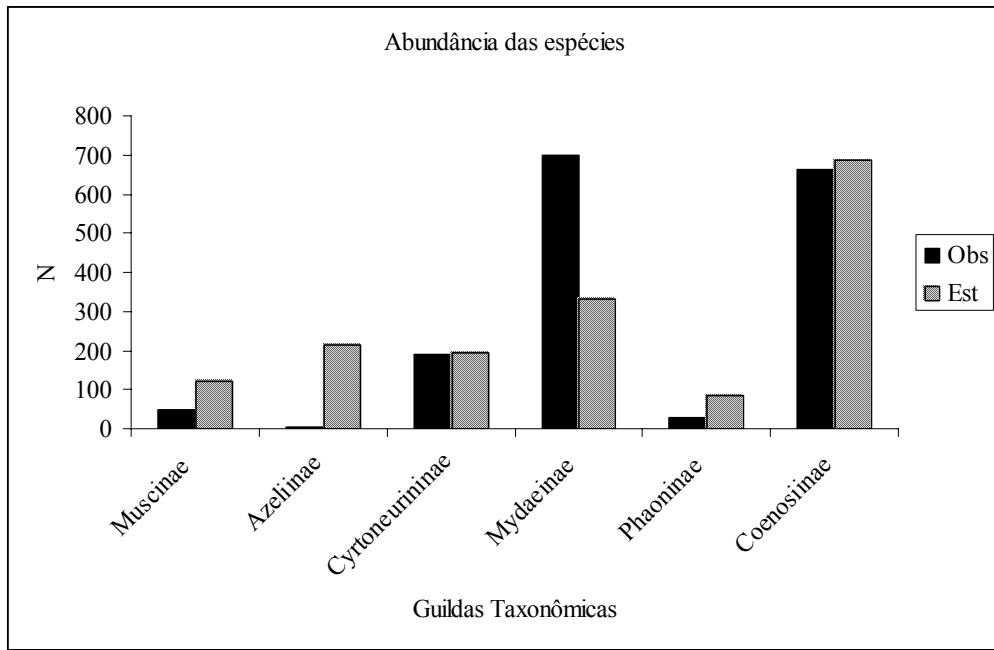


Figura 1 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica do Capão do Leão.

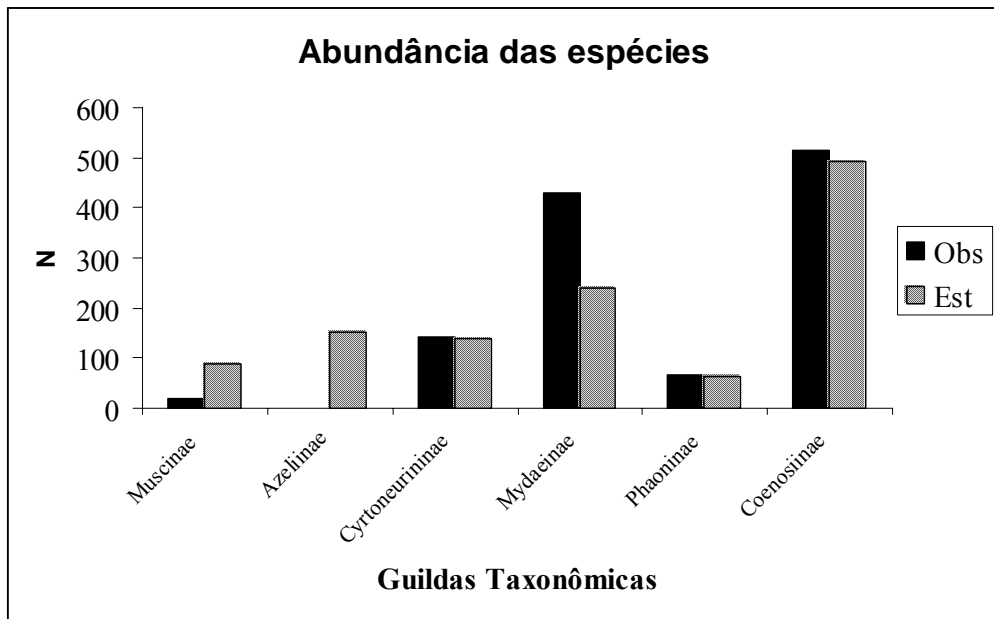


Figura 2 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica de Pelotas.

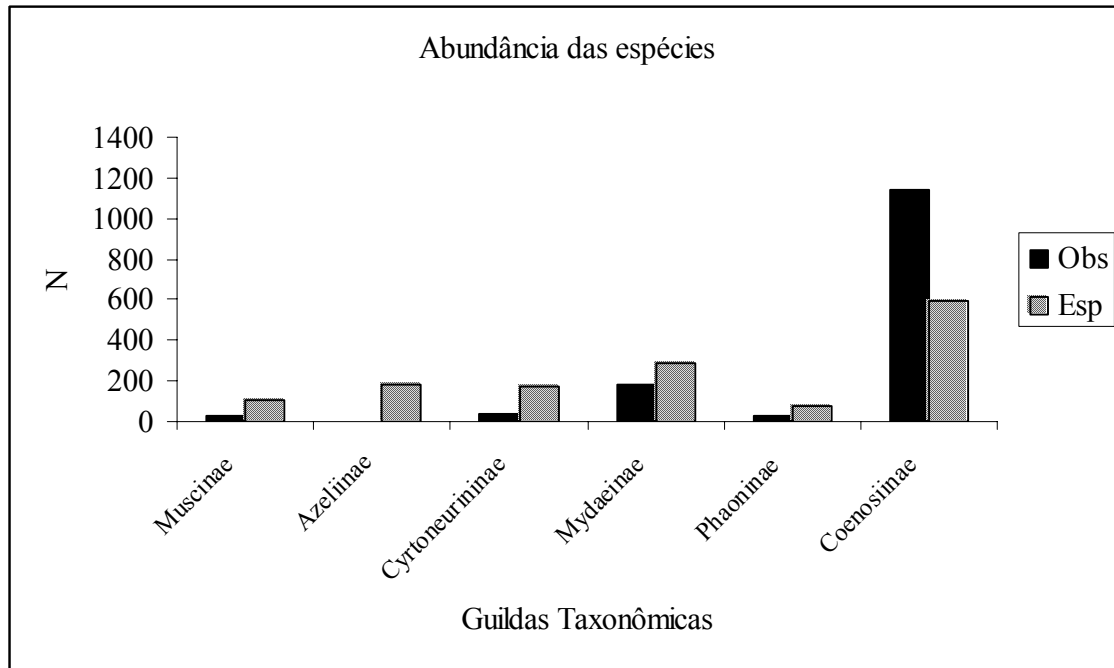


Figura 3 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica do Morro Redondo.

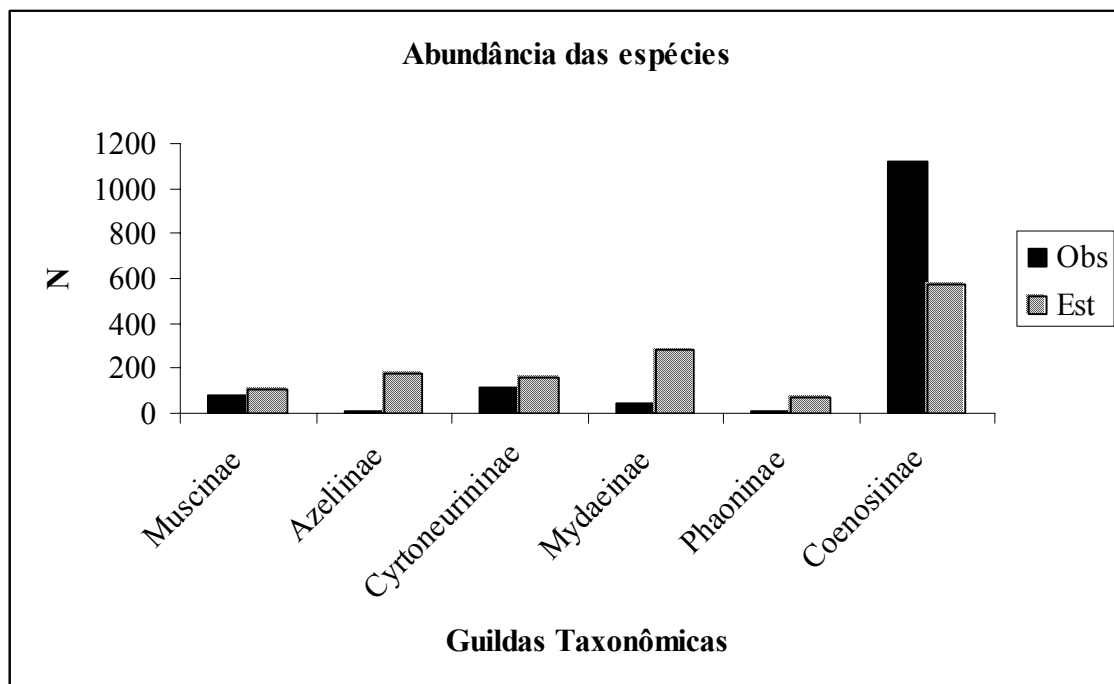


Figura 4 – Histograma de frequência do número de indivíduos (N) esperado (est) e observado (obs) de cada guilda taxonômica do Arroio Grande.

Tabela I – Análise da proporcionalidade de guildas tróficas nas assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade.

Guilda		V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Adulto e Larva	M	0,668	0,360	0,078	1,961
	V	0,573	0,138	0,050	1,411
Larva	M	0,310	0,361	0,322	-0,576
	V	0,006	0,022	0,367	0,169
Adulto	M	0,871	0,358	0,099	2,002
	V	0,967	0,207	0,035	1,216

Tabela II – Análise da proporcionalidade de guildas taxonômicas nas assembléias de Muscidae em quatro localidades do extremo-sul do Rio Grande do Sul considerando as classificações propostas para subfamílias e gêneros. V_{obs} , valor observado; V_{esp} , valor esperado; TEE, tamanho do efeito estandardizado; p, probabilidade. M, média; V, variância.

Guilda		V_{obs}	V_{esp}	P	TEE
Skidmore (1985)	M	0,529	0,359	0,146	0,938
	V	0,107	0,192	0,334	-0,115
Carvalho (1989)	M	0,548	0,348	0,105	1,288
	V	0,532	0,177	0,071	1,377
Couri & Carvalho (2003)	M	0,266	0,299	0,496	-0,267
	V	0,048	0,081	0,430	0,267
Carvalho et al. (2005)	M	0,426	0,351	0,097	1,346
	V	0,067	0,039	0,118	1,938
Gêneros	M	0,554	0,355	0,050	1,837
	V	0,434	0,265	0,158	0,842

Tabela III – Riqueza observada (Sobs), abundância esperada (Aesp) e esperada na ausência de Azeliinae (Aesp s/aze) para as guildas taxonômicas (Subfamílias) de Muscidae (Diptera). De acordo com Carvalho *et al.* (2005).

Guildas	Sobs	Aesp (%)	Aesp s/aze (%)
Muscinae	63	7,456	8,571
Azeliinae	110	13,018	0
Cyrtoneurinae	100	11,834	13,605
Phaoniinae	172	20,355	23,401
Mydaeinae	45	5,325	6,122
Coenosiinae	355	42,012	48,299
S	845	100,000	
S s/aze	735		100,000

Tabela IV – Análise da riqueza observada (Sobs) e esperada (Sesp) para as guildas taxonômicas (Subfamílias) de Muscidae (Diptera) em quatro localidades do Rio Grande do Sul, Brasil. s/aze, sem Azeliinae; χ^2 , teste de qui-quadrado. * $p < 0,05$; ns, não significativo.

Guildas	Locais (Sobs)		Parâmetros estimados		
	Arroio Grande	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	6	4,324	4,800	0,649	0,300
Azeliinae	2	7,550	0,000	4,080	
Cyrtoneurinae	7	6,864	7,619	0,003	0,050
Phaoniinae	11	11,806	13,105	0,055	0,338
Mydaeinae	4	3,089	3,428	0,269	0,095
Coneosiinae	28	24,367	27,047	0,542	0,034
S	58	58	55,999		
S s/aze	56				
Total				5,598*	0,817*

	Capão do Leão	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	5	4,996	5,571	0,000	0,059
Azeliinae	2	8,722	0,000	5,181	
Cyrtoneurinae	6	7,929	8,843	0,469	0,914
Phaoniinae	14	13,638	15,211	0,010	0,096
Mydaiinae	8	3,568	3,979	5,506	4,063
Coneosiinae	32	28,148	31,394	0,527	0,012
S	67	67	64,999		
S s/aze	65				
Total				11,693 ^{ns}	5,143*
	Morro Redondo	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	9	5,070	5,657	3,046	1,976
Azeliinae	2	8,852	0,000	5,304	
Cyrtoneurinae	9	8,047	8,979	0,113	0,000
Phaoniinae	17	13,841	15,445	0,721	0,157
Mydaiinae	6	3,621	4,041	1,563	0,950
Coneosiinae	25	28,568	31,877	0,446	1,484
S	68	68	65,999		
S s/aze	66				
Total				11,193 ^{ns}	4,566*
	Pelotas	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	6	4,996	5,657	0,202	0,021
Azeliinae	1	8,722	0,000	6,837	
Cyrtoneurinae	11	7,929	8,979	1,190	0,455
Phaoniinae	15	13,638	15,445	0,136	0,013
Mydaiinae	9	3,568	4,041	8,271	6,087
Coneosiinae	25	28,148	31,877	0,352	1,484
S	67	67	65,999		
S s/aze	66				
Total				16,988 ^{ns}	8,060*

Tabela V – Análise da riqueza observada (Sobs) e esperada (Sest) para as guildas taxonômicas (Subfamílias) de Muscidae (Diptera) em três localidades do Paraná conforme Costacurta *et al.* (2003). s/aze, sem Azeliinae; x² - teste de qui-quadrado.

*p<0,05; ns, não significativo.

Guildas	Locais (Sobs)		Parâmetros estimados		
	Colombo	Sest	Sest s/aze	x ²	x ² s/aze
Muscinae	6	4,772	5,400	0,316	0,067
Azeliinae	1	8,332	0,000	6,452	
Cyrtoneurinae	16	7,574	8,571	9,375	6,439
Phaoniinae	17	13,027	14,743	1,212	0,346
Mydaiinae	2	3,408	3,857	0,582	0,894
Coneosiinae	22	26,888	30,428	0,888	2,335
S	64	64	62,999		
S s/aze	63				
Total				18,824 ^{ns}	10,080 ^{ns}
Guildas	Ponta Grossa		Parâmetros estimados		
	Colombo	Sest	Sest s/aze	x ²	x ² s/aze
Muscinae	12	5,592	6,257	7,343	5,272
Azeliinae	2	9,764	0,000	6,173	
Cyrtoneurinae	15	8,876	9,932	4,226	2,586
Phaoniinae	20	15,266	17,083	1,468	0,498
Mydaiinae	2	3,994	4,469	0,995	1,364
Coneosiinae	24	31,509	35,258	1,789	3,595
S	75	75	72,999		
S s/aze	73				
Total				21,995 ^{ns}	13,315 ^{ns}
Guildas	Guarapuava		Parâmetros estimados		
	Colombo	Sest	Sest s/aze	x ²	x ² s/aze
Muscinae	8	5,070	5,828	1,693	0,809
Azeliinae	0	8,852	0,000	8,852	
Cyrtoneurinae	13	8,047	9,251	3,048	1,519
Phaoniinae	23	13,841	15,913	6,060	3,157
Mydaiinae	2	3,621	4,163	0,726	1,124
Coneosiinae	22	28,568	32,843	1,510	3,580
S	68	68	67,999		
S s/aze	68				

Total 21,890^{ns} 10,189^{ns}

Tabela VI – Análise da riqueza observada (Sobs) e esperada (Sest) para as guildas taxonômicas (Sub-famílias) de Muscidae (Diptera) em três localidades do Paraná conforme Rodríguez-Fernández (2004). s/aze, sem Azeliinae; χ^2 , teste de qui-quadrado.

* $p < 0,05$; ns, não significativo.

Guildas	Locais (Sobs)		Parâmetros estimados		
	Antonina	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	9	3,952	4,286	6,449	5,186
Azeliinae	3	6,900	0,000	2,204	—
Cyrtoneurinae	9	6,272	6,803	1,187	0,710
Phaoniinae	5	10,788	11,701	3,106	3,837
Mydinae	4	2,822	3,061	0,491	0,288
Coneosiinae	23	22,266	24,150	0,024	0,055
S	53	53	49,999		
S s/aze	50				
Total				13,461 ^{ns}	10,076 ^{ns}
Guildas	Fênix		Parâmetros estimados		
	Fênix	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	9	2,610	2,828	15,649	13,466
Azeliinae	2	4,556	0,000	1,434	
Cyrtoneurinae	7	4,142	4,490	1,972	1,404
Phaoniinae	3	7,124	7,722	2,388	2,888
Mydinae	3	1,864	2,020	0,693	0,475
Coneosiinae	11	14,704	15,939	0,933	1,530
S	35	35	32,999		
S s/aze	33				
Total				23,069 ^{ns}	19,763 ^{ns}
Guildas	Jundiá do Sul		Parâmetros estimados		
	Jundiá do Sul	Sest	Sest s/aze	χ^2	χ^2 s/aze
Muscinae	10	6,039	6,514	2,597	1,866
Azeliinae	5	10,545	0,000	2,915	
Cyrtoneurinae	16	9,586	10,340	4,292	3,098
Phaoniinae	11	16,488	17,785	1,826	2,588
Mydaeinae	6	4,313	4,653	0,660	0,390
Coneosiinae	33	34,030	36,707	0,031	0,374

S	81	81	75,998	
S s/aze	76			
Total				12,323 ^{ns} 8,317*

Discussão

De acordo com as regras de assembleias (Fox 1987, 1999, Wilson 1989, 1999), os muscídeos apresentaram comunidades instáveis, não-interativas (Cornell & Lawton 1992), sendo super-representadas por alguns grupos (Coenosiinae e Phaoniinae) e sub-representadas por outros.

As espécies que chegam a estas assembleias, o fazem aleatoriamente ou então se agregando a outras espécies da mesma guilda, indicando que a competição não é a força estruturadora destas comunidades (Gotelli & Graves 1996) baseando-se nas matrizes de presença e ausência como foi percebido no Capítulo II para estas mesmas matrizes .

A regra ou hipótese de Fox é implicitamente baseada na competição interespecífica em nas regras de assembleias (Diamond 1975) e o entendimento da idéia de que se um grupo funcional em particular tornar-se super-representado em uma comunidade local , então a competição reduzirá a probabilidade de outra espécie do mesmo grupo funcional colonizar esta comunidade. Isto não ocorreu nas assembleias de muscídeos em nenhuma das guildas testadas.

Estes resultados tem sido interpretados primariamente no contexto de competição interespecífica: diferentes grupos funcionais exploram recursos em diferentes caminhos que presumivelmente promovem a coexistência. A pergunta que fica é como dois ou mais grupos de espécies de um mesmo grupo funcional coexistem? Segundo, qual a influência da filogenia na estruturação de grupos funcionais e conseqüentemente nas regras de assembleias? (Stone *et al.* 1996). Por causa do fato de

que muitas espécies dentro de uma guilda estão relacionadas filogeneticamente, processos históricos como a especiação alopátrica pode ser responsável no ordenamento da composição das assembléias locais. Filogenia e história determinam o misto de espécies locais avaliáveis para colonização, independente do papel da competição (Cornell & Lawton 1992). Estes efeitos filogenéticos estão presente somente no conjunto regional e fora desta escala; na distribuição geográfica das espécies, forças ecológicas sejam responsáveis pela limitação destas áreas, sendo que correlações filogenéticas de limites de distribuição geográfica podem ser fortes em grupos de espécies próximas (Taylor & Gotelli 1994).

Neste sentido, ficou demonstrado com este trabalho que existe uma relação entre a riqueza local e a riqueza “macroregional”, se é possível chamar assim a Região Neotropical, o que implicaria em um antigo questionamento: é a riqueza local que determina a padrão regional ou o inverso é o que ocorre? (Cornell & Lawton 1992). Em geral, se a diversidade local está saturada, então a diversidade regional pode ser limitada por processos locais (Cornell & Lawton 1992). Relação linear entre estas estimativas tem alta freqüência de ocorrência e apesar desta relação ser real (Hugueny & Cornell 2000), as comunidades aparentemente exibem processos locais que determinam a abundância das espécies (Gotelli & Ellison 2001, Rodríguez-Fernández 2004, Capítulo II).

Este fato é importante porque abundância e riqueza apresentaram alta correlação nas localidades inventariadas (Capítulo I), só que a abundância teve um alto desvio em direção a dois grupos (Phaoniinae e Coenosiinae), logo o padrão de riqueza verificado macroregionalmente não se aplica à abundância, apesar de que as espécies com maior número de indivíduos ou são de *Neodexiopsis* (Costacurta *et al.* 2003, Rodríguez-Fernández 2004) ou são de *Bithoracochaeta* e *Phaonia* (Capítulo I e II).

Para assembléias de Muscidae, as regras de Fox e de Wilson nunca terão realidade se não levarem em consideração em seus modelos a proporcionalidade de riqueza macroregional que é constituída de fatores históricos, onde Coenosiinae e Phaoniinae experimentaram mais eventos de especiação nos neotrópicos que as espécies de outros grupos.

No Capítulo I, foi afirmado que há forte distúrbio ocorrendo nos Campos Sulinos e que isto está influenciando a distribuição das espécies neste bioma (Capítulo II). Geralmente faunas impactadas convergem à fauna regional (Heatwole & Levins 1972) aumentando o número de espécies fugitivas e aumentando a razão entre a diversidade alfa e beta. De qualquer forma, mesmo em uma situação de distúrbio, há uma tendência de acomodação das espécies em suas guildas de acordo com a sua representação macroregional, sendo que Coenosiinae e Phaoniinae apresentam o número de espécies variando pouco em relação às localidades do Sul do Brasil com exceção das inventariadas por Rodríguez-Fernández (2004) para Phaoniinae. De um modo geral o número de espécies de Coenosiinae variou entre 22 e 33 espécies e Phaoniinae entre 11 e 23 espécies entre as localidades observadas (Costacurta *et al.* 2003, Rodríguez-Fernández 2004, Capítulo I). Cyrtoneurinae apresenta um padrão interessante de diminuição da riqueza ou do tamanho da guilda em função do aumento do gradiente latitudinal (Fisher 1960).

Quando considerada a abundância das espécies de Coenosiinae em relação à fauna total de Muscidae nas localidades do Rio Grande do Sul e do Paraná, há uma taxa que varia entre 31 e 48% da fauna. Os modelos de heterogeneidade espaço-temporal (Shorrocks & Rosewell 1986, Connell 1978) predizem limites superiores para a riqueza por diferentes razões. No modelo de Shorrocks & Rosewell (1986) o limite é dado pelo grau de agregação espacial assim como pelos coeficientes de competição das espécies.

Em Connell (1978) este limite é obtido através do balanço entre o nível de distúrbio e a taxa de eliminação dos competidores inferiores pelos superiores. Para Drosophilidae há um padrão do tamanho das guildas de espécies que colonizam recursos efêmeros, sendo que ele varia de cinco a seis espécies (Shorrocks & Rosewell 1986), logo a agregação pode ser um fenômeno que ocorra nas assembléias de Muscidae (Capítulo II) a partir de uma constante no número de espécies dentro de suas respectivas guildas de acordo com a posição geográfica.

Este trabalho demonstra que as regras de assembléias, proporcionalidade de guildas e estados favorecidos, não revelam padrões baseados na segregação das espécies a partir de processos locais como a competição interespecíficas para as guildas tróficas e taxonômicas de Muscidae. Porque pode existir um efeito histórico macroregional sobre as comunidades regionais e locais determinando o tamanho das guildas destas espécies. Em um sentido mais direto, o padrão histórico age mais sobre a proporção das guildas e suas possibilidades de acomodação de espécies. Levantamentos sistemáticos de fauna de Muscidae devem ser realizados em outras áreas com alta riqueza, como o centro e o norte da Mata Atlântica e a Floresta Amazônica para determinação se esta proporcionalidade de riqueza é um padrão geral para Muscidae.

As assembléias de muscídeos se enquadram nas regras de assembléias que levam em consideração as guildas? Não. Há relação entre a proporção de espécies das guildas locais e regional? Sim, há relação entre a riqueza de espécies por guilda taxonômica para a Região Neotropical e as regiões dos Campos Sulinos e uma localidade do Estado do Paraná. Existe relação entre a abundância e a riqueza em cada localidade? Não. A abundância não se relacionou com a riqueza de espécies por guilda taxonômica para o bioma Campos Sulinos, devido principalmente, aos desvios na abundância de Phaoniinae e Coenosiinae.

Referências Bibliográficas

- Blondel, J. (2003). Guild or functional groups: does it matter? *Oikos* 100: 223 – 231.
- Brown, J.H., Fox, B.J. & Kelt, D.A. (2000). Assembly rules: desert rodent communities are structured at scales from local to continental. *American Naturalist* 156: 314 – 321.
- Brown, J.H., Kelt, D.A. & Fox, B.J. (2002). Assembly rules and competition in desert rodents. *American Naturalist*. 160: 815 – 818.
- Carvalho, C.J.B. de (1989). Classificação de Muscidae (Diptera): uma proposta através da análise cladística. *Revista Brasileira de Zoologia* 6: 627 – 648.
- Carvalho, C.J.B. de & Couri, M.S. (2002). Part I. Basal groups. 17 – 132. *in*: C.J.B. Carvalho (ed.). *Muscidae (Diptera) of neotropical region: taxonomy*. Editora Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 287 p.
- Carvalho, C.J.B. de, Couri, M.S., Pont, A.C., Pamplona, D. & Lopes, S.M. (2005). A Catalogue of the Muscidae (Diptera) of the Neotropical Region. *Zootaxa* 860: 1 - 282.
- Colwell, R.K. & Winkler, D.W. (1984). A null model for null models in biogeography. 344 – 359. *in*: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Strong Jr., D.R., Simberloff, D., Abele, L.G. e Thistle, A.B. (eds.). Princeton University Press.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302 – 1310.

- Cornell, H.V. & Lawton, J.H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspectives. *Journal of Animal Ecology* 61: 1 – 12.
- Costacurta, N.C. & Carvalho, C.J.B. de (2005). Taxonomy of *Neurotrixa* Shannon & Del Ponte (Diptera: Muscidae) with description of new species from southern Brazil. *Neotropical Entomology* 34: 927 - 932.
- Costacurta, N.C., Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2005). Descriptions of new species and key to identification to Neotropical genus *Neodexiopsis* Malloch (Diptera, Muscidae). *Revista Brasileira de Entomologia*.
- Costacurta, N., Marinoni, R.C. & Carvalho, C.J.B. de (2003). Fauna de Muscidae (Díptera) em três localidades do estado do Paraná, capturada com armadilha malaise. *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 389 – 397.
- Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de (2002). Part II. Apical groups. 133 – 286. *in*: C.J.B. Carvalho (ed.). *Muscidae (Diptera) of neotropical region: taxonomy*. Editora Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 287 p.
- Couri, M.S. & Carvalho, C.J.B. de de. (2003). Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain & Villeneuve and allied genera (Díptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 63(2): 223 – 232.
- Darwin, C. (1859). *A origem das espécies*. Ediouro. Rio de Janeiro.
- Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities*. M.L. Cody and J.M. Diamond (eds.), Harvard University Press, Cambridge, MA, p. 342-373.
- Faarborg, J.(1982). Trophic and size structure of West Indian bird communities. *Proceedings of National Academy Sciences of EUA* 79: 1563 – 1567.

- Ferrar, P. (1987). A Guide to the Breeding Habits and Immature Stages of Diptera Cyclorrhapha. Copenhagen, E. J. Brill / Scandinavian Science Press, part 1 and 2, 907 pp.
- Fisher, A.G. (1960). Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64 – 81.
- Fox, B.J. (1987). Species assembly and the evolution of community structure. *Evolutionary Ecology* 1: 201-213.
- Fox, B.J. (1999). The genesis and development of guild assembly rules. *In*: Weiher, E. e Keddy, P. (eds). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats.* Cambridge University Press. 23 – 57.
- Fox, B.J. & Brown, J.H. (1993). Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos* 67: 358 – 370.
- Fox, B.J. & Brown, J.H. (1995). Reaffirming the validity of the assembly rule for functional groups or guilds: a reply to Wilson. *Oikos* 73: 125 – 132.
- Fox, B.J. & Kirkland, G.L. (1992). An assembly rule for functional groups applied to North American sorcid communities. *Journal of Mammalogy* 73: 491 – 503.
- Gotelli, N.J. & Ellison, A.M. (2002). Biogeography at a regional scale: determinants of ant species density in New England bogs and forests. – *Ecology* 83: 1604–1609.
- Gotelli, N.J. & Entsminger, G.L. (2001). EcoSim: null models software for ecology. Version 6.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. At: <http://homepages.together.net/gentsmin/ecosim.htm>
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1990). Body size and the occurrence of avian species on land-bridge islands. *Journal of Biogeography* 17: 315 – 325.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996). *Null models in ecology.* Smithsonian Institution Press.

- Heartwole, H. & Levins, R. (1972). Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology* 53: 531 – 534.
- Hennig, W. (1965) Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae (Diptera: Cyclorrhapha). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 141: 1 – 100.
- Hugueny, B. & Cornell, H.V. (2000). Predicting the relationship between local and regional species richness from a patchy occupancy dynamics model. *Journal of Animal Ecology* 69: 194 – 200.
- Hutchinson, G.E. (1959). Homage to Santa Rosalia of why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145 – 159.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.
- Nihei, S.S. (2004). Sistemática e biogeografia de Muscini (Diptera, Muscidae). Tese de Doutorado em Ciências Biológicas (Entomologia) - UFPR. 212p.
- Nihei, S.S. (2005). A review of the Neotropical genus *Sarcopromusca* Townsend (Diptera: Muscidae) with a key to species and a redescription of *S. sarcophagina* (Wulp). *Zootaxa* 1004: 51 – 64.
- Pimm, S.L. 1991. *The Balance of Nature?* University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Pont, A.C. (1972). Family Muscidae. In: *A Catalogue of the Díptera of the Américas South of the United States* 97. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo. 111p.
- Rodriguez-Fernández, J.I. (2004). Estrutura e diversidade de assembléias de Muscidae (Diptera) em alguns biótopos do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas (Entomologia) - UFPR. 50p.
- Root, R.B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monograph* 37: 317 – 350.

- Shorrocks, B. & Rosewell, J. (1986). Guild size in drosophilids: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 55: 527 – 541.
- Simberloff, D. & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115 – 143.
- Simberloff, D., Stone, L. & Dayan, T. (1999). Ruling out a community assembly rule: the method of favored states. *In*: Weiher, E. e Keddy, P. (eds). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press. 58 – 74 p.
- Skidmore, P. (1973). Notes on the biology of palearctic muscids (1). *The Entomologist* 106: 25 – 48.
- Skidmore, P. (1985). *The biology of the Muscidae of the world*. Dordrecht, Dordrecht Kunk Publishers.
- Stone, L. & Roberts, A. (1990). The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85: 74 – 79.
- Stone, L., Dayan, T. & Simberloff, D. (1996). Community-wide assembly patterns unmasked: the importance of species' differing geographical ranges. *American Naturalist* 148: 997 – 1015.
- Stone, L., Dayan, T. & Simberloff, D. 2000. On desert rodents, favored states, and unresolved issues: scaling up and down regional assemblages and local communities. *American Naturalist* 156: 322 – 328.
- Stouffer, P.C. & Bierregaard, R.O. (1995) Use of Amazonian forest fragments by understory insectivorous birds. *Ecology* 76: 2429 – 2445.
- Taylor, C.M. & Gotelli, N.J. (1994). The macroecology of *Cyprinella*: correlates of phylogeny, body size and geographic range. *American Naturalist* 144: 549 – 569.
- Wilson, J.B. 1989. A null model of guild proportionality, applied to stratification of New Zealand temperate rain forest. *Oecologia* 80: 263-267.

- Wilson, J. B. 1995a. Null models for assembly rules: the Jack Horner effect is more insidious than the Narcissus effect. *Oikos* 72: 139 – 144.
- Wilson, J. B. 1995b. Fox and Brown's random data-sets are not random. *Oikos* 72: 139 – 143.
- Wilson, J. B. 1999. Assembly rules in plant communities. *In*: Weiher, E. e Keddy, P. (eds). *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press. 130 – 160 p.
- Wilson, J.B. & Whittaker, R.J. (1995). Assembly rules demonstrated in a saltmarsh community. *Journal of Ecology* 83: 801 – 807.