

ECOLOGIA TEÓRICA



foto: Hugo Sarmento

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN)

Universidade Federal de São Carlos
(UFSCar)

- 2019 -



LISTA DE TRABALHOS:

DIVERSIDADE FUNCIONAL: UMA OUTRA ABORDAGEM DA BIODIVERSIDADE

Abraão de Barros Leite & Alef Jonathan da Silva

DISTRIBUIÇÃO DE SENSIBILIDADE DE ESPÉCIES EM ECOTOXICOLOGIA

Douglas Henrique Baracho da Silva

BIOGEOGRAFIA DA CONSERVAÇÃO: UMA REVISÃO DE CONCEITOS E DIRETRIZES

Marina Elisa de Oliveira & Regiane da Silva Rodrigues

ETODIVERSIDADE: UM CAMPO TEÓRICO EMERGENTE

Gabrielle C. Pestana & Vinicius M. Lopez

NESTEDNESS E TURNOVER: OS COMPONENTES DA DIVERSIDADE BETA

Franciéle Dias de Oliveira & Priscilla Tominaga Higa

EXTINÇÕES EM MASSA: ENTENDENDO O PASSADO, OBSERVANDO O PRESENTE E AVALIANDO O FUTURO

Thais Rabito Pansani & Thiago da Costa Dias

ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS: DESAFIOS PARA A GESTÃO DE ECOSSISTEMAS

Janaina Arantes & Marcela Teixeira

A ABORDAGEM DO PROCESSO DE DISPERSÃO EM DIFERENTES TEORIAS ECOLÓGICAS

Bruna G. Nallis & Cláudio S. Morais-Junior

SISTEMAS ECOLÓGICOS COMO REDES COMPLEXAS

Monique Maianne da Silva & Rafael Maribelto

PREÂMBULO

Este documento é uma compilação dos trabalhos de revisão bibliográfica realizados na disciplina de Ecologia Teórica do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGERN) da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar) do ano de 2019.

Tal como em anos anteriores, revisitamos a história da ecologia, de Hutchinson a Paine, passando por MacArthur, Brown, May e tantos outros, para entendermos de onde vieram as perguntas iniciais, e como cada uma dessas perguntas se tornaram em vastas áreas do conhecimento.

A proposta foi de aprofundar aspecto teórico relacionado com a tese de cada aluno de modo a tornar esse exercício de síntese em algo útil para o trabalho de cada um. Os discentes que participaram na disciplina puderam aprofundar as suas pesquisas de forma autônoma e, em um curto espaço de tempo, a fluidez do discurso e o nível das discussões foi se elevando a níveis cada vez mais profundos, refletindo o enorme esforço que contagiou o grupo.

Da minha parte, gostaria de agradecer a participação e a disposição com que todos encararam esse desafio, para produzir esta compilação de textos que será com toda a certeza muito útil para alunos e pessoas interessadas em uma introdução acessível e em português a de temas importantes e atuais da Ecologia Teórica.

São Carlos, 23 de Setembro de 2019

Hugo Sarmiento

DIVERSIDADE FUNCIONAL: UMA OUTRA ABORDAGEM DA BIODIVERSIDADE

Abraão de Barros Leite^{ac}; Alef Jonathan da Silva^{bc}

^a Centro de Ciências e Tecnologia para a Sustentabilidade, UFSCar/ Sorocaba – SP

^b Laboratório de Plâncton - Departamento de Hidrobiologia, UFSCar/ São Carlos - SP

^c Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais – UFSCar/ São Carlos - SP

RESUMO

O conjunto de elementos bióticos do ecossistema formam a diversidade biológica, a qual ao longo dos anos, tem recebido a atenção de ecólogos e naturalistas, que buscaram entender qual o efeito das espécies no funcionamento e estruturação do ecossistema. Entretanto, inicialmente entendia-se esta biodiversidade apenas como um conjunto de espécies. E com essa abordagem não era capaz responder algumas importantes questões ecológicas. Principalmente a partir da década de 90, desenvolveu-se a teoria da diversidade funcional, a qual considera o caráter funcional da biodiversidade. Baseado nessa nova abordagem ecológica, foi possível responder tais questões ecológicas e melhorar a compreensão dos processos ecossistêmicos. Nesta revisão, destacamos a importância de considerar a diversidade funcional em estudos ecológicos e apresentamos as principais formas e índices usados para avaliar a diversidade funcional das comunidades. Concluímos que através da análise da diversidade funcional, é possível compreender a importância e o papel de cada espécie no funcionamento do ecossistema e as consequências da perda de diversidade funcional para os processos ecossistêmicos.

INTRODUÇÃO

Histórico da ecologia até a diversidade funcional

Biodiversidade biológica é um elemento do ecossistema que tem chamado a atenção dos naturalistas e ecólogos ao longo de muitos anos (Franco, 2013). Desde Darwin, Charles Elton, Raunkiaer, Hutchinson, tem se buscado entender qual o papel da diversidade de espécies no funcionamento do ecossistema (Laureto *et al.* 2015). Desta forma, os naturalistas e ecólogos entendiam a biodiversidade biológica apenas através de um ponto de vista taxonômico, ou seja, como um grupo variado de espécies formando uma comunidade, a qual possui métricas de riqueza, diversidades e equitabilidade (Tilman, 2001). No entanto, esta forma de entendimento foi alterada a partir da década de 90, principalmente com o trabalho pioneiro de Tilman *et al.* (1997) onde se tem primeira proposta de medida de diversidade baseada em características funcionais (Cianciaruso 2009). Desde então, a biodiversidade, pode ser entendida como um componente mais funcional do que puramente taxonômico. Com isto, foi proposta a teoria da diversidade funcional, a qual mostra a importância das características morfológicas, fisiológicas e

comportamentais das espécies como uma ferramenta no funcionamento e estruturação do ecossistema (Figura 1).

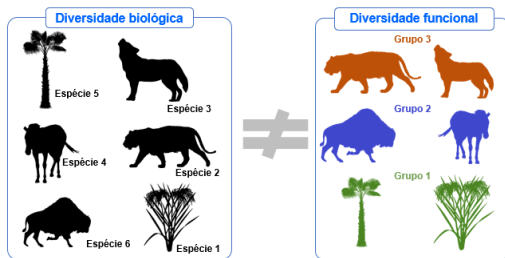


Figura 1. Esquema exemplificando a diferença entre a diversidade biológica e diversidade funcional.

Conceitos e definições

Em Tilman *et al.* (1997), foram definidos alguns conceitos para esta área de estudo como abaixo:

Diversidade funcional: Valor das espécies e características orgânicas que influenciam o funcionamento do ecossistema.

Grupos funcionais: conjunto de espécies utilizadas no estudo que contém uma mesma função ecológica através de suas características morfológicas, fisiológicas ou comportamentais.

Funcionamento ecossistêmico: Dinâmica de um ou mais processos ecossistêmicos como: produção primária, ciclagem de nutrientes, decomposição, entre outros.

Redundância funcional: Característica das comunidades biológicas que descreve o quão sobrepostas são as espécies quanto aos processos realizados para o funcionamento do ecossistema.

Com esta nova abordagem, várias pesquisas surgiram e demonstraram a real importância das espécies nos processos ecossistêmicos, mostrando ser mais vantajosa e esclarecedora do que os estudos clássicos de biodiversidade desenvolvidos anteriormente, pois foi possível entender de forma mais clara a importância das espécies nos processos ecossistêmicos (Colin *et al.*, 2018; Hooper *et al.*, 2005). Chapman *et al.* (2018) mostrou a importância de se considerar a diversidade funcional em trabalhos que visam promover a conservação da biodiversidade. Através da utilização da diversidade funcional, é possível verificar a dinâmica entre as características funcionais das espécies e a funcionalidade ecossistêmica, e assim acessar os efeitos dos impactos ambientais de uma forma mais clara do que quando se utiliza apenas biodiversidade taxonômica (Gagic *et al.*, 2015). A utilização destas métricas é necessária para melhor compreensão da biodiversidade, e assim ter um maior avanço nas ciências ecológicas e em nosso entendimento sobre as questões ambientais atuais (Cianciaruso *et al.* 2009).

Métodos e índices de diversidade funcional

Para análises de diversidade funcional é necessário a definição de dois parâmetros, que tem sido foco crescente de numerosas pesquisas; (i) quais atributos dos organismos devem ser considerados nas análises de diversidade funcional (Violle *et al.*, 2007). Geralmente os atributos estão relacionados à morfologia, fisiologia,

comportamento ou história de vida dos organismos, como vem sendo sugerido (e.g. Brun *et al.* 2017), porém a definição dos atributos que serão considerados continua arbitrária e ainda pode ser considerada uma tarefa difícil, que é dependente das questões avaliadas no estudo (Laureto *et al.* 2015). (ii) Outro parâmetro que deve ser considerado, é a quantidade de atributos dos organismos usados nas análises (Hillebrand e Matthiessen, 2009). A variação no número de atributos, também pode resultar em conclusões diferentes, devido a sensibilidade de alguns índices a relação de entre diversidade funcional e riqueza (Petchey e Gaston, 2002).

O interesse crescente em estudar a diversidade funcional, levou os pesquisadores a sugerir inúmeras formas de mensurar a diversidade funcional dos ecossistemas (Figura 2), visando comparar e avaliar a integralidade das funções ecossistêmicas, que resultam na manutenção dos seus processos (Petchey, 2004; Rao, 1982; Villéger *et al.* 2008; Walker *et al.* 1999). Inicialmente a diversidade funcional foi avaliada com base em métricas categóricas, em seguida surgiram índices resultantes de cálculos que resultara em medidas contínuas (Cianciaruso *et al.* 2009). Um exemplo de medida categórica, que tem sido muito utilizada é a Riqueza de Grupos Funcionais (FGR), que consiste no número de grupos funcionais presentes na comunidade estudada (Petchey, 2004; Tilman, 2001). Como medidas contínuas, temos como mais

utilizados os seguintes índices: Diversidade Funcional (FD), usa um cálculo baseado em ramos do dendograma das distâncias entre os táxons; Entropia Quadrática (Q), é estimada através da soma da distância dos táxons, em um espaço n dimensional, considerando a abundância; Equitabilidade Funcional (FEve), é resultante da soma do comprimento que ligam os pontos (representando as espécies) em um espaço tridimensional, também considerando a abundância; Divergência Funcional (FDiv), considera o desvio médio da distância, considerando a abundância, ao centroide em um espaço tridimensional; Dispersão Funcional (FDis), esse índice avalia o distanciamento do centroide pela espécie mais abundante, a partir das distâncias dos táxons no espaço funcional (Calaça e Grelle, 2016). Apesar de mencionarmos apenas esses índices nesta revisão, ressaltamos a existência de outros inúmeros índices que podem ser usados.

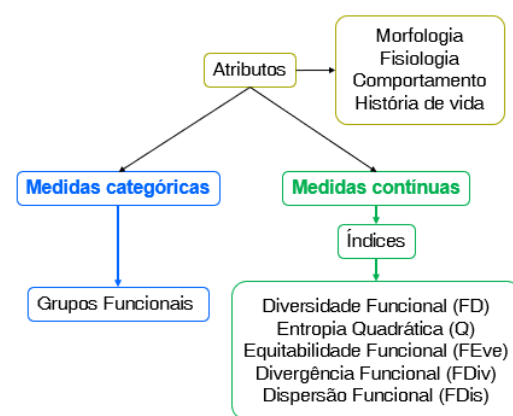


Figura 2. Esquema com as formas de analisar a diversidade funcional, tipos de medidas, atributos considerados e principais índices usados.

Importância e vantagens de avaliar a diversidade funcional em relação às análises anteriores de diversidade biológicas.

A principal diferença entre estudos de diversidade funcional em relação àqueles com diversidade biológica, consiste no fato, que os estudos de biodiversidade levam-se em consideração as espécies taxonômicas, enquanto os de diversidade funcional, consideram-se as características fisiológicas ou morfológicas (Petchey e Gaston 2006). E este tipo de abordagem permite acessar de uma forma clara o efeito do papel ecológico das espécies no funcionamento do ecossistema, uma vez que as métricas tradicionais de diversidade não são eficientes para mostrar a estruturação da comunidade e o papel das espécies no funcionamento do ecossistema. Isto tem sido mostrado em trabalhos como os de Hooper *et al.* (2005), Tilman, (2001) e Tilman *et al.* (1997). Assim podemos também entender como o impacto ambiental pode afetar os grupos funcionais e prejudicar todo o ecossistema.

ANÁLISE DA DIVERSIDADE FUNCIONAL NOS DIFERENTES ECOSISTEMAS

Ecossistemas Terrestres

Estudos de diversidade funcional ao longo das últimas décadas tem contemplado os mais variados tipos de grupos de organismos. Estudos em ecossistema terrestres, tem atualmente trabalhos com

aves, répteis, mamíferos voadores e não voadores, e insetos (Berriozabal-Islas *et al.*, 2017; García-Morales *et al.*, 2016; Tschardtke *et al.*, 2008). Como em Galetti *et al.* (2013), mostrou que a extinção funcional de aves frutívoras na Mata Atlântica pode afetar as características fenotípicas de *Euterpe edulis* uma palmeira endêmica da mata atlântica e ameaçada de extinção ao longo dos anos. Assim, deixa evidente que em todos estes trabalhos os efeitos dos impactos ambientais na diversidade funcional tem importantes consequências no funcionamento do ecossistema e também nos serviços ecossistêmicos fornecidos por estas espécies animais.

Ecossistemas Aquático Continental

A diversidade em ecossistemas aquáticos tem sido amplamente estudada e diversos grupos tem sido considerados, como fitoplâncton (Borics *et al.*, 2012), invertebrados (Bongers e Bongers, 1998; Moreira *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2019) e vertebrados, como os peixes (Lamothe *et al.*, 2018). Recentemente um estudo considerou a diversidade funcional global de peixes e comparou as regiões, os resultados alertaram sobre a perda de diversidade funcional nos sistemas de água doce variando de 10% para região Neotropical à 43% na região Neártica (Toussaint *et al.*, 2016). Um segundo estudo em que foram analisados atributos funcionais de macroinvertebrados, concluiu que a avaliação da diversidade funcional é

uma ótima ferramenta para o biomonitoramento, sugerindo o uso amplo por parte de órgãos gestores e atentando-se para a busca pela conservação das funções ecossistêmicas de ecossistemas de água doce (Menezes *et al.* 2010).

Silva *et al.* (2019), comparam índices de diversidade biológica e diversidade funcional ao avaliar a qualidade ambiental da água de reservatórios, com os resultados obtidos foi possível considerar que análise baseada em diversidade funcionais apresentou melhor resultado, demonstrando diferenças entre os ambientes expostos e não expostos às condições antrópicas, enquanto que a diversidade biológica apresentou valores semelhantes.

Ecossistemas Marinho

Nos ambientes marinhos os estudos sobre a diversidade funcional têm considerado diversos grupos de organismos, de variados habitats e estratos, como organismos bentônicos (Liu *et al.*, 2019), planctônicos (Brun *et al.* 2017) e nectônicos (Wiedmann *et al.*, 2014). Bellwood *et al.* (2003), ao avaliar a diversidade funcional de uma área de recifes de corais, registraram mudanças nas funções ecossistêmicas, devido a sobrepesca de uma espécie de peixe-papagaio, que realizava o controle dos corais, destacaram a influência antrópica causando alterações de processos ecológicos e a importância de considerar as funções das espécies nas estratégias de manejo.

CONCLUSÃO

A abordagem baseada em diversidade funcional permite compreender de forma mais simplificada os ecossistemas. É possível observar quais funções ecossistêmicas estão presentes, avaliar e comparar a integralidade desses sistemas, assim como identificar possíveis perturbações a sua estrutura. Através do melhor entendimento da diversidade funcional podemos, também, reconhecer o papel dos diversos táxons nos ambientes e evoluir para uma ciência mais integralizada, baseada no desenvolvimento da compreensão das relações e funções desempenhadas dos organismos em seus ambientes. Desta forma, compreender de forma mais clara possíveis efeitos dos impactos ambientais sobre as comunidades ecológicas no funcionamento dos ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- Bellwood, D. R.; Hoey, A. S.; Choat, J. H. Limited functional redundancy in high diversity systems: Resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 2003.
- Berriozabal-Islas, C.; Badillo-Saldaña, L. M.; Ramírez-Bautista, A.; Moreno, C. E. Effects of habitat disturbance on lizard functional diversity in a tropical dry forest of the pacific coast of Mexico. *Tropical Conservation Science*, v. 10, 2017.
- Bongers, T.; Bongers, M. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 1998.
- Borics, G.; Tóthmérész, B.; Lukács, B. A.; Várbíró, G. Functional groups of phytoplankton shaping diversity of shallow lake ecosystems. *Hydrobiologia*, 2012.

- Brun, P.; Payne, M. R.; Kiørboe, T. A trait database for marine copepods. *Earth System Science Data*, 2017.
- Calaça, A. M.; Grelle, C. E. V. Diversidade funcional de comunidades: Discussões conceituais e importantes avanços metodológicos. *Oecologia Australis*, v. 20, n. 04, p. 401–416, 2016.
- Chapman, P. M.; Tobias, J. A.; Edwards, D. P.; Davies, R. G. Contrasting impacts of land-use change on phylogenetic and functional diversity of tropical forest birds. *Journal of Applied Ecology*, v. 55, n. 4, p. 1604–1614, 2018.
- Cianciaruso, M. V.; Silva, I. A.; Batalha, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. *Biota Neotropica*, v. 9, n. 3, p. 93–103, 2009.
- Colin, N.; Villéger, S.; Wilkes, M.; Sostoa, A. De; Maceda-Veiga, A. Functional diversity measures revealed impacts of non-native species and habitat degradation on species-poor freshwater fish assemblages. *Science of the Total Environment*, v. 625, p. 861–871, 2018.
- Franco, J. L. D. A. The concept of biodiversity and the history of conservation biology: from wilderness preservation to biodiversity conservation. *História (São Paulo)*, 32(2), 21-48, 2013.
- Gagic, V. *et al.* Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 282, n. 1801, 2015.
- Galetti, M. *et al.* Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. *Science*, 2013.
- García-Morales, R.; Moreno, C. E.; Badano, E. I.; Zuria, I.; Galindo-González, J.; Rojas-Martínez, A. E.; Ávila-Gómez, E. S. Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PLoS ONE*, v. 11, n. 12, 2016.
- Hillebrand, H.; Matthiessen, B. Biodiversity in a complex world: Consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 2009.
- Hooper, D. U. *et al.* Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Source: Ecological Monographs*. 2005.
- Lamothe, K. A.; Alofs, K. M.; Jackson, D. A.; Somers, K. M. Functional diversity and redundancy of freshwater fish communities across biogeographic and environmental gradients. *Diversity and Distributions*, 2018.
- Laureto, L. M. O.; Cianciaruso, M. V.; Samia, D. S. M. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13(2), 112-116, 2015.
- Liu, K.; Lin, H.; He, X.; Huang, Y.; Li, Z.; Lin, J.; Mou, J.; Zhang, S.; Lin, L.; Wang, J.; Sun, J. Functional trait composition and diversity patterns of marine macrobenthos across the Arctic Bering Sea. *Ecological Indicators*, 2019.
- Menezes, S.; Baird, D. J.; Soares, A. M. V. M. Beyond taxonomy: A review of macroinvertebrate trait-based community descriptors as tools for freshwater biomonitoring. *Journal of Applied Ecology*, 2010.
- Moreira, F. W. A.; Leite, M. G. P.; Fujaco, M. A. G.; Mendonça, F. P. C.; Campos, L. P.; Eskinazi-Sant'anna, E. M. Assessing the impacts of mining activities on zooplankton functional diversity. *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 28, n. e7, p. 107, 2016.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. 2006.
- Petchey, O. L. On the statistical significance of functional diversity effects. *Functional Ecology*, 2004.
- Petchey, O. L.; Gaston, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002.
- Rao, C. R. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 1982.

Silva, A. J.; Morais Júnior, C. S.; Santos, F. A.; Silva, S. M. F.; Silva, T. B.; Melo Júnior, M.; Melo, V. L. Dos S. A. Rotífera de reservatórios com diferentes exposições antrópicas em um fragmento protegido de Mata Atlântica. *Oecologia Australis*, v. 23, n. 02, p. 333–345, 2019.

Tilman, D. Functional Diversity. *In: Encyclopedia of Biodiversity*. v. 3p. 109–121. 2001.

Tilman, D.; Lehman, C. L.; Thomson, K. T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 94, n. 5, p. 1857–61, 1997.

Toussaint, A.; Charpin, N.; Brosse, S.; Villéger, S. Global functional diversity of freshwater fish is concentrated in the Neotropics while functional vulnerability is widespread. *Scientific Reports*, 2016.

Tscharntke, T.; Sekercioglu, C. H.; Dietsch, T. V.; Sodhi, N. S.; Hoehn, P.; Tylianakis, J. M. Landscape

Constraints on Functional Diversity of Birds and Insects in TropicalSource: *Ecology*. 2008.

Villéger, S.; Mason, N. W. H.; Mouillot, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008.

Violle, C.; Navas, M. L.; Vile, D.; Kazakou, E.; Fortunel, C.; Hummel, I.; Garnier, E. Let the concept of trait be functional!*Oikos*, 2007.

Walker, B.; Kinzig, A.; Langridge, J. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 1999.

Wiedmann, M. A.; Aschan, M.; Certain, G.; Dolgov, A.; Greenacre, M.; Johannesen, E.; Planque, B.; Primicerio, R. Functional diversity of the barents sea fish community. *Marine Ecology Progress Series*, 2014.

DISTRIBUIÇÃO DE SENSIBILIDADE DE ESPÉCIES EM ECOTOXICOLOGIA

Douglas Henrique Baracho da Silva¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Botânica, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil.

Resumo

A ecotoxicologia é a ciência que busca compreender os efeitos de compostos tóxicos na biosfera. Entre as lacunas desta área é que nem todas as espécies são passíveis de serem testadas. A distribuição de sensibilidade de espécies (SSDs) surgiu como uma ferramenta probabilística para extrapolar os efeitos dose-resposta de testes de ecotoxicologia em indivíduos para uma comunidade ou assembleia de espécies, permitindo realizar avaliações de risco ambiental e/ou critério de qualidade ambiental. Apesar da importância desse tipo de extrapolação, as SSDs receberam críticas quanto aos métodos de sua construção, alguns dos quais são apontados nesse minireview. Assim, a síntese de curvas SSDs são relevantes para tentar entender o efeito de compostos tóxicos nas estruturas naturais, porém ressalvas a esse método devem ser consideradas.

O estudo da ecotoxicologia

A ecotoxicologia tem como alvo de estudo os contaminantes da biosfera e seus efeitos sobre os constituintes dessa estrutura, incluindo os humanos (Truhaut 1977, Clements e Newman 2002, Kefford et al. 2006, Newman e Zhao 2008). Com o avanço da química os contaminantes vem apresentando um crescimento nos últimos anos (Truhaut 1977). A ecotoxicologia teve seu marco na obra de Rachel Carson intitulada “Primavera silenciosa” em 1962 (Werner e Hitzfeld 2012). Durante o seu ensaio, Carson demonstrou que o uso de herbicidas e pesticidas, como o DDT, compostos vastamente utilizados após a 2^o Guerra Mundial, estava relacionado com a mortalidade de aves predadoras. Rachel Carson mostrou que o DDT apresentava um tempo de degradação elevada, se acumulando nos ecossistemas e conseqüentemente se biomagnificando nos níveis tróficos (Clements e Newman 2002, Werner e Hitzfeld 2012). Carson observou que aves predadoras, como o pelicano, começaram a ter suas populações reduzidas

devido a fragilidade das cascas dos ovos em consequência da dispersão do DDT, o que resultou em uma maior mortalidade dos filhotes. Assim, com o passar dos anos as primaveras seriam silenciosas, pois não haveriam pássaros para se reproduzirem (Ricklefs 2008, Werner e Hitzfeld 2012). A partir deste trabalho, buscou-se entender como compostos novos e/ou tóxicos interferem nos ecossistemas naturais, a fim de encontrar concentrações seguras desses compostos nos ambientes (Rocha et al. 2016, Echeveste et al. 2017, Mansano et al. 2018).

Bioensaios ecotoxicológicos

Os bioensaios em ecotoxicologia se baseiam em estudos que avaliam o efeito de contaminantes em organismos testes selecionados por características específicas, como sensibilidade, tolerância, facilidade de manutenção em laboratório, critérios éticos, entre outros (Posthuma et al. 2002). A partir do estudo do efeito de um determinado composto ou mistura nas respostas de sobrevivência, crescimento e reprodução do organismo teste, obtêm-se curvas de dose-resposta (figura 1) que podem ser usadas para entender os efeitos nos indivíduos (Newman e Zhao 2008) e delimitar concentrações seguras desses compostos no ambiente.

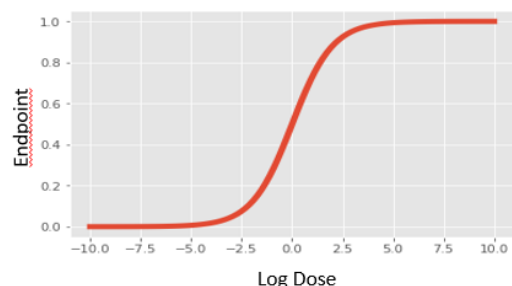


Figura 1. Modelo de uma curva dose-resposta

As respostas (endpoints) podem ser de diversas grandezas (Newman e Zhao 2008, Del Signore et al. 2016), como EC50 e NOEC, e são escolhidas de acordo com o organismo testado, objetivo do trabalho, tempo experimental, indicações de órgãos

regulamentares, etc. Entre os endpoints mais utilizados pode-se citar a concentração de efeito de 50% (EC50) e a concentração de efeito não observado (NOEC)(Baird e Van den Brink 2007). Para animais pode-se avaliar endpoints que reflitam a mortalidade, imobilidade, crescimento e para plantas taxas de crescimento e produção de biomassa, por exemplo (Del Signore et al. 2016). Devido a impossibilidade de testar os efeitos de todos os compostos químicos em todas as espécies, abordagens tradicionais para avaliação de risco são baseadas em observações de efeitos de substâncias químicas na sobrevivência, crescimento e reprodução de um número limitado de espécie e depois extrapolados por modelos determinísticos ou probabilístico para níveis ecologicamente relevantes, incluindo população, comunidade e ecossistema (Del Signore et al. 2016). Dentre essas extrapolações, modelos probabilísticos surgiram, como as curvas de Distribuição de Sensibilidade de Espécies (SSDs), como descrito em Posthuma et al. (2002) e Del Signore et al. (2016).

Distribuição de Sensibilidade de Espécies

As curvas SSDs partem do pressuposto que as espécies apresentam diversidades morfológicas, funcionais, de histórias de vida, filogenéticas, e consequentemente que essas diversidades refletem na sensibilidade das espécies a um determinado composto ou mistura (Posthuma et al. 2002, Baird e Van den Brink 2007). As curvas SSDs surgiram para solucionar o problema de “como prever a sensibilidade de espécies para as quais não há dados toxicológicos?” (Baird e Van den Brink 2007). Além disso, as curvas SSDs surgiram, no final dos anos 70 nos Estados Unidos e meados dos anos 80 na Europa, prometendo suprir a demanda de avaliação de Critérios de Qualidade Ambiental (EQC) e Análises de Riscos Ambientais (ERAs) (Posthuma et al. 2002, Selck et al. 2002, Kefford et al. 2006, Beaudouin e Péry 2013, Del Signore et al. 2016). Os ERAs visam determinar um nível de exposição ou um limite de toxicidade abaixo do qual um ecossistema não sofrerá danos inaceitáveis

(Del Signore et al. 2016). As curvas SSDs são funções de distribuição cumulativa estimadas a partir de dados de toxicidade (Beaudouin e Péry 2013). Assim, as curvas SSDs (figura 2) se baseiam em testes ecotoxicológicos para inferir a proporção afetada de um determinado táxon, comunidade ou assembleia de espécies (Harbers e Huijbregts 2006, Kefford et al. 2006, Beaudouin e Péry 2013, Del Signore et al. 2016) com o aumento da concentração de um composto ou mistura.

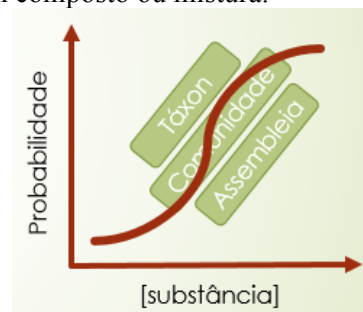


Figura 2. Modelo de uma curva de distribuição de sensibilidade de espécies

No eixo X tem-se o valor de HCp, que corresponde a concentração de um composto estudado, e no eixo Y tem-se a probabilidade da concentração do composto (HCp) afetar uma proporção (p) das espécies que compõem esse grupo (Posthuma et al. 2002, Olsen et al. 2011). Assim de forma geral, as curvas SSDs permitem determinar uma concentração do composto estudado (HCp) que é protetora de todas as espécies, com exceção de p% das espécies (Posthuma et al. 2002). O eixo Y é uma variável de risco (p) que varia de 0 a 1. Quanto mais próximo p está de 1, maior é a proporção das espécies que serão atingidas pela concentração HCp, e quanto mais próximo p está de 0, menor é a proporção atingida (Posthuma et al. 2002).

Os passos da montagem das SSDs

Para a confecção de uma curva SSDs 3 passos são necessários (Posthuma et al. 2002, Del Signore et al. 2016), (figura 3), sendo eles: (1) a seleção dos dados de toxicidade que serão utilizados, (2) a análise estatística dos dados e (3) a interpretação dos resultados.

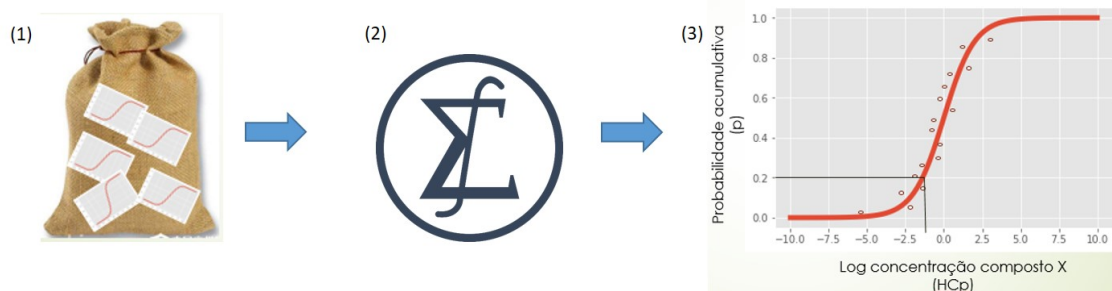


Figura 3. Esquema dos passos de elaboração de uma curva de distribuição de sensibilidade de espécies. (1) seleção de dados, (2) análise estatística e (3) interpretação dos resultados.

(1) A seleção dos dados de toxicidade se refere a busca de dados das espécies que compõem o grupo estudado, a seleção de quais endpoints serão considerados, o composto que terá suas concentrações testadas, entre outros parâmetros necessários de acordo com a finalidade da SSD. Esses dados podem ser produzidos pelo pesquisador ou retirados de bancos de dados internacionais, como, por exemplo, o banco da Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos (US-EPA).

(2) A análise estatística dos dados coletadas, visa atribuir um valor p de 0 a 1 para o conjunto de espécies e endpoints selecionados na etapa anterior. Cada p valor na distribuição da SSD corresponde a uma espécie estudada. O modelo estatístico aplicado nos dados pode ser logístico, distribuição triangular ou bootstrap, por exemplo, variando de acordo com as características dos resultados coletados (paramétricos ou não paramétricos, por exemplo). Alguns trabalhos (Posthuma et al. 2002, Del Signore et al. 2016), destacaram que o tipo de análise estatística utilizado não interfere significativamente no p valor obtido, mas que o fator determinante são os parâmetros selecionados na etapa 1.

(3) A interpretação dos dados é a etapa final e permite obter respostas sobre os critérios de qualidade ambiental e avaliar riscos ambientais em um determinado local. A interpretação dos resultados pode ser feita de maneira direta ou inversa. Quando busca-se averiguar a EQC a leitura do gráfico deve ser feita do eixo Y para o X, leitura inversa, a fim de definir qual é a proporção das espécies afetadas pela concentração presente. A maioria dos trabalhos com SSDs considera uma

proporção aceitável de 5% de espécies atingidas por um determinado composto, valor esse que é chamado de HC5, ou seja, 95% das espécies desse conjunto estarão sendo preservadas na concentração de HC5 (Selck et al. 2002, Baird e Van den Brink 2007, Smith et al. 2008, Beaudouin e Péry 2013, Del Signore et al. 2016,). As curvas SSDs também podem ser úteis para o chamado “uso proposto”, leitura direta, onde uma empresa pode propor a utilização de uma concentração de uma determinada substância (HCp) e as curvas SSDs permitem apontar qual a provável proporção de espécies atingidas por essa concentração, podendo apontar se a concentração proposta é segura ou não para o ecossistema.

Críticas ao SSDs

As curvas SSDs são sintetizadas a partir de dados de toxicidade em espécies singulares cultivadas, em sua maior parte em laboratório, e visam proteger muitas outras espécies que não foram testadas devido a restrições experimentais e éticas. A extrapolação de um conjunto pequeno de dados para o mundo real contém suposições e armadilhas das quais os autores estavam cientes (Posthuma et al. 2002). Com o passar dos anos, as críticas continuam sendo expressas por pesquisadores e abaixo algumas dessas críticas estão listadas, baseadas nos trabalhos de Posthuma et al. (2002), Kefford et al. (2006) e Del Signore et al. (2016).

(a) seleção de espécies - críticos as curvas da SSDs dizem que a seleção das espécies utilizadas nos testes ecotoxicológicos pode ser direcionada ou não abranger grupos significativos. Nos testes ecotoxicológicos espécies sensíveis

ou tolerantes podem ser selecionadas ou não, espécies de fácil manejo em laboratório podem ser priorizadas, ou questões éticas podem interferir na seleção dos organismos estudados, entre outros. Esses critérios de seleção são arbitrários. Assim, extrapolar estudos com alguns organismos testes para um grupo de indivíduos maior pode ser problemático, não refletindo o que acontece em uma escala maior. Além disso, essa seletividade faz com que algumas espécies acabem sendo sub-amostradas, como o relatado nos trabalhos de Del Signore et al. (2016) e Rico et al. (2010) que apontam que grande parte das espécies utilizadas são de regiões temperadas ou o trabalho de Olsen et al. (2011) que apontaram uma sub-amostragem de espécies marinhas polares. Essa seletividade acaba dificultando a determinação dos efeitos esperados com a exposição por um determinado composto para outros grupos, baseando-se em curvas SSDs.

(b) interações ecológicas - as curvas SSDs se baseiam em bioensaios ecotoxicológicos que em sua maior parte estudam os efeitos de um determinado composto em uma espécie isolada. Entretanto nos ambientes naturais as espécies estão em constante interação. Assim, essas curvas refletem a sensibilidade de um composto em espécies isoladas e perdendo assim informações importantes, como por exemplo, não considerando as interações ecológicas, fatores de habitat ou a importância de espécies-chaves e da diversidade funcional.

(c) número de espécies utilizadas - atualmente existe uma divergência em relação ao número mínimo de espécies necessárias para a elaboração das curvas de SSDs. Alguns órgãos regulamentadores determinam um número mínimo de 5-8 espécies, entretanto trabalhos científicos apontam como necessário um grupo entre 10-15 espécies no mínimo. O que é consenso é que um número baixo de dados de entrada reflete em um aumento da incerteza e no intervalo de confiança das curvas SSDs.

Além dessas críticas pontuadas, questões metodológicas sobre a escolha do endpoint toxicológico, conjunto de dados, critério de proteção (valor de corte) e método para incorporar a incerteza também

são listados como problemas das curvas SSDs (Posthuma et al. 2002).

Trabalhos com aplicações e validação das curvas SSDs

Desde seu surgimento como critério de qualidade ambiental e avaliação de risco ambiental as curvas SSDs foram sendo aprimoradas e sua utilização foi sendo diversificada. Nesta seção, alguns trabalhos que abrangem o uso das curvas SSDs são apresentados:

No trabalho de Mansano et al. (2018), as curvas SSDs foram utilizadas para comparar uma espécie de região neotropical com espécies de regiões temperadas. Neste trabalho, os autores estudaram o efeito de dois pesticidas, carbofuran e diuron, no cladocero neotropical *Ceriodaphnia silvestrii*. O endpoint utilizado foi a EC50 e a NOEC para a exposição aguda e crônica, respectivamente. A partir de dados disponíveis em bancos de dados foi realizado um comparativo entre a espécie estudada pelos autores e dados presente na literatura de outros invertebrados de regiões temperadas. Em resumo, os resultados das SSDs mostraram que o cladocero estudado foi mais sensível ao pesticida que outros invertebrados utilizados em bioensaios ecotoxicológicos, mostrando a importância da seleção de espécies.

Daam et al. (2011), compararam a diferença na sensibilidade à pesticidas em *Eisenia fetida* com outros invertebrados de solo. *Eisenia fetida* foi selecionada como comparativo, pois a mesma é utilizada em grande parte dos trabalhos de ecotoxicologia como referência para invertebrados de solo. Os autores categorizaram os compostos em inseticidas, fungicidas, herbicidas e outros e demonstraram que de acordo com a categoria do pesticida um determinado táxon de invertebrado apresentava a maior sensibilidade, ou seja, nem sempre a *Eisenia fetida* era o organismo modelo ideal. Assim, esse trabalho demonstra a importância da escolha de diferentes grupos de organismos testes na elaboração de curvas SSDs, a fim de entender o efeito de um determinado composto em diferentes táxons.

Kefford et al. (2006) usaram testes rápidos de toxicidade para determinar a tolerância à salinidade aguda de 110

macroinvertebrados ribeirinhos de uma bacia na Austrália. Os autores analisaram os valores de LC50 em 72h e mostraram que as curvas SSDs previram com precisão a perda de riqueza de espécies com o aumento da salinidade, validando o método como uma ferramenta de previsão de perda de riqueza de espécies na presença de estressores.

Além da sensibilidade de estressores químicos nas espécies, recentemente trabalhos que relacionam a distribuição da sensibilidade de espécie à fatores físicos também vem sendo utilizada (Smith et al. 2008). Em seu estudo, Smith et al. (2008) sintetizaram curvas de sensibilidade em resposta a variações no tamanho dos grãos de sedimentos e enterramento para espécies marinhas e estimaram as frações potencialmente afetadas relacionadas a perfuração de poços de petróleo e gás no Mar do Norte.

Conclusão

O uso das curvas de Distribuição de Sensibilidade de Espécies se mostra uma ferramenta importante para a avaliação de critérios de qualidade ambiental ou de avaliação de risco ambiental em resposta a fatores químicos e mais recentemente a fatores físicos. Contudo, seu uso deve ser realizado de maneira cautelosa, pois os passos de síntese dessas curvas podem influenciar nos resultados, já que a escolha de determinados indivíduos e endpoints, por exemplo, pode influenciar na abrangência dessas curvas.

Agradecimentos

Agradeço ao CNPq pela bolsa de doutorado, aos (às) colegas de turma pela revisão do manuscrito e ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento pela orientação durante a disciplina.

Referências

Baird, D.J. & Van den Brink, P.J. 2007. Using biological traits to predict species sensitivity to toxic substances. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 67:296–301.

Beaudouin, R. & Péry, A.R.R. 2013. Comparison of species sensitivity distributions based on population or individual endpoints. *Environ. Toxicol. Chem.* 32:1173–7.

Clements, W.H. & Newman, M.C. 2002. Community Ecotoxicology. 336 pp.

Daam, M.A., Leitão, S., Cerejeira, M.J. & Paulo Sousa, J. 2011. Comparing the sensitivity of soil invertebrates to pesticides with that of Eisenia fetida. *Chemosphere.* 85:1040–7.

Del Signore, A., Hendriks, A.J., Lenders, H.J.R., Leuven, R.S.E.W. & Breure, A.M. 2016. Development and application of the SSD approach in scientific case studies for ecological risk assessment. *Environ. Toxicol. Chem.* 35:2149–61.

Echeveste, P., Silva, J.C. & Lombardi, A.T. 2017. Cu and Cd affect distinctly the physiology of a cosmopolitan tropical freshwater phytoplankton. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 143:228–35.

Harbers, J. V & Huijbregts, M.A.J. 2006. Estimating the impact of high-production-volume chemicals on remote ecosystems by toxic pressure calculation. *Environ. Sci. Technol.* 40:1573–80.

Kefford, B.J., Nuggeoda, D., Metzeling, L. & Fields, E.J. 2006. Validating species sensitivity distributions using salinity tolerance of riverine macroinvertebrates in the southern Murray–Darling Basin (Victoria, Australia). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63:1865–77.

Mansano, A.S., Moreira, R.A., Dornfeld, H.C., Diniz, L.G.R., Vieira, E.M., Daam, M.A., Rocha, O. et al. 2018. Acute and chronic toxicity of diuron and carbofuran to the neotropical cladoceran *Ceriodaphnia silvestrii*. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 25:13335–46.

Newman, M.C. & Zhao, Y. 2008. Ecotoxicology Nomenclature: LC, LD, LOC, LOEC, MAC. *Ecotoxicology.* 1187–93.

Olsen, G.H., Smit, M.G.D., Carroll, J., Jæger, I., Smith, T. & Camus, L. 2011. Arctic versus temperate comparison of risk assessment metrics for 2-methyl-naphthalene. *Mar. Environ. Res.* 72:179–87.

Posthuma, L., Suter, G.W. & Traas, T.P. 2002. Species sensitivity distributions in Ecotoxicology.

Ricklefs, R.E. 2008. *The Economy of Nature.* 620 pp.

Rico, A., Geber-Corrêa, R., Campos, P.S., Garcia, M.V.B., Waichman, A. V. & Van Den Brink, P.J. 2010. Effect of parathion-methyl on amazonian fish and freshwater invertebrates: A comparison of sensitivity with temperate data. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 58:765–71.

Rocha, G.S., Parrish, C.C., Lombardi, A.T. & da G. G. Melão, M. 2016. Copper affects biochemical and physiological responses of *Selenastrum gracile* (Reinsch). *Ecotoxicology.* 25:1468–77.

Selck, H., Riemann, B., Christoffersen, K., Forbes, V.E., Gustavson, K., Hansen, B.W., Jacobsen, J.A. et al. 2002. Comparing sensitivity of ecotoxicological effect endpoints between laboratory and field. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 52:97–112.

Smith, M.G.D., Holthaus, K.I.E., Trannum, H.C.,

Neff, J.M., Kjeilen-Eilertsen, G., Jak, R.G., Singaas, I. et al. 2008. Species sensitivity distributions for suspended clays, sediment burial, and grain size change in the marine environment. *Environ. Toxicol. Chem.* 27:1006–12.

Truhaut, R. 1977. Ecotoxicology: objectives, principles and perspectives. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 1:151–73.

Werner, I. & Hitzfeld, B. 2012. 50 Years of ecotoxicology since Silent Spring - A review. *Gaia.* 21:217–24.

BIOGEOGRAFIA DA CONSERVAÇÃO: UMA REVISÃO DE CONCEITOS E DIRETRIZES

Marina Elisa de Oliveira^{ac} & Regiane da Silva Rodrigues^{bc}

^aLaboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação - Departamento de Genética e Evolução - UFSCar/São Carlos-SP

^bDepartamento de Biologia - Escola do Mar, Ciência e Tecnologia - UNIVALI/Itajaí-SC

^cPrograma de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - UFSCar/São Carlos-SP

Resumo

A Biogeografia da Conservação é uma área da Ciência relativamente nova e visa utilizar dos princípios, teorias e métodos da Biogeografia para fornecer subsídios para ações de conservação da biodiversidade. Com a intensificação das pressões antrópicas e acelerada perda de biodiversidade, essa ciência apresenta aplicações práticas para o delineamento de áreas prioritárias para a conservação, o entendimento de processos ecológicos através da Teoria de Biogeografia de Ilhas, e realização de previsões realistas da futura distribuição das espécies e ecossistemas que se encontram sob diferentes cenários de pressão antrópica. Apesar da urgência com que medidas devem ser tomadas, o conhecimento disponível ainda é enviesado e segmentado, e esforços devem ser feitos no sentido de unificar o conhecimento disponível.

Contextualização

A biogeografia, como campo de estudo, é definida como o estudo da distribuição das espécies no espaço através do tempo e suas mudanças associadas, levando em consideração os fatores ecológicos e históricos que modelam essa distribuição. Dessa forma, além de ser um ramo das Ciências Biológicas, também está intimamente relacionada com campos da Geografia e a Geologia (Lomolino et al., 2017).

Um dos primeiros pesquisadores a estudar a distribuição das espécies foi Carl Linnaeus, por meio de suas explorações e classificação das espécies no século 18. Apesar

de sua interpretação da distribuição das espécies se basear na Bíblia e não refletir padrões ecológicos, Linnaeus definiu bases para o início da biogeografia. Isso abriu caminho para George Buffon, um naturalista francês, que foi o primeiro a observar a relação entre ambientes similares e a composição das espécies (Cox; Moore, 2005). Wallace (1876) e Sclater (1858), posteriormente, dividiram a área terrestre do planeta com base na distribuição de vertebrados, sendo esse o grupo com mais dados produzidos até então. Foram identificadas 6 regiões zoogeográficas que, apesar de algumas inconsistências, ainda apresentam certa similaridade com as análises de delimitação de bioregiões realizadas atualmente (Proches e Ramdhani, 2012). Ainda, considerando os processos de especiação, extinção, dispersão e vicariância, a Geografia atua de forma determinante para o entendimento dos processos ecológicos e históricos que levam à atual distribuição e diversidade das espécies (Salomon, 2001).

Apesar dos esforços para a descrição das espécies e suas respectivas distribuições, ainda não se conhece a maior parte das espécies existentes (Mora et al., 2011). Contudo, com a intensificação da superexploração e da destruição de habitats, principalmente a partir da Revolução Industrial com o aumento da tecnologia e necessidade de recursos, intensificou-se, conseqüentemente, a perda de espécies (Young et al., 2016). A acelerada perda de espécies é causada principalmente em decorrência de atividades antrópicas, de forma

direta ou indireta (Dirzo et al., 2014; Johnson et al., 2017; Young et al., 2016). Tendo em vista o crescente número de espécies extintas ou ameaçadas e outras ameaças antrópicas aos recursos naturais, como a poluição da atmosfera e dos recursos hídricos, o aumento da temperatura do planeta, surgiu-se uma necessidade urgente para que ações fossem realizadas com a intenção de proteger a biodiversidade remanescente. Dessa forma, a Biologia da Conservação surgiu como uma disciplina que se utiliza de técnicas e teorias de vários outros campos científicos com o objetivo de fornecer princípios e ferramentas para a preservação de espécies, habitats e ecossistemas (Soulé, 1985; Primack, 2002). Um exemplo uso da Biogeografia é que, com o aumento dos processos de fragmentação, os remanescentes se comportam como ilhas e seus processos podem ser entendidos por meio da Teoria da Biogeografia de Ilhas (Fischer, Lindenmayer, 2007; Haddad et al., 2015).

Soulé (1985) definiu a Biologia da Conservação como uma disciplina de crise, ou seja, que requer a ação antes de todos os fatos serem conhecidos e avaliados. Nesse sentido, as ferramentas da Biogeografia se fazem muito úteis, em particular para o delineamento de regiões prioritárias para a conservação, principalmente considerando as restrições de áreas disponíveis para a conservação e restrições orçamentárias (Myers et al., 2000; Reid, 1998). Foi cunhado assim, mais recentemente, o termo Biogeografia da Conservação, junção entre as Ciências Biogeografia e Biologia da Conservação, que consiste na aplicação de princípios, teorias e análises biogeográficas preocupadas com a dinâmica da distribuição dos táxons, individualmente ou coletivamente, para a resolução de problemas relacionados com a conservação da biodiversidade (Whittaker et al., 2005). Ainda, com o aumento dos processos de fragmentação, os remanescentes se comportam como ilhas e seus processos podem ser

entendidos por meio da Teoria da Biogeografia de Ilhas (Fischer, Lindenmayer, 2007; Haddad et al., 2015).

Outro papel da Biogeografia da Conservação é estimar taxas de extinções atuais e futuras e fazer previsões realistas do futuro de espécies e ecossistemas sob diferentes cenários de desenvolvimento humano e mudanças climáticas (Cox, Moore, 2005; Ladle, Whittaker, 2011). Ao longo dos últimos anos, várias organizações e pesquisadores têm se engajado para desenvolver esquemas regionais, continentais e globais, que representem suas propostas de áreas prioritárias para a conservação (Redford et al., 2004).

Teoria da Biogeografia de Ilhas e a Biogeografia da Conservação – Uma análise histórico-crítica nas aplicações conservacionistas

Considerando que um dos maiores problemas ecológicos enfrentados atualmente em escala global é a fragmentação de habitat, que decorre principalmente do processo de conversão da vegetação original em áreas agrícolas, industriais ou urbanas (Shanahan et al., 2014) e tem efeito devastador tanto na flora quanto na fauna nativa (Marzluff, 2001), essa é considerada uma das principais causas de extinção de espécies (McKinney, 2006). Os problemas da conservação de espécies ameaçadas de extinção e consequente manutenção da biodiversidade podem ser solucionados com a aplicação de técnicas científicas, que podem envolver desde a criação de espécies ameaçadas em cativeiro e sua posterior soltura e até mesmo a criação de áreas protegidas (Ladle e Whittaker, 2011). Como apontado por Nascimento et al. (2012), os ecólogos podem contribuir para a solução destes problemas ambientais contemporâneos, mas a eficácia de suas decisões sobre as técnicas aplicadas ao manejo e conservação de ecossistemas depende principalmente da

compreensão das teorias ecológicas que as fundamentam.

Em um dos exemplos mais marcantes da utilização de teorias ecológicas para a solução de desafios ambientais atuais, está a Teoria de Biogeografia de Ilhas, proposta na década de 60 por Robert MacArthur e Edward O. Wilson (MacArthur e Wilson, 1963; MacArthur, 1972; Nascimento et al., 2012). Essa teoria e suas derivações (*e.g.* teoria de metapopulações, corredores de habitat, número e tamanhos ideais de reservas naturais - conhecido como SLOSS) vem sendo aplicadas a processos de fragmentação de habitats terrestres que ocorrem em escala local e de paisagem (Loyola e Lewinsohn, 2009) a partir da década de 1970. Em um contexto de “crise” da Ciência da Conservação, os principais cientistas conservacionistas da época recorreram a essa teoria em busca de um guia científico geral que pudesse elucidar designs, sistemas e implementação de áreas protegidas (Ladle e Whittaker, 2011).

A Teoria da Biogeografia de Ilhas é um modelo de equilíbrio dinâmico, o qual propõe, basicamente, que o número de espécies (riqueza) encontrado em uma ilha será o produto de forças opostas (colonização e extinção) conduzindo, respectivamente, ao ganho ou perda de espécies. Esse processo resulta em uma contínua substituição das espécies presentes através do tempo, dependendo do tamanho e grau de isolamento de cada ilha (MacArthur e Wilson, 1963, 1967). Nesse modelo é postulado que a curva da taxa de colonização decai com o aumento do isolamento da ilha e a curva da taxa de extinção aumenta com a diminuição do tamanho da ilha, gerando uma diversidade de curvas em que seus pontos de intersecção fornecem as taxas de colonização e substituição para um dado tamanho de área e isolamento (Ladle e Whittaker, 2011; MacArthur e Wilson, 1963, 1967). Esta teoria foi originalmente proposta para verdadeiras ilhas oceânicas, onde

o oceano circundante configura uma matriz intransponível para uma ampla gama de organismos (Nascimento et al., 2012). Entretanto, em muitos aspectos, ilhas e arquipélagos representam microcosmos do resto do mundo, e assim, a Teoria da Biogeografia de Ilhas integra muito da Ecologia e Biologia de populações, Evolução e Paleontologia, com implicações importantes para conservação de espécies (Losos e Ricklefs, 2010).

Na década de 1970, as primeiras aplicações desta teoria à conservação da biodiversidade em áreas fragmentadas foram implantadas. Diamond (1975) apontou que as ilhas representariam áreas onde as espécies podem sobreviver, mas estariam cercadas por uma área na qual as espécies têm baixo índice de sobrevivência e, conseqüentemente, seria uma barreira à dispersão. Ainda neste estudo, o autor conclui que o número de espécies que uma área pode suportar é diretamente proporcional ao seu tamanho e proximidade com demais áreas protegidas, e as taxas de extinção seriam mais altas em áreas menores e mais isoladas. Entretanto, o estudo de Simberloff e Abele (1976), conduzido apenas um ano após o anterior, critica duramente a utilização dos conceitos da Teoria de Biogeografia de Ilhas para a conservação e discorda da sugestão de que os refúgios para a vida selvagem deveriam sempre consistir de uma área tão grande quanto o possível. Os autores demonstraram e sustentaram seu ponto de vista em comparação com demais estudos da época e concluíram que várias áreas menores poderiam, em muitos casos, conter e sustentar maior riqueza do que apenas uma área maior. Dessa forma, a aplicação desta teoria para programas de conservação poderia ser insatisfatória, dependendo da comunidade avaliada no local que esperava-se conservar.

Essas divergências científicas aumentaram os debates nos anos 1970 e 1980, ficando conhecido como o “debate de SLOSS”,

que questionava se ao fixar uma porcentagem de paisagem a ser conservada seria melhor optar por uma única área grande ou várias áreas pequenas (“Single Large Or Several Small”) (Ladle e Whittaker, 2011). Contudo, esses debates iniciais sobre SLOSS ignoravam importantes traços biológicos sobre as dinâmicas de biodiversidade, esquecendo-se de fatores como: 1) população mínima viável (PMV) para as diferentes espécies (principalmente aquelas tidas como raras ou ecologicamente importantes), 2) o mínimo de área necessário para manter o PMV e 3) a dinâmica ecológica a ser mantida integralmente (Hanski, 2010; Ladle e Whittaker, 2011; Shafer, 1990). Desta forma, atentou-se que a teoria proposta por MacArthur e Wilson (1963) apenas tentava explicar o porquê grandes ilhas tenderem a apresentar mais espécies do que ilhas pequenas, e que suas deficiências com relação a dinâmica de populações afetavam a eficácia nas aplicações de políticas conservacionistas, sendo necessária a combinação de novas teorias que suprissem esse modelo clássico (Losos e Ricklefs, 2010; Marini-filho, 2000).

Neste quadro emergente, pesquisas conduzidas por Richard Levins em 1969 e 1970 desempenharam um importante papel na condução e nas análises da dinâmica de populações em ambientes fragmentados. Em suas pesquisas, ele analisou as consequências demográficas e genéticas nas populações em ambientes heterogêneos, avaliando principalmente os efeitos da colonização e extinção vistos a partir do fluxo de indivíduos entre populações vizinhas (Levins, 1969, 1970). Suas pesquisas renderam a teoria conhecida hoje como “Teoria de Metapopulações”, que define que, em uma paisagem heterogênea, é possível que uma dada espécie seja capaz de ocupar manchas geograficamente e dinamicamente separadas, mas que ocasionalmente há fluxo de indivíduos e genes, formando uma rede local de populações (Ladle e Whittaker, 2011; Losos e

Ricklefs, 2010; Marini-filho, 2000; Nascimento et al., 2012). Assim, as principais preocupações desta teoria são as consequências demográficas e evolucionárias das dinâmicas de extinção e recolonização (Hanski, 2010), e como habitats fragmentados respondem ao aumento da depleção da variabilidade genética devido ao isolamento das manchas, que podem direcionar a uma possível extinção local e, em casos mais severos, extinção regional (Cox, Moore e Ladle, 2016).

Em pesquisas atuais, os conceitos biogeográficos da Teoria do Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas e a Teoria de Metapopulações são usados para abordar as questões conservacionistas que envolvem paisagens fragmentadas, como qual é o impacto do número, tamanho, configuração e conectividade das manchas na biodiversidade (Cox, Moore e Ladle, 2016). Além disso, sabe-se hoje que a fragmentação do habitat tem efeitos muito maiores sobre os ecossistemas do que se era conhecido anteriormente, alterando processos ecológicos diversos, como o ciclo de nutrientes, o estoque de carbono e as interações clima-floresta, que tem fortes efeitos sobre as populações de animais e plantas (Laurance, 2010). Dessa forma, atualmente tem-se empregado que a determinação de áreas a serem conservadas envolvam diversas teorias ecológicas além daquelas discutidas no início dos anos 70, fazendo dos processos conservacionistas atuais ações interligadas em diversos tópicos da Ecologia.

É possível acessar a contribuição científica da biogeografia da conservação ao realizar um levantamento bibliográfico de artigos científicos na base de dados Scopus, usando o termo “biogeography conservation” como busca apenas no título desses trabalhos (Figura 1). Os primeiros artigos datam exatamente a partir do início da década de 1970, que foi quando se iniciou um movimento conservacionista (Franco, 2013; Myers, 1979)

devido ao aumento da destruição de habitats, da superexploração das espécies pelos seres humanos, e consequente aumento das taxas de extinções muito acima do que esperado por processos evolutivos naturais. Como apontado nos estudos de Whittaker et al. (2005) e Ladle e Whittaker (2011), a questão conservacionista está diretamente ligada aos valores da sociedade, e a preocupação ambiental, apesar de recorrente no cotidiano das sociedades contemporâneas, é uma discussão recente (Sandroni e Carneiro, 2016). Essa se deu início apenas a partir da década de 1960 e 1970, inicialmente nos EUA, União Europeia, Austrália e Canadá, e chegando apenas uma década mais tarde em países da União Soviética, Ásia e América Latina (Sandroni e Carneiro, 2016). O que explica, em parte, o padrão observado na Figura 2, dos países cientificamente mais produtivos em pesquisas na área de Biogeografia da Conservação no decorrer do tempo. Este padrão também pode ser explicado pois esses países apresentam altas taxas de endemismo, riqueza e importância global na conservação da biodiversidade, como observado nos casos do Brasil e Austrália. Também é possível observar um aumento do número de publicações nesse tema a partir dos anos de 2010, quando o apelo mundial para reduzir os impactos da superexploração de recursos naturais pela sociedade atual ganha destaque, e fazendo surgir diversas iniciativas para a preservação a fim de garantir um equilíbrio entre natureza e aspectos sociais e econômicos (Sandroni e Carneiro, 2016; Santos et al., 2016).

Reflexos dos critérios sociais e biogeográficos na determinação das áreas prioritárias à preservação

Apesar dos avanços conceituais e práticos da Biogeografia da Conservação e da maior disponibilidade de dados de distribuição das espécies e tecnologias para analisá-los, essa Ciência ainda é dependente das premissas

inerentes à sua aplicação. Whittaker e colaboradores (2005) destacam 4 fatores principais que influenciam nessas premissas: 1) a alta dependência da escala espacial e temporal; 2) inadequações nos dados taxonômicos e distribuição (também chamados déficits de Linnaeus e Wallace, respectivamente); 3) efeitos da estrutura do modelo e parametrização usados para prever a distribuição atual e futura das espécies; e 4) inadequações da teoria com relação à aplicação prática.

Considerando o papel da Biogeografia da Conservação no delineamento de áreas prioritárias para a conservação, diversas abordagens têm sido propostas. Myers e colaboradores (2000) delimitaram áreas prioritárias em escala global, conhecidas como *hotspots*, que foram definidas a partir da distribuição e diversidade de plantas vasculares e do nível de ameaça que cada região está exposta. 44% das espécies de plantas vasculares, 35% dos vertebrados (mamíferos, aves, anfíbios e répteis) estão contidos nos *hotspots*, contudo esse esquema protege apenas 1.4% da superfície da Terra. Em uma menor escala, na Mata Atlântica brasileira, foram reconhecidos 4 centros de endemismos importantes para a conservação de aves Passeriforme com base na distribuição de espécies endêmicas desse grupo (da Silva et al., 2004). Ao longo do tempo, a percepção do que deve ser conservado foi se alterando pois também mudaram a percepção de mundo e os valores das sociedades. Inicialmente a preocupação com a conservação de espécies individuais resumia-se principalmente ao seu valor econômico e com foco em sua caça ou pesca sustentável. Posteriormente, foi reconhecida a importância da preservação de ecossistemas, habitats e cenários com a finalidade de apreciação do público. Atualmente preocupa-se com a escala de paisagem e atentando-se para as relações entre atividades humanas e o mundo “natural”, para que estas ocorram de forma sustentável,

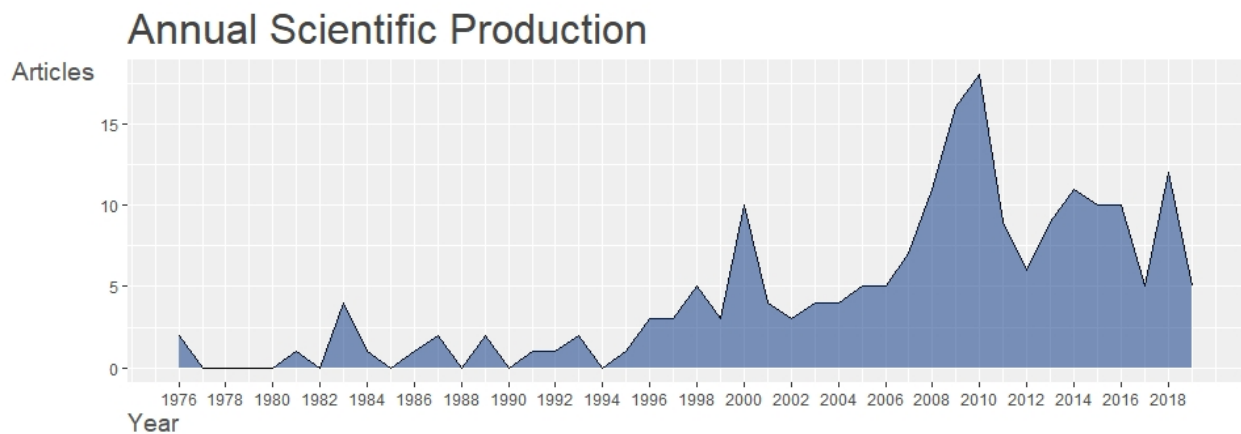


Figura 1. Levantamento da produção científica em Biogeografia da Conservação no decorrer dos anos. Resultado da busca na base de dados SCOPUS e análise dos artigos retornados no pacote “Bibliometrix” no software R.



Figura 2. Contribuição dos 10 principais países na produção científica na temática de Biogeografia da Conservação. Resultado da busca na base de dados SCOPUS e análise dos artigos retornados no pacote “Bibliometrix” no software R.

visto que os humanos são parte indissociável da natureza (Redford et al., 2004).

Atualmente, a arma mais eficaz contra o processo de perda da biodiversidade é a criação de áreas protegidas e, nesse sentido, a Biogeografia da Conservação fornece ferramentas para sua delimitação. Contudo, diante do exposto neste trabalho, os critérios de seleção dessas áreas são baseados nos diferentes valores dos proponentes e está sujeito às limitações das tecnologias atualmente disponíveis, assim como das restrições de recursos para sua implementação. Dessa forma, se faz necessário o estabelecimento de colaborações inter-regionais e internacionais para a escolha de critérios que possam ser aplicados em ampla escala, assim como a junção de esforços e sistematização da coleta de dados para que ações de conservação possam ser bem-sucedidas.

Referências Bibliográficas

- COX, C. B.; MOORE, P. D. **Biogeography: an ecological and evolutionary approach**. Blackwell Publications, Malden, MA, 2005.
- COX, C. B.; MOORE, P. D.; LADLE, R. J. **Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach**. 9th. ed. [s.l.] Wiley-Blackwell, 2016.
- DIAMOND, J. M. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. **Biological Conservation**, v. 7, n. 2, p. 129–146, fev. 1975.
- DIRZO, R. et al. Defaunation in the Anthropocene. **Science**, v. 345, n. 6195, p. 401–406, 2014.
- FISCHER, J.; LINDENMAYER, D. B. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. **Global Ecology and Biogeography**, v. 15, p. 55–66, 2007.
- FRANCO, J. L. DE A. O conceito de biodiversidade e a história da biologia da conservação: da preservação da wilderness à conservação da biodiversidade. **Universidade de Brasília**, v. 32, n. 2, p. 21–48, 2013.
- HADDAD, N. M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science Advances**, v. 1, n. 2, p. e1500052, mar. 2015.
- HANSKI, I. The Theories of Island Biogeography and Metapopulation Dynamics. In: LOSOS, J. B.; RICKLEFS, R. E. (Eds.). **The Theory of Island Biogeography Revisited**. 1st. ed. [s.l.] Princeton University Press, 2010. p. 186–213.
- JOHNSON, CHRISTOPHER N. GUANGCHUN, L. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. **Science**, v. 356, n. 6335, p. 270–275, 2017.
- LADLE, R. J., WHITTAKER R. J. **Conservation Biogeography**. Oxford: John Wiley & Sons. 2011.
- LAURANCE, W. F. Beyond Island Biogeography Theory: Understanding habitat fragmentation in the real world. In: LOSOS, J. B.; RICKLEFS, R. E. (Ed.). **The Theory of Island Biogeography Revisited**. 1st. ed. [s.l.] Princeton University Press, 2010. p. 214–236.
- LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, v. 15, p. 237–240, 1969.
- _____. Extinction. In: GESTERNHABER, M. (Ed.). **Some Mathematical Problems in Biology**. [s.l.] American Mathematical Society, 1970. p. 77–107.
- LOMOLINO, M. V.; RIDDLE, B. R.; WHITTAKER, R. J. **Biogeography**. Sunderland, MA: Sinauer Press, Inc. 2017.
- LOSOS, J. B.; RICKLEFS, AND R. E. **The Theory of Island Biogeography Revisited**. 1st. ed. [s.l.] Princeton University Press, 2010.
- LOYOLA, R.; LEWINSOHN, T. Diferentes abordagens para a seleção de prioridades de conservação em um contexto macrogeográfico. In: **Megadiversidade**. 5. ed. Belo Horizonte: Belo Horizonte, 2009. p. 27–42.

- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. **Evolution**, v. 17, n. 4, p. 373–387, 1963.
- _____. **The Theory of Island Biogeography**. 1st. ed. New Jersey: Princeton University Press, 1967.
- MacArthur, R. H. 1972. **Geographical ecology: patterns in the distribution of species**. New York: Harper and Row. 1972.
- MARINI-FILHO, O. J. Teoria de metapopulações, novos princípios na biologia da conservação. **Ciência Hoje**, v. 27, p. 23–29, 2000.
- MARZLUFF, J. M. Section 1. Introduction to the Study of Birds in Urban Environments: Worldwide urbanization and its effects on birds. *In*: MARZLUFF, J. M.; BOWMAN, R.; DONELLY, R. (Eds.). . **Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing**. 1st. ed. New York: Springer Science + Business Media, LCC, 2001. p. 19 – 47.
- MCKINNEY, M. L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. **Biological Conservation**, v. 127, n. 3, p. 247–260, 2006.
- MORA, C. et al. How many species are there on earth and in the ocean? **PLoS Biology**, v. 9, n. 8, p. 1–8, 2011.
- MYERS, N. et al. Biosiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 24, p. 853–858, 2000.
- MYERS, N. **No The Sinking Ark: A New Look at the Problem of Disappearing Species**. 1st. ed. United Kingdom: Pergamon Press, 1979.
- NASCIMENTO, A. T. A. *et al.* Conservação da biodiversidade e dinâmica ecológica espacial: Evolução da teoria. **Oecologia Australis**, v. 16, n. 2, p. 156–164, 2012.
- PRIMACK, R. B. **Essentials of conservation biology**, 3rd edition. Sunderland, MA: Sinauer Press, Inc. 2002.
- PROCHEŞ, Ş.; RAMDHANI, S. The World’s Zoogeographical Regions Confirmed by Cross-Taxon Analyses. **BioScience**, v. 62, n. 3, p. 260–270, 2012.
- REDFORD, K. H. et al. Mapping the conservation landscape. **Conservation Biology**, v. 17, n. 1, p. 116–131, 2003.
- REID, W. V. Biodiversity hotspots. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 13, n. 7, p. 275–280, 1998.
- SALOMON, M. Evolutionary biogeography and speciation: Essay on a synthesis. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 1, p. 13–27, 2001.
- SANDRONI, L. T.; CARNEIRO, M. J. T. “Conservação da biodiversidade” nas ciências sociais brasileiras: uma revisão sistemática de 1990 a 2010. **Ambiente & Sociedade**, v. 19, n. 3, 2016.
- SANTOS, C. A. P. DOS *et al.* O Papel Das Políticas Públicas Na Conservação Dos Recursos Naturais the Role of Public Policy in the Conservation of Natural Resources El Papel De La Política Pública En El Conservación De Los Recursos Naturales. **Rev. Geogr. Acadêmica** v, v. 1010, n. 22, p. 18–29, 2016.
- SCLATER P. L. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. **Zoological Journal of the Proceedings of the Linnean Society** 2, p. 130–145, 1858.
- SHAFFER, C. . **Nature reserves: Island Theory and Conservation Practice**. Washington, DC.: Smithsonian Institution Press, 1990.
- SHANAHAN, D. F. *et al.* The challenges of urban living. *In*: GIL, D.; BRUMM, H. (Eds.). . **Avian Urban Ecology**. 1. ed. [s.l.] Oxford University Press, 2014. p. 3–20.
- SIMBERLOFF, D. S.; ABELE, L. G. Island Biogeography Theory and Conservation Practice. v. 191, n. 4224, p. 285–286, 1976.
- SOULÉ, M. E. What is Conservation Biology? A new synthetic discipline addresses the dynamics and problems of perturbed species, communities, and ecosystems. **BioScience**, v. 35, n. 11, p. 727–734, 1985.
- WALLACE, A. R. **The Geographical Distribution of Animals**. New York: Macmillan. 1876.
- WHITTAKER, R. J. *et al.* Conservation Biogeography: Assessment and Prospect. **Diversity and Distributions**, v. 11, n. 1, p. 3–23, 2005.
- YOUNG, H. S. et al. Patterns, Causes, and Consequences of Anthropocene Defaunation. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 47, n. 1, p. 333–358, 2016.

ETODIVERSIDADE: UM CAMPO TEÓRICO EMERGENTE

Gabrielle C. Pestana¹ & Vinicius M. Lopez²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, SP, Brasil.

²Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP, Brasil.

Resumo

Historicamente, as ciências biológicas trabalharam com a ótica da entidade da espécie como uma unidade coesa de resposta às perguntas biológicas, vilipendiando aspectos individuais dos organismos. Nesse sentido, o conceito da Etodiversidade, ou seja, a variabilidade de traços comportamentais, foi recentemente proposto, sugerindo novas perspectivas nas observações da natureza. Por fim, nós aqui, pretendemos apresentar a você leitor, um breve panorama de uma nova concepção nas ciências biológica.

Introdução

O ser humano demonstra uma relação de atração com a diversidade de informações. Esse fenômeno é refletido desde a pré-história, como por exemplo nas inúmeras representações da fauna e flora em pinturas rupestres cavernícolas. Em contrapartida, a natureza exibe uma miríade de formas, cores e comportamentos que conseqüentemente, se torna uma fonte inesgotável de inspiração para filósofos, artistas e cientistas. Tomando como exemplo aranhas (Arachnida: Araneae) das famílias Deinopidae, Ctenizidae e Araneidae, podemos encontrar estratégias e técnicas divergentes para predação que utilizam a mesma ferramenta (teia) (Fig. 1).

Mesmo com a imensa diversidade biológica, somente a partir da publicação do *Systema Naturae* (1758) por Carl Von Linné que a biologia começou a utilizar sistematicamente a entidade espécie como unidade básica de estudos. Esse paradigma dominou os campos macro biológicos (e.g., diversidade alfa, beta e gama, nichos das espécies, conservação ambiental) que se atentam na espécie como uma ferramenta coesa de resposta. Por exemplo, Wilson e

Peter (1988) propuseram o conceito de Biodiversidade para oficializar de forma consistente as diferentes dimensões da diversidade biológica. Esse conceito foi rapidamente absorvido por instituições ligadas a conservação do meio ambiente e teve um importante impacto político (Adams 2004; Maclaurin & Sterelny 2008).

Todavia, campos científicos emergentes estão deslocando a fronteira do conhecimento biológico e sugerindo aos cientistas novas perspectivas em suas observações. Nesse sentido, um intrigante fenômeno animal vem desafiando a escola adaptacionista, sugerindo que em contextos intraespecíficos, os indivíduos diferem em comportamentos correlacionados e essas diferenças são frequentemente hereditárias (Sinn et al., 2006), ou seja, personalidades.

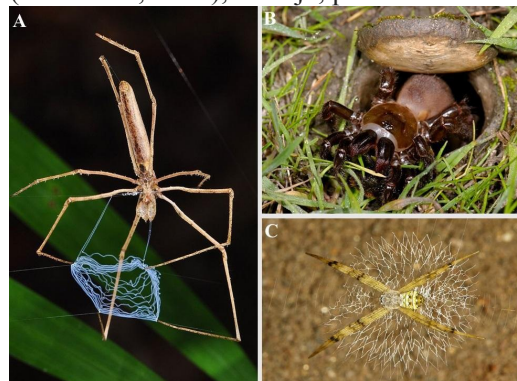


Figura 1. Diversidade de estratégias de captura de presas em aranhas (Arachnida: Araneae). (A) Deinopidae em posição de ataque com a teia construída entre as suas pernas dianteiras; (B) Ctenizidae na parte externa de seu alçapão e; (C) Araneidae em sua teia orbicular durante a espera do alimento. A e B representam estratégias para presas de solo e C, animais aéreos.

A personalidade sempre foi um conceito ligado ao comportamento humano que é interpretada como uma reflexão das variações individuais, indicando diferenças de temperamento. Entretanto, essas

variações foram por muito tempo negligenciadas em outros animais, sendo interpretada como a consequência de medições imprecisas ou variação não adaptativa em torno de uma média adaptativa (Mather & Anderson 1993; Weiss & Adams 2013). Isso se torna interessante, uma vez que humanos que trabalham intensivamente com um número razoável de indivíduos da mesma espécie animal, frequentemente atribuem personalidades diferentes a esses. Mesmo que essas constatações sejam anedóticas, elas sugerem a ocorrência de diferenças interindividuais no comportamento animal.

Atualmente achados empíricos nos mais diversos grupos animais, como peixes (Cote et al., 2010; Conrad et al., 2011), aves (Garamszegi et al., 2008; Nicolaus et al., 2012), primatas (Koski, 2011; Neumann et al., 2013; Massen et al., 2014), insetos (Brodin 2008; Jandt et al., 2014;) suportam essa perspectiva. Adicionalmente, essas variações interindividuais podem exercer influências até mesmo em níveis em ecossistêmicos, modulando a eficácia na exploração do nicho das espécies (Costa & Pereira et al., 2018).

Nesse contexto, um novo campo (daqui para frente, Etodiversidade) foi proposto com o intuito de apreciar as variações individuais no comportamento animal. Cordero-Rivera (2017) define a Etodiversidade como: *A variabilidade de traços comportamentais na hierarquia biológica, incluindo o nível individual (e.g., personalidade), o nível populacional (e.g., estratégias alternativas de reprodução) e o nível do ecossistema (como padrões comportamentais contrastantes entre as espécies)*. A principal diferença entre a Etodiversidade e os campos adjacentes está na unidade básica de estudo, uma vez que os estudos de Etodiversidade devem se atentar em métricas e observações individuais. Por fim, pretendemos apresentar a você leitor, um breve panorama de uma nova concepção nas ciências biológicas. Discutiremos as características delimitadoras do conceito, bem como a importância da diversidade comportamental.

Qual a diferença entre Diversidade Funcional e Etodiversidade?

A diversidade funcional é um componente importante da biodiversidade e geralmente está relacionado as variedades de coisas que os organismos fazem nas comunidades e ecossistemas. Apesar disso, o conceito de diversidade funcional é tido como “eskorregadio”, pelo fato de ser utilizado em muitos trabalhos ecológicos sem a devida referência de uma definição (ver revisão de Petchey & Gaston 2006). Aqui usaremos o conceito de Tilman (2001): “*O valor e o range das espécies, bem como os traços orgânicos que influenciam no funcionamento do ecossistema*”. Em outras palavras, a diversidade funcional permeia no âmbito das características fenotípicas dos organismos, que causam influência nos processos ecossistêmicos.

No mesmo sentido, a Etodiversidade se mostra como um conceito mais abrangente e que não necessariamente visa analisar a influência na funcionalidade ecossistêmica dos fenótipos. As características etodiversas de um organismo são traços individuais que não necessitam estar relacionados com uma função. Ou seja, toda diversidade funcional é necessariamente uma etodiversidade, porém nem toda etodiversidade é necessariamente uma diversidade funcional.

Para esclarecermos o tema de forma mais eficiente, peço ao leitor que nos acompanhe em um exemplo hipotético; no primeiro filme Madagascar da DreamWorks Pictures, o leão Alex vai parar acidentalmente em uma Ilha de Madagascar onde encontra um grupo de lêmures. Os lêmures são liderados pelo rei Julian e sofrem constantemente com a perseguição de seus predadores naturais, as fossas (Carnivora: Eupleridae). Sabidamente, os lêmures são primatas endêmicos de Madagascar e atuam funcionalmente no ambiente como dispersores de sementes. O lêmure Rei Julien demonstra durante todo filme, características de personalidade que são únicas e distintas dos outros membros dos grupos e ele nota que as fossas, seus predadores, fogem na presença do leão Alex. Após essa constatação, Julian atrai

Alex para o convívio do bando (um tipo de domesticação) com o intuito de se beneficiar de sua presença. Os traços individuais do rei Julian auxiliaram no desenvolvimento de uma estratégia anti predação que beneficiou todo o bando. Adicionalmente, esses traços não se relacionam diretamente com a diversidade funcional dos lêmures.

Como a variação comportamental se mantém?

A manutenção da diversidade de comportamentos encontrada na natureza é um aspecto importante para a etodiversidade. O modo como essas variações comportamentais serão mantidas ao longo das gerações pode ser influenciado por diferentes fatores, como aprendizagem e genética. Comportamentos inatos, livres de experiências prévias, são geneticamente determinados, através dos circuitos que medeiam esse comportamento. Por exemplo, em ratos, os comportamentos de aversão ou atração a determinados tipos de odores ocorrem de forma inata (Root et al., 2014). Tal comportamento acontece através de circuitos neurais, transmitindo informações do órgão do sentido para os centros olfativos corticais.

Assim, a seleção e fixação de comportamentos geneticamente determinados ocorre por meio da seleção natural que pode atuar sobre determinada população através do mecanismo de adaptação local, permitindo a ocorrência de comportamentos alternativos dentro de um mesmo grupo ou em diferentes grupos da mesma espécie. Um estudo com uma população de aves da espécie *Cinclus mexicanus* Swainson demonstrou o estabelecimento de estratégias alternativas comportamentais relacionadas a migração, onde em um contexto intrapopulacional foram observados pássaros migrantes e não migrantes (Gillis et al., 2008). Em salamandras da espécie *Salamandra salamandra* (Linnaeus, 1758) duas estratégias comportamentais foram observadas em diferentes populações habitantes de ilhas vizinhas. Em uma ilha onde havia a pressão de predação por mamíferos invasores os indivíduos

apresentaram comportamento noturno, enquanto na outra ilha o comportamento dos indivíduos era diurno (Velo-Antón e Cordero-Rivera, 2011).

A capacidade de aprender novos repertórios comportamentais pode ser observada em diversos grupos e colabora para o aumento e manutenção da diversidade comportamental. A aprendizagem pode ocorrer por meio da observação de um indivíduo mais velho e reprodução do mesmo comportamento pelos mais novos de uma população, como observado em primatas durante o comportamento de forrageio (Rapaport e Brown, 2008). Neste contexto, discute-se sobre a aprendizagem social e a cultura através da transmissão de novos conhecimentos.

A aprendizagem também pode ocorrer de modo individual através da tentativa e erro, sem que haja observação do mesmo comportamento em outros indivíduos (Anthes et al., 2010). No entanto, sem a transmissão desse comportamento, o mesmo não pode ser encontrado em nível populacional, mas apenas individual.

Padrões da etodiversidade

A etodiversidade pode apresentar padrões de distribuição relacionados a diferentes fatores ecológicos. Espera-se que o aumento da diversidade nos trópicos consequentemente, aumente a diversidade de comportamento nesta região, assim como o aumento da riqueza de espécies e da diversidade- beta. Podemos concluir que o aumento de espécies está relacionado com o aumento de repertórios comportamentais, portanto com o aumento da etodiversidade. (Cordero-Rivera, 2017).

Além disso, a seleção sexual é uma força evolutiva que age selecionando comportamentos a fim de garantir o sucesso reprodutivo individual diferenciado (Darwin, 1871). Portanto, dentro de um contexto de reprodução, podemos observar na natureza uma gama de comportamentos diferenciados, intra e interespecíficos. Quando observamos os padrões de comportamento relacionados a corte, temos desde um exemplo clássico da literatura, o pavão (*Pavus cristatus* L.), que exibe seus

ornamentos (cauda) para atração das fêmeas até exemplos em aracnídeos que produzem presentes nupciais para a fêmea antes da cópula, como no caso da espécie *Paratrechalea ornata* (Mello-Leitão) (Lycosoidea: Trechaleidae) (Costa-Schmidt et al., 2008).

A etodiversidade também pode estar positivamente relacionada com o aumento da complexidade biológica. Neste contexto, é importante entendermos complexidade biológica como a complexidade em nível neural. Assim, tomamos como exemplo um estudo feito com duas espécies de formigas *Oecophylla smaragdina* Day e *Formica subsericea* Say que apresentam repertórios comportamentais do complexo ao simples, respectivamente. Na espécie com comportamento complexo (*O. smaragdina*) o investimento em tecido e operações neurais é mais alto quando comparado com *F. subsericea* (Kamhi et al., 2016). Assim, podemos inferir que em grupos onde há maior complexidade do sistema nervoso, teremos também repertórios comportamentais mais complexos, e consequentemente ambos estão correlacionados positivamente com a etodiversidade.

Extinção: uma ameaça a etodiversidade

A extinção de espécies é um fenômeno natural, que vem sendo arduamente discutido nos últimos anos devido sua potencialização por fatores antrópicos. No entanto, sempre guiada pelos olhos da ecologia, quando pensamos em extinção de espécies pensamos nos impactos ecossistêmicos e na perda de interações ecológicas, diversidade funcional e sempre em nível de espécies.

Com o novo olhar da etodiversidade, a problemática da extinção ganha um novo foco. Quando perdemos uma espécie, não só perdemos interações ecológicas, mas perdemos também um repertório de comportamentos, os quais podem ser fundamentais para o funcionamento do ecossistema. Além disso, se pensarmos em um nível menor, e ao invés de olharmos para a espécie, olharmos para o indivíduo com sua personalidade própria, a perda

seria ainda maior. Quantos comportamentos não são perdidos se um único indivíduo de uma população deixar de existir?

Retomamos aqui o exemplo de Madagascar. Se pensarmos nas fossas e lêmures, estes dois grupos apresentam uma interação ecológica de presa-predador. As fossas são predadoras, já os lêmures dispersores de sementes, aumentando, portanto, a diversidade funcional. Cada uma dessas espécies possui traços comportamentais diferenciados. A extinção de um desses dois grupos, seja das fossas ou dos lêmures, acarretaria na extinção de interações ecológicas, diversidade funcional e traços comportamentais. Porém, se analisarmos um indivíduo dentro do grupo dos lêmures, (e.g., o rei Julian) a perda desse indivíduo representaria a perda de traços comportamentais individuais de estratégia e liderança que no contexto da animação se mostra benéfico para todo o bando, livrando-os de seus inimigos naturais.

Conclusão

Entender o conceito de etodiversidade tem se tornado importante para redirecionarmos nosso olhar científico a um novo nível: o indivíduo. Assim, poderemos compreender padrões comportamentais das diferentes espécies e dos indivíduos que compõe uma população, qual sua funcionalidade e sua importância no âmbito da conservação.

Agradecimentos

Gostariamos de agradecer ao Prof. Dr. Rhainer Guillermo pela atenção dada durante as longas discussões sobre o tema. Agradecemos aos Msc. Guilherme S. Gonzaga pelo auxílio durante o decorrer da apresentação. Agradecemos ao revisor pelas valiosas contribuições e finalmente, ao Prof. Dr. Hugo Miguel P. de Moraes Sarmento pelos ensinamentos passados e pela possibilidade a nós oferecida.

Referências

- Adams, W. B. (2013). Against extinction: the story of conservation. Routledge.
- Anthes, N., Bergmüller, R., Blanckenhorn, W., Brockmann, H. J., Fichtel, C., Fromhage, L., ... & Hofer, H. (2010). Animal behaviour: evolution and mechanisms. Springer Science & Business Media.

- Brodin, T. (2008). Behavioral syndrome over the boundaries of life—carryovers from larvae to adult damselfly. *Behavioral Ecology*, 20(1), 30-37.
- Conrad, J.L., Weinersmith, K.L., Brodin, T., Saltz, J.B. & Sih, A. (2011). Síndromes comportamentais em peixes: uma revisão com implicações para a ecologia e manejo pesqueiro. *Journal of fish biology* ,
- Cordero-Rivera, A. (2017). Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 7.
- Cordero-Rivera, A. (2017). Behavioral diversity (ethodiversity): a neglected level in the study of biodiversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 7.
- Costa-Pereira, R., Rudolf, V. H., Souza, F. L., & Araújo, M. S. (2018). Drivers of individual niche variation in coexisting species. *Journal of Animal Ecology*, 87(5), 1452-1464.
- Costa-Schmidt, L. E., Carico, J. E., & de Araújo, A. M. (2008). Nuptial gifts and sexual behavior in two species of spider (Araneae, Trechaleidae, Paratrechalea). *Naturwissenschaften*, 95(8), 731-739.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., & Sih, A. (2010). Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1687), 1571-1579.
- Darwin, C. (1871). The descent of man. The Great Books of the Western World, 49, 320
- Garamszegi, L. Z., Eens, M., & Török, J. (2008). Birds reveal their personality when singing. *PLoS One*, 3(7), e2647.
- Gillis, E. A., Green, D. J., Middleton, H. A., and Morrissey, C. A. (2008). Life history correlates of alternative migratory strategies in American Dipper. *Ecology* 89
- Jandt, J. M., Bengtson, S., Pinter-Wollman, N., Pruitt, J. N., Raine, N. E., Dornhaus, A., & Sih, A. (2014). Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biological Reviews*, 89(1), 48-67.
- Kamhi, J. F., Gronenberg, W., Robson, S. K., & Traniello, J. F. (2016). Social complexity influences brain investment and neural operation costs in ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1841), 20161949.
- Koski, S. E. (2011). Social personality traits in chimpanzees: temporal stability and structure of behaviourally assessed personality traits in three captive populations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(11), 2161-2174
- Maclaurin, J., & Sterelny, K. (2008). What is biodiversity?. University of Chicago Press.
- Massen, J. J., & Koski, S. E. (2014). Chimps of a feather sit together: chimpanzee friendships are based on homophily in personality. *Evolution and Human Behavior*, 35(1), 1-8
- Mather, J. A., & Anderson, R. C. (1993). Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*). *Journal of Comparative Psychology*, 107(3), 336.
- Neumann, C., Agil, M., Widdig, A., & Engelhardt, A. (2013). Personality of wild male crested macaques (*Macaca nigra*). *PLoS One*, 8(8), e69383.
- Nicolaus, M., Tinbergen, J. M., Bouwman, K. M., Michler, S. P., Ubels, R., Both, C., ... & Dingemanse, N. J. (2012). Experimental evidence for adaptive personalities in a wild passerine bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1749), 4885-4892.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology letters*, 9(6), 741-758.
- Rapaport, L. G., & Brown, G. R. (2008). Social influences on foraging behavior in young nonhuman primates: learning what, where, and how to eat. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*, 17(4), 189-201.
- Root, C. M., Denny, C. A., Hen, R., & Axel, R. (2014). The participation of cortical amygdala in innate, odour-driven behaviour. *Nature*, 515(7526), 269.
- Sinn, D. L., Apiolaza, L. A. & Moltschanivskyj, N.A. (2006). Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of Evolutionary Biology*. 19, 1437-1447
- Velo-Antón, G., & Cordero-Rivera, A. (2011). Predation by invasive mammals on an insular viviparous population of *Salamandra salamandra*. *Herpetology Notes*, 4, 299-301.
- Weiss, A. & Adams, M. J. (2013). Differential behavioral ecology. In *Animal Personalities: Behavior, Physiology and Evolution* (eds C. Carere and D. Maestripieri). University of Chicago Press, Chicago.

NESTEDNESS E TURNOVER: OS COMPONENTES DA DIVERSIDADE BETA

Franciélle Dias de Oliveira^{ab} & Priscilla Tominaga Higa^{ab}

^aInstituto Nacional de Ciência e Tecnologia dos Hymenoptera Parasitoides da Região Sudeste Brasileira (HYMPAR Sudeste), Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos – SP, Brasil.

^bPrograma de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos.

Resumo

Diferentes locais apresentam diferentes comunidades biológicas. A diferença na composição das comunidades tem chamado a atenção de naturalistas e ecólogos, os quais buscam entender a distribuição e estruturação da biodiversidade. Assim, diversas maneiras foram propostas para quantificar a diferença e o grau de diferenciação na composição de espécies entre os locais (diversidade beta). São dois os componentes principais que formam os padrões de diversidade beta: turnover (substituição de espécies entre locais) e nestedness (diferença de riqueza entre locais). A distinção da diversidade beta nestes processos permite uma compreensão mais clara dos mecanismos que afetam a diversidade local e regional, e que determinam a composição de espécies em escala espacial. Este trabalho aborda o conceito de diversidade beta, como é produzida, e como sua medida pode ser utilizada para a compreensão dos padrões de biodiversidade.

Introdução

O conceito de biodiversidade, ou diversidade biológica, é abrangente e pode ser definido em termos de diversidade genética, identidade e número de espécies, de comunidades bióticas e ecossistemas (DeLong,

1996). A biodiversidade não se distribui uniformemente no globo, isto é, diferentes áreas contêm comunidades biológicas distintas. Descrever e explicar padrões geográficos na diversidade de espécies é uma questão remota na ecologia e desde o início do século XX medidas de similaridade têm sido utilizadas para comparar diferentes composições biológicas (por exemplo, Jaccard, 1912; Gleason, 1920; Simpson, 1943; Sørensen, 1948; Odum, 1950).

Frente à necessidade de distinguir três níveis de diversidade de espécies em comunidades naturais, Whitaker (1960) propôs os seguintes termos: **diversidade alfa** (dada pela riqueza de espécies em uma dada comunidade); **diversidade beta** (constitui o grau de diferenciação na composição de espécies em relação a gradientes ou padrões de ambientes) e **diversidade gama** (o inventário de espécies a partir de uma série de amostras combinadas).

Atualmente, estudos relacionados a dinâmicas e padrões de diversidade biológica enfatizam três aspectos principais: fenômenos, medidas e mecanismos (Shmida & Wilson, 1985). O fenômeno da diversidade é uma característica da distribuição de espécies nas comunidades e grande parte dos estudos ecológicos se concentram na diversidade dentro

de determinados habitats, mensurando-se, portanto, a riqueza de espécies, a partir de amostras, para representar comunidades (diversidade alfa) (Whittaker 1960, 1977; MacArthur, 1965).

Cada nível ou escala de diversidade pode ser aninhado em um nível mais alto. Assim, medidas de diversidade local (alfa) podem ser combinadas para representar a diversidade regional (gama). A maneira pela qual a diversidade em dada escala é combinada para produzir a diversidade em uma escala maior, caracteriza a diversidade de diferenciação (diversidade beta). Em outras palavras, a diversidade beta mede a quantidade de mudança biótica entre as unidades ou habitats (Shmida & Wilson, 1985).

Diversidade beta

Na última década, houve um aumento acentuado no número de estudos realizados para abordar diversidade beta, como ilustrado por Anderson *et al.* (2011) (Fig. 1, abaixo).

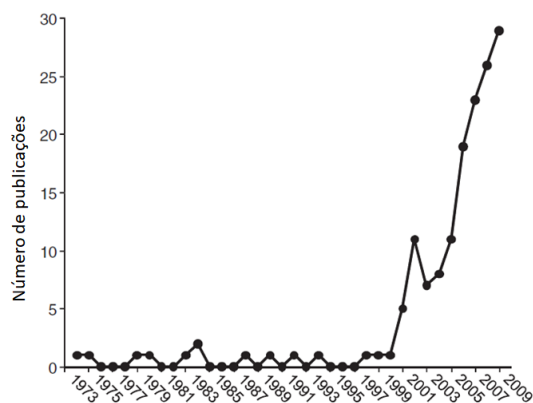


Figura 1. Gráfico representando o número de artigos publicados na literatura contendo o termo “beta diversity” ou “ β diversity” no título, por ano, de 1974 a 2009. Adaptado de Anderson *et al.* (2011).

Como vimos anteriormente, a diversidade beta permite comparar a diversidade biológica

em escala local e regional (diversidade alfa e gama, respectivamente) (Whittaker, 1960; 1972). Essa abordagem oportuniza a observação dos fenômenos de composição de espécies, em comunidades, de forma matemática.

A diversidade beta pode ser medida entre amostras de maneira: (1) direcional, quando a mudança na estrutura da comunidade é mensurada a partir de uma unidade de amostragem para outra, ao longo de um gradiente espacial, temporal ou ambiental; e (2) não-direcional, estimando-se a variação na estrutura da comunidade entre um conjunto de unidades amostrais, dentro de uma dada extensão espacial ou temporal, ou uma dada condição (habitat, tratamento experimental) (Anderson *et al.*, 2011).

Outra ciência importante é a identificação e distinção dos processos que geram variação na composição das comunidades. A diversidade beta pode refletir apenas dois padrões principais, *nestedness* e *turnover*, ou a combinação de ambos (Harrison *et al.*, 1992; Baselga *et al.*, 2007; Baselga, 2010) cujos efeitos devem ser discernidos e mensurados para a compreensão dos padrões bióticos e suas causas (Williams *et al.*, 1999). *Nestedness* e *turnover* representam os fenômenos de perda e substituição de espécies, respectivamente, sendo assim, processos não apenas diferentes, mas antagônicos (Williams, 1996; Gaston & Blackburn, 2000).

Medindo a diversidade beta

Muitas medidas diferentes de diversidade beta são possíveis (por exemplo, Tuomisto, 2010), e também uma variedade de abordagens

estatísticas para a análise de seus padrões (Anderson *et al.*, 2006; Legendre, 2008), embora quase não haja consenso sobre quais as medidas apropriadas para abordar questões ecológicas (Vellend, 2001; Jost, 2007; Jurasinski *et al.*, 2009).

A formulação clássica da diversidade beta é dada pela razão entre a diversidade local e regional ($\beta = \text{gama}/\alpha$), e quantifica o número efetivo de unidades composicionais diferentes em uma região (Whittaker, 1960). Foi demonstrado recentemente, no entanto, que diferentes medidas de diversidade requerem diferentes partições (multiplicativa, aditiva) da diversidade gama para produzir componentes alfa e beta independentes (Jost, 2007). Além disso, muitos ecólogos também têm utilizado a diversidade beta para descrever medidas que incorporem informações adicionais, como efeitos taxonômicos, filogenéticos e funcionais (Izsak, Price, 2001; Clarke *et al.*, 2006; Swenson *et al.* 2010).

Diferentes medidas enfatizam diferentes propriedades de dados ecológicos e o uso de medidas adequadas pode revelar a natureza subjacente dos padrões de diversidade beta para um determinado conjunto de dados (Smith & Lundholm, 2010).

Para a seleção de uma das medidas disponíveis, dependendo da hipótese testada, duas categorias de índices são relevantes: os que incorporam diferenças de riqueza como diferenças de composição (índice de Sørensen); e aqueles que produzem valores de similaridade independentes da variação de riqueza (índice de Simpson) (Baselga, 2007).

Vamos supor que dois pares de amostras estão sendo analisados: A, B, C e D, com 20, 20, 20 e 5 espécies, respectivamente (Fig. 2). E suponha as seguintes condições: A e B compartilham 8 espécies (portanto, 12 espécies são exclusivas de cada site), enquanto C compartilha de 5 espécies presentes em D (faunas completamente aninhadas, 15 espécies são exclusivas de C, e nenhuma exclusiva de D).

Quando a similaridade entre as amostras é medida através do índice de Sørensen, as duas situações, A-B e C-D, são consideradas equivalentes (similaridade entre A-B = similaridade entre C-D = 0,4), embora seja intuitivamente claro que o *turnover* é maior entre A-B do que entre C-D (32 espécies estão envolvidas no primeiro caso, mas apenas 20 no segundo). Em contraste, os dois casos são visto como completamente diferentes quando medidos a partir do índice de Simpson, resultando nos valores de similaridade A-B = 0,4, e C-D = 1 (exemplo reproduzido de Baselga, 2007).

A	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
B	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
D	1	2	3	4	5															

Figura 2. Representação de quatro amostras (A, B, C e D) e suas composições de espécies. A riqueza de espécies é indicada pela cor e a abundância pelo número. Produzido pelas autoras deste trabalho.

Segundo Baselga (2007), de modo geral, diferenças na riqueza de fato implicam em composições de espécies distintas. Contudo, quando gradientes de riqueza estão presente entre as amostras, aceitar diferenças na riqueza (*nestedness*) como sendo diferenças na composição (*turnover*), resulta na mistura de

dois processos distintos a partir da mesma medida. Assim, os dois processos são passíveis de serem erroneamente assumidos como equivalentes.

Por exemplo, o estudo de Soininen *et al.* (2007), os quais realizaram uma meta-análise buscando descrever relações entre os padrões de diversidade e a variação latitudinal, através de uma ampla gama de organismos e ecossistemas. A similaridade (ou dissimilaridade) entre os diferentes locais foi medida com o uso do índice de Sørensen. Um dos mais notáveis resultados encontrado pelos autores indica para uma diferenciação mais acentuada na composição de comunidades em latitudes mais altas. Tal resultado, por sua vez, contrapõe os principais dados atuais e discorda da regra de Rapoport, que prevê uma maior riqueza de espécies nos trópicos, relacionada ao fato de possuírem distribuições geográficas mais restritas quando comparadas às espécies que habitam regiões temperadas e polares (Stevens, 1989).

Baselga (2007), a partir disso, discute sobre a inadequação do índice de Sørensen para testar a hipótese proposta por Soininen *et al.* (2007). Tal índice, fortemente influenciado pelos padrões de riqueza (uma vez que incorpora diferenças de riqueza como diferenças na composição), permite que os gradientes de riqueza distorçam os padrões de *turnover*. Uma solução proposta por este autor é a seleção de uma medida de diversidade não influenciada pelas diferenças de riqueza.

Quando o interesse está voltado para os padrões de *turnover* envolvendo gradientes de diversidade latitudinal, deve-se discriminar as

medidas que incorporam e não incorporam (Sørensen e Simpson, respectivamente) as diferenças de riqueza como diferenças de composição, para que os dois fenômenos distintos possam ser discriminados: a perda de espécies em latitudes mais altas (diversidade explicada por *nestedness*), e a mudança na composição de espécies entre diferentes comunidades (*turnover*) (Baselga, 2007).

Portanto, a integração dos dois processos na mesma medida produz resultados de pouco sentido ao comparar gradientes de latitude e medidas de diversidade, como Soininen *et al.* (2007) fizeram. As questões abordadas por este trabalho seriam relacionadas às mudanças de composição de espécies a partir de processos direcionados por nichos e limitações espaciais, ou processos neutros, como dispersão aleatória e especiação (Baselga, 2007).

Nestedness e Turnover

Para compreendermos melhor os dois componentes da diversidade beta, imaginemos uma dada área com três locais amostrados (Fig. 3, A1, A2 e A3), e diferentes valores de riqueza de espécies (A1=12; A2=4; A3=2). Uma vez que o local de menor riqueza (A3) representa um subconjunto de A2, e este, um subconjunto de A1, subentende-se que houve uma “perda de espécies” nos locais menos ricos, como consequência de qualquer fator que promova a desagregação ordenada de assembleias. Esse tipo de composição é denominada *nestedness*

Situação A

A1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A2	1	2	3	4								
A3	1	2										

Figura 3. Situação A. *Nestedness* ou aninhamento de espécies. Adaptado de Baselga, (2010).

Agora imagine uma segunda situação (Fig. 4), cujos três locais apresentam a mesma riqueza de espécies ($B1=B2=B3=6$), porém três espécies são compartilhadas entre todos os locais, e em cada local três espécies são exclusivas. Nesse caso, pode ter ocorrido uma “substituição de espécies” como consequência de restrições espaciais e/ou históricas. Esse tipo de composição é chamado de *turnover*.

Situação B

B1	1	2	3	4	5	6						
B2	1	2	3				7	8	9			
B3	1	2	3							10	11	12

Figura 4. Situação B. *Turnover* ou substituição de espécies. Adaptado de Baselga, (2010).

O grau de diferenciação entre diferentes sítios também pode ser explicado pela combinação dos dois componentes. Por exemplo, o local C2 (Fig. 5) representa um subconjunto de C1, e a diferença entre os dois locais poderia ser explicada por *nestedness*. Entretanto, C2 e C3 possuem a mesma riqueza, porém três espécies exclusivas, remetendo a *turnover*.

Situação C

C1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
C2	1	2	3	4	5	6						
C3	1	2	3				7	8	9			

Figura 5. Situação C. *Nestedness* e *turnover* combinados. Adaptado de Baselga, (2010).

Note que entre as três situações tratadas acima, as composições de espécies são essencialmente diferentes. Porém, quando a

diversidade beta é calculada a partir da partição aditiva clássica de Whittaker (1960) ($\beta = \gamma / \alpha$), por exemplo, os mesmos valores de diversidade beta são encontrados para os três casos ($\beta = 2$).

Frente à necessidade de se distinguirem os componentes da diversidade beta, Baselga (2010) propõe maneiras de mensurar e distinguir ambos os componentes, *nestedness* e *turnover*, a partir de formulações de diversidade beta já existentes como índices de Sørensen de Simpson.

O índice de Sørensen inclui tanto a substituição de espécies quanto a diferença de riqueza de espécies (Koleff *et al.*, 2003), enquanto que o índice de dissimilaridade de Simpson não indica os efeitos de riqueza entre as comunidades. Os índices de dissimilaridade de Sørensen e Simpson entre duas assembleias são obtidos por:

$$\beta_{sor} = (b+c) / 2a+b+c$$

$$\beta_{sim} = \min(b,c) / a+\min(b,c)$$

Onde a é o número de espécies comuns a ambos os locais, b é o número de espécies que ocorrem no primeiro local, mas não no segundo e c é o número de espécies que ocorrem no segundo local, mas não no primeiro.

Portanto, se não há diferença de riqueza, os índices de Simpson e Sørensen apresentam o mesmo valor; e se apresentam valores diferentes, significa que há um componente aninhado (*nestedness*) nessa dissimilaridade. Com esse raciocínio, Baselga (2010) utilizou então, de maneira simples, a fórmula de Sørensen e subtraiu a fórmula de Simpson, resultando na fórmula de *nestedness*:

$$\beta nes = \beta sor - \beta sim =$$

$$[b+c / 2a+b+c] - [min(b,c) / a+min(b,c)]$$

ou

$$\beta sor = \beta sim + \beta nes$$

Onde o índice de Sørensen é representado pela *diversidade beta total* e o índice de Simpson pelo componente *turnover*.

Estudo de caso: aplicando os componentes da diversidade beta

Após os trabalhos de Baselga (2007, 2010), Soininen *et al.* (2017) realizaram uma segunda meta-análise, com objetivo examinar os efeitos de características de espécies, extensão espacial, latitude e tipo de ecossistema nos componentes de *nestedness* e *turnover*. Este estudo padronizou sítios no mundo inteiro e buscou artigos entre os anos 1968 e 2017 encontrados na Web of Science, abrangendo desde bactérias até mamíferos, além de utilizar um conjunto de dados de comunidades levantado pelos autores. Foram utilizadas seis variáveis: (a) latitude; (b) domínio de ambiente; (c) extensão espacial do estudo; (d) dispersão; (e) tamanho do corpo e (f) posição trófica.

Dentre todos os resultados obtidos, o componente *turnover* foi cinco vezes mais representado do que o *nestedness*, apontando para a necessidade de um grande número de áreas diferentes a serem priorizadas em termos de conservação.

Embora o estudo tenha encontrado algumas dificuldades nas análises com relação à comparação de algumas variáveis, a partição da diversidade beta fornece um conhecimento mais embasado e profundo sobre os fatores que

impulsionam a variabilidade espacial em comunidades bióticas, o que não seria possível somente em uma análise pura da diversidade beta total.

Em contraste ao padrão de diversidade encontrado por Soininen *et al.* (2007), o estudo mais recente de Soininen *et al.* (2017) revelou que a latitude assume valores opostos em relação aos dois componentes: o *turnover* diminui com o aumento da latitude, o que pode ser devido a fatores físicos limitantes. Enquanto o *nestedness*, em direção aos polos, tende a aumentar, possivelmente devido ao maior número de extinções locais e condições ambientais adversas (Fig. 6).

Em outras palavras, em latitudes mais baixas haveria uma alta proporção de endemismo presente na região, enquanto em latitudes mais altas, a diferença entre as composições biológicas seria parcialmente causada pelo *turnover*, embora os efeitos de glaciação (principalmente nos polos) também tenha gerado aninhamento de espécies (*nestedness*).

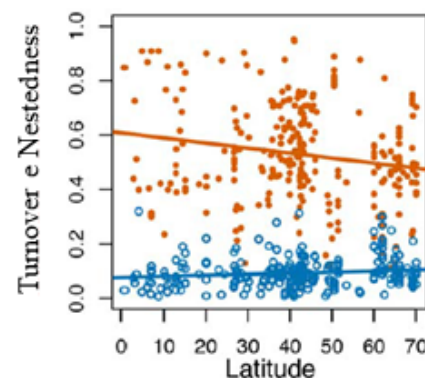


Figura 6. Valores de *turnover* (em laranja) e *nestedness* (em azul) em relação ao gradiente de latitude. Reproduzido de Soininen *et al.* (2017).

Por que é importante diferenciar *nestedness* e *turnover*?

A diferenciação dos componentes *nestedness* e *turnover* da diversidade beta é crucial para a compreensão de questões biogeográficas, ecológicas e de conservação das espécies. Por exemplo, para questões em biogeografia, em contraste com os padrões de *nestedness*, os padrões de *turnover* sugerem a existência de uma barreira ou diferenciação seletiva entre grupos biológicos ao longo de um gradiente latitudinal entre outros.

Quanto às questões ecológicas, a atribuição dos diferentes padrões de diversidade beta é essencial para analisar a causalidade dos processos que influenciam na biodiversidade.

Para fins de conservação, distinguir os dois processos pode contribuir com um melhor planejamento na conservação das espécies, uma vez que os padrões de *nestedness* e *turnover* requerem diferentes estratégias de conservação. O primeiro sugere a priorização de um pequeno número de sítios mais ricos; o segundo, por sua vez, exige esforços de conservação voltados para um grande número de sítios diferentes, não necessariamente com as maiores riquezas.

Por fim, até mesmo estimativas da biodiversidade global podem ser comprometidas dependendo da maneira escolhida para avaliar a diversidade beta, pois confundir subconjuntos de biotas mais ricas (*nestedness*) com biotas realmente distintas (*turnover*) levaria a superestimação da biodiversidade.

A partir de um panorama geral, os estudos que buscam compreender os padrões e as causas da diversidade biológica revelam um

evidente progresso. Apesar disso, a maior parte dos trabalhos atuais que estudam a diversidade entre diferentes áreas, não distingue os processos que geram a diversidade mensurada. Isto salienta a amplitude do caminho que ainda precisa ser traçado para a inteligência da distribuição das espécies no globo.

Agradecimentos

Agradecemos ao Prof. Dr. Hugo Sarmento pelo suporte e dedicação na disciplina de Ecologia Teórica; ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais (PPGRN) pela oferta da disciplina; aos colegas de classe que contribuíram para a formalização deste trabalho; e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro.

Referências bibliográficas

- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E. & McArdele, B.H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol. Lett.*, 9, 683–693.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., & Harrison, S. P. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, 14(1), 19-28.
- Baselga, A. (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soiminen et al. 2007. *Ecography*, 30, 838–841.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography*, 19(1), 134-143.
- Clarke, K.R., Somerfield, P.J. & Chapman, M.G. (2006). On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 330, 55–80.
- DeLong, D. C. (1996). Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin*, v. 24, n. 4, p. 738-749.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000). *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

- Gleason, H. A. (1920). Some applications of the quadrat method. *Torrey Bot. Club Bull.* 47: 21-33.
- Harrison, S., Ross, S. J., & Lawton, J. H. (1992). Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 151-158.
- Izsak, C. & Price, A.R.G. (2001). Measuring beta-diversity using a taxonomic similarity index, and its relation to spatial scale. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 215, 69–77.
- Jaccard, P. (1912) The distribution of the flora in the alpine zone. *New Phytologist*, 11, 37–50.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88, 2427–2439.
- Jurasinski, G., Retzer, V. & Beierkuhnlein, C. (2009). Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. *Oecologia*, 159, 15–26.
- Koleff, P., Gaston, K.J. & Lennon, J.K. (2003). Measuring beta diversity for presence–absence data. *Journal of Animal Ecology*, 72, 367–382.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. (2008). Analyzing or explaining beta diversity? *Comment. Ecology*, 89, 3238–3244.
- MacArthur, R.H. (1965) .Pattern in species diversity. *Biol. Rev.* 40, 510-533.
- Odum, E. P. (1950). Bird populations of the Highlands (North Carolina) Plateau in relation to plant succession and avian invasion. *Ecology* 31: 587-605.
- Simpson, G.G. (1943). Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science*, 241, 1–31.
- Shmida, A. V. I., & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of biogeography*, 1-20.
- Smith, T.W. & Lundholm, J.T. (2010). Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography*, 33, 648–655.
- Sørensen, T.A. (1948) .A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskaberne Selskabs Biologiske Skrifter*, 5, 1–34.
- Soininen, J., McDonald, R., & Hillebrand, H. (2007). The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30(1), 3-12.
- Soininen, J., Heino, J., & Wang, J. (2017). A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 27(1), 96-109.
- Stevens, G.C. (1989). The latitudinal gradient in latitudinal range: how so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133: 240-256 pp.
- Swenson, N.G., Anglada-Cordero, P. & Barone, J.A. (2010). Deterministic tropical tree community turnover: evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient. *Proc. R. Soc. B*, DOI: 10.1098/rspb.2010.1369.
- Tuomisto, H. (2010). A diversity of beta diversities: Straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33, 2–22.
- Vellend, M. (2001). Do commonly used indices of b-diversity measure species turnover? *J. Veg. Sci.*, 12, 545–552.
- Williams, P.H. (1996) Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 263, 579–588.
- Williams, P.H., de Klerk, H.M. & Crowe, T.M. (1999). Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of Biogeography*, 26, 459–474.
- Whittaker, R.H. (1960) .Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 280–338.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.
- Whittaker, R.H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10, 1-67.

EXTINÇÕES EM MASSA: ENTENDENDO O PASSADO, OBSERVANDO O PRESENTE E AVALIANDO O FUTURO

Thais Rabito Pansani^{1 2}, Thiago da Costa Dias^{1 3}

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, UFSCar, São Carlos, SP, Brasil

²Laboratório de Estudos Paleobiológicos, UFSCar, Sorocaba, SP, Brasil

³Departamento de Ciências Ambientais, UFSCar, Sorocaba, SP, Brasil

Resumo

Extinções em massa são fenômenos que ocorrem ao longo da história da vida na Terra e consistem na perda de uma significativa porcentagem de espécies no planeta. Recentemente, biólogos da conservação e paleontólogos vêm alertando sobre a possibilidade de estarmos experienciando uma sexta extinção em massa. Neste estudo, revisamos os conceitos de extinção em massa e discutimos trabalhos que alertam sobre as consequências dessas extinções, focando na extinção dos megamamíferos durante a transição Pleistoceno-Holoceno e nas taxas de extinções atuais.

Introdução

O debate sobre as extinções em massa do passado e as taxas de extinções atuais une a Paleontologia e a Biologia da Conservação (*e.g.* McKinney 1997a). Enquanto a Paleontologia se concentra em entender as causalidades e consequências dos eventos na vida passada na Terra, também adverte e explora prováveis predições sobre o futuro do planeta (*e.g.* Pinn et al. 1995). A Biologia da Conservação, por sua vez, se preocupa com a perda da biodiversidade e

estuda medidas mitigatórias para reduzir as taxas de extinções atuais (Piratelli & Francisco 2013).

Entender as causas e consequências da extinção de espécies do passado é imprescindível para entender o aumento das taxas de extinções que está ocorrendo durante os últimos séculos, bem como investigar possíveis cenários futuros e suas consequências (Barnosky et al. 2011). Diante disso, essas duas áreas da Ciência podem, juntas, auxiliar no entendimento dos processos de extinções atuais e nos debates sobre o Antropoceno. Esse novo conceito ainda é amplamente discutido cientificamente, com olhares atenciosos, especialmente na área das Geociências (*e.g.* Zalasiewicz et al. 2011, Malm & Hornborg 2014)

Dessa maneira, este estudo teve por objetivo: (1) fazer um breve levantamento sobre as extinções em massa ocorridas no passado; (2) discutir a recente extinção de megamamíferos e suas consequências para a biosfera; e (3) observar as taxas de extinções atuais e as perspectivas sobre a possibilidade de estarmos passando por um novo processo de extinção em massa de espécies, o primeiro causado principalmente pelo ser humano.

As cinco grandes extinções em massa

Cinco eventos de grandes extinções em massa são reconhecidos pela comunidade científica, onde o planeta Terra perdeu $\frac{3}{4}$ de suas espécies em um intervalo geológico relativamente curto (Barnosky et al. 2011). A primeira grande extinção em massa ocorreu no período Ordoviciano, há cerca de 439 milhões de anos, e extinguiu grande parte da biodiversidade do início da vida do Paleozoico (Benton 1995). A segunda, aconteceu no período Devoniano, há cerca de 359 milhões de anos, comprometendo principalmente peixes e animais marinhos (Benton 1995). A terceira e maior de todas, ocorreu no período Permiano, fechando a era Paleozoica, há 251 milhões de anos, tendo o maior impacto na diversidade da vida já documentado, varrendo mais de 95% da vida na Terra (Benton & Twitchett, 2003). Esse período é conhecido como “quando a vida quase morreu”. Após o reestabelecimento da vida na Terra, ocorreu a quarta extinção em massa, datada do final do período Triássico, da era Mesozoica, há aproximadamente 203 milhões de anos (Benton 1995). Finalmente, a última grande extinção em massa ocorreu no final da era Mesozoica, iniciando-se a era Cenozoica, no período Cretáceo, há 65 milhões de anos (Benton 1995).

A extinção da megafauna e suas consequências

A mais recente grande extinção ocorreu na transição do Pleistoceno–Holoceno com período de até aproximadamente 10 mil anos atrás (Fig 1).

Os principais protagonistas extintos foram grandes mamíferos, que podiam pesar toneladas (e.g. preguiças gigantes, tatus gigantes, mastodontes, tigres dentes-de-sabre), e o continente mais afetado (em termos de perda de táxons) foi a América do Sul (Barnosky et al. 2004). Houve perdas em todos os continentes, com diferentes magnitudes e causalidades, restando atualmente apenas uma área remanescente onde habitam esses animais de grande porte: as savanas africanas. O porquê de o continente africano ser o único principal a manter essas espécies ainda é discutido na academia, sendo uma das prováveis explicações a coevolução do *Homo sapiens* com esses animais (Remmert 1982). Atribui-se a esse processo de extinção duas causalidades principais: mudanças climáticas (oscilações muito comuns durante todo o Pleistoceno) e a expansão global e ocupação territorial dos nossos ancestrais *Homo sapiens* através de suas atividades diretas e indiretas (e.g. overkill, fragmentação de habitats, respectivamente) (Cione et al. 2007, Barnosky & Lidnsey 2010, Heynes 2018).

Investiga-se muito sobre as causas e época em que esse recente evento começou a ocorrer, mas apenas recentemente esse foco está direcionado às consequências desse evento para o ecossistema e biosfera (Malhi et al. 2016). Entre diversas funções ecossistêmicas dos indivíduos e comunidades de megamamíferos, destacam-se: a composição de espécies, composição da vegetação, interações bióticas e tróficas, fertilização de solo e águas, regimes de fogo,

ciclos biogeoquímicos e manutenção do clima (Doughty et al. 2016, Malhi et al. 2016, Pires et al. 2018).

A provável interferência (e relevância) dos nossos ancestrais e da nossa espécie neste grande processo de extinção nos adverte para a possibilidade de termos ações antrópicas significativas que modificam o percurso e futuro do planeta. Diferente de todas as extinções vividas, nenhuma até então tinha sido provocada diretamente por alguma única espécie.

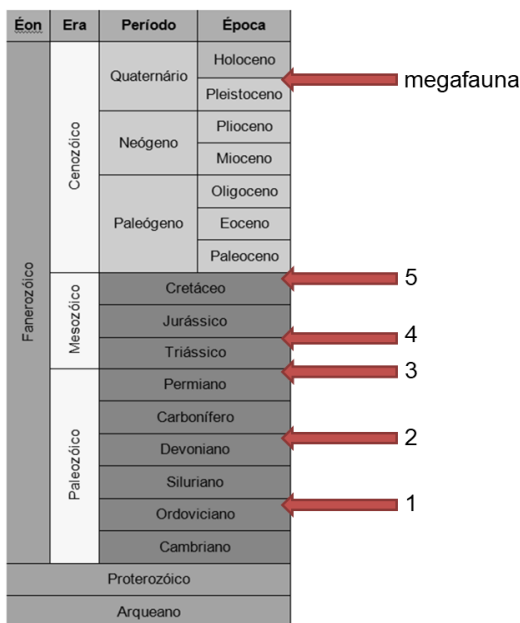


Figura 1. Grandes extinções em massa e a extinção da megafauna indicadas pelas setas vermelhas. Fonte: Pansani & Dias 2019, realizado com base na Escala Internacional de Tempo Geológico.

O processo de extinção é necessário para a evolução das espécies (Raup 1994). O desaparecimento de algumas espécies pode possibilitar a evolução de outras, deixando nichos ecológicos vagos que outras espécies podem

ocupar e diversificarem-se (Raup 1994). Um exemplo clássico é a evolução dos mamíferos, que mesmo iniciada ainda na era Mesozoica, teve um alto desenvolvimento durante o Cenozoico, a partir da extinção dos grandes dinossauros não-avianos (Van Halen & Sloan 1977, Alroy 1999). Entretanto, o que atualmente preocupa biólogos, ecólogos e conservacionistas, é a velocidade das taxas de extinções atuais, ligada principalmente às atividades humanas (Barnosky et al. 2011).

A importância de se entender os processos de extinções em massa passados – seus padrões, suas causalidades e, principalmente, suas consequências – é de suma importância para a Biologia da Conservação, de modo que oferece um retrato de padrões que podem ou não estarem se repetindo atualmente (McKinney 1997b). A recente extinção de megamamíferos apresentada acima é um exemplo disso. Além de poder estar associada com as atividades humanas direta e indiretamente (e.g. Haynes 2018), esse processo ainda não está finalizado. Embora muitos grupos estejam completamente extintos (e.g. Notoungulata), outros ainda permanecem com alguns remanescentes (e.g. Proboscidea), mas que ainda se encontram ameaçados e em declínio populacional (IUCN, 2010). Portanto, interessa à sociedade científica e conservacionista compreender os efeitos que esses megamamíferos tinham no ecossistema, assim como os efeitos de sua perda.

Taxas de extinções atuais

A influência antrópica na extinção de espécies vem sendo documentada desde a transição Pleistoceno-Holoceno, quando grande parte de representantes da megafauna foi extinta por causas ambientais e antrópicas (Sandom et al. 2014). Atualmente, o aumento populacional da espécie humana e da intensidade das atividades antrópicas faz com que o *Homo sapiens* exerça um efeito ainda maior na biodiversidade (Barnosky et al. 2011). O desmatamento e a fragmentação de habitats naturais, a superexploração de recursos, o aumento dos níveis de poluição e CO₂ atmosférico, a introdução de espécies exóticas invasoras, a disseminação de patógenos e as mudanças climáticas posicionam o ser humano como agente ativo na redução da riqueza e abundância de espécies no globo terrestre (Hoffmann et al. 2010, Vredenburg et al. 2010).

Após a primeira revolução industrial (de 1760 a 1860), o número de espécies extintas no planeta cresceu exponencialmente (Pereira et al. 2010, IUCN 2010). A partir desses dados, biólogos da conservação e paleontólogos começaram a questionar a possibilidade de estarmos experienciando um sexto período de extinções em massa (Wake & Vredenburg 2008), o primeiro evento desse porte com causas relacionadas a uma única espécie: o ser humano (Fig. 2).

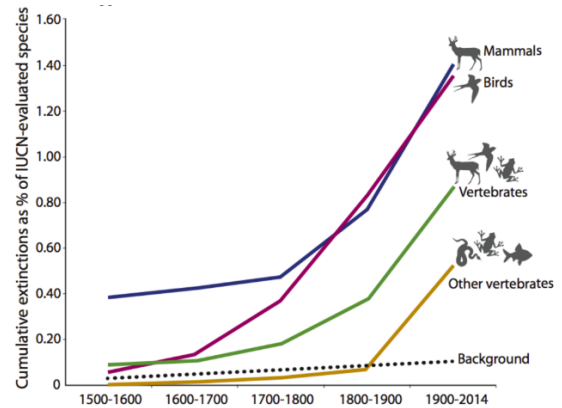


Figura 2. Aumento nas taxas de extinção de vertebrados a partir da Primeira Revolução Industrial. Fonte: Ceballos et al. (2015).

Evidências apontam que as taxas de extinção atuais são maiores do que aquelas retratadas para o período pré-humano (Raup 1991, Dirzo et al. 2014). Após a instalação do ser humano nos territórios, centenas de extinções de vertebrados foram relatadas (Pimm et al. 2006, Pereira et al. 2010). Esses dados mostram-se alarmantes e a necessidade de investigar os processos relacionados à extinção de espécies na atualidade torna-se foco para conservação de espécies e comunidades naturais, uma vez que esse processo está diretamente relacionado à perda de valiosos serviços ecossistêmicos que ameaçam, sobretudo, o próprio bem estar humano (Mace et al. 2005).

Barnosky et al. (2011) chamam atenção para a necessidade de analisar as extinções atuais sob a ótica da dinâmica de riqueza de espécies dentro de cada clado, já que diversos grupos vêm experienciando por reduções em sua diversidade há milhões de anos, caso dos cetáceos (Quental & Marshall 2010). Outro aspecto chave para

compreender se estamos ou não passando por um período de extinção em massa relaciona-se com a seletividade das extinções: em períodos com taxas de extinções regulares, ou seja, os períodos entre grandes extinções, os táxons que mais frequentemente passam por processos de extinções são aqueles cujas espécies apresentam baixa abundância e distribuição geográfica reduzida (Jablonski 2008). Porém, durante eventos incomuns (extinções em massa), as regras podem mudar e inclusive táxons abundantes e com ampla distribuição chegam a experienciar o processo e ser extintos (Jablonski 2008). O mesmo padrão é reconhecido para animais com grande tamanho corpóreo e de grupos filogenéticos específicos (Cardillo et al., 2005).

Dessa maneira, entender esses processos e relacioná-los às taxas de extinção recentes é de suma importância para compreensão da possível entrada em um novo período de extinções em massa, inclusive para a denominação de uma nova época geológica, como no caso da discussão sobre o Antropoceno.

O sexto evento de extinção em massa de espécies

Recentemente, a comunidade científica atenta-se para a possibilidade de estarmos passando por um novo período de extinções em massa. O primeiro artigo publicado alertando sobre a temática destaca os dados de declínio de populações e a extinção de diversas espécies de anfíbios, causadas principalmente pela ação

antrópica (Wake & Vredenburg 2008). Após esse alerta, alguns trabalhos se propuseram a comparar as taxas de extinção atuais com as taxas de extinção do passado pré-humano, conhecida como “*background rate*” (Barnosky et al. 2011). Essa comparação é feita através da métrica conhecida como E/MSY, que calcula as extinções por milhão de espécies por ano (Barnosky et al. 2011).

Dois trabalhos focam sobre o tema e ambos apontam que as taxas de extinções atuais são muito maiores do que as esperadas pela “*background rate*” (Barnosky et al. 2011, Wake & Vredenburg 2015). Esses estudos destacam que a entrada no sexto período de extinções em massa ainda não aconteceu, mas que estamos muito próximos de perder 75% da biodiversidade terrestre em um futuro próximo, caso as taxas de extinções mantenham-se altas. Atualmente, mesmo espécies que não se encontram ameaçadas estão passando por processos de declínio em suas populações e distribuições geográficas, agravando ainda mais o problema de ameaça (Ceballos et al. 2017). Barnosky et al. (2011) alertam que cenários futuros relacionados ao sexto evento de extinções em massa não possuem estimativas otimistas. Para os autores, caso as espécies vulneráveis, ameaçadas e criticamente ameaçadas, segundo os critérios da IUCN, sejam extintas e as taxas se mantenham nos próximos 100 anos, atingiremos níveis de uma extinção em massa entre 240 e 450 anos. Caso o mesmo ocorra nos próximos 500 anos, o tempo esperado

para que 75% das espécies seja dizimado no planeta é de 1200 a 2690 anos.

Conclusões

Pela primeira vez na história da vida na Terra, uma única espécie (*Homo sapiens sapiens*) é responsável por afetar tão profundamente a biodiversidade a ponto de podermos estar caminhando para um novo evento de extinção em massa. Hipóteses que explicam esses eventos enfatizam que suas causas estão geralmente relacionadas a uma sinergia de eventos (Brook et al. 2008), como as atuais mudanças climáticas juntamente com as ações antrópicas.

A partir da revisão feita neste trabalho, concluímos que o ser humano está afetando diretamente espécies e populações selvagens, entretanto, o número de espécies extintas recentemente ainda não é suficiente para classificarmos este um processo de sexta extinção em massa (e.g. Jablonski 2011), nem de mudança de uma nova época geológica, como o proposto Antropoceno. Todavia, se as taxas de extinções se mantiverem, é possível que uma maior taxa de número espécies extintas seja alcançada em um futuro próximo, e em poucas centenas de anos o sexto evento de extinção em massa possa ser qualificado. Apenas caso um evento de extinção em massa (de magnitude semelhante às cinco conhecidas) com causas antrópicas ocorra neste futuro próximo, será então possível considerar a discussão sobre a mudança de nomenclatura na escala geológica para o Antropoceno. Diante do exposto, este trabalho reforça a importância dos

estudos paleontológicos em associação à ecologia moderna para a avaliação dos processos biológicos e ecológicos em escalas globais (e.g. processos de extinção) e pressuposições sobre o futuro da biodiversidade atual.

Agradecimentos

Os autores agradecem às bolsas de Doutorado do CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal de São Carlos, pela oferta de disciplinas, e ao Prof. Dr. Hugo Miguel Preto de Morais Sarmiento, pela orientação durante a disciplina e elaboração deste trabalho. Agradecemos também aos colegas Monique Mairianne e Vinícius Lopes, que revisaram e ajudaram a melhorar a qualidade deste trabalho.

Referências

- Alroy, J. 1999. The fossil record of North American mammals: evidence for a Paleocene evolutionary radiation. *Systematic Biology* 48, 107-118.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swatz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., Ferrer, E. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51-57.
- Benton, M. J., Twitchett, R. J. 2003. How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event. *Trends in Ecology and Evolution* 18, 358-366.
- Benton, M. J. 1995. Mass Extinction, Biotic and Abiotic. In: *Encyclopedia of Environmental Biology*. Vol. 2. Londres: Academic Press, Inc, 523- 534.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., Bradshaw, C. J. A. 2008. Synergies among extinction drivers under global change. *Trends Ecol. Evol.*, 23, 453-460.

- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R., Sechrest, W., Orme, C. D. L., Purvis, A. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309, 1239–1241.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., Garcia, A., Pringle, R. M., Palmer, T. M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1, 1400253-1400253.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Dirzo, R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114, 6089-6096.
- Cione, A. L., Tonni, E. P., Soibelzon, L. 2007. Did Humans Cause the Late Pleistocene-Early Holocene Mammalian Extinctions in South America in a Context of Shrinking Open Areas? In: G. Haynes (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*, 125–144.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galletti, M., Ceballos, G., Nick, J. B., Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401-406.
- Doughty, C. E., Roman, J., Faurby, S., Wolfe, A., Haquea, A., Bakker, E. S., Malhi, Y., Dunning Jr, J. B., Svenning, J. 2016. Global nutrient transport in a world of giants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 868-873.
- Haynes, G. 2018. The Evidence for Human Agency in the Late Pleistocene Megafaunal Extinctions. In: Dominick A. DellaSala, and Michael I. Goldstein (eds.) *The Encyclopedia of the Anthropocene* 1, 219-226. Oxford: Elsevier.
- Hoffmann, M. et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330, 1503-1509.
- IUCN. International Union for Conservation of Nature Red List <http://www.iucn.org/about/work/programmes/species/red_list/>. 2010. Acesso em Julho de 2019.
- Jablonski, D. 2001. Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98, 5393-5398.
- Jablonski, D. 2008. Extinction and the spatial dynamics of biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105, 11528-11535.
- Mace, G., Revenga, C., Ken, E. 2005. Biodiversity, in *Ecosystems and Human Well-Being: Current State and Trends*, G. Ceballos, G. Orians, S. L. Pacala, Eds. Island Press, Washington, DC, chap. 4, 77–121.
- Malm, A., Hornborg, A. 2014. The geology of mankind? A critique of the Anthropocene narrative. *The Anthropocene Review* 1, 62-69.
- McKinney, M. L. 1997a. Extinction vulnerability and selectivity: ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 495-516.
- McKinney M.L. 1997b. How do rare species avoid extinction? A paleontological view. In: Kunin W.E., Gaston K.J. (eds) *The Biology of Rarity. Population and Community Biology Series*, vol 17. Springer, Dordrecht
- Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J., Terborgh, J. W. 2016. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 838-846.
- Pereira, H. M. et al. 2010. Scenarios for global biodiversity in the 21st century. *Science* 330, 1496-1501.
- Pimm, S. L., Raven, P., Peterson, A., Şekerciöğlü, C. H., Ehrlich, P. R. 2006. Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 10941-10946.
- Pinn, S. L., Russel, G. J., Gittleman, J. L., Brooks, T. M. 1995. The future of Biodiversity. *Science* 269, 347-350.
- Piratelli, A. J., Francisco, M. R. (Eds.). 2013. *Conservação da biodiversidade: dos conceitos às ações*. Technical Books Editora.
- Pires, M. M., Guimarães Jr, P. R., Galetti, M., Jornado, P. 2018. Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography* 41, 153-163.
- Quental, T. B., Marshall, C. R. 2010. Diversity dynamics: molecular phylogenies need the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 434-441.
- Raup, D. M. 1991. A kill curve for Phanerozoic marine species. *Paleobiology* 17, 37-48.
- Raup, D. M. 1994. The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91, 6758-6763.
- Remmert, H. 1982. *Naturwissenschaften* 69, 524-527.
- Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B., Svenning, J. C. 2014. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281, 20133254-20133254.
- Van Valen, L. M., Sloan, R. E. 1977. Ecology and the extinction of the dinosaurs. *Evolutionary Theory* 2, 37-64.
- Vredenburg, V. T., Knapp, R. A., Tunstall, T. S., Briggs, C. J. 2010. Dynamics of an emerging disease drive large-scale amphibian population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 9689-9694.
- Wake, D. B., Vredenburg, V. T. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 11466-11473.
- Zalasiewicz, J., Mark, W., Alan, H., Micael, E. 2011. The Anthropocene: a new epoch of geological time? *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369, 835-841.

ESTADOS ESTÁVEIS ALTERNATIVOS: DESAFIOS PARA A GESTÃO DE ECOSSISTEMAS

Janaina Arantes¹ & Marcela Teixeira¹

¹*Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, BRA*

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPGERN

Resumo

Mudanças graduais nos ecossistemas são percebidas em diferentes escalas de tempo, espaço e organização. No entanto, estas mudanças podem se tornar catastróficas para diferentes tipos de ecossistemas (dulcícolas, marinhos, florestais, etc). Nesta revisão discorremos sobre como as mudanças no regime de ecossistemas podem leva-lo a um estado estável alternativo. A perda de resiliência tem um importante significado para a alternância de estado e fatores como diversidade podem exercer um papel fundamental na manutenção da resiliência. Para uma intervenção orientada à conservação ou restauração de um ecossistema faz-se necessário o manejo voltado para a manutenção de sua resiliência e que considere as mudanças no regime que o levou de um estado para um estado estável alternativo.

Introdução

Os ecossistemas mudam gradualmente e a natureza responde a estas mudanças também de forma gradual. No entanto, estas mudanças nas condições do ecossistema, como carga de nutrientes, perda de biodiversidade, fragmentação de habitats ou exploração biótica, podem ser acometidas por mudanças súbitas e catastróficas, e podem levar a um novo cenário, a um estado estável alternativo, devido à perda de resiliência (SCHEFFER et al. 2001).

Ecossistemas que apresentam capacidade reduzida para resistir a perturbações periódicas e/ou recuperar-se rapidamente de tais perturbações estão sob

alto risco de degradação. Pode-se considerar que um ecossistema está sobrecarregado quando sua capacidade de resistir e recuperar-se de perturbações normais como a seca, fogo, descarga de nutrientes em riachos, inundações, etc, torna-se reduzida (WHITFORD, W. G.; RAPPORT, D. J.; SOYZA, 1999).

As mudanças catastróficas, que em sua maioria são decorrentes de atividade antrópicas, ocorrem sem aviso prévio e devem ser analisadas dentro de um contexto de ecossistemas espacialmente extensos, onde os fenômenos ocorrem em diferentes escalas de tempo, espaço e organização ecológica (SCHEFFER, et al. 2001).

Neste trabalho pretendemos discorrer sobre os processos envolvidos e as implicações das mudanças no regime de um ecossistema para um estado estável alternativo. Além disso, pretendemos avaliar como é possível um ecossistema manter-se em um estado desejado para garantir alta biodiversidade e consequentemente boa capacidade de resiliência colaborando com sua conservação.

Mudanças catastróficas e resiliência

Conforme Folke et al (2004), o estado de alguns ecossistemas pode ter resposta suave e contínua (Fig. 1a), enquanto outros respondem mais fortemente quando se aproximam de um nível crítico (Fig. 1b). Um estado crucial surge quando a curva de resposta do ecossistema retorna bruscamente para trás (Fig. 1c). Isso demonstra que, para certas condições ambientais, o ecossistema tem duas alternativas de estados estáveis, separados por um equilíbrio instável que marca a fronteira entre as "bacias de

atração" (bordas dos vales presente na Fig. 3) dos estados.

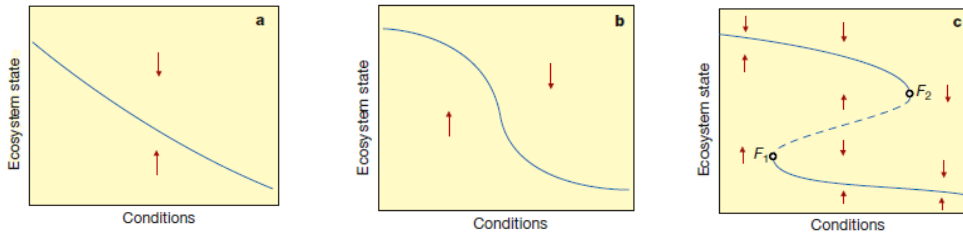


Figura 2. Variação dos Estados do Ecossistema em relação às condições ambientais.

Este padrão de transição, em que os interruptores (F_1 e F_2) para frente e para trás ocorrem em condições críticas diferentes, é conhecido como histerese. O grau de histerese pode variar no mesmo tipo de ecossistema. Por exemplo, os lagos rasos podem ter uma pronunciada histerese em resposta ao carregamento de nutrientes (Fig. 1c), lagos mais profundos podem reagir suavemente (Fig. 1b).

“A capacidade de um sistema de absorver perturbação e reorganização enquanto sofre mudanças, de modo a reter essencialmente a mesma função, estrutura, identidade e realimentação” é a definição de resiliência de um ecossistema proposta por Walker *et al.* (2004). Esta interação entre sistema e perturbação pode ser natural ou antrópica e este conceito difere de resistência, que é a capacidade de um ecossistema resistir e manter sua estrutura após algum distúrbio (LUDWIG; WALKER; HOLLING, 1997).

Segundo Folke *et al.* (2004), a resiliência refere-se a um sistema adaptativo complexo onde as mudanças de regime levam a mudanças nos serviços ecossistêmicos gerados e, em decorrência disto, refletem em impactos nas sociedades humanas. Folke *et al.* (2004) ainda expõe outro aspecto importante que influencia na dinâmica e manutenção da resiliência: a biodiversidade. Segundo estes autores, a persistência dos grupos funcionais contribui para o desempenho dos ecossistemas e serviços que eles geram, aumentando sua resiliência. A diversidade de grupos

funcionais gera a diversidade de respostas funcionais sobre as mudanças ambientais. Com isto, as espécies dentro de um grupo funcional podem ser substituídas ao longo do tempo sem que se perca as funções ecossistêmicas e as respostas às em várias condições ambientais. Os grupos funcionais são essenciais para o *back loop*, que segundo Gunderson & Holling (2002), representa as fases de recuperação do ecossistema após uma perturbação, e para manter-se em um estado desejado, é necessário que haja a renovação e reorganização do ecossistema (HOLLING, 1986).

Ecossistemas sob pressão de grandes devastações de florestas, uso desenfreado do lençol freático, emissão de monóxido de carbono, entre outros, geralmente manifestam uma resiliência baixa, colocando em risco o sistema ecológico. Diferente de um sistema com grande biodiversidade, boas condições geológicas, climáticas, etc., que vão representar áreas com alta capacidade de resiliência (BLANDTT, 2009).

Estado Estável Alternativo

“A resiliência tenta manter a estabilidade quando existe a ação de algum distúrbio”, é dessa forma Ludwig, Walker e Holling (1997, p. 2) conceituam de forma informal a resiliência, em seu trabalho de modelagem matemática para estabilidade e resiliência, e completam com uma analogia com barcos. Se um peso é adicionado de forma repentina a um barco que desce por

um corpo d'água, a resposta esperada é que o barco oscile, e essa oscilação gradualmente diminui a medida que é dissipada em ondas. Dessa forma, sabe-se que o barco com peso extra encontra-se estável, da mesma forma que quando o barco estava vazio, ou seja, o sistema encontra-se em um estado estável alternativo (EEA).

Se um peso for adicionado gradualmente a esse barco, de formas diferentes, por exemplo, preso embaixo do casco do barco, ele irá afundar cada vez conforme a adição de peso e encontrará maior dificuldade para regular a força gravitacional. Consequentemente, os movimentos feitos dentro do barco para encontrar o equilíbrio para manter a flutuação aumentarão até o ponto onde a força de empuxo e a força gravitacional não encontrarão o equilíbrio, levando o barco a afundar, ou seja, o sistema não estará mais estável. Nessa embarcação prestes a afundar, outro fator que pode levar a instabilidade é a adição de um peso no topo do barco, mesmo que pequeno ou em posição favorável para a embarcação, que pode virá-lo de repente, expulsando tudo que está presente dentro de tal barco. A perda de estabilidade súbita é mais perigosa que a gradual, pois não há tempo do sistema se preparar para uma mudança súbita do regime, e é chamada de *tiping point*. O exemplo do barco então, se equipara com a resiliência, onde a medida que mais peso (perturbação) é colocado sobre o barco (ecossistema), mais fácil é virar tal barco (atingir o *tiping point*) (LUDWIG; WALKER; HOLLING, 1997).

Para definir de forma mais clara o termo estabilidade, os autores seguem a analogia do barco sobre alteração na configuração ou perda de integridade:

“Se não nos importamos se o barco vira quando pesado, então não há problema de perda repentina de estabilidade para o barco flutuante. Devemos também especificar os tipos e quantidades de perturbações que

podem afetar o sistema. Suponha que um peso fixo seja colocado em cima de um barco ocupado. Se os ocupantes do barco se movem, o barco pode flutuar em um ângulo ligeiramente diferente, mas se eles se moverem muito longe ou todos de uma vez, o barco pode tombar. A gama de movimentos possíveis dos ocupantes que não levam à inclinação é chamada de domínio de estabilidade, ou domínio de atração. Se a quantidade do peso fixo for gradualmente aumentada, o equilíbrio se tornará mais precário e, portanto, o domínio da atração diminuirá. Eventualmente, o peso torna-se grande o suficiente para que não haja domínio de atração, e a balsa vai virar, não importando o que seus ocupantes façam” (LUDWIG; WALKER; HOLLING, 1997).

Em analogia ao barco, Scheffer e Carpenter (2003) usam os recifes de corais em um ecossistema marinho para explicar estabilidade dentro de um sistema natural. Com a mudança do uso da terra em seu entorno, devido a uma ação antrópica, aumenta o *input* de nutrientes, por exemplo hidrogênio e fósforo, no sistema, que acarreta no aumento de algas pela alta disponibilidade de recurso. Mesmo com o aumento das algas, a estabilidade se mantinha através do controle dessa população por peixes herbívoros. Porém a pesca predatória intensiva reduz o número de peixes. Em resposta, o ouriço-do-mar *Diadema antillarum* torna-se abundante e assumi o papel de herbívoro chave do sistema. No entanto, esse sistema já encontrasse perto do “*tiping point*”, com isso um simples patógeno do ouriço é capaz de diminuir drasticamente sua população, livrando as algas do pastejo de tais indivíduos, que acarreta em uma rápida cobertura dos corais por algas.

A resposta do sistema a uma condição externa é descrita pela teoria de atratores alternativos (Figura 2). Para um sistema apresentar atratores alternativos, esse tem que ser capaz de ter mais de um

estado estável para o mesmo valor de tal condição externa. Como exemplo temos o efeito da carga de nutrientes em um lago, o efeito da órbita da terra sobre a radiação solar no deserto do Saara, localizado no continente africano, ou o caso dos corais com sobrepopulação de ouriços-do-mar (SCHEFFER & CARPENTER, 2003).

Para maior compreensão sobre estabilidade os autores Scheffer e Carpenter (2003) usam o exemplo das plantas que, como qualquer outro ser vivo, competem por recursos disponíveis no meio. Contudo, essa competição pode ser anulada pela facilitação fornecida pela flora ao melhorar certas condições críticas. Por exemplo, uma planta macrófita bentônica é capaz de realçar a claridade da água, competir por nutrientes com fitoplâncton; ou plantas terrestres em áreas secas são capazes de aumentar a umidade do solo, o que leva a um feedback positivo entre planta - sistema. Para ilustrar a estabilidade em plantas, três consequências potenciais podem ser apresentadas: (a) uma precipitação impulsionada por um sistema climático externo devido a ausência de vegetação; (b) a vegetação ajudando a regular a precipitação local; e (c) com precipitação abaixo do nível crítico, a vegetação desaparece. De certa forma infere-se que duas funções diferentes da situação global imposta pelo clima acontecem: precipitação com vegetação e precipitação abaixo do nível crítico sem vegetação (Figura 2).

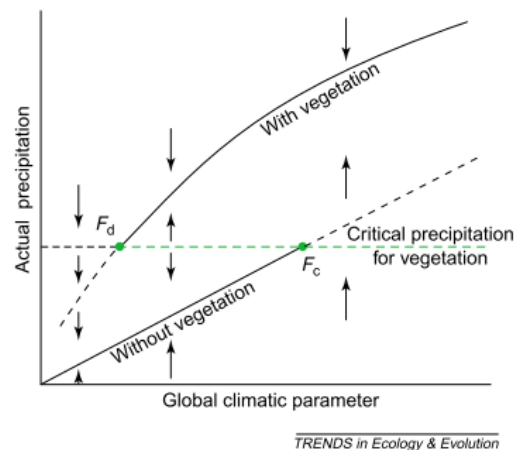


Figura 2, Precipitação por parâmetros globais do clima, destacando o limiar crítico de estresse hídrico para presença de vegetação. As setas indicam os atratores alternativos (SCHEFFER et al., 2001)

Como resultado, se o estado climático geral tende a ser úmido, o sistema apenas encontrará equilíbrio com a presença de vegetação, em contrapartida em condições climáticas mais secas o sistema encontrará equilíbrio com a ausência de vegetação. Os autores ainda afirmam: “[...] Em uma série de situações climáticas intermediárias, existem dois equilíbrios alternativos - um com vegetação e outro sem - separado por um equilíbrio instável” (p. 649) e que “a ocorrência de estados estáveis alternativos é só parte do espectro de possibilidades que devemos esperar” (p. 649), mas cada um desses espectros traz profundas implicações para a maneira como os sistemas respondem à variação nas condições na qual se encontram (SCHEFFER & CARPENTER, 2003).

O ecossistema é dinâmico, até no ambiente mais estável sempre haverá flutuação da população, do clima, sazonalidade, pois sempre pode haver tendências lentas, como por exemplo um lago assoreado que eventualmente se tornasse uma área terrestre com espécies envolvidas (SCHEFFER & CARPENTER, 2003).

O uso da paisagem facilita o entendimento sobre os EEA, pois representa

as propriedades de estabilidade em diferentes condições externas. Portanto, no esquema a seguir, Scheffer e Carpenter (2003) demonstram a mudança de estados (Fig. 3), onde a bola representa o estado do sistema. As bordas dos vales representam as “bordas de atração”, por questões físicas a bola “não sobe” o morro e tende a permanecer no vale a não ser que o fundo do vale ou equilíbrio sofra uma deformação. Essa mudança significa condições externas afetando a estabilidade da paisagem, tornando o vale mais raso e aumentando a tendência de deslocamento da bola. Quando o vale eventualmente desaparece significa que sofreu uma “transição catastrófica”. Relacionando com a Figura 2, a transição catastrófica é o equivalente ao F_c , nível crítico do sistema presente na bifurcação. Para retornar à posição original, não é possível simplesmente restaurar as condições do ecossistema presentes antes do colapso, em vez disso, é necessário causar uma nova “bifurcação” no sistema, ou seja, causar uma nova transição catastrófica, chamada de histerese. Importante ressaltar que a “dependência de trajetória” que determinará o equilíbrio ao qual o sistema se estabelecerá.

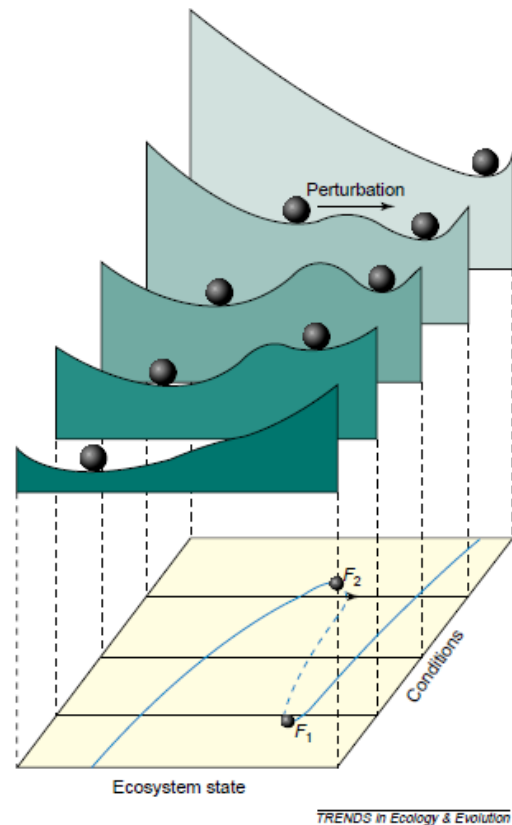


Figura 3.: Condições externas afetam a resiliência de um estado estável para perturbação. O plano de baixo (curvas com bifurcação entre F_1 e F_2) representa as curvas da Figura 2. O estado do sistema equilibrado representa os fundos do vale, o meio representa condições externas causando perturbações no sistema e representa a bifurcação do gráfico. Com a base de atração reduzida, demonstra que mesmo que o novo estado se encontrasse em equilíbrio, o sistema ainda é vulnerável (SCHEFFER et al., 2001)

Fica claro, portanto, que o deslocamento da bola (estado do sistema) acontece mais facilmente quando o fundo do vale é “raso” em volta do estado atual. Infere-se então, que a bacia de atração representa a resiliência, onde as mudanças nas condições externas reduzem a capacidade de resiliência sem, necessariamente, mudar o equilíbrio. Ele permanece inalterado, mas automaticamente torna-se vulnerável a qualquer perturbação que ocorra, portanto, perturbações cada vez menores podem ocasionar em uma “transição catastrófica”.

Perda de resiliência

De acordo com Folke *et al.* (2004), as mudanças de estados desejados para estados menos desejados podem frequentemente acompanhar a perda gradual da resiliência do ecossistema, como mostra a Figura 4. A perda de resiliência leva à diminuição da profundidade das “bacias de atração” do estado atual e as mudanças de regime fazem com que o ecossistema mude para um outro estado estável alternativo. Mudanças indesejadas são caracterizadas por forças externas e pela resiliência interna de cada ecossistema, como mostram os exemplos a seguir. Uma baixa resiliência torna o ecossistema vulnerável e, dessa forma, eventos perturbadores externos muitas vezes podem ser menores e ainda assim ocasionar em mudanças para um estado alternativo não desejado.

A resiliência possui quatro aspectos críticos (Walker *et al.* 2004):

1. Latitude é o valor máximo que o sistema pode ser alterado antes de perder sua capacidade de reorganizar dentro do mesmo estado. É a largura da bacia de atração.
2. Resistência é a facilidade ou dificuldade de mudar o sistema; bacias profundas de atração indicam que maiores perturbações são necessárias para mudar o estado.
3. A precariedade é o quão perto a trajetória atual do sistema está a um limiar que, se violado, dificulta ou impossibilita a reorganização.
4. Relações de escala cruzada (ou seja, panarquia) é como os três atributos acima são influenciados pelos estados e dinâmicas dos (sub) sistemas nas escalas acima e abaixo da escala de interesse.

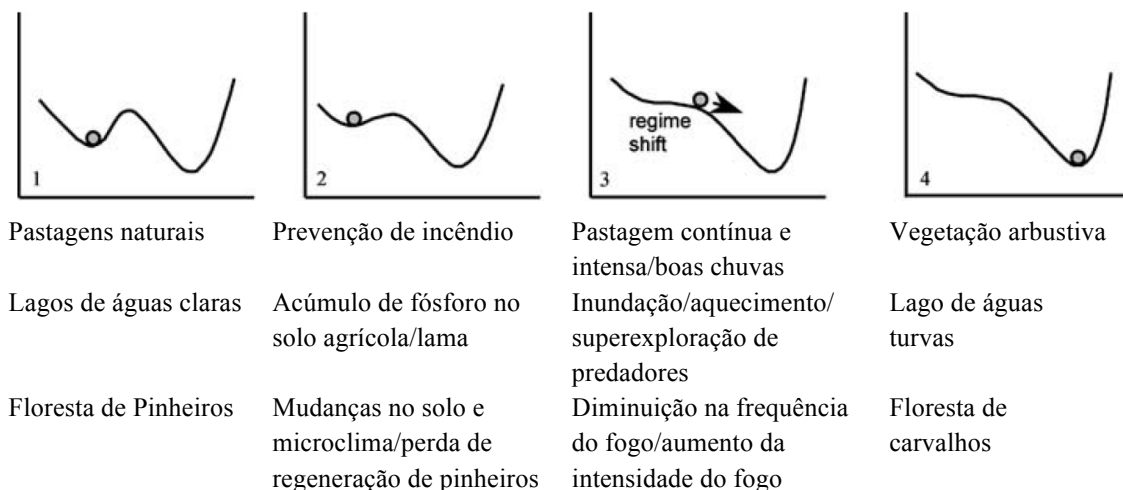


Figura 4: Estados alternativos em uma diversidade de ecossistemas (1, 4) e as causas (2) e gatilhos (3) por trás da perda de resiliência e mudanças de regime.

Gerenciando a resiliência

Reduzir riscos de mudanças indesejáveis entre os estados deve abordar as mudanças que afetam a resiliência ao invés de esforços no controle de perturbações. Nesse sentido, manter a resiliência do estado de um sistema seria uma das maneiras de afastá-lo dos limiares de mudança de estado (FOLKE et. al, 2004), garantindo a sua conservação.

Alguns mecanismos auxiliam na recuperação de ecossistema, como por exemplo: bancos de sementes, aumento da fertilidade do solo, manutenção das propriedades do solo e manutenção da estrutura do habitat, mas, ao mesmo tempo, impactos cumulativos e estresse tendem a reduzir tais aptidões, levando a diminuição da resistência e resiliência desse sistema (WHITFORD, W. G.; RAPPORT, D. J.; SOYZA, 1999).

Abaixo, estão descritos dois exemplos de gerenciamento da resiliência de ecossistemas em estados estáveis alternativos.

Fogo e o Cerrado

“Evidências demonstram que fisionomias de Cerrado são estados

alternativos de um mesmo sistema e que os limiares estão relacionados a características funcionais e filogenéticas associadas com diferentes regimes de fogo” (DANTAS et al. 2013).

Devido à descaracterização dos regimes naturais de incêndio em alguns ecossistemas dele dependes (PIVELLO, 2011), como observado na prevenção contra incêndios em Unidades de conservação, Myers (2006) cita que organizações internacionais têm chamado atenção para a importância de queimadas na conservação desses sistemas e para o estabelecimento de manejo com fogo adequado. Fidelis (2011) afirma que, o manejo com fogo é apontado como uma alternativa no controle de plantas e patógenos indesejáveis (DITOMASO et al., 2006), na manutenção de comunidades vegetais (PIVELLO, 1992), na redução de material combustível para evitar incêndios (PIVELLO, 1992) e para restaurar regimes de fogo (Pivello, 2011). Fidelis (2011) conclui que, desta forma, o fogo poderia ser utilizado a fim de garantir a resiliência do estado de um sistema dependente de queimadas.

Plantas invasoras

Para alguns autores, como Kageyama, Reis e Carpanezzi (1992), área degradada é aquela que teve eliminado os seus meios de regeneração naturais, apresentando baixa resiliência.

Os feedbacks planta-solo podem afetar a dinâmica da comunidade vegetal, influenciando processos de coexistência ou invasão, ou mantendo estados estáveis alternativos (BRANDT, 2009). Embora anteriormente inexploradas, os feedbacks do solo poderiam contribuir para estados estáveis alternativos de uma comunidade.

Desta forma, as invasões biológicas que não são mitigadas ao longo do tempo, aumentam progressivamente e de forma exponencial na ausência de controle, quebram a resiliência dos ecossistemas e levam à perda de biodiversidade. A recuperação dos ambientes naturais, que inclui espécies arbóreas pioneiras, capazes de competir pelo mesmo nicho da invasora, poderá restituir e acelerar a resiliência do ecossistema invadido (ZILLER, 2006).

Segundo Zenni (2010), essa recuperação permite o restabelecimento da capacidade do ambiente original em manter populações de espécies nativas em quantidade e diversidade. Porém, introdução destas espécies tende a não ser suficiente e o manejo da invasora propriamente dita é essencial. Por isso, a recomendação geral é que estratégias com substituição gradual de espécies e estruturas sejam preferidas para que fatores abióticos cruciais para a manutenção da resiliência e das funções básicas, tais como presença de matéria orgânica e a porosidade do solo, não sejam comprometidos.

Ludwig, Walker e Holling (1997), ressaltam que a noção de resiliência deve abranger o entendimento dos objetivos, a escala de tempo de interesse, o caráter e a magnitude dos distúrbios, a estrutura subjacente do sistema, e o tipo de medidas de controle que são viáveis.

Conclusão

Um primeiro passo para criar estados desejados de ecossistemas, é entender melhor as interações entre mudanças de regime, diversidade biológica e resiliência do ecossistema (FOLKE et al. 2004), assim torna-se possível a construção de políticas públicas eficazes para uma real conservação do meio ambiente.

Bibliografia

- BLANDTT, L. S. DA RESILIÊNCIA À SUSTENTABILIDADE: análise do sistema ecológico – social em comunidades rurais da Amazonia brasileira. **Tese Doutorado**, p. 319, 2009.
- BRANDT, A. J. et al. Phylogeny and provenance affect plant?soil feedbacks in invaded California grassland. *Ecology*, 90(4), 2009, pp. 1063-1072 ? 2009 by the Ecological Society of America
- CASTRO, R. A.; FABRICANTE, J. R.; ARAUJO, K. C. T. Sociabilidade e potencial alelopático de espécies da caatinga sobre a invasora *Nicotiana glauca* Graham (Solanaceae). *Natureza online*, v.15, n.1, p.59-69, 2017.
- DANTAS V., BATALHA, M.A. & PAUSAS J.G. 2013. Fire drives functional thresholds on the savanna-forest transition *Ecology* 94:2454-2463.
- DITOMASO J.M., BROOKS M.L., ALLEN E.B., MINNICH R., RICE P.M. & KYSER G.B. 2006. Control of invasive weeds with prescribed burning. *Weed Technology*. 20: 535-48.
- GIROLDO, P. Z. Estados alternativos no Cerrado e o uso de fogo na manutenção da resiliência. Disponível em: http://ecologia.ib.usp.br/bie5778/doku.php?id=ensaio_s; Acesso em: 04 de julho de 2014
- HOLLING, C.S. 1986. Resilience of ecosystems: local surprise and global change. Pages 292-317 in W.C. Clark and R.E. Munn, editors. *Sustainable development and the biosphere*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FIDELIS A., PIVELLO V. R. (2011) Deve-se usar o fogo como instrumento de manejo no Cerrado e Campos Sulinos *Biodivers Bras* 2: 12–25.
- FOLKE, C. et al. REGIME SHIFTS , RESILIENCE , AND BIODIVERSITY IN ECOSYSTEM MANAGEMENT. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, v. 35, p. 557–581, 2004.
- KAGEYAMA, P.Y.; REIS, A. & CARPANEZZI, A.A. Potencialidades e restrições da regeneração artificial na recuperação de áreas degradadas. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE RECUPERAÇÃO DE ÁREAS DEGRADADAS, Curitiba, 1992. Anais. Curitiba, 1992. p.1.
- LUDWIG, D.; WALKER, B.; HOLLING, C. S. Sustainability , Stability , and Resilience. **Ecology**

and Society, v. 1, n. 1, p. 23, 1997.

MYERS R.L. 2006. Convivendo com o Fogo — Manutenção dos Ecossistemas e Subsistência com o Manejo Integrado do Fogo. Tradução de Margaret Batalha. The Nature Conservancy - Iniciativa Global para o Manejo do Fogo. Tallahassee, USA.

PIVELLO V.R. 1992. An expert system for the use of prescribed fires in the management of Brazilian savannas. Tese de Doutorado. Ascot, Inglaterra, Imperial College Centre for Environmental Technology, University of London.

SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, v. 413, n. October, p. 591–596, 2001.

SCHEFFER, M.; CARPENTER, S. R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology and Evolution*, v. 18, n. 12, p. 648–656, 2003.

WALKER, B. H., C. S. Holling, S. R. Carpenter, and

A. P. Kinzig. 2004. Resilience, adaptability, and transformability. *Ecology and Society* 9(2): 5. [online]

URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>.

WHITFORD, W. G.; RAPPORT, D. J.; SOYZA, G. A. Using resistance and resilience measurements for ‘fitness’ tests in ecosystem health. **Journal of Environmental Management**, v. 57, n. January, p. 21–29, 1999.

ZENNI, R. D. Manejo de plantas exóticas invasoras em planos de restauração de ambientes naturais. São Paulo: Caderno de Mata Ciliar, 2010. n.3.

ZILLER, S.R. 2006. Espécies exóticas da flora invasoras em Unidades de Conservação. *In*: Campos, J.B.; Tossulino, M.G.P. & Müller, C.R.C. (eds.). Unidades de Conservação: ações para valorização da biodiversidade. Instituto Ambiental do Paraná, Curitiba. Pp. 34-52.

A ABORDAGEM DO PROCESSO DE DISPERSÃO EM DIFERENTES TEORIAS ECOLÓGICAS

Bruna G. Nallis¹ & Cláudio S. Morais-Junior²

²Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva – DEBE, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biologia Evolutiva – PPGERN, Universidade Federal de São Carlos - UFSCar

Resumo

Ao longo das décadas foram criadas abordagens para explicar o processo de dispersão. Cada abordagem levando a diferentes caminhos, porém com um mesmo fim, a explicação dos padrões observados nas comunidades biológicas. Contudo, elas tornam os estudos de ecologia de comunidades confusos, dificultando, dessa forma, os progressos na área. Em 2016, Vellend escreveu um livro cuja proposta foi tornar os estudos dos processos ecológicos em comunidades mais simples, de fácil entendimento e que permitiria o progresso desta área. Este artigo tem como objetivo descrever as teorias que tomam a dispersão como um dos processos que explicam as comunidades biológicas e apresentar a proposta de modelo unificado descrita por Vellend.

Introdução

Dispersão é um processo inerente a praticamente todos os seres vivos. É um fenômeno global que garante a inserção de novas espécies em comunidades biológicas, bem como a distribuição dos organismos no espaço e o fluxo genético entre populações interligadas (Leibold, 2004). Além disso, a dispersão é usada em várias das teorias sobre comunidades e populações como um dos processos que explicam a distribuição de espécies nas comunidades biológicas (Vellend, 2010). Dessa forma, esta revisão tem como objetivo descrever o processo de dispersão e como ele é usado nas teorias que tentam explicar padrões em comunidades.

Dispersão como um processo

O processo de dispersão é dividido em quatro fases distintas: preparação, iniciação, transferência e estabelecimento (Bonte et al 2012; Tesson et al 2015). Estas etapas fazem com que os organismos se desloquem de maneira voluntária ou até mesmo involuntária, partindo do seu lugar de nascimento até um lugar propício para sua reprodução, propiciando, por exemplo, a formação de novas populações (Tesson et al 2015).

A fase de preparação trata do desenvolvimento do indivíduo até que a dispersão seja capaz de ocorrer. Em seguida vem a etapa de iniciação, caracterizada pelo início de qualquer evento onde há saída de indivíduos de seus locais de nascimento. A transferência trata do movimento dos indivíduos no espaço. Por fim, a etapa de estabelecimento trata da chegada dos indivíduos a um novo ambiente e a posterior formação de uma nova população bem como a entrada de novos genótipos nas populações já formadas (Bonte et al 2012).

Tipos de dispersão

A voluntariedade do movimento é importante para os dispersores. Dessa forma, é possível classificar a dispersão como ativa e passiva. A dispersão ativa é garantida pelo movimento independente e é inerente aos seres vivos que conseguem nadar, andar ou voar por conta própria (e.g. Cadahía et al 2010; Cullen-Junior et al 2013). Por outro lado, a dispersão passiva é característica de organismos que possuam alguma limitação em sua capacidade de movimento, como organismos sésseis (árvores e corais) ou fisiologicamente limitados, caso de espécies que colonizam

corpos de água como poças temporárias (Incagnone et al., 2015) ou tanques de bromélias (Morais-Junior, 2019). Nestes casos a dispersão ocorre por meio de um vetor físico, como vento ou correntes de água (e.g. Vittoz e Engler, 2007; Vanschoenwinkel et al 2008; Frisch e Threlkeld, 2005), ou biológico, como animais de maior mobilidade (e.g. Schlichting e Sides, 1969; Green et al 2013; Green e Elmberg, 2014)

Teorias que abordam a dispersão

Atualmente existem várias teorias que tentam explicar os padrões encontrados nas comunidades biológicas. O trabalho de compilação mais recente destaca 24 delas como as mais importantes (Vellend, 2016). A dispersão foi abordada em várias delas, nas quais acredita-se que esse processo, aliado a especiação, seleção e/ou deriva, tem grande poder para explicar os variados padrões encontrados em comunidades biológicas ao redor do mundo. Nessa seção serão abordadas as principais teorias que tratam a dispersão como um dos processos explicativos para os padrões em comunidades biológicas.

Teoria de biogeografia de ilhas

A Teoria da biogeografia de ilhas proposta por MacArthur e Wilson (1967) considera que a riqueza e distribuição de habitats são os fatores mais importantes para explicar a relação espécies-área e a capacidade de dispersão de cada espécie, levantando em consideração que a riqueza é proporcional ao tamanho da área onde uma comunidade está estabelecida (Lopes e Caliman, 2008). Outro fator importante é o isolamento geográfico, que exerce grande influência sobre a dispersão de organismos entre diferentes comunidades (Gillung, 2011), pois quanto maior a distância entre duas comunidades, menor será a probabilidade de dispersão. Assim, quanto maior o grau de isolamento de uma área, mais baixas serão as taxas de colonização por dispersão de novos indivíduos e de espécies para uma comunidade, diminuindo, portanto, a riqueza de espécies (De Meester et al., 2005).

Teoria neutra da biodiversidade

A teoria neutra da biodiversidade foi proposta por Hubbell (2001) e abriu muitos debates em toda comunidade científica, pois segue contra os conceitos que descrevem os modelos de nicho ecológico e diversidade de espécies (Cassemiro e Padiá, 2008). A teoria explica padrões encontrados na natureza relacionados com a restrição na dispersão de indivíduos por processos aleatórios na extinção e colonização de novos habitats (denominados de deriva), mostrando a diferença de densidade e diversidade de espécies em diferentes áreas (Hubbell, 2001). Segundo esse modelo, os indivíduos de diferentes espécies têm a mesma capacidade de se dispersar e colonizar novos habitats, a diversidade de espécies dentro dessa teoria aborda a dispersão e deriva sem levar em conta processos de seleção e competição das espécies. O modelo neutro obteve sucesso em explicar algumas observações empíricas em macroescala nas quais os indivíduos têm propriedades demográficas idênticas, tornando aleatória a dispersão para colonizar novos habitats. Esse modelo baseou-se na teoria de biogeografia de ilhas proposta por MacArthur e nos conceitos de abundância relativa de espécies (MacArthur e Wilson, 1967; Volkov et al 2003).

Teoria de metacomunidades

O conceito de metacomunidades foi descrito em 2004 por Leibold e colaboradores como um modelo revolucionário, a fim de explicar a dispersão em escalas locais com fluxo contínuo de espécies de forma a encaixar os modelos encontrados na natureza em padrões teóricos de forma explicativa. O artigo faz uma síntese do conhecimento sobre a teoria metacomunitária da época com a finalidade de discutir suas contribuições para explicar padrões de distribuição, abundância e interação de espécies em escala local e regional (Leibold et al 2004). A teoria de metacomunidades explica a diferença na composição das comunidades de acordo com os processos de dispersão, deriva e seleção de espécies de forma unificada. Foram descritos quatro paradigmas principais de dispersão para

explicar os dados empíricos: a dinâmica de fragmentos, classificação de espécies, fluxo em massa, e o paradigma do modelo neutro. Cada um desses paradigmas une a dispersão aos outros processos (deriva, especiação e seleção) e, portanto, serão mostrados a seguir de forma sintetizada.

Paradigma da dinâmica de fragmentos

Este primeiro paradigma leva em conta a presença de múltiplas manchas homogêneas onde as comunidades se estruturam a partir de extinções estocásticas (deriva) e determinísticas (seleção) podendo ser afetada por interação interespecífica (Leibold et al 2004). Os fragmentos podem estar ou não ocupados por populações em equilíbrio de modo que há uma variação entre a densidade populacional de cada fragmento, a densidade regional e a frequência de extinção, sendo possível a coexistência dessa metacomunidade em um ambiente homogêneo através de *trade-offs* entre a deriva e a dispersão (Leibold et al 2004).

Paradigma de classificação de espécies

Esse paradigma considera os efeitos abióticos em mudanças nas características da comunidade de acordo com gradientes ambientais, taxas populacionais e interações interespecíficas (Leibold, 1998; Chase e Leibold, 2003). Os fragmentos nessa abordagem são heterogêneos, assumindo uma dinâmica de colonização e extinção em escala populacional (Leibold et al 2004). No entanto esse paradoxo pode assumir uma dinâmica complexa com resultados cíclicos, onde a densidade e diversidade variam de acordo com as flutuações das características abióticas (por exemplo, Law e Morton, 1996; Steiner e Leibold, 2004). Tais ciclos são comuns em dinâmicas de comunidades onde a ocorrência aumenta de acordo com a produtividade (Steiner e Leibold, 2004).

Paradigma do fluxo em massa

O paradigma do fluxo em massa não leva em conta a separação de escalas de tempo para estudar as dinâmicas populacionais locais, sendo elas

qualitativamente afetadas pela dispersão (Leibold et al 2004). O modelo de efeito em massa requer que os fragmentos sejam heterogêneos em determinado momento e possuam conectividade para que possa ocorrer interação entre as diferentes comunidades através das relações fonte-sumidouro, influenciando assim as relações entre condições locais e a estrutura da comunidade. (Holt, 1993; Mouquet e Loreau, 2002, 2003). Para espécies competidoras os efeitos podem ser aleatórios, relacionados com mudanças discretas na densidade da população e atributos relativos, ou a partir do modelo de dispersão de espécies de MacArthur (Chesson, 1985; Mouquet e Loreau 2003; Amarasekare e Nisbet, 2001). Este paradigma descreve bem dinâmicas de comunidades onde a seleção por competição e a capacidade de dispersão dos indivíduos atuam simultaneamente.

Paradigma do modelo neutro

Baseada no modelo neutro de Hubbell, essa dinâmica depende de *trade-offs* entre deriva e dispersão relacionadas a densidade de espécies de uma comunidade e de suas consequências em escala local e regional, podendo ser considerada como um modelo que refuta os três modelos acima descritos (Bell, 2001). O paradigma neutro pode explicar dinâmicas de comunidades que possuam equivalência ecológica de espécies, desconsiderando os processos de seleção de nicho e competição (Leibold et al 2004).

Uma visão unificada dos modelos de dispersão

Como podemos notar, ao longo dos séculos foram construídos diferentes modelos capazes de explicar a dispersão de espécies e a heterogeneidade ambiental. Contudo, por si só a dispersão não explica os padrões observados em comunidades biológicas, ela está sempre atrelada aos processos de seleção, deriva e especiação, cada um com sua própria força de atuação (Figura 1; Teoria da Ecologia de Comunidades, ver Vellend, 2016), assim como a dispersão pode atuar mantendo as

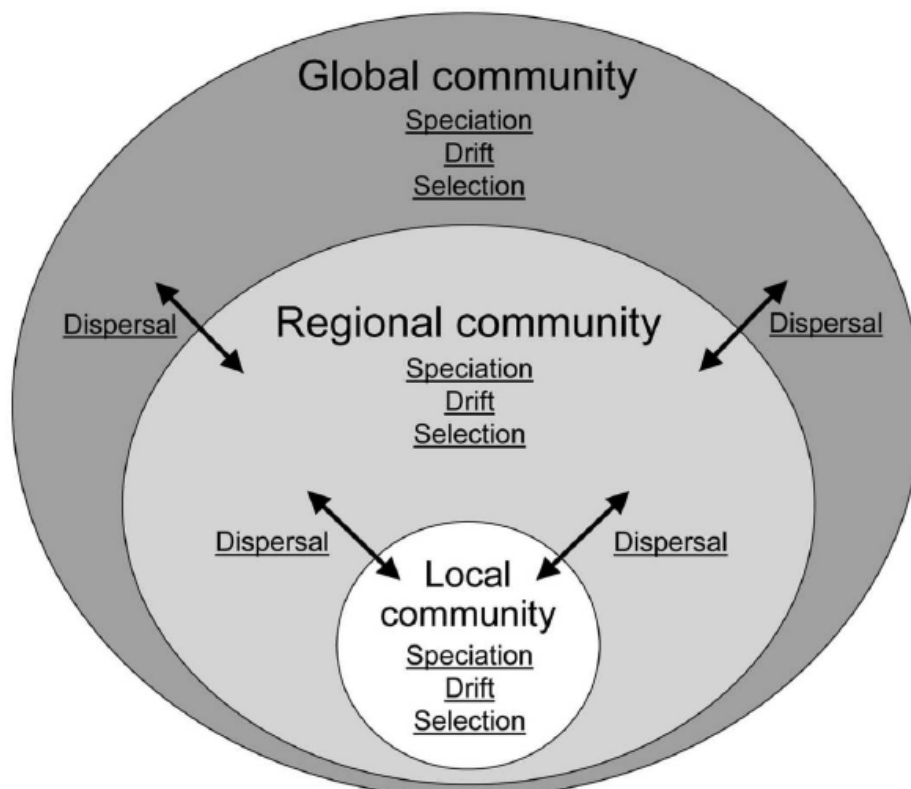


Figura 1: A teoria da ecologia de comunidades. Seleção, deriva, especiação e dispersão interagem para determinar a dinâmica da comunidade através das escalas espaciais. O delineamento de escalas espaciais discretas é arbitrário e usado apenas para clareza de apresentação.

populações de sumidouros e aumentando a diversidade populacional (MacArthur e Wilson, 1967). Algumas teorias também demonstram que a dispersão pode diminuir a diversidade beta de alguns locais de forma independente da seleção (Hubbell, 2001). Por fim, um dos principais *trade-offs* da dispersão de espécies é sua relação com as capacidades seletivas locais, pois quando negativamente correlacionadas à coexistência pode ser mantida pela capacidade (Vellend, 2016).

Referências

AMARASEKARE, P.; NISBET, R. M. 2001. Spatial heterogeneity, source–sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *American Naturalist*, 158, 572–584.

BELL, G. 2001. Neutral macroecology. *Science* (Washington DC), 293, 2413–2418.

BONTE, D.; VAN DYCK, H.; BULLOCK, J. M.; COULON, A.; DELGADO, M. CASSEMIRO, F. A. S.; PADIAL, A. A. 2008. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: Aspectos teóricos, impacto na literatura e perspectivas. *O ecologia*. 12:706-719.

CHASE, J. M.; LEIBOLD, M.A. 2003. *Ecological Niches*. University of Chicago Press, Chicago, IL.

GIBBS, M.; LEHOUCK, V. et al. 2012. Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87: 290–312.

CADAHÍA, L.; LÓPEZ-LÓPEZ, P.; URIOS, V.; NEGRO, J. J. 2010. Satellite telemetry reveals individual variation in juvenile Bonelli's eagle dispersal areas. *European Journal of Wildlife Research*, 56: 923–930.

CHESSON, P. L. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments – a look at the combined effects of different sorts of variability. *Theoretical Population Biology*, 28, 263–287.

- CULLEN-JUNIOR, L.; SANA, D. A.; LIMA, F.; ABREU, K. C.; UEZU, A. 2013. Selection of habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 30: 379-387.
- DE MEESTER, L.; DECLERCK, S.; STOKS, R.; LOUETTE, G.; VAN DE MEUTTER, F.; DE BIE, T.; MICHELS, E.; BRENDONCK, L. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, Malden, v. 15, p. 715-725, 2005.
- FRISCH, D.; THRELKELD, S. T. 2005. Flood-mediated dispersal versus hatching: Early recolonisation strategies of copepods in floodplain ponds. *Freshwater Biology*, 50: 323-330.
- GILLUNG, J. P. 2011. Biogeografia: a história da vida na Terra. *Revista da Biologia*, São Paulo, v. especial, p. 1-5.
- GREEN, A. J.; FRISCH, D.; MICHOT, T. C.; ALLAIN, L. K. BARROW, W. C. 2013. Endozoochory of seeds and invertebrates by migratory waterbirds in Oklahoma, USA. *Limnetica*, 32: 39-46.
- GREEN, A. J.; ELMBERG, J. 2014. Ecosystem services provided by waterbirds. *Biological Reviews*, 89: 105-122
- HOLT, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. In: RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. (eds) *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 77-88.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, New Jersey. 396p.
- INCAGNONE, G.; MARRONE, F.; BARONE, R.; ROBBA, L.; NASELLI-FLORES, L. 2015. How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia*, 750: 103-123.
- LAW, R.; MORTON, R.D. 1996. Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology*, 74: 1347-1361.
- LEIBOLD, M.A. 1998. Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12: 95-110.
- LEIBOLD, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARASEKARE, P., CHASE, J. M., HOOPEES, M. F., HOLT, R. D., SHURIN, J. B., LAW, R., TILMAN, D.; LOREAU, M. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- LOPES, P. M.; CALIMAN, A. A contribuição de ecossistemas lênticos para o entendimento da importância de processos regionais e locais sobre padrões geográficos de biodiversidade. Rio de Janeiro: Publicação da Sociedade Brasileira de Limnologia, 2008. 29 p.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: University Press, 1967. 203 p.
- MORAIS-JÚNIOR, C. S.; DINIZ, L. P.; NASCIMENTO-FILHO, S. L.; BRITO, M. T. S.; SILVA, A. O.; MOURA, G. J. B.; MELO-JÚNIOR, M. 2019. Zooplankton associated with phytotelmata and treefrogs in a neotropical forest. *Iheringia. Série Zoologia*, 109.
- MOUQUET, N.; LOREAU, M. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *American Naturalist*, 159, 420-426.
- MOUQUET, N.; LOREAU, M. 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *American Naturalist*, 162, 544-557.
- SCHLICHTING, H. E.; SIDES, S. L. 1969. The passive transport of aquatic microorganisms by selected Hemiptera. *Journal of Ecology*, 57: 759-764.
- STEINER, C.F.; LEIBOLD, M.A. 2004. Cyclic assembly trajectories and scale-dependent productivity-diversity relationships. *Ecology*, 85, 107-113.
- TESSON, S. V. M.; OKAMURA, B.; DUDANIEC, R. Y.; VYVERMAN, W.; LÖNDAHL, J.; RUSHING, C.; VALENTINI, A.; GREEN, A. J. 2015. Integrating microorganism and macroorganism dispersal: modes, techniques and challenges with particular focus on co-dispersal. *Ecoscience*, 22, 109-124.
- VANSCHOENWINKEL, B.; GIELEN, S.; SEAMAN, M.; BRENDONCK, L. 2008. Any way the wind blows - Frequent wind dispersal drives species sorting in

ephemeral aquatic communities. *Oikos*, 117: 125-134.

VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85:183-206.

VITTOZ, P.; ENGLER, R. 2007. Seed dispersal distances: a typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117: 109–124.

VOLKOV, I.; BANAVAR, J. R.; HUBBELL, S. P.; MARITAN, A. 2003. Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, 424: 1035-1037.

SISTEMAS ECOLÓGICOS COMO REDES COMPLEXAS

Monique Maianne da Silva, Rafael Maribelto

Resumo

A busca pelo entendimento das relações de interdependência dos organismos tem crescido constantemente em estudos ecológicos e a abordagem de redes tem sido uma das ferramentas exploradas para elucidar as funções das espécies e a magnitude de suas interações em um ecossistema. Desde as primeiras citações a respeito desse novo campo da biologia diversos estudos têm sido incorporados a abordagem de redes e tantos outros tem se mostrado proeminente para aplicação desse modelo. A revisão aqui apresentada tem como objetivo ilustrar conceitos básicos (teia alimentar, rede mutualística e rede parasitóide-hospedeiro) e discorrer sobre o panorama geral das redes ecológicas.

Histórico

Um dos maiores desafios da ecologia é compreender os mecanismos que influenciam a estabilidade dos ecossistemas e como a complexidade das interações biológicas persiste na natureza (Ings et al., 2007; McCann, 2007; McCann 2000; Solé et al., 2006). A busca pelo entendimento das

relações de interdependência tem crescido constantemente em estudos ecológicos e a abordagem de redes tem sido uma das ferramentas exploradas para elucidar as funções das espécies e a magnitude de suas interações em um ecossistema.

May, em 1973, pode ser considerado o marco para os estudos sobre redes ecológicas, ao chamar a atenção para quatro fatores envolvidos nas interações bióticas: A quantidade de espécies envolvidas em um determinado sistema biológico; a natureza de suas interconexões; o número de conexões para cada uma das espécies; e a intensidade da interação entre os membros. A utilização de redes, ponderou, então, sobre o pensamento sistêmico (Odum e Pinkerton, 1955, Margalef, 1963, Patten, 1978, Patten e Auble, 1981, Ulanowicz, 1986) e sua aplicação forneceu bases para a elaboração de uma matemática formal para a abordagem de sistemas biológicos e culminou no desenvolvimento da ecologia de rede (Lau, et al., 2017).

As redes ecológicas podem, então, serem definidas como modelos de redes e suas análises para interpretar a estrutura, função e

evolução de sistemas ecológicos em diversas escalas e níveis de organização (Borrett et al. 2012, Eklof et al. 2012). De acordo com Ings et al., 2007, entre muitas classificações sobre tipos de redes existentes, três se destacam para estudos ecológicos: as teias alimentares tradicionais e as redes bipartidas, redes de interações mutualísticas e parasitóide-hospedeiro.

Componentes de uma rede ecológica

Nos estudos de redes ecológicas é denominado nós da rede a composição por indivíduos das populações de espécies, que são conectadas por links, indicando a força da interação entre os componentes da rede, como fluxos de energia, biomassa e nutrientes (Ings, et al., 2007). A relação entre nós e links fornece informações sobre a densidade ou conectância de uma rede (Nweman, 2010)

Inicialmente as teias alimentares tradicionais representavam apenas a ausência ou presença de links de alimentação em uma rede ecológica (Paine, 1992). O reconhecimento da falta de caráter quantitativo e a distinção de forças de interação fracas como prevalência na natureza nesses modelos tradicionais, elucidou a força de interação desempenhando importante papel na estabilidade dos ecossistemas (Hall & Raffaelli, 1993; Ruiter, et., al 1995; Mccann, 2000).

O cenário atual demonstra as interações sendo cada vez mais quantificadas com grande variedade de métricas e definições, o que simboliza um grande avanço para as redes ecológicas, ao passo que se afasta da visão voltada para as unidades taxonômicas (Figura 1; Bluthgen et al., 2007, Berlow et al., 2004; Delmas et al., 2019; Andreazzi et al., 2018).

Tabela 1. Métricas em redes ecológicas. Os níveis indicam a hierarquia da métrica, sendo W, toda rede ecológica, G, grupo e N, nó. (Traduzido de Lau et al., 2017)

Subdisciplina	Nível	Métrica	Conceito	Referência
Geral	W	Densidade	Proporção de arestas possíveis associadas a nós. Equivalente a conectância nas teias alimentares	
Geral	N	Centralidade	Diversas maneiras de caracterizar	Wasserman and Faust (1994)
Geral	N	Grau	Número de arestas conectadas a um determinado nó, um tipo de centralidade local	

Geral	N	Centralidade do autovetor	Centralidade global, baseada no número de passos que percorrem um nó	Bonacich (1987)
Geral	W	Distribuição de centralidade	Forma da distribuição de frequência das arestas entre nós	Barab_asi and Albert (1999); Dunne et al. (2002)
Geral	W	Centralização	A concentração (vs. Equidade) da centralidade entre os nós	Freeman (1979)
Geral	W	Diâmetro do gráfico	Caminho mais longo entre dois nós em um gráfico	Barab_asi et al. (2000); Urban and Keitt (2001)
Geral	W	Modularidade	Grau em que as arestas estão distribuídas dentro de conjuntos distintos de nós	Newman (2010)
Geral	G	Razões	Pequenos conjuntos de nós com distribuições semelhantes de bordas	Milo et al. (2002)
Geral	W	Densidade do link	Número média de arestas por nó	Martinez (1992)
Comunidade	N	Temperatura	Mede o aninhamento de uma rede bipartida	Ulrich and Gotelli (2007)
Comunidade	W	Co-ocorrência	Grau de sobreposição de distribuições espaciais ou temporais de espécies em relação a um modelo nulo	Gotelli (2000)
Comunidade	N	Espécie indicadora	O grau em que a abundância de um grupo taxonômico responde a um gradiente ambiental	
Comunidade	W	Aninhamento	Grau em que as interações podem ser organizadas em subconjuntos da comunidade maior	
Comunidade	W	Uniformidade	Desvio da distribuição das abundâncias observadas em relação a uma distribuição uniforme entre grupos taxonômicos de uma comunidade	
Comunidade	W	Equitabilidade	Distribuição entre grupos taxonômicos em uma comunidade observada	
Comunidade	W	Riqueza	O número de grupos taxonômicos em uma comunidade	
Comunidade	W	Estabilidade	Mudança na abundância de grupos taxonômicos através de um conjunto de observações	
Teia alimentar	N	Importância de remoção	O grau em que a remoção de um compartimento ou espécie produz remoções subsequentes no ecossistema	Borrvall et al. (2000); Dunne et al. (2002);

				Eklöf and Ebenman (2006); Solé and Montoya (2001)
Geral	N	Conectância	Proporção de fora de possíveis bordas	Pimm (1982); Vermaat et al. (2009)
Teia alimentar	G	Comprimento da teia alimentar	O número de relações alimentares entre um conjunto de compartimentos em uma teia alimentar	Post et al. (2000); Ulanowicz et al. (2014)
Ecosistema	W	Índice de ciclagem de Finn	Grau para o quanto de matéria ou energia passa pelo mesmo conjunto de compartimentos	Finn (1980)
Ecosistema	G	Ambiente	Sub-rede da probabilidade de movimento de energia entre compartimentos gerados por única entrada em um nó selecionado	Patten (1978); Patten and Auble (1981)
Ecosistema	N	Fluxo	Quantidade de energia ou matéria passando fora de um nó	Finn (1976)
Ecosistema	N	Centralidade de Fluxo	Proporção de energia ou matéria que passa através de um determinado compartimento de um ecossistema	Borrett (2013)
Geral	G	Comprimento da corrente	Número de arestas entre dois nós em um grupo	
Teia alimentar	G	Comprimento medio de passos	O número médio de vezes que uma unidade de matéria ou energia flui de um compartimento para outro antes de sair do ecossistema	Finn (1976)
Ecosistema	W	Proliferação do caminho	Taxa de aumento no número de arestas entre nós com o aumento do comprimento do caminho	Borrett et al. (2007)
Ecosistema	W	Ascendência	Mede a similaridade média em fluxos de matéria ou energia entre compartimentos em um ecossistema	Ulanowicz (1986)
Teia alimentar	N	Nível trófico	Classificação ordinal de um compartimento ou grupo taxonômico baseado na posição relativa no ecossistema	Allesina and Pascual (2009); Fath (2004); Williams et al. (2002)

Teias alimentares tradicionais

O conceito de cadeias e teias alimentares foi introduzido por Elton (1927), definindo uma cadeia alimentar como uma hierarquia de consumidores monófagos e, quando observados de modo abrangente, incorporando consumidores polífagos, uma teia alimentar, visão que pouco difere da apresentada por Darwin sobre animais e plantas conectados por uma teia complexa de relação. (Paine, 1980).

As redes alimentares fornecem informações tratáveis sobre a complexidade e interconexões das comunidades biológicas, porém não aborda de maneira quantitativa as interações no sistema e, conseqüentemente, pouco diz sobre as possíveis perturbações no meio que influenciam a dinâmica das espécies envolvidas (Berlow, 2004).

O conceito de espécie chave, iniciado por Paine (1966, 1969) a respeito dos predadores em comunidades marinhas, cuja atividades e abundância determinaram a integridade da comunidade e manutenção da sua complexidade, ou seja, estabilidade, foi um dos primeiros exemplos empíricos que demonstrou como a estrutura de teia por si só não é um bom preditor de espécies e dinâmica populacional (Bond, 1994; Paine, 1974, 1980). Por outro lado, com os estudos de Paine pela primeira vez foi ilustrado como a dependência crítica da dinâmica populacional afeta a estrutura da teia, demonstrando como tal

conhecimento combinado com as forças de interação é fundamental para melhor compreender o funcionamento das comunidades ecológicas (Berlow, 2004).

Na Figura 2, Paine (1980) ilustra um modelo de uma teia alimentar tradicional, com um módulo envolvendo quatro espécies e com uma forte interação, ou seja, de acordo com o autor, a retirada do consumidor interagindo fortemente com sua presa seria de grande efeito para a comunidade.

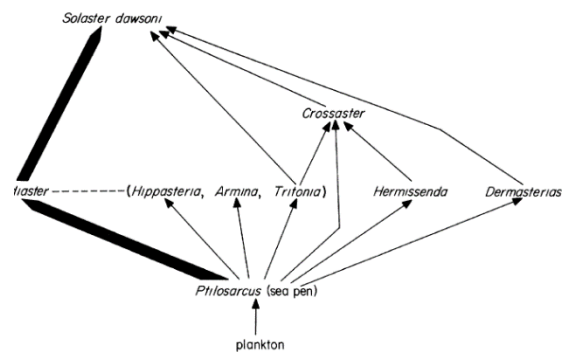


Figura 2. Teia alimentar do estuário de Puget, Washington (Paine, 1980).

Redes bipartidas

As redes bipartidas são assim chamadas porque possuem apenas dois conjuntos de espécies e não há interações dentro de cada grupo, tais redes permitem a organização de grande volume de dados em um modelo de matriz XY e suas representações gráficas podem conter informações acerca da intensidade da diferentes forças de interação

entre seus dois grupos componentes (Freitas, et al., 2014). As redes bipartidas se subdividem em redes de interação mutualística e redes de interação parasitóide-hospedeiro.

Redes de interação mutualística

As redes de interação mutualística representam, ao contrário das teias alimentares tradicionais e das redes de interação parasitóide-hospedeiro, interações agonísticas entre os conjuntos de espécies. Nelas é estabelecido o nexos de serviços ecossistêmicos, como polinização e dispersão de sementes, tendo três modelos que merecem destaque: redes de polinização, redes frugívoras e redes de interação entre plantas e formigas (Ings, 2007).

Na figura 3, de Maruyama e colaboradores (2018) é exemplificado uma rede mutualística de polinização em que os dois conjuntos de nós, beija-flores e plantas de uma área de cerrado em Uberlândia, Minas Gerais, são conectados pelos links indicando o grau da força de interação como a frequência de visitas dos polinizadores aos vegetais.

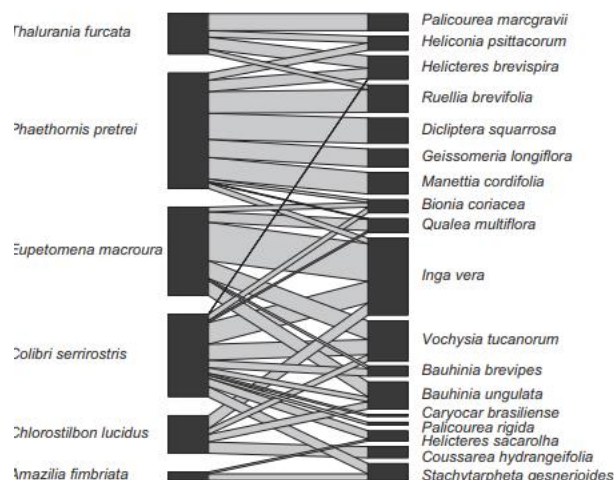


Figura 3. Rede de interação mutualística entre Beija-flores (polinizadores) e seus recursos florais em uma área de cerrado. As forças de interação simbolizam a frequência de visita das aves às espécies de plantas (Maruyama et al., 2018).

Redes de interação parasitóide-hospedeiro

As redes parasitóide-hospedeiro se concentram na relação presa-predador entre os parasitóides e seus hospedeiros, representando guildas distintas de insetos parasitóides e seu hospedeiro correspondente (Hawkins, 1994; Vázquez et al., 2005; Ings, 2007). Tais redes podem ser resolvidas a nível de espécie biológica, já que os parasitóides comumente estão associados a um grupo específico de hospedeiro, entretanto, a desvantagem também parte dessa característica, pois, vez que se trata de apenas um grupo ecológico, os modelos de redes parasitoide-hospedeiro não

se mostram interessantes para estudos de fluxos energéticos (Ings, 2007).

Os atuais estudos sobre as redes parasitoide-hospedeiro têm focado na quantificação do potencial para interações populacionais indiretas e os efeitos que essa tem sobre a estrutura da rede (Figura 4; Müller et al.1999; Lewis et al. 2002).

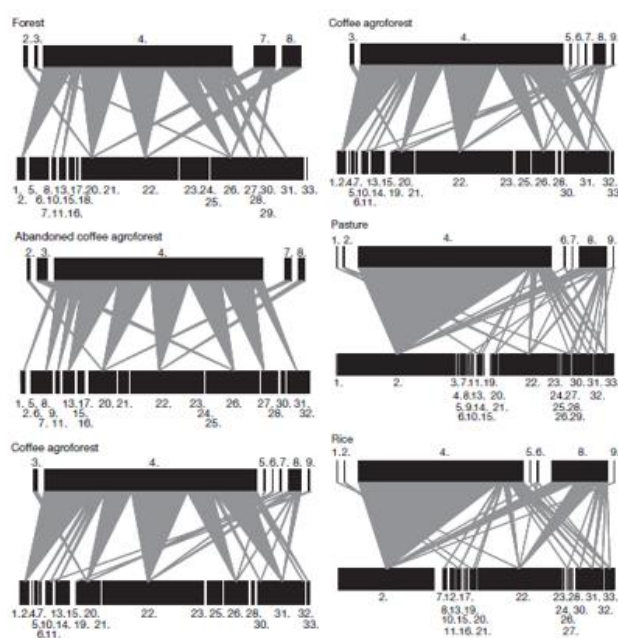


Figura 4. Rede hospedeiro-parasitoide em um gradiente de habitat. Os nós superiores indica a abundância dos hospedeiros e os nós inferiores a abundância de parasitóides. A força de interação é a quantificação da frequência das interações (Tylianakis, 2007).

Conclusão e perspectivas futuras

O estudo de redes ecológicas tem avançado e se tornado uma importante ferramenta para aumentar a robustez de trabalhos científicos. Na evolução desse pensamento houve uma mudança de paradigma para se afastar das unidades taxonômicas e magnitude da complexidade e se aproximar de uma abordagem mais complexa do ecossistema, através da visão que as forças de interação nos traz a respeito dos ecossistemas ecológicos.

As redes ecológicas, por apresentarem diferentes métricas e ser um campo ainda pouco explorado, pode ser testada em diferentes áreas do conhecimento biológico, como estudos de interação entre fungos e plantas, associações com bactérias, avaliação de impacto ambiental, inferências a respeito da conservação e diversas outras áreas que envolvem a complexidade das interações biológicas.

Algumas questões ainda necessitam ser abordadas a respeito das redes de interações, como: Os padrões encontrados em uma rede ecológica são gerais ou contingentes para o sistema abordado?; As relações são mantidas tanto em redes com maior número de espécies e mais produtivas do que nas consideradas ecologicamente menos complexas, como sistemas agrícolas? Tais questões poderão ser respondidas através da incorporação desse método em trabalhos ecológicos e na comparação de redes, cenário que vem sendo

melhorado ao longo dos anos desde as aplicações iniciais de redes ecológicas,

Referências bibliográficas

Berlow, E. L., Neutel, A.M., Cohen, J.E., de Ruiter, P.C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J.W., Jansen, V.A.A., Jones, J.I., Kokkoris, G.D., Logofet, D.O., McKane, A.J., Montoya, J.M. & Petchey, O. (2004) Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73, 585–598.

Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T. & Fiala, B. (2007) Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17, 341–346.

Bond, W. J. (1994). Keystone species. In *Biodiversity and ecosystem function* (pp. 237-253). Springer, Berlin, Heidelberg.

Borrett, S. R., R. R. Christian, and R. E. Ulanowicz. 2012. Network ecology (revised). Pages 1767–1772 in A. El-Shaarawi and W. Piegorsch, editors. *Encyclopedia of environmetrics*. Second edition. John Wiley and Sons, Chichester, UK.

Darwin, C. (1859). *The Origin of Species*. The Modern Library, New York.

de Andreazzi, C. S., Guimaraes Jr, P. R., & Melián, C. J. (2018). Eco-evolutionary feedbacks promote fluctuating selection and long-term stability of antagonistic

networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1874), 20172596.

de Ruiter, P.C., Neutel, A. M. & Moore, J.C. (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269, 1257-1260.

Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., ... & Olesen, J. M. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36.

Eklof, A., M. R. Helmus, M. Moore, and S. Allesina. 2012. Relevance of evolutionary history for food web structure. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279:1588-1596.

Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, Ltd., London.

Freitas, L., Vizentin-Bugoni, J., Wolowski, M., Souza, J. M. T., & Varassin, I. G. (2014). Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. AR Rech, K. Agostini, PE Oliveira & IC Machado, IC (Eds.), *Biologia da polinização*, 373-397.

Hall, S.J. & Raffaelli, D.G. (1993) Food webs – theory and reality. *Advances in Ecological Research*, 24, 187–239.

Hawkins, B.A. (1994) *Pattern and Process in Host-parasitoid Interactions* Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., ... & Lauridsen, R. B. (2009). Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78(1), 253-269.
- Lau, M. K., Borrett, S. R., Baiser, B., Gotelli, N. J., & Ellison, A. M. (2017). Ecological network metrics: opportunities for synthesis. *Ecosphere*, 8(8), e01900.
- Lewis, O.T., Memmott, J., Lasalle, J., Lyal, C.H.C., Whitefoord, C. & Godfray, H.C.J. (2002) Structure of diverse tropical forest insect-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 71, 855–873.
- Maruyama, P. K., Bonizário, C., Marcon, A. P., D'Angelo, G., da Silva, M. M., da Silva Neto, E. N., ... & dos Anjos, L. (2019). Plant-hummingbird interaction networks in urban areas: Generalization and the importance of trees with specialized flowers as a nectar resource for pollinator conservation. *Biological conservation*, 230, 187-194.
- May, R.M. (1973) *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- McCann, K. S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228.
- Müller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R. & Godfray, H.C.J. (1999) The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, 68, 346–370.
- NEWMAN, M. E. J. 2010. *Networks: An introduction*. New York/NY. v. 1.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.
- Paine, R.T. (1969) A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, 103, 91–93.
- Paine, R.T. (1974) Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 15, 93–120.
- Paine, R.T. (1980) Food webs, linkage interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667–685.
- Paine, R.T. (1992) Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355, 73–75.
- Solé, R. V., & Montoya, J. M. (2006). Ecological network meltdown from habitat loss and fragmentation. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, 305-323.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202
- Kaiser-Bunbury, C. N., Mougil, J., Whittington, A. E., Valentin, T., Gabriel, R.,

Olesen, J. M., & Blüthgen, N. (2017). Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, 542(7640), 223.

Vázquez, D.P., Poulin, R., Krasnov, B.R. & Shenbrot, G. (2005) Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, 74, 946–955.