

# ECOLOGIA TEÓRICA



foto: Hugo Sarmento

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

Universidade Federal de São Carlos (UFSCar)

- 2016 -



## 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 2016.

A fotografia na capa deste documento é um jardim tropical criado artificialmente no coração da cidade de Madrid (estação de trens de Atocha). Esta imagem seria altamente improvável não há muito tempo atrás, tal era o desinteresse e até desprezo com que as sociedades mais modernas da época olhavam a nossa biosfera. A Ecologia é uma disciplina recente, e mesmo assim, o conhecimento adquirido sobre o funcionamento dos ecossistemas e a biodiversidade foi uma conquista importante para a humanidade e que em menos de 60 anos provocou uma mudança radical na perspectiva do homem sobre as restantes espécies que coabitam o nosso planeta. As maiores contribuições para essa mudança de ponto de vista foram sem dúvida impulsionadas por teorias ecológicas, muitas das quais extrapolaram o campo restrito da ecologia, e impactaram outras áreas como a economia, sociologia, ou ciência política.

Se alguma coisa podemos concluir de todas as discussões que a disciplina proporcionou, é que o embasamento teórico é essencial em qualquer estudo em ecologia. Mais do que isso, o questionamento teórico é essencial, lhe dá um porquê, a essência de um trabalho relevante e de qualidade. Durante a disciplina, revisitamos a história da ecologia moderna, 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 aparentemente simples evoluíram para se tornarem hoje vastas áreas do conhecimento.

A maioria dos discentes que participaram na disciplina foi surpreendido pelo método de trabalho, de estudo e de pesquisa realizado de forma individual e autônoma. No entanto, foi muito satisfatório observar como, 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 da Ecologia Teórica.

A ciência "Ecologia" trouxe temas como a biodiversidade e os processos ecológicos para o coração das sociedades modernas. O grande desafio que nos move é de procurar respostas para as sociedades do futuro baseadas na melhor ciência, e a melhor ciência se faz combinando as duas aproximações: empírica e teórica.

*São Carlos, 11 de Julho de 2016*

*Hugo Sarmiento*

LISTA DE TRABALHOS:

*ESTUDO TEÓRICO DA DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE ESPÉCIES INDIVIDUAIS*

Suélen H. M. Melo & Clarissa A. Lemos

*INTERAÇÃO PREDADOR-PRESA E REDES DE INTERAÇÕES NA ECOLOGIA TRÓFICA*

Daniele Janina Moreno & Raíssa Sequini Capelão

*RECURSOS E COMPETIÇÃO NA COEXISTÊNCIA DE PRODUTORES PRIMÁRIOS*

João Vitor de Mello Assis

*UMA REVISÃO DO CONCEITO DE NICHOS ECOLÓGICO E SUAS UTILIZAÇÕES ENQUANTO TEORIA DA BIODIVERSIDADE*

Lucas Andrei Campos-Silva & João Alberto Paschoa dos Santos

*TEORIA NEUTRAL UNIFICADA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA*

Bruno Flório Lessi & Ronildo Alves Benício

*DINÂMICAS ESPACIAIS: BIOGEOGRAFIA, METAPOPLAÇÕES E METACOMUNIDADES*

Erick Mateus Barros & Luis Felipe Ventura de Almeida

*RELAÇÕES ENTRE PRODUTIVIDADE E RIQUEZA DE ESPÉCIES*

Driéli de Carvalho Vergne & Ivan Luís Rovani

*DIVERSIDADE E ESTABILIDADE EM COMUNIDADES ECOLÓGICAS*

Mariana Reis & Mariane Patrezi Zanatta

*TEORIA METABÓLICA DA ECOLOGIA E A PREDIÇÃO DOS EFEITOS DO AUMENTO DA TEMPERATURA GLOBAL EM ECOSISTEMAS AQUÁTICOS*

Brayan Sousa & Michaela Melo

# ESTUDO TEÓRICO DA DINÂMICA DAS POPULAÇÕES DE ESPÉCIES INDIVIDUAIS

Suélen H. M. Melo<sup>1</sup> & Clarissa A. Lemos<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal de São Carlos - Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva, São Carlos, SP, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de São Carlos - Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais, Laboratório de Dinâmica Populacional, Departamento de Hidrobiologia (DHb), São Carlos, SP, Brasil.

## Resumo

Visando compreender a dinâmica demográfica de uma espécie individual, desde o século XI são elaborados modelos matemáticos buscando índices de sobrevivência e reprodução populacional, alterações que podem ocorrer e os fatores que os influenciam. Entretanto, devido às muitas oscilações nas dinâmicas populacionais observadas, é necessária a identificação de todas as influências que diretamente afetam estes valores. Dessa forma, apresentamos os principais tópicos para analisar a dinâmica de uma espécie individual, considerando não apenas os índices acima mencionados, mas características e aleatoriedades que influenciem o tamanho da população. A dependência que uma espécie pode ter relação à sua densidade populacional, a estruturação de uma população e comportamentos caóticos podendo apresentar características importantes quando se objetiva a compreensão da dinâmica da população de uma espécie individual.

## Introdução

A ecologia populacional está preocupada com o desenvolvimento de teoria e percepção sobre a persistência, estrutura e dinâmica das comunidades biológicas. Há muitos casos nos quais processos relativamente simples do crescimento populacional são de fundamental importância, tanto do ponto de vista científico como do aplicado (Roos, 2014).

A maioria das teorias e experimentos sobre dinâmica populacional focam em espécies individuais, fornecendo assim, um bom entendimento sobre os mecanismos de

adaptação ao longo dos anos (Barracough, 2015).

Aqui, objetivamos revisar os principais pontos da dinâmica das espécies individuais, considerando a história do estudo populacional e aspectos como crescimento da população, a dependência da densidade, a estruturação de populações e como a dinâmica do crescimento populacional pode se tornar caótica.

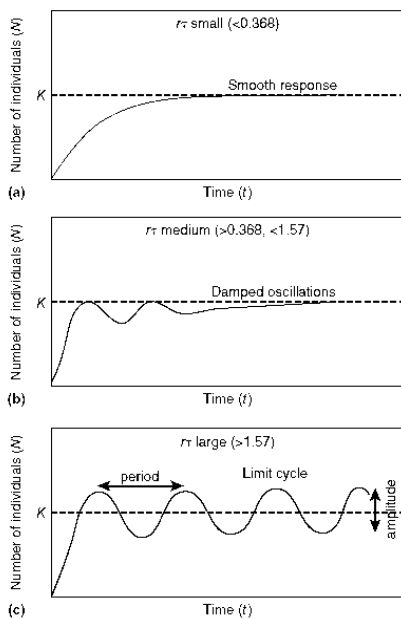
## Breve história da dinâmica das espécies individuais

A teoria das espécies individuais é uma das teorias mais básicas e antigas da Ecologia (Kingsland, 1995), de modo que Fibonacci, em 1202, descreveu a dinâmica populacional na forma da série de Fibonacci. No século XVII, o comerciante londrino John Graunt desenvolveu estatísticas populacionais calculando taxas de mortalidade e de crescimento populacional em humanos (Ricklefs, 2008). O economista britânico Thomas Malthus (1798) apresentou seu trabalho “An Essay on the Principle of Population”, onde dizia que as populações cresciam de forma geométrica, enquanto os recursos alimentares cresciam de forma aritmética, inspirando, anos mais tarde, estudos de Charles Darwin, principalmente sobre dinâmica populacional em elefantes (Ricklefs, 2008). Dawidowicz & Poskrobko (2010) citam o trabalho de McKendrick, em 1926, “Application of mathematics to medical problems”, o qual foi pioneiro ao introduzir uma estrutura etária na dinâmica de populações, descrevendo as espécies espécies individuais, como todos que eram capazes de se reproduzir May et al. (1974) exploraram diversos modelos discretos e

contínuos e mostraram uma relação geral entre atrasos temporais em um modelo contínuo e a dependência da densidade em um modelo discreto.

### Crescimento populacional e dependência da densidade

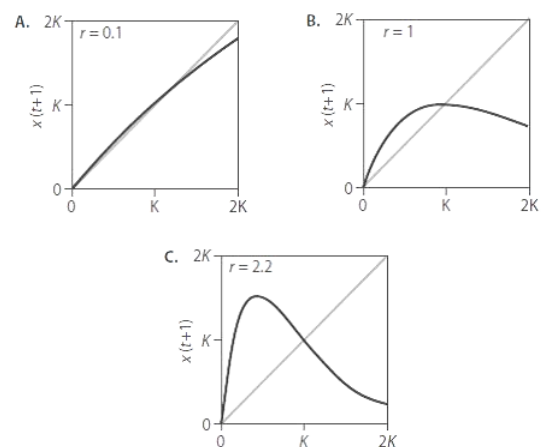
O índice de crescimento populacional pode ser descrito como uma combinação do índice de reprodução com índices de sobrevivência da população, considerando-se taxas de imigração e de emigração nesta população, em um determinado período de tempo (Werner & Caswell, 1977; Gotelli, 2009) (Figura 1). Os modelos estatísticos de crescimento populacional fornecem um resumo de algum aspecto significativo da verdadeira situação ecológica (Sakanoue, 2007).



**Figura 1.** Modelos de crescimento populacional. Número de indivíduos da população ( $N$ ) em um determinado período de tempo ( $t$ ); (a) os indivíduos crescem progressivamente com o tempo até a capacidade suporte do sistema  $K$ ; (b) oscilações ocorrem nos índices demográficos da população dentro da capacidade suporte do sistema; (c) Ciclos de crescimento populacional podem ultrapassar a capacidade suporte do sistema, mas processos regulatórios provocam declínio populacional. Figura adaptada de Stiling (2012).

O primeiro a propor um modelo de três parâmetros para o crescimento de populações de uma espécie individual, que mostra uma curva de crescimento sigmoide foi Verhulst (1838). Pearl & Reed (1920) publicaram, de modo independente, um modelo semelhante que inclui um limite na reta superior da curva de crescimento, matematicamente conhecido como assíntota superior e uma taxa constante. Ambos os trabalhos têm sido interpretados biologicamente como a capacidade de suporte do ambiente e a taxa intrínseca de crescimento natural da população, podendo ser observados na figura 1 (Sakanoue, 2007). Além desses, outros modelos de três parâmetros foram citados, como Gompertz (1825), von Bertalanffy (1941) e Schöner (1973).

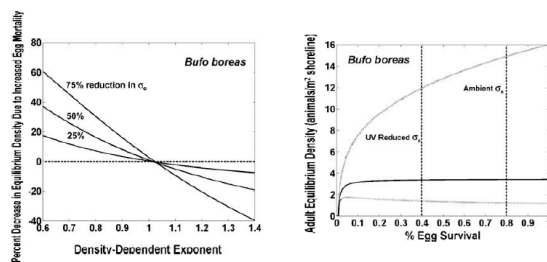
Uma população crescendo pode exercer a demanda de recursos básicos, como alimento e espaço. Esses recursos atuam como fatores extrínsecos e podem afetar diretamente as taxas de natalidade ou mortalidade, caracterizando uma dinâmica de crescimento populacional dependente da densidade (Werner & Caswell, 1977; Ricklefs, 2008), a qual ocorre quando os índices de crescimento de uma espécie são regulados segundo a densidade desta espécie (Hassell, 1975) (Figura 2).



**Figura 2.** Dinâmica de populações dependentes da densidade. Em: (a) com o índice de crescimento intrínseco ( $r$ ) baixo, a população pode aumentar suavemente; (b) com índice de crescimento intermediário, o índice de crescimento declina rapidamente

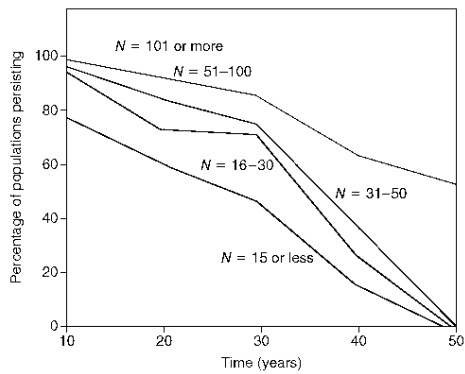
quanto atinge a capacidade de suporte do sistema; (c) quando o índice de crescimento é alto, a população aumenta rapidamente a partir de baixas densidades, mas declina rapidamente a partir de altas densidades. Figura adaptada de Levin et al. (2009).

Segundo May et al. (1974), vários estudos de mudanças populacionais em espécies individuais com dinâmicas dependentes da densidade podem ser estimados, evidenciando esta dependência. Vonesh & De La Cruz (2002) estudaram a dependência da densidade da população do anfíbio *Bufo boreas*, analisando como declínios populacionais em estágios iniciais do ciclo de vida são dependentes da densidade e afetam diretamente o valor demográfico no estágio adulto, desenvolvendo, assim, modelos de cálculos demográficos para cada estágio do ciclo de vida do anfíbio, ressaltando a necessidade de se incorporar a dependência da densidade em estudos com o estágio larval (Figura 3). Os mesmos autores observaram que a sobrevivência dos ovos dos anfíbios é sensível às mudanças ambientais, mas que o estágio mais suscetível às mudanças é o juvenil, com índices de sobrevivência drasticamente diminuídos.



**Figura 3.** Análise de limitação para *Bufo boreas*. À esquerda, apresenta-se o declínio em % da densidade de equilíbrio de adultos ao longo de um intervalo do expoente dependente da densidade. Isóclinas para a sobrevivência de ovo reduzidos em 75%, 50% e 25% são apresentados. Declínios percentuais  $<0$  indicam que a sobrevivência reduzida dos ovos aumenta, ao invés de diminuir, o equilíbrio de densidade de adultos. Figura adaptada de Vonesh & De La Cruz (2002).

A estimativa da dependência da densidade em uma espécie deve considerar todas as relações na qual está inserida, pois um efeito negativo no crescimento populacional pode direcionar a população a índices que levam à extinção, principalmente quando as densidades populacionais são baixas (Hassell, 1975). Uma correlação negativa entre o índice real de crescimento apresentado pela espécie e sua densidade populacional pode caracterizar uma dinâmica dependente da densidade (Turchin, 1999), mais pronunciada em populações com número reduzido de indivíduos, por exemplo, reduzindo o índice de crescimento e desenvolvimento de girinos de anfíbios anuros quando em ambientes com alta densidade populacional (Travis & Trexler, 1986; Wells, 2010). Populações de tamanho reduzido tendem a diminuir seu crescimento populacional se a taxa de natalidade se correlaciona negativamente com a taxa de mortalidade, podendo levar a população a níveis críticos, abaixo do qual poderia significar a extinção da espécie, caracterizando, assim, um “efeito de Allee” na dinâmica populacional (Courchamp et al., 1999; Gotelli, 2009). Este índice de crescimento com uma dependência inversa da densidade foi descrito por Warder Clyde Allee em 1931, sendo registrado em seu livro “Principles of Animal Ecology”, de 1949; quando observou que muitas espécies de plantas e animais sofrem uma diminuição no índice de crescimento em populações de tamanho reduzido (Figura 4). O autor propôs que uma cooperação intraespecífica levaria a uma dependência da densidade inversa, podendo ser caracterizado pela perda da heterozigose genética, pela flutuante densidade demográfica e pela redução das interações cooperativas em baixas densidades (apud Courchamp et al., 1999).



**Figura 4.** Efeito de Allee descrita no estudo de Joel Berger entre 1976 e 1977 com *Ovis canadenses* (carneiros selvagens), evidenciando o declínio em populações de baixa densidade. Figura adaptada de Stiling (2012).

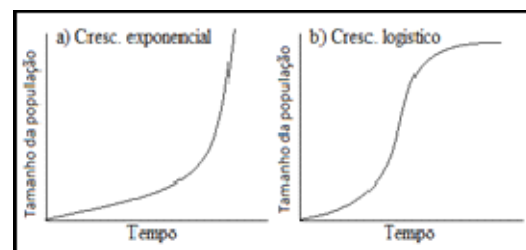
A resposta do crescimento de uma população frente a uma perturbação, no entanto, dependerá do seu valor de equilíbrio (Hassell, 1975; May & McLean, 2007), o qual é atingido quando taxas de natalidade e mortalidade se igualam em um limite permitido pela capacidade de suporte do ambiente (Gotelli, 2009), de modo que a probabilidade de distribuição da espécie permaneça a mesma ao longo do tempo, a ponto de permitir a análise da espécie em qualquer nível de abundância (May & McLean, 2007). Qualquer população fechada, enfrentando mortalidade ou fecundidade dependentes da densidade, tenderá a retornar no sentido de um ponto de equilíbrio (May et al., 1974; Wolda, 1989). Para Wolda (1989), no entanto, o valor do equilíbrio é puramente teórico, cuja existência em campo é discutível, visto que se mostra extremamente variável sob diferentes condições ambientais.

Fatores intrínsecos, como catástrofes estocásticas, são caracterizados como independentes da densidade populacional, mas também podem causar variações severas no crescimento populacional (Ricklefs, 2008). Eventos aleatórios podem afetar os valores demográficos de toda a população, principalmente estocasticidades ambientais, as quais, independentemente da densidade populacional, pode conduzir uma população à extinção (May & McLean, 2007). Apesar da forte intensidade destes eventos, sua ocorrência é mais rara e

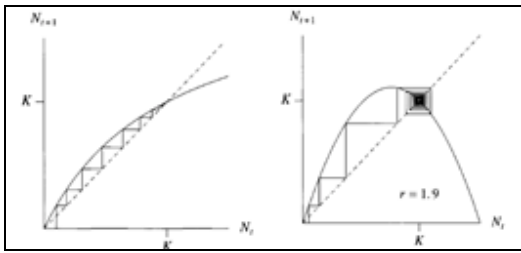
poderiam, segundo Nuñez & Logares (2012), serem chamados como “Cisnes Negros” da ecologia e da evolução, classificando catástrofes aleatórias como as ondas gigantes (tsunamis) ou eventos astronômicos de grande magnitude, que marcam transições ecológicas e evolutivas importantes, podendo, além disso, caracterizar acontecimentos como o surgimento das células eucariotas ou a origem das mitocôndrias, por exemplo.

### Populações estruturadas e não estruturadas

Frequentemente, espécies individuais não podem ser propriamente modeladas como uma população. Entretanto, podem ser tratadas como populações estruturadas, onde os indivíduos desta população são separados em classes (Briggs et al., 2010) (figura 5), sendo também conhecidos como modelos de projeção populacional de tempo discreto (Rebarber et al., 2012). Por sua vez, populações não estruturadas significam que podemos ignorar as diferenças entre os indivíduos, e fingir que o total de indivíduos nos fornece qualquer mudança na população, sendo um modelo de projeção de tempo contínuo (Levin & Ellner, 2008). Como esse modelo não é estruturado, todos os indivíduos são tratados como iguais, não há classes etárias, não há diferenças fenotípicas e podemos ignorar a distribuição da população através do espaço físico (Hermisson et al., 2015) (figura 6).



**Figura 5.** População estruturada – dependentes de estrutura etária ou classes de comprimento (Kot, 2001).



**Figura 6.** Populações não estruturadas – não dependentes de classes (Kot, 2001).

### Caos

O caos é a propriedade de um atrator estranho em um sistema dinâmico que pode ser grosseiramente caracterizado como sensível às condições iniciais, além de ser detectado pela presença de um expoente de Lyapunov positivo, que é a taxa de separação de trajetórias infinitamente próximas (Vaidyanathan et al., 2014). A descoberta da probabilidade de dinâmica caótica em modelos de tempo discreto simples que poderiam ser usadas para descrever a dinâmica das populações de espécies individuais estimulou muita pesquisa focada na compreensão do caos, sua importância e probabilidade em sistemas ecológicos (Hastings, 2009). A teoria do caos descreve o estudo qualitativo do comportamento aperiódico instável em sistemas dinâmicos não-lineares deterministas (Vaidyanathan et al., 2014). A característica chave da dinâmica caótica é a dependência sensível às condições iniciais, onde uma pequena alteração pode levar a diferentes resultados (Hastings & Powell, 1991). Pesquisadores provaram analiticamente a existência de um comportamento caótico de sistemas discretos sob diferentes definições de caos (e.g. Ugarovici & Weiss, 2004; Liz & Ruiz-Herrera, 2012; Li et al., 2012).

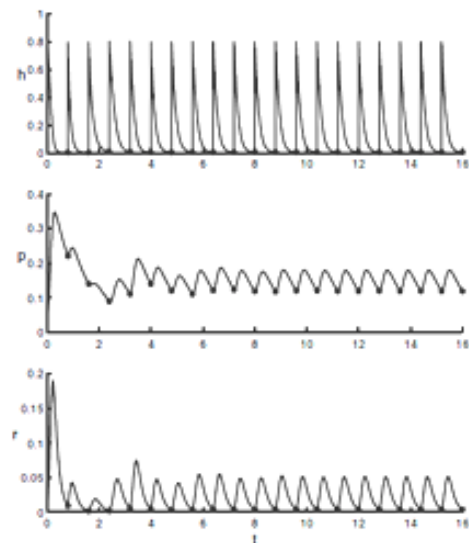
Modelos de estruturação de idade populacional nos quais o caos tem sido explorado recentemente são a equação de Clark e a classe de dependência de densidade de Leslie (Botsford, 1992; Levin & Goodyear, 1980; Ugarovici & Weiss, 2004; Ugarovici & Weiss, 2007).

Os sistemas caóticos são previsíveis em curtas escalas de tempo, porque eles são deterministas; já em longas escalas, há a ausência de poder preditivo, no qual

decorre da falta de informações completas sobre a localização exata das condições iniciais (Hastings et al., 1993).

Packard et al. (1980) demonstraram que uma única série temporal para uma única variável ou população poderia ser utilizada para "reconstruir" todas as informações relevantes necessárias para demonstrar a dinâmica caótica para um sistema com mais variáveis, desde que certas condições técnicas sejam mantidas.

Simulações do sistema mostram que a atração de pontos fixos existe para certas escolhas de parâmetros. A figura 7 mostra um gráfico de séries temporais de uma trajetória em direção a um ciclo limite atrator com o período de  $s$ , para  $s = 0,8$ . Os pontos estroboscópicos nos quais as amostras são tomadas estão sobrepostos sobre a série temporal na figura, mostrando que o mapa estroboscópico se aproxima de um ponto fixo. Como a trajetória se instala em um ciclo, a concentração do substrato cai repetidamente para um nível muito baixo antes de serem pulsadas novamente. A população aumenta até seu máximo (pico) após cada pulso, antes de diminuir novamente para o nível anterior. Antes de prosseguir, deve-se notar que as dinâmicas do modelo não são únicas à escolha de  $s = 0,8$  para o período forçado. O valor foi uma escolha arbitrária dentre uma faixa de valores de  $s$  para os quais dinâmicas interessantes eram evidentes (Toth, 2008).



**Figura 7.** Séries temporais demonstrando uma trajetória em direção a um ciclo  $s$  para



o modelo pulsada, para  $s = 0,8$ ,  $a = 40$  e  $C = 5$ . Os pontos marcam os tempos  $t = ks$ , ou apenas antes de cada pulso. Para estes valores de parâmetros, a trajetória parece convergir para o S-ciclo depois de menos de 10 pulsos (Toth, 2008).

## Conclusão

Para compreender a dinâmica populacional de uma espécie individual é necessário identificar, além dos índices de reprodução, sobrevivência, migração e imigração de indivíduos, fatores que possam influenciar esses índices atualmente e no futuro. Algumas populações podem apresentar uma dinâmica dependente da densidade que depende, diretamente, da capacidade de suporte do ambiente e que afeta índices populacionais, principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento em algumas espécies.

Portanto, a estruturação da população em classes e em períodos de tempo permite uma melhor compreensão da dinâmica populacional. Esta estruturação possibilitaria a observação da existência de dinâmicas caóticas, principalmente em análises populacionais em tempos discretos.

## Agradecimentos

Agradecemos ao Professor Doutor Hugo Sarmiento pelo ensinamento e paciência na disciplina Ecologia Teórica oferecida pelo PPGERN da UFSCar em junho de 2016.

## Referências

Barraclough, T. G. (2015). How do species interactions affect evolutionary dynamics across whole communities?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 46, 25-48.

Botsford, L. W. (1992) Further analysis of Clark's delayed recruitment model, *Bull. Math. Biol.*, 54 pp. 275-293.

Briggs, J., Dabbs, K., Riser-Espinoza, D., Holm, M., Lubben, J., Rebarber, R. and Tenhumberg, B. (2010). Structured population dynamics and calculus: An introduction to integral modeling. *Mathematics Magazine* 83 (4), 243-257

Courchamp, F., Clutton-Brock, T., & Grenfell, B. (1999). Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends in ecology & evolution*, 14(10), 405-410.

Dawidowicz, A. L. and Poskrobko, A. (2010). Age-dependent single-species population dynamics with delayed argument. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, 33(9), 1122-1135.

Gompertz, B. (1825). On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, 115, 513-583.

Gotelli, N. J. (2009). Ecologia. Londrina: Ed. *Planta*.

Hassell, M. P. (1975). Density-dependence in single-species populations. *The Journal of animal ecology*, 283-295.

Hastings, A., and Powell, T. (1991). Chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 72(3), 896-903.

Hastings, A. (2009). Biological chaos and complex dynamics. *The Princeton Guide to Ecology*.

Hastings, A., Hom, C. L., Ellner, S., Turchin, P., & Godfray, H. C. J. (1993). Chaos in ecology: is mother nature a strange attractor?. *Annual review of ecology and systematics*, 1-33.

Hermisson, J., Rueffler, C. & Wittmann, M. (2015). *Mathematical Ecology*.

Holt, R. D., Keitt, T. H., Lewis, M. A., Maurer, B. A. and Taper, M. L. (2005). Theoretical models of species' borders: single species approaches. *Oikos*, 108(1), 18-27

Kingsland, S. E. (1995). *Modeling nature*. University of Chicago Press.

Kot, M. (2001). *Elements of mathematical ecology*. Cambridge University Press.

Levin, S. A. & Ellner, S. P. (2008). *Lectures on Theoretical Ecology*.

Levin, S. A. & Goodyear, C. P. (1980) Analysis of an age-structured fishery model, *J. Math. Biol.*, 9, pp. 245-274.

Levin, S. A., et al. (Eds.). (2009). *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press.

Li, Z. C., Zhao, Q. L. and Liang, D. (2012) Chaos in a discrete delay population model. *Discrete Dyn. Nat. Soc.* 2012, Article ID 482459.

Liz, E., Ruiz-Herrera, A. (2012) Chaos in discrete structured population models. *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* 11, 1200-1214.

Malthus, T. R. (1798) *First essay on population*.

May, R. M., Conway, G. R., Hassell, M. P. and Southwood, T. R. E. (1974). Time delays, density-dependence and single-species oscillations. *The Journal of Animal Ecology*, 747-770.

May, R. & McLean, A. R. (2007). *Theoretical ecology: principles and applications*. Oxford University Press on Demand.

Núñez, M., & Logares, R. (2012). Black Swans in ecology and evolution: The importance of

- improbable but highly influential events. *Ideas in Ecology and Evolution*, 5.
- Packard, N. H., Crutchfield, J. P., Farmer, J. D., & Shaw, R. S. (1980). Geometry from a time series. *Physical review letters*, 45(9), 712.
- Pearl, R., & Reed, L. J. (1920). On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 6(6), 275-288.
- Rebarber, R., Tenhumberg, B. and Townley, S. (2012). Global asymptotic stability of density dependent integral population projection models. *Theoretical Population Biology*, 81(1), 81-87.
- Ricklefs, R. E. (2008). *The economy of nature*. 6<sup>a</sup> edição. Macmillan.
- Roos, A. M. (2014). Modeling population dynamics.
- Sakanoue, S. (2007). Extended logistic model for growth of single-species populations. *Ecological Modelling*, 205(1), 159-168.
- Schaffer, W. M., and Kot, M. (1986) Chaos in ecological systems: the coals that Newcastle forgot. *Trends in Ecology and Evolution* 1:58-63.
- Schoener, T. W. (1973). Population growth regulated by intraspecific competition for energy or time: some simple representations. *Theoretical Population Biology*, 4(1), 56-84.
- Stiling, P. (2012). *Ecology: global insights and investigations*. McGraw-Hill Higher Education.
- Toth, D. J. (2008). Strong resonance and chaos in a single-species chemostat model with periodic pulsing of resource. *Chaos, Solitons & Fractals*, 38(1), 55-69.
- Travis, J., & Trexler, J. C. (1986). Interactions among factors affecting growth, development and survival in experimental populations of *Bufo terrestris* (Anura: Bufonidae). *Oecologia*, 69(1), 110-116.
- Turchin, P. (1999). Population regulation: a synthetic view. *Oikos*, 153-159.
- Ugarcovici, I and Weiss, H. (2004) Chaotic dynamics of a nonlinear density dependent population model, *Nonlinearity*, 17, pp. 1689–1711.
- Ugarcovici, I and Weiss, H. (2007) Chaotic attractors and physical measures for some density dependent Leslie population models, *Nonlinearity* 20, pp. 2897–2906
- Vaidyanathan, S., Volos, C., & Pham, V. T. (2014). Hyperchaos, adaptive control and synchronization of a novel 5-D hyperchaotic system with three positive Lyapunov exponents and its SPICE implementation. *Archives of Control Sciences*, 24(4), 409-446.
- Verhulst, P. F. (1838). Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. correspondance mathématique et physique publiée par a. *Quetelet*, 10, 113-121.
- Von Bertalanffy, L. (1941). Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. VII, Stoffwechselltypen und Wachstumstypen. *Biol. Zentralbl*, 61, 510.
- Vonesh, J. R., & De la Cruz, O. (2002). Complex life cycles and density dependence: assessing the contribution of egg mortality to amphibian declines. *Oecologia*, 133(3), 325-333.
- Wells, K. D. (2010). *The ecology and behavior of amphibians*. University of Chicago Press.
- Werner, P. A., & Caswell, H. (1977). Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology*, 58(5), 1103-1111.
- Wolda, H. (1989). The equilibrium concept and density dependence tests What does it all mean?. *Oecologia*, 81(3), 430-432.

# INTERAÇÃO PREDADOR-PRESA E REDES DE INTERAÇÕES NA ECOLOGIA TRÓFICA

Daniele Janina Moreno<sup>1</sup>, Raíssa Sequini Capelão<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Renováveis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil.

## Resumo

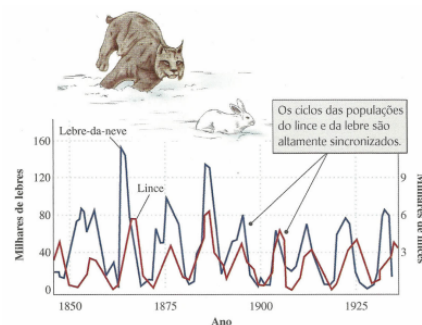
A interação predador-presa faz parte das interações tróficas que influenciam na dinâmica populacional e, conseqüentemente, na estrutura e organização de comunidades. Sendo um assunto de interesse aos ecólogos, modelos matemáticos foram propostos para uma maior compreensão dessa dinâmica que varia entre as espécies que interagem. A Ecologia Trófica também compreende uma abordagem mais ampla no ecossistema, como as cadeias tróficas, que abrangem todas as relações alimentares dos organismos em uma comunidade e o grau de interação entre eles. Um método de representação das cadeias tróficas é através de redes de interações, que por sua vez, podem fornecer informações relevantes sobre a estruturação e o nível de especificidade entre os organismos de uma comunidade.

## Interação predador-presa e ciclos populacionais

Dentre os diversos tipos de interações biológicas entre as espécies nos ecossistemas, uma das mais importantes para a estrutura e organização das comunidades são as interações tróficas, como as interações predador-presa. Neste tipo de relação, o predador se beneficia pelo consumo da presa como alimento. No entanto, também podem ser incluídos organismos que são parasitoides de outrem, como alguns insetos, representados pela relação parasitoide-hospedeiro (Begon, 2007; Ricklefs, 2011).

Embora haja várias espécies com esse tipo de relação ecológica, nem sempre as respostas na dinâmica populacional são

parecidas. Há exemplos com interações em que as presas são totalmente erradicadas pelos predadores ou, em alguns casos, não há a exclusão dessas populações de presas (ver Norambuena & Piper, 2000; Mollá et al., 2014). As populações de linces e lebres são um exemplo de interação sinérgica e cíclica, onde um aumento na população de presas resulta em um aumento da população de predadores, assim como a diminuição de uma das populações traz conseqüências para o tamanho da outra (Palomares et al., 1995; Ricklefs, 2011; Fig. 1). Logo, devido a essas variações dentro dos grupos, estudos com dinâmicas populacionais intrigam os ecólogos em busca de padrões e fatores que afetam essas relações (Begon, 2007; Ricklefs, 2011).



**Figura 1.** Flutuação sincronizada nas populações de presa (lebres) e predador (lince) ao longo do tempo. Fonte: Ricklefs (2011), segundo D. A. MacLulich, University of Toronto Studies, BioI. Ser. No. 43 (1937).

Dentro das análises de ciclos populacionais, alguns fatores devem ser considerados, como, por exemplo, o tempo de resposta das populações após a interação das espécies, pois as conseqüências que uma

população causa na outra devido à predação não são observadas de maneira imediata. Esse tempo de resposta é chamado de atraso variado, o qual varia de espécie para espécie dependendo, principalmente, do ciclo reprodutivo de cada uma. Os ciclos podem ser observados em gráficos, por meio dos picos que, no caso, representam momentos do aumento no número de indivíduos ao longo do tempo.

### Modelos Matemáticos

Aliando os estudos populacionais empíricos da interação predador-presa, modelos matemáticos foram desenvolvidos para melhor compreender essa dinâmica de variação (e.g. Bean et al., 2006). O primeiro e mais utilizado para tal finalidade é o de Lotka-Volterra (Volterra, 1928; Lotka, 1978; Begon, 2007; Fig. 2).

$$\begin{aligned} \text{a) } dV/dt &= rV - cVP \\ \text{b) } dP/dt &= acVP - dP \end{aligned}$$

**Figura 2.** Modelo Lotka-Volterra com equação para a presa (a) e predador (b), onde  $V$  é o número de presas,  $P$  é o número de predadores,  $t$  é o tempo,  $r$  é o crescimento intrínseco da presa,  $c$  é a taxa de captura do predador,  $a$  é a taxa de nascimentos dos predadores,  $d$  é a mortalidade das presas.

O modelo trabalha com a competição interespecífica levando em conta a variação das presas em função do seu crescimento e da remoção dos seus indivíduos pela predação. Deve-se atentar que o modelo não representa a total realidade, visto que, naturalmente, os sistemas são mais complexos. Ainda, considera-se algumas características da interação, como a probabilidade do predador e da presa se encontrarem e se ocorre de fato ou não a predação (taxa de ataque com sucesso).

Na mesma linha, algum tempo depois, Nicholson e Bailey (1935) também desenvolveram um modelo utilizado para a interação parasitoide-hospedeiro (Fig. 3). Este modelo leva em conta o ciclo de interação entre eles, a probabilidade de se encontrarem ao acaso e se o hospedeiro é

infectado. Ainda, hospedeiros não infectados tendem a produzir descendentes saudáveis, ao contrário dos hospedeiros infectados que se reproduzem e, conseqüentemente, aumentam o número dos parasitoides. Observa-se que quando aumenta a densidade na população dos hospedeiros, aumenta-se em seguida a densidade de parasitoides, assim como no modelo gráfico abordado inicialmente. Logo, quando ocorre a queda do primeiro devido ao parasitismo, seguidamente ocorre a queda do segundo.

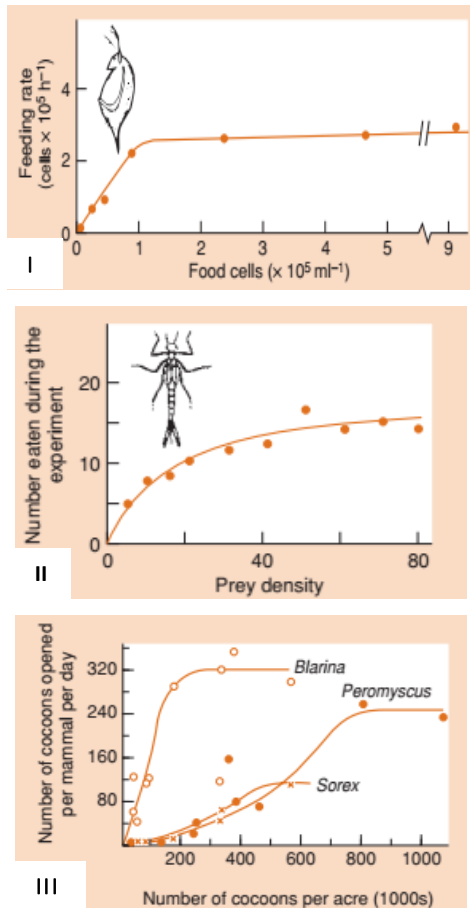
$$\begin{aligned} \text{c) } H_{t+1} &= H_t e^{(r-aPt)} \\ \text{d) } P_{t+1} &= Ht (1-e^{-aPt}) \end{aligned}$$

**Figura 3.** Modelo Nicholson-Bailey com equação para o hospedeiro (c) e para o parasitoide (d), onde  $H$  é o número de hospedeiros,  $P$  é o número de parasitoides,  $t$  é o tempo,  $a$  é a taxa de parasitismo,  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento dos hospedeiros.

### Coexistência e coevolução

Interações predador-presa só são possíveis devido à coexistência entre as espécies. O fato de haver uma competição entre presas e predadores é oriunda de uma pressão constante nesses organismos que seleciona populações estratégias evolutivas específicas, a fim de garantir a sobrevivência. Essa coevolução é descrita como estratégias recíprocas desses grupos a fim de conseguirem acompanhar essas mudanças (Thompson, 1994 apud Hartenthal, 2015). Nesse sentido, as presas apresentam respostas funcionais aos predadores, que nada mais são que a resposta na taxa de consumo do predador em relação à densidade de presas. Há três tipos de respostas funcionais, sendo a do tipo 1 representada por uma linearidade na densidade dos predadores e de um platô de consumo independentemente da quantidade das presas (e.g. Rigler, 1961); há a do tipo 2, onde ocorre uma desaceleração no consumo das presas, sendo considerado o tempo de procura e manipulação do alimento maiores quando a concentração do mesmo vai aumentando (e.g. Thompson, 1975). Já o tipo 3 é facilmente reconhecido

pela linha em forma de “S” (sigmoide) no gráfico, mostrando uma maior habilidade dos predadores na procura e captura das presas conforme há aumento de sua população (e.g. Holling, 1959; Fig. 4).



**Figura 4:** O efeito da taxa de consumo na abundância de presas é dado por três respostas funcionais: tipo I, tipo II e tipo III, respectivamente. Fonte: Begon (2007).

Essas relações predador-presa podem ser uma maior estabilidade dado, inclusive, pela estrutura do hábitat, ou seja, locais com maior heterogeneidade ambiental oferece mais espaços como esconderijos para as presas, diminuindo assim o sucesso de caça do predador. Ainda com relação ao predador, a mudança na dieta pela variação de itens alimentares também contribui para uma maior estabilidade na população de ambos. Outro fator é o ciclo de atraso que podem variar entre espécies, locais e outros fatores externos que refletem nessa dinâmica (Begon, 2007; Ricklefs, 2011). Desta forma, estratégias servem para as

presas, de certa forma, conseguirem escapar dos predadores e, assim, manter um número de indivíduos na população.

A análise sob a óptica de duas espécies pode parecer mais fácil de compreender a relação entre elas, mas quando vemos sob uma maior perspectiva, a interação com outros organismos e componentes do ecossistema fica mais complexo (Begon, 2007). Dessa forma, estudos com uma maior abrangência são uma tentativa de entendimento destas relações, como as cadeias tróficas.

### Teias Tróficas

O conceito de cadeias e teias tróficas foi proposto primeiramente por Elton (1927), onde os organismos são classificados em níveis tróficos hierárquicos, sendo estes produtores, consumidores e decompositores (Ricklefs, 2011). Os produtores primários (autótrofos) captam os fótons provenientes do sol e através de reações de fusão, liberam energia. A energia que entra no sistema é passada para os níveis superiores, permitindo que todos os seres a utilizem para realizar suas funções metabólicas (Ricklefs, 2011). Estudos dos anos 60 generalizavam que a eficiência na transferência de energia de um nível trófico para outra era em torno de 10%. (May et al., 2007). Estudos subsequentes mostram que essa eficiência pode variar entre 0,1 e 10%, e que esta eficiência pode ser maior entre carnívoros e detritívoros do que em herbívoros devido a sua maior eficiência de conversão bioquímica (May et al., 2007).

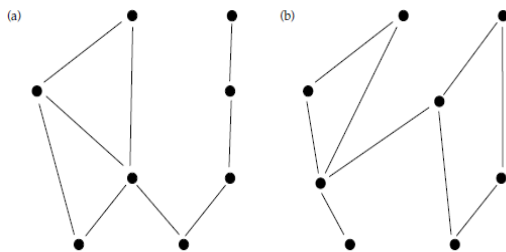
### Teias tróficas como redes de interações

Uma área que vem crescendo nos últimos anos é a representação das comunidades biológicas através de redes de interações. Um modelo de rede antigo e bem estudado é o gráfico aleatório de Erdos-Renyi (Bollobás, 2001; Newman, 2003, May et al., 2007), em que  $n$  nós (ou vértices) são conectados por links (ou bordas), colocadas aleatoriamente entre pares de nós. As redes de interação que surgirem posteriormente são como tais gráficos, mas com características adicionais que permitem

especificar as forças e direções dos links interconectados (May et al., 2007).

Uma das principais propriedades estruturais das redes de interações ecológicas é a distribuição dos links entre as espécies (distribuições de conectividade), que tem sido muitas vezes associada à estabilidade da rede. Para uma rede de interação complexa ser estável, May (1973) propôs uma condição matemática complexa:  $\alpha$  (SC)  $1/2 < 1$ , onde  $\alpha$  é a força de interação entre espécies conectadas; S número de espécies; C é a conectância ou número de links total de uma espécie (Ings et al., 2009).

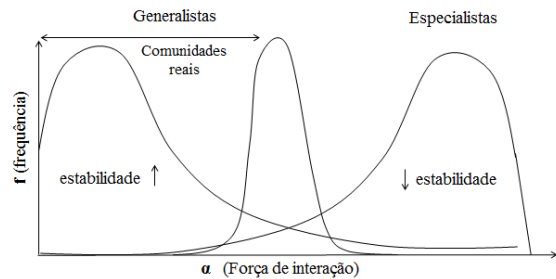
Uma estatística usada para caracterizar qualquer rede de interação complexa é o grau de distribuição,  $P(i)$ , que é a probabilidade de um nó escolhido aleatoriamente ter grau  $i$ , ou seja, ser conectado com  $i$  outros nós. Duas outras propriedades estatísticas interessantes de redes complexas é o diâmetro,  $d$ , que é a média do caminho mais curto entre dois nós, e o coeficiente de agrupamento (clustering),  $K$ , que é a probabilidade média de que dois vizinhos de um dado nó, também serem vizinhos de entre si, ou seja, como densamente triangulada a rede se encontra. As redes do mundo real são altamente agrupadas, ou seja, possuem um valor alto de  $K$  ( $\geq 0.5$ ) (May, et al., 2007; Fig. 5).



**Figura 5.** Duas redes de oito nós com o mesmo grau de distribuição, mas diferindo em estrutura.  $P(i)$  para ambas (a) e (b) é  $P(4) = 0,125$ . Mas (a)  $d=5$  e  $K=0,43$  e para (b)  $d=4$  e  $K=0,21$ . Fonte: May et al. (2007).

## Forças de interações: generalistas versus especialistas

A força de interação entre duas espécies numa rede,  $\alpha$ , citada anteriormente, pode fornecer informações mais robustas sobre a complexidade da teia, do que apenas o número de conexões e espécies. Blüthgen et al. (2006) propuseram em seu estudo dois índices quantitativos usando frequência de interação para descrever graus de especialização: um para nível de espécie e outro para nível de rede. Sabendo-se o grau de especialização de uma determinada espécie com a outra, ou de toda a comunidade, é possível saber se ela é majoritariamente uma rede generalista ou especialista (May et al., 2007). Na natureza, as redes tróficas tendem a ser compostas por generalistas, com maiores frequências de interações fracas, uma vez que os ambientes tendem a ser altamente instáveis (susceptíveis às perturbações) (May et al., 2007; Fig. 6).



**Figura 6.** O Gráfico mostra no eixo x a força de interação numa rede trófica de uma dada comunidade e o eixo y mostra a frequência dessas interações. A frequência alta de interações fortes confere menor estabilidade e é improvável de se encontrar no mundo real. Já uma maior frequência de interações fracas é mais estável e mais próxima ao natural.

## Redes tróficas terrestres e aquáticas

Uma discussão que vem sendo gerada em torno do assunto abordado é se existem diferenças significativas entre redes de interações terrestres e aquáticas. Dunne et

al. (2002) e Williams et al. (2002), após analisar redes de diferentes tipos de ecossistemas (estuários, água doce e terrestres) com diferentes tipos de diversidade e complexidade, concluíram que elas compartilham as mesmas características de estrutura e ordenação. Por outro lado, Shurin et al. (2006), contrasta que as redes aquáticas são mais fortemente estruturadas, devido aos organismos fitoplânctônicos serem menores, mais energéticos e terem crescimento mais rápido. Isso faz com que a transferência de energia seja mais eficiente, já em ambientes terrestres, essa menor eficiência promove maior taxa de onivoria, menor taxa de herbivoria e maior acumulação de detritos (May et al., 2007).

## Conclusão

Compreender as relações tróficas entre os organismos é fundamental para elucidar os padrões de estruturação das comunidades biológicas, seja em escalas pequenas ou mais amplas. Estudos futuros, tanto observacionais, teóricos ou empíricos, são cruciais para aumentar o entendimento dessas relações alimentares nas comunidades, e assim serem aplicadas em manejos da vida silvestre.

## Agradecimentos

Agradecemos aos colegas revisores e ao professor Hugo Sarmiento pelas sugestões na elaboração do manuscrito.

## Referências

- Bean, S. P., Vilcarromero, A.C.S., Fernandes, J. F. R., & Bonato, O. (2006). Co-existência de Espécies em Sistemas Presa-predador com Switching. *Trends in Applied and Computational Mathematics*, 7:2, 317-326.
- Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6 (1): 1.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., and Martinez, N.D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 12917–12922.
- Holling, C.S. (1959). Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91:07, 385-398.
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., François Edwards, F.; Figueroa, D.; Jacob, U., J. Jones, J.I., Lauridsen, R. B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M.; Frank van Veen, F.J., Warren, P.H., Woodward, G. (2009). Review: Ecological networks—beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, 78:1, 253-269.
- Lotka, A.J. (1978). The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. In *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923–1940*, 274-286. Springer Berlin Heidelberg.
- May, R.M., Crawley, M.J., Sugihara, G. Communities: Patterns. In: May, R.M.; McLean, A. R. (2007). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 3 ed., Oxford University Press Inc.: New York.
- Mollá, O., Biondi, A., Alonso-Valiente, M., & Urbaneja, A. (2014). A comparative life history study of two mirid bugs preying on *Tuta absoluta* and *Ephestia kuehniella* eggs on tomato crops: implications for biological control. *Bio Control*, 59(2), 175-183.
- Norambuena, H., Piper, G.L. (2000). Impact of *Apion ulicis* Forster on *Ulex europaeus* L. seed dispersal. *Biological Control*, 17(3), 267-271.
- Nicholson, A.J., & Bailey, V. A. (1935). The Balance of Animal Populations. Part I. In *Proceedings of the Zoological Society of London*, 105: 3, 551-598. Blackwell Publishing Ltd.
- Palomares, F., Gaona, P., Ferreras, P., Delibes, M. (1995). Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx, mongooses, and rabbits. *Conservation Biology*, 9(2), 295-305.
- Ricklefs, R. E. (2011). *A Economia da Natureza*. 6 ed. Guanabara Koogan: Rio de Janeiro.
- Rigler, F.H. (1961). The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. *Canadian Journal of Zoology*, 39(6), 857-868.
- Shurin, J.B., Gruner, D.S., and Hillebrand, H. (2006). All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences* 273: 1–9.
- Thompson, D. J. (1975). Towards a predator-prey model incorporating age structure: the effects of predator and prey size on the predation of *Daphnia magna* by *Ischnura elegans*. *The Journal of Animal Ecology*, 907-916.
- Thompson, J.N. (1994). *The coevolutionary process*. The University Of Chicago Press, 376 p.

- Volterra, V. (1928). Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 3(1), 3-51.
- Hartenthal, F.W.V. (2015). O papel da coevolução e do comportamento de seleção de recurso na arquitetura de redes de interações antagonistas. Dissertação de Mestrado UFPR.
- Williams, R.J., Berlow, E.L., Dunne, J.A., Barabasi, A.L., and Martinez, N.D. (2002). Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 9: 12913–12916.



# RECURSOS E COMPETIÇÃO NA COEXISTÊNCIA DE PRODUTORES PRIMÁRIOS

João Vitor de Mello Assis<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil.

## Resumo

A competição por recursos e a coexistência das espécies foi uma das primeiras perguntas que intrigou várias gerações de ecólogos teóricos. Modelos teóricos como o de Lotka-Volterra demonstraram a sua robustez através de experimentos em laboratório. Neste trabalho fez-se uma revisão dos modelos clássicos de competição e coexistência de produtores primários, apresentando a teoria ecológica e os conceitos básicos que a sustentam. Apesar de não refletirem a totalidade da complexidade dos ecossistemas naturais, estes modelos clássicos são extremamente úteis, tanto para a modelagem como na conceptualização dos processos que ocorrem na natureza. Pretende-se que este trabalho sirva de introdução teórica destinada alunos de graduação e pós-graduação interessados por este assunto.

## Introdução

Os produtores primários são os organismos autotróficos que realizam fotossíntese e conseguem converter a energia solar em energia química e também conseguem converter compostos inorgânicos em biomassa. Correspondem a uma ampla gama de espécies de diferentes grupos, como plantas, algas, microalgas e cianobactérias. São essenciais para o funcionamento de todos os ecossistemas e são a base das cadeias alimentares. A dinâmica populacional dos produtores primários está relacionada com o modo de vida e fisiologia dessas espécies. Todas as espécies passam por trade-offs que podem ser definidos como demandas conflitantes que estão relacionadas com as funções básicas dos organismos tais como crescer, sobreviver e reproduzir (Ricklefs, 2010).

Os trade-offs são consequência da história evolutiva das espécies e dos fatores ambientais. Uma espécie não consegue ser 100% eficiente em todas as funções e um exemplo disso é que plantas de crescimento rápido, como as gramíneas, não conseguem investir na constituição de tecidos resistentes como madeira. Os organismos desenvolveram modos de vida diferentes para conseguirem sobreviver e reproduzir. Alguns organismos são *r* estrategistas que são aqueles de crescimento rápido, alto investimento na reprodução (em alguns casos pode ocorrer semelparidade) e a produção de numerosos e pequenos descendentes. Outros organismos são *K* estrategistas e são de crescimento lento, investem no crescimento e constituição física e produzem poucos descendentes. Essas estratégias são consequência da seleção natural e permitem a continuidade de diferentes espécies (Begon et al., 2007).

## Nicho e lei do mínimo

As espécies também apresentam os nichos ecológicos que podem ser definidos como o conjunto de condições e recursos necessários para a sobrevivência de uma espécie. Cada espécie possui um nicho único que pode ser dividido em nicho fundamental e nicho percebido. O nicho fundamental seria todas as condições e recursos presentes para a sobrevivência da espécie sem nem tido de interferência ou competição com outras espécies. E o nicho percebido seria todas as condições e recursos necessários estão presentes para a espécie sobreviver, mas há os predadores, competidores e parasitas dessa espécie. (May & Mclean, 2007).

Os produtores primários necessitam de elementos que são essências para o crescimento e desenvolvimentos. Existem

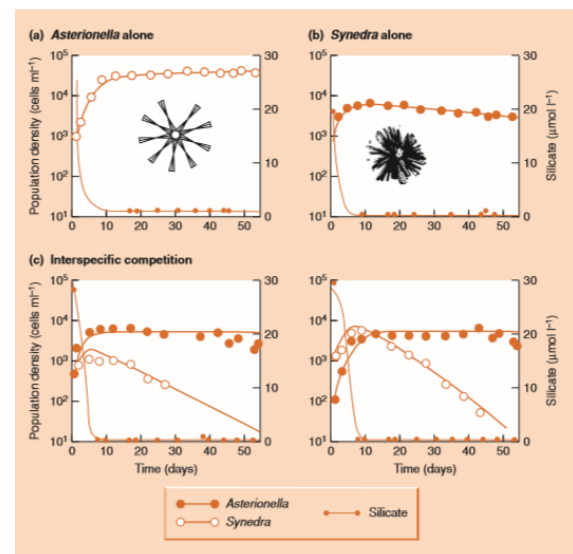
uma série de elementos que são utilizados para o crescimento, constituição e funcionamento metabólico. A Lei do Mínimo de Liebig diz que o crescimento das plantas é limitado por um elemento e que mesmo que os outros elementos estejam presentes a população não conseguirá crescer. Essa lei introduz o conceito do elemento limitante. Além disso o crescimento populacional fica à restrita capacidade suporte do ambiente. Cada espécie apresenta sua capacidade suporte em que o crescimento é limitado pela disponibilidade de elementos essenciais. Com modos de vida diferentes e diferentes recursos necessários para a sobrevivência as espécies acabam competindo entre elas, isso é denominado como competição interespecífica (Ricklefs, 2010).

### Competição Interespecífica

A competição interespecífica acontece entre indivíduos de espécies diferentes que competem por recursos. A interferência de uma espécie que consegue explorar o recurso melhor que outra espécie provoca uma redução na fecundidade, crescimento populacional e na sobrevivência da espécie que não consegue explorar o recurso de forma tão eficiente. Essa competição provavelmente afeta a dinâmica das espécies competidoras e acabam influenciando na distribuição das espécies e na evolução (Begon et al., 2007).

Tilman et al. (1981) verificou o efeito da competição interespecífica em duas espécies de diatomáceas cultivadas em laboratório (Fig. 1). As diatomáceas necessitam de silicato para construir a parede silicosa, denominada frústula, e o silicato se torna o recurso limitante para o crescimento. Quando as espécies eram cultivadas isoladamente em meios de culturas onde os recursos eram adicionados de forma constante, as duas espécies cresciam até atingir a capacidade suporte em que o silicato ficava em baixas concentrações. Quando as duas espécies eram cultivadas juntas ocorria que uma espécie conseguia captar o silicato muito mais rápido que a outra espécie, a consequência disso é que a concentração de silicato no meio se tornava baixa demais

para que uma das espécies continuasse a sobreviver. A conclusão é que uma espécie excluiu competitivamente a outra.

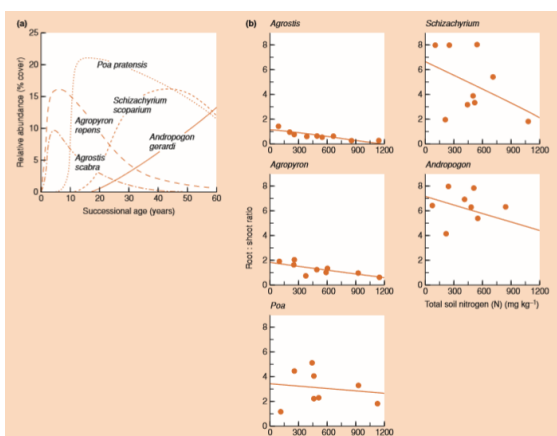


**Figura 1.** Competição entre diatomáceas. (a) *Asterionella formosa* cultivada sozinha. (b) *Synedra ulna* cultivada sozinha. (c) Quando são cultivadas juntas *S. ulna* leva *A. formosa* à extinção (Tilman et al., 1981). Fonte: Begon et al. 2007.

Quando uma espécie exclui outra há o princípio da Exclusão Competitiva. A Exclusão Competitiva ocorre quando um competidor interespecífico forte elimina invariavelmente um competidor interespecífico fraco. Utilizando a teoria do nicho, a espécie que é um fraco competidor interespecífico tem seu nicho efetivo sobreposto pelo nicho efetivo da espécie que é um competidor forte (Begon et al. 2007). No caso das diatomáceas, os nichos fundamentais das duas espécies foram fornecidos pelas condições laboratoriais. Porém quando as espécies competiram, *Synedra ulna* dispunha de um nicho efetivo e *Asterionella formosa* não.

O efeito da competição interespecífica também pode ser observado nas plantas terrestres. Em um experimento envolvendo cinco espécies de gramíneas na sucessão natural de campos abandonados em Minnesota (Fig. 2). É demonstrado que as espécies melhores competidoras para o nitrogênio, recurso limitante, são as que aparecem tardiamente na sequência

sucessional. As melhores competidoras são as espécies *Schizachyrium scoparium* e *Andropogon gerardi* que apresentam um maior crescimento da raiz e conseguem captar melhor o nitrogênio do solo em detrimento essas duas espécies possuem um baixo crescimento vegetativo e menor alocação reprodutiva (Tilman & Wedin, 1991). No experimento é evidenciado que as espécies possuem modos diferentes de explorar o mesmo recurso e que as diferentes espécies competidoras podem coexistir, mesmo que em proporções populacionais diferentes no ambiente natural.



**Figura 2.** (a) Abundância relativa de cinco espécies de gramíneas durante as sucessões de campos abandonados em Minnesota, EUA. (b) As razões raiz: parte aérea geralmente foram mais altas para as espécies encontradas mais tarde na sucessão e declinaram à medida que o nitrogênio do solo aumentava (Tilman & Wedin, 1991). Fonte: Begon et al, 2007.

Quando ocorre a competição interespecífica, aquela espécie que será uma forte competidora é a que tiver o menor valor de  $R^*$  comparado com outras espécies. O valor de  $R^*$  seria a concentração mínima necessária de um recurso limitante em que uma espécie ainda consegue sobreviver. Numa situação de competição, a espécie que conseguirá sobreviver é aquela que tiver menor valor de  $R^*$  (Tilman, 1990).

## Modelo de Lotka-Volterra

Para prever os possíveis efeitos da competição interespecífica entre duas espécies por um recurso foram desenvolvidos modelos que tentam juntar a crescimento populacional, a capacidade suporte e quanto uma espécie interfere em outra. O modelo de competição Lotka-Volterra é uma extensão da equação logística de crescimento populacional e permite construir um modelo útil que traz um esclarecimento sobre os fatores que determinam o resultado de uma competição interespecífica. A equação Lotka-Volterra é definida por:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K-N}{K} \right)$$

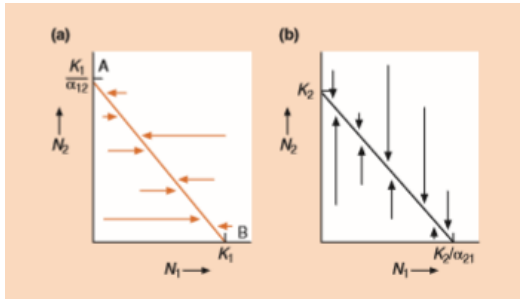
Em que  $N$  é o tamanho populacional,  $r$  a taxa intrínseca de aumento populacional e  $K$  é a capacidade suporte. O termo entre parênteses representa a competição intraespecífica, ou seja, é a competição entre indivíduos da mesma espécie. Para se chegar na equação que mede o efeito da competição interespecífica é necessário o coeficiente de competição entre as espécies que é simbolizado por  $\alpha_{12}$ , esse coeficiente mede o efeito competitivo per capita da espécie 2 sobre a espécie 1. Quando  $\alpha_{12} < 1$  significa que os indivíduos da espécie 2 tem um menor efeito inibidor sobre os indivíduos da espécie 1 do que indivíduos da espécie 1 sobre si mesmos, enquanto que  $\alpha_{12} > 1$  significa que os indivíduos da espécie 2 exercem um efeito inibidor maior sobre os indivíduos da espécie 1 do que indivíduos da espécie 1 sobre si mesmos. As equações de competição interespecífica das espécies 1 e 2 são respectivamente:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left( \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1}{K_2} \right)$$

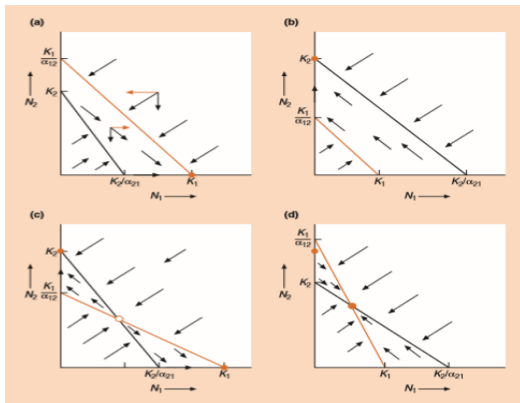
Para entender as diferentes combinações é preciso colocar essas equações em gráficos de abundancia para as espécies 1 e 2 (Fig. 3). No eixo x a população da espécie 1 aumenta de tamanho, no eixo y a população da espécie 2 aumenta de tamanho. As setas nos diagramas são vetores de consumo que representa a intensidade de consumo pelo recurso. No diagrama a os vetores de consumo indicam maior intensidade de consumo pela espécie 1 até atingir a capacidade suporte e influenciar na

população da espécie 2. No diagrama b a situação é inversa, indicando aumento na população da espécie 2 e influenciando na espécie 1.



**Figura 3.** Abundância de duas espécies para o Modelo de Lotka-Volterra. (a) Espécie A aumenta da esquerda para a direita. (b) Espécie B aumente de baixo para cima. Fonte: Begon et al. 2007.

Para determinar o resultado da competição nesse modelo é necessário fundir os gráficos a e b o que permite prever o comportamento das duas populações. Há quatro maneiras de combinar os gráficos e o resultado da competição é distinto em cada caso (Fig.4).



**Figura 4.** Resultados da competição gerada pelas equações de Lotka-Volterra. (a) Círculos cheios indicam ponto de equilíbrio estável. (c) Círculos vazios indicam ponto de equilíbrio instável. Fonte: Begon et al., 2007.

O gráfico a indica que os efeitos inibidores intraespecíficos que a espécie 1 pode exercer sobre si mesma são maiores que os efeitos interespecíficos que a espécie 2 pode

exercer sobre a espécie 1. No gráfico b, é indicado que a espécie 1 pode exercer um efeito maior sobre a espécie 2 do que a espécie 2 sobre si mesma. Nesse caso, a espécie 1 é uma competidora interespecífica forte, enquanto que a espécie 2 é uma competidora interespecífica fraca e é conduzida à extinção pela espécie 1.

No gráfico c, os indivíduos das duas espécies são competidores fortes sobre os indivíduos da outra espécie do que sobre si mesmos. No primeiro ponto estável, a espécie 1 alcança a capacidade suporte com a extinção da espécie 2; já no segundo ponto estável a espécie 2 alcança a capacidade suporte com a extinção da espécie 1. Esse caso pode ser evidenciado pelas espécies de cianobactérias que produzem toxinas ou pelas árvores do gênero Eucalyptos que excluem as outras espécies por alelopátia.

Finalmente, no gráfico d, as duas espécies exercem um efeito competitivo menos sobre a outra espécie do que sobre elas mesmas. As espécies inibem a si mesmas em vez de inibir a outra, alcança a capacidade suporte antes de interferir na outra espécie. Nessa combinação as duas espécies coexistem num ponto estável.

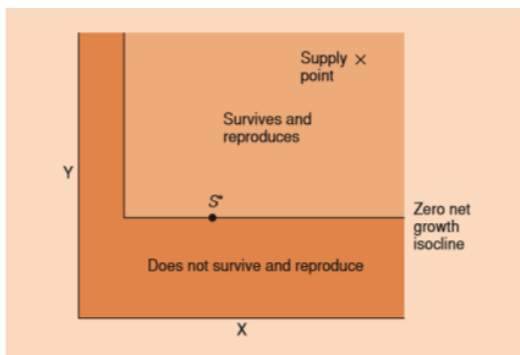
O modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra é capaz de gerar diferentes resultados, mas há uma deficiência particular nesse modelo. O resultado da competição do modelo leva em consideração a capacidade suporte e o coeficiente de competição entre as espécies, mas não leva em consideração a taxa intrínseca de aumento populacional que determina a velocidade com que o resultado é alcançado e não o resultado em si mesmo (Begon et al. 2007).

### Duas espécies dois recursos e o modelo de Tilman

Quando a competição interespecífica passa a ser por dois recursos, cada um limitando uma espécie o modelo de competição se torna um pouco mais complexo. A partir das análises de Tilman (1982, 1986) sobre a competição por recursos na estruturação da comunidade de plantas foi possível estabelecer um modelo que delimita o nicho

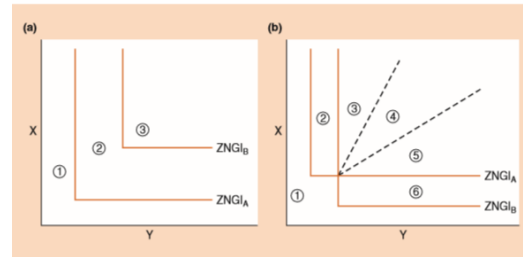
das espécies, as situações em que uma exclui competitivamente outra e quando é possível a coexistência das duas espécies.

No modelo de Tilman, a competição intraespecífica é delimitada por uma isolinha de crescimento zero para uma espécie utilizando dois recursos limitantes. Essa isolinha é o limite entre as combinações de recursos que permitem a sobrevivência, crescimento e reprodução da espécie e as combinações de recursos que não permitem a sobrevivência (Fig. 5). Esse limite da isolinha representa o nicho efetivo da espécie. Tilman determina que há um ponto de equilíbrio na isolinha em que os níveis de recursos são constantes, é o ponto  $S^*$ . É equivalente ao  $R^*$ , mas vale para dois recursos e representa um balanço entre o consumo e a renovação natural do recurso.



**Figura 5.** Isolinha de crescimento zero de uma espécie potencialmente limitada por dois recursos (X e Y), que separa as combinações de recursos que permitem a sobrevivência e a reprodução da espécie daquelas que não são permitidas. Fonte: Begon et al., 2007.

Para passar da competição intraespecífica para interespecífica é necessário sobrepor as isolinhas das duas espécies no mesmo diagrama, ou seja, representar a sobreposição de nichos. As duas espécies terão taxas de consumo diferentes, mas continuará havendo um só ponto de oferta (Fig.6). Na região 1 não há recursos suficientes para sustentar nenhuma das duas espécies, na região 2 apenas a espécie A consegue sobreviver e na região 3 apenas a espécie B sobrevive.

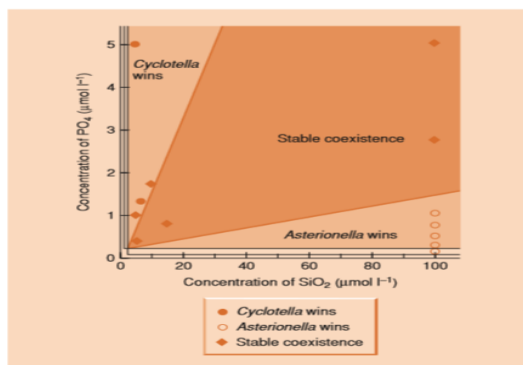


**Figura 6.** (a) Exclusão competitiva: a isolinha da espécie A (isolinha de crescimento líquido zero, ZNGI<sub>A</sub>) situa-se mais próxima aos eixos dos recursos do que a isolinha da espécie B (ZNGI<sub>B</sub>). (b) As isolinhas das duas espécies são sobrepostas e há seis regiões em que o ponto de oferta poderia ser encontrado. Na região 1 nenhuma espécie sobrevive, na região 2 apenas sobrevive espécie A, na região 6 apenas sobrevive espécie B e nas regiões 3, 4 e 5 há os nichos fundamentais das espécies e é possível a coexistência. Fonte: Begon et al., 2007.

A região mais importante é a 4, em que a espécie A está mais limitada pelo recurso X do que pelo recurso Y e a espécie B está mais limitada pelo recurso Y do que pelo recurso X. Cada espécie consome mais do recurso que limita o próprio crescimento e as espécies entram em equilíbrio. Na prática, para ocorrer coexistência entre duas espécies que competem por dois recursos é necessário que uma das espécies seja mais limitada por um recurso e a outra espécie por outro. O consumo da espécie deve ser maior para o recurso que limita seu próprio crescimento. O modelo de Tilman, assim como o modelo de Lotka-Volterra, mostram uma diferenciação de nicho em que as espécies exploram os mesmos recursos só de maneiras diferentes.

Esse modelo de competição interespecífica valida os resultados obtidos por Tilman (1977) em experimento laboratorial de competição entre diatomáceas das espécies *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana* (Fig.7). No experimento foram usados dois recursos importantes que são a sílica e o fósforo, *A. formosa* é limitada pela sílica e *C. meneghiniana* é limitada pelo fósforo. Foram observadas as diferentes taxas de consumo para a sílica e fósforo e foram testados diferentes pontos

de oferta dos elementos. Os resultados se encaixavam no modelo de competição.



**Figura 7.** As isolinhas observadas e os vetores de consumo de duas espécies de diatomáceas, *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana*, foram utilizados para prever o resultado de competição entre elas por silicato e fosfato. Begon et al., 2007.

## Conclusões

Modelos teóricos de competição por recursos na coexistência de produtores primários estão bem descritos e testados experimentalmente. No entanto, os modelos aqui apresentados se baseiam em poucas espécies com poucos recursos limitantes. O salto para ecossistemas reais é gigantesco, e muito dificilmente conseguiríamos entender a totalidade dos processos de competição que ocorrem em comunidades naturais complexas. Entretanto, os modelos clássicos de competição foram e continuam sendo extremamente úteis, tanto para a modelagem como na conceptualização dos processos que ocorrem na natureza.

## Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento pela por todo o conhecimento aprendido e ajuda durante a disciplina de Ecologia Teórica. Agradeço também aos amigos e colegas de disciplina que contribuíram bastante para esse artigo.

## Referências

Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. 2007. Ecologia: De Indivíduos a

Ecossistemas. 4ª edição. Editora Artmed, São Paulo

May, R., McLean, A. 2007. Theoretical Ecology. 3ª ed. Oxford University Press, Oxford.

Ricklefs, R.E. A economia da Natureza. 2010. 6ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Tilman, D. (1977) Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. Ecology, 58, 338–348.

Tilman, D., Mattson, M. & Langer, S. (1981) Competition and nutrient kinetics along a temperature gradient: an experimental test of a mechanistic approach to niche theory. Limnology and Oceanography, 26, 1020–1033.

Tilman, D. (1982) Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Tilman, D. (1986) Resources, competition and the dynamics of plant communities. In: Plant Ecology (M.J. Crawley, ed.), pp. 51–74.

Tilman, D. (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: the elements of a predictive theory of competition. In: Perspectives on Plant Competition (J.B. Grace & D. Tilman, eds), pp. 117–141.

Tilman, D. & Wedin, D. (1991) Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. Ecology, 72, 1038–1049.

# UMA REVISÃO DO CONCEITO DE NICHOS ECOLÓGICO E SUAS UTILIZAÇÕES ENQUANTO TEORIA DA BIODIVERSIDADE

Lucas Andrei Campos-Silva<sup>1</sup> & João Alberto Paschoa dos Santos<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos

## Resumo

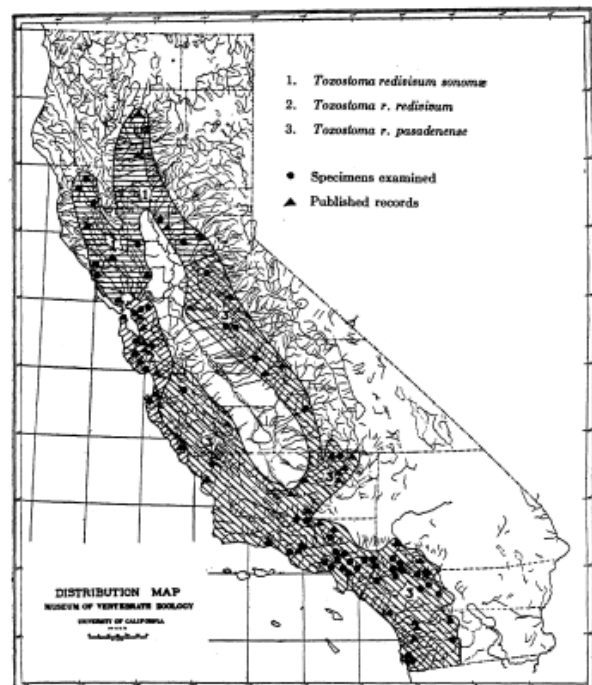
O conceito de nicho ecológico e todas as suas divisões são amplamente utilizados nos trabalhos de ecologia, sendo uma das principais explicações para explicar padrões de biodiversidade. No entanto, existem controvérsias sobre o tema, havendo outros conceitos que ampliam a explicação da biodiversidade. Nesta revisão fizemos um levantamento histórico dos principais trabalhos que abordam o tema nas suas diversas possibilidades para uma explicação mais robusta para a biodiversidade. Encontramos e mostramos aqui a importância do tema desde os primeiros trabalhos, ainda no século passado, bem como a explicação global para produção primária em lagos. Assim, o conceito de nicho ecológico e todas as suas vertentes se mostrou uma importante base teórica que os pesquisadores podem utilizar para testar hipóteses e mesmo para estudos empíricos e outros trabalhos teóricos.

## O porque do surgimento do Conceito do Nicho Ecológico

A diversidade de espécies é um dos focos centrais em ecologia de comunidades, onde o maior objetivo é encontrar explicações para os padrões observados de abundância de espécies no espaço e no tempo (Ricklefs & Schluter 1993). A diversidade da comunidade reflete não só as variações das condições físicas locais, como também o resultado da pressão de processos globais, como dispersão, e circunstâncias históricas exclusivas (Ricklefs 1987). Assim, o Conceito de Nicho surgiu do desejo de explicar porque na maioria das comunidades há um grande número de espécies que coexistem sem exclusão mútua, apesar de muitas delas utilizarem os mesmos recursos e porque na maioria das comunidades sempre há um grupo de espécies generalistas e especialistas.

## Breve histórico do conceito de nicho ecológico

A palavra nicho foi utilizada pela primeira vez no trabalho de Grinnell (1917) sobre a distribuição do sabiá-da-califórnia (*Toxostoma redivivum*). Neste clássico trabalho observou-se que vários fatores tanto ambientais (temperatura, estrutura física do meio), comportamentais (dieta; defesa contra predadores), quanto morfoecológicos, limitavam a distribuição da espécie de sabiá (Fig. 1). Para Grinnell o nicho era a área total nos quais todos os indivíduos de uma espécie conseguem sobreviver na ausência de outros, portanto, uma propriedade do ambiente e não de seu ocupante.

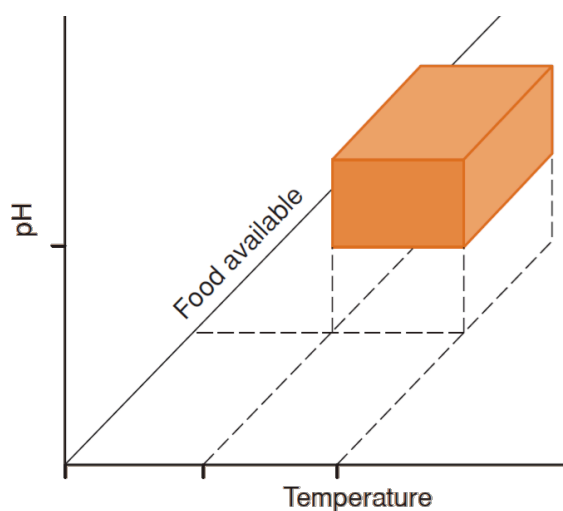


**Figura 1.** Imagem do local de estudo (Califórnia) do primeiro momento que o termo nicho foi utilizado. Fonte (Grinnell, 1917).

O termo “nicho” foi, então, definido basicamente como: o local que uma dada espécie ocupa na natureza, determinado pelos seus requisitos abióticos (fatores climáticos), preferências alimentares, características do microhabitat e especializações quanto ao uso do ambiente ao longo do tempo (Grinnell 1924).

Já Elton (1927) definiu nicho de um animal com seu lugar no meio biótico, suas relações com a presa e competidores e como o estado de um organismo em sua comunidade. Foi Elton quem primeiro considerou que o nicho real de um organismo pode diferir de seu nicho potencial. Portanto, ele focava o conceito de nicho no papel funcional das espécies nas teias tróficas, sendo que uma espécie poderia ter mais de um nicho e um nicho poderia ser ocupado por mais de uma espécie.

Nos anos seguintes, um dos trabalhos mais influentes sobre nicho, propôs a ação da soma de diversos fatores ambientais sobre os organismos, o nicho assim definido como uma região de um hiperespaço n-dimensional, considerando as condições e recursos necessários para a sobrevivência de uma espécie ou população de forma indefinida, sendo que o nicho fundamental de qualquer espécie definiria as suas propriedades ecológicas (Hutchinson, 1957) (Fig. 2).



**Figura 2.** Diagrama de um nicho de três dimensões tendo seu volume definido pela

temperatura, pH e disponibilidade de alimento (Fonte: Begon et al., 2006)

Nessa definição uma espécie ou população possui apenas um único nicho específico, assim, espécies que possuem notáveis semelhanças fisiológicas, comportamentais e morfológicas podem ter nichos muito parecidos, mas nunca idênticos. O nicho fundamental é uma mera formalização do que usualmente se define como conceito moderno de nicho ecológico. Há também o nicho realizado que é quando todas as condições e recursos necessários estão presentes para a espécie sobreviver, mas há a presença de predadores, competidores ou parasitas dessa espécie.

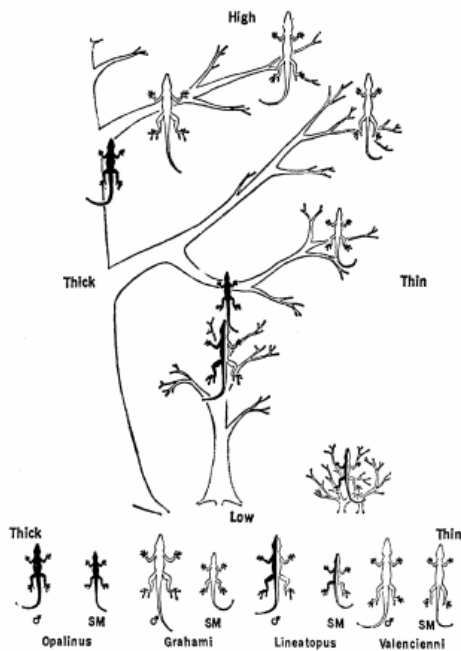
A definição moderna de nicho ecológico é a resposta que as espécies têm para cada ponto no espaço de nicho e do efeito que a espécie tem em cada local (Chesson 2000). As respostas são definidas em termos de variáveis demográficas, como a sobrevivência e crescimento individual; mas de maior importância é o resultado global dessas respostas, a taxa per capita de aumento.

### **As diversas conceituações dentro do Conceito de Nicho Ecológico**

#### *Nicho Complementar*

A tendência para a coexistência de espécies que ocupam uma posição semelhante ao longo de uma dimensão de nicho incluindo a manutenção da diversidade e as relações entre diversidade e função do ecossistema (Schoener 1974) (Fig. 3).





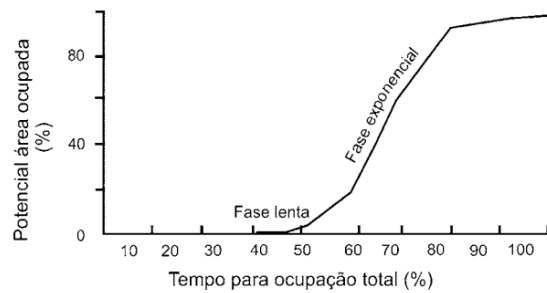
**Figura 3.** Ilustração de como diferentes espécies de lagartos podem ocupar diferentes nichos por meio da sobreposição e segregação. (Schoener, 1974).

Padrões de sobreposição e segregação do nicho se encaixam na hipótese do nicho complementar, sendo que Schoener (1974) menciona que para haver a coexistência de espécies similares, a sobreposição de uma dimensão do nicho deve ser compensada pela diferenciação de pelo menos uma das outras dimensões.

#### *Nicho Oportunista*

Os efeitos de um nicho oportunista incluem o consumo de recursos, a interferência com acesso a recursos por outros organismos, suporte de recursos naturais invasores e ocupação de espaço. Uma oportunidade de recursos é definida como uma alta disponibilidade de recursos do qual um invasor potencial depende e inclui os efeitos de mutualistas, tais como polinizadores, porque eles fornecem estes serviços (Richardson *et al.* 2000) que também poderiam ser considerados recursos. Nicho oportunista também pode ser entendido como o potencial fornecido por uma dada comunidade de organismos invasores (Fig. 4) por terem uma taxa positiva de crescimento e de baixa densidade. Isto pode

ocorrer devido a uma melhor utilização dos recursos (Espíndola & Junior 2007).

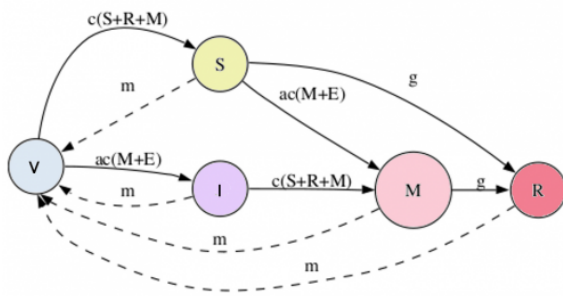


**Figura 4.** Modelo de dispersão de uma planta invasora no tempo. (Espíndola & Junior 2007).

Os baixos níveis de nichos oportunistas podem revelar resistência à invasão em uma comunidade, pois poucas espécies exóticas serão capazes de invadir com sucesso uma determinada comunidade. Assim, um sistema demonstra uma maturidade dependente do tempo e de eventos de perturbações recorrentes pelos quais o sistema passou (Espíndola & Junior 2007).

#### *Nicho Sucessional*

Normalmente a competição entre espécies é estudada como um processo estático. Entretanto, existem, por exemplo, plantas com alta capacidade de colonização que apresentam altas taxas metabólicas. Essas altas taxas possibilitam que cresçam e se reproduzam mais rapidamente, o que pode conferir a elas uma vantagem adicional na competição. No entanto, quando ocorre uma clareira na floresta é possível que duas das espécies a colonizar o novo ambiente se destaquem como melhor competidora e melhor dispersora. A espécie que tiver maior taxa de crescimento poderá se reproduzir antes que a limitação de recurso ocorra e ela seja excluída por competição. Esse período, antes da redução de recurso no ambiente, cria um nicho efêmero chamado nicho de sucessão (Pacala & Rees 1998) (Fig. 5).

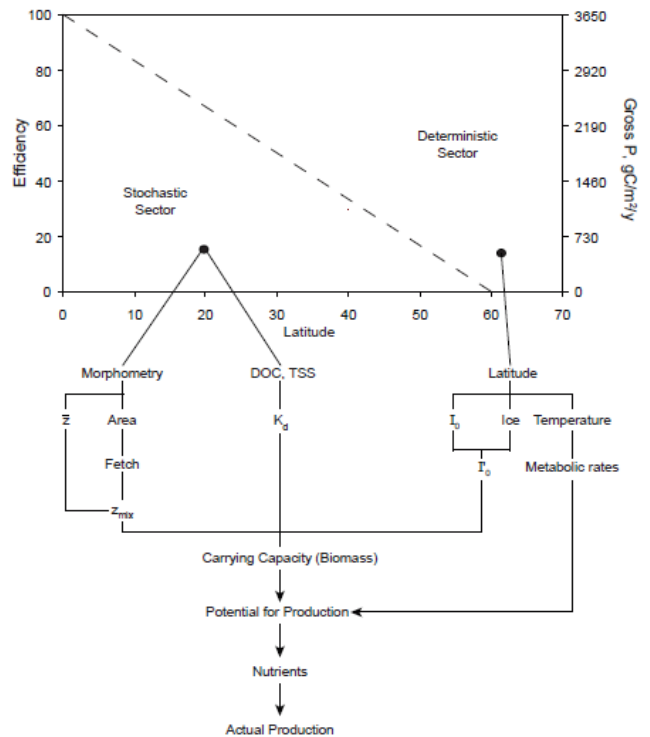


**Figura 5.** Modelo de Pacala e Rees demonstrando a sucessão no nicho. As linhas tracejadas indicam a mortalidade (m). Cada linha cheia demonstra a taxa per capita de um estado para o outro. V, S, I, M, R são habitats.

O fundamento é que a troca da competição - colonização se concentra em estados mutuamente exclusivos, assumindo existir apenas estados iniciais e resistentes. Existem dois mecanismos que não são mutuamente exclusivos e que os papéis de taxas finitas de exclusão competitiva e o nicho sucessional na manutenção da diversidade tinha sido subestimada. O avanço que este modelo trouxe foi o de demonstrar a dinâmica de diferentes estados da comunidade.

### Modelos Determinísticos e Estocásticos na conceituação de Nicho Ecológico

Normalmente há nas comunidades ecológicas dois tipos de processos básicos que podem influenciar na sua composição: determinísticos e estocásticos (Moroenyane *et al.* 2016). Os processos determinísticos são aqueles nos quais os fatores bióticos e abióticos são previsíveis e influenciam na presença/ausência e abundância das espécies. São exemplos de fatores determinísticos o foto-período, a temperatura ou a cobertura de gelo, exemplos estes para as altas latitudes (Lewis Jr. 2011). Já os fatores estocásticos são aqueles menos previsíveis como intensidade dos ventos e de períodos chuvosos, mais claramente atuantes nas regiões tropicais (Fig. 6).



**Figura 6.** Esquema de um método para quantificar fatores que controlam a produção primária de lagos. Os fatores são, primariamente determinísticos em altas latitudes e primariamente estocástico em baixas latitudes (Lewis Jr. 2011).

A proporção do quanto dos padrões de biodiversidade são explicados por fatores estocásticos e determinísticos varia, por exemplo em função da latitude, o que torna a aplicação de um modelo único mais complexa.

### Conclusão

Depois deste levantamento bibliográfico fica demonstrado que o nicho ecológico e suas diferentes formas de ser expresso representam uma excelente ferramenta para auxiliar no entendimento dos padrões de biodiversidade, conferindo importante respostas a respeito de padrões de distribuição das espécies, estruturação de comunidades, processos populacionais e variações espaço-temporal.

## Agradecimentos

Agradecemos ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento pelo apoio e dedicação e entusiasmo na disciplina Ecologia Teórica oferecida a turma da pós-graduação de 2016.

## Referências

- Begon, M.; Townsend, C. R.; Harper, J. L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing. p. 759.
- Chesson, P. (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31, 343–366
- Espínola, L. A. & Junior, H. F. J. (2007). Espécies invasoras: conceitos, modelos e atributos. *Interciência*. 32(9): 580-585.
- Grinnell, J. (1917). The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433.
- Grinnell, J. (1924). Geography and Evolution. *Ecology*. 5(3): 225-229
- Elton, C. S. 1927. *Animal ecology*. Publisher New York, Macmillan Co. p. 260.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. *Quant. Biol.* 22:415-427.
- Lewis Jr., W. M. (2011). Global primary production of lakes: 19th Baldi Memorial Lecture. *International Society of Limnology* 1: 1-28.
- Moroenyane, I.; Dong, K.; Sing, D.; Chimphango, S. B. M.; Adams, J. M. (2016). Deterministic processes dominate nematode community structure in the Fynbos Mediterranean heathland of South Africa. *Evol Ecol*. p1-17.
- Pacala, S. & M. Rees. (1998). Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *The American Naturalist* 152(2): 729:737
- Pianka, E.R. (2000). *Evolutionary Ecology*. Benjamin-Cummings, Addison-Wesley-Longman: San Francisco.
- Schoener, A. (1974). Experimental zoogeography: colonization of marine mini-islands. *American Naturalist*, 715-738.
- Richardson, D. M., Pysek, P., Rejmánek, M. G., Barbour, F., Panetta, D., West, C. J. (2000). *Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions*. *Divers. Distrib* 6: 93-107.
- Ricklefs, R. E. (1987). Community diversity: relative roles of regional and local processes. *Science*, 235, 167–171.
- Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (1993). *Species diversity: regional and historical influences*. In: *Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives* (eds Ricklefs, R.E. & Schluter, D.). University of Chicago Press, Chicago, IL, pp. 350–363.

# TEORIA NEUTRAL UNIFICADA DA BIODIVERSIDADE E BIOGEOGRAFIA

Bruno Flório Lessi<sup>1</sup> & Ronildo Alves Benício<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Renováveis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil.

## Resumo

Quinze anos se passaram desde que Stephan P. Hubbell publicou A Teoria Neutral Unificada da Biodiversidade e Biogeografia (TNB). Houve um grande número de artigos desde a sua publicação (2001). No entanto, com o desenvolvimento de novas pesquisas e criação de novos modelos preditivos e testes empíricos, é necessária uma nova avaliação da utilidade desta teoria nos últimos anos. Aqui, nós descrevemos o estado atual da arte da TNB e sua relevância para a ecologia durante os últimos 10 anos (2007 - 2016). Durante este período, a TNB foi citada por 506 artigos em 14 diferentes periódicos de alto fator de impacto e grande circulação internacional, classificadas em 10 categorias de assunto. Embora a NTB tenha sido refutada em diversos estudos um elevado número de pesquisas empíricas, particularmente em grande escala, tem corroborado com seus pressupostos. Por outro lado, percebe-se uma diminuição do conflito entre a TNB e a Teoria do Nicho, ocorrendo mais recentemente estudos que tentam unificar as duas teorias, além do desenvolvimento de novos métodos para melhorar nosso entendimento sobre os padrões de distribuição das espécies.

## Introdução

A busca pela compreensão dos processos que determinam a dinâmica de comunidades ecológicas é um dos maiores desafios da ecologia (Kalyuzhny *et al.* 2014). Para este propósito a Ecologia tem sugerido tanto processos ecológicos (González-Caro *et al.* 2012) como várias teorias neutras (McGill 2010) nos últimos anos. A Teoria Neutral Unificada da Biodiversidade e Biogeografia (TNB) é uma teoria geral da biodiversidade que tenta explicar os padrões observados na natureza

principalmente com base em restrições sobre a dispersão dos indivíduos (Hubbell 2001).

A NTB se baseia em alguns princípios como a especiação, deriva ecológica e a imigração como limitante da dispersão, trazendo modelos nulos quantitativos como alternativa para avaliar o papel da adaptação e da seleção natural no mundo real (Rosindell *et al.* 2011). Neste sentido, os processos probabilísticos em extinção e colonização de indivíduos em habitats podem explicar as diferenças de composição e abundância relativa de espécies (Casseiro & Pardial 2008).

A TNB assume que não há diferença entre os indivíduos em termos de taxa per capita de vida ou em suas respostas para as forças básicas atuando na comunidade (Hu *et al.* 2006; Zhou & Zhang 2008). Por isso mesmo, a premissa mais provocativa da TNB é esta – assumir que os organismos de todas as espécies têm propriedades ecológicas idênticas. Isso choca com a visão clássica de organização das comunidades por nicho ecológico e até mesmo com a teoria da evolução pela seleção natural (Casseiro & Pardial 2008).

Por outro lado, previsões baseadas em modelos neutros foram apoiadas com dados empíricos, em que todos os indivíduos tiveram propriedades demográficas idênticas (Hubbell 2001). Os resultados destas análises, a partir dos modelos de comunidades neutras, obrigou-nos a rever os procedimentos para a análise comparativa em ecologia e reconsiderar a maior parte da ecologia clássica (Bell 2001). A TNB pode facilitar o desenvolvimento de hipóteses nulas testáveis principalmente em comunidades nas quais características espaciais explícitas desempenham um papel marcante, representando uma importante ferramenta

conceitual e analítica.

Houve um grande impacto da NTB na comunidade científica (Alonso *et al.* 2006; McGill *et al.* 2006; Leigh 2007; Zhou & Zhang 2008), principalmente logo nos primeiros anos do seu lançamento, em que muitos trabalhos questionam os fundamentos da teoria e outros corroboram evidências empíricas para testar o modelo neutro, causando considerável debate no campo científico. Neste sentido, nosso objetivo foi descrever o estado atual da arte da NTB e sua aplicação nos últimos anos na literatura.

### Métodos

Neste artigo, nós exploramos os aspectos aplicados da Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia proposta por Stephan P. Hubbell (2001), com um estudo cienciométrico sobre o impacto desta teoria na comunidade científica, seus avanços, as principais críticas e algumas perspectivas. Realizamos uma revisão sobre o estado da arte da TNB últimos 10 anos (2007 - 2016), por meio de uma busca no banco de dados disponível no Scopus (Disponível em: <https://www.scopus.com>). A palavra-chave usada para pesquisar foi "Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia". A partir dos resultados encontrados, selecionamos os artigos que foram desenvolvidos exclusivamente dentro da Ecologia. Em seguida, nós avaliamos cada artigo para verificar as seguintes variáveis: os principais temas dentro de cada artigo, se o estudo corroborou ou não com a TNB, a revista em que foi publicado, e autor e ano de cada publicação (Tabela 1).

### Resultados

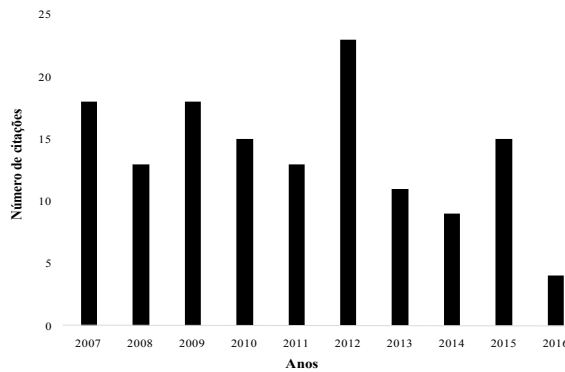
Entre os anos de 2007 e 2016 a TNB foi citada por 506 artigos em 14 diferentes periódicos de alto fator de impacto e grande circulação internacional, classificadas em nove categorias temáticas (Artigo = 437, Revisão = 22, Conferência = 20, Capítulo de livro = 11, Nota = 4, Livro = 1, Carta = 1, Editorial = 1, Pesquisa curta = 1). Além disso, oito artigos ainda estão como "Article in Press", ou seja, foram aceitos

para publicação. Dentro da Ecologia foram selecionados 16 artigos de grande circulação. Os principais temas abordados dentro de cada artigo foram: Estrutura de Comunidades, Biodiversidade e Biogeografia. A abordagem neutra no âmbito dos estudos macroecológicas (May *et al.* 2016) e estudos que envolveram filogenia (Burbrink *et al.* 2015) só recentemente tem sido utilizada (Tabela 1).

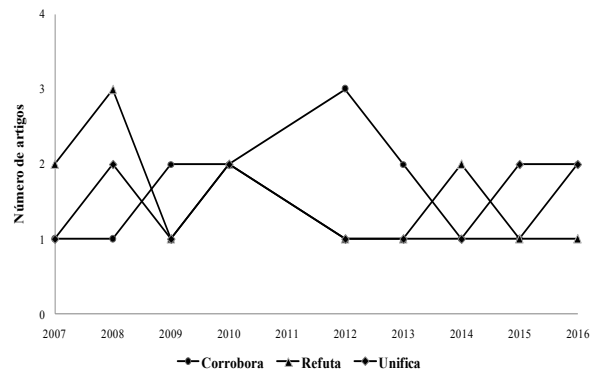
**Tabela 1.** Principais temas abordados nos artigos sobre a TNB entre os anos de 2007 e 2016.

Tema	Referência
Padrões Macroecológicos	May <i>et al.</i> 2016
Biodiversidade em Ilhas	Chisholm <i>et al.</i> 2016
Métodos Filogenéticos	Burbrink <i>et al.</i> 2015
Abundancia de espécies	Matthews & Whittaker 2014
Biodiversidade em Ilhas	Rosendell <i>et al.</i> 2013
Estrutura de Comunidades	Peng <i>et al.</i> 2012
Estrutura de Comunidades	Munoz & Couteron 2012
Estrutura de Comunidades	Zhang <i>et al.</i> 2010
Biogeografia	Locey 2010
Biogeografia	Perry <i>et al.</i> 2010
Biodiversidade	Claessens <i>et al.</i> 2010
Estrutura de Comunidades	Beeravolu <i>et al.</i> 2009
Padrões Macroecológicos	Storch <i>et al.</i> 2008
Abundancia de espécies	Mutshinda <i>et al.</i> 2008
Biodiversidade	Gardner & Engelhardt 2008

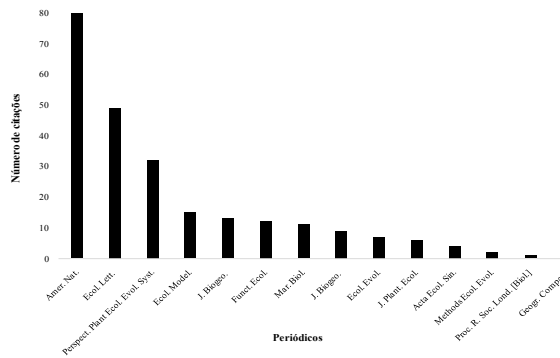
Hubbell (2001) foi citado 139 vezes ao longo dos últimos 10 anos, e não houve um padrão claro de crescimento ou declínio (Figura 1). Quando analisado apenas o número de citações em periódicos (sem levar em conta sua aplicação), a TNB foi citada 242 vezes em revistas de alto fator de impacto e grande circulação internacional. Os quatro periódicos que mais citaram a TNB foram: *American Naturalist*, *Ecology Letters*, *Perspectives in Plant Ecology* e *Evolution and Systematics* (Fig. 2).



**Figura 1.** Número de artigos citando Hubbell (2001) entre os anos de 2007 a 2016.



**Figura 3.** Número de estudos empíricos refutando, apoiando ou unificando a TNB e a Teoria do Nicho, com base no número de artigos que citaram a publicação do livro de Hubbell (2001).



**Figura 2.** Quatorze periódicos que mais citaram Hubbell (2001).

Quando analisados somente os estudos empíricos ( $n = 16$ ), não houve uma distinção clara entre aqueles que refutam e/ou corroboram com a TNB. Destes, cinco refutam a NTB (Kadmon & Allouche 2007; Gardner & Engelhardt 2008; Mutshinda *et al.* 2008; Claessens *et al.* 2010; Matthews & Whittaker 2014), seis artigos corroboram com a teoria neutra (Beeravolu *et al.* 2009; Zhang *et al.* 2010; Munoz & Coueron 2012; Peng *et al.* 2012; Rosendell *et al.* 2013; Chisholm *et al.* 2016), e cinco artigos tentaram unificar as duas teorias – nicho e neutralidade, e/ou propuseram que outras variáveis poderiam estar explicando os padrões encontrados não assumindo explicitamente nenhuma das teorias (Perry *et al.* 2010; Storch *et al.* 2008; Locey 2010; Burbrink *et al.* 2015; May *et al.* 2016) (Figura 3).

### Discussão

A abordagem neutra trouxe uma nova perspectiva sobre a dinâmica das comunidades naturais e é considerada um paradigma na ecologia de comunidades por alguns autores (Vanpeteghem *et al.* 2008). O impacto na comunidade científica essa teoria foi enorme (Alonso *et al.* 2006). De fato, uma pesquisa do portal virtual Scopus revelou que Hubbell (2001) tem sido citado 506 vezes entre 2007 e 2016 (e alguns autores citados como "in press"). Esses valores são considerados elevados comparados com o número de citações de artigos atuais.

A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia foi citada 242 vezes em 14 periódicos científicos diferentes, classificados em 10 categorias de assuntos diferentes, de acordo com a classificação do site Scopus. Isto sugere que TNB teve um impacto não só em Ecologia, mas em outros campos da ciência. Além disso, esses 14 periódicos têm um elevado fator de impacto (por ex. Ecology Letters = 10.772). O número de trabalhos empíricos que citaram a TNB não mostrou um crescimento ou declínio visível, sendo que os que refutam tem se mantido constantes desde o ano de 2012. Outra forma de avaliar o impacto da TNB é analisar as características dos artigos que citaram o livro de Hubbell. Embora não haja uma distinção clara entre aqueles que refutam e/ou corroboram com a TNB, nota-se que

nos últimos anos parte deles tem incorporado seus pressupostos e tentado unificar as duas teorias – nicho e neutralidade, e/ou propondo que a neutralidade tem um maior impacto em larga escala.

### Conclusão

A Teoria Neutra Unificada da Biodiversidade e Biogeografia tem ganhado uma enorme repercussão na comunidade científica, especialmente em Ecologia, indicando que a neutralidade pode fornecer uma explicação alternativa para propriedades da comunidade, dependendo da escala, e tem vindo a receber atenção sobre a forma como os processos evolutivos em grandes escalas espaciais são acoplados à dinâmica da comunidade local. É controverso na medida em que ela é considerada mais do que um modelo nulo para a organização da comunidade. Por outro lado, a ecologia ainda está a procura de uma teoria sintética para explicar a diversidade de padrões em ambientes naturais.

### Agradecimentos

Agradecemos a Hugo Sarmiento pela revisão atenciosa. A Erick Barros, João Assis, Lucas Campos-Silva e Luís de Almeida pelas relevantes sugestões e recomendações. BFL e RAB agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, 2015/50714-0) e Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Proc. 2015/11821-0) respectivamente, pelo suporte financeiro.

### Referências

- Alonso, D., Etienne, R.S. & Mckane, A.J. (2006). The merits of neutral theory. *Trends Ecol Evol*, **21**, 451–457.
- Beeravolu, C.R., Couteron, P., Pélissier, R. & Munoz, F. (2009). Studying ecological communities from a neutral standpoint: A review of models' structure and parameter estimation. *Ecol Modell*, **220**, 2603–2610.
- Burbrink, F.T., McKelvy, A.D., Pyron, R.A. & Myers, E.A. (2015). Predicting community structure in snakes on Eastern Nearctic islands using ecological neutral theory and phylogenetic methods. *Proc R Soc B Biol Sci.*, **282**, 1–10.
- Chisholm, R.A., Fung, T., Chimalakonda, D. & O'Dwyer, J.P. (2016). Maintenance of biodiversity on islands. *Proc R Soc B Biol Sci.*, **283**, 1–8.
- Claessens, M., Wickham, S.A., Post, A.F. & Reuter, M. (2010). A paradox of the ciliates? High ciliate diversity in a resource-poor environment. *Mar Biol*, **157**, 483–494.
- Gardner, R.H. & Engelhardt, K.A.M. (2008). Spatial processes that maintain biodiversity in plant communities. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, **9**, 211–228.
- González-Caro, S., Parra, J.L., Graham, C.H., McGuire, J.A. & Cadena, C.D. (2012). Sensitivity of metrics of phylogenetic structure to scale, source of data and species pool of hummingbird assemblages along elevational gradients. *PloS one*, **7**, e35472.
- Hubbell, S.P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hu, X.S., He, F.L. & Hubbell, S.P. (2006). Neutral theory in macroecology and population genetics. *Oikos*, **113**, 548–556.
- Kadmon, R. & Allouche, O. (2007). Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: A unification of island biogeography and niche theory. *Am Nat*, **170**, 443–454.
- Locey, K.J. (2010). Synthesizing traditional biogeography with microbial ecology: The importance of dormancy. *J Biogeogr*, **37**, 1835–1841.
- McGill, B., Maurer, B.A. & Weiser, M.D. (2006). Empirical evaluation of neutral theory ecology. *Ecology*, **8**, 1411–1423.
- Matthews, T.J. & Whittaker, R.J. (2014). Neutral theory and the species abundance distribution: Recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecol Evol*, **4**, 2263–2277.
- May, F., Wiegand, T., Lehmann, S. & Huth, A. (2016). Do abundance distributions and species aggregation correctly predict macroecological biodiversity patterns in tropical forests? *Glob Ecol Biogeogr*, **25**, 575–585.

- Munoz, F. & Couteron, P. (2012). Estimating immigration in neutral communities: Theoretical and practical insights into the sampling properties. *Methods Ecol Evol*, **3**, 152–161.
- Mutshinda, C.M., O’Hara, R.B. & Woiwod, I.P. (2008). Species abundance dynamics under neutral assumptions: A Bayesian approach to the controversy. *Funct Ecol*, **22**, 340–347.
- Peng, Z., Zhou, S. & Zhang, D.Y. (2012). Dispersal and recruitment limitation contribute differently to community assembly. *J Plant Ecol*, **5**, 89–96.
- Perry, G.L., Groeneveld, J. & Miller, B.P. (2010). Development, application and place of neutral theory in ecology and biogeography. *Geogr Compass*, **4**, 904–918.
- Rosindell, J. & Harmon, L.J. (2013). A unified model of species immigration, extinction and abundance on islands. *J Biogeogr*, **40**, 1107–1118.
- Storch, D., Šizling, A.L., Reif J. et al. (2008). The quest for a null model for macroecological patterns: Geometry of species distributions at multiple spatial scales. *Ecol Lett*, **11**, 771–784.
- Zhang, L., Chen, B. & Li, Z. (2010). Analysis of the species diversity and community stability in local-community using the Neutral Theory. *Shengtai Xuebao/ Acta Ecol Sin*, **30**, 1556–1563.
- Zhou, S. & Zhang, D. (2008). Neutral theory in community



# DINÂMICAS ESPACIAIS: BIOGEOGRAFIA, METAPOPULAÇÕES E METACOMUNIDADES

Erick Mateus Barros<sup>1</sup>; Luis Felipe Ventura de Almeida<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Laboratory of Microbial Processes and Biodiversity (LMPB), Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos - SP, Brasil;

<sup>2</sup> Instituto 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.

## Resumo

A ecologia espacial é um dos campos de estudo das ciências biológicas que mais gera interesse dos cientistas. Analisada regularmente por estudiosos de biogeografia, este campo passou por extensas mudanças, desde o século XVIII até hoje, e produziu muitas novas formas de entendermos a biosfera. Nascido nas antigas ciências naturais, este é um campo interdisciplinar que envolve ciências da terra e a biologia. Uma das teorias ecológicas mais robustas é a biogeografia de ilhas, que inicialmente explicava padrões de equilíbrio na riqueza de espécies em ilhas de uma forma simples, avaliando fluxos de migração entre ambientes. Hoje, esta ideia é amplamente utilizada para qualquer tipo de ambiente fragmentado e gerou novos campos como o estudo de metapopulações e metacomunidades. O presente trabalho visou apresentar uma revisão conectando a teoria de biogeografia de ilhas e os modelos matemáticos de MacArthur e Wilson, com as novas tendências do estudo de grupos de organismos e suas dinâmicas de deslocamento espacial, e sua importância para a ecologia e a conservação da diversidade.

## Introdução

A observação de que as inúmeras espécies de animais e plantas presentes no planeta não se distribuem de forma homogênea no espaço tem sido um dos temas que mais se destaca na pesquisa ecológica. Variações espaciais e temporais na distribuição de recursos importantes bem como processos geológicos e ecológicos podem resultar em

uma heterogeneidade do espaço e conseqüentemente trazer profundos impactos nas populações e suas interações dentro das comunidades ecológicas (Collinge 2010). Esta heterogeneidade espacial é um dos principais fatores estudados no campo da ecologia espacial.

A ecologia espacial se dedica a compreender como a estrutura da paisagem e a distribuição de indivíduos e populações afetam as dinâmicas ecológicas, sendo uma área essencial para a biologia da conservação, devido a estudar os efeitos da perda de habitat e das dinâmicas e efeitos da fragmentação.

Nos estudos de dinâmicas espaciais deve-se levar em consideração questões como o tempo, o espaço e a escala de estudo, pois a mudança do nível de organização e do momento em que ocorre resulta na observação de aspectos diferentes da natureza. Desta forma, estudos em grande escala (e.g. Fierer & Jackson 2006), em escala média (e.g. Simon *et al.* 2015) ou pequena (e.g. Judd *et al.* 2006) podem trazer luz para diferentes aspectos de um fenômeno observado na natureza.

Entender as implicações destes fenômenos para a organização da vida é um interesse já bastante antigo das ciências, iniciando com os estudos de biogeografia e integrando diversas teorias ecológicas ao longo do tempo para tentar, desta forma, reproduzir cada vez mais fielmente os complexos mecanismos naturais. Nosso objetivo nesta revisão é percorrer este caminho histórico, analisando alguns conceitos-chave para a construção da nossa ideia atual de como ocorrem as dinâmicas de interação entre os organismos e o ambiente em que vivem.

## **Biogeografia**

### *Origens da biogeografia*

No século XVIII, alguns cientistas da época participaram de viagens intercontinentais, coletando espécies e observando diferentes dinâmicas em ambientes temperados e tropicais. Um de seus mais conhecidos expoentes, Alexander von Humboldt foi um dos primeiros a imaginar hipóteses envolvendo as ciências biológicas e da terra, consideradas as bases da biogeografia.

O naturalista alemão se tornou mundialmente conhecido após suas viagens pela América Latina (1799-1804) e Ásia central (1829), e publicou um texto intitulado “Ensaio sobre a biogeografia de plantas” (Humboldt & Bonpland 1805), que descrevia a variação na distribuição de plantas conforme um gradiente de altitude, no monte Chimborazo. O texto, produzido como consequência de sua viagem à América Latina é o primeiro registro sobre a distribuição geográfica de espécies, e marca o início do estudo de biogeografia.

Desde sua origem esta área de estudo tem por característica mais marcante a interdisciplinaridade abrangendo áreas de estudo como geografia, geologia, paleontologia e ecologia que são integradas à procura de novas respostas para as questões ambientais.

### *Biogeografia de ilhas e o impacto das ideias de MacArthur e Wilson*

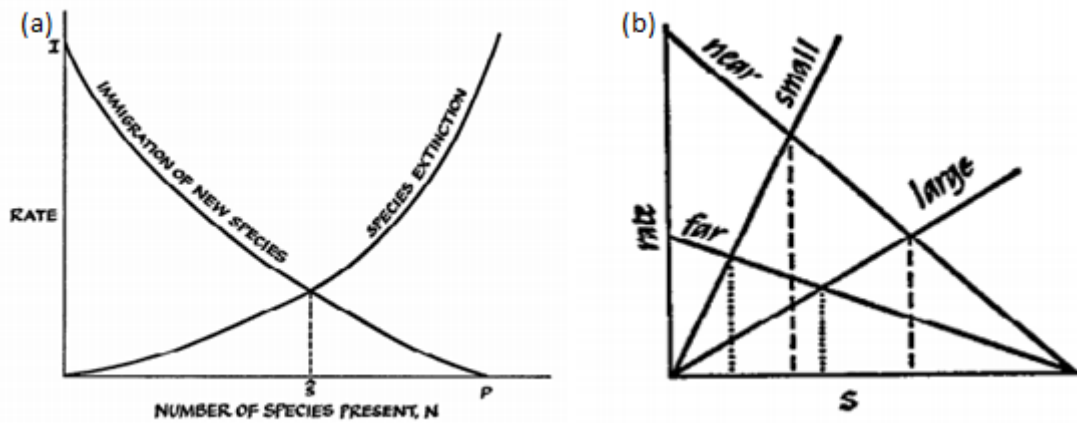
Um dos modelos matemáticos de maior sucesso nas ciências biológicas, a teoria da biogeografia de ilhas foi concebida para explicar a relação entre imigração e extinção para ilhas de diferentes tamanhos (MacArthur & Wilson 1967). O modelo de MacArthur e Wilson considera que há uma

forte ligação entre o tamanho de uma ilha e o número de espécies suportado e que o balanço entre as taxas de imigração e extinção levariam o ambiente ao equilíbrio (veja a Fig. 1 para mais detalhes).

Durante muitas décadas, este modelo foi considerado como ideal para a biogeografia de ilhas, outros autores o corroboraram em seus experimentos, e os trabalhos que diziam o contrário eram frequentemente ignorados. Após tantos anos, já sabemos que a ideia de que existe um equilíbrio entre as taxas de imigração e extinção não se aplica a todas as ilhas do mundo, mas o decorrer dos anos acabou por tornar esta teoria transcendente ao campo de estudo inicialmente proposto.

O paradigma de que ilhas maiores e menos isoladas apresentam mais espécies que ilhas menores e mais isoladas é hoje aplicada a qualquer tipo de ambiente fragmentado. De topos de montanhas (e.g. Endo et al. 2015) a oceanos (e.g. Milici et al. 2016), passando por cavernas (e.g. Fernandes et al. 2013), lagos e lagoas (e.g. Schiaffino et al. 2011), e até por fragmentos florestais contidos em uma matriz de áreas degradadas (e.g. Wolfe et al. 2015), o estudo da biogeografia de ilhas está vinculado a diversos campos da ecologia e estes são muito importantes para estudos vinculados à conservação de biodiversidade.

Conceitos muito utilizados atualmente tais como metapopulação e metacomunidade, só puderam existir após a popularização de formas de enxergar os ambientes não como locais isolados, mas que trocam indivíduos frequentemente. Esta ideia já era imaginada anteriormente a MacArthur e Wilson, mas não podia ser amplamente testada, principalmente pela dificuldade de se montar um modelo matemático simples e aplicável que levasse em consideração o fluxo de organismos entre ambientes.



**Figura 1.** Modelo de Biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson. Em uma ilha vazia, o número inicial de imigração é alto e vai diminuindo com o tempo, a diminuição dos nichos disponíveis forçará uma queda na taxa de imigração e um aumento da extinção de espécies. O ponto em que as retas representando estas taxas de imigração e extinção se cruzam (a) é o ponto de equilíbrio do ambiente analisado. As ilhas podem ser grandes ou pequenas, e estarem próximas ou distantes do continente (ou a fonte de migrantes) (b) ilhas pequenas e distantes apresentam o menor ponto de equilíbrio. Ilhas grandes e distantes e pequenas e próximas apresentam equilíbrios com valores intermediários e ilhas grandes e próximas ao continente são as que têm o ponto de equilíbrio suportando as maiores taxas de diversidade local. (Retirada de MacArthur & Wilson 1967).

## Metapopulações

### *Populações de populações*

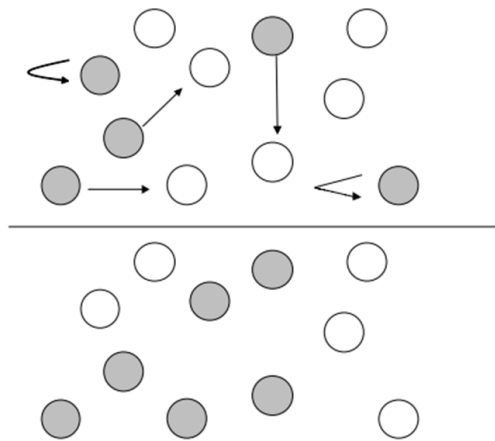
Segundo Levins (1970), metapopulações podem ser definidas como sendo uma “população de populações”, ou seja, um conjunto de populações locais que eventualmente se conectam através de migração. Este conceito pode ser de grande utilidade no estudo da dinâmica de organismos vivendo em habitats fragmentados, que estão assim sujeitos a processos de extinção local, migração entre populações locais e (re)colonização de fragmentos “vagos”, sendo que estes processos podem afetar diretamente a

manutenção de uma espécie no longo prazo (Hanski & Thomas 1994).

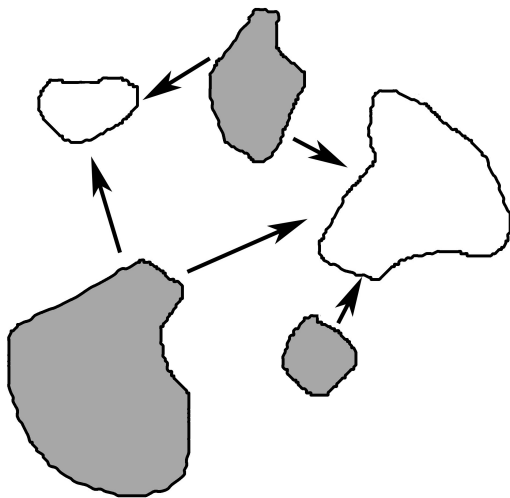
Diversos modelos têm sido criados de forma a tentar representar as dinâmicas espaciais em metapopulações, dentre estes, dois modelos de metapopulações podem ser apresentados como os mais relevantes, além de possuírem relativa simplicidade conceitual. São eles o modelo clássico (ou de Levins) e o de fonte-dreno (Nee 2007).

O modelo clássico assume que todos os fragmentos possuem o mesmo tamanho, a mesma distância entre si, as mesmas taxas de extinção e colonização, além de possuírem dinâmicas independentes (Fig. 2). Apesar deste modelo ser pouco realista e improvável na natureza, ele pode ser utilizado como modelo nulo e base para a construção de modelos espacialmente mais realistas (Falke & Fausch 2010).

O modelo de fonte-dreno consiste em populações interligadas por dispersão e considera as diferenças de demografia (taxas de natalidade e mortalidade) entre as mesmas, porém sem levar em consideração a possibilidade de extinção local (Fig. 3). Assim, neste modelo populações em fragmentos de boa qualidade sustentam, por meio de migração, populações que se encontram em declínio (i.e. taxa de mortalidade maior que a natalidade) em habitats mais pobres (Nee 2007).



**Figura 2.** Modelo de Metapopulações de Levins. Círculos preenchidos representam fragmentos ocupados pelo organismo em questão. Setas em linha reta representam eventos de colonização. Setas voltando para o mesmo fragmento representam extinção da população no fragmento (Retirada de Nee, 2007).

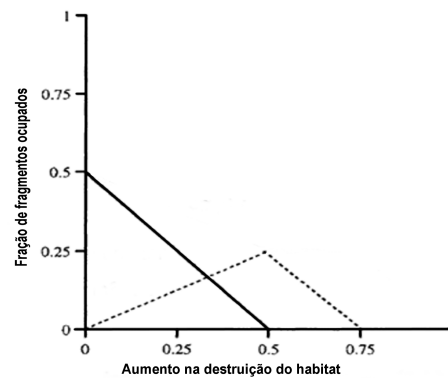


**Figura 3.** Representação do modelo de metapopulação de fonte-dreno. Áreas em cinza representam fragmentos “fonte”. Áreas brancas “drenos”. Setas representam migração. Note que a situação de fonte ou dreno pode não estar associada ao tamanho do fragmento, fragmentos pequenos podem atuar como fonte assim como grandes podem ser drenos.

### Interações interespecíficas e fragmentação de habitat

O modelo clássico de metapopulações pode ser expandido para interações entre duas espécies, como por exemplo, competição, predação e mutualismo, já que estas interações podem afetar a capacidade de um ou ambos os organismos em colonizar ou persistir em um fragmento.

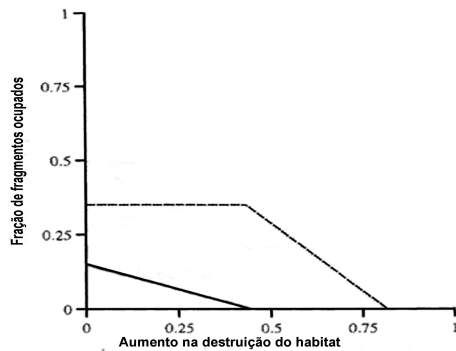
Se considerarmos duas espécies competindo por um conjunto de fragmentos as mesmas podem coexistir se, por exemplo, a espécie com uma capacidade de competição superior tiver uma menor habilidade de dispersão (Nee 2007). Em um cenário de aumento progressivo da fragmentação a espécie com melhor capacidade de dispersão seria inicialmente favorecida devido à redução na população do seu competidor (Nee *et. al.* 1997) como representado na Fig. 4.



**Figura 4.** Representação gráfica dos pontos de equilíbrio do modelo de competição. Efeito da destruição de habitat na fração de fragmentos ocupada por um bom competidor (linha contínua) e um pior competidor com melhor capacidade de dispersão (linha tracejada). (Adaptado de Nee *et. al.* 1997).

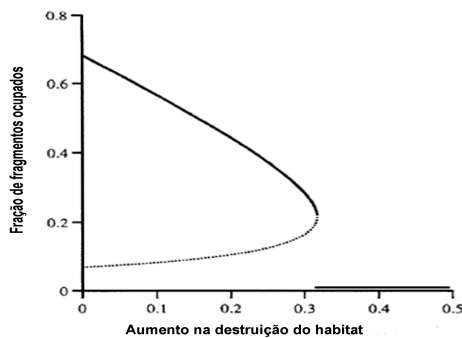
Em modelos de interação predador-presa existe uma tendência a que a presa mantenha inicialmente certa estabilidade em sua população, já que a redução da qualidade dos fragmentos afeta também seu predador. Assim existe uma compensação entre os malefícios da redução da qualidade do habitat e os benefícios da redução na abundância de seu predador. Os efeitos na presa só se tornam evidentes após a

extinção do seu predador e o consequente fim desta compensação (Fig. 5).



**Figura 5.** Representação gráfica dos pontos de equilíbrio do modelo predador-presa. Efeito da destruição de habitat na fração de fragmentos ocupada por ambos predador e presa (linha contínua) e apenas presa (linha tracejada). (Adaptado de Nee *et. al.* 1997).

Os modelos de interações mutualísticas preveem uma importante característica na dinâmica das metapopulações, e que pode ser de grande interesse para a conservação destas espécies (Nee *et. al.* 1997). Como mostrado na Fig. 6, as populações tendem a reduzir sua abundância com a redução dos seus habitats, porém existe um ponto limiar no qual, apesar de ambas as populações parecerem possuir um tamanho viável, a interação mutualística deixa de ser possível e logo ambas espécies tendem catastróficamente à extinção.



**Figura 6.** Representação gráfica dos pontos de equilíbrio do modelo de mutualismo. Efeito da destruição de habitat na fração de fragmentos ocupada por dois organismos que possuem uma interação mutualística. (Adaptado de Nee *et. al.* 1997).

## Metacomunidades

### *Comunidades locais interligadas por migração*

Esse transplante das ideias da biogeografia de ilhas para outros ambientes, tentando explicar interações entre populações anteriormente consideradas isoladas foi mais tarde utilizada para o estudo das comunidades biológicas. Uma metacomunidade é definida como um grupo de comunidades locais interligadas por fluxo de indivíduos (Leibold *et al.* 2004)

Em seu artigo de 1992, David Wilson produziu a primeira tentativa de criar modelos de distribuição para metacomunidades. Obviamente, o nível de complexidade do ambiente que é alcançado ao discutirmos comunidades torna mais difícil a criação de um modelo que explique satisfatoriamente todos os fenômenos da natureza, por isso outros modelos podem ser encontrados (e.g. Mouquet & Loreau 2002).

De qualquer forma, experimentos em laboratório (Souffreau *et al.* 2014; Fronhofer *et al.* 2015) e em campo (Werner *et al.* 2007; Ruiz-Gonzalez *et al.* 2015) para vários tipos distintos de organismos e ambientes, indicam que a ideia de que as comunidades são interligadas explica melhor o que é observado do que a perspectiva de que existam apenas comunidades isoladas.

### *Os quatro paradigmas do estudo de metacomunidades*

São definidos quatro paradigmas das metacomunidades que explicam como ocorreriam os fluxos de indivíduos entre as comunidades. Estes serão brevemente explicados a seguir (para mais detalhes ver Leibold *et al.* 2004 e Hubert *et al.* 2015).

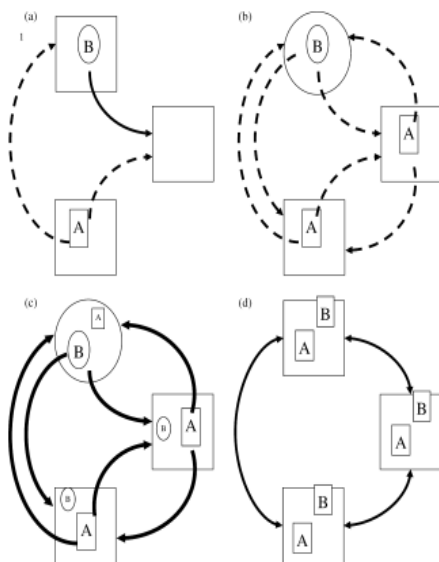
A perspectiva de dinâmicas de fragmento (*Patch Dynamics*) leva em consideração que os fragmentos estudados são homogêneos, desta forma um ou poucos organismos são mais aptos a viver em todos os fragmentos e controlam os fluxos de migração. Os outros organismos, piores competidores, acabam migrando para os locais abandonados, o que gera um

equilíbrio entre as taxas de competição e dispersão (Fig. 7a).

A perspectiva de seleção de espécies (*Species Sorting*) considera que os fragmentos são heterogêneos. Assim, cada organismo será melhor ou pior competidor dependendo do local onde está vivendo. Nestes casos, o resultado final é uma complexa dinâmica entre os fragmentos e indivíduos, com taxas de extinção e dispersão e níveis de diversidade, riqueza e dominância diferentes para cada fragmento que compõe a metacomunidade (Fig. 7b).

O efeito de massa (*Mass Effect*) ocorre quando as comunidades são muito abertas, e a ocorrência de altas taxas de dispersão impede que o ambiente selecione os organismos e o resultado final é uma diversidade regional homogênea, mesmo que a diversidade local das comunidades seja heterogênea (Fig. 7c).

A perspectiva neutra (*Neutral Perspective*) leva em consideração que as mudanças observadas no ambiente são estocásticas apenas. A tendência deste modelo é que as comunidades se tornem homogêneas, com grande dominância (Fig. 7d).



**Figura 7.** Os quatro paradigmas das metacomunidades: Dinâmicas de fragmentos (Patch Dynamics) (a), Seleção de espécies (Species Sorting) (b), Efeito de massa (Mass Effect) (c) e Perspectiva neutra (Neutral perspective) (d). (Retirada de Leibold *et al.* 2004).

## Conclusão

Os modelos de biogeografia de ilhas, produzidos na década de 1960 foram, com os anos, reestruturados e ganharam outros significados com a criação de modelos de metapopulações e metacomunidades. Hoje, são alguns dos mais importantes modelos ecológicos e base para muitos trabalhos científicos focados na conservação da biodiversidade.

Apesar de o modelo de MacArthur e Wilson não ser mais considerado totalmente correto, sua grande importância foi proporcionar uma forma simples de visualizar e quantificar um ambiente levando em consideração taxas de migração, uma das mais importantes forças modificadoras das dinâmicas em nível de populações e comunidades.

Apesar de os modelos atuais de metapopulações e metacomunidades serem uma simplificação em relação à complexidade observada no ambiente natural, conseguimos hoje chegar consideravelmente mais perto do observado do que usando os modelos anteriores de populações e comunidades.

Os conceitos e modelos de metapopulações e metacomunidades certamente ainda apresentam lacunas e irão progredir significativamente nas próximas décadas, mas seguramente serão cada vez mais relevantes para a compreensão das dinâmicas populacionais além de uma importante ferramenta para a tomada de decisões a respeito da conservação dos ambientes naturais no atual cenário de destruição e aumento da fragmentação dos habitats.

## Agradecimentos

Agradecemos ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento pelo desafio proposto, que resultou no presente trabalho, aos nossos colegas de disciplina, que auxiliaram com correções e ideias, e a CAPES e CNPq pelo auxílio financeiro sem o qual nenhum trabalho científico seria viável.

## Bibliografia

- Collinge, S. (2010) Spatial Ecology and Conservation. *Nature Education Knowledge*, 3(10):69
- Endo Y., Nash M., Hoffmann A.A., Slatyer R. & Miller A.D. (2015). Comparative phylogeography of alpine invertebrates indicates deep lineage diversification and historical refugia in the Australian Alps. *Journal of Biogeography*, 42, 89-102.
- Falke, J. & Fausch, K. (2010) From Metapopulations to Metacommunities: Linking Theory with Empirical Observations of the Spatial Population Dynamics of Stream Fishes. In: *American Fisheries Society Symposium*. pp. 207–233.
- Fernandes Camile S., de Siqueira Bueno Sergio L. & Bichuete Maria E. (2013). Distribution of cave-dwelling spp. (Decapoda: Anomura: Aeglidae) from the Alto Ribeira karstic area in southeastern Brazil based on geomorphological evidence. *Journal of Crustacean Biology*, 33, 567-575.
- Fierer N. & Jackson R.B. (2006). The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 626-631.
- Fronhofer E.A., Klecka J., Melian C.J. & Altermatt F. (2015). Condition-dependent movement and dispersal in experimental metacommunities. *Ecol Lett*, 18, 954-63.
- Hanski, I. & Thomas, C.D. (1994) Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. *Biological Conservation* 68, 167–180.
- Hubert N., Calcagno V., Etienne R.S. & Mouquet N. (2015). Metacommunity speciation models and their implications for diversification theory. *Ecol Lett*, 18, 864-81.
- Humboldt A.v. & Bonpland A. (1805). *Essai sur la géographie des plantes : accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, fondé sur des mesures exécutées, depuis le dixième degré de latitude boréale jusqu'au dixième degré de latitude australe, pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803*. Chez Levrault, Schoell et compagnie, libraires, A Paris, 155p.
- Judd K.E., Crump B.C. & Kling G.W. (2006). Variation in dissolved organic matter controls bacterial production and community composition. *Ecology*, 87, 2068-2079.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., Holt R.D., Shurin J.B., Law R., Tilman D., Loreau M. & Gonzalez A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601-613.
- Levins, R. A. (1970). Extinction. *Lect. Notes Math. Life Sci.*, 2, 75–107.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Milici M., Tomasch J., Wos-Oxley M.L., Decelle J., Jauregui R., Wang H., Deng Z.L., Plumeier I., Giebel H.A., Badewien T.H., Wurst M., Pieper D.H., Simon M. & Wagner-Dobler I. (2016). Bacterioplankton Biogeography of the Atlantic Ocean: A Case Study of the Distance-Decay Relationship. *Frontiers in microbiology*, 7, 590.
- Mouquet N. & Loreau M. (2002). Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis. *The American Naturalist*, 159, 420-426.
- Nee, S., Hassell, M.P. & May, R.M. (1997) Two-Species Metapopulation Models. In: Hanski, I. & Gilpin, M. E. (Eds), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press, San Diego, pp. 123–147.
- Nee, S. (2007) Metapopulations and their spatial dynamics. In: May, R. & McLean, A. (Eds.) *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford Academic Press, New York, pp. 35–45.
- Romina Schiaffino M., Unrein F., Gasol J.M., Massana R., BalaguÉ V. & Izaguirre I. (2011). Bacterial community structure in a latitudinal gradient of lakes: the roles of spatial versus environmental factors. *Freshwater Biology*, 56, 1973-1991.
- Ruiz-Gonzalez C., Nino-Garcia J.P. & Del Giorgio P.A. (2015). Terrestrial origin of bacterial communities in complex boreal freshwater networks. *Ecology Letters*, 18, 1198–1206.
- Simon M., Lopez-Garcia P., Deschamps P., Moreira D., Restoux G., Bertolino P. & Jardillier L. (2015). Marked seasonality and high spatial variability of protist communities in shallow freshwater systems. *The ISME journal*, 9, 1941-53.
- Souffreau C., Pecceu B., Denis C., Rummens K. & De Meester L. (2014). An experimental analysis of species sorting and mass effects in freshwater bacterioplankton. *Freshwater Biology*, 59, 2081-2095.
- Werner E.E., Yurewicz K.L., Skelly D.K. & Relyea R.A. (2007). Turnover in an amphibian metacommunity: The role of local and regional factors. *Oikos*, 116, 1713-1725.
- Wilson D.S. (1992). Complex Interactions in Metacommunities, with Implications for Biodiversity and Higher Levels of Selection. *Ecology*, 73, 1984-2000.
- Wolfe J.D., Stouffer P.C., Mokross K., Powell L.L. & Anciaes M.M. (2015). Island vs. countryside biogeography: An examination of how Amazonian birds respond to forest clearing and fragmentation. *Ecosphere*, 6.

# RELAÇÕES ENTRE PRODUTIVIDADE E RIQUEZA DE ESPÉCIES

Driéli de Carvalho Vergne<sup>1</sup> & Ivan Luís Rovani<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação; Departamento de Hidrobiologia - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos - SP, Brasil.

<sup>2</sup>Laboratório de Análises e Planejamento Ambiental (LAPA); Departamento de Hidrobiologia - Universidade Federal de São Carlos, São Carlos - SP, Brasil.

## Resumo

A relação entre produtividade e riqueza de espécies tem sido estudada em vários biomas, escalas e diferentes regiões do mundo. Essas relações são caracterizadas de maneira variada; podendo ocorrer desde a ausência de relação, passando por curvas lineares positivas e negativas, chegando até as curvas unimodais. No entanto, a relação entre a produtividade e diversidade e como a riqueza de espécies afeta a produtividade total de um habitat, ou o processo contrário, ainda são pouco entendidos. O objetivo deste trabalho foi verificar a relação produtividade-riqueza em trabalhos disponíveis na literatura, tanto em experimentos com manipulação do número de espécies como em ambientes naturais. Em ambientes com manipulação do número de espécies, o efeito de seleção e efeito de complementariedade são os processos responsáveis por uma relação positiva entre riqueza e produtividade, o que acarreta no aumento da produtividade total. Em 154 trabalhos publicados, realizados em campo visando verificar padrões na relação entre riqueza de espécies e produtividade total, seja ela primária ou produção de biomassa, relataram mais de 200 relações, sendo que cerca de 32% não possuem relação, 30% são unimodais, 26% são lineares positivas e 12% lineares negativas. Experimentos bem interpretados e delineados, que consideram explicitamente escala espacial, heterogeneidade de habitat e complexidade das teias tróficas podem fornecer explicações para padrões observados na

relação entre produtividade e a riqueza espécies.

## Introdução

A biodiversidade e as funções ecossistêmicas são temas centrais no campo das pesquisas em ecologia (Chapin III et al. 2000; Assessment 2005; Haines-Young 2009). Com o crescente aumento da industrialização, agronegócio e urbanização, a perda de habitat é uma das principais causas da diminuição de abundância e extinção de espécies nativas (Primack & Rodrigues 2001). Além disso, ações antrópicas também alteram os principais serviços ecossistêmicos, os quais são essenciais no sustento da vida humana (Waide et al. 1999). Mediante esse cenário, uma das principais questões presente na comunidade científica é: como a riqueza de espécies afeta a produtividade total de um habitat? Assim, é de extrema importância entender se existe uma relação entre a riqueza de espécies e a produtividade total de um ecossistema (Chapin et al. 1998).

O entendimento da relação entre a diversidade e produtividade do ecossistema tornou-se fundamental para o conhecimento sobre o funcionamento dos ambientes naturais, já que, seria de esperar que habitats que comportam um maior número de espécies poderiam ter uma maior produtividade total (Willig 2011).

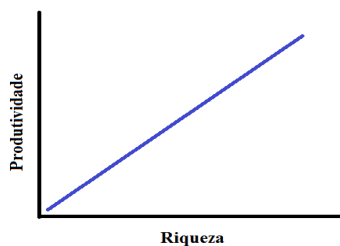
A maioria dos estudos pioneiros assumiu que a diversidade afeta a produtividade (Leigh 1965; MacArthur & Pianka 1966;



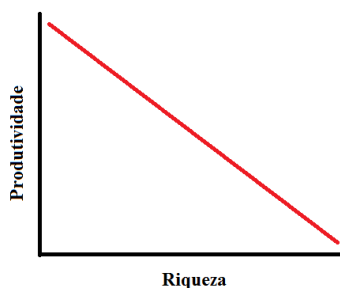
Rosenzweig 1971; Brown 1973). Uma multiplicidade de mecanismos têm sido propostos para explicar como a riqueza de espécies responde à variação da produtividade (Rosenzweig & Abramsky 1993; Tilman & Pacala 1993; Huston & Huston 1994; Rosenzweig 1995). Além disso, a modelagem e estudos empíricos demonstram que a perda de biodiversidade pode influenciar as principais características do ecossistema, tais como produtividade primária, previsibilidade e resistência à invasão por espécies exóticas (McGrady-Steed et al. 1997; Chapin et al. 1998).

A relação entre produtividade e riqueza de espécies tem sido estudada em vários biomas, escalas e diferentes regiões do mundo (Waide et al. 1999). Consequentemente, essas relações são caracterizadas de maneira variada; podendo ocorrer desde a ausência de relação, passando por curvas lineares positivas e negativas; e chegando até as curvas unimodais (em formato de “corcunda” – convexa) (Whittaker 2010) (Figura 1).

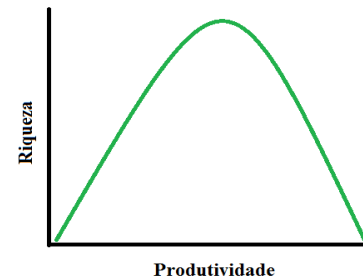
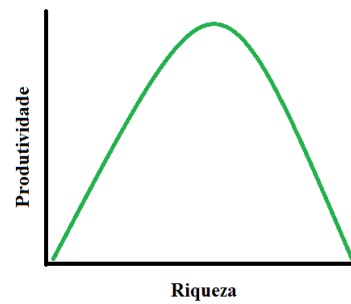
a)



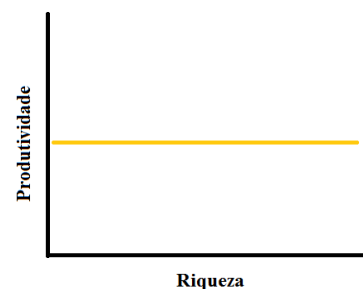
b)



c)



d)



**Figura 1.** Gráficos com as relações entre riqueza e produtividade; a) Relação linear positiva, b) Relação linear negativa, c) Relação unimodal (note-se a inversão dos eixos em um dos gráficos), d) Ausência de relação.

A curva unimodal pode ocorrer com a produtividade representada no eixo y e a riqueza no eixo x, e vice-versa. No primeiro caso, a produtividade e riqueza aumentam até certo ponto, e depois a produtividade começa a decrescer, mas o ambiente continua a suportar o aumento da riqueza de espécies. Já no segundo caso, a mudança de eixos entre a produtividade e a riqueza mostra que a produtividade e riqueza também aumentam inicialmente até um

certo ponto, porém é a riqueza que decresce e a produtividade que continua a aumentar.

O objetivo deste trabalho foi verificar a relação entre produtividade e riqueza em trabalhos disponíveis na literatura, tanto em experimentos com manipulação do número de espécies como em ambientes naturais.

### **Produtividade - riqueza em experimentos manipulados**

Com o objetivo de encontrar respostas sobre a relação entre produtividade e riqueza de espécies, alguns trabalhos foram realizados a nível de experimentação manipulada. Estes experimentos têm sugerido que a redução do número de espécies pode impactar os processos ecossistêmicos, principalmente a produtividade primária (Tilman et al. 1996; Tilman et al. 1997; Van der Heijden et al. 1998; Hector et al. 1999; Schlöpfer & Schmid 1999). Assim, a principal característica desse tipo de experimento é comparar a produtividade em sistemas com uma ou poucas espécies a sistemas que utilizam a mistura de espécies.

Entretanto, algumas controvérsias foram apontadas em relação aos resultados desses trabalhos experimentais (Huston 1997; van der Heijden et al. 1999; Wardle 1999; Huston et al. 2000), principalmente porque a riqueza de espécies é manipulada e há uma importância relativa do efeito de amostragem (na qual uma maior quantidade de espécies significa uma maior probabilidade de que essa mistura irá incluir o mais alto rendimento) e complementaridade (onde as diferenças de nicho significam que mais - ou diferentes - recursos são explorados pela mistura) (Crawley 2007). Além disso, há o efeito direto de dois mecanismos que agem de maneira combinada, o efeito de seleção e efeito de complementariedade. O efeito de seleção é caracterizado pela dominância de algumas poucas espécies em determinada área, fazendo com que seus atributos funcionais atuem nos processos ecossistêmicos. Nesse tipo de efeito, a produtividade acaba sendo afetada, já que é a competição interespecífica o processo que atua na biodiversidade e nos processos

ecossistêmicos. Já o efeito de complementariedade é aquele que ocorre em locais nos quais várias espécies foram inseridas, assim os principais processos que atuam são: a partição de recursos, a diferenciação de nicho e a facilitação. Esses processos acabam sendo os responsáveis por uma relação positiva entre riqueza e produtividade, o que acarreta no aumento da produtividade total (mais do que o esperado em sistemas de monocultura ou com poucas espécies) (Loreau & Hector 2001).

Um exemplo de projeto em larga escala bem-sucedido é o BIODEPTH (Bio-Diversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous ecosystems), no qual um conjunto de experimentos foram realizados paralelamente em alguns países na Europa (Portugal, Irlanda, Suíça, Suécia, Alemanha, Grécia e Reino Unido). Um dos objetivos era verificar a relação entre riqueza de espécies e produtividade primária em sistemas com misturas de espécies. Para a mistura foram considerados tanto diferentes espécies vegetais, quanto grupos funcionais (gramíneas, herbáceas e leguminosas) (Hector et al. 1999) (Figura 2).

Em um outro trabalho publicado no âmbito do projeto BIODEPTH (Loreau & Hector 2001), os autores encontraram que a riqueza de espécies aumenta a produtividade primária em campos da Europa, comprovando o efeito de complementariedade (diferenciação de nicho e facilitação entre as espécies inseridas) nesses locais.

No geral, observou-se um padrão linear positivo na relação entre riqueza de espécies e produtividade em experimentos manipulados. Esse padrão se caracteriza, principalmente, pela ação do efeito de complementariedade.

a)



b)



**Figura 2.** Experimento manipulado BIODPTH (Bio-Diversity and Ecological Processes in Terrestrial Herbaceous ecosystems) realizado em alguns países da Europa. a) Visão geral de uma das áreas do experimento; b) Foco em uma das áreas do experimento mostrando a mistura de espécies.

### **Produtividade e riqueza em ambientes naturais**

Em relação a trabalhos realizados em campo que visaram verificar padrões na relação da riqueza de espécies com a produtividade total, seja ela primária ou produção de biomassa, uma revisão de literatura desenvolvida por Waide et al. (1999) relatou mais de 200 relações (produtividade e riqueza) em 154 artigos publicados entre os anos de 1968 e 1997, sendo que cerca de 32% não possuem relação, 30% são unimodais, 26% são lineares positivas e 12% lineares negativas. Trabalhos realizados em desertos, florestas boreais, florestas tropicais, lagos e zonas úmidas levam à conclusão de que os dados

existentes são insuficientes para resolver de forma conclusiva sobre a relação entre a produtividade e diversidade, ou que os padrões são variáveis com mecanismos igualmente variados e abrangentemente complexos (Waide et al. 1999).

Não existe nenhum padrão universal da relação entre a produtividade e a riqueza de espécies, sendo que a relação entre a diversidade e a produtividade pode ser mediada por diferentes mecanismos de controle, dependendo do bioma. Como consequência, padrões dentro dos biomas podem ser diferentes e padrões emergentes em todo o bioma podem não ser os mesmos daqueles encontrados dentro deles (Waide et al. 1999). Padrões unimodais são geralmente observados em lagos, em algumas zonas úmidas e em meio a processos de sucessão em floresta boreal (Waide et al. 1999). O mesmo autor relata que em sistemas terrestres é verificada uma relação positiva a nível regional e em maiores escalas. No entanto, em nenhum caso, os dados são adequados para examinar a relação entre a produtividade e riqueza de espécies por meio de escalas e taxa. Para resolver estas questões seriam necessárias mais pesquisas.

Em ecossistemas com baixa produtividade de biomassa vegetal ou mesmo improdutivos, a riqueza de espécies é limitada por estresses abióticos, como a insuficiência de água, minerais e nutrientes, sendo que algumas espécies são capazes de tolerar estes estresses (Fraser et al. 2015). Por sua vez, em condições produtivas que geram alta quantidade de biomassa vegetal, a exclusão competitiva por um pequeno número de espécies é a hipótese que limita a riqueza de espécies (Guo & Berry 1998). Outros mecanismos também explicam a relação unimodal entre riqueza de espécies e a produtividade em comunidades produtivas como: perturbação (Connell 1978), história evolutiva e limitação de dispersão (Taylor et al. 1990; Zobel & Pärtel 2008), e redução da densidade total de plantas (Oksanen 1996).

Em uma revisão de literatura realizada por Adler et al. (2011) onde foram realizadas amostragens padronizadas em 48 comunidades de plantas dominadas por

herbáceas em cinco continentes, não foi verificada nenhuma relação clara entre a produtividade e a riqueza de espécies em diversas escalas, sejam elas locais, de paisagem, regional ou global. Além disso, a produtividade não tem um efeito direto na riqueza de espécies em escalas menores, mas sim um conjunto complexo de interações ligando estas duas variáveis (Grace et al. 2007). Por exemplo, a produtividade e a riqueza podem responder em diferentes formas ao fluxo de entrada, bem como a estequiometria de recursos (Harpole & Tilman 2007; Cardinale et al. 2009a), e com variações nestes fatores que levam a diferentes formas desta relação. Ainda, a riqueza pode responder mais fortemente a perturbação, heterogeneidade de habitat, e a biogeografia (Huston 1979; Chase & Leibold 2002; Zobel & Pärtel 2008; Chase 2010) do que a produtividade. Finalmente, a riqueza não é simplesmente uma função da produtividade, mas pode realimentar e influenciar a produtividade (Hooper et al. 2005). Ao invés de investir esforço continuado na tentativa de identificar uma relação geral entre produtividade e riqueza de espécies, os ecólogos devem se concentrar em abordagens mais sofisticadas disponíveis para a investigação dos complexos e variados processos que regulam a produtividade e riqueza de espécies (Grace et al. 2007; Cardinale et al. 2009a; Cardinale et al. 2009b).

Modelos conceituais simples com base na competição, exploração de recursos ou predação são fundamentais e mostram que as relações unimodais surgem em escalas locais, ao passo que as relações lineares positivas surgem em escalas regionais ou globais (Waide et al. 1999). Assim, em grandes escalas da paisagem, a produtividade afeta a riqueza de espécies (Waide et al. 1999). Estudos relacionando a produtividade e a riqueza de espécies devem tomar cuidado para corresponder à escala em que a teoria opera em relação a escala de observação. Em muitos casos, isso exigirá a coleta de novos dados na escala apropriada para testar a teoria (Waide et al. 1999). Os ensaios devem incluir diversos níveis tróficos e múltiplas escalas ecológicas.

A relação entre produtividade e riqueza de espécies em animais varia com o tipo de medida de produtividade utilizado, principalmente em comunidades com mais de um nível trófico, por tornar mais complexa as interações entre produtividade e diversidade (Groner & Novoplansky 2003). Organismos que se alimentam em mais de um nível trófico tornam mais complexas as interações de competição e coexistência, repercutindo em relações também complexas entre a produtividade e a diversidade (Groner & Novoplansky 2003).

Outros fatores que devem ser considerados na relação riqueza-productividade são a área e a heterogeneidade ambiental, os quais têm fortes efeitos na diversidade (Huston & Huston 1994; Rosenzweig 1995). Igualmente importante, os seus efeitos estão interligados e produzem relacionamentos dependentes da escala nessa relação. Além disso, a dispersão e a heterogeneidade ambiental podem ser utilizadas para explicar a dependência de escala na relação entre a diversidade funcional e a produtividade em microrganismos. Na escala regional, a heterogeneidade ambiental, produz altos níveis de diversidade funcional, proporcionando uma relação linear positiva entre a produtividade e a riqueza de espécies (Venail et al. 2010). Em ecossistemas aquáticos, altos valores de temperatura da água, pH, condutividade elétrica e turbidez, juntamente com a variabilidade destes fatores ambientais, refletem a heterogeneidade nas características ambientais, condições que têm sido associadas ao padrão unimodal da relação entre produtividade e riqueza (Waide et al. 1999). Desta forma, a heterogeneidade seja nas condições de recursos, habitats ou características ambientais, têm embasado as teorias sobre a forma da relação entre produtividade e riqueza, entendendo que esta aumenta a importância da riqueza de espécies para os processos ecossistêmicos (Waide et al. 1999; Dodson et al. 2000; Kassen et al. 2000). A heterogeneidade espacial dos recursos entre ambientes tem demonstrado ser determinante para a coexistência de espécies (Cardinali et al. 2004). Neste sentido, é necessário mesclar os campos da

ecologia evolutiva e da biologia da conservação (Waide et al. 1999).

### Conclusão

Não existe um padrão universal definido da relação entre a produtividade e a riqueza de espécies. Esta relação geralmente é mediada por diferentes mecanismos de controle (variados e abrangentemente complexos) e dependente da escala do estudo e do ambiente.

Uma estratégia chave para melhorar a nossa compreensão sobre a relação entre a biodiversidade e funções ecossistêmicas, mais especificamente a produtividade, é considerar a interação de duas abordagens experimentais comuns: a manipulação de produtividade e a alteração do número de espécies ou grupos funcionais.

As pesquisas futuras podem fornecer explicações para padrões observados na relação entre produtividade e a riqueza de espécies, principalmente por meio de experimentos bem interpretados e delineados que considerem explicitamente escala espacial, heterogeneidade de habitat e complexidade das teias tróficas.

### Agradecimentos

Agradecemos ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento pelas instruções, discussões e contribuições para elaboração deste trabalho. Além dos revisores que contribuíram com sugestões para a melhora desta revisão.

### Referências

- Adler, P.B., Seabloom, E.W., Borer, E.T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A. *et al.* (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *science*, 333, 1750-1753.
- Assessment, M.E. (2005). Ecosystems and human well-being. *Washington, DC*.
- Brown, J.H. (1973). Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 54, 775-787.
- Cardinale, B.J., Bennett, D.M., Nelson, C.E. & Gross, K. (2009a). Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity–diversity hypothesis in streams. *Ecology*, 90, 1227-1241.
- Cardinale, B.J., Hillebrand, H., Harpole, W., Gross, K. & Ptacnik, R. (2009b). Separating the influence of resource ‘availability’ from resource ‘imbalance’ on productivity–diversity relationships. *Ecology Letters*, 12, 475-487.
- Cardinali, C., Pezzulli, S. & Andersson, E. (2004). Influence matrix diagnostic of a data assimilation system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 130, 2767-2786.
- Chapin, F.S., Sala, O.E., Burke, I.C., Grime, J.P., Hooper, D.U., Lauenroth, W.K. *et al.* (1998). Ecosystem consequences of changing biodiversity. *Bioscience*, 48, 45-52.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L. *et al.* (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chase, J.M. (2010). Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *science*, 328, 1388-1391.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2002). Spatial scale dictates the productivity–biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427-430.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Dodson, S.I., Arnott, S.E. & Cottingham, K.L. (2000). The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology*, 81, 2662-2679.
- Fraser, L.H., Pither, J., Jentsch, A., Sternberg, M., Zobel, M., Askarizadeh, D. *et al.* (2015). Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science*, 349, 302-305.
- Grace, J.B., Michael Anderson, T., Smith, M.D., Seabloom, E., Andelman, S.J., Meche, G. *et al.* (2007). Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, 10, 680-689.
- Groner, E. & Novoplansky, A. (2003). Reconsidering diversity–productivity relationships: directness of productivity estimates matters. *Ecology Letters*, 6, 695-699.

- Guo, Q. & Berry, W.L. (1998). Species richness and biomass: dissection of the hump - shaped relationships. *Ecology*, 79, 2555-2559.
- Haines-Young, R. (2009). Land use and biodiversity relationships. *Land use policy*, 26, S178-S186.
- Harpole, W.S. & Tilman, D. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791-793.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. *et al.* (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *science*, 286, 1123-1127.
- Hooper, D.U., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. *et al.* (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75, 3-35.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *American naturalist*, 81-101.
- Huston, M., Aarssen, L., Austin, M., Cade, B., Fridley, J., Garnier, E. *et al.* (2000). No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, 289, 1255a-1255.
- Huston, M.A. (1997). Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110, 449-460.
- Huston, M.A. & Huston, M.A. (1994). *Biological diversity: the coexistence of species*. Cambridge University Press.
- Kassen, R., Buckling, A., Bell, G. & Rainey, P.B. (2000). Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406, 508-512.
- Leigh, E.G. (1965). On the relation between the productivity, biomass, diversity, and stability of a community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 53, 777-783.
- Loreau, M. & Hector, A. (2001). Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412, 72-76.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 603-609.
- McGrady-Steed, J., Harris, P.M. & Morin, P.J. (1997). Biodiversity regulates ecosystem predictability. *Nature*, 390, 162-165.
- Oksanen, J. (1996). Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology*, 84, 293-295.
- Primack, R.B. & Rodrigues, E. (2001). *Biologia da conservação*. E. Rodrigues.
- Rosenzweig, M.L. (1971). Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171, 385-387.
- Rosenzweig, M.L. (1995). *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Rosenzweig, M.L. & Abramsky, Z. (1993). How are diversity and productivity related? In: *University of Chicago Press*.
- Schläpfer, F. & Schmid, B. (1999). Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results. *Ecological Applications*, 9, 893-912.
- Taylor, D.R., Aarssen, L.W. & Loehle, C. (1990). On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategies. *Oikos*, 239-250.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993). The maintenance of species richness in plant communities. *Species diversity in ecological communities*, 13-25.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718-720.
- Van der Heijden, M.G., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T. *et al.* (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69-72.
- van der Heijden, M.G., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T. *et al.* (1999). "Sampling effect", a problem in biodiversity manipulation? A reply to David A. Wardle. *Oikos*, 408-410.
- Venail, P.A., Maclean, R.C., Meynard, C.N. & Mouquet, N. (2010). Dispersal scales up the biodiversity-productivity relationship in an experimental source-sink metacommunity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277, 2339-2345.

- Waide, R., Willig, M., Steiner, C., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S. *et al.* (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual review of Ecology and Systematics*, 257-300.
- Wardle, D.A. (1999). Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 403-407.
- Whittaker, R.J. (2010). Meta - analyses and mega - mistakes: calling time on meta - analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, 91, 2522-2533.
- Willig, M.R. (2011). Biodiversity and productivity. *Science*, 333, 1709-1710.
- Zobel, M. & Pärtel, M. (2008). What determines the relationship between plant diversity and habitat productivity? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 679-684.

# DIVERSIDADE E ESTABILIDADE EM COMUNIDADES ECOLÓGICAS

Mariana Reis<sup>1</sup> & Mariane Patrezi Zanatta<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal de São Carlos, Laboratório de Processos Microbianos e Biodiversidade, Departamento de Hidrobiologia (DHb), São Carlos, SP, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal de São Carlos, Laboratório de Ecologia e Conservação, Departamento de Hidrobiologia (DHb), São Carlos, SP, Brasil.

## Resumo

Nos últimos 100 anos, a crescente preocupação com as elevadas taxas de extinção e invasões de espécies exóticas nos ecossistemas naturais tem levantado o debate sobre o papel da diversidade na estabilidade dos sistemas ecológicos. Os avanços neste debate formam uma linha conceitual que sugere que diversidade pode dar origem a maior estabilidade no ambiente. Porém, isso não significa que diversidade é o condutor dessa estabilidade, ao contrário, a diversidade pode ser considerada como o agente passivo de importantes mecanismos ecológicos que são inerentes aos ecossistemas. Além disso, uma grande lacuna permanece pela dificuldade de se sintetizar os resultados dos trabalhos empíricos e teóricos. Essa dificuldade é dada, em grande parte, pelo elevado número de definições possíveis de estabilidade e diversidade. O objetivo desta revisão foi apresentar um apanhado histórico acerca do tema diversidade e estabilidade, destacando os principais pontos de vista até as abordagens atuais, que consideram fatores como as forças de interações, especialmente o papel das interações fracas, como condutores da estabilidade nos sistemas ecológicos.

## Introdução

Nos últimos anos a biodiversidade está desaparecendo em taxas maiores do que as dos grandes eventos de extinção em massa (Ricciardi & Rasmussen 1999). É verdade também que as invasões de espécies exóticas tem sido elevadas, em taxas inéditas, acompanhando a globalização do

mundo (Lodge 1993). Essas elevadas taxas de invasão e extinção, incrementam o grau de estresse sobre os ecossistemas, tornando crítico o entendimento de como a perda de espécies e/ou a adição de espécies influenciam a estabilidade e função dos ecossistemas.

Como a diversidade em uma comunidade afeta a sua estabilidade é uma questão antiga e importante. A ciência da ecologia cresceu a partir do estudo da história natural no século XIX. Nessa época, a natureza era vista como maravilhosa, misteriosa, complexa e em grande parte, em equilíbrio. Ao longo dos últimos 100 anos, conclusões sobre a relação entre diversidade ecológica e estabilidade tem variado grandemente. Essa variação é devido principalmente ao grande número de definições de estabilidade e diversidade.

Muitos avanços no debate diversidade – estabilidade formam uma linha conceitual que sugere que diversidade pode dar origem à estabilidade no ambiente. Isso não infere que diversidade é o condutor dessa estabilidade, ao invés, diversidade pode ser considerada como o agente passivo de importantes mecanismos ecológicos que são inerentes aos ecossistemas. Esta revisão faz um apanhado histórico do debate em torno do tema diversidade – estabilidade e mostra como as perspectivas evoluíram até as abordagens atuais que consideram quais os fatores condutores da estabilidade nos sistemas ecológicos.



## Perspectiva histórica do debate

Na década de 1950 um dos pesquisadores pioneiros a abordar o tema foi Charles Elton. Elton apresentou o argumento de que comunidades mais complexas são mais estáveis, onde ele define estabilidade como ausência de oscilações destrutivas como aquelas encontradas em dinâmicas de predador – presa (Elton 1958). Ele argumentou que modelos simples e experimentos de laboratório com apenas uma presa e um predador levam à oscilações instáveis. Sendo assim, sistemas com mais predadores e mais presas são mais estáveis. Ou seja, comunidades simples são facilmente perturbadas do que as ricas e, assim, mais sujeitas à oscilações destrutivas e invasão.

Um conceito quase matemático de estabilidade foi proposto por Robert MacArthur. Para ele, uma comunidade estável é aquela que, se uma única espécie se torna anormalmente comum ou rara, ainda assim continua a transmitir energia dos níveis tróficos inferiores aos superiores (MacArthur 1955). MacArthur usou a analogia de teia trófica como redes nas quais as espécies servem como nodos para a transferência de energia. Comunidades foram mais estáveis porque qualquer ganho ou perda de fluxo de energia causado pela alteração no número de espécies pode ser compensado pelas espécies restantes. Nesse caso, diversidade de espécies fornece redundância, garantindo que não só uma espécie controle o fluxo de energia através da teia trófica. Ou seja, comunidades com multiplicidades de espécies de predador e de presa associadas estão livres de mudanças abruptas quando um predador ou presa declinam em densidade. Apesar de fornecer um embasamento matemático com uma equação para medir a complexidade das teias tróficas, o ponto de vista de MacArthur de diversidade e estabilidade foi no entanto, qualitativo, afirmando que espécies atuam meramente como condutores de energia.

Em 1973, Bob May publicou uma argumentação teórica mostrando que modelos de comunidades mais diversas eram menos prováveis de serem estáveis (May 1973). Usando análises lineares de

estabilidade em modelos construídos a partir de um universo estatístico, ou seja, com comunidades randomicamente construídas e com forças de interação randomicamente atribuídas. Para essas comunidades, a probabilidade de todas as espécies retornarem às suas densidades de equilíbrio decrescia com o aumento no número de espécies, com a proporção de possíveis interações entre eles que eram realmente realizadas (conectância,  $C$ ), e o aumento das forças de interação ( $\alpha$ ). Especificamente ele mostrou que as comunidades randomicamente agrupadas, com um grande número de espécies, quase certamente persistiam com todos os seus membros, mas não de outra maneira. Esses resultados foram apresentados com apropriada ressalva, especialmente enfatizando que ecossistemas reais não são agrupados randomicamente. Os trabalhos de May contribuíram para dissipar a ideia de que diversidade necessariamente gera estabilidade.

Em 1977, Sam MacNaughton respondeu que apesar dos resultados matemáticos, o “tribunal supremo” no debate diversidade/estabilidade tem que ser experimental. McNaughton apresentou dados experimentais de pastagens do Serengeti, na qual comunidades mais diversas e menos diversas foram sujeitas à fertilização, pastejo e seca. Em todos os casos, a biomassa verde em comunidades diversas foi mais estável do que nas comunidades simples, ou seja, apresentaram menor crescimento nos experimentos de fertilização e recuperação mais rápida do pastejo e seca. Apesar de mais estáveis, as comunidades mais diversas no entanto, experimentaram maiores mudanças na abundância relativa de espécies. Então, “diversidade estabiliza função, não diversidade” (McNaughton 1977). McNaughton argumentou que de fato, foram as respostas compensatórias das espécies na comunidade mais diversa que causaram estabilidade da função e mudança na abundância relativa das espécies. Ele ainda enfatizou a importância de espécies especialistas para o comportamento da comunidade inteira, explicitamente declarando que “a estabilidade das propriedades funcionais da comunidade é

uma consequência das propriedades adaptativas das espécies constituintes”, não propriedades emergentes.

Em 1981, Yodzis intensificou o paradoxo mostrando que modelos estruturados de relações de teias tróficas compiladas, com forças de interação plausíveis foram mais estáveis que teias tróficas randomicamente construídas (Yodzis 1981). Embora os primeiros dados de teias alimentares que Yodzis utilizou para estruturar seu modelo estivessem incompletos, os dados refletiam relações reais de alimentação. Seus resultados indicaram que a força das interações foram provavelmente cruciais para a estabilidade, porém o processo ainda não era totalmente elucidado.

Em outro exemplo de trabalho empírico, Dave Tilman realizou um experimento para separar a estabilidade medida pela resposta dos componentes individuais de uma comunidade para estabilidade medida pela resposta do sistema inteiro (Tilman 1996). Isso leva de volta à ênfase de McNaughton, que comunidades diversas podem preservar funções quando sofrem distúrbios, mas fazem isso através de mudanças abruptas no número de espécies. Sua ideia foi construída através de uma visão estocástica do mundo, na qual distúrbios contínuos e repetidos afetam a comunidade, e a estabilidade é medida pelo tamanho das flutuações na resposta das espécies ou na resposta da comunidade inteira. Em comunidades mais diversas, espécies individuais podem flutuar mais, no entanto, a comunidade como um todo “amortece” essas flutuações. Para suporte teórico, Tilman voltou a um resultado obtido por May derivado da Teoria estocástica: com o aumento do número de competidores em uma comunidade, a variância das espécies individuais aumenta enquanto a variância das espécies combinadas permanece a mesma. Contrastando a estabilidade medida para espécies individuais com estabilidade medida em comunidade agregada, o argumento de Tilman tenta reconciliar as visões diferentes sobre a relação entre diversidade e estabilidade (May 1973; May 1974).

Se a diversidade e estabilidade são positivamente correlacionadas como as

evidências empíricas tem indicado, então algo mais deve estar acontecendo do que simplesmente o aumento no número de espécies e o número de vias. Algo fundamental foi perdido nos argumentos anteriores e é essa lacuna que as abordagens atuais tentam preencher.

### **Diferentes definições de diversidade e estabilidade**

O número de estudos empíricos relacionados ao tema tem crescido nos últimos tempos e cada novo estudo oferece uma nova definição de diversidade e estabilidade. Algumas por exemplo envolvem a supressão de oscilações destrutivas (Elton 1958), ou um fluxo de energia não interrompido através da teia trófica (MacArthur 1955). Em 1997, foram catalogadas 167 definições de estabilidade (Grimm & Wissel 1997). Essa infinidade de definições torna difícil tirar conclusões gerais a partir dos estudos. Enquanto a maioria delas de alguma forma se relacionam às comunidades “permanecendo as mesmas”, por um longo tempo ou em face algum distúrbio é razoável pensar que permanecer as mesmas significa coisas diferentes para diferentes comunidades. Uma comunidade pode ser estável segundo uma definição e instável segundo outra. Por exemplo, uma comunidade de plantas pode preservar a biomassa efetivamente em resposta à seca e mesmo assim muitas espécies serem perdidas (McNaughton 1977). Além disso, uma comunidade pode ser estável a um tipo de distúrbio, mas não a outro. Por exemplo, uma comunidade de planta diversa pode ser mais estável contra queimadas do que uma comunidade simples, enquanto a diversidade não tem efeito na defesa contra invasões por outras espécies (MacDougall 2005).

Definições de estabilidade na ecologia podem ser classificadas geralmente em duas categorias - as que são baseadas na estabilidade dinâmica dos sistemas (resiliência), e as que são baseadas na habilidade do sistema de resistir às mudanças (resistência) (McCann 2000). As principais definições gerais de estabilidade são sumarizadas no Quadro 1. Apesar do elevado número de definições a teoria

ecológica tende tradicionalmente a confiar no pressuposto de que um sistema é estável se, e somente se, for governado por dinâmicas de equilíbrio estáveis. A natureza variável da dinâmica populacional encontrada em campo e em experimentos de laboratório levou os experimentalistas a

utilizar medidas de variabilidade como índices da estabilidade do sistema. Essa descontinuidade entre experimentos de estabilidade e teoria baseada no equilíbrio tem tornado difícil unir teoria e experimentos no debate diversidade – estabilidade.

### Quadro 1. Definições de estabilidade

Termo	Definição
<b><i>Definições de estabilidade dinâmica</i></b>	
Estabilidade de Equilíbrio	Uma medida discreta que considera um sistema estável se ele retorna ao seu equilíbrio após uma pequena perturbação. Um sistema estável, por conseguinte, não apresenta variabilidade na ausência de perturbação.
Estabilidade Geral	Uma medida que assume que a estabilidade aumenta à medida que o limite inferior da densidade populacional move-se para mais longe de zero. Sobre uma dinâmica de não – equilíbrio, esses limites para a dinâmica da população geralmente implicam uma diminuição da variação da população.
Variabilidade	A variância na densidade populacional ao longo do tempo, frequentemente medida como o coeficiente de variação. Comum em testes experimentais de estabilidade.
<b><i>Definições de estabilidade de resiliência e resistência</i></b>	
Resiliência de Equilíbrio	Uma medida da estabilidade que assume que a estabilidade do sistema aumenta de acordo que o tempo requerido para retornar ao equilíbrio, após uma perturbação, diminui. A resposta rápida significa que um sistema recua rapidamente de volta ao seu estado de equilíbrio.
Resiliência Geral	Uma medida de estabilidade que assume que a estabilidade do sistema aumenta à medida que o tempo de retorno à solução de equilíbrio/não-equilíbrio, após uma perturbação, diminui. A resposta rápida significa que um sistema recua rapidamente de volta para o seu equilíbrio estado de equilíbrio/não-equilíbrio
Resistência	Uma medida do quanto uma variável muda após a perturbação. Frequentemente usada como uma medida discreta, a qual avalia a capacidade de uma comunidade resistir à invasão (isto é, se um invasor falhar, a comunidade resiste a invasão).

A estabilidade pode ser definida de tal modo que a estabilidade aumente de acordo que a densidade populacional se mova para mais longe das densidades extremamente baixas ou altas. Essa é uma definição mais geral, incluindo dinâmicas de equilíbrio e não - equilíbrio bem como inserindo a definição de permanência (uma população é considerada permanente se o limite inferior de sua densidade é maior que zero). Por causa da definição geral de estabilidade implicar decréscimo na variabilidade da população ou densidade das comunidades (devido a maiores limites na densidade), ela é estreitamente relacionada às medidas de

estabilidade em campo, as quais tendem a depender da variabilidade na densidade populacional ou da comunidade como uma medida de estabilidade. Pode-se também estender resiliência de equilíbrio para uma forma menos restritiva, biologicamente definindo resiliência como o tempo de retorno após uma perturbação de um equilíbrio. Em um sistema não linear não há razão para acreditar que um equilíbrio que atrai fracamente em uma direção (próxima ao equilíbrio), também atraia fracamente para longe do equilíbrio.

Além das diversas definições de estabilidade, existem também diferentes

formas de se definir diversidade, e esse elevado número é igualmente problemático. A definição mais simples de diversidade é o número de espécies em uma comunidade, ou riqueza de espécies. Para comunidades reais, essa definição deve ser estendida para algo que inclua grupos funcionais ou guildas, assim como o número de espécies em diferentes níveis tróficos. Diversidade também pode incluir informação adicional sobre a força de interação entre as espécies, ou o número de possíveis interações diretas entre as espécies que são realizadas (conectância). Estendendo ainda mais, diversidade pode incluir informação filogenética, com espécies evolutivamente divergentes contribuindo mais para a diversidade do que as espécies evolutivamente mais relacionadas (Webb *et al.* 2002).

Stuart Pimm enfatizou que as múltiplas definições de diversidade e estabilidade fazem qualquer tentativa de sintetizar os estudos empíricos e teóricos impossível (Pimm 1984). Então, ele propôs quatro tipos de estabilidade: resistência ao impacto inicial do distúrbio, resiliência medida pelo tempo para se recuperar do distúrbio, persistência de espécies em uma comunidade e variabilidade na densidade de espécies. Ele também categorizou diferentes tipos de complexidade (diversidade): o número de espécies, a força de interação entre elas ( $\alpha$ ), a conectância (C), e a uniformidade de espécies. Misturando e combinando diferentes definições de estabilidade e diversidade, muitas relações podem ser obtidas. Enquanto isso certamente ajuda a ter sentido a partir da confusão, pelo menos entre resultados teóricos, ainda existem lacunas maiores entre as abordagens teóricas e empíricas.

### **Novos paradigmas**

Poderíamos pensar que uma comunidade está estável apenas pela ausência de distúrbios, porém, as comunidades são dinâmicas, organismos morrem, nascem e energia e nutrientes fluem ao longo destas. O fato é a velocidade com que essas mudanças ocorrem, por exemplo: se as comunidades não sofrem nenhuma

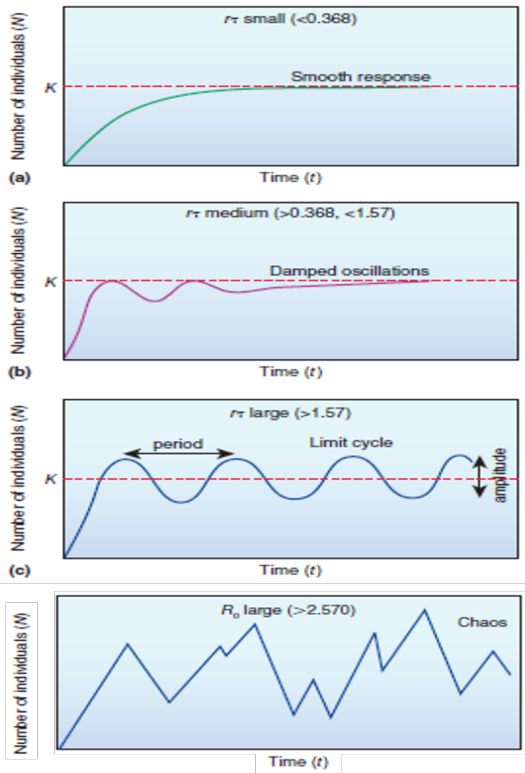
perturbação estas mudanças ocorrem devagar. Devido às interações entre as espécies, sistemas podem mudar mesmo na ausência de perturbações ambientais, e essas mudanças são resultados das dinâmicas populacionais de cada espécie (Ives & Carpenter 2007). A abundância relativa das espécies é influenciada por suas interações com outras espécies e com o meio em que vivem. Assim, as dinâmicas populacionais incluem as interações entre espécies como por exemplo, a competição, predação, mutualismo, comensalismo, herbivoria, parasitismo, entre outras; além das respostas dessas espécies a temperatura, precipitação, vento, pH do solo, entre outras características abióticas (Stiling 2012).

Considerando essas interações, as populações apresentam flutuações em suas dinâmicas podendo crescer até atingir a capacidade de suporte (K) e se manter constante nesse limite (Figura 1a), ou elas podem sofrer oscilações até que a capacidade de suporte seja atingida com o tempo (Figura 1b). As populações também podem ter oscilações estáveis em torno de K, mas nunca atingir um equilíbrio (Figura 1c), ou as populações podem ter um crescimento complexo não apresentando um padrão, isso é conhecido como "caos" (Figura 1d). Portanto a variação nas dinâmicas das populações faz com que as comunidades persistam ao longo do tempo. Estas variações impulsionadas pelas interações bióticas e abióticas fornecem respostas diferentes das espécies ao ambiente (McCann 2000). Partindo destes princípios, começou-se a pensar que a estabilidade em comunidades estaria mais relacionada à variabilidade dessas interações espécie-ambiente e espécie-espécie do que com a diversidade (número de espécies) em si.

### **Interações espécie-espécie e espécie-ambiente**

Segundo Ives (2007) uma comunidade formada por 100 espécies todas idênticas em qualquer sentido, não é diferente de uma comunidade formada por apenas uma espécie. E neste sentido determinar como a diversidade afetaria a estabilidade só faria

sentido se incluíssemos a pergunta: como as espécies diferem? (Hooper et al. 2005), assim se medíssemos as diferenças entre as espécies de certa forma estaríamos prevendo a estabilidade (Ives 2007). Portanto, as interações entre as espécies, devem ser importantes na manutenção e podem promover a persistência de diversas comunidades.



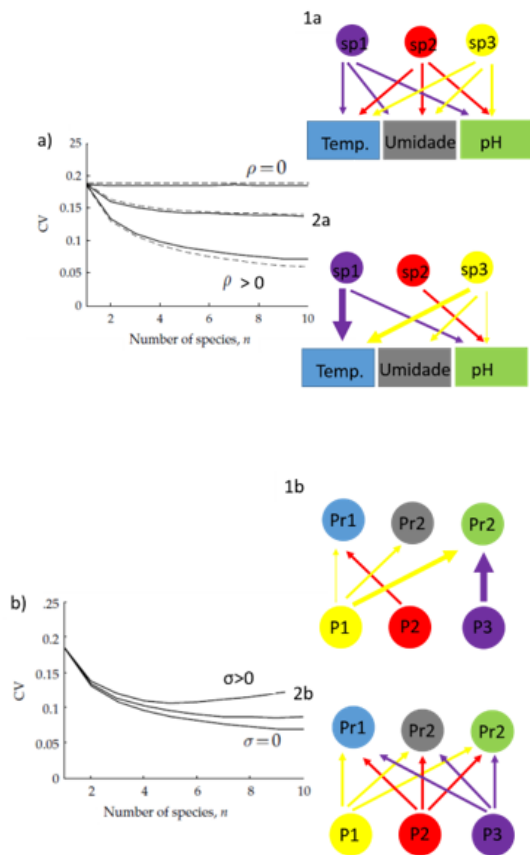
**Figura 1.** Adaptada de Stiling (2012). Tipos de flutuações nas dinâmicas populacionais. Crescimento populacional (number of individuals -N) em função do tempo (time-t).  $r$  = taxa intrínseca de crescimento e  $\tau$  o desfasamento temporal.  $R_0$  = taxa de crescimento de populações discretas.  $K$  = capacidade de suporte.

Para entender essa questão foi proposto um modelo de dinâmica de comunidades criado a partir de interações de pares de predador-presa (Ives et al. 2000). A matemática que está baseada o modelo foi proposta pela primeira vez por May (1973) para comunidades simples e aleatórias, e agora foi re-derivado para sistemas com vários

níveis tróficos por Ives et al. (2000). Neste modelo estão incluídas além de outras, a variável que explica as respostas espécie-ambiente ( $\rho$ ) e a variável que explica as forças de interação espécie-espécie ( $\sigma$ ).

Na figura 2 considere o caso (a) em que as espécies de predador-presa podem diferir em como elas respondem a variabilidade ambiental. Quando temos  $\rho=0$  as espécies respondem de forma igual ao ambiente, nesse modelo, se aumentarmos o número de espécies (diversidade) o coeficiente de variação (CV) não muda, ou seja, a diversidade de espécies em uma comunidade não afeta a estabilidade (Fig. 2-1a). Já se espécies são de alguma forma diferente, ou seja, se as espécies respondem ao ambiente diferentemente ( $\rho>0$ ) isto pode conferir estabilidade, pois o CV diminui. Então nesse exemplo se aumentarmos a diversidade aumentamos a estabilidade (Fig. 2-2a). Já no caso (b) pares predador-presa podem diferir em suas forças de interação. Se as espécies diferem em suas forças de interações ( $\sigma>0$ ), aumentando o número de espécies o CV aumenta e assim a estabilidade diminui (Fig. 2-1b). Portanto, o efeito da diversidade sobre a estabilidade depende de as espécies terem forças de interação iguais entre si,  $\sigma=0$  (Fig. 2-2b).

Um desses resultados nos intriga: como aumentar a diversidade de espécies com forças de interações diferentes entre si pode diminuir a estabilidade em um ambiente? May (1973) já havia encontrado resultado semelhante em seus modelos com comunidades aleatórias; o autor explicou que o aumento da riqueza de espécies poderia selecionar os tipos de força de interação em uma comunidade, e se essa “seleção” favorecesse as interações fortes, as comunidades com muitas interações deste tipo tenderiam a ser instáveis e colapsar sistemas mais simples. Já em 1973, May alertou sobre a importância das forças de interações em uma comunidade e mais recentemente em um trabalho feito por McCann et al. (1998) os autores sugerem que as interações de fracas a intermediárias são essenciais para manter o equilíbrio, a persistência e a estabilidade da comunidade.



**Figura 2.** Adaptado de May (2007). Estabilidade X diversidade para os casos a e b. Eixo y: coeficiente de variação (CV). Quanto menor o CV maior a estabilidade. (a) relação espécie-ambiente. (b) relação espécie-espécie.  $\rho=0$  espécies respondem de forma igual ao ambiente.  $\sigma=0$  espécies têm a mesma força de interação.

### Forças de interação

Por muito tempo os ecossistemas eram vistos como uma cadeia alimentar linear. Esta visão começou a ser mudada e atualmente a vemos como teias alimentares formadas por assembleias interligadas através de diversas interações; além disso, as estruturas naturais das teias começaram a ser vistas como importantes para a estabilidade (McCann 2000). Para isso, novas abordagens foram feitas e estas incorporaram as teias tróficas em seus modelos. O resultado encontrado é que o aumento da diversidade de recursos pode aumentar a estabilidade em uma teia trófica

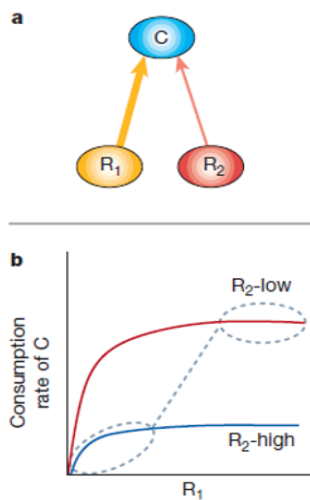
quando a distribuição das forças de interação entre recursos-consumidores for desviada para as forças de interações fracas (Figura 3).

De um modo simplificado, para melhorar nossa compreensão, podemos pensar em uma cadeia alimentar considerando apenas um consumidor interagindo com dois recursos (como na figura 3a). Nesta simples teia trófica temos uma forte interação entre o consumidor e um dos recursos (C-R1), essa interação está acoplado a uma fraca interação entre o outro recurso e o mesmo consumidor (C-R2). Essa relação na teia trófica garante que os recursos covariem negativamente. Por exemplo, quando há alta abundância de R2 o consumo de R1 por C é menor, já quando há baixa abundância de R2 o consumo de R1 por C é alto (Figura 3b). Deste modo, a interação fraca (C-R2) dirige as respostas diferenciadas das espécies (C-R1). Montando essas relações em conjunto, vemos que a assincronia em abundâncias de recursos aciona uma resposta em forma de sigmoide (linha tracejada na fig. 3b), isto é o que os ecólogos chamam de uma resposta funcional do tipo III que tem o efeito de libertar uma presa, no caso R1, a partir de fortes pressões de consumo quando a presa está em baixas densidades, e, assim, a interação fraca amortece o potencial oscilatório da interação forte C-R1.

Essas discussões não só são válidas para as cadeias alimentares simples, como também para teias tróficas mais complexas com um número maior de interações. Kokkoris et al. (1999) em um trabalho que demonstrou como a força de interação pode mudar a competição em comunidades, mostrou que em comunidades maiores com teias mais complexas há uma menor quantidade média de interações fortes.

Assim, as interações fracas têm dois mecanismos de estabilização: em primeiro lugar, o efeito da interação fraca gera uma covariância negativa e promove a estabilidade ao nível da comunidade; em segundo lugar, esta covariância garante que os interagentes fracos amortecem o potencial desestabilizador das interações fortes (McCann 2000). Portanto, o tipo de força das interações em teias tróficas é

importante, pois, se as distribuições são desviadas para as interações fracas, parece então, que esse tipo de interação estabiliza as comunidades naturais (McCann et al. 1998; McCann 2000). Um terceiro mecanismo pode ser demonstrado pelo trabalho de Iles et al. (2016), na qual as interações fracas determinam o quanto fortemente as perturbações se propagam em um ambiente e a prevalência desse tipo de interação em uma comunidade atenua os efeitos das perturbações. Além de estabilizar as comunidades, as interações fracas podem fazer com que estas sejam mais resistentes à invasão (Kokkoris et al. 1999).



**Figura 3.** (McCann 2000) Interações entre dois recursos e um consumidor. (a) um diagrama alimentar simples que descreve uma forte interação entre recurso e consumidor (C-R1), acoplado a uma fraca interação entre consumidor e recurso (C-R2). (b) as taxas de consumo de R1 por parte do consumidor C em duas densidades diferentes de R2.

### Invasões biológicas

Invasões biológicas são importantes preditoras de estabilidade em um local. Quando ocorrem invasões, a estabilidade pode ser medida como a possibilidade que um invasor é bem sucedido, ou o número de extinções que possam acontecer caso o invasor for bem sucedido (Ives & Carpenter 2007). Nesse sentido é muito importante

entender a estrutura das comunidades e mais ainda das teias tróficas e como as interações nessas teias acontecem.

As forças de interação entre as espécies são determinantes importantes da estrutura da comunidade (McCann et al. 1998). Essas forças de interação podem afetar o sucesso da invasão de espécies em um ambiente (Kokkoris et al. 1999). Muito pouco se sabe sobre os tipos de comunidades que podem ou não serem invadidas, além do fato que todas as comunidades parecem ser invadidas de alguma forma (Crawley 1987). O conceito de invasibilidade por muito tempo ficou ligado à noção de que quanto mais interações fortes entre as espécies nativas que já existiam no ambiente ocorressem, menor era a chance daquele ambiente ser invadido (Kokkoris et al. 1999). Porém, resultados de outros estudos demonstraram que a conclusão foi oposta: comunidades mais difíceis de serem invadidas eram aquelas que apresentavam mais interações de intermediárias a fracas entre as espécies nativas (Kokkoris et al. 1999). Novamente, além de estabilizar as comunidades, as interações fracas podem fazer com que estas sejam mais resistentes à invasão.

### Conclusão

A relação entre diversidade e estabilidade não é tão simples de se explicar ou compreender. De forma mais exata há muitas relações entre diversidade e estabilidade; muitas definições de estabilidade, muitas definições de diversidade e dependendo de qual definição é usada diferentes efeitos são esperados dependendo de como as espécies diferem. Portanto, a questão não é a forma como o número de espécies em uma comunidade afeta sua estabilidade, mas como as diferenças entre várias espécies influenciam a estabilidade, como essas diferentes espécies interagem e principalmente a força das interações entre elas. Ao contrário do que se poderia esperar, as interações fracas desempenham um papel primordial na manutenção da estabilidade dos ecossistemas.

## Agradecimentos

Ao professor Hugo Sarmiento pela disciplina Ecologia Teórica e aos outros grupos pela revisão do texto.

## Referências

- Crawley, M. (1987). What makes a community invulnerable in colonization, succession and stability?. Ed. AJ Gray, MJ Crawley and PJ Edwards Blackwell scientific Publications. Oxford.
- Elton, C.S. (1958). The ecology of invasions by plants and animals. Methuen, London, 18.
- Grimm, V. & Wissel, C. (1997). Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*, 109, 323-334.
- Hooper, D.U., Chapin, F., Ewel, J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S. et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs*, 75, 3-35.
- Iles, A.C., Novak, M., Roelke, D.L. & Bronstein, J.L. (2016). Complexity Increases Predictability in Allometrically Constrained Food Webs. *The American Naturalist*, 188, 000-000.
- Ives, A.R. (2007). Diversity and stability in ecological communities. *Theoretical Ecology*, 98-110.
- Ives, A.R. & Carpenter, S.R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *science*, 317, 58-62.
- Ives, A.R., Klug, J.L. & Gross, K. (2000). Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 3, 399-411.
- Kokkoris, G., Troumbis, A. & Lawton, J. (1999). Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecology Letters*, 2, 70-74.
- Lodge, D.M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8, 133-137.
- MacArthur, R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *ecology*, 36, 533-536.
- MacDougall, A.S. (2005). Responses of diversity and invasibility to burning in a northern oak savanna. *Ecology*, 86, 3354-3363.
- May, R. (2007). *Theoretical ecology: principles and applications*. Oxford University Press on Demand.
- May, R.M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press.
- May, R.M. (1974). Ecosystem patterns in randomly fluctuating environments. *Progress in theoretical biology*, 3, 1-50.
- McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G.R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794-798.
- McCann, K.S. (2000). The diversity–stability debate. *Nature*, 405, 228-233.
- McNaughton, S.J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 515-525.
- Pimm, S.L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307, 321-326.
- Ricciardi, A. & Rasmussen, J.B. (1999). Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13, 1220-1222.
- Stiling, P. (2012). *Ecology: global insights and investigations*. McGraw-Hill Higher Education.
- Tilman, D. (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350-363.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 475-505.
- Yodzis, P. (1981). The stability of real ecosystems. *Nature*, 289, 674-676.



# TEORIA METABÓLICA DA ECOLOGIA E A PREDIÇÃO DOS EFEITOS DO AUMENTO DA TEMPERATURA GLOBAL EM ECOSISTEMAS AQUÁTICOS

Brayan Sousa<sup>1</sup> & Michaela Melo<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Paulo, Brasil

## Resumo

A Teoria Metabólica da Ecologia (TME) prediz a relação entre o metabolismo, temperatura, tamanho corporal e estequiometria dos elementos, sendo suas previsões aplicadas a todos os níveis da organização ecológica. Vários trabalhos se apropriam dos conceitos e previsões da TME para estudar os padrões de biodiversidade de espécies, crescimento e densidade populacional, fluxo de energia e materiais, entre outros. Aqui, revisamos alguns trabalhos que aplicam a TME em estimativas de fluxo de energia e materiais e que avaliam as possíveis implicações do aquecimento global para o balanço metabólico de ecossistemas aquáticos. De forma geral, o aumento da temperatura no cenário do aquecimento global causaria um aumento nas taxas de produção primária e respiração, porém o incremento nas taxas de respiração seriam maiores. Segundo a TME, as taxas metabólicas são afetadas pela temperatura a nível individual, repercutindo no balanço metabólico assim como nos fluxos de energia e de materiais de todo o ecossistema.

## Introdução

A variedade e complexidade dos ecossistemas existentes, incluindo as suas estruturas biológicas, composições químicas, fluxos de energia e materiais, processos populacionais e diversidade de espécies dependem do metabolismo dos organismos que compõe as comunidades. O metabolismo pode ser definido como uma rede complexa de reações bioquímicas catalisadas por enzimas usadas na síntese de substratos e degradação de produtos celulares; apesar de ser um processo estritamente biológico, é regido por princípios químicos e físicos de

transformação de matéria e energia (Brown *et al.* 2004). Através do metabolismo os organismos obtêm energia, geralmente solar para os autotróficos e de compostos orgânicos para os heterotróficos, a transformam e a alocam nas mais diversas funções biológicas: biossíntese, contração muscular, respiração celular, condução nervosa, entre outras.

A Teoria Metabólica da Ecologia (TME) proposta por Brown e colaboradores (2004) prevê os efeitos do tamanho corporal e temperatura ambiental sobre o metabolismo dos organismos, e como o metabolismo de um único indivíduo afeta os reservatórios e os fluxos de materiais e energia em todos os níveis da organização ecológica, populações, comunidades e ecossistemas. Desde o início do século passado é conhecido que a maioria das características dos organismos, como morfologia, fisiologia e ecologia, variam com seu tamanho corporal (Kleiber 1932; Huxley 1932). A temperatura é outro importante fator que influencia as atividades dos organismos sendo que as taxas de reações bioquímicas, taxa metabólica e as taxas de todas as atividades biológicas aumentam exponencialmente com o aumento da temperatura (Gillooly *et al.* 2001). A estequiometria dos elementos químicos, também é apontada pela TME como outro fator modulador das taxas metabólicas. Em ecologia, a estequiometria refere-se às as quantidades, proporções ou taxas de elementos em diferentes entidades, como por exemplo, nos organismos ou em seus ambientes. A estequiometria é causa e consequência da variação na composição dos elementos entre organismos e entre os organismos e seus ambientes, ou seja, os organismos controlam a estequiometria dos elementos no ambiente devido ao seu uso, da mesma forma que a concentração dos

elementos na natureza afeta a estequiometria dos elementos de cada organismo (Sterner & Elser 2002).

Através de cálculos alométricos teóricos e comparação com dados empíricos, a TME consegue prever a atividade metabólica dos organismos não apenas a nível individual, mas em todos os níveis da organização ecológica: populações, comunidades e ecossistemas inteiros. As inclinações das retas dos cálculos alométricos indicam a energia de ativação das taxas metabólicas, ou seja, a energia mínima necessária para a reação enzimática, sendo a inclinação relacionada com a sensibilidade à temperatura. Os valores teóricos calculados e propostos são de  $\frac{3}{4}$  e  $\frac{1}{4}$  dependendo da taxa metabólica analisada (produção primária ou respiração, por exemplo - Kleiber, 1932; Huxley 1932).

A teoria é bastante robusta e desde a sua publicação em 2004 fundamentou diversos outros trabalhos teóricos e empíricos em Ecologia, como em estimativas da diversidade de espécies (Hawkins *et al.* 2007; Gillooly & Allen 2007), produtividade primária (Kerkhoff *et al.* 2005), fluxos de energia (Shramski *et al.* 2015), entre outros. Este trabalho tem como objetivo realizar uma breve revisão dos trabalhos que aplicaram a TME em estimativas de fluxo de energia e materiais para avaliar as possíveis implicações do aquecimento global nas taxas metabólicas de ecossistemas aquáticos e consequências para as previsões da TME.

### **Teoria metabólica e o aquecimento global**

A TME, entre outras previsões, nos fornece informações sobre o efeito da temperatura nas taxas metabólicas dos organismos e como que essa afetam o fluxo de energia e materiais em uma escala ecossistêmica. Portanto, em um cenário de mudanças climáticas globais, o aquecimento poderia afetar as previsões teóricas propostas pela teoria. Nesse sentido, apresentamos estudos que analisam o efeito do aumento da temperatura sobre o balanço metabólico de ecossistemas marinhos e de água doce - taxa de fixação de carbono pela fotossíntese

e de remineralização pela respiração - uma vez que o carbono é a moeda de troca para descrever padrões de biomassa, abundância e diversidade, e assim as possíveis variações nos fluxos de carbono implicariam mudanças nas taxas metabólicas.

O oceano é um compartimento primordial no ciclo de carbono global, sendo os balanços de carbono dependentes das taxas de absorção de CO<sub>2</sub> dissolvido pelas algas planctônicas, que são responsáveis por 50% da produtividade primária global (Field *et al.* 1998). Apesar disso, em vastas áreas do oceano epipelágico, a produção de CO<sub>2</sub> excede a fixação, ou seja são fontes de CO<sub>2</sub> para atmosfera (heterotróficos), sendo esses compartimentos fundamentais no ciclo do carbono global.

López-Urrutia e colaboradores (2006) analisaram não só o efeito da temperatura e tamanho corporal, mas também avaliaram o efeito da radiação fotossintética ativa sobre o metabolismo dos organismos autotróficos marinhos. Eles observaram que seus estudos empíricos suportam a TME, que prevê um escalonamento de temperatura diferencial entre organismos heterotróficos e autotróficos, com energias de ativação diferentes: 0,32 eV (eletrovolt  $\sim 1/4$ ) para os autotróficos e 0,65 eV para heterotróficos. Ainda, em um cenário de aumento das temperaturas, haverá aumento nas taxas de produção fitoplanctônica e de respiração heterotrófica, sendo que a respiração aumentaria relativamente mais do que a produção. Com o aumento das temperaturas do oceano previstas pelo aquecimento global, ocorrerá um *feedback* negativo sobre as comunidades planctônicas oceânicas que emitirão mais CO<sub>2</sub>, agravando os efeitos antropogênicos do aquecimento global. Outro trabalho também observou resultados semelhantes, sobre o efeito da temperatura nas taxas de produção bacteriana e nas relações com seus predadores, e seu impacto nos fluxos de biomassa na teia trófica microbiana (Sarmiento *et al.* 2010).

Já os sistemas aquáticos continentais apesar de contribuírem com apenas uma pequena fração da superfície terrestre (cerca de 3% de todos os continentes - Downing *et al.*

2006), são compartimentos altamente ativos no ciclo global do carbono, sendo responsáveis pelo processamento do carbono de origem terrestre e de seu transporte para os oceanos (Cole *et al.* 2007). Apesar da importância do ciclo do carbono na regulação do clima global, através das concentrações de CO<sub>2</sub> atmosférico, não é claro como as mudanças climáticas afetariam o balanço entre produção primária e respiração, principalmente em uma escala ecossistêmica.

Em mesocosmos de água doce, foi simulado o efeito do aumento da temperatura sobre a capacidade de absorção de CO<sub>2</sub> atmosférico (Yvon-Durocher *et al.* 2010). Eles usaram tanques com comunidade pré-estabelecidas de macrófitas, pequenos invertebrados e organismos planctônicos, e submeteram-nos a temperaturas elevadas (+ 4°C em relação a temperatura ambiente - de acordo com as estimativas de aumento de 3-5 graus para 100 anos do Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas - IPCC 2007), fizeram medidas de oxigênio dissolvido na água e de intensidade luminosa que foram usadas para o cálculo das taxas de produção primária líquida (PPL), produção primária bruta (PPB) e respiração total. Os resultados mostraram um aumento da produção primária líquida (PPL), da produção primária bruta (PPB) e da respiração total com o aumento da temperatura, sendo as energias de ativação encontradas semelhantes aos previstos pela TME (PPL: 0.41 eV e previsto de 0.32 eV; PPB de 0.45 eV; respiração 0,63 eV, previsto 0,65 e V – Allen *et al.* 2005 e Gillooly *et al.* 2001). Note-se que a energia de ativação da respiração é sempre maior que a da produção primária, por isso, apesar das elevadas taxas de ambas, PPB e respiração, a respiração aumenta proporcionalmente mais que a produção nos tratamentos com aquecimento. De maneira geral, os mesocosmos funcionaram como sumidouros de CO<sub>2</sub>, porém observou-se que aqueles aquecidos apresentaram pelo menos em alguns meses do ano, valores maiores que 1, indicando que esses eram fontes de CO<sub>2</sub> para atmosfera. A abordagem revelou que ocorreu um mecanismo,

impulsionado pelas taxas metabólicas a nível individual, que determinou o efeito da temperatura sobre o balanço metabólico de ecossistemas inteiros.

### **Estequiometria e metabolismo**

Apesar de ter considerado a estequiometria como um importante regulador do metabolismo individual, a TME (Brown *et al.* 2004) não propôs cálculos teóricos para prever seu efeito sobre as taxas metabólicas. Dentre todas as implicações levantadas pela teoria, a relação entre estequiometria e metabolismo, de longe foi a menos estudada. A integração da estequiometria ecológica e da TME na ciclagem de nutrientes em escala populacional, por exemplo, demonstraram que alocação de recursos para produção de descendentes pode variar se houver crescimento exponencial ou se estão próximos da capacidade de suporte do meio (Allen & Gillooly 2009).

### **Conclusão**

Combinados, temperatura, tamanho corporal e disponibilidade de nutrientes podem restringir os processos metabólicos a nível individual e, assim, afetar o fluxo e armazenamento de energia e elementos nos ecossistemas aquáticos como demonstrado, podendo afetar os atributos populacionais, interações tróficas e diversidade de espécies. Em conclusão, o estudo do fluxo de energia e efeito do aumento das temperaturas sobre os ecossistemas nos ajudam ainda a prever como a ação antropogênica afeta os processos metabólicos a nível de indivíduos e como os processos ecossistêmicos são afetados: balanço metabólico, fluxos de energia e materiais e ciclos biogeoquímicos.

### **Agradecimentos**

Agradecemos ao professor Hugo Sarmiento por oferecer a disciplina Ecologia Teórica, com conteúdo rico e tão aplicável aos diversos campos da Ecologia. Agradecemos também aos colegas da disciplina que revisaram o texto.

## Referências

- Allen, A.P. & Gillooly, J.F. (2009). Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecology Letters*, 12, 369-384.
- Allen, A.P., Gillooly, J.J., Brown, J.H. (2005). Linking the global carbon cycle to individual metabolism. *Functional Ecology*, 19, 202-213.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771-1789.
- Cole, J.J., Prairie, Y.T., Caraco, N.F., Mcdwell, W.H., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., Duarte, C.M., Kortelainen, P., Downing, J.A., Middelburg, J.J.; Melack, J. (2007). Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*, 10, 171-184.
- Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, J.J., Duarte, C.M., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., Mcdowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M., Middleburg, J.J. (2006). The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology & Oceanography*, 51, 2388-2397.
- Field, C.B., Behrenfeld, M.J., Randerson, J.T., Falkowski, P.F. (1998). Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components. *Science*, 281(5374), 237-240.
- Gillooly, J.F. & Allen, A. P. (2007). Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using metabolic theory. *Ecology*, 88(8), 1890-1894.
- Gillooly, J.F., Charnov, E.L., West, G.B., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2001). Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417, 70-73.
- Hawkins, B.A., Albuquerque, F.S., Araújo, M.B., Beck, J., Bini, L.M., Cabrero-Sañudo, F.J., Castro-Parga, I., Diniz-Filho, J.A.F., Ferrer-Castán, D., Field, R., Gómez, J. F., Hortal, J., Kerr, J.T., Kitching, I.J., León-Cortés, J.L., Lobo, J.M., Montoya, D., Moreno, J.C., Olalla-Tárraga, M.A., Pausas, J.G., Qian, H., Rahbek, C., Rodríguez, M.A., Sanders, N.J. & Williams, P. (2007). A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology*, 88(8), 1877-1888.
- Huxley, J. S. (1932). *Problems of relative growth*. Methuen, London, UK.
- IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change (2007). Genova, Itália.
- Kerkhoff, A.J., Enguist, B.J., Elser, J.J., Fagan, W.F. (2005). Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 585-598.
- Kleiber, M. (1932). Body size and metabolism. *Hilgardia*, 6, 315-332.
- López-Urrutia, A., San Martín, E., Harris, R.P., Irigoien, X. (2006). Scaling the metabolic balance of the oceans. *PNAS*, 103, 8739-8744.
- Sarmiento, H., Montoya J.M., Vázquez-Domínguez, E., Vaqué, D., Gasol J.M. (2010). Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, 2137-2149.
- Schramski, J.R., Dell, J.M., Grady, J.M., Sibly, R.M., Brown, J. (2015). Metabolic theory predicts whole-ecosystem properties. *PNAS*, 112, 2617-2622.
- Sterner, R.W. & Elser, J.J (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton, London, UK.
- Yvon-Durocher, G., Jones, J.I., Trimmer, M., Woodward G. & Montoya, J.M. (2010). Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 365, 2117-2126.