

# ECOLOGIA TEÓRICA



foto: Hugo Sarmento

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

Universidade Federal de São Carlos  
(UFSCar)

- 2018 -



LISTA DE TRABALHOS:

***VALOR ADAPTATIVO INCLUSIVO E SELEÇÃO DE PARENTESCO***

Augusto Florisvaldo Batisteli & Marcelo Malisano Barreto Filho

***PROCESSOS ESTRUTURANTES DE COMUNIDADES ECOLÓGICAS :  
UMA REVISÃO E ANÁLISE CIENCIOMÉTRICA***

Pedro Ciarlini Junger, Edna Viviana Calpa Anaguano

***A TEORIA DE METAPOPULAÇÕES E SUAS APLICAÇÕES EM  
GENÉTICA E CONSERVAÇÃO***

Thais Silvana de Carvalho & Thais de Assis Angeloni

***EFEITOS DE POLUENTES NO CRESCIMENTO EXPONENCIAL DE  
MICRORGANISMOS AQUÁTICOS***

Jaqueline Carmo da Silva, Renan Castelhana Gebara & Suleiman Dauda

***REDES BIPARTIDAS: MINI REVISÃO E APLICAÇÕES ECOLÓGICAS***

Ariane Maria Leoni & Edgar Oliveira Vicente

***IMPORTÂNCIA DOS ESTUÁRIOS COMO BERÇÁRIO PARA PEIXES***

Diogo Fernandes Santiago

## 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 2018.

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

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

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

*São Carlos, 18 de Setembro de 2018*

*Hugo Sarmiento*

# VALOR ADAPTATIVO INCLUSIVO E SELEÇÃO DE PARENTESCO

Augusto Florisvaldo Batisteli<sup>ac</sup> & Marcelo Malisano Barreto Filho<sup>bc</sup>

<sup>a:</sup> Laboratório de Biodiversidade e Processos Microbianos

<sup>b:</sup> Laboratório de Ficologia

<sup>c:</sup> Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos

## Resumo

A seleção natural é a principal força motriz do processo evolutivo, beneficiando características que maximizam a capacidade dos organismos de deixar descendentes à próxima geração (*fitness*). No entanto, indivíduos de algumas espécies podem ser altruístas, ainda que isso os impeça de reproduzir momentânea ou definitivamente. Nessa revisão, nós abordamos as teorias do valor adaptativo inclusivo e da seleção de parentesco, as quais explicam essas aparentes exceções à teoria darwiniana. Segundo o conceito de valor adaptativo inclusivo, os altruístas podem aumentar seu *fitness* de forma indireta, proporcionando aumento na reprodução de indivíduos aparentados a eles. Certas condições favorecem evolutivamente o estabelecimento de relações altruístas, como o padrão de dispersão espacial da população, a presença de sinais morfológicos conspícuos de um genótipo ou de mecanismos de reconhecimento de prole. O valor adaptativo inclusivo tem sido corroborado por numerosas evidências empíricas, provendo explicação robusta para fenômenos complexos como a eussocialidade e a origem da multicelularidade.

## Introdução

A Teoria da Evolução proposta por Darwin (1859) sugere que as espécies tenham se diferenciado a partir de um ancestral comum. A principal força motriz desse processo é a seleção natural, segundo a qual os organismos mais bem adaptados ao ambiente são beneficiados, tendo sobrevivência e reprodução diferenciada em relação à média da população. Sendo assim, uma das premissas dessa teoria é de que cada organismo deve agir de modo a maximizar seu valor adaptativo (ou em

inglês, *fitness*), expresso pelo número de descendentes deixados à próxima geração.

Apesar de sua alta empregabilidade, a teoria da evolução por seleção natural, tal como foi proposta, não contemplava alguns casos particulares. Alguns organismos exibem comportamentos considerados altruístas, diminuindo seu *fitness* para beneficiar outros membros da espécie. Por exemplo, em certas espécies, indivíduos despendem tempo e energia cuidando da prole alheia (Garber, 1997; Manica & Marini, 2012). Em determinadas espécies eussociais, certas castas têm como papel único a defesa da colônia, abdicando da reprodução para arriscar a própria vida em defesa dos coespecíficos (Wilson, 1978; Qiu et al., 2017). Ainda, Fisher (1930) discute o paradoxo da coloração aposemática, como observado em larvas gregárias (e.g. mariposas e borboletas, ordem Lepidoptera) (Sillén-Tullberg, 1988); considerando que uma larva que tenha um sinal visual para indicar impalatabilidade precisa ser predada para que as demais se beneficiem dessa característica. Como explicar que esses traços possam ter sido evolutivamente selecionados se diminuem a sobrevivência dos indivíduos que os possuem? Casos como esses permaneceram durante décadas à margem da teoria de Darwin.

O objetivo dessa revisão é discutir os conceitos de valor adaptativo inclusivo e seleção de parentesco, promovendo uma breve contextualização histórica do surgimento dessas ideias, suas aplicações experimentais e limitações.

## Contexto histórico

Contemporâneo de Darwin, George J. Mendel ofereceu as bases para o entendimento de um aspecto fundamental no processo da evolução por seleção natural: a natureza genética da hereditariedade. No entanto, as leis de Mendel foram reconhecidas e difundidas

apenas em 1918, algumas décadas após a proposição da teoria da evolução. Fisher (1930) uniu as leis de Mendel à teoria darwiniana em sua obra *The genetical theory of natural selection*. Segundo as leis de Mendel, o grau de parentesco entre um parental e qualquer descendente direto é de 50%. O mesmo grau de parentesco pode, em média, ser observado entre irmãos completos. Esse grau de parentesco pode ser calculado para qualquer par de indivíduos dentro de uma população, gerando um valor  $r$  (coeficiente de parentesco de Wright, ou em inglês “Wright’s coefficient of relatedness”), que expressa a porcentagem de genes que dois organismos compartilham.

As bases sobre a evolução dos comportamentos classificados como altruístas sugeriam que eles tenham surgido em populações pequenas (Fisher 1930; Haldane 1955). Neste caso, a baixa viscosidade de uma população (i.e. baixas taxas ou amplitudes geográficas de dispersão) levaria a uma estrutura não aleatória entre os genótipos, condição reconhecida como essencial para que um comportamento altruísta evoluísse por seleção. No entanto, até então nem Fisher, nem Haldane tinham conseguido desenvolver um modelo que expressasse de maneira convincente como o comportamento poderia evoluir.

### Valor Adaptativo Inclusivo e Seleção de Parentesco

Willian Hamilton desenvolveu um modelo genético utilizando o coeficiente de parentesco de Wright (1930) e as ideias de Haldane, onde demonstrou que um alelo que favorece um comportamento altruísta poderia se espalhar para a população sob algumas condições. A regra de Hamilton (1964a) é expressada pela seguinte equação

$$rB - C > 0$$

onde  $r$  é o grau de parentesco entre o autor e o receptor do comportamento altruísta,  $B$  é o benefício trazido ao receptor pelo ato altruísta e  $C$  é o custo imposto ao autor pelo comportamento altruísta, sendo que  $B$  e  $C$  são expressadas

em unidades de prole sobreviventes. Quando o benefício ao receptor é maior que o custo trazido ao autor do ato altruísta, ou seja  $rB > C$ , o comportamento pode evoluir por seleção natural. Através desta equação, Hamilton introduziu o conceito de valor adaptativo inclusivo, ou *inclusive fitness*. *Inclusive fitness* pode ser definido como o ganho extra em valor adaptativo trazido ao autor, através do comportamento altruísta, pela sobrevivência do beneficiário (Fig. 1). *Fitness* direto é o ganho trazido ao autor pela reprodução pessoal e *fitness* indireto é o ganho extra em reprodução trazido pela sobrevivência do parente.



Figura 1. *Inclusive fitness*, a somatória de *fitness* direto e do *fitness* indireto.

O termo seleção de parentesco, ou em inglês *kin selection*, foi cunhado por Maynard Smith (1964), que utilizou a regra de Hamilton e o conceito de *inclusive fitness* para mostrar que comportamentos que são custosos aos indivíduos podem evoluir se os indivíduos são parentes e o ganho indireto ao autor é maior que os custos associados ao comportamento altruísta.

### Condições

Para que um traço evolua por seleção de parentesco, são requeridas condições ou mecanismos que promovam associações não aleatórias entre os genótipos (Hamilton, 1971). Ou seja, os comportamentos altruístas não são direcionados a indivíduos aleatórios da população. Estes mecanismos podem evocar o reconhecimento do parente e a viscosidade da população (Hamilton, 1964b). Por exemplo, populações com baixa viscosidade populacional tem mais chance de promover associações não aleatórias dentro de uma população, gerando uma estrutura espacial entre os genótipos. Mecanismos envolvidos com reconhecimento entre genótipos similares também podem promover associações de

genótipos (Hamilton, 1964b). Mais recentemente, o efeito da barba verde (“*the greenbeard effect*”) tem também sido descrito como um mecanismo que pode promover a seleção de parentesco. Neste caso, um traço conspicuo da população, como possuir uma “barba verde”, facilitaria associações altruísticas entre os genótipos mais aparentados (i.e. o comportamento altruísta é direcionada apenas a recebedores que também apresentem o traço) (Hamilton 1964b; Dawkins, 1976; West et al., 2010).

### Evidências empíricas

Os machos de martim-pescador-arlequim (*Ceryle rudis*) reproduzem-se a partir do segundo ano de vida. Durante o primeiro ano, podem ajudar seus pais a criarem irmãos (ajudantes primários) ou ajudar casais não aparentados a eles (ajudantes secundários). Os ajudantes primários entregam aproximadamente quatro vezes mais peixe aos casais ajudados do que os ajudantes secundários, o que reduz sua chance de sobreviver e de acasalar no próximo ano. Por isso, considerando apenas o *fitness* direto resultante da reprodução no segundo ano de vida, os ajudantes secundários tem melhor desempenho. No entanto, o *fitness* indireto obtido pelos ajudantes primários através da ajuda aos parentais garante a vantagem dessa sobre as outras duas estratégias (Fig. 2) (Reyes, 1984).

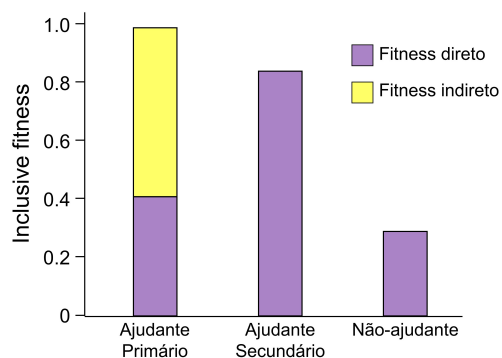


Figura 2. Inclusive fitness no martim-pescador-arlequim (*Ceryle rudis*). O inclusive fitness de machos que ajudam casais aparentados a eles (ajudantes primários) supera aquele dos ajudantes de casais não aparentados (ajudantes secundários) e os não-ajudantes devido ao *fitness* indireto. Adaptado de Reyes (1984).

A teoria da seleção de parentesco também tem sido proposta na elucidação de fenômenos complexos, como a evolução do comportamento social em Hymenoptera e da multicelularidade em Clorophyceae (Hamilton 1964b). Por exemplo, as abelhas possuem o sistema genético de determinação sexual do tipo haplodiploide. Neste tipo de reprodução, os machos se desenvolvem diretamente a partir do óvulo não fecundado, sendo, portanto, haploides, e as fêmeas são diploides, desenvolvendo-se a partir do zigoto. Em consequência, irmãs são 75% relacionadas entre si, 50% com suas filhas e filhos e apenas 25% com os irmãos. O sistema haplodiploide nos permite prever que irmãs preferem investir em suas irmãs ( $r = 0.75$ ) ao invés de seus próprios filhos ( $r = 0.5$ ). Além disso, outra predição é que os trabalhadores preferem investir em irmãs ( $r = 0.75$ ) ao invés de irmãos ( $r = 0.25$ ) (Hamilton, 1964b). Por outro lado, mães são esperadas a investir em filhos e filhas igualmente ( $r = 0.5$ ). Um estudo com a formiga da madeira *Formica exsecta* mostrou que rainhas produzem número igual de filhos e filhas, mas a razão sexual entre machos e fêmeas apresenta um viés na eclosão dos ovos. As trabalhadoras nas colônias reconhecem e destroem muitos dos óvulos colocados pela rainha que contém machos (Sundström et al., 1996).

No entanto, existem algumas limitações a respeito da hipótese haplodiploide como força motriz da eussocialidade. Por exemplo, colônias onde a rainha copula com mais de um macho apresentam parentesco  $r$  que varia entre as irmãs; além disso muitas espécies eussociais não são haplodiploides, como os cupins que são diploides (Nowak et al., 2010). Embora a eussocialidade tenha evoluído diversas vezes de forma independente em Hymenoptera, isto sempre ocorreu em linhagens ancestrais onde rainhas eram monogâmicas (Hughes et al. 2008). Por outro lado, Nowak et al. (2010) argumenta que o parentesco  $r$  não é um fator determinante para a evolução da eussocialidade, uma vez que muitas espécies com sistema haplodiploide ou com reprodução clonal não são eussociais. Nowak et al. (2010) desenvolveram um

modelo genético de seleção em uma colônia onde mães e toda a prole eram geneticamente idênticas (mais alto grau de parentesco  $r$ ) e encontrou que o parentesco alto é uma consequência da evolução do comportamento eussocial e não a força motriz da evolução da eussocialidade, como proposto por Hamilton (1964b). Recentemente, Liao et al. (2015) argumentaram que Nowak et al. (2010) estavam errados em dizer que parentesco não é um fator importante para a evolução da eussocialidade desde que o grupo não permitiu que o parentesco variasse em seu modelo. Liao et al. (2015) variaram o coeficiente de parentesco da colônia, permitindo que uma certa fração da prole fosse não relacionada à rainha, e encontraram que o grau de parentesco, em fato, é importante para a evolução do comportamento eussocial.

A clássica série evolucionária da microalga verde *Volvox* (classe Chlorophyceae) também pode ser um exemplo da seleção de parentesco (Hamilton, 1964b). Aqui, é possível que, no início da evolução da multicelularidade, a predação possa ter exercido importante pressão para formação das colônias (Ruiz-Trilo & Nedelcu, 2015). No entanto, acredita-se que a existência de múltiplas espécies e linhagens no mesmo ambiente implicava uma limitação à formação de grupos, já que cada um dos genótipos investia em seu próprio valor adaptativo ao invés do grupo (Durand et al., 2016). Nos últimos anos, tem sido proposto que um dos mecanismos envolvidos na associação não aleatória entre os genótipos dessas microalgas pode ter sido a ação de compostos espécie-cepa-específicos liberados controladamente no meio através do fenômeno da morte celular programada (MCP), ou, em inglês, *programmed cell death* (PCD). Essas substâncias, com efeitos distintos no valor adaptativo dos indivíduos, podem ter provido uma solução para o problema da homogeneização genética dos grupos, uma vez que os benefícios dos efeitos positivos se estenderiam apenas aos parentes (Durand et al., 2016). Dessa forma, é provável que os efeitos espécie-cepa-específicos da MCP (Durand et al., 2014) tenham homogeneizado a composição genética do

grupo, levando a uma grande relação genética entre os indivíduos sobre os quais a seleção de parentesco pode agir, favorecendo posteriormente a multicelularidade.

## Conclusão

A evolução do comportamento social altruísta foi um grande problema para a teoria de evolução de Charles Darwin. Fisher (1930) e Haldane (1955) foram os primeiros que propuseram que alguns fatores como populações pequenas, baixa viscosidade populacional e sistemas de acasalamento seriam importantes no agrupamento não aleatório de genótipos, o que poderia levar à evolução do comportamento altruísta. No entanto, somente em 1964 o modelo do valor adaptativo inclusivo de Hamilton foi capaz de explicar de maneira convincente como o comportamento altruísta evoluiu em castas não reprodutivas. Embora a hipótese haplodiploide apresente problemas para explicar alguns casos de eussocialidade (como o caso dos cupins diploides), a teoria da seleção de parentesco nas bases do modelo do fitness inclusivo de Hamilton continua sendo suportada por evidências empíricas, sugerindo que o grau de parentesco tem papel importante para a evolução do comportamento eussocial. Portanto, a teoria da seleção de parentesco continua sendo robusta para a explicação de uma vasta gama de comportamentos altruístas na biologia evolutiva.

## Agradecimentos

Agradecemos a CAPES pelas bolsas de mestrado (MMBF) e doutorado (AFB), aos(às) colegas de turma pelas valiosas discussões e revisão do manuscrito, e ao Prof. Dr. Hugo Sarmento pela orientação durante a disciplina.

## Referências

- Darwin, C. 1959. On the origin of species by means of natural selection. Murray, London.
- Dawkins, R. 1976. The selfish gene. Oxford University Press, New York.
- Durand, PM, Choudhury, R, Rashidi, A & Michod, RE. 2014. Programmed death in a unicellular organism has species-specific fitness effects. *Biology letters* 10:20131088.

- Durand, PM, Sym, S & Michod, RE. 2016. Programmed cell death and complexity in microbial systems. *Current Biology* 26:R587-R593.
- Fisher, RA. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press.
- Garber, PA. 1997. One for all and breeding for one: cooperation and competition as a tamarin reproductive strategy. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 5:187-199.
- Haldane, JBS. 1955. Population genetics. *New Biology* 18:34-51.
- Hamilton, WD. 1964a. The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of theoretical biology* 7:1-16.
- Hamilton, WD. 1964b. The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of theoretical biology* 7:17-52.
- Hamilton, WD. 1971. Geometry for the selfish herd. *Journal of theoretical Biology* 31:295-311.
- Hughes, WOH, Oldroyd, B.P., Beekman, M. & Ratnieks, FLW. 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science* 320:1213-1216.
- Liao, X, Rong, S & Queller, D. 2015. Relatedness, conflict, and the evolution of eusociality. *PLOS Biology* 13: e1002098.
- Manica, LT & Marini, MÃ. 2012. Helpers at the nest of White-banded Tanager *Neothraupis fasciata* benefit male breeders but do not increase reproductive success. *Journal of Ornithology* 153:149-159.
- Nowak, MA, Tarnita, CE & Wilson, EO. 2010. The evolution of eusociality. *Nature* 466:1057-1062.
- Qiu, HL, Zhao, CY & He, YR. 2017. On the molecular basis of division of labor in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: formicidae) workers: RNA-seq analysis. *Journal of Insect Science* 17:1-9.
- Reyer, HU. 1984. Investment and relatedness: a cost/benefit analysis of breeding and helping in the pied kingfisher (*Ceryle rudis*). *Animal Behaviour* 32:1163-1178.
- Ruiz-Trillo, I & Nedelcu, AM. 2015. *Evolutionary transitions to multicellular life: principles and mechanisms*. Springer.
- Sillén-Tullberg, B. 1988. Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution* 42:293-305.
- Smith, JM. 1964. Group selection and kin selection. *Nature* 201:1145-1147.
- Sundström, L, Chapuisat, M & Keller, L. 1996. Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test of kin selection theory. *Science* 274:993-995.
- West, SA & Gardner, A. 2010. Altruism, spite, and greenbeards. *Science* 327:1341-1344.
- Wilson, EO. 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*). *Journal of the Kansas Entomological Society*:615-636.
- Wright, S. 1930. Review of *The genetical theory of natural selection* by R. A. Fisher. *The Journal of Heredity* 21:349-356.



# PROCESSOS ESTRUTURANTES DE COMUNIDADES ECOLÓGICAS : UMA REVISÃO E ANÁLISE CIENCIOMÉTRICA

Pedro Ciarlini Junger<sup>1</sup>, Edna Viviana Calpa Anaguano<sup>2</sup>

1- Laboratório de Biodiversidade e Processos Microbianos (LMPB), Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos – SP, Brasil

2- Laboratório de Ecologia Teórica: Integrando Tempo, Biologia e Espaço (LET.IT.BE), Departamento de Ciências Ambientais, Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba – SP, Brasil

## Resumo

A ecologia de comunidades tem como objetivo principal entender os padrões de distribuição de espécies no espaço e no tempo. Nas últimas cinco décadas muitos avanços foram alcançados na ecologia de comunidades com a descrição de padrões e a formulação de teorias que descrevem os principais mecanismos responsáveis por estes padrões observados. No entanto, ao contrário de outras áreas como a genética de populações, a ecologia de comunidades carecia de uma teoria síntese que conciliasse todos os avanços científicos historicamente adquiridos. Neste contexto, surgiu o arcabouço teórico-conceitual do ecólogo Mark Vellend que formulou a Teoria de Comunidades Ecológicas. Nesta revisão apresentamos os quatro processos ecológicos fundamentais (Seleção, Deriva, Dispersão e Diversificação) na estruturação de comunidades ecológicas descritos por esta teoria, contextualizados com um breve histórico de ideias em ecologia de comunidades. Também demonstramos com dados cienciométricos, adquiridos por meio de uma revisão bibliográfica sistemática, o impacto científico deste arcabouço conceitual no campo da ecologia de comunidades. Por fim, apresentamos estudos de caso que mensuraram diretamente a importância relativa destes processos na estruturação de comunidades e discutimos as limitações desta estrutura ainda não ser amplamente aplicada à dados observacionais.

## Introdução

Padrões globais de distribuição geográfica da biodiversidade são objeto de curiosidade e investigação científica desde o século dezanove, quando naturalistas

clássicos como Alexander Humboldt (1769-1859) e Charles Darwin (1809-1882) realizavam as primeiras expedições científicas de escala global. Desde então, muitos padrões da biodiversidade foram revelados como a distribuição da abundância de espécies (Brown 1984), relações espécie-área (Preston 1962), distância-decaimento (Morlon *et al.* 2008) e espécie-tempo (Adler *et al.* 2005), padrões latitudinais da diversidade (MacArthur 1965, Pianka 1966), dentre outros (Marquet *et al.* 2014). Neste cenário surge o campo da ecologia de comunidades que tem como objetivo principal entender os padrões de diversidade, composição e distribuição de espécies no espaço e no tempo (Vellend 2010).

Nas últimas cinco décadas nosso conhecimento neste campo de pesquisa avançou com o acúmulo de evidências que ajudaram na formulação de centenas de conceitos (Palmer 1994), descrevendo os principais mecanismos por trás dos padrões observados de distribuição e estruturação da biodiversidade. No entanto, ao contrário de outras áreas como a genética de populações (Pigliucci 2007), a ecologia de comunidades carecia de uma teoria síntese que conciliasse todos os avanços científicos historicamente adquiridos. Neste contexto surge a Teoria de Comunidades Ecológicas (Vellend 2016), que basicamente adapta o arcabouço conceitual da genética de populações para resumir e unificar as principais teorias desenvolvidas ao longo do tempo na ecologia de comunidades (Tabela 1).

Esta teoria sugere que todos os mecanismos descritos na literatura podem ser atribuídos basicamente à quatro tipos

de processos: seleção, deriva ecológica, dispersão e diversificação (Vellend 2010, 2016).

O objetivo desta revisão é apresentar os quatro principais processos ecológicos determinantes na estruturação de comunidades ecológicas de acordo com o marco teórico de Mark Vellend (Vellend 2010, 2016). Para demonstrar o impacto desta teoria no campo da ecologia também apresentamos dados cienciométricos e alguns exemplos de estudos recentes que aplicaram esta teoria à dados reais de comunidades ecológicas.

### **A Teoria de Comunidades Ecológicas**

A Teoria de Comunidades Ecológicas foi apresentada à comunidade científica por Mark Vellend em seu artigo “Conceptual Synthesis in Community Ecology” publicado no histórico periódico científico “The Quarterly Review of Biology” (Vellend 2010). Esta teoria foi posteriormente desenvolvida e explorada com mais detalhes e estudos de caso em seu livro “The Theory of Ecological Communities” (Vellend 2016). Segundo esta teoria, a estruturação de comunidades ecológicas é direcionada pela interação de quatro classes fundamentais de processos ecológicos, dos quais dois são responsáveis pela perda de espécies (seleção e deriva ecológica) e dois pelo ganho de espécies (diversificação e dispersão) pela comunidade (Figura 1).

A *seleção* pode ser definida como forças ecológicas que alteram a estrutura da comunidade devido a diferenças na aptidão dos indivíduos de determinadas espécies (Figura 1) (Vellend 2010). O processo de seleção resulta obrigatoriamente de fatores determinísticos como condições abióticas (ex.: temperatura, pH e salinidade) e interações bióticas (ex.: competição, facilitação, mutualismo e predação). Este mecanismo de seleção de espécies à fatores determinísticos não é novidade na ecologia e, na verdade, tem sido o processo ecológico mais amplamente estudado e testado na literatura desde o final dos anos 1950, quando Evelyn Hutchinson formulou a teoria de nicho ecológico (Tabela 1). Posteriormente,

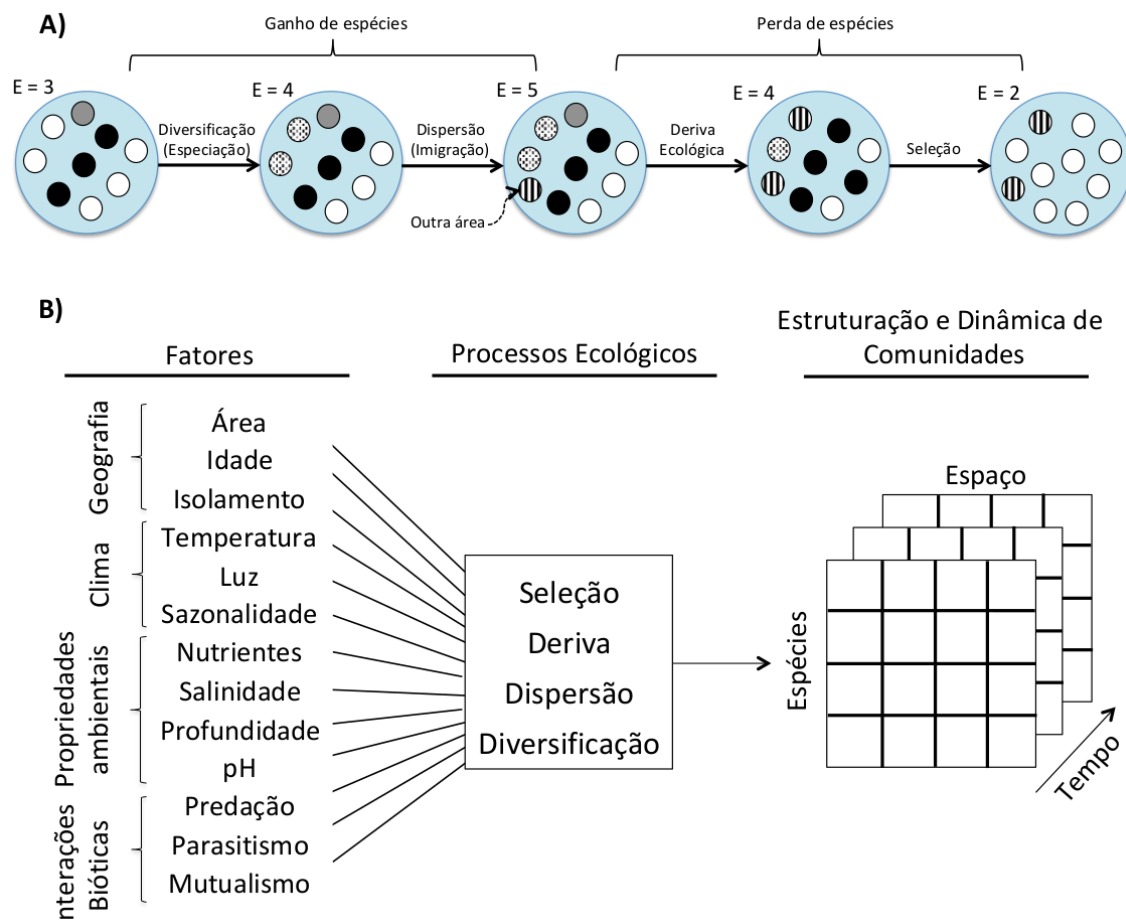
outros ecólogos também focaram seus esforços em estudar, por exemplo, a importância de levar-se em consideração diferenças em escalas espaciais e temporais no efeito de filtros ambientais (processo de seleção) (Ricklefs 1987, Brown 1997). Muitos estudos observacionais e experimentais demonstraram também que a seleção por interações ecológicas, como competição (Tilman 1977, Descamps-Julien & Gonzalez 2005, Adler *et al.* 2006) ou predação (Huffaker *et al.* 1963, Fussmann *et al.* 2000, Krebs *et al.* 2001), são dependentes da densidade das populações das espécies envolvidas (Vellend 2010).

A *deriva ecológica* é definida como mudanças aleatórias na abundância relativa dos organismos (Vellend 2010, 2016). Apesar de ecólogos citarem de maneira mais genérica a relevância de elementos estocásticos na estruturação de comunidades há muitas décadas (Vellend 2010), a real importância deste processo foi incorporado pela primeira vez à ecologia de comunidades pela teoria neutral de Hubbel (2001). A deriva ecológica é um processo estocástico que pode causar a extinção de espécies com pequenas populações na comunidade (Figura 1), o que tem bastante relevância para conservação da biodiversidade. Medir o efeito da deriva ecológica sobre comunidades ecológicas é um desafio pois muitas vezes este pode ser confundido com processos de seleção direcionados por fatores bióticos ou abióticos não medidos no estudo (Vellend 2010). No entanto, alguns estudos experimentais de competição comprovam que em interações entre duas espécies ecologicamente equivalentes, pode haver efeitos aleatórios que favorecem alternadamente uma das espécies envolvidas, mesmo que sob condições iguais e controladas (Mertz *et al.* 1976, Siewpielski *et al.* 2010).

A *diversificação* é um processo evolutivo de geração de novas variantes genéticas como resultado do balanço entre especiação e extinção (Figura 1) (Vellend 2010, 2016). Este processo é particularmente importante na determinação da estrutura de comunidades quando consideradas regiões amplas como

**Tabela 1.** Resumo dos quatro processos ecológicos fundamentais da Teoria de Comunidades Ecológica e sua relação com as principais teorias em ecologia de comunidades (adaptado de Vellend 2016).

Teoria	Seleção	Dispersão	Deriva	Diversificação	Referência
Nicho Ecológico	X				(Hutchinson 1957)
Biogeografia de Ilhas		X		X	(MacArthur & Wilson 1967)
Teoria Neutral		X	X	X	(Hubbell 2001)
Metacomunidades	X	X		X	(Leibold <i>et al.</i> 2004)
Síntese conceitual	X	X	X	X	(Vellend 2010)



**Figura 1.** Esquema do arcabouço conceitual da Teoria de Comunidades Ecológicas (Vellend 2016) explicando como **(A)** os quatro processos ecológicos fundamentais influenciam o número de espécies ( $E$ ) em uma determinada comunidade ecológica (cada círculo representa um indivíduo e cada preenchimento indica espécies diferentes); e **(B)** como estes processos mediam o efeito de fatores geográficos, ambientais e bióticos sobre a estruturação espacial e temporal de comunidades ecológicas (adaptado de Vellend 2016).

continentes ou áreas isoladas como ilhas (MacArthur 1969, Ricklefs 2008) . Porém, a diversificação também pode atuar em escalas espaciais relativamente menores e, provavelmente, contribui junto com a seleção para alguns padrões descritos de relações entre diversidade e gradientes ambientais (Ricklefs 2004). Comunidades ecológicas podem se diversificar (diversificação taxonômica, filogenética e genética) em diferentes escalas temporais. De maneira geral, microrganismos se diversificam numa escala de tempo muito menor que macrorganismos devido suas elevadas taxas de reprodução e mutação gênica (Zhou & Ning 2017). Portanto, pode-se esperar que este processo seja mais relevante e mensurável em comunidades microbianas. Porém, a influência da diversificação tende a ser relativamente menor em ambientes com alta taxa de dispersão (Stegen *et al.* 2015), como é o caso dos oceanos.

A *dispersão* pode ser definida basicamente como um processo de movimentação e estabelecimento de organismos no espaço (Vellend 2010, 2016). Este processo tem sido abordado por diferentes teorias ecológicas (Tabela 1) ao longo dos últimos 50 anos, como a teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson 1967) e a teoria neutral (Hubbell 2001), e, principalmente, pela mais recente teoria de metacomunidades (Leibold *et al.* 2004, Holyoak *et al.* 2005), que enfatizou o papel da dispersão influenciando padrões de comunidades em múltiplas escalas espaciais. Este processo interage com processos como seleção ou deriva para influenciar os padrões de comunidades locais e regionais (Vellend 2010). A dispersão pode ser considerada tanto um processo determinístico como estocásticos, de acordo com a biologia dos organismos e as características do ecossistema em questão. Por exemplo, enquanto a dispersão de animais ou plantas pode ser considerada determinística pois envolve decisões comportamentais e interações ecológicas, a dispersão de microrganismos planctônicos é geralmente considerada estocástica devido ao seu caráter passivo (Zhou & Ning 2017).

## **Análise cienciométrica**

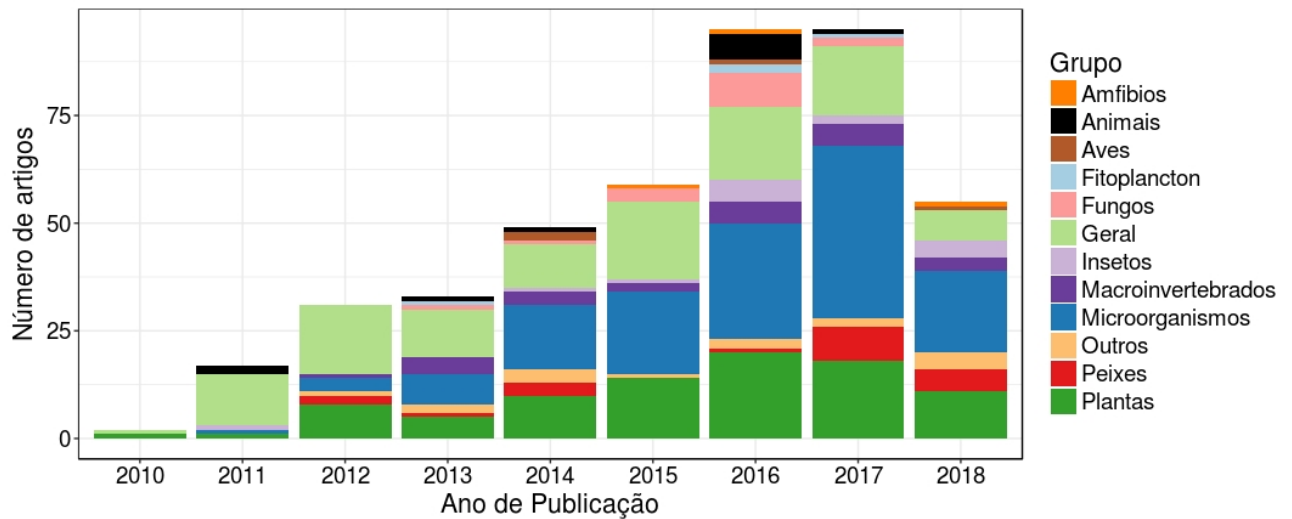
Nossa análise cienciométrica demonstra que o arcabouço teórico de Vellend tem sido de fato reconhecido pela comunidade científica como evidenciado pelo número crescente de citações do seu trabalho em revistas de alto impacto (Figura 2) na área de Ecologia, Ciências Ambientais e outras áreas científicas (Figura 3).

Nosso levantamento apontou que 30% destes trabalhos foi realizado com comunidades microbianas, com uma tendência crescente a partir do ano de 2013 (Figura 2). Este viés fica evidente também pelo grande número de citações deste trabalho em revistas importantes na área de ecologia microbiana como ISME Journal, Environmental Microbiology e FEMS Microb Ecol (Figura 3). Também foi observado que o maior número de artigos focou em ecossistemas terrestres e de água doce (lagos, rios, riachos, etc.) de clima temperado (Figura 4). A maioria destes artigos foram categorizados como observacionais (~33%) e experimentais (~28%) (Figura 4).

Por fim, constatamos que a ampla maioria dos artigos citam o trabalho de Vellend (2010) apenas na introdução (~80%) ou discussão (~15%), enquanto que apenas três trabalhos de fato mensuraram e compararam a relevância destes processos em comunidades.

## **Aplicações e limitações**

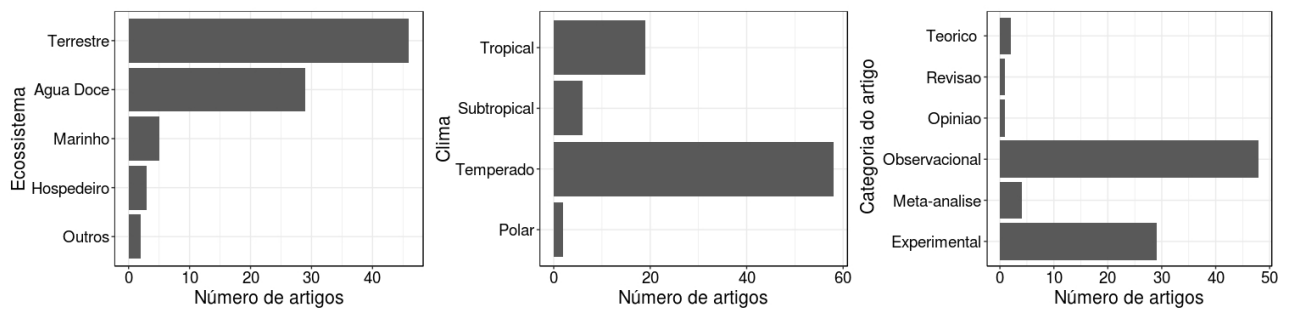
Uma vantagem deste arcabouço teórico é a discussão holística dos processos estruturantes de comunidades ecológicas, permitindo comparar a importância relativa destes processos entre diferentes organismos e ecossistemas (Vellend 2016). No entanto, constatamos que apenas três artigos de fato quantificaram simultaneamente ao menos três destes processos, de forma que suas importâncias relativas pudessem ser determinadas. Além disso, todos estes estudos que mensuravam os processos diretamente foram aplicados à comunidades microbianas (Stegen *et al.* 2013, Logares *et al.* 2018b, 2018a).



**Figura 2.** Resultado da pesquisa bibliográfica sistemática realizada através do ISI Web of Knowledge com o número de citações anuais do artigo de Vellend (2010) classificados por grupos biológicos.



**Figura 3.** Mapeamento das revistas científicas onde foram publicadas as citações de Vellend (2010). O tamanho dos polígonos é proporcional ao número de artigos.



**Figura 4.** Quantificação das citações de Vellend (2010) de acordo com categorias de ecossistemas, clima e tipo de estudo.

O maior número de trabalhos com microrganismos está provavelmente associado à publicação do trabalho de Stegen (2013) que, com base no arcabouço de Vellend (2010), apresenta um modelo matemático que pode ser aplicado para mensurar os principais processos ecológicos (com exceção da diversificação devido à sua difícil mensuração em curto prazo) em comunidades bacterianas. Neste trabalho, constatou-se que comunidades bacterianas que habitam sedimentos aquáticos foram estruturadas principalmente por seleção (~42%), seguido por dispersão (~35%) e deriva ecológica (~22%). Também foi constatado que a importância relativa destes processos varia em estratos do sedimento com distintas granulometria. Nas camadas mais superficiais com grão mais grossos, a dispersão apresentou maior contribuição (40%) em comparação à seleção (33%). Por outro lado, em camadas mais profundas com grãos mais finos e compactos, a seleção passa a ser o processo mais importante (57%) e comparação com a dispersão (15%) (Stegen *et al.* 2013).

Mais recentemente, dois trabalhos aplicaram o modelo de Stegen (2013) para determinar a importância relativa destes processos ecológicos em comunidades microbianas planctônicas, comparando procariotas e eucariotas de diferentes ecossistemas. Estes trabalhos demonstram que existem diferenças na importância relativa destes processos entre procariotas e eucariotas em diferentes ecossistemas aquáticos (Logares *et al.* 2018b, 2018a). No primeiro estudo conduzido em lagos, observou-se que a comunidade bacteriana é estruturada principalmente por seleção, enquanto que microeucariotas foram estruturados predominantemente por deriva ecológica (Logares *et al.* 2018b). No estudo conduzido no oceano global, constatou-se que os processos de seleção, dispersão e deriva tiveram um papel balanceado (~33%) na estruturação da comunidade bacteriana, enquanto que a limitação por dispersão (~76%) foi o processo dominante na estruturação da comunidade de microeucariotas (Logares *et al.* 2018a).

Porém, de acordo com nosso levantamento bibliográfico, não existem trabalhos que apliquem um modelo matemático similar para determinar os processos ecológicos de Vellend à macrorganismos. Este fato deve-se provavelmente à inexistência de métodos adequados para medir estes processos, o que pode estar associado ao fato que o primeiro método de mensuração destes processos foi aplicado à comunidades microbianas e, inclusive, publicado em uma revista de ecologia microbiana (Stegen *et al.* 2013).

Para aplicar o método apresentado neste artigo é preciso gerar uma matriz de distância filogenética entre as espécies de uma dada comunidade, o que no caso de microrganismos só é possível através do uso de dados moleculares. Para determinar a importância relativa dos processos ecológicos para comunidade de macrorganismos através deste método matemático, seria necessário gerar uma matriz de distância filogenética (Stegen *et al.* 2013), o que seria possível com duas abordagens de acordo com o *taxon* de interesse: 1) morfológica, a partir da base de dados de comunidades baseadas em morfologia, o que está amplamente disponível para distintos grupos; ou 2) molecular, a partir de dados moleculares de macrorganismos com sequências (barcoding), por exemplo de DNA mitocondrial (i.e.: *coxI* gene) (Galtier *et al.* 2009) ou cloroplástico (i.e.: *rbcL* gene) (Uncu *et al.* 2015), o que está publicamente disponível para alguns grupos e pode ser gerado para ao menos um indivíduo de cada espécie da comunidade de interesse.

O aperfeiçoamento destas ferramentas metodológicas possibilitaria que mais estudos investigassem a importância relativa destes processos fundamentais na estruturação de diferentes comunidades ecológicas. Existem algumas ferramentas para determinar a importância relativa de seleção em relação à processos estocásticos de maneira mais geral (Vellend *et al.* 2014). ou à processos específicos como dispersão (van der Plas *et al.* 2015). No entanto, estes trabalhos não contabilizam de maneira integral os quatro processos ecológicos fundamentais,

como no trabalho de Stegen (2013), o que inviabiliza uma das principais vantagens do arcabouço conceitual de Vellend, que é a comparação sistemática destes processos entre distintos ecossistemas e organismos.

### Conclusão

O marco teórico de Vellend possui um grande valor histórico, pois apresenta pela primeira vez uma visão integrada dos importantes conceitos desenvolvidos em Ecologia de Comunidades ao longo da última metade de século. A contribuição deste arcabouço teórico tem sido de fato reconhecido pela comunidade científica. No entanto, a maioria dos artigos citou este trabalho apenas para introduzir ou discutir o assunto de maneira geral, mas não mensuraram e testaram a importância relativa de cada um destes processos ecológicos. Além disso, existe ainda um viés quanto ao *taxa*, já que a ampla maioria dos artigos que citaram o trabalho são focados em comunidades microbianas. Este viés é ainda mais evidenciado pelos trabalhos que aplicaram o marco teórico para mensurar estes processos, que são todos aplicados à comunidades microbianas (procariotas e eucariotas). Mais estudos são necessários para quantificar a importância relativa destes processos fundamentais na estruturação de comunidades ecológicas de diferentes *taxa* e ecossistemas.

### Agradecimentos

Agradecemos ao professor Hugo Sarmiento pelo incentivo e orientação na estruturação deste trabalho durante a disciplina de Ecologia Teórica. Também agradecemos aos colegas revisores pelas valiosas sugestões no manuscrito original.

### Referências

Adler, P. B., HilleRisLambers, J., Kyriakidis, P. C., Guan, Q., & Levine, J. M. 2006. Climate variability has a stabilizing effect on the coexistence of prairie grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(34), 12793 LP-12798.

Adler, P. B., White, E. P., Lauenroth, W. K., Kaufman, D. M., Rassweiler, A., & Rusak, J. a. 2005. Evidence for a general species time area relationship. *Ecology*, 86(8), 2032–2039. DOI: 10.1890/05-0067

Brown, J. H. 1984. On the Relationship between Abundance and Distribution of Species. *The*

*American Naturalist*, 124(2), 255–279. DOI: 10.1086/284267

Brown, J. H. 1997. *Macroecology*. Vol. 78 Chicago (IL): The University of Chicago Press: p. 257-260. DOI: /10.2307/1382661

Descamps-Julien, B., & Gonzalez, A. 2005. Stable Coexistence in a Fluctuating Environment: An Experimental Demonstration. *Ecology*, 86(10), 2815–2824.

Fussmann, G. F., Ellner, S. P., Shertzer, K. W., & Hairston Jr., N. G. 2000. Crossing the Hopf Bifurcation in a Live Predator-Prey System. *Science*, 290(5495), 1358 LP-1360.

Galtier, N., Nabholz, B., Glémin, S., & Hurst, G. D. D. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology*, 18(22), 4541–4550. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2009.04380.x

Holyoak, M., Leibold, M. A., & Holt, R. D. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. Chicago (IL): University of Chicago Press.

Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton (NJ): Princeton University Press.

Huffaker, C. B., Shea, K. P., & Herman, S. G. 1963. Experimental studies on predation: Complex dispersion and levels of food in an acarine predator-prey interaction.

Hilgardia, 34(9), 305–330. DOI: 10.3733/hilg.v34n09p305  
Hutchinson, M. 1957. Concluding remarks. pp. 415–427. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol*.

Krebs, C. J., Boonstra, R., Boutin, S., & Sinclair, A. R. E. 2001. What Drives the 10-year Cycle of Snowshoe Hares? The ten-year cycle of snowshoe hares—one of the most striking features of the boreal forest—is a product of the interaction between predation and food supplies, as large-scale experiments in the Yukon have demonstrated. *BioScience*, 51(1), 25–35.

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(7), 601–613. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Logares, R., Deutschmann, I. M., Giner, C. R., Krabberød, A. K., Schmidt, T. S. B., Rubinat-Ripoll, L., Mestre, M., Salazar, G., Ruiz González, C., Sebastián, M., de Vargas, C., Acinas, S. G., Duarte, C. M., Gasol, J. M., & Massana, R. 2018a. Different processes shape prokaryotic and picoeukaryotic assemblages in the sunlit ocean microbiome. *BioRxiv*.

Logares, R., Tesson, S. V. M., Canbäck, B., Pontarp, M., Hedlund, K., & Rengefors, K. 2018b. Contrasting prevalence of selection and drift in the community structuring of bacteria and microbial

- eukaryotes. *Environmental Microbiology*, 0(0). DOI: 10.1111/1462-2920.14265
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of Species Diversity. *Biological Reviews*, 40(4), 510–533. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1965.tb00815.x
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1–2), 19–30. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1969.tb01809.x
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Marquet, P. A., Allen, A. P., Brown, J. H., Dunne, J. A., Enquist, B. J., Gillooly, J. F., Gowaty, P. A., Green, J. L., Harte, J., Hubbell, S. P., O'Dwyer, J., Okie, J. G., Ostling, A., Ritchie, M., Storch, D., & West, G. B. 2014. On Theory in Ecology. *BioScience*, 64(8), 701–710.
- Mertz, D. B., Cawthon, D. A., & Park, T. 1976. An Experimental Analysis of Competitive Indeterminacy in *Tribolium*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 73(4), 1368–1372.
- Morlon, H., Chuyong, G., Condit, R., Hubbell, S., Kenfack, D., Thomas, D., Valencia, R., & Green, J. L. 2008, September. A general framework for the distance–decay of similarity in ecological communities. *J. Chave (Ed.), Ecology Letters*. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01202.x
- Palmer, M. W. 1994. Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29(4), 511. DOI: 10.1007/BF02883148
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist*, 100(910), 33–46.
- Pigliucci, M. 2007. DO WE NEED AN EXTENDED EVOLUTIONARY SYNTHESIS? *Evolution*, 61(12), 2743–2749. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00246.x
- Preston, F. W. 1962. The Canonical Distribution of Commonness and Rarity: Part I. *Ecology*, 43(2), 185–215. DOI: 10.2307/1931976
- Ricklefs, R. E. 1987. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235(4785), 167–171.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1–15. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the Ecological Community. *The American Naturalist*, 172(6), 741–750. DOI: 10.1086/593002
- Siepielski, A. M., Hung, K.-L., Bein, E. E. B., & McPeck, M. A. 2010. Experimental evidence for neutral community dynamics governing an insect assemblage. *Ecology*, 91(3), 847–857. DOI: 10.1890/09-0609.1
- Stegen, J. C., Lin, X., Fredrickson, J. K., Chen, X., Kennedy, D. W., Murray, C. J., Rockhold, M. L., & Konopka, A. 2013. Quantifying community assembly processes and identifying features that impose them. *ISME Journal*, 7(11), 2069–2079. DOI: 10.1038/ismej.2013.93
- Stegen, J. C., Lin, X., Fredrickson, J. K., & Konopka, A. E. 2015. Estimating and mapping ecological processes influencing microbial community assembly. *Frontiers in Microbiology*, 6(MAY), 1–15. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00370
- Tilman, D. 1977. Resource Competition between Plankton Algae: An Experimental and Theoretical Approach. *Ecology*, 58(2), 338–348. DOI: 10.2307/1935608
- Uncu, A. O., Uncu, A. T., Celik, İ., Doganlar, S., & Frary, A. 2015. A Primer to Molecular Phylogenetic Analysis in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34(4), 454–468. DOI: 10.1080/07352689.2015.1047712
- van der Plas, F., Janzen, T., Ordonez, A., Fokkema, W., Reinders, J., Etienne, R. S., & Olf, H. 2015. A new modeling approach estimates the relative importance of different community assembly processes. *Ecology*, 96(6), 1502–1515. DOI: 10.1890/14-0454.1
- Vellend, M. 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2), 183–206. DOI: 10.1086/652373
- Vellend, M. 2016. *The Theory of Ecological Communities*. *Monographs in Population Biology*. DOI: 10.1016/B978-0-7234-5558-5.00001-4
- Vellend, M., Srivastava, D. S., Anderson, K. M., Brown, C. D., Jankowski, J. E., Kleyhans, E. J., Kraft, N. J. B., Letaw, A. D., Macdonald, A. A. M., Maclean, J. E., Myers-Smith, I. H., Norris, A. R., & Xue, X. 2014. Assessing the relative importance of neutral stochasticity in ecological communities. *Oikos*, 123(12), 1420–1430. DOI: 10.1111/oik.01493
- Zhou, J., & Ning, D. 2017. Stochastic Community Assembly: Does It Matter in Microbial Ecology? *Microbiology and Molecular Biology Reviews*: MMBR, 81(4), e00002-17. DOI: 10.1128/MMBR.00002-17



# A TEORIA DE METAPOPLAÇÕES E SUAS APLICAÇÕES EM GENÉTICA E CONSERVAÇÃO

Thaís Silvana de Carvalho<sup>ac</sup> & Thais de Assis Angeloni<sup>bc</sup>

<sup>a</sup>Laboratório de Paleocologia e Paleocnologia (LPP) - Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva (DEBE)

<sup>b</sup>Laboratório de Biodiversidade Molecular e Conservação (LabBMC) - Departamento de Genética e Evolução (DGE)

<sup>c</sup>Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais - PPGERN

## Resumo

Metapopulações são conjuntos de populações separadas espacialmente que interagem entre si, formando uma dinâmica de extinção e recolonização dos fragmentos. A Teoria de Metapopulações descreve a dinâmica dessas populações, sendo utilizada na modelagem matemática e para prever as chances de extinção ou sobrevivência das metapopulações. A Teoria de Metapopulações é extremamente importante para a conservação no cenário atual de perda e fragmentação de habitats devido a ações antrópicas. Neste trabalho apresentamos o conceito de metapopulações, suas implicações na genética de populações e suas aplicações para a conservação de espécies.

## Introdução

Metapopulações são assembleias regionais de espécies, espacialmente estruturadas, cuja sobrevivência a longo prazo depende do equilíbrio entre extinção e recolonização dos fragmentos ocupados, ou seja, o que rege a dinâmica de metapopulações, basicamente, mas não somente, é a relação extinção-recolonização, assim como qualquer dinâmica populacional com padrão espacial (Hanski, 1998). Metapopulações não são “populações de populações” (Levins, 1969); o conceito é muito mais amplo, e não inclui somente a distribuição espacial das subpopulações, mas também as interações entre elas. A dinâmica dessas metapopulações é extremamente importante, até mais que as taxas de natalidade e mortalidade; a interação com o fragmento é

aqui o ponto crucial para a manutenção da metapopulação.

A teoria de metapopulações pode ser utilizada como ferramenta de predição de possíveis fenômenos numa metapopulação, tais como dispersão e ocupação de paisagens fragmentadas reais, o que torna a teoria de metapopulações de extrema importância no âmbito conservacionista atual, já que ocorreram mudanças drásticas a nível global, nos ambientes naturais, devido às perturbações antropogênicas, tais como a fragmentação de habitats por conta de desmatamentos, construção de estradas, expansão de cidades, entre outros, que afetam a dinâmica de metapopulações sejam elas animais ou vegetais.

O objetivo deste trabalho foi fazer uma revisão do conceito da teoria de metapopulações e suas implicações na genética e conservação de espécies, a fim de auxiliar e introduzir a este tema de ecologia de populações.

## Conceitos de metapopulações

O modelo de metapopulações surgiu com Levins em 1969, com uma teoria clássica e muito restritiva, já que considera apenas as relações de extinção local e recolonização em cada geração, cujas interações e fatores biológicos são desprezados, analisando apenas as propriedades da dinâmica da metapopulação não ligadas a nenhum detalhe biológico particular, o que permite um olhar mais amplo. Para Levins, a metapopulação constituía-se de

um conjunto de diversas populações habitantes de uma mesma localidade (Hanski, 1998). Contudo, esta teoria clássica já não era suficiente, pois os conceitos de ecologia populacional relacionados a ocupação contínua ou uniforme, presente em livros textos, podem não ser a melhor maneira de se observar o ambiente, e até podem nunca terem estado certas (Rockwood, 2006), visto o estado atual de fragmentação ambiental resultados das constantes atividades humanas. Hanski então aplicou a teoria de Levins de metapopulação, no estudo de fragmentação de paisagens (Hanski, 1999; 2001) que basicamente utilizava análises estatísticas para determinar as probabilidades de extinção e colonização de um fragmento. Com isso, houve a incorporação da estrutura da paisagem na modelagem matemática se atentando apenas à presença ou ausência da espécie, ignorando a dinâmica populacional. O modelo de Hanski foi capaz de elucidar o que determina a ocorrência de metapopulações em locais extremamente fragmentados. Neste modelo, Hanski uniu metapopulação à ecologia espacial determinando “patches” (fragmentos) para então observar se os mesmos encontravam-se ocupados ou não, de modo a mapear a distribuição espacial das espécies. Aqui, a observação torna-se momentânea, se reduz a meros “pontos no mapa” e desconsidera ações anteriores que levaram à atual distribuição ou ainda as forças atuantes para a manutenção desta conformação (Rockwood, 2006).

Deste modo, o uso de apenas duas variáveis pode não ser a melhor representação, já que um patch não ocupado não significa necessariamente que ele é inadequado àquela população (May & MacLean, 2007). A chave deste problema é o equilíbrio das interações. Em equilíbrio, nem todos os fragmentos estão ocupados e, dependendo da natureza das interações, uma fração substancial das manchas de habitats perfeitamente adequados podem estar desocupadas, já que há recursos locais limitantes para a coexistência (Hutchinson, 1961).

É comum que ocorram efeitos adicionais à extinção e colonização, que requerem investimentos energéticos de toda uma população (Lehman & Tilman, 1997) como a capacidade competitiva e à relação predador – presa. Se em um processo de colonização de um fragmento a espécie menos competitiva recorre à fuga para um novo local, antes que a exclusão competitiva possa ocorrer, há a extinção local desta metapopulação (Rockwood, 2006).

A destruição de habitat causa a diminuição da curva de colonização e torna-a menos íngreme em direção à origem, cuja colonização é dificultada pela redução do número de fragmentos disponíveis para colonização (Fig. 1). Se a fragmentação for tão extensa que a inclinação da curva de colonização se torna menor que a de extinção, (Fig 1) a extinção se torna inevitável (May & MacLean, 2007), ou seja, a destruição dos fragmentos excedeu o limiar de extinção e ocasionou na erradicação da metapopulação. No entanto, é preciso salientar que tal processo não ocorre instantaneamente; quando o limite é ultrapassado a metapopulação entra num estado de dívida de extinção (Tilman et al, 1994), que a fará diminuir de tamanho até desaparecer a longo prazo.

Além da destruição de fragmentos, as metapopulações sofrem efeito de resgate (Hanski, 1998) e efeito de Allee (Stephens & Sutherland, 1999). O efeito de Allee ocorre quando a metapopulação se encontra em baixa densidade e assim há pouca natalidade ou alta mortalidade, no entanto, somente tais taxas não são suficientes para a manutenção da metapopulação, é necessário o fluxo de migração. Portanto, o efeito resgate é caracterizado pela entrada/colonização de um fragmento a fim de reduzir a taxa de extinção (aumenta a colonização e diminui a extinção e vice-versa) denominado por Begon et al (1996) de dependência de densidade inversa. Como resultado, observa-se que tais metapopulações acabam se distribuindo de forma bimodal pela paisagem; isso significa que os fragmentos ou estarão com abundância de espécies ou com

nenhuma e aquelas que ainda se encontram em estado de transição de equilíbrio não entraram no estudo – pois se encontram fora da área de estudo em resultado das migrações (May & MacLean, 2007).

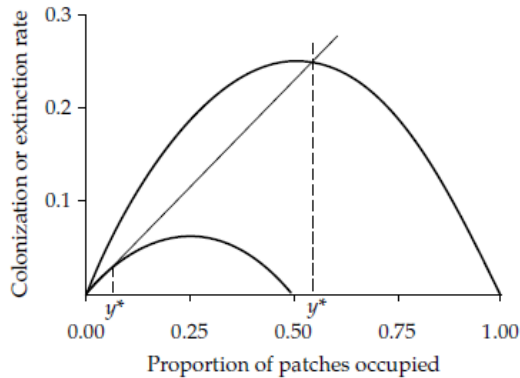


Figura 1. Modelo clássico de Levins. Demonstra como a taxa de colonização das metapopulações (parábola) e extinção (linha reta) variam em função do nível de ocupação do patch. A maior parábola é um patch intocado (origem), enquanto a menor representa um patch fragmentado (ambiente cuja metade da área foi destruída); o  $y^*$  indica o nível de equilíbrio da ocupação de cada patch, cuja as curvas de colonização e extinção se cruzam. A destruição do fragmento diminui crucialmente a inclinação da colonização. Adaptado de May & McLean (2007).

### Genética de Metapopulações

Os processos de extinção e recolonização podem ter grande impacto na composição e variabilidade genética das populações, mas ainda se sabe pouco sobre quais padrões são gerados na natureza pela estrutura de metapopulações (Harrison & Hastings, 1996). Essas questões têm despertado o interesse de biólogos evolutivos e geneticistas da conservação preocupados com a diminuição da variabilidade genética e depressão por endocruzamento, o que pode ameaçar a sobrevivência de populações (Saccheri et al., 1998).

As extinções locais aceleram a deriva gênica pois, quando uma subpopulação desaparece

seus alelos privados são perdidos, diminuindo a variação genética na população como um todo (Fig. 2) (Pannell & Charlesworth, 2000). A recolonização desses fragmentos através da dispersão de indivíduos de outras populações implica em fluxo gênico, o que impede a diferenciação das populações (Fig. 2). Assim, a rotatividade populacional causa a homogeneização das populações e previne a especiação (Fig. 2) (Harrison & Hastings, 1996). No entanto, essa homogeneização só ocorre quando os propágulos são grandes e há a mistura de indivíduos de várias populações; se a espécie tem capacidade de dispersão menor, com propágulos pequenos e originados de poucas populações fonte (efeito gargalo), a rotatividade de populações locais pode acabar aumentando a diferenciação entre as populações (Harrison & Hastings, 1996).

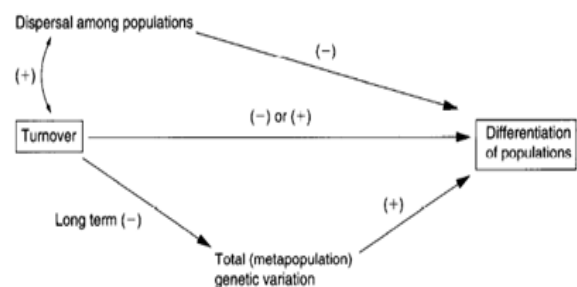


Figura 2. Relações esperadas entre a rotatividade populacional e diferenciação genética entre populações. As setas indicam os efeitos sobre a diferenciação de populações e se esses são positivos (+) ou negativos (-). Adaptado de Harrison & Hastings (1996).

Os casos discutidos anteriormente utilizam o modelo clássico de metapopulação proposto por Levins (1969) que pressupõe que todos os fragmentos têm uma chance igual de extinção, que as extinções ocorrem de forma independente e são compensadas pela recolonização. No entanto, esse modelo é simplificado e é pouco provável que na natureza sejam encontradas metapopulações divididas o suficiente para que as populações sejam extintas de forma totalmente independente, e ainda assim conectadas o suficiente para que a metapopulação persista a

longo prazo (Hastings & Harrison, 1994). Modelos mais realistas incluem outros tipos de metapopulações como aquelas tão interconectadas pela dispersão que dificilmente ocorrem extinções locais formando assim uma única população fragmentada (Fig. 3). Esse tipo de população está em panmixia, isto é, todos os indivíduos têm o potencial de acasalar com qualquer outro indivíduo. No outro extremo, algumas populações podem estar tão pouco conectadas que a extinção local não é compensada pela recolonização, fazendo com que a metapopulação caminhe rumo à divergência entre populações ou à extinção (Pannell & Charlesworth, 2000).

Em metapopulações reais, diferenças de tamanho e qualidade dos habitats permitem que algumas populações nunca sejam extintas, formando uma dinâmica “continente-ilha” (Fig. 3). Nesse tipo de metapopulação a variação genética não muda, porque, embora as ilhas sofram rotatividade, passando por deriva genética, gargalo e efeito fundador, os continentes são fixos e contêm toda a riqueza alélica da metapopulação (Harrison & Hastings, 1994).

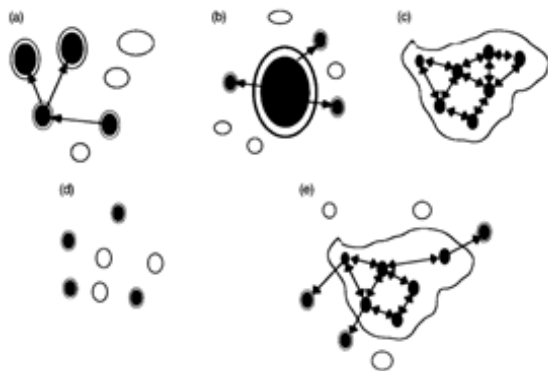


Figura 3. Diferentes tipos de metapopulações. (a) clássico (Levins); (b) continente-ilha; (c) população fragmentada; (d) não-equilíbrio; (e) caso intermediário combinando características de (a)-(d). Os símbolos preenchidos são fragmentos de habitat ocupados; símbolos não preenchidos, fragmentos de habitat vagos; setas representam dispersão; linhas externas pretas abrangendo símbolos preenchidos (tanto grupos como símbolos individuais), limites das

populações locais. Adaptado de Harrison & Hastings (1996).

### Conservação

O modelo de metapopulações proposto por Levins em 1969 foi originalmente desenvolvido em estudos sobre controle de pragas agrícolas, mas posteriormente o conceito foi ampliado e se mostrou útil para descrever a dinâmica de populações em ambientes fragmentados. A teoria se tornou ainda mais relevante nos dias atuais devido à fragmentação de habitats por ações antrópicas, o que faz com que as populações se tornem cada vez menores e mais isoladas, ameaçando a sobrevivência das espécies a longo prazo.

Nesse contexto, a teoria de metapopulações tem um papel importante na restauração ambiental e no planejamento de áreas protegidas. O design de reservas deve levar em conta a conectividade entre os fragmentos permitindo a dispersão de indivíduos das subpopulações de forma que as extinções locais sejam compensadas pela recolonização (van Nouhuys, 2016). Também é importante definir qual é a área e o número mínimo de fragmentos necessários para maximizar a chance de sobrevivência da metapopulação (van Nouhuys, 2016). Isso deu origem ao debate SLOSS (Single Large Or Several Small), isto é, se uma única população grande ou várias populações menores são melhores na conservação de uma espécie alvo. Não há uma única resposta para essa questão. Por um lado, se uma única população grande for extinta devido a flutuações ambientais, esta não pode ser recolonizada; por outro, os fragmentos menores são mais vulneráveis a extinções locais devido ao efeito de borda, endogamia e limitação de recursos (Akçakaya et al., 2009). Se flutuações ambientais afetarem vários demes ao mesmo tempo ou se a dispersão de indivíduos não for suficiente para recolonizar fragmentos vagos, a metapopulação terá um risco maior de extinção (Akçakaya et al., 2009). Assim, o modelo utilizado dependerá de vários fatores, como a conectividade, capacidade de dispersão, tamanho das

populações e recursos disponíveis (Breininger et al., 2002). Em alguns casos, o melhor modelo para garantir a sobrevivência da metapopulação pode ser uma combinação de alguns fragmentos grandes e vários pequenos (Puckett & Eggleston, 2016).

Apesar da importância da conectividade entre as populações para diminuir as chances de extinção, em caso de doenças contagiosas a alta dispersão de indivíduos pode contaminar outras populações e desencadear epidemias (Hess, 1996). Nesse cenário, pode ser mais vantajoso manter algumas populações isoladas para diminuir os impactos da doença na metapopulação (Hess, 1996).

As aplicações da teoria de metapopulações não se limitam ao delineamento de unidades de conservação. O conceito pode também ser aplicado ao manejo de espécies exóticas invasoras. Um exemplo é o vison-americano (*Neovison vison*), um mustelídeo nativo da América do Norte que foi introduzido na Escócia onde se tornou uma ameaça à biodiversidade local ao predares aves e pequenos mamíferos. Utilizando a genética de populações pesquisadores foram capazes de identificar as rotas de dispersão e as populações fonte responsáveis pela expansão geográfica (Fraser et al., 2013). Os esforços de manejo devem ser direcionados para a erradicação dessas populações fonte e na diminuição da conectividade para evitar a recolonização (Fraser et al., 2013). O controle ou erradicação de espécies exóticas invasoras é difícil e demanda muitos recursos, sendo frequentemente impossível realizar o controle ao longo de toda a distribuição geográfica da espécie. Ao identificar áreas prioritárias para o manejo, os recursos podem ser alocados de forma mais eficiente e com resultados melhores (Fraser et al., 2013).

### Conclusão

O conceito e teoria de metapopulação surgiu afim de substituir a Teoria de Biogeografia de Ilhas como base teórica para a ecologia de conservação, visto que hoje a dinâmica populacional é tão importante quanto as taxas

de mortalidade e natalidade, básicas de estudo. É fato que a dinâmica espacial é importante e que se mostram, mais importantes e informativas, que como já dito, as metapopulações são influenciadas pela ecologia espacial/ paisagem, como o tamanho dos fragmentos, a qualidade e o número dos mesmos, assim como suas conexões, visto que as populações naturais e reais se apresentam pequenas o suficiente para sofrer extinções estocásticas (Rockwood, 2006), mesmo em fragmentos perfeitamente habitável à mesma.

### Agradecimentos

Agradecemos ao Prof<sup>o</sup> Dr. Hugo Sarmiento pela tutoria e disponibilidade e à CAPES pelo financiamento da bolsa de mestrado.

### Referências

- Akçakaya, HR, Mills, G & Doncaster, CP. 2009. The role of metapopulations in conservation. In: Macdonald, DW & Service, K (eds.). Key Topics in Conservation Biology. Blackwell Publishing, pp. 64-84.
- Begon, M, Harper, JL, & Townsend, CR. 1996. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Breininger, DR et al. 2002. Use of metapopulation models in conservation planning. In: Gutzwiller, K (Ed.). Applying landscape ecology in biological conservation. Springer, pp. 405-427.
- Fraser, EJ et al. 2013. Using population genetic structure of an invasive mammal to target control efforts – An example of the American mink in Scotland. Biological Conservation 167: 35-42.
- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature 396: 41-49.
- Hanski, I. 1999. Habitat destruction and metapopulation extinction. In: Hanski, I. Metapopulation Ecology. Oxford University Press, pp. 67-70.
- Hanski, I. 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology. Naturwissenschaften 88: 372-381.
- Harrison, S & Hastings, A. 1996. Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. Trends in Ecology and Evolution. Elsevier Current Trends.
- Hastings, A & Harrison, S. 1994. Metapopulation Dynamics and Genetics. Annual Review of Ecology and Systematics 25: 167-188.
- Hess, G. 1996. Disease in metapopulation models: Implications for conservation. Ecology 77: 1617-1632.
- Hutchinson, GE. 1961. The paradox of the plankton. American Naturalist 95: 137-147.
- Lehman, CL & Tilman, D. 1997. Competition in spatial habitats. Spatial Ecology 185-203.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. Bulletin of the Entomological Society of America 15: 237-240.

- May, RM & McLean AR. 2007. *Theoretical Ecology: Principles and Application*. Oxford University Press Inc., New York.
- Pannell, JR & Charlesworth, B. 2000. Effects of metapopulation processes on measures of genetic diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 355: 1851–1864.
- Puckett, BJ & Eggleston, DB. 2016. Metapopulation dynamics guide marine reserve design: importance of connectivity, demographics, and stock enhancement. *Ecosphere* 7:e01322.
- Rockwood, LL. 2006. *Introduction to population ecology*. Blackwell Publishing Ltd.
- Saccheri, I. et al. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491–494.
- van Nouhuys, S. 2016. Metapopulation Ecology. In: eLS.
- Stephens, PA & Sutherland, WJ. 1999. Consequences of the Allee effect for behaviour, ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 401–405.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.

## EFEITOS DE POLUENTES NO CRESCIMENTO EXPONENCIAL DE MICRORGANISMOS AQUÁTICOS

Jaqueline Carmo da Silva<sup>ac</sup>, Renan Castelhana Gebara<sup>bc</sup> & Suleiman Dauda<sup>ac</sup>

<sup>a</sup>: Laboratório de Biotecnologia de Algas (Departamento de Botânica)

<sup>b</sup>: Laboratório de Plâncton (Departamento de Hidrobiologia)

<sup>c</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Universidade Federal de São Carlos

### Resumo

O crescimento exponencial pode ser observado em algas, bactérias e zooplâncton, mas esse tipo de crescimento pode ser afetado por vários fatores abióticos e bióticos. Além disso, os poluentes provenientes de escoamentos agrícolas, resíduos industriais e descargas antropogênicas, que na maioria das vezes estão na forma de metais, solventes orgânicos e inorgânicos, muitas vezes afetam o crescimento exponencial. Estes grupos de poluentes afetam especialmente organismos no habitat aquático, e esses organismos constituem uma parte significativa da produtividade primária e base das redes tróficas nos ecossistemas aquáticos, dessa forma, qualquer alteração que possa ocorrer nesses organismos pode comprometer o sustento e manutenção dos níveis tróficos superiores. Desse modo, estudar e definir os efeitos causados pelos poluentes é importante para determinar como os processos ecológicos podem ser afetados.

### Introdução

A Ecotoxicologia é definida como a ciência que estuda os efeitos das substâncias naturais ou sintéticas sobre os organismos vivos, populações e comunidades, animais ou vegetais, terrestres ou aquáticos, que constituem a biosfera, incluindo assim a interação das substâncias com o meio nos quais os organismos vivem (Newman, 1994). Uma vertente da ecotoxicologia é a ecotoxicologia aquática que tem como objetivo avaliar o efeito de substâncias químicas tóxicas sobre organismos representativos do ecossistema aquático (Rand et al., 1995). A ecotoxicologia aquática envolve o estudo do transporte, da distribuição, da transformação e o destino

final dos contaminantes no ambiente aquático.

Os testes de toxicidade aquática são bastante utilizados porque os ecossistemas aquáticos constituem os principais receptores de contaminantes, sejam eles lançados diretamente nos corpos d'água por meio das descargas de efluentes, emitidos no ar ou depositados nos solos (Preston, 2002).

Os organismos-teste utilizados para a avaliação da toxicidade de uma substância química podem ser algas, zooplânctons e bactérias, organismos que apresentam crescimento exponencial, caracterizando o estado fisiológico mais saudável das células desses organismos. O crescimento exponencial descreve um tipo de crescimento populacional no qual as taxas de crescimento excedem as taxas de mortalidade (Stiling, 2012). As fases se resumem a três etapas: 1) fase lag: se refere a fase curta em que o organismo cresce de uma maneira lenta, muitas vezes respondendo às variáveis do meio; 2) fase exponencial: ocorre o crescimento constante em escala logarítmica quando não há limitação de recursos; 3) fase estacionária: ocorre uma redução das taxas de crescimento; a população mantém o número de indivíduos constante (Fig. 1). O crescimento exponencial geralmente ocorre em condições favoráveis, quando se tem recursos ilimitados, ausência de predação e competição, além de espaço ilimitado para o crescimento. Em teoria, uma população com recursos ilimitados poderia crescer infinitamente, mas, realisticamente, as populações naturais podem crescer a taxas exponenciais por um curto período de tempo na presença de recursos abundantes (Molles Jr., 2008).

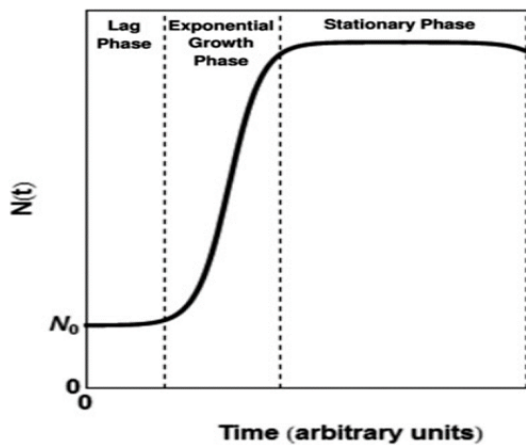


Figura 1- Curva de crescimento (Peleg et al., 2015)

O crescimento bacteriano é um dos exemplos mais ilustrativos de crescimento exponencial da natureza (Maier, 2008), por exemplo, se as condições de crescimento forem favoráveis, uma única célula de *Escherichia coli* a 37 °C pode se dividir uma vez a cada 20 minutos, tornando-se uma colônia de 1010 células após 11 h (Hagen, 2010). Muitos estudos foram iniciados para entender e lidar com questões da poluição a fim de entender os efeitos causados nesses organismos. Esta revisão aborda uma visão geral sobre crescimento exponencial e como ele pode ser afetado pelos poluentes presentes nos ecossistemas aquáticos, e tem como objetivo introduzir o assunto tanto ao público em geral quanto a comunidade acadêmica demonstrando a relevância de estudar essa temática.

### Modelo de crescimento exponencial

O crescimento exponencial pode ser descrito matematicamente, por duas equações:

$$\frac{dN}{dt} = r_{max}N$$

Esta equação expressa a taxa de crescimento populacional (Molles Jr., 2008). Onde,  $dN$  representa mudança no número populacional,  $dt$  (mudança no tempo),  $r_{max}$  (taxa de crescimento exponencial ou taxa de aumento intrínseco (per capita), e  $N$  (número de indivíduos)).

$$N_{(t)} = N_{(0)}e^{r_{max}t}$$

Esta equação calcula o tamanho da população (Molles Jr., 2008). Onde  $N_{(t)}$  e  $N_{(0)}$  representam o tamanho da população

no tempo  $t$  e o tamanho inicial da população, respectivamente.

### Limitações ao crescimento exponencial

O crescimento exponencial pode ser afetado por diversos fatores, tais como limitação de recursos, competições intra e interespecíficas, e contaminantes orgânicos e inorgânicos de diferentes origens e com diversas formulações.

Dentre os recursos limitantes do crescimento exponencial podemos citar: concentrações de fósforo, nitrogênio e sílica, bem como intensidade luminosa e demais fatores abióticos. Além disso, fatores climáticos como temperatura e intensidade luminosa podem interferir diretamente nas taxas específicas de crescimento (microalgas e zooplâncton) (Sorokin & Krauss, 1958; Cohen et al., 1988; Huntley & Lopez, 1992). Ademais, quando esses organismos (microalgas, zooplâncton e bactérias) estão sob limitação de nutrientes essenciais e, simultaneamente expostos a metais, os efeitos tóxicos podem ser maximizados, podendo haver alteração na composição bioquímica desses organismos (Stiling, 2012; Chia et al., 2015; Rocha et al., 2016, 2018).

Estudos indicam que em condições limitantes de fósforo e nitrogênio, as microalgas têm sua composição bioquímica alterada, possivelmente levando a mudanças em demais parâmetros fisiológicos relacionados ao crescimento (Chia et al., 2015). Outro componente essencial para crescimento de algumas algas é a sílica, essencial para formação das frústulas (parede celular) das diatomáceas. Vale ressaltar que esse processo de formação de frústulas é essencial para entrada de carbono atmosférico para as camadas oceânicas mais profundas (Struyf & Conley, 2008).

Estudos com rotíferos demonstraram algumas correlações entre os gradientes de alimento e nutrientes, que podem ser espécie-específicos; a presença dos rotíferos *Keratella cochlearis* e *Anuraeopsis fissa* foi relacionada às concentrações de fósforo contidas no ambiente, enquanto outra espécie *Synchaeta oblonga* demonstrou alta dependência à presença de fitoplâncton (Conde-Porcuna et al., 2002).



No que se refere a estudos envolvendo disponibilidade de recursos e predação, segundo Nicolle et al. (2011), houve colapso das populações de zooplâncton, independentemente da quantidade de recursos ofertada, quando estes foram expostos a altas taxas de predação.

Já o crescimento bacteriano pode ser afetado abruptamente quando ocorre limitação de nutrientes como carbono e nitrogênio como observado em *Escherichia coli* (Bren, 2013). Além disso, a presença de altas concentrações de diferentes substâncias químicas, biologicamente ativas, influenciam o status e o funcionamento das populações microbianas (Donkova & Kaloyanova, 2008).

A função das bactérias no ecossistema assegura uma redução significativa dos resíduos, e são parcialmente responsáveis por desempenharem papéis vitais nas transformações de carbono e nitrogênio, assim como nos ciclos de nutrientes, afetando as propriedades biológicas, químicas e físicas no ecossistema em que está presente (Chen et al. 2014). No entanto, poluentes metálicos na forma de zinco, cobre (Rajapaksha et al. 2004) e cádmio (Chen et al. 2014) mostraram reduzir significativamente a atividade bacteriana no solo, reduzindo a capacidade de reprodução das células bacterianas. (Chen et al. 2014).

### **Efeito de poluentes no crescimento exponencial**

Após a revolução industrial o aumento das concentrações de poluentes antrópicos e particularmente industriais no ambiente (muitas vezes em habitats aquáticos), tornou-se um grande problema (Rhind, 2009; Karataş, 2016).

Metais como cobre, sódio, ferro, manganês, molibdênio, níquel e cobalto são importantes para os processos fisiológicos dos organismos, pois são micronutrientes essenciais. No entanto, esses metais acima das concentrações requeridas podem ser tóxicos para a maioria dos seres vivos (Reeves & Baker, 2000).

Além dos metais, as nanopartículas (NPs), caracterizadas por apresentarem tamanhos menores que 100 nm em pelo menos uma dimensão, tem recebido muita atenção e preocupação recentemente, devido

constante aumento de sua produção e aplicações em várias áreas da economia, tais como têxteis, eletrônicos, farmacêutica, cosméticos e remediação ambiental, podendo aumentar sua disponibilidade no ambiente, o que traz preocupação em relação aos seus efeitos para biota (Navarro et al., 2008).

Os compostos orgânicos oriundos de fontes de hidrocarbonetos são contaminantes importantes e altamente tóxicos, sendo biopersistentes e bioacumuladores e seus efeitos são cada vez mais elucidados como agentes deletérios (Torres et al., 2008). A contaminação ambiental por esses contaminantes, principalmente dos corpos hídricos, tem como consequência a perda da diversidade biológica, bem como o aumento da bioacumulação e ampliação de substâncias tóxicas na cadeia alimentar (Wang & Chen, 2009). Muitos organismos, com base em suas propriedades fisiológicas, contribuem com a identificação da poluição ambiental crônica, podendo fornecer rápidas respostas sobre os níveis de poluição, sendo o fitoplâncton (Carr et al., 1998), zooplâncton (USEPA, 2002) e bactéria (Bowman, et al 2017) amplamente utilizados para essa finalidade.

Esses organismos fornecem respostas rápidas aos efeitos deletérios ocasionados pelos contaminantes em concentrações elevadas, pois tem uma notável capacidade de acumular essas substâncias presentes no ambiente, sendo a redução da fase exponencial o parâmetro mais sensível à ação desses poluentes (De Filippis & Pallaghy, 1994).

Os efeitos causados pelos contaminantes nesses organismos ocorrem devido ao processo de bioacumulação ou biosorção (adsorção). O mecanismo de biosorção envolve a interação dos grupos funcionais do contaminante com as propriedades físico-químicas da célula ou parede celular, já a bioacumulação é um acúmulo intracelular (Volesky & Schiewer, 2000).

Os poluentes têm influência direta em vários processos fisiológicos e bioquímicos desses organismos. Os mecanismos de toxicidade são similares para alga, bactéria e zooplâncton, incluem o bloqueio dos grupos funcionais de moléculas importantes como enzimas, polinucleotídeos, sistemas de transporte de nutrientes e íons essenciais,

deslocamento e/ou substituição de íons essenciais no sítio celular, desnaturação e inativação de enzimas, rompimento da membrana celular e integridade de organelas, por exemplo, o típico mecanismo em bactéria, como mostra a Figura 2.

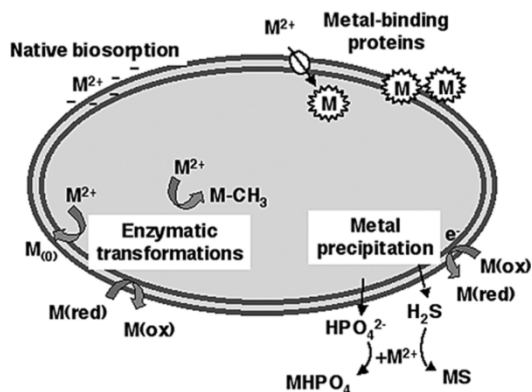


Figura 2 - Resumo esquemático dos mecanismos de toxicidade dos metais em bactérias a nível celular. Metais (M), Metal livre ( $M^{2+}$ ), Metal oxidado (M(ox)), Metal reduzido (M(red)) (adaptado de Valls & Lorenzo, 2002).

Os metais são apontados por exercer efeitos tóxicos através da formação de radicais livres, devido às espécies reativas de oxigênio (Mallick & Rai, 2002). Os íons metálicos são adsorvidos primeiro à superfície das células por meio das interações entre os íons metálicos e os grupos de metal-funcionais, tais como carboxila, fosfato, hidroxila, amino, enxofre, sulfeto, tiol, presentes na parede celular e em seguida, penetra na membrana celular e adentra nas células (Wang & Chen, 2009; Zalups & Ahmad, 2003). As espécies reativas de oxigênio podem danificar diretamente proteínas, aminoácidos, ácidos nucleicos e lipídios de membrana, diminuir a produção de biomassa, bem como a fotossíntese e respiração (Bačkor & Fahselt 2004; Perales-Vela et al., 2007), podendo afetar o crescimento exponencial.

### Conclusão

Os poluentes podem afetar o crescimento exponencial de bactérias, algas e zooplâncton, reduzindo a produção primária dos organismos fotossintetizantes e consequentemente

afetando as populações de zooplâncton e bactérias, podendo atingir níveis tróficos superiores dos ecossistemas aquáticos. Dessa forma, o estudo do crescimento exponencial é de grande importância para Ecotoxicologia aquática, sendo uma ferramenta importante para preservação da biodiversidade dos organismos aquáticos.

### Referências

- Bačkor, M., Fahselt, D. & Wu, C.T. 2004. Free proline content is positively correlated with copper tolerance of the lichen photobiont *Trebouxia erici* (Chlorophyta), *Plant Science*, 167: 151–157.
- Bren, A., Hart, Y., Dekel, E., Koster, D. & Alon, U., 2013. The last generation of bacterial growth in limiting nutrient. *BMC systems biology*. 7(1):27.
- Bowman, W. D., Hacker, S.D & Cain, M.L. 2017. *Ecology*. 4<sup>th</sup> ed. Sinauer Associates, Inc. USA.
- Carr, H. P.; Carino, F. A.; Yang, M. S. & Wong, M. H. 1998. Characterization of cadmium-binding capacity of *Chlorella vulgaris*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 60: 433-440.
- Chia, M.A., Lombardi, A.T., da Graca Gama Melao, M. & Parrish, C.C. 2015. Combined nitrogen limitation and cadmium stress stimulate total carbohydrates, lipids, protein and amino acid accumulation in *Chlorella vulgaris* (Trebouxiophyceae). *Aquat toxicol* 160:87-95.
- Chen, Y., Liu, Q., Liu, Y.J, Jia, F.A. & He, X.H. 2014. Responses of soil microbial activity to cadmium pollution and elevated CO<sub>2</sub>. *Scientific Reports*, 4(4287). DOI: 10.1038/srep04287
- Conde-Porcuna, J. M., Ramos-Rodríguez, E. & Pérez-Martínez, C. 2002. Correlations between nutrient concentrations and zooplankton populations in a mesotrophic reservoir. *Freshwater Biology*. 47:1463-1473.
- Cohen, Z., Vonskak, A. & Richmond, A. 1988. Effect of environmental conditions on fatty acid composition of the red alga *Porphyridium cruentum* correlation to growth rate. *J. Phycol.* 24:328-332.
- De Filippis, L. F. & Pallaghy, C. K. 1994. Heavy metals:sources and biological effects. *Algae and Water Pollution*,42: 31-37.
- Donkova R. & Kaloyanova N. 2008. The Impact of Soil Pollutants on Soil Microbial Activity. In: Simeonov L., Sargsyan V. (eds) *Soil Chemical Pollution, Risk Assessment, Remediation and Security*. NATO Science for Peace and Security Series. Springer, Dordrecht
- Hagen, S. J. 2010. Exponential growth of bacteria: Constant multiplication through division. *American Journal of Physics*, 78: 1290. doi: 10.1119/1.3483278

- Huntley, M. E. & Lopez, M.D.G. 1992. Temperature-Dependent Production of Marine Copepods: A Global Synthesis. *The American Naturalist*, 140(2): 201-242.
- Karataş, 2016. Environmental Impacts of Globalization and a solution proposal. *American International Journal of Contemporary Research*, 6(2). Issn 2162-139X.
- Maier, R. M. 2008. Bacterial growth. In: Maier, R. M., Pepper, I., Gerba, C. (eds). *Environmental microbiology*. Academic, New York.
- Mallick, N., & Rai, L. C. 2002. Physiological responses of non-vascular plants to heavy metals. *Physiology and biochemistry of metal toxicity and tolerance in plants* (111-147). Springer, Dordrecht.
- Molles Jr., M. C. 2008. *Ecology: Concepts and Applications*, 4<sup>th</sup> ed. The Mc-Graw Hill Companies, Inc. New York.
- Navarro, E., Baun, A., Behra, R., Hartmann, N. B., Filser, J., Miao, A. J. & Sigg, L. 2008. Environmental behavior and ecotoxicity of engineered nanoparticles to algae, plants, and fungi. *Ecotoxicology*, 17(5):372-386.
- Newman, M.C., 1994. *Quantitative methods in aquatic ecotoxicology*. CRC press.
- Nicolle, A., Hansson, L.-A., Brodersen, J., Nilsson, P.A. & Brönmark C. 2011 Interactions between Predation and Resources Shape Zooplankton Population Dynamics. *PLoS ONE* 6(1): e16534.
- Peleg M., Corradini M.G., Normand M.D. 2015 On Modeling the Effect of Water Activity on Microbial Growth and Mortality Kinetics. In: Gutiérrez-López G., Alamilla-Beltrán L., del Pilar Buera M., Welti-Chanes J., Parada-Arias E., Barbosa-Cánovas G. (eds) *Water Stress in Biological, Chemical, Pharmaceutical and Food Systems*. Food Engineering Series. Springer, New York, NY
- Perales-Vela, H. V., Gonzáles-Moreno, S.; Montes-Horacasitas, C. & Cañizares-Villanueva, R. O. 2007. Growth, photosynthetic and respiratory responses to sub-lethal copper concentrations in *Scenedesmus incrassatulus* (Chlorophyceae) *Chemosphere*, 67:2274-2281.
- Rand, G. M., Wells, P. G. & McCarty, L. S. 1995. *Fundamentals of Aquatic Toxicology: Effects, Environmental Fate, and Risk Assessment*; Rand, G. M., ed.; 2nd ed., Taylor & Francis: Washington.
- Preston, B.L., 2002. Indirect effects in aquatic ecotoxicology: implications for ecological risk assessment. *Environmental Management*, 29(3):311-323.
- Rajapaksha, R.M.C.P., Tobor-Kaplon, M.A. & Baath, E. 2004. Metal Toxicity Affects Fungal and Bacterial Activities in Soil Differently, *Applied and Environmental Microbiology*, 70(5): 2966–2973.
- Reeves, R.D. & Baker, A.J.M. 2000. Metal accumulating plants, In: *Phytoremediation of toxic metals: Using plant to clean Up the environment*. (Ed: I. Raskin and B.D. nely). John Wiley and Sons, Inc, Toronto, Canada. 193-229.
- Rhind, S.M. 2009. Anthropogenic pollutants: a threat to ecosystem sustainability? *Phil.Trans. R.Soc.B*, 364:3391-3401.
- Rocha, G.S., Parrish, C.C., Lombardi, A.T. & Melão, M.G.G. 2016. Copper affects biochemical and physiological responses of *Selenastrum gracile* (Reinsch). *Ecotoxicology* 25(8):1468-1477.
- Rocha, G.S., Parrish, C.C., Lombardi, A.T. & Melão, M.G.G. 2018. Biochemical and physiological responses of *Selenastrum gracile* (Chlorophyceae) acclimated to different phosphorus concentrations. *J. Appl. Phycol*, p. 1-11.
- Sorokin, C. & Krauss, R.W. 1958. The effects of light intensity on the growth rates of green algae. *Plant Physiology*, 33(2):109-113.
- Stiling, P. 2012. *Ecology: Global Insights and Investigations*. McGraw-Hill, New York.
- Struyf, E. & Conley, D. 2009. Silica: an essential nutrient in wetland biogeochemistry. *Front Ecol Environ*, 7(2):88-94.
- Torres, M. A., Barros, M. P., Campos, S. C., Pinto, E., Rajamani, S., Sayre, R. T., & Colepicolo, P. 2008. Biochemical biomarkers in algae and marine pollution: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 71(1), 1-15.
- USEPA - U. S. Environmental Protection Agency. *Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms*. 2002 Washington, DC, 350 p
- Valls, M. & De Lorenzo, V. 2002. Exploiting the genetic and biochemical capacities of bacteria for the remediation of heavy metal pollution. *FEMS Microbiology Reviews*, 26(4), 327-338.
- Volesky, B., & Schiewer, S. 2000. Biosorption, *Metals*. In: *Encyclopedia of Bioprocess Technology (Fermentation, Biocatalysis and Bioseparation)*, 433-453.
- Wang, J. & Chen, C. 2009. Biosorbents for heavy metals removal and their future. *Biotechnol. Adv.* 27:195-226.
- Zalups, R. K. & Ahmad, S. 2003. Molecular handling of cadmium in transporting epithelia. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 186:163-188.

# REDES BIPARTIDAS: MINI REVISÃO E APLICAÇÕES ECOLÓGICAS

Ariane Maria Leoni<sup>a</sup> & Edgar Oliveira Vicente<sup>b</sup>

Programa de Pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais

<sup>a</sup>: Laboratório de Interações entre Animais e Plantas (Dep. De Ciências Ambientais)

<sup>b</sup>: Laboratório de Ecofisiologia da Reprodução e Estudos Fitoquímicos (Dep. Botânica)  
Universidade Federal de São Carlos

## Resumo

Abordar relações ecológicas e entender ampla e definidamente a dinâmica que envolve seu fluxo energético tem se revelado desafiador em virtude da alta complexidade e elevado número de informações. A análise pela metodologia de redes e mais especificamente a análise por redes bipartidas, através da estruturação dos dados em matrizes X-Y e gráficos sintéticos, oferece maior objetividade (análise macro ou micro em uma mesma rede), permitem associar dados desconexos (ex.: efeito de espécies novas), ou avaliar a relação de eventos raros (ex.: influência do efeito antrópico em uma população) em uma rede. No entanto, há pouca divulgação ou conhecimento sobre as vantagens, recursos, metodologias e aplicações da análise por rede bipartida. Nesta mini revisão, realizamos uma síntese da literatura a fim de promover sua divulgação como instrumento de interpretação de contextos individuais ou sistemáticos em serviços ecológicos. Foram reunidas aplicações, exemplos de modelos gráficos, definições e recursos da análise bipartida que podem auxiliar nas análises de dados, sanar questionamentos e ampliar o capital científico no estudo das relações ecológicas com o auxílio desta metodologia de análise.

## Introdução

O mecanismo de relações entre os seres vivos é altamente complexo e não linear (VÁZQUEZ *et al.*, 2007). A fim de organizar e definir características deste mecanismo faz-se necessário o uso de ferramentas que favoreçam o entendimento do grau de reciprocidade entre espécies e a quantidade de informações envolvidas (VAN LOON, 2006). Nesse contexto, a abordagem de

redes têm sido um dispositivo que contribui para explicar as complexas relações humanas e ecológicas, teorização de fenômenos como globalização, simbiose, mídia digital, velocidade e complexidade (BODIN *et al.*, 2017).

Um tipo de rede particular são as redes bipartidas que permitem ordenar grandes volumes de dados em uma matriz XY podendo delinear a gradação das relações (envolvimento mais ou menos intenso) entre as partes através de métricas específicas fornecendo um amplo espectro de informações.

O objetivo desta revisão foi compilar definições, conceitos e aplicações da metodologia de análise por redes bipartidas/binárias para que sirvam de instrumento teórico aos alunos de graduação dos cursos de Ciências Biológicas e áreas correlatas.

## Conceitos e definições

Rede é um conjunto de objetos ( encontrados na literatura como *nodes*, *nós* ou *vértices*) conectados entre si (LAU *et al.*, 2017) através de linhas chamadas de *links* ou *edges* (NEWMAN, 2010) (KLEINBERG; EAS-LEY, 2010). A correspondência entre o número de pontos e de vértices é dada pela relação que define a *densidade* ou *conectância* (C) de uma rede.

$$\text{Conectância (C)} = \frac{\text{nº de edges [e]}}{\text{nº de nodes [n]}}$$

Assim, quanto maior o número de interações entre os diversos pontos de uma rede, maior será sua conectância ou densidade (NEWMAN, 2010). De tal maneira, a conectância caracteriza, em análises binárias, a especialização ou generalização de espécies em uma comunidade com valores que variam de 0 a 1. Sendo assim, quanto maior

o valor (mais próximo de 1) de C maior será a especialização do elemento em estudo; em contrapartida, quanto mais próximo de 0 mais generalista (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTH-GEN, 2006) (SARMENTO; MORANA; GASOL, 2016).

A avaliação de dados por redes ocorre por representações gráficas em que os vértices possuem distintas configurações de valor caracterizando gráficos quantificados ou não quantificados. Em gráficos quantificados os vértices representam a relação e a intensidade da relação entre dois pontos ao passo que em não quantificadas demonstram somente relação entre dois pontos sem definir um valor de intensidade. Todas as relações de pares em redes de interação manifestam algum tipo de grau ou força que caracteriza seus elementos e na natureza tem-se comprovado que prevalecem as interações fracas, isto é, aquelas relações que não alteram a estrutura da rede (VÁZQUEZ *et al.*, 2007). Estas intensidades definem padrões de relacionamentos nas redes e podem ser mensuradas através de diferentes mecanismos ou instrumentos (BERLOW *et al.*, 2011). Existem duas categorias de forças de interações: as que se referem às propriedades de uma ligação local e outra que faz referência às propriedades de um grupo de ligações de um sistema. São exemplos de propriedades de ligação local ou individual: modificações no peso corporal, biomassa ingerida ou produzida, número de presas capturadas, número de visitas realizadas ou sofridas, número de investidas para aquisição de alimentos, distâncias percorridas... (LAU *et al.*, 2017) (VÁZQUEZ *et al.*, 2007). Caracteres como extinções secundárias, efeitos de alterações na abundância de uma espécie em uma população, relação predador/presa com alterações populacionais, fluxo migratório e prevalência parasitária de um determinado parasita em um nicho são exemplos de ligações que a análise bipartida permite interpretar com respostas sistêmicas (relacionando um número maior de

nós) ou em grupo (relacionando um número menor de nós) (BERLOW *et al.*, 2011).

### Redes bipartidas

Redes bipartidas representam uma determinada classe de redes, cujos vértices são divididos em dois conjuntos X e Y, sendo que é permitida somente a conexão entre dois ou mais vértices de diferentes conjuntos (X-Y), não havendo linhas conectando vértices de um mesmo conjunto (X-X, Y-Y) (Figura 1) (NEWMAN, 2001) (KLEINBERG; EASLEY, 2010). As conexões podem ser quantificadas (fig.2a) / não quantificadas (fig.1) ou direcionadas (indicam o sentido da interação) / não direcionadas (só conectam dois nós sem mostrar sentido de fluxo – fig.1) (KLEINBERG; EASLEY, 2010). Esse tipo de rede pode ser usado para representar e entender a complexidade das interações ecológicas e como elas afetam o funcionamento do ecossistema, sendo possível prever e mitigar perturbações ambientais (INGIS *et al.*, 2009).

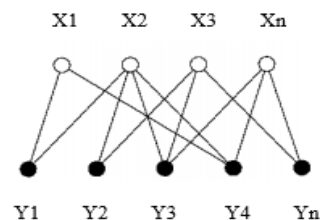


Figura 1. Representação de uma rede bipartida não quantificada e suas conexões, contendo 4 grupos representados por vértices (círculos brancos) com linhas conectando cada vértice aos grupos (círculos pretos) aos quais pertence (adaptado de Newman, 2010).

As redes ecológicas usam modelos de rede para analisar e investigar a estrutura, função e evolução dos sistemas ecológicos em muitas escalas e níveis de organização (EKLÖF *et al.*, 2012). Para as redes ecológicas bipartidas, diferentes índices têm sido propostos para capturar características importantes das interações e das espécies. Por exemplo, graus de espécies (número de interações por espécie) ou força das espécies (soma do nível de dependências ou

forças de interação que quantificam a importância de uma espécie em uma teia (JORDANO; BASCOM-PTE; OLESEN, 2003a) (BAS-COMPTE; JORDANO; OLESEN, 2006) (DORMANN *et al.*, 2009).

O número e a força das interações, bem como a relação entre vértices e linhas estão ilustrados na figura 2. Pesquisas, até o momento, estão agrupadas em três tipos de

rede definidas pelos tipos de organismos e interações, sendo duas redes representando inte-

interações antagonistas: teias alimentares e interações parasita-hospedeiro e uma rede representando interações benéficas: redes mutualísticas (INGS *et al.*, 2009). As teias alimentares, mais comumente focadas nas interações presa-predador (BROSE *et al.*, 2006) são geralmente subdivididas em teias

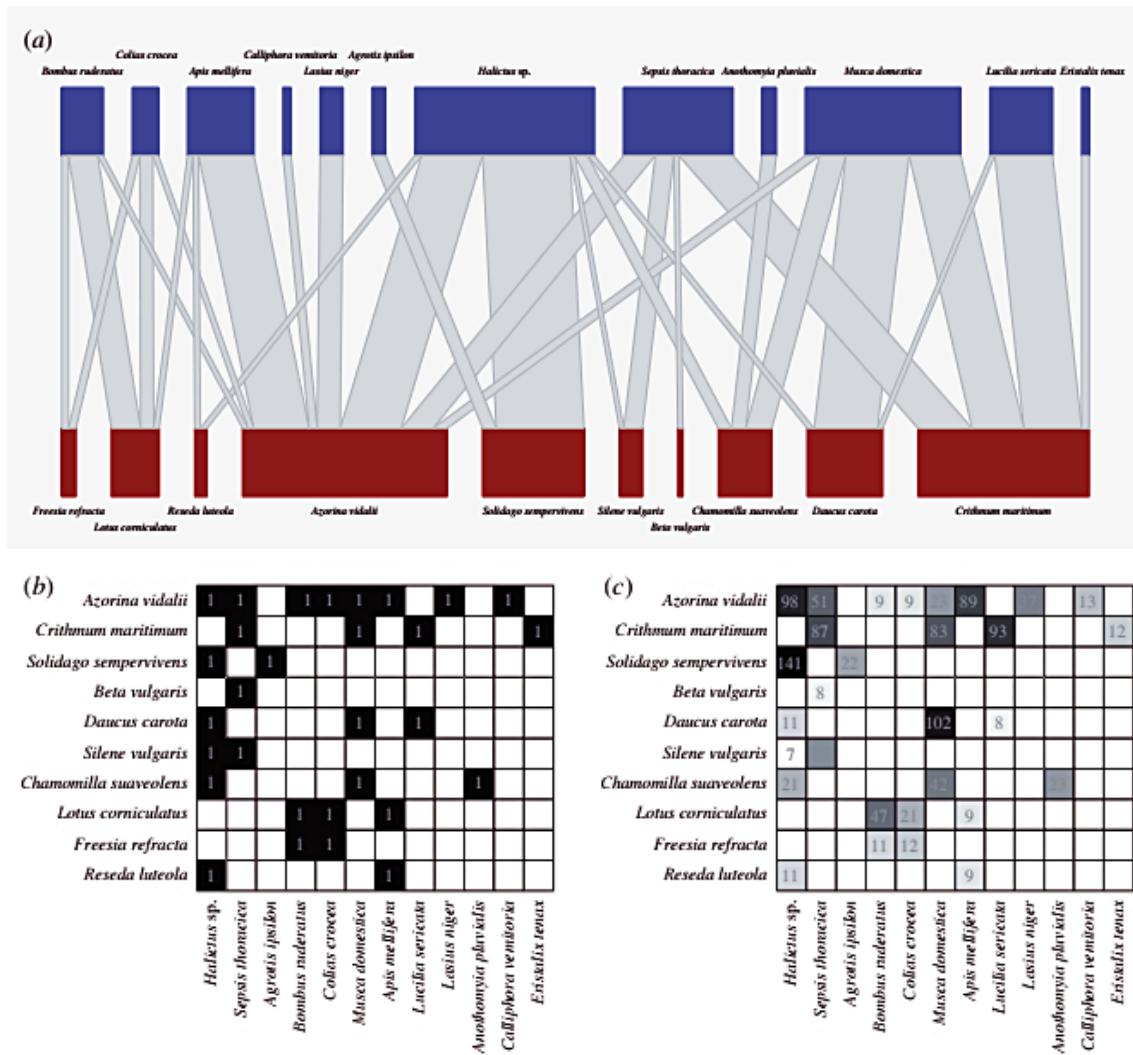


Figura 2. Representação gráfica quantificada (as linhas possuem valores) da interação polinizador-planta advindo das matrizes b e c em que são computados os números de relações entre as espécies. A figura 2a mostra as espécies de polinizadores representadas pelos vértices azuis escuros e as espécies de plantas visitadas representadas pelos vértices vermelhos. A espessura das linhas que ligam os vértices representa o número de visitas de polinizadores a plantas enquanto a largura dos vértices representa o número total de visitas realizadas por uma espécie de polinizador ou recebidas por uma espécie de planta. A figura 2b mostra a mesma rede representada por uma matriz em que as espécies de plantas são representadas em linhas e as espécies de polinizadores e a existência de um polinizador para uma espécie de planta é definida como 1. A figura 2c representa uma matriz com número de células correspondendo ao número de visitas de polinizadores a plantas em que o valor 0 (zero) significa que não houve visita (BECKETT, 2018).

comunitárias, que incluem todas as interações entre organismos numa comunidade definida, ou em fontes ou sumidouros menores (COHEN, 1978) (HALL; RAFFAELLI, 1993) que apresentam ligações para cima ou para baixo a partir de uma única espécie (COHEN, 1978) (HALL; RAFFAELLI, 1993) (BROSE *et al.*, 2006). Um padrão geral é que os elos tróficos fluem de muitos indivíduos pequenos na base da teia para indivíduos maiores e mais raros no topo da teia, com uma concentração de recursos em um número progressivamente menor de vértices (COHEN; JONSSON; CARPENTER, 2003) (MULDER *et al.*, 2005) (MULDER *et al.*, 2006). Esta abordagem liga as abordagens da comunidade e do ecossistema, combinando medidas de biomassa e abundância numérica no estudo de redes ecológicas (REUMAN; COHEN, 2005) (YVON-DUROCHER *et al.*, 2008). Em muitos casos, as relações entre parasita e hospedeiro concentram-se em diferentes guildas de insetos terrestres (hospedeiros) e traçam as interações do hospedeiro para seu parasita (VÁZQUEZ *et al.*, 2005). Estes sistemas são adequados para descrever redes quantitativas nas quais populações e interações podem ser expressas na mesma unidade (VAN VEEN; MORRIS; GODFRAY, 2006). Recentes pesquisas estudam, com a análise de redes, quantificar o potencial das interações populacionais indiretas (MÜLLER *et al.*, 1999) (LEWIS *et al.*, 2002) os efeitos dessas interações indiretas na estrutura da rede (MORRIS; LEWIS; GODFRAY, 2004) (BUKOVINSKY *et al.*, 2008), assim como medir os efeitos de invasões biológicas (HENNEMAN; MEMMOTT, 2001) e degradação de habitat (TYLIANAKIS; TSCHARNTKE; LEWIS, 2007). As espécies vegetais e animais estabelecem interações mutualísticas, como a polinização, a dispersão de sementes (interação animal-planta) e interação formiga-planta (alimento para formiga e proteção para a planta) (INGS *et al.*, 2009) (VÁZQUEZ *et al.*, 2007), bacterioplânctons x fitoplânctons

(SARMENTO; MORANA; GASOL, 2016) formando redes de dependência. Essas redes são heterogêneas (algumas espécies têm um número muito maior de interações do que o esperado) e aninhadas (especialistas interagem com subconjuntos apropriados das espécies com as quais os generalistas interagem) e são construídas por meio de ligações fracas (que não alteram a estrutura da rede) e assimétricas (por exemplo, se uma espécie vegetal depende fortemente de uma espécie animal, a dependência do animal nessa planta é muito mais fraca) (REZENDE *et al.*, 2007).

### Métricas

Para mensurar as relações entre os elementos ou grupo de elementos são necessárias ferramentas matemáticas específicas. Dentre elas dois índices matemáticos advindos da entropia de Shannon se destacam: os índices  $d'$  e  $H_2'$ . O índice  $d'$  descreve o quanto as relações, ao nível de espécie, são especialistas ou generalistas dentro de uma rede. O índice  $H_2'$ , no entanto, mede a frequência de interação entre redes distintas permitindo compará-las sem sofrer interferência do tamanho das redes. Assim, é possível observar a relação, por exemplo, de polinizadores com uma espécie de planta em rede de serviços ecológicos definindo um índice  $d'$  entre estas espécies (polinizadores x planta) e compará-la com outra rede de serviços ecológicos de polinização tendo o índice  $H_2'$  definido (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006)

Outros índices e métricas para redes bipartidas são descritas por Dormann e colegas (2009) em *Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks*. Algumas destas métricas e índices quantitativos e qualitativos estão relacionadas nas tabelas 1 e 2.

Tabela 1. Índices qualitativos

Métrica	Definição	Referências
Web Asymmetry	Representa o balanço entre níveis tróficos (alto e baixo). Valores variam de -1 a 1.	(BLÜTHGEN <i>et al.</i> , 2007) (TYLIANAKIS, 2008)
Number of compartments	Calcula subconjuntos não conectados a rede. Permite inferir processos evolutivos	(GUIMARÃES <i>et al.</i> , 2007)
Extinction Slopes	Avalia a extinção de espécie secundária decorrente do extermínio de uma espécie primária.	(MEMMOTT; WASER; PRICE, 2004)
Degree distribution	Descreve o grau de distribuição (número de ligações com outras espécies) de uma espécie em seu nível trófico	(JORDANO; BASCOMPTE; OLESEN, 2003a)
C-score	Permite definir os efeito da competição entre espécies.	(DIAMOND, 1975) (STONE; ROBERTS, 1992)
V-ratio	Possibilita analisar agregamento ou desagregamento de espécies.	(SCHLUTER, 1984)
Nestedness	Originalmente proposto para avaliar espécies em ilha de tamanhos diferentes e distâncias diferentes do continente.	(ALMEIDA-NETO <i>et al.</i> , 2008) (BLÜTHGEN <i>et al.</i> , 2008) (MOORE; SWIHART, 2007)

Fomentando e eficiência dessa metodologia podemos citar softwares como R-package bipartite usados por exemplo para: analisar relação bacterioplâncton-fitoplâncton (SARMENTO; MORANA; GASOL, 2016), polinizador generalista – planta especialista (DORMANN; GRUBER; FRÜND, 2008), compreensão mecanicista de redes ecológicas (LAU *et al.*, 2017), o software enaR usado para: compreensão mecanicista de redes ecológicas (LAU *et al.*, 2017), teia alimentar, relação parasita-hospedeiro (BORRETT; LAU, 2014) e o software Octave com o propósito de estudar abundância de espécies e aleatoriedade de relações entre os indivíduos (VÁZQUEZ *et al.*, 2007).

### Conclusão

A abordagem de redes, em especial as bipartidas, têm sido uma importante ferramenta para explicar as complexas interações ecológicas (BODIN *et al.*, 2017). O desenvolvimento de tais redes se torna importante para compartilhar dados e códigos bem como integrar o uso de uma grande quantidade de informações (LAU *et al.*, 2017). Mostramos que é possível visualizar e melhor compreender as interações ecológicas por meio da abordagem de redes (figura 2) sendo possível mensurar as relações entre os elementos ou grupos de elementos usando métricas específicas (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006). Temas como teia alimentar, interações parasita-hospedeiro, mutualismo e previsões populacionais (INGS *et al.*, 2009) são objetos de inúmeras pesquisas que estão inseridas no extenso campo de tópicos abordados pela ecologia de redes (BORRETT; LAU, 2014).



Tabela 2. Índices quantitativos

Métrica	Definição	Referências
Vulnerability	Relaciona o número média de predadores e presas	(BERSIER; BANAŠEK-RICHTER; CATTIN, 2002)
Weighted Linkage Density	Média de ligações por espécie considerando o número de interações	(TYLIANAKIS; TSCHARNTKE; LEWIS, 2007)
Interaction Evenness	Calcula a uniformidade (Shannon) nas interações de rede	(ALATALO, 1981) (MÜLLER <i>et al.</i> , 1999)
Interaction Strength Asymmetry	Mensura o desequilíbrio entre as forças de interação (Ex.: polinizadores especialistas x plantas generalistas; polinizadores generalistas x plantas especialistas)	(BASCOMPTE; JORDANO; OLESEN, 2006) (BLÜTHGEN <i>et al.</i> , 2007) (JORDANO, 1987)
Niche Overlap	Avalia a existência de sobreposição de nichos e a intensidade de sobreposição	(MOUILLOT <i>et al.</i> , 2008) (OLESEN <i>et al.</i> , 2007) (WATTS; STROGATZ, 1998)

## Agradecimentos

Agradecemos ao Prof. Dr. Hugo Sarmiento, docente da disciplina Ecologia Teórica do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos.

## Referências

- ALATALO, R. V. 1981. Problems in the Measurement of Evenness in Ecology. *Oikos*, v. 37, n. 2, p. 199. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/3544465?origin=crossref>>.
- ALMEIDA-NETO, M. *et al.* 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, v. 117, n. 8, p. 1227–1239.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; OLESEN, J. M. 2006. Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science*, v. 312, n. 2006, p. 431–434. Disponível em: <<http://science.sciencemag.org/content/312/5772/431>>.
- BECKETT, Stephen J. 2018. Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society open Science*, jun. , v. 3.
- BERLOW, E. L. *et al.* 2011. Interaction strengths food webs: issues and opportunities Interaction strengths. *Society*, v. 73, n. 3, p. 585–598.
- BERSIER, L. F.; BANAŠEK-RICHTER, C.; CATTIN, M. F. 2002. *Quantitative descriptors of food-web matrices*. *Ecology*, v. 83, n9, p.2394-2407.
- BLÜTHGEN, N. *et al.* 2007. Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology*, v. 17, n. 4, p. 341–346.
- BLÜTHGEN, N. *et al.* 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, v. 89, n. 12, p. 3387–3399.
- BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, v. 6.
- BODIN, Ö. *et al.* 2017. Social–Ecological Network Approaches in Interdisciplinary Research: A Response to Bohan *et al.* and Dee *et al.* *Trends in Ecology and Evolution*, v. 32, n. 8, p. 547–549.
- BORRETT, S. R.; LAU, M. K. 2014. enaR: An R package for Ecosystem Network Analysis. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 5, n. 11, p. 1206–1213.
- BROSE, U. *et al.* 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, v. 87, n. 10, p. 2411–2417.
- BUKOVINSZKY, T. *et al.* 2008. Direct and Indirect Effects of Resource Quality on Food Web Structure. *Science*, v. 319, n. 5864, p. 804–807. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.1148310>>.
- COHEN, J. E. 1978. *Food web and niche space*. Princeton/New Jersey: Princeton University Press.
- COHEN, J. E.; JONSSON, T.; CARPENTER, S. R. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 100, n. 4, p. 1781–6. Disponível em: <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12547915>>.
- DIAMOND, J. M. 1975. *Assembly of species communities*. *Ecology and Evolution of Communities*. p. 342- 444.
- DORMANN, C. F. *et al.* 2009. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, v. 2, n. 1, p. 7–24. Disponível em: <<http://benthamopen.com/ABSTRACT/TOECOLJ-2-1-7>>.
- DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; FRÜND, J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R News*, v. 8, n. October, p. 8–11.
- EKLÖF, A. *et al.* 2012. Relevance of evolutionary history for food web structure. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, n. 1733, p. 1588–1596.
- GUIMARÃES, P. R. *et al.* 2007. Interaction Intimacy Affects Structure and Coevolutionary Dynamics in Mutualistic Networks. *Current Biology*, v. 17, n. 20, p. 1797–1803.
- HALL, S.; RAFFAELLI, D. 1993. Food webs: theory and reality. *Advances in Ecological Research*, v. 24, p. 187–239. Disponível em: <[http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065250408600434/pdf?md5=614dff87c734f87cbff52240616c2ffa&pid=1-s2.0-S0065250408600434-main.pdf&\\_valck=1](http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0065250408600434/pdf?md5=614dff87c734f87cbff52240616c2ffa&pid=1-s2.0-S0065250408600434-main.pdf&_valck=1)>.
- HENNEMAN, M. L.; MEMMOTT, J. 2001. Infiltration of a hawaiian community by introduced biological control agents. *Science*, v. 293, n. 5533, p. 1314–1316.
- INGS, T. C. *et al.* 2009. Ecological networks - Beyond food webs. *Journal of Animal Ecology*, v. 78, n. 1, p. 253–269.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connec-tance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist*, v. 129, n. 5, p. 657–677. Disponível em: <<http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/284665>>.
- JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary network of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, v. 6, p. 69–81, 2003.
- KLEINBERG, J.; EASLEY, D. 2010. *Network, Crowds, and Markets: Reasoning about a Highly Connected World*. v. 53.
- LAU, M. K. *et al.* 2017. Ecological network metrics: Opportunities for synthesis. *Ecosphere*, v. 8, n. 8.
- LEWIS, O. T. *et al.* 2002. Structure of a Diverse Tropical Forest Insect-Parasitoid Community. *Journal of Animal Ecology*, v. 71, n. 5, p. 855–873.
- MEMMOTT, J.; WASER, N. M.; PRICE, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 271, n. 1557, p. 2605–2611.
- MOORE, J. E.; SWIHART, R. K. 2007. Toward ecologically explicit null models of nestedness. *Oecologia*, v. 152, n. 4, p. 763–777.
- MORRIS, R. J.; LEWIS, O. T.; GODFRAY, H. C. J. 2004. Experimental evidence for apparent

- competition in a tropical forest food web. *Nature*, v. 428, n. 6980, p. 310–313.
- MOUILLOT, D. *et al.* 2008. Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. *Ecography*, v. 31, n. 1, p. 16–20.
- MULDER, C. *et al.* 2006. Allometry, biocomplexity, and web topology of hundred agro-environments in The Netherlands. *Ecological Complexity*, v. 3, n. 3, p. 219–230.
- MULDER, C. *et al.* 2005. Bacterial traits, organism mass, and numerical abundance in the detrital soil food web of Dutch agricultural grasslands. *Ecology Letters*, v. 8, n. 1, p. 80–90.
- MÜLLER, C. B. *et al.* 1999. The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, v. 68, n. 2, p. 346–370.
- NEWMAN, M. E. J. 2010. *Networks: An introduction*. New York/NY. v. 1.
- NEWMAN, M. E. J. 2001. The structure of scientific collaboration networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 98, n. 2, p. 404–409. Disponível em: <<http://www.pnas.org/content/98/2/404.abstract>>.
- OLESEN, J. M. *et al.* 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 104, n. 50, p. 19891–19896. Disponível em: <<http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0706375104>>.
- REUMAN, D. C.; COHEN, J. E. 2005. Estimating relative energy fluxes using the food web, species abundance, and body size. *Advances In Ecological Research*, v. 36, p. 137–182.
- REZENDE, E. L. *et al.* 2007. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, v. 448, n. 7156, p. 925–928.
- SARMENTO, H.; MORANA, C.; GASOL, J. M. 2016. Bacterioplankton niche partitioning in the use of phytoplankton-derived dissolved organic carbon: Quantity is more important than quality. *ISME Journal*, v. 10, n. 11, p. 2582–2592. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1038/ismej.2016.66>>.
- SCHLUTER, D. 1984. A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, v. 65, n. 3, p. 998–1005.
- STONE, L.; ROBERTS, A. 1992. Competitive exclusion, or species aggregation? - An aid in deciding. *Oecologia*, v. 91, n. 3, p. 419–424.
- TYLIANAKIS, J. M. 2008. Understanding the web of life: The birds, the bees, and sex with aliens. *PLoS Biology*. v6. n.2.
- TYLIANAKIS, J. M.; TSCHARNTKE, T.; LEWIS, O. T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature*, v. 445, n. 7124, p. 202–205.
- VAN LOON, J. Network. 2006. *Theory, Culture & Society*, v. 23, n. 3, p. 307–314.
- VAN VEEN, F. J.; MORRIS, R. J.; GODFRAY, H. C. J. 2006. Apparent Competition, Quantitative Food Webs, and the Structure of Phytophagous Insect Communities. *Annual Review of Entomology*, v. 51, n. 1, p. 187–208. Disponível em: <<http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ento.51.110104.151120>>.
- VÁZQUEZ, D. P. *et al.* 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, v. 116, n. 7, p. 1120–1127.
- VÁZQUEZ, D. P. *et al.* 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, v. 74, n. 5, p. 946–955.
- WATTS, D. J.; STROGATZ, S. H. 1998. Collective dynamics of “small-world” networks. *Nature*, v. 393, n. 6684, p. 440–442.
- YVON-DUROCHER, G. *et al.* 2008. Macroecological patterns and niche structure in a new marine food web. *Central European Journal of Biology*, v. 3, n. 1, p. 91–103.

# IMPORTÂNCIA DOS ESTUÁRIOS COMO BERÇÁRIO PARA PEIXES

Diogo Fernandes Santiago  
Laboratório de Ecologia Aplicada e Conservação  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

## Resumo

Os estuários estão entre os ecossistemas aquáticos mais valiosos e produtivos do planeta, servindo como berçário para diversas espécies de peixes de grande importância ecológica, cultural e econômica. No entanto, esses habitats vêm sofrendo constante processo de degradação ambiental. Além disso, a hipótese de que o estuário serve como berçário para diversas espécies, já não é um consenso geral no meio científico para alguns habitats e espécies. Neste artigo de revisão foi analisado a evolução histórica do conceito da importância do estuário como área de berçário para peixes e os principais estudos da atualidade sobre o tema. Os estuários são importantes como área de berçário para diversos organismos, mesmo que haja exceções. A biomassa total de indivíduos recrutados para populações adultas compreende uma importante medida integrativa da contribuição de áreas de berçários pois interfere na sobrevivência, crescimento e conseqüentemente no sucesso reprodutivo dos indivíduos. Sendo assim, os estuários devem ser alvo de programas de conservação, manejo e restauração por serem importantes locais de berçários.

## Características ambientais dos estuários

Os ecótonos têm sido bem definidos em sistemas terrestres, mas também são aplicados na interface terrestre e aquática (Naiman & De'camps, 1990; Baltz et al., 1993; Naranjo et al., 1998; James & Zedler, 2000) e potencialmente entre o rio e um estuário (Carriker, 1967; Winemiller & Leslie, 1992; Rundle et al., 1998). Um

ecótono pode ser definido como sendo uma região com rápida troca de espécies ao longo de um transecto espacial ou gradiente ecológico, sendo uma zona de transição entre comunidades (Ricklefs, 2003). Um ecótono se caracteriza por ser uma zona ecológica estreita entre dois tipos de comunidades diferentes e homogêneas (Van der Maarel, 1900; Kent et al., 1997).

Já ecoclinas são zonas de gradientes contendo comunidades relativamente heterogêneas que são ambientalmente mais estáveis do que as dos ecótonos, portanto, ecoclinas representam um limite de mudança gradual e progressiva entre dois sistemas (Whittaker, 1960). Uma ecoclina se manifesta pela resposta à diferença gradual em pelo menos um fator ambiental principal (van der Maarel, 1990). Um exemplo de ecoclina seria o gradiente de altitude nos Andes criado principalmente pela temperatura, que resulta em uma série de diferentes comunidades vegetais (Whittaker, 1970).

Reid (1961) definiu o estuário como sendo um ecótono, Carriker (1967) afirmou que o estuário possui características de ecótonos, mas Attrill e Rundle (2002) através das suas análises, concluíram que um estuário não pode ser definido como uma zona estreita e que demonstra um gradiente de mudanças do rio para o mar, em vez de uma única comunidade de transição, portanto a classificação correta seria que os estuários são zonas de ecoclinas e não ecótonos. O único critério que caracteriza o estuário como um ecótono é o fato do ecótono ser uma zona

estressante do ponto de vista ambiental, mas nem todos os ambientes estressantes são ecótonos (Attrill & Rundle, 2002).

A ecoclina clássica é representada pela distribuição da vegetação ao longo de uma montanha que tem como principal estressor a temperatura associada à altitude. Este tipo de distribuição das espécies é unidirecional, no entanto, no estuário vai depender da história evolutiva dos indivíduos, pois o mar representa condições favoráveis para os organismos marinhos, que se tornam cada vez mais estressantes à medida que o organismo se desloca em direção ao rio e o contrário também é verdadeiro (Attrill & Rundle, 2002). Portanto, diferentemente do gradiente de estresse unidirecional para as ecoclinas terrestres, no estuário a ecoclina é expressa em direções diferentes dependendo se os organismos são de origem marinha ou dulcícola (Attrill & Rundle, 2002).

Existem diversas definições de estuário, porém a mais recorrente na literatura é “um estuário é um corpo de água costeiro, semi-fechado, o qual possui uma ligação livre com o mar aberto, no interior do qual a água do mar se dilui de forma mensurável, com a água doce proveniente da drenagem continental” (Pritchard, 1967). Um estuário pode ser dividido em três setores: a) estuário marinho ou inferior, com ligação livre ao mar aberto; b) estuário médio, sujeito a forte mistura de águas salgada e doce; c) estuário superior ou fluvial, caracterizado pela presença de água doce, mas sujeito à ação diárias das marés (Fairbridge, 1980).

Os estuários podem ser classificados de acordo com a sua salinidade em diferentes zonas, sendo 0,5‰ o menor valor e de 30 a 35‰ a maior concentração de salinidade (Veneza, 1958; Carriker, 1967).

Dependendo do regime de salinidade e da extensão da sua evaporação, os estuários podem ser positivos, quando a evaporação da superfície do estuário é inferior ao volume de água doce que entra através do rio, negativos quando a evaporação excede a quantidade de água doce que entra no estuário, ou neutros quando a evaporação iguala ao fluxo de água doce que se dirige para dentro do estuário (Dyer, 1996).

### **Importância dos estuários**

Os sistemas costeiros de transição, como as lagoas costeiras e os estuários estão dentre os ecossistemas aquáticos mais valiosos e produtivos do planeta (Costanza et al., 1997), sendo componentes importantes nas zonas costeiras continentais, tanto a nível biológico como em termos de utilização pelo homem (Cooper et al., 1994). O reconhecimento da importância destes ambientes verifica-se através da história, sendo áreas fortemente povoadas em todo o mundo, com crescente desenvolvimento urbano e industrial (Spencer, 2002; Wolanski, 2007).

Estes sistemas desempenham funções ecológicas essenciais na decomposição, no ciclo de nutrientes, na regulação do fluxo de água, de partículas e de poluentes (Kennish, 2002; Paerl, 2006).

Os peixes e muitos dos invertebrados de estuários constitui-se em um recurso alimentar valioso para a subsistência das comunidades litorâneas e formam a base para o desenvolvimento de uma grande variedade de pesca (Blaber, 1997).

A alta produtividade biológica apresentada pelo estuário pode suportar densas populações de diversos organismos (Hamilton & MacDonald, 1980) e do ponto de vista da produtividade global, os estuários apresentam maior produtividade do que

o mar aberto. A produção média de matéria orgânica de um estuário a uma taxa anual é cerca de 3 toneladas métricas de peso seco por hectare, número 10 a 100 vezes maior que a do oceano (Ryther, 1969).

### **Importância dos estuários como berçários**

A ecologia de comunidades é o estudo de padrões de diversidade, abundância e composição das espécies em comunidades, e dos processos subjacentes a esses padrões (Vellend, 2010). Esta definição se aplica ao estudo da importância que os estuários possuem como área de berçário para diversas espécies de peixes, já que não somente é realizado o estudo das espécies que compõem um estuário, mas também os processos subjacentes a esses padrões.

Um valor cada vez mais reconhecido para todos os tipos de zonas costeiras úmidas, na qual o estuário faz parte, é o seu papel fundamental como berçário para espécies de peixes de grande importância ecológica, cultural e econômica (Beck et al., 2001, Mumby e Hastings, 2008). A forte corrente teórica do valor do estuário como berçário, se deve à sua importância em prover habitat, refúgio, alimento e condições físicas favoráveis (Nagelkerken et al., 2014). Os processos que conferem valor de berçário a um estuário estão interligados por um mosaico de habitats em interação (Sheaves, 2009; Berkstrom et al., 2012) que pode receber aporte de insumos oriundos muito além do próprio local (Beger et al., 2010).

A ideia de que o estuário tem um papel chave como berçário foi aplicada pela primeira vez, por volta de 1900 para invertebrados e peixes com ciclos de vida complexos, no qual as larvas são transportadas para os estuários, crescem e passam como adultos para o

oceano (Beck et al., 2001). Este conceito se tornou tão difundido que foi chamado de “lei” (Gunter, 1967). As faunas de peixes estuarinos em todo o mundo são dominadas em abundância por espécies que se movem para o estuário como larvas, acumulam biomassa e depois se deslocam para o mar (Deegan, 1993).

Os ecossistemas estuarinos, ervas marinhas, manguezais e outras áreas, foram caracterizadas em parte como áreas de berçários, pelo fato de exportarem grande quantidade de carbono, nitrogênio e fósforo, por meio da transferência direta da biomassa animal resultante do movimento dos indivíduos, predação ou emissão de matéria orgânica dissolvida (Teal, 1962, Nixon, 1980; Deegan, 1993; Lee, 1995). Geralmente, uma área tem sido classificada como berçário, pelo fato de peixes ou invertebrados juvenis ocorrerem em altas densidades, evitarem a predação com maior sucesso ou crescerem com maior velocidade em relação a outro habitat (Beck, 2001).

Porém, há um reconhecimento de que existem exceções ao conceito do papel de berçário para zonas costeiras úmidas. Por exemplo, Heck et al (1995) identificou que poucas espécies comercialmente importantes de peixes e invertebrados, parecem depender exclusivamente de ervas marinhas, mas que utilizam esses locais como uma oportunidade, mas podem sobreviver em áreas sem vegetação.

Para todo conceito ecológico amplo há exceções, o que não seria diferente para o conceito de berçário (Beck., 2001), no entanto, grande parte da discordância sobre as evidências que corroboram ou refutam o conceito de berçário, está no fato de que o conceito não possui uma hipótese claramente definida, portanto, tem sido difícil de testá-la (Edgar & Shaw, 1995, Gillanders, 1997). Os ecossistemas estuarinos e costeiros são reconhecidos

há muito tempo como berçários para peixes e crustáceos (Boesch & Turner, 1984) e o estudo de Beck et al (2001) trouxe diversos esclarecimento para a pergunta, por que estuários e zonas úmidas são consideradas berçários? A hipótese sugerida por Beck et al (2001) foi que para um habitat ser considerado um berçário, deve-se analisar a densidade de juvenis, sobrevivência, crescimento e movimento para habitats adultos.

Na grande parte dos estudos que avaliam estuários e zonas úmidas como berçário, se baseia nas altas densidades de juvenis em relação a outro habitat. Embora o habitat possa suportar altas densidade de juvenis, se esses indivíduos nunca atingirem populações adultas, esse habitat não funcionará como um berçário produtivo (Beck et al., 2001). A densidade é apenas um dos fatores que evidenciam estuários como berçários, o movimento de indivíduos juvenis para habitats adultos é um elo vital que falta na compreensão de berçários, e se trata de uma variável complicada de medir (Beck., 2001), no entanto, já existem estudos que utilizam a telemetria acústica para avaliar o

movimento e a conectividade de indivíduos em áreas de estuários (Dance & Rooker, 20015), o que representa grande avanço para determinar áreas de berçário.

A biomassa total de indivíduos recrutados para populações adultas é a melhor medida integrativa da contribuição de áreas de berçários para áreas em que uma espécie ocorre quando adulta, em função do tamanho e do número de indivíduos, por que essas variáveis interferem na sobrevivência, crescimento e conseqüentemente no sucesso reprodutivo de uma espécie (Beck, 2001). Entretanto, o valor do estuário como berçário não se resume apenas a biomassa total de indivíduos recrutados para populações adultas, mas sim uma abordagem ampla dos diversos processos que conferem e suportam um habitat como berçário, como a conectividade, migração ontogenética, migração entre paisagens, fatores eco-fisiológicos, efeito de ecótonos, alimentação e predação, teia alimentar, disponibilidade de recursos, mudança na dieta de acordo com a ontogenia e entrada de nutrientes alóctones (Fig. 1) (Sheaves et al., 2014).

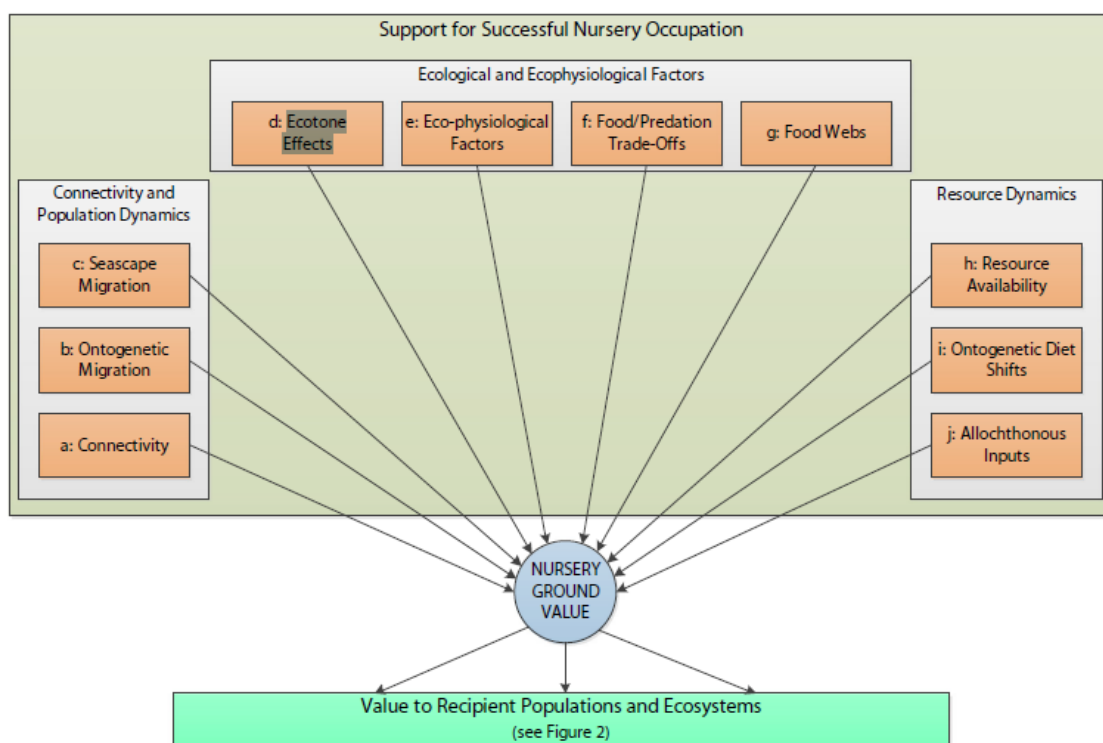


Fig. 1. Componentes que conferem valor como berçário ao estuário (Sheaves et al., 2014).

### **Impactos ambientais e efeitos da pesca**

A interação entre sociedade e natureza é mais forte e direta quando se trata de ecossistemas costeiros e estuários em relação a outras partes do ambiente marinho (Harris et al., 2006). Ambientes costeiros compreendem alguns dos ecossistemas mais valiosos do planeta (Elliott & Whitfield, 2011) e estão entre os mais ameaçados (Bassett et al., 2013). A sua localização na interface terra e mar confere alto valor para a comunidade, resultando em crescentes ameaças ambientais e sem precedentes, devido à intensa pressão populacional, através do desenvolvimento rápido e em larga escala (Lotze et al., 2006, Worm et al., 2006). A perda da biodiversidade, de serviços ecossistêmicos e da vegetação costeira podem contribuir para o aumento de invasão de biológica, declínio da qualidade da água e diminuição da proteção da costa contra enchentes e tempestades (Braatz et., 2007; Cochard et al., 2008; Koch et al., 2009).

Estuários geralmente são severamente degradados por impactos industriais ou agrícolas e poucos permanecem sem serem afetados (Blaber et al., 2000). Em um estudo de revisão de estuários na África, apenas três de 73 estuários estavam livres de problemas, e a fauna empobrecida de muitos deles se devia principalmente à degradação do habitat e não à sobrepesca (Begg, 1978), entretanto, é difícil de analisar separadamente a pesca costeira e estuarina de outras atividades industriais (Blaber et al., 2000).

Os efeitos da pesca sobre organismos alvos podem resultar em diminuição da sua abundância,

mudanças na estrutura etária, alteração na composição do tamanho em uma população e mudanças na composição de espécies (Blaber et al., 2000).

A pesca de arrasto em espécies não alvo tem recebido crescente preocupação global, pois pode ameaçar a viabilidade ou lucratividade de muitas atividades pesqueiras (Pauly, 1979; Sainsbury, 1987) e entre os efeitos negativos, está a frequente captura e morte de vertebrados maiores, como tartarugas, botos, peixes-boi e isto reflete no aumento da quantidade de legislação destinada a reduzir ou impedir estas capturas em uma ampla variedade de áreas de pesca (Blaber et al., 2000).

Já a atividade pesqueira praticada em ambientes estuarinos, água rasas e na costa pode afetar organismos juvenis não alvos, como mostrado nos estudos de Rabarison Andriamirado (1986) e Caverivière e Rabarison Andriamirado (1988), que estimaram que no ano de 1985, dezoito mil e seiscentos toneladas de peixes foram capturados acidentalmente como organismos não alvos na costa de Senegal, como resultado da pesca do camarão rosa, mas apenas 6000 toneladas foram desembarcadas e aproveitadas.

A pesca também pode alterar a estrutura da comunidade por meio da redução de populações predadores ou presas, além de causar alterações físicas do habitat, como a pesca por meio da dragagem, ou também pelo aumento de nutrientes resultante do descarte, modificando assim, níveis tróficos específicos (Blaber et al., 2000).

Além disso, o processamento de peixes pode liberar água residuais e poluentes orgânicos, assim como o efluente de lagos de aquicultura, levando a diminuição da qualidade da água (Twilley et al., 1993).



## **Necessidade de estudos e medidas de conservação**

Existe uma necessidade de se reconhecer os processos estuarinos e a importância de avaliar as mudanças causadas pelo homem nesses ecossistemas (Smith et al., 1966). É essencial a compreensão detalhada do funcionamento deste ecossistema, para que sejam adotadas medidas de manejo e conservação (Elliott & Kennish, 2011).

Diante da degradação de ecossistemas costeiros, nota-se um interesse em conservar e manejar esses locais, e a importância do desenvolvimento de uma melhor hipótese do papel do berçário, e isso pode contribuir muito para que os cientistas identifiquem os habitats, e mais importante, os locais dentro dos habitats que podem servir como berçário para uma determinada espécie, promovendo esforços direcionados e estratégicos para conservação, restauração e manejo (Beck, 2001). Entretanto, não deve se esperar por evidências irrefutáveis da função de uma determinada área como berçário antes que sejam tomadas medidas para conservá-las, gerenciá-las ou restaurá-las (Beck, 2001).

## **Conclusão**

Através do estudo de revisão pode-se concluir que os estuários se encaixam melhor na definição de uma zona de ecoclina por apresentarem um gradiente de mudanças ambientais, porém o conceito de ecótono é bastante difundido no meio científico, sendo frequentemente utilizado.

Para caracterizar estuários como áreas de berçários, é necessário estudar a biomassa total de indivíduos recrutados para populações adultas, mas também uma abordagem ampla dos diversos processos que conferem e suportam um habitat como berçário para

permitir o gerenciamento e conservação de zonas úmidas, pois para que sejam tomadas medidas de conservação, preservação e manejo é preciso reconhecer todos os processos que mantêm o berçário (Sheaves et al., 2014; Foley et al., 2010).

Independentemente se não está totalmente consolidado que todos os estuários e todas as outras regiões de zonas costeiras úmidas são configuradas como berçários para diversas espécies, devemos promover ações de conservação, manejo e restauração, pelo simples fato de ser comprovado que muitas espécies de peixes e outros organismos dependem desses locais como valor de berçário.

## **Referências**

- Attrill, M. J., Rundle, S. D. 2002. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55, 929-936.
- Baltz, D. M., Rakocinski, C. F. & Fleeger, J. W. 1993. Microhabitat use by marsh-edge fishes in a Louisiana estuary. *Environmental Biology of Fishes* 36, 109–126.
- Basset, A, Elliott M, West R. J, Wilson, J. G. 2013. Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.
- Beck, M. W., K.L. Heck Jr., K.W. Able, D.L. Childers, D.B. Eggleston, B.M. Gillanders, B. Halpern, C.G. Hays, K. Hoshino, T.J. Minello, R.J. Orth, P.F. Sheridan, and M.P. Weinstein. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51: 633–641.
- Beger, M., H. S. Grantham, R. L. Pressey, K. A. Wilson, E. L. Peterson, D. Dorfman, P.J. Mumby, R. Lourival, D. R. Brumbaugh, and H.P. Possingham. 2010. Conservation planning for connectivity across marine, freshwater, and terrestrial realms. *Biological Conservation* 143: 565–575.

- Begg, G. W. 1978. The Estuaries of Natal. Natal Town and Regional Planning Report, 41: 1–657.
- Berkström, C. M. Gullström, R. Lindborg, A. W. Mwandya, S. A. S. Yahya, N. Kautsky, and M. Nyström. 2012. Exploring ‘knowns’ and ‘unknowns’ in tropical seascape connectivity with insights from East African coral reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 107: 1–21.
- Blaber, S. J. M. 1997. *Fish and Fisheries of Tropical Estuaries*. Chapman and Hall, London.
- Blaber, S. J. M., Cyrus, D. P., Albaret, J.-J., Ching, C. V., Day, J. W., Elliott, M., Fonseca, M. S., Hoss, D. E., Orensanz, J., Potter, I. C. & Silvert, W. 2000. Effects of fishing on the structure and functioning of estuarine and nearshore ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*, 57, 590-602.
- Boesch, D. F., Turner R. E. 1984. Dependence of fishery species on salt marshes: The role of food and refuge. *Estuaries* 7: 460–468.
- Braatz, S. S. Fortuna, J. Broadhead, and R. Leslie. 2007. Coastal protection in the aftermath of the Indian Ocean Tsunami. What role for forests and trees? Proceedings of the Regional Technical Workshop, Khao Lak, Thailand, 28–31 August 2006. FAO, Bangkok, Thailand.
- Carriker, M. R. 1967. Ecology of estuarine benthic invertebrates: a perspective. In *Estuaries* (Lauff, G. H., ed.). AAAS, Washington D.C., pp. 443–487.
- Caverivière, A & Rabarison Andriamirado, G. A. 1988. Captures secondaires et rejets de la pêche crevette`re a` *Penaeus notialis* du Se`ne`gal. Centre de Recherches Oce`anographiques Dakar-Thiaroye Documents Scientifiques, 111: 1–113.
- Cochard, R., S. L. Ranamukhaarachchi, G. P. Shivakotib, O. V. Shipin, P. J. Edwards, and K. T. Seeland. 2008. The 2004 tsunami in Aceh and Southern Thailand: a review on coastal ecosystems, wave hazards and vulnerability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10:3–40.
- Cooper, J. A. G., Ramm, A. E. L. & Harrison, T.D. 1994. The Estuarine Health Index – a new approach to scientific-information transfer. *Ocean & Coastal Management* 25, 103-41.
- Costanza, R., Darge, R., Degroot, R., Fraber, S., Grasso, M., Hannon B., et al. 1997. The value of the world’s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-60.
- Dance, M. A., Rooker, J. R. 2015. Habitat- and bay-scale connectivity of sympatric fishes in an estuarine nursery. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 167, 447–457.
- Deegan, L. A. 1993. Nutrient and energy transport between estuaries and coastal marine ecosystems by fish migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 50: 74–79.
- Dyer, K. R. 1996. The definition of the Severn estuary. *Proceedings of the Bristol Naturalists Society* 56, 53-66.
- Edgar G. J., Shaw C. 1995. The production and trophic ecology of shallow-water fish assemblages in Southern Australia, I: Species richness, size structure and production of fishes in Western Port, Victoria. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 194: 53–81.
- Elliott, M. and Kennish, M. J. (Eds.) Volume 8. Human-induced problems (uses and abuses) in Estuaries and Coasts. In: E Wolanski & McLusky, DS (Eds) *Treatise on Estuarine & Coastal Science*, Elsevier, Amsterdam, pp 315, 2011.
- Elliott, M., Whitfield, A. K., 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 94, 306-314.
- Fairbridge, R. W. The estuary: its definition and geodynamic cycle. 1980. In: Olausson E, Cato I, editors. *Chemistry and*

Biochemistry of Estuaries. New York: John Wiley and Sons. p 1–35.

Foley, M. M., Halpern, B. S., Micheli, F., Armsby, M. H., Caldwell, M. R., Crain, C. M., Prahler, E., Rohr, N., Sivas, D., Beck, M. W., Carr, M. H., Crowder, L. B., Emmett Duffy, J., Hacker, S.D., McLeod, K. L., Palumbi, S. R., Peterson, C. H., Regan, H. M., Ruckelshaus, M. H., Sandifer, P. A., Steneck, R. S. 2010. Guiding ecological principles for marine spatial planning. *Marine Policy* 34, 955–966.

Gillanders B. M. 1997. Patterns in abundance and size structure in the blue groper, *Achoerodus viridis* (Pisces, Labridae): Evidence of links between estuaries and coastal reefs. *Environmental Biology of Fishes* 49: 153–173.

Gunter, G. 1967. Some relationships of estuaries to the fisheries of the Gulf of Mexico. Pages 621–638 in Lauff GH, ed. *Estuaries*. Washington (DC): American Association for the Advancement of Science.

Hamilton, P. & MacDonald, K. B. 1980. *Estuarine and wetland Processes*. Plenum Press, New York, 653 pp.

Harris L. A., Duarte C. M., Nixon S. W. 2006. Allometric laws and prediction in estuarine and coastal ecology. *Estuaries Coasts* 29:340–344.

Heck, K. L Jr, Able K. W., Roman, C. T., Fahay, M. P. 1995. Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England estuary: Comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries* 18: 379–389.

James, M. L. & Zedler, J. 2000. Dynamics of wetland and upland subshrubs at the salt marsh-coastal sage scrub ecotone. *American Midland Naturalist* 143, 298–311.

Kennish, M. J. 2002. Environmental threats and environmental futures of estuaries. *Environmental Conservation* 29 (1), 78–107.

Kent, M., Gill, W. J., Weaver, R. E. & Armitage, R. P. 1997. Landscape and plant community boundaries in biogeography. *Progress in Physical Geography* 21, 315–353.

Koch, E. W., et al. 2009. Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:29–37.

Lee, S. Y. 1995. Mangrove outwelling: A review. *Hydrobiologia* 295: 203–212.

Lotze, H. K., H. S. Lenihan, B. J. Bourque, R. H. Bradbury, R. G. Cooke, M. C. Kay, S. M. Kidwell, M. X. Kirby, C. H. Peterson, and J. B. C. Jackson. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science* 312:1806–1809.

Mumby, P. J., and A. Hastings. 2008. The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*. 45:854–862.

Nagelkerken, I., M. Sheaves, R. Baker, and R. Connolly. 2014. The seascape nursery: a novel spatial approach to identify and manage nurseries for coastal marine fauna. *Fish and Fisheries*. doi:10.1111/faf.12057.

Naiman, R. J. & De'camps, H. (eds). 1990. *The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*. Man and the Biosphere Series, Vol. 4.

Naranjo, S., Carballo, J. L. & Garcia-Gomez, J. C. 1998. Towards a knowledge of marine boundaries using ascidians as indicators: characterising transition zones for species distribution along Atlantic-Mediterranean shores. *Biological Journal of the Linnean Society* 64, 151–177.

Nixon, S. W. 1980. Between coastal marshes and coastal waters: A review of twenty years of speculation and research on the role of salt marshes in estuarine productivity and water chemistry. Pages 437–525 in Hamilton P, MacDonald KB, eds. *Estuarine and Wetland Processes*. New York: Plenum Press.

- Paerl, H. W. 2006. Assessing and managing nutrient-enhanced eutrophication in estuarine and coastal waters: interactive effects of human and climatic perturbations. *Ecological Engineering* 26, 40-54.
- Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: a review with emphasis on the South East Asian demersal fisheries. ICLARM. Studies and Reviews, 1: 1-35.
- Pritchard, D. W. 1967. What is an estuary: physical viewpoint. In: Lauff GH editor. *Estuaries*. Washington: American Association for the Advancement of Science, Publication No. 83. p 3-5.
- Rabarison Andriamirado, G. A. 1986. Les captures secondaires de la peche a` la crevette *Penaeus notialis* Perez Farfante au Se`ne`gal: re`partition, importance, ro`le dans la niche trophique. The`se de Doctorat de 3<sup>e</sup> cycle, Universite´ de Bretagne Occidentale, Spe´cialite´ Oce´anographie Biologie. 254 pp.
- Reid, G. K. 1961. *Ecology of Inland Waters and Estuaries*. Reinhold, New York, 375 pp.
- Rhyther, J. H. 1969. The potential of the estuary for shellfish production. *Proc. National Shellfisheries Assoc.* 59: 18-22.
- Ricklefs, R. E. 2003. *A Economia da Natureza*. 6<sup>a</sup> edio. Rio de Janeiro, Ed. Guanabara Koogan.
- Rundle, S. D., Attrill, M. J. & Arshad, A. 1998. Seasonality in macroinvertebrate community composition across a neglected ecological boundary, the freshwater-estuarine transition zone. *Aquatic Ecology* 32, 211-216.
- Sainsbury, K. J. 1987. Assessment and management of the demersal fishery on the continental shelf of northwestern Australia. *In Tropical Snappers and Groupers. Biology and Fishery Management*, pp. 465-503. Ed. by J. J. Polovina, and S. Ralston. Westview Press, Boulder, Colorado, USA.
- Sheaves, M. 2009. Consequences of ecological connectivity: the coastal ecosystem mosaic. *Marine Ecology-Progress Series* 391: 107-115.
- Sheaves, M., Baker, R., Nagelkerken, I., Connolly, R. 2014. True value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics. *Estuaries Coasts* 38, 401-414.
- Sistema de Veneza. 1958. Symposium on the classification of brackish waters. *Archives Limnology and Oceanography* 11: 1-248.
- Smith, R. R., A. H. Swartz and W. H. Massman. 1966. A symposium on estuarine fisheries. *American Fisheries Society Special Publication No.3*: 154 p.
- Spencer, K. L. 2002. Spatial variability of metals in the intertidal sediments of Medway Estuary, Kent, UK. *Marine Pollution Bulletin* 44, 933-944.
- Teal, J. M. 1962. Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia. *Ecology* 43: 614-624.
- Twilley, R., Bodero, A., and Robadue, D. 1993. Mangrove ecosystem biodiversity and conservation in Ecuador. *In Perspectives on Biodiversity*, pp. 105-127. Ed. by C. Potter, J. Cohen, and D. Janczewski. AAAS Press, Washington, D.C.
- van der Maarel, E. 1990. Ecotones and ecoclines are different. *Journal of Vegetation Science* 1, 135-138.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Q. Rev. Biol.*, 85, 183-206.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30:279-338.
- Whittaker, R. H. 1970. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Winemiller, K. O. & Leslie, M. A. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical

freshwater marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes* 34, 29–50.

Wolanski, E. 2007. *Estuarine Ecohydrology*. Elsevier, 157 pp.

Worm, B., et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314:787–790.