



QUE CARACTERÍSTICAS AFETAM A ESTABILIDADE DE UMA COMUNIDADE? UMA ABORDAGEM POR MEIO DE MODELOS SIMPLES

Anderson Aires Eduardo^{1, 2}

Daniel Brito³

¹Programa de pós - graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, BA. ²andereduardo@yahoo.com.br ³ Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de GoiásGoiânia, GO.

INTRODUÇÃO

O estudo das comunidades e dos processos que as estruturam é um dos objetivos mais recorrentes dos estudos ecológicos^{1, 2, 3, 4}, sendo a natureza da estabilidade destes sistemas um dos aspectos que mais tem intrigado ecólogos nas últimas décadas⁵.

As primeiras discussões sobre a estabilidade de comunidades questionavam sobre a relevância da diversidade de espécies no sistema^{6, 7, 8, 9, 10, 11, 12}. Contudo, os estudos mais recentes têm sugerido que a diversidade por si só não seria a responsável pela estabilidade em comunidades⁹. Atualmente, a hipótese mais empregada na explicação da relação entre biodiversidade e estabilidade de comunidades ecológicas é da segurança¹³ (“insurance hypothesis”), na qual a diversidade de espécies atua de duas formas na promoção da estabilidade: (1) uma grande variabilidade de espécies favorece a chance da ocorrência daquelas que responderão de maneira diversa das demais a variações e perturbações do sistema (i.e., sofrerão menos que as outras); (2) um grande número de espécies favorece a ocorrência de espécies redundantes no sistema, garantindo a ocorrência de “rotas alternativas” para o fluxo de energia e nutrientes quando eventuais perturbações eliminarem espécies. Estas idéias têm ganhado força e consistência com os resultados de outros trabalhos (inclusive empíricos) que relatam a fraca força de interação entre as espécies numa comunidade sendo de demasiada influência nas oscilações populacionais das espécies em interação e, conseqüentemente, estabilidade ao nível de comunidade⁹.

Essencialmente, é implícita nestas hipóteses a importância das características das espécies que compõem uma comunidade para a compreensão e previsão sobre como diferentes comunidades poderão responder a eventuais perturbações. Assim, tendo tais idéias em mente, este trabalho tem como objetivo explorar o efeito da composição de espécies para a estabilidade de comunidades, buscando - se verificar a ocorrência dos padrões emergentes nas abordagens complexas através de modelos simples.

OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é explorar, por meio de modelos simples, os potenciais efeitos sobre a estabilidade de comunidades que são devidos as características das espécies que as compõem. Para tanto, os objetivos pontuais propostos foram avaliar comparativamente, através da variação nas taxas de biomassa, como as comunidades respondem à eliminação de espécies, sendo testados os efeitos da variação do (1) grau de conectividade das espécies, (2) da força de interação entre as espécies e (3) a complementaridade de nicho sobre a estabilidade de comunidades hipotéticas simples.

MATERIAL E MÉTODOS

Para avaliar o efeito de cada fator (característica das espécies) sobre a estabilidade, foram criadas comunidades hipotéticas simples e idênticas em todos seus atributos, exceto apenas para as características das espécies que as compõem. Assim, foi assumido que: (1) as comunidades têm 10 espécies divididas igualmente em dois compartimentos (produtores e consumidores); (2) o compartimento dos produtores é aproximadamente uma ordem de grandeza maior que o dos consumidores²; (3) há uma perda de 5% de energia desde o consumo até a efetiva conversão da biomassa dos produtores naquela dos consumidores; (4) o sistema apresenta equilíbrio estável na ausência de perturbações; (5) a biomassa é medida arbitrariamente em “unidades de biomassa” (UB).

Três modelos simples, intuitivos e discretos foram elaborados para cada um dos fatores a serem analisados.

Avaliação do grau de conectividade entre as espécies

Foram ajustados dois arranjos para as espécies, representando duas comunidades com a mesma riqueza, biomassa e estrutura funcional, variando estritamente a especificidade das espécies consumidoras sobre suas espécies - presa. Desta forma, na primeira, os consumidores predam todas as

espécies (todos generalistas) e, na segunda, cada consumidor preda exclusivamente uma espécie (todos especialistas). Reitere - se que os fluxos de biomassa são os mesmos entre as comunidades e apenas o grau de conectividade das espécies varia (Figura 1).

FIGURA 1: Esquema das comunidades modeladas. Em A, a comunidade é constituída por consumidores especialistas, em B é, contrastantemente, composta por espécies generalistas.

Foram eliminadas aleatoriamente até oito espécies de cada uma das comunidades (i.e., até 80% da riqueza). O cálculo da biomassa em cada iteração foi realizado analiticamente. A cada iteração foram eliminadas espécies aleatoriamente com o auxílio de uma tabela de números aleatórios⁸. A biomassa existente na comunidade foi calculada subtraindo - se a taxa de saída de biomassa das espécies produtoras e somando - se a taxa de entrada (taxa de saída supracitada menos 5%) às espécies consumidoras. Feito isso, foi calculada a biomassa global do sistema, além da biomassa nos compartimentos produtor e consumidor.

Para a comparação entre as comunidades foram realizadas dez réplicas de cada comunidade, após a qual foram calculadas as taxas médias dos parâmetros citados (biomassa global do sistema e dos compartimentos, a cada iteração).

Avaliação da força de interação entre as espécies

O modelo aqui empregado baseia - se numa lógica probabilística simples: uma vez observado (no modelo anterior) que, mantidos constantes os fluxos de biomassa, a eliminação de espécies consumidoras não afeta diferentemente as comunidades, mas a eliminação de espécies de base gera efeitos diversificados (quando estas apresentam ligações fortes, a comunidade tende a perder mais biomassa do que quando apresentam ligações fracas), propõe - se que a velocidade em que a comunidade perde biomassa é função da probabilidade de que as próximas espécies a serem retiradas serão espécies de base com fluxo de energia elevado (i.e., conexões). Deste modo, a probabilidade de serem eliminadas tais espécies pode ser descrita como $P(B|A)$, onde B é o conjunto de espécies de produtores com ligação forte e A é o conjunto das espécies de produtores. Assim:

$$P(B|A) = n P(B, A) / n(S) = n(B, A)$$

$$P(A) n(A) / n(S) n(A)$$

Onde P é a probabilidade e n é o número (quantidade) em cada termo. Observe que quanto maior é B, maior a probabilidade da eliminação de espécies de base com ligações fortes na próxima iteração, indicando que a comunidade perdeu espécies com ligações fracas e, com isso, a biomassa diminuiu lentamente. Finalmente, quando tal probabilidade varia com a eliminação de espécies ao longo das iterações, a comunidade oscila quanto à diminuição da biomassa (reduz mais rapidamente ou mais lentamente, quando a probabilidade supracitada diminui ou aumenta/não se altera, respectivamente), a despeito da evidente diminuição contínua devido à eliminação. Assim, conceitualmente, o modelo para a avaliação da força de interação entre as espécies é descrito na Figura 2:

3.1. Avaliação da complementaridade de nicho

Para a análise do efeito deste atributo das espécies sobre a estabilidade, empregou - se um dos modelos mais simples e ilustrativos disponíveis na literatura, o de MacArthur

(1972)⁷. Neste modelo, os recursos são representados numa linha contínua em que as espécies ocupam com seus nichos. Desde modo, assumiram - se as seguintes situações: (1) uma comunidade em que as espécies justapõem - se ao longo do nicho disponível; (2) outra em que as espécies não preenchem completamente a extensão de nichos disponíveis (i.e., existem espaços vagos) (Figura 3). Para simular este atributo das espécies sobre a estabilidade, propôs - se o delineamento lógico simples de adicionar perturbações de amplitudes aleatórias em pontos também aleatórios do eixo de recursos. Estas perturbações consistem em variações na faixa ótima de disponibilidade de recursos, sendo que as espécies que não exploram nesta amplitude perecem.

Figura 3: Ilustração do modelo empregado na simulação do efeito da complementaridade de nicho sobre a estabilidade de comunidades. Comparativamente, A exhibe maior complementaridade entre os nichos das espécies do que B. R = Recurso; n = amplitude de nicho das espécies; P = perturbação. Mais detalhes no texto.

RESULTADOS

Foi avaliado o efeito da composição de espécies em duas comunidades hipotéticas empregando - se modelagem simples. Os resultados para as taxas de biomassa global nos sistemas, obtidas através da variação no grau de conectividade das espécies, demonstram que as duas comunidades modeladas (consumidores generalistas vs. consumidores especialistas) responderam de maneira bastante similar à eliminação de espécies (Figura 4A). Contudo, a análise das taxas médias de biomassa nos compartimentos revelou uma variação entre as duas comunidades. O compartimento produtor dos dois sistemas manteve uma resposta similar, mas o compartimento consumidor da comunidade dos generalistas respondeu com uma perda de biomassa menos acentuada que a comunidade dos especialistas (Figura 4B e C).

As diferenças observadas no compartimento dos consumidores ficaram omitidas nas taxas globais devido a um viés na escala que, segundo Rahel (1990)¹³, constitui uma perigosa armadilha em estudos sobre dinâmica de comunidades. A biomassa global soma um volume muito elevado quando comparado àquele do compartimento dos consumidores, de modo que as diferenças se tornam irrelevantes ao somar os valores dos compartimentos. Ainda, tais diferenças podem ser esperadas uma vez que, de acordo com a teoria de redes complexas, teias como a exibida pela comunidade de generalistas neste trabalho apresentam grande redundância funcional e, assim, espera - se uma maior robustez em relação a teias com nós (i.e., espécies, neste estudo) menos conectados^{11, 1}. No entanto, esta constatação não foi observada na comparação das comunidades através da variação das taxas globais de biomassa, sendo percebida apenas na comparação destas taxas entre o compartimento dos consumidores, conforme supracitado.

A análise da variação na força de interação (fluxos de biomassa) entre as espécies nos sistemas simulados revela que ao se variar aleatoriamente este atributo, a comunidade perde mais biomassa quando mais espécies de base com interações fortes são eliminadas (Figura 3).

A terceira característica avaliada foi a variação da complementaridade de nicho entre as espécies. O modelo empregado exibiu que, para as comunidades deste estudo, este fator pode promover maior estabilidade ao sistema, uma vez que quando os nichos são justapostos menos espécies perecem frente às perturbações simuladas e, desta forma, a biomassa global da comunidade responde de forma mais robusta a eliminação de espécies (se mais espécies persistem as perturbações, menos biomassa o sistema perderá-ver Figura 4). Estes resultados intuitivos são essencialmente os mesmos relatados por Doak *et al.*, (1998)³ para comunidades complexas e são coerentes com o exposto para a hipótese de segurança por Yachi e Loreau (1999)¹⁶.

Tais resultados sugerem que, comparativamente, comunidades compostas por mais especialistas, interações tróficas fortes e baixa complementaridade de nicho, apresentarão menos estabilidade que seus pares opostos. Ficam corroborados, através de uma abordagem com sistemas simples, os padrões emergentes em sistemas complexos (i.e., as idéias da hipótese de segurança).

CONCLUSÃO

Os resultados obtidos por meio dos modelos simples empregados neste trabalho sugerem que as características das espécies (e, implicitamente, a composição da comunidade) têm influência na estabilidade de comunidades. Contudo, a fragilidade dos resultados reside justamente na simplicidade da abordagem. Futuros trabalhos que utilizem modelos mais realistas poderão gerar resultados mais robustos e aplicáveis a comunidades reais.

Uma especulação prematura, porém subjacente ao que foi encontrado neste trabalho, é a de que a previsão sobre como a composição de espécies influencia a estabilidade, poderá contribuir na tomada de decisão em conservação, no sentido de que do universo de comunidades relevantes para ações conservacionistas, aquelas menos estáveis deveriam ser priorizadas no investimento dos escassos recursos disponíveis.

REFERÊNCIAS

1. Bascompte, J., Jordano, P. Plant - Animal Mutualistic

Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38: 567-93, 2007.

2. Begon, M.; Townsend, C.R.; Harper, L.H. *Ecology: from individual to ecosystems*. 4 ed. Blackwell Science, USA, 2005, 737p.

3. Doak, D.F., Bigger, D., Harding, E.K., Marvier, M.A., O'Malley, R.E. Thomson, D. The statistical inevitability of stability - diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 151(3): 264 - 176, 1988.

4. Ives, A.R. Klug, J.L., Gross, K. Stability and species richness in complex communities. *Ecol. Lett.*, 3(5): 399 - 411, 2000.

5. MacArthur, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3): 533 - 536, 1955.

6. MacArthur, R.H., Wilson, E.O. *The Theory of Island Biogeography*. New Jersey, University Press, Princeton, 1967, 203p.

7. MacArthur, R.H.. *Geographical Ecology*. Harper & Row, New York. 1972, 269 p.

8. Manly, B.F.J. *Statistics for environmental science and management*. Chapman & Hall, Boca Raton, 2001, 326 p.

9. McCann, K. The diversity - stability debate. *Nature*, 405: 228 - 223, 2000.

10. McNaughton, S.J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 11: 515 - 525, 1977.

11. Neutel A.M., Heesterbeek J.A., de Ruiter P.C. Stability in real food webs: Weak links in long loops. *Science*, 296: 1120-23, 2002.

12. Pimm, S. L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321 - 326, 1984.

13. Rahel, F.J. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *Am. Nat.*, 136(3): 328 - 344, 1990.

14. Rahel, F.J., Lions, J.D., Cochran, P.A. Stochastic or deterministic regulation of assemblage structure? It may depend on how the assemblage is defined. *Am. Nat.*, 124(4): 583 - 589, 1984.

15. Tilman, D., Downing, J.A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367: 363 - 365, 1994.

16. Yachi, S., Loreau, M. Biodiversity and ecosystem functioning in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96: 1463-1468, 1999.