

No cenário em que as estratégias de vida compõem uma dinâmica tipicamente estudada no contexto da Biologia Evolutiva, com a evolução populacional de um atributo componente da aptidão, o aumento do distúrbio é acompanhado pela predominância progressiva de indivíduos com grande fecundidade e baixa longevidade. Em contraposição, neste mesmo cenário, quanto maior a força do distúrbio, maior a diversidade de estratégias na população, ou seja, ainda que haja um declínio de indivíduos que produzem poucos propágulos por ciclo e vivem por muito tempo, uma parcela de indivíduos com maior longevidade que a média da população consegue persistir quando o distúrbio é forte. No cenário em que ocorreu uma dinâmica ecológica de comunidades clássica, em que espécies com diferentes estratégias competiram pelo mesmo recurso, também houve aumento da proporção da estratégia de maior investimento em fecundidade e menor longevidade com o aumento da força do distúrbio. Comparado ao cenário anterior, em que houve entrada de novas estratégias dentro das populações por meio de mutação, o aumento na proporção se deu de forma mais acentuada e estabilizou em valores altos quando o distúrbio ainda era fraco. A diversidade total de estratégias na comunidade, ao contrário do que aconteceu dentro das populações no cenário anterior, caiu com o aumento do distúrbio, acompanhada pela queda na heterogeneidade interespecífica em relação à estratégia de vida. Já o cenário que mistura elementos dos estudos de dinâmicas evolutivas e ecológicas, compondo comunidades com variação intraespecífica em relação às estratégias de vida, apresentou resultados semelhantes ao cenário evolutivo, com aumento menos acentuado da proporção da estratégia de maior fecundidade e aumento da diversidade total de estratégias na comunidade com o aumento da força do distúrbio. No entanto, diferentemente dos outros, neste cenário a heterogeneidade interespecífica em relação à estratégia de vida foi maior em níveis intermediários da força do distúrbio.

No cenário em que há apenas uma população, o principal processo que ocorreu na mudança de frequência das estratégias de vida a partir da pressão exercida pelo distúrbio foi o de seleção natural, que culminou em populações adaptadas ao regime de distúrbio a que foram submetidas. As bases para a ocorrência de seleção natural estão presentes no sistema: há variabilidade em caracteres herdáveis que influenciam a aptidão dos indivíduos de uma população (Darwin 1859) - no caso, a fecundidade e a longevidade. A baixa variabilidade entre populações diferentes em relação à estratégia de vida predominante indica que a deriva genética, ainda que atuante no processo estocástico de morte e nascimento dos indivíduos, teve menor importância relativa na evolução da estratégia quando comparada à seleção natural exercida pelo regime de distúrbio.

Como resultado da seleção, a estratégia predominante em cada ambiente deve ser a de maior aptidão, cuja medida mais direta seria o número de descendentes adultos gerados por um indivíduo ao longo da vida. A aptidão pode aumentar com o aumento da longevidade ou da fecundidade, dado que indivíduos que vivem por mais tempo ou que produzem mais propágulos por ciclo reprodutivo têm chance de gerar mais descendentes no total. Assim, a estratégia predominante é composta por um balanço entre os dois investimentos de forma que a aptidão seja máxima. Neste cenário, condições de intensidade e frequência de distúrbio baixas favoreceram indivíduos que investem proporcionalmente mais em longevidade e menos em fecundidade, uma vez que a baixa mortalidade e consequente pouca disponibilidade de recurso selecionou aqueles que têm maior chance de sobrevivência, e assim de permanecer com acesso ao recurso já tomado, em detrimento dos que investem em propágulos que competem por acesso a novos recursos e, em contrapartida, têm menor longevidade. No modelo, o recurso é a própria ocorrência na comunidade adulta. No extremo oposto do regime de distúrbio, em que a intensidade e a frequência são altas, não é vantajoso investir proporcionalmente mais em sobrevivência, dado que as mortes decorrentes do distúrbio são arbitrarias e têm grande chance de atingir indivíduos que porventura tenham maior longevidade em detrimento da fecundidade. Dessa forma, nesse extremo, foram selecionados os indivíduos que produzem maior número de propágulos a cada ciclo reprodutivo e que assim se utilizam prioritariamente do recurso disponibilizado pelo distúrbio. Esse resultado é consistente na literatura da área (Charlesworth 1980). Ainda que parte dos estudos identifique outros atributos que não a longevidade e a fecundidade, como SLABLABLA (RB), o padrão de aumento do investimento relativo em reprodução em detrimento da sobrevivência a partir da intensificação do distúrbio é recorrente.

A diversidade de estratégias de vida aumentou com a elevação da intensidade e da frequência do distúrbio no cenário evolutivo, o que indica que, ainda que a estratégia tenha se tornado predominantemente de maior fecundidade, houve persistência de indivíduos mais longevos com o aumento do distúrbio. Isso pode ter ocorrido em função da amostragem do banco de propágulos, que aumenta quanto maior for a taxa de distúrbio, uma vez que os indivíduos novos provenientes do banco substituem os que foram mortos. A maior amostragem do banco de propágulos reduz o papel da deriva no sorteio e, assim, no estabelecimento dos novos indivíduos na comunidade adulta. Como neste cenário há entrada de novas variantes de estratégia por meio de mutação, quanto maior for o número de propágulos sorteados, maior será a diversidade da amostra. Assim, ainda que a morte pelo distúrbio em si possa reduzir a diversidade da comunidade adulta, a redução seria compensada e superada pela entrada de estratégias variadas a partir do banco de propágulos em um cenário com mutação. Nesse contexto, a interação entre mutação e distúrbio favorece a estratégia de maior longevidade, dado que, em última instância, a mutação permite que indivíduos mais longevos consigam reaparecer em

Comment [AO1]: Poderia fazer um paralelo com as estratégias aquisitivas e conservativas. Sei que parece muito do mesmo, mas está na moda e você precisa colocar em contextos atuais, por exemplo o espectro de economia foliar....

Comment [AO2]: Estratégia aquisitiva!

Comment [AO3]: Está faltando esse bla, bla bla. Um caminho é o Wright, I. J.; et al. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, v. 428, p. 821-827, 2004

ambientes com distúrbio elevado, ainda que em menor proporção que indivíduos mais fecundos. O aumento da diversidade com o aumento do distúrbio foi encontrado em estudos teóricos (Kondoh 2001, Burger 2002, Hughes 2007, Miller 2011, Bohn 2014) e empíricos (resumidos em Currie 2001). Em um deles, a taxa de mutação foi apontada como um fator importante na determinação da relação entre diversidade e distúrbio (Burger 2002), garantindo a entrada constante de variantes de estratégias que, em caso contrário, seriam extintas (Burger 2002). Em outro estudo, a diversidade aumentou com a intensificação do distúrbio quando a produtividade do ambiente era alta, e reduziu quando a produtividade era baixa (Kondoh 2001). A produtividade, medida como um acréscimo na taxa de colonização de todas as espécies, favoreceu especialmente populações da estratégia de maior longevidade, que, além de terem maior capacidade de sobrevivência, tiveram a habilidade de colonização aumentada e puderam persistir em ambientes com distúrbio forte (Kondoh 2001). No nosso modelo, a limitação imposta aos indivíduos em um ambiente sujeito a distúrbio forte também é a de manter a capacidade de recuperação da população após os eventos recorrentes de mortalidade. Esta capacidade pode ter origem na própria estratégia de vida dos indivíduos, por meio da produção elevada de propágulos, mas também em fatores externos, como a mutação. Em contrapartida, a mutação não poderia garantir a ocupação de locais com baixa mortalidade, uma vez que a entrada de mutantes (ou mesmo indivíduos não mutantes) na comunidade adulta exige que haja recurso disponível. Assim, a taxa de mutação do nosso modelo pode ser entendida de forma semelhante à produtividade de Kondoh (2001), que, ao permitir que mais de um tipo de estratégia ocorra em ambientes com distúrbio forte, gera o padrão observado de aumento da diversidade com o aumento da força do distúrbio.

Ainda que o modelo selecionado para descrever a relação entre distúrbio e diversidade no cenário evolutivo tenha sido monotônico crescente, é importante considerarmos e discutirmos a queda na diversidade observada em níveis elevados da taxa de distúrbio, já que os modelos que poderiam contemplá-la apresentaram um ajuste ruim em outras etapas da curva e tiveram seus valores de verossimilhança reduzidos (TABELA RESULTADOS? COLOCAR FIGURA NOS APÊNDICES?). Caso levássemos em conta a queda da diversidade em níveis elevados, o padrão geral seria de maior diversidade em níveis intermediários da taxa de distúrbio. Neste caso, estratégias de vida de maior investimento relativo em fecundidade predominam em cenários com intensidade e frequência elevadas, e cenários com taxas intermediárias permitem a persistência de indivíduos distribuídos em uma faixa maior do gradiente de estratégias. Este padrão foi verificado em diversos estudos da Ecologia (Grime 1973, Horn 1975, Connell 1978, Huston 1979, Wilkinson 1999, Wilson 1994, Currie 2001) (que consideram contextos com mais de uma espécie) e em alguns estudos da Biologia Evolutiva (Nagylaki 1975, Kassen 2002, Venail 2011). Nesses últimos, baixa diversidade é esperada em ambientes

homogêneos, que favorecem a evolução de especialistas, ou ambientes heterogêneos em que os indivíduos se submetem a diferentes pressões seletivas durante seu período de vida, o que favoreceria especialistas ao tipo de ambiente mais produtivo ou generalistas adaptados a mudanças ambientais constantes (Kassen 2002, Venail 2011). Entretanto, se as flutuações ambientais oscilarem em uma frequência algumas vezes maior que o tempo de geração da população, especialistas adaptados a cada um dos tipos de ambientes podem ser mantidos, aumentando a diversidade da população (Nagylaki 1975). No modelo utilizado neste estudo, indivíduos submetidos aos extremos do regime de distúrbio - sem distúrbio ou com distúrbio em todos os ciclos - entram em contato com apenas um tipo de ambiente e a população resultante da dinâmica é unicamente formada por especialistas nestes determinados ambientes (longevos ou fecundos). Porções intermediárias do gradiente de distúrbio, por sua vez, permitem a persistência de estratégias distintas, pois parte dos indivíduos se adaptam ao ambiente de uma dada fase do regime antes que ela dê lugar à outra, que seleciona indivíduos de outra estratégia. Assim, cuidada a relação entre a frequência da oscilação ambiental e o tempo de geração da população, o pico de diversidade se dá em algum trecho do gradiente com taxas intermediárias de distúrbio.

No cenário multiespecífico em que não há entrada de novas estratégias de vida nas populações, o principal processo determinístico que ocorreu na mudança de frequência de estratégias de vida a partir da pressão exercida pelo distúrbio foi o de exclusão competitiva. Como predito por diversas teorias de Ecologia de Comunidades, espécies com estratégias de vida de maior longevidade prevaleceram quando a mortalidade foi baixa, enquanto espécies com estratégias de maior fecundidade predominaram no contexto de alta mortalidade (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970, Connell 1978, Gadgil & Bossert 1970, Schaffer 1974, Michod 1979, Law 1979, Sasaki & Ellner 1995, Charlesworth 1980, Benton & Grant 1999). Análogo ao que ocorre na escala da população, a elevada mortalidade torna o recurso limitante disponível para novos indivíduos e, dessa forma, aqueles que produzem grande quantidade de filhotes por ciclo reprodutivo têm vantagem na utilização prioritária do recurso e excluem indivíduos de espécies que investem proporcionalmente mais em longevidade¹. Outro processo que pode levar à extinção de linhagens é a deriva ecológica, caracterizada pela

¹ Parte da literatura não classifica a exclusão de linhagens de maior longevidade por linhagens de maior fecundidade como um processo resultante de competição, dado que a habilidade competitiva é frequentemente associada à capacidade de sobrevivência e de persistência na comunidade em condições de limitação de recurso (Slatikin 1974, Hastings 1980, Tilman 1990). Nesse contexto, aqueles com estratégia de vida de maior capacidade reprodutiva seriam melhores colonizadores, favorecidos quando o recurso é abundante, em contraposição aos melhores competidores, favorecidos quando o recurso é escasso (Tilman 1990). Dessa forma, o termo exclusão competitiva poderia ser usado apenas quando estratégias com maior capacidade de sobrevivência excluem as com maior capacidade reprodutiva, e não o contrário. Ainda que a denominação seja diferente, a contraposição de estratégias de vida com maiores capacidades de reprodução e de sobrevivência é a mesma nos dois casos.

mudança aleatória na abundância relativa das espécies (Hubbell 2001) que ocorre em função da estocasticidade presente nos eventos de morte e nascimento dos indivíduos. Da mesma forma que para a deriva genética no cenário anterior, houve pouca variação entre as comunidades em relação à estratégia de vida predominante em todo o gradiente de distúrbio, o que indica pouco papel do acaso na distribuição de estratégias das comunidades. É possível, todavia, que a deriva, que tem maior importância quanto menor for o tamanho da população, tenha atuado de forma sinérgica à exclusão competitiva na redução de populações de menor aptidão.

Diferentemente do que ocorreu no cenário de evolução da estratégia em apenas uma população, um pequeno aumento na taxa de distúrbio foi suficiente para selecionar indivíduos do extremo da estratégia de maior investimento em fecundidade. Isso provavelmente ocorreu porque as estratégias de vida extintas com os eventos de distúrbio não tiveram possibilidade de reaparecer na comunidade, dado que não houve mutação, assim como em Burger (2002). Sem entrada constante de novas variantes, alguns poucos eventos de distúrbio podem ter sido suficientes para extinguir estratégias menos fecundas em comunidades sujeitas a regimes de distúrbio fraco². Como consequência, um pequeno aumento na força do distúrbio levou também à perda de diversidade total e interespecífica de estratégias neste cenário. Em outros estudos, resultados semelhantes foram observados, em que quanto menor a variação intraespecífica, relacionada à diversidade genética das

² Para ilustrar a atuação da taxa de mutação, é possível compararmos a mudança temporal na estratégia de vida média das comunidades entre os cenários sem e com mutação (Figuras A1 e A3). Em ambos os cenários, observamos que a estratégia de vida média das comunidades parte da estratégia mediana para o extremo de alto investimento em fecundidade após poucas gerações. As comunidades submetidas a distúrbio mais forte chegaram mais rapidamente às estratégias mais extremas, enquanto as comunidades submetidas a distúrbio mais fraco chegaram a valores menos extremos e demoraram mais para apresentar a mudança. Entretanto, é importante salientar que a estratégia de vida predominante na grande maioria das comunidades, mesmo aquelas submetidas a distúrbio raro e pouco intenso, tornou-se mais fecunda e menos longa após as primeiras gerações.

No cenário sem mutação, as estratégias de vida estabilizaram, com flutuações em torno da média, nos valores alcançados na fase inicial (Figura A1). Já no cenário com mutação, em que há entrada de novas variantes de estratégia nas populações, as estratégias de vida predominantes mudam novamente após a guinada inicial em direção a estratégias de maior fecundidade e se estratificam de acordo com o regime de distúrbio a que foram submetidas as comunidades: comunidades submetidas a distúrbio forte permaneceram com predominância de estratégias mais fecundas, enquanto nas comunidades submetidas a distúrbio fraco passaram a predominar as estratégias de vida mais longevas (Figura A3). O direcionamento inicial para estratégias mais fecundas ocorreu porque nos primeiros ciclos ainda não havia variação intraespecífica o suficiente que possibilitasse a adaptação das populações como resultado da pressão do distúrbio (ainda que a taxa de mutação fosse positiva), acarretando a extinção de populações de maior longevidade inteiras. O aumento da diversidade de estratégias resultante da entrada de novas variantes é cumulativo, fazendo com que a reposta adaptativa das populações restantes à pressão exercida pelo distúrbio seja expressiva somente após decorridas diversas gerações.

populações, menor a capacidade das populações se recuperarem de distúrbios (Hughes 2008) e, então, maior a perda de espécies da comunidade (Vellend & Geber 2005).

Essa interpretação corrobora os resultados obtidos por Mandai (2014) em simulações de comunidades com estocasticidade demográfica. No estudo, a diversidade de espécies caiu com o aumento da intensidade e da frequência de distúrbios em função da intensificação dos processos de exclusão competitiva e deriva ecológica (Mandai 2014). O distúrbio, ainda que possa retardar o processo de exclusão competitiva de espécies menos longevas por espécies com maior capacidade de sobrevivência (Connell 1978), tende a reverter a direção do processo de exclusão, facilitando a exclusão das espécies mais longevas pelas mais fecundas (Fox 2013). Diferentes combinações de intensidade e frequência de distúrbio apenas compõem um ambiente único no qual determinada estratégia é favorecida, tendendo, então, a excluir as demais (Fox 2013). Dessa forma, a não ser que outros mecanismos promotores da coexistência local estejam atuando (Chesson 2000) ou que haja uma fonte externa de novas variantes, como a mutação (Burger 2002), a ocorrência de distúrbios tende a reduzir a diversidade de comunidades.

Por fim, no cenário que agrega elementos dos dois anteriores, compondo comunidades com diversas espécies em que há entrada de novas variantes de estratégia de vida por meio de mutação, a estratégia predominante passou a ser de maior investimento relativo em fecundidade com o aumento da força do distúrbio. Assim como no cenário em que há evolução de apenas uma população, a predominância se deu de forma progressiva com o aumento do distúrbio, menos acentuada do que no cenário ecológico. A diversidade de estratégia total também se comportou da mesma forma que no primeiro cenário. Como detalhado anteriormente, caso interpretássemos o padrão como uma relação monotônica crescente da diversidade em função do distúrbio, uma possível explicação seria o consequente aumento na amostragem do banco de propágulos, que é mais diverso que a comunidade local nos cenários com mutação. Ainda, podemos entender o padrão como uma relação não monotônica com pico em níveis intermediários de distúrbio, que poderia ocorrer em função da alternância entre diferentes tipos de ambiente em uma frequência que possibilite a adaptação de estratégias a cada um. A semelhança na variação da média e da diversidade total de estratégias entre cenários com mutação aponta para a importância deste processo nas dinâmicas populacional e de comunidade. Ao contrário da exclusão competitiva e da adaptação, assim como da deriva, que resultam na retirada de indivíduos, a mutação ocasiona a entrada de variação no sistema (Kimura 1968). Dessa forma, ela permite haja uma contraposição à extinção de estratégias ocasionadas pelo distúrbio, alterando os padrões de diversidade encontrados. Além disso, a mutação permite que as populações respondam continuamente às pressões variadas que ocorrem ao longo de um mesmo regime de

distúrbio, fazendo com que cada porção do gradiente de estratégias de vida predomine sob algum tipo de ambiente.

Por fim, a heterogeneidade interespecífica de estratégias nas comunidades do cenário eco-evolutivo apresentou uma relação diferente daquela encontrada no cenário ecológico. O padrão encontrado em função do distúrbio foi de relação não monotônica com pico em níveis intermediários do distúrbio. Como descrito anteriormente, este padrão foi verificado em alguns estudos de evolução que relacionam a frequência de flutuações ambientais à evolução de especialistas e generalistas e à coexistência de diferentes tipos de especialistas dentro de populações (Nagylaki 1975, Burger 2002, Kassen 2002, Venail 2011). Na Ecologia, mecanismos não evolutivos que mantêm ou promovem a diversidade de espécies por meio da ocorrência de flutuações ambientais são intensivamente estudados (RB). A Teoria Moderna (Chesson 2000, Adler 2007) explicita mecanismos promotores da coexistência estável de maneira exaustiva, de forma que o padrão não monotônico da Hipótese do Distúrbio Intermediário (Connell 1978) pôde ser relacionado a mais de um mecanismo possível (Roxburgh 2004). Um deles é chamado de *storage effect* (Chesson 2000), em que a coexistência de diferentes espécies depende da diferença entre elas na resposta ao ambiente e da ocorrência de um crescimento populacional tamponado, que limita o impacto da competição sobre uma população quando a outra está favorecida pelo ambiente (Chesson 2000). Em alguns estudos, a reserva que permitiu o crescimento tamponado das estratégias foi o banco de propágulos, quando este não sofreu as mesmas flutuações ambientais do que a comunidade adulta (Ellner 1985, Pake & Venable 1995, Pake & Venable 1996, Chesson 2000 b). Da mesma forma, no modelo que utilizamos, a vantagem das estratégias de vida de maior investimento em longevidade na comunidade adulta poderia ser contrabalanceada pela vantagem das estratégias de vida de maior investimento em fecundidade no banco de propágulos. Teoricamente, esse mecanismo pode emergir em diversas frequências e intensidades de distúrbio, inclusive em níveis intermediários (Fox 2013). Mas por que a relação não monotônica entre diversidade interespecífica e distúrbio emerge apenas no cenário que une elementos dos cenários ecológico e evolutivo?

O cenário em que há apenas uma população inviabiliza a investigação de padrões próprios de comunidades, que por vezes necessitam do isolamento reprodutivo entre diferentes grupos para emergir. O mecanismo de *storage effect*, por exemplo, depende da existência de grupos de indivíduos que respondem às variações ambientais de forma distinta, o que é mais frequente e marcante entre grupos que apresentam pouco ou nenhum fluxo gênico entre si. Como no cenário evolutivo criado neste estudo a população é pan-mítica, o surgimento de polimorfismos é dificultado e, assim, não há um pico de diversidade decorrente da coexistência estável de estratégias. Já no cenário multiespecífico sem ocorrência de mutação, ainda que as espécies respondam de forma diferente ao ambiente, as

estratégias de vida extintas em decorrência do distúrbio não podem ser recuperadas, o que leva à queda da heterogeneidade interespecífica com o aumento do distúrbio de forma muito rápida. O banco de propágulos não atua como uma reserva que possibilita o crescimento tamponado das populações, porque a estratégia de vida predominante no banco é a de maior fecundidade, a mesma favorecida pelo distúrbio que extingue as demais. Dessa forma, a estratégia de vida de maior longevidade não consegue se recuperar quando em baixa abundância. O que exerce o papel de reserva de estratégias é a entrada de novas variantes por meio da mutação, que possibilita o crescimento tamponado das estratégias de vida que estão, em dado momento, em uma fase do regime de distúrbio desfavorável a elas, dificultando sua extinção. A oscilação em níveis intermediários permite que haja tempo para que parte das populações consigam se adaptar ao ambiente com distúrbio e outra parte se adapte ao ambiente sem distúrbio. Assim, apenas no cenário multiespecífico com mutação, que representa o cenário eco-evolutivo, o mecanismo de *storage effect* encontra as condições necessárias para emergir e, dessa forma, gerar um pico de diversidade de estratégias dependente da ocorrência de flutuações.

A importância de se estudar simultaneamente ecologia e evolução se torna evidente quando comparamos resultados de simulações que separam mecanismos próprios das áreas de Ecologia e Evolução com resultados de simulações que tratam os mecanismos de forma conjunta, como observado neste estudo. Ainda que, em qualquer um dos cenários, a estratégia de maior fecundidade passe a predominar no sistema com o aumento do distúrbio a partir dos processos de exclusão competitiva de populações, adaptação e deriva, no cenário ecológico um pequeno aumento do distúrbio é suficiente para que todas as outras populações, exceto as de maior fecundidade possível, sejam extintas. Além disso, enquanto a diversidade aumenta com o distúrbio nos cenários evolutivo e eco-evolutivo, uma vez que a entrada de novas variantes de estratégia no banco de propágulos compensa a perda de variação ocasionada pelo distúrbio, a diversidade cai com o aumento do distúrbio no cenário ecológico, já que estratégias extintas não têm possibilidade de ressurgir. Por fim, a heterogeneidade interespecífica, que também sofre uma queda com o aumento do distúrbio no cenário ecológico, apresenta um pico em níveis intermediários no cenário eco-evolutivo, uma vez que o resgate de estratégias extintas dado pela mutação e o isolamento reprodutivo de indivíduos de diferentes espécies, associados à oscilação ambiental, permitem o surgimento e a persistência de populações adaptadas às diferentes condições criadas pelo distúrbio. Em resumo, além de a estratégia média e a diversidade total de estratégias responderem de forma diferente ao distúrbio quando comparamos cenários ecológico e evolutivo, há padrões que emergem apenas quando conciliamos os elementos dos cenários ecológico (múltiplas espécies) e evolutivo (mutação). Ainda assim, estudos ecológicos sobre dinâmicas populacional e de comunidade e estudos evolutivos sobre estratégias de vida apresentam um diálogo limitado ou inexistente (Bassar 2010).

Os cenários frequentemente estudados na Ecologia não levam em conta, com algumas exceções (Clark 2010, Violle 2012), a variação intraespecífica dos atributos e a capacidade dos organismos de se adaptarem a diferentes condições ambientais (Levins 1966). Isso pode levar à predição por vezes equivocada (RB) da extinção de populações ou, ainda, à atribuição a fatores diversos o que pode ser papel de algum mecanismo tipicamente estudado pela Biologia Evolutiva na coexistência de diferentes estratégias (como a mutação). Em paralelo, contextos ecológicos multiespecíficos são frequentemente desconsiderados na Biologia Evolutiva (Levins 1966, Johnson 2007), o que dificulta a emergência e a percepção de padrões encontrados na natureza que dependem do isolamento reprodutivo e da diferença na resposta às alterações ambientais entre indivíduos de espécies diferentes (RB). Dessa forma, enquanto o estudo da ecologia que desconsidera a evolução pode gerar previsões equivocadas e difíceis de generalizar (Lawton 1999), dado que a coexistência de diferentes estratégias de vida dependeria de uma regulação específica de fatores frequentemente estocásticos (como a ocorrência de distúrbios), o estudo da evolução sem ecologia estaria limitado a escalas que não explicam a maior parte da diversidade encontrada da natureza (Moller 2002), dado que grande parte está distribuída em diferentes espécies e depende de interações que ocorrem em cenários multiespecíficos para emergir. FAZER UMA ULTIMA FRASE (falar do distúrbio).

De forma geral, podemos identificar que os cenários evolutivo e eco-evolutivo são mais semelhantes entre si do que o cenário ecológico com os primeiros, tanto em relação à estratégia de vida predominante quanto à diversidade de estratégias. Se compararmos os mecanismos atuantes em cada um, podemos identificar três tipos de processos de alto nível, i.e., processos que apresentam consequências – e não necessariamente causas – semelhantes para a dinâmica da população ou comunidade (Vellend 2016). Um dos processos de alto nível é a seleção, que, no cenário evolutivo, caracteriza-se pela adaptação das espécies ao regime de distúrbio, no cenário ecológico, pela exclusão competitiva de indivíduos e, no cenário eco-evolutivo, por ambos. Esses dois mecanismos têm em comum a existência de diferença na aptidão entre grupos de indivíduos, que acarreta uma vantagem determinística no estabelecimento de algum deles na população ou comunidade. Ainda que não seja usual encarar a exclusão competitiva de populações como um processo de seleção, uma vez que ela não depende da variação intraespecífica presente nos contextos usuais da Biologia Evolutiva, da mesma

forma que indivíduos diferentes em uma população competem pelo recurso e os mais aptos persistem, indivíduos de espécies e estratégias diferentes em uma comunidade também o fazem, culminando na seleção dos mais aptos (Vellend 2016). Assim, a seleção que ocorre em populações e em comunidades é essencialmente a mesma, ambas como resultado da “batalha pela persistência” descrita por Darwin (1859) (Vellend 2016).

Outro tipo de processo de alto nível que ocorre nos três cenários é a deriva, que pode ser genética ou ecológica. Deriva genética é a mudança aleatória na abundância relativa dos alelos/genótipos em uma população (RB), que, nos cenários evolutivo e eco-evolutivo deste estudo, pode ser encarada como a mudança aleatória na abundância relativa das estratégias de vida. A deriva ecológica, como mencionado anteriormente, é a mudança aleatória na abundância relativa das espécies em uma comunidade (Hubbell 2001), presente nos cenários ecológico e eco-evolutivo deste estudo. Ambos os processos emergem em função da estocasticidade inerente aos eventos de morte e nascimento dos indivíduos. Quando analisamos a mudança em função de genótipos ou alelos, e por vezes de atributos, chamamos de deriva genética, e quando analisamos em função das espécies, chamamos de deriva ecológica. Entretanto, como é o indivíduo que porta o alelo/genótipo e a espécie, o mecanismo por trás das derivas genética e ecológica é o mesmo. Nos três cenários, a ocorrência de deriva, de qualquer tipo, leva a uma variação entre comunidades ou populações - em relação às estratégias predominantes ou ao nível de diversidade - que não pode ser explicada em termos determinísticos.

A mutação, por sua vez, um processo de alto-nível caracterizado pela entrada de variação nas populações, ocorre apenas nos cenários evolutivo e eco-evolutivo. A entrada de novas estratégias permite que as populações se adaptem continuamente às mudanças ambientais a que estão submetidas, resultando em distribuições de estratégias de vida diferentes de sistemas sem mutação para os mesmos regimes de distúrbio. Assim, enquanto nos cenários evolutivo e eco-evolutivo, a predominância e a diversidade de estratégias de vida são reguladas por um balanço entre mutação, seleção e deriva, o balanço se dá apenas entre os processos de seleção e deriva no cenário ecológico. Esses processos têm papel distinto: enquanto a mutação garante a entrada de novas variantes de estratégias de vida, a seleção e a deriva levam à exclusão de variantes das populações ou da comunidade (Vellend 2010). Assim, é esperado que cenários que apresentem os mesmos processos de alto-nível sejam mais semelhantes entre si.