# 6 DISCUSSÃO

No cenário em que as estratégias de vida compõem uma dinâmica tipicamente estudada no contexto da Biologia Evolutiva, com a evolução de um atributo componente da aptidão dos indivíduos em uma única população, tem-se que quanto maior a força do distúrbio ao qual a população foi submetida, maior a proporção de indivíduos de investimento mais alto em fecundidade em detrimento da longevidade, próximos a um dos extremos do gradiente de estratégias. Em outras palavras, o aumento do distúrbio é acompanhado por uma maior frequência relativa de indivíduos que produzem muitos propágulos e vivem por pouco tempo. Neste mesmo cenário, quanto maior a força do distúrbio, maior a variação intraespecífica em relação à estratégia de vida, ou seja, maior a diversidade de estratégias na população.

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 frequência relativa 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 a partir de mutação, o aumento na frequência se deu de forma muito mais acentuada e estabilizou em frequências altas de indivíduos fecundos ainda em valores muito baixos de distúrbio. A diversidade de estratégias na comunidade, ao contrário do que aconteceu dentro das populações no cenário anterior, caiu com o aumento do distúrbio, também de forma bastante acentuada em valores ainda baixos de distúrbio. A diferença entre as espécies em relação à estratégia de vida, ou seja, a diversidade interespecífica de estratégias, se comportou da mesma forma que a diversidade total, dado que não há variação intraespecífica neste cenário.

O cenário que mistura elementos dos estudos de dinâmicas evolutivas e ecológicas, em que há diversas espécies e há variação intraespecífica em relação às estratégias de vida, apresentou resultados semelhantes ao cenário que representou apenas o contexto evolutivo, com aumento da proporção da estratégia de maior fecundidade e aumento da diversidade total de estratégias na comunidade com o aumento da força do distúrbio. Diferentemente dos outros, neste cenário a diversidade entre espécies 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 de 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 consistência dos resultados (baixa variabilidade entre populações diferentes em relação à estratégia de vida predominante) indica que a deriva genética, ainda que atuante (a partir da estocasticidade dos eventos de morte nascimento dos indivíduos), foi um processo de menor importância relativa na evolução da estratégia quando comparada à seleção natural exercida pelo regime de distúrbio.

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 pelo acesso a novos recursos disponíveis e, em contrapartida, têm menor longevidade. Ao contrário, no oposto extremo do regime de distúrbio, em que a intensidade e a frequência foram altas, não é vantajoso investir proporcionalmente mais em sobrevivência, dado que as mortes decorrentes do distúrbio são arbitrárias e têm grande chance de atingir indivíduos que porventura tenham maior longevidade. Dessa forma, foram selecionados os indivíduos que produzem maior número de propágulos e que assim se utilizam do recurso disponibilizado pelo distúrbio. Esse resultado é consistente na literatura da área (RB). Ainda que parte dos estudos identifique outros atributos que não a longevidade e a fecundidade, como BLABLABLA (RB), o padrão de aumento do investimento relativo em reprodução em detrimento da sobrevivência a partir da intensificação do distúrbio é recorrente tanto em estudos teóricos (RB) quanto empíricos (RB).

A diversidade de estratégias de vida aumentou com a elevação da intensidade e da frequência do distúrbio no cenário evolutivo. Isso pode ocorrido em função da amostragem do banco de propágulos, que é maior quanto mais intenso for o distúrbio, reduzindo o papel da deriva no momento do sorteio do banco e, assim, do estabelecimento dos novos indivíduos na comunidade adulta. Como neste cenário há entrada de novas variantes de estratégias por meio de mutação, quanto maior o número de propágulos sorteados, maior 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 diversidade de estratégias a partir do banco de propágulos. O padrão de aumento da diversidade com o aumento do distúrbio foi encontrado em situações em que a competição entre os indivíduos é forte (Hughes 2007), o que pode ser transferido para o modelo utilizado neste estudo. Nesse caso, a forte competição faria com que indivíduos com longevidade relativamente alta conseguissem persistir em ambientes altamente impactados mesmo produzindo poucos propágulos, dado que a permanência com o recurso já tomado seria importante (Hughes 2007).

Ainda, também foi encontrado o padrão de aumento da diversidade com o aumento do período da flutuação ambiental, que seleciona estratégias distintas em diferentes fases, quando ocorre entrada de variação por mutação (Burger 2002). Neste estudo, a mutação garantiu a entrada constante de variantes de estratégias que seriam extintas caso contrário, e a ocorrência de pressão seletiva na mesma direção durante um período longo de tempo possibilitou o crescimento populacional das variantes quase extintas na fase anterior (Burger 2002). Ainda assim, isso impediria que os cenários com intensidade e frequência de distúrbio máximas fossem palco de grande variedade de diversidade, dado que se faz necessária uma alternância entre estados diferentes para a persistência de mais de um tipo de estratégia. De fato, notamos uma pequena queda na diversidade de estratégias quando a taxa de distúrbio é máxima. Ainda que o modelo selecionado dentre os ajustados tenha sido monotônico crescente, é importante considerarmos e discutirmos essa queda, já que os modelos que poderiam contemplá-la podem ter tido um ajuste ruim em outras etapas da curva e prejudicado sua verossimilhança.

Caso levássemos em conta a queda da diversidade em níveis elevados da taxa de distúrbio, o padrão geral seria de maior diversidade em níveis intermediários de distúrbio. Neste caso, estratégias de vida de maior investimento relativo em fecundidade predominariam em cenários com intensidade e frequência elevadas, e cenários com intensidade e frequência intermediárias, cenários com intensidade elevada e frequência de baixa a intermediária e cenários com intensidade de baixa a intermediária e frequência elevada permitiriam a coexistência de indivíduos distribuídos em uma faixa maior do gradiente de estratégias. Este padrão, análogo ao que ocorre em Burger (2002), 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 locais de grão fino, em que os indivíduos encontram ambientes com 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). Em locais com flutuações de grão grosso, períodos de seleção em um tipo de ambiente podem ser longos o suficiente para selecionar especialistas adaptados a este ambiente. Se a direção da seleção oscilar frequentemente, especialistas adaptados a todos os tipos de ambientes podem ser mantidos, aumentando a diversidade da população (Nagylaki 1975), como observado em taxas intermediárias de distúrbio no nosso modelo.

No cenário multiespecífico em que não há entrada de novas estratégias de vida nas populações, o principal processo que ocorre na mudança de frequência de estratégias de vida a partir da pressão exercida pelo distúrbio é o de exclusão competitiva de populações. Outro processo que pode levar à extinção de linhagens é a deriva ecológica, caracterizada pela mudança aleatória na abundância relativa das espécies (Hubbell 2001), em função da estocasticidade presente nos eventos de morte e nascimento dos indivíduos. Porém, da mesma forma que para a deriva genética no cenário anterior, há pouca variação entre as comunidades em relação à estratégia de vida predominante, o que indica pouco papel do acaso na distribuição de estratégias nas comunidades. Como predito por diversas teorias de Ecologia de Comunidades, o aumento da força de distúrbio favoreceu estratégias de vida que investem proporcionalmente mais em reprodução (MacArthur & Wilson 1967, Pianka 1970, Connell 1978, Gadgil & Bossert 1970, Schaffer 1974, Michod 1979, Law 1979, Sasaki & Ellner 1995, Charlesworth 1980, Benton & Grant 1999). O que ocorre, de forma geral, é que a elevada mortalidade torna o recurso disponível para novos indivíduos e, dessa forma, aqueles que produzem grande quantidade de filhotes por ciclo reprodutivo têm vantagem na utilização prioritária do recurso, em detrimento daqueles que investem proporcionalmente mais em longevidade, um esforço pouco útil quando há muitos eventos de morte independentes da estratégia dos indivíduos. 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 estaria justamente 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 (RB). Ainda que a denominação seja diferente, a lógica de sucessão de diferentes estratégias de vida é a mesma.

Diferentemente do que ocorre 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 em detrimento de sobrevivência. Isso ocorreu porque as estratégias de vida extintas com os eventos de distúrbio ou selecionadas contra após a ocorrência dos eventos não tiveram possibilidade de reaparecer na comunidade, dado que não há mutação. Sem entrada constante de novas variantes, alguns poucos eventos de distúrbio podem ser suficientes para extinguir estratégias menos fecundas da comunidade e, dessa forma, as estratégias de vida predominantes em todos os ciclos futuros serão de maior investimento em fecundidade e menor em longevidade, ainda que não ocorram eventos posteriores. Dessa forma, este processo leva à perda de diversidade de estratégias a partir de um pequeno aumento na força do distúrbio. Em outros estudos, resultados semelhantes foram observados, em que quanto menor a variação intraespecífica, relacionada à diversidade genética das populações, menor a capacidade de se recuperar de distúrbios (Hughes 2008) e, então, maior a perda de espécies da comunidade (Vellend & Geber 2005).

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 sai da estratégia mediana para o extremo de alto investimento em fecundidade após poucas gerações. As comunidades submetidas a distúrbio mais forte chegaram em menos ciclos a estratégias médias 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 longeva 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, o que fortalece a explicação dada no parágrafo anterior sobre a predominância de estratégias de vida de maior investimento em fecundidade mesmo quando o distúrbio é fraco. 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. O direcionamento inicial para estratégias mais fecundas ocorreu porque nos primeiros ciclos ainda não havia variação intraespecífica o suficiente que dificultasse a extinção de populações como resultado da pressão do distúrbio, ainda que a taxa de mutação fosse positiva. O aumento da diversidade de estratégias resultante da entrada de novas variantes é cumulativo, fazendo com que a reposta das populações à pressão exercida pelo distúrbio seja expressiva somente decorridas diversas gerações.

Por fim, no cenário que agrega elementos dos dois anteriores, compondo comunidades com diversas populações 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 da mesma forma como ocorreu no cenário em que há evolução de apenas uma população, dado que a variação intraespecífica possibilitou que as populações se adaptassem a diversos regimes de distúrbio. A diversidade de estratégia intraespecífica 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 ambientes em uma frequência que permite a persistência de estratégias melhores adaptadas a cada um. A diversidade entre as espécies, por sua vez, apresentou uma relação diferente daquela encontrada no cenário sem mutação. 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 (Nagylaki 1975, Kassen 2002, Venail 2011), às vezes de forma explicitamente dependente da ocorrência de mutação (Burger 2002). Na Ecologia, os mecanismos que mantêm ou promovem a diversidade de estratégias são intensivamente estudados (RB). A Teoria Moderna (Chesson 2000, Adler 2007) explicita mecanismos promotores da coexistência 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, também aplicável a diferentes estratégias, depende da diferença na resposta ao ambiente entre os grupos de indivíduos e da ocorrência de um crescimento populacional tamponado, que limita o impacto da competição sobre um grupo quando o outro está favorecido pelo ambiente (Chesson 2000). No caso do modelo usado neste estudo, a reserva que permitiria o crescimento tamponado das estratégias poderia ser o banco de propágulos, como já foi descrito em alguns trabalhos (Ellner 1985, Pake & Venable 1995, Pake & Venable 1996, Chesson 2000 b). O banco de propágulos não seria impactado pela ocorrência de distúrbios. Assim, a vantagem das estratégias de vida de maior investimento em longevidade na comunidade adulta seria 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 (Fox 2013).

[CONTINUAR AQUI]

Por que a relação não monotônica entre diversidade interespecífica e distúrbio emerge apenas no cenário que une elementos dos cenários ecológico e evolutivo? . É possível que a entrada de novas variantes, ausente neste cenário, possibilite 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 (Chesson 2000). O cenário em que há apenas uma população inviabiliza a investigação de padrões da comunidade, como a diversidade interespecífica da estratégia de vida. Contextos ecológicos multiespecíficos são frequentemente desconsiderados na Biologia Evolutiva (Johnson 2007), o que dificulta a percepção de alguns padrões de diversidade que necessitam do isolamento reprodutivo entre diferentes grupos para emergir. Já no cenário multiespecífico sem ocorrência de mutação, as estratégias de vida extintas em decorrência do distúrbio não podem ser recuperadas, o que leva à queda da diversidade com o aumento do distúrbio. Os cenários frequentemente estudados na Ecologia não levam em conta, com algumas exceções (RB VARIAÇÃO INTRAESPECÍFICA: Clark, Violle, Vellend), a variação intraespecífica dos atributos e não consideram a capacidade dos organismos de se adaptarem a diferentes condições ambientais (Levins 1966), o que pode levar à predição - algumas vezes equivocadas (RB) - de extinção de populações ou, ainda, à atribuição a outros mecanismos o que pode ser papel da seleção natural na coexistência de diferentes estratégias. Tanto a adaptação das populações aos regimes de distúrbio quanto a ação de mecanismos que possibilitaram a coexistência de estratégias adaptadas a diferentes cenários levaram à formação do pico de diversidade em níveis intermediários de 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.

Por que os cenários 1 e 3 são parecidos e o 2 é o diferentão? Presença de um processo de natureza diferente que não tem no 2: mutação. também . Trecho: é o de seleção natural, dado que, assim como no cenário mais frequente na Biologia Evolutiva, as bases para ocorrência de seleção natural também estão presentes. Ainda que não exista variação intraespecífica neste cenário, há diversidade de estratégias na comunidade e, da mesma forma que indivíduos diferentes em uma população competem pelo recurso e os mais aptos são selecionados, indivíduos de espécies e estratégias diferentes em uma comunidade competem pelo recurso, processo que também culmina na seleção dos mais aptos (Vellend 2016). Assim, a seleção natural que ocorre em populações e em comunidades é essencialmente a mesma, ambas como resultado da “batalha pela persistência” descrita por Darwin (1859) (Vellend 2016). FALAR MAIS, EXPLICAR COMO DIFERENÇA DE FITNESS.

Parágrafo de conclusão mais específico.(Ecologia sem evolução: muito frágil, qualquer distúrbio mais forte já poderia extinguir tudo. Evolução sem ecologia: limitada a escalas que não explicam a maior parte da diversidade (RB))

Conclusão

- os processos são os mesmos (vellend 2010, vellend 2016)

- relação entre diversidade ecológica e genética (vellend 2005)

- mutação e isolamento entre as espécies como mecanismos de coexistência (Burger 2002, Chesson 2000)