# 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 mais acentuada e estabilizou em frequências altas de indivíduos fecundos ainda em valores 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 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 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 consistência dos resultados (baixa variabilidade entre populações diferentes em relação à estratégia de vida predominante) indica que a deriva genética, ainda que atuante (pois há estocasticidade nos 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.

[Será que está claro o mecanismo? Propor mais mecanismos pro mecanismo – levins 1968, williams 1966]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 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 arbitrárias e têm grande chance de atingir indivíduos que porventura tenham maior longevidade em detrimento da fecundidade. Dessa forma, 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. Assim, há duas maneiras de se aumentar a aptidão, cuja medida mais direta seria a de número de descendentes adultos gerados por um indivíduo ao longo da vida: por meio do aumento na longevidade (ou seja, na habilidade de sobrevivência) ou na fecundidade (ou seja, no número de propágulos produzidos por ciclo reprodutivo). 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, o que indica que, ainda que a estratégia tenha se tornado predominantemente de maior fecundidade, ainda 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, reduzindo o papel da deriva no momento do sorteio do banco 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 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 em um cenário com mutação. Nesse contexto, a mutação favorece a estratégia de maior longevidade, dado que, em última instância, ela permite que indivíduos mais longevos consigam persistir em ambientes com distúrbio elevado. O aumento da diversidade com o aumento do distúrbio foi encontrado em estudos teóricos (RB) e empíricos (RB). Em um deles, a taxa de mutação foi apontada como um fator importante na determinação da relação entre diversidade e distúrbio (Burger 2002). Neste estudo, taxas de mutação elevadas garantiram a entrada constante de variantes de estratégias que seriam extintas caso contrário (Burger 2002). Considerando que a atuação da mutação como fonte de geração e recuperação de estratégias é mais forte quanto maior for a taxa de mortalidade, espera-se que estratégias menos fecundas consigam persistir em ambientes com distúrbio elevado, provocando um aumento da diversidade. Em outro dos estudos, 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 à taxa de colonização de todas as espécies, favoreceu especialmente populações da estratégia de maior longevidade, por serem as que apresentam menor habilidade em ocupar espaços vagos. Assim, o *trade-off* entre colonização e longevidade tornou-se mais fraco para essas populações, que, além de ter maior capacidade de sobrevivência, tiveram a habilidade de colonização aumentada. No nosso modelo, a taxa de mutação pode ser entendida de forma semelhante à produtividade de Kondoh (2001). A entrada de estratégias novas por mutação em ambientes com distúrbio elevado permitiu que indivíduos menos fecundos conseguissem persistir tanto quanto os mais fecundos, dado que a mortalidade elevada remove indivíduos de forma independente da estratégia (ou seja, neste tipo de ambiente, a dificuldade está na ocupação pelos jovens). No entanto, em ambientes com baixa mortalidade, indivíduos com estratégia de maior fecundidade não conseguiriam persistir por apresentarem baixa longevidade, ainda que surgissem por mutação (ou seja, neste tipo de ambiente, a dificuldade está na permanência dos adultos).

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 da taxa de distúrbio, o padrão geral seria de maior diversidade em níveis intermediários. Neste caso, estratégias de vida de maior investimento relativo em fecundidade predominariam em cenários com intensidade e frequência elevadas, e cenários com taxas intermediárias permitiriam a coexistência 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 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). É possível relacionarmos a CONTINUAR AQUI.

[Será que está claro o mecanismo? Propor mais mecanismos pro mecanismo – RB teoria demográfica]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. Como predito por diversas teorias de Ecologia de Comunidades, estratégias de vida de maior longevidade prevaleceram quando a mortalidade foi baixa, enquanto 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 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 populações que investem proporcionalmente mais em longevidade, um esforço pouco útil quando há muitos eventos de mortalidade independente da estratégia. 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 (RB). Ainda que a denominação seja diferente, a lógica de sucessão de diferentes estratégias de vida é a mesma. 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 em todo o gradiente de distúrbio, o que indica pouco papel do acaso na distribuição de estratégias nas comunidades.

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 total e interespecífica de estratégias a partir de um pequeno aumento na força do distúrbio. Este padrão também é descrito por Burger (2002), em que a mutação é responsável pela recuperação de estratégias pouco abundantes ou extintas na comunidade. Na ausência de mutação, estratégias de maior fecundidade são extintas após períodos sem ocorrência de distúrbios, e estratégias de maior longevidade são extintas após eventos intensos ou recorrentes de distúrbio (Burger 2002). [Kondoh 2001?]. 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 possibilitasse a adaptação das 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 que ocorreu no cenário em que há evolução de apenas uma população, dado que a variação intraespecífica possibilitou que as populações se adaptassem continuamente a diversos regimes de distúrbio. 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 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 dentro de populações (Nagylaki 1975, Kassen 2002, Venail 2011), às vezes de forma explicitamente dependente da ocorrência de mutação (Burger 2002). Na Ecologia, mecanismos não evolutivos que mantêm ou promovem a diversidade de espécies 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 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. O mecanismo de *storage effect* 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 diversidade com o aumento do distúrbio. 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. 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, permitir que haja um pico de diversidade de estratégias.

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 das populações e, no cenário eco-evolutivo, por ambos. Esses dois mecanismos têm em comum a existência de diferenças na aptidão entre grupos de indivíduos, que acarretam uma vantagem determinística no estabelecimento de um 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, decorrente da estocasticidade inerente aos eventos de morte e nascimento dos indivíduos, ainda que as probabilidades de sobrevivência e de produção de um propágulo sorteado para participar da comunidade adulta possam variar entre os indivíduos. Ao efeito da estocasticidade dos eventos na mudança da abundância relativa das espécies em uma comunidade, dá-se o nome de deriva ecológica, presente nos cenários ecológico e eco-evolutivo. Ao efeito na mudança da abundância relativa dos alelos/genótipos em uma população, dá-se o nome de deriva genética, presente nos cenários evolutivo e eco-evolutivo [e ecológico?]. [FALAR MAIS DE CONSEQUÊNCIAS DA DERIVA].

[AGORA, FALAR DA MUTAÇÃO].

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)). 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. Além disso, BLABLA.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.

**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)

**Coisas**

- distúrbio e diversidade: competição e etc (Hughes 2007), força da seleção r e K (Bohn 2014), interação entre intensidade e frequência do distúrbio (Miller 2011).

**Trechos**

- [Caso eu tente incluir a explicação do Kondoh pro cenário evolutivo com o padrão IDH] Ainda, a relação em forma de U invertido também pode ser gerada pelo balanço entre colonização e distúrbio proposto por Kondoh (2001). Enquanto taxas de colonização altas levam ao aumento da diversidade com a intensificação do distúrbio, taxas de colonização intermediárias geram relações com um pico de diversidade em níveis intermediários de distúrbio (Kondoh 2001). No nosso modelo, a entrada de novas estratégias por mutação pode não ser alta o suficiente para garantir a persistência de indivíduos com menor fecundidade em ambientes altamente impactados por distúrbio, mas talvez permita sua per.