# 6 DISCUSSÃO

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 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 consistência dos resultados, indicada pela baixa variabilidade entre populações diferentes em relação à estratégia de vida predominante, aponta que a deriva genética, atuante em função da estocasticidade presente nos eventos de morte e nascimento dos indivíduos, foi um processo de menor importância relativa na evolução da estratégia quando comparada à seleção natural exercida pelo regime de distúrbio. O distúrbio, ao mesmo tempo que retira indivíduos do sistema, gera disponibilidade do recurso limitante, referente à presença na comunidade adulta.

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 ser aumentada tanto pela via do investimento em longevidade, dado que indivíduos que vivem por mais tempo têm chance de deixar mais filhotes ao longo da vida, quanto em fecundidade, uma vez que indivíduos que produzem mais propágulos por ciclo reprodutivo também têm chance de deixar mais filhotes ao longo da vida. 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 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, 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 BLABLABLA (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, 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, 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 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, 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, por serem as que apresentam menor habilidade na aquisição de recurso (i.e., ocupar espaços vagos) (Kondoh 2001). Assim, o *trade-off* entre colonização e longevidade tornou-se mais fraco para as populações mais longevas, que, além de ter maior capacidade de sobrevivência, tiveram a habilidade de colonização aumentada e puderam persistir em ambientes com distúrbio forte (Kondoh 2001). No nosso modelo, a taxa de mutação pode ser entendida de forma semelhante à produtividade de Kondoh (2001). A limitação imposta aos indivíduos em um ambiente sujeito a distúrbio forte é a de manter a capacidade de reocupação 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 aumentar a diversidade de locais com baixa mortalidade, uma vez que a limitação imposta aos indivíduos nesses locais é a de permanência de adultos. Dessa forma, o padrão de aumento da diversidade com o aumento da força do distúrbio pode ser gerado quando existe mutação.

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 locais 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 mais constantes ou homogêneos, 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 em uma determinada frequência, 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 neste determinado ambiente. Porções intermediárias do gradiente de distúrbio, por sua vez, podem compor ambientes em que os indivíduos entram ou não em contato com mais de um tipo de ambiente ao longo de suas vidas, a depender da relação entre a frequência do distúrbio e o tempo de vida dos indivíduos. Para que o cenário permita a persistência de estratégias distintas, o distúrbio deve oscilar em uma frequência maior que o tempo de duração de algumas gerações da população, para que grande parte dos indivíduos persistentes estejam adaptados ao ambiente de uma dada fase do regime antes que ela dê lugar à outra, que selecionará 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 que ocorre na mudança de frequência de estratégias de vida a partir da pressão exercida pelo distúrbio é 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 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 longevidade[[1]](#footnote-1). Outro processo que pode levar à extinção de linhagens é a deriva ecológica, caracterizada pela mudança aleatória na abundância relativa das espécies (Hubbell 2001) que ocorre 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. 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. Essa interpretação corrobora a apresentada por Mandai (2014) em um estudo em que comunidades com estocasticidade demográfica foram simuladas. Nele, 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. 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 o processo de exclusão, facilitando a exclusão das espécies mais longevas pelas mais fecundas (Fox 2013). Diferentes intensidades e frequências de distúrbio apenas comporiam um ambiente no qual uma única estratégia seria favorecida e, então, excluiria as demais (Fox 2013).

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. 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 fraco. Como consequência, um pequeno aumento na força do distúrbio leva também à perda de diversidade total e interespecífica de estratégias na ausência de mutação. Em alguns estudos, resultados semelhantes foram observados, em que, quando a variação intraespecífica é pequena (relacionada à diversidade genética das populações), a capacidade das populações se recuperarem de distúrbios é baixa (Hughes 2008) e, então, a perda de espécies da comunidade é maior (Vellend & Geber 2005).

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). Ainda que a denominação seja diferente, a contraposição de estratégias de vida com capacidades de reprodução e sobrevivência é a mesma nos dois casos. [↑](#footnote-ref-1)