

Projeto de Iniciação Científica
Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB/USP)
Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais (LABTROP)

A dinâmica neutra é seletiva? Neutralidade e *trade-off* entre esforço reprodutivo instantâneo e tempo de vida

Luísa Novara Monclar Gonçalves



Orientador: Alexandre Adalardo de Oliveira

INTRODUÇÃO

Historicamente, diversas áreas de estudo dentro do campo de Ciências Biológicas lidam com a ausência de modelos nulos e teorias unificadoras que sintetizem e simplifiquem o estudo da natureza. Essa característica intensifica-se em áreas cujos pesquisadores deparam-se com a complexidade e a diversidade de seu objeto de estudo (CHAVE, 2004). Apenas recentemente organizou-se, na Ecologia, uma proposta para explicar a diversidade e a abundância de espécies a partir de fatores simples, como a sucessão de eventos de nascimento e morte, a migração e a especiação. A Teoria da Biodiversidade e Biogeografia de Hubbell surgiu como uma alternativa a teorias que, apesar de terem contribuído muito para o conhecimento ecológico produzido até então, subestimam a importância da estocasticidade e da amostragem na formação das comunidades naturais (ALONSO; ETIENNE; MCKANE, 2006).

Em um cenário neutro como o proposto por Hubbell, as espécies são ecologicamente equivalentes, isto é, todas elas tem a mesma fecundidade *per capita* e a mesma taxa de mortalidade (CHAVE, 2004). O argumento utilizado por ele, destacado em De Marco (2006), é o de que, ainda que exista diferenciação de nicho dentro de comunidades, isso resultaria em valores de adaptabilidade por indivíduo equivalentes (DE MARCO, 2006) e faria com que as espécies pudessem ser consideradas “simétricas” dentro da comunidade (CASSEMIRO; PADIAL, 2008). Como consequência desse pressuposto, as probabilidades de nascimento e morte de um indivíduo de uma determinada espécie são proporcionais ao número de indivíduos desta espécie existentes na comunidade (HANKIN, 2007). Outro pressuposto da teoria é a de que, em uma comunidade sob dinâmica neutra, os nascimentos e mortes dos indivíduos equivalem a um jogo de soma zero (ROSINDELL; HUBBELL; ETIENNE, 2011), isto é, dado que as comunidades estão saturadas, um indivíduo novo só consegue se estabelecer se algum outro morrer.

Além dos eventos de nascimento e morte de indivíduos, a dinâmica da comunidade também seria determinada pela migração de indivíduos provenientes de um reservatório externo, a que chamamos metacomunidade; esta, assim como a comunidade local, estaria sob uma dinâmica de soma zero (ROSINDELL; HUBBELL; ETIENNE, 2011). A taxa de migração seria equivalente à probabilidade de um nicho disponível na comunidade local ser ocupado por um indivíduo proveniente da metacomunidade. Para que não haja erosão de espécies na metacomunidade, outro dos pressupostos do modelo é a existência de especiação, que, na teoria clássica, ocorre a partir de mutações pontuais (ROSINDELL; HUBBELL; ETIENNE, 2011). Esse tipo de especiação prediz uma dada probabilidade de surgimento de uma nova espécie a cada nascimento de indivíduos na metacomunidade. Na ausência de especiação no modelo, a extinção gradual de espécies – em função da deriva ecológica – resulta sempre em um cenário final em que a comunidade local conta com indivíduos de apenas uma espécie (ROSINDELL; HUBBELL; ETIENNE, 2011), o que sabemos estar distante da realidade.

O uso do modelo neutro nos permite realizar diversas previsões importantes. As mais conhecidas delas dizem respeito à distribuição de abundâncias das espécies e à relação entre a área amostrada e a riqueza de espécies (SAR) da comunidade de estudo. Para fazer inferências ainda mais poderosas, podemos associar o estudo da diversidade da comunidade ao estudo de sua dinâmica temporal, comparando os dados obtidos com informações filogenéticas (ROSINDELL; HUBBELL; ETIENNE, 2011). Há ainda outra abordagem importante: é possível utilizarmos o modelo neutro como modelo nulo para avaliarmos a importância de variáveis ou fatores diversos na determinação da riqueza e distribuição de abundância das espécies da comunidade (ALONSO; ETIENNE; MCKANE, 2006; ROSINDELL; HUBBELL; ETIENNE, 2011). Neste estudo, avaliaremos o impacto da adição, no modelo clássico da teoria neutra, de um *trade-off* entre o esforço reprodutivo do indivíduo e seu tempo de vida.

Em termos finalistas, um *trade-off* pode ser caracterizado como uma situação em que enfrentamos “demandas conflitantes” (OLIVEIRA, comunicação pessoal), isto é, em que a escolha de um caminho a ser percorrido exclui a possibilidade de tomarmos o outro percurso. O *trade-off* entre

esforço reprodutivo instantâneo e tempo de vida é bastante conhecido na literatura e originou os termos “estrategista k” (produz poucos propágulos por ciclo reprodutivo e vive por diversos ciclos) e “estrategista r” (situação inversa). Neste caso, a produção de muitos propágulos a cada ciclo reprodutivo é acompanhada, em contrapartida, de menor longevidade do indivíduo e vice-versa. Ainda que o conceito de *trade-off* esteja associado à ocupação diferenciada de nichos disponíveis no ambiente, podemos incluí-lo ao modelo neutro sem interferir no pressuposto de equivalência entre as espécies. Isso porque podemos modelar este *trade-off* a partir da aplicação de uma variação no esforço reprodutivo instantâneo de todos os indivíduos, independentemente das espécies a que pertencem. Dessa forma, as condições iniciais de probabilidade de morte continuariam, em média, iguais entre todos os indivíduos da comunidade, agora associadas a uma variância.

OBJETIVO

O objetivo deste projeto é avaliar se uma comunidade sob dinâmica neutra, baseada nos pressupostos de Hubbell, pode gerar pressões seletivas – ainda não previstas em outros estudos – para certos tipos de história de vida. Mais especificamente, ao adicionarmos ao cenário neutro um *trade-off* entre esforço reprodutivo instantâneo e tempo de vida, gostaríamos de observar se alguma estratégia de vida (r ou k) seria favorecida em detrimento da outra.

METODOLOGIA

Para simularmos a dinâmica neutra proposta acima, utilizaremos a interface de trabalho R. Essa interface é extremamente útil para realizarmos este trabalho, uma vez que ela nos permite criar a ferramenta exata de que necessitamos para executar as simulações e, posteriormente, para analisarmos os resultados obtidos. Primeiramente, criaremos uma função para realizar a tarefa de simulação de uma dinâmica neutra cujas condições iniciais sigam os pressupostos estabelecidos por Hubbell na Teoria Neutra da Biodiversidade.

Para tanto, os argumentos da função seriam o número inicial de espécies presentes na comunidade (S), o número inicial de indivíduos por espécie (j), o número de propágulos total produzido por cada indivíduo (esforço reprodutivo total) (X), a taxa de imigração (m), a taxa de especiação na metacomunidade (s) e o número de ciclos que o usuário gostaria de executar (n). A partir desses dados fornecidos, poderiam ser calculados, para cada indivíduo, o número de propágulos produzido por ciclo (esforço reprodutivo instantâneo), o tempo de vida esperado (relação entre o esforço reprodutivo total e o esforço reprodutivo instantâneo) e a probabilidade de morte (inverso do tempo de vida, retirado do cálculo da esperança de uma distribuição geométrica de probabilidade de sobrevivência).

Como a dinâmica neutra baseia-se em eventos estocásticos de nascimento e morte de indivíduos, a cada ciclo seria selecionado aleatoriamente um indivíduo para morrer (a partir da distribuição de probabilidades de morte) e, para substituí-lo, seria selecionado, também aleatoriamente, um indivíduo proveniente do banco de propágulos local (conjunto dos propágulos produzidos por indivíduos vivos naquele ciclo) ou da metacomunidade. A dinâmica desta última, por sua vez, seria definida por eventos estocásticos de nascimento e morte associados à taxa de especiação. Ao final do número de ciclos determinado, poderíamos observar o número de espécies presente na comunidade local e o número de indivíduos por espécie.

A essa função, seria acrescido o *trade-off* entre o esforço reprodutivo instantâneo e o tempo de vida, que poderia ser modelado com a adição de um argumento que aplica uma proporção de variação no número de propágulos produzidos por ciclo (cv), mantendo-se fixo o esforço reprodutivo total. Essa proporção de variação, definida pelo usuário, seria aplicada a todos os indivíduos da comunidade, conservando o princípio de equivalência ecológica entre as espécies definida por Hubbell. Em termos matemáticos, a proporção de variação no esforço reprodutivo instantâneo multiplicada pela média do

esforço reprodutivo instantâneo é equivalente ao desvio padrão do esforço reprodutivo instantâneo presente na comunidade simulada.

Acrescentaríamos também o sistema de reprodução sexuada com herança de caracteres contínuos. Dessa forma, na execução da função, seria utilizado um algoritmo de seleção de parceiro da mesma espécie para a produção dos propágulos disponíveis, cujos esforços reprodutivos instantâneos médios seriam a média dos esforços reprodutivos instantâneos dos parentais (no caso, o caráter contínuo seria a média do número de prole produzida por ciclo). Ao final da execução dos ciclos, a função – agora com o argumento cv e com reprodução sexuada acrescida de herança de caracteres contínuos – nos forneceria, além do número de espécies final presente na comunidade e do número de indivíduos por espécie, o esforço reprodutivo instantâneo de cada indivíduo e a identidade de cada um (a qual espécie ele pertence). Assim, seria possível observar se a dinâmica neutra está atuando de forma seletiva para algum conjunto de valores de cv , isto é, se estão sendo selecionados indivíduos com maior ou menor esforço reprodutivo instantâneo.

Após termos desenvolvido a ferramenta que nos permite executar as simulações, temos grande flexibilidade na escolha do número de ciclos que definimos a cada execução e do número de simulações em si que gostaríamos de rodar. Dessa forma, para avaliar o modelo, podemos executar diversas simulações (como sugestão inicial, seriam cem simulações), com variação dos valores definidos para os argumentos.

Ao mantermos fixos os valores de todos os argumentos da função exceto um (à nossa escolha) e compararmos as simulações que se diferenciam em função do valor desse argumento em questão, observamos o efeito do aumento ou da diminuição da variável contida neste argumento na dinâmica da comunidade e em sua estrutura final após o número de ciclos escolhido. É dessa forma que podemos estudar o efeito do aumento do cv na seleção do esforço reprodutivo instantâneo dos indivíduos presentes na comunidade final, o objetivo principal deste projeto. As outras variáveis, como S , j e X , também poderão ter seus efeitos estudados, novamente por meio da variação de seus valores enquanto da fixação dos valores dos outros argumentos.

A princípio, obteremos como resultado de cada simulação uma matriz com a identidade de cada indivíduo (a qual espécie ele pertence) e o seu valor de esforço reprodutivo instantâneo. Para analisar esses resultados, devemos comparar as simulações com ausência de variação no esforço reprodutivo instantâneo (i.e., sem o *trade-off*, com $cv=0$) com aquelas em que aplicamos essa variação entre os indivíduos (i.e., com o *trade-off*, com $cv>0$). Caso os resultados provindos das simulações com variação difiram significativamente daqueles obtidos de simulações sem variação, podemos dizer que ocorre seleção de certos tipos de indivíduos em um cenário com o *trade-off* reprodutivo. Podemos, isso feito, testar a significância da diferença na seleção de um tipo de indivíduo específico que julgamos interessante para nosso estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso, D.; Etienne, R.S.; McKane, A.J. (2006) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*. 21, 451–457.
- Casemiro, F.A.S; Padiá, A.A. (2008) Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia: Aspectos Teóricos, Impactos na Literatura e Perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, 12, 706-719.
- Chave, J. (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*. 7, 241–253.
- De Marco, P. (2006) Um longo caminho até uma teoria unificada para a Ecologia. *Oecologia Brasiliensis*, 10, 120-126.
- Hankin, R.K.S. (2007) Introducing untb, an R Package For Simulating Ecological Drift Under the Unified Neutral Theory of Biodiversity. *Journal of Statistical Software*. 22.
- Rosindell, J.; Hubbell, S.P.; Etienne, R.S. (2011) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology & Evolution*. 26, 340–348.