

Projeto de Pesquisa

Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IBUSP)

Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Mestrado

**Demanda conflitante e seleção de estratégias de vida:
simulações computacionais de dinâmica neutra e distúrbios**

Luísa Novara Monclar Gonçalves

Orientador: Alexandre Adalardo de Oliveira

Coorientador: Paulo Inácio de Knegt López de Prado

Laboratório de Ecologia de Florestas Tropicais (LABTROP)

Departamento de Ecologia do Instituto de Biociências da USP

RESUMO

A Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia (Hubbell 2001) apresenta processos estocásticos como condições suficientes para a estruturação de comunidades, em detrimento de interações biológicas e diferenciação de nicho entre as espécies. Enquanto o modelo neutro de Hubbell ressalta a deriva ecológica com estabilização da diversidade por imigração e especiação, modelos de nicho enfatizam a importância da seleção natural na diferenciação de nicho para promover a coexistência de espécies nas comunidades. Tradicionalmente, em Ecologia de Comunidades, vinculou-se o estudo da coexistência de estratégias de vida ao contexto teórico da Teoria de Nicho. Entretanto, resultados preliminares de simulações computacionais associando a demanda conflitante (*trade-off*) entre fecundidade e sobrevivência aos indivíduos de uma comunidade sob dinâmica neutra indicam que há seleção direcional no favorecimento de determinadas estratégias de vida (Novara, Oliveira & Prado 2014). O presente projeto associará a esse cenário neutro a ocorrência de distúrbios em diferentes intensidades e frequências, a fim de estudar a influência da interação de demandas conflitantes e de estocasticidade ambiental na estruturação e composição funcional da comunidade. A avaliação dos efeitos de distúrbios na estrutura funcional da comunidade é de grande relevância no contexto atual de mudanças antrópicas nos ecossistemas naturais e pode auxiliar a prever alterações nessas comunidades e tomar decisões de manejo e conservação.

PALAVRAS-CHAVE: teoria neutra, teoria de nicho, seleção natural, coexistência, estratégias de vida, *trade-off*, distúrbios, simulações computacionais.

1 INTRODUÇÃO E JUSTIFICATIVA

Tradicionalmente, estudos em Biologia não utilizam modelos-base simplificados para a estruturação de suas teorias. Essa lacuna é fruto do empirismo da História Natural e intensifica-se em áreas em que o pesquisador se defronta com um objeto de estudo complexo e diverso (Chave 2004). A partir da década de 70, começou-se a dar importância na Ecologia a modelos que explicam a diversidade e a abundância de espécies a partir de processos biológicos básicos (Caswell 1976; Bell 2000), como a sucessão de eventos de nascimento e morte, a migração e a especiação. A Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia, organizada pelo ecólogo Stephen Hubbell em 2001, surgiu como uma alternativa a teorias que 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 apresentam as mesmas fecundidade e taxa de mortalidade *per capita* (Chave 2004). O argumento utilizado por Hubbell destacado por De Marco (2006) é de que, ainda que exista diferenciação de nicho dentro de comunidades, isso resulta em valores de adaptabilidade por indivíduo equivalentes e faz com que as espécies possam ser consideradas “simétricas” dentro da comunidade (Casseiro & Padial 2008). Como consequência desse pressuposto, as probabilidades de nascimento e morte na população de cada espécie são proporcionais ao número de indivíduos desta espécie existentes na comunidade (Hankin 2007). Outro pressuposto da teoria é a de que os nascimentos e mortes dos indivíduos equivalem a um jogo de soma-zero (Hubbell 2001), isto é, as comunidades estão saturadas e 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 é determinada pela migração de indivíduos provenientes de um reservatório externo, denominado metacomunidade; esta, assim como a comunidade local, está sob uma dinâmica de soma-zero (Hubbell 2001). A taxa de migração é definida como a probabilidade da comunidade local ser ocupada por um

indivíduo proveniente da metacomunidade, em substituição a um indivíduo morto. Para que não haja erosão de espécies na metacomunidade, é necessário que haja especiação, que, na teoria clássica, ocorre a partir de mutações pontuais (Hubbell 2001). Esse tipo de especiação é determinada por uma dada probabilidade de surgimento de uma nova espécie a cada nascimento de indivíduos na metacomunidade. Na ausência de especiação e migração no modelo, a extinção gradual de espécies resulta em um cenário final em que a comunidade local conta com indivíduos de apenas uma espécie (Rosindell, Hubbell & Etienne 2011). Dessa forma, a partir dos eventos estocásticos de nascimento, morte, dispersão e especiação, a mudança temporal na estrutura e na composição de espécies da comunidade local está sob o efeito da deriva ecológica, em detrimento daquele exercido pela seleção natural. Deriva ecológica é a alteração da abundância das espécies de uma comunidade que se dá em função somente de processos estocásticos (Alonso, Etienne & McKane 2006).

O modelo neutro prevê importantes padrões observados em comunidades naturais. Os mais conhecidos deles dizem respeito à distribuição de abundâncias das espécies (SAD – *Species Abundance Distribution*) e à relação entre a área amostrada e a riqueza (SAR – *Species-Area Relationship*), contra os quais podemos confrontar dados empíricos. É possível também utilizarmos o modelo neutro como modelo nulo (Gotelli & McGill 2006), i.e., como base de comparação para avaliarmos a importância – na estrutura e na dinâmica de comunidades – de outras variáveis ou fatores, contemplados em modelos progressivamente mais complexos (Alonso, Etienne & McKane 2006; Rosindell, Hubbell & Etienne 2011). Dessa forma, podemos implementar o modelo neutro clássico de Hubbell com elementos usuais em outros contextos teóricos (como fizeram outros autores em Tilman 2004; Fukami, Martijn Bezemer, Mortimer & Putten 2005; Gravel, Canham, Beudet & Messier 2006; Adler, HilleRisLambers & Levine 2007; Hérault 2007; de Aguiar, Baranger, Baptestini, Kaufman & Bar-Yam 2009; Haegeman & Loreau 2010) e, com isso, determinar a influência desses elementos na geração de padrões empíricos das comunidades naturais.

Neste sentido, um dos temas que podemos explorar com o uso de modelos neutros é a coexistência de espécies e de diferentes estratégias de vida (Wilson 1990; Chesson 2000). As estratégias de vida são definidas por demandas conflitantes (*trade-offs*) que limitam conjuntos de características fisiológicas e comportamentais que os organismos podem apresentar em dadas condições ambientais. São selecionadas evolutivamente as estratégias em que há alocação ótima de energia entre tais demandas conflitantes nessas condições. Uma das demandas conflitantes mais importantes na definição das distintas estratégias de vida é entre o esforço reprodutivo do indivíduo e seu tempo de vida, geralmente chamado de *trade-off* entre fecundidade e sobrevivência (Williams 1966; Ricklefs 1977). Essa demanda conflitante é determinante na formação do gradiente de estratégias cujos extremos são denominados “r” e “K”, originalmente proposto por MacArthur e Wilson (MacArthur 1962; MacArthur & Wilson 1967) e aprimorado por Pianka (Pianka 1970). Os estrategistas K são aqueles que apresentam uma alocação reprodutiva em fecundidade mais baixa e, em oposição, investem em atributos que aumentam a sobrevivência. Ou seja, produzem poucos propágulos a cada ciclo reprodutivo, mas sobrevivem por longo tempo. Os estrategistas r, por sua vez, investem mais energia em fecundidade em detrimento da alocação para sobrevivência. Neste caso, a produção de muitos propágulos a cada ciclo reprodutivo é acompanhada de menor longevidade dos parentais e da prole.

Distúrbio, definido como qualquer processo independente da densidade que remove biomassa ou indivíduos de uma comunidade, foi proposto a partir da década de 70 como um importante mecanismo que promove a coexistência de espécies (Horn 1975; Connell 1978; Huston 1979). A ideia básica é que o distúrbio retarda a exclusão competitiva das espécies que apresentam menor aptidão em um sistema estável. A Hipótese do Distúrbio Intermediário (Connell 1978) prevê que, sob frequências e/ou intensidades intermediárias de distúrbio, são mantidos os maiores níveis de diversidade em uma comunidade, a partir de diversos mecanismos (Roxburgh, Shea & Wilson 2004). Em níveis baixos, a comunidade alcança o equilíbrio e apenas o melhor competidor persiste; em intensidades e/ou

frequências elevadas, poucas espécies resistem após as perturbações. Assim, a remoção de indivíduos em intensidades e/ou frequências intermediárias leva a dinâmica competitiva a um cenário próximo das condições iniciais do sistema, antes das espécies competitivamente inferiores serem excluídas.

O conceito de demanda conflitante e a distinção de estratégias de vida são comumente associados à Teoria de Nicho (Lin, Zhang & He 2009; Zhang, Zhang, Lin, Jiang, Tao, Hubbell, He & Ostling 2012), já que tratam de diferenças demográficas entre espécies. Ainda que recentemente tenham surgido diversas propostas de conciliação entre as teorias neutra e de nicho, estas ora delimitam um contínuo de cenários cujos extremos seriam dominados por processos neutros ou não-neutros, ora associam a dominância desses processos a escalas distintas na comunidade (Chase 2005; Gravel, Canham, Beaudet & Messier 2006; Leibold & McPeck 2006; Scheffer & van Nes 2006; Adler, HilleRisLambers & Levine 2007; Cadotte 2007; Vergnon, van Nes & Scheffer 2012; Bar-Massada, Kent & Carmel 2014). Dessa forma, poucos estudos trataram a dinâmica neutra e a coexistência de estratégias de vida simultaneamente em um modelo único (Lin, Zhang & He 2009; Zhang, Zhang, Lin, Jiang, Tao, Hubbell, He & Ostling 2012). Ainda assim, nesses casos há um afrouxamento dos pressupostos da Teoria Neutra, especialmente em relação à equivalência demográfica entre as espécies.

O efeito de distúrbios na estrutura de comunidades sob dinâmica neutra também foi pouco estudado, apesar de sua importância ter sido evidenciada por alguns autores (Alonso, Etienne & McKane 2007; Kalyuzhny, Seri, Chocron, Flather, Kadmon & Shnerb 2014). Recentemente, a inclusão de estocasticidade ambiental no modelo neutro utilizado por Fisher *et al.* (2014) alterou substancialmente os padrões de estrutura e dinâmica da comunidade de estudo em questão, alertando para a necessidade de nos aprofundarmos no tema. Além disso, no contexto de modelos neutros, não há referência à Hipótese do Distúrbio Intermediário, cujo debate foi retomado nos últimos dois anos e segue sendo alvo de controvérsias (Fox 2013; Sheil & Burslem 2013). Esta recente polêmica reafirmou a importância de demandas conflitantes para a validade da hipótese (Huston 2014). Ainda, a Hipótese do Distúrbio Intermediário é tradicionalmente avaliada em termos de diversidade de espécies em

detrimento da diversidade funcional. Esta última abordagem, contudo, é prevista pela hipótese e pode contribuir para o debate de sua validade, ainda que seja pouco usual.

No presente estudo, iremos implementar um modelo computacional de dinâmica neutra em que existe a mesma demanda conflitante entre fecundidade e sobrevivência para indivíduos de todas as espécies. Assim, ampliamos o conceito de equivalência ecológica para incluir *trade-offs*, sem que haja violação de tal pressuposto. Aplicaremos a esse cenário distúrbios com diferentes intensidades e frequências, dialogando simultaneamente com o debate atual sobre demandas conflitantes e Hipótese do Distúrbio Intermediário (Fox 2013; Huston 2014) e com aquele sobre estocasticidade ambiental em dinâmicas neutras (Fisher & Mehta 2014; Kalyuzhny, Seri, Chocron, Flather, Kadmon & Shnerb 2014). Outro aspecto inovador é que o modelo a ser desenvolvido permite a evolução de estratégias de vida. Dessa forma, avaliaremos o efeito dos distúrbios na seleção e coexistência de estratégias de vida em comunidades neutras clássicas, focando a geração e manutenção da diversidade funcional.

Este projeto contribui para o entendimento acerca dos processos que geram e mantêm a coexistência de diferentes estratégias de vida, do impacto de distúrbios na diversidade funcional e na estrutura de comunidades e do debate teórico sobre a validade da Hipótese do Distúrbio Intermediário. Além disso, a abordagem utilizada é de especial importância ao considerarmos o contexto atual de aumento na frequência e intensidade de distúrbios em decorrência de atividades antrópicas (Turner 2010). Acreditamos que o uso de modelos básicos para o estudo do efeito de distúrbios em diferentes cenários pode auxiliar no desenvolvimento de ações de conservação e manejo dos ecossistemas sob impacto.

2 OBJETIVO, HIPÓTESES E PREVISÕES

O objetivo do projeto é avaliar a evolução de estratégias de vida em uma comunidade sob dinâmica neutra em que os indivíduos apresentam variação herdável de aumento de fecundidade às

custas de redução na sobrevivência, tanto na ausência quanto na presença de distúrbios (em diferentes frequências e/ou intensidades).

A seleção de estratégias de vida, avaliada por meio da mudança na frequência das estratégias, será analisada tanto no nível das populações quanto no nível da comunidade. Para um cenário sem distúrbios, as hipóteses concorrentes para ambos os níveis (populações e comunidades) são:

- (1) há seleção de uma única estratégia de vida, i.e., ocorre restrição na amplitude de variação de estratégias de vida possíveis a uma faixa estreita desse espectro (seleção direcional ou estabilizadora);
- (2) há coexistência de diferentes estratégias de vida, i.e. há disjunção ou ampliação do espectro de variação de estratégias de vida possíveis (seleção disruptiva ou ausência de seleção).

Na presença de distúrbios, esperamos que haja seleção diferencial de estratégias de vida dependendo da intensidade e frequência do cenário de distúrbio, tanto no nível da população quanto no da comunidade. Mais especificamente que: (1) intensidade/frequências baixas de distúrbios favoreçam a emergência da estratégia de alta longevidade com baixo investimento reprodutivo por ciclo, (2) intensidade/frequências altas de distúrbios favoreçam estratégias de alto investimento reprodutivo por ciclo em detrimento da longevidade, (3) faixas intermediárias de distúrbios favoreçam a coexistência de ambas estratégias.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Parâmetros e pseudocódigo do modelo-base

Para simular os cenários descritos acima, partiremos de um modelo-base implementado na linguagem R. Os parâmetros do modelo são: o número inicial de espécies presentes na comunidade (**S**), o número inicial de indivíduos por espécie (**j**), o número total de propágulos produzido por indivíduo

ao longo de sua vida (esforço reprodutivo total, \mathbf{X}) e o número de ciclos simulados (**ciclo**). A partir desses dados, é calculado para cada indivíduo o número x_i (esforço reprodutivo instantâneo) de propágulos produzidos por ciclo (dado pela divisão de \mathbf{X} pelo número de indivíduos total existentes na comunidade), o tempo de vida esperado (dado pela relação entre o esforço reprodutivo total e o esforço reprodutivo instantâneo) e a probabilidade de morte (dado pelo inverso do tempo de vida esperado).

Este modelo foi implementado com a demanda conflitante entre o esforço reprodutivo instantâneo e o tempo de vida (i.e., o *trade-off* entre fecundidade e sobrevivência). Para isso, o esforço reprodutivo total de todos os indivíduos foi mantido constante. Assim, dado que a probabilidade de morte é calculada pela relação entre esforço reprodutivo instantâneo (ERI) e esforço reprodutivo total (ERT), aumentos ou diminuições no valor de ERI levam a mudanças proporcionais nos valores de probabilidade de morte.

Implementamos também o sistema de reprodução sexuada com herança de caráter contínuo. O caráter contínuo em questão é o valor do ERI. Utilizamos um algoritmo de reprodução sexuada para a subsequente produção dos propágulos, que são armazenados em um banco de sementes renovado a cada ciclo. Para cada novo propágulo gerado, é sorteado um valor de ERI a partir de uma distribuição normal cuja média é a média dos esforços reprodutivos instantâneos dos parentais e o desvio padrão (**sd**) é outro parâmetro do modelo, que é o inverso da herdabilidade do ERI. Isso faz com que os valores de ERI de cada indivíduo (e, concomitantemente, de seus tempos de vida) possam variar em relação ao inicial estabelecido para o sistema, criando um meio no qual a seleção natural pode atuar - daí a ocorrência de evolução de estratégias de vida. Ressaltamos que a variação e a correlação negativa entre fecundidade e sobrevivência é aplicada igualmente a todos os indivíduos da comunidade, conservando o princípio de equivalência ecológica entre as espécies definida por Hubbell.

A cada ciclo simulado, um certo número de indivíduos é selecionado aleatoriamente para morrer (a partir da distribuição de probabilidades de morte, todas iguais inicialmente). Os indivíduos restantes se reproduzem e geram o conjunto de propágulos disponíveis naquele ciclo, que constituem o

banco de propágulos. Deste banco, são selecionados, também aleatoriamente, indivíduos novos que irão substituir aqueles que foram mortos no início do ciclo. Como dito anteriormente, o número de ciclos a serem rodados é um dos parâmetros do modelo (**ciclo**) e é definido pelo usuário. Neste estudo, o fixaremos em 10^6 . Nas simulações com o modelo-base, a avaliação dos cenários será feita quando metade das espécies inicialmente presentes no sistema estiver sido extinta.

3.2 Implementações do modelo-base

A partir do modelo-base descrito acima, incluiremos distúrbios em diferentes intensidades e frequências. Posteriormente, incluiremos também a migração e a especiação, presentes no modelo clássico de Hubbell. Isso permitirá a avaliação dos cenários quando a riqueza estiver estabilizada em mais de uma espécie, já que a presença de uma fonte de espécies novas evita que haja homogeneização da comunidade.

O distúrbio apresentará duas naturezas distintas. A primeira delas atuará como uma forma de controle para o efeito do distúrbio modelado da segunda maneira, que representa os distúrbios de fato. Assim, enquanto os distúrbios propriamente ditos consistirão em um aumento da mortalidade agregada no tempo (como é a definição usual de distúrbio), o controle consistirá em um aumento proporcional da probabilidade de morte dos indivíduos. Isso permite a diferenciação entre os efeitos do simples aumento da taxa de mortalidade das populações, que pode ocorrer na natureza por causas diversas, e os efeitos da ocorrência estocástica de um determinado número de mortes em certo momento (os distúrbios). Com essa implementação, a intensidade, a frequência e o momento em que os distúrbios serão aplicados pela primeira vez na comunidade serão variáveis do modelo. Sua intensidade diz respeito ao número de mortes por ciclo que caracteriza a mortalidade agregada no tempo. Sua frequência está relacionada ao intervalo de ciclos entre os quais aplicaremos esse número de mortes

mais elevado. O momento inicial será aquele a partir do qual se iniciará o regime de distúrbios programado.

A taxa de imigração será equivalente à probabilidade de um indivíduo novo da comunidade local ser proveniente da metacomunidade (uma fonte externa de propágulos). A dinâmica desta última, por sua vez, será definida por eventos estocásticos de nascimento e morte associados à taxa de especiação, dada por uma determinada probabilidade de surgimento de uma nova espécie a cada nascimento (especiação por mutação pontual).

3.3 Cenários simulados: parâmetros iniciais

A necessidade em se realizar uma boa amostragem de todos os valores adequados que podem ser usados como valores de parâmetros iniciais das simulações contrapõe-se aos custos de processamento acarretados ao computarmos simulações com todas as combinações possíveis. A técnica de amostragem do hipercubo latino (*Latin Hypercube Sampling* – LHS) é uma boa solução, em que se toma N amostras do espaço paramétrico, cada uma selecionada aleatoriamente de uma região equiprovável da distribuição de probabilidades dos parâmetros em conjunto (Chalom & Prado 2012). Cada amostra é uma combinação singular de parâmetros a serem usadas para iniciar o modelo. Para determinar um número de amostras (N) que seja representativo do espaço paramétrico, pode-se aumentar sistematicamente esse número e comparar se a relação entre o resultado das simulações e seus parâmetros permanece constante. Para isso, utilizaremos um método de comparação chamado *Symmetrized Brest Measure of Association* (SBMA).

Antes de utilizarmos o LHS, determinaremos a distribuição de probabilidades de cada parâmetro do modelo, bem como possíveis correlações entre eles. No nosso caso, as distribuições dos parâmetros S , j , e X serão uniformes, a de sd será log-normal e a correlação entre eles será definida como ausente. A distribuição de probabilidades e a correlação entre os parâmetros a serem incluídos

nas fases de implementação do modelo-base serão definidas posteriormente. Os procedimentos acima descritos seguirão as recomendações descritas em Chalom & Prado (2012) e Chalom, Prado & Mandai (2013) e as técnicas serão implementadas pelo pacote `pse` do R (Chalom & Prado 2013).

3.4 Variáveis-resposta

Serão extraídas três informações como variáveis-resposta. A primeira delas é a variação da riqueza da comunidade ao longo do tempo (ciclos). A segunda é a variação do ERI médio/espécie ao longo do tempo. A terceira, a variação (medida com o desvio padrão) intra e interespecífica do ERI no tempo em que metade das espécies foi extinta (para as simulações com o modelo-base) ou no tempo em que a riqueza da comunidade esteja estabilizada (para as simulações com o modelo acrescido de migração e especiação). Caso metade das espécies não tenha sido extinta ou caso a riqueza não tenha se estabilizado em 10^6 ciclos, iremos aumentar os ciclos para que todas as simulações sejam comparáveis utilizando essa variável.

A primeira variável-resposta nos dá informação acerca da coexistência das espécies na comunidade, apresentando seu tempo de meia-vida. A segunda variável-resposta nos possibilita visualizar qual estratégia de vida está permanecendo nas populações. A terceira variável-resposta nos permite avaliar com maior precisão se as populações da comunidade estão convergindo para uma mesma estratégia de vida (seleção direcional ou estabilizadora) ou se adotam estratégias de vida diferenciadas (seleção disruptiva ou ausência de seleção). Com essa variável-resposta, é possível observar também se, dentro de cada espécie, os indivíduos estão restritos a uma faixa específica de valor de ERI menor do que aquela possibilitada com a variabilidade associada à herança desse caráter, i.e., se há uma seleção estabilizadora intra-específica.

4 ANÁLISE DOS RESULTADOS

Para determinar a importância relativa dos parâmetros nos resultados obtidos e para identificar e testar a significância dos padrões gerados, serão realizadas análises de incerteza e de sensibilidade, também com a utilização do pacote pse (Chalom & Prado 2013), conforme sugerido por Chalom *et al.* (Chalom & Prado 2012). A primeira nos dá a informação do quanto da variação nos valores dos parâmetros é traduzida em variação nos resultados obtidos. A segunda, por sua vez, está relacionada a quanto da variação nos resultados pode ser atribuída à variação dos valores utilizados para cada parâmetro individualmente.

A análise de incerteza será realizada por meio da construção da curva de distribuição cumulativa dos resultados do modelo. Com ela, obtém-se a proporção cumulativa em que cada resultado apareceu nas simulações rodadas. Em seguida, para facilitar a identificação de padrões visuais das relações entre os resultados obtidos e cada parâmetro inicial, serão gerados gráficos de dispersão. Estes, ainda que não possam ser usados para atestar nenhuma relação entre os resultados e os parâmetros iniciais, podem direcionar o esforço de pesquisa para análises adequadas.

Para realizar as análises de sensibilidade propriamente ditas, podem ser utilizados coeficientes de correlação parciais, que descontam o efeito de todos os outros parâmetros no resultado para analisar o efeito isolado de cada um. Para testar por relações lineares entre os resultados e determinado parâmetro, utilizaremos o coeficiente de correlação parcial de Pearson; para relações monotônicas, o coeficiente de correlação parcial de Spearman; para identificar tendências gerais na localização das distribuições, o teste de Kruskal-Wallis; e para identificar tendências gerais na variabilidade das distribuições, o método FAST ou o índice de Sobol.

5 RESULTADOS PRÉVIOS (INICIAÇÃO CIENTÍFICA)

O projeto de Iniciação Científica (Bolsa PIBIC – CNPq) associado a essa proposta (Novara, Oliveira & Prado 2014) teve como objetivo analisar a ocorrência de seleção de estratégias de vida

(dentro das populações e na comunidade) em simulações geradas com o modelo-base explicitado anteriormente. Para explorar o efeito da variabilidade na herança do ERI, foram mantidos constantes, em todas as simulações, os valores de todos os parâmetros com exceção do **sd**, que variou de 0 (cenário controle) a 5 com intervalos de 0,5 (técnica denominada perturbação de parâmetro individual). Os outros parâmetros iniciais utilizados foram de **S** = 10, **j** = 10, **X** = 10 000 e **ciclo** = 10^6 .

A inclusão da variação associada à demanda conflitante levou a um aumento de duas vezes no tempo de meia-vida das espécies (i.e., no tempo que leva para que metade das espécies seja extinta) para o **sd** = 5. Em outras palavras, pode-se dizer que a inclusão da demanda conflitante gera um aumento no tempo de coexistência das espécies na comunidade.

Em relação à segunda variável-resposta, a variação do ERI médio/espécie ao longo do tempo, observa-se um padrão bastante claro e constante em todas as simulações. Enquanto no cenário controle o ERI médio de todas as espécies permanece no valor inicial definido para a simulação (10 propágulos/ciclo), a aplicação de valores de **sd** diferentes de zero provocam a queda gradual no valor de ERI médio das espécies, até que a espécie restante na comunidade estabiliza com um valor de ERI bem abaixo do valor inicial (Figura 1). Valores progressivamente mais altos de **sd** provocam uma queda ainda mais rápida nos valores médios de ERI das espécies.

A última variável-resposta, que apresenta as variações intra e interespecífica do ERI no tempo em que há metade da quantidade inicial de espécies presentes na comunidade, confirmou o que foi reconhecido com a variável-resposta anterior. Em relação à variação interespecífica, observou-se que ela permanece constante e baixa quando se tem um aumento no valor de **sd** utilizado nas simulações, ainda que tenha havido um aumento dessa variação em relação ao cenário nulo (em que não há variação entre as espécies). Isso indica que as espécies estão se comportando da mesma maneira e convergindo para uma mesma faixa de valores de ERI médio.

Em relação à variação intraespecífica, observou-se que, quanto maior o valor de **sd** utilizado nas simulações, maior é a variação intra-específica no ERI. Esse resultado é esperado, já que o valor de **sd**

simulado atua justamente na variabilidade do caráter de ERI dentro das espécies. Entretanto, em todas as simulações, o valor dessa variação ficou abaixo do valor de **sd** aplicado, o que significa que há uma convergência, dentre os indivíduos de uma mesma espécie, para uma faixa mais restrita de valores de ERI do que aquela que poderia ser encontrada (seleção estabilizadora intra-específica).

Tendo em vista que aplicamos variabilidade na comunidade simulada, que esta variabilidade é herdável, que houve convergência a uma estratégia de vida específica e que este padrão se repetiu em todas as simulações (i.e., ele não ocorre ao acaso), pode-se dizer que está ocorrendo seleção natural em favorecimento de uma estratégia de vida análoga a K. Provavelmente, a maior produção de propágulos/ciclo de indivíduos com ERI alto não compensa a sua maior probabilidade de morte, em função do baixo número de mortes por ciclo implementado nas simulações.

A expectativa inicial de que a inclusão da ocorrência de distúrbios no modelo favoreça a estratégia de vida análoga a r é, agora, fortalecida. Espera-se que, com essa implementação, a direção da seleção se altere, e que, para determinadas intensidades/frequências de distúrbio, haja a coexistência prolongada de estratégias de vida (seleção disruptiva).

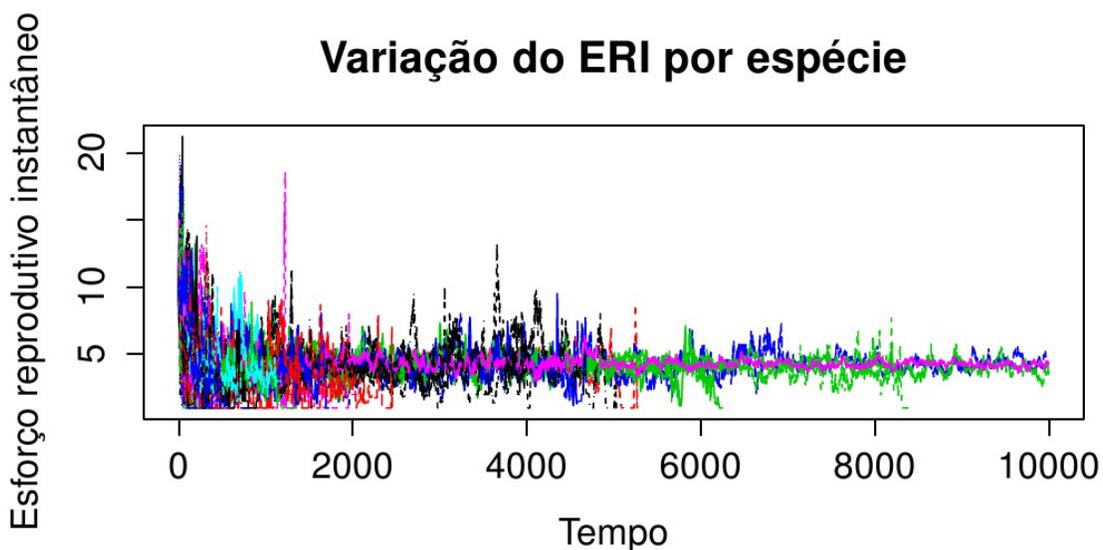


Figura 1. Variação do ERI/espécie ao longo de 10^6 ciclos em uma simulação com **sd** = 5. As cores indicam espécies distintas. Observa-se que ocorre uma queda no valor de ERI médio das espécies, e o valor de ERI das espécies restantes na comunidade se estabiliza abaixo do valor inicial aplicado ao sistema (10 propágulos/ciclo). Esse padrão se repetiu em todas as simulações com **sd** acima de 0.

6 PLANO DE TRABALHO E CRONOGRAMA DE EXECUÇÃO

6.1 Atividades

Os procedimentos descritos no Material e Métodos foram sintetizados em algumas etapas (Tabela 1). Primeiramente, ocorrerá o estudo do método de amostragem do hipercubo latino (LHS), para sua aplicação no trabalho. Em seguida, será feita a implementação do modelo-base com um regime de distúrbios (“Implementação do modelo I”), serão rodadas as simulações (“Simulações I”) e os resultados decorrentes serão analisados (“Análise dos resultados I”). O acréscimo de migração e especiação no modelo foi identificado como “Implementação do modelo II”. As simulações subsequentes e a análise dos resultados gerados também foram identificados como pertencentes à fase “II”. Posteriormente às análises, se dará um período de estudo para interpretação e discussão dos resultados. A redação da dissertação ocorrerá nos meses finais do período do mestrado, e a defesa, no último mês. Durante todo o período do mestrado, será feita uma pesquisa bibliográfica sobre o tema em livros e artigos, o que auxiliará na fase de estudo da discussão. Os créditos obrigatórios de disciplinas do mestrado serão cursados no primeiro ano. Ao longo do período, haverá três reuniões com o comitê, instância de apoio aos alunos para a execução de projetos prevista pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia do IBUSP.

6.2 Considerações sobre Bolsa de Estágio e Pesquisa no Exterior (BEPE)

Será enviado um pedido de Bolsa de Estágio e Pesquisa no Exterior (BEPE) à agência de fomento, de forma a permitir que a análise e a discussão dos resultados seja feita em parceria com instituições norte-americanas em que há pesquisadores que são referência no estudo de mecanismos

que promovem a coexistência de espécies e estratégias de vida, especialmente a partir do desenvolvimento de modelos computacionais e matemáticos. Possíveis pesquisadores são:

1. Dra. Annette Ostling, professora assistente do Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva de *University of Michigan*, Estados Unidos da América;
2. Dr. Peter Adler, professor associado do Centro de Ecologia de *Utah State University*, Estados Unidos da América;
3. Dr. Brian McGill, professor associado da Escola de Biologia e Ecologia de *University of Maine*, Estados Unidos da América.

Os pesquisadores citados acima apresentam histórico de pesquisa com Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia e estão interessados em entender a importância relativa de processos neutros e não-neutros na geração e manutenção da biodiversidade. O estágio de pesquisa será realizado durante dois meses, provavelmente entre o 15° e o 19° mês do curso.

Atividades/Mês	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
Disciplinas	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X													
Reuniões do comitê			X											X						X					
Pesquisa bibliográfica	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Estudo do LHS	X	X																							
Implementação do modelo I			X	X	X																				
Simulações I						X																			
Análise dos resultados I							X	X	X																
Implementação do modelo II										X	X	X													
Simulações II													X												
Análise dos resultados II														X	X	X									
Estudo da discussão																	X	X	X						
Redação da dissertação																					X	X	X	X	
Defesa																									X

Tabela 1. Cronograma mensal das atividades realizadas durante o mestrado.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adler, P.B.; HilleRisLambers, J.; Levine, J.M.** (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters*. 10: 95–104.
- Alonso, D.; Etienne, R.S.; McKane, A.J.** (2006) The merits of neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*. 21, 451–457.
- Alonso, D.; Etienne, R.S.; McKane, A.J.** (2007) Response to Benedetti-Cecchi: “Neutrality and environmental fluctuations.” *Trends in Ecology and Evolution*. 22: 232.
- Bar-Massada, A.; Kent, R.; Carmel, Y.** (2014) Environmental heterogeneity affects the location of modelled communities along the niche–neutrality continuum. *Proc. Biol. Sci.* 281: 20133249.
- Bell, G.** (2000). The distribution of abundance in neutral communities. *Am. Nat.*, 155, 606–617.
- Cadotte, M.W.** (2007) Concurrent niche and neutral processes in the competition-colonization model of species coexistence. *Proc R Soc B Biol Sci.* 274: 2739–44.
- Casemiro, F.A.S; Padial, A.A.** (2008) Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia: Aspectos Teóricos, Impactos na Literatura e Perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, 12, 706-719.
- Caswell, H.** (1976) Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.* 46, 327–354
- Chalom, A; Mandai, C.Y.; de Prado, P.I.K.L.** (2013) Sensitivity analyses: a brief tutorial with R package pse.
- Chalom, A.; de Prado, P.** (2012) Parameter space exploration of ecological models. arXiv preprint arXiv:12106278 : 1–37.
- Chalom, A.; de Prado, P.I.K.L.** (2013) pse: Parameter space exploration with Latin Hypercubes. URL <http://ecologia.ib.usp.br/let/doku.php?id=engl:tutorials:rcode>. R package version 0.2.0.
- Chase, J.M.** (2005) Towards a really unified theory for metacommunities. *Funct Ecol.* 19:182–6.
- Chave, J.** (2004) Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*. 7, 241–253.
- Chesson, P.** (2000) Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2000. 31:343–66
- Connell, J.H.** (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained. *Science*. 199: 1302–1310.
- de Aguiar, M.A.M.; Baranger, M.; Baptestini, E.M.; Kaufman, L.; Bar-Yam, Y.** (2009) Global patterns of speciation and diversity. *Nature* 480, 284–387
- De Marco, P.** (2006) Um longo caminho até uma teoria unificada para a Ecologia. *Oecologia Brasiliensis*. 10, 120-126.

- Fisher, C.K.; Mehta, P.** (2014) The transition between the niche and neutral regimes in ecology. *PNAS*. 111, 36: 13111–13116.
- Fox, J.W.** (2013) The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in Ecology & Evolution*. 28: 86–92.
- Fukami, T.; Martijn Bezemer, T.; Mortimer, S.R.; Putten, W.H.** (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecol. Lett.* 8: 1283–1290.
- Gotelli, N. J.; McGill, B. J.** (2006). Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*. 29:5.
- Gravel, D.; Canham, C.D.; Beaudet, M.; Messier, C.** (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*. 9: 399–409.
- Haegeman, B.; Loreau, M.** (2010) A mathematical synthesis of niche and neutral theories in community ecology. *Journal of theoretical biology*. 269: 150–165.
- 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.
- Hérault, B.** (2007) Reconciling niche and neutrality through the Emergent Group approach. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 9: 71–78.
- Horn, H.** (1975) *Ecology and Evolution of Communities*, Cambridge: Belknap press, chapter Markovian properties of forest succession.
- Hubbell, S.P.** (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Huston, M.** (1979) A general hypothesis of species diversity. *American naturalist*, 113: 81–101.
- Huston, M. A.** (2014) Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs. logic in ecological theory. *Ecology*, 95(9): 2382–2396.
- Kalyuzhny, M.; Seri, E.; Chocron, R.; Flather, C.H.; Kadmon, R.; Shnerb, N.M.** (2014) Niche versus Neutrality: A Dynamical Analysis. *The American Naturalist*. 184: 439-446
- Leibold, M.A.; McPeck, M.A.** (2006) Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology*. 87: 1399–410.
- Lin, K.; Zhang, D.Y.; He, F.** (2009) Demographic tradeoffs in a neutral model explain death rate-abundance rank relationship. *Ecology*. 90: 31–8.
- MacArthur, R.H.** (1962) Some generalized theorems of natural selection. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 48, 1893-1897.
- MacArthur, R.H.; Wilson, E.O.** (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Novara, L.; Oliveira, A.A.; Prado, P.I.P.K.L. Título: A dinâmica neutra é seletiva? Neutralidade e demanda conflitante entre fecundidade e sobrevivência. Iniciação Científica - Universidade de São Paulo. São Paulo, 17 de novembro de 2014.

Pianka, E.R. (1970) On r- and K-selection. *American Naturalist*. 104, 592-597.

Ricklefs, R.E. (1977) On the Evolution of Reproductive Strategies in Birds: Reproductive Effort. *The American Naturalist*, Vol. 111, No. 979, pp. 453-478.

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.

Roxburgh, S.H.; Shea, K.; Wilson, J.B. (2004) The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85, 359–371

Scheffer, M.; van Nes, E. (2006) Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. *Proc. Natl Acad. Sci.* 103: 6230–6235.

Sheil, D; Burslem, D.F.R.P. (2013) Defining and defending Connell's intermediate disturbance hypothesis: a response to Fox. *Trends in Ecology & Evolution*. October 2013, Vol. 28, No. 10.

Tilman, D. (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS*, Vol. 101, no 30.

Turner, M. (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*. 91: 2833–2849.

Vergnon, R.; van Nes, E.; Scheffer, M. (2012) Emergent neutrality leads to multimodal species abundance distributions. *Nat. Commun.* 3: 663.

Williams, G.C. (1966) Natural Selection, the Costs of Reproduction, and a Refinement of Lack's Principle. *The American Naturalist*, Vol. 100, No. 916, pp. 687-690.

Wilson, J.B. (1990) Mechanisms of species coexistence: Twelve explanations for hutchinsons paradox of the plankton: evidence from the new Zealand aplant communities. *New Zealand Journal of Ecology*. 13: 17–42.

Zhang, D.Y; Zhang, B.Y.; Lin, K.; Jiang, X.; Tao, Y.; Hubbell, S.; He, F.; Ostling, A. (2012) Demographic trade-off determine species abundance and diversity. *Journal of Plant Ecology*. 5, 1: 82-88.