

Erica Pellegrini Caramaschi
Fabio Rubio Scarano
Marcus Vinícius Vieira
Ricardo Ferreira Monteiro

Volume | 2

Populações, Comunidades e Conservação





Fundação

CECIERJ

Consórcio **cederj**

Centro de Educação Superior a Distância do Estado do Rio de Janeiro

Populações, Comunidades e Conservação

Volume 2

Erica Pellegrini Caramaschi

Fabio Rubio Scarano

Marcus Vinícius Vieira

Ricardo Ferreira Monteiro



**GOVERNO DO
Rio de Janeiro**

**SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA**

Ministério
da Educação



Apoio:



FAPERJ

Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo
à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro

Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Rua Visconde de Niterói, 1364 – Mangueira – Rio de Janeiro, RJ – CEP 20943-001

Tel.: (21) 2334-1569 Fax: (21) 2568-0725

Presidente

Masako Oya Masuda

Vice-presidente

Mirian Crapez

Coordenação do Curso de Biologia

UENF - Milton Kanashiro

UFRJ - Ricardo Iglesias Rios

UERJ - Celly Saba

Material Didático

ELABORAÇÃO DE CONTEÚDO

Erica Pellegrini Caramaschi

Fabio Rubio Scarano

Marcus Vinícius Vieira

Ricardo Ferreira Monteiro

COORDENAÇÃO DE DESENVOLVIMENTO

INSTRUCIONAL

Cristine Costa Barreto

DESENVOLVIMENTO INSTRUCIONAL

E REVISÃO

Janderson Lemos de souza

Marta Abdala

Patrícia Alves

COORDENAÇÃO DE LINGUAGEM

Maria Angélica Alves

Cyana Leahy-Dios

COORDENAÇÃO DE AVALIAÇÃO DO

MATERIAL DIDÁTICO

Débora Barreiros

AVALIAÇÃO DO MATERIAL

DIDÁTICO

Ana Paula Abreu Fialho

Aroaldo Veneu

Departamento de Produção

EDITORA

Tereza Queiroz

COORDENAÇÃO EDITORIAL

Jane Castellani

COPIDESQUE

Cristina Maria Freixinho

REVISÃO TIPOGRÁFICA

Luciana Nogueira Duarte

Patrícia Paula

COORDENAÇÃO DE

PRODUÇÃO

Jorge Moura

PROGRAMAÇÃO VISUAL

Marcelo Silva Carneiro

ILUSTRAÇÃO

Eduardo Bordoni

CAPA

Eduardo Bordoni

PRODUÇÃO GRÁFICA

Oséias Ferraz

Patricia Seabra

Copyright © 2005, Fundação Cecierj / Consórcio Cederj

Nenhuma parte deste material poderá ser reproduzida, transmitida e gravada, por qualquer meio eletrônico, mecânico, por fotocópia e outros, sem a prévia autorização, por escrito, da Fundação.

C259p

Caramaschi, Erica Pellegrini.

Populações, comunidades e conservação. v. 2 / Erica Pellegrini

Caramaschi et al. – Rio de Janeiro: Fundação CECIERJ, 2010.

192p.; 19 x 26,5 cm.

ISBN: 85-7648-228-2

1. Ecologia. 2. Ecologia de comunidades. 3. Conservação. 4. Estudos de comunidades. I. Scarano, Fabio Rubio. II. Vieira, Marcus Vinícius. III. Monteiro, Ricardo Ferreira.

CDD: 577

2010/1

Referências Bibliográficas e catalogação na fonte, de acordo com as normas da ABNT.

Governo do Estado do Rio de Janeiro

Governador
Sérgio Cabral Filho

Secretário de Estado de Ciência e Tecnologia
Alexandre Cardoso

Universidades Consorciadas

**UENF - UNIVERSIDADE ESTADUAL DO
NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**
Reitor: Almy Junior Cordeiro de Carvalho

**UERJ - UNIVERSIDADE DO ESTADO DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Vieiralses

UFF - UNIVERSIDADE FEDERAL FLUMINENSE
Reitor: Roberto de Souza Salles

**UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO
RIO DE JANEIRO**
Reitor: Aloísio Teixeira

**UFRRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL
DO RIO DE JANEIRO**
Reitor: Ricardo Motta Miranda

**UNIRIO - UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO
DO RIO DE JANEIRO**
Reitora: Malvina Tania Tuttman

Populações, Comunidades e Conservação

Volume 2

SUMÁRIO

Aula 11 – O resultado da ação do ambiente: estratégias bionômicas e adaptação _____	7
<i>Marcus Vinícius Vieira</i>	
Aula 12 – Interações ecológicas: competição _____	23
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
Aula 13 – Predação e parasitismo _____	47
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
Aula 14 – Mutualismo, comensalismo e coevolução _____	71
<i>Ricardo Ferreira Monteiro</i>	
Aula 15 – Ecologia de Comunidades como disciplina integradora em ecologia _____	93
<i>Fabio Rubio Scarano</i>	
Aula 16 – Ecologia e Comunidades: história e importância para conservação _____	105
<i>Fabio Rubio Scarano</i>	
Aula 17 – A comunidade como unidade de estudo: onde começa e onde termina uma comunidade _____	117
<i>Erica Pellegrini Caramaschi</i>	
Aula 18 – Prática sobre uso de carta 1:50.000 (IBGE) _____	133
<i>Erica Pellegrini Caramaschi</i>	
Aula 19 – A comunidade como unidade de estudo: como descrever uma comunidade? (1) _____	145
<i>Erica Pellegrini Caramaschi</i>	
Aula 20 – A comunidade como unidade de estudo: como descrever uma comunidade _____	169
<i>Erica Pellegrini Caramaschi</i>	
Referências _____	189

O resultado da ação do ambiente: estratégias bionômicas e adaptação

AULA

11

Meta da aula

A partir da seleção natural de indivíduos com maior sucesso reprodutivo de uma população, promover a compreensão do princípio de alocação de recursos e suas conseqüências para a evolução de estratégias bionômicas.

Esperamos que, após o estudo desta aula, você seja capaz de:

- Avaliar os efeitos do tamanho corporal como restrições à ação da seleção natural sobre as estratégias bionômicas.
- Demonstrar como as estratégias bionômicas são moldadas pela seleção natural no espaço permitido pelas características ancestrais das populações, combinadas com as restrições devidas ao tamanho do corpo.
- Descrever o princípio de alocação de recursos.
- Apontar a correlação entre características bionômicas como resultado da alometria.
- Mostrar a correlação entre características bionômicas como resultado de um conflito básico na alocação de recursos: reprodução x crescimento.

Pré-requisitos

Esta aula dá continuidade à seqüência iniciada na Aula 10. É necessário que o funcionamento da seleção natural esteja incorporado a sua forma de pensar. Portanto, reveja os princípios básicos: a Aula 10 (noções de fenótipo e genótipo) de Genética Básica; a Aula 8 de Elementos de Ecologia e Conservação; e, principalmente, a Aula 18 de Evolução.

objetivos

INTRODUÇÃO

BIONÔMICO

Vem das palavras gregas *bíos* (relativo à vida) + *nomós* (regra ou lei). Portanto, um parâmetro bionômico seria um parâmetro relativo às regras ou leis da vida. Os parâmetros relativos ao crescimento e à reprodução seriam, portanto, bionômicos, pois definem o ciclo de vida ou as “regras” para reprodução e crescimento. Na língua inglesa, é usado o termo *life history*, às vezes traduzido literalmente para o português como *história de vida* e usado no lugar de *bionômico*.

Na aula anterior, vimos como as populações mudam em uma escala de tempo maior, de milhares de gerações. A seleção natural é o mecanismo principal desta mudança evolutiva que leva ao ajustamento dos indivíduos e da população ao ambiente. Os indivíduos com maior sucesso reprodutivo serão aqueles cuja combinação de características reprodutivas e de sobrevivência garanta o maior número de filhotes produzidos ao final da vida. Estas características reprodutivas são específicas das populações, dos indivíduos que a compõem, e mudam apenas na escala de tempo evolutiva: tamanho de corpo, tamanho de prole (quantos filhotes ou sementes ter em cada evento reprodutivo), idade da primeira reprodução, tamanho de cada filhote ou semente da prole, que são chamadas características **BIONÔMICAS**.

É bom lembrar que é possível também um ajuste fino nesses parâmetros, feito durante o tempo de vida dos indivíduos da população, via da aclimação ou plasticidade fenotípica. Entretanto, grandes mudanças nas características bionômicas devem envolver seleção natural.

Nesta aula veremos, então, as características das populações que mudam em tempo evolutivo e têm relação direta com a aptidão dos indivíduos.

AS CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS

As características bionômicas são ligadas ao ciclo de vida dos organismos, descrevendo este ciclo ou mesmo definindo-o. O ciclo de vida depende de nascimento, crescimento, reprodução e morte. As características bionômicas determinam exatamente isso. Veja a seguir:

- estágio de desenvolvimento ao nascer, podendo ser considerado precoce ou tardio;
- maturidade: tempo que um indivíduo leva para começar a reproduzir (não confundir com a maturidade emocional humana);
- parição: número de episódios de reprodução ao longo da vida, podendo ser iteroparidade (vários episódios) ou semelparidade (um ou poucos episódios);
- fecundidade: número de descendentes produzidos por episódio reprodutivo ou ao longo da vida;
- longevidade: senescência e tempo de vida.

QUAL A MELHOR COMBINAÇÃO DE CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS?

Essa pergunta só tem resposta sob a lógica da seleção natural, isto é, os indivíduos que conseguirem, em um ambiente específico, produzir o maior número de descendentes férteis e viáveis serão os mais aptos. A “melhor” combinação de características bionômicas será aquela que resultar em maior aptidão, ou seja, em uma maior produção de descendentes férteis e viáveis.

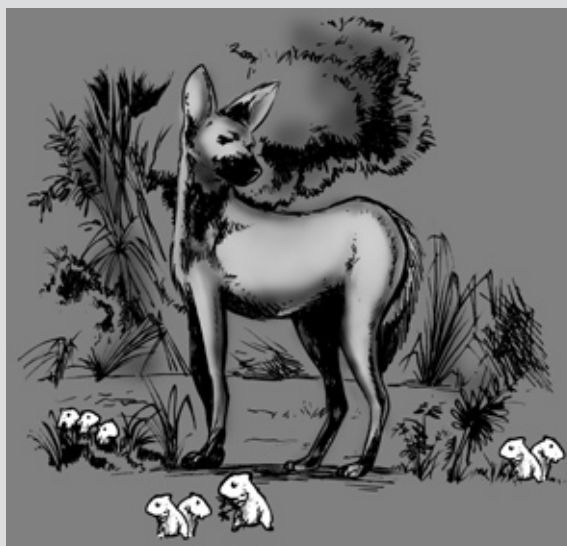
Se fosse simples assim, a seleção favoreceria indivíduos que se tornassem maduros e reprodutivos muito cedo na vida. A aptidão seria ainda maior se os indivíduos tivessem uma vida longa, durante a qual se reproduzissem continuamente, a cada reprodução tendo um tamanho de prole muito grande, com os filhotes nascendo grandes e aumentando suas chances de sobrevivência até a idade adulta. Este seria o “superorganismo”, aquele cuja aptidão seria imbatível, já que produziria o maior número de descendentes férteis e viáveis. Seria possível a evolução de tal superorganismo?





ATIVIDADE

1. Imagine um lobo-guará vivendo no cerrado, a vegetação típica do Centro-Oeste do Brasil, conseguindo capturar oito roedores por noite de atividade (esta é sua principal fonte de proteínas). Cada roedor pesa, em média, 50g. Portanto, o lobo-guará, em questão, consegue 400g de biomassa de roedores por noite. Desses 400g de roedores, ele consegue assimilar 20% (digerir e incorporar a sua biomassa), isto é, 80g assimilados por noite ($80g = 20\%$ de 400g). Considerando este exemplo, seria possível um lobo-guará alocar todos esses 80g para o crescimento e, ao mesmo tempo, (uma fêmea) produzir muitas proles, com um grande número de filhotes por prole, todos eles grandes e fortes? Justifique sua resposta com base no que foi dado até agora.



RESPOSTA COMENTADA

Não seria possível alocar a mesma quantidade de biomassa para dois tecidos diferentes (de reprodução e de crescimento). Logo, seria impossível alocar todos os 80g de biomassa assimilada, tanto para a reprodução quanto para o crescimento de um lobo-guará. Seria possível, sim, repartir esta quantidade, por exemplo, entre o crescimento e a reprodução. Em outras palavras, 50% para crescimento e 50% para tecido reprodutivo, como gônadas ou biomassa de filhotes.

A ALOCAÇÃO DE RECURSOS

O que você acaba de descobrir na Atividade 1 resulta do fato de os recursos serem sempre limitados, e de haver conflitos entre as demandas que o organismo tem de suprir. O principal conflito ocorre entre as atividades de crescimento e as de reprodução, o que exige a divisão dos recursos assimilados entre essas atividades. A questão é: como deve ser a alocação de recursos para reprodução e crescimento, isto é, quanto cada atividade deve receber?

Como sempre, supondo que a seleção natural esteja agindo, os indivíduos com uma estratégia de alocação que resulte no maior sucesso reprodutivo ao longo da vida deixarão um maior número de descendentes para a geração seguinte. Se suas características bionômicas forem herdáveis, seus descendentes também as possuirão, aumentando, assim, a frequência destas características na população. Pode-se considerar, então, que a seleção natural favoreceria a evolução de uma estratégia de alocação de recursos que maximizasse o sucesso reprodutivo ao longo da vida (mas ótima apenas para um ambiente específico). Qual seria a combinação ótima de características bionômicas para maximizar o sucesso reprodutivo?

Antes de tentarmos responder à pergunta anterior, é preciso saber que existem outros conflitos entre atividades ligadas à reprodução e o crescimento. A alocação de recursos, por exemplo, em número pequeno de filhotes, cada um recebendo uma grande parte desses recursos, ou a divisão dos mesmos entre um maior número de filhotes, resultando em uma parte menor para cada um. Portanto, assim como na alocação entre reprodução e crescimento, deve haver também uma estratégia ótima de número de filhotes para cada ambiente.

Veremos esses conflitos e suas soluções mais adiante. Antes, precisamos pensar se a grande premissa que estamos fazendo será sempre válida: a seleção natural estaria sempre agindo? A variabilidade entre os indivíduos da população permitiria sempre a evolução de qualquer estratégia ótima de alocação de recursos? Precisamos ter em mente as limitações da seleção natural (cuidado com o programa adaptacionista, que revimos na Aula 10, e que também tinha sido discutido na Aula 18 de Evolução).

RESTRIÇÕES X ADAPTAÇÕES NAS CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS

Na **Figura 11.1**, foram plotados os valores médios do tempo de geração de várias espécies de mamíferos em função de seu tamanho de corpo, indo dos menores aos maiores mamíferos terrestres, dos insetívoros ao elefante.

O tempo de geração pode ser compreendido como o tempo médio em que uma nova geração começa a ser produzida. Foi definido assim na Aula 7 desta disciplina, e é calculado a partir de dados de sobrevivência (l_x) e fecundidade (b_x) por idade, usados em tabelas de vida e fertilidade (vistas nas Aulas 6 e 7 desta disciplina).

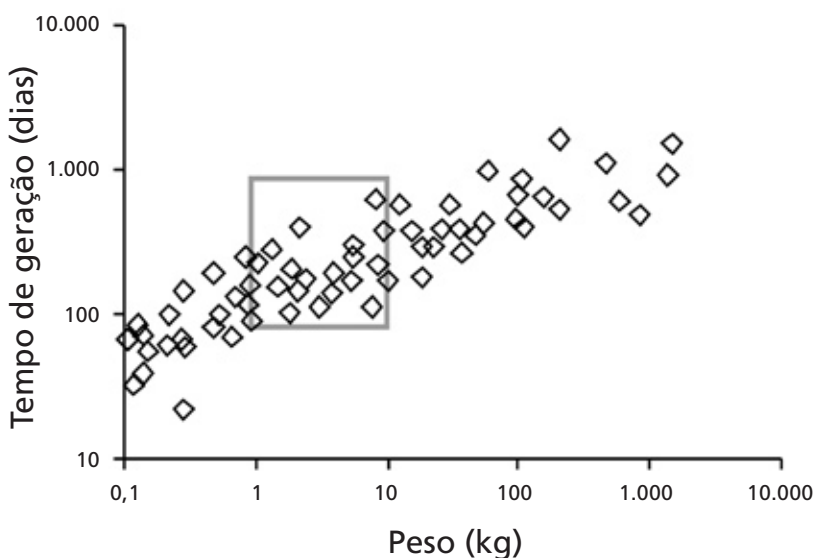


Figura 11.1: Relação entre o tempo de geração e o tamanho de corpo em mamíferos, considerando quase toda a escala de variação de tamanho observada nos mamíferos, dos menores (da ordem Insetívora) aos maiores. Cada ponto representa um valor médio de tempo de geração e tamanho de corpo para uma espécie. A região do interior do quadrado está ampliada na **Figura 11.3**.



Na **Figura 11.1**, foi plotado um valor médio para cada espécie, embora o tempo de geração varie entre as populações de uma espécie. Mesmo considerando apenas uma população, o tempo de geração pode variar, tudo dependendo da variação das condições do ambiente. O tamanho do corpo também não é um só para todos os indivíduos adultos da espécie, e a variação individual no tamanho do corpo é a regra. De qualquer forma, para uma comparação geral como a que é feita na **Figura 11.1**, tem-se de trabalhar apenas com valores médios para cada espécie. Mesmo considerando apenas o valor médio de cada uma delas e desprezando a variação intra-específica (entre indivíduos e populações de uma espécie), há um padrão bem evidente entre tempo de geração e tamanho do corpo: quanto maior o tamanho do corpo, maior seu tempo de geração.

Veja que organismos se distribuem em torno de uma linha reta com inclinação positiva. Há alguma variação em torno desta linha, dentro de certos limites. Existem regiões, na **Figura 11.1**, onde não existe nenhum organismo, ou seja, algumas combinações de tamanho de corpo e tempo de geração simplesmente nunca evoluíram!

ATIVIDADE



2. Examine a **Figura 11.2**. São os mesmos dados da **Figura 11.1**, mas agora com dois novos pontos. Estime qual seria o tamanho de corpo e o tempo de geração desses dois pontos. Você consegue imaginar organismos com tais características?

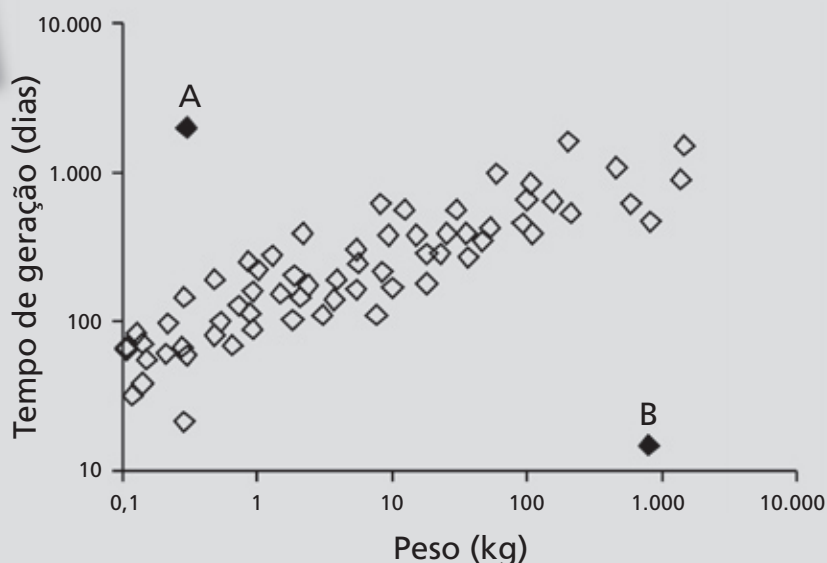


Figura 11.2: Os mesmos dados da **Figura 11.1**, incluindo agora dois novos pontos, A e B.

RESPOSTA COMENTADA

O ponto A teria cerca de 2.000 dias de geração e 300g de tamanho de corpo. O ponto B teria cerca de 15 dias de geração e 800kg de tamanho de corpo. Se pensarmos que combinações são estas, intuitivamente perceberemos que realmente não existem organismos com tais características. Você já ouviu falar de um grande mamífero, como uma onça ou uma vaca, que nasça, cresça e comece a reproduzir em duas semanas? Certamente não. Os ciclos de vida de pequenos mamíferos como insetívoros e roedores são menos conhecidos usualmente, mas não existem pequenos roedores, menores que 500g, que levem 5 anos para começar a se reproduzir.

Outras características bionômicas têm uma relação direta com o tamanho de corpo quando analisadas em grande escala, como o tamanho de prole e a abundância das populações (veja a **Figura 1.4** da Aula 1 desta disciplina). A relação dessas características com o tamanho de corpo é semelhante à do tempo de geração: existem áreas vazias, onde não evoluíram organismos com certas combinações de tamanho de corpo e tempo de geração, tamanho de prole ou abundância.

As regiões vazias da **Figura 11.1** representam *restrições* à evolução e à ação da seleção natural. As células dos organismos vivos realizam uma série de reações químicas em seu interior, como, por exemplo, aquelas envolvidas na respiração celular e na divisão das células, visto em Bioquímica I e II. Estas reações são comuns a todos os organismos vivos, ocorrendo em velocidades que mudam muito pouco de uma espécie para outra. Assim, organismos maiores, com maior biomassa, precisam de mais tempo para crescer e atingir a idade reprodutiva, dando início a uma nova geração.

Se, por um lado, as reações bioquímicas inerentes ao funcionamento dos organismos não mudam muito com a mudança de tamanho, por outro, quando o tamanho de corpo varia na escala das **Figuras 11.1** e **11.2**, uma série de mudanças estruturais e funcionais são necessárias. O transporte de substâncias passa a exigir sistemas de transporte mais especializados, assim como a respiração e a digestão, entre outros. Com o aumento do tamanho de corpo, a realização dessas funções exige mudanças estruturais, que podem até ser consideradas adaptações, mas apenas ao maior tamanho do corpo, e não a fatores ambientais.

Temos, portanto, dois tipos de restrições: aquelas relativas às velocidades das reações bioquímicas, e as relativas às mudanças estruturais e funcionais conseqüentes de um maior tamanho. Estes dois tipos de restrições geram relações fortes entre o tamanho do corpo e variáveis morfológicas, fisiológicas e bionômicas, como a da **Figura 11.1**. A relação entre uma variável e o tamanho do corpo é chamada *relação alométrica*, porque, em geral, as variáveis biológicas mudam junto com o tamanho, mas em uma proporção diferente.

Diferenças de forma corporal, de fisiologia e bionomia entre organismos freqüentemente são consideradas adaptações a algum fator ambiental, mas um conjunto de hipóteses alternativas pode ser elaborado levando-se em consideração se estas diferenças não seriam simplesmente conseqüências de diferenças de tamanho de corpo, ou seja, conseqüências da **ALOMETRIA**.

ALOMETRIA

É o estudo das mudanças de uma variável em relação à mudança de tamanho de corpo (*alos* = diferente; *metros* = medida; portanto, traduzindo-se ao pé da letra, significaria “medida diferente”). De forma mais geral, é também definida como “o estudo do tamanho e suas conseqüências” (GOULD, 1966, p. 587).



ATIVIDADE

3. Quase todos os pequenos roedores, como ratos e camundongos, possuem membros anteriores curtos e menores que os membros posteriores. Roedores maiores, como a cutia e a capivara, possuem membros anteriores e posteriores de comprimento mais semelhante. Elabore uma hipótese para explicar esta diferença entre roedores pequenos e grandes no tamanho relativo dos membros.

RESPOSTA COMENTADA

Uma hipótese plausível para explicar esta diferença seria que os pequenos roedores encontram um ambiente com maior número de obstáculos, já que são menores, e freqüentemente precisam recorrer a saltos para locomover-se. Membros posteriores longos e fortes permitem maior eficiência em saltos. Já os grandes roedores teriam mais facilidade em locomover-se no mesmo ambiente, com os mesmos obstáculos, não necessitando recorrer a saltos tão freqüentemente. Esta é, portanto, uma hipótese que explica o comprimento relativo dos membros como uma adaptação ao ambiente.

Uma hipótese alternativa seria que, durante o desenvolvimento, os membros anteriores crescem a uma taxa maior que os membros posteriores. De fato, estudos sobre o desenvolvimento têm demonstrado que as partes do corpo crescem em taxas diferentes. Se, evolutivamente, o maior tamanho dos roedores grandes for resultado simplesmente dos animais terem crescido por mais tempo, animais maiores teriam membros anteriores mais longos porque estes crescem mais rapidamente que os membros posteriores. Esta é uma hipótese que não envolve uma explicação adaptativa.

O PAPEL DA SELEÇÃO NATURAL NAS CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS

Pode-se pensar, então, que a seleção natural não poderia agir sobre o tamanho de corpo sem afetar o tempo de geração, e vice-versa. Parece verdade quando se olha toda a escala de variação de tamanho da **Figura 11.1**. Entretanto, se ampliarmos um pedaço da figura, veremos que há um espaço considerável em torno da linha de regressão onde tamanho de corpo e tempo de geração não estão tão fortemente relacionados (**Figura 11.3**).

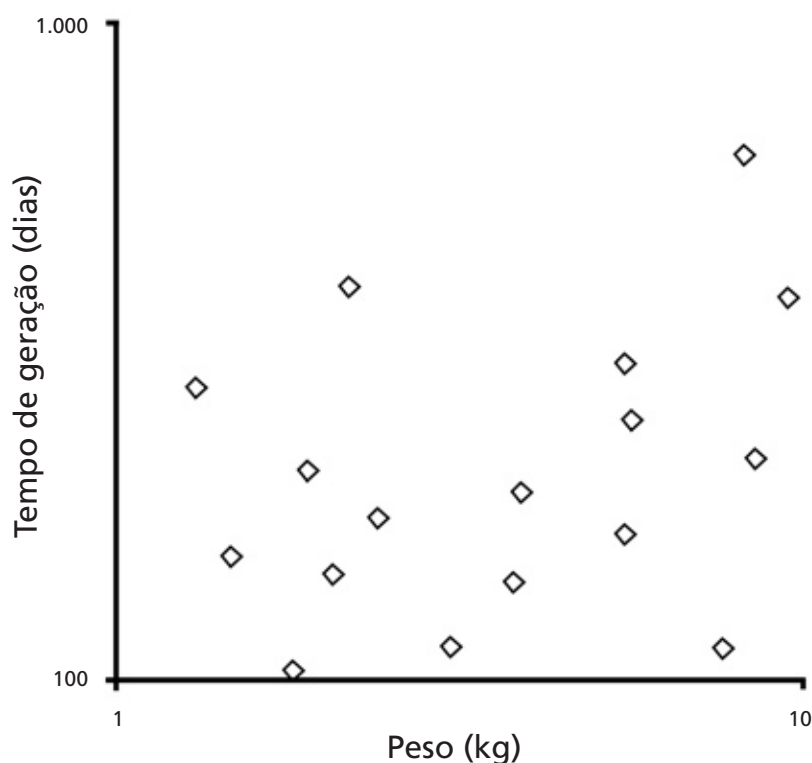


Figura 11.3: Ampliação de um trecho da **Figura 11.1**, mostrando em maior detalhe a variação em torno da linha de regressão, relacionando tempo de geração e tamanho de corpo.

Agora, estamos considerando uma menor escala de variação de tamanho. Nesta menor escala, variando de 1 a 10kg e tempos de geração de 100 a 1.000 dias, a relação entre as duas variáveis é mais fraca. Por exemplo, para um tamanho de cerca de 9kg, o tempo de geração pode variar entre 120 e 750 dias. Nesta escala de variação de tamanho, outros fatores devem estar influenciando o tempo de geração de uma espécie, tanto ou mais que o tamanho de corpo. Esta é uma variação em que a seleção natural pode agir.

VARIAÇÃO NAS CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS

Nos relatos e trabalhos de alguns naturalistas do século XIX encontram-se descrições sobre a variação de características bionômicas. Nestas descrições, características bionômicas – como tamanho de prole ou parição – eram comparadas entre espécies de um mesmo gênero que viviam em ambientes diferentes, ou mesmo populações de uma mesma espécie em ambientes diversos. Algumas hipóteses que explicam esta variação como adaptações ao ambiente foram formuladas por Charles Darwin. Entretanto, **DAVID LACK**, um ecólogo e ornitologista inglês, foi um dos primeiros a testá-las de modo científico, isto é, formulou previsões a partir das hipóteses e testou sua ocorrência com base em dados de observação e experimentos.

Uma das observações discutidas na época era a de que as mariquitas (família *Parulidae*) nos trópicos, mais especificamente na África, põem menos ovos (2 ou 3) que seus parentes de latitudes maiores (4 a 10 no hemisfério norte). David Lack sugeriu que, devido ao comprimento do dia ser maior nas maiores latitudes durante a estação reprodutiva, os pais poderiam forragear por mais tempo e trazer mais comida para o ninho e para os filhotes. Isto permitiria que um maior número de filhotes fosse bem alimentado. David Lack raciocinou que, em princípio, quanto maior o número de filhotes produzidos, maior seria a aptidão dos pais, já que suas características aumentariam em frequência nas gerações futuras. Entretanto, não adiantaria produzir um grande número de filhotes desnutridos. Deveria haver um compromisso entre o número de filhotes e o quanto de recursos que cada um receberia. Sendo um compromisso entre duas atividades conflitantes (assim como na alocação de recursos), deveria haver uma solução ótima em termos de aptidão, isto é, em termos de aumento da frequência das características parentais nas gerações futuras.

Para testar esta hipótese, David Lack realizou uma série de experimentos na Inglaterra, adicionando e removendo ovos de ninhos de aves e criando, assim, uma variedade de tamanhos de prole. Nestes experimentos, a sobrevivência dos filhotes é estimada em termos de quantos dos nascidos conseguem chegar à idade adulta e deixar o ninho.



DAVID LACK

Além de ornitologista e ecólogo, escreveu livros de divulgação científica e ajudou a popularizar a história natural entre os ingleses e norte-americanos. Seus trabalhos científicos mais marcantes foram desenvolvidos na Universidade de Oxford, durante a década de 1930, tendo estudado também os tentilhões da Ilhas Galápagos logo antes da Segunda Guerra Mundial, de 1938 a 1939. Seus experimentos com tamanhos de ninhada artificiais são citados em quase todos os livros-texto de Ecologia e Evolução. Além da ecologia e da evolução das características bionômicas, também desenvolveu trabalhos sobre especiação, regulação de populações e seleção de grupo.

ATIVIDADE



4. Na **Figura 11.4**, podem-se observar os resultados de um experimento de remoção e adição de ovos a ninhos da pega-européia (ave da família dos corvos). Por que a ninhada com nove ovos deve ser desfavorecida pela seleção natural? Afinal, o sucesso reprodutivo não será maior quanto maior o número de filhotes?

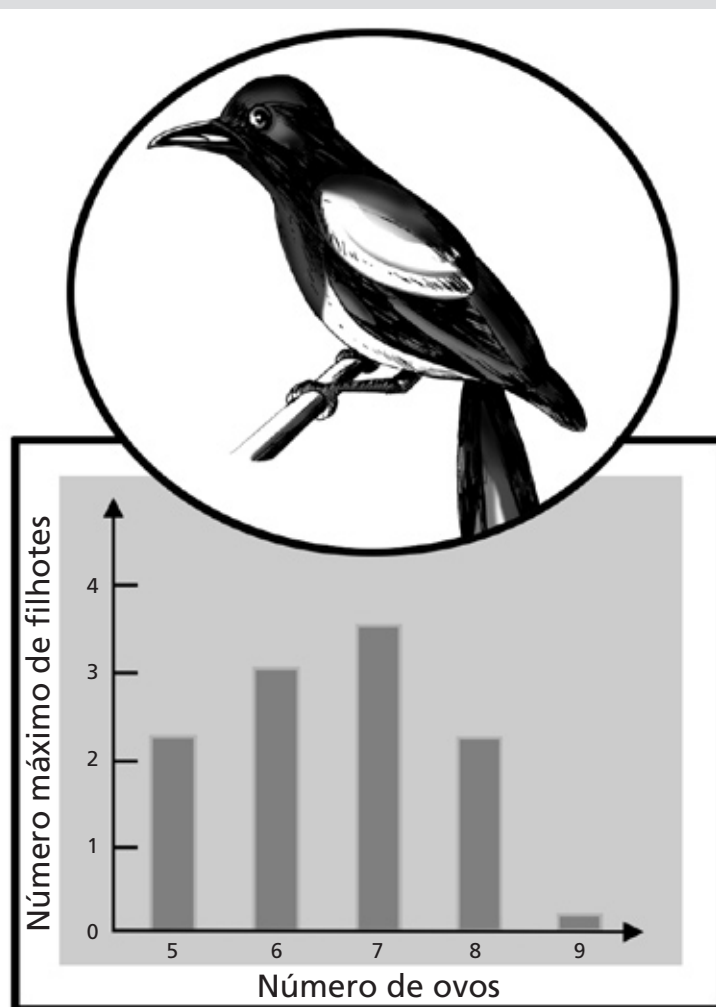


Figura 11.4: Relação entre o tamanho da ninhada (número de ovos) e o número máximo de filhotes que os pais da pega-européia conseguem criar. Pela adição ou remoção de ovos, foram feitas ninhadas de cinco a nove filhotes. (Dados de G. Hogstedt, *Science* 210:1148-1150, 1980.)

RESPOSTA COMENTADA

Usando um raciocínio simplista, pode-se pensar que quanto maior o número de filhotes, maior o sucesso reprodutivo. Entretanto, é preciso considerar também a sobrevivência dos filhotes. A ninhada de sete filhotes foi a que resultou no maior número de filhotes que conseguiram crescer, voar e deixar o ninho, em torno de 3-4 filhotes (como são valores médios entre vários ninhos, algumas ninhadas de sete filhotes devem ter tido três filhotes emplumados e outras quatro, resultado em um valor médio intermediário). Já as ninhadas com nove filhotes tiveram 0 ou 1 filhote apenas deixando o ninho. Pais com ninhadas de sete filhotes terão maior sucesso reprodutivo que pais de ninhadas com nove filhotes, passando um maior número de filhotes com suas características genéticas à próxima geração.

CORRELAÇÃO ENTRE CARACTERÍSTICAS BIONÔMICAS

Como consequência da alometria vista inicialmente, assim como do princípio de alocação de recursos, as características bionômicas têm padrões de correlação muito claros. Os efeitos do tamanho de corpo foram analisados no início da aula e já sugerem que organismos maiores terão maiores tempos de geração e maturidade. Além disso, devido à alocação de recursos envolvendo demandas conflitantes, se há alocação para o crescimento, sobram menos recursos para a reprodução, que abarca não só a produção da prole, mas frequentemente também o provimento de recursos para garantir a sua sobrevivência.

Esses fatores fazem com que as características bionômicas de uma espécie ou população se situem ao longo de um contínuo denominado “lento-rápido” (Tabela 11.1).

Tabela 11.1: O contínuo rápido-lento das associações entre características bionômicas

Característica bionômica	Extremos do contínuo	
	Lento <----->	Rápido
Tamanho de corpo	Grande	Pequeno
Tamanho da prole	Pequeno	Grande
Parição	Iteroparidade	Semelparidade
Crescimento	Lento	Rápido
Maturidade reprodutiva	Tardia	Precoce
Tempo de vida	Longo	Curto
Investimento de tempo/recursos na prole (cuidado parental)	Grande	Pequeno

Em uma ponta, estão os organismos de vida longa, desenvolvimento lento, maturidade tardia, muito investimento em cada prole e baixas taxas reprodutivas, como elefantes, tartarugas gigantes e carvalhos. Na outra ponta, no outro extremo do contínuo, estão os organismos com características opostas: vida curta, desenvolvimento rápido, maturidade precoce e altas taxas reprodutivas. Como exemplos, temos os ratos, muitos insetos e plantas anuais.

CONCLUSÃO

As características bionômicas dos organismos são resultado, em parte, de processos adaptativos, envolvendo alocação de recursos entre demandas conflitantes de crescimento e reprodução. Em outra parte, são resultado de restrições devido ao tamanho do corpo e à natureza das reações bioquímicas inerentes aos organismos vivos. A combinação desses processos de adaptação e restrição nos organismos gerou combinações de características bionômicas que se situam ao longo de um contínuo entre dois extremos, denominados lento e rápido.

ATIVIDADE FINAL

A pesca intensiva e em larga escala, praticada em alto-mar ou na região costeira, tem reduzido drasticamente o tamanho das populações de diversas espécies de peixes, como a sardinha e o bacalhau. Mesmo quando são usadas seletivas, de malha larga, que capturam apenas os maiores indivíduos da população-alvo de pescado, o homem está exercendo uma pressão de seleção sobre a população.

Qual seria o efeito a longo prazo, em termos evolutivos, desta ação do homem?
Qual seria o efeito sobre a evolução das características bionômicas?

RESPOSTA COMENTADA

O homem age, neste caso, como um predador altamente seletivo e eficiente: preda apenas os maiores indivíduos, independentemente de seu vigor físico. Quer dizer, não adianta ser uma sardinha adulta grande e forte, ou mesmo um bacalhau grande e forte: de qualquer forma acabará na rede de pesca. Qual estratégia de alocação de recursos resultará em um maior sucesso reprodutivo: investir em crescimento e retardar a reprodução, ou crescer pouco e reproduzir cedo, com um grande número de filhotes? Provavelmente, a segunda opção. A ação do homem pode, então, ter efeitos evolutivos, favorecendo a evolução de populações com indivíduos menores.

RESUMO

As características bionômicas definem o ciclo de vida dos organismos, sendo as principais o estágio de desenvolvimento ao nascer, maturidade, parição, fecundidade e longevidade. Há um conflito entre as atividades de crescimento e as de reprodução, já que os recursos obtidos e assimilados pelo organismo terão que ser divididos entre essas atividades. Como consequência, organismos que aloquem relativamente mais recursos no crescimento terão características bionômicas opostas a organismos que aloquem relativamente mais em reprodução. O tamanho do corpo tem relação direta com as características bionômicas porque um maior tamanho envolve mudanças funcionais e um maior tempo de desenvolvimento, restringindo as possíveis características bionômicas dos organismos. A alometria estuda justamente o tamanho e suas consequências sobre outras variáveis, inclusive as bionômicas.

Leituras Recomendadas

Se você deseja se aprofundar mais na evolução das características bionômicas, o livro de Robert Ricklefs *Economia da Natureza* (5ª ed., traduzida em português e publicada pela Editora Guanabara Koogan, RJ), é um bom começo. Robert Ricklefs é um ecólogo norte-americano renomado, e no capítulo 10 trata exclusivamente da evolução das características bionômicas, traduzidas literalmente do inglês como “história de vida”. O texto é interessante, de fácil leitura, e complementa muito o assunto desta aula.

Já as relações alométricas na evolução de forma e tamanho de corpo são mais bem abordadas no livro *Biologia Evolutiva*, de Douglas Futuyma, também uma tradução do original em inglês e publicado pela Sociedade Brasileira de Genética.

Interações ecológicas: competição

AULA

12

Metas da aula

Apresentar os principais tipos de interações ecológicas na Natureza e discutir o conceito de competição, sua relação com o conceito de nicho e sua importância ecológica e evolutiva sobre as populações.

objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Enumerar os tipos principais de interações entre indivíduos, de acordo com os efeitos de um sobre o outro.
- Definir o que é competição e sua relação com nicho.
- Analisar os efeitos ecológicos e evolutivos desse tipo de interação sobre as populações.

Pré-requisitos

É importante rever as Aulas 7, 8 e 9 desta disciplina.

INTRODUÇÃO

Você viu, nas aulas anteriores, que os indivíduos de uma população apresentam distribuição e abundância que podem variar no espaço e no tempo. Os parâmetros populacionais, que você estudou até aqui, são resultados tanto de pressões abióticas quanto bióticas. Neste último caso, cada indivíduo de uma população exerce e recebe influências que afetam o crescimento, a sobrevivência e a reprodução de outros indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes, ao que chamamos interações ecológicas. Existem muitos tipos de interações, algumas das quais com efeitos positivos para os indivíduos, enquanto outras resultam em efeitos negativos. Em algumas interações, é ainda possível que um dos indivíduos não sofra seus efeitos.

Nas próximas três aulas, vamos falar sobre diversos tipos de interação entre indivíduos de uma ou mais populações. Vamos resumir as formas de os organismos interagirem em seis tipos principais: competição (intra e interespecífica), amensalismo, predação, parasitismo, comensalismo e mutualismo.

Para cada uma destas interações, vamos dar exemplos, conceitos e explicar como elas influenciam as características ecológicas e evolutivas das populações e espécies.

Como, em cada interação, os efeitos podem ser distintos para os indivíduos que interagem, vamos representar esses efeitos por meio de símbolos: (–) para efeitos negativos, (+) para efeitos positivos e (0) para neutralidade. Na **Tabela 12.1**, apresentamos as principais interações e os símbolos que caracterizam, predominantemente, os efeitos sofridos por cada indivíduo na referida interação.

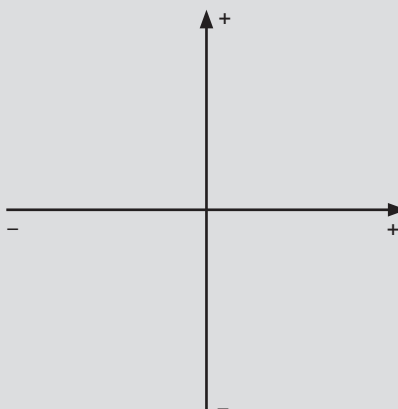
Tabela 12.1: Categorização do tipo de efeito nas principais interações ecológicas: positivo (+), negativo (–) ou neutro (0)

Interações	Indivíduo 1	Indivíduo 2
Competição	–	–
Amensalismo	–	0
Predação	+	–
Parasitismo	+	–
Mutualismo	+	+
Comensalismo	+	0



ATIVIDADE

1. Vamos agora visualizar as interações em um gráfico. Considerando os pares de sinais que representam cada interação, selecione em que região do gráfico a seguir você poderia plotar cada interação.



Veja a resposta comentada para essa questão no final da aula.

Algumas vezes tais interações são separadas em harmônicas (na relação, não ocorre prejuízo para nenhum dos organismos) e desarmônicas (há prejuízo de, pelo menos, um deles), mas, uma vez que essa classificação acaba por trazer mais confusão, optamos simplesmente por caracterizá-la individualmente pelo efeito predominante de um indivíduo sobre o outro.

POR QUE ESTUDAR AS INTERAÇÕES ECOLÓGICAS?

Uma população se relaciona e possui verdadeiras ligações com várias outras populações na Natureza. A sobrevivência de cada uma delas depende do equilíbrio mantido nessas interações ao longo do tempo. Sendo assim, se quisermos fazer um manejo para conservação de qualquer espécie na Natureza, é necessário conhecermos de que forma e com que espécies ela interage. Então, temos de conhecer e preservar essas interações de espécies, uma vez que elas não vivem nem sobrevivem isoladamente na Natureza. Indivíduos de uma espécie mantêm relações, às vezes fracas, às vezes intensas, com indivíduos de outras espécies. Algumas dessas relações podem ser bem recentes, enquanto outras já perduram milhares ou milhões de anos e, ao longo desse tempo,

formaram-se conexões, ou seja, redes complexas que são fundamentais para o funcionamento de todo o ecossistema.

Vamos iniciar esta aula, falando sobre a competição. Aliás, você já viu, nas Aulas 7, 8 e 9, como a competição pode atuar regulando o tamanho de uma população. Pare agora por alguns minutos e reflita sobre as seguintes questões: Em que situações deve ocorrer competição na Natureza? Quais são os diferentes tipos, sua dinâmica e a controvérsia a respeito do papel que essa interação desempenha na Natureza? Após essa breve reflexão, prossiga com sua leitura.

COMPETIÇÃO – TEORIA E PRÁTICA

O significado do termo competição é bem fácil de entender, é mesmo intuitivo para a maioria das pessoas, pois faz parte de seu cotidiano. Em muitas situações, o homem se defronta com uma oferta de produtos ou serviços menor do que a sua demanda, o que gera uma disputa ou competição por sua aquisição. O exame de vestibular é um bom exemplo disto: quanto maior a procura (número de candidatos) em relação à oferta (relação candidatos/vagas), mais competitivo é o exame.

Em termos ecológicos, a definição de competição é um pouco mais complexa. Diz-se que ocorre competição quando indivíduos diferentes utilizam recursos comuns e limitantes e a utilização desses recursos, por parte de um indivíduo, interfere negativamente sobre o outro. Portanto, para que indivíduos estejam competindo, há necessidade de que eles vivam no mesmo habitat, correto? Esta é uma condição necessária, mas não suficiente, para que haja competição. Assim, a competição é caracterizada não somente pelo fato de organismos viverem no mesmo habitat, mas pelo fato de também utilizarem recursos comuns. É de extrema importância para sua caracterização que o recurso utilizado não seja suficiente para todos os indivíduos. Desta forma, a disponibilidade do recurso que evidentemente depende da(s) densidade(s) da(s) população(ões) também é um elemento – chave em competição.

Como organismos, em geral, utilizam muitos tipos de recursos; quanto mais semelhantes são os recursos utilizados por eles, maior é a competição em potencial. E, como você já viu na Aula 3 da disciplina Elementos de Ecologia e Conservação, os tipos de recurso e o modo pelo qual são utilizados caracterizam o nicho de uma espécie (você vai ver

detalhes sobre nicho na Aula 22 de PCC). Então, quanto mais semelhantes os nichos de dois indivíduos, maior a possibilidade de competição entre eles, você concorda? Como está claro agora, competição tem muito a ver com nicho. Entretanto, nicho não é apenas aquilo de que um indivíduo se alimenta, mas também o espaço que ocupa, o horário em que forrageia etc.

AS FORMAS DE COMPETIÇÃO

Dissemos, há pouco, que a competição envolve uma disputa por recursos comuns. Será que temos somente competição quando existem tais disputas ou confrontos diretos? Vamos analisar essa questão com um exemplo simples: um pássaro que se alimenta de frutos (frugívoro) sai bem cedo para forragear em plantas de uma determinada área e consome quase todos os frutos maduros que encontra. Pouco tempo depois, outro pássaro percorre a mesma área e já não consegue encontrar nenhum fruto daquela planta disponível para sua alimentação. Em algumas situações, é possível que somente uma espécie de planta esteja frutificando e, neste caso, aquele primeiro pássaro poderia ter esgotado, momentaneamente, os recursos (frutos) daquela área.

Houve algum confronto direto entre os pássaros neste exemplo? A resposta, claro, é não. Mas será que não está ocorrendo competição entre eles? Possivelmente sim, não acha? Se levarmos em conta que o segundo pássaro utiliza também aquele tipo de fruto e que ele gastou sua energia e tempo à procura desse alimento, sem sucesso, porque o primeiro pássaro já o havia consumido, poderemos chegar à conclusão de que está ocorrendo competição entre eles. Neste caso, o primeiro pássaro levou a melhor, mas, em outras situações, o inverso poderá também acontecer.

Como, neste caso, não está ocorrendo confronto direto (físico) entre os indivíduos, mas utilização de um recurso e, conseqüentemente, sua indisponibilidade para o outro organismo, dizemos que está havendo uma competição indireta ou por exploração (dos recursos). Quando a disputa por recursos envolve confrontos e lutas, que podem ser físicas, ou mesmo por meio de demonstrações agressivas, dizemos que está ocorrendo uma competição direta ou por interferência.

COMPETIÇÃO INTRA-ESPECÍFICA E INTERESPECÍFICA

A competição pode ocorrer tanto entre indivíduos de uma espécie (intra-específica) quanto entre indivíduos de várias espécies (interespecífica). Como veremos adiante, as situações em que a competição ocorre, bem como as consequências das interações que as caracterizam são bem diferentes. Por isso, trataremos separadamente de cada uma delas.

COMPETIÇÃO INTRA-ESPECÍFICA

Em termos práticos, é aquela que ocorre entre indivíduos de uma população (como você já viu na Aula 1, uma população é formada apenas por indivíduos de uma só espécie). Quando ela ocorre entre machos ou entre fêmeas na busca por parceiros para reprodução, dizemos que está ocorrendo competição sexual.

Por que a competição sexual é tão importante na Natureza? É a reprodução que está em jogo e, é claro, esta é fundamental para a sobrevivência ou a perpetuação da espécie. A busca por parceiros para a reprodução é um instinto altamente selecionado e essencial para a preservação de espécies de organismos de reprodução sexuada. Dessa forma, certos indivíduos (em geral, machos) desenvolvem muitas características morfológicas e comportamentais que são selecionadas em função de seu maior desempenho na reprodução como um todo, isto é, foram mais vantajosas em termos de competição sexual.

É provável que em praticamente todas as espécies animais de reprodução sexuada ocorra competição sexual, mas em apenas alguns grupos, além da espécie humana, é claro, percebemos claramente características evoluídas em função desse tipo de competição.



ATIVIDADE

2. Você é capaz de enumerar dez exemplos de animais que possuem características bem típicas ligadas à competição sexual?

RESPOSTA COMENTADA

Temos exemplos em muitos grupos de invertebrados (principalmente em insetos) e em praticamente todos os grupos de vertebrados. Alguns chamam nossa atenção com exibições de características morfológicas ligadas à competição sexual, como muitas espécies de aves, a exemplo do pavão, do faisão; e de mamíferos, como o leão, o veado etc.

Mas espere aí, competição intra-específica não se resume apenas à competição sexual! Vamos falar agora de uma questão importantíssima relacionada à competição e que faz parte, inclusive, de seu conceito: a dos recursos. Como recursos, em geral, são finitos, mesmo em populações pequenas pode estar ocorrendo competição entre indivíduos. Logicamente, quanto maior o tamanho de uma população e mais irregular a distribuição dos seus recursos, mais chances de a competição estar ocorrendo mais intensamente. Como já vimos, a competição é uma interação negativa para ambos os indivíduos envolvidos e é dependente da densidade da(s) população(ões) (retroalimentação negativa). Por isso, é considerada tão importante como fator de regulação do tamanho de populações (veja, por exemplo, a Aula 8).

Quando os recursos são escassos, pode haver mais disputa por eles. Em tais condições, um comportamento comum em animais é o de defesa de uma área que contenha uma quantidade de recursos suficiente para sua alimentação e também a de sua prole.

COMPETIÇÃO E TERRITORIALIDADE

Quando uma área é efetivamente defendida pelo animal, ela é chamada território; o comportamento de defesa denomina-se territorialidade. Cada animal possui sua área de vida (*home range*), que é toda a extensão do espaço onde ele desenvolve as suas atividades, enquanto aquela parte (menor) que é defendida é, então, o seu território. Vamos analisar três questões importantes: Qual é a vantagem de um

animal ser territorial? Que fatores influenciam a evolução da territorialidade? Por que alguns animais são territoriais e outros não?

A vantagem desse comportamento está em o animal conhecer bem determinada área, seu território. Isto facilita tanto a obtenção dos recursos necessários (otimiza o seu forrageamento) quanto proporciona mais chances de fuga para locais mais protegidos de seus predadores.

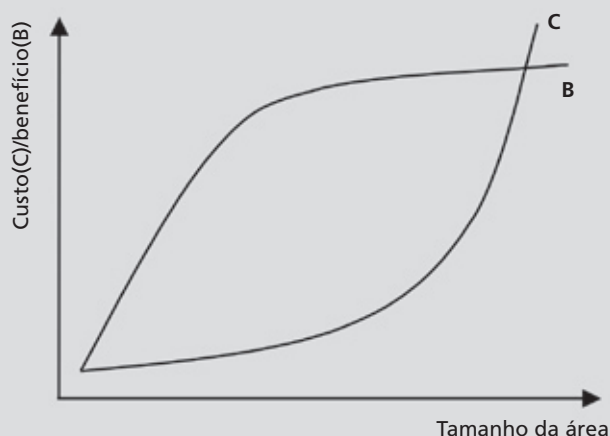
Nem todos os animais são territoriais, claro. Algumas espécies desenvolveram ou evoluíram esse comportamento, enquanto outras não. Por quê? Será que nem sempre é vantajoso ser territorial, ou será que muitos animais não conseguem evoluir esse comportamento?

Vamos pensar em dois pontos básicos dessa questão: o animal e a característica de seu recurso. Quanto ao animal, ele deve apresentar ou evoluir algumas características comportamentais ou morfológicas que viabilizem a defesa, com sucesso, do seu território. Além do comportamento agressivo, várias características morfológicas, como dentes potentes, chifres desenvolvidos, o próprio tamanho do corpo ou qualquer aspecto externo intimidatório que convença o oponente de sua força podem conferir boas chances de sucesso ao indivíduo na disputa por um bom território (e o alimento, espaço ou fêmea nele contido). Quanto ao recurso, existem duas condições importantes para a evolução da territorialidade em um animal. Primeiro, é preciso que o recurso seja relativamente escasso (normalmente com distribuição heterogênea ou em manchas), a ponto de ser vantajoso gastar energia para impedir que outros animais o utilizem. Segundo, é preciso que seja viável a defesa do território, isto é, os recursos devem ser defensáveis. Quando os recursos (uma espécie de presa, por exemplo) numa dada área representam um custo muito grande para serem defendidos – em relação aos benefícios advindos do seu uso ou consumo –, a defesa não é econômica ou energeticamente viável. Nesse caso, o organismo não terá vantagem líquida com esse território e, por isso, não deverá desenvolver o comportamento de territorialidade.

ATIVIDADE



3. No gráfico a seguir, mostre que tamanho de território seria mais vantajoso para um animal defender. Explique sua resposta em, no máximo, cinco linhas.



Veja a resposta comentada para esta questão no final da aula.

O PAPEL DA TERRITORIALIDADE NA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E NA REGULAÇÃO DE UMA POPULAÇÃO

Animais territoriais costumam demarcar áreas (os tamanhos das áreas dependem da oferta de alimento, da demanda do organismo e de sua capacidade de defendê-las) e, para isso, utilizam manifestações físicas agressivas, como lutas, vocalizações ou cantos intensos ou demarcações químicas, utilizando urina ou **FEROMÔNIOS** para afastar o outro indivíduo. Como cada animal tende a manter o outro a uma certa distância, este tipo de comportamento acaba acarretando uma distribuição aproximadamente regular dos indivíduos de uma população.

Animais que conseguem guardar, com sucesso, seu território, freqüentemente acasalam e criam sua prole, enquanto aqueles que não conseguem estabelecer e defender um dado território não são bem-sucedidos na reprodução. Isto é interessante, não? Você percebeu o que isto significa? Se somente parte de uma população, aquela cujos indivíduos têm êxito no estabelecimento de seu território, consegue reproduzir-se, então o comportamento de territorialidade pode regular o tamanho de uma população.

FEROMÔNIO (ou ferormônio)
Substância química produzida por um organismo e liberada no meio, que serve para comunicação dele com outros organismos de sua espécie.



ATIVIDADE

4. Por que dizemos que o comportamento de territorialidade desempenha um papel importante na abundância e na distribuição de uma população? Como ocorre? Elabore sua resposta utilizando as 15 linhas seguintes.

RESPOSTA COMENTADA

O tamanho da prole produzida pela população de uma espécie territorial ficaria limitado ao número de territórios existentes em uma área e aos recursos neles disponíveis. Isso evitaria ou reduziria o potencial de crescimento da população e, conseqüentemente, uma possível competição intra-específica. Dessa forma, tal tipo de população tenderia a ter seu tamanho ajustado à quantidade de recursos disponíveis (número de territórios). Veja que tal regulação deve-se, em boa parte, à limitação da taxa de natalidade (embora a mortalidade também contribua para a regulação) e que é tanto maior quanto mais densa é a população. Como esse comportamento influi no espaçamento entre os indivíduos, tal população tende a apresentar uma distribuição espacial uniforme (volte à Aula 5, para ler sobre distribuição espacial).

Vale lembrar aqui que o comportamento territorial se manifesta mais comumente para garantir recursos alimentares, território alimentar, mas existem também outros dois tipos frequentes de territórios, que são o território de acasalamento (para garantir parceiro de reprodução) e o de nidificação (para garantir um local específico para a reprodução e cuidado da prole).

COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA

A competição interespecífica, assim como a intra-específica, desempenha um papel tanto ecológico, regulando o tamanho das populações, quanto evolutivo, à medida que promove, por seleção natural, o aumento da eficiência dos indivíduos nas suas atividades e processos ligados à sobrevivência e à reprodução. Frequentemente, o resultado desse processo é o aumento da especialização ou do grau de especificidade (alimentar, por exemplo), e até da taxa de especiação (você encontrará nos Volumes 1 e 2 de Evolução explicações sobre processos e medidas ou taxas de especiação).

Quando indivíduos de duas espécies distintas estão competindo por recursos comuns e limitantes, podemos ter dois resultados mais comumente esperados, a exclusão competitiva de uma das espécies ou a sua coexistência através da partilha dos recursos. Vamos falar um pouco de cada uma dessas possibilidades.

EXCLUSÃO COMPETITIVA

A comprovação de que a competição desempenha um papel importante, como força ecológica e evolutiva na Natureza, tem sido um desafio para ecólogos ao longo de muitas décadas. Entretanto, já em 1934, um biólogo russo, G.F. Gause, realizou um experimento em laboratório que conseguiu demonstrar o papel da competição e contribuir decisivamente para o estudo da ecologia de populações e comunidades. Gause utilizou um desenho experimental semelhante ao realizado, mais ou menos uma década antes dele, pelo britânico Tansley, com plantas, e que serviu como um modelo importante para estudos posteriores sobre competição.

Gause criou, em laboratório, duas espécies de protozoários, *Paramecium aurelia* e *P. caudatum*, em condições isoladas ou misturando as duas espécies em um mesmo recipiente com quantidade constante de alimento. Quando os cultivos eram separados por espécie, as populações cresciam rapidamente dentro dos limites de seus recursos (crescimento logístico), mas, quando eram cultivadas juntas, apenas *P. aurelia* persistia crescendo (Figura 12.1).

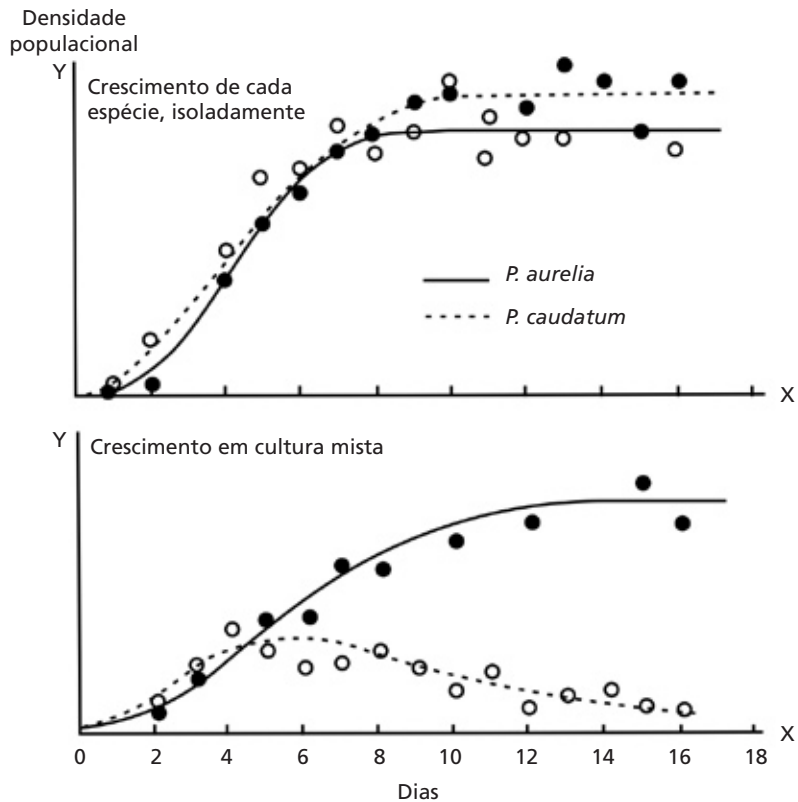


Figura 12.1: Curvas de crescimento das duas espécies de protozoários, quando mantidas isoladamente (gráfico superior) ou em culturas mistas (gráfico inferior). Baseado em Ricklefs (1990, p. 444).

Vários outros experimentos semelhantes foram feitos; um dos mais conhecidos foi o de Parker (1954), com duas espécies de besouro, *Tribolium confusum* e *T. castaneum*, que se alimentam de farinha. Parker descobriu que, dependendo das condições de criação (umidade e temperatura), uma espécie ou outra crescia mais e predominava no frasco, levando, eventualmente, à exclusão da outra espécie, como pode ser visto na **Tabela 12.2**.

Tabela 12.2: Resultados da competição entre duas espécies de besouros da farinha, *Tribolium confusum* e *T. castaneum*, criados em diferentes condições de temperatura e umidade relativa. Foram feitas 20 a 30 reaplicações de temperatura e umidade. Baseado em Ricklefs (1990, p. 444)

Porcentagem de disputas vencidas por:			
Temperatura	Umidade	<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
Frio	Seco	100	0
	Úmido	71	29
Moderado	Seco	87	13
	Úmido	14	86
Quente	Seco	90	10
	Úmido	0	100

O QUE ESSES EXPERIMENTOS PERMITIRAM CONCLUIR?

Analizando os resultados desses experimentos, os autores puderam concluir que, quando espécies utilizam recursos semelhantes e limitantes, tendem a competir e, em muitos casos, uma espécie acaba por excluir a outra. Este processo, no qual duas espécies não podem coexistir por muito tempo ocupando o mesmo nicho em um dado ambiente, é conhecido como “princípio da exclusão competitiva”. Este princípio tem sido contestado, inicialmente, por evidências de espécies com, aparentemente, o mesmo nicho coexistindo com outras. Em muitos desses casos, pesquisas mais detalhadas freqüentemente descobriram a existência de diferenças sutis na característica do recurso utilizado ou no modo de sua obtenção pelas diferentes espécies, o que faz com que seja possível a coexistência delas; e, sendo assim, não estariam utilizando o mesmo nicho. O detalhamento grande do nicho de uma espécie, incluindo muitas de suas dimensões (veja detalhes deste tópico na Aula 22), tem sido uma outra dificuldade para testar esse princípio, já que, teoricamente, a rigor, não existiriam sequer dois indivíduos (mesmo de uma só espécie) ocupando exatamente o mesmo nicho.

ATIVIDADE



5. De acordo com a relação que fizemos entre competição e nicho, diga em que situação você esperaria encontrar mais casos de competição, se entre espécies próximas ou distantes filogeneticamente? Elabore sua resposta nas cinco linhas seguintes.

RESPOSTA COMENTADA

Quanto mais próximas em parentesco, mais semelhantes as espécies tendem a ser em morfologia, hábito e comportamento. Daí, maiores são as chances de espécies de um mesmo gênero ou família competirem por recursos, embora isso não queira dizer que somente em espécies filogeneticamente próximas ocorra competição.

A COEXISTÊNCIA DE DUAS ESPÉCIES COMPETINDO POR RECURSOS

Como dissemos há pouco, parece comum o fato de duas ou mais espécies que vivem em uma mesma área apresentem pequenas diferenças nas suas características morfológicas e ecológicas, o que permitiria a sua coexistência. Como teriam evoluído tais diferenças? Alguns pesquisadores, principalmente a partir do artigo de James Brown, em 1956, relacionaram muitos exemplos de pares de espécies que apresentavam características, principalmente morfológicas, distintas quando estavam em simpatria (vivendo na mesma área) e maior semelhança quando em alopatria (vivendo em áreas distintas). Veja um exemplo na **Figura 12.2**. A hipótese de Brown é que as populações em simpatria estariam sofrendo forte pressão de competição interespecífica e que a seleção natural estaria favorecendo divergências em características morfológicas relacionadas com seu nicho. Isso permitiria a redução da competição entre elas. Quando em alopatria, tais populações não teriam esta seleção, pois não estaria havendo competição entre as espécies. Esse fenômeno ficou sendo chamado “deslocamento de caracteres”, uma vez que um ou mais caracteres morfológicos, principalmente, mas não somente, estariam sofrendo deslocamentos no sentido de reduzir a sobreposição de nicho nas espécies envolvidas. Muitos ecólogos, notadamente aqueles mais críticos do papel da competição na Natureza, contestaram a explicação dada sobre essa divergência de caracteres (hipótese de competição), acreditando tratar-se, por exemplo, de simples variação de características da espécie ao longo de sua distribuição geográfica, entre outras possibilidades (veja na Aula 4 de Evolução discussão sobre alopatria e evolução).

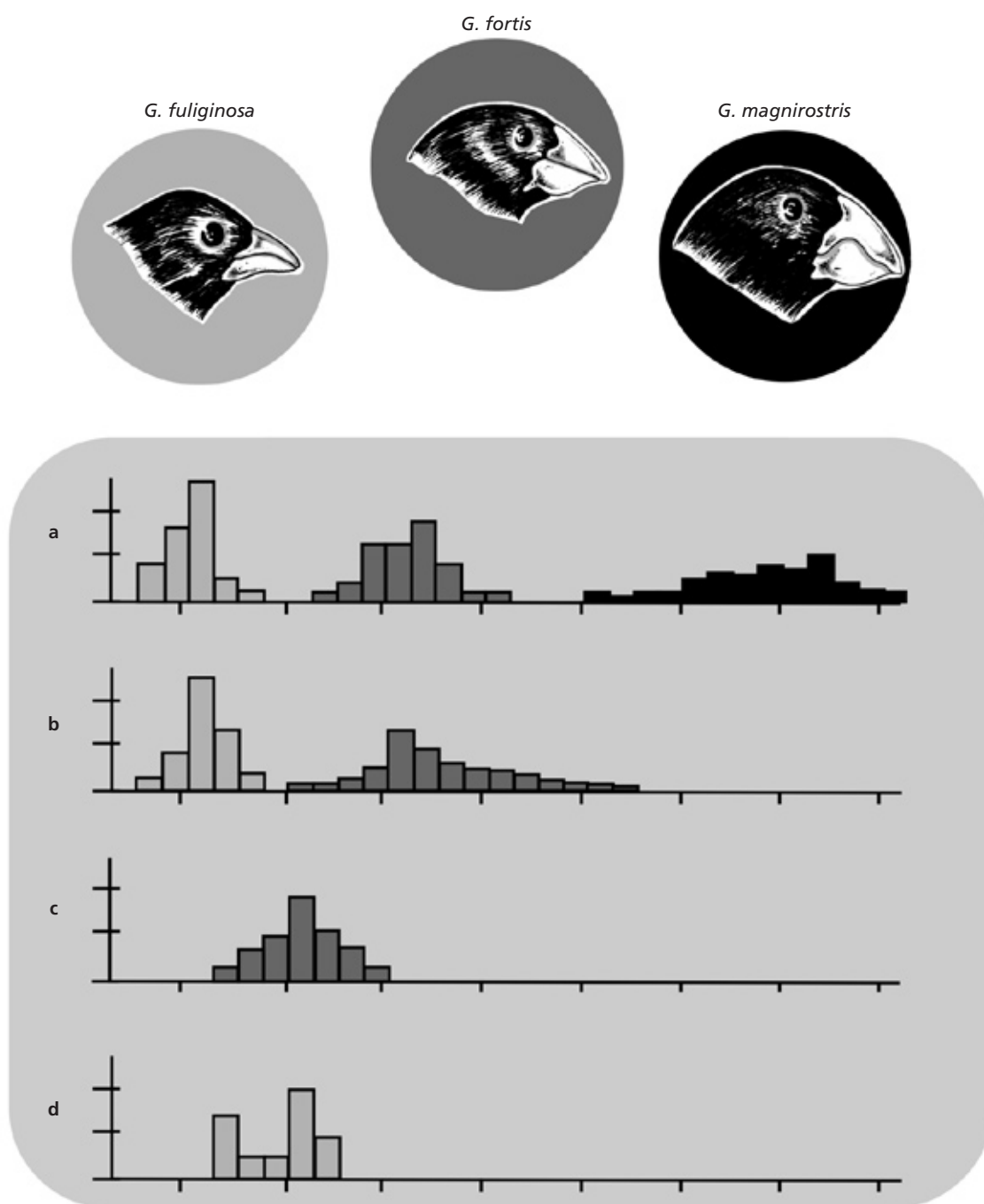


Figura 12.2: Onde ocorrem em ilhas isoladas (c e d), o tamanho dos bicos de *G. fuliginosa* e *G. fortis* é intermediário. Onde as duas ou três espécies de pássaros ocorrem juntas (a e b), o tamanho de seus bicos se diferenciam um do outro e também da espécie *G. magnirostris*. Baseado em Ricklefs (2003, pp. 347 e 361).

Durante algumas décadas, acumularam-se muitos estudos mostrando padrões distintos de utilização de recursos por espécies em uma comunidade, dentre os quais os tentilhões de Galápagos, nos quais a competição era usada como resposta lógica para esse e muitos outros padrões ecológicos encontrados na Natureza.

Por outro lado, foram publicados muitos artigos criticando o uso corriqueiro da competição para explicar muitos padrões na Natureza. Alguns autores, como Connell, chegam a ironizar, chamando “fantasma da competição passada” a explicação para tantos padrões ecológicos de espécies atribuídos à competição. Entretanto, parte considerável do problema deve-se à dificuldade de realização de testes para comprovar o papel da competição na diferenciação das espécies.

COMO ESTUDAR O EFEITO DE UMA ESPÉCIE COMPETIDORA SOBRE OUTRA?

Você já viu, nas Aulas 7, 8 e 9, como o aumento da densidade de uma população e, conseqüentemente, a competição (intra) entre os indivíduos interfere na sua taxa de crescimento. Como a competição interespecífica influenciaria na dinâmica das populações? A partir do modelo de crescimento populacional desenvolvido por Gause e Lotka (veja as curvas exponencial e logística de crescimento nas Aulas 8 e 9), Volterra, um matemático italiano, inseriu alguns elementos, de modo a representar, na equação, o efeito da competição de uma espécie sobre outra (interespecífica). Assim, a equação ficou sendo chamada de equação Lotka – Volterra, assim descrita:

$$dN/dt = rN(1 - K/N) \quad \left(-\alpha_{12}N_2 \right) \longrightarrow \text{(Fator de competição interespecífica)}$$

Veja bem: além do efeito regulador do aumento da densidade da população (retroalimentação negativa pela competição intra), agora existe também o efeito adicional, e negativo (note o sinal de menos na equação), dos indivíduos de uma outra espécie (competição interespecífica). Esta influência, negativa, que a espécie 2 exerce sobre a espécie 1, é expressa por um coeficiente (α_{12}) multiplicado pelo tamanho da população da espécie 2 (N_2), isto é, quanto maior o efeito individual

ou potencial de competição da espécie 2 (o seu valor de α) e maior o tamanho dessa população (N_2), maior a intensidade da competição interespecífica sobre a espécie 1.

Como você já viu, existem estudos experimentais de laboratório que demonstram o papel da competição interespecífica, como nos casos dos protozoários e dos besouros. Mas será que existem estudos mostrando exemplos de competição ocorrendo em populações naturais?

Em 1961, Connell mostrou evidências de que populações de duas espécies de cracas, *Balanus balanoides* e *Chthamalus stellatus*, possuem e mantêm suas distribuições em faixas distintas dos costões rochosos da Escócia, por diversos fatores, inclusive a competição entre elas. Segundo esse estudo, indivíduos adultos de *Balanus* ocorrem, principalmente, na região mais baixa entremarés, enquanto *Chthamalus* ocorre na faixa mais alta entremarés. *Chthamalus* não ocuparia faixas mais baixas de sua distribuição, pois sofreria interferência (competição direta) grande por parte de *Balanus*, além de pressão por parte de predadores, enquanto *Balanus* não conseguiria ocupar faixas acima (áreas mais expostas), porque seus indivíduos sofreriam ação forte da dessecação. Quando Connell removeu *Balanus* do costão, indivíduos adultos de *Chthamalus* rapidamente ocuparam seu lugar, onde naturalmente não ocorriam, indicando que *Balanus* impedia, por crescimento mais rápido e deslocamento das conchas de *Chthamalus*, o estabelecimento de *Chthamalus* nas porções inferiores do costão (competição por espaço). Assim, ambas as espécies manteriam segregação em sua distribuição espacial mediada por competição, predação (fatores bióticos) e dessecação (fator abiótico).

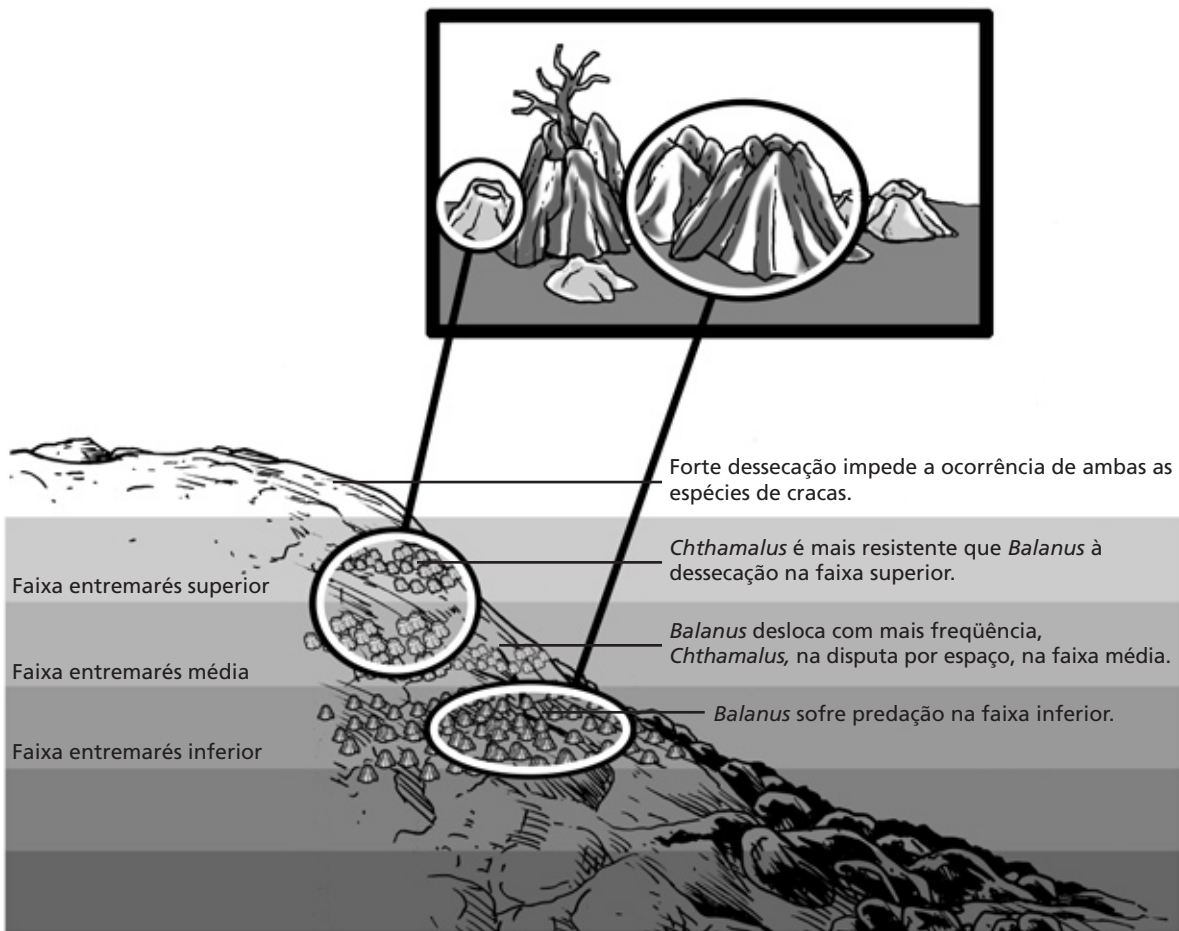


Figura 12.3: Distribuição de duas espécies de invertebrados de costão rochoso, *Balanus balanoides* e *Chthamalus stellatus*. Baseado em Ricklefs (2003, pp. 347 e 361).

A CONTRIBUIÇÃO DE ESTUDOS EM ILHAS

Ilhas apresentam, muitas vezes, fauna incompleta, isto é, ausência de algumas espécies que estão presentes em áreas continentais equivalentes. Espécies vivendo em ilhas frequentemente ocupam maior faixa de habitats e de recursos do que populações continentais da mesma espécie. A hipótese principal para explicar a mudança de comportamento dessas espécies é que, nas ilhas, elas ampliariam seus nichos graças a um relaxamento (liberação) competitivo.

Atualmente, muitos estudos experimentais procuram testar a existência de competição e o seu papel em uma comunidade, utilizando-se da remoção de uma espécie e analisando, posteriormente, os seus efeitos sobre o comportamento das demais espécies. Mas será que outras interações não afetariam, também, o resultado da competição entre duas

espécies? Sim. Vamos ver, inicialmente, como isso acontece com o auxílio de um experimento clássico, feito por um ecólogo americano, Robert Paine, em 1974.

Esse pesquisador estudou o papel de uma estrela-do-mar, *Pisaster*, que ocorre em um costão rochoso de uma península em Washington (EUA) sobre várias espécies de presas. Ao remover esta estrela-do-mar de uma área do costão, Paine verificou que o número de espécies de suas presas caiu de 15 para 8, como consequência da exclusão competitiva por espaço, principalmente por parte de cracas e mexilhões, sobre as outras espécies.

ATIVIDADE



6. Qual foi, então, o papel da estrela-do-mar, *Pisaster*, sobre a comunidade de espécies de costão? Elabore sua resposta em, no máximo, cinco linhas.

RESPOSTA COMENTADA

Seu papel foi o de regulação das cracas e mexilhões, espécies competitivamente superiores, sobre outras espécies do costão rochoso. A remoção da estrela-do-mar provocou o aumento das densidades dos primeiros, o que levou à exclusão competitiva de várias espécies menos competitivas.

Será que a competição ocorre, apenas, entre indivíduos de espécies de parentesco próximo (ver mais sobre parentesco e filogenia na Aula 2 de Evolução)?

Não. Por enquanto, é preciso ressaltar que existem muitas espécies que são distantes em parentesco (famílias, ordens ou filos diferentes), mas que possuem hábitos alimentares semelhantes. Por exemplo, sementes dispersas no chão são consumidas por pássaros, mamíferos, formigas, entre outros grupos. Portanto, poderemos detectar interações competitivas acontecendo entre estes distintos grupos.

COMPETIÇÃO E LARGURA DE NICHO

Como a competição está muito relacionada ao nicho da espécie, é sobre ele que vemos claramente maiores alterações decorrentes dessa interação. Como a tendência (como interação negativa) é a de que os indivíduos evitem a sobreposição dos recursos utilizados (espaço, alimento, horário de atividade etc.), ou seja, ocupem nichos cada vez mais distintos, ocorrem consequências distintas sobre o nicho, no caso de uma competição intra e interespecífica. Vamos ver, em termos teóricos, como acontece:

COMPETIÇÃO INTRA-ESPECÍFICA

À medida que a população cresce e aumenta a competição entre os indivíduos, há tendência de uma parcela cada vez maior da população utilizar recursos sub-ótimos (alimento ou habitats menos adequados), e faz com que o nicho da espécie fique mais largo, amplo.

COMPETIÇÃO INTERESPECÍFICA

Já no caso de indivíduos de espécies diferentes, haverá uma tendência, em cada uma das espécies, ao uso de uma parcela dos recursos e, conseqüentemente, à redução ou à especialização do nicho, de modo a reduzir a potencial competição entre elas.

ASSIMETRIA DA COMPETIÇÃO

Estudos sobre interações competitivas, realizados nas décadas de 1980 e 1990, têm mostrado que elas são mais freqüentemente assimétricas. Isso quer dizer que uma determinada espécie afeta mais intensamente uma outra do que é influenciada por ela, ou seja, as espécies possuem coeficientes de competição diferentes ($\alpha_{12} \neq \alpha_{21}$). Quando o efeito de um dos lados da interação é praticamente neutro, tal interação recebe o nome de amensalismo. São poucos os exemplos de amensalismo conhecidos na Natureza, entre os quais são citados os de interações alelopáticas entre algumas espécies de plantas (por exemplo, *Eucalyptus*) e entre microorganismos (*Penicilium notatum*).

QUAL É A IMPORTÂNCIA PRÁTICA DOS ESTUDOS DE COMPETIÇÃO PARA O HOMEM?

Entender como as espécies interagem, a influência que a competição exerce sobre a ecologia e a evolução das populações e das espécies é de extrema importância para conhecer como funciona a Natureza nos seus vários níveis de organização. A base teórica desse conhecimento é de fundamental importância para que o homem consiga manejar, com sucesso, espécies ameaçadas de extinção ou espécies de interesse econômico. Como exemplo de aplicação desse conhecimento, podemos citar: que espaçamento deve ser considerado em uma plantação de sementes de uma dada cultura ou num plantio de árvores para produção de madeira? Que quantidade de peixes ou camarões manter em um tanque, de modo a otimizar o crescimento e a produtividade dessas espécies? Esses valores (distância ou densidade) ideais serão aqueles que contribuirão para maximizar a densidade (ou biomassa) dos organismos, minimizando os efeitos negativos da competição entre eles. Desta forma, espera-se que propiciem uma produção líquida mais alta e economicamente viável do produto em questão. A elaboração de um modelo adequado de exploração, que seja economicamente viável e ecologicamente sustentável, necessita de bases sólidas de conhecimento sobre a natureza das interações ecológicas, entre as quais a competição.

CONCLUSÃO

A competição, definida como o uso comum de recursos limitantes, pode ser intra-específica ou interespecífica; acontece de maneira direta, envolvendo muitas vezes lutas, ou indireta, quando os indivíduos exploram os recursos, porém, sem confrontos. Pela própria definição, nota-se que a intensidade de competição está diretamente relacionada à semelhança dos nichos das espécies envolvidas. Em alguns casos, a competição, principalmente a intra-específica, seleciona nas espécies o comportamento territorial. Algumas observações e experimentos, de laboratório e de campo, têm mostrado evidências claras da importância da competição na Natureza. Competição parece desempenhar papel importante na regulação, distribuição e evolução das populações naturais.

ATIVIDADE FINAL

1. Escreva, em poucas palavras, a relação entre competição (intra ou inter) e as características ou padrões populacionais indicados a seguir:

a) Abundância populacional

RESPOSTA
Regulação do tamanho da população.

b) Distribuição espacial

RESPOSTA
Tendente a uniforme.

c) Territorialidade

RESPOSTA
É uma defesa de área para garantir recursos escassos/competição entre indivíduos.

d) Nicho alimentar

RESPOSTA
Tendência de ser maior quanto mais semelhantes são os nichos.

e) Deslocamento de caracteres

RESPOSTA
Ocorre como consequência da competição entre espécies diferentes.

f) Dimorfismo sexual

RESPOSTA
Ocorre como consequência da competição entre machos, dentro da espécie.

RESUMO

Iniciamos, nesta aula, a abordagem sobre interações ecológicas, começando pela interação denominada competição. Competição acontece quando dois ou mais indivíduos utilizam recursos (alimento, espaço, parceiro para reprodução etc.) comuns e limitantes, de tal forma que a sua utilização por parte de um indivíduo reduz a disponibilidade desse recurso, afetando negativamente o outro indivíduo. A ocorrência e a intensidade da competição estão relacionadas diretamente ao grau de sobreposição do nicho entre os indivíduos.

A competição pode ser direta, quando ocorrem confrontos ou manifestações agressivas, ou indireta, quando os indivíduos exploram recursos comuns sem exibir tais comportamentos. Ela pode ser ainda intra-específica, quando ocorre entre indivíduos da mesma espécie, sendo importante na regulação populacional, ou interespecífica, quando acontece entre indivíduos de espécies diferentes, o que pode permitir a coexistência pela especialização dos nichos das espécies envolvidas (deslocamento de caracteres) ou a extinção de uma das espécies (princípio da exclusão competitiva).

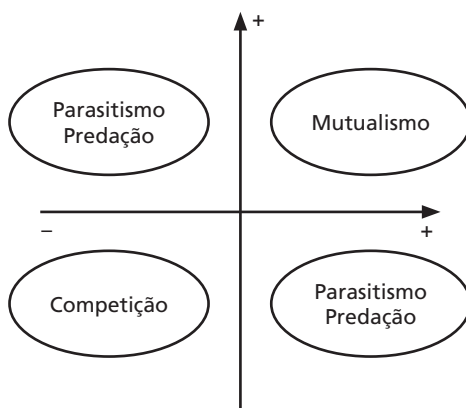
A territorialidade é um comportamento comum em muitas espécies animais e evolui, muitas vezes, em função da competição intra-específica por recursos limitantes que podem ser defendidos em territórios. Um modelo, derivado da equação de crescimento e regulação populacional, descreve o comportamento esperado de espécies em competição. Segundo o modelo, o crescimento de cada uma das espécies estaria regulado pela própria densidade dela (competição intra) e ainda pelo coeficiente de competição (α) da outra espécie, multiplicado pelo tamanho desta última espécie.

Vários experimentos de laboratório e evidências na Natureza têm demonstrado o papel relevante desempenhado pela competição. Entretanto, existem severas críticas ao poder de explicação da competição para muitos padrões na Natureza – o que torna bastante polêmico o assunto, que parece longe de ser resolvido.



RESPOSTAS

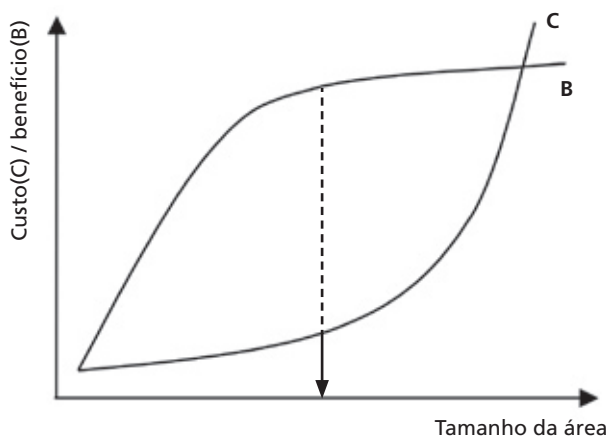
Atividade 1



O mutualismo (+,+) deveria ser representado em qualquer ponto no quadro superior direito. A competição (-,-), no quadro inferior esquerdo; predação ou parasitismo (+,-) devem ser representados nos quadros superior esquerdo ou inferior direito; o comensalismo (+,0) deve ser representado sobre qualquer ponto positivo da abscissa ou da ordenada; o amensalismo (-,0), sobre qualquer ponto negativo desses eixos.

Atividade 3

Como você poderá ver na figura a seguir, o tamanho de área mais vantajoso corresponderia àquele cuja área representaria a maior diferença entre o benefício obtido e o custo com a sua defesa, que se situaria na faixa de tamanho indicada pela seta.



Predação e parasitismo

AULA

13

Meta da aula

Apresentar conceitos e discutir o papel ecológico e evolutivo de predadores e parasitas em ecossistemas naturais e antrópicos.

objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Caracterizar predadores e parasitas em relação ao comportamento e às consequências sobre suas presas e hospedeiros.
- Descrever algumas estratégias de predadores e parasitas para maximizarem a obtenção de seus recursos; e de presas e hospedeiros para maximizarem sua sobrevivência.
- Exemplificar grupos de animais predadores, parasitas e parasitóides.
- Descrever como ocorrem as dinâmicas das interações predador x presa e parasita x hospedeiro.

Pré-requisito

É importante ter um bom conhecimento de evolução e seleção natural, que você encontrará, principalmente, no módulo de Evolução.

INTRODUÇÃO

Animais podem ser consumidores de plantas (herbívoros), de outros animais (carnívoros) ou de ambos (onívoros). Existem ainda aqueles que se alimentam de matéria orgânica morta (saprófagos). Vamos falar, nesta aula, sobre dois modos básicos de obtenção de alimento vivo (excluem-se, portanto, os saprófagos). Entretanto, dependendo da forma como esse alimento é obtido, das características das populações em interação e de seus efeitos recíprocos, classificaremos essas interações (do tipo +, -) em predação ou parasitismo.

PREDAÇÃO

Chama-se predação o fenômeno em que um indivíduo (predador) se alimenta de parte ou do outro organismo por inteiro (presa) de modo a levá-lo, normalmente, à morte. No exemplo da **Figura 13.1**, temos uma coruja que, com sua visão bem desenvolvida, localiza a sua presa (neste caso, um rato; mas lagartos e insetos também são presas usuais de corujas) e a captura com suas garras e bico poderosos.

Um predador geralmente apresenta várias características típicas:

- Possui tamanho maior que o de suas presas
- Mata a sua presa ao se alimentar
- Possui ciclo de vida mais longo que o de suas presas
- Utiliza, normalmente, vários indivíduos de presas para sua alimentação ao longo do dia ou de sua vida.



Figura 13.1: Coruja predando um roedor.

Ao longo do tempo evolutivo, predadores desenvolvem várias adaptações selecionadas à medida que essas lhes conferem mais eficiência na obtenção de seu alimento. Algumas espécies de predadores evoluíram para a caça individual, outros para a caça em grupo; alguns buscam ativamente suas presas, enquanto outros caçam por emboscada.

ATIVIDADE



1. Dê dois exemplos de animais que utilizam cada uma destas estratégias:

Exemplos

Caça individual	
Caça em grupo	
Caça ativa	
Caça por emboscada	

Descreva algumas adaptações de cada um dos animais, relacionadas a sua estratégia de caça:

[illegible]**RESPOSTA COMENTADA**

Leões e lobos caçam ativamente e em grupo. A captura de uma presa ocorre normalmente depois de muita perseguição, algumas vezes com fracasso ou domínio custoso de sua presa. Essas etapas da predação envolvem, com frequência, grande gasto energético, o qual é recompensado pela obtenção de presas de tamanho grande. Já corujas e falcões caçam individualmente. Muitas aranhas, associadas a flores e louva-a-deus, caçam individualmente, mas por emboscada. Levam, às vezes, muito tempo para obter uma presa, mas, por outro lado, gastam muito pouca energia enquanto a esperam, e mesmo durante a predação propriamente dita.

Veja bem, cada uma dessas estratégias envolve várias adaptações selecionadas para permitir, e mesmo maximizar, o sucesso do predador na captura de determinados tipos de presas. Por exemplo, um predador que caça individualmente deve ter uma presa menor que ele, pois, quando presas são maiores ou muito agressivas e fortes, talvez uma estratégia mais eficaz para os predadores seja a caça em grupo.

Algumas espécies que caçam dessa forma, como leões e lobos, apresentam, aliás, organização social com divisão de trabalho (caça). Um predador que caça ativamente pode utilizar presas não muito ativas, mas, por outro lado, predadores que usam presas bastante móveis (ativas) evoluem, muitas vezes, para a caça por emboscada. Um louva-a-deus, por exemplo, fica parado em um local estratégico, como uma flor, onde é freqüente a visita de presas, e aí as captura com suas patas dianteiras especializadas, sem precisar deslocar-se muito ou persegui-las. Como vamos ver adiante, os predadores evoluem várias adaptações na sua forma, comportamento e fisiologia, para maximizar (maior número possível) a obtenção de presas e o seu rendimento energético na predação.

Voltando ao exemplo do louva-a-deus, que caça por emboscada, uma de suas características adaptativas mais importantes é evitar que seja percebido pelas presas. Então, como ele poderia maximizar a sua predação? Que características de sua morfologia e comportamento poderiam ser importantes para isso? Existem muitas espécies de louva-a-deus que aguardam imóveis (comportamento) por suas presas sob ou sobre folhas e flores, às quais sua forma ou coloração é bem semelhante, de modo que as presas não o detectem ou identifiquem como um perigo iminente. Além disso, um louva-a-deus também tem seus predadores e, desta forma, sua semelhança com o substrato também reduziria as chances de ele próprio ser predado.

Você conhece outras estratégias?

Vamos descrever, em seguida, algumas outras estratégias utilizadas tanto para a caça por predadores quanto para a fuga por presas.

Camuflagem: diz-se que ocorre camuflagem quando um organismo possui coloração, forma e comportamento que fazem com que ele não seja percebido, fique camuflado ou críptico (“crypsis”) em seu ambiente (Figura 13.2). Assim, a mensagem de um animal camuflado é “eu não estou aqui”. Como já vimos, o louva-a-deus utiliza a camuflagem para aumentar as chances de obter suas presas e, ao mesmo tempo, para se defender. Já um lagarto, uma perereca ou uma esperança, de coloração esverdeada no meio de uma vegetação, fica dissimulado e pode escapar, por causa disso, de predadores. Um linguado, com sua coloração clara e corpo bem achatado, que fica acomodado no fundo do mar, encontra-se igualmente camuflado. Se características morfológicas são adaptadas para

que o indivíduo não seja visto, pode ser facilmente compreendido que também é essencial que tal indivíduo tenha pouco ou nenhum movimento, pelo menos por um determinado tempo. É interessante notar que muitos organismos noturnos utilizam-se da camuflagem como defesa durante o dia, já que, durante a noite, normalmente realizam suas atividades de alimentação e reprodução.

Figura 13.2: Ninfa de esperança camuflada.



Um exemplo clássico interessante é o do melanismo industrial. Nesse caso, algumas populações de uma mariposa (*Biston betularia*) apresentavam, proporcionalmente, mais indivíduos de cor melânica (cor derivada) em áreas industrializadas da Inglaterra, local em que a poluição enegrecia os troncos das árvores onde as mariposas repousavam; e mais indivíduos de cor clara (cor primitiva da espécie) em regiões não – poluídas daquele país, onde os troncos das árvores eram cobertos por líquens também claros. Kettlewell, em 1959, demonstrou experimentalmente que essas duas formas ou padrões de coloração das populações de mariposas conferiam aos seus indivíduos a camuflagem nos seus respectivos ambientes, o que lhes permitiam escapar de seus pássaros predadores. Este exemplo de camuflagem é um dos mais conhecidos na literatura, pelo fato de evidenciar, num tempo relativamente curto, entre outros motivos, a evolução de uma característica em uma espécie (mudança da cor das asas) como resultado da mudança ocasionada pela poluição industrial (redução dos líquens e enegrecimento dos troncos das árvores) e a seleção efetuada pelo predador (pássaros).

Aposematismo: é uma estratégia de defesa utilizada por organismos (ditos aposemáticos) que apresentam alguma característica química, ou mesmo morfológica, que os tornam impalatáveis ou perigosos para predadores potenciais. Além dessas características, tais organismos apresentam normalmente coloração bem conspícua, de modo a servir como aviso de sua identificação (coloração de advertência), facilitando o processo de aprendizado do predador (Figura 13.3). O predador, após uma experiência desagradável com esses organismos, memoriza as suas características externas (cor, cheiro, forma) e passa a evitá-los em outras oportunidades. No aposematismo, a mensagem que a presa manda a seu predador seria “veja-me, eu estou aqui e sou impalatável e perigoso; não tente me comer”.



Figura 13.3: *Bombina orientalis* é um anfíbio anuro aposemático.

Mimetismo: ocorre quando um organismo apresenta características morfológicas, químicas ou comportamentais que imitam um outro organismo ou alguma coisa de seu ambiente, de modo a enganar o predador, ou este à sua presa. Como a camuflagem, o mimetismo é uma estratégia extremamente comum de escape de predadores. A diferença básica é que, no caso do mimetismo, o predador visualiza a presa, mas não a percebe, não a identifica como tal. Ele é enganado pela presa que, por exemplo, se faz parecer (imita) com fezes de um pássaro ou com um outro organismo de uma outra espécie que é tóxica ou perigosa (aposemática) para ele. Repare que, no caso do mimetismo, ao contrário da camuflagem, não há, na maioria dos casos, restrição a movimentos por parte da presa, uma vez que, freqüentemente, ela está imitando coisas ou organismos que se mexem ou se movimentam.

Assim, no caso do mimetismo, a mensagem que o predador recebe da presa é “eu não sou eu; sou algo ou alguma espécie que você não come”. Em resumo, no mimetismo, o predador vê a presa, mas falha em reconhecê-la como tal.

Em geral, mimetismos são estratégias defensivas, mas existem alguns animais que utilizam tal estratégia para a obtenção de alimento (predação ou parasitismo), sendo, neste caso, denominado mimetismo agressivo.



ATIVIDADE

2. Será que você consegue, agora, diferenciar um mimetismo de uma camuflagem ou de um aposematismo? Nos exemplos a seguir, coloque M para mimetismo, C para camuflagem e A para aposematismo. Justifique cada classificação nas linhas abaixo:

() Mariposa de cor palha sobre folhas secas no chão.

() Mariposa com forma e cor de uma folha seca, em repouso em uma folha verde na planta.

() Lagarta de uma borboleta exibindo coloração vermelha, amarela e branca em seu corpo.

() Aranha sobre uma flor e com coloração apenas semelhante a esta.

() Lagarto ou uma cobra de mesma coloração que o substrato do seu ambiente.

() Perereca tóxica exibindo mancha vermelha bem forte na parte posterior de seu corpo.

RESPOSTA COMENTADA

Camuflagem ou coloração críptica, já que o indivíduo não deve estar sendo visto ou individualizado por predadores.

Mimetismo, pois a mariposa estaria imitando uma folha. Ela estaria sendo vista, mas estaria enganando um potencial predador, passando-se por uma folha morta.

Aposematismo, pois, possivelmente, a lagarta armazena substâncias tóxicas derivadas da planta que alimenta e evolui tal coloração de advertência. Caso não seja tóxica, tal coloração poderia ter evoluído em função de um mimetismo com outra espécie aposemática.

Camuflagem ou coloração críptica agressiva, uma vez que a aranha não estaria sendo percebida por visitantes dessa flor, que seriam predados, por ela.

Camuflagem defensiva ou agressiva, dependendo se for uma adaptação para a sua defesa contra predadores ou uma estratégia para evitar ser percebido por suas presas.

Aposematismo, o que significa que este animal estaria sinalizando, pela sua coloração de advertência, que ele representa um organismo não palatável ou perigoso a um potencial predador.

Mais algumas estratégias de defesas contra predadores

Existem muitas outras estratégias de fuga utilizadas por presas, como a anacorese (fuga para um local seguro, esconderijo), tanatose (fingir de morto) e o comportamento deimático (mostrar estruturas no corpo que assustem o predador e o deixem atônito tempo suficiente para empreender a fuga). É importante que você saiba que um animal pode ter várias defesas, que podem acontecer ao mesmo tempo ou que se sucedem à medida que as anteriores fracassam. Por exemplo, um gafanhoto marrom fica camuflado sobre folhas no chão, mas se é percebido e molestado por um predador, frequentemente abre suas asas anteriores, verdes, exibindo as posteriores, avermelhadas, de maneira a assustar o predador (comportamento deimático), o que lhe permite fugir.

Que conseqüências trazem a ação de predadores sobre suas presas?

Podemos discutir o papel da predação em termos ecológicos e evolutivos. O seu papel ecológico é percebido de maneira mais imediata quando o predador reduz o tamanho de uma população de presa; já o papel evolutivo resulta de um processo mais lento de acúmulo de mudanças adaptativas produzidas pela ação recíproca de predador e presa.

Quando um predador mata sua presa, ele está agindo como um fator de mortalidade sobre uma dada população de presas. Se a predação for tanto maior quanto for a densidade das presas, isto é, dependente da densidade, o predador poderá atuar como um regulador da população da presa, o que representa um papel ecológico importante que os predadores desempenham na Natureza. Possivelmente, quase todos os animais possuem, pelo menos, uma espécie de predador. Normalmente, uma espécie de presa possui várias espécies de predadores que apresentam diferentes taxas de predação sobre ela. Um predador pode influenciar bastante na existência ou intensidade de competição dentro ou entre populações de presas. A predação intensa sobre uma espécie competitivamente superior pode tornar possível a coexistência de uma ou mais espécies de presas inferiores em um habitat. Eles podem ser, então, o fiel da balança para essas espécies e, ao mesmo tempo, fator importante na diversidade de espécies da comunidade (ver experimento de Connell na Aula 12).

O papel de regulação populacional por predadores é extremamente importante, tanto em ecossistemas naturais quanto em agro-ecossistemas, ou mesmo em ambientes urbanos. A ausência de um predador, por exemplo, por extinção, pode levar uma ou algumas populações de presas a alcançarem densidades elevadíssimas causando, dependendo da espécie e do contexto, problemas sérios à economia (pragas agrícolas) ou à saúde humanas (vetores de doenças).

Assim, alguns predadores desempenham um papel – chave no equilíbrio e coexistência de boa parte das espécies que compõem a teia alimentar a que pertencem. A sua extinção pode acarretar o desequilíbrio (em cascata) de toda a cadeia ou teia trófica e provocar inclusive a extinção de espécies (você vai ver mais sobre esse assunto nas aulas sobre comunidades, nessa mesma disciplina).

COMO A POPULAÇÃO DE UM PREDADOR PODE REGULAR A POPULAÇÃO DE SUAS PRESAS?

Um predador, individualmente, mata e consome uma ou muitas presas na medida das suas necessidades energéticas. Quanto maior a densidade de presas, potencialmente, mais presas ele vai consumir, aumentando o número médio de presas consumidas por predador.

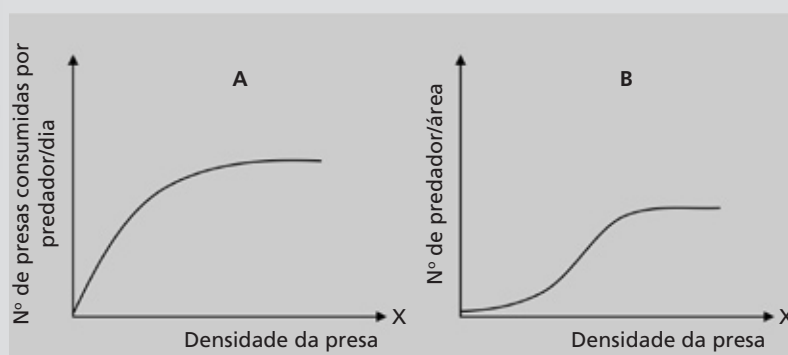
Chamamos isto de “resposta funcional” do predador em relação à presa. À medida que predadores consomem suas presas, crescem e se reproduzem, tendem a aumentar, também, a densidade de sua população, que se configura como uma “resposta numérica”.

Assim, predadores podem regular o tamanho populacional de suas presas por meio desses dois tipos de respostas: funcional e numérica.

ATIVIDADE



3. Nos gráficos a seguir, indique e explique, em três linhas, qual ilustra uma resposta funcional e qual representa uma resposta numérica do predador.



RESPOSTA COMENTADA

No gráfico A, quando aumenta a densidade da presa (eixo x), aumenta o número de presas consumidas por predador por dia, o que corresponde a uma resposta funcional (ou fisiológica) do predador. Já o gráfico B mostra que quando aumenta a densidade da presa, aumenta também a densidade (número por área) da população do predador, o que configura uma resposta numérica. Ambos os tipos de respostas são importantes para a regulação de uma população de presas, porém a funcional é a mais imediata.

MAIS SOBRE INTERAÇÃO PREDADOR X PRESA: DINÂMICA, OS CICLOS POPULACIONAIS E A ESTABILIDADE DA INTERAÇÃO

Predadores mantêm densidades de suas presas abaixo de seu limite ou capacidade de suporte do ambiente? O que produz e mantém as oscilações de densidades de predadores e presas? Serão elas estáveis? Vamos discutir um pouco sobre esses assuntos nos parágrafos a seguir.

A população de um predador exerce uma ação que tende a reduzir o tamanho da população de sua presa mas, à medida que a população da presa vai reduzindo, exerce, por sua vez, uma pressão que tende a reduzir também a população do predador. Isso resultaria em uma pressão de mortalidade menor sobre a população da presa, permitindo a retomada do seu crescimento populacional, e assim por diante. Esse processo dinâmico você já conhece como oscilação predador x presa ou ciclo predador x presa (**Figura 13.4**). Como cada população está mudando a sua densidade em resposta (após) à densidade da outra população, é esperada, sempre, uma defasagem nessa resposta. Esse processo, com resposta dependente da densidade (retroalimentação positiva e negativa), pode produzir ciclos relativamente estáveis e permitir a coexistência de ambas as espécies. Desta forma, embora esta relação seja considerada (+,-) e, para alguns autores, do tipo desarmônica, como pode ser visto, ela funciona, muitas vezes, como um processo de equilíbrio dinâmico e até de harmonia, uma vez que muitas interações podem perdurar por longo período de tempo.

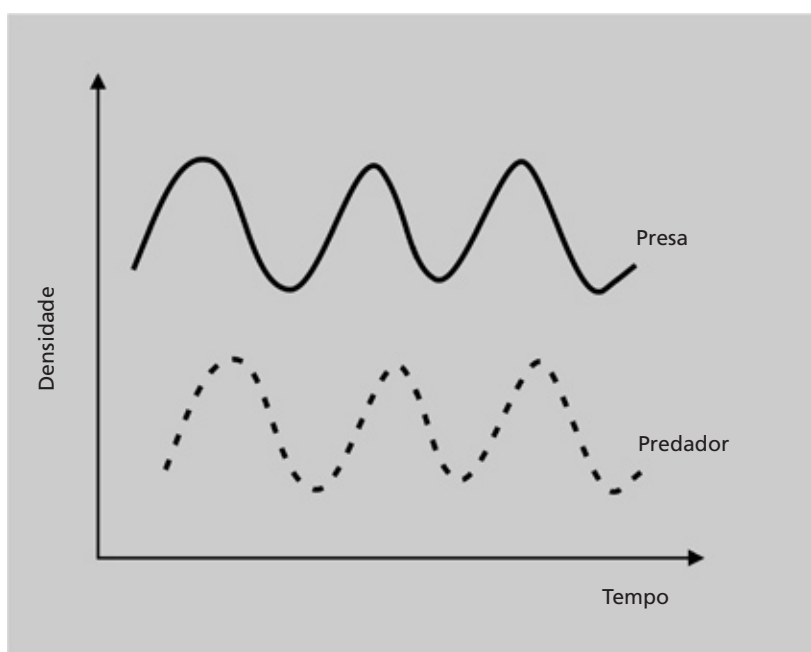


Figura 13.4: Padrão básico de oscilação numérica predador x presa.

**ATIVIDADE**

4. Procure um exemplo gráfico, em livros-texto, na internet etc. para ilustrar essas curvas de variação de densidades do predador e da presa.

RESPOSTA COMENTADA

Exemplos dessas situações são facilmente encontrados em livros-texto. Repare, em seu exemplo, se os patamares de densidade de predador e presa normalmente são diferentes e se há um retardo de tempo na resposta do predador. Este lapso de tempo deve variar bastante, dependendo da duração do ciclo de vida do predador e de sua presa. A dinâmica das curvas também pode variar com o tempo, tendendo a reduzir as suas amplitudes de variação, a mantê-las constantes ou, ainda, a aumentar tais oscilações, o que pode acarretar a extinção de uma ou de ambas as populações. Mas não pense que dinâmicas de predador x presa são quase sempre simples (bem ajustadas) como esse modelo apresentado. Como predadores respondem, normalmente, a diversas espécies de presas e vice-versa, as dinâmicas de cada uma das espécies são, muitas vezes, caóticas.

QUE OUTROS FATORES AFETARIAM A DINÂMICA PREDADOR X PRESA?

Uma primeira resposta para essa pergunta seria a eficiência do predador. Quanto mais eficiente o predador, espera-se que maior seja o impacto dele sobre a mortalidade e regulação da presa. O número de espécies de predadores também deve influenciar na dinâmica da população da presa, tornando a interação mais complexa com possibilidade, inclusive, de a competição entre os predadores afetar as dinâmicas e a estabilidade das várias espécies envolvidas. A heterogeneidade ambiental, como foi demonstrada por Huffaker (ver experimento de ácaros em laranjas, mais adiante) também exerce grande influência sobre a eficiência dos predadores e a estabilidade dos ciclos populacionais. Além desses fatores discutidos anteriormente, processos de emigração e imigração de indivíduos e a evolução de características adaptativas de ambos, predadores e presas, tendem a equilibrar essa interação.

Alguns experimentos de laboratório nos ajudam a entender que fatores, na Natureza, podem ser importantes na interação de predadores com suas presas. Um deles foi desenvolvido por Huffaker em 1958. Esse pesquisador procurou testar como algumas características influenciavam a eficiência e a estabilidade da interação entre predador e presa. Ele

fez, em laboratório, experimentos com duas espécies de ácaros (ambas partenogenéticas, isto é, reprodução uniparental ou assexuada), um fitófago e seu predador. Ele colocou algumas laranjas, como alimento do ácaro fitófago, em bandejas com 40 posições e as completava com bolas de borracha de forma e tamanho similares aos das laranjas. Os ácaros fitófagos somente podiam ocupar outras laranjas da bandeja flutuando por fios de seda, que eles produziam, carregados pelo vento, já que eram impedidos de sair delas rastejando pelo chão, pois as laranjas eram envolvidas por uma cera. Huffaker colocou 20 fêmeas do primeiro ácaro (presa) por bandeja e, depois de 11 dias, introduziu duas fêmeas do ácaro predador. Durante esse primeiro período de tempo, os ácaros fitófagos atingiram e mantiveram populações de cerca de 5 a 8.000 indivíduos por bandeja. Depois da introdução do predador, estes cresceram e logo dizimaram a população do ácaro fitófago, para em seguida também extinguirem-se. Entretanto, verificou-se que estava ocorrendo uma grande variação na quantidade de ácaros nas bandejas. Quando as laranjas (recursos) estavam próximas, facilitando a inspeção dos ácaros predadores, as populações de presas atingiam densidades baixas e eram extintas 20 a 30 dias após o início do experimento. Se essas laranjas eram expostas aleatoriamente na bandeja, as populações dos ácaros atingiam quantidades bem maiores, e não eram extintas antes de um mês do início do experimento. Dessa forma, ao dispersar as laranjas com os ácaros fitófagos, os predadores tinham mais dificuldades de colonização e predação sobre eles.

O passo seguinte foi dificultar ainda mais a dispersão do ácaro predador, colocando-se vaselina entre as laranjas, na bandeja, para servir como barreira ao deslocamento dos ácaros, já que estes caminham pelo chão para alcançarem as suas presas sobre as laranjas. Como resultado desse experimento, Huffaker conseguiu obter vários ciclos populacionais de presa x predador, que perduraram por cerca de oito meses.



ATIVIDADE

5.a) O que você pode concluir do primeiro experimento de Huffaker, quando ele deixa populações de ácaros por 11 dias sem a presença dos predadores?

b) Que analogia você poderia fazer dos experimentos com o que deve acontecer em interações predador x presa na Natureza?

c) O que você pode concluir dos vários experimentos de Huffaker em relação à interação presa x predador?

RESPOSTA COMENTADA

a) No primeiro experimento, ficou demonstrado que os ácaros fitófagos poderiam atingir densidades muito altas na ausência dos ácaros predadores, pois não havia outras restrições ao seu crescimento como, inclusive, a competição.

b) Ambientes terrestres ou aquáticos possuem muitas barreiras naturais (físicas, químicas ou biológicas) que variam no espaço e no tempo e interferem no forrageamento de predadores.

c) É possível concluir dos experimentos que fatores ambientais, que aumentem a heterogeneidade do ambiente, podem dificultar o forrageamento de predadores, ajudando o escape das presas e, conseqüentemente, elevando as chances de equilíbrio da interação presa x predador.

Fica claro, neste processo, que tanto o predador regularia a população da presa quanto a presa também, potencialmente, regularia a população do predador.

A HIPÓTESE DE HSS (HAIRSTON, SMITH E SLOBODKIN, 1960)

Herbívoros são regulados por seus predadores (carnívoros) ou pelos seus recursos (plantas)? A regulação ocorre de cima para baixo (predação) ou de baixo para cima (recursos)?

Esses autores elaboraram a seguinte hipótese: a vegetação é exuberante e raramente são observados herbívoros destruindo suas plantas. Como herbívoros não regulam as plantas, espera-se que a competição seja intensa em plantas que seriam limitadas por nutrientes. Herbívoros, por seu turno, teriam bastante alimento disponível, mas seriam controlados por carnívoros, que manteriam as populações de herbívoros em níveis baixos. Esse efeito é chamado de “efeito *top-down*” ou cascata trófica uma vez que o controle dos herbívoros pelos carnívoros afetaria, conseqüentemente, a interação dos herbívoros sobre as plantas. Assim, como os predadores afetam os níveis tróficos de cima para baixo, a produtividade das plantas afetaria também toda a cadeia (herbívoros e carnívoros) de baixo para cima e, por isso, este último efeito tem sido chamado de “efeito *bottom-up*”. Se um dado nível trófico é regulado de uma maneira ou de outra, isto é, pelo nível trófico acima ou abaixo, tem sido uma grande controvérsia; ao que parece, tem havido evidências empíricas para ambos os processos.

E em relação ao papel evolutivo dos predadores? Será que predadores matam suas presas aleatoriamente?

Possivelmente não, você concorda? Talvez presas doentes, menos experientes na fuga ou que estejam em local e momento de maior risco, sejam mais predadas. O que você pode deduzir disto? Pense: Como predadores atuariam como agentes de seleção natural de presas? É interessante notar que predadores contribuem para a seleção de características de presas que fogem, principalmente se estas estão na fase reprodutiva.

Algumas características das presas aumentam as chances de sua sobrevivência a predadores, enquanto que outras características tornam

as presas mais susceptíveis de serem encontradas e mortas. Com o tempo teremos, predominantemente, presas com aquelas características morfológicas e comportamentais que lhe conferiram maior sobrevivência. Então, o predador está agindo como um agente de seleção natural sobre as presas, selecionando as suas características e exercendo, assim, um papel importante sobre a sua evolução.

Como muitas das características de espécies de presas foram selecionadas por seus predadores, é possível identificar, genericamente, que tipo de predadores ela possui. Um animal que possui coloração críptica ou mimetismo para a sua defesa, possivelmente tem predador que se orienta visualmente. Já uma presa que desenvolveu musculatura forte nas pernas, para permitir uma fuga correndo, deve ter como predador um animal que caça através de perseguição.

ATIVIDADE



6. Exemplifique dois casos de cada uma dessas estratégias. Justifique suas escolhas.

RESPOSTA COMENTADA

Um lagarto ou uma mariposa com coloração críptica com seu substrato possui, frequentemente, como predadores, pássaros que são animais que têm uma visão desenvolvida (inclusive em relação a cores) para capturar suas presas.

Já uma anta possui corpo e musculatura bem fortes, o que lhe permite correr e lutar para fugir de predadores, como a onça.

CANIBALISMO: A PREDÇÃO INTRA-ESPECÍFICA

É um tipo de interação que ocorre quando um animal come um outro da sua própria espécie. Este comportamento é típico de situações onde há falta ou escassez de recursos (competição). Em situações de espaço ou alimento muito reduzidos, roedores costumam matar e comer seus próprios filhotes; o mesmo acontece com lagartas de algumas espécies de borboletas que, na presença de uma outra co-específica, matam

as mesmas. Este comportamento extremo pode ter evoluído como uma estratégia de sobrevivência através da eliminação de indivíduos competidores. Muitas espécies desenvolveram, ao longo do tempo, um mecanismo comportamental que permite o ajuste da sua reprodução, isto é, do tamanho de sua prole, os recursos disponíveis ou a sua capacidade de alimentar os filhotes.

PARASITISMO

Diferente da predação, o parasitismo é um modo de obtenção de alimento no qual um indivíduo (parasita) retira seu alimento de um outro indivíduo (hospedeiro) sem, normalmente, matá-lo. Comumente, o parasita é bem menor que seu hospedeiro, desenvolve-se sobre ou dentro de um ou poucos hospedeiros, possui ciclo de vida bem mais curto e fecundidade, muitas vezes, mais alta; é fisiologicamente dependente de seu hospedeiro.

Não raramente ficamos sabendo de casos de animais ou do próprio homem (geralmente crianças desnutridas) que morrem em decorrência de algum tipo de parasitismo. Entretanto, um ou poucos parasitas normalmente não matam seu hospedeiro. Isso acontece, geralmente, em situações especiais quando, de um lado, a infestação é bastante grande e, por outro lado, o hospedeiro não está em condições adequadas de saúde.

Os parasitas podem alimentar-se externamente ou internamente dos tecidos do hospedeiro, sendo chamados, respectivamente, de ectoparasitas (por exemplo, mosquitos, carrapatos, piolhos, pulgas) (**Figura 13.5**) ou endoparasitas (protozoários, vermes).



Figura 13.5: O carrapato é um ectoparasita de vários vertebrados, inclusive do homem.

Embora espécies de parasitas não matem diretamente os hospedeiros, elas podem torná-los vulneráveis a doenças ou à própria predação. Algumas espécies de parasitas modificam o comportamento de seu hospedeiro, facilitando a sua dispersão e perpetuação. Esse é o caso de um verme trematódeo que inicia seu ciclo de desenvolvimento dentro de formigas, interferindo no comportamento desse inseto, de modo a levá-lo para as partes apicais de ervas, em geral gramíneas, onde serão ingeridos por carneiros em atividade de pastoreio. No intestino do carneiro, o verme irá completar o seu ciclo de vida.

Assim como na predação, o parasitismo também pode ser importante para a evolução de características nas espécies em interação. Como a sobrevivência do parasita depende da sobrevivência do hospedeiro, há tendência de que parasitas minimizem o impacto negativo de sua alimentação sobre o desenvolvimento e a sobrevivência do seu hospedeiro.

OS PARASITÓIDES

Existe um grupo peculiar de animais, geralmente insetos, que possui muitas características fisiológicas de parasitas, mas que ao longo do seu desenvolvimento acabam sempre matando o seu hospedeiro: são chamados parasitóides. O termo denota bem que são organismos que se assemelham a parasitas, mas alguns autores consideram-nos como predatóides, já que, como predadores, matam outros animais.

MAS QUAIS SÃO ESSES ANIMAIS PARASITÓIDES E DE QUE MANEIRA ELES SE ALIMENTAM?

São, em geral, insetos de tamanhos variados, desde uma fração de milímetro até alguns poucos centímetros, que pertencem, principalmente, ao grupo das vespas e moscas. Fêmeas desses parasitóides colocam seus ovos sobre ou dentro de seus hospedeiros (**Figura 13.6a**) que são, normalmente, ovos, larvas (**Figura 13.6b**) ou pupas de outros insetos. As larvas, quando eclodem, alimentam-se, principalmente, das partes de reserva do seu hospedeiro, o que os mantém vivos e, muitas vezes, em atividade por um tempo para, depois, já na fase final de seu desenvolvimento, utilizar tecidos e órgãos vitais do hospedeiro, o que o leva, inevitavelmente, à morte.

Esse desenvolvimento é, muitas vezes, bem rápido, durando poucas semanas. Parasitóides possuem, freqüentemente, alta fecundidade e alto grau de especificidade (utiliza um número restrito de hospedeiros), o que,

aliado ao seu ciclo de vida curto, confere a esse grupo um potencial muito grande para efetuar a regulação populacional de seus hospedeiros. Por essas características, tais insetos têm sido utilizados no mundo, inclusive no Brasil, em programas de controle biológico de pragas agrícolas e de vetores de doenças no homem.

Geralmente, apenas as larvas possuem o hábito parasítico e os adultos são de vida livre e efêmeros.

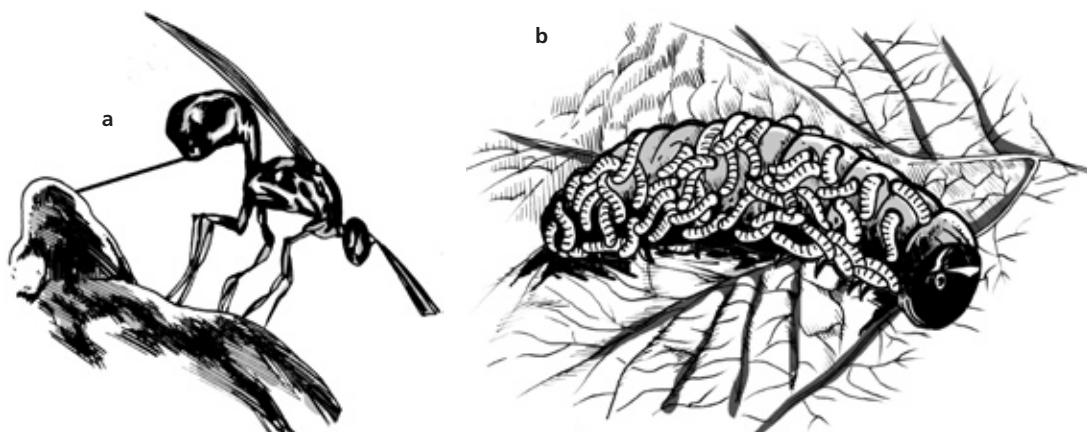


Figura 13.6: Fêmea de parasitóide mostrando seu longo ovipositor (a) e larvas de parasitóide recém – saídas do interior de seu hospedeiro, uma lagarta (b).

HERBIVORIA

Quando animais se alimentam de alguma parte da planta podem eventualmente matá-la mas, em geral, provocam apenas prejuízo a ela: perda de folhas, seiva etc. (**Figura 13.7**). Por isso, considera-se a herbivoria, em geral, um tipo de parasitismo, exceto, é claro, quando se trata de consumidores de sementes, já que, neste caso, como você verá adiante, são considerados predadores.



Figura 13.7: Dois exemplos bem distintos de herbivoria. (a) Besouros fitófagos e suas marcas de alimentação nas folhas. (b) Girafa.

Em muitos casos de animais herbívoros, cada indivíduo como, por exemplo, uma lagarta comendo folhas, retira uma pequena quantidade de recursos da planta. Causa, obviamente, prejuízo à planta, mas não a mata, a não ser em casos excepcionais de densa e continuada infestação sobre a mesma planta como, aliás, já vimos no caso de parasitas animais.

No caso de herbívoros de médio e grande porte como, por exemplo, mamíferos pastadores, primatas coletores etc., os indivíduos podem agir como predadores quando removem uma planta por inteiro ou como parasitas quando usam, apenas, parte dela. Embora pareça estranho classificar um desses animais herbívoros como parasitas, pois eles não teriam nenhuma semelhança morfológica ou fisiológica com parasitas típicos, seu papel ecológico (em termos de dinâmica de populações) pode se assemelhar mais a parasitas (invertebrados) do que a predadores.

Os impactos negativos de herbívoros, mesmo quando se trata de um pequeno invertebrado, parecem ser significativos sobre suas plantas hospedeiras. Embora os danos, muitas vezes, não sejam facilmente percebidos, plantas podem ser muito prejudicadas com o ataque de herbívoros. A presença, em muitas espécies de plantas, de espinhos, tricomas (defesas morfológicas), substâncias químicas tóxicas ou redutoras de digestibilidade como alcalóides, terpenos, taninos, ligninas etc são, para muitos cientistas, provas contundentes de que elas estão reagindo vigorosamente ao ataque de herbívoros. Dessa forma, os herbívoros estariam agindo como agentes de seleção natural, selecionando essas e outras características que seriam, portanto, adaptativas para as plantas. Embora freqüentemente não sejam percebidas grandes taxas de herbivoria na Natureza, é preciso ressaltar que muitas espécies de plantas, como também de animais, vivem em um ambiente bastante competitivo na Natureza, num equilíbrio dinâmico e tênue. Por isso, até pequenos impactos negativos sobre essas plantas podem significar a sua extinção local. Esse impacto de herbivoria, quando está ocorrendo sobre as folhas de uma planta, pode prejudicar o seu crescimento e, quando é exercido sobre suas flores ou sementes, pode resultar em diminuição drástica de sua fertilidade e recrutamento.

A PREDÇÃO DE SEMENTES: UM CASO ESPECIAL DE HERBIVORIA

Muitas sementes são consumidas por animais, às vezes ainda dentro do fruto, às vezes depois da sua dispersão, já sem a polpa ou vagem. Como uma semente é considerada um indivíduo de planta em potencial, seu consumo e morte são, dessa forma, classificados como um tipo especial de predação. Em termos ecológicos, o consumo de sementes por um animal é similar à predação de filhotes de um determinado animal. Predadores de sementes são agentes de mortalidade importantes sobre espécies de plantas de ecossistemas naturais, e muitos são considerados pragas sérias de culturas no campo ou de sementes já armazenadas (por exemplo, espécies de gorgulho do milho e besouro do amendoim (Figura 13.8).

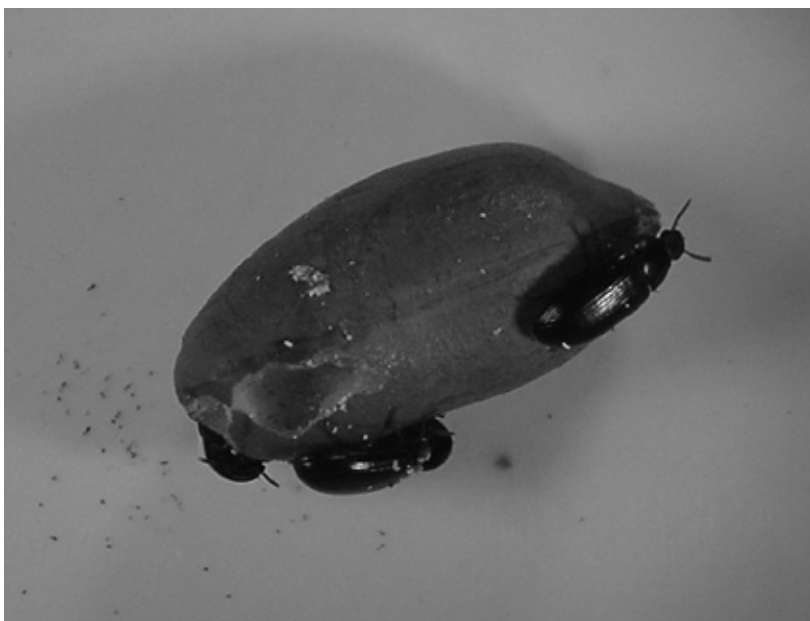


Figura 13. 8: Larvas (no interior) e adultos do besouro do amendoim (*Tenebrio sp.*) são predadores de sementes.

A importância de predadores de sementes sobre as plantas é tal que muitas características ou padrões que suas sementes apresentam, como quantidade, tamanho, dureza e substâncias químicas, são explicados pela pressão que esses exercem sobre elas.

Animais herbívoros frequentemente interagem com plantas de maneira ambígua, simultaneamente, tanto de maneira negativa (predação ou parasitismo), quanto positiva (polinização ou dispersão); sobre isso vamos falar mais detalhes na próxima aula.

CONCLUSÃO

Predadores, parasitas e parasitóides desempenham papel ecológico e evolutivo extremamente importantes na Natureza. Tanto as características morfológicas e comportamentais das espécies quanto a estrutura e dinâmica das comunidades e ecossistemas são bastante moldados por essas interações. Experimentos de campo e laboratório têm sido importantes para entender como essas interações acontecem na Natureza. Parasitóides se comportam de maneira intermediária, entre parasitas e predadores, e têm um papel relevante em ambientes naturais e agro-ecossistemas. A herbivoria é considerada tanto como uma forma de predação como de parasitismo, dependendo da parte da planta utilizada e dos efeitos sobre ela.

RESUMO

Foram descritas e discutidas aqui as interações do tipo +, - quais sejam, predação e parasitismo. Predadores, parasitas e parasitóides foram caracterizados de acordo com o modo como interagem e os efeitos que acarretam sobre suas presas e hospedeiros. O papel ecológico de regulação recíproca entre predadores e parasitas, em relação às suas presas e hospedeiros, foram estudados, assim como inúmeras evidências sobre a importância dessas interações na evolução de características morfológicas e comportamentais das espécies. Entre elas, destacaram-se o vasto repertório de estratégias usadas, tanto por predadores para obterem suas presas, quanto por presas para escaparem de seus predadores. Vimos, ainda, a dinâmica da interação predador x presa, tendo sido analisados um experimento e várias hipóteses a fim de contribuir para o conhecimento da maneira como essas interações acontecem e quais são seus efeitos sobre as populações e comunidades. Tipos de parasitas e parasitóides foram exemplificados e caracterizados quanto aos seus efeitos e importância potencial para o homem. A herbivoria, que se enquadra ora como parasitismo, ora como predação foi também mostrada como uma relação cuja importância na condição de agente de seleção natural sobre as plantas é ainda controversa.

ATIVIDADE FINAL

Complete o quadro a seguir com as características do predador em relação à presa, e parasita ou parasitóide em relação ao hospedeiro, levando em consideração os parâmetros listados.

PARÂMETROS	Predador/ presa	Parasita/ hospedeiro	Parasitóide/hospedeiro
Tamanho do corpo			
Taxa de crescimento da população			
Ciclo de vida			
Efeito sobre presa/hospedeiro			
Grau de especificidade			

RESPOSTA COMENTADA

PARÂMETROS	Predador/ presa	Parasita/ hospedeiro	Parasitóide/hospedeiro
Tamanho do corpo	Em geral, maior	Bem Menor	Menor
Taxa de crescimento da população	Mais lenta	Bem mais rápida	Mais rápida
Ciclo de vida	Mais longo	Bem mais curto	Mais curto
Efeito sobre presa/hospedeiro	Mata	Apenas prejudica	Mata, ao final do desenvolvimento
Grau de especificidade	Baixo	Médio a Alto	Médio a Alto



SITES RECOMENDADOS

Você encontrará farto material sobre interações, como vimos nesta aula, na internet, sob forma de textos com ilustrações, glossário e documentários. Procure, por exemplo, em www.insecta.tv, www.insecta.ufv.br (ver academia insecta), www.cupim.net, Ciência Hoje.

Mutualismo, comensalismo e coevolução

AULA

14

Metas da aula

Conceituar e exemplificar mutualismo e comensalismo, apresentando o papel dessas interações na Natureza; e introduzir o conceito de coevolução e discuti-lo no contexto de várias interações biológicas.

objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Caracterizar e exemplificar interações de mutualismo e comensalismo.
- Reconhecer que essas interações têm custos e benefícios e são dinâmicas.
- Conceituar coevolução.
- Identificar a coevolução em diversas interações e o seu papel na diversificação das espécies.

Pré-requisitos

É importante ter clareza dos conceitos sobre os diversos tipos de interações apresentados nas Aulas 12 e 13. Se você ainda tem dúvidas sobre a teoria de seleção natural, é bom rever as aulas sobre esse assunto, principalmente, no Módulo 2 de Evolução.

INTRODUÇÃO

Até aqui, você viu mais detalhadamente as interações em que, pelo menos, uma das populações envolvidas é prejudicada. Agora, vamos aprender um pouco mais sobre interações em que nenhuma das populações é prejudicada e nas quais pelo menos uma é beneficiada, casos de mutualismo (+,+) e de comensalismo (+,0).

MUTUALISMO: DEFININDO ALGUNS TERMOS

Mutualismo é toda interação entre espécies, usualmente duas, entre as quais haja benefícios mútuos. Alguns autores utilizam o termo “simbiose” para aquelas situações em que dois ou mais organismos estão vivendo fisicamente juntos, portanto abrangendo, além do mutualismo e do comensalismo, o parasitismo. Pianka (1994) considera simbiose apenas aquelas interações em que não há prejuízo para nenhuma das partes, ou seja, reserva o termo para o mutualismo e o comensalismo. Mesmo no mutualismo, não é necessário haver contato físico próximo, constante. Assim, mutualistas não seriam, necessariamente, simbiontes, embora muitos o sejam. Existe um amplo espectro de variação de mutualismos, desde interações facultativas ou eventuais com pouco contato físico, nas quais as espécies são independentes umas das outras e, quando juntas, trocam benefícios, às vezes chamadas de protocooperação, até interações obrigatórias, ou seja, aquelas com alto grau de interdependência, inclusive física, nas quais os indivíduos somente ocorrem em associação com seu mutualista. Para simplificar, vamos considerar, nesta disciplina, como em grande parte dos livros-texto de Ecologia, que todas as interações tipo +, + caracterizam mutualismo.

EXEMPLOS CLÁSSICOS DE MUTUALISMO

São conhecidos muitos exemplos de mutualismo na Natureza. Entre as associações mais conhecidas, podemos citar:

1. *Dinoflagelados (Protozoários) e cupins*: esses protozoários vivem e se alimentam no interior do intestino de muitas espécies de cupins, insetos da ordem Isoptera. Conseguem digerir a celulose, que é o principal componente da madeira na alimentação dos cupins. Com a ajuda desses microorganismos, os cupins conseguem utilizar com sucesso a madeira que consomem.

2. *Microorganismos e vertebrados herbívoros*: no rúmen, um dos compartimentos do estômago de muitos vertebrados (chamados ruminantes, como o carneiro e o gado), existem muitas bactérias e protozoários que utilizam as folhas consumidas por esses vertebrados e que, ao mesmo tempo, auxiliam-nos na digestão por intermédio do processo de fermentação.

3. *Algas e fungos = liquens*: os liquens constituem uma entidade taxonômica à parte, embora se trate de uma associação (intensa) entre dois organismos, um produtor (alga) e um consumidor (fungo). Existem muitas espécies de fungos que incluem, na superfície de seu corpo, uma camada superficial de algas. O fungo ganha da alga a fotossíntese. A vantagem para a alga ainda não está esclarecida, mas o fato de haver espécies que são raras em vida livre sugere alguma vantagem na associação. Essa associação permitiria tanto ao fungo como à alga ampliar seus nichos, ocupando áreas que eram indisponíveis para esses táxons (fungo ou alga) isoladamente. Entretanto, não é descartada a hipótese de que as algas sejam “capturadas” e exploradas pelos fungos sem recompensa, o que levaria a uma redefinição dessa interação como parasitismo.

4. *Anêmona do mar e paguro (crustáceo semelhante a um carangueijo, também chamado bernardo eremita ou ermitão)*: as anêmonas vivem sobre os paguros, suas células urticantes protegem o paguro, enquanto este ajuda a anêmona a se deslocar (dispersão), facilitando o seu forrageamento.

5. *Bactérias e raízes de leguminosas*: entre essas bactérias, é conhecida a *Rhizobium*, que forma nódulos em raízes de leguminosas e fixa nitrogênio, produzindo compostos nitrogenados que são assimilados por muitas delas, as quais, em troca, fornecem às bactérias substrato e matéria orgânica para sua sobrevivência.

6. *Raízes de plantas e fungos = micorrizas*: algumas espécies de fungos (Basidiomicetos) associam-se a raízes de plantas, formando estruturas conhecidas por micorrizas. Essa associação é facultativa, visto que tanto o fungo quanto a planta podem completar seu ciclo

de forma independente um do outro. Entretanto, em associação, esses fungos requerem o carbono de carboidratos solúveis, diferentemente dos seus parentes de vida livre que são decompositores de celulose. Logo, os fungos recebem o carbono das plantas e fornecem a elas minerais, comprovadamente fósforo, nitrogênio e cálcio.

7. *Pássaro palito e crocodilo*: o pássaro alimenta-se de restos alimentares e de vermes retirados da boca do réptil, desempenhando nele limpeza.

8. *Plantas e polinizadores e dispersores*: muitos animais buscam seu alimento em flores (néctar ou pólen, **Figura 14.1**), frutos ou sementes de diversas plantas. Quando a planta é prejudicada com essa interação, trata-se de parasitismo ou predação, como já vimos na aula anterior. Porém, quando a planta obtém benefício, o quadro já pode ser diferente, vamos ver como.

Se um animal visita flores, principalmente de uma espécie, e, em sua visita, realiza a polinização dessas flores, ele deve ser considerado um agente importante na reprodução da planta. Se esse animal, mesmo com eventuais danos sobre a planta, representa um benefício líquido significativo para ela, então deve-se considerar que tal interação é do tipo mutualismo. Assim, a definição do tipo de interação dependerá do balanço entre custo e benefício para cada uma das espécies de plantas e animais envolvidas na interação.

(a)

(b)



Figura 14.1: A mosca (a) e a mariposa (b) são exemplos de insetos visitantes de flor. Elas podem estar realizando a polinização dessas plantas ou, apenas, pilhando alimento nelas.

DE UM VISITANTE A UM POLINIZADOR: A SÍNDROME DE POLINIZAÇÃO

Quando um animal visita flores de muitas espécies distintas, leva, muitas vezes, pólen de uma espécie de planta para outra de espécie diferente, o que não resultará em polinização/fecundação ou produção de sementes. Espécies assim são chamadas visitantes, mas não podem ser consideradas polinizadoras. Desta forma, quanto menor o número de espécies de plantas que o animal visite, maior a probabilidade de ele deixar pólen de uma espécie no estigma da flor da mesma espécie e, por consequência, realizar com sucesso a polinização.

Como este processo poderia acontecer na Natureza? Será que é o animal que escolhe a planta, ou são as plantas que selecionam, em alguns casos, as poucas espécies animais que as visitam?

Estamos vendo que as plantas podem ser beneficiadas por visitas de poucas espécies de animais, visitantes especializados ou fiéis a determinados grupos de plantas. E quanto aos animais? Eles também poderiam ser beneficiados com essa especificidade, tendo um comportamento de busca e forrageamento em um grupo limitado de espécies de plantas. Pense um pouco a respeito!!!

Muitas espécies de animais têm sua eficiência na obtenção de alimento (néctar ou pólen) aumentada quando possuem espectro mais restrito de flores que visitam. Algumas espécies aprendem, fisiológica e evolutivamente, a procurar determinadas flores e desenvolvem, ao longo do tempo, capacidades de busca e habilidade de obtenção do seu alimento flor que selecionam. Esse processo evolutivo faz com que haja uma tendência de flores com determinadas características relacionadas à forma (tubular, aberta), à posição na planta, à cor, ao cheiro etc. serem polinizadas, principalmente, por animais que reúnam características adaptadas à percepção e à exploração de flores com essas características. O conjunto dessas características nas plantas, que estão relacionadas ao processo de polinização por determinado grupo animal ou mesmo por um agente abiótico, denomina-se síndrome de polinização. Veja, na **Figura 14.2**, alguns exemplos de flores representando diferentes síndromes.



Figura 14.2: Alguns exemplos de síndromes de polinização. (a) Leguminosa com guia de néctar. (b) As orquídeas possuem pétalas diferenciadas e atraem insetos especializados (abelhas) que fazem a sua polinização e (c) Leguminosae apresentando flor com anteras sésseis e agrupadas que liberam pólen depois de uma vibração sobre elas, feita por abelhas.

ATIVIDADE



1. Relacione algumas características florais com síndromes e seus respectivos agentes de polinização.

- a. Flor aberta, diurna, cores vivas (amarelo, roxo), anteras sésseis e agregadas, abertura poricida, sem néctar.
 - b. Flor tubular, diurna, cores vivas (vermelha), muito néctar.
 - c. Flor em forma de pincel ou campânula, crepuscular ou noturna, creme ou branca, muito néctar, odor de material em fermentação.
 - d. Flor tubular ou tipo estandarte com pétalas modificadas (uma delas com guia de néctar), diurna, cores diversas, produção média de néctar.
 - e. Flor aberta ou tubular, cor opaca às vezes quadriculada, abertura da flor diurna ou noturna, sem néctar, odor que lembra proteína degradada (podre).
 - f. Flor tubular (isolada ou reunida em inflorescência), diurna, cores vivas (amarelo, vermelho), néctar escondido e em pequena quantidade.
 - g. Flor tubular, noturna, cor branca ou opaca, pouco néctar está escondido em estruturas da flor, odor forte e adocicado.
- () Abelhas médias e grandes (melitofilia).
 - () Borboletas (psicofilia).
 - () Morcegos (quiropterofilia).
 - () Pássaros (ornitofilia).
 - () Moscas (miiofilia ou sapromiiofilia).
 - () Abelhas pequenas (melitofilia).
 - () Mariposas (falenofilia).

RESPOSTA COMENTADA

(a) Abelhas médias e grandes (melitofilia). Muitas espécies de abelhas são especializadas em retirar pólen por intermédio da vibração das anteras sésseis de flores, principalmente, amarelas ou lilás.

(f) Borboletas (psicofilia). Borboletas buscam alimento em flores com coloração viva, geralmente tubulares, das quais retiram néctar ou pólen.

(c) Morcegos (quiropterofilia). Esses animais noturnos buscam flores com antese e odor noturnos que possuem, em geral, cores incospícuas e produzem muito néctar.

(b) Pássaros (ornitofilia). Pássaros, como beija-flores, utilizam flores com cores vivas e, através de sucessivas visitas, retiram néctar suficiente para satisfazer as suas necessidades.

(e) Moscas (miiofilia ou sapromiiofilia). Moscas são atraídas pelo odor das flores, muitas vezes similar a material em fermentação.

(d) Abelhas pequenas (melitofilia). Muitas espécies de abelhas são orientadas pelo odor das flores e por sinalizações (guias de néctar) presentes em espécies de orquídeas e leguminosas, entre outras.

(g) Mariposas (falenofilia). Esses insetos noturnos buscam seu alimento (néctar) em flores, geralmente, tubulares, de coloração opaca, atraídos pelo seu odor.

FRUGIVORIA E DISPERSÃO

Há muitas espécies de pássaros e morcegos que se alimentam de frutos. São, portanto, frugívoras. Algumas espécies utilizam especificamente sementes para alimentação. Quando um animal, ao consumir frutos ou sementes, preda alguns desses, frutos ou sementes e dispersam outros, contribui para o recrutamento da planta e, assim, deve ser considerado um dispersor, e a sua relação com a planta deve ser caracterizada, potencialmente, como mutualismo. Da mesma forma que, na associação polinizador – planta, os frugívoros e suas plantas evoluem características, ajustam-se um ao outro, na medida em que essas aumentam a eficiência da interação e, por conseguinte, as chances de sobrevivência de ambos os lados da interação. Cada conjunto de adaptações, relacionadas a um determinado grupo animal, denominamos síndrome de dispersão. Frutos coloridos e carnosos atraem pássaros (ornitocoria é o nome dado à síndrome de dispersão por pássaros), outros de coloração verde (pouco atraente), mas exalando forte cheiro,

principalmente à noite, atraem morcegos (quiropterochoria). Esses frugívoros freqüentemente consomem os frutos e abandonam as sementes em áreas diferentes e, às vezes, distantes da área original da planta, o que caracteriza dispersão. Muitos roedores são também dispersores extremamente importantes. Eles podem preda várias sementes, e algumas espécies de plantas dependem, unicamente, deles para dispersar suas sementes. A dispersão acontece quase sempre casualmente. Esquilos (também chamados, no Brasil, caxinguelês ou serelepes), por exemplo, armazenam uma grande quantidade de sementes enterradas no solo; comem, posteriormente, uma parte delas; e abandonam uma outra parte considerável. É graças ao excesso de reserva e, talvez, ao esquecimento dos esquilos, que a planta faz o recrutamento de sua população por sementes “plantadas” por esses roedores. A estratégia de muitas espécies de plantas consiste em produzir um número grande de sementes, suficientes para saciarem os roedores (ou outros dispersores) e, ainda, restarem outras para o recrutamento de novos indivíduos de sua população.

Esse processo de dispersão é fundamental para a manutenção de populações de plantas na Natureza. Por isso, o papel dos dispersores nesse processo é crucial. Sem eles, os frutos cairiam debaixo de sua planta mãe e fatalmente morreriam por falta de nutrientes ou por ataque de predadores (não dispersores) e patógenos. Assim, a dispersão é um processo importante na estrutura e na dinâmica espacial de populações e comunidades vegetais.

Na **Figura 14.3**, você pode ver alguns exemplos de frutos/sementes que são consumidos e dispersos por animais.

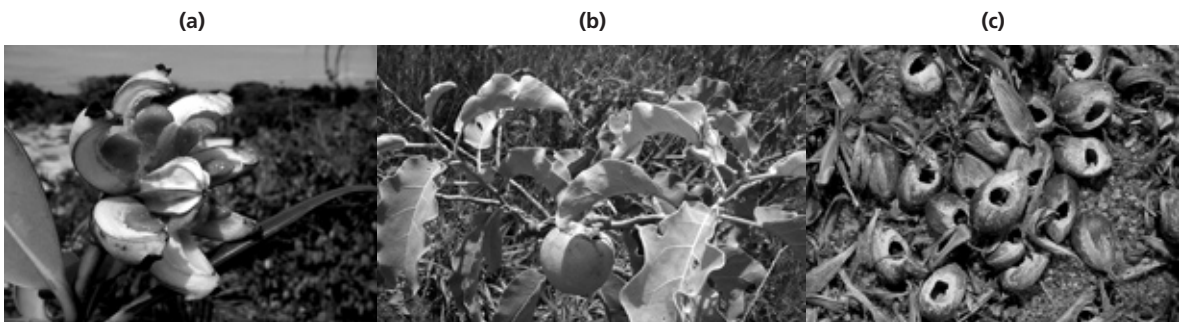


Figura 14.3: (a) Fruto aberto de *Clusia* expondo suas sementes que são consumidas por pássaros. (b) Fruto verde de *Solanum* que é consumido e disperso pelo lobo-guará e (c) Sementes de uma palmeira predadas por um roedor.

O CASO DAS ERVAS-DE-PASSARINHO

As ervas-de-passarinho são plantas parasitas ou hemiparasitas que vivem sobre outras plantas, sugando-lhes a seiva elaborada (espécies parasitas) ou bruta (espécies hemiparasitas). Como o próprio nome sugere, elas dependem de pássaros frugívoros para realizar a sua dispersão. Um grupo de espécies de erva-de-passarinho possui frutos bem pequenos, que são comidos em grande quantidade por pássaros, que os eliminam, mais tarde, pelas fezes. Outro grupo de ervas possui frutos bem maiores. Tais frutos são retirados, às vezes engolidos, manuseados pelo bico do pássaro e, depois de extraída a sua polpa, expelidos. As sementes desses frutos têm uma substância viscosa na sua base, que se prendem ao bico do pássaro, fazendo com que este esfregue seu bico contra um galho. A semente frequentemente fica presa no galho, que se torna hospedeiro da plântula que em breve nascerá. Note que, na ausência de pássaros, o destino de seus frutos e sementes seria o solo, local impróprio para sua germinação e desenvolvimento.



Muitas espécies de plantas são polinizadas ou dispersam seus frutos e sementes pelo vento, e este fator, abiótico, seleciona, nessas plantas, características que, em conjunto, facilitam a fecundação da flor (síndrome de anemofilia) ou a dispersão e a germinação dos frutos e sementes (síndrome de anemocoria). Entre as características selecionadas, podemos citar a grande quantidade de pólenes, que se desprendem facilmente da flor e são carregados pelo vento, e estruturas, no fruto ou na semente, que permitem que as sementes sejam carregadas por esse agente de dispersão. É importante ressaltar, entretanto, que, nesses casos, não se trata de uma interação, pois o vento é um fato abiótico.

ATIVIDADE



2. Faça a correspondência entre algumas das características apresentadas por frutos e sementes com os nomes de alguns animais (ou agentes abióticos) e suas síndromes de dispersão.

- a. Sementes pequenas com apêndices (elaiossomas) com substâncias oleaginosas.
- b. Fruto carnoso, verde ou creme, forte odor noturno.
- c. Fruto carnoso, cores vivas (vermelho), odor normal e diurno.
- d. Frutos pequenos reunidos em infrutescências, coloridos, substância pegajosa aderida às sementes.
- e. Frutos ou sementes leves, secos (sem polpa), sem cor chamativa, com estruturas planadoras.

f. Frutos ou sementes leves, secos, sem cor chamativa, com estruturas como ganchos.

g. Frutos grandes ou médios, com polpa carnosa ou quase inexistente, cores variadas, sementes às vezes grandes e protegidas por casca dura.

() Pássaros (ornitocoria).

() Vento (anemocoria).

() Pele do corpo de um animal (epizoocoria).

() Mamíferos roedores (mamalocoria).

() Formigas (mirmecocoria).

() Pássaros (ornitocoria).

() Morcegos (quiropterocoria).

RESPOSTA COMENTADA

(d) Pássaros (ornitocoria). Frutos coloridos, pequenos, com substância pegajosa (como o de ervas-de-passarinho) são utilizados por muitas espécies de pássaros que, freqüentemente, possuem comportamento que facilita a dispersão dessas plantas.

(e) Vento (anemocoria). Muitas espécies de plantas apresentam frutos ou sementes que, em vez de recompensa (polpa carnosa), possuem estruturas planadoras adaptadas para dispersão pelo vento.

(f) Pele do corpo de um animal (epizoocoria). Frutos ou sementes secos, com ganchos, que são adaptações para aderir ao corpo do animal, em geral, de médio e grande porte, que os dispersam involuntariamente.

(g) Mamíferos roedores (mamalocoria). Muitos desses animais são importantes consumidores de frutos e são capazes de quebrar sementes duras para seu consumo imediato ou depois de armazená-la.

(a) Formigas (mirmecocoria). Muitos desses insetos são atraídos e utilizam sementes com elaiossomas e carregam ("plantam") estas para seus ninhos.

(c) Pássaros (ornitocoria). São os principais animais diurnos que se alimentam e dispersam frutos conspícuos e carnosos (muito alimento).

(b) Morcegos (quiropterocoria). Procuram frutos inconspícuos com odor forte, noturno.

ASSOCIAÇÕES MUTUALÍSTICAS ENTRE FORMIGAS E PLANTAS

Você já viu que plantas podem apresentar características para atração de seus visitantes e oferecem como recompensa o néctar ou o pólen. O néctar é produzido por nectários dentro ou ao redor da flor. Mas existem várias espécies de plantas que possuem nectários, que se localizam principalmente nas folhas (geralmente novas) ou ainda próximos das flores, denominados extraflorais (**Figura 14.4.a**), cujo papel é atrair e cativar alguns insetos, principalmente formigas.

Estranho, não? Plantas produzindo alimento para formigas? Aposto que o que você ouviu e leu até hoje era que formigas são inimigas devoradoras de plantas, verdadeiras pragas. De fato, muitas espécies de saúva são terríveis pragas, desfolhando muitas plantações. Mas lembre-se de que existem milhares de espécies de formigas e que apenas algumas delas, como as saúvas, são pragas importantes.

Mas vamos voltar a falar sobre as formigas e os nectários extraflorais. Formigas se alimentam do néctar produzido por esses nectários e, muitas vezes, constroem seu ninho e reproduzem-se na própria planta ou proximamente a ela. Em troca desses benefícios, as formigas tendem a proteger sua planta hospedeira, repelindo insetos fitófagos, ou ainda plantas potencialmente competidoras. Existem muitos estudos demonstrando a relação mutualística entre essas plantas que possuem nectários extraflorais e as formigas.

Existem, ainda, plantas com outras estruturas adaptadas à interação com formigas. Algumas são modificações como verdadeiras bolsas no pecíolo ou na lâmina foliar, denominadas domátias. As embaúbas, plantas do gênero *Cecropia*, tão comuns em áreas alteradas como capoeiras ou clareiras de florestas, apresentam na base do pecíolo uma estrutura denominada triquillum, que produz os corpúsculos müllerianos (**Figura 14.4.b**). São pequenos bastões brancos que brotam na base do pecíolo de suas folhas mais jovens. Esses corpúsculos, ricos em carboidratos, são sistematicamente capturados por formigas, principalmente do gênero *Azteca*, que os levam para dentro dos seus ninhos, que se localizam nos entrenós ocos da própria planta. Embaúbas, portanto, fornecem casa (abrigo) e comida (corpúsculos) para as formigas. As formigas, muito agressivas, por seu lado, patrulham constantemente as folhas das embaúbas, afastando potenciais herbívoros dessas plantas.

Como formigas são extremamente abundantes e de distribuição ampla, elas têm um potencial de interação muito grande com outras espécies, tanto vegetais, como já vimos anteriormente, quanto animais. Entre as interações com animais, destacam-se aquelas com outros insetos, tais como afídeos, colchonilhas, cigarrinhas (Homoptera) e lagartas de algumas espécies de borboletas (Figura 14.4.c e d).

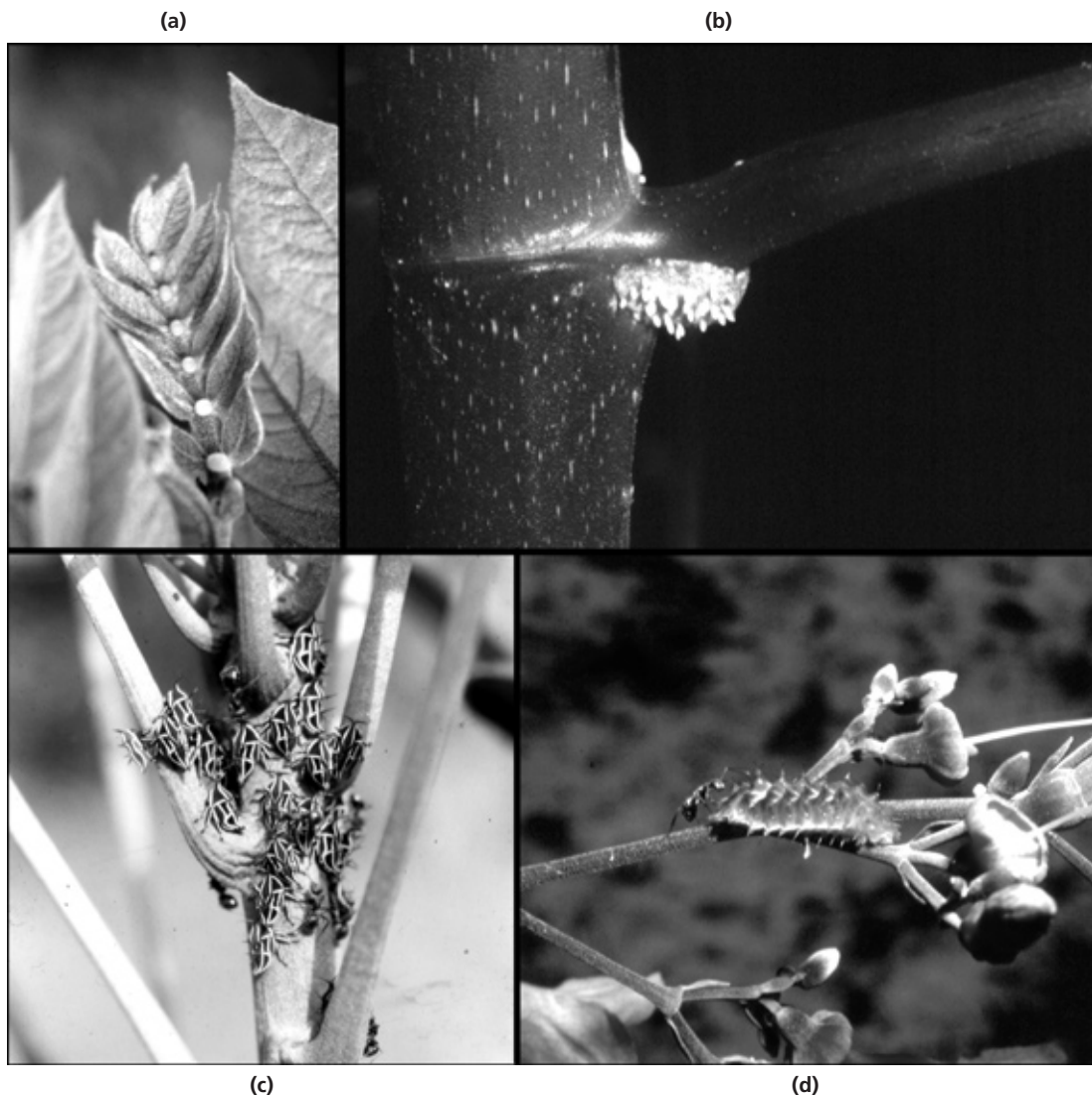


Figura 14.4: (a) Nectários extraflorais. (b) Corpúsculos müllerianos saindo do triquíleo da embaúba. (c) Associação entre formiga e cigarrinha. d) Associação entre lagarta de uma borboleta e formiga.



ATIVIDADE

3. Com base nos vários exemplos mostrados na **Figura 14.4**, você tem alguma idéia de como poderíamos testar se de fato formigas estão protegendo a planta contra, por exemplo, insetos fitófagos?

RESPOSTA COMENTADA

Existem duas maneiras mais usuais de se testar o papel das formigas nessa associação. Primeiro, você pode fazer um teste escolhendo algum herbívoro potencial, colocá-lo nas folhas próximas às formigas e acompanhar a resposta das formigas em relação àquele invasor. Se a resposta for agressiva a ele, pode ser uma indicação de que as formigas potencialmente podem exercer uma proteção às plantas. Uma outra maneira de averiguar é isolar as folhas da planta, de modo a não permitir o acesso das formigas, e verificar, depois de algum tempo, se essas são mais atacadas por herbívoros do que aquelas em que as formigas estavam presentes.

COMENSALISMO

Existem interações em que um organismo se beneficia, o comensal, e o outro não é afetado (+,0). Muitas plantas, como samambaias, cactáceas, orquídeas etc., se desenvolvem sobre outras plantas (epífitas), principalmente árvores, mas não chegam a lhes causar prejuízo; não são parasitas, e sim comensais.

A rêmora, peixe que possui estruturas como ventosas para se prender ao corpo de tubarões, aproveita-se dos restos alimentares deixados por esses predadores, sendo, portanto, comensais, da mesma forma que hienas quando aproveitam restos de presas deixados por leões.

Muitos microorganismos vivem e alimentam-se no intestino de muitos animais e, como a *Entamoeba coli* na espécie humana, não provocam neles nenhuma influência negativa, nem positiva (neutra). O papel de microorganismos sobre seus hospedeiros, e vice-versa, nem sempre está muito claro. Podem atuar como parasitas, comensais ou mesmo mutualistas, variando de espécie para espécie.

Garças e anus e gado. Estas aves capturam mais facilmente invertebrados espantados pelos deslocamentos do gado. Observações de campo (ver em PIANKA, 1994) sugerem que garças são beneficiadas pela atividade de forrageio do gado, mas que esse não é afetado pelas garças. Essas aves tendem a acompanhar mais freqüentemente o gado quando esse está em atividade, no sol, do que quando em repouso. Algumas fontes indicam que tais aves poderiam também alimentar-se de carrapatos e outros parasitas diretamente no corpo do gado, o que caracterizaria uma interação mutualística, e não comensal.

Como você está vendo, nem sempre é fácil dizer quando uma interação é um parasitismo, predação, comensalismo ou mutualismo. A classificação vai depender, muitas vezes, de uma avaliação detalhada do resultado líquido (benefício menos custo) da interação e da interpretação dada pelo pesquisador. Por conta disso, às vezes, uma única relação é classificada em mais de uma categoria de interação. Outra questão importante é que, como tudo na Natureza, as interações são dinâmicas no tempo. Assim, cada interação está constantemente evoluindo, e, em consequência, as relações e o balanço líquido para cada espécie interagente podem se alterar. Resumindo, uma interação pode mudar de um parasitismo para comensalismo ou mutualismo, e vice-versa, pois evolui como resultado de pressões recíprocas constantes de um indivíduo sobre o outro. Mas sobre isso, vamos falar mais adiante nesta aula.

COEVOLUÇÃO

A partir, principalmente, do século XIX, tem chamado a atenção de naturalistas como Darwin e Bates a perfeita relação entre muitas espécies de plantas com espécies animais que as visitam. Observando detalhadamente certas flores e seus polinizadores, podem-se identificar muitas estruturas ou características de um lado da interação com características adaptativas do outro organismo. Como diz a expressão popular, “parece que foi feito um para o outro”. Para Darwin, tais padrões resultam de um processo gradual de mudanças adaptativas, mediado pela seleção natural; um namoro antigo.

A TEORIA DA COEVOLUÇÃO

Cem anos depois da publicação da teoria de seleção natural por Darwin, Mayr cunhou o termo “coevolução” para descrever o seu

modelo de evolução contínua dos efeitos da virulência de um patógeno (fungo) sobre a resistência do hospedeiro (plantações agrícolas), e vice-versa. Segundo esse modelo, a virulência e a resistência eram controladas por um só gene em cada organismo e a dinâmica de um sobre o outro se comportava de uma maneira semelhante à do ciclo predador x presa.

Em 1964, Ehrlich e Raven publicaram um estudo famoso em que invocaram o processo de coevolução para explicar a ocorrência de grupos de espécies de borboletas aparentadas utilizando plantas hospedeiras também aparentadas. Por ex.: borboletas do gênero *Heliconius* reproduzem-se, apenas, em espécies de *Passiflora* (maracujás). Segundo os autores, padrões como *Heliconius* x *Passiflora* indicam que essas borboletas possuem uma longa história evolutiva com espécies de maracujás. Essas plantas produzem substâncias químicas de defesa contra as lagartas, enquanto as lagartas desenvolvem a capacidade de resistência ou tolerância às substâncias; as plantas evoluem e diversificam a forma de sua folhas, e nelas se desenvolvem estruturas similares a ovos de borboleta, para enganar, despistar os fitófagos, mas essas adaptações selecionam em *Heliconius* a habilidade para reconhecer as folhas de suas plantas hospedeiras e discernir entre os falsos ovos e os verdadeiros. O processo de evolução de cada uma das espécies em resposta à ação da outra denomina-se coevolução. Vejamos, a seguir (Figura 14.5), uma simulação de como a coevolução poderia produzir um padrão de associação entre espécies de insetos e sua planta hospedeira. Note que, como resultado de uma associação inicial de uma espécie de inseto fitófago com uma espécie de planta hospedeira, nesse caso hipotético, poderíamos ter oito diferentes espécies de insetos e plantas através de um processo coevolutivo.

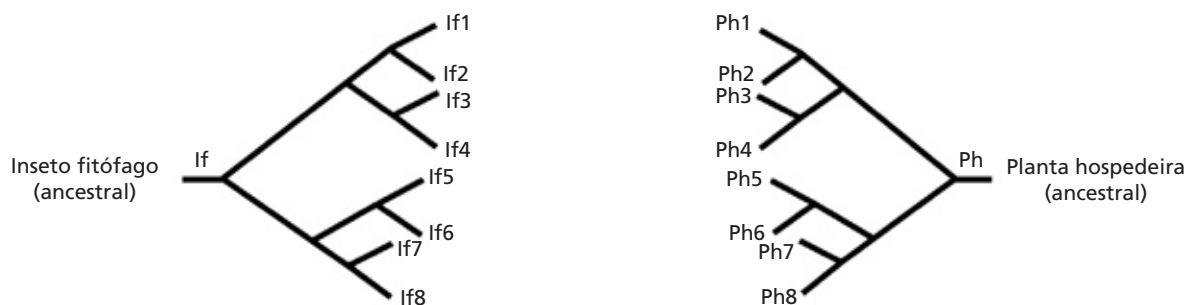


Figura 14.5: Cladogramas hipotéticos para a associação entre espécies de insetos e suas plantas hospedeiras. Cladogramas semelhantes entre insetos e plantas hospedeiras têm sido utilizados como indicativos de coevolução de espécies ao longo do tempo evolutivo.

Mas será que existem muitos exemplos de associações que poderiam ser explicadas por coevolução? Possivelmente, sim. Em praticamente todos os tipos de interação que você viu, de competição ao mutualismo, existem possibilidades de associações coevoluídas. Vamos falar um pouco sobre coevolução em cada uma das interações apresentadas até aqui.

COMPETIÇÃO

Em uma interação de competição, há uma tendência à seleção natural favorecer caracteres que propiciem a diferenciação da utilização dos recursos de uma espécie em relação a outra espécie competidora. A relação, então, promoveria, ao longo do tempo, divergência ou deslocamento de caracteres de ambas as espécies, uma atuando sobre a outra. Dê uma olhada no exemplo mostrado sobre os pássaros da **Figura 12.2**, do gênero *Geospiza*. Note que cada espécie de pássaro está influenciando e sendo influenciada pela outra espécie. Perceba que a coevolução é um processo de evolução (modificação) recíproca em uma associação (interação) de espécies, mas que não necessariamente produz novas espécies. O processo evolutivo resulta, normalmente, em ajustes, e tais mudanças podem ou não gerar novas espécies. Isso dependerá, entre outros fatores, do acaso (mutação, fatores históricos e ambientais) e do tempo necessário para acumular as mudanças evolutivas.

PREDÇÃO E PARASITISMO

Como você já viu na Aula 13, predador e parasita podem regular e ser regulados por população de presas e hospedeiros (fatores ecológicos), e, por meio desse processo, ocorrem mudanças evolutivas nos dois lados da interação, um sendo responsável pela evolução do outro.

Quanto mais eficiente é um predador ou parasita, mais pressão exerce sobre suas presas e hospedeiros; e mais rápidas e mais intensas tendem a ser as respostas (reação) destes últimos. Essas respostas, por sua vez, vão gerar (selecionar) um novo arsenal de armas (características adaptativas) nos predadores e parasitas, e contrapor-se (reagir) às defesas apresentadas por presas e hospedeiros, e assim por diante. Essa disputa, uma verdadeira “corrida armamentista”, entre organismos, uns tentando conseguir seus recursos e outros tentando sobreviver aos seus inimigos, nada mais é que um processo coevolutivo.

Podemos perceber claramente muitas características tipicamente resultantes desse processo, como a visão desenvolvida de um gavião ou uma coruja, que capturam, com suas garras, roedores ou lagartos, os quais, por sua vez, desenvolveram coloração críptica (camuflagem) com o ambiente, alternando movimentos rápidos para esconder-se, com períodos de imobilidade.

MUTUALISMO

Provavelmente, é nas interações mutualísticas que encontramos mais facilmente exemplos de coevolução. Particularmente, nas associações envolvendo polinizadores e plantas, temos adaptações exuberantes de parte a parte: plantas exibindo flores com coloração variada, às vezes vermelhas, roxas ou amarelas, as quais atraem bastante pássaros; outras cujos nectários são indicados por traços de ultravioleta na pétala, somente percebidos por abelhas; ainda outras flores são pouco vistosas, mas exalam forte cheiro noturno, quando atraem morcegos, que bebem seu farto néctar.

Algumas associações mutualísticas são extremamente especializadas, mostrando fortes evidências de um processo longo de coevolução. Entre as evidências temos uma que se destaca: a associação entre vespas da família Agaonidae e as figueiras ou gameleiras. Esta especialização é tamanha, que existe praticamente uma única espécie de vespa polinizadora para cada espécie de figueira, gerando um compromisso mútuo em que uma espécie é vitalmente dependente da outra. Como estamos vendo, no mutualismo, como nos demais tipos de interações, a coevolução promove um estreitamento ou aumento do grau de especificidade nas associações de espécies.

VANTAGENS E RISCOS DA EVOLUÇÃO DA ESPECIFICIDADE EM UMA ASSOCIAÇÃO

Todas as características de uma flor para chamar a atenção de um determinado visitante, como, por exemplo, a oferta de pólen ou néctar como recompensa para cativá-lo, selecionam cada vez mais os visitantes que conseguem encontrar mais facilmente tais flores, retirar com sucesso tais recompensas e transferir para estigmas de flores co-específicas o pólen. Processo semelhante acontece na relação entre frutos e dispersores.

A vantagem desse processo de especialização é que ele tende a aumentar a eficiência da reprodução da planta, já que o visitante chega sempre com um pólen da mesma espécie de planta e, ao mesmo tempo, a eficiência de exploração dela pelo visitante. Um dispersor especializado carregaria o fruto ou semente para deixá-lo em local adequado para germinação. Contudo, isso criaria também interdependência, que pode ser fatal se a população de uma das espécies, animal ou planta, reduz sensivelmente ou vai à extinção no local.

ATIVIDADE



4. Sabe-se que a Mata Atlântica hoje está reduzida a menos de 10% de sua cobertura original, espalhada em pequenos e médios fragmentos de mata. Como isso pode afetar as interações mutualísticas entre plantas e animais polinizadores e dispersores, principalmente aquelas interações coevoluídas? E o que isso acarretaria?

RESPOSTA COMENTADA

Muitas espécies de animais e até mesmo de plantas podem sofrer fragmentação, o que deixaria muitas populações com tamanhos muito pequenos ou até ocasionando a extinção local em alguns casos. A extinção, mesmo local, de uma determinada espécie de animal pode acarretar a extinção também da planta, se esta depender exclusivamente daquele animal para realizar a sua polinização ou dispersão. Em interações coevoluídas entre animais e plantas, há mais chances de essas associações especializadas e interdependentes ocorrerem. Maior, então, se torna o risco de extinção de suas espécies. Associações mutualísticas com alto grau de especificidade são mais comuns em sistemas que envolvem insetos e plantas do que com animais vertebrados. Neste aspecto, os invertebrados são mais vulneráveis à extinção do que os vertebrados.

CONCLUSÃO

A falta de conhecimento detalhado sobre determinadas interações e a própria natureza dinâmica delas dificultam um pouco a categorização de uma interação. É importante também notar que interações como o mutualismo não são puramente trocas de benefícios entre duas espécies. Há, muitas vezes, um custo energético grande por parte dos dois lados da interação para manter a associação entre as espécies. Outra questão importante é que existem fortes indicações de que o mutualismo, como as demais interações, evoluem e, dependendo das condições ambientais, podem transitar de uma interação para outra. O comensalismo, apesar de ser um hábito de um grande número de espécies, recebe menos atenção geral, uma vez que nele não ocorre interação direta entre organismos vivos. A coevolução ocorre em todas as interações e sobre elas exerce um papel importante, aumentando o grau de especialização e, muitas vezes, de interdependência entre as espécies.

ATIVIDADE FINAL

Em uma associação entre uma espécie de planta com nectários extraflorais, uma espécie de inseto fitófago, uma espécie de formiga e uma espécie de parasitóide desse fitófago, diga que tipo de interação ou efeito está ocorrendo nos pares de interações a seguir:

Inseto fitófago x planta

Inseto fitófago x parasitóide

Formiga x planta

Formiga x inseto fitófago

Formiga x inseto parasitóide

Planta x parasitóide

RESPOSTA COMENTADA

Inseto fitófago x planta: herbivoria ou parasitismo.

Inseto fitófago x parasitóide: parasitismo ou também chamado parasitoidismo.

Formiga x planta: se as formigas estão efetivamente protegendo as plantas dos fitófagos e recebendo alimento, néctar, conseguido nos nectários extraflorais, a relação é um mutualismo.

Formiga x inseto fitófago: formigas podem estar removendo ou repelindo o fitófago da planta, uma interação negativa, mas podem também estar preferencialmente repelindo insetos parasitóides desses fitófagos, o que significa que estariam tendo uma relação positiva com esses. Se tais fitófagos oferecem algum alimento para as formigas, a relação seria um mutualismo.

Formiga x inseto parasitóide: a formiga tende a espantar o inseto parasitóide (-) e este afetaria indiretamente as formigas, através do controle sobre os insetos fitófagos, e por extensão as plantas.

Planta x parasitóide: ocorre um mutualismo, se parasitóides controlam populações de insetos fitófagos e se beneficiam do néctar existente nos nectários extraflorais da planta.

RESUMO

Vimos, nesta aula, que o mutualismo é uma interação em que as espécies envolvidas apresentam benefícios líquidos significativos. Essa associação, quando é facultativa, isto é, quando as espécies podem viver isoladamente uma da outra, é também chamada protocooperação. Em praticamente todas as interações mutualísticas, há custos envolvidos para ambas as partes da interação. Algumas espécies de animais são primariamente parasitas ou predadores, mas os benefícios que trazem para o outro organismo superam os custos que representam, fazendo-os, muitas vezes, imprescindíveis para a sobrevivência um do outro. Dentre as interações mutualísticas, destacam-se as associações entre polinizadores e dispersores e plantas. Essas interações são responsáveis por uma enorme diversificação, como a que ocorreu entre insetos e angiospermas. Espécies, tanto em interações antagônicas quanto em mutualísticas, coevoluem constantemente, tornando as associações cada vez mais especializadas. Esse mesmo processo, ao longo do tempo evolutivo, pode mudar as relações entre as espécies, como uma associação de parasitismo ou predação evoluir para um mutualismo, e vice-versa.

Ecologia de Comunidades como disciplina integradora em Ecologia

AULA

15

Meta da aula

Apresentar a Ecologia de Comunidades como área que integra os demais níveis hierárquicos em Ecologia, bem como o papel das teorias científicas na integração de disciplinas em Ecologia.

objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Identificar as mudanças na conceituação de Ecologia.
- Reconhecer os distintos níveis hierárquicos de organização em Ecologia.
- Descrever como a Ecologia de Comunidades auxilia na integração destes diversos níveis.

Pré-requisitos

Para esta aula, é importante que você retome a disciplina Elementos de Ecologia e Conservação (especialmente as Aulas 1, 3 e 4) e as aulas anteriores desta disciplina, para revisar conceitos da Ecologia de Populações.

INTRODUÇÃO

Na disciplina Elementos de Ecologia e Conservação (ver Módulo 1, Aula 3), e nesta disciplina, você já transitou por diversos níveis ecológicos de organização: organismos, populações, ecossistemas, e agora se inicia o bloco que trata das comunidades ecológicas. A complexidade dos sistemas vivos fez com que cada um destes níveis de organização se transformasse em disciplina da Ecologia. Embora didaticamente seja necessário apresentar o conteúdo de cada disciplina separadamente, como fazemos aqui, é necessário que você, e todo profissional da Biologia, seja capaz de integrar estes diversos níveis, já que não ocorrem separadamente na Natureza. Dentro da Ecologia, a disciplina que talvez melhor integre os níveis hierárquicos é a Ecologia de Comunidades, tópico de nossa aula.

Nesta aula, faremos uma breve revisão dos níveis ecológicos de organização, já vistos em Elementos de Ecologia e Conservação, e discutiremos como a Ecologia de Comunidades permite integrar estes diversos níveis. Além disso, uma vez que algumas das principais teorias ecológicas emergiram no seio da Ecologia de Comunidades, discutiremos também o papel integrador das teorias científicas.

NÍVEIS ECOLÓGICOS DE ORGANIZAÇÃO

O conceito de Ecologia

Ecologia é uma ciência essencialmente integrativa, ou seja, a sua prática requer um constante exercício de integração entre disciplinas e entre diferentes escalas e níveis hierárquicos de observação. Isto fica claro a partir de uma conceituação de Ecologia, proposta por Likens em 1992, a mais amplamente adotada hoje: “Ecologia é o estudo científico: 1) de processos que influenciam a distribuição e abundância de organismos; 2) das interações entre organismos; 3) e das interações entre organismos e a transformação e fluxo de energia e matéria”. Logo, animais, plantas e microorganismos, tanto na terra como na água, do ponto de vista de organismos, de populações ou até de paisagem e de globo, constituem os objetos de estudo desta ciência. O papel integrativo da Ecologia já ficou claro no seu nascimento como ciência, no início do século XX. Alguns afirmam que surgiu para preencher a lacuna então existente entre a Fisiologia e a Biogeografia.

Dentre algumas datas, nomes e eventos importantes que marcaram o primeiros passos da Ecologia como ciência, temos:

1808: Alexander Von Humboldt (1769-1859), naturalista alemão que teve importante passagem pela América do Sul. Em suas viagens, descobre que a fisionomia de vegetações é determinada pelas condições ambientais e que a distribuição de plantas depende do clima.

1858: Alfred Russel Wallace (1823-1913), pesquisador inglês, descobre o princípio da seleção natural e envia carta a Darwin (abaixo), que já pesquisava o tema na mesma época, apresentando um ensaio a respeito.

1859: Charles Robert Darwin (1809-1882), pesquisador inglês que viajou pelo mundo, inclusive pela América do Sul, a bordo do *Beagle*, lança a "Teoria da Origem das Espécies por Seleção Natural". Esta teoria propõe que competição, conceito central na Ecologia, desempenha um importante papel no processo evolutivo.

1866: Ernst Haeckel (1834-1919), pesquisador que popularizou a teoria evolutiva de Darwin na Alemanha, lança o termo "Ecologia". Criou também as palavras "Ontogenia" e "Filogenia", dentre outras. Definiu Ecologia como "a Ciência que estuda as relações do organismo com o ambiente ao seu redor, compreendendo, num sentido mais amplo, todas as condições para a existência".

1892: Eugene Warming (1841-1924), pesquisador dinamarquês, publica o livro *Lagoa Santa* em 1892, no qual descreve as principais características da vegetação de cerrado, após estudos nesta região de Minas Gerais. Para muitos, nasceu com ele a Ecologia no Brasil e no mundo, já que, em 1896, Warming lançou o livro clássico *Ecologia de Plantas*. Mais tarde, em 1906, questionou o conceito de comunidades lançado por Clements, diante dos problemas referentes à delimitação de comunidades, isto é, como dizer onde as comunidades começam e onde terminam.

1898: Franz Wilhelm Schimper (1856-1901) lança o livro *A Geografia de Plantas sobre uma Base Fisiológica*, no qual a Ecologia começa a emergir como elo entre a Biogeografia e a Fisiologia. Para alguns, este livro marca o nascimento da Ecologia como ciência.

1905: Frederic E. Clements (1874-1945), ecólogo norte-americano, lança o conceito de "comunidades ecológicas", definido por ele como um conjunto de espécies que interagem. Mais tarde, ele viria a contribuir para o entendimento do processo de sucessão ecológica ao lançar, em 1936, sua "teoria do clímax".

1917: Joseph Grinnell (1877-1939), trabalhando com pássaros, lança, em 1917, o conceito de nicho.

1926: Henry Allan Gleason (1882-1975) questiona a conceituação de Clements, argumentando que comunidades seriam coocorrências de espécies determinadas por fatores físicos, sem interferência das relações entre espécies.

1935: Arthur George Tansley (1871-1955), ecólogo vegetal britânico, lança o conceito de "ecossistema", que inclui as espécies da comunidade e os fatores inorgânicos do ambiente.



ATIVIDADE

1. Compare a definição de Ecologia em Likens (1992) com aquela proposta em Haeckel (1866), ambas apresentadas nesta aula. Qual é a principal diferença entre as duas?

RESPOSTA COMENTADA

Talvez a principal diferença seja que a definição de Haeckel se mostra bem menos precisa (...“todas as condições para a existência...”) que a de Likens (que menciona os estudos de padrões de distribuição e abundância de espécies, os estudos de interações entre espécies e os processos de transformação e fluxo de energia e matéria). Este ganho em precisão na definição do conceito é um reflexo do avanço desta ciência ao longo de quase um século e meio.

ONDE SE SITUAM AS COMUNIDADES?

A partir do seu advento, dado o leque de linhas de investigação que propiciava, a Ecologia começou a apresentar uma polarização de idéias, que resultou na formação de dois grandes paradigmas, ou seja, dois grandes blocos de pensamento e atuação científicos: o paradigma populacional e o paradigma ecossistêmico. Estes dois paradigmas se distinguem na medida em que o primeiro agrupa a abordagem que tem o organismo como objeto de trabalho e o segundo tem a matéria e os fluxos de energia como interesses principais. Tal distinção é nítida em livros didáticos e periódicos científicos que, tradicionalmente, se dedicam a um ou outro destes paradigmas, sem necessariamente discutir como integrá-los.

Estes dois paradigmas se subdividem em disciplinas: as chamadas Ecologia Molecular, Ecofisiologia e Ecologia Populacional pendem para o paradigma populacional, enquanto a Ecologia de Ecossistemas, a Biogeoquímica e a Ecologia de Paisagens pendem para o paradigma ecossistêmico. A Ecologia de Comunidades se situa na fronteira entre os dois paradigmas (**Figura 15.1**). Assim, se por um lado comunidades podem ser definidas como conjuntos de populações que interagem

entre si, por outro podem ser vistas como o componente biótico dos ecossistemas e a matéria-prima para os processos de fluxo de matéria e energia. De fato, ambas as definições são complementares e corretas. Por enquanto, ficamos com esta conceituação de comunidades. Voltaremos a ela em mais detalhes na próxima aula.

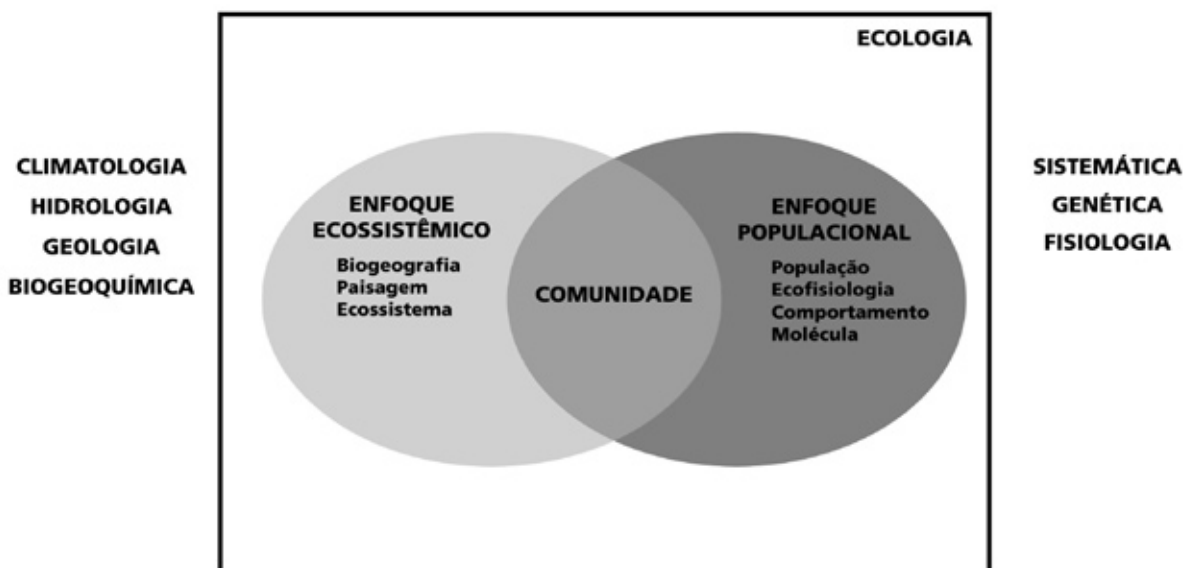


Figura 15.1: Disciplinas da Ecologia que refletem diferentes níveis de organização. Note que a Ecologia de Comunidades fica ao centro de dois grandes blocos. À esquerda dela, se concentram as disciplinas normalmente associadas ao paradigma populacional; à direita, as associadas ao paradigma ecossistêmico.

Alguns dos temas de estudo das principais disciplinas que hoje compõem a Ecologia são:

Ecologia Molecular: historicamente, trata-se de uma disciplina recente. Situa-se na fronteira entre a Ecologia e a Genética. Utiliza-se de ferramentas da Biologia Molecular para responder a perguntas como "qual a diversidade genética de determinada população?"; "quais os genótipos mais resistentes ao estresse de determinada população?"; "para determinada espécie, qual a variação genética encontrada numa escala geográfica?". Logo, a Ecologia Molecular encontra interações com outras ciências, como a Ecofisiologia, a Ecologia Populacional e a Biogeografia, dentre outras.

Ecofisiologia: estuda como os organismos se comportam fisiologicamente em resposta a variações no ambiente que os cerca. Exemplos de perguntas seriam: "Como é a fotossíntese de uma planta exposta à seca?", "Qual o consumo diário de carboidratos por um beija-flor para se manter ativo?"

Ecologia Populacional: estuda aspectos como demografia (natalidade, mortalidade, estrutura de idade de populações), crescimento populacional, dentre outros.

Ecologia de Comunidades: em linhas gerais, estuda a composição de espécies e a abundância relativa de indivíduos destas mesmas espécies numa dada área e as interações entre populações de diferentes espécies. Algumas das principais teorias ecológicas têm origem no seio desta disciplina, o que revela seu potencial integrador ao aproximar a parte de baixo da escala (molécula, organismo, população) à parte de cima (ecossistema, paisagem, geografia, globo).

Ecologia de Ecossistemas: estuda as transformações e os fluxos de energia e matéria. Processos como ciclagem de nutrientes, decomposição e produtividade são alguns dos alvos desta disciplina.

Ecologia de Paisagens: estuda padrões e processos que operam numa escala espacial mais ampla, a escala de paisagem. Por exemplo, bacias hidrográficas, por vezes, agrupam diversos ecossistemas, e a Ecologia de Paisagens se propõe a estudar processos de interação entre ecossistemas e/ou entre as distintas partes da paisagem. Ferramentas comumente utilizadas são fotografias aéreas e imagens de satélite, dentre outras.

Ecologia Geográfica ou Biogeografia: estuda padrões de distribuição geográfica de espécies e processos que levam a estes padrões (por exemplo, os processos de migração, extinção e evolução são centrais a esta disciplina). Como o nome já diz, faz fronteira com a Geografia.

Ecologia Global: estuda como padrões e processos ecológicos podem afetar fenômenos que operam numa escala global, como, por exemplo, o efeito estufa e as mudanças climáticas globais. Tem clara interseção com ciências como a Física e a Climatologia.

ATIVIDADE



2. Na atividade anterior, você descreveu as principais diferenças entre a primeira definição do termo Ecologia, proposta há cerca de um século e meio, e a mais recente, da década passada. Você viu que o ganho em precisão no conceito deve-se ao avanço da Ecologia como ciência. O que ocorreu, então, neste século e meio e levou a um ganho de precisão na definição do conceito de Ecologia? Como a disciplina Ecologia de Comunidades ajudou neste processo?

RESPOSTA COMENTADA

O detalhamento conceitual alcançado por Likens, um século e meio depois de Haeckel, reflete o progresso da Ecologia como ciência no

período. Ao longo do período, entre uma definição e outra, houve um grande dualismo no pensamento ecológico. Enquanto para uns Ecologia era somente o estudo de padrões de distribuição e interações entre espécies (o chamado paradigma populacional), para outros era estritamente o estudo de processos de transformação e fluxo de energia e matéria (o chamado paradigma ecossistêmico). Note que, quando Likens tenta integrar os dois paradigmas, ele dá maior precisão à definição abrangente de Haeckel, o criador do termo. Este é um bom exemplo de como conceitos e ciências, ao longo da sua história, passam por momentos de cisão (que geram dualismos), seguidos por outros de integração. A Ecologia de Comunidades ajudou neste processo justamente por o nível de organização das comunidades fazer fronteira com o populacional, de um lado, e o ecossistêmico, de outro. Assim, algumas das principais teorias ecológicas desenvolveram-se no seio desta disciplina, com frequência integrando aspectos referentes às populações e aos ecossistemas.

POR QUE INTEGRAR NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO?

No processo de entender o mundo que o cerca, o homem tem demonstrado a necessidade de dividi-lo em partes, dar nome a estas partes, para em seguida entendê-las. Depois disso, estabelece relações entre elas e, enfim, chega a uma interpretação do fenômeno que compõem. Tal processo gera o aumento do conhecimento humano sobre a vida, bem como propicia a solução de problemas. Estas são, portanto, as duas metas mais nobres da Ciência: aumentar o conhecimento humano e solucionar problemas.

Na ciência Ecologia, após cerca de um século de existência, nos encontramos numa fase em que existe um bom entendimento acerca das partes, ou seja, de alguns de seus níveis de organização isoladamente, mas ainda falhamos na ligação entre elas. Por isso, alguns afirmam que a Ecologia ainda é uma ciência jovem, que carece de precisão em conceitos e teorias. Em outras palavras, os conceitos e teorias ecológicos ainda encontram problemas de definição, de delimitação e até de operacionalização. Por exemplo, na Aula 25, você verá que o conceito de estabilidade ecológica, fundamental para a conservação de ecossistemas, ainda tem sérias dificuldades operacionais e raramente pode ser medido com precisão.

Portanto, integrar níveis de organização em Ecologia será essencial para que possamos conduzir esta ciência a um estado mais avançado de maturidade, que permita conceitos e teorias mais robustos, os quais reflitam nosso maior entendimento sobre a vida. Este passo será essencial para que possamos resolver, com mais propriedade, problemas práticos como aqueles ligados à conservação biológica.

COMO INTEGRAR NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO?

Como foi dito anteriormente, em Ciência, após subdividir, dar nome e entender as partes de um dado aspecto que queiramos interpretar, precisamos ligar as partes. Esta ligação de partes é o que se chama teoria científica. Uma *teoria* é um sistema de inter-relação de conceitos num domínio específico. Explica e proporciona entendimento de fenômenos no âmbito deste domínio. *Fenômenos*, por sua vez, são padrões ou processos observáveis. *Padrões* são os arranjos de objetos ou eventos no espaço e no tempo, enquanto *processos* são os mecanismos que explicam um padrão. Logo, uma teoria é composta de várias partes que se inter-relacionam. Já *conceitos* são nomes dados a abstrações inferidas a partir de regularidades em eventos ou objetos. Apesar de abstratos, conceitos não são subjetivos. Pelo contrário, são explícitos e objetivos. Conceitos podem ser simples ou complexos. Enquanto “árvore”, “água”, “floresta” são conceitos simples, “adaptação”, “competição”, “comunidade”, “estabilidade” são conceitos complexos. Ao lermos estes termos, os três primeiros (árvore, água e floresta) vêm mais rapidamente à nossa mente, por vezes até como imagens, enquanto os quatro últimos (adaptação, competição, comunidade, estabilidade) não são de apreensão tão imediata, por serem de difícil visualização. É natural que haja menos consenso quanto a um conceito complexo (por exemplo, “estabilidade”) que a um conceito simples (por exemplo, “árvore”).

Se, como vimos anteriormente, conceitos ecológicos têm problemas de definição, delimitação e operacionalização, e, por sua vez, teorias são inter-relações de conceitos, pode-se facilmente concluir que as teorias ecológicas não estão livres de problemas. Mesmo assim, na Aula 28, demonstraremos que são justamente estas teorias, ainda que pouco robustas, que dão a base para todas as ações ecológicas em conservação no Brasil e no mundo.

Desta forma, aqui se inicia parte dos seguintes princípios:

- 1) a integração de níveis hierárquicos em Ecologia se dará com avanços na teoria ecológica e implicará melhores práticas, relacionadas, por exemplo, à conservação biológica; 2) a Ecologia de Comunidades, por se situar na fronteira entre os paradigmas vigentes em Ecologia (o populacional e o ecossistêmico), é essencial para esta integração.

CONCLUSÃO

Ainda que os níveis ecológicos de organização sejam bem conhecidos individualmente e caracterizem disciplinas a princípio independentes, somente a integração entre eles permitirá maior compreensão da Ecologia. Tal integração será essencial para o avanço teórico da Ecologia. Este avanço, por sua vez, permitirá mais eficácia na solução de problemas práticos como aqueles ligados à conservação da biodiversidade. A Ecologia de Comunidades é, assim, caracterizada como uma disciplina integradora, por estar na fronteira entre os dois grandes paradigmas ecológicos (o populacional e o ecossistêmico) e, no seu âmbito, terem se desenvolvido algumas das principais teorias ecológicas, tratadas nas demais aulas desta disciplina.

RESUMO

Ecologia é a ciência que estuda processos que influenciam na distribuição e na abundância de organismos; as interações entre organismos; e as interações entre organismos e a transformação e fluxo de energia e matéria. Para se alcançar esta abrangente, porém precisa, definição, esta ciência experimentou, antes, períodos de forte dualismo, que resultaram na criação de uma série de disciplinas, cada qual dedicada a um nível ecológico de organização distinto (moléculas, organismos, populações, comunidades, ecossistemas, paisagens, biogeografia, globo). Hoje se faz necessária maior integração entre estas disciplinas, para que a Ecologia possa avançar e produzir conceitos e teorias mais sólidos, que se prestem a auxiliar na solução de problemas como o da conservação da biodiversidade. A Ecologia de Comunidades é essencial a este processo, já que se situa na fronteira entre níveis mais reduzidos (moléculas, organismos, populações) e níveis mais amplos (ecossistemas, paisagens, globo), além de, no seu seio, terem nascido algumas das principais teorias ecológicas.

ATIVIDADES FINAIS

1. Examine estes dois fenômenos e responda qual deles é “padrão” e qual é “processo”? Explique sua resposta.

a. A maioria das sementes de florestas tropicais não tem dormência prolongada.

b. Sementes de florestas tropicais possuem alto conteúdo de água que leva a uma pronta germinação uma vez dispersadas.

2. Dos conteúdos examinados em Ecologia até aqui, liste mais dois exemplos de padrão e dois exemplos de processo.

3. A Ciência se presta a solucionar problemas teóricos e práticos. Dentre os problemas práticos que a Ecologia pode ajudar a resolver, encontram-se aqueles relacionados à conservação biológica.

a. Liste três problemas ambientais da sua cidade que você creia que a pesquisa científica em Ecologia poderia ajudar a resolver.

b. Que tipo de pesquisa seria necessário para solucionar tais problemas ambientais?

RESPOSTAS COMENTADAS

1. a. É padrão, pois descreve um arranjo de eventos no espaço e no tempo.
b. É processo, por se tratar do mecanismo que explica o padrão em a.
2. Você poderá destacar algum destes exemplos: “andorinhas voam juntas” (padrão); “andorinhas voam juntas como mecanismo de defesa e forrageamento” (processo); “determinadas espécies de bromélias formam aglomerados, ou colônias” (padrão); “crescimento clonal, isto é, formação de brotos ligados à planta-mãe, gera aglomeração em determinadas espécies de bromélias” (processo);
3. a. Problemas típicos que podem vir a ser listados aqui seriam: poluição do ar ou das águas, desmatamento, perda de biodiversidade, caça predatória, turismo predatório etc. Não deixe de observar bem sua cidade.
b. Vários dos problemas mencionados na letra “a” necessitariam de conservação e/ou recuperação e restauração de áreas. Por exemplo, para se restaurar uma floresta desmatada, é necessário, no mínimo, conhecimento sobre os organismos (plantas) a serem introduzidos inicialmente (resistência à exposição ao sol, necessidade de adubação etc.) e sobre a comunidade local (espécies componentes). Para se despoluir um rio, no mínimo, seriam necessários elementos referentes aos organismos que vivem no rio e a processos ecossistêmicos e biogeoquímicos. Restringir a resposta desta questão a apenas um nível ecológico de organização provavelmente implicaria erro, já que a integração de níveis é fundamental para uma prática ecológica mais sólida e efetiva.

INFORMAÇÕES PARA A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, discutiremos o conceito de “comunidades” e examinaremos algumas das principais teorias no âmbito da Ecologia de Comunidades. Algumas das informações contidas nos boxes explicativos desta aula podem ser úteis como rápidos lembretes, em eventuais momentos de dúvida, na próxima aula.

Ecologia de Comunidades: história e importância para conservação

AULA

16

Meta da aula

Apresentar problemas conceituais e teóricos da disciplina, sob uma perspectiva histórica, assim como seu potencial de aplicação prática no que se refere à conservação da biodiversidade.

objetivos

Esperamos que, após o estudo do conteúdo desta aula, você seja capaz de:

- Definir o conceito de comunidade.
- Descrever como este conceito se aplica à problemática da conservação da biodiversidade.
- Identificar os diferentes conceitos derivados do conceito de comunidade.

Pré-requisitos

Para esta aula, é importante que você retome a disciplina Elementos de Ecologia e Conservação, especialmente o Módulo 1, Aulas 9 e 13, bem como a Aula 15. O primeiro box explicativo da Aula 15 será particularmente útil para lembrar alguns dos feitos dos cientistas mencionados nesta aula.

INTRODUÇÃO

Mas, afinal, o que são comunidades? Lembrando a aula passada, o conceito de comunidade é, sem dúvida, um conceito complexo, ou seja, não corresponde a nenhuma imagem clara ou imediata do que seja uma comunidade. As definições mais simplistas, apresentadas na Aula 15, apontam que são conjuntos de populações que interagem entre si, ou que são o componente biótico do ecossistema, e não facilitam em quase nada a operacionalização do conceito. Por exemplo, deixam em aberto respostas a perguntas como: “Onde comunidades começam e onde terminam?”, “Como comunidades funcionam no tempo?”, ou ainda “Uma comunidade A pode se transformar em uma comunidade B?”

Desta maneira, esta aula é dedicada ao exame do conceito de comunidade. Para tanto, uma abordagem histórica ajudará a entender a constituição do conceito desde o seu surgimento até os dias de hoje e também a discutir outros conceitos associados.

ORIGENS E CONCEITUAÇÃO

A origem dos debates acerca do conceito de comunidade está no começo do século XX, e, como quase sempre em Ciência, havia duas visões opostas. Seus principais defensores eram Gleason e Clements, e ambos se dedicavam ao estudo de florestas (ver Aula 15). Gleason achava que comunidades eram associações mais ou menos aleatórias de espécies e que a coocorrência de espécies era determinada principalmente por características relacionadas à preferência de habitat e à tolerância a condições climáticas locais. Em outras palavras, aos olhos de Gleason, as interações entre as populações de espécies componentes da comunidade não eram relevantes na determinação da composição de espécies e da fisionomia da comunidade. Já Clements achava que interações importavam e veio a propor a chamada Teoria do Clímax, que previa que vegetações tinham a tendência de, ao longo do tempo, passar de um estado de menor para um de maior complexidade, até atingir o chamado clímax. Este se definia como um estágio no qual o que o sistema produz é consumido na mesma taxa. Esta mudança de fases no tempo se daria por meio de um processo chamado sucessão (que será revisto em detalhes na Aula 24) e que operaria a partir de interações entre as plantas.

Deste modo, enquanto Gleason tratava comunidades como *tipo* (um conjunto de partes, no caso, organismos e espécies), Clements as tratava como *grupo* (um conjunto de partes que interagem entre si). Esta diferença de ponto de vista é marcante, e resultou em correntes totalmente distintas de pensamento e pesquisa em Ecologia, como voltaremos a ver mais adiante.

A esta altura, nos interessa ver o que havia de semelhante nestas abordagens. Uma vez que o objeto de pesquisa de Gleason e Clements eram florestas, pode-se dizer que o conjunto de espécies e populações que compõem uma floresta seja uma comunidade. Este conjunto de espécies e populações, juntas, tem uma fisionomia, uma “cara”, e é esta “cara” que nos permite chamar tal comunidade “floresta”, e não “cerrado”, por exemplo. Voltando à classificação dos conceitos entre simples? e complexos, tratada na Aula 15, enquanto comunidade é um conceito complexo, floresta é um conceito simples, mais prontamente visualizável. Logo, comunidades são coocorrências de espécies, que interagem em menor ou maior intensidade e frequência entre si e cujo conjunto gera uma fisionomia identificável.

Note que o conceito começa a ficar mais claro. Espacialmente, uma dada comunidade termina onde sua fisionomia não seja mais a mesma, e isso possivelmente estaria relacionado a uma mudança na composição de espécies. Mas, ainda assim, imaginando uma floresta como exemplo de comunidade, mesmo que a fisionomia geral seja homogênea, qualquer um que já tenha andado no interior de uma floresta sabe que estas apresentam algum grau de heterogeneidade local: áreas mais sombreadas x áreas de clareiras, trechos com grande densidade de árvores x trechos mais abertos etc. Em outras palavras, se você olhar uma floresta com cuidado estando no chão, o que você verá é um conjunto de manchas distintas entre si (que caracterizam sua heterogeneidade local), mas, se você a olhar de um ultraleve, verá uma fisionomia única, que chamará floresta (por perceber homogeneidade fisionômica).

Com mais este elemento, nosso conceito de comunidade avança para o seguinte: *comunidades são coocorrências de espécies, que interagem em menor ou maior intensidade e frequência entre si e formam um conjunto heterogêneo de manchas no espaço, mas que resultam numa fisionomia geral homogênea e identificável.*

Neste ponto, nossa conceituação provavelmente satisfaz aos aspectos espaciais ligados às comunidades, mas note que ainda não incluímos nenhum aspecto temporal.

Para que a comunidade A continue sendo a comunidade A num determinado intervalo de tempo, é necessário que a composição de espécies desta se mantenha relativamente constante e que a fisionomia geral seja tal que nos permita reconhecê-la como A, e não B ou C. Entretanto, voltemos ao exemplo da comunidade florestal. Imagine a queda de uma grande árvore. Com sua queda, se sob ela havia uma mancha sombreada, agora, em seu lugar, há uma mancha de luz. Assim, talvez espécies de sombra morram e outras de sol se estabeleçam nesta mancha. Com o tempo, outras plantas crescerão e gerarão sombra, ao passo que, noutro ponto no espaço, outra árvore cairá. Este processo não gera alterações substanciais na fisionomia geral, nem alterações drásticas na composição de espécies. Por outro lado, se um incêndio passa e derruba toda a floresta, até que ela volte a ser chamada “floresta”, provavelmente passará um bom tempo.

Logo, comunidades têm a chamada “estabilidade dinâmica”. Numa dada escala de tempo, para uma dada comunidade, por mais que as coisas mudem, mais elas permanecem as mesmas, isto é, as manchas componentes desta comunidade são dinâmicas, e este dinamismo resulta num equilíbrio em que as propriedades básicas da comunidade são mantidas. Voltaremos, mais adiante, a falar nestas propriedades.

ATIVIDADES



1. Liste exemplos de comunidades ecológicas, naturais ou artificiais, que você observe em sua região. Quais são as principais características que levam você a dar uma ou outra denominação a estas comunidades escolhidas?

RESPOSTA COMENTADA

*Uma comunidade é uma coocorrência de espécies que gera uma fisionomia homogênea. Portanto, o primeiro critério para denominar as comunidades em questão provavelmente seria a fisionomia ou a aparência; afinal, um mangue tem uma “cara” diferente da de uma floresta (florestas são altas, densas e têm solo sombreado; mangues não são tão altos, as plantas são espaçadas, e penetra bastante luz no solo lameado). O mesmo se aplica a comunidades ecológicas artificiais: um jardim difere fisionomicamente de uma plantação (em jardins normalmente se têm várias espécies, ao passo que plantações costumam ter uma ou poucas espécies). Você provavelmente notará, se examinar detalhadamente, que as espécies que compõem estas comunidades são, em geral, diferentes entre comunidades. Num mangue, você encontrará caranguejos e árvores com grandes raízes aéreas (isto é, *Rhizophora mangle*), enquanto, em florestas, dificilmente você verá caranguejos, e as espécies de árvore são outras.*

2. Considerando as mesmas comunidades que você escolheu na atividade anterior, procure fazer uma reflexão histórica e analisar se, ao longo da sua vida, tais comunidades ecológicas (naturais e/ou artificiais) presentes em sua cidade tiveram a fisionomia transformada. Liste possíveis fatores que terão implicado a modificação.

CAPOEIRA

Nome dado à vegetação remanescente após impacto sobre uma floresta. Capoeiras são menos densas que florestas, permitindo, assim, maior entrada de luz no sub-bosque.

RESPOSTA COMENTADA

*Você pode ter escolhido uma floresta que tenha a mesma fisionomia desde que você a conhece, ou uma **CAPOEIRA** que tenha sido uma floresta até passar por um incêndio. No primeiro caso, a propriedade a permitir a manutenção da fisionomia será a estabilidade dinâmica. No segundo, o fogo terá destruído a estabilidade da floresta e a terá levado a mudar de fisionomia, transformando-a de “comunidade floresta” em “comunidade capoeira”. Desmatamentos, incêndios etc. são práticas transformadoras da fisionomia de comunidades; portanto, a conservação da biodiversidade depende da conservação de habitats e comunidades inteiras.*

PROBLEMAS SEMÂNTICOS

Antes de tratarmos das propriedades das comunidades, é necessário esclarecer, ao menos em parte, a confusão terminológica que existe em relação a este conceito. Como vimos na Aula 15, ciências novas que lidam com objetos complexos normalmente têm problemas conceituais. Por vezes, podemos ter muitos conceitos para uma única definição e, outras vezes, podemos ter muitas definições para um único conceito. Por exemplo, não será incomum encontrar textos científicos se referindo à “comunidade vegetal da floresta”. Ora, se, como definimos anteriormente, comunidade engloba todo o componente biótico de uma dada localidade, a “comunidade vegetal” é só uma subdivisão da comunidade. A esta subdivisão, damos o nome de “grupo trófico”, e, no caso, os vegetais são “produtores” (ver Módulo 1, Aula 9, da disciplina Elementos de Ecologia e Conservação).

Ainda na mesma linha de exemplo das plantas, não será incomum ouvir falar na “comunidade de orquídeas da floresta x”. Esta é ainda uma outra subdivisão das comunidades, chamada “taxocenose”, ou seja, o conjunto de espécies de um mesmo táxon na comunidade. Além do agrupamento por táxon, faz-se agrupamento por função ecológica. Dentre as plantas de uma dada vegetação, por exemplo, existem aquelas que fixam nitrogênio, e chamamos este conjunto de plantas “grupo funcional” (ou tipo funcional, ou guilda). Outros exemplos são as guildas de polinizadores de determinada vegetação, ou guildas de carnívoros ou herbívoros.

As espécies que compõem uma comunidade podem ser agrupadas com base em características ecológicas (os chamados grupos tróficos e, sua subdivisão, os grupos funcionais) ou características filogenéticas e taxonômicas (as taxocenoses). Esta hierarquia pode ser conceituada da seguinte forma:

Comunidade: coocorrências de espécies, que interagem em menor ou maior intensidade e frequência entre si e formam um conjunto heterogêneo de manchas no espaço, mas que resultam numa fisionomia geral homogênea e identificável. Por exemplo, uma comunidade florestal tem “cara” de floresta e congrega espécies de plantas, animais e microorganismos que interagem em menor ou maior grau entre si.

Grupo trófico: subdivisão da comunidade quanto aos organismos que ocupam um mesmo nível trófico, isto é, produtores, consumidores ou decompositores. Assim, os organismos fotossintetizantes compõem o grupo dos produtores, e os diversos animais e microorganismos se distribuem entre consumidores e decompositores.

Grupo funcional, ou tipo funcional, ou guilda: subdivisão do grupo trófico quanto ao conjunto de organismos que desempenham uma mesma função ecológica na comunidade. Por exemplo, dentre as plantas (produtores), temos os grupos dos fixadores de nitrogênio, ou dos sombreadores, ou dos pioneiros (plantas que germinam e crescem no sol) etc. Entre os consumidores, temos os polinizadores, os herbívoros, os carnívoros etc.

Taxocenose: enquanto o agrupamento de espécies em grupos funcionais obedece a critérios ecológicos de função, o agrupamento em taxocenose obedece a critérios filogenéticos. Este é, portanto, um outro tipo de subdivisão da comunidade, que agrupa organismos pertencentes a um mesmo grupo taxonômico ou grupos próximos. Assim, quando ouvimos falar em “comunidade de bromélias” ou “comunidade de felinos”, estamos ouvindo falar em taxocenoses.

ATIVIDADE



3. Você poderia agora visitar as mesmas comunidades de que você tiver tratado nas Atividades 1 e 2. Escolha o grupo trófico dos produtores ou o dos consumidores e liste os grupos funcionais que você observar dentro destes.

RESPOSTA COMENTADA

Supondo que você tenha escolhido uma floresta, os grupos funcionais dentre os produtores (plantas) mais facilmente detectáveis seriam as plantas geradoras de sombra e as plantas pioneiras. Nesta mesma comunidade, os grupos funcionais dentre os consumidores mais facilmente visualizáveis seriam animais frugívoros, herbívoros ou polinívoros (consumidores de pólen), dentre outros. Num jardim, talvez estes mesmos grupos pudessem ser vistos, ainda que com um número de espécies bem menor que na área natural.

ALGUMAS CARACTERÍSTICAS DAS COMUNIDADES

Com base na conceituação de comunidade ecológica discutida anteriormente, estas seriam coocorrências de espécies. Logo, comunidades têm uma determinada composição de espécies, que tem uma certa constância no tempo. Portanto, um primeiro critério para se caracterizar uma comunidade é sua composição de espécies. A partir do instante em que se obtém tal lista de espécies, obtém-se o número de espécies da comunidade. Este número é também chamado “riqueza de espécies”. Só que cada uma destas espécies pode ocorrer na comunidade em maior ou menor abundância, ou seja, pode ter muitos ou poucos indivíduos. A relação entre as abundâncias relativas das espécies que compõem a comunidade chama-se “equitabilidade”. Riqueza e equitabilidade, juntas, produzem um valor chamado “diversidade”. A “diversidade de espécies” em uma dada comunidade é, portanto, composta da riqueza e da equitabilidade de espécies. Esta importante propriedade das comunidades será discutida em detalhes na Aula 23.

A importância da diversidade de espécies como parâmetro para a avaliação da necessidade ou não de conservação de áreas já é de domínio público. Talvez este seja um dos principais indícios de que a Ecologia de Comunidades é disciplina-chave para a geração de subsídios referentes a tomadas de decisão relacionadas à conservação. Entretanto, a diversidade é uma característica de *tipo* da comunidade, como definido na primeira parte da aula. Existem também importantes características de *grupo*. Estas dizem respeito às interações entre espécies e populações existentes dentro das comunidades e são bem mais difíceis de medir. A “Conectância” é a razão entre o número de interações possíveis entre pares de espécies e o número de interações existentes. “Força de interação” é o impacto que a população de uma espécie tem sobre outra, em se tratando de duas espécies que interajam entre si.

Ainda que teoricamente estas duas propriedades sejam compreensíveis e até lógicas, é muito difícil medi-las na prática em ambientes naturais. Imagine medir a conectância de um ambiente com três espécies ao todo, que chamarei A, B e C. O número de interações possíveis seria 3 (A interage com B; B interage com C; e C interage com A). Por uma análise combinatória de 3, 2 a 2, pode-se chegar ao valor de 3 interações possíveis. Você examinaria, então, se estas três possíveis

interações se dão ou não, e obteria o número de interações existentes. Digamos que, das três possíveis, só uma ocorra, por exemplo A com B. Logo, sua conectância é de $1/3$. Com este mesmo tipo de análise, pode-se calcular o número de interações possíveis para um trecho de floresta tropical com 500 espécies animais e vegetais: o número seria resultante de uma análise combinatória de 500, 2 a 2. Ainda que o número de interações possíveis seja calculável por sabermos o total de espécies, talvez um pesquisador levasse a vida toda sem conseguir encontrar o número de interações existentes. E a força de interação, então? Pior ainda, já que diz respeito ao efeito relativo de umas populações sobre outras.

Vê-se, portanto, que características de grupo são muito difíceis de medir na prática, e, com mais frequência, comunidades serão caracterizadas mais como de alta ou baixa diversidade do que pelas interações nelas existentes. Diversidade, conectância e força de interação são parâmetros essenciais para se estimarem a *complexidade* e a *estabilidade* de uma dada comunidade. Esta estabilidade é a mesma que chamávamos estabilidade dinâmica no começo desta aula. O oposto de uma comunidade estável é uma comunidade frágil. Desta maneira, estabilidade também é outro parâmetro essencial a ser levado em conta na hora de se estabelecerem critérios e prioridades de conservação. Voltaremos a discutir mais detalhadamente complexidade e estabilidade das comunidades na Aula 25, e conservação será o tópico da Aula 28. Por ora, é importante lembrar que parâmetros e propriedades referentes às comunidades são essenciais para uma boa prática de conservação; entretanto, estes nem sempre são facilmente mensuráveis.

CONCLUSÃO

Ainda que se possa, com cada vez mais precisão, subdividir a comunidade em grupos e conceituar suas diferentes propriedades e características, ainda são difíceis a medição e aferição de uma série de parâmetros referentes às comunidades. Assim, uma vez que estes parâmetros podem se prestar a auxiliar na definição de medidas e estratégias de conservação, manejo e recuperação ambiental, é essencial que a Ciência avance no sentido de compreendê-los e medi-los melhor.

RESUMO

Comunidades são coocorrências de espécies, que interagem em menor ou maior intensidade e frequência entre si e formam um conjunto heterogêneo de manchas no espaço, mas que resultam numa fisionomia geral homogênea e identificável. Elas, historicamente, foram tratadas como “tipo” ou como “grupo”, sendo que, no primeiro caso, mais importavam a composição e a diversidade de espécies e, no segundo, as interações entre as espécies. Hoje se sabe que características das comunidades, como complexidade e estabilidade, resultam tanto da composição das comunidades como das interações existentes entre espécies e as populações que as compõem. Persistem, porém, alguns problemas terminológicos, que refletem o fato de a disciplina Ecologia de Comunidades ainda ter problemas conceituais a serem solucionados. Por outro lado, ainda que estes problemas existam, a disciplina fornece algumas das principais ferramentas disponíveis para tomadores de decisão ligados à área de conservação.

ATIVIDADES FINAIS

1. Na Atividade Final da aula anterior, você deveria listar três problemas de conservação que encontrasse na sua cidade. Imagine que um tomador de decisão tenha aceitado seu diagnóstico quanto a estes problemas e dito que há verbas para solucionar somente um dos três problemas.

a. Quais parâmetros, dentre aqueles vistos nesta aula, você recomendaria que fossem avaliados para facilitar sua recomendação? Por quê?

b. Você acha que estes parâmetros seriam suficientes para permitir uma boa recomendação? Por quê?

2. A professora Érica, que estará ministrando a sua próxima aula, é uma grande especialista em ecologia de peixes de lagos e rios. Imagine uma lagoa hipotética, onde ela teria encontrado dois tipos de peixes: aqueles que comem plâncton e outros que comem outros peixes. Responda:

a. Os tipos de peixes encontrados pela professora pertencem a quantos grupos tróficos?

b. E a quantos grupos funcionais ou guildas?

c. Como você denominaria o conjunto de peixes da lagoa?

d. Você acha apropriado se falar em “comunidade de peixes”? Por quê?

RESPOSTAS COMENTADAS

1. a, b. A resposta para estas questões naturalmente vai variar em função do tipo de problema indicado, mas, de um modo geral, medidas de diversidade, bem como um conhecimento da composição de espécies da comunidade, podem ser úteis nesta hora. Entretanto, é improvável que estes sejam suficientes para uma boa recomendação: características físicas e abióticas relacionadas a solo, água etc. normalmente são também muito relevantes.

2. a. Um apenas. O grupo dos consumidores. Ainda que se alimentem de recursos distintos (o que os torna diferentes guildas ou grupos funcionais), todos os dois tipos de peixes são consumidores.

b. Duas. Os piscívoros e os planctívoros.

c. Taxocenose dos peixes.

d. Pode-se falar em comunidade de peixes, que, aliás, é o mais usual. Entretanto, o termo mais preciso seria taxocenose, já que comunidade diria respeito a todo o conjunto de espécies presentes na lagoa a despeito do grupo taxonômico ao qual esteja afiliada.

A comunidade como unidade de estudo: onde começa e onde termina uma comunidade?

Meta da aula

Apresentar os problemas relativos à delimitação prática de uma comunidade e as respectivas soluções encontradas.

Esperamos que, ao final desta aula, você seja capaz de:

- Identificar o que constitui uma comunidade e uma taxocenose ou assembléia.
- Distinguir uma comunidade aberta de uma fechada.
- Definir um ecótono.

Pré-requisitos

É importante que você retome as Aulas 15 e 16 para revisar o conceito de comunidade.

INTRODUÇÃO

TANQUE DE BROMÉLIA

É o imbricamento das folhas de algumas espécies de bromélias que formam “tanque” ou “copo”, retendo água. A água retida se transforma em um caldo de vida que se autoperpetua e, ao mesmo tempo, fornece nutrientes à planta. Para ver um tanque de bromélia, recorra à Aula 2 de Elementos de Ecologia e Conservação e observe a Figura 2.7.

Na aula passada, vimos que o conceito de “comunidade” é complexo, enquanto o de “floresta” é simples, mesmo sendo esta última uma comunidade. O conceito de floresta se traduz numa imagem, enquanto o de comunidade é necessariamente abrangente. Num dos conceitos apresentados na Aula 16 (vamos lembrar?), comunidades são uma coocorrência de espécies, que interagem em menor ou maior intensidade e frequência entre si e cujo conjunto gera uma fisionomia identificável. Assim, chamamos comunidade o conjunto de plantas, animais e microorganismos que habitam um local determinado, seja uma mata, seja um riacho, seja uma poça, seja um **TANQUE DE BROMÉLIA**. Esses organismos interagem entre si, e essas interações influenciam nas abundâncias de cada população da comunidade. As interações também governam o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes dentro do ecossistema.



Você se lembra dos níveis de organização apresentados na Aula 15? Qual a diferença entre uma comunidade e um ecossistema? Você se lembra dos níveis de organização apresentados na Aula 15? De forma simples, pode-se dizer que um ecossistema inclui todos os componentes físicos e biológicos que interagem em uma área; uma comunidade inclui apenas os organismos. Mas é importante lembrar que a comunidade atua nos processos do ecossistema ao modular o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes. Pelo papel integrador desse nível de organização, o estudo das comunidades tem papel-chave na Ecologia.

DEFINIÇÃO E TAMANHO DA COMUNIDADE

Historicamente, o termo “comunidade” vem se referindo a associações de plantas e animais que ocorrem juntos em um local particular e são dominadas por uma ou mais espécies, as quais conferem uma fisionomia ao conjunto (por exemplo, floresta de araucária) ou por suas características físicas (por exemplo, lagoa costeira ou riacho). Ao juntarmos a isso a conceituação vista na aula passada, concluímos que essa fisionomia é recorrente no espaço (diferentes riachos são reconhecidos como contendo uma comunidade característica) e no tempo (após um distúrbio e passado o tempo necessário, uma floresta de araucária volta ao seu aspecto original). Em outras palavras, como visto na Aula 16, comunidades são coocorrências de espécies, que interagem em menor ou maior intensidade e frequência entre si. Apesar de formarem um conjunto heterogêneo de manchas no espaço, esses conjuntos de espécies resultam em uma fisionomia geral homogênea e identificável, que se reconstitui após um distúrbio.

Os biomas, que você estudou na disciplina Elementos de Ecologia e Conservação, são as grandes formações vegetais resultantes da história geocológica do planeta e dos fatores climáticos regionais atuais. Essas grandes formações vegetais são consideradas, por alguns autores, como comunidades em larga escala e incluem a floresta tropical, a floresta temperada, o cerrado, o deserto, a tundra, o mangue, os recifes de coral e outros. Como estudar uma comunidade se ela pode ser tão vasta como uma restinga e tão pequena como um tanque de bromélia?

PROBLEMAS COM OS LIMITES DE UMA COMUNIDADE

Algumas vezes, os limites de uma comunidade são facilmente perceptíveis, como no caso de uma poça ou de uma mata cercada de pastagem. Mas, quando as poças são alagadas e passam a se conectar com um rio ou um lago, as populações se misturam e a delimitação da comunidade se torna mais complexa. Outras questões podem surgir. Por exemplo, a que comunidade pertencem as aves que migram entre as lagoas costeiras do Rio de Janeiro e o Pantanal? E, em um riacho que corre em uma floresta, a que comunidade pertencem os anfíbios cujos girinos estão no riacho e cujos adultos estão na floresta? E as folhas que, ao caírem das árvores para dentro dos rios e se decomporem, tornando-se a base para uma teia alimentar, pertencem à comunidade da floresta ou à do rio?

Quem faz parte da sua comunidade?

Quando os ecólogos resolvem estudar uma comunidade, selecionam, na verdade, um conjunto de populações que possam abordar para atingir os objetivos de sua pesquisa. Assim, para estudos que visam a entender a distribuição de aves em uma floresta, serão selecionadas apenas as aves como fatia ou segmento da comunidade da floresta, e as árvores serão elementos da arquitetura do habitat, que permitem às espécies de aves distribuírem-se em gradiente vertical. Nesse caso, o estudo abrange um conjunto de espécies filogeneticamente relacionadas (táxons). O conjunto de espécies de aves de um determinado local constitui uma taxocenose (veja novamente a definição na Aula 16). Você pode encontrar, ainda, na literatura, o termo “assembléia” de aves do dado local, como tradução do termo “assemblage”, utilizado por autores norte-americanos no sentido de taxocenose. A expressão “comunidade” de aves também

pode ser encontrada, muito embora a palavra “comunidade” devesse abranger todos os organismos, e não apenas as aves.

Outros segmentos da comunidade podem ser utilizados e, nesse momento, é importante voltar a algumas definições apresentadas na Aula 16 sobre grupos tróficos e guildas. Se a pesquisa focaliza um grupo de populações que utiliza os mesmos recursos, podemos referir-nos a esse grupo como uma “guilda” daquela comunidade. Por exemplo, a guilda dos nectarívoros (organismos que se alimentam de néctar das flores) constitui a parcela da comunidade de um determinado local que utiliza o néctar como recurso, a despeito de sua posição taxonômica (ave ou inseto, por exemplo). O pesquisador poderia, portanto, estar interessado em estudar o efeito do desmatamento na guilda de nectarívoros de determinada área, por exemplo, e este seria o segmento enfocado da comunidade. Tornaremos a falar das guildas nas próximas aulas.

ATIVIDADE

1. Associe as colunas:

- | | |
|---------------|-----------------------|
| 1. comunidade | () larvas de Odonata |
| 2. guilda | () cupinzeiro |
| 3. taxocenose | () frugívoros |



CUPINZEIROS

São colônias de insetos sociais da ordem Isoptera. Podem ser arbóreos, hipógeos (sob a terra) ou epígeos (parcialmente sobre a terra). Os últimos ocorrem em área de campo limpo de cerrado e também em áreas degradadas de pastagem e são chamados de “murunduns”.

RESPOSTA COMENTADA

CUPINZEIROS ou *termiteiros* constituem um aspecto característico da paisagem do cerrado (veja a **Figura 17.1**). Formam a comunidade de cupins e das populações agregadas, como besouros e vagalumes, por exemplo. Animais frugívoros podem compor uma guilda de morcegos, aves, insetos e mamíferos que se alimentam de frutas em uma floresta. Larvas de Odonata constitui uma taxocenose que envolve larvas aquáticas de várias espécies pertencentes à ordem Odonata (lavadeiras) que ocorrem em comunidades de riachos.

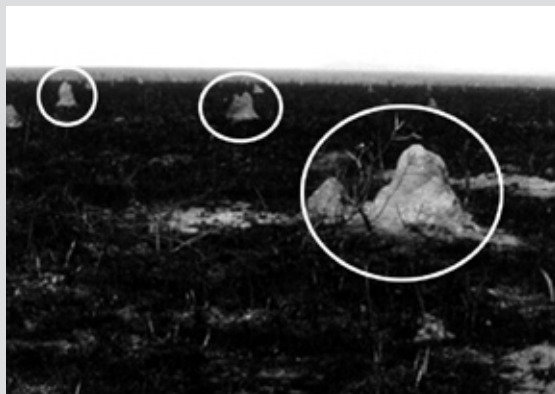


Figura 17.1: Murunduns de cupinzeiro em área de campo limpo de cerrado. Foto disponível em http://eco.ib.usp.br/cerrado/banco_imagens/imgens/Img0019.jpg.

COMUNIDADES “FECHADAS” E “ABERTAS”

Conforme vimos na Aula 15, os botânicos Clements e Gleason iniciaram, no início do século XX, uma acirrada discussão sobre a natureza das comunidades. Vamos comentar isso mais um pouco, porque essa discussão influencia diretamente nosso objetivo de delimitar uma comunidade de estudo.

Em países temperados, onde a diversidade de plantas nas florestas é mais baixa do que a que existe em países tropicais, é comum que os bosques sejam denominados em função da espécie de árvore predominante. Por exemplo: bosque de carvalho e bosque de plátano (para ver essas árvores, procure as **Figuras 14.17 e 14.19**, do Módulo 2, de Elementos de Ecologia e Conservação e para perceber o contraste com uma floresta tropical, veja a **Figura 1.8**, do Módulo 1, de Botânica I). Pois bem, Clements, entre 1916 e 1936, observando diferentes tipos de bosque, viu limites claros entre as formações vegetais e deduziu que, em cada formação vegetal, plantas e animais constituíam partes de um todo indissociável. Segundo ele, cada formação representava um “superorganismo” do qual a retirada de qualquer parte corresponderia à retirada de um órgão vital. Essa concepção recebeu o nome de visão holística da comunidade. Já Gleason, quase na mesma época (entre 1926 e 1939), estudando bosques que se estendiam ao longo de montanhas, não reconhecia limites claros entre as formações vegetais pois havia espécies que ocorriam em várias formações. Discordando de Clements, Gleason postulou que as espécies ocorriam em um ou outro local em função de sua tolerância fisiológica, sendo, as interações com outras espécies, circunstanciais e, a ocorrência conjunta, uma “mera coincidência”. Essa concepção recebeu o nome de visão individualista da comunidade.

Como foi visto na Aula 15, essa diferença de ponto de vista é marcante e resultou em correntes totalmente distintas de pensamento e pesquisa em Ecologia e também em Conservação.



ATIVIDADE

2. Imagine que você seja nomeado diretor de uma unidade de conservação e que tenha autonomia para tomar decisões sobre o uso da floresta. Sob a perspectiva de Clements, como se caracterizaria sua unidade de conservação? E sob a perspectiva de Gleason? Elabore suas respostas nas linhas abaixo.

[illegible]**RESPOSTA COMENTADA**

Um biólogo, com visão clementsiana radical, transformaria a unidade de conservação num santuário e até mesmo trilhas ecológicas seriam proibidas, pois afetariam o conjunto. Para um biólogo com visão gleasoniana, a retirada seletiva de madeira, ou outras modalidades de exploração, poderia ser implementada porque não prejudicaria, necessariamente, as características da comunidade como conjunto. Você deve estar pensando que essas duas visões são muito radicais e que deve haver posições intermediárias. De fato, grande parte dos ecólogos concordaria com você, mas ainda são necessários muitos estudos para entendermos o que de fato organiza a estrutura de uma comunidade de forma a torná-la recorrente (reconhecível) no tempo e no espaço. Pela visão de Clements, a presença ou a ausência de uma espécie é governada pela presença ou ausência de outra com a qual ela interaja. Esse tipo de distribuição não é, geralmente, visto em plantas, e a maioria dos botânicos rejeitou essa concepção. No entanto, animais em uma comunidade são freqüentemente ligados mais rigidamente a outros organismos. Alguns animais dependem, primariamente, de certos alimentos, e sua distribuição está ligada à distribuição de seu recurso alimentar.

Outra forma de aplicar as visões de Clements e Gleason é classificar as comunidades em “fechadas” e “abertas”. Nas comunidades fechadas, os limites de distribuição das espécies são claros (veja a **Figura 17.2**). Observe, nessa figura, um limite claro na distribuição de um conjunto de espécies em relação à de outro conjunto. Áreas ou regiões de rápida substituição de espécies ao longo de um gradiente ambiental são denominadas ecótonos. Já nas comunidades abertas, as populações se distribuem ao longo do gradiente de forma independente umas das outras (veja a **Figura 17.3**).

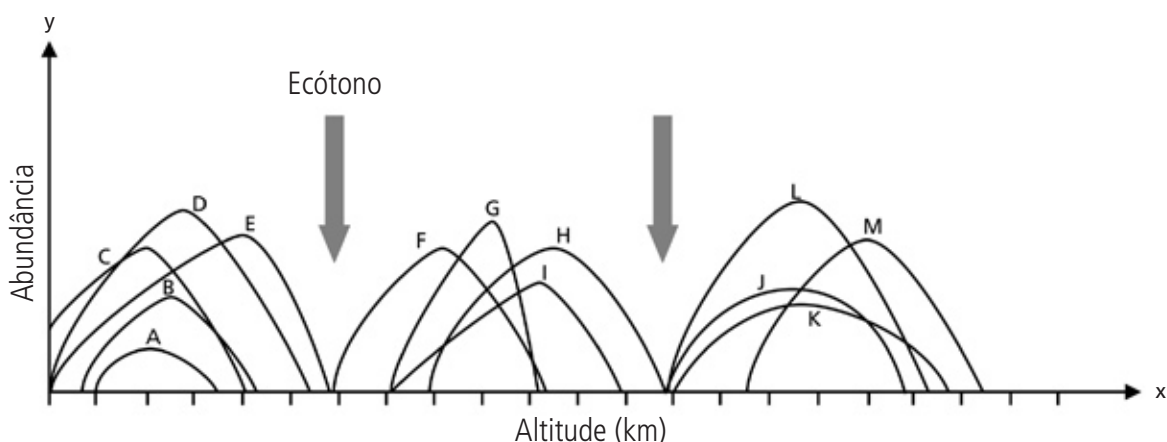


Figura 17.2: Representação gráfica da distribuição de populações ao longo de um gradiente de altitude (m), ilustrando as “comunidades fechadas” de Clements, separadas por ecótonos.

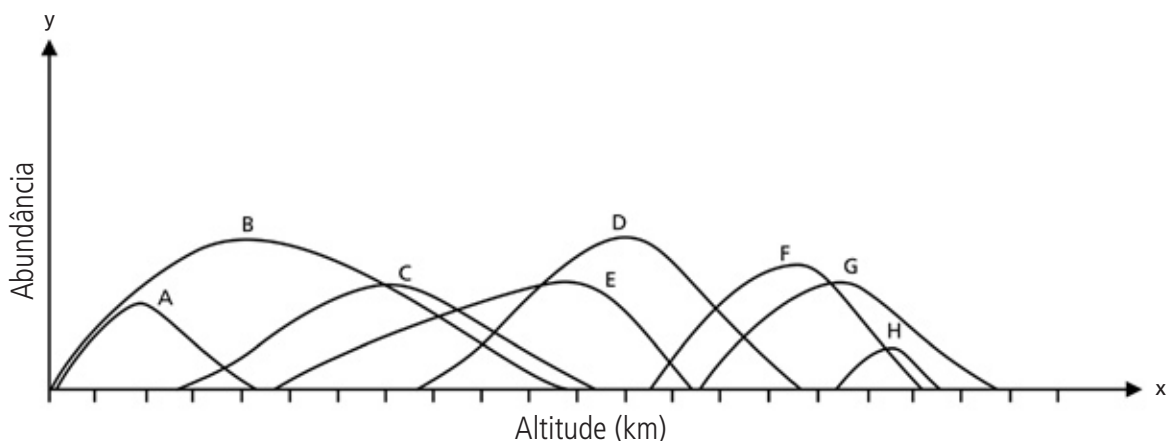


Figura 17.3: Representação gráfica da distribuição de populações ao longo de um gradiente de altitude (m), ilustrando as “comunidades abertas” de Gleason, em que os ecótonos não são perceptíveis.



ATIVIDADE

3. Vamos acompanhar, passo a passo, o que as figuras anteriores estão mostrando. Primeiro passo: identifique o que está representado nos eixos dos gráficos (ordenada e abscissa). Segundo passo: acompanhe a distribuição de cada espécie (na figura, cada população está representada por uma letra grafada no pico de maior abundância da espécie). Terceiro passo: compare as duas figuras e descreva, em seguida, o comportamento das populações nos dois casos.

RESPOSTA COMENTADA

Na abscissa (eixo x) dos dois gráficos, está representado um gradiente espacial em metros (no caso, é altitude, mas poderia ser umidade de fora para dentro de uma floresta ou salinidade num rio chegando ao mar). Na ordenada (eixo y), é representada a abundância das populações (em número de indivíduos, por exemplo). Cada linha de cada gráfico, identificada por uma letra, representa uma espécie. Você pode ver que, na **Figura 17.2**, há coincidência dos picos de abundância de várias espécies formando um conjunto. O limite de cada conjunto é claro, e o espaço entre eles é o ecótono. Cada conjunto corresponde a uma comunidade fechada, aproximando-se à definição de Clements. Na **Figura 17.3**, a linha de cada espécie se estende por trechos independentes do gráfico, e não há conjuntos de espécies, nem ecótonos. Essa distribuição representa uma comunidade aberta e corresponde à visão individualista de Gleason. Comunidades abertas não têm limites naturais; portanto, seus limites são arbitrários em relação à distribuição geográfica e ecológica das espécies que as compõem e que podem estender suas amplitudes em outras associações, de forma independente.

Como um exemplo prático de uma comunidade aberta e de populações que estendem suas amplitudes de distribuição de forma independente das demais, temos o caso das restingas do Rio de Janeiro e da população de gavião-caramujeiro (*Rosthramus sociabilis*). O gavião é parte da taxocenose de aves da comunidade da restinga durante o período chuvoso do ano; quando chega a seca, a espécie migra para o Pantanal e participa de outra taxocenose de aves até a próxima

migração. A taxocenose de aves da restinga, portanto, tende a ser do tipo “aberta”. Ecótonos, por outro lado, podem ser observados em duas circunstâncias. A primeira, quando o ambiente físico se modifica abruptamente. Por exemplo, na transição entre ambientes aquáticos e terrestres, nas vertentes norte e sul de uma montanha ou entre tipos distintos de solo, a alternância entre as comunidades é abrupta e óbvia. A segunda circunstância, por sua vez, é aquela em que uma espécie ou forma de vida domina tão fortemente uma comunidade que a borda de sua distribuição limita a distribuição das demais espécies. Por exemplo, uma mudança de acidez do solo acompanha a delimitação entre florestas de coníferas e não-coníferas. As acículas caídas de coníferas se decompõem lentamente e aumentam a acidez do solo, dificultando que plântulas de não-coníferas se desenvolvam ali. Com isso, ocorrem limites claros entre os dois tipos de florestas, incluindo o **SUB-BOSQUE** que as acompanha. Na **Figura 17.4**, é mostrado um ecótono de modificação física abrupta representado pelo mar e a restinga.

SUB-BOSQUE

É o estrato florestal localizado abaixo do dossel e constituído por árvores e arbustos.



Figura 17.4: Ecótono entre o mar e a restinga, na região de Maricá, RJ.



Muitos ecótonos vêm sendo criados artificialmente com a fragmentação da paisagem pelas atividades humanas. Primack & Rodrigues (2002) descrevem um estudo de fragmentos florestais que vem sendo conduzido desde 1980 na Amazônia, próximo a Manaus (“Projeto de Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais”). Esse exemplo mostrou que florestas fragmentadas há pouco tempo são fortemente influenciadas por “efeitos de borda”. Estes correspondem a várias mudanças ecológicas associadas às abruptas bordas artificiais dos fragmentos de floresta. Populações que antes apresentavam uma distribuição ditada por um gradiente ambiental com substituição relativamente suave, passam a ser limitadas por um ecótono floresta/estrada ou floresta/terra cultivada. A radiação solar e os ventos quentes e secos, vindos das pastagens ou culturas que circundam os fragmentos, penetram na floresta e, com isso, seu microclima é alterado. Alguns insetos, sapos, mamíferos e

aves insetívoras do sub-bosque da floresta evitam as bordas. Devido ao aumento de turbulência e de stress hídrico, grandes árvores têm alta taxa de mortalidade próximo às bordas. Estudos mostram que, na medida em que uma floresta é fragmentada, modifica-se a relação entre espaço florestal e borda. A área de borda aumenta muito com a fragmentação, mesmo que a área interna não sofra perda na mesma proporção. Na situação de fragmentação, podem se formar as metacomunidades definidas como um conjunto de comunidades locais conectadas umas às outras pela dispersão de um ou mais membros.



ATIVIDADE

4. Imagine dois riachos de mesmo tamanho. O riacho fictício Água Fria nasce na Floresta da Tijuca e deságua num canal do Horto Botânico. Tem a aparência do riacho na **Figura 17.5**. O riacho fictício Matão é um afluente pouco poluído de um rio da Baixada Fluminense. Seu aspecto é semelhante ao da **Figura 17.6**. As tabelas abaixo representam coletas efetuadas em cinco trechos (A, B, C, D e E) equivalentes de cada riacho e a abundância de cada organismo. Esta é uma atividade que você pode fazer sozinho ou com ajuda do tutor, se necessário. Analise as tabelas, pegue papel, lápis de cor e régua e confeccione um gráfico para cada riacho, marcando cada espécie com uma cor. Se tiver familiaridade com o programa Excel, você pode confeccionar os gráficos com ele.

Tabela 17.1: Distribuição e abundância de populações do riacho Água Fria em cinco trechos de seu percurso no sentido da cabeceira para a foz.

Organismos	Trecho A	Trecho B	Trecho C	Trecho D	Trecho E
Lambari 1	20	80	0	0	0
Camarão 1	10	90	0	0	0
Traíra	0	0	20	60	10
Gastrópode	0	0	0	70	20
Acará	0	0	20	50	10
Barata d'água	0	0	30	100	0

Tabela 17.2: Distribuição e abundância de populações do riacho Matão em cinco trechos de seu percurso no sentido da cabeceira para a foz.

Organismos	Trecho A	Trecho B	Trecho C	Trecho D	Trecho E
Lambari 2	60	80	50	20	0
Camarão 2	30	40	30	30	10
Traíra	10	20	40	30	10
Gastrópode	20	10	40	50	20
Acará	15	25	25	50	50
Barata d'água	20	30	40	30	30



Figura 17.5: Aspecto provável do riacho Água Fria.



Figura 17.6: Aspecto provável do riacho Matão.

Elaborados os gráficos, responda:

a) Há semelhança entre o que você obteve e os gráficos das **Figuras 17.2 e 17.3**?

b) Qual deles você acha que se aproxima mais de uma comunidade aberta? Por quê?

c) É possível distinguir um ecótono em algum dos gráficos?

d) Agora, que você teve o trabalho de montar e interpretar seus gráficos, pense um pouco sobre os fatores que poderiam estar influenciando a distribuição dessas populações nos dois riachos. Anote o que você tiver pensado, pois vamos voltar aos gráficos na próxima aula.

RESPOSTA COMENTADA

Você deve ter observado que há semelhança entre os seus gráficos e os das **Figuras 17.2 e 17.3**. Em um, as populações apresentam seu maior número de indivíduos coincidentes entre si; em outro, cada pico populacional ocorre independentemente do das demais populações. Quanto à segunda questão, se você respondeu que é a comunidade do riacho Matão, acertou. Como você pode ver pelo gráfico que construiu, os picos de abundância das populações no riacho Matão estão espalhados e não coincidem entre si, mostrando que cada população é mais abundante onde as condições do riacho aparentemente lhe são favoráveis. A comunidade do riacho Matão não apresenta ecótono, mas é possível ver uma mudança abrupta na distribuição das populações (ecótono) no trecho C do riacho Água Fria. Quanto aos fatores que poderiam estar influenciando esta distribuição, preste atenção às fotos dos riachos, elabore algumas hipóteses explicativas, e guarde suas anotações para utilizar na próxima atividade.

GRADIENTES ECOLÓGICOS E O CONCEITO DO CONTÍNUO

Após a polêmica causada pelos estudos de Clements e Gleason, as formações vegetais e outros ambientes passaram a ser examinados com maior detalhamento e verificou-se que o conceito de comunidade fechada explicava cada vez menos a organização das comunidades. Surgiu, então, o conceito de contínuo ecológico, ou seja, em biomas como florestas, estuários, rios e outros, populações de plantas e animais gradualmente vão se substituindo ao longo do gradiente de condições físicas. Você pode perceber isso ao subir o pico de Itatiaia, e observando as alterações da fisionomia da vegetação com a altitude. Pode fazer isso,

também, ao comparar a distribuição de peixes ao longo do gradiente de salinidade de um estuário (você verá que peixes essencialmente dulcícolas são substituídos por peixes estuarinos e estes por peixes essencialmente marinhos na medida em que aumenta a salinidade).

Os ecólogos desenvolveram várias técnicas para descrever a estrutura e função de uma comunidade considerando o conceito de contínuo. Um modo de registrar a mudança da comunidade é plotar a abundância das espécies ao longo de gradientes contínuos de condições ecológicas, como exposição à luz, umidade, temperatura, salinidade, acidez do solo ou da água etc. **WHITTAKER** (1967) denominou esse procedimento de análise de gradiente. Se a organização da comunidade for fechada, ela será identificada na análise de gradiente pela presença de ecótonos claros, como o mostrado na **Figura 17.1**.

ROBERT WHITTAKER

Foi um ecólogo da Universidade de Cornell que estudou as formações vegetais de áreas montanhosas dos Estados Unidos. Seus estudos mostraram que a temperatura e a umidade variavam em distâncias curtas, dependendo da altitude, vertente e exposição à luz; e que as espécies vegetais ocupavam áreas específicas, com picos de abundância espalhados ao longo do gradiente.

ATIVIDADE



5. Nas **Tabelas 17.1 e 17.2** são apresentadas algumas características dos riachos estudados na Atividade 4. Compare com os resultados que você obteve anteriormente e identifique os riachos. Justifique sua resposta em cinco linhas.

Tabela 17.3: Características do riacho _____

Fatores/Trecho	A	B	C	D	E
Altitude (m)	150	100	20	18	16
Vegetação marginal	arbórea	arbórea	arbutiva	gramíneas	gramíneas
Velocidade da água	alta	alta	média	baixa	baixa
Tipo de leito	pedras	pedras	areia	areia	lodo
Largura	1,5	2,0	4,0	3,0	3,5
Profundidade	0,5	0,7	1,5	0,7	0,6

Tabela 17.4: Características do riacho _____

Fatores/Trecho	A	B	C	D	E
Altitude (m)	20	18	16	14	12
Vegetação marginal	gramíneas	gramíneas	gramíneas	gramíneas	gramíneas
Velocidade da água	média	baixa	baixa	baixa	baixa
Tipo de leito	areia	areia	lodo	lodo	lodo
Largura (m)	2,5	3,0	3,0	3,5	4,0
Profundidade (m)	0,6	0,7	0,7	0,8	0,6

RESPOSTA COMENTADA

Como você percebeu, o riacho que apresentou ecótono na distribuição das populações também apresenta, no trecho C, uma descontinuidade de condições físicas do ambiente. A alteração do habitat seleciona a presença ou abundância das populações e altera a delimitação da comunidade. Repare, também, que as espécies de lambaris e camarões eram diferentes nos dois riachos. Isso exemplifica que as condições locais não são os únicos fatores a influenciar a distribuição dos organismos numa comunidade. Processos históricos (biogeográficos e filogenéticos) se refletem nas comunidades contemporâneas através da presença ou ausência de determinadas espécies que tiveram sua distribuição moldada no passado, talvez, pelas extinções locais. Veremos mais sobre esse assunto na Aula 23.

CONCLUSÃO

A delimitação prática de uma comunidade pode ocorrer em escala ampla de biomas, mas também em escala local, dependendo das questões que devam ser respondidas. A distribuição das populações na comunidade é a chave para a classificação de uma comunidade em aberta ou fechada.

RESUMO

A delimitação da comunidade depende do padrão aberto ou fechado que ela apresenta, ou seja, com sobreposição de distribuição de espécies formando uma unidade discreta (fechada) ou com populações dispostas individualmente ao longo de gradientes ambientais sem limites naturais (aberta). As plantas parecem seguir, principalmente, este último padrão, mas os animais distribuem-se em função dos recursos alimentares disponíveis e apresentam mais relações de interdependência. Em última análise, o pesquisador determina os limites de sua comunidade quando estabelece as questões a serem respondidas, e estas podem ser mais bem abordadas com um estrato taxonômico (taxocenose) ou funcional (guildas) da comunidade.

ATIVIDADES FINAIS

Vamos encerrar nossas atividades nesta aula com uma recapitulação. Leia as questões abaixo, consulte as páginas anteriores e elabore suas respostas em seguida.

1) As aves migratórias pertencem a uma única comunidade? Por quê?

2) A comunidade da qual participam as aves migratórias pode ser considerada fechada? Por quê?

3) A comunidade de um tanque de bromélia aproxima-se mais de um padrão aberto ou de um padrão fechado? Como você poderia verificar isso?

4) A presença de um ecótono caracteriza que tipo de comunidade? Por quê?

5) Dê um exemplo de ecótono.

RESPOSTA COMENTADA

Naturalmente, aves migratórias não podem pertencer a uma única comunidade, e, como esses animais participam de duas ou mais comunidades distintas, nenhuma delas pode ser considerada fechada no sentido estrito. A comunidade de tanque de bromélia, no entanto, aproxima-se bastante do que seria um padrão de comunidade fechada, mas poderia ser considerada realmente fechada? Estudar a dinâmica das populações que ocupam o tanque de bromélia seria uma forma de confirmar esse padrão. No entanto, é importante ter em mente que no tanque de bromélia entram organismos colonizadores quando ele se forma e devem sair outros, em alguns momentos, para completar seu ciclo de vida fora dali. Embora o tanque da bromélia delimite uma comunidade, muitos dos organismos que ali vivem ocorrem também em brejos permanentes ou em poças temporárias da região, deixando dúvidas sobre o quanto essa comunidade pode realmente ser considerada fechada. Quanto à última questão, a presença de ecótono delimita comunidades fechadas e, se seu exemplo contemplou duas comunidades distintas com uma área de transição abrupta entre elas, você acertou. Parabéns! Se esse não foi o caso, não desista. Releia a aula e procure seu tutor para esclarecer suas dúvidas.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, vamos ver que fatores podem afetar a composição de uma comunidade e quais ferramentas o pesquisador utiliza para descrever e comparar comunidades.

Prática sobre uso de carta 1:50.000 (IBGE)

AULA

18

Meta da aula

Apresentar mapas como instrumentos de reconhecimento prévio do ambiente para estudos de populações e comunidades.

objetivos

Esperamos que, após a prática desta aula, você seja capaz de:

- Acessar imagens de satélite para um estado do Brasil de sua escolha, navegando livremente pelo *site* indicado.
- Reconhecer a escala dos mapas.
- Identificar limites municipais e estaduais: cidades, vilas, núcleos e fazendas.
- Identificar estradas asfaltadas, não-asfaltadas e trilhas; estradas de ferro e cabos de alta e baixa tensão.
- Reconhecer montanhas e serras pelas cotas altimétricas.
- Delimitar uma bacia hidrográfica de 4ª ordem.
- Identificar acidentes geográficos e alterações antrópicas.
- Identificar áreas de mata, culturas permanentes e temporárias.
- Reconhecer uma bússola e um aparelho receptor de GPS, assim como suas aplicações ao trabalho de campo do biólogo e suas limitações.
- Utilizar uma bússola para seguir em determinada direção associada ao mapa e um aparelho receptor de GPS para obter as coordenadas do local onde você se encontre.

INTRODUÇÃO

Digamos que você tenha sido encarregado de preparar um projeto para a avaliação do impacto que a construção de uma estrada teria numa comunidade aquática, num lugar distante do estado do Rio de Janeiro, por exemplo, no interior de Goiás. Por onde você começaria?

Antes de tudo, você deveria se familiarizar com a área de estudo para fazer um planejamento adequado do seu trabalho, certo? Atualmente, com a facilidade de acesso à internet, muitas informações estão disponíveis. No entanto, nem todas são confiáveis. É importante utilizar *sítes* de instituições sérias, como órgãos governamentais, universidades, institutos de pesquisa etc. De qualquer modo, para direcionar sua pesquisa, você deve levar em conta os fatores estudados nas aulas desta disciplina, como os que influenciam uma comunidade. Assim, clima, geologia, história da ocupação humana e uso da terra são informações relevantes.

Em segundo lugar, levantamentos prévios da fauna e da flora locais, se existirem, vão aproximar você dos elementos prováveis da sua comunidade. Se o projeto envolve uma análise antes e depois do impacto da construção da rodovia, é importante você delimitar a área precisa da sua pesquisa e planejar a obtenção de dados de campo. Importantes instrumentos para biólogos em campo são **IMAGENS DE SATÉLITE** e **MAPAS**. Se tiverem sido feitas num dia claro, sem nuvens, será possível ter imagens bastante claras para ilustrar e, algumas vezes, atualizar certas informações que os mapas trazem. O tutor organizará vocês para que possam acessar o *site* <http://www.cdbrasil.cnpm.embrapa.br> ou apresentará o CD *Brasil visto do espaço* (Embrapa). Quando finalmente estiverem no campo, dois instrumentos associados aos mapas podem ser muito úteis: a bússola e o GPS.

IMAGENS DE SATÉLITE

Imagens obtidas por satélites em órbita e transmitidas para a Terra.

MAPAS

Representações reduzidas, simbólicas e aproximadas de toda a superfície terrestre ou de uma parte dela.

MAPAS E CARTAS

Mapas abrangem grandes regiões – como continentes, países –, estados enquanto cartas abrangem áreas menores. Mapas e cartas podem ser planimétricos, ou seja, representam o terreno de forma plana. Os mapas rodoviários são planimétricos. Quando mapas incluem informações sobre o relevo (altura e profundidade), são chamados planialtimétricos. As cartas do IBGE são desse tipo e foram confeccionadas a partir de fotos aéreas. Nestas, a altura dos picos é registrada pelo altímetro do avião e seccionada em curvas distanciadas de 20 em 20 metros (ou 50 metros, dependendo da carta), permitindo a confecção de mapas topográficos que têm um componente tridimensional.

Nessa prática, cada grupo de dois ou no máximo três pessoas vai receber uma folha da carta do Brasil. Posicione-a de forma a não sofrer dobraduras e tenha cuidado para não fazer marcas com canetas ou lápis. Para orientar-se em seu exercício, utilize, de preferência, uma lapiseira sem grafite.



Grande parte do território brasileiro foi cartografado dessa forma e se encontra disponível para consultas em mapotecas de bibliotecas oficiais ou no próprio IBGE. O IBGE vende cartas não esgotadas e cópias digitalizadas das esgotadas.

A ESCALA

A escala é a relação numérica entre uma distância medida sobre o mapa e a distância que lhe corresponde sobre a superfície da Terra. A escala de 1:100.000 significa que a cada 1 centímetro do mapa correspondem 100.000 centímetros na paisagem real. Observe que a carta é coberta por um quadriculado de linhas finas, que constitui a grade de **COORDENADAS GEOGRÁFICAS**. As linhas verticais representam os meridianos; as linhas horizontais, os paralelos.

Nas cartas topográficas, a grade de coordenadas está ligada a um sistema de coordenadas retangulares métricas, em que as distâncias entre as linhas são medidas em metros e não em graus. Isso facilita a medição das distâncias diretamente na carta.

Nas cartas topográficas em escala de 1:50.000 e 1:100.000, cada quadrícula tem exatamente 4cm x 4cm. Na carta de 1:50.000, os intervalos são de dois quilômetros, e nas cartas de 1:100 000, são de quatro quilômetros.

Na carta que você está examinando, dá para se imaginar “caminhando” por um quadrado desses, não? Nas margens da área desenhada, vemos números como 7.670, o que significa que aquela linha está a 7.670km da linha de origem (que se localiza 10.000km ao sul do equador). Os valores métricos das coordenadas aumentam do sul para o norte (de baixo para cima) e do oeste para o leste (da esquerda para a direita).

COORDENADAS GEOGRÁFICAS

Valores numéricos por meio dos quais podemos determinar a posição de um ponto na superfície da Terra, tendo, como ponto de origem para as latitudes, o equador e, para a origem das longitudes, o meridiano de Greenwich.



ATIVIDADE

1. A atividade se desenvolverá com uma folha que você receberá no pólo. Se não compreender algo, peça instrução ao tutor.

Qual o nome da folha? Observe, na base do mapa, as folhas que se conectam a ela e que você deveria consultar, caso sua área de estudo extrapolasse a sua carta.

Procure a indicação, na base de seu mapa, da localização da sua folha no perfil do estado a que pertence.

A escala pode ser representada de forma numérica (fração em que o numerador é a unidade e o denominador o número pelo qual se deve multiplicar uma distância qualquer do mapa para verificar-se a distância real) ou gráfica (segmento graduado em metros ou quilômetros).

Confirme a distância de cada quadrícula em quilômetros e imagine quanto do seu mapa você poderia percorrer a pé em uma hora.

Observe as coordenadas retangulares métricas, assinaladas às margens do mapa.

OS ELEMENTOS DA CARTA TOPOGRÁFICA

Há três tipos de elementos na carta topográfica que você estará observando:

1) Elementos toponímicos: nomes utilizados na carta para designar locais.

2) Elementos altimétricos: representação do relevo por **CURVAS DE NÍVEL**. As curvas são eqüidistantes e nas cartas de 1: 50.000 são representadas de 20 em 20 metros (**Figura 18.1**). Não confunda altitude com altura. A altitude é sempre contada a partir do nível do mar, enquanto a altura pode começar a ser contada de onde você quiser.

CURVAS DE NÍVEL

ou cotas altimétricas são linhas que unem pontos de mesma altitude em relação a um ponto de referência.

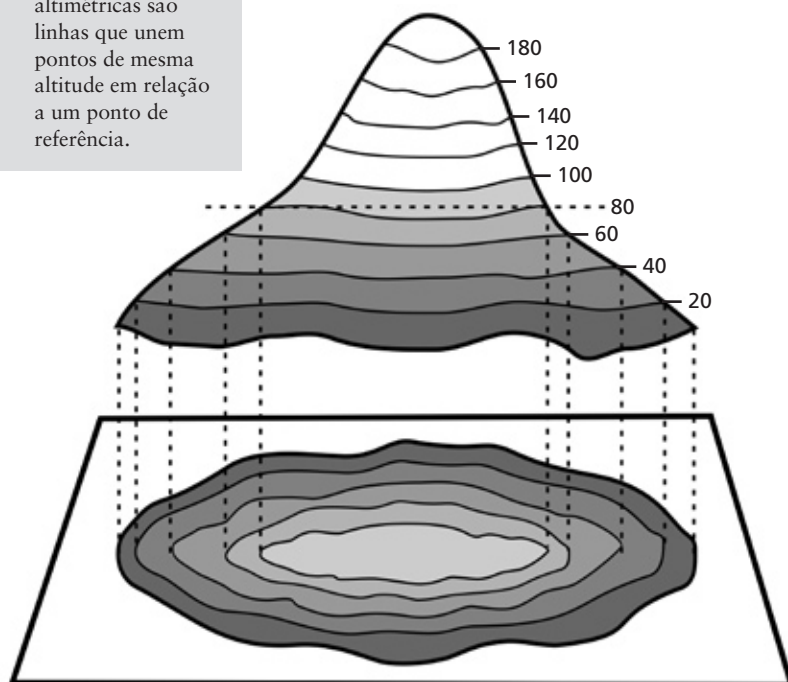


Figura 18.1: Representação do relevo feito pelas curvas de nível.

3) Elementos planimétricos, que tratam de dois aspectos distintos:

- a) Naturais: rede hidrográfica e vegetação natural.
- b) Relacionados com a atividade humana: uso do solo, distribuição das populações, vias de acesso (estradas).



ATIVIDADE

2. Vamos continuar explorando sua carta. Confira com o tutor cada atividade.

Veja o quadro, na base da carta, que mostra a divisão política. Quais municípios são representados nessa folha, total ou parcialmente?

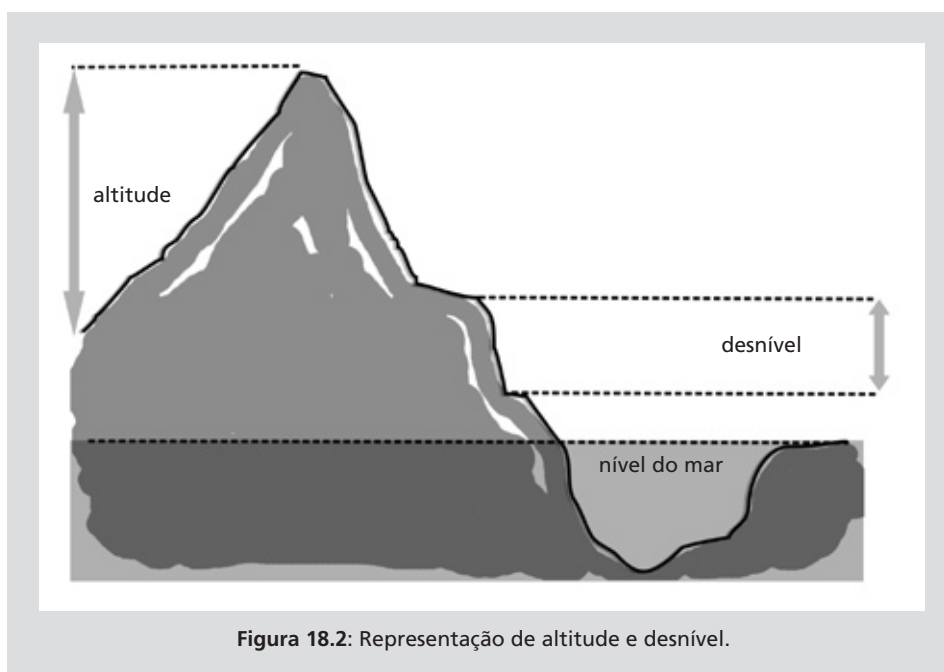
Observe os contornos e localize-os na carta. Algumas vezes, o contorno do município é dado por um rio, e, nesse caso, você localizará, em alguns pontos do contorno do rio, o tracejado da divisão de município.

Agora vamos ver acessos? Há rodovias pavimentadas na área que você vai estudar? E estradas sem pavimentação? Repare que as estradas sem pavimentação são classificadas como de trânsito permanente ou periódico. Isso quer dizer que, na época de chuvas, sua pesquisa vai precisar de um carro com tração nas quatro rodas. Identifique também as trilhas. Elas geralmente levam a fazendas e podem ser importantes vias de acesso a riachos ou matas.

Prestemos atenção, agora, a pontos notáveis no mapa, que poderiam servir de referência para um grupo que, hipoteticamente, fosse se encontrar com você no campo. Localize uma estrada de ferro e uma linha de alta tensão (as linhas de transmissão vêm com as letras AT e BT, respectivamente). No campo, estradas de ferro e fios de alta tensão são referenciais facilmente localizáveis.

Observemos o relevo. Com certo treino, você consegue enxergar sua carta tridimensionalmente. Os picos “crescem” no mapa, observou? Se não enxergou, não se incomode. Escolha um pico no seu mapa. Ele estará representado assim: x 585 (exemplo). Esse é o ponto máximo, conforme registrado pelo altímetro do avião. Comece a “descer” do pico e encontrará uma curva de nível logo abaixo. Ela corresponde a 580 metros; a seguinte corresponde a 560; a próxima, a 540, e assim por diante. A curva de 500 (assim como as demais de 100 em 100) é assinalada em negrito e tem o número 500 escrito no contorno. Localize uma curva dessas. Veja agora que, em alguns locais, as curvas de nível estão muito próximas, formando um sombreado, indicando desníveis muito abruptos. Praticantes de vôo livre (asa delta, parapente) utilizam cartas como a que você está examinando para localizar pontos interessantes para uma visita de avaliação. Localize um despenhadeiro (teve a sensação de vertigem?) e uma serra (o nome acompanha a formação). Veja a diferença entre “desnível” e “altitude” na

Figura 18.2.



MICROBACIAS HIDROGRÁFICAS

Repare que, cortando as linhas de relevo, você pode distinguir linhas azuis. Essas linhas vão se unindo a outras, adquirindo um aspecto ramificado típico. Os pontos altos do relevo separam essas ramificações e constituem o divisor de águas entre diferentes rios. Uma escala de ordem de grandeza proposta por Hort e modificada por Sthraler permite classificar os cursos d'água. Riachos que não recebem nenhum afluente são chamados de 1ª ordem. Quando dois riachos de 1ª ordem se unem, o rio passa a ser considerado de 2ª ordem. Quando dois rios de 2ª ordem se unem, forma-se um rio de 3ª ordem. Quando um rio de 3ª ordem recebe um de 2ª, continua como de 3ª ordem. Veja a **Figura 18.3**:

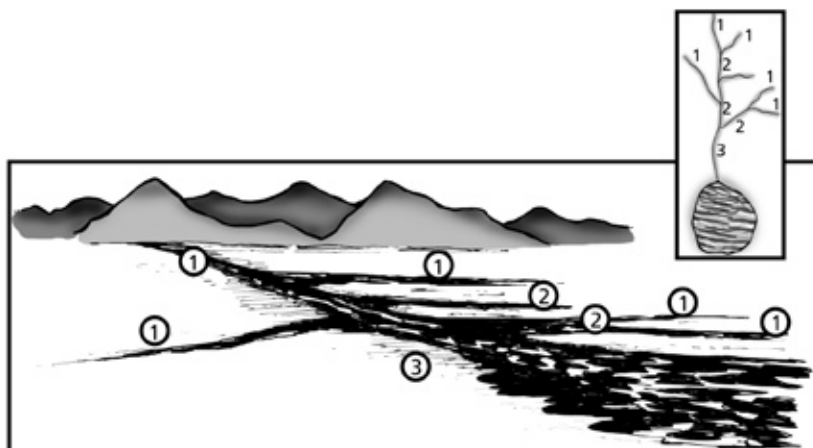


Figura 18.3: Esquema de bacia hidrográfica de 3ª ordem.



ATIVIDADE

3. Delimite uma bacia de 4ª ordem. Escolha riachos no centro da carta para evitar que os rios recebam afluentes cujas cabeceiras você não possa verificar. Chame o tutor para conferir.

Observe que há códigos para nascentes, poços, rios efêmeros (esta é uma informação muito importante para o projeto proposto no início da aula. Se você for conhecer a região na seca, pode não encontrar os rios!). Outra classificação importante é a de áreas alagáveis (temporário) e brejos (permanente).

Veja a legenda para pontos notáveis no curso do rio (cachoeiras, saltos, barragens) e verifique se ocorrem na sua carta. Você sabia que praticantes de canoagem e *rafting* consultam primeiramente essas cartas de 1:50.000, para estabelecerem pontos interessantes e depois fazerem visitas de avaliação com seus caiaques e botes infláveis?

VEGETAÇÃO E MINAS

Nesse tipo de carta, a classificação da vegetação é muito simplificada. Áreas naturais podem ser “mata” ou “área aberta”. Áreas cultivadas são divididas em culturas “permanentes” ou “temporárias”.



ATIVIDADE

4. Observe que as culturas têm assinalado o tipo de plantio. Localize algumas culturas permanentes e algumas temporárias.

Áreas de mineração recebem um símbolo próprio (verifique) e, em geral, há indicação do tipo de extração mineral que ocorre.

BÚSSOLA E GPS

Bússola

Os chineses foram os primeiros a utilizar uma bússola. A bússola é uma caixinha (de madeira, ferro ou plástico, com visor transparente) com uma agulha magnetizada, que pode girar livremente sobre um suporte vertical preso no centro de um círculo graduado de 360°. A numeração do círculo é em sentido horário, e são assinalados os quatro pontos cardeais. O princípio da bússola é que a Terra se comporta como um ímã gigantesco, criando ao seu redor um campo magnético potente, cuja ação faz com que a agulha se coloque paralelamente às linhas de

força do campo. Uma vez que o ímã terrestre, como qualquer outro, tem um eixo e dois pólos magnéticos, a direção que a agulha imantada, mergulhada naquele campo, assinala é a que aponta para os tais pólos. Existem dois pólos nortes, o verdadeiro, o pólo norte geográfico, que é utilizado como referência para a posição dos mapas, e o pólo norte magnético, que é o apontado pela bússola. A diferença angular entre esses dois pólos é chamada declinação magnética.

COMO USAR A BÚSSOLA COM O SEU MAPA?

Antes de tudo, você deve ter seu ponto de partida estabelecido no mapa. Em seguida, faça uma linha entre o ponto onde você se localiza e o ponto onde quer chegar. Encoste a lateral da bússola nessa linha e gire o anel graduado, até que as linhas norte-sul da bússola fiquem paralelas às linhas norte-sul do seu mapa (o norte da carta topográfica está sempre na margem superior). Utilize um transferidor para medir o ângulo entre o norte geográfico (verdadeiro) e a direção do seu objetivo.

Como você mediu o ângulo a partir do norte geográfico e a bússola trabalha com o norte magnético, você terá de fazer uma compensação na declinação magnética.

Se a declinação magnética for “oeste”, some-a ao ângulo relativo ao norte geográfico. Se a declinação magnética for “leste”, subtraia seu valor do ângulo relativo ao norte geográfico. A indicação “leste” ou “oeste” e o valor da declinação magnética normalmente vêm escritos na carta topográfica.

Temos que observar se o valor da declinação magnética é do ano corrente ou se precisa ser corrigido. Geralmente, vem marcado na carta topográfica o quanto de correção anual devemos fazer. Esse procedimento é feito quando pegamos o rumo na carta (rumo verdadeiro) e o transferimos para a bússola (rumo magnético). Quando pegamos um rumo com a bússola (rumo magnético) e o transferimos para a carta topográfica (rumo verdadeiro) para determinarmos a posição, devemos executar a operação de modo inverso: onde somávamos devemos subtrair; onde subtraíamos devemos somar.

ATIVIDADE



5. No canto inferior direito da sua carta, observe a figura semelhante à **Figura 18.4**. Por ela podemos verificar a declinação entre o norte magnético e o geográfico, o ano de referência e a taxa com que varia a declinação. Com essas informações, podemos calcular a declinação magnética atual. Vamos ver onde fica o norte geográfico? Sabendo que a declinação magnética aumenta oito minutos por ano, verifique a data da carta, subtraia-a do ano atual e multiplique-a por oito. Transforme esse valor em graus dividindo-o por 60. O número inteiro representa os graus. Multiplique os números após a vírgula por 60 para obter os minutos. Esse valor é a correção pela declinação ao longo desses anos. Somando-o ao indicado na sua carta, teremos a declinação magnética atual. Se o valor obtido se refere ao oeste, ele deve ser acrescentado ao leste para se obter a direção do norte geográfico.

Quando utilizar a bússola, assegure-se de que esteja perfeitamente horizontal e de que, nas proximidades, não haja construção metálica, aparelhos elétricos em funcionamento ou carros com o motor ligado. Se houver um referencial conhecido próximo a sua cidade, como um morro ou um rio, use a carta e a bússola para se orientar em relação a ele, pelos passos a seguir.

Coloque a linha norte-sul do azimuth na direção do caminho que deseje seguir. Gire a caixa da bússola até que as linhas gravadas no fundo da bússola fiquem paralelas aos meridianos do mapa e a flecha N-S assinale o norte. Faça girar horizontalmente todo o instrumento até que a agulha móvel aponte para a mesma direção que a flecha N-S.

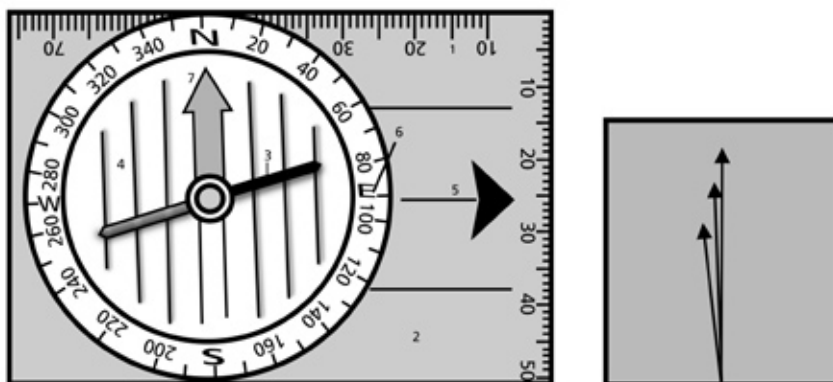


Figura 18.4: Representação da bússola e do desvio do norte geográfico em relação ao norte magnético.

O GPS

O Global Positioning System (GPS) é um sistema mundial de radionavegação, formado por uma constelação de 24 satélites e suas estações de solo. Consiste de um aparelho receptor (**Figura 18.5**) que, ao captar e processar os sinais de satélite, fornece a posição exata em



que nos encontramos e nossos movimentos em uma tela de cristal líquido. Foi criado nos Estados Unidos para fins militares, sendo atualmente utilizado para várias funções. A primeira e mais óbvia aplicação do GPS é fornecer coordenadas precisas em qualquer lugar da Terra em que se esteja. Atua igualmente em terra, ar ou água, sendo atualmente um poderoso auxiliar da navegação. Por outro lado, há situações que comprometem a recepção de sinais de satélite, como cavernas, estruturas de concreto e florestas densas, impossibilitando o funcionamento do aparelho.

Figura 18.5: Representação de um aparelho receptor de GPS.



Uma expedição conjunta do IBGE e do IME (Instituto Militar de Engenharia) foi realizada, em outubro de 2004, na serra do Caparaó, para rever as altitudes exatas dos picos da Bandeira e do Cristal e para medir, pela primeira vez, os picos do Calçado e Calçado Mirim. A expedição faz parte de uma parceria estabelecida entre os dois institutos em torno do Projeto Pontos Culminantes do Brasil, que já realizou um primeiro levantamento na serra da Mantiqueira, concluindo que o pico Pedra da Mina é mais alto que o das Agulhas Negras e que o pico da Neblina, o mais alto do país, tem 20 metros a menos do que determinavam as últimas medições, feitas na década de 1960. O trabalho na serra do Caparaó consistiu na instalação e operação de quatro aparelhos receptores de GPS de alta precisão nos quatro picos. Simultaneamente, aparelhos semelhantes foram colocados em pontos de referência situados em Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro. Todos os dados serão processados pelo IBGE, possibilitando o cálculo das altitudes com precisão centimétrica. (Extraído do tópico Comunicação Social da *homepage* do IBGE, com data de 22 de outubro de 2004.)



ATIVIDADE

6. Esta atividade consiste em usar o GPS. Ligue, observe o menu e obtenha e anote sua posição. Se houver tempo, aproveite para ver outras funções, comente com seu tutor.

CONCLUSÃO

Imagens de satélite, mapas, bússola e GPS são instrumentos importantes para o biólogo se localizar em sua área de trabalho. O estudo das cartas é importante para estudos de populações e comunidades porque fornece dados prévios, sobre componentes geográficos da paisagem, que influenciam a distribuição dos organismos.

RESUMO

Imagens de satélite e mapas fornecem importantes pistas sobre as condições de uma região, tais como divisão política, vias de acesso, hidrografia, topografia, vegetação e uso da terra. Nos mapas, há também representação dos meridianos e paralelos, que permite registrar as coordenadas de locais conhecidos. Bússola ou GPS associados ao mapa permitem que o pesquisador se movimente com segurança e economia de tempo.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Estabelecidas a área e suas características fisiográficas e determinada a comunidade a ser estudada, como proceder? Na próxima aula prática, falaremos sobre amostragem; comparação entre comunidades; o uso de índices de diversidade e a montagem de uma teia trófica.

A comunidade como unidade de estudo: como descrever uma comunidade? (1)

Meta da aula

Apresentar os seguintes parâmetros descritivos de uma comunidade: composição, riqueza, abundância relativa, índice de diversidade, assim como sua mensuração e problemas decorrentes.

Espero que, ao final desta aula, você seja capaz de:

- Definir os parâmetros usualmente utilizados para descrever uma comunidade.
- Relacionar os fatores que devem ser considerados ao se realizar amostragens e estimar os parâmetros da comunidade.
- Aplicar os parâmetros e, através deles, comparar comunidades.

Pré-requisitos

Aulas 15, 16 e 17.

INTRODUÇÃO

Nesta aula vamos aprender como descrever uma comunidade. Ela pode ser descrita em termos estruturais e funcionais. Por agora, estaremos tratando da estrutura. Quando falamos em estrutura da comunidade, queremos saber quantas e quais espécies fazem parte dessa comunidade e o quanto cada espécie é representativa. Quando comparamos a estrutura da comunidade, em diferentes locais ou momentos, estamos procurando padrões. Na Aula 15, o professor Fabio definiu padrões como “arranjos de objetos ou eventos no espaço e no tempo”. Ou seja, padrões são repetições consistentes e, neste caso, traduz-se pelo reconhecimento de um mesmo conjunto de espécies em locais ou momentos diferentes. O reconhecimento de padrões permite descrever e comparar comunidades.

As comunidades não contêm o mesmo número de espécies e uma das áreas mais ativas de pesquisa em ecologia de comunidades é o estudo da diversidade. Wallace (1878) reconheceu que animais e plantas eram mais diversificados nas regiões tropicais que nas demais partes do globo. Outro padrão importante foi o observado por Mac Arthur & Wilson (1967) em ilhas: quão menores e mais distantes as ilhas, menor sua diversidade. Ambos os padrões têm sido consistentes para vários grupos taxonômicos e parecem não ser fruto do acaso. Explicá-los tem sido um desafio para os ecólogos e tem acarretado uma vasta literatura sobre diversidade, maneira de mensurá-la e suas causas. Nesta aula, vamos analisar a diversidade, seus componentes e os problemas e cuidados envolvidos em sua mensuração, considerando comunidades numa escala local. Na Aula 23 analisaremos a diversidade em escalas regional e global.

COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE

Como foi mencionado na Aula 16, um primeiro critério para se caracterizar uma comunidade é sua composição de espécies. Se você estiver trabalhando com uma comunidade que envolva vários grupos taxonômicos, deverá contar com um bom time de taxonomistas! Se estiver trabalhando com uma taxocenose, deverá estar familiarizado com o grupo taxonômico para, pelo menos, ser capaz de reconhecer todas as morfoespécies que a compõem. Morfoespécie é o nome dado a uma unidade taxonômica reconhecida mas não identificada. Por exemplo, digamos que dentre as espécies de marsupiais de uma taxocenose de mamíferos, você reconhece indivíduos de *Didelphis aurita* (um gambá) e três espécies de *Monodelphis* (cuíca). As espécies de *Monodelphis*,

para um leigo, são bastante semelhantes entre si, mas você, com certo treino, distingue claramente umas das outras, pela pelagem, tamanho ou outra característica qualquer. Durante a triagem, você pode usar um nome fictício para sua morfoespécie ou numerá-la (*Monodelphis sp. 1*, *Monodelphis sp. 2* etc.). Posteriormente, ao levar material-testemunho a um especialista, você pode obter a correta determinação das espécies.

Ao pesquisarmos a composição de uma comunidade, devemos saber, de antemão, se ela será abordada no todo ou por amostragem. Se você estiver estudando a comunidade de um tanque de bromélia ou de um ninho de saúva, poderá identificar e contar (com paciência!) todos os organismos presentes em cada comunidade. Mas se estiver estudando comunidades em escala mais ampla, como um rio ou uma restinga, terá de recorrer a técnicas de amostragem e tomar os cuidados necessários para que o resultado seja representativo. É importante fazer um planejamento da amostragem que leve em consideração a variabilidade espacial e temporal do ambiente e as características dos organismos envolvidos. Por exemplo: sazonalidade na região pode influenciar a distribuição dos organismos e afetar sua amostragem? As populações ocorrem de forma homogênea na área ou você deverá subamostrar por *habitat*?

É necessário, no planejamento de uma pesquisa, agregar informações sobre os aspectos físicos do ambiente e sobre o comportamento dos grupos taxonômicos que compõem sua comunidade. É provável que, ao estudar uma comunidade fluvial, por exemplo, você obtenha uma lista de espécies distinta para períodos de seca e cheia do rio (variação temporal) e listas distintas também para ambientes de corredeira ou de remanso (variação espacial).



Quando delimitamos uma comunidade para estudo e temos definidas as perguntas que queremos responder, é muito importante que a lista de espécies seja representada por material-testemunho em museus ou outras coleções institucionais. Exemplares de cada morfoespécie receberão números de tombo na coleção e ficarão disponíveis para qualquer pesquisador que deseje saber qual é, exatamente, a espécie a que o estudioso se refere. O mesmo pode ser feito para plantas em herbários institucionais. Para qualquer grupo coletado, devem ser seguidos os procedimentos corretos de fixação de cada exemplar e anotada sua procedência exata, de preferência por georreferenciamento (ver obtenção de coordenadas geográficas na Aula 19).

RIQUEZA DE ESPÉCIES

Com a lista de espécies da comunidade, obtemos a primeira medida de diversidade, a riqueza simples de espécies, ou simplesmente “riqueza”, que nada mais é que o número de espécies da comunidade estudada. A riqueza, portanto, é um dos conceitos de diversidade. Quando a área estudada pode ser claramente delimitada no espaço e no tempo e as espécies são identificadas, sua simples contagem fornece a riqueza. Se, no entanto, as amostras são apenas parte do conjunto de espécies esperado, torna-se necessário distinguir entre a riqueza numérica de espécies (definida como número de espécies pelo número de indivíduos) e densidade de espécies (que é o número de espécies pela área especificada de coleta). Da mesma forma que nos estudos de populações (veja Aula 3, Volume 1), as técnicas de amostragem para o estudo das comunidades devem ser criteriosamente escolhidas e padronizadas no início dos estudos.

É claro que nem sempre é possível assegurar que todas as amostras tenham o mesmo tamanho. Além disso, o número de espécies invariavelmente aumenta com o tamanho da amostra e com o aumento do esforço de amostragem. As espécies mais comuns são capturadas rapidamente nas primeiras amostragens e, à medida que o esforço de coleta continua, espécies mais raras serão adicionadas à lista. Quando parar?

Para avaliar se a amostragem numa dada área foi suficiente, a curva do coletor é um método empírico, bastante utilizado em termos práticos. Baseia-se na esperada relação de aumento do número de espécies com o aumento do esforço de amostragem e consiste em relacionar graficamente a frequência cumulativa de espécies com o número acumulado de amostragens (eventos ou área). Quando a curva atinge a assíntota (patamar estável), observa-se a que área (ou volume) ou número de eventos amostrais isso corresponde. Ele representaria a quantidade mínima de amostras para se obter um número relativamente estável de espécies do local.

ATIVIDADE



1. Na **Figura 19.1** é mostrada a curva cumulativa de espécies verificada em três lagoas da região de Macaé, nas quais foram feitas amostragens de peixes durante vários meses. Observe o gráfico e responda às perguntas:

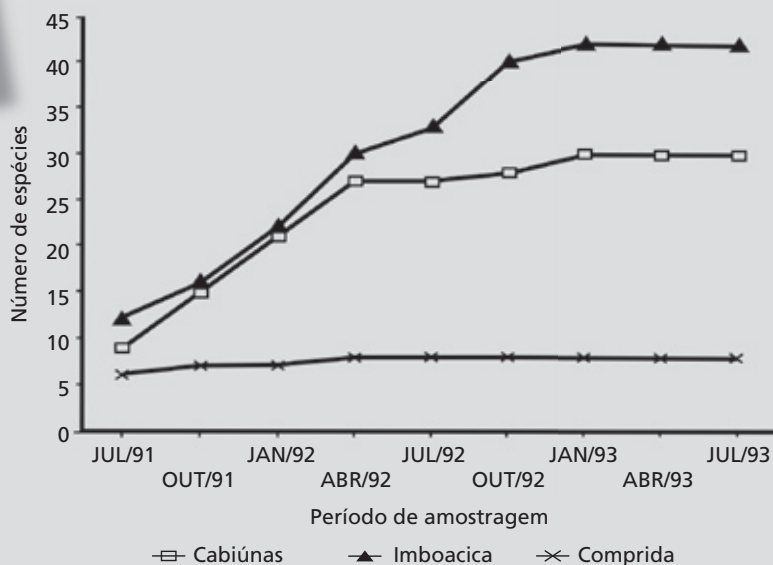


Figura 19.1: Curva cumulativa de espécies de peixes, amostrados de julho de 1991 a julho de 1993, nas lagoas Imboacica, Comprida e Cabiúnas (RJ). Reproduzido de Aguiaro & Caramaschi (1995).

a. Após quantos meses de coleta, a curva do coletor de cada lagoa atingiu a assíntota? Por quê?

b. Considerando que as três lagoas têm tamanhos diferentes, qual você acha que é a maior e qual a menor? Por quê?

c. Sabendo que a lagoa Comprida não tinha contatos com o mar há longo tempo; que a lagoa Cabiúnas havia tido contato no ano anterior; e que a lagoa Imboacica sofria, freqüentemente, aberturas artificiais da barra arenosa, como você explicaria as diferenças observadas?

RESPOSTA COMENTADA

As curvas cumulativas de espécies atingiram a assíntota após nove meses de coleta na lagoa Comprida e após 18 meses nas lagoas Cabiúnas e Imboacica, como pode ser visto pela projeção do patamar da curva no eixo das abcissas.

A ordem de tamanho das lagoas, considerando-se a premissa que quanto maior a área, maior o número esperado de espécies, seria Comprida < Cabiúnas < Imboacica. De fato, a área das lagoas é, respectivamente, 0,11 km², 0,35 km² e 2,15 km² e o número total de espécies registradas em cada uma é 8, 30 e 42.

A lagoa Imboacica, por ter tido contatos freqüentes com o mar, tinha mais probabilidade de conter espécies pouco abundantes porque muitas espécies marinhas entravam acidentalmente na lagoa quando a barra de areia era rompida e eram, eventualmente, capturadas, geralmente representando novos registros na taxocenose. A lagoa Cabiúnas, por ter tido um contato com o mar em passado recente, apresentou espécies que só foram capturadas após certo esforço, provavelmente por se tratarem de exemplares de peixes estuarinos ou marinhos remanescentes, capazes de sobreviver em água doce. Essas lagoas, portanto, exigiram um esforço de amostragem mais longo para que fosse finalizado o inventário da ictiofauna.

A lagoa Comprida, com uma comunidade mais estável, foi inventariada satisfatoriamente em tempo relativamente curto.

Conclui-se que, além do tamanho, o contato com outras comunidades (no caso a marinha) influenciam na riqueza local de espécies. Se tiver curiosidade de saber mais sobre as taxocenoses de peixes das lagoas de Macaé, veja as referências listadas ao final da aula.

De maneira geral, os pesquisadores consideram que a riqueza de espécies (S), desde que tomados alguns cuidados com o tamanho da amostra (mesma área ou *habitat* explorado, mesmo tempo de amostragem ou, de preferência, mesmo número de indivíduos incluídos na amostra), fornece uma visão instantânea e compreensível da diversidade, tendo sido utilizada com sucesso em muitos estudos.

No entanto, na prática, muitas vezes os tamanhos das amostras são distintos. Para sanar isso, foi desenvolvida uma técnica, denominada rarefação, que calcula o número esperado de espécies em cada amostra, se todas as amostras fossem de um mesmo tamanho padronizado (por exemplo, 1.000 indivíduos). A técnica envolve cálculos de análise combinatória e não será vista aqui, mas você pode encontrar, se tiver

interesse, um detalhamento do método nos livros de Magurran (1988), Krebs (1989) ou Ricklefs & Miller (1999). Tanto os índices de riqueza como a técnica de rarefação receberam críticas porque, antes da aplicação, os números de indivíduos e espécies por amostra são conhecidos e, após a transformação, passamos a lidar com um valor de índice ou com um número “esperado”, que não são reais.

FREQÜÊNCIA DE ESPÉCIES

Quando você estuda uma comunidade ao longo do tempo, ou quando compara várias comunidades de uma mesma região, é interessante definir a frequência com que cada espécie aparece na sua amostragem. Esse dado, principalmente depois de associado a dados de abundância e/ou biomassa, informa quanto à importância da espécie na comunidade. As espécies podem ser constantes, acessórias ou acidentais e um critério usual na literatura tem sido:

- espécies constantes: presentes em 50% das coletas ou mais;
- espécies acessórias: presentes em mais de 25% das coletas e em menos de 50%;
- espécies acidentais: presentes em menos de 25% das coletas.



ATIVIDADE

2. A tabela a seguir apresenta a frequência de espécies da taxocenose de peixes de um rio costeiro do Estado do Rio de Janeiro, num trecho litorâneo. As coletas foram feitas ao longo de um ano, mensalmente. Observe os dados e estabeleça:

a. Qual a riqueza simples registrada nesse trecho do rio ao longo de um ano?

b. Quais são as espécies constantes, as acessórias e as acidentais?

Meses Espécies	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez
<i>Astyanax janeiroensis</i>	X	X	X								X	X
<i>Hyphessobrycon</i> <i>sp.</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Characidium</i> <i>japuhybensis</i>	X	X										
<i>Callichthys</i> <i>callichtys</i>	X											
<i>Rhamdia sp.</i>	X		X		X			X			X	
<i>Pimelodella sp.</i>	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X
<i>Hypostomus sp.</i>	X	X	X	X			X		X	X	X	X
<i>Geophagus</i> <i>brasiliensis</i>	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X
<i>Hoplias</i> <i>malabaricus</i>	X	X			X		X		X			X
<i>Mugil liza</i>	X										X	
<i>Centropomus</i> <i>parallelus</i>					X	X						
<i>Poecilia vivipara</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Eleotris pisonis</i>		X		X					X	X		

RESPOSTA COMENTADA

No total, foram capturadas 13 espécies e essa é a riqueza. Como foram 12 amostras no total, você calculou o percentual a partir desse número. Assim, temos que as espécies constantes são as que foram coletadas mais de 6 vezes: *Hyphessobrycon sp.*, *Pimelodella sp.*, *Hypostomus sp.*, *Geophagus brasiliensis*, *Hoplias malabaricus* e *Poecilia vivipara*. As espécies acessórias (coletadas mais de 3 e menos de 6 vezes) foram: *Astyanax janeiroensis*, *Rhamdia sp.* e *Eleotris pisonis*. As espécies acidentais foram: *Characidium japuhybensis*, *Mugil liza*, *Centropomus sp.* e *Callichthys callichtys*. Nesse tipo de taxocenose fluvial, as espécies acidentais muitas vezes são constantes em outras taxocenoses e participam parcialmente desta, como é o caso dos peixes marinhos *Mugil liza* (uma tainha) e *Centropomus parallelus* (um robalo), que sobem os rios esporadicamente para se alimentar e de *Characidium japuhypensis* (um canivete) e *Callichthys callichtys* (tamboatá) que vivem, respectivamente, em trechos superiores do rio e em alagados marginais.

EQUITABILIDADE DAS ESPÉCIES

O segundo conceito de diversidade é o da equitabilidade, já mencionado na Aula 16. O problema de se utilizar apenas a riqueza de espécies para descrever uma comunidade é que, nesse conceito, tanto as espécies raras como as abundantes são consideradas da mesma forma e isso é pouco informativo. Veja o exemplo fictício dado na **Tabela 19.1**. São mostradas duas comunidades (X e Y) das quais foram capturados 100 indivíduos pertencentes ao mesmo número de espécies (10). Portanto, a riqueza é a mesma para as duas comunidades, mas você acha que elas são parecidas?

Tabela 19.1: Distribuição do número de indivíduos por espécie em duas comunidades fictícias

Espécies/ Comunidades	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	Total
X	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	100
Y	99	01	01	01	01	01	01	01	01	01	100

A comunidade X tem uma equitabilidade maior que a comunidade Y, pois as espécies apresentam abundâncias relativas iguais. Entre 0 e 1, podemos dizer que a comunidade X tem equitabilidade máxima e a comunidade Y, mínima. Intuitivamente, podemos perceber que a comunidade Y tem menor diversidade que a comunidade X. Se fossem comunidades vegetais, a comunidade Y seria, praticamente, uma monocultura. A riqueza e a equitabilidade, portanto, são os dois componentes da diversidade.

ATIVIDADES

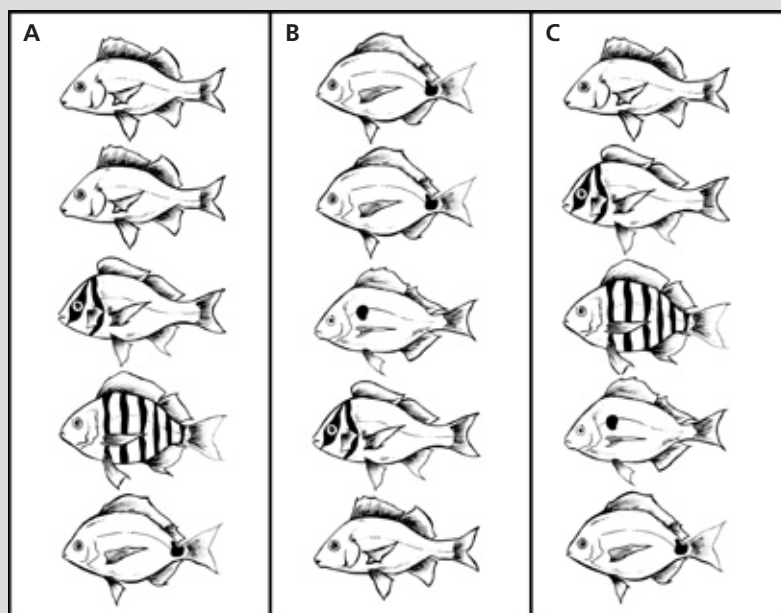


Figura 19.2: Riqueza.

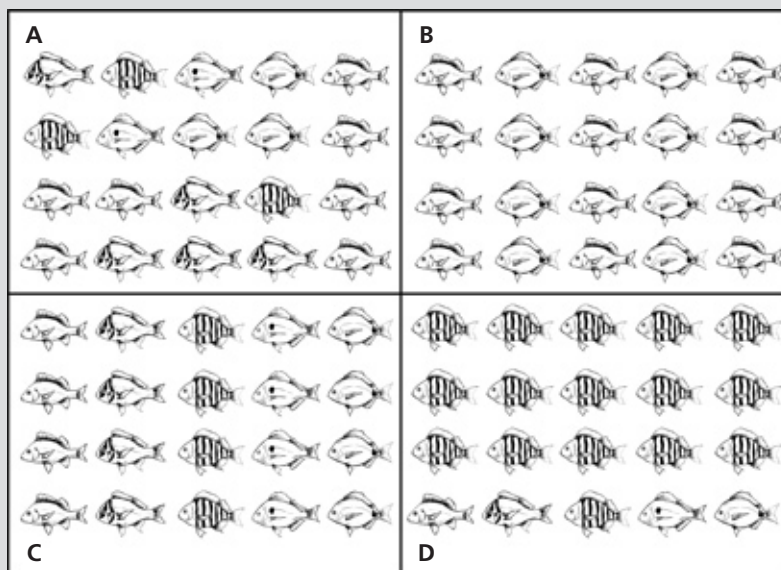


Figura 19.3: Equitabilidade.

3. Observe a **Figura 19.2** e responda:

a. Qual o número total de espécies? Comparando os locais A, B e C, qual apresenta a maior riqueza? Justifique.

4. Observe a **Figura 19.3** e responda:

a. Qual apresenta a menor riqueza? Justifique.

b. Comparando os locais A, B, C e D, qual (ou quais) apresenta(m) maior equitabilidade? Justifique.

c. Qual apresenta a menor equitabilidade?

d. Qual o que apresenta a maior diversidade? Justifique.

RESPOSTA COMENTADA

Na **Figura 19.2** observa-se que a riqueza total é de 5 espécies, as quais só estão presentes juntas no local C. Na **Figura 19.3**, a menor riqueza é a do local B, com apenas duas espécies. A maior equitabilidade é apresentada pelo local C, em que cada espécie é igualmente representada na taxocenose. De todos os locais, o que tem menor equitabilidade é D, em que quatro espécies são representadas por um único exemplar. A maior diversidade é apresentada pelo local A, que agrega a maior riqueza com a maior equitabilidade. Naturalmente, os exemplos utilizados na **Tabela 19.1** e nas **Figuras 19.2 e 19.3** são fictícios e bastante simplistas, sendo quase impossível que ocorram na Natureza, mas espero que tenham atendido o objetivo de ajudar você a compreender os conceitos de riqueza e de equitabilidade.

MODELOS DE ABUNDÂNCIA

À medida que conjuntos de dados, contendo informações sobre o número de espécies e suas abundâncias relativas, foram se acumulando, percebeu-se que havia um padrão característico nas abundâncias: em nenhuma das comunidades estudadas, todas as espécies eram igualmente comuns. Essa constatação levou ao desenvolvimento de modelos de

abundância de espécies. Os modelos foram fortemente defendidos por seus proponentes e atualmente são, conforme relatado em Ricklefs & Miller (1999), questionados pela maioria dos ecólogos devido à dificuldade de ligar os pressupostos matemáticos a processos biológicos reais; e porque são modelos muito sensíveis aos efeitos da amostragem e do acaso. No entanto, esses autores consideram que a história do desenvolvimento desses modelos são bons exemplos de como hipóteses sobre o mundo natural surgem a partir de considerações teóricas. Concordando com eles, apresentaremos a você um apanhado dos modelos mais conhecidos, seguindo o contexto apresentado por Ricklefs e Miller (1999) no livro-texto referenciado e recomendado, ao final desta aula, assim como o de Magurran (1988), para um aprofundamento no assunto.

Para se perceber o padrão de frequência de classes de abundância de uma comunidade qualquer, é preciso plotar, num gráfico, a frequência da espécie mais abundante em classes de abundância, seguindo-se as espécies de abundância intermediária e finalmente as mais raras.

Em muitas comunidades, umas poucas espécies são representadas por vários indivíduos, algumas por número de indivíduos intermediário e muitas por um único indivíduo. A observação ecológica mais significativa é que a maioria das espécies são raras. Essa distribuição é representada na **Figura 19.6** como série geométrica. No modelo chamado *série geométrica*, pressupõe-se que o que determina a distribuição dos organismos na área é a disponibilidade de recursos e que a divisão ocorrerá de acordo com a dominância de cada espécie, de forma hierarquizada, até que todos os nichos estejam preenchidos e que todos os recursos tenham seu destinatário. O modelo deriva do conceito de preempção de nicho, no qual as espécies colonizam uma área após um distúrbio e cada uma atua de forma a garantir uma fração constante (k) dos recursos remanescentes. O nicho é entendido como o papel da espécie no ambiente, delimitado pela amplitude das condições e qualidade dos recursos, que permitem a sobrevivência da espécie em questão (veremos esta concepção com detalhes na Aula 22). Neste modelo, imagina-se que uma área, desabitada após um distúrbio, tenha um total de recursos igual a 1. Depois que a primeira espécie chegar, e tomar para si $k = 0,5$ dos recursos existentes, $1 - 0,5 = 0,5$ recurso permanece não utilizado e disponível para a segunda espécie que chegar. Esta, ao chegar, utilizará $0,5 (1 - 0,5) = 0,25$, deixando $0,25$ disponível e assim por diante, sendo

que a i -ésima espécie a chegar terá $k(1-k)^{i-1}$ dos recursos. A **Figura 19.4** traz uma representação do modelo e, na **Figura 19.6**, é apresentada uma situação gráfica hipotética em que a curva típica do modelo da série geométrica foi desenhada. O modelo é interessante, mas muitos autores consideram que sua aplicabilidade a situações reais parece restringir-se a situações de pouca disponibilidade de recursos em que processos de dominância de algumas espécies sejam muito ativos.

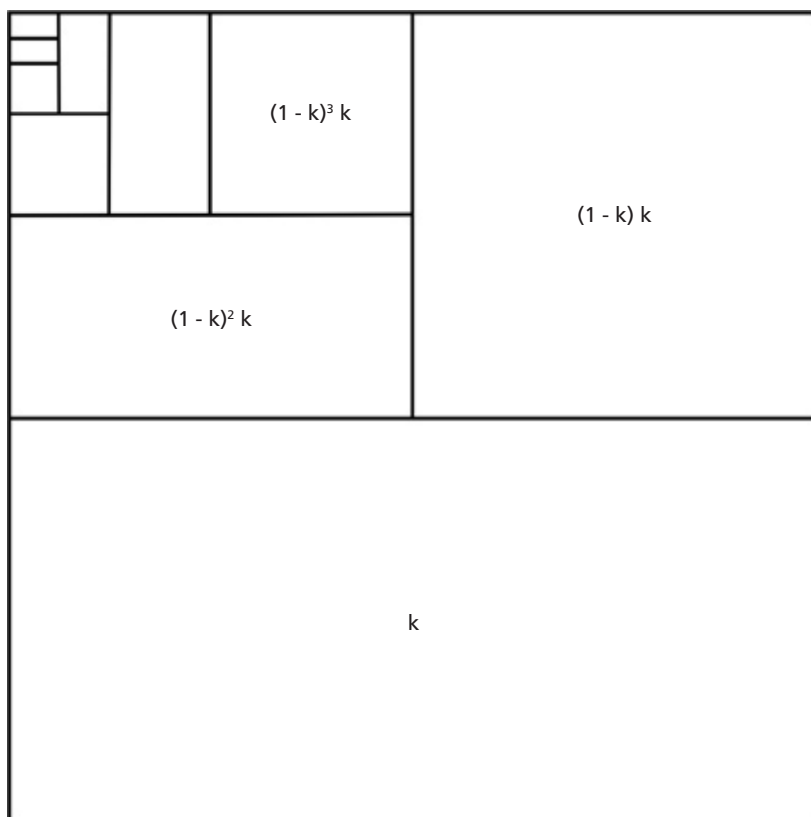


Figura 19.4: Representação geométrica do modelo da série geométrica de abundância relativa.

Mac Arthur (1957) propôs que a abundância de cada espécie na comunidade seria determinada por processos que se assemelhavam à partilha, ao acaso, de recursos que estariam distribuídos ao longo de um contínuo. Este modelo foi denominado de *nicho ao acaso* ou “modelo do graveto quebrado” (*broken stick*). MacArthur imaginou a partição do espaço do nicho numa comunidade, comparando-a a um graveto, quebrado ao acaso, simultaneamente, em S pedaços. O comprimento de cada segmento do graveto corresponderia à abundância das espécies. Quando os segmentos são arranjados numa escala logarítmica em ordem decrescente, a distribuição esperada de comprimentos do graveto

decrecerá de forma quase linear (Figura 19.5). Quando a fila ordenada de espécies (maior ordem significa maior abundância) é plotada numa escala aritmética contra a abundância logaritimizada, o modelo do graveto quebrado produz uma curva em forma de S (Figura 19.6). Aves, peixes e gastrópodes predadores são alguns exemplos de taxocenoses em que o modelo do nicho ao acaso se aplicou bem. A principal crítica ao modelo é ser caracterizado por um único parâmetro (S = número de espécies) e por isso ser fortemente influenciado pelo tamanho da amostra. No entanto, quando esse padrão se manifesta, é uma evidência de que um importante fator ecológico está sendo compartilhado mais ou menos ao acaso pelas espécies. Mac Arthur, ao propor o modelo, pretendia que, como contexto biológico, fosse visto um grupo de espécies partilhando, ao acaso, um único recurso. Ricklefs & Milles (1999) consideram que outro contexto biológico seria o de um grupo de espécies invasoras ocupando sequencialmente uma área desabitada, na maneira descrita para o modelo da série geométrica, exceto pelo fato de que cada espécie captaria uma porção ao acaso dos recursos disponíveis, ao invés de uma quantia fixa k , como no modelo anterior.

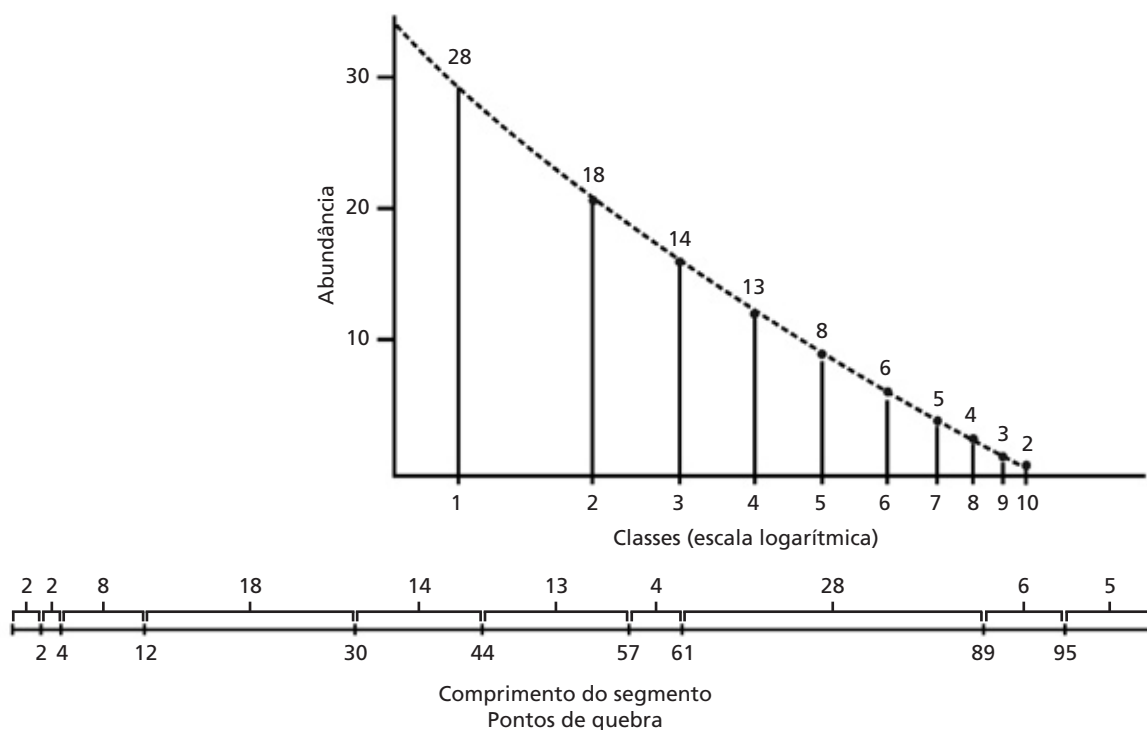


Figura 19.5: Representação da abundância relativa de espécies em uma comunidade baseada no modelo do "graveto quebrado".

Os modelos da série geométrica e o de nicho ao acaso representam processos muito simples de dividir recursos para um número relativamente pequeno de espécies. Espécies recém-chegadas tomam uma quantia k ou uma quantia ao acaso dos recursos disponíveis e isto dita a distribuição das abundâncias de espécies e indivíduos na comunidade. Nesses modelos, a abundância de espécies é proporcional à quantidade de recursos que elas obtêm. Esses modelos provavelmente só podem representar comunidades muito simples, porque, em geral, a abundância de uma espécie qualquer reflete o balanço de um grande número de processos e fatores. Variações em fatores como abundância de diferentes tipos de alimento, condições físicas do ambiente, presença de predadores etc., podem refletir-se em pequeno aumento ou diminuição da abundância de uma espécie. Estatísticos têm demonstrado que a soma, de muitos fatores independentes e com efeitos pequenos, tende a assumir uma distribuição normal, a famosa distribuição em forma de sino. Assim, se a abundância de cada espécie está relacionada à soma dos efeitos de muitos fatores sobre ela, poderíamos esperar que as abundâncias das espécies apresentassem, também, uma distribuição em forma de sino.

Frank Preston, em 1948, publicou um estudo em que caracterizava a distribuição da abundância das espécies por uma curva lognormal. Esse autor distribuiu as espécies pelas classes de abundância baseado na seguinte escala de número de indivíduos por espécie: 1-2 indivíduos; 2-4 indivíduos, 4-8 indivíduos, 8-16 indivíduos etc. Cada classe era duas vezes tão grande quanto a anterior e Preston denominou estas classes de oitavas em referência à escala musical (a frequência de vibração de cada nota em uma escala musical é duas vezes a da nota da escala inferior). Este procedimento resultou numa escala logarítmica. Para vermos isso, vamos representar uma série na qual cada membro da série é 2^y , e onde y é a posição na série. Assim, $2 = 2^1$, $4 = 2^2$, $8 = 2^3$, $16 = 2^4$. A diferença entre cada passo na série log transformada é uma constante, 1. Assim, sobre a escala log na base 2, podemos plotar as classes espaçadas simetricamente numa linha. Uma grande amostra de indivíduos de uma comunidade deverá constar de indivíduos pertencentes a diferentes espécies. Quando a frequência (número de indivíduos por espécie) é plotada contra as classes de abundância logarítmica, resulta uma distribuição normal. Esta distribuição é o *modelo de distribuição lognormal*. Resumindo, Preston plotou abundâncias de espécies usando \log_2 e denominou oitavas as

classes resultantes. Entretanto, não é obrigatório usar log na base 2; qualquer base é válida e \log_3 e \log_{10} têm sido alternativas comuns.

A distribuição é usualmente escrita da seguinte forma:

$$S(R) = S_0 \exp(-\alpha^2 R^2)$$

Onde:

$S(R)$ = nº de espécies na R-ésima oitava (classe) à direita e à esquerda da curva simétrica.

S_0 = nº de espécies na oitava modal

$\alpha = (2 \gamma^2)^{1/2}$ = largura inversa da distribuição

Estudos empíricos têm demonstrado que α é usualmente próximo de 0,2.

Não desenvolveremos o modelo com um exemplo aqui, mas a representação gráfica do modelo de distribuição lognormal é mostrada na **Figura 19.6**. Aves, gastrópodes, plantas e diatomáceas são exemplos de taxocenoses que têm apresentado correspondência ao modelo lognormal, conforme demonstrado por Sugihara (1980, *apud* MAGURRAN, 1988). Esse autor considera que, biologicamente, o modelo tem vantagem sobre o de nicho ao acaso por representar o nicho multidimensionalmente (você verá esta definição na Aula 22; no momento podemos interpretar como um nicho que envolve múltiplos recursos), ao contrário do modelo de nicho ao acaso, que se atém a um único tipo de recurso.

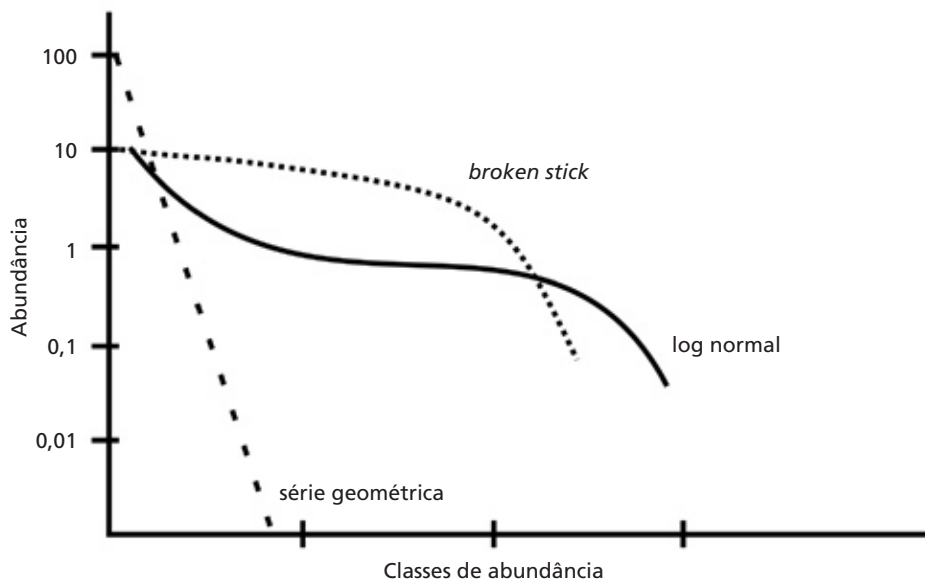


Figura 19.6: Representação gráfica hipotética de três modelos de abundância relativa de indivíduos por espécie.

Os modelos apresentados foram desenvolvidos da teoria matemática e então aplicados a comunidades para fins comparativos. Outro modo de examinar a estrutura da comunidade é desenvolver expressões matemáticas que reflitam medidas reais, como veremos a seguir.

O ÍNDICE DE DIVERSIDADE DE SIMPSON

Os dois índices que apresentaremos conjugam a riqueza de espécies com a equitabilidade, ou seja, com a abundância relativa por espécie e são os chamados índices de diversidade. Por não envolver pressupostos sobre o formato da curva de distribuição de abundância, este tipo de medida da diversidade alcançou grande popularidade nos últimos anos.

A primeira medida não paramétrica da diversidade foi proposta por Simpson (1949). Originalmente, ele considerou que a probabilidade de dois indivíduos quaisquer, retirados ao acaso de uma comunidade infinitamente grande, pertencerem a espécies diferentes seria dada por:

$$D = \sum p_i^2$$

Onde:

p_i = a proporção de indivíduos na i -ésima espécie

Outros autores propuseram que, para calcular o índice de forma apropriada a uma comunidade finita, deveríamos usar:

$$D = \sum (n_i (n_i - 1) / N(N - 1))$$

Onde:

n_i = número de indivíduos na i -ésima espécie;

N = número total de indivíduos

Por essa fórmula, à medida que D aumenta, a diversidade decresce. Para corrigir esse aparente contraste, o índice de Simpson é usualmente expresso como $1 - D$ ou $1/D$, e, nesse caso, estamos medindo a probabilidade de, numa amostra finita, duas espécies retiradas ao acaso pertencerem à mesma espécie.

Dado o seguinte conjunto hipotético de dados, vamos aplicar o índice de diversidade de Simpson, lembrando que N é o número total de indivíduos da amostra e, n , o número de indivíduos de cada espécie.

Espécies de bromélias	Número de indivíduos
A	100
B	50
C	30
D	20
E	1
Total	201

$$D = [(100 \times 99)/(201 \times 200) + (50 \times 49/201 \times 200) + (1 \times 0) / 201 \times 200) = 0,338$$

$$\text{Então, } 1/D = 1/0,338 = 2,96.$$

Observe que, de fato, a presença de uma espécie com apenas um indivíduo, como a espécie E do exercício, resulta na soma de um 0 ao valor, ou seja, não modifica o resultado.

O ÍNDICE DE DIVERSIDADE DE SHANNON

A medida de diversidade mais amplamente utilizada é derivada da teoria da informação e é baseada no fato de que a diversidade, ou a informação, em um sistema natural, representa o mesmo grau de incerteza de uma informação contida num código ou mensagem e pode ser mensurada da mesma forma.

Shannon e Wiener derivaram independentemente a função que se tornou conhecida como *índice de Shannon*. O índice de Shannon assume que indivíduos são coletados ao acaso de uma população indefinidamente grande. O índice assume que todas as espécies estão representadas na amostra. É calculado a partir da seguinte equação:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

Onde:

A quantidade p_i é a proporção de indivíduos registrados para a i -ésima espécie. Em uma amostra, o valor verdadeiro de p_i é desconhecido, mas calculado como n_i/N .

Log na base 2 é freqüentemente utilizado no cálculo do índice de Shannon, mas log de qualquer base pode ser utilizado, lembrando que, como é derivado da teoria da informação, a unidade em que a diversidade é medida dependerá da base log utilizada. Assim, “dígitos binários” ou “bits” para \log_2 ; “nat” para \log_e e “decimal digit” e “decit” para \log_{10} .

O valor do índice de Shannon fica, usualmente, entre 1,5 e 3,5 e apenas raramente ultrapassa 4,5. A fonte mais importante de erro é a dificuldade de atender a premissa de inclusão de todas as espécies da comunidade na amostra, mas este erro decresce na medida em que a proporção de espécies representadas na amostra aumenta. A diversidade máxima de uma amostra é H_{\max} , quando todas as espécies são igualmente abundantes. Isto é equivalente a $\ln S$. Assim, podemos ver como o valor de diversidade real se compara ao máximo valor de diversidade, usando a medida da equitabilidade. O conceito de equitabilidade foi apresentado no início desta aula, você se lembra? A equitabilidade da amostra pode ser obtida pela fórmula:

$$\text{Equitabilidade (E)} = H'/H_{\max} = H'/\ln S$$

A equitabilidade (E) tem valor limitado entre 0 e 1.

ATIVIDADE



5. Aplicar os índices de Shannon (H') e de Equitabilidade (E) aos dados da amostra hipotética de uma comunidade apresentados na tabela. Você vai precisar de uma calculadora para obter os valores com logaritmo. Obtidos os resultados solicitados, refaça o exercício acrescentando as espécies F, G e H, cada uma com um indivíduo.

Espécies de bromélias	Abundância
A	50
B	30
C	10
D	9
E	1

RESPOSTA COMENTADA

Espécies de bromélia	Abundância	p_i	$p_i \ln p_i$	
A	50	0,5	-0,347	
B	30	0,3	-0,361	
C	10	0,1	-0,230	
D	9	0,09	-0,214	
E	1	0,01	-0,046	
Total	5	100	1,00	-1,201

Lembrar que o índice de Shannon tem um sinal negativo no cálculo, assim o valor do índice, na prática, se torna 1,201, não -1,201.

O valor de Equitabilidade (E) será: $H'/I_n S = 1,201/I_n 5 = 0,75$.

Com o acréscimo das três novas espécies, o valor de H' será 1,285 e o de E, será 0.61. Como você pode ver, a equitabilidade respondeu mais nitidamente ao acréscimo de espécies menos abundantes.

USO DOS ÍNDICES PARA A CONSERVAÇÃO

Índices de diversidade têm se mostrado ferramentas úteis para avaliar o efeito de distúrbios nas comunidades, principalmente quando se trata de estresses agudos, como vazamentos de substâncias químicas em ambientes aquáticos, aplicação de inseticidas etc. Qualquer programa de monitoramento ambiental inclui, provavelmente, mensuração de riqueza e uso de índices de diversidade, sendo o de Shannon o mais popular.

CONCLUSÃO

Vários parâmetros podem ser utilizados para descrever a estrutura de uma comunidade. A escolha dos parâmetros adequados depende de amostragens confiáveis, pois o tamanho da amostra influencia diretamente os descritores utilizados. O planejamento da amostragem visando atender aos requisitos dos descritores é uma etapa fundamental da pesquisa. O uso de índices de diversidade tem se mostrado útil para avaliar as alterações na estrutura de comunidades submetidas a distúrbio.

ATIVIDADES FINAIS

Vamos encerrar nossas atividades nesta aula com uma recapitulação. Leia as questões abaixo, consulte as páginas anteriores e elabore suas respostas em seguida.

1) Por que é necessário planejar adequadamente uma amostragem para estudos de comunidade?

2) Qual a diferença entre os conceitos de riqueza e de equitabilidade?

3) Qual a importância das curvas de distribuição de abundância de indivíduos por espécie?

4) Qual a diferença entre índices de diversidade e índices de dominância?

5) Um rio recebeu uma carga de poluentes extremamente tóxicos para a comunidade bentônica. Observe a tabela e responda:

a) Qual o trecho do rio onde ocorreu o vazamento? Justifique.

b) Houve recuperação completa da comunidade bentônica rio abaixo? Por quê?

Parâmetros /Trechos do rio	A	B	C	D
Riqueza (S)	25	20	23	25
Índice de Shannon (H')	2,35	1,01	1,8	2,21
Equitabilidade (E)	0,73	0,34	0,57	0,68

RESPOSTA COMENTADA

O planejamento da amostragem é vital para a descrição da comunidade, pois todos os parâmetros são influenciados pela representatividade da amostra. Um índice alimentado com dados falhos fornecerá um retrato distorcido da comunidade.

A riqueza é o parâmetro mais facilmente obtido pois representa apenas o número de espécies da comunidade; já a equitabilidade informa a regularidade da distribuição de indivíduos por espécie na amostra.

As curvas de abundância de indivíduos por espécie surgiram da constatação do padrão geral de algumas poucas espécies abundantes e muitas espécies raras nas comunidades naturais. Atualmente, sua aplicabilidade é questionada, mas tem importância histórica por estabelecer hipóteses sobre o mundo natural a partir de modelos matemáticos.

Os índices de diversidade utilizam dados reais de número de espécies e de número de indivíduos por espécie; o de Shannon dá maior peso à riqueza de espécies; o de Simpson dá maior peso às espécies mais abundantes, sendo pouco sensível às espécies raras.

O trecho do rio em que ocorreu o vazamento foi o trecho B, como pode ser deduzido pela queda brusca dos valores de riqueza, equitabilidade e, conseqüentemente, de diversidade.

A comunidade bentônica recuperou-se bastante, como pode ser visto no trecho D, em que se verifica que o número de espécies voltou ao valor anterior. No entanto, o índice de diversidade ainda não voltou ao valor original devido à distribuição da abundância relativa das espécies, que se apresenta menos equitativa que nas condições naturais do rio. Esse é um fenômeno comum em situações de distúrbio como um evento de poluição; algumas espécies tornam-se mais abundantes, alterando o valor de equitabilidade e da diversidade. Isso se dá por serem mais resistentes ao poluente e/ou por ficarem liberadas de espécies predadoras ou competidoras menos resistentes.

RESUMO

Para se descrever uma comunidade, em termos estruturais, precisamos ser capazes de identificar as espécies ou morfoespécies da(s) taxocenose(s) envolvida(s), realizar um planejamento de amostragem que leve em conta as características de contagem ou capturabilidade do(s) grupo(s) taxonômico(s) envolvido(s), estabelecer o número amostral mínimo para a área definida para estudo. Dentre os descritores, podemos usar números simples, como a riqueza de espécies; podemos confrontar nossa amostra com padrões matemáticos de abundância de espécies, expressos em curvas de abundância, ou, como é mais comum, aplicar índices de diversidade e de dominância. Índices de diversidade têm se mostrado ferramentas úteis para avaliar o efeito de distúrbios ambientais na estrutura das comunidades.

INFORMAÇÕES SOBRE A PRÓXIMA AULA

Na próxima aula, vamos ver como se descreve *funcionalmente* a comunidade. O que são relações tróficas, como se obtêm dados para estabelecer as relações tróficas e como é estruturada uma teia trófica.

A comunidade como unidade de estudo: como descrever uma comunidade

AULA

20

Meta da aula

Apresentar a estrutura trófica como descritor da comunidade.

objetivos

Espero que, ao final desta aula, você seja capaz de:

- Distinguir níveis tróficos, cadeias tróficas e teias alimentares.
- Definir os três tipos básicos de teias.
- Reconhecer os elementos de uma teia trófica.
- Propor guildas tróficas a partir de uma teia.
- Definir o que são mecanismos de regulação "top-down" e "bottom-up".

Pré-requisitos

Para esta aula, é muito importante que você releia as Aulas 9 e 10 do Módulo 1, Volume 1, de Elementos de Ecologia e Conservação, além das Aulas 16, 17 e 19 deste módulo.

INTRODUÇÃO

NÍVEL TRÓFICO

Trophos é a raiz grega que significa “alimento”. Termo proposto por Raymond Lindeman, em 1942, para descrever as etapas da passagem da energia pelos componentes das cadeias alimentares: produtores, consumidores primários, consumidores secundários etc.

Na Aula 19, vimos como descrever uma comunidade em termos estruturais. Nesta aula, vamos aprender a descrevê-la em termos funcionais. O que faz um ecossistema, uma comunidade, uma população ou um indivíduo funcionarem? A energia. A energia permite que o indivíduo cresça e se reproduza; que uma população mantenha altas densidades e crescimento positivo. Quando você estudou ecossistemas, aprendeu que a energia vinda do sol é parcialmente captada pela camada verde da Terra (os seres autótrofos) a qual a transforma em biomassa vegetal. Esta, ao ser ingerida pelos herbívoros, é transformada em carne (biomassa animal). Ao morrerem, os organismos de qualquer **NÍVEL TRÓFICO** dão origem a comunidades de decompositores que se substituem sobre os cadáveres até que toda matéria orgânica morta seja incorporada ao tecido vivo ou degradada a seus componentes inorgânicos. Os organismos dessa cadeia são componentes de uma cadeia alimentar heterotrófica, pois sua energia é extraída da matéria orgânica morta, ao contrário da cadeia alimentar autotrófica, que se baseia na energia solar captada pelos organismos fotossintetizantes.

CADEIAS ALIMENTARES

Representam a passagem da energia de um produtor primário até os níveis tróficos superiores através dos herbívoros e carnívoros.

Na **Figura 20.1** temos uma recapitulação da **CADEIA ALIMENTAR** de um ecossistema hipotético, representando a passagem da energia de um nível trófico para outro. A figura é uma interpretação livre do diagrama clássico que Odum publicou, em 1953, em que cada nível trófico é representado, na abordagem ecossistêmica, como uma “caixa preta”, em que se observa o direcionamento da energia, mas onde os atores do processo não são apresentados. Na abordagem de comunidade, queremos conhecer os atores e dimensionar seus papéis. Isso é feito através do estudo da teia trófica.

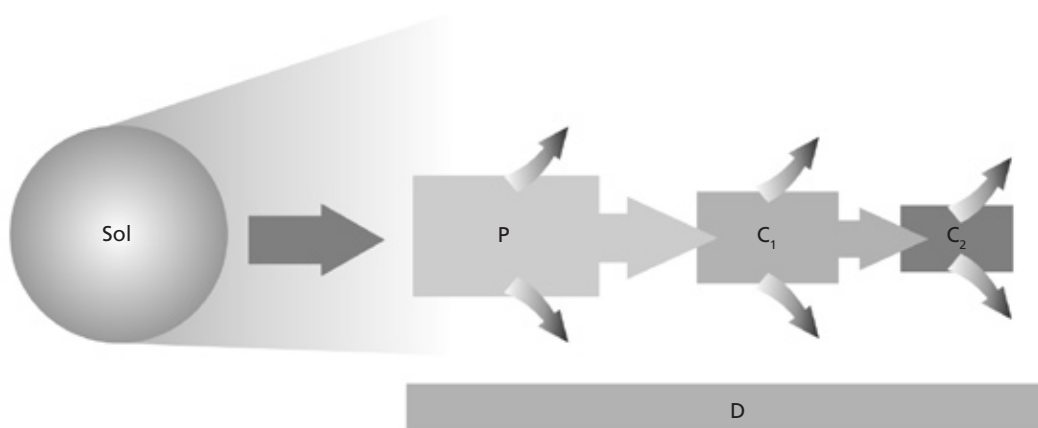


Figura 20.1: Representação esquemática da passagem de energia pelos níveis tróficos em um ecossistema. P = produtores; C₁ = consumidores primários; C₂ = consumidores secundários; D = decompositores.

Uma teia trófica representa os vários modos pelos quais a energia passa pela comunidade através das populações. Na prática, ela mostra quem come o quê. As teias tróficas são compostas por várias cadeias tróficas e por grupos tróficos, que, como foram definidos na Aula 16, são subdivisões da comunidade quanto aos organismos que ocupam um mesmo nível trófico, isto é, produtores, consumidores ou decompositores. Assim, os organismos fotossintetizantes compõem o grupo dos produtores, e os diversos animais e microorganismos se distribuem entre consumidores e decompositores. Na **Figura 20.2** é apresentado um exemplo de teia trófica.

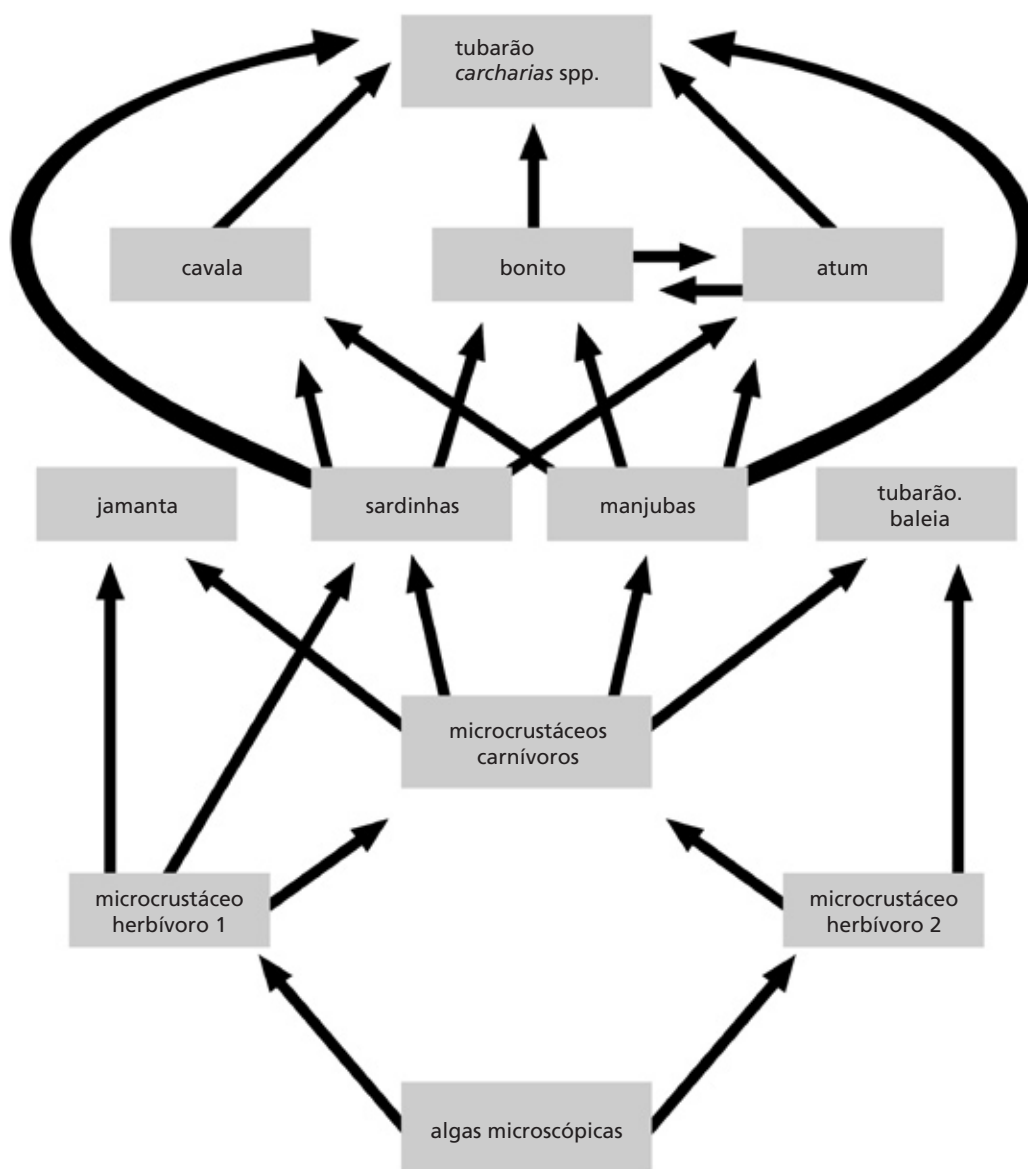


Figura 20.2: Representação esquemática de uma teia trófica simplificada em ambiente marinho próximo à área de ressurgência.



ATIVIDADE

1. Identifique os grupos tróficos e, pelo menos, quatro cadeias alimentares na teia trófica representada na **Figura 20.2**.

RESPOSTA COMENTADA

No exemplo dado, os grupos tróficos são representados por produtores e consumidores. Dentre as possibilidades, você pode ter reconhecido as seguintes cadeias: 1) algas, microcrustáceo herbívoro 1, jamanta; 2) algas, microcrustáceo herbívoro 1, microcrustáceos carnívoros, sardinha, cavala, tubarão; 3) algas, microcrustáceo herbívoro 2, microcrustáceos carnívoros, tubarão, baleia; 4) algas, microcrustáceo herbívoro 2, microcrustáceos carnívoros, manjuba, atum, tubarão.

Quem primeiro propôs o termo *teia trófica* foi Charles Elton, ecólogo inglês, na década de 20 do século XX. Elton redirecionou os rumos da ecologia na época, ao argumentar que os organismos interagem uns com os outros sistematicamente, através de relações alimentares que constituíam uma teia trófica e, portanto, uma unidade ecológica. A diferença entre o diagrama da **Figura 20.1** e a teia apresentada na **Figura 20.2**, é que, no primeiro caso, todos os produtores primários foram agrupados, assim como todos os consumidores primários (sejam eles cavalos ou abelhas) e os consumidores secundários (sapos ou insetos parasitóides) ou terciários (felinos, aves de rapina ou insetos hiperparasitas). Com a perspectiva da teia trófica, é enfatizada a diversidade. Embora baseadas nas relações funcionais, as teias tróficas reconhecem as ligações reais entre as populações e demonstram, por exemplo, que nem todos os produtores são consumidos por todos os consumidores primários. Também, que as populações podem atuar em mais de um nível trófico. Como exemplo, temos organismos que podem se alimentar de consumidores primários e secundários (jaguar que come roedor e filhote de raposa-do-campo), espécies em que os machos se alimentam de néctar e fluidos vegetais e as fêmeas que são ectoparasitas sugadoras de sangue (mutuca) ou, ainda, espécies que são **ONÍVORAS** (emas se alimentam de frutos, sementes e pequenos animais).

ONÍVOROS

São animais que se alimentam de itens vegetais e animais em partes aproximadamente iguais.



ATIVIDADE

2. Dados os elementos (listados em seguida) de uma comunidade hipotética em bioma de cerrado, desenhe uma teia trófica possível, ligando componentes, como na **Figura 20.2**. Se quiser mais detalhes sobre os organismos ou seus hábitos de vida, consulte a Internet, por exemplo, nos sites <http://eco.usp.br/cerrado> ou <http://serras-cerrado.com.br>. Montada a teia, responda: a) Quem são os produtores, os consumidores primários, os consumidores secundários e os consumidores terciários?

Elementos da comunidade de cerrado: araticum (planta), curiango, beija-flor-tesoura, gafanhoto, lobo-guará, ema, carcará (gavião), tapiti (lebre brasileira), guariroba (palmeira), ipê (árvore), suçuarana, bugio, leguminosas, teiú (lagarto), abelhas, veado-campeiro, cupins, seriema, jararaca, rato do cerrado.

Organismos	Hábitos alimentares
Curicaca (ave)	Come gafanhotos, centopéias, lagartixas, cobras, roedores.
Beija-flor tesoura	Nectarívoro.
Gafanhoto	Plantas.
Lobo-guará	Come lobeira, araticum, coquinhos de palmeira, roedores, tatus, seriemas, cobras, teiús.
Ema	Come frutos, sementes, e qualquer pequeno animal ao seu alcance.
Caracará (gavião)	Come cobras, lagartixas, anfíbios, caracóis, feijões e amendoins.
Tapiti (lebre brasileira)	Come brotos e talos de plantas.
Suçuarana (onça)	Come de pequenos roedores a animais de grande porte.
Bugio (macaco)	Come folhas e frutos.
Teiú (lagarto)	Come ovos e filhotes de aves, insetos, pequenos roedores.
Abelhas	Nectarívoras.
Veado campeiro	Plantas.
Cupins	Plantas.
Seriema (ave)	Come gafanhotos, roedores, lagartos e, eventualmente, cobras.
Jararaca-do-rabo-branco	Come anfíbios, lagartos e roedores pequenos.
Tamanduá-mirim	Come cupins.
Rato do cerrado	Granívoro.

RESPOSTA COMENTADA

Várias teias são possíveis com os componentes propostos. Algumas ligações dependem de pressupostos circunstanciais, por exemplo, que o ipê esteja florido e que determinadas espécies sejam alimento

de outras apenas quando na forma de ovos ou filhotes. Produtores: leguminosas, ipê, araticum, guariroba. Consumidores primários: rato do cerrado, bugio, gafanhoto, veado-campeiro, tapiti, beija-flor, abelhas, cupins, lobo-guará (parte), ema (parte). Consumidores secundários: tamanduá-mirim, teiú, curicaca, ema (parte), lobo-guará (parte), seriema, caracará, jararaca-do-rabo-branco. Consumidores terciários: suçuarana, caracará.



Como saber quem-come-o-quê numa comunidade?

Você teve algumas dúvidas para fazer a Atividade 1 por não conhecer os hábitos alimentares de algumas das espécies, não? Como é obtida a informação? Pode-se deduzir a dieta de uma espécie através da observação direta do comportamento alimentar por registro visual, fotos ou filmes (possível para mamíferos e, em alguns casos, para aves e répteis) ou de forma indireta. A forma indireta pode ser pela análise do conteúdo estomacal (habitual em estudos com peixes, anfíbios e répteis), de material regurgitado (caso das aves), das fezes (lontras, felinos), por exemplo. A pesquisa pode ser feita visando resultados qualitativos (presença/ausência de cada item alimentar) ou quantitativos (volume, peso ou calorias de cada item ingerido).

De qualquer maneira, há sempre o problema de vegetais ou presas com partes duras ocorrerem com maior frequência por serem mais resistentes à digestão. Um método mais sofisticado, como o uso da precipitina, descrito em Phillipson (1977), baseia-se em inocular em coelhos extratos de células de presas potenciais a serem investigadas. O anti-soro formado é esterilizado e congelado, e, ao ser misturado a esfregaços de possíveis predadores extraídos em solução salina e centrifugados, leva à formação de um precipitado branco de antígeno e anticorpo na interface dos dois líquidos. Por esse método foi verificado que dez espécies de predadores alimentavam-se regularmente de uma espécie de besouro. Outro método interessante é o uso de isótopos radioativos. Elementos radioativos incorporados a plantas podem ser seguidos ao longo da cadeia alimentar.

Como reconhecido por Elton (1927), o tamanho dos organismos tem influência na organização das cadeias tróficas: animais ao longo de uma cadeia trófica tendem a se tornar maiores (exceto os parasitas). Há, naturalmente, limites mínimos e máximos para o tamanho de item alimentar que um carnívoro pode ingerir. A estrutura de um animal coloca alguns limites no tamanho do alimento que ele pode colocar na boca (veja

a ilustração a seguir). Exceto em poucos casos, grandes carnívoros não podem viver de itens alimentares muito pequenos porque não conseguem capturar quantidade suficiente, num tempo determinado, para sustentar suas necessidades metabólicas. A exceção óbvia somos nós, da espécie humana. Parte de nosso sucesso biológico se deve ao fato de podermos nos alimentar em qualquer ponto da teia trófica e consumir qualquer tamanho de presa.



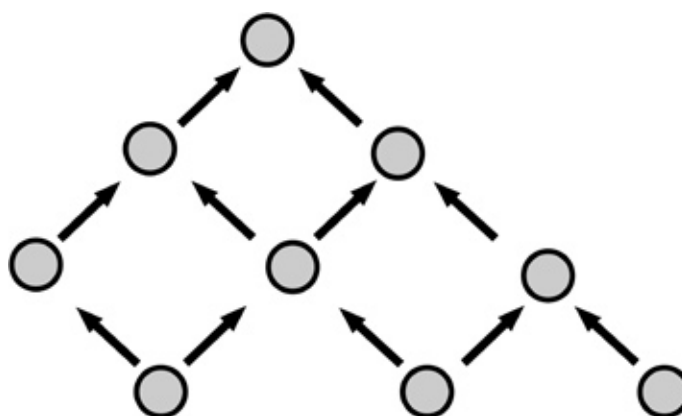
As teias alimentares constituem um ponto inicial útil para a análise teórica da organização da comunidade. Atualmente, a análise das teias tróficas é uma ferramenta importante para tentar entender os padrões e dinâmicas das comunidades e é um campo ativo de pesquisa. Há três diferentes conceitos de teias alimentares que são definidos a seguir e representados esquematicamente na **Figura 20.3**.

TIPOS DE TEIAS TRÓFICAS

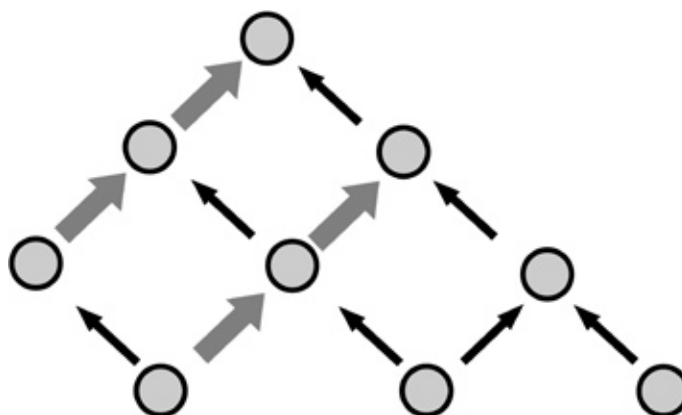
Teias topológicas (ou de conectividade): enfatizam as relações alimentares entre todos os organismos retratadas como ligações (ou conexões) na teia (**Figura 20.3.a**). Para esta teia, dados de presença/ausência de determinado recurso na dieta do seu consumidor são suficientes.

Teias de fluxo de energia: representam a abordagem ecossistêmica, na qual as ligações entre as espécies são quantificadas pelo fluxo de energia entre um recurso e seu consumidor (**Figura 20.3.b**). Nesse tipo de teia, a metodologia para obtenção dos dados envolve quantificação da importância do recurso para cada consumidor.

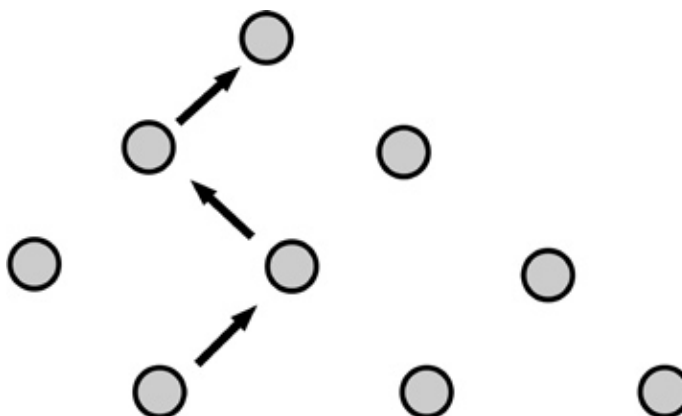
Teias funcionais: são as que identificam, na teia topológica, quais as espécies mais importantes para a manutenção da integridade da comunidade (Figura 20.3.c). É abordada a influência que cada população tem sobre a taxa de crescimento de outras populações. Esse é um papel regulador e só pode ser estudado experimentalmente, por remoção de cada uma das espécies suspeitas de exercerem tal influência.



(a) Teia topológica ou de conectividade



(b) Teia de fluxo de energia



(c) Teia funcional

Figura 20.3: Representação esquemática dos tipos de teias tróficas.

Recomendo que você analise com cuidado a **Figura 21.12** do livro *Ecologia da Natureza*, de R. Ricklefs, disponível na biblioteca de seu pólo, para uma bela ilustração, baseada em dados reais, dos três tipos de teias.

A importância do entendimento das teias tróficas tem sido enfatizada por alguns autores que acreditam que sua estrutura tem implicações na **PERSISTÊNCIA** da comunidade.

Algumas teias podem suportar espécies adicionais sem sofrer danos. Outras são instáveis e sujeitas a perdas de espécies. Se entendermos o que regula a estabilidade da estrutura das teias alimentares, podemos planejar melhor as estratégias relacionadas à conservação. Este assunto será retomado na Aula 25.

Estudos das propriedades das teias tróficas topológicas levaram a generalizações e hipóteses específicas de diversos autores sobre a natureza e estabilidade das comunidades. Para compreender essas generalizações, você será agora apresentado(a) ao jargão (terminologia) utilizado. Parte dele já introduzido na Aula 16.

PERSISTÊNCIA

Capacidade da comunidade de manter sua estrutura quando submetida a distúrbio.

DEFINIÇÕES DE TERMOS UTILIZADOS EM DESCRIÇÃO E ANÁLISE DE TEIAS TRÓFICAS

Espécies basais: espécies que não se alimentam de ninguém (geralmente estas espécies são vegetais).

Espécies intermediárias: espécies que têm predadores e presas na teia trófica.

Predadores de topo: espécies que não tem predadores.

Interação (ou ligação): qualquer relação alimentar (linha no diagrama da teia) entre uma espécie e outra. Como interações podem ser negativas para as duas espécies (competição), positiva para uma e negativa para outra (predação, parasitismo) ou positiva para ambas (mutualismo), algumas vezes sinais de mais ou de menos podem acompanhar a espécie na teia para indicar a natureza da interação.

Espécies tróficas (ou trofoespécies): grupos de organismos que têm exatamente o mesmo conjunto de predadores e de presas e que podem ser considerados como “espécie” em uma interação.

Ciclos (na teia trófica): espécie A que come espécie B, que come espécie A.

Canibalismo: um ciclo no qual uma espécie se alimenta de si própria.

Interações possíveis: dentre “s” espécies de uma teia trófica, pode haver $[s(s-1)/2]$ interações possíveis.

Conectância: número de interações reais em uma teia trófica dividido pelo número de ligações possíveis (veja a explanação feita na Aula 16).

Densidade de ligações: número médio de ligações (ou interações) na teia.

Comprimento da cadeia: número de ligações entre a espécie basal e o predador de topo. O comprimento máximo da cadeia é determinado pelo número de níveis tróficos abarcados na teia.

Onívoros: espécies que se alimentam sobre mais de um nível trófico.

Compartimentos: grupos de espécies com fortes ligações dentro do grupo e fracas fora dele. Esse aspecto é impossível de ser quantificado em teias topológicas, pois a intensidade das interações deveriam ser quantificadas, como na teia de fluxo de energia.

As características da teia trófica permitem que se comparem comunidades distintas ou a mesma comunidade em momentos diferentes. A razão do número de predadores pelo número de presas e a proporção de espécies ocupando o nível basal em relação às que ocupam os níveis superiores são, também, características freqüentemente exploradas em tais comparações.

ATIVIDADE



3. Volte à **Figura 20.2** e responda: 1) Quais são as espécies de topo, as intermediárias e as basais? 2) Qual o número de ligações na teia (real e potencial)? 3) Qual a conectância? 4) Identifique (se houver), um ciclo trófico e um caso de onivoria. 5) Qual a densidade média das ligações? 6) Qual o comprimento máximo de cadeia alimentar na teia? Repita o exercício com a teia que você elaborou na Atividade 2.

[illegible]

RESPOSTA COMENTADA

1) As espécies de topo são as que não têm predadores na teia: tubarão, jamanta e tubarão-baleia. De fato, com exceção do homem, de parasitas e de quando estão vulneráveis (filhotes ou doentes), estes animais não têm predadores. As espécies intermediárias são os microcrustáceos (herbívoros e carnívoros), as sardinhas, as manjubas, a cavala, o atum e o bonito. As espécies basais são as algas microscópicas.

2) Há 26 ligações reais na teia. Considerando que $S = 12$, o número de ligações possíveis é 66.

3) A conectância é igual a 0,18.

4) Ocorre um ciclo trófico entre o bonito e o atum. Sendo ambos piscívoros e de tamanho similar, é possível que um possa capturar os juvenis do outro e vice-versa. Não há onivoria na teia proposta.

5) A densidade média das ligações foi de 3,9.

6) O comprimento máximo da cadeia é de 5.

GENERALIZAÇÕES A PARTIR DAS TEIAS TRÓFICAS

Perto de 200 teias tróficas haviam sido publicadas até 1984, e algumas generalizações de fatos comuns a elas foram postuladas.

A primeira diz que há limites para a complexidade das teias tróficas. Quanto mais e mais espécies fossem adicionadas à teia, a densidade de ligações permaneceria constante, isto é, cada espécie tenderia a ter duas interações, independente de a teia ser composta por 20 ou por 50 espécies. O resultado disso é que a conectância tenderia a cair com o aumento do número de espécies na teia. Estudos mais detalhados, no entanto, mostraram que o número total de interações aumenta, em proporção do quadrado do número de espécies da teia, e a conectância permanece constante.

RESSURGÊNCIAS

São áreas onde correntes marinhas profundas afloram trazendo nutrientes que aumentam muito a produção primária local. No Brasil, é bem conhecida a ressurgência de Cabo Frio, na Região dos Lagos no Estado do Rio de Janeiro.

A segunda generalização diz respeito ao número de níveis tróficos em teias alimentares, o qual parece ser relativamente pequeno, não ultrapassando cinco níveis. Surgiram duas hipóteses explicativas. A primeira, chamada hipótese energética, explicaria o fato pela ineficiência das transformações de energia e a perda que ocorre a cada nível trófico. Uma decorrência dela é a hipótese de que a taxa de produção primária influenciaria o número de níveis tróficos da teia. Se isso fosse correto, cadeias alimentares deveriam ser mais longas em ambientes de alta produtividade. Os dados empíricos, no entanto, não confirmaram essa hipótese. Afinal, **RESSURGÊNCIAS**, que são ambientes com grande produção primária, podem apresentar cadeias muito curtas. A segunda hipótese, denominada hipótese da estabilidade dinâmica, explica cadeias curtas pelo fato de cadeias mais longas não serem estáveis. Flutuações nos níveis mais baixos seriam magnificadas para os níveis superiores, e predadores de topo poderiam ser extintos.

Uma terceira generalização é que há uma proporção quase constante de espécies predadoras de topo, intermediárias e basais, independente do tamanho da teia. Essa proporção seria uma taxa constante de 2-3 espécies para cada predador.

Uma quarta generalização é que a onivoria seria um fato raro em teias tróficas. No entanto, há várias exceções. Por exemplo, estudos de teias aquáticas mostram que onivoria é comum em peixes; um estudo em ambiente de deserto detectou 78% de casos de onivoria na teia, e em comunidades de decompositores os recursos provêm de diferentes origens.

Você deve estar pensando: Para que servem essas generalizações, se são quase todas contestáveis? E por que você tem de ouvir falar delas? Bem, é assim que progride a Ciência. Uma generalização dessas mobiliza pesquisadores para contestá-la ou aceitá-la e, com isso, o conhecimento aumenta. Em teias tróficas, a maior crítica tem sido que as generalizações têm sido feitas a partir de trabalhos publicados. Esses trabalhos foram feitos muitas vezes com objetivos e métodos diferentes e, na maioria das vezes, com um segmento relativamente pequeno da comunidade. Polis (1991) informa que numa teia de ambiente de deserto contendo 2.000 espécies, uma análise parcial mostrou propriedades mais complexas que as apontadas por estudos anteriores: algumas espécies apresentaram acima de 18 ligações e foram contabilizadas 19-11 presas por predador

GILDAS OU GRUPOS FUNCIONAIS

Como apresentado pelo professor Fabio na Aula 16, guildas, tipos funcionais ou grupos funcionais são subdivisões do grupo trófico quanto ao conjunto de organismos que desempenham uma mesma função ecológica na comunidade. A utilidade prática do conceito de guilda é que ele permite reduzir o número de componentes de uma comunidade e, também, permite considerar que unidades ecológicas não são unidades taxonômicas. Formigas, roedores e aves podem comer sementes em habitats de deserto e formar uma única guilda (a de granívoros) de grande diversidade taxonômica, como demonstrado por Brown & Davidson (1979). Peixes de um rio tropical, pertencentes a diferentes grupos taxonômicos, podem consumir itens vegetais de diferentes origens (algas, macrófitas ou frutos) e podem ser analisados na guilda de herbívoros.

ATIVIDADE



5. Volte à teia da **Figura 20.2** e à sua própria teia (Atividade 2), e verifique que guildas podem ser reconhecidas.

RESPOSTA COMENTADA

Podemos considerar: a) a guilda dos herbívoros, que reuniria as duas espécies que consomem algas; b) a guilda dos zooplancatófagos, que reuniria as cinco espécies ou trofoespécies que consomem os microcrustáceos herbívoros (incluindo os microcrustáceos carnívoros); e c) a guilda dos piscívoros, que consomem sardinhas e manjubas.

ESPÉCIES-CHAVE

Uma única espécie pode desempenhar um papel crítico numa comunidade. Essa importante espécie é chamada espécie-chave porque suas atividades determinam a estrutura da comunidade. Geralmente é detectada através de experimentos de remoção. Robert Paine, ecólogo americano, publicou, em 1974, um trabalho em que relata ter removido manualmente os indivíduos de uma estrela-do-mar do gênero *Pisaster*, da comunidade de um costão rochoso da costa oeste americana, que ele suspeitava ser controlada por essa espécie de predador. Quando as estrelas foram removidas, sua presa principal, o marisco *Mytilus* (herbívoros) espalhou-se rapidamente e expulsou outros organismos para fora da área delimitada para estudo. Com isso, a diversidade de herbívoros na área diminuiu e, conseqüentemente, também a diversidade e complexidade da comunidade como um todo. Este é um exemplo claro do papel da espécie-chave, nesse caso, a estrela *Pisaster*.

Espécies-chave, portanto, ao serem retiradas, determinam a desestruturação da comunidade. Ao se considerar medidas de conservação para uma comunidade, o reconhecimento e a preservação das populações de espécies-chave é fundamental.

REGULAÇÃO “BOTTOM-UP” E “TOP-DOWN”

O controle exercido por um predador sobre a densidade das populações de suas presas pode ser aplicado a níveis tróficos inteiros. Cascata trófica é o fenômeno resultante da ação indireta das interações em uma teia trófica sobre os demais níveis tróficos da teia. O efeito cascata, para ser considerado como tal, tem que ter reflexos ao longo de todo o comprimento das cadeias alimentares da teia. Quando níveis tróficos mais altos determinam o tamanho dos níveis tróficos abaixo deles, essa situação é denominada controle “top-down” (“de cima para baixo”). Quando o tamanho dos níveis tróficos é determinado pela taxa de produção de seu alimento, a situação é denominada de controle “bottom-up” (“de baixo para cima”). A Figura 20.5 apresenta os dois mecanismos de forma esquemática. Os melhores exemplos de cascatas tróficas foram evidenciados em ambientes aquáticos, através de experimentos de adição/remoção de nutrientes e predadores.

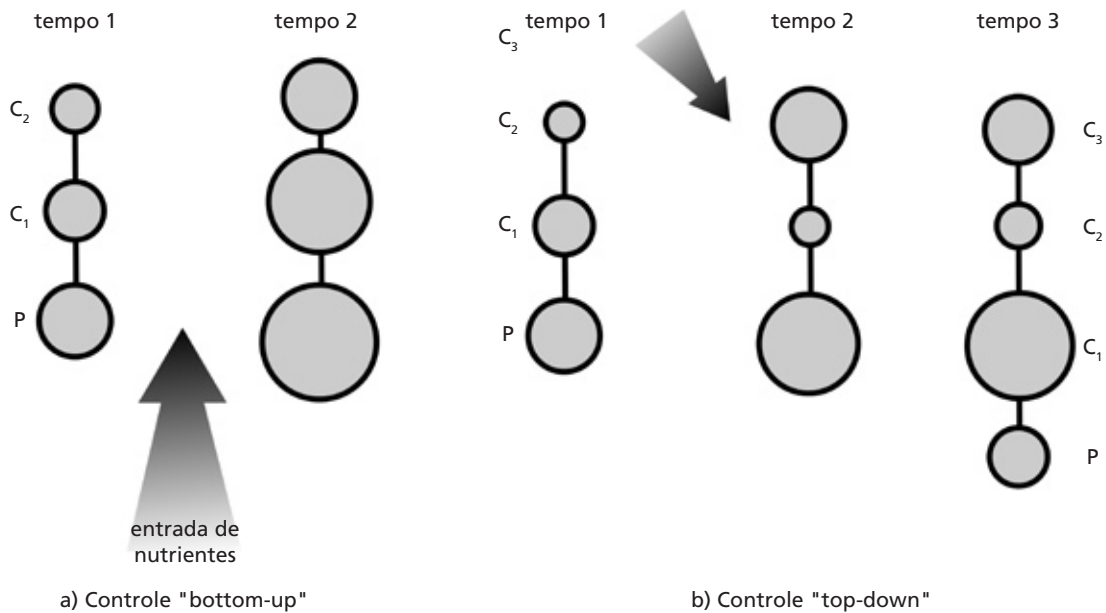


Figura 20.4: Em (a) são representados dois momentos (tempo 1 e tempo 2) de uma comunidade de três níveis tróficos evidenciando o resultado de um mecanismo "bottom-up"; em (b) são representados três momentos (tempos 1, 2 e 3) de uma comunidade com três níveis tróficos e ao qual é acrescentado um quarto nível trófico (consumidores terciários), que provoca um mecanismo "top-down".

Em situações em que uma quantidade grande de nutrientes se torna repentinamente disponível, como é o caso de um rio ao ser represado, produtores, consumidores primários, secundários e terciários momentaneamente apresentam grande aumento em suas populações, sugerindo um mecanismo do tipo "bottom-up". Um grande aumento na biomassa de peixes foi registrado por pesquisadores da UFRJ, no rio Tocantins, logo após o represamento do rio pela barragem da usina hidrelétrica Serra da Mesa, aparentemente seguindo esse padrão.

Numa seqüência de experimentos realizados numa laje de rocha, em um riacho da Ilha Grande, Tim Moulton, professor da UERJ, e seus colaboradores, excluíram, com eletricidade, os camarões e, posteriormente, os efemerópteros de uma comunidade simples constituída por duas espécies de camarão, insetos efemerópteros, outros macroinvertebrados, perifíton e sedimento. Dos camarões, o pitu *Macrobrachium olfersi* é um fragmentador de matéria orgânica, podendo atuar também como predador; *Potimirim glabra* atua como um raspador de algas; e os efemerópteros são pastadores. A exclusão de camarões reduziu a quantidade de algas e sedimento (sugerindo que outros herbívoros se beneficiaram), mas a exclusão de camarões

e de efemerópteros aumentou a quantidade de algas e sedimento. Os autores interpretaram esse resultado como uma cascata trófica na qual os camarões reprimem a atividade dos efemerópteros, que seriam os principais herbívoros-detrítívoros. Os resultados foram sintetizados com a proposição de um modelo matemático, publicado por Silveira & Moulton (2000).

RESUMO

Nesta aula, vimos o que é uma teia trófica e quais suas ligações com a abordagem ecossistêmica. Definidos seus componentes horizontais (níveis tróficos) e verticais (cadeias tróficas), foi apresentada a terminologia necessária para se compreender as generalizações existentes. As generalizações foram mostradas, assim como algumas das contestações empíricas.

Os tipos de teias foram definidos como também alguns componentes importantes da organização das teias: as guildas e espécies-chave. Finalmente, num retorno à abordagem ecossistêmica, foram definidos os mecanismos “bottom-up” e “top-down” que podem controlar verticalmente a teia.

ATIVIDADES FINAIS

Releia a aula e responda às seguintes questões:

1) Como você diferencia cadeia trófica de teia trófica?

2) Dê exemplos de componentes de uma cadeia trófica e de um nível trófico.

3) Que tipo de teia você construiu na Atividade 2? O que seria necessário para você construir os outros tipos de teia?

4) Por que as generalizações das teias tróficas são, ao mesmo tempo, importantes e criticadas? Explique.

5) Você consegue ver alguma utilidade em distinguir as guildas de uma teia trófica? Justifique.

6) De que forma a remoção de uma espécie-chave pode desestruturar uma comunidade?

7) Mecanismos de regulação “top-down” e “bottom-up” podem ocorrer numa mesma teia? Justifique.

RESPOSTA COMENTADA

1) Cadeia trófica considera o caminho do produtor ao último consumidor; a teia apresenta as diversas cadeias tróficas da comunidade.

2) Cadeia trófica: planta, beija-flor, gavião. Nível trófico: produtores.

3) A teia construída é topológica ou de conectividade. Para construir a de fluxo de energia, precisaríamos de informação sobre a quantidade de energia que flui a cada interação; para a funcional precisaríamos suspeitar da presença de uma espécie-chave e, através de experimentos, testar sua real importância para a manutenção da teia.

4) São importantes porque ditam passos a serem seguidos ao se comparar novas teias, e sugerem padrões a serem comparados. São sujeitas a críticas porque baseiam-se em teias parciais com dados obtidos com diferentes metodologias e objetivos.

5) As guildas são úteis para simplificar a análise das teias tróficas, pois constituem unidades ecológicas e não unidades taxonômicas.

6) A remoção da espécie-chave desestrutura a comunidade na medida em que deixa de impor seu papel dominante e que espécies, antes afastadas ou sob controle, passam a crescer e a consumir os recursos, disputando entre si a nova dominância que pode, ou não, se estabelecer.

7) Cascata trófica é o fenômeno que resulta da ação indireta das interações e que se estende por todo o comprimento das cadeias alimentares na teia.

INFORMAÇÕES SOBRE A PROXIMA AULA

Na próxima aula, teremos uma prática com exercícios envolvendo os tópicos das Aulas 17, 19 e 20. Na Aula 22, discutiremos o conceito de nicho e os fatores locais que atuam na organização da comunidade.

Populações, Comunidades e Conservação

Referências

Aula 11

GOULD, S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny, *Biological Reviews*, n. 41, p. 587-640, 1966.

LACK, D. The significance of clutch size. *Ibis*, n. 89, p. 302-352, 1947.

Aula 12

PIANKA, Eric R. *Evolutionary ecology*. New York: Harper Collins Publishing, 1994.

RICKLEFS, Robert E. *A economia da natureza*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003.

_____. *Ecology*. 3.ed. New York: W. H. Freeman and Company, 1990.

Aula 13

PIANKA, Eric R. *Evolutionary Ecology*. New York: Harper Collins Publs, 1994.

RICKLEFS, Robert E. *Ecology*. 3.ed. New York: Freeman and Company, 1990.

_____. *A economia da natureza*. 5.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003.

SAZIMA, I. Possible case of aggressive mimicry in a neotropical scale-eating fish. *Nature*, v. 270, n. 5637, p. 510-512, 1997.

Aula 14

BEGON, Michael; HARPER, John L.; TOWNSEND, Colin R. *Ecology*. London: Blackwell Science, 1996.

PIANKA, Eric R. *Evolutionary Ecology*. New York: Harper Collins Publs, 1994.

RICKLEFS, Robert E. *Ecology*. 3.ed. New York: W.H. Freeman and Company, 1990.

_____. *A economia da natureza*. 5.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003.

Aula 15

FUTUYMA, Douglas G. *Biologia evolutiva*. São Paulo: SBG/CNPq, 1993.

MARTINS, Rogério Parentoni; MARI, Hugo. Teoria. In: _____. (Orgs.). *Universos do conhecimento*. Belo Horizonte: FALE-UFMG, 2002.

MAYR, Ernest. *O desenvolvimento do pensamento biológico*. Brasília: UnB, 1998.

Aula 16

SCARANO, Fábio R.; DIAS, André T.C. A importância de espécies no funcionamento de comunidades e ecossistemas. In: COELHO, Angelita S.; LOYOLA, Rafael D.; SOUZA, Maria Betânia G. (Orgs.). *Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da ecologia no Brasil*. Belo Horizonte: O Lutador, 2004. p. 43-60.

Aula 17

PRIMACK, Richard B.; RODRIGUES, Efraim. *Biologia da conservação*. Londrina: E. Rodrigues, 2002. 327p.

RICKLEFS, Robert E.; MULLER, Gary L. *Ecology*. 4.ed. New York: Freeman, 2000. 822p.

Aula 19

KREBS, C. J. *Ecological methods*. University of British Columbia, 1989. 654p.

MAGURRAN, A. E. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, 1988. 179p.

RICKLEFS, Robert E.; MULLER, Gary L. *Ecology*. 4.ed. New York: Freeman, 2000. 822p.

KREBS, C. J. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. New York: Harper Collins College Publishers, 1994. 801p.

POLIS, G. A. Complex trophic interactions in desert: an empirical criptique of food web theory. *Am. Nat.*, n. 138, p. 123-155, 1991.

RICKELEFS, Robert. *A economia da natureza*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003. 503p.

_____; MULLER, G. L. *Ecology*. 4.ed. New York: Freeman and Company, 2000. 822p.

SILVEIRA, Roberto M. L.; MOULTON, Timothy P. Modelling the food web of a stream in Atlantic Forest. *Acta Limnol*, n.12, p. 63-71, 2000.

ISBN 85-7648-228-2



9 788576 482284



UENF
Universidade Estadual
do Norte Fluminense



Universidade Federal Fluminense



SECRETARIA DE
CIÊNCIA E TECNOLOGIA

Ministério
da Educação

