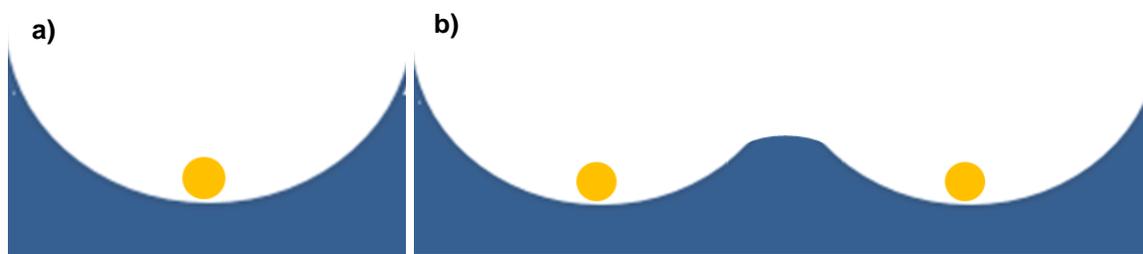


## Sistemas de pradarias marinhas: estado alternativo de estabilidade?

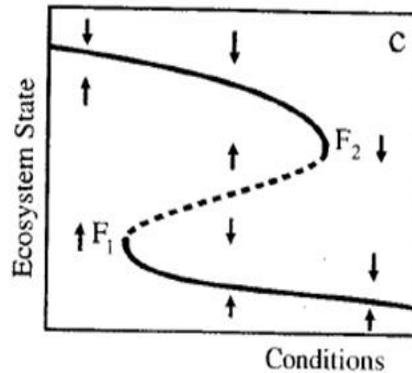
A partir das décadas de 60 e 70, o interesse dos ecólogos começou a se voltar também para o estudo da habilidade dos ecossistemas em absorver e responder aos distúrbios. Nessa área de pesquisa, os ecossistemas são entendidos como sistemas dinâmicos, podendo apresentar diferentes estados possíveis, resultantes de um balanço entre os diferentes processos neles atuantes. Tais sistemas, sob influência das alterações das condições ambientais externas e de variáveis dinâmicas internas, apresentaram limiares e pontos de transição de um estado a outro. Se, após uma perturbação, o sistema ainda tende a retornar a seu estado anterior ao distúrbio, esse estado é considerado um estado de equilíbrio. Um estado de equilíbrio pode ser representado por uma paisagem de estabilidade como um vale, ou bacia de atração, no qual o sistema seria uma bola dentro dela e a taxa de mudança nas condições ambientais seria representada pela declividade da bacia, que poderia deslocar o sistema, conforme ilustrado na **Figura 1a**. A largura e a declividade da bacia de atração representam a resiliência do estado, onde quanto maior a bacia, maior perturbação o sistema poderia sofrer e ainda retornar ao seu estado de equilíbrio, sem mudar para um estado alternativo. Assim, a resiliência de um estado representaria a perturbação máxima que ele poderia absorver e ainda assim retornar ao seu estado original, mantendo suas funções, estrutura, identidade e feedbacks (Unsworth, 2015; Scheffer et al, 2009; Folke, 2006; Walker & Meyers, 2004; Beisner et al, 2003).

Num estado de equilíbrio, se a perturbação no sistema é pequena, a bola se desloca em relação ao centro da bacia de atração, mas tende a retornar para o mesmo estado inicial. Se os distúrbios forem maiores o suficiente para que a bola se desloque para além da margem da bacia, o sistema pode ser deslocado para um estado alternativo de equilíbrio, ou seja, outra bacia de atração. Assim, um sistema poderia apresentar múltiplos estados alternativos de equilíbrio, os quais seriam localmente estáveis, assim como ilustrado na **Figura 1b**. Têm-se juntado muita evidência de que as comunidades ou ecossistemas podem apresentar múltiplos estados alternativos de estabilidade possíveis, e esse estudo se mantém em desenvolvimento até os dias atuais (Pardini et al, 2010, Eklöf et al, 2010; Scheffer et al, 2009, Folke, 2006, Walker & Meyers, 2004, Knowlton, 2004; Beisner et al, 2003; Knowlton, 1992; May, 1977).



**Figura 1.** Representação esquemática de um sistema, que pode apresentar somente um (a) ou mais (b) estados alternativos de equilíbrio / bacias de atração.

Em um sistema com estados alternativos de equilíbrio, a resposta às mudanças nas condições ambientais pode se dar em limiares extremos e de transições rápidas, e tal situação pode ser expressa por uma curva dobrada, conforme a **Figura 2** abaixo (Petraitis & Hoffman, 2010; Scheffer et al, 2009; Scheffer et al, 2001; May, 1977):



Nesse cenário, o sistema possui dois estados alternativos de equilíbrio, separados por um equilíbrio instável, que representaria o espaço entre as margens das duas bacias de atração dos estados estáveis (linha pontilhada). Quando o sistema está no estado estável representado pelo ramo superior, as alterações graduais nas condições ambientais podem aproximá-lo do limiar no qual esse estado se manteria, reduzindo sua resiliência, sendo que além dessa condição limítrofe ( $F_1$ ), ocorre uma transição abrupta, conhecida como transição catastrófica ou crítica, para o estado alternativo. O retorno para este estado, entretanto, não necessita somente da restauração das condições ambientais para o momento anterior à transição em  $F_1$ , mas também precisa ir além para outro limiar de mudança ( $F_2$ ), indicando que a reversão dessa transição catastrófica não é simples. Esse padrão de condições diferentes para as transições de estados é conhecida como histerese, i.e., a trajetória de condições que gera a transição do estado original de equilíbrio para um estado alternativo não é mesma trajetória que gera a reversão desse fenômeno (Petraitis & Hoffman, 2010; Scheffer et al, 2009; Knowlton, 2004; Scheffer et al, 2001; Folke, 2006; Beisner et al, 2003).

Os estados alternativos podem ser criados e serem mantidos através de mecanismos de feedbacks, positivos ou negativos, a partir de interações dos componentes do sistema que direcionam o mesmo a um ou outro estado, favorecendo ou desfavorecendo sua manutenção. Podem também sofrer influência externa da heterogeneidade espacial na qual o sistema está inserido e de eventos estocásticos de maior magnitude (Scheffer, 2009; Folke, 2006; Beisner et al, 2003; Holling, 1973).

A existência da teoria de estados múltiplos de equilíbrio traz implicações importantes para como podemos visualizar um sistema, definindo algumas propriedades-chave que podem ser consideradas: como as mudanças nos regimes dos estados não se dão necessariamente de forma linear ou determinística, é difícil se identificar a existência dos estados alternativos de estabilidade e assim, alterações graduais das condições ambientais

no sistema podem ir reduzindo a resiliência do estado de equilíbrio, sem que se possa prever o ponto crítico para a transição a outro estado alternativo e assim, qualquer distúrbio pequeno pode afetar o sistema em grandes proporções se ele já estiver próximo do seu limiar de transição sem que seja possível se atestar essa ameaça previamente (Pardini et al, 2011; Scheffer et al, 2009; Scheffer et al, 2001; Holling, 1973) .

Além disso, o retorno ao estado original é mais difícil do que simplesmente recuperar as condições que foram alteradas, sendo assim essas transições após a mudança catastrófica são de difícil reversão. Dado o ambiente variável no qual os sistemas reais se encontram, os conceitos de estabilidade se aplicariam somente em situações ecológicas muito bem conhecidas e definidas, sendo mais vantajoso se identificar quais condições e características mantêm os sistemas e estados resilientes, quais seriam as principais características modificadoras da estabilidade e por quais vias se é possível mantê-la (Unsworth, 2015; Scheffer et al, 2009; Grimm et al, 1992; Holling, 1973), enquanto o desafio de se identificar os estados alternativos de equilíbrio, compreender os mecanismos e feedbacks que causam vulnerabilidade e aumentam a resiliência ainda não é superado, possibilitando melhor previsão de mudanças catastróficas dos regimes e mais eficaz manejo dos ecossistemas (Unsworth, 2015; Pardini et al, 2011; Scheffer et al, 2009; Scheffer et al, 2001).

Em meu projeto de mestrado, pretendo investigar os processos que estruturam as comunidades presentes em habitats de pradarias marinhas e permitem sua manutenção e conseqüentemente a prestação de importantes serviços ecossistêmicos.

Pradarias marinhas são habitats costeiros de grande importância ecológica, constituídos por espécies de um grupo polifilético de plantas com flor [i.e. Angiospermas, superordem Alismatiflorae - monocotiledôneas (den Hartog & Kuo de 2006; Ferreira, 2012)] que completam seu ciclo de vida inteiro submerso na água do mar, enraizadas, revelando adaptações ecológicas, fisiológicas e morfológicas únicas para lidar com as condições ambientais variáveis que prevalecem em substratos não-consolidados rasos (Spalding et al, 2003; Orth et al, 2006; Miththapala et al, 2008, Turra & Denadai, 2015). Esses habitats se encontram distribuídos em mares tropicais e temperados, onde ou formam pradarias isoladas, ou constituem um mosaico com outros habitats, principalmente recifes de coral, manguezais e costões rochosos, normalmente em baías abrigadas e estuários. As pradarias marinhas podem hospedar diversas comunidades de outras plantas e animais, proporcionando serviços ecossistêmicos únicos para os demais ecossistemas marinhos associados (e.g. Waycott et al 2009, Barbier et al 2011) e contribuindo grandemente para cadeias alimentares marinhas (Bertness et al, 2001;. Spalding et al, 2003; Connell & Gillanders, 2007; Björk et al, 2008; Ferreira, 2012, Turra & Denadai, 2015). Assim, a compreensão da dinâmica de manchas de pradarias marinhas, das interações biológicas e condições abióticas direcionando a estrutura de comunidades associadas, bem como a identificação das suas funções, torna-se crítica para melhorar o nosso conhecimento e a nossa capacidade de mitigar o impacto das atividades humanas nos sistemas costeiros.

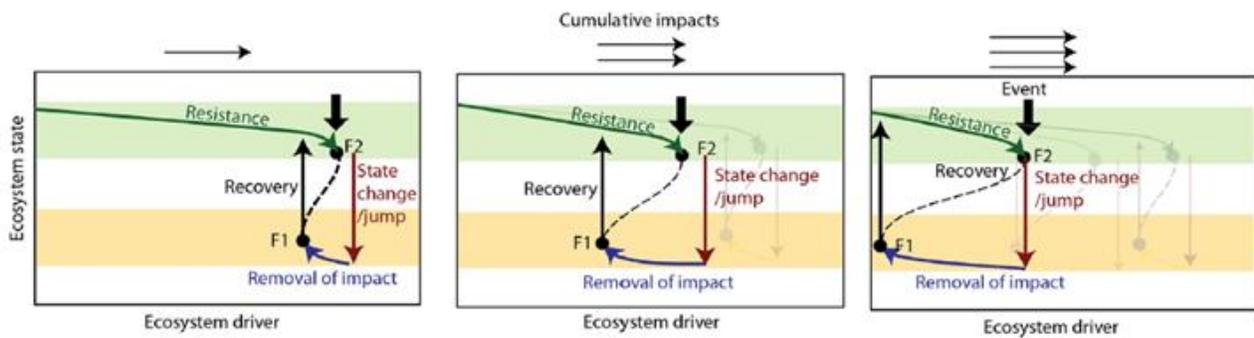
As espécies formadoras das pradarias marinhas são conhecidas como “espécies engenheiras de ecossistemas”, pois adicionam substancial complexidade de substrato, expandindo o nicho disponível e modulando interações biológicas

importantes tais como o consumo (i.e. predação e herbivoria) e competição. Como resultado do enriquecimento do habitat anteriormente não vegetado, outras comunidades marinhas são positivamente afetadas (e.g. Connolly et al, 1995; Jenkins et al, 1998; Jackson et al, 2001; Commito et al 2008; Angelini et al, 2011; Gorman et al, 2016): ao reduzir o stress ambiental, proporcionando abrigo contra predadores e um novo recurso alimentar para uma variedade de consumidores diretos, engenheiros de ecossistemas, em última análise, aumentam a capacidade de suporte e a diversidade de espécies, tal como confirmado por uma recente meta-análise (Romero et al . 2015) e constroem excepcionais ecossistemas produtivos no ambiente marinho ao acolher diversas comunidades biológicas (Bertness et al, 2001; Connell & Gillanders, 2007).

Com o conhecimento dos conceitos de estabilidade, estados múltiplos de equilíbrio, resiliência e histerese, acredito que meu sistema de estudo pode ser visto por outra abordagem: não somente por uma forma mais simplista ou determinística sobre processos ascendentes ou descendentes regulando e estruturando as comunidades presentes nos habitats de pradarias marinhas, mas também através de uma visão na qual o sistema marinho de estudo pode possuir um conjunto de características, mecanismos, condições e processos atuantes (dentre eles os já acima citados) que em sinergia possibilitam a existência de estados alternativos de equilíbrio e influenciam na resiliência dos mesmos. No contexto das pradarias marinhas, esse conjunto favorece a manutenção de um estado de equilíbrio vegetado com comunidades clímax de fauna e flora, com maior resiliência em comparação um estado alternativo de habitat não-vegetado ou de início de colonização e também com maior dificuldade de reversão em caso de transição crítica para este último (Unsworth, 2015; Kendrick et al, 2012; Eklöf et al, 2010).

Nessa visão, as pradarias marinhas apresentam características que poderiam favorecer sua resiliência e permanência em um estado estável: formam um banco de sementes (reprodução sexuada) e propágulos (reprodução vegetativa) robusto abaixo do solo, possuem alta plasticidade morfológica e adaptabilidade fisiológica em resposta à alterações na luminosidade, na salinidade e na turbidez da água, armazenam reserva de energia no sistema radicular para períodos desfavoráveis à fotossíntese, podem possuir altas diversidades genética e de espécies e podem formar um habitat contínuo, não-fragmentado. Tais características seriam suportadas por um balanço de interações de consumo entre herbívoros e carnívoros associados e também de chegada dos consumidores e de material genético de gramas marinhas (propágulos) por dispersão e migração em situações de conectividade com outros ecossistemas marinhos e com outras pradarias. E esses mecanismos podem ser mantidos por características biofísicas como temperaturas moderadas, boa qualidade de água, com baixa turbidez. Assim, o sistema possui vários mecanismos de feedback e controle ambiental que facilitariam a estabilidade do estado vegetado clímax (Unsworth, 2015; Kendrick et al, 2012; Eklöf et al, 2010).

No ambiente costeiro, os ecossistemas sofrem impactos cumulativos de diferentes agentes estressores, e as gramas marinhas não são exceção, principalmente por ocorrerem na interface terrestre-marítima, onde há grande interação entre o homem e o ambiente, além de serem sofrerem também os impactos das mudanças climáticas e distúrbios em maiores escalas (Gorman et al, 2017, Gorman et al, 2016, Turra et al, 2013; Eklöf et al, 2010). Assim, alterações na qualidade da água, na disponibilidade de luz e conseqüentemente nas comunidades associadas regulando os processos existentes, limitam a resistência e reduzem a resiliência dos sistemas, sob influência de impactos sinérgicos, conforme ilustrado abaixo na **Figura 3**. Dessa forma, o sistema pode sofrer uma transição crítica para um estado de início de colonização novamente ou de perda de vegetação, com menor diversidade de espécies, reduzidas a espécies pioneiras, e menor complexidade estrutural e conectividade espacial (Unsworth, 2015).



**Figura 3. Extraído de Unsworth, 2015.**

Também, a reversão para o estado original é mais custosa do que somente retornar às condições anteriores, pois os impactos deveriam ser removidos para permitir uma densidade mínima das espécies de gramas após a colonização, para aumentar a complexidade estrutural do sistema o suficiente para que sua população possa crescer, se manter e recomeçar a estabelecer relações tróficas com comunidades associadas e de conectividade com outros ecossistemas até atingir um clímax de complexidade ecológica e espacial para se manter estável e mais resiliente, impedindo a degradação desses sistemas.

## Referências Bibliográficas

- Angelini C, Altieri AH, Silliman BR, Bertness MD (2011) Interactions among foundation species and their consequences for community organization, biodiversity, and conservation. *Bioscience* 61:782–789.
- Barbier EB, Hacker SD, Kennedy C, Koch EW, Stier AC, Silliman BR (2011) The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol Monogr* 81(2): 169-193.
- Beisner, B.E. et al. 2003. Alternative stable states in ecology. *Front. Ecol. Environ.* 1: 376–382.
- Bertness, M. D., S. D. Gaines, and M. E. Hay, editors. 2001. *Marine community ecology*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Björk M., Short F., Mcleod, E. and Beer, S. (2008). *Managing Seagrasses for Resilience to Climate Change*. Gland, Switzerland: IUCN. 56pp.
- Comitato JA, Como S, Grupe BM, Dow WE (2008) Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: Biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *J Exp Mar Biol Ecol* 366 (1-2): 70-81
- Connell, S.D., Gillanders, B.M., 2007. *Marine Ecology*. Oxford University Press, Melbourne. 630 pp.^
- Connolly, R.M. Effects of removal of seagrass canopy on assemblages of small, motile invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*. 1995; 118: 129-37.
- den Hartog, C., Kuo, J., 2006. Taxonomy and biogeography of seagrasses. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, the Netherlands, pp. 1–23.
- Eklöf JS, McMahon K, Lavery PS. 2010 Effects of multiple disturbances in seagrass meadows: shading decreases resilience to grazing. *Mar. Freshw. Res.* 60, 1317–1327. (doi:10.1071/MF09008)
- Ferreira, C., 2012. Aspectos morfoanatômicos e ultraestruturais de gramas marinhas do litoral brasileiro. Departamento de Botânica. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC.
- Folke, C. (2006). Resilience: The emergence of a perspective for social–ecological systems analyses. *Global Environmental Change*, 16(3), 253-267.
- Gorman, D., Corte, G., Checon, H.H., Amaral, A. .Z., Turra, A. Optimizing coastal and marine spatial planning through the use of high-resolution benthic sensitivity models, *Ecological Indicators*, Volume 82, 2017, Pages 23-31, ISSN 1470-160X, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.031>.
- Gorman, D., Turra, A., Bergstrom, E. R., & Horta, P. A. (2016). Population expansion of a tropical seagrass (*Halophila decipiens*) in the southwest Atlantic (Brazil). *Aquatic Botany*, 132, 30-36.

- Grimm, V., E. Schmidt, and C. Wissel. 1992. On the application of stability concepts in ecology. *Ecological Modelling* 63:143–161.
- Holling C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- Jackson, E. L., Rowden, A. A., Attrill, M. J., Bossey, S. J., Jones, M. B. The importance of seagrass beds as a habitat for fishery species. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 2001; 39: 269-303.
- Jenkins, G.P., Wheatley, M.J. The influence of habitat structure on nearshore fish assemblages in a southern Australian embayment - comparison of shallow seagrass, reef-algal and unvegetated sand habitats, with emphasis on their importance to recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*. 1998; 221: 147-72.
- Kendrick, G. A., Waycott, M., Carruthers, T. J. B., Cambridge, M. L., Hovey, R., Krauss, S. L., Lavery, P. S., Les, D. H., Lowe, R. J., Vidal, O. M. I., Ooi, J. L. S., Orth, R. J., Rivers, D. O., Ruiz-Montoya, L., Sinclair, E. A., Statton, J., Van Dijk, J. K. & Verduin, J. J. (2012). The central role of dispersal in the maintenance and persistence of seagrass populations. *Bioscience* 62, 56–65.
- Knowlton N (2004) Multiple “stable” states and the conservation of marine ecosystems. *Prog Oceanogr* 60: 387–396. N. Knowlton 2004 Multiple “stable” states and the conservation of marine ecosystems.
- Knowlton, N. Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics. *Am. Zool.* 32, 674–682 (1992).
- May, R. M. (1977). Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269(5628), 471-477.
- Miththapala, S (2008). Seagrasses and Sand Dunes. *Coastal Ecosystems Series (Vol 3)* pp 1-36 + iii. Colombo, Sri Lanka: Ecosystems and Livelihoods Group Asia, IUCN.
- Mumby PJ (2009) Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* 28:761–773.
- Orth, R.J. et al. 2006. “A global crisis for seagrass ecosystems”. *Bioscience*, 56: 987-996.
- Pardini, R., Bueno, A. A., Gardner, T. A., Prado, P. I. & Metzger, J. P. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5, e13666 (2010).
- Pärtel M (2002) Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83: 2361–2366.
- Romero, G. Q., Gonçalves-Souza, T., Vieira, C., Koricheva, J. Ecosystem engineering effects on species across ecosystems: a meta-analysis. *Biol Rev.* 2015; 90: 877-90.

- Spalding, M., Taylor, M., Ravilious, C., Short, F and E. Green (2003). The distribution and status of seagrasses. Pp 5- 26 in Green E. P. and F. T. Short (2003) World Atlas of Seagrasses. Berkely, CA: UNEP-WCMC, University of California press. xii+298 pp.
- Scheffer, M. (2009). Critical Transitions in Nature and Society. Princeton University Press.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C. & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413(6856): 591–596.
- Turra, A., Denadai, M.R., 2015. Protocolos para o Monitoramento de Habitats Bentônicos Costeiros. Rede de Monitoramento de Habitats Bentônicos Costeiros-ReBentos. Departamento de Oceanografia Biológica. <http://www.producao.usp.br/handle/BDPI/48874>.
- Unsworth, R.K.F., et al., A framework for the resilience of seagrass ecosystems, *Marine Pollution Bulletin* (2015), <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.08.016>
- Walker B, Meyers JA (2004) Thresholds in ecological and social-ecological systems: A developing database. *Ecology and Society* 9. Available: <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art3>.
- Waycott, M., C.M. Duarte, T.J.B. Carruthers, R.J. Orth, W.C. Dennison, S. Olyarnik, A. Calladine, J.W. Fourqurean, K.L. Heck Jr., A.R. Hughes, G.A. Kendrick, W.J. Kenworthy, F.T. Short, and S.L. Williams. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems.