



A teoria neutra da biodiversidade explica o padrão de abundância relativa dos invertebrados sésseis no costão rochoso?

Amanda Ercília de Carvalho

RESUMO: A Teoria de Nicho, e mais recentemente a Teoria Neutra da Biodiversidade, têm desempenhado um importante papel na tentativa de explicar como as comunidades são estruturadas. A Teoria Neutra argumenta que a noção de nicho não é importante, e assume que espécies são ecologicamente equivalentes, vivendo em comunidades saturadas de indivíduos. O objetivo deste trabalho é testar se os rankings de abundâncias dos invertebrados sésseis do costão rochoso são coerentes com a teoria neutra da biodiversidade. Seis réplicas da zona inferior do costão, e seis da superior foram amostradas. Os rankings de abundância dos invertebrados mudaram pouco ao longo das parcelas amostradas, nas duas zonas. Na perspectiva de a teoria neutra excluir a ocorrência da teoria de nicho, os padrões encontrados não podem ser explicados por processos estocásticos. Entretanto, esses dois processos podem atuar de maneira diferente de acordo com a presença de filtros ambientais fortes.

PALAVRA CHAVE: comunidade, diversidade, entremarés, nicho.

NOTA: Este relatório não foi entregue a tempo para a última revisão pelos professores.

INTRODUÇÃO

Um dos principais objetivos da ecologia é compreender os aspectos que determinam a distribuição e a abundância das espécies. Duas teorias concorrentes, a de Nicho, formalizada por George E. Hutchinson, e a Teoria Neutra da Biodiversidade de Stephen Hubbell têm sido as principais referências dos ecólogos na interpretação dos padrões observados das comunidades biológicas (Alonso *et al.*, 2006). A Teoria de Nicho postula que as espécies possuem requerimentos ecológicos diferenciados, descritos como tolerâncias a fatores bióticos e abióticos que formam um espaço multi-dimensional denominado nicho. Robert McArthur associa o conceito de nicho à manutenção da diversidade, sugerindo que os nichos podem se sobrepor neste hiper-espaço, e assim limitar a coexistência das espécies em uma comunidade. (Ricklefs & Schluter, 1993).

Uma visão alternativa à Teoria de Nicho foi proposta por Stephen Hubbell, na tentativa de explicar a dinâmica de comunidades que sustentam uma alta diversidade, e nas quais as espécies competem por espaço em um mecanismo de “loteria” (Hubbell, 2006). A premissa mais controversa da teoria é de que todas as espécies são ecologicamente equivalentes e por isso, a teoria é definida como “neutra ou simétrica”. Outro aspecto importante da teoria é que a disponibilidade de recursos está sempre saturada, sendo que a única possibilidade de reposição de novos

indivíduos na comunidade é através da morte de outros ou de flutuações temporais nos recursos. Esta premissa é denominada de “pressuposto do somatório zero”.

O costão rochoso de entremarés é um dos ecossistemas mais estudados em estudos clássicos que mostram o papel estabilizador do nicho na manutenção das comunidades (Connell, 1961; Dayton, 1971). Estes estudos mostraram padrões de zonação vertical de ocorrência de espécies baseadas em suas tolerâncias e habilidades competitivas. Contudo, alguns aspectos da teoria neutra parecem especialmente aplicáveis a costões rochosos, onde o espaço é um recurso fundamental, assim como em florestas e recifes de corais (Dornelas *et al.*, 2006). A premissa de saturação de recursos é encontrada nos costões, onde as rochas, em geral, são totalmente cobertas por organismos sésseis (Levinton, 1995). Outro aspecto importante, é que a dispersão, um dos principais fatores que contribuem para os padrões de abundância de espécies preditos pela dinâmica neutra, funciona como principal repositor de novos indivíduos no costão. Um grande estoque de larvas é produzido pela meta-comunidade de invertebrados bentônicos de costões rochosos, sendo pouco significativa a contribuição local para novos indivíduos (Underwood & Fairweather, 1989). Portanto, se a reposição de indivíduos em costões saturados for somente determinada pela igual

probabilidade de morte de qualquer indivíduo, e a recolonização por qualquer larva que chegar primeiro do estoque da meta-comunidade, as abundâncias relativas das espécies serão mais desordenadas do que a prevista por processos baseados em nicho.

O objetivo deste trabalho é testar se os rankings de abundância das espécies de invertebrados sésseis do costão rochoso são coerentes com a teoria neutra da biodiversidade. Para isto, será testada a hipótese de que a comunidade de invertebrados sésseis do costão rochoso apresentará flutuações de abundância na comunidade local maiores do que se fossem produzidos pelo padrão previsto na Teoria de Nicho. A expectativa dessa hipótese, é que o ranking de cada espécie seja bastante variável entre as parcelas amostradas, pois a premissa de equivalência ecológica prevista pela Teoria Neutra prevê iguais probabilidades de estabelecimento entre todas as espécies, gerando padrões mais variáveis de abundâncias relativas ao longo da comunidade.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado no mediolitoral de costão rochoso da Praia do Arpoador (24°17'32"S; 47°00'30"O), localizada na Estação Ecológica Juréia-Itatins, município de Peruíbe, litoral sul do Estado de São Paulo – Serra do Mar. O costão do entremarés é formado por lages e blocos arenosos, e possui um forte gradiente ambiental produzido pelo impacto das ondas, especialmente em períodos tempestuosos, e a variação diurna da maré (Duarte & Guerrazi, 2004). A comunidade de invertebrados sésseis pode ser dividida em duas faixas horizontais de ocorrência, explicadas pelas diferentes tolerâncias das espécies aos fatores abióticos que agem na estrutura dessa comunidade, como a energia de ondas e a variação da maré, e as interações bióticas. A zona inferior é mais exposta à energia de ondas, e a zona superior mais exposta à dessecação (Levinton, 1995).

Coleta de dados

As duas zonas de costão foram escolhidas para a amostragem porque, embora elas sejam diferentes quanto às características ambientais, era esperado que essas características não fossem importantes na produção de padrões sob a influência de dinâmicas neutras. Deste modo, um resultado positivo de padrão neutro, poderia estar acontecendo nas duas zonas.

Os dados foram coletados com a técnica do foto-quadrado, em que um quadrado de 20 x 20 cm foi fixado na área de ocorrência dos organismos e fotografias foram tomadas em seguida com a câmera

em modo macro, com resolução de 10 megapixels. Os foto-quadrados foram dispostos sistematicamente nas duas zonas de ocorrência dos invertebrados sésseis, uma inferior e outra superior ao nível médio da altura da água do mar. A distância entre quadrados dentro da mesma zona e a distância entre quadrados de zonas diferentes foi de cerca de 50 cm. Cada zona recebeu seis quadrados (n = 6). O censo dos indivíduos menos abundantes foi feito por contagem direta na própria imagem. Entretanto, para os indivíduos mais abundantes, a contagem foi feita com o auxílio de uma grade de 100 quadrículas, medindo cada um 2 x 2 cm colocados sobre a foto. Três quadrículas foram sorteadas, e então se procedeu a contagem direta dos organismos. Após a contagem, esta média foi multiplicada pelo número de quadrículas, para estimar o total de indivíduos no quadrado.

Análise estatística

A estatística de interesse foi o índice de flutuação de abundância (IFA). A IFA é a média obtida pelas somas dos módulos das diferenças entre os rankings. Para efeito de comparação, quanto mais próximo o índice for do valor zero, menores serão as mudanças entre os rankings ao longo das diferentes parcelas.

Um cenário nulo foi construído aleatorizando os rankings dentro de cada parcela, para testar a probabilidade da estatística de interesse ocorrer ao acaso (10.000 permutações, $\alpha = 0,05\%$). No caso deste trabalho, o cenário nulo é o previsto pela dinâmica neutra, já que ela prevê que as hierarquias de dominância devem flutuar ao acaso entre locais, sendo governada apenas por “loterias” de colonização. Desta maneira, se o cenário nulo produzir valores calculados de IFA maiores ou iguais a 25%, eu aceito a hipótese de neutralidade no costão.

RESULTADOS

Foram registradas sete espécies de invertebrados sésseis na zona inferior do costão (Tabela 1). Contudo, apenas quatro espécies foram registradas na zona superior do costão (Tabela 2). O mexilhão *Brachidontes* sp. foi a espécie mais abundante na zona inferior do costão e a craca *Chtalamus* sp. a mais abundante na zona superior.

As espécies mudaram em relação à parcela vizinha mais vezes na zona inferior (IFA = 1,686), do que na zona superior (IFA = 0,500) do costão, e a hipótese de que os mecanismos associados à dinâmica neutra produziram as mudanças de posição dos invertebrados na zona inferior ($p = 0,028$) e na zona superior ($p = 0,0005$) foi rejeitada.

Tabela 1: Abundância dos invertebrados sésseis amostrados na zona inferior do costão rochoso na Praia do Arpoador, Estação Ecológica Juréia-Itatins.

Espécies	Zona Inferior do Costão Rochoso					
	1	2	3	4	5	6
<i>Brachidontes</i> sp.	1350	340	38	0	940	1141
<i>Chthalamus</i> sp.	1612	6	1	0	0	0
<i>Crassostrea rhizophora</i>	0	12	0	6	45	43
<i>Poliqueta tubicola</i>	0	56	44	733	100	0
<i>Ferna perna</i>	0	7	18	8	2	1
<i>Colisella subrugosa</i>	6	2	5	14	5	4
<i>Tetrachita</i> sp.	0	0	0	2	0	0
Total	2968	423	106	763	1092	1189

Tabela 2: Abundância dos invertebrados sésseis amostrados na zona superior do costão rochoso na Praia do Arpoador, Estação Ecológica Juréia-Itatins.

Espécies	Zona Superior do Costão Rochoso					
	1	2	3	4	5	6
<i>Brachidontes</i> sp.	1167	2033	1500	1567	1233	1600
<i>Chthalamus</i> sp.	3533	1033	1367	567	1933	1100
<i>Crassostrea rhizophora</i>	1	2	2	1	0	0
<i>Colisella</i> sp.	7	4	2	6	18	5
Total	4708	3072	2871	2141	3184	2705

As espécies mudaram em relação à parcela vizinha mais vezes na zona inferior (IFA = 1,686), do que na zona superior (IFA = 0,500) do costão, e a hipótese de que os mecanismos associados à dinâmica neutra produziram as mudanças de posição dos invertebrados na zona inferior ($p = 0,028$) e na zona superior ($p = 0,0005$) foi rejeitada.

DISCUSSÃO

Os padrões de poucas mudanças de ranking de abundância encontrados indicam que eles são mais constantes do que seria previsto sob o a ação da dinâmica neutra. Contudo, na zona superior, as espécies possuíram rankings de abundância menos variáveis do que na zona inferior.

Esta pouca variação no ranking de espécies ao longo da comunidade reforça a ideia de padrões produzidos sob a influência estabilizadora do nicho. Dornelas *et al.* (2006), encontraram padrões de abundância em recifes de coral que também refutam a ação de processos estocásticos, em detrimento de processos determinísticos. Entretanto, em costões rochosos, o forte gradiente ambiental promovido pela variação drástica no nível das marés pode modificar a importância relativa da atuação dos processos estocásticos e dos processos determinísticos nas diferentes zonas do costão.

O limite superior do costão impõe mais restrições relacionadas à dessecação aos organismos que vivem em costões. Neste caso, as espécies que ocorrem lá são altamente selecionadas de acordo com a tolerância à dessecação e ao calor, que foi mostrada pela baixa variação do índice de flutuação de abundâncias das espécies na zona superior deste estudo. Desta maneira, a importância relativa dos processos determinísticos nesta zona parece ser maior, assim como explicitado em outras situações com a atuação de fortes filtros ambientais (Chase, 2007). Na zona inferior, como as condições de dessecação são menos restritivas, os processos estocásticos podem ter mais importância, e por isso, produzir uma maior variação.

A teoria neutra e a de nicho são frequentemente tratadas como explicações mutuamente excludentes para padrões empíricos. Esta dicotomia pode estar obscurecendo o fato de que processos de nicho e neutro podem influenciar simultaneamente a dinâmica de espécies em comunidades (Adler *et al.*, 2007). Trabalhos futuros podem testar a importância relativa dos processos determinísticos e dos processos estocásticos ao longo de gradientes ambientais. Nesse contexto, seria possível incluir a noção de escala na interpretação dos processos mantenedores das comunidades biológicas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente aos funcionários da Estação Ecológica Juréia-Itatins Marquinhos, Dito, Bete e Adriana pelo carinho, preocupação e cuidado, tornando os meus dias de confinamento muito mais confortáveis. Aos colegas Léo “Dartag’nan”, Cris “Vandinha”, Renata “molhadinha”, Tiago “meu rei”, Gabriel “salsicha”

REFERÊNCIAS

- Adler, P.B.; J. HilleRisLambers & J.M. Levine. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10:95-104.
- Alonso, D.R.S.; Etienne & A.J. McKane. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(8): 451-457.
- Chase, J.M. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *PNAS B*, 104: 17430–17434.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
- Connell, J.H. 1961. Effect of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural

- populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecol. Monogr.* 31: 61-104.
- Dayton, P.K. 1971. Competition, Disturbance, and Community Organization: The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. *Ecological Monographs*, 41:351-389.
- Dornelas, M. S.R Connolly & T.P. Hughes. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature*, 440(2): 80-82.
- Duarte, L.F.L. & M.C. Guerrazi. 2004. Zonação do costão rochoso da praia do Rio Verde: padrões de distribuição e bundância, pp. 179-188. Em: *Estação Ecológica Juréia Itatins: ambiente físico, flora e fauna* (Marques, O.A.V. & W. Duleba, eds.). Holos Editora.
- Hubbell, S.P. Neutral Theory and the Evolution of Ecological Equivalence. *Ecology*, 87:1387-1398.
- Levinton, J.S. 1995. *Marine Biology*. Oxford University Press, New York
- Underwood, A.J. & P.G. Fairweather. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 16-20.
- Ricklefs, R.E. & D. Schluter. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago and London.