

BIODIVERSIDADE E FUNCIONAMENTO DE ECOSISTEMAS: SÍNTESE DE UM PARADIGMA E SUA EXPANSÃO EM AMBIENTES MARINHOS

Marianna de Oliveira Lanari^{1,2*} & Ricardo Coutinho^{1,2}

¹ Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Ilha do Fundão, Caixa Postal: 68020, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. CEP: 21941-540.

² Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira (IEAPM), Departamento de Oceanografia, Divisão de Biologia, Laboratório de Bioincrustação, Rua Kioto 253, Praia dos Anjos, Arraial do Cabo, RJ, Brasil. CEP: 28930-000.

E-mails: marianna_lanari@yahoo.com.br, rcoutinhosa@yahoo.com.

RESUMO

A relação entre a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas (doravante *BFE*) tornou-se um proeminente tópico na Ecologia. Este marca o surgimento de um novo paradigma e a percepção do papel funcional da biodiversidade no ambiente. A maioria dos estudos realizados tem evidenciado efeitos significativos da diversidade sobre processos e atributos ecológicos resultantes de três mecanismos principais: efeitos de complementaridade, efeitos de seleção e efeitos de amostragem. Contudo, a magnitude e a direção desses efeitos são variáveis ao longo dos distintos ecossistemas e processos analisados, dificultando a sua generalização. O objetivo deste trabalho é fazer uma revisão do tema tendo em conta: a) um breve histórico da evolução e consolidação dos estudos *BFE*; b) a avaliação de discrepâncias entre trabalhos realizados em ambientes terrestres e aquáticos, enfatizando recentes contribuições oriundas dos ambientes marinhos; c) o estado atual do conhecimento e as perspectivas futuras de estudo. Apesar de um início marcado por críticas e questionamentos, estudos *BFE* se consolidaram na literatura ecológica. Novas metodologias de estudo e hipóteses de trabalho vêm sendo desenvolvidas e aperfeiçoadas, ampliando-se a gama de ecossistemas e processos investigados. Embora haja um forte viés no esforço científico em estudos *BFE* direcionados a certos ecossistemas e processos, observa-se um aumento no número de trabalhos realizados em ecossistemas aquáticos, principalmente marinhos. Em geral, grande parte dos estudos aponta para efeitos positivos da diversidade na forma de Sobreprodução Não-Transgressiva sugerindo que efeitos não aditivos da diversidade sejam primariamente oriundos da presença de espécies funcionalmente superiores na comunidade (efeitos de amostragem e efeitos de seleção) do que da riqueza de espécies *per se*. Entretanto, questiona-se a importância de possíveis efeitos de complementaridade considerando-se a escassez de estudos englobando maiores escalas espaciais e temporais, assim como investigando simultaneamente diversos processos ecológicos. A manipulação de patamares de diversidade de acordo com os padrões no ambiente e a inserção de níveis tróficos superiores também podem adicionar maior realismo à análise dos efeitos da biodiversidade. Estudos *BFE* têm gerado importantes informações acerca dos possíveis efeitos das atuais perdas de diversidade na magnitude e estabilidade de processos ecológicos que regem o funcionamento dos ecossistemas.

Palavras-chave: Efeitos de complementaridade; efeitos de seleção; estabilidade; estrutura trófica; multifuncionalidade e complementaridade temporal.

ABSTRACT

BIODIVERSITY AND ECOSYSTEM FUNCTIONING: SYNTHESIS OF A PARADIGM AND ITS EXPANSION IN MARINE ENVIRONMENTS. The relationship between biodiversity and ecosystem functioning (hereafter *BEF*) became a prominent topic in Ecology. It represents the arising of a new paradigm

started with the perception of the functional role of biodiversity to the functioning of ecosystems. Studies performed until now have shown significant effects of biodiversity on ecological processes and properties related to three main mechanisms: complementarity effects, selection effects and sampling effects. However, the magnitude and direction of biodiversity effects may vary according to the ecosystems and processes analysed making their generalization difficult. Our aim is to do a review on the subject focused on: a) a brief historic of the evolution and consolidation of the studies *BEF*; b) assess discrepancies between studies performed in terrestrial and aquatic environments, emphasizing recent contributions from marine environments; c) the actual knowledge and consensus about the *BEF* relationship and new perspectives of study. Despite the initial criticisms, *BEF* studies are now consolidated in ecological literature. New methodologies and hypothesis have been developed and improved, increasing the range of ecosystems and processes investigated. Although there is a strong publication bias in the number of studies investigating certain ecosystems and processes, it is observed an increase number of studies performed in aquatic, mainly marine, ecosystems. Most studies have pointed out to positive effects of diversity as a Non-Transgressive Overyielding which may indicate the importance of the presence of species functionally superior in the community (sampling effects and selection effects). However, it is called in question the possible occurrence of complementarity effects, considering the scarcity of studies in larger temporal and spatial scales and investigating distinct ecological processes simultaneously. The manipulation of realistic diversity levels and the investigation of higher trophic levels may also add more realism to the analysis of biodiversity effects. *BEF* studies have provided valuable information on the possible effects of the actual losses of diversity on the rates of occurrence of ecological processes that regulate the ecosystem functioning.

Keywords: Complementarity effects; selection effects; stability; trophic structure, multifunctionality and temporal complementarity.

RESUMEN

BIODIVERSIDAD Y FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS: SÍNTESIS DE UN PARADIGMA Y SU EXPANSIÓN EN AMBIENTES MARINOS. La relación entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas (estudios *BEF*) se torno un tópico destacado en Ecología, que ha marcado el surgimiento de un nuevo paradigma y el cambio en la percepción del papel de la biodiversidad en el ambiente. Trabajos realizados hasta el momento han evidenciado efectos positivos de la diversidad sobre procesos y atributos ecológicos que son el resultado de dos mecanismos principales: ‘efecto de complementariedad’ y ‘efecto de selección’. Los resultados son variables en los distintos ecosistemas y procesos analizados, dificultando la generalización. El objetivo de este trabajo es hacer una revisión del tema enfocándose en: a) una breve revisión histórica de la evolución y consolidación de los estudios *BEF*; b) la evaluación de discrepancias entre trabajos realizados en ambientes terrestres y acuáticos, y contribuciones provenientes de los ambientes marinos; c) el estado actual del conocimiento y las perspectivas futuras de estudio. A pesar de un inicio marcado por críticas e cuestionamientos, los estudios *BEF* se consolidaron en la literatura ecológica. Nuevas metodologías de estudio e hipótesis de trabajo han sido desarrolladas y perfeccionadas, ampliándose la gama de ecosistemas y procesos investigados. A pesar de que existan una súper representación de determinados ecosistemas y procesos analizados, se observa un aumento en el número de trabajos realizados en ecosistemas acuáticos, principalmente en ambientes marinos. En general, la mayoría de los estudios identifica efectos positivos de la diversidad en la forma de ‘Sobreprroducción No Transgresiva’ indicando la importancia de la presencia de especies funcionalmente superiores en la comunidad (‘efectos de selección’). Igualmente, se cuestiona la importancia de posibles ‘efectos de complementariedad’ considerándose la escasez de estudios que tengan en cuenta escalas espaciales y temporales más amplias, así como investigando simultáneamente diversos procesos ecológicos. La manipulación de niveles de diversidad de acuerdo con los patrones en el ambiente y la inserción de niveles tróficos superiores también pueden proporcionar mayor realismo al análisis. Los estudios *BEF* han generado información importante acerca de los posibles efectos de las actuales pérdidas de diversidad en la ocurrencia de procesos ecológicos que rigen el funcionamiento de los ecosistemas. No

obstante, aun es necesario un mayor intercambio entre investigadores y sociedad con el objetivo de transformar los resultados obtenidos en acciones concretas de conservación.

Palabras clave: Biodiversidad; funcionamiento de los ecosistemas; ‘efecto de complementariedad’; ‘efecto de selección’; ecosistemas marinos.

INTRODUÇÃO

Nas duas últimas décadas, o estudo dos efeitos da biodiversidade sobre o funcionamento de ecossistemas (também conhecido como estudos de *Biodiversidade e Funcionamento de Ecossistemas*, doravante *BFE*) tornou-se um proeminente tópico da literatura ecológica (Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Caliman *et al.* 2010). O estudo marca o surgimento de um novo paradigma na Ecologia e reflete uma mudança na percepção da função da diversidade biológica no ambiente. Esta era vista como um mero resultado da atuação de fatores extrínsecos bióticos, como, por exemplo, a competição e a predação, e abióticos na comunidade, tais como a disponibilidade de recursos e condições para a sobrevivência das

espécies, regimes de distúrbio, entre outros. No entanto, nos últimos anos a biodiversidade passou a ser considerada uma variável independente, exercendo um papel importante na regulação dos processos ecológicos que regem o funcionamento dos ecossistemas (Cardinale *et al.* 2002, Naeem *et al.* 2002, Raffaelli *et al.* 2005, Cardinale *et al.* 2006a, Gamfeldt & Hillebrand 2008, Cardinale *et al.* 2009, Hillebrand & Mathiessen 2009). Dessa forma, estudos focados na biodiversidade têm deixado de lado a mera descrição de padrões de distribuição e abundância de espécies e partido para uma abordagem mais funcional, integrando conceitos atrelados tanto à ecologia de comunidades como também à ecologia de ecossistemas (Naeem 2002, Caliman *et al.* 2010, Gamfeldt & Hillebrand 2008) (Figura 1a,b).

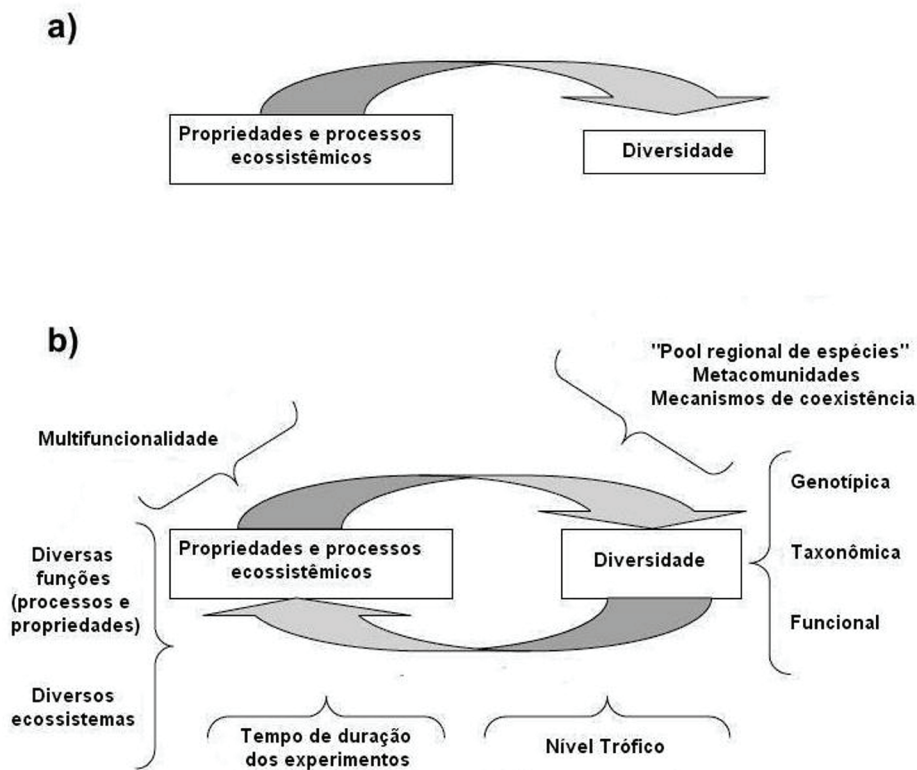


Figura 1. A mudança de foco nos estudos ecológicos partindo de (a) uma visão da diversidade como mero resultado de fatores extrínsecos do ambiente para (b) a diversidade também atuando como um fator independente, influenciando propriedades e processos ecossistêmicos. Extraído e adaptado de Gamfeldt *et al.* (2008).

Figure 1. Change of focus in ecological studies from (a) a view of the diversity as the result of environmental factors to (b) the diversity being also an independent factor, affecting ecosystem processes and properties. Based on Gamfeldt *et al.* (2008).

Grande parte dos estudos *BFE* realizados até hoje tem evidenciado uma relação significativa entre a diversidade biológica e a magnitude de processos ecossistêmicos (Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Cardinale *et al.* 2006b, Worm *et al.* 2006, Stachowicz *et al.* 2007, Schmid *et al.* 2009), tais como produtividade primária, ciclagem de nutrientes, invasibilidade e interações tróficas. Em geral, os mecanismos pelos quais efeitos não aditivos ou interativos da diversidade ocorrem podem ser separados em três grupos principais: os efeitos de complementaridade, os efeitos de amostragem e os efeitos de seleção (Fridley 2001, Stachowicz *et al.* 2007, Pires *et al.* 2008). O primeiro mecanismo, o de complementaridade, envolve os conceitos de partição de nicho e facilitação entre espécies. Na partição de nicho, cada espécie requer diferentes recursos e condições no ambiente para a sua sobrevivência, resultando assim na coexistência de espécies com distintos requerimentos, ou seja, há pouca ou nenhuma sobreposição de nicho entre elas. Desse modo, quanto maior a diversidade específica, maior o número de espécies que irão se complementar na utilização dos recursos disponíveis, maximizando assim o montante final de um determinado processo ecológico (Naeem *et al.* 1994, 1995). Atréada à complementaridade, pode ocorrer ainda a facilitação entre espécies, processo no qual a ocorrência de uma determinada espécie viabiliza a presença de outras através da criação de condições adequadas para a sua sobrevivência, seja pelo aumento no suprimento de recursos ou pela atenuação de distúrbios e *stress* (Cardinale *et al.* 2002). Por outro lado, os efeitos da diversidade podem resultar de um simples artefato estatístico conhecido como efeito de amostragem (*sampling effect*) (Arsen 1997, Huston 1997), também denominado efeito de seleção (*selection effect*) (Loreau & Hector 2001). Os efeitos de amostragem (ou efeitos de seleção) consideram que características funcionais não estão uniformemente distribuídas ao longo das espécies de uma comunidade (Benedetti-Cecchi 2006), tornando possível que a presença de uma espécie com um desempenho desproporcional em relação às demais domine as taxas de um determinado processo ou propriedade do ecossistema. Consequentemente, quanto mais diversa uma comunidade, maior a probabilidade da

presença de uma espécie funcionalmente superior e/ou dominante.

Através desses mecanismos, a diversidade poderia ainda estar associada à estabilidade de processos ecossistêmicos, a qual é decomposta em três fatores principais: a variabilidade temporal de processos ecológicos, a resistência e a resiliência desses frente a perturbações (Loreau *et al.* 2002, Griffin *et al.* 2009b). Uma relação positiva entre a diversidade e a variabilidade temporal de determinado processo seria esperada, uma vez que, com o aumento da diversidade, haveria um maior número de espécies respondendo de maneira diferenciada ao ambiente (através da diferenciação de nicho entre elas), de modo que essas diferentes respostas produziriam uma dinâmica compensatória entre populações, amenizando assim o impacto de mudanças ambientais (ex. *Portfolio Effect*, Doak *et al.* 1998, *Insurance Hypothesis*, Yachi & Loreau 1999). Essa hipótese estaria associada à ocorrência de redundância funcional dentro de grupos funcionais nos quais espécies inseridas num mesmo grupo se complementariam ao longo de um gradiente ambiental não havendo então consequências para a estabilidade. Nesse contexto, efeitos positivos da diversidade sobre a resistência de propriedades ecossistêmicas também seriam observados porque a presença de uma espécie tolerante a perturbações e mudanças direcionais de condições seria mais provável em comunidades mais diversas (Walker 1992, Yachi & Loreau 1999). Por outro lado, a resiliência de populações seria reduzida em comunidades em que a competição entre espécies seria um fator atuante (Loreau & Behere 1999).

Em geral, efeitos positivos da diversidade têm sido amplamente relatados na literatura (Balvanera *et al.* 2006, Cardinale *et al.* 2006b, Worm *et al.* 2006, Schmid *et al.* 2009), principalmente oriundos da ocorrência de efeitos de amostragem (ou efeitos de seleção) nos quais uma mistura dificilmente atinge uma performance superior à da monocultura da espécie de melhor desempenho (Sobreprodução Não-Transgressiva). Contudo, a magnitude, a direção dos efeitos e os mecanismos pelos quais a biodiversidade atua sobre o funcionamento dos ecossistemas variam em função das diferentes metodologias experimentais utilizadas, processos e ambientes estudados, e tempo de duração dos experimentos (Schlapfer &

Schmid 1999, Hooper *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Griffin *et al.* 2009a,b, Schmid *et al.* 2009). Recentes meta-análises mostram que, em relação às metodologias adotadas, tais variações são observadas de acordo com o desenho experimental utilizado (substitutivo *versus* aditivo), dos tipos de respostas analisadas (ex. taxas de incremento de biomassa *versus* taxas de depleção de recursos) e do patamar máximo de riqueza manipulado. Estudos investigando distintas relações tróficas (efeitos *top-down*, *bottom-up* ou dentro de um mesmo nível trófico) e níveis de organização no qual os processos são analisados (população, comunidade ou ecossistema) também apresentam resultados variáveis (Balvanera *et al.* 2006, Schmid *et al.* 2009). Logo, generalizações ao longo de distintos ecossistemas, processos ecológicos e níveis tróficos se tornam difíceis (Schlapfer & Schmid 1999, Raffaelli *et al.* 2005, Balvanera *et al.* 2006, Schmid *et al.* 2009). Mais do que isso, assim como em qualquer campo da ciência em consolidação, a construção do conhecimento é marcada pela constante crítica, revisão e aperfeiçoamento de hipóteses, idéias e conceitos (Kinzig *et al.* 2001, Naeem 2002).

Assim, desde o seu surgimento, os estudos *BFE* têm gerado contínuas discussões acerca dos efeitos relativos a fatores bióticos e abióticos, os prós e contras de abordagens observacionais e experimentais, bem como a utilização de sistemas naturais e artificiais (Flombaum & Sala 2008), a importância relativa da diversidade genotípica, taxonômica e funcional (Hooper & Vitousek 1997, Hodgson 1998), a função da diversidade na estabilidade (Bengtsston 1998, Naeem *et al.* 2002), os desenhos experimentais e combinação de espécies adotados (Bracken & Stachowicz 2006, Weis *et al.* 2007, Griffin *et al.* 2009a), as medidas de diversidade utilizadas (Schmid *et al.* 2002, Hector *et al.* 2002, Pfisterer & Schmid 2002), a escala experimental (Cardinale *et al.* 2007, Stachowicz *et al.* 2007), os níveis tróficos manipulados e as relações intertróficas (Duffy 2002, 2003, Duffy *et al.* 2001, 2005, 2007, Douglas *et al.* 2008), a multifuncionalidade do ambiente (Duffy 2003, Bracken & Stachowicz 2006, Hector & Bagchi 2007, Gamfeldt *et al.* 2008, Zavaleta *et al.* 2010) e até a própria validade dos estudos (Huston & McBride 2002, Srivastava 2005). O desenvolvimento de estudos também tem ocorrido de forma assimétrica ao longo de distintos ecossistemas e processos

ecológicos. Enquanto há a super-representação de determinados ecossistemas terrestres e processos na literatura (Gamfeldt *et al.* 2008, Caliman *et al.* 2010), ambientes aquáticos (principalmente ambientes marinhos) vêm sendo negligenciados nos estudos *BFE* (Emmerson & Huxham 2002, Raffaelli *et al.* 2003, Paine 2005, Stergiou & Browman 2005, Raffaelli *et al.* 2005). Entretanto, esse cenário vem se modificando nos últimos anos (Gamfeldt *et al.* 2008) com importantes contribuições oriundas de ambientes marinhos (Stachowicz *et al.* 2007).

A proposta do presente trabalho é realizar uma análise do tema em questão, com foco em três objetivos principais: a) fazer um breve histórico da evolução e consolidação dos estudos *BFE*, incluindo os ecossistemas investigados, os processos analisados e as metodologias empregadas; b) avaliar possíveis discrepâncias encontradas entre estudos em ambientes terrestres e aquáticos, dando ênfase às contribuições e recentes avanços realizados em trabalhos conduzidos em ecossistemas marinhos; c) avaliar o estado atual de conhecimento e as novas perspectivas de estudo.

BIODIVERSIDADE E FUNCIONAMENTO DE ECOSISTEMAS: A CONSTRUÇÃO DE UM NOVO PARADIGMA NA ECOLOGIA.

O SURGIMENTO DOS ESTUDOS BFE: UM BREVE HISTÓRICO

Embora os conceitos de biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas estejam há muito tempo consolidados na Ecologia, uma visão integrada desses só veio à tona em meados da década de 1990. Desde Darwin, que em 1859 já havia chamado a atenção para uma possível relação positiva entre biodiversidade e produção primária, poucos estudos haviam focado até então na relação entre esses dois componentes, excetuando-se alguns estudos agrícolas que já apontavam nessa direção. Em parte, isso resultava de uma visão ‘chauvinista’ (Caliman *et al.* 2010) e fragmentada do ambiente em duas áreas distintas da pesquisa ecológica: a Ecologia de Comunidades e a Ecologia de Ecossistemas. Enquanto a primeira enfatizava os fatores estruturadores da diversidade em uma comunidade, a segunda possuía um foco mais abrangente, avaliando os compartimentos bióticos e abióticos do ambiente e os

fluxos de matéria e energia entre esses. O surgimento dos estudos *BFE* sintetizou a união e o intercâmbio entre essas duas áreas antes vistas como totalmente separadas e distantes entre si (Loreau 2000, Naeem *et al.* 2002, Loreau 2010).

O marco inicial se deu em 1991 em conferência realizada em Bayreuth, na Alemanha, e organizada por Detlef Schulze e Harold Mooney com o intuito de avaliar o conhecimento sobre a relação entre biodiversidade e funcionamento de ecossistemas face às contínuas e crescentes perdas globais de biodiversidade. Em 1993, a publicação dos anais do evento *Biodiversity and Ecosystem Functioning* deu o primeiro impulso para o surgimento de trabalhos na área. Desses, destacam-se os trabalhos pioneiros de Naeem *et al.* (1994, 1995), os quais demonstraram uma relação positiva entre a biodiversidade e a produção primária associada a uma possível complementaridade na utilização de recursos entre as espécies investigadas. Os autores realizaram estudos com espécies de plantas e animais, sob condições ambientais controladas em câmaras experimentais (ECOTRON, Lawton 1994), analisando os efeitos da diversidade de espécies sobre cinco parâmetros representativos da produtividade primária (fluxo de CO₂, percentual de radiação fotossinteticamente ativa interceptada pela vegetação, taxa de decomposição, retenção de nutrientes do solo e retenção de água).

Paralelamente, dois trabalhos realizados por David Tilman e colaboradores contribuíram de forma significativa para a evolução da nova linha de pesquisa, bem como para a visibilidade desses estudos (Naeem *et al.* 2002). O primeiro, realizado por Tilman & Downing (1994), avaliou o efeito da diversidade de espécies sobre a produção primária local (essa estimada pelo incremento de biomassa) e mostrou que declínios da diversidade de espécies induzidos pelo aumento controlado de nutrientes no ambiente afetavam negativamente a resistência e resiliência do processo no sistema. Nos dois anos seguintes, Tilman *et al.* (1996), utilizando-se de patamares de diversidade preestabelecidos e controlados no ambiente, estabeleceram os experimentos para testar se a repartição de recursos entre as espécies de plantas em pradarias resultava no aumento do incremento de biomassa e utilização de nutrientes do solo. Esses trabalhos diferenciaram-se dos anteriores conduzidos por Naeem *et al.* (1994, 1995) porque foram realizados no ambiente, isto é, em canteiros

experimentais estabelecidos em pradarias naturais, envolvendo maior escala temporal e espacial, e pelo fato de considerar os nutrientes e a água, não a luz, como os principais recursos mediadores da coexistência das espécies.

Contudo, esses trabalhos, apesar de representarem o avanço inicial para o estabelecimento desse novo paradigma ecológico, foram alvo de duras críticas em relação às suas metodologias e interpretações, críticas essas que foram imprescindíveis para o amadurecimento e aperfeiçoamento dos estudos que vieram a seguir. Givnish (1994), Grime (1997) e Wardle *et al.* (1997) discordaram dos resultados obtidos por Tilman & Downing (1994) sugerindo que outros fatores, além da diversidade, teriam contribuído para o aumento da estabilidade da comunidade de plantas de pradaria (Kinzig *et al.* 2001). Uma vez que os diferentes patamares de diversidade analisados foram obtidos através da adição de nutrientes no ambiente, tornou-se difícil distinguir os efeitos relativos à fertilização daqueles exercidos pela riqueza específica na variação da produtividade. Essa ideia foi apoiada por Huston (1997) que sugeriu a presença de variáveis não consideradas explicitamente no experimento (*hidden treatments*). A manipulação do número de espécies no ambiente estaria associada a variações de outros fatores biológicos e físicos do ambiente que influenciariam diretamente os resultados, mascarando os verdadeiros efeitos oriundos da diversidade de espécies. Entre esses *hidden treatments*, estaria também a presença de um artefato estatístico, igualmente proposto de forma independente por Aarssen (1997), que alteraria então todo o curso dos experimentos seguintes: o *sampling effect* (efeito de amostragem). Conforme já explicado, com o aumento do número de espécies num local, há maior probabilidade de ocorrência de uma espécie ou combinação de espécies competitivamente superior, criando um contraste entre o papel da riqueza e a composição (identidade) das espécies. No caso dos estudos realizados por Tilman & Downing (1994) e Tilman *et al.* (1996) em pradarias de gramíneas, a presença de plantas C4 e leguminosas e um maior número de espécies simultaneamente contribuíram para uma maior produtividade observada nos maiores patamares de diversidade.

Outra questão também levantada foi a maneira como a biodiversidade estava sendo considerada.

Apesar da utilização indiscriminada do termo diversidade, grande parte dos estudos manipulava a riqueza de espécies como uma medida da mesma (Hooper *et al.* 2002). Desse modo, dentro do contexto *BFE*, a diversidade passou a ser considerada na sua forma mais simples, isto é, através do número de espécies, não levando em conta a equitabilidade entre as mesmas. Ainda nesse contexto, alguns autores chamaram a atenção para a seleção das espécies utilizadas nos experimentos uma vez que as características funcionais dessas não estavam sendo consideradas. Visto que processos ecológicos são mais afetados pelas características funcionais de uma espécie do que pela sua identidade taxonômica, talvez a utilização da riqueza funcional no lugar da taxonômica provesse mais informações às hipóteses investigadas (Huston 1997, Hodgson *et al.* 1998, Hooper *et al.* 2002).

REVISANDO E RECONSIDERANDO: O APERFEIÇOAMENTO DE NOVAS IDÉIAS

O ano 1997 foi um ano-chave no desenvolvimento dos estudos *BFE*. Apesar de um ano marcado pelo ceticismo em relação aos estudos realizados, também foi o ano que serviu de base à reformulação de hipóteses e ao desenvolvimento de novas abordagens experimentais, possibilitando assim um aumento considerável no número e na abrangência dos estudos *BFE* (Caliman *et al.* 2010).

McGrady-Steed *et al.* (1997) foram os primeiros a manipular concomitantemente a diversidade microbiana autotrófica e heterotrófica em experimentos de laboratório, considerando a invasibilidade do ambiente como o processo ecossistêmico em questão. Aprofundou-se também a questão da importância de considerar os atributos funcionais das espécies utilizadas e não a diversidade taxonômica por si só (Hooper *et al.* 2002). Hooper & Vitousek (1997) foram os primeiros a manipular explicitamente a riqueza e composição dos grupos funcionais de plantas em pradarias, evidenciando os efeitos preponderantes da composição funcional na retenção de nutrientes. Os autores encontraram que a presença de determinadas gramíneas de caráter anual e típicas de início de sucessão foi a principal responsável pela retenção de nitrogênio do solo. Tilman *et al.* (1997) encontraram resultados semelhantes

na manipulação da diversidade e composição de grupos funcionais e diversidade de espécies em savanas. A composição funcional foi responsável por cerca de 32% da variação observada nos atributos investigados (incremento de biomassa, percentual de cobertura, percentual de nitrogênio e nitrogênio total no tecido, NH_4 e NO_3 no solo e o percentual de radiação fotossinteticamente ativa interceptada pela vegetação) enquanto a diversidade específica e funcional representaram apenas 8%, sugerindo que a composição dos grupos funcionais é o principal mecanismo determinante da produtividade primária através da presença de plantas C4. Além disso, a riqueza de espécies por grupos funcionais, ou seja, a redundância funcional (*Insurance Hypothesis*, Yachi & Loreau 1999) seria importante na estabilização dos processos ecossistêmicos, conforme demonstrado por Naeem & Li (1997) em experimento realizado com uma comunidade microbiana aquática em microcosmos. Outros estudos também passaram a assumir ou manipular explicitamente a variação espacial e temporal de condições ambientais como Tilman (1999 citado em Roy 2001).

Nos anos seguintes, cientes dos possíveis artefatos estatísticos presentes, munidos de desenhos experimentais e análises estatísticas mais refinadas e novas hipóteses, os trabalhos englobaram novas áreas e processos ecossistêmicos. Destacam-se os trabalhos iniciais de Stachowicz *et al.* (1999) e Emmerson *et al.* (2001) no ambiente marinho, os quais analisaram respectivamente o papel da diversidade na invasibilidade e fluxo de nutrientes. Os trabalhos também se estenderam para áreas de banhado (Engelhardt & Ritchie 2001) e pradarias submersas (Duffy *et al.* 2005). Novos processos passaram a ser incorporados (Naeem *et al.* 2002), assim como a ênfase na importância de experimentos em larga escala temporal e espacial (BIODEPTH, Hector *et al.* 1999, Cardinale *et al.* 2007, Weis *et al.* 2007, Stachowicz *et al.* 2008), no aumento de complexidade trófica (Duffy 2002, Duffy *et al.* 2007), e na consideração simultânea de diversas funções no ambiente (multifuncionalidade) (Duffy 2003, Bracken & Stachowicz 2006, Hector & Bagchi 2007, Gamfeldt *et al.* 2008, Zavaleta *et al.* 2010). Diferentes facetas da biodiversidade foram investigadas como a diversidade genotípica (Hughes & Stachowicz 2004, Gamfeldt *et al.* 2005, Reusch *et al.* 2005, Gamfeldt

& Kallstrom 2007 citado em Gamfeldt & Hillebrand 2008), fenotípica (Norberg *et al.* 2001, Madritch & Hunter 2002) e química (Hector *et al.* 2000, Madritch & Hunter 2004).

COMO ANALISAR E INTERPRETAR OS RESULTADOS?

Análises estatísticas e Modelos Ecológicos

A manipulação experimental de diferentes patamares de diversidade como variável independente serviu de base para os primeiros desenhos experimentais nos quais métodos oriundos de modelos lineares (GLM, *General Linear Models*), como análises de variância (ANOVA) e regressões linear e múltipla, eram as principais ferramentas estatísticas utilizadas. Estas evidenciavam possíveis diferenças significativas e correlações entre os distintos níveis de biodiversidade (variável independente) e as taxas e magnitudes dos processos ecológicos analisados (variável dependente). Contudo, falhas nos desenhos experimentais foram logo identificadas, comprometendo a validade das análises estatísticas realizadas (Huston & McBride 2002).

Um dos principais problemas associados aos primeiros experimentos era a utilização da representação de espécies no lugar de uma verdadeira replicação de espécies dentro dos tratamentos (distintos níveis de diversidade). A representação envolve a proporção das espécies disponíveis que é efetivamente utilizada nos experimentos. Por outro lado, a replicação se refere ao número de unidades experimentais presentes que contenham a mesma composição específica, isto é, que sejam idênticas entre si (Huston & McBride 2002). Em geral, os experimentos consistiam na manipulação de tratamentos nos quais as réplicas eram estabelecidas a partir da escolha aleatória de espécies oriundas de um conjunto de espécies disponíveis. Em um único tratamento, cada réplica apresentava uma composição diferente, havendo substituição de espécies entre réplicas, o que representava uma boa representação. No entanto, não havia a presença de réplicas verdadeiras (ou seja, idênticas entre si) em cada patamar de diversidade, mas sim o artefato denominado quase-replicação (*quasi-replication*) (Huston & McBride 2002). Desse modo, era impossível distinguir se

efeitos positivos da diversidade estariam associados à riqueza de espécies por si só ou pela identidade das espécies ali presentes. A solução para esse problema seria a adoção de desenhos amostrais aninhados (*nested designs*), nos quais diferentes combinações de espécies, replicadas entre si, seriam estabelecidas como subníveis dentro de cada patamar de diversidade (Schmid *et al.* 2002).

Contudo, atrelado à replicação experimental inadequada, surgia ainda outro artefato estatístico denominado efeitos da redução da variação (*variance reduction effects*) (Huston 1997). Em mecanismo semelhante ao que ocorre no efeito de amostragem, à medida que mais espécies eram adicionadas aos tratamentos de maior diversidade, ocorria também o aumento da probabilidade de que as mesmas combinações de espécies ou determinadas espécies aparecessem com maior frequência, havendo um aumento na similaridade entre as réplicas nos maiores patamares de diversidade. Considerando a existência de diferenças funcionais entre espécies, isto é, nenhuma espécie é funcionalmente idêntica à outra, espera-se que cada combinação específica produza uma resposta característica. Consequentemente, maiores níveis de diversidade apresentavam menores variâncias nas respostas observadas (resultantes da maior similaridade entre réplicas), enquanto o contrário era observado nos patamares inferiores (menor similaridade), afetando a interpretação e análise dos resultados obtidos (Huston & McBride 2002). Em recente trabalho, Bell *et al.* (2009) desenvolveram um desenho experimental no qual todas as espécies seriam selecionadas com a mesma frequência ao longo dos distintos patamares de riqueza. Essa abordagem impediria a ocorrência de maior sobreposição de composições com o aumento de diversidade evitando assim os efeitos da redução da variação explicados acima.

Porém, mais importante do que a simples detecção de diferenças entre níveis de diversidade passou ser a distinção entre os efeitos da riqueza específica em contraste aos efeitos exercidos por uma única espécie ou determinada combinação de espécies (efeito de amostragem e efeitos de seleção). Muitas metodologias, que já eram amplamente utilizadas em estudos agrícolas, passaram a ser empregadas na elaboração e análise de desenhos experimentais. Essas utilizavam o desempenho de cada espécie

em monoculturas como base para comparação das mesmas em misturas, assumindo a hipótese nula de que as respostas seriam as mesmas nos dois tipos de culturas (misturas *versus* a média das monoculturas). Logo, considerava-se a ausência de interações interespecíficas que pudessem maximizar determinado processo ecológico em maiores níveis de diversidade. O Total da Produção Relativa (*Relative Yield Total – RYT*, Hector 1998) foi uma das primeiras abordagens propostas, onde $RYT = (P_1/M_1) + (P_2/M_2) \dots$, sendo ‘P’ a produção observada de cada espécie em mistura e ‘M’ a sua produção em monocultura. Com esse cálculo era possível comparar os resultados observados daqueles esperados e o desvio entre esses era associado a interações entre as diferentes espécies numa mistura. A produção de uma mistura, quando superior à média da produção das monoculturas, era

denominada Sobreprodução Não-Transgressiva (*Non-Transgressive Overyielding*), sendo considerado um efeito positivo da diversidade (Figura 2). Contudo, essa abordagem, assim como outras atreladas a ela (ver Loreau 1998), mostrou-se incapaz de identificar as interações ocorrentes (dominância, complementaridade, facilitação, interferência). O único cálculo eficiente na comprovação irrefutável da presença de complementaridade e/ou facilitação entre espécies foi o cálculo de Sobreprodução Transgressiva (*Transgressive Overyielding*, Hector 1998), também oriundo da agricultura (Garnier 1997, Loreau 1998) (Figura 2). Este considera que a complementaridade entre espécies na utilização dos recursos só ocorre quando misturas apresentam produção superior àquela da monocultura de maior desempenho.

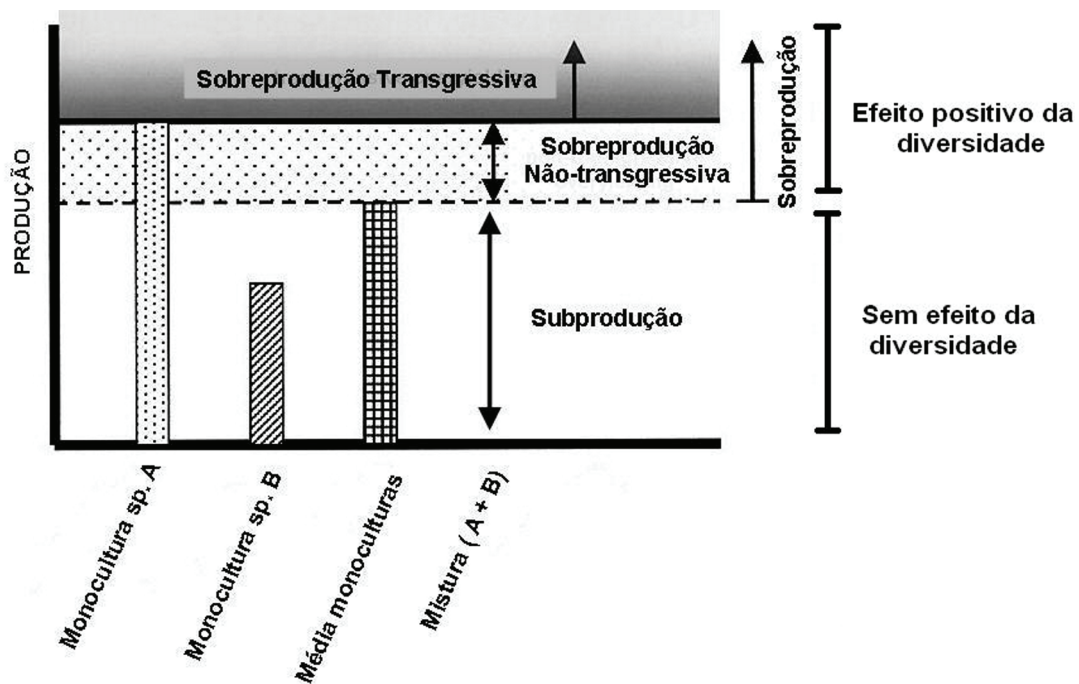


Figura 2. Esquema dos efeitos da biodiversidade (Sobreprodução Não-Transgressiva e Transgressiva) de acordo com os cálculos do Total da Produção Relativa (Hector 1998). Extraído e modificado de Fridley (2001).

Figure 2. Scheme of the effects of the biodiversity (Non Transgressive and Transgressive Overyielding) according to the Relative Yield Totals (Hector 1998). Based on Fridley (2001).

Contudo, faltava ainda uma abordagem mais clara e completa que pudesse unificar métodos e, ao mesmo tempo, decompor os distintos mecanismos pelos quais a diversidade atuava. Esse objetivo foi alcançado com o Modelo de Partição Aditiva (*Additive Partitioning Model*), proposto por Loreau

& Hector (2001). Esse modelo foi uma adaptação de uma equação utilizada em estudos genéticos (*Price's general theory of selection*), focando-se na aplicação em estudos *BFE*. Utilizando o mesmo desenho experimental que permitia a comparação do desempenho de monoculturas e misturas, o

novo modelo possuía as vantagens de oferecer um resultado quantitativo único e geral (o ‘efeito líquido da diversidade’), o qual posteriormente poderia ser decomposto nos efeitos da complementaridade (que incluía a facilitação e partição de nichos) e nos efeitos de seleção. Este último seria análogo aos efeitos de amostragem, mas sem a dominância numérica das espécies de melhor desempenho, ou seja, não haveria a necessidade de uma correlação positiva entre a abundância relativa dessa espécie e o seu desempenho no processo analisado (Loreau & Hector 2001). Os efeitos de seleção também poderiam operar de forma contrária (efeitos de seleção negativo), ou seja, espécies de baixo desempenho no processo em questão tornam-se dominantes em misturas. De acordo com o modelo, os mecanismos de complementaridade e seleção poderiam ocorrer simultaneamente numa mistura, adicionando-se ou subtraindo-se. Assim, pela primeira vez foi possível uma mensuração ao mesmo tempo qualitativa e quantitativa dos efeitos da biodiversidade. Uma alteração do modelo foi posteriormente realizada por Fox (2005) (*Tripartition Equation*), o qual considerou que o efeito de seleção não seria o único mecanismo associado ao processo de seleção natural das espécies competitivamente superiores. A complementaridade entre combinações específicas de espécies também estariam associadas à seleção natural, o que seria chamado de complementaridade traço-dependente. Paralelamente, os efeitos de complementaridade resultantes de combinações aleatórias de espécies seriam ocasionados pela complementaridade traço-independente, onde os recursos seriam repartidos independentemente da história evolucionária das espécies co-ocorrentes.

Apesar de amplamente aplicadas em estudos *BFE* que investigavam a relação entre a diversidade de plantas e a produção primária em sistemas terrestres, as metodologias previamente descritas possuíam uma grande desvantagem: não eram aplicáveis a processos ecológicos nos quais não era possível distinguir a contribuição de cada espécie para o processo em questão numa mistura. Em métodos como o Total da Produção Relativa (Hector 1998) e o Modelo de Partição Aditiva (Loreau & Hector 2001), a determinação da produtividade primária através do incremento de biomassa permitia que, numa mistura, a produtividade total fosse repartida de acordo com

a produção de cada espécie. Porém, o mesmo não seria possível para processos tais como fluxo de matéria e energia ao longo de dois compartimentos, como a ciclagem de nutrientes, a fotossíntese e demais fluxos entre as interfaces sedimento-água-atmosfera (Raffaelli *et al.* 2003, Caliman *et al.* 2007). Nesse sentido, Emmerson & Raffaelli (2000) desenvolveram um cálculo que, considerando as técnicas previamente utilizadas, permitia investigar os efeitos da biodiversidade sobre tais processos identificando também a ocorrência de espécies que exerceriam um efeito desproporcional nas funções de ciclagem de nutrientes e demais fluxos entre o sedimento e a atmosfera (o efeito de seleção). Três pontos importantes chamam a atenção nesse método. O primeiro é que o mesmo partiu da investigação da ação da diversidade de invertebrados bentônicos nos fluxos de amônia na interface sedimento-água em ambientes marinhos, isto é, de uma área na qual estudos *BFE* ainda eram quase inexistentes na época. Apesar do método não decompor a contribuição individual de cada espécie numa mistura, ele permitia a comparação da relação biomassa e o processo analisado entre as distintas monoculturas e a mistura, indicando a presença de espécies que contribuiriam de modo diferenciado. Através da adoção de modelos nulos parametrizados a partir das respostas das monoculturas, era possível também contrastar as respostas observadas numa mistura com aquelas previstas nos modelos. Caso houvesse diferenças significativas entre elas, essas seriam consideradas efeitos significativos da diversidade, indicando a ocorrência de interações interespecíficas. Entretanto, a identificação e quantificação dessas interações não seriam possíveis. O segundo ponto é que, assim como o Modelo de Partição Aditiva, a metodologia foi criada para a utilização em estudos *BFE*, o que evidenciava o aumento da importância e consideração desses na pesquisa ecológica. O terceiro ponto, e talvez o mais importante, é que ela foi a primeira metodologia a considerar explicitamente a densidade-dependência dos efeitos da diversidade de espécies. Os autores encontraram que, apesar do aumento nos fluxos de nutrientes em misturas serem atribuíveis à presença de uma única espécie funcionalmente superior, a magnitude desses efeitos dependia das biomassas (densidades) manipuladas. Essa questão será analisada em mais detalhes no tópico a seguir.

Com a consolidação dos estudos *BFE* na Ecologia, ampliou-se também a gama de possibilidades para a análise dos resultados, não se restringindo apenas aos métodos citados acima, embora esses venham a ser os comumente utilizados. Variações na condução das ANOVAs têm sido empregadas (ex. Spaekova & Leps 2001, Schmid & Pfisterer 2003, Bruno *et al.* 2005, 2006, Duffy *et al.* 2005, Britton-Simmons 2006, Bell *et al.* 2009, Boyer *et al.* 2009), assim como a utilização de análises de covariância considerando os efeitos das variações de biomassa nos resultados obtidos, proporcionando a avaliação da denso-dependência. Modelos mais sofisticados vêm sendo desenvolvidos considerando os efeitos de extinções aleatórias *versus* extinções ordenadas, adicionando assim um maior realismo aos desenhos experimentais utilizados e refinamento aos resultados obtidos (ex. Solan *et al.* 2004, Zavaleta & Hulvey 2004, Gross & Cardinale 2005, Larsen *et al.* 2005, Schlapfer *et al.* 2005, Arenas *et al.* 2006, Bracken *et al.* 2008, Staddon *et al.* 2010). Mais do que isso, a interação entre os diferentes métodos disponíveis, os quais se complementam entre si (Loreau 1998), também têm gerado valiosas informações.

Desenhos experimentais: Desenhos Substitutivos X Desenhos Aditivos

A demonstração da denso-dependência em interações competitivas, fator já amplamente reconhecido na Ecologia (ex. Smith 1935, Kira *et al.* 1953, Nicholson 1954), lançou luz sobre uma importante questão em relação aos desenhos experimentais elaborados. A maioria dos trabalhos tem utilizado o desenho amostral conhecido como desenho substitutivo (Balvanera *et al.* 2006), o qual é comumente adotado em estudos de competição entre espécies (Jolliffe 2000) e amplamente herdado de estudos da área de agricultura (Vandermeer 1989). Nesse desenho, a densidade total é mantida constante ao longo de todos os níveis de diversidade de modo que, em cada tratamento, o aumento do número de espécies é compensado pelo decréscimo simultâneo da abundância relativa de cada espécie presente. Logo, o acréscimo de uma nova espécie implica na diminuição da competição intraespecífica associada ao aumento

da competição interespecífica. Esse balanceamento entre competição intra e interespecífica prejudica a interpretação dos resultados, uma vez que torna difícil a distinção dos efeitos do decréscimo da densidade intraespecífica daqueles provenientes do aumento da riqueza de espécies (Jolliffe 2000, Stachowicz *et al.* 2007, Griffin *et al.* 2009a). Visto que a competição é um processo denso-dependente, questiona-se também quão válidos são resultados provenientes de manipulações experimentais que utilizam um único patamar de densidade (seja biomassa, número de indivíduos, entre outros). Uma possível resolução desse problema, conforme proposto por Benedetti-Cecchi (2004), seria o estabelecimento de desenhos experimentais fatoriais nos quais diferentes patamares de diversidade (com distintas composições aninhadas dentro deles) seriam analisados ortogonalmente (ver Emmerson *et al.* 2001, Caliman *et al.* 2007, Marquard *et al.* 2009, Griffiths *et al.* 2008). Contudo, apesar dessas críticas, interpretações e resultados gerais oriundos de desenhos experimentais baseados no desenho substitutivo parecem concordar com aqueles obtidos utilizando-se outras abordagens (Jolliffe 2000, Griffin *et al.* 2009a).

O desenho aditivo tem sido utilizado como contraponto ao desenho substitutivo. O mesmo mantém as densidades intraespecíficas constantes, aumentando a densidade total de indivíduos ao longo dos tratamentos. Entretanto, ele também apresenta desvantagens como, por exemplo, não permitir a distinção dos efeitos do aumento da densidade total de organismos daqueles associados ao incremento da riqueza de espécies. Mais do que isso, como ele acarreta uma alta densidade de organismos em níveis superiores de riqueza, ele pode tornar-se logisticamente complexo, além de talvez forçar interações que não ocorrem na natureza. De maneira geral, a escolha entre o desenho experimental a ser utilizado deve levar em conta as questões investigadas e o tempo de duração dos experimentos (Stachowicz *et al.* 2007, Griffin *et al.* 2009a), assim como o tipo de organismo estudado e o conhecimento prévio da relação entre a riqueza de espécies e a biomassa presente em campo (Stachowicz *et al.* 2007). O importante é reconhecer e assumir as limitações de cada *design* em relação às interpretações e conclusões que podem ser geradas a partir dos resultados obtidos.

A EXPANSÃO DOS ESTUDOS *BFE* AO LONGO DOS ECOSISTEMAS

ECOLOGIA AQUÁTICA VERSUS TERRESTRE: BARREIRAS INTRANSPONÍVEIS?

Ambientes terrestres e aquáticos são reconhecidamente distintos entre si como resultado dos diferentes meios nos quais estão inseridos (meio aéreo e aquoso, respectivamente), influenciando a organização biológica e o funcionamento desses dois ambientes. Uma vez que a água apresenta parâmetros físico-químicos diferentes do ar atmosférico, tais como maior viscosidade e densidade, isso gera condições para diferenciações na estruturação das comunidades, nas adaptações morfológicas e nos ciclos de vida dos organismos presentes (Nybakken & Bertness 2005), na conectividade e transferência de nutrientes, matéria orgânica, sedimentos, propágulos, larvas e indivíduos entre habitats (Covich *et al.* 2004), nas interações biológicas, fatores limitantes e gradientes ambientais (Giller *et al.* 2004), assim como na magnitude e ritmo da variabilidade ambiental (Steele 1985 citado em Halley 2005). O meio aquoso contribui ainda para a dinâmica dos ciclos biogeoquímicos, a regeneração de produtores primários e as taxas de captura e transformação biológica da matéria (Giller *et al.* 2004). Como resultado, questiona-se se essas diferenças são suficientes para explicar a comumente observada falta de fertilização mútua do conhecimento entre ecólogos terrestres e aquáticos (Emmerson & Huxham 2002, Raffaelli *et al.* 2003, Stergiou & Browman 2005, Raffaelli *et al.* 2005, Menge *et al.* 2009). Embora os conceitos ecológicos se apliquem igualmente nos dois ambientes, os ecólogos de cada área encontram-se distantes entre si, sendo “educados e treinados de forma diferenciada, utilizando diferentes abordagens experimentais e investigando diferentes questões” (Stergiou & Browman 2005, p. 272). Logo, ecólogos passam a ter uma visão focada, porém ao mesmo tempo restrita, das hipóteses e observações relativas ao seu ecossistema de estudo, muitas vezes desconsiderando hipóteses e observações advindas de outros sistemas (Chase 2000 citado em Stergiou & Browman 2005), observações que podem prover importantes informações, bem como testar a generalidade das questões estudadas por ambos.

Nesse contexto, a realização de estudos *BFE* ao longo de diferentes ecossistemas parece agora ter um importante papel na transposição de barreiras entre ecólogos terrestres e aquáticos através da unificação de idéias, hipóteses e abordagens experimentais (Paine 2005). Em geral, grande parte dos trabalhos realizados até o momento tem sido representada por manipulações experimentais em ambientes terrestres (principalmente em pradarias), e microcosmos aquáticos com comunidades microbianas, sendo a produção primária o principal processo ecológico investigado (Duffy 2002, 2003, Balvanera *et al.* 2006, Cardinale *et al.* 2006b, Caliman *et al.* 2010). Entretanto, apesar desse fato ocasionar uma super-representação de determinados sistemas e processos, têm-se observado uma crescente participação de trabalhos oriundos de ambientes aquáticos nos últimos anos (Gamfeldt & Hillebrand 2008, Caliman *et al.* 2010). Entre os ambientes aquáticos analisados, estudos em ecossistemas marinhos têm se desenvolvido a passos largos, gerando importantes considerações sobre a relação entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas. Na próxima seção iremos analisar com mais detalhes o surgimento, as principais contribuições e os recentes avanços dos estudos experimentais focando a relação entre a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas em ambientes marinhos.

OS ESTUDOS BFE EM AMBIENTES MARINHOS: ULTRAPASSANDO BARREIRAS E UNINDO HIPÓTESES

O fato de a maioria dos estudos serem representados por experimentos realizados em campo em ambientes terrestres não é surpreendente, em razão das facilidades que esses apresentam em comparação a ambientes marinhos. Em sistemas terrestres, assim como em experimentos realizados em microcosmos, a manipulação da diversidade envolvendo um maior número de espécies, a manutenção da densidade total dos indivíduos e o estabelecimento de um maior número de réplicas são logisticamente mais viáveis (Paine 2005, Balvanera *et al.* 2006, Cardinale *et al.* 2006b). Desse modo, eram escassos estudos que contemplavam ecossistemas marinhos (Emmerson & Huxham 2002, Raffaelli *et al.* 2003, 2005, Raffaelli 2006, Paine 2005, Naeem 2006). Contudo, em

revisão realizada por Stachowicz *et al.* (2007), estes autores argumentam que esse não é mais o caso. Apesar de um início tardio em relação a ambientes terrestres, estudos conduzidos em ecossistemas marinhos se consolidaram na última década, fornecendo informações sobre uma variedade de processos e propriedades ecossistêmicas, organismos e ambientes, conforme explicitado na Tabela I. Dessa forma, foi possível a avaliação da generalidade dos resultados provenientes de sistemas terrestres e o desenvolvimento de novas questões dentro do contexto *BFE*.

Assim como no cenário geral dos estudos *BFE*, a maioria dos experimentos realizados em ambientes marinhos tem reportado efeitos positivos da biodiversidade independente do processo/propriedade analisado, organismo manipulado e ecossistema estudado (Stachowicz *et al.* 2007) (Tabela I). Contudo, os efeitos desproporcionais de determinadas espécies (efeitos de amostragem ou efeitos de seleção) através de uma Sobreprodução Não-Transgressiva (Cardinale *et al.* 2006b) são mais frequentes e preponderantes quando comparados à presença de complementaridade de nicho entre espécies na forma de Sobreprodução Transgressiva.

Tabela 1. Primeiros trabalhos experimentais realizados em ambientes marinhos de acordo com cada processo ou atributo ecológico investigado até o momento, organismos manipulados e ecossistemas estudados e os resultados e mecanismos encontrados. Efeitos desproporcionais de uma única espécie foram citados unicamente como "efeitos de seleção" (obs: a presença de um mecanismo principal não elimina a possível ocorrência de outro mecanismo em menor magnitude de efeito visto que são efeitos aditivos entre si. Ver mais detalhes no texto). Trabalhos em destaque foram os primeiros a considerar as interações multitróficas em ambientes marinhos.

Table 1. First experimental studies performed in marine ecosystems according to the ecological process or attribute investigated until now, organisms manipulated and ecosystems analysed and results and mechanisms obtained. Disproportionate effects of a single species were cited only as 'selection effects' (note: the presence of a main mechanism does not imply in the absence of another mechanism exerting a minor effect considering they are additive. See details in the text.). Studies highlighted were the first considering multitrophic interactions in marine environment.

Referência	Processo/Atributo ecológico	Organismo	Ambiente	Relação positiva BFE	Mecanismo principal
Stachowicz <i>et al.</i> (1999)	Invasibilidade (Resistência)	Ascidias coloniais	Costão rochoso (Mesolitoral)	Sim	Complementaridade de nicho
Dunstan & Johnson (2004)	Invasibilidade (Resistência)	Invertebrados bentônicos	Costão rochoso (Infralitoral)	Não	
Britton-Simmons (2006)	Invasibilidade (Resistência)	Macroalgas	Costão rochoso (Infralitoral)	Sim	Complementaridade de nicho
Emmerson & Raffaelli. (2000)	Fluxo de nutrientes	Invertebrados bentônicos	Estuário* (Planícies lamosas)	Sim	Seleção
Bracken & Stachowicz. (2006)	Utilização de recursos	Macroalgas	Costão rochoso*	Sim [#]	Seleção
Godbold <i>et al.</i> (2009b)	Utilização de recursos	Invertebrados bentônicos	(Poças de maré) Fiordes	Sim	Seleção
Norberg. (2000)	Produção Primária e Secundária Redundância Funcional (Estabilidade)	Meso-herbívoros	Costão rochoso* (Poças de maré)	Sim	Seleção

Continuação Tabela 1

Referência	Processo/Atributo ecológico	Organismo	Ambiente	Relação positiva BFE	Mecanismo principal
Duffy <i>et al.</i> (2001)	Produção Primária e Secundária Redundância Funcional (Estabilidade)	Meso-herbívoros	Estuário* (Pradarias submersas)	Não	
Watermann <i>et al.</i> (1999)	Produção Primária Redundância Funcional (Estabilidade)	Microalgas	Estuário	Sim	Complementaridade de nicho
Callaway <i>et al.</i> (2003)	Produção Primária	Halófitas	Estuário (Marismas)	Sim	Seleção
Bruno <i>et al.</i> (2005)	Produção primária	Macroalgas	Estuário* (Infralitoral)	Sim/Não#	Seleção
Bruno <i>et al.</i> (2006)	Produção primária	Macroalgas	Recifes de corais* (Infralitoral)	Sim	Seleção
Stachowicz <i>et al.</i> (2008)	Produção primária	Macroalgas	Cosão rochoso* (Mesolitoral)	Sim/Não#	Complementaridade de nicho
Boyer <i>et al.</i> (2009)	Produção Primária Redundância Funcional **	Macroalgas	Estuário (Infralitoral)	Sim	Complementaridade de nicho

Continuação Tabela I

Referência	Processo/Atributo ecológico	Organismo	Ambiente	Relação positiva BFE	Mecanismo principal
Allison (2004)	Resistência/Resiliência (Estabilidade)	Macroalgas	Costão Rochoso (Mesolitoral)	Não/Sim [§]	Seleção
Hughes & Stachowicz (2004)	Resistência/Resiliência (Estabilidade)	Fanerógamas	Estuário	Sim/Não [†]	Complementaridade de nicho
Moore & Fairweather (2006)	Decomposição de detrito vegetal	Fanerógamas	Baía costeira	Não	
Godbold <i>et al.</i> (2009a)	Decomposição de detrito vegetal	Invertebrados bentônicos	Estuário* (Planícies lamosas)	Sim	Seleção

*Experimento realizado em mesocosmos e/ou microcosmos simulando condições ambientais do campo.

§ Efeitos positivos da diversidade funcional na resiliência da comunidade submetida a um stress térmico, mas sem efeitos na resistência da comunidade.

† Efeitos positivos da diversidade genotípica na resistência de comunidades, mas sem efeitos na resiliência da comunidade.

‡ Experimentos realizados em campo e em mesocosmos, simulando condições ambientais do campo.

#Efeitos positivos da diversidade em experimentos realizados em campo, mas sem efeitos nos experimentos de mesocosmos.

** Nesse estudo, a redundância funcional foi analisada na forma de variabilidade espacial.

PRINCIPAIS QUESTÕES E AVANÇOS EM AMBIENTES MARINHOS

Invasibilidade

Os primeiros estudos *BFE* em ecossistemas marinhos se iniciaram no final da década de 1990 e início do século XXI, já atentos aos resultados previamente obtidos em sistemas terrestres e à possibilidade de extrapolação e generalização dos resultados ao longo de diversos ecossistemas. Stachowicz *et al.* (1999) foram os primeiros a investigar a relação entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas no ambiente marinho, focando-se na relação entre riqueza de espécies e invasibilidade de comunidades. Em experimentos realizados em campo, eles demonstraram que a riqueza de espécies de ascídias exerce um importante papel na resistência da comunidade ao estabelecimento de espécies invasoras. Isso se deve ao fato de que um maior número de espécies proporciona uma mais eficiente ocupação do substrato, não oferecendo área de assentamento para a espécie exótica. Ou seja, há uma complementaridade entre as espécies na utilização do espaço. Os resultados encontrados por eles concordaram com o proposto pela teoria (Elton 1958), com resultados semelhantes tendo sido também observados em ecossistemas terrestres (ex. McGrady-Steed *et al.* 1997, Knops *et al.* 1999).

Contudo, os resultados oriundos dessas manipulações experimentais não refletiam necessariamente as condições observadas em campo, onde relações positivas entre a biodiversidade e a invasibilidade eram frequentemente observadas (ex. Levine 2000). Assim, trabalhos seguintes em ambientes marinhos passaram a acoplar manipulações experimentais a levantamentos realizados em campo, unificando abordagens mecanísticas e observacionais. Mostrou-se que os resultados provenientes das duas abordagens foram concordantes entre si, independente da escala espacial utilizada (Stachowicz *et al.* 2002, Stachowicz & Byrnes 2006). Porém, chamou-se a atenção para a importância de fatores ambientais extrínsecos na susceptibilidade de uma comunidade à invasão. O sucesso no estabelecimento de espécies invasoras estaria associado não só à diversidade das espécies nativas ali presentes, mas também a fatores como a heterogeneidade das

condições ambientais, regime de distúrbios e ao nível de limitação de recursos (Stachowicz *et al.* 2002). Assim, espécies podem ser complementares tanto espacialmente como temporalmente na utilização de recursos, prevenindo assim o estabelecimento de novas espécies. Entretanto, esse mecanismo só é viável na presença de um recurso mediador que seja escasso na comunidade e desde que não haja espécies facilitadoras ao estabelecimento de outras no ambiente (por exemplo, espécies formadoras de habitat) (Stachowicz & Byrnes 2006). Embora a primeira situação (escassez de recursos) seja bem estabelecida em experimentos controlados, o mesmo muitas vezes não ocorre em ambientes naturais, o que explica a discrepância dos resultados experimentais com os padrões observados na natureza.

Trabalhos relativos à invasibilidade também foram realizados com comunidades macroalgais do infralitoral. Apesar de alguns resultados discordantes entre si (ex. Arenas *et al.* 2006, Britton-Simmons 2006), tem-se evidenciado os efeitos aditivos de diferentes grupos funcionais na utilização sequencial dos recursos disponíveis ao longo do ciclo de vida da espécie invasora (Britton-Simmons 2006, White & Shurin 2007). Assim, uma maior diversidade levaria a uma maior complementaridade temporal de nicho de forma que diferentes espécies e/ou grupos funcionais algais previnem, ao longo do tempo, o sucesso de diferentes estágios de vida (assentamento e sobrevivência, por exemplo) de uma espécie exótica.

Níveis tróficos superiores e interações multitróficas

Foi também da área marinha que partiram importantes indagações acerca dos efeitos da diversidade em níveis tróficos superiores, assim como a importância das interações tróficas ali presentes (Norberg 2000, Duffy *et al.* 2001, 2005, Duffy 2002, 2003, Hooper *et al.* 2005). Até o final da década de 1990, nenhum trabalho da área terrestre havia investigado os efeitos de consumidores primários sobre a produção primária de plantas, isto é, os efeitos *top-down* (Schlapfer & Schmid 1999). A investigação desses efeitos, ligada especialmente ao ambiente marinho resultou, em parte, dos padrões de extinção e introdução de espécies observados nesse ambiente associados ao grande impacto que cascatas tróficas têm na estruturação e funcionamento de ecossistemas

marinhos (Duffy 2002, Byrnes *et al.* 2006 citado em Stachowicz *et al.* 2007).

Nas últimas décadas, tem-se evidenciado sentidos opostos na extinção e adição de novas espécies em comunidades marinhas, levando ao achatamento vertical da estrutura trófica (*Trophic Skew*) (Duffy 2002). Este processo resulta da extinção voltada principalmente para organismos situados em níveis tróficos superiores, ou seja, para os predadores, enquanto que a introdução de espécies exóticas ocorre principalmente em níveis tróficos inferiores. Consequentemente, níveis superiores têm cada vez menos indivíduos, ocorrendo o inverso nos níveis inferiores. Soma-se a isso ainda o fato de que efeitos *top-down*, ou seja, o impacto de organismos de um nível trófico superior sobre a estrutura, composição e abundância de organismos em níveis inferiores, têm sido amplamente reportados no ambiente marinho, com diversos estudos demonstrando a ocorrência de cascatas tróficas nesses ambientes (Estes & Palmisano 1974, Estes & Duggins 1995, Estes *et al.* 1998 citado em Duffy 2002).

Os primeiros estudos focados nos efeitos da diversidade de consumidores primários em ambientes marinhos foram realizados com meso-herbívoros presentes em poças de maré de costões rochosos e pradarias de fanerógamas submersas (respectivamente Norberg 2000 e Duffy *et al.* 2001). Estes autores manipularam os patamares de riqueza e combinação dos consumidores e os seus efeitos sobre parâmetros, tais como a biomassa e a composição e estrutura da comunidade de produtores primários, assim como a composição e a abundância dos herbívoros manipulados experimentalmente. Ambos os resultados mostraram uma relação positiva entre a diversidade de herbívoros e a biomassa dos mesmos, concomitante a um declínio da biomassa algal e alterações na composição dos produtores primários da comunidade. Os efeitos positivos da diversidade foram representados principalmente por mecanismos idiossincráticos, isto é, a importância da identidade dos meso-herbívoros ali presente nas respostas encontradas. Norberg (2000) encontrou que uma determinada combinação, composta por duas espécies de cladóceros, foi responsável pela maior amplitude de tamanho das presas consumidas (e conseqüente maior eficiência de consumo), sugerindo

complementação na utilização de recursos entre essas duas espécies. O mesmo autor, assim como Duffy *et al.* (2001), também demonstrou a presença de uma redundância funcional na comunidade, ou seja, herbívoros funcionalmente semelhantes entre si nos efeitos exercidos sobre a comunidade de produtores primários. A presença desses contribui para a estabilidade dos processos investigados, visto que as espécies funcionalmente semelhantes podem substituir umas às outras ao longo de distintas condições ambientais, mantendo assim inalteradas as funções ecológicas do ambiente (Naeem & Li 1998, Yachi & Loreau 1999).

Por outro lado, estudos posteriores atentaram para o fato de que a manipulação de um maior número de espécies (patamares superiores de diversidade) pode evidenciar maiores efeitos da riqueza de espécies do que o previamente observado. Isso ocorreria porque os efeitos da perda de espécies seriam menos previsíveis e mais idiossincráticos nos baixos patamares de diversidade comumente utilizados nos experimentos (Duffy *et al.* 2001, O'Connor & Crowe 2005). Mais do que isso, salientou-se o possível impacto de alterações de diversidade em múltiplos níveis tróficos, considerando que essas podem assumir um efeito sinérgico no ambiente não previsto por estudos conduzidos num único patamar trófico (Gamfeldt *et al.* 2005 citado em Gamfeldt & Hillebrand 2008).

Os resultados obtidos por estudos multitróficos têm se mostrado mais contraditórios, impedindo conclusões acerca dos efeitos da diversidade de predadores e consumidores sobre a biomassa de produtores primários (Stachowicz *et al.* 2007). Estudos voltados para os efeitos da diversidade de presas sobre níveis tróficos superiores têm focado no controle *bottom-up* comumente observado em ecossistemas marinhos. Trabalhos realizados em ambientes aquáticos indicam que o aumento da diversidade de produtores primários reduziu o efeito de consumidores e predadores sobre elas (Parker *et al.* 2001, Hughes & Stachowicz 2004, Duffy *et al.* 2005). Contudo, os mecanismos responsáveis por essa resposta ainda não estão claros, sendo observados resultados ainda controversos na literatura (ex. Gamfeldt 2005). Paralelamente a isso, uma comunidade algal mais diversa também pode contribuir para a manutenção da produção de consumidores primários quando

múltiplas variáveis do desempenho de um indivíduo são consideradas (crescimento, sobrevivência, reprodução) (Stachowicz *et al.* 2007).

Quando comparados aos trabalhos de investigação dos efeitos da diversidade de presas sobre os predadores, estudos focados na ocorrência de cascatas tróficas, isto é, os efeitos da diversidade de predadores sobre suas presas, são escassos. Em geral, estudos realizados em marismas e comunidades macroalgais mostram que o aumento da diversidade de predadores indiretamente contribui para o aumento da biomassa de produtores primários. Esse fato decorre dos efeitos negativos que a maior diversidade de predadores exerce na atividade e taxa de consumo *per capita* de herbívoros sem haver, contudo, alterações na densidade desses indivíduos, ou seja, cascatas tróficas mediadas por alteração no comportamento (Finke & Denno 2005, Bruno & O' Connor 2005). Entretanto, esses resultados podem se inverter caso seja considerada, na manipulação de maiores patamares de diversidade de predadores, a presença de indivíduos onívoros ou predadores pertencentes a uma mesma guilda trófica (ex. predação intra-guilda). No primeiro caso, o aumento da diversidade em níveis tróficos superiores pode acarretar no consumo de espécies algais por predadores onívoros resultante do aumento na competição por presas. Ao mesmo tempo, a presença de predadores de uma mesma guilda pode levar à predação e interferência entre os mesmos, reduzindo a pressão de predação sobre os herbívoros.

Uma vez que a estrutura, abundância e composição de organismos num determinado nível trófico estão diretamente associadas aos níveis tróficos adjacentes, além de possuírem uma relação indireta com níveis tróficos mais distantes através de efeitos cascatas, a realização de estudos multitróficos foi um importante passo para a investigação de cenários mais realistas, condizentes com o status atual de determinados ecossistemas marinhos. O desenvolvimento de estudos visando os efeitos da diversidade de predadores de topo ainda é uma questão fundamental a ser investigada uma vez que grandes extinções têm sido voltadas para esses organismos (Worm *et al.* 2006). Visto que os mesmos apresentam uma baixa redundância funcional (ver Bellwood *et al.* 2003, Micheli & Halpern 2005), impactos resultantes da sua

extinção podem facilmente se magnificar ao longo de toda cadeia trófica.

Complementaridade multivariada e multifuncionalidade

Estudos incorporando interações multitróficas também chamaram atenção para o fato de que uma maior diversidade de herbívoros poderia maximizar múltiplas funções simultaneamente, pois diferentes espécies dominariam diferentes processos ecológicos (Duffy 2003). Esse mecanismo foi denominado 'complementaridade multivariada'. Resultados semelhantes foram obtidos por Bracken & Stachowicz (2006) na análise da assimilação de compostos nitrogenados por macroalgas do mesolitoral de costões rochosos. Diferentes espécies algais complementaram-se na utilização de diferentes formas de nitrogênio inorgânico no ambiente (amônia e nitrato), reduzindo a competição interespecífica e maximizando a assimilação total de nitrogênio. Quando ambas as formas de compostos nitrogenados eram disponibilizadas separadamente no ambiente, não se observou nenhum efeito da diversidade de espécies, isto é, a assimilação de uma mistura foi semelhante àquela prevista pela média das monoculturas. No entanto, no momento que os mesmos foram disponibilizados em conjunto, as espécies mostraram uma complementaridade na captação dos nutrientes, proporcionando uma utilização da mistura 22% maior que a média das monoculturas (Sobreprodução Não-Transgressiva).

Esses resultados também são compatíveis com a ideia de ecossistemas multifuncionais, nos quais diversos processos ecológicos ocorrem simultaneamente com distintas espécies influenciando cada um deles (Hector & Bagchi 2007). Desse modo, uma possível subestimação do papel da diversidade no funcionamento de ecossistemas pode acontecer, visto que a maioria dos trabalhos realizados até então investigam apenas um processo ecológico por vez ou vários processos separadamente. À medida que mais funções são adicionadas às abordagens experimentais, observa-se um aumento no número de espécies necessário para o funcionamento adequado do sistema como um todo. Em outras palavras, a redundância funcional entre as espécies se torna

cada vez menor à medida que mais funções são consideradas nos estudos. Logo, estudos analisando a multifuncionalidade de ecossistemas mostram que as consequências da perda de diversidade podem tornar-se ainda mais sérias quando múltiplas funções são investigadas conjuntamente (Hector & Bagchi 2007, Gamfeldt *et al.* 2008).

Complementaridade temporal

Apesar da grande maioria de estudos conduzidos até agora terem evidenciado efeitos positivos da biodiversidade sobre os processos investigados, são poucos os estudos que mostram a presença de uma Sobreprodução Transgressiva. Esse fato é considerado um indicativo de que os efeitos de seleção, oriundos da presença de determinadas espécies funcionalmente superiores na comunidade, seria o mecanismo dominante responsável pelos efeitos não aditivos da diversidade sobre os processos ecológicos de um ecossistema (Cardinale *et al.* 2006b). Contudo, esses resultados têm sido questionados em decorrência do curto tempo de duração dos experimentos, os quais podem não necessariamente refletir adequadamente a dinâmica populacional dentro de uma comunidade (Pacala & Tilman 2001). Estudos recentes mostram que os efeitos da riqueza de plantas sobre o incremento de biomassa se alteram ao longo do tempo e que esses padrões são influenciados por mecanismos relativos à presença de determinadas espécies, o efeito de seleção, como também mecanismos relacionados à interação entre múltiplas espécies, o efeito de complementaridade (Tilman *et al.* 2006, Cardinale *et al.* 2007, Fargione *et al.* 2007, Weis *et al.* 2007, 2008). Assim, esses estudos demonstraram uma maior importância da complementaridade entre espécies ao longo do tempo, sugerindo que experimentos de curta duração estariam subestimando os impactos da extinção de espécies na produtividade dos ecossistemas (Cardinale *et al.* 2007).

Atentos a isso, Stachowicz *et al.* (2008) investigaram os efeitos da riqueza de espécies de macroalgas do mesolitoral sobre a acumulação de biomassa em mesocosmos e em experimentos de campo utilizando o mesmo conjunto de espécies. Neste último, também foram analisados experimentos de curta duração (aproximadamente dois a quatro meses) e longa duração (dois anos), no intuito de

identificar possíveis discrepâncias de resultados oriundos do tempo experimental. Mais do que isso, essa abordagem também permitiu comparar resultados encontrados no ambiente natural daqueles observados em ambientes artificiais (mesocosmos). De fato, enquanto que para os experimentos realizados em campo foram observados efeitos positivos da riqueza de espécies, o mesmo não ocorreu em mesocosmos, onde a produção da mistura de espécies não se mostrou superior à média das monoculturas (isto é, não houve efeito positivo da diversidade). Para os experimentos conduzidos em campo, efeitos relativos à riqueza de espécies (efeitos de complementaridade) foram mais fortes nos experimentos de longa duração, evidenciando a importância de se considerar o tempo experimental na dinâmica populacional das espécies investigadas, assim como na ocorrência das interações interespecíficas e na expressão das diferenciações de nicho entre espécies.

Em vista disso discutiu-se a possibilidade de que experimentos de curta duração conseguem detectar apenas uma parcela dos mecanismos decorrentes da diversidade de espécies sendo que demais mecanismos, tais como a complementaridade temporal e espacial de nicho e facilitação, que necessitariam de uma maior heterogeneidade ambiental para ocorrer, não seriam detectados. Logo, somente experimentos de longa duração teriam a vantagem de englobar as variações ambientais em campo, considerando então as oscilações populacionais e as interações interespecíficas ocorrentes no ambiente, além do recrutamento de novas espécies (Stachowicz *et al.* 2008). Assim, alterações nas espécies dominantes em uma função podem ocorrer ao longo do tempo, permitindo a complementaridade temporal entre espécies.

Manipulações realistas de patamares de riqueza e combinações de espécies

Embora grande parte dos trabalhos realizados, independente do sistema estudado, utilize uma assembleia de espécies disponíveis no ambiente, a combinação de espécies dentro de cada nível de riqueza em geral se dá através de escolha aleatória. Baseando-se nisso, torna-se difícil prever as consequências funcionais de perdas reais da biodiversidade (Fukami & Morin, 2003, Solan *et al.*

2004, Zavaleta & Hulvey 2004, Bracken *et al.* 2008, Duffy *et al.* 2009). Solan *et al.* (2004) mostraram através de modelos que, para uma comunidade de invertebrados marinhos, os efeitos da extinção de espécies sobre a bioturbação seriam dependentes de como as características que determinam a atuação de uma espécie no processo estão correlacionadas ao risco de extinção da mesma. Quando os dois fatores não estão correlacionados, a extinção de uma espécie pode ser compensada pelas outras espécies presentes no ambiente, não alterando o resultado do processo em questão. Contudo, caso haja uma correlação positiva ou negativa, a compensação entre espécies devido à extinção pode ocasionar, respectivamente, um decréscimo ou aumento da bioturbação.

Bracken *et al.* (2008) foram os primeiros a demonstrar experimentalmente em ambientes marinhos que os efeitos das alterações de diversidade podem ser diferentes daqueles observados em assembléias estabelecidas aleatoriamente sobre a assimilação de nitrogênio da coluna d'água (processo ecossistêmico analisado). Em mesocosmos, eles simularam condições ambientais de poças de maré e estabeleceram os patamares de riqueza de macroalgas, assim como as combinações englobadas nesses, de acordo com pré-amostragens realizadas em campo. Adicionalmente, os autores também utilizaram modelos computacionais (denominados estudos *in silico*) nos quais os efeitos da biodiversidade podiam ser simulados sob distintas combinações de espécies. Dessa forma, foi possível abordar um maior número de combinações e variações na abundância das espécies (associados também a uma maior replicação), procedimentos normalmente inviáveis em campo, provendo assim um teste entre o real *versus* o aleatório. Os resultados mostraram que, enquanto foi observada uma relação positiva entre a biodiversidade e a assimilação de nitrogênio em assembléias reais, o mesmo não ocorreu naquelas aleatoriamente estabelecidas. Por outro lado, variações na abundância de espécies não tiveram influência significativa sobre os resultados. Dessa forma, a utilização de patamares realistas de diversidade, assim como as combinações inseridas em cada patamar, pode conferir aos experimentos um maior grau de realismo, facilitando a extrapolação de resultados experimentais para o ambiente natural (Naeem 2008, Duffy *et al.* 2009).

Metacomunidades

A maioria dos trabalhos realizados tem considerado padrões locais de diversidade e interações entre espécies, desconsiderando a conectividade de habitats com demais áreas adjacentes através da dispersão e imigração de organismos (metacomunidades). O conceito de metacomunidades se torna importante nos estudos *BFE* uma vez que a diversidade de um local está diretamente associada ao *pool* de espécies disponíveis no âmbito regional. A diversidade regional, além de controlar a diversidade local, também contribui para a habilidade de um sistema se reestruturar frente a extinções através da disponibilização de espécies para recolonização. Mais do que isso, a conectividade entre habitats, através da dispersão de indivíduos e do suprimento de propágulos, é um importante mecanismo de coexistência entre espécies (Leibold *et al.* 2004 citado em Gamfeldt & Hillebrand 2008). Logo, é importante considerar a conexão entre sistemas como um possível fator que influencia a diversidade em distintas escalas espaciais e, conseqüentemente, a relação entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (Mouquet *et al.* 2002, Cardinale *et al.* 2004, Matthiessen *et al.* 2007).

Esse fato é importante em ambientes marinhos, os quais apresentam poucas barreiras à movimentação de indivíduos entre distintos locais (Giller *et al.* 2004). Estudos realizados no ambiente marinho apontam que comunidades zooplanctônicas oriundas do *pool* regional de espécies tiveram uma maior abundância de indivíduos quando comparadas àquelas originadas de um *pool* local de espécies (Naeslund & Norberg 2006). Concomitantemente, Matthiessen & Hillebrand (2006) demonstraram que a diversidade local de uma comunidade microalgal foi maximizada a níveis intermediários de dispersão de indivíduos, levando a uma maior eficiência na utilização de recursos e conseqüente aumento da produção primária. Em trabalho de investigação da herbivoria em costões rochosos, Matthiessen *et al.* (2007) mostraram que os efeitos da riqueza e composição de consumidores primários sobre a biomassa algal variam entre sistemas abertos e fechados. Para sistemas fechados, observou-se um efeito positivo da diversidade através da identidade de determinadas espécies-chaves (efeitos de seleção). Contudo, em sistemas abertos,

o efeito da identidade e composição de herbívoros também se mostrou importante, porém variável ao longo do tempo devido à migração de espécies entre habitats. Desse modo, efeitos da composição inicial de herbívoros não forneceram informações acerca dos efeitos sobre a biomassa algal ao final do experimento porque a composição da comunidade alterou-se com o passar do tempo. Resultados semelhantes foram observados por France & Duffy (2006) em pradarias de fanerógamas submersas.

A ciência de que habitats não se encontram desconectados do ambiente que os cerca, havendo a constante troca de material biótico e abiótico entre locais, é uma importante questão a ser considerada nos estudos *BFE*. Essa troca pode atuar como um importante mecanismo de coexistência entre espécies, influenciando a relação entre a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas, conforme os resultados mostrados acima. A manipulação de patamares de diversidade regional e local, assim como a consideração da dinâmica de metacomunidades, pode incorporar valiosas informações aos estudos *BFE*.

CONCLUSÕES

Mais da metade da superfície terrestre é coberta por ecossistemas marinhos (Groombridge & Jenkins 2000), sendo que os mesmos são responsáveis por quase metade da produção primária mundial (Schlesinger 1997), fornecendo uma variedade de bens e serviços, o que inclui fonte de alimento para milhões de pessoas (Worm *et al.* 2006). Considerando-se que atualmente mais da metade da população mundial reside em áreas costeiras, dependendo diretamente ou indiretamente dos oceanos para a sua sobrevivência (Solan *et al.* 2006, Naeem 2006), ecossistemas marinhos estão continuamente sujeitos a impactos antrópicos, tais como a modificação e destruição de habitats, eutrofização, sobre-exploração de recursos, poluição e introdução de espécies exóticas (Emmerson & Huxham 2002, Naeem 2006, Worm *et al.* 2006). Como consequência, perdas de diversidade em ambientes marinhos são observadas ao longo de diversos níveis tróficos (Solan *et al.* 2006, Worm *et al.* 2006).

Apesar de alterações na composição e diversidade de espécies serem uma tendência atual tanto em

ecossistemas aquáticos como terrestres, até pouco tempo estudos de investigação das consequências de perdas de diversidade sobre o funcionamento dos ecossistemas eram exclusivos de ambientes terrestres. Logo, o foco limitado a um único ambiente dificultava a aplicação de seus resultados com um enfoque mais global, ampliando as conclusões para os demais ecossistemas (Naeem 2006). Nesse cenário, a manipulação experimental da biodiversidade em ambientes marinhos tem sido um importante teste na generalização dos resultados previamente obtidos na área terrestre (Duffy & Stachowicz 2006, Stachowicz *et al.* 2007). Adicionalmente, estudos realizados em ecossistemas marinhos têm trazido à tona novas questões, como os preponderantes efeitos *top-down* e a presença de cascatas tróficas em ambientes marinhos, influenciando o seu desenvolvimento teórico e abordagem empírica (Stachowicz *et al.* 2007). Em paralelo, recentes estudos na área marinha têm incorporado rapidamente novas questões teóricas, fornecendo um rápido teste experimental das mesmas. Assim, a inclusão de estudos marinhos no contexto *BFE* tem promovido a controvérsia e o debate entre distintas áreas, fatores esses que estimulam o progresso e a construção do conhecimento (Solan *et al.* 2006).

Diversos autores apontam também para as vantagens de estudos conduzidos em ecossistemas marinhos, principalmente aqueles voltados para sistemas bentônicos e o acoplamento bentônico-pelágico. Entre essas vantagens estariam a relativa facilidade na realização de experimentos *in situ*, o curto período de tempo necessário para a mensuração de processos ecológicos, além do domínio de técnicas de mensuração (Emmerson & Huxham 2002, Raffaelli 2003). Junto a isso, ecólogos marinhos podem ainda contribuir na investigação da relação *BFE* baseados em um vasto conhecimento prévio dos efeitos individuais da biota sobre determinados processos ecológicos (Emmerson & Huxham 2002, Raffaelli *et al.* 2005, Raffaelli 2006, Stachowicz *et al.* 2007). Uma vez que programas de pesquisa nessa área têm tradicionalmente se focado na obtenção de dados tanto bióticos como abióticos do ambiente, a reanálise desses no contexto da relação biodiversidade e funcionamento de ecossistemas pode fornecer valiosas informações.

PERSPECTIVAS FUTURAS

Após um período de consolidação teórica e experimental, estudos *BFE* têm entrado numa nova fase de desenvolvimento, incorporando observações de campo em suas abordagens experimentais (por exemplo, padrões de extinções não aleatórios, gradientes naturais e antropogênicos de diversidade, entre outros), adicionando assim um maior realismo à linha de pesquisa (Solan *et al.* 2009). Embora estudos realizados em ambiente marinhos tenham se desenvolvido rapidamente, ampliando a gama de processos e ecossistemas analisados, determinadas questões ainda têm que ser investigadas. Apesar da constatação da ocorrência de cascatas tróficas em ecossistemas marinhos, são escassos os estudos de investigação dos efeitos da perda de diversidade em níveis tróficos superiores como, por exemplo, predadores pelágicos (Duffy & Stachowicz 2006). Uma vez que os riscos de extinção de espécies têm sido voltados para esses níveis tróficos, o conhecimento dos impactos gerados por essas perdas é necessário, uma vez que os mesmos poderão se magnificar ao longo da cadeia trófica marinha. Mais do que isso, estudos *BFE* marinhos não devem repetir o mesmo erro cometido pela área terrestre através da super-representação de determinados processos e ecossistemas. Em vista da gama de ecossistemas presentes em áreas marinhas e a amplitude de processos ecológicos que são mediados pela diversidade ali presente, a expansão do foco experimental para demais ecossistemas ainda não explorados como, por exemplo, o oceano profundo, pode mostrar novas relações entre a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas, desafiando generalizações pretéritas (Danovaro *et al.* 2008, Loreau 2008).

Em um cenário mais amplo, chamamos a atenção para a escassez de estudos *BFE* no Brasil e na América Latina como um todo, independente do ecossistema investigado ou processo analisado. Recentes revisões têm apontado para um aumento de estudos nessa linha de pesquisa, sendo grande parte desses conduzidos em países europeus e nos EUA investigando ecossistemas de áreas temperadas (Solan *et al.* 2009). Especificamente no Brasil, país detentor de uma grande diversidade biológica e importantes ecossistemas, estudos investigando tal questão são raros (ex. Caliman *et al.* 2007, 2010)

e, especificamente para ambientes marinhos, os mesmos são inexistentes. Considerando a extensão da costa brasileira, que está associada à presença de ecossistemas marinhos característicos tanto de áreas tropicais (ex. manguezais, recifes de corais) como subtropicais (ex. marismas), e os impactos que a ocupação desordenada e a sobre-exploração de recursos nessas áreas têm gerado, torna-se urgente o conhecimento da relação *BFE* nos ecossistemas marinhos brasileiros. Uma vez que ecólogos marinhos brasileiros estão focados principalmente numa visão descritiva da diversidade, a interpretação desses dados em uma abordagem mais funcional pode contribuir não só para a construção da linha de pesquisa em questão, pode fornecer também informações relevantes para programas de conservação e ações de manejo.

AGRADECIMENTOS: Os autores agradecem à Oc. Luciana V. R. Messano pelas valiosas sugestões e críticas ao manuscrito. Agradecemos ainda aos dois revisores anônimos que forneceram importantes contribuições através da revisão crítica do texto. Os autores contaram com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

REFERÊNCIAS

- AARSEN, L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: affected by species diversity or productive species? *Oikos*, 80:183-184.
- ALLISON, G. 2004. The influence of species diversity and stress intensity on community resistance and resilience. *Ecological Monographs*, 74:117-134.
- ARENAS, F.; SÁNCHEZ, I.; HAWKINS, S.J. & JENKINS, S.R. 2006. The invasibility of marine algae assemblages: role of functional diversity and identity. *Ecology*, 87:2851-2861.
- BALVANERA, P.; PFISTERER, A.B.; BUCHMANN, N.; HE, J.S.; NAKASHIZUKA, T.; RAFFAELLI, D. & SCHMID, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9:1146-1156.
- BELL, T.; LILLEY, A.K.; HECTOR, A.; SCHMID, B.; KING, L. & NEWMAN, J.A. 2009. A Linear Model Method for

- Biodiversity-Ecosystem Functioning experiments. *American Naturalist*, 174:836-849.
- BELLWOOD, D.R.; HOEY, A.S. & CHOAT, H.S. 2003. Limited functional redundancy in high diversity systems: resilience and ecosystem function on coral reefs. *Ecology Letters*, 6:281-285.
- BENEDETTI-CECCHI, L. 2004. Increasing accuracy of causal inference in experimental analyses of biodiversity. *Functional Ecology*, 18:761-768.
- BENEDETTI-CECCHI, L. 2006. Understanding the consequences of changing biodiversity on rocky shores: how much have we learned from past experiments? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338:193-204.
- BENGTSSON, J. 1998. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 10:191-199.
- BOYER, K.E.; KERTESZ, J.S. & BRUNO, J.F. 2009. Biodiversity effects on productivity and stability of marine macroalgal communities: the role of environmental context. *Oikos*, 118:1062-1072.
- BRACKEN, M.E.S. & STACHOWICZ, J.J. 2006. Seaweed diversity enhances nitrogen uptake via complementarity use of nitrate and ammonium. *Ecology*, 87: 2397-2403.
- BRACKEN, M.E.S.; FRIBERG, S.E.; GONZALEZ-DORANTES, C.A. & WILLIAMS, S.L. 2008. Functional consequences of realistic biodiversity changes in a marine ecosystem. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*, 105:924-928.
- BRITTON-SIMMONS, K.H. 2006. Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae. *Oikos*, 113: 395-401.
- BRUNO, J.F. & O'CONNOR, M.I. 2005. Cascading effects of predator diversity and omnivory in a marine food web. *Ecology Letters*, 8:1048-1056.
- BRUNO, J.F.; BOYER, K.E.; DUFFY, J.E.; LEE, S.C. & KERTESZ, J.S. 2005. Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities. *Ecology Letters*, 8:1165-1174.
- BRUNO, J.F.; LEE, S.C.; KERTESZ, J.S.; CARPENTER, R.C.; LONG, T.Z. & DUFFY, J.E. 2006. Partitioning the effects of algal species identity and richness on benthic marine primary production. *Oikos*, 115:170-178.
- CALIMAN, A.; LEAL, J.J.F.; ESTEVES, F.A.; CARNEIRO, L.S.; BOZELLI, R.L. & FARJALLA, V.F. 2007. Functional bioturbator diversity enhances benthic-pelagic processes and properties in experimental microcosms. *Journal of North American Benthological*, 26:450-459.
- CALIMAN, A.; PIRES, A.F.; ESTEVES, F.A.; BOZELLI, R.L. & FARJALLA, V.F. 2010. The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity Conservation*, 19:651-664.
- CALLAWAY, J.C.; SULLIVAN, G. & ZELDER, J.B. 2003. Species-rich plantings increase biomass and nitrogen accumulation in a wetland restoration experiment. *Ecological Applications*, 13:1626-1639.
- CARDINALE, B.J.; PALMER, M.A. & COLLINS, S.L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature*, 415:426-429.
- CARDINALE, B.J.; IVES, A.R. & INCHAUSTI, P. 2004. Effects of species diversity on the primary productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos*, 104:437-450.
- CARDINALE, B.J.; WEIS, S.S.; FORBES, A.E.; TILMON, K.J. & IVES, A.R. 2006a. Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: a study of reciprocal causality in a predator-prey system. *Journal of Animal Ecology*, 75:497-505.
- CARDINALE, B.J.; SRIVASTAVA, D.S.; DUFFY, J.E.; WRIGHT, J.P.; DOWNING, A.L.; SANKARAN, M. & JOUSEAU C. 2006b. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, 443:989-992.
- CARDINALE, B.J.; WRIGHT, J.P.; CADOTTE, M.W.; CARROLL, I.T.; HECTOR, A.; SRIVASTAVA, D.S.; LOREAU, M. & WEIS, J.J. 2007. Impacts of plant diversity biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104:18123-18128.
- CARDINALE, B.J.; BENNET, D.M.; NELSON, C.E. & GROSS, K. 2009. Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology*, 90:1227-1241.

- COVICH, A.P.; AUSTEN M.C.; RLOCHER, F.; CHAUVET, E.; CARDINALE, B.J.; BILES, C.L.; INCHAUSTI, P.; DANGLES, O.; SOLAN, M.; GESSNER, M.O.; STATZNER, B. & MOSS, B. 2004. The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience*, 54:767-775.
- DANOVARO, R.; GAMBI, C.; DELL'ANNO, A.; CORINALDESI, C.; FRASCETTI, S.; VANREUSEL, A.; VINCX, M. & GOODAY, A.J. 2008. Exponential decline of deep-sea ecosystem functioning linked to benthic biodiversity loss. *Current Biology*, 18:1-8.
- DOAK, D.F.; BIGGER, D.; HARDING, E.K.; MARVIER, M.A.; O'MALLEY, R.E. & THOMSON, D. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist*, 151:264-276.
- DOUGLASS, J.G.; DUFFY, J.E. & BRUNO, J.F. 2008. Herbivore and predator diversity interactively affect ecosystem properties in an experimental marine community. *Ecology Letters*, 11:598-608.
- DUFFY, J.E.; MACDONALD, K.S.; RHODE, J.M. & PARKER, J.D. 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: an experimental test. *Ecology*, 82:2417-2434.
- DUFFY, J.E. 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos*, 99:201-219.
- DUFFY, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 6:680-687.
- DUFFY, J.E.; RICHARDSON, J.P. & FRANCE, K.E. 2005. Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters*, 8: 301-309.
- DUFFY, J.E. & STACHOWICZ, J.J. 2006. Why biodiversity is so important to oceanography: potential roles of genetic, species and trophic diversity in pelagic ecosystem processes. *Marine Ecology Progress Series*, 311:179-189.
- DUFFY, J.E.; CARDINALE, B.J.; FRANCE, K.E., McINTYRE, P.B.; THEBAULT, E. & LOREAU, M. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10:522-538.
- DUFFY, J.E.; SRIVASTAVA, D.; MCLAREN, J.; SANKARAN, M.; SOLAN, M.; GRIFFIN, J.; EMMERSON, M. & JONES, K.E. 2009. Forecasting decline in ecosystem services under realistic scenarios of extinction. Pp. 60-77. *In*: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds.). Biodiversity, ecosystem functioning & human wellbeing. Oxford Press, London, UK. 367p.
- DUNSTAN, P.K. & JOHNSON, C.R. 2004. Invasion rates increase with species richness in a marine epibenthic community by two mechanisms. *Oecologia*, 138:285-292.
- ELTON, C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London. 181p.
- EMMERSON, M.C. & RAFFAELLI, D.G. 2000. Detecting the effects of diversity on measures of ecosystem: experimental design, null models and empirical observations. *Oikos*, 91:195-203.
- EMMERSON, M.C.; SOLAN, M.; EMES, C.; PATERSON, D.M. & RAFAELLI, D. 2001. Consistent patterns and the idiosyncratic effects of biodiversity in marine ecosystems. *Nature*, 401:73-77.
- EMMERSON, M.C. & HUXHAM, M. 2002. How can marine ecology contribute to the biodiversity-ecosystem functioning debate? Pp. 139-146. *In*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives Oxford Press, London, UK. 294p.
- ENGELHARDT, K.A.M. & RITCHIE, M.E. (2001). Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature*, 411:687-689.
- FARGIONE, J.; TILMAN, D.; DYBZINSKI, R.; LAMBERS, J.H.R.; CLARK, C.; HARPOLE, W.S.; KNOPS, J.M.H.; REICH, P.B. & LOREAU, M. 2007. From selection to complementarity: shifts in the causes of biodiversity-productivity relationships in a long-term biodiversity experiment. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences*, 274: 871-876.
- FINKE, D.L. & DENNO, R.F. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters*, 8:1299-1306.
- FLOMBAUM, P. & SALA, O.E. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105:6087-6090.
- FOX, J.W. 2005. Interpreting the "selection effect" of biodiversity on ecosystem function. *Ecology Letters*, 8:846-856.
- FRANCE, K.E. & DUFFY, J.E. 2006. Diversity and dispersal interactively affect predictability of ecosystem function. *Nature*, 441:1139-1143.

- FRIDLEY, J.D. 2001. The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? *Oikos*, 93:514-526.
- FUKAMI, T. & MORIN, P.J. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature*, 424:423-426.
- GAMFELDT, L.; HILLEBRAND, H. & JONSSON, P.R. 2005. Species richness changes across two trophic levels simultaneously affect prey and consumer biomass. *Ecology Letters*, 8:696-703.
- GAMFELDT, L. & HILLEBRAND, H. 2008. Biodiversity effects on aquatic ecosystem functioning – maturation of a new paradigm. *International Review of Hydrobiology*, 90:550-564.
- GAMFELDT, L.; HILLEBRAND, H. & JONSSON, P.R. 2008. Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. *Ecology*, 89:1223-1231.
- GARNIER, E.; NAVAS, M.L.; AUSTIN, M.P.; LILLEY, J.M. & GIFFORD, R.M. 1997. A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures? *Acta Oecologica*, 18:657-670.
- GILLER, P.S.; HILLEBRAND, H.; BERNINGER, U.G.; GESSNER, M.O.; HAWKINS, S.; INCHAUSTI, P.; INGLIS, C.; LESLIE, H.; MALMQVIST, B.; MONAGHAN, M.T.; MORIN, P.J. & MULLAN, O. 2004. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos*, 105:423-436.
- GIVNISH, T.J. 1994. Does diversity beget stability? *Nature*, 371:113-114.
- GODBOLD, J.A.; SOLAN, M. & KILLHAM, K. 2009a. Consumer and resource diversity effects on marine macroalgal decomposition. *Oikos*, 118:77-86.
- GODBOLD, J.A.; ROSENBERG, R. & SOLAN, M. 2009b. Species-specific traits rather than resource partitioning mediate diversity effects on resource use. *PLOS One*, 4:1-9.
- GRIFFIN, J.N.; MÉNDEZ, V.; JOHNSON, A.F.; JENKINS, S.R. & FOGGO, A. 2009a. Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, 118:37-44.
- GRIFFIN, J.N.; O'GORMAN, E.J.; EMMERSON, M.C.; JENKINS, S.R.; KLEIN, A.M.; LOREAU, M. & SYMSTAD, A. 2009b. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. Pp. 78-93. *In*: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds.). Biodiversity, ecosystem functioning & human wellbeing. Oxford Press, London, UK. 367p.
- GRIFITHS, G.J.K.; WILBY, A.; CRAWLEY, M.J. & THOMAS, M.B. 2008. Density-dependent effects of predator species-richness in diversity-function studies. *Ecology*, 89:2986-2993.
- GRIME, J.P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 277:260-261.
- GROOMBRIDGE, B. & JENKINS, M.D. 2000. *Global biodiversity: Earth's living resources in the 21st century*. First Edition, World Conservation Press, Cambridge, 614p.
- GROSS, K. & CARDINALE, B.J. 2005. The functional consequences of random vs. ordered species extinctions. *Ecology Letters*, 8:409-418.
- HALLEY, J.M. 2005. Comparing aquatic and terrestrial variability: at what scale do ecologists communicate? Pp. 274-280. *In*: K.I. Stergiou & H.I. Broman (eds.). Theme Section: Bridging the gap between aquatic and terrestrial ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 304:271-307.
- HECTOR, A. 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 82:597-599.
- HECTOR, A.; BEALE, A.J.; MINNS, A.; OTWAY, S.J. & LAWTON, J.H. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, 90: 357-371.
- HECTOR, A.; SCHMID, B.; BEIERKUHNLEIN, C.; CALDEIRA, M.C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; FINN, A.J.; FREITAS, H.; GILLER, P.S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HÖGBERG, P.; HUSS-DANELL, K.; JOSHI, J.; JUMPPONEN, A.; KÖRNER, C.; LEADLEY, P.W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C.P.H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S.J.; PEREIRA, J.S.; PRINZ, A.; READ, D.J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E.D.; SIAMANTZIOURAS, A.S.D.; SPEHN, E.M.; TERRY, A.C.; TROUMBIS, A.Y.; WOODWARD, F.I.; YACHI, S. & LAWTON, J.H. 1999. Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science*, 286:1123-1127.
- HECTOR, A.; LOREAU, M.; SCHMID, B.; BEIERKUHNLEIN, C.; CALDEIRA, M.C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; FINN, A.J.; FREITAS, H.; GILLER, P.S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HÖGBERG, P.; HUSS-DANELL, K.; JOSHI, J.; JUMPPONEN, A.; KÖRNER, C.; LEADLEY, P.W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C.P.H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY,

- S.J.; PEREIRA, J.S.; PRINZ, A.; READ, D.J.; SCHERER-LORENZEN, M.; SCHULZE, E.D.; SIAMANTZIOURAS, A.S.D.; SPEHN, E.M.; TERRY, A.C.; TROUMBIS, A.Y.; WOODWARD, F.I.; YACHI, S. & LAWTON, J.H. 2002. Biodiversity manipulation experiments: studies replicated at multiple sites. Pp. 36-46 *In*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives* Oxford Press, London, UK. 294p.
- HECTOR, A. & BAGCHI, R. 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448:188-191.
- HILLEBRAND, H. & MATTHIESSEN, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12:1405-1419.
- HODGSON, J.G.; THOMPSON, K. & WILSON, P.J. 1998. Does biodiversity determine ecosystem function? The Ecotron experiment reconsidered. *Functional Ecology*, 12:843-856.
- HOOPER, D.U. & VITOUSEK, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277:1302-1305.
- HOOPER, D.U.; SOLAN, M.; SYMSTAD, A.; DÍAZ, S.; GESSNER, M.O.; BUCHMANN, N.; DEGRANGE, V.; GRIME, P.; HULOT, F.; MERMILLOD-BLONDIN, F.; ROY, J.; SPEHN, E. & VAN PEER, L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. Pp. 195-281. *In*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives* Oxford Press, London, UK. 294p.
- HOOPER, D.U.; CHAPIN, F.S.I.; EWEL, J.J.; HECTOR, A. & INCHAUSTI, P. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75:3-35.
- HUGHES, A.R. & STACHOWICZ, J.J. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101:8998-9002.
- HUSTON, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 110:449-460.
- HUSTON, M.A. & McBRIDE, A.C. 2002. Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem processes. Pp. 47-60. *In*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford Press, London, UK. 294p.
- JOLLIFFE, P.A. 2000. The replacement series. *Journal of Ecology*, 88:371-385.
- KINZIG, A.P.; PACALA, S.W. & TILMAN, D. 2001. *The functional consequences of biodiversity*. First Edition, Princeton University Press, New Jersey, USA. 365p.
- KIRA, T.; OGAWA, H. & SHINOZAKI, K. 1953. Intraspecific competition among higher plants. I. Competition-density-yield inter-relationships in regularly dispersed populations. *Journal of the Polytechnic Institute, Osaka City University*, 4:1-16.
- KNOPS, J.M.H.; TILMAN, D.; HADDAD, N.M.; NAEEM, S.; MITCHELL, C.E.; HAARSTAD, J.; RITCHIE, M.E.; HOWE, K.M.; REICH, P.B.; SIEMANN, E. & GROTH, J. 1999. Effect of plant species richness on invasion dynamics, disease outbreaks, insect abundances and diversity. *Ecology Letters*, 2:286-293.
- LARSEN, T.H.; WILLIAMS, N.M. & KREMEN, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8:538-547.
- LAWTON, J.H. 1994. Ecological experiments with model systems: the Ecotron facility context. *In*: W.J.J. Reserits & J. Bernardo (eds.). *Experimental ecology: issues and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, UK. 227p.
- LEVINE, J.M. 2000. Species diversity and biological invasions: relating local processes to community pattern. *Science*, 288:852-854.
- LOREAU, M. 1998. Separating sampling and other effects in biodiversity experiments. *Oikos*, 82:600-602.
- LOREAU, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91:3-17.
- LOREAU, M. 2008. Biodiversity and ecosystem functioning: the mystery of the deep sea. *Current Biology*, 18:26-27.
- LOREAU, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystem: towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Biological Sciences*, 365:49-60.
- LOREAU, M. & BEHERE, N. 1999. Phenotypic diversity and stability of ecosystem processes. *Theoretical Population Biology*, 56:29-47.
- LOREAU, M. & HECTOR, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412:72-75.
- LOREAU, M.; DOWNING, A.; EMMERSON, M.; GONZALEZ, A.; HUGHES, J.; INCHAUSTI, P.; JOSHI, J.; NORBERG, J. &

- SALA, O. 2002. A new look at the relationship between diversity and stability. Pp. 79-91. *In*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives* Oxford Press, London, UK. 294p.
- MADRITCH, M.D. & HUNTER, M.D. 2002. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community. *Ecology*, 83: 2084-2090.
- MADRITCH, M.D. & HUNTER, M.D. 2004. Phenotypic diversity and litter chemistry affect nutrient dynamics during litter decomposition in a two species mix. *Oikos*, 105:125-131.
- MARQUARD, E.; WEIGELT, A.; ROSCHER, C.; GUBSCH, M.; LIPOWSKY, A. & SCHMID, B. 2009. Positive biodiversity-productivity relationship due to increased plant density. *Journal of Ecology*, 97:696-704.
- MATTHIESSEN, B. & HILLEBRAND, H. 2006. Dispersal frequency affects local biomass productivity by controlling local diversity. *Ecology Letters*, 9:652-662.
- MATTHIESSEN, B.; GAMFELDT, L.; JONSSON, P.R. & HILLEBRAND, H. 2007. Effects of grazer richness and composition on algal biomass in a closed and open marine system. *Ecology*, 88:178-187.
- MCGRADY-STEED, J.; HARRIS, P.M. & MORIN, P.J. 1997. Biodiversity regulates ecosystems predictability. *Nature*, 390:162.
- MENGE, B.A; CHAN, F.; DUDAS, S.; EERKES-MEDRANO, D.; GRORUD-COLVERT, K.; HEIMAN, K.; HESSING-LEWIS, M.; ILES, A.; MILSTON-CLEMENTS, R.; NOBLE, M.; PAGE-ALBINS, K.; RICHMOND, E.; RILOY, G.; ROSE, J.; TYBURCZY, J.; VINUEZA, L. & ZARNETSKE, P. 2009. Terrestrial ecologists ignore aquatic literature: asymmetry in citation breadth in ecological publications and implications for generality and progress in ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 377:93-100.
- MICHELI, F. & HALPERN, B.S. 2005. Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, 8:391-400.
- MOORE, T. & FAIRWEATHER, P. 2006. Decay of multiple species of seagrass detritus is dominated by species identity, with an important influence of mixing litters. *Oikos*, 114:329-337.
- MOUQUET, N. ; MOORE, J.L. & LOREAU, M. 2002. Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecology Letters*, 5:56-66.
- NAEEM, S.; THOMPSON, L.J.; LAWLER, S.P.; LAWTON, J.H. & WOODFIN, R.M. 1994. Declining biodiversity may alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368:734-737.
- NAEEM, S.; THOMPSON, L.J.; LAWLER, S.P.; LAWTON, J.H. & WOODFIN, R.M. 1995. Empirical evidence that declining biodiversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Transactions of the Royal Society of London B*, 347:249-262.
- NAEEM, S. & LI, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390:507-509.
- NAEEM, S. & LI, S. 1998. Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, 12:39-45.
- NAEEM, S. 2002. Ecosystem consequences of biodiversity loss: the evolution of a paradigm. *Ecology*, 83:1537-1552.
- NAEEM, S.; LOREAU, M. & INCHAUSTI, P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. Pp. 1-17. *In*: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives* Oxford Press, London, UK. 294p.
- NAEEM, S. 2006. Expanding scales in biodiversity-based research: challenges and solutions for marine systems. *Marine Ecology Progress Series*, 311:273-283.
- NAEEM, S. 2008. Advancing realism in biodiversity research. *Trends in Ecology & Evolution*, 23: 414-416.
- NAESLUND, B. & NORBERG, J. 2006. Ecosystem consequences of the regional species pool. *Oikos*, 115:504-512.
- NICHOLSON, A.J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 2:9-65.
- NORBERG, J. 2000. Resource-niche complementarity and autotrophic compensation determines ecosystem-level responses to increased cladoceran species richness. *Oecologia*, 122:264-272.
- NORBERG, J.; SWANEY, D.P.; DUSHOFF, J.; LIN, J.; CASAGRANDE, R. & LEVIN, S.A. 2001. Phenotypic diversity and ecosystem functioning in changing environments: a theoretical framework. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98:11376-11381.
- NYBAKKEN, J.W. & BERTNESS, M.D. 2005. *Marine biology, an ecological approach*. Sixth Edition, Pearson Benjamin-Cummings, San Francisco, CA. 567p.

- O'CONNOR, N. & CROWE, T.P. 2005. Biodiversity loss and ecosystem functioning: distinguishing between number and identity of species. *Ecology*, 86:1783-1796.
- PACALA, S.W. & TILMAN, D. 2001. The transition from sampling to complementarity. In: A.P. Kinzig, S.W. Pacala & D. Tilman (eds.). *The Functional Consequences of Biodiversity*. Princeton University Press, New York. 365p.
- PAINE, R.T. 2005. Cross environment talk in ecology: fact or fantasy? Pp. 280-283. In: K.I. Stergiou & H.I. Browman (eds.). Theme Section: Bridging the gap between aquatic and terrestrial ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 304:271-307.
- PARKER, J.D.; DUFFY, J.E. & ORTH, R.J. 2001. Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 224:55-67.
- PIRES, A.P.F.; SILVA, A.C.F. & FARJALLA, V.F. 2008. Algo além do número de espécies. *Ciência Hoje*, 41:62-64.
- PFISTERER, A.B. & SCHMID, B. 2002. Diversity-dependent production can decrease the stability of ecosystem functioning. *Nature*, 416:84-86.
- RAFFAELLI, D. 2006. Biodiversity and ecosystem functioning: issues of scale and trophic complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 311:285-294.
- RAFFAELLI, D.; EMMERSON, M.; SOLAN, M.; BILES, C. & PATERSON, D. 2003. Biodiversity and ecosystem processes in shallow coastal waters: an experimental approach. *Journal of Sea Research*, 49:133-141.
- RAFFELLI, D.; SOLAN, M. & WEBB, T.J. 2005. Do marine and terrestrial ecologists do it differently? Pp. 283-289. In: K.I. Stergiou & H.I. Browman (eds.). Theme Section: Bridging the gap between aquatic and terrestrial ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 304:271-307.
- ROY, J. 2001. *Terrestrial productivity*. Academic Press, San Diego, CA. 13p.
- SCHLESINGER, W.H. 1997. *Biogeochemistry*. Second Edition. Academic Press, San Diego, CA.
- SCHMID, B.; HECTOR, A.; HUSTON, M.A.; INCHAUSTI, P.; NIJS, I.; LEADLEY, P.W. & TILMAN, D. 2002. The design and analysis of biodiversity experiments. Pp. 61-75. In: M. Loreau, S. Naeem & P. Inchausti (eds.). *Biodiversity and Ecosystem functioning: synthesis and perspectives* Oxford Press, London, UK. 294p.
- SCHMID, B. & PFISTERER, A.B. 2003. Species vs community perspectives in biodiversity experiments. *Oikos*, 100:620-621.
- SCHMID, B.; BALVANERA, P.; CARDINALE, B.J.; GODBOLD, J.; PFISTERER, A.B.; RAFAELLI, D.; SOLAN, M. & SRIVASTAVA, D. 2009. Consequences of species loss for ecosystem functioning: meta-analyses of data from biodiversity experiments. Pp. 14-29. In: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds.). *Biodiversity, ecosystem functioning & human wellbeing*. Oxford Press, London, UK. 367p.
- SCHLAPFER, F. & SCHMID, B. 1999. Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypothesis and cross-system exploration of empirical results. *Ecological Applications*, 9:893-912.
- SCHLAPFER, F.; PFISTERER, A.B. & SCHMID, B. 2005. Non-random species extinction and plant production: implications for ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology*, 42:13-24.
- SMITH, H.S. 1935. The role of biotic factors in the determination of population densities. *Journal of Economic Entomology*, 28:873-898.
- SOLAN, M.; CARDINALE, B.J.; DOWNING, A.L.; ENGELHARDT, K.A.M.; RUESINK, J.L. & SRIVASTAVA, D.S. 2004. Extinction and ecosystem function in the marine benthos. *Science*, 306:1177-1180.
- SOLAN, M.; RAFFAELLI, D.G.; PATERSON, D.M.; WHITE, P.C.L. & PIERCE, G.J. 2006. Marine biodiversity and ecosystem function: empirical approaches and future research needs. *Marine Ecology Progress Series*, 311:175-178.
- SOLAN, M.; GODBOLD, J.A.; SYMSTAD, A.; FLYNN, D.F.B. & BUNKER, D.E. 2009. Biodiversity-ecosystem function research and biodiversity futures: early bird catches the worm or a day late and a dollar short? Pp.30-45. In: S. Naeem, D.E. Bunker, A. Hector, M. Loreau & C. Perrings (eds.). *Biodiversity, ecosystem functioning & human wellbeing*. Oxford Press, London, UK. 367p.
- SPAKEOVA, L. & LEPS, J. 2001. Procedure for separating the selection effect from other effects in diversity-productivity relationship. *Ecology Letters*, 4:585-594.
- SRIVASTAVA, D.S. & VELLEND, M. 2005. Biodiversity-Ecosystem function research: Is It Relevant to Conservation? *Oecol. Aust.*, 14(4): 959-988, 2010

- Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36:267-294.
- STACHOWICZ, J.J.; WHITLATCH, R.B. & OSMAN, R.W. 1999. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, 286:1577-1579.
- STACHOWICZ, J.J.; FRIED, H.; OSMAN, R.W. & WHITLATCH, R.B. 2002. Biodiversity, invasion resistance, and marine ecosystem function: reconciling pattern and process. *Ecology*, 83:2575-2590.
- STACHOWICZ, J.J. & BYRNES, J.E. 2006. Species diversity, invasion success, and ecosystem functioning: disentangling the influence of resource competition, facilitation, and extrinsic factors. *Marine Ecology Progress Series*, 311:251-262.
- STACHOWICZ, J.J.; BRUNO, J.F. & DUFFY, J.E. 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 38:739-766.
- STACHOWICZ, J.J.; BEST, R.J.; BRACKEN, M.E.S. & GRAHAM, M.H. 2008. Complementarity in marine biodiversity manipulations: reconciling divergent evidence from field and mesocosm experiments. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*, 105:18842-18847.
- STADDON, P.; LINDO, Z.; CRITTENDEN, P.D.; GILBERT, F. & GONZALEZ, A. 2010. Connectivity, non-random extinction and ecosystem function in experimental metacommunities. *Ecology Letters*, 13:543-552.
- STERGIOUS, K.I. & BROWMAN, H.I. 2005. Theme Section: Bridging the gap between aquatic and terrestrial ecology. *Marine Ecology Progress Series*, 304:271-272.
- TILMAN, D. & DOWNING, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367:363-365.
- TILMAN, D.; WEDIN, D. & KNOPS, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379:718-720.
- TILMAN, D.; KNOPS, J.; WEDIN, D.; REICH, P.; RITCHIE, M. & SIEMANN, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277:1300-1302.
- TILMAN, D.; REICH, P.B. & KNOPS, M.H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441:629-632.
- VANDERMEER, J. 1989. *Ecology of intercropping*. First Edition, Cambridge University Press, Cambridge, 249p.
- WALKER, B. 1992. Biological diversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6:18-23.
- WARDLE, D.A.; BONNER, K.I. & NICHOLSON, K.S. 1997. Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos*, 79:247-258.
- WATERMANN, F.; HILLEBRAND, H.; GERDES, G.; KRUMBEIN, W.E. & SOMMER, U. 1999. Competition between benthic cyanobacteria and diatoms as influenced by different grain sizes and temperatures. *Marine Ecology Progress Series*, 187:77-87.
- WEIS, J.J.; MADRIGAL, D.S. & CARDINALE, B.J. 2007. Effects of algal diversity on the production of biomass in homogeneous and heterogeneous nutrient environments: a microcosm experiment. *PLoS ONE*, 3:1-8.
- WEIS, J.J.; CARDINALE, B.J.; FORSHAY, K.J. & IVES, A.R. 2008. Effects of species diversity on community biomass production changes over the course of succession. *Ecology*, 88:929-939.
- WHITE, L.F. & SHURIN, J.B. 2007. Diversity effects on invasion vary with life history stage in marine macroalgae. *Oikos*, 116:1193-1203.
- WORM, B.; BARBIER, E.B.; BEAUMONT, N.; DUFFY, J.E.; FOLKE, C.; HALPERN, B.S.; JACKSON, J.B.C.; LOTZE, H.K.; MICHELI, F.; PALUMBI, S.R.; SALA, E.; SELKOE, K.A.; STACHOWICZ, J.J. & WATSON, R. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science*, 314:787-790.
- YACHI, S. & LOREAU, M. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*, 96:1463-1468.
- ZAVALETA, E.S. & HULVEY, K.B. 2004. Realistic species losses disproportionately reduce grassland resistance to biological invaders. *Science*, 306: 1175-1177.
- ZAVALETA, E.S.; PASARI, J.R.; HULVEY, K.B. & TILMAN, G.D. 2010. Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107:1443-1446.

Submetido em 13/09/2009

Aceito em 12/11/2010