

MODELOS DINÂMICOS DE ASSEMBLÉIA

*Henrique Corrêa Giacomini*¹

¹Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), Departamento de Ecologia, Campus de Rio Claro, Avenida 24-A, 1515, Rio Claro, SP, Brasil. CEP: 13506-900.

E-mail: hgiacomini@gmail.com

RESUMO

A estrutura de uma comunidade ecológica é moldada por mecanismos que variam no tempo. Tais mecanismos dependem em grande parte das interações entre espécies, que por sua vez são manifestações da própria estrutura. Dinâmica e estrutura são, assim, mutuamente determinadas. Os modelos de assembléia são modelos matemáticos ou computacionais que simulam a dinâmica das comunidades ecológicas como um resultado do saldo histórico entre colonizações e extinções locais, por meio da entrada sequencial de espécies colonizadoras e de sua interação com as espécies residentes. Eles possibilitam a análise dessa dupla relação entre dinâmica e estrutura, reconhecendo sua dependência temporal. Assumem-se duas escalas espaço-temporais: (i) uma escala local, onde as espécies co-ocorrem e tem a dinâmica de suas populações explicitamente simulada e (ii) uma escala regional sem dinâmica própria, representando o meio externo de onde chegam os potenciais colonizadores. Os modelos matemáticos e computacionais usados para simular a dinâmica local são bastante variados, distinguindo-se conforme a complexidade de representação das populações, incorporando ou não diferenças intra ou interespecíficas. São eles que determinam a situação da comunidade, em termos das abundâncias, das interações, e das extinções, nos períodos intercalados entre colonizações sucessivas. Os esquemas de introdução seguem regras também diversas, embora arbitrárias, que variam qualitativamente quanto à forma do aparecimento das espécies, se por especiação ou imigração, e quantitativamente quanto à sua taxa de entrada na comunidade. Combinando essas possibilidades, surge uma grande amplitude de abordagens para os modelos de assembléia, cada qual com seu conjunto específico de limitações e de questões, mas contribuindo de forma complementar para a elucidação dos mecanismos que estruturam as comunidades naturais. Apresentar essas abordagens, ainda incipientes como linhas de pesquisa no Brasil, descrever alguns métodos de análise e discutir as implicações de seus pressupostos para o entendimento de padrões ecológicos são os objetivos da presente revisão.

Palavras-chave: Dinâmica de comunidades; modelos matemáticos e computacionais; ecologia teórica; interações; propriedades emergentes.

ABSTRACT

DYNAMICAL ASSEMBLY MODELS. The structure of an ecological community is shaped by several temporally varying mechanisms. Such mechanisms depend in a large extent on species interactions, which are themselves manifestations of the community's own structure. Dynamics and structure are then mutually determined. The assembly models are mathematical or computational models which simulate the dynamics of ecological communities resulting from a historical balance among colonizations and local extinctions, by means of sequential species introductions and their interactions with resident species. They allow analyzing that double relationship between structure and dynamics, recognizing its temporal dependence. It is assumed two spatiotemporal scales: (i) a local scale, where species co-occur and have their dynamics explicitly simulated and (ii) a regional scale without dynamics, representing the external environment which the potential colonizers come from. The mathematical and computational models used to simulate the local dynamics are quite

variable, being distinguished according to the complexity mode of population representation, including or not intra or interspecific differences. They determine the community state, in terms of abundances, interactions, and extinctions between two successive colonization attempts. The schedules of species introductions also follow diverse (although arbitrary) rules, which vary qualitatively with respect to species appearance mode, whether by speciation or by immigration, and quantitatively with respect to their rates of introduction into the community. Combining these criteria arises a great range of approaches for assembly models, each with its own limitations and questions, but contributing in a complementary way to elucidate the mechanisms structuring natural communities. To present such approaches, still incipient as research fields in Brazil, to describe some methods of analysis and to discuss the implications of their assumptions for the understanding of ecological patterns are the objectives of the present review.

Keywords: Community dynamics; mathematical and computational models; theoretical ecology; interactions; emergent properties.

RESUMEN

MODELOS DINÁMICOS DE ENSAMBLAGE. La estructura de una comunidad ecológica es moldeada por mecanismos que varían a través del tiempo. Tales mecanismos dependen en gran parte de las interacciones entre especies, que a su vez son manifestaciones de la propia estructura. Dinámica y estructura son, de esta forma, mutuamente determinadas. Los modelos de ensamblaje son modelos matemáticos o computacionales que simulan la dinámica de las comunidades ecológicas como un resultado del saldo histórico entre colonizaciones y extinciones locales, por medio de la entrada secuencial de especies colonizadoras y de su interacción con las especies residentes. Ellas posibilitan el análisis de esta doble relación entre dinámica y estructura, reconociendo su dependencia temporal. Se asumen dos escalas espacio-temporales: (i) una escala local, donde las especies co-ocurren y la dinámica de sus poblaciones esta explícitamente simulada y (ii) una escala regional sin dinámica propia, representando el medio externo de donde llegan los potenciales colonizadores. Los modelos matemáticos y computacionales usados para simular la dinámica local son bastante variados, distinguiéndose de acuerdo a la complejidad de representación de las poblaciones, incorporando o no diferencias intra o interespecificas. Son ellos los que determinan la situación de la comunidad, en términos de las abundancias, de las interacciones, y de las extinciones, en los períodos intercalados entre colonizaciones sucesivas. Los esquemas de introducción siguen reglas también diversas, aunque arbitrarias, que varían cualitativamente en cuanto a la forma de apareamiento de las especies (especiación o inmigración), y cuantitativamente de acuerdo a la tasa de entrada en la comunidad. Combinando estas posibilidades, surge una grande amplitud de abordajes para los modelos de ensamblaje, cada cual con su conjunto específico de limitaciones y de preguntas, pero contribuyendo de forma complementaria para la elucidación de los mecanismos que estructuran las comunidades naturales. Los objetivos de la presente revisión son presentar esos abordajes, aun incipientes como líneas de investigación en Brasil, describir algunos métodos de análisis y discutir las implicaciones de sus supuestos para el entendimiento de patrones ecológicos.

Palabras clave: Dinámica de comunidades; modelos matemáticos y computacionales; ecología teórica; interacciones; propiedades emergentes.

INTRODUÇÃO

Comunidades ecológicas não são estruturas estáticas; ao contrário, apresentam mudanças na composição ao longo de diversas escalas de tempo (Drake 1990a, McKinney & Drake 1998). Do mesmo modo, a composição atualmente observada em uma comunidade não é um resultado do aparecimento

instantâneo de todas suas espécies, mas sim de um saldo histórico entre colonizações e extinções, estando ela ainda sujeita a modificações durante todo o curso futuro de seu desenvolvimento (Diamond 1975, McKinney & Drake 1998, MacArthur & Wilson 1967). Reconhecer que comunidades são estruturas sequencialmente construídas, variantes no tempo, é

uma conseqüência inevitável de se aceitar a realidade dos processos estocásticos de dispersão/colonização, exclusão competitiva e sucessão, já tão reconhecidos em estudos ecológicos voltados para escalas espaciais e temporais relativamente pequenas; e também de processos de radiação adaptativa e extinção, numa escala geográfica mais ampla e de tempo evolutivo (McKinney & Drake 1998).

Definir se as comunidades ecológicas são unidades com padrões governados por regras determinísticas, conjuntos de populações que respondem independentemente a gradientes ambientais ou coleções puramente aleatórias de espécies, tem sido um tema central para a Ecologia desde seus primórdios (Gleason 1926, Clements 1936). Desde então, tem crescido o reconhecimento de que os componentes histórico e contingencial de uma comunidade têm um papel fundamental na sua estruturação (Drake 1990a). Modelos matemáticos têm trazido importantes contribuições para dar suporte a esta visão, demonstrando que diferentes composições persistentes podem ser obtidas dependendo da ordem específica de colonizações numa comunidade local (Drake 1990b, Morton & Law 1997). Por composição persistente, entende-se um conjunto de espécies que não seja colonizável por qualquer outra espécie pertencente ao conjunto do qual se originou a comunidade em questão. Se por um lado, a existência de estados alternativamente estáveis implica que eventos contingenciais e aleatórios tenham importância no destino de uma comunidade, por outro ela indica que algum conjunto de regras ecológicas deva também atuar, do contrário não seria esperado nenhum estado persistente ou recorrente nas comunidades teóricas ou naturais.

Seguindo esta abordagem, a presente revisão tem por objetivo apresentar alguns dos modelos mais influentes que procuraram incluir um componente histórico na estruturação das comunidades. Tais modelos são aqui denominados ‘modelos de assembléia’. A palavra assembléia assume assim um sentido verbal, denotando um processo (no inglês, *assembly*, que significa formação ou montagem), em contraposição ao sentido substantivo mais comumente utilizado, referindo-se a um grupo de espécies co-ocorrentes (no inglês, *assemblage*). Outros nomes poderiam ser usados com o mesmo sentido: ‘modelos de formação de comunidades’, ou ‘modelos de

sucessão’. Contudo, o nome ‘modelos de assembléia’ foi adotado para manter a coerência com a vasta lista de publicações em inglês sobre o assunto, e para evitar ambigüidades com os já difundidos modelos de sucessão ecológica (Connell & Slatyer 1977, Usher 1979, Gotelli 2007).

Nesta revisão seletiva, focaremos inicialmente no trabalho de Post & Pimm (1983). Seus métodos, pressupostos e resultados serão usados como exemplos para uma apresentação geral do tema e para ilustrar os procedimentos básicos de análise e complicações inerentes aos modelos desse tipo. Em seguida, são abordados outros trabalhos na mesma linha de pesquisa, primeiro com o objetivo de discutir como alguns dos pressupostos do modelo de Post & Pimm (1983) e de outros modelos similares influenciam suas conclusões teóricas, e, segundo, com o objetivo de argumentar sobre de que forma a abordagem de assembléia pode contribuir na compreensão dos padrões ecológicos como fenômenos emergentes da dinâmica de interações entre espécies. O texto foi escrito assumindo-se que o leitor tenha entendimento dos modelos mais básicos de dinâmica para duas ou mais populações, como os modelos de Lotka-Volterra. Para uma introdução neste assunto, recomenda-se Gotelli (2007), Case (1999) e Vandermeer (1981).

FORMAÇÃO DE TEIAS TRÓFICAS E TRÊS TIPOS DE ESTABILIDADE: O MODELO DE POST & PIMM (1983)

O trabalho de Post & Pimm (1983) foi um dos primeiros, e também um dos mais importantes, a investigar comunidades formadas por um processo sequencial de colonizações. Eles estavam interessados em quatro perguntas principais (Post & Pimm 1983):

1. Como a taxa de colonizações muda conforme a comunidade acumula espécies? Aumenta ou diminui?
2. Quais são as propriedades dos colonizadores bem sucedidos (taxa de crescimento, eficiência trófica, etc.), e como elas mudam com o tempo?
3. Os efeitos dos colonizadores mudam ao longo do tempo?
4. Quão rapidamente as densidades das espécies retornam ao equilíbrio após perturbações? Como essa propriedade muda ao longo do histórico da comunidade?

Uma das grandes preocupações era verificar de que maneira as características de colonizadores e das comunidades mudam ao longo de sua formação. O processo de formação das comunidades modelado por Post & Pimm (1983), e também por vários outros trabalhos posteriores (Drake 1990b, Law & Morton 1996, Morton *et al.* 1996, Lockwood *et al.* 1997, Morton & Law 1997, Kokkoris *et al.* 1999, Hewitt & Huxel 2002, Montoya & Solé 2003, Lewis & Law 2006, Giacomini *et al.* 2009, Powell & McKane 2009), segue uma sequência básica: (i) inicia-se a comunidade com um número definido de espécies basais (que não se alimentam de quaisquer outras espécies); (ii) introduz-se uma espécie, possível colonizadora, predadora de ao menos uma das espécies basais; (iii) caso ela consiga crescer, o estado da nova comunidade é determinado (podendo ocorrer ou não extinções); (iv) uma nova espécie é introduzida, repetindo-se o processo até que um número satisfatório de introduções tenha sido feito. Assume-se implicitamente uma divisão espacial, entre uma comunidade local, cuja dinâmica é explicitamente modelada, e um conjunto regional externo de espécies (*pool* de espécies), que fornece colonizadores para a comunidade local. Quanto ao conjunto regional de espécies, não existem especificações sobre como ele se origina e se mantém, não sendo utilizadas regras biologicamente fundamentadas para determinar a forma de chegada de propágulos dos colonizadores. O que se estabelece, logo de início, é o seu tamanho (riqueza possível de espécies). A entrada de espécies se dá normalmente uma a uma, em baixíssimas densidades (matematicamente, num limite tendendo a zero), em ordem puramente aleatória. O objetivo não seria o de simular processos reais de dispersão e colonização (que seguem uma série de regras ecológicas), mas sim de criar um universo mais geral de possibilidades, a partir do qual o processo dinâmico de interações na comunidade local se encarregaria de selecionar os parâmetros das espécies capazes de coexistir. Outro pressuposto, relacionado à fase (iii) da sequência acima, é o de que o intervalo temporal entre introduções subsequentes é longo o suficiente para permitir que a dinâmica da comunidade se estabilize, tendo-se um ajuste das densidades de todas as espécies que permaneceram. O estado da comunidade previamente a uma introdução deve refletir o comportamento do sistema esperado sob um

cenário de longo prazo (tempo tendendo ao infinito). Ou seja, deve-se assumir que o sistema teve tempo suficiente para atingir um atrator no plano de fase formado pelas densidades das espécies. Normalmente esse atrator é assumido como sendo um ponto de equilíbrio.

A dinâmica local, como feito para a maioria dos modelos de assembléia, é dada por um sistema de equações de Lotka-Volterra (Vandermeer 1981, Gotelli 2007):

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left(b_i + \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j \right) \quad (1)$$

onde N_i representa a densidade populacional da espécie 'i'; b_i é uma taxa intrínseca de crescimento (ou decrescimento, se negativa) independente da densidade; a_{ij} é um coeficiente do efeito que a espécie 'j' exerce sobre a taxa per capita de crescimento da espécie 'i' (o coeficiente pode assumir valores negativos, positivos ou nulos); e S é o número total de espécies da comunidade local. O modelo pressupõe que os efeitos das espécies são aditivos e proporcionais às suas densidades. A estrutura da comunidade é em grande parte determinada pelos coeficientes a_{ij} , que podem ser arranjados na forma de uma matriz \mathbf{A} , ou matriz de interações:

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{12} & \cdots & a_{1S} \\ a_{21} & a_{22} & \cdots & a_{2S} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{S1} & a_{S2} & \cdots & a_{SS} \end{bmatrix} \quad (2)$$

No modelo de Post & Pimm (1983), as interações diretas entre espécies são apenas do tipo predador-presa. Isso é configurado no modelo de Lotka-Volterra por meio da atribuição de sinais opostos para a_{ij} e a_{ji} , pois o efeito do predador sobre a presa (negativo) tende a ser contrário ao efeito da presa sobre o mesmo (positivo) (mas veja Abrams (1987)). A equação para a dinâmica de uma espécie basal 'i' não apresenta coeficientes a_{ij} positivos, pois qualquer outra espécie que interaja com ela será seu predador. Além disso, sua taxa intrínseca de crescimento b_i é sempre positiva, indicando que a espécie deve ser capaz de crescer mesmo na ausência das outras. Para representar a equação característica das espécies basais, mudando um pouco a notação, consideremos

um coeficiente $c_{ij} = |a_{ij}|$ (módulo, ou valor absoluto de a_{ij}), e um coeficiente $d_i = |b_i|$:

$$\frac{dB_i}{dt} = B_i \left(d_i - c_{ii}B_i + \sum_{j \neq i}^{\text{Pred}} -c_{ij}P_j \right) \quad (3)$$

onde B_i e P_j são as densidades da espécie basal 'i' e das espécies de predadores 'j', respectivamente, e 'Pred' é o número de predadores da espécie 'i'. Repare que as densidades das outras espécies basais não entram na equação, significando que as basais não interagem diretamente entre si. O efeito intraespecífico dependente de densidade ($a_{ii} = -c_{ii}$) é negativo, implicando em uma limitação ao crescimento imposto por competição intraespecífica. Os autores definiram os valores de b_i e a_{ii} para as espécies basais como contidos nos intervalos (0,1) e (-1,0) respectivamente. Como consequência, a mediana da capacidade suporte das espécies basais ($K_i = d_i/c_{ii}$) torna-se igual a 1.

Todas as espécies introduzidas durante o processo de assembléia (colonizadoras) são heterotróficas, ou seja, necessitam preda ao menos uma das espécies residentes na comunidade (sejam basais ou outras colonizadoras) para serem capazes de crescer. Usando uma notação também um pouco diferente daquela em Post & Pimm (1983), poderíamos representar a equação para um colonizador 'i', por:

$$\frac{dP_i}{dt} = P_i \left(-d_i + \sum_{j \neq i}^B c_{ij}B_j + \sum_{\substack{z \neq i \\ z \neq j}}^{\text{Prey}} c_{iz}P_z + \sum_{\substack{k \neq i \\ k \neq j \\ k \neq z}}^{\text{Pred}} -c_{ik}P_k \right) \quad (4)$$

onde P_i é a densidade do colonizador 'i'; B_j é a densidade da espécie basal j, que seja presa da espécie 'i'; P_z é a densidade de uma presa 'z' da espécie 'i', que seja também uma colonizadora; P_k é densidade de um predador 'k' da espécie 'i'; 'B', 'Prey' e 'Pred' são o número total de espécies basais, espécies de presas e espécies de predadores da colonizadora 'i', respectivamente. A equação (4) indica que: (i) um colonizador tem taxa intrínseca de crescimento negativa, e por isso depende totalmente da existência de presas para conseguir crescer na comunidade, característica de heterotrofia obrigatória; (ii) não existe efeito dependente da densidade de um colonizador sobre sua própria espécie ($a_{ii} = 0$), em outras palavras, assume-se que não existe qualquer forma de interferência intraespecífica entre indivíduos

colonizadores; (iii) uma espécie não pode ser, ao mesmo tempo, presa e predador de uma outra espécie. Os valores para a taxa intrínseca de (de)crescimento dos colonizadores, $b_i = -d_i$, foram escolhidos ao acaso dentro do intervalo (-1,0), tendo portanto a mesma magnitude das taxas de crescimento das basais, mas com sinal contrário (Post & Pimm 1983).

O número total de introduções durante a formação de uma comunidade foi fixado em 200 pelos autores. Cada comunidade sempre iniciava com seis espécies basais, com parâmetros de sua dinâmica gerados ao acaso dentro daqueles intervalos de valores previamente estabelecidos. A Figura 1 apresenta o algoritmo programado pelos autores.

O eixo vertical central representa todo o processo desde o início, passando pela introdução de uma nova espécie, e culminando no seu estabelecimento na comunidade. O algoritmo promove um ciclo ao retornar ao compartimento de decisão sobre se o número de introduções já alcançou o tamanho total do *pool* regional de espécies ("Pool exaurido?"). O início do ciclo é marcado pela entrada de uma espécie. Isso é feito, no modelo, inserindo-se uma coluna e uma linha na matriz de interações **A** (indicando, respectivamente, os efeitos da invasora sobre as residentes e os efeitos das residentes sobre a invasora). Existe uma probabilidade igual a P_{prey} de que uma espécie residente qualquer seja presa da invasora, e uma chance independente e igual a P_{pred} de que uma residente qualquer seja sua predadora. Por exemplo, numa comunidade com 10 espécies residentes, se P_{pred} for igual a 0,6 ; então a invasora 'i' terá, em média, 6 predadores na comunidade em que está entrando. Nesse caso, existirão apenas seis pares de coeficientes a_{ij} e a_{ji} diferentes de zero, tais que $a_{ij} < 0$ e $a_{ji} > 0$. O mesmo vale para P_{prey} , contanto que os pares de coeficientes tenham sinais contrários aos do caso acima. Os valores exatos dos coeficientes a_{ij} são escolhidos, para cada invasor, ao acaso dentro dos intervalos ($L_{\text{pred}}, 0$), ($0, L_{\text{prey}}$), considerando-se os efeitos dos predadores e os efeitos das presas respectivamente. A razão entre as magnitudes de L_{prey} e L_{pred} fornece uma medida de eficiência trófica, chamada pelos autores de razão trófica (embora, ao que sugerem as evidências, os mesmos tenham invertido numerador e denominador erroneamente durante sua apresentação no texto). A razão trófica é normalmente menor do que 1, o que significa que um indivíduo predador deve consumir várias unidades de

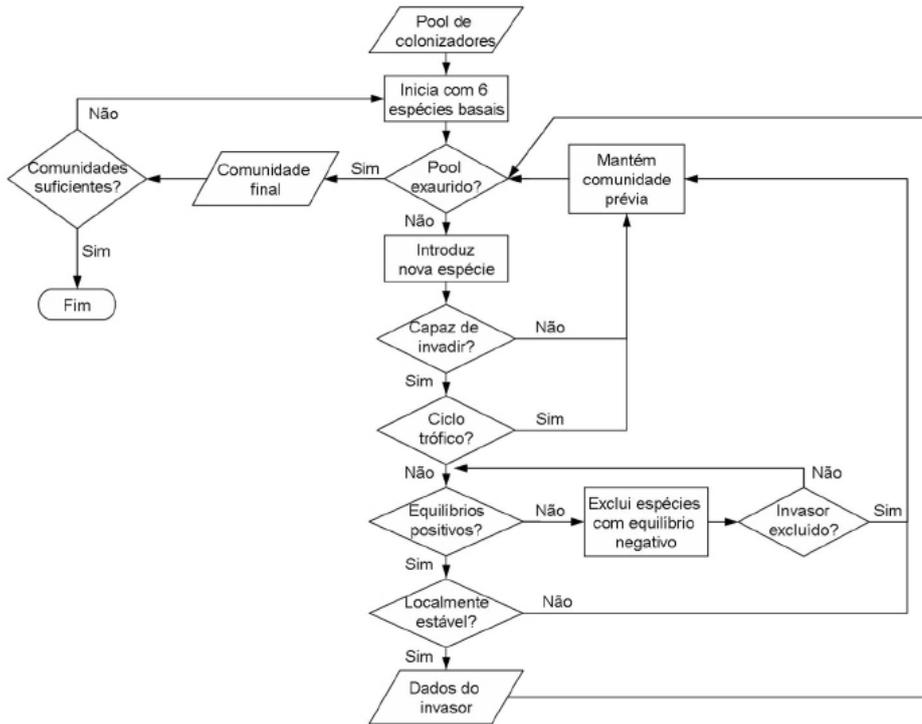


Figura 1. Fluxograma do algoritmo usado por Post & Pimm (1983) para a construção seqüencial das comunidades. Adaptado do mesmo trabalho.

Figure 1. Schedule of Post & Pimm (1983) algorithm for the sequential assembly of communities. Adapted from the same cited work.

presas para ser capaz de produzir um descendente, mas valores maiores que 1 são permissíveis.

Após determinar os parâmetros do invasor e da comunidade invadida, procede-se com uma série de quatro testes para determinar se a espécie nova poderá se integrar à comunidade. Primeiro, ela tem que ser capaz de crescer mesmo em baixa densidade. Isso pode ser verificado se for atendida a seguinte condição:

$$\lim_{N_i \rightarrow 0^+} \left(\frac{dN_i}{dt} \right) = \lim_{N_i \rightarrow 0^+} \left[N_i \left(b_i + \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j^* \right) \right] > 0 \quad (5)$$

onde N_j^* representa a densidade em equilíbrio da espécie residente 'j' na comunidade imediatamente anterior à entrada da espécie nova 'i'. Essa condição estabelece que a taxa de crescimento da invasora, com densidade mais próxima possível de zero (embora positiva), seja positiva na situação imposta por uma comunidade residente que se encontra em equilíbrio. Caso a espécie não seja capaz de crescer, o que dependerá de seus coeficientes de interação com as residentes, completa-se prematuramente o ciclo e a comunidade é mantida na sua composição original. Caso ela consiga crescer, é necessário determinar qual será o novo estado da comunidade. Antes disso, é ainda verificado se a presença da nova espécie

cria algum ciclo trófico. Um ciclo trófico implica na existência de uma cadeia trófica com um subconjunto circular, e por isso de comprimento indeterminado (Pimm 1980, Pimm 1982). Isso ocorre quando, por exemplo, uma espécie A se alimenta de uma espécie B, que por sua vez se alimenta de A. Tal situação não é tão implausível, principalmente se a variação ontogenética (mudanças ao longo do crescimento dos organismos) influencia fortemente a vulnerabilidade à predação. Um leão adulto é capaz de subjugar uma hiena, mas uma hiena também seria capaz de subjugar um filhote de leão, o que possibilita a ocorrência de ciclo. Ciclos tróficos podem ter tamanhos variados, envolvendo quantidades maiores de espécies: um ciclo trófico de três espécies pode ocorrer se A se alimenta de B, que se alimenta de C, que por sua vez se alimenta de A. Por exemplo: uma espécie grande de peixe que come uma espécie menor de peixe, que come ninfas de uma espécie de libélula, que por sua vez é capaz de comer alevinos da espécie maior de peixe (Corbet 1999). O próprio canibalismo é um tipo de ciclo, envolvendo apenas uma espécie. Os ciclos tróficos normalmente desestabilizam sistemas dinâmicos, e segundo os autores, são raros na natureza (embora este padrão seja contestável atualmente devido ao acúmulo recente de dados empíricos de teias tróficas

bem mais complexas e melhor estudadas) (Williams & Martinez 2000, Woodward & Hildrew 2002,). Por isso, a colonizadora era descartada caso criasse um ciclo trófico, e o sistema retornava para sua condição em equilíbrio pré-introdução.

O passo seguinte consiste em identificar o estado de equilíbrio da nova comunidade, agora com a espécie recém integrada. Os equilíbrios são calculados igualando-se a Equação (1) a zero, para todas as espécies, e resolvendo-se o sistema de equações resultante com relação a N. Obviamente, apenas densidades de equilíbrio positivas são aceitas. Caso todas sejam, o algoritmo passa para o teste seguinte. Caso não, procede-se com a retirada sequencial das espécies que apresentarem equilíbrio negativo, contanto que não seja a invasora, até que todas assumam valores positivos. Esse processo de retirada nada mais é do que a extinção local de espécies residentes (espécies com equilíbrio negativo seriam aquelas que deixam de existir, por efeito direto ou indireto da espécie invasora).

Para passar no último teste, o ponto de equilíbrio que caracteriza a comunidade resultante deve ser localmente estável. Essa condição tem motivação parcialmente biológica, uma vez que, segundo os autores, espera-se que comunidades mais estáveis sejam as mais prováveis de ocorrerem na natureza. Contudo, boa parte do critério adotado deve-se a uma conveniência matemática: um ponto de equilíbrio define o estado do sistema em longo prazo, sendo a melhor referência de valor para as densidades da comunidade no cálculo das condições de invasão da espécie a ser introduzida posteriormente. Ou seja, é necessário determinar valores de densidades para as espécies residentes sempre que um novo invasor for testado, e a escolha mais óbvia e mais fácil de lidar matematicamente é o caso de equilíbrio. A estabilidade local garante a plausibilidade do estado de equilíbrio. Se ele for localmente instável, significa que não pode ser atingido por qualquer trajetória ‘natural’ do sistema, mas apenas pela manipulação intencional das densidades de modo a deixá-las exatamente iguais às previstas pela condição de equilíbrio, mesmo assim estando sujeitas a se afastarem dessa condição mediante qualquer tipo de perturbação ínfima. Para verificar se um ponto de equilíbrio é localmente estável, consideremos a matriz Jacobiana do sistema de equações (1), também

conhecida como matriz da comunidade (May 1973, Pimm 1982):

$$C = \begin{bmatrix} \frac{\partial F_1}{\partial N_1} & \frac{\partial F_1}{\partial N_2} & \dots & \frac{\partial F_1}{\partial N_S} \\ \frac{\partial F_2}{\partial N_1} & \frac{\partial F_2}{\partial N_2} & \dots & \frac{\partial F_2}{\partial N_S} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{\partial F_S}{\partial N_1} & \frac{\partial F_S}{\partial N_2} & \dots & \frac{\partial F_S}{\partial N_S} \end{bmatrix}_{N_1^*, N_2^*, \dots, N_S^*} \quad (6)$$

sendo

$$F_i = \frac{dN_i}{dt}$$

A matriz C contém as derivadas parciais das taxas de crescimento de cada espécie com relação à densidade, calculadas no ponto de equilíbrio da comunidade (N₁^{*}, N₂^{*}, ... , N_S^{*}). Calculando-se as derivadas parciais do sistema de equações (1), obtém-se a matriz da comunidade (Pimm 1982):

$$C = \begin{bmatrix} a_{11}N_1^* & a_{12}N_1^* & \dots & a_{1S}N_1^* \\ a_{21}N_2^* & a_{22}N_2^* & \dots & a_{2S}N_2^* \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{S1}N_S^* & a_{S2}N_S^* & \dots & a_{SS}N_S^* \end{bmatrix} \quad (7)$$

Essa matriz contém S autovalores (λ_i), que podem ser números complexos. O equilíbrio será localmente estável somente quando as partes reais de todos os autovalores forem negativas (May 1973). Caso alguma parte real seja positiva, então o equilíbrio será instável. Caso não existam partes positivas, mas uma ou mais delas for igual a zero, o equilíbrio será neutro (o sistema oscilará fora do equilíbrio seguindo ciclos-limite de amplitudes variadas). No modelo clássico de predador-presa de Lotka-Volterra para duas espécies (Vandermeer 1981), os dois autovalores da matriz Jacobiana possuem partes reais nulas, e dessa forma o sistema comporta-se como um ciclo limite, oscilando permanentemente.

Tendo passado por todos esses testes, o invasor é finalmente considerado estabelecido na comunidade. Os dados resultantes são armazenados e o algoritmo inicia um novo ciclo de introdução, até que se completarem 200 ciclos. O algoritmo é terminado quando uma quantidade satisfatória de comunidades, cada uma com 200 introduções, tenha sido criada. As simulações foram feitas seguindo um delineamento

pré-estabelecido. Elas foram divididas de acordo com dois critérios, cada um com duas possibilidades, que combinados resultam em quatro grupos de simulações: (i) conectância constante ou ajustada conforme a riqueza de espécies e (ii) razão trófica com mediana igual a 0,1 ou mediana igual a 0.025. A conectância é uma medida relativa do quão ligadas estão as espécies na comunidade. Ela é calculada como o número de ligações tróficas realizadas, dividido pelo número possível de ligações. Como uma espécie não pode ser, ao mesmo tempo, predador e presa de outra espécie, a conectância no modelo pode ser calculada pela soma de P_{prey} e P_{pred} . No caso em que a conectância é assumida constante, podemos assumir que, em média, cada espécie na comunidade tende a interagir com uma fração constante de outras espécies na comunidade. Os casos em que ela varia, seguindo uma função hiperbólica da riqueza, configuram uma situação em que cada espécie, em média, tende a interagir com um número (absoluto) fixo de espécies. O número médio de ligações por espécie é normalmente denominado densidade de ligação (Montoya & Solé 2003, Montoya *et al.* 2006). A discussão sobre se teias tróficas naturais seguem um modelo de conectância constante ou densidade de ligação constante tem prosseguido na literatura há mais de 20 anos (Briand & Cohen 1984, Martinez 1992, Dunne 2005). Dados mais recentes parecem se aproximar da hipótese de conectância constante (Dunne 2005), embora rigorosamente se situem numa posição intermediária às duas hipóteses (Montoya & Solé 2003).

Em cada grupo de simulação, foram feitas seis 'rodadas' de simulação, que se diferenciavam entre si pela magnitude dos valores de P_{prey} e P_{pred} . Em cada rodada, foram simuladas 200 comunidades, o que dá um total de 4800 comunidades formadas no trabalho. Abaixo, seguem os principais resultados:

1. A dificuldade de colonização, medida pelo número médio de tentativas até uma colonização bem sucedida, aumenta de forma aproximadamente linear com o tempo. Não existiram diferenças substanciais entre os grupos de simulação (o que se manteve para todos os outros resultados), mas sim entre as 'rodadas', sendo que a dificuldade foi sempre maior nos casos em que a chance de um colonizador encontrar predadores (P_{pred}) era maior, e a chance de encontrar presas (P_{prey}), menor.

2. A riqueza das comunidades se aproxima de um valor razoavelmente constante ao longo do tempo sucessional. Se ela diminui ou aumenta com relação às seis espécies iniciais, depende dos componentes da conectância: apenas os valores mais baixos de P_{pred} permitiram aumento na riqueza.

3. Não houve tendência temporal de mudança nas características dos colonizadores. Contudo, suas características são significativamente diferentes da média do *pool*, indicando algum nível de seleção das espécies com maiores razões tróficas.

4. A chance de ocorrência de grandes extinções (3 ou mais) após uma colonização bem sucedida, não muda com o tempo. Contudo, a frequência diminui, uma vez que a quantidade de colonizações de fato diminui com o tempo (Resultado 1).

5. O tempo de retorno ao equilíbrio após perturbações apresentou tendência crescente com o tempo. Além disso, comunidade com os valores mais baixos para ambos P_{pred} e P_{prey} foram aquelas que, em média, tiveram maior tempo de retorno. O tempo de retorno, ou resiliência, pode ser medido como o tempo que o sistema leva para que a diferença entre as densidades das espécies e as densidades no equilíbrio caia para uma fração igual a 1/e da diferença inicial após uma perturbação (Post & Pimm 1983), o que é calculado da seguinte forma:

$$T_r = \frac{-1}{\text{Re}(\lambda_{\max})} \quad (8)$$

onde T_r é o tempo de retorno, $\text{Re}(\lambda_{\max})$ é a parte real do maior autovalor da matriz da comunidade C . Uma vez que o equilíbrio deve ser localmente estável para a comunidade ser aceita, todas as partes reais dos autovalores devem ser negativas, e assim o tempo de retorno assume um valor positivo na equação (8).

Resumidamente, os resultados mostram que, dependendo do tipo de estabilidade envolvido, ela pode aumentar, diminuir ou se manter constante ao longo da formação de uma comunidade. Se tratada como resistência a invasões e mudança na composição de espécies, a estabilidade tende a aumentar com a maturidade da comunidade. Tal conclusão suporta a idéia original de Elton (1958), de que comunidades mais ricas e complexas, por possuírem mais competidores, predadores e mais possibilidades de interações antagônicas, oferecem

menos chances ao estabelecimento de espécies exóticas. Além disso, como demonstrado por Case (1990), mesmo espécies competitivamente inferiores a possíveis invasores, podem se beneficiar estando em uma comunidade mais rica, o que reforça a visão de que planos de conservação para espécies ameaçadas por exóticos invasores podem ser melhor contemplados se voltados para comunidades menos perturbadas. Entretanto, é possível que a conclusão esteja relacionada ao pressuposto de que comunidades mais ricas são mais saturadas em espécies, o que pode não ser o caso. No trabalho de Post & Pimm (1983), as comunidades mais maduras não necessariamente são mais ricas, mas certamente apresentam um grau de saturação mais elevado (ao longo de muito tempo, cada comunidade tende a atingir seu patamar em termos de riqueza permissível de espécies). Outro tipo de estabilidade, a resistência a extinções, não tende a mudar com o tempo. Ou seja, cada invasão bem sucedida tende a ser igualmente danosa, em média, independentemente da maturidade da comunidade. O terceiro tipo de estabilidade, a resiliência (velocidade de retorno ao equilíbrio), diminuiu com o tempo. Embora as comunidades se tornem mais resistentes à entrada de invasores, as dinâmicas populacionais das espécies constituintes tendem a ser mais instáveis em comunidades mais maduras, o que sugere que tais comunidades sejam de alguma forma mais complexas (May 1973), talvez pela possibilidade de onivoria ou aumento no comprimento das cadeias tróficas (Pimm & Lawton 1977, Pimm & Lawton 1978, Pimm *et al.* 1991), mas também pela diminuição do estoque de biomassa das espécies basais (Post & Pimm 1983).

Uma consideração importante diferencia o modelo de Post & Pimm (1983) da maioria dos demais: o *pool* externo de espécies deve ser assumido como infinito. Os autores, ao contrário, classificaram originalmente o *pool* como finito, devido ao fato de que um número limitado de espécies era criado para a formação das comunidades, no caso, 200 espécies. Tal limitação deverá ocorrer sempre, pois o processo de assembleia, por questões práticas, necessita de um fim arbitrariamente definido. Por isso, o critério adequado para se definir se um *pool* é finito ou infinito é se uma espécie pertencente a ele tem ou não a chance de ser introduzida mais de uma vez na comunidade local. Assumindo que a escolha de uma espécie para introdução, num dado momento,

é probabilística, então somente num *pool* infinito de espécies uma espécie teria chance nula de entrar mais de uma vez. Ou seja, a chance de se escolher, ao acaso, uma dentre infinitas espécies será sempre nula, e por isso não haverá repetição desta espécie no histórico de colonizações. Por isso, o *pool* de espécies no modelo de Post & Pimm (1983) deve ser considerado infinito (o que é finito no caso é a extensão temporal de investigação da comunidade). No caso de um *pool* finito, a referida probabilidade é maior que zero, podendo ocorrer repetições de espécies ao longo do período de introduções.

Drake (1990b), usando um algoritmo similar ao de Post & Pimm (1983), demonstrou que existem algumas consequências importantes de se assumir um *pool* finito de espécies para a formação das comunidades: (i) a comunidade atinge uma composição completamente resistente a invasões por qualquer outra espécie presente no *pool* e (ii) um mesmo *pool* de espécies pode dar origem a diferentes composições locais resistentes (estados estáveis alternativos), o que depende da ordem de chegada das espécies. A existência de estados estáveis alternativos no modelo traz uma predição importante: comunidades com diferentes composições, completamente determinadas pelas interações entre espécies, podem ser encontradas num mesmo tipo de ambiente. Em ambientes naturais, é muito difícil de se testar essa predição, devido à influência de fatores estocásticos, migração, efeitos mútuos entre espécies e o ambiente, e efeitos de escala, que não estão presentes nos modelos tradicionais (Petraitis & Latham 1999). Com relação aos modelos, é necessário ainda distinguir entre duas formas de obtenção de estados estáveis alternativos. A primeira tem a ver com a estrutura interna da própria comunidade local. Para um dado modelo, com uma lista pré-definida de espécies locais e com coeficientes fixos de interação entre elas, é possível a existência de mais do que um ponto de equilíbrio, cada um associado a uma bacia ou domínio de atração (Gilpin & Case 1976). Uma bacia de atração de um dado equilíbrio da comunidade é todo o conjunto de valores de densidades das espécies, a partir das quais a dinâmica sempre levará a comunidade ao referido valor de equilíbrio (Monteiro 2006). Qual equilíbrio será atingido pela comunidade dependerá, portanto, das densidades iniciais das espécies. Mesmo assumindo uma composição local permanente,

poderíamos ainda observar mudanças substanciais na estrutura da comunidade, caso ocorra a passagem de um equilíbrio para outro. Tais mudanças dependeriam da ocorrência de distúrbios (Petraits & Latham 1999), que ao causar mortalidade substancial e forçar a diminuição da densidade de uma ou mais espécies, poderia promover a transição de uma bacia de atração para outra. A alteração no regime de distúrbio seria também capaz de alterar o equilíbrio da comunidade: aumentando-se ou diminuindo-se a frequência de distúrbios, ter-se-ia um aumento na dominância de espécies *r*-estrategistas ou *K*-estrategistas, respectivamente (Huston 1979). Um bom exemplo disso são assembléias mistas de arbustos e plantas arbóreas em regiões de charnecas (*heathlands*). Uma assembléia dominada por floresta pode persistir de forma razoavelmente estável, excluindo espécies arbustivas pelo efeito do sombreamento. Mas se ela passa por uma época incomum de severos incêndios, espécies arbustivas mais resistentes ao fogo podem se espalhar e tomar conta indefinidamente, até que outra mudança severa de condições possa propiciar o retorno à estrutura anterior (Petraits & Latham 1999).

A outra forma de se obter estados alternativos, predita pelo modelo de Drake (1990b), tem a ver com a dinâmica de colonizações e extinções, ou seja, com o processo de assembléia. Uma dada comunidade local, aparentemente estável em seu equilíbrio, pode ter sua composição alterada pela entrada de uma nova espécie. O importante neste ponto é saber que essa mudança de composição não é considerada uma transição entre estados estáveis alternativos, da forma como colocada no parágrafo anterior, pois ela envolve a inclusão de um novo elemento no sistema: a espécie introduzida. O que ocorre aqui é uma transição dentro da sequência sucessional habitual de um processo de assembléia. Ao longo de sucessivas entradas de espécies, a composição pode mudar continuamente, até atingir um estado imutável, resistente à entrada de qualquer imigrante disponível. Várias sequências sucessionais podem terminar num mesmo estado resistente. Se existir mais de um estado resistente, cada um com suas vias sucessionais associadas, teremos então estados estáveis alternativos de um *pool* regional de espécies, conforme demonstrado por Drake (1990b). Pouco tempo após a publicação do modelo, Drake *et al.* (1993) verificaram a existência

de estados alternativos por meio de um experimento em microcosmos. Em laboratório, eles promoveram a colonização sequencial de organismos planctônicos numa série de aquários conectados. Nos aquários onde as espécies foram inoculadas, seguindo uma mesma sequência entre réplicas experimentais, as composições resultantes de espécies foram razoavelmente similares. Contudo, a dispersão para aquários vizinhos não foi controlada, podendo se diferenciar entre réplicas, o que promove diferenças na sequência de colonização destes aquários, principalmente os mais periféricos. De fato, os autores comprovaram que as diferenças de composição de espécies foram maiores entre aquários mais distanciados da fonte de propágulos, o que faz sentido segundo as predições do modelo: quanto mais afastado da fonte, maior a chance de que os históricos de colonização se diferenciem, propiciando a formação de uma variedade maior de estados alternativos. Perto da fonte, foi possível explicar as diferenças de densidade das espécies, que demonstraram um padrão razoavelmente regular, por meio do conhecimento sobre suas taxas de crescimento e de suas interações. O mesmo já não foi possível longe da fonte, uma vez que os processos ecológicos estavam sobre maior influência de eventos contingenciais do histórico de colonizações (Drake *et al.* 1993).

A distinção entre os dois tipos de estados alternativos não deixa de envolver certo nível de arbitrariedade, que dependerá principalmente da escala espacial do que se considera como a comunidade local. Diminuindo-se a escala, aumenta-se a importância da imigração de espécies novas, vindas do ambiente exterior ao local demarcado para a comunidade. Com isso, a sucessão entre composições predominará, favorecendo a segunda interpretação para a ocorrência de estados alternativos. Diminuindo-se a importância de imigrações, passamos a ter a predominância de mudanças quantitativas nas densidades, que não envolvem necessariamente mudanças de composição, e assim a primeira interpretação passa a ser favorecida. Independente da interpretação, as predições levantadas pelos modelos têm implicações importantes para a forma como vemos a estruturação de comunidades na natureza, e também para o modo como planejamos e manejamos medidas conservacionistas. Elas ressaltam a importância do componente histórico das comunidades. É provável que a persistência de muitas espécies em escalas regionais dependa

não simplesmente da coexistência local com outras espécies, mas também da coexistência de históricos diferenciados de colonização entre porções do espaço (Drake *et al.* 1996), permitindo que composições alternativas persistam como um mosaico espacial. Portanto, manter a viabilidade espaço-temporal dessa diversidade de históricos talvez seja crucial para a conservação de comunidades naturais em longo prazo (Drake *et al.* 1996).

INVESTIGANDO OS PRESSUPOSTOS: CRITÉRIO PARA DETERMINAÇÃO DA COMUNIDADE PÓS-INVASÃO

Morton *et al.* (1996) apresentam uma análise da robustez do algoritmo utilizado por Post & Pimm (1983) e Drake (1990b), que eles denominaram algoritmo PPD. Os autores criticam principalmente o critério de equilíbrio para determinar as comunidades resultantes após as colonizações. Seus resultados mostram que, em boa parte das vezes, o algoritmo PPD leva a uma composição errônea da comunidade, de acordo com o que seria esperado se simulássemos explicitamente a dinâmica do sistema. Eles identificam cinco falhas principais, não assumidas pelo algoritmo PPD:

1. Espécies podem colonizar mesmo na ausência de equilíbrio.
2. Espécies podem colonizar mesmo quando seu equilíbrio calculado na nova comunidade for negativo.
3. Espécies podem coexistir mesmo quando o equilíbrio na comunidade for instável.
4. Remoção de espécies com equilíbrio negativo pode levar à composição resultante errada.
5. Espécies podem não coexistir mesmo quando a comunidade resultante tem um equilíbrio localmente estável.

Algumas afirmações são mais intuitivas, mas todas são biologicamente e matematicamente plausíveis. Para as afirmações mais contra-intuitivas, como a 2, os autores fornecem exemplos que ilustram bem o fenômeno. Em todo caso, é demonstrado que restringir a existência de comunidades àquelas que apresentam equilíbrios positivos e estáveis pode não ser biologicamente aceitável. É fato conhecido que as populações naturais oscilam, o que já implica na não existência de um equilíbrio. Elas podem coexistir, seguindo restrições minimamente biológicas, sob a

forma de inúmeros atratores dinâmicos. Exemplos de atratores bem conhecidos estão na Figura 2. Os pontos pretos à direita em cada gráfico demarcam o estado inicial do sistema, representado pelas densidades (N_i) de duas espécies competidoras, cujas dinâmicas são modeladas por um sistema de equações de Lotka-Volterra, que inclui duas outras espécies não mostradas. Um plano de fase contém as variáveis sujeitas à mudança no tempo (variáveis de estado). Para o caso de três ou mais espécies, teríamos um espaço de fases. O tempo não aparece explicitamente no gráfico, mas está implícito na trajetória contínua de estados sucessivos das variáveis, formando órbitas características de cada tipo de sistema. O sentido da trajetória em cada órbita está mostrado pelas setas. Na Figura 2(a), o atrator é um ponto de equilíbrio. A partir da condição inicial, o sistema segue uma órbita espiralada para o interior da bacia de atração (Monteiro 2006). A ocorrência desta espiral significa que a densidade de cada espécie oscila ao longo do tempo, com amplitudes de oscilação sucessivamente menores. O ponto de equilíbrio é estável dentro dos limites dessa região: se perturbado, o sistema retornará ao equilíbrio e permanecerá indefinidamente nele, caso não ocorra outra perturbação. O algoritmo PPD aceita apenas comunidades com esse tipo de atrator. Em (b), embora o sistema também entre numa espiral para o interior, a partir de um dado momento ele atinge uma órbita cíclica, e permanece oscilando indefinidamente conforme um ciclo limite. Em (c), o atrator é caótico (também denominado atrator estranho). Quando a dinâmica é caótica, a órbita do sistema não intercepta qualquer valor prévio, o que significa que, para um intervalo infinito de tempo, o atrator conterá combinações infinitas de valores, assumindo uma estrutura fractal (Gleick 1989). O aparente cruzamento das curvas na órbita em (c) deve-se ao fato de que o gráfico mostrado é uma projeção em duas dimensões de uma órbita de quatro dimensões (como mencionado acima, o sistema modelado contém quatro espécies). Se visualizada num espaço de fase de quatro dimensões, a órbita não apresentaria interseções. Embora o algoritmo PPD não aceite comunidades com as características de (b) e (c), é possível a coexistência de espécies mesmo seguindo atratores estranhos, de ciclo-limite ou quaisquer outros: basta que a órbita do sistema não atinja valor nulo ou tenda ao infinito para qualquer uma das espécies.

Em cima desse último fato, foi desenvolvido um novo algoritmo para a definição das comunidades pós-invasão nos modelos de assembleia, baseado no critério matemático de permanência (Law & Morton 1996). Morton *et al.* (1996) denominaram o novo algoritmo de PB (*permanence-based*). Um sistema dinâmico é permanente se as densidades de todas as espécies assumem somente valores finitos e positivos sempre que iniciam com valores também finitos e positivos. Em outras palavras, existe uma borda que define um volume contínuo no espaço de fase R_+^s , que repele para dentro qualquer trajetória que inicie no seu interior. A permanência de um sistema é o melhor critério para definir a coexistência de uma composição de espécies, uma vez que ela garante que as densidades das mesmas serão sempre positivas e com crescimento limitado, não importando o tipo de atrator envolvido. Este pode ser um ponto de equilíbrio, ciclos de qualquer natureza ou até mesmo caótico. Uma questão interessante envolve os sistemas caóticos. Eles se caracterizam por serem hipersensíveis às condições iniciais (Gleick 1989). Isso quer dizer que as dinâmicas de populações caóticas, com parâmetros demográficos idênticos, mas com diferenças ínfimas de densidades iniciais, tenderão a divergir rapidamente em padrões temporais de densidades completamente diferentes. Em face de tal sensibilidade, seria de se esperar que o destino de uma comunidade recém invadida dependa fortemente das densidades no momento da entrada da colonizadora, caso algumas das espécies tenham dinâmica caótica. De fato, se fôssemos simular explicitamente a dinâmica por meio da integração numérica das equações, certamente observaríamos tal

nível de dependência. Neste caso, os valores exatos das densidades seriam importantes. Contudo, se uma comunidade é permanente, os valores exatos não têm a mesma importância: basta que eles sejam sempre positivos. Como a sensibilidade de um sistema permanente influencia apenas as magnitudes das densidades, e não a composição, então o algoritmo baseado em permanência não é afetado pela complexidade inerente aos sistemas caóticos.

Existe um conjunto de ferramentas matemáticas próprio para definir se um sistema é permanente. Para equações do tipo Lotka-Volterra, basta que se verifiquem duas condições: (i) o sistema é dissipativo e (ii) a função produtória:

$$P(\mathbf{N}) = \prod_{i=1}^S N_i^{h_i} \quad \text{para algum } h_i > 0 \quad (9)$$

é uma função de Lyapunov média. Ela será uma função de Lyapunov se a sua derivada com respeito ao tempo for maior que zero, em todos os pontos próximos da borda:

$$\prod_{i=1}^S N_i^{h_i} \sum_{i=1}^S f_i \cdot h_i > 0 \quad \text{onde } f_i = b_i + \sum_{j=1}^S a_{ij} N_j \quad (10)$$

Tais condições garantem que as densidades estarão crescendo para longe da borda, no sentido positivo, com o passar do tempo. É impraticável conferir a condição expressa na equação (10) para todos os pontos nas imediações de uma borda, num sistema com mais de três espécies (Law & Morton 1996). Contudo, para equações de Lotka-Volterra, basta que $P(\mathbf{N})$ seja uma função de Lyapunov média, ou seja, que ela cresça em

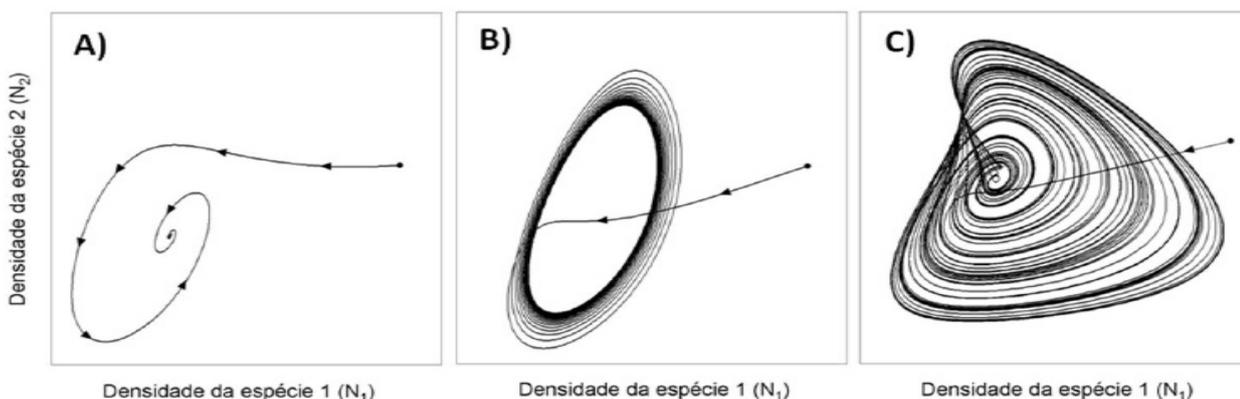


Figura 2. Planos de fase mostrando três tipos de atratores dinâmicos. (A) o atrator é um ponto de equilíbrio; (B) ciclo limite; (C) atrator estranho (caótico).

Figure 2. Phase plane showing three kinds of dynamical attractors. (A) the attractor is an equilibrium point; (B) limit cycle; (C) strange attractor (chaotic).

média ao longo do tempo nas proximidades da borda. A vantagem do sistema de Lotka-Volterra consiste no fato de que a média em longo prazo da trajetória das densidades tende a um ponto, que também é um ponto de equilíbrio do sistema dinâmico. Assim, para acessar o comportamento temporal médio do sistema, basta verificar a condição (10) no referido ponto, contido no interior do espaço de fase S-dimensional definido pela borda (Law & Morton 1996).

Para entender quando um sistema é dissipativo (condição (i) logo acima), imaginemos um conjunto contínuo de densidades iniciais para as variáveis. Este conjunto pode ser uma superfície, no caso de um sistema bidimensional (2 espécies) ou um volume, no caso de três ou mais dimensões. Cada ponto nesse conjunto vai evoluir para um novo ponto, decorrido um intervalo de tempo. Assim, após tal intervalo, teremos um novo conjunto de densidades. Se chamarmos o volume de densidades no instante inicial de $V(0)$, e o volume ocupado um instante depois de $V(1)$, diremos que um sistema dinâmico será dissipativo se $V(1) < V(0)$. A Figura 3 ilustra o caso para um sistema bidimensional.

De uma forma geral, para tempo contínuo, um sistema será dissipativo se atender à seguinte condição (Monteiro 2006):

$$\frac{dV}{dt} < 0 \tag{11}$$

Se, por outro lado, a derivada acima for igual a zero, significa que os volumes se mantêm constantes no tempo, e o sistema é dito conservativo. No caso de uma derivada positiva, o sistema é expansivo (Monteiro 2006). O fato de um sistema ser dissipativo implica que as densidades das espécies não possam se afastar em direção ao infinito. No caso do sistema de Lotka-Volterra normalmente empregado em modelos de assembléia, esta condição é satisfeita, pois as espécies consideradas basais tem crescimento dependente de densidade, com uma capacidade suporte implícita, e além disso o crescimento de todas as outras espécies dependem, em última instância, da densidade das basais (Law & Morton 1996).

Depois de verificar se uma espécie introduzida é capaz de crescer em baixa densidade, o algoritmo PB procede verificando se o sistema aumentado (todas as espécies residentes mais a potencial colonizadora) é permanente. Caso seja, a comunidade é aceita, e um novo ciclo de introdução é iniciado. Caso não seja, testam-se todos os subconjuntos de espécies quanto à sua permanência, e quanto à possibilidade de invasão por qualquer outra espécie, pertencente à comunidade aumentada, mas não pertencente ao referido resistentes alternativas, e a sensibilidade ao histórico de colonizações são dois exemplos. Contudo, deve-se levar em conta que os algoritmos possuem também pressupostos em comum. Lockwood *et al.* (1997) demonstraram que a taxa de imigração é um fator-chave para definir o destino de uma comunidade. Eles simularam numericamente o desenvolvimento das

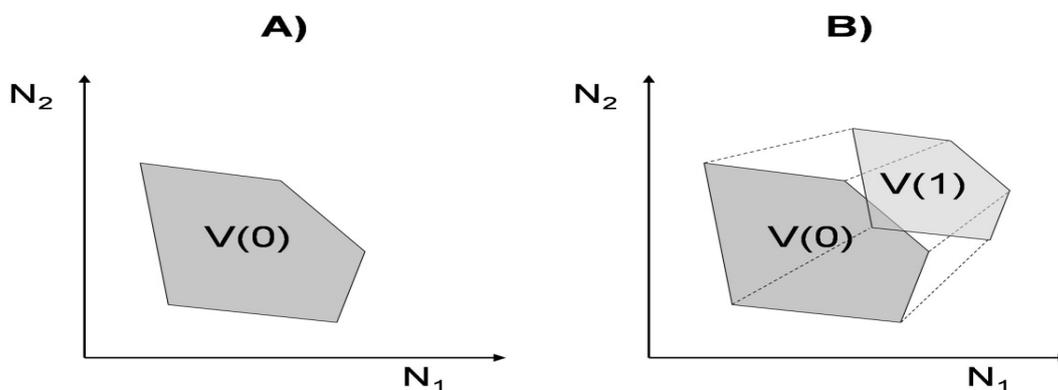


Figura 3. (A) A superfície cinza $V(0)$ representa um conjunto hipotético de densidades iniciais de duas espécies (tempo $t = 0$). Em (B) mostra-se a sobreposição deste mesmo conjunto com o conjunto resultante da dinâmica após um intervalo de tempo ($V(1)$). A passagem do tempo está representada pelas linhas tracejadas. O segundo conjunto, mais claro, tem menor superfície do que o conjunto inicial, condição esta que caracteriza um sistema dissipativo.

Figure 3. (A) The gray surface $V(0)$ represents a hypothetical set of initial densities of two species (time $t = 0$). In (B) it is presented the superposition of this same set with that resulting from the dynamics after a given time interval ($V(1)$). The time passing is represented by the dashed lines. The second and lighter set have a smaller surface, which is a condition characterizing a dissipative system

subconjunto. Ou seja, para uma comunidade ser aceita, ela deve ser permanente e resistente à invasão por qualquer outra espécie da comunidade prévia. Um subconjunto de espécies com essa característica é chamado *subsistema atraente* (Law & Morton 1996). Nos casos em que não é possível determinar a comunidade resultante pelos métodos acima descritos (quando, por exemplo, o número de subsistemas atraentes for maior que 1), a determinação é feita por meio de integração numérica, ou seja, simulando-se a dinâmica explicitamente ao longo do tempo. A razão de não se expandir o uso desta última alternativa, para todo o processo de assembléia, é a sua demanda computacional. Simular um grande número de experimentos de assembléia por integração numérica seria muito menos viável em termos do tempo gasto para sua realização.

Dos trabalhos feitos com o algoritmo PB, emergem alguns resultados importantes (Morton *et al.* 1996, Morton & Law 1997):

1. O número de comunidades resistentes alternativas tende a ser bem menor do que era anteriormente predito pelo algoritmo PPD;
2. Quando o *pool* de colonizadores é maior, a comunidade demora mais a atingir um estado resistente. Isso significa que em regiões muito biodiversas, como muitos dos biomas tropicais, dificilmente veríamos comunidades locais com composição resistente. Tudo isso dependerá da magnitude da riqueza em comparação à frequência e intensidade de distúrbios, que atuam no sentido de afastar as populações locais de sua trajetória para um estado de equilíbrio resistente (Huston 1979). Regiões muito ricas, que propiciam muitas possibilidades de colonizadores, só produziriam comunidades locais resistentes caso a frequência e/ou intensidade de distúrbios seja muito baixa.
3. Em alguns casos, forma-se não um estado resistente, mas um ciclo resistente de estados. Imagine que, num dado momento de sua formação, a comunidade seja composta pelo conjunto de seis espécies {A, B, C, D, E, F}. Após a chegada e estabelecimento da espécie G, ocorre a extinção de A, e ela assume o estado {B, C, D, E, F, G}. Suponha que esta comunidade seja ainda susceptível a modificações apenas pela chegada da espécie H, que por sua vez extingue G, levando-a a {B, C, D, E, F, H}. Se a partir daí, a espécie A for capaz de invadir novamente e extinguir a espécie H,

comunidade retornará ao seu estado prévio {A, B, C, D, E, F}, permanecendo neste ciclo indefinidamente.

4. Ocorre saturação em dois níveis, o da riqueza local, ao longo do processo sucessional e o da riqueza final, com relação a um gradiente de riqueza do *pool* de colonizadores (Figura 4).

5. Uma comunidade resultante, embora resistente a invasões, pode não ser reproduzida pela colonização seqüencial apenas de suas espécies presentes: em alguns casos, para se chegar a uma dada composição, é necessária a colonização de espécies intermediárias, que acabam se extinguindo, mas que propiciam a entrada definitiva das colonizadoras finais. Tal resultado é um suporte teórico para o modelo de facilitação na sucessão ecológica (Connell & Slatyer 1977).

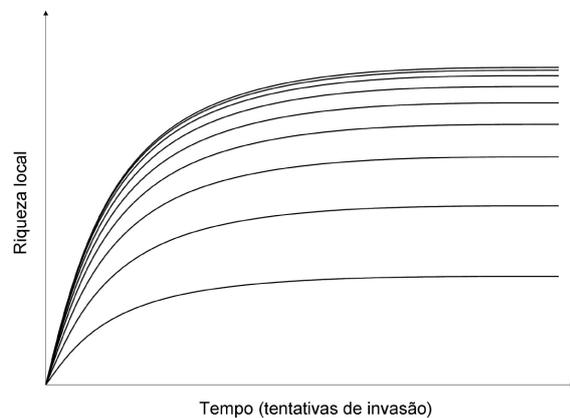


Figura 4. Padrão de acúmulo de espécies ao longo do tempo num modelo de assembléia (Morton & Law 1997). Em cada curva, é observada a tendência para saturação: a riqueza pára de crescer a partir de um determinado momento, atingindo um valor final por tempo indefinido. O efeito da riqueza regional está implícito nas diferentes curvas: da curva inferior à curva superior, estão representados aumentos na riqueza regional (valores não mostrados), em intervalos regulares. Aumentos sucessivos da riqueza regional produzem efeitos cada vez menores sobre a riqueza final de espécies na comunidade local.

Figure 4. Pattern of species accumulation along time in an assembly model (Morton & Law 1997). In each curve, it is observed the trend for saturation: the richness stop increasing from a given moment, reaching a final value for indefinite time. The effect of regional richness is implicit on the different curves: from the lower to the upper curve, it is represented increasing regional richness (values not shown), in regular intervals. Successive higher regional richness produce higher final local community richness, but at a decreasing rate.

INVESTIGANDO OS PRESSUPOSTOS: TAXAS DE IMIGRAÇÃO

A despeito das diferenças entre os algoritmos PPD e PB, algumas conclusões importantes permanecem comuns aos dois. A formação de composições

comunidades, representadas por sistemas de Lotka-Volterra, manipulando os níveis de imigração. No caso do citado trabalho, a existência de computadores mais eficientes permitiu o uso de integração numérica para todas as simulações. Ao simularem a formação de comunidades sob uma baixa taxa de imigração (1 espécie a cada 100 anos), padrões similares aos obtidos pelos algoritmos anteriores foram obtidos: ao fim das simulações, um ou mais estados resistentes eram alcançados. O tempo adotado, segundo os autores, era suficiente para que a dinâmica da comunidade atingisse um ponto de equilíbrio, caso este existisse. Assim, pode-se considerar essa escala de tempo similar à adotada pelos algoritmos PPD e PB, embora, nestes últimos, o tempo fosse implícito e não necessariamente idêntico entre invasões. Ao aumentarem a taxa (1 espécie por ano), o resultado mudou drasticamente: nenhum estado resistente é mais obtido, ocorrendo substituições de espécies ao longo de todo o processo de assembleia. Sob baixa taxa, cerca de 65% das espécies do *pool* externo conseguem se estabelecer em pelo menos alguma das composições resistentes alternativas, e tais composições diferem razoavelmente entre si. Sob alta taxa, 93% das espécies conseguem se estabelecer ao menos por um período, e as composições observadas entre simulações foram bem parecidas em média.

Curiosamente, o grupo de espécies mais bem sucedido sob altas taxas de imigração é bem diferente daquele resultante sob baixas taxas. Esperava-se que, mesmo mudando-se as taxas de imigração, existisse um grupo mais apto de espécies que deveria ser encontrado com mais frequência em ambos cenários. Contudo, isso não ocorreu. Os autores denominaram o fenômeno de ‘efeito 1066’, referindo-se à conquista normanda da Inglaterra no ano de 1066 (Lockwood *et al.* 1997). A Inglaterra, já uma potência na época, dificilmente seria derrotada por uma única tentativa de invasão. Contudo, uma série de acontecimentos naquele ano, como mudança de rei e outras tentativas de invasões, enfraqueceram a defesa inglesa, culminando na derrota do seu exército. O mesmo parece ocorrer com espécies simuladas em Lockwood *et al.* (1997): espécies pertencentes a composições resistentes, embora imbatíveis quando ocorrem poucas tentativas de invasão, são facilmente substituídas sob frequentes invasões. Essa possibilidade teórica insere um novo cenário para a coexistência regional de espécies:

comunidades locais com altas taxas de dispersão, razoavelmente homogêneas espacialmente, mas inconstantes e com segregação predominantemente temporal entre espécies; em contraposição a comunidades locais razoavelmente isoladas, entre as quais muitas espécies se segregam espacialmente em combinações alternativas razoavelmente persistentes (Lockwood *et al.* 1997). Segundo os autores, a alta taxa de migração poderia funcionar como um eixo adicional de nicho para algumas espécies, que de outra forma seriam excluídas, mas que tem sua vez em metacomunidades nas quais as espécies podem se revezar no tempo.

As simulações numéricas de Lockwood *et al.* (1997) reforçam e foram inspiradas na visão minimalista de Luh & Pimm (1993). Segundo esta visão, todas as trajetórias possíveis de mudança em uma comunidade, de um *pool* regional com S espécies, podem ser delimitadas por um hipercubo S -dimensional, cujos vértices representam as composições de espécies e cujas arestas representam as transições entre composições vizinhas (Figura 5). Por composições vizinhas entendem-se aquelas que diferem quanto à presença/ausência de apenas uma espécie. O hipercubo foi denominado pelos autores de ‘grafo de transição da comunidade’. Por exemplo, em um conjunto de apenas duas espécies, A e B , existem quatro composições possíveis: $\{\emptyset\}$, $\{A\}$, $\{B\}$ e $\{A,B\}$. A primeira composição representa uma comunidade local vazia, o que pode ocorrer após um distúrbio. Com três espécies, adicionando-se a espécie C , passa-se a ter oito possíveis composições $\{\emptyset\}$, $\{A\}$, $\{B\}$, $\{C\}$, $\{A,B\}$, $\{A,C\}$, $\{B,C\}$ e $\{A,B,C\}$. A Figura 5 fornece exemplos de configurações possíveis. Em (a), é mostrado um grafo de transição para um *pool* regional de duas espécies, A e B , configurando duas dimensões ($S = 2$). Cada vértice no grafo representa uma composição local de espécies, e cada aresta (seta), a transição unidirecional entre duas composições, pela perda ou ganho de apenas uma espécie por vez. No caso exemplificado, a ausência completa de espécies (vértice esquerdo de baixo) pode dar origem a duas novas composições: ou A invade a comunidade, ou B invade a comunidade. Tanto a composição $\{A\}$ quanto a composição $\{B\}$ são estados resistentes alternativos, pois cada uma possui as duas transições possíveis apontando no seu sentido, o que significa que as duas espécies jamais coexistirão localmente

nesse sistema. Tal caso é bem ilustrativo das restrições impostas por competição interespecífica entre duas espécies. Um sistema com três espécies necessita de uma dimensão a mais para ser representado (três dimensões, $S = 3$), configurando um cubo, conforme mostrado em (b). Nesse caso, existem $2^3 = 8$ possíveis composições das espécies A, B e C, e apenas duas delas são resistentes: $\{A,C\}$ e $\{B,C\}$ (estados alternativos). Para quatro espécies ($S = 4$), como não nos interessam os volumes propriamente ditos, ainda é possível representar graficamente as quatro dimensões por meio de um hipercubo, de acordo com (c). As arestas negras delimitam o mesmo sistema de três espécies mostrado em (b). A adição da espécie D se dá pela formação de um cubo externo, mostrado em cinza. As setas cinza pontilhadas representam as transições em que D é incorporada ou perdida pela comunidade, e as setas cinza contínuas representam as transições entre todas as composições que contêm a espécie D. É importante salientar que, embora as setas pontilhadas apareçam oblíquas na ilustração, elas são ortogonais às demais, no sentido de uma quarta dimensão. A obliquidade das setas pontilhadas deve-se à limitação de se representar em três dimensões um sistema quadridimensional. No sistema exemplificado, coincidentemente existem também duas composições resistentes alternativas: $\{B,C\}$ e $\{A,C,D\}$. Como regra geral, para o total regional de S espécies, serão possíveis 2^S composições (cada espécie pode assumir 2 estados: presente ou ausente), $S2^{S-1}$ transições e $2^{S2^{S-1}}$ grafos de transição (existem 2 sentidos possíveis para cada transição). Os modelos dinâmicos prévios simulam o processo de assembléia

por meio da adição de uma espécie por vez. Mesmo que possam ocorrer cascatas de extinção após uma invasão, é razoável supormos que as extinções se dão de forma seqüencial. Seguindo esta linha, se pensarmos no processo de assembléia ocorrendo apenas pela modificação na presença/ausência de uma espécie por vez, as transições de estados na comunidade poderão ser bem representadas por setas perpendiculares, indicando a perda ou ganho no sentido de uma única dimensão. Além disso, presume-se que as transições sejam unidirecionais.

Neste panorama de transições perpendiculares e unidirecionais, Luh & Pimm (1993) investigaram como se dariam os processos de assembléia, quantificando a distribuição estatística de estados resistentes alternativos, a dificuldade para que estes sejam atingidos, a plausibilidade e comprimento de ciclos permanentes, dentre outras propriedades gerais. Nos grafos, cada composição tem como vizinhas outras S composições. Em um modelo de grafo puramente aleatório, em que cada um dos 2 possíveis sentidos de cada transição é escolhido ao acaso com probabilidade igual a $\frac{1}{2}$, ou 50%, a chance de que uma dada composição seja resistente será de $1/2^S$ (cada uma das S setas deverão apontar no sentido da referida composição) e a frequência de estados resistentes alternativos segue aproximadamente uma distribuição de Poisson (Lockwood *et al.* 1997). Dessa forma, dentre as 2^S possíveis composições, o número esperado de estados resistentes deve ser 1 (Luh & Pimm 1993). Noutro modelo de grafo, os autores incorporam restrições mais biológicas: a cada composição é aferido um valor, que representaria a

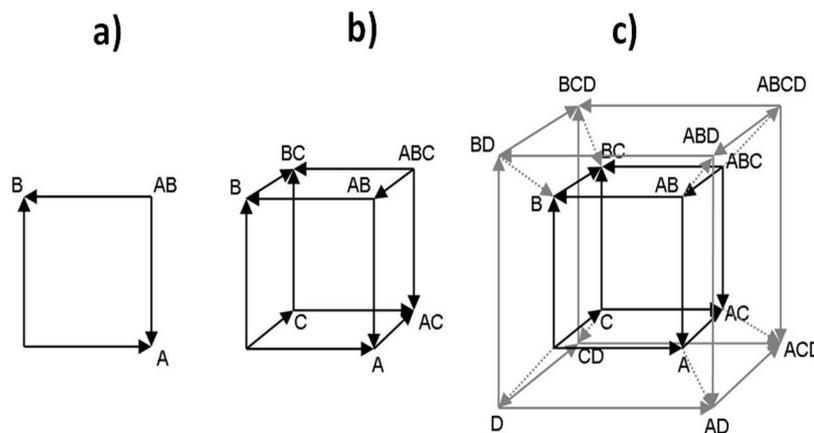


Figura 5. Grafos de transição da comunidade, para *pools* regionais de duas espécies (a), três espécies (b) e quatro espécies (c). Os vértices representam composições de espécies (cujas identificações são dadas pelas letras de A a D), e as setas representam possíveis transições.

Figure 5. Community transition graphs, for regional pools with two species (a), three species (b), and four species (c). The vertices represent the composition of species (whose identifications are given by letters from A to D), and the arrows represent possible transitions.

sua plausibilidade e a qualidade de ajuste entre as espécies. As transições neste modelo devem ocorrer sempre no sentido do menor para o maior valor, como em uma escalada morro acima. Esse modelo é análogo à paisagem adaptativa idealizada por Wright (1932): o processo de assembléia em uma comunidade ocorreria seguindo os mesmos moldes do processo evolutivo em uma população, mudando de composições menos favoráveis (menores valores, análogos ao *fitness*) para mais favoráveis. Da mesma forma que numa paisagem adaptativa, a comunidade poderá ficar presa em um pico local, o que caracteriza uma composição resistente. Como os valores de *fitness* foram atribuídos ao acaso entre as composições neste grafo de paisagem adaptativa, é esperada a ocorrência de muitos picos, conforme o predito numa paisagem altamente ‘enrugada’ (Kauffman 1993). Esta paisagem enrugada configura um cenário de forte dependência mútua entre as possíveis situações, presença ou ausência, das espécies na comunidade, o que corresponderia à preponderância de efeitos epistáticos, em analogia ao contexto genético populacional. Dessa forma, aumentando-se a riqueza de espécies, aumenta-se rapidamente o número total de estados resistentes alternativos (vários picos locais), bem como o de estados resistentes não atingíveis a partir de uma comunidade vazia (Luh & Pimm 1993), assim como a chance de que o estado final da comunidade não corresponda ao estado ótimo (pico global). Um das falhas do modelo de paisagem adaptativa é que ele não prevê a ocorrência de ciclos permanentes de estados, previstos pelos modelos explicitamente dinâmicos usando o algoritmo PB (Morton & Law 1997). Isso se deve ao fato de que as transições no modelo de paisagem se dão monotonicamente, sempre do menor para o maior valor. Se, por outro lado, permitirmos que a própria escala de valores atribuídos às composições seja circular, ligando os seus extremos e forçando a transição do maior valor para o menor valor, é possível que ocorram ciclos nos grafos de assembléia. Resta saber qual seria o significado de tal circularidade numa paisagem adaptativa.

Voltando ao pressuposto de imigração investigado por Lockwood *et al.* (1997), o grafo de transição da comunidade prevê qualitativamente a mesma conclusão: taxas altas de imigração previnem a formação de estados resistentes. Grafos apenas com

transições unidirecionais e perpendiculares, como mostrados na Figura 5, pressupõem a entrada ou saída de uma espécie por vez, entre uma composição e outra. Se permitirmos entradas de múltiplas espécies, as transições se dariam pelas diagonais, não mais pelas arestas do hipercubo. Por exemplo, na Figura 5(b), a entrada múltipla das espécies A e B em uma comunidade vazia seria representada por uma seta ligando diretamente a composição vazia, no vértice frontal inferior esquerdo, à composição {A,B}. Esta seta corresponderia a uma diagonal do quadrado frontal do cubo. Muitas outras transições diagonais são possíveis, considerando-se que podemos adicionar/excluir de 1 a S espécies por vez. Dessa forma, uma dada composição de espécies poderá estar ligada diretamente a até $2^S - 1$ transições, um número muito maior do que as S transições perpendiculares características do cenário de baixa taxa de imigração (Lockwood *et al.* 1997). Como consequência, a chance de que a referida composição seja resistente diminui para $1/2^{(2^S-1)}$, suficientemente pequena para que comunidades razoavelmente ricas, com altas taxas de imigração, não exibam estados resistentes.

DIVERSIDADE DE MODELOS, DIVERSIDADE DE QUESTÕES

Os modelos apresentados até então possuem diferenças importantes, no que diz respeito ao algoritmo de determinação das comunidades pós-invasões, no tamanho e na estruturação trófica do *pool* regional de espécies e nas taxas de imigração. Contudo, são muito similares se vistos dentro da grande amplitude de possibilidades da modelagem de sistemas biológicos. Se utilizarmos um conceito mais amplo do processo de assembléia, tratando-o como a trajetória temporal de uma comunidade dada pelo saldo entre a entrada (imigração ou especiação) e saída (extinção) de espécies, incorporamos uma grande diversidade de modelos. Nesses modelos, o processo de assembléia pode se iniciar com uma comunidade vazia, ou com um número arbitrariamente definido de espécies, podendo até mesmo se empobrecer ao longo do tempo. O que importa aqui é que a riqueza e composição de espécies sejam variáveis-resposta. A Figura 6 apresenta uma amostra de referências contendo modelos que se encaixam dentro dessa definição mais ampla, mas que se distinguem em oito

categorias conforme três critérios aqui delimitados: (i) entrada de espécies, que se refere à forma como as espécies são adicionadas sequencialmente nas comunidades, podendo ser por imigração de um *pool* externo já existente, ou por evolução, que implica na criação de espécies a partir de alguma espécie já presente na comunidade, cujas características da espécie ‘filha’ tendem a ser mais similares à espécie ‘mãe’; (ii) representação, que diz respeito aos objetos explicitamente representados no modelo: nos casos mais simples, as populações das espécies não são estruturadas, descartando-se diferenças intrapopulacionais, e a abundância das espécies é modelada por variáveis de estado (biomassa ou densidade populacional); em casos mais complexos, as populações têm seus componentes explicitamente representados, podendo ser agentes análogos a indivíduos (modelos baseados em agentes) ou indivíduos com ciclo de vida simulado em algum detalhe (modelos baseados no indivíduo) (DeAngelis & Mooij 2005, Giacomini 2007a); (iii) diferenças bionômicas entre espécies, inexistentes em modelos neutros, mas presentes e importantes na maioria dos modelos apresentados, que são coletivamente incluídos na categoria de modelos de nicho (pois assume-se que diferenças bionômicas implicam em diferenças de nicho ecológico). Mesmo que o conceito de nicho não seja explicitamente abordado no modelo, convencionou-se utilizá-lo em oposição ao conceito de neutralidade, quando se comparam teorias que dependem de diferenças bionômicas com teorias que não dependem dessas diferenças entre espécies (Tilman 2004, Adler *et al.* 2007). Em uma visão inicial, o modelo de Lotka-Volterra parece não incorporar os nichos das espécies. Mas o conceito moderno de nicho (Chase & Leibold 2003) preconiza que o nicho de uma espécie deve ser composto não apenas pelas tolerâncias da espécie (versão de nicho clássica de Hutchinson (1957)), mas também pelos impactos relativos que ela causa nos recursos, predadores e nas condições do meio em que vive. Ignorando as condições abióticas, o que determina o padrão de impactos de cada espécie sobre si mesma e sobre as outras são as intensidades e direções das interações intra e interespecíficas. Nesse sentido, não é incorreto afirmar que o modelo de Lotka-Volterra incorpore diferenças de nicho. No modelo, cada espécie pode interagir de forma diferente, possuindo coeficientes

de interação com diferentes sinais e magnitudes. Não faria sentido existirem tais diferenças se as espécies não diferissem entre si quanto às suas características biológicas, ecológicas, ou evolutivas.

Os modelos mais tradicionais, discutidos nas seções anteriores, enquadram-se dentro de apenas uma das oito classificações: são modelos de variáveis de estado, que incorporam diferenças entre espécies (diferenças de nicho) e modelam a sua entrada por meio da imigração de um *pool* externo. Os modelos de assembléia baseados em variáveis de estado, como os de Lotka-Volterra, representam as densidades e/ou biomassas de cada espécie por um único valor, que varia ao longo tempo, ignorando diferenças intraespecíficas (modelos dinâmicos não estruturados). É esse o caso de muitos outros modelos desenvolvidos recentemente, mas que se diferenciam dos anteriores por modelar o desenvolvimento da comunidade por um processo evolutivo. Por exemplo, no modelo Webworld (Caldarelli *et al.* 1998), aperfeiçoado por Drossel *et al.* (2001), existem duas escalas temporais: (i) uma evolutiva e estocástica, na qual as espécies presentes na comunidade dão origem a novas espécies e (ii) uma escala ecológica, na qual ocorre a dinâmica das populações, modelada deterministicamente (Drossel *et al.* 2001). Cada espécie possui um número fixo L de características, dentre um universo de K possíveis características, que serviriam para representar a sua bionomia, agregando de forma abstrata os componentes morfológicos e comportamentais que seriam relevantes para a definição das interações (Powell & McKane 2009). Em suas simulações, os autores usaram $L = 10$ e $K = 500$ (Drossel *et al.* 2001). A intensidade com que duas espécies interagem depende da sobreposição das suas características, inicialmente determinadas ao acaso. Um evento de especiação ocorre pelo sorteio de uma espécie presente na comunidade, e pela mudança ao acaso em uma das características dessa espécie, em apenas um de seus indivíduos (especiação pontual), que representará a nova espécie. Como a mudança ocorre em apenas uma das características por vez, as espécies que entram na comunidade tendem a ser similares às suas ancestrais, configurando o processo lento e gradual de mudança na estrutura das interações na comunidade. Essa é a principal diferença com relação aos modelos com imigração, nos quais a bionomia de uma espécie imigrante (representada

| | | Entrada de espécies | | | |
|---------------|-----------------------------------|--|--|-----------------------|--------|
| | | Imigração | Evolução | | |
| Representação | Variáveis de estado | Post & Pimm (1983), Drake (1990b), Law & Morton (1996), Morton <i>et al.</i> (1996), Morton & Law (1997), Lockwood <i>et al.</i> (1997), Kokkoris <i>et al.</i> (1999), Hewitt & Huxel (2002), Montoya & Solé (2003), Lewis & Law (2007), Powell & McKane (2009) | Caldarelli <i>et al.</i> (1998), Drossel <i>et al.</i> (2001, 2004), Quince <i>et al.</i> (2005), Loeuille & Loreau (2005, 2006), Yoshida (2003, 2006), Lewis & Law (2007), Powell & McKane (2009) | Diferenças bionômicas | Nicho |
| | | Sale (1977), Hubbell (1997, 2001) | Hubbell (1997, 2001) | | Neutro |
| | Baseados em agentes ou indivíduos | Hraber <i>et al.</i> (1997), Chave <i>et al.</i> (2002), Tilman (2004), Giacomini <i>et al.</i> (2009) | Ray (1992, 1994), Hraber & Milne (1997), Christensen <i>et al.</i> (2002), Hall <i>et al.</i> (2002), Anderson & Jensen (2005), Bell (2007) | | Nicho |
| | | Bell (2000, 2001), Chave <i>et al.</i> (2002) | Chave <i>et al.</i> (2002), Anderson & Jensen (2005) | | Neutro |

Figura 6. Referências de publicações que analisam modelos de assembléia, classificados conforme três critérios: (i) forma de entrada de espécies; (ii) forma de representação e (iii) presença (nicho) ou ausência (neutro) de diferenças bionômicas entre espécies.

Figure 6. References of publications which analyze assembly models, categorized according to three criteria: (i) mode of species entrance; (ii) mode of representation and (iii) presence (niche) or absence (neutral) of bionomical differences among species.

pelos seus coeficientes demográficos e de interação) não está correlacionada à composição de espécies residentes. Loeuille & Loreau (2005, 2006) e Yoshida (2003, 2006) usam abordagens evolutivas similares a do modelo Webworld, embora se diferenciem pela definição explícita de uma única característica determinante das interações, o tamanho corporal.

Uma forma intermediária de representação é a usada por modelos estruturados, normalmente por idade ou por tamanho, que introduzem diferenças intraespecíficas na forma de classes discretas, ou na forma de distribuições contínuas de alguma característica bionômica. Exemplos são os modelos de transição matricial (Caswell 1989, Case 1999, Gotelli 2007) e modelos fisiologicamente estruturados (Persson *et al.* 1998, de Roos & Persson 2001), embora até o momento da presente revisão não tenham sido notados modelos deste tipo que incorporam o processo

de assembléia na criação de comunidades. No extremo de maior grau de complexidade, estão os modelos que representam explicitamente os componentes de cada população, incorporando de forma mais natural e flexível as diferenças individuais (DeAngelis & Mooij 2005). Modelos baseados no indivíduo, definidos de forma mais rigorosa, representam explicitamente indivíduos cujo ciclo de vida apresenta um mínimo de detalhes, que vão além do simples nascimento, reprodução e morte (Uchmanski & Grimm 1996). Aqueles modelos cujos componentes populacionais são apenas análogos a organismos biológicos, não seguindo necessariamente restrições biológicas de história de vida, são ditos modelos baseados em agentes.

Exemplos do último tipo são os modelos derivados do modelo Echo (Holland 1992). Neles, cada indivíduo (ou agente) possui um grupo de elementos análogos

a cromossomos, contendo um número fixo de 'genes' que codificam interações potenciais com outros agentes. Dependendo da sobreposição adequada entre os alelos de um locus gênico de dois indivíduos, uma interação poderá ocorrer. Ao adicionar mutação e recombinação destes genes, esses modelos podem simular processos de seleção e diversificação *in silico*, ou seja, dentro de um ambiente virtual de computador (Hraber and Milne 1997, Recknagel 2003, Anderson & Jensen 2005). Outro exemplo é o modelo Tangled Nature (Christensen et al. 2002, Hall et al. 2002), que utiliza uma abordagem similar ao Webworld, mas ao invés da espécie, é o indivíduo que possui uma série de L atributos, cada um com dois valores possíveis: ± 1 . O indivíduo é assim caracterizado por sua posição no 'espaço' genotípico, dentre as 2^L configurações possíveis. Cada posição pode estar ligada a outra por uma interação, com uma probabilidade fixa, e com intensidade determinada por uma função estocástica. A capacidade reprodutiva dos indivíduos é influenciada por um saldo entre interações positivas e negativas.

Existe uma distinção importante entre os processos modelados pelos modelos evolutivos acima e os processos evolutivos biológicos: no primeiro caso, a espécie é definida unicamente pelo genótipo, e no segundo caso, não é apenas o genótipo que define a espécie, mas o histórico filogenético. Ou seja, em sistemas biológicos, duas linhagens podem convergir em suas características (embora exista uma probabilidade quase nula de que compartilhem exatamente o mesmo genótipo), mas continuam a ser duas linhagens filogeneticamente independentes na ausência de fluxo gênico entre elas. Ao contrário, nos modelos evolutivos acima, linhagens que converjam paralelamente para o mesmo genótipo durante o processo evolutivo passam a ser consideradas como a mesma 'espécie'. O que interessa nestes modelos não é a separação de espécies, mas a diversidade de genótipos que surge da dinâmica de interações. Embora apresentem diferenças marcantes com relação a sistemas biológicos, é assumido que tais sistemas se enquadram dentro de um conjunto mais geral, o de sistemas adaptativos complexos (*complex adaptive systems*, CAS) (Levin 1998, Railsback 2001, Leibold et al. 2005), e que certas propriedades comuns aos CAS determinam o que de relevante pode emergir das interações entre seus elementos constituintes (Levin 1998). Por este ponto de vista, os modelos acima podem ser apropriados para investigar padrões gerais

de evolução da complexidade em largas escalas temporais.

Se, por outro lado, o interesse é voltado para padrões observáveis de associação ecológica entre espécies (regras de assembléia), os modelos acima se tornam pouco úteis, pois os atributos dos componentes modelados possuem um significado demasiadamente abstrato, não possibilitando uma clara interpretação funcional. A análise de regras de assembléia é mais útil se voltada para características bionômicas das espécies, ao invés de simplesmente buscar associações taxonômicas significativas (McGill et al. 2006). Devido à sua rigidez matemática, os modelos de variáveis de estado são pouco propícios para a inclusão de um grande número de características bionômicas, normalmente se restringindo ao tamanho corporal (Giacomini 2007a). Modelos baseados no indivíduo, com orientação fenotípica, seriam as alternativas mais viáveis para esse tipo de investigação (DeAngelis & Mooij 2005, Giacomini et al. 2009). Um dos problemas é que, por simular o ciclo de vida e as interações entre indivíduos em detalhes, dificilmente um modelo deste tipo será capaz de gerar por um processo evolutivo lento comunidades maduras e complexas, e por isso a entrada de espécies nas comunidades ocorre por imigração. Por exemplo, Giacomini et al. (2009) modelam indivíduos explicitamente caracterizando-os por uma série de atributos fenotípicos: peso inicial, máximo e de maturação; intervalo e investimento reprodutivo; alocação em tecidos de reserva; grau de canibalismo; metabolismo, ingestão, movimentação e intensidade de forrageamento como funções alométricas do peso; dieta determinada pelas relações de comprimento entre indivíduos e recursos; dentre outras. A definição temporal para simular indivíduos com tais atributos não pode ser muito grosseira, uma vez que as diferenças relevantes entre indivíduos manifestam-se nas disputas por itens alimentares, e nas estratégias de uso dos tecidos de reserva (crescimento, reprodução ou reposição de perdas metabólicas). Dessa forma, ainda é computacionalmente impraticável modelar a evolução lenta de caracteres e da diversidade em comunidades de indivíduos usando uma unidade temporal tão refinada como, por exemplo, o dia ou a semana. Para formar as comunidades, o modelo proposto por Giacomini et al. (2009) gera espécies por meio de um processo de Monte Carlo: cada

espécie possui uma combinação única de caracteres, com valores retirados de distribuições probabilísticas, sendo então introduzida na comunidade em quantidade definida de propágulos. Como os caracteres são contínuos, o *pool* de espécies é infinito. Não se pode falar em evolução nesse caso por dois motivos: (i) a entrada de novas espécies é muito rápida se comparada ao seu tempo de geração e (ii) os atributos das espécies introduzidas não são correlacionados aos das espécies residentes. Ainda assim, esse processo de imigração permite investigar como os caracteres bionômicos são selecionados de modo a se ajustar e permitir a viabilidade e coexistência das espécies no ambiente simulado (Giacomini et al. 2009).

A incorporação explícita de diferenças bionômicas é importante para explicar padrões de interações, principalmente tróficas, e de associações entre espécies e habitats (Tilman 2004, Holyoak *et al.* 2005a). Contudo, o que a teoria mais recente tem demonstrado é que tais diferenças não parecem necessárias para explicar padrões ainda mais gerais, como as distribuições de abundâncias, as relações espécie-área e a complementaridade espacial na composição (diversidade beta) (Bell 2001, Hubbell 2001). Tais padrões são indiferentes às identidades das espécies, e por isso podem muito bem ser modelados por processos neutros. Um modelo é dito neutro quando assume igualdade dos indivíduos na comunidade, seja numa mesma espécie ou entre espécies (Chave 2004, Cassemiro & Padiál 2008). Embora o senso comum e a experiência com o meio natural nos forcem a aceitar que as espécies apresentem diferenças significativas, é bem possível que algumas diferenças sejam neutras para alguns processos ecológicos, do mesmo modo que determinados alelos de um gene, não influenciando o *fitness* de seus portadores, são considerados neutros e tem suas flutuações de frequência inteiramente dirigidas por processos estocásticos como a deriva genética (Caswell 1976). A analogia entre espécies e alelos não é casual: os modelos neutros da genética serviram de inspiração para o aparecimento (tardio) de modelos neutros na ecologia (Caswell 1976, Hubbell 2001). Não foi sem motivo que, ao processo estocástico de flutuação espaço-temporal nas abundâncias relativas de espécies neutras (análogas aos alelos), Hubbell (2001) deu o nome de deriva ecológica. Vários modelos ecológicos neutros desenvolvidos até o

momento simulam explicitamente a deriva ecológica no espaço e no tempo, modelando as comunidades como um resultado do saldo entre as taxas de entrada de espécies (por especiação, imigração ou ambos) e as taxas de perda de espécies (extinção e/ou emigração), e por isso foram aqui incluídos também como modelos de assembléia.

INVESTIGANDO PROPRIEDADES EMERGENTES: O PROCESSO DE ASSEMBLÉIA COMO UM FILTRO DINÂMICO

Em muitos dos modelos clássicos de dinâmica de comunidades, a estrutura de interações entre espécies é imposta como tratamento experimental (May 1973, Pimm & Lawton 1977, 1978, Pimm 1980, 1982, Holt *et al.* 1994, McCann *et al.* 1998). Por exemplo, para testar a hipótese de que o comprimento de cadeia trófica numa comunidade é limitado por restrições dinâmicas, Pimm & Lawton (1977) avaliaram a estabilidade de comunidades Lotka-Volterra com diferentes comprimentos de cadeia. A estabilidade entra como variável resposta e o comprimento de cadeia, como variável explanatória na análise. Simularam seis topologias simples com apenas quatro espécies, cada topologia com um comprimento de cadeia definido e representada por um grande número de comunidades variando aleatoriamente apenas nas intensidades de interação. Demonstraram que as topologias com maior comprimento de cadeia tendem a ser mais instáveis, o que deu suporte à sua predição. O mesmo vale para grande parte das análises teóricas sobre relações entre complexidade e estabilidade (May 1973, Pimm 1984, McCann 2000, Jansen & Kokkoris 2003). A receita básica é criar comunidades com configurações de interações (topologias) pré-determinadas, atribuir valores aleatórios para as intensidades, integrá-las em sistemas de equações dinâmicas, como as de Lotka-Volterra, avaliar as propriedades de cada sistema de equações e analisar as relações entre tais propriedades, em especial aquelas indicadoras de complexidade e estabilidade. No trabalho de May (1973), a riqueza de espécies, a conectividade entre espécies e a intensidade de interação, todas indicadoras de complexidade, mostraram-se influências negativas para a estabilidade, cujos indicadores principais foram a estabilidade local e a resiliência de sistemas

do tipo Lotka-Volterra. Jansen & Kokkoris (2003), por sua vez, mostraram que a mesma relação complexidade-estabilidade investigada por May (1973) não segue uma tendência única, mas depende da média e variância das intensidades de interação. Ocorrência de canibalismo, ciclos tróficos, onivoria, dentre outras propriedades, são assim investigadas, praticamente uma por vez, pois a cada propriedade está ligada uma hipótese, que requer formas específicas de delineamento das estruturas de interação. As conclusões fornecem pistas isoladas de como as comunidades naturais devam se estruturar seguindo restrições dinâmicas. Até duas décadas atrás a teoria suportava uma visão de comunidade contendo poucos onívoros, canibais, ciclos e cadeias bastante curtas (Pimm 1982, Pimm *et al.* 1991). Essas conclusões foram rejeitadas por dados mais recentes, que mostram a existência de comunidades muito mais complexas do que se supunha, e com padrões de organização bem distintos de redes aleatórias de interação (Williams & Martinez 2000, Dunne *et al.* 2002a, Dunne 2005, Montoya *et al.* 2006).

Parte do problema dos modelos teóricos tradicionais é que as comunidades construídas, principalmente as mais complexas, podiam conter estruturas improváveis do ponto de vista do histórico de assembleia. A própria teoria de assembleia fornece exemplos de comunidades potencialmente estáveis, mas que não se realizam porque um ou mais estados prévios à sua composição são proibitivos (Diamond 1975, Post & Pimm 1983, Lockwood *et al.* 1997). A dinâmica e a estrutura não podem ser tratadas de modo independente, pois são mutuamente determinadas. Um dos problemas que isso traz é o exagero nos graus de liberdade para as análises, aumentando a chance do erro estatístico tipo I. Outro, mais importante, é a delimitação errônea do universo amostral, que deveria estar restrito àquelas configurações factíveis do ponto de vista biológico e/ou dinâmico. Uma das formas de se corrigir o problema é embutir padrões empíricos nas redes de interação escolhidas para serem simuladas. Isso pode ser feito replicando a estrutura das comunidades mais bem estudadas, ou utilizando-se de modelos estruturais apropriados para gerar as redes de interação. Os modelos estruturais, como o *cascade* (Cohen & Newman 1985), o de nicho (Williams & Martinez 2000) e o de hierarquia aninhada (Cattin *et al.* 2004),

incluindo aperfeiçoamentos mais recentes (Stouffer *et al.* 2005, Allesina *et al.* 2008, Williams & Martinez 2008), visam reproduzir a estrutura das teias tróficas naturais usando um mínimo de regras e parâmetros. Contudo, mesmo que suas previsões se aproximem bastante dos padrões empíricos, são modelos estáticos e fenomenológicos, não incorporando reais restrições dinâmicas. Além disso, os modelos estruturais ignoram as intensidades de interação. Caso estas tenham que ser definidas arbitrariamente ou aleatoriamente, a chance de se obter comunidades ricas em espécies e interações dinamicamente factíveis torna-se muito baixa (May 1973).

Os modelos de assembleia assumem que as comunidades se formam pela chegada sequencial de espécies, sejam quais forem as taxas de imigração. Comunidades mais ricas são sempre precedidas, em algum momento da história, por comunidades mais pobres. Simular o processo explicitamente evita que combinações improváveis de espécies se realizem, pois ele funciona como um filtro dinâmico, selecionando não apenas comunidades com ajuste mínimo entre espécies, mas também seqüências dinamicamente factíveis de comunidades. A lógica por trás disso tudo é a seguinte: ao invés de especificar arbitrariamente a estrutura e as intensidades das interações, para depois testar se a comunidade é dinamicamente factível, é melhor deixar que a própria dinâmica determine naturalmente quais comunidades são factíveis. Além disso, as transições entre composições, no grafo de assembleia (Figura 5), são direcionadas por mecanismos de interação entre espécies e destas com o meio. Investigar o histórico de formação de uma comunidade, conhecendo as direções das transições, traz muito mais dicas sobre o funcionamento da mesma do que analisar uma única estrutura arbitrariamente definida. Um modelo de assembleia permite a análise das propriedades da comunidade ao longo de sua sucessão, além das comunidades finais.

Comunidades simuladas por um saldo de longo tempo entre colonizações e extinções demonstram padrões que diferem do universo inicial de possibilidades (Post & Pimm 1983, Kokkoris *et al.* 1999, Giacomini *et al.* 2009). Isso insere a mão dupla na relação entre dinâmica e estrutura: esta passa a ser uma propriedade emergente da dinâmica de interação entre as espécies que a compõem. Uma propriedade

é dita emergente se é determinada pela interação entre componentes num dado nível de organização (ex. espécies) e se manifesta apenas em um nível mais alto de organização (ex. comunidades) (Grimm & Railsback 2005). São exemplos de propriedades emergentes da comunidade a distribuição de ligações tróficas entre espécies e suas intensidades de interação, a razão entre predadores e presas, a conectância, dentre outras. Todas elas são resultados nos processos de assembléia, tendo seus valores selecionados dentre infindáveis possibilidades aleatórias durante a longa sequência de colonizações/extinções.

A maioria dos trabalhos que utilizaram modelos de assembléia, por imigração ou evolução, estava interessada em investigar padrões emergentes em teias tróficas. Post & Pimm (1983) é um exemplo deles. Trabalhos mais recentes demonstram uma preocupação maior em comparar as teias tróficas emergentes dos modelos com as teias tróficas empíricas melhor estudadas. Montoya & Solé (2003) mostram que as teias tróficas resultantes de modelos de assembléia tradicionais, baseados em sistemas Lotka-Volterra, mas com diferentes respostas funcionais dos predadores, reproduzem alguns dos padrões mais gerais observados empiricamente, como as relações entre riqueza, número de ligações tróficas e conectância. Contudo, eles falham ao predizer distribuições do número de ligações tróficas menos assimétricas do que o observado em comunidades mais ricas. Os autores argumentam que o sistema dinâmico modelado (Lotka-Volterra) é muito simples, e que a incorporação de detalhes biológicos poderia trazer um melhor ajuste. Os resultados apontam para outro padrão interessante: o ajuste entre modelo e dados empíricos é melhor para valores mais baixos de intensidade de interação (Montoya & Solé 2003), o que vai ao encontro de muitos outros estudos (de Ruiters *et al.* 1995, McCann *et al.* 1998, Berlow 1999, McCann 2000). Teias tróficas com menores intensidades de interação tendem a ser mais estáveis (McCann *et al.* 1998) e estudos empíricos sugerem a prevalência de interações fracas nas comunidades (Paine 1992, de Ruiters *et al.* 1995). O filtro dinâmico de um processo de assembléia serve muito bem para avaliar a robustez desse padrão, como evidenciado por Kokkoris *et al.* (1999): a intensidade média de interações diminui ao longo da formação de comunidades governadas por equações de Lotka-

Volterra. Uma vez que interações fortes tendem a ser desestabilizadoras, é mais plausível que as comunidades cresçam pelo acúmulo de espécies com interações mais fracas. O modelo Webworld é outro capaz de prever um ajuste qualitativo às intensidades de interação: distribuições assimétricas, nas quais poucas interações são fortes e muitas são fracas; e também a uma série de propriedades topológicas (Drossel & McKane 2003). O modelo de Loeuille & Loreau (2005) permite a geração evolutiva de teias tróficas cujo ajuste com relação a dados empíricos é bastante satisfatório, melhor ainda do que o de alguns modelos estruturais concebidos com o objetivo primordial de gerar teias tróficas bem ajustadas às reais. É mostrado que a grande diversidade de estruturas de teias tróficas pode ser explicada essencialmente pela variação em dois parâmetros de seu modelo: a amplitude de nicho e a intensidade competitiva. Ao situar as comunidades reais nas combinações desses parâmetros que fornecem melhor ajuste, é possível inferir sobre os mecanismos de interação definindo sua estrutura trófica. Por exemplo, algumas comunidades se ajustariam a menores amplitudes médias de nicho e intensidades competitivas mais altas, e por isso tendem a possuir níveis tróficos melhor definidos, menos onivoria, compartilhando por consequência uma série de outras propriedades.

Estes mesmos modelos, após demonstrarem um ajuste razoável a dados reais, podem ser usados para investigar novas questões. Usando o seu modelo evolutivo prévio, Loeuille & Loreau (2006) apresentam resultados que ajudam a conciliar padrões muitas vezes considerados antagônicos. Por exemplo, a relação entre tamanho corporal e densidade populacional, que em alguns casos segue uma relação decrescente, conforme uma função potência (Damuth 1981, 1991, Cohen *et al.* 2003), em outros segue uma relação uni-modal, com um pico de densidade em valores intermediários de tamanho corporal (Gaston & Lawton 1988, Brown & Maurer 1989). Ajustando o modelo para baixas amplitudes de nicho, a explicação torna-se clara: com níveis tróficos bem delimitados, o modelo mostra que a relação densidade/tamanho é decrescente considerando-se todo o gradiente de tamanho (juntando-se todos os níveis tróficos), mas ela apresenta um pico intermediário dentro de cada nível trófico. Ou seja, dentro de um dado nível trófico ou guilda, espera-se um tamanho corporal ótimo, com

densidade (ou mesmo riqueza) máxima, que diminui para tamanhos que se afastam desse ótimo (em direção a espécies menores ou maiores) (Brown *et al.* 1993, Damuth 1993). Quando se juntam os níveis tróficos, a relação decrescente se sobrepõe: espécies de nível trófico maior tendem a possuir maior tamanho corporal e menor densidade devido a restrições metabólicas e de aproveitamento energético (Cohen *et al.* 2003). O modelo também mostra uma relação decrescente entre a energia total consumida por uma espécie e seu tamanho corporal, o que contradiz a regra de equivalência energética (*Energetic Equivalence Rule*, EER), que prediz constância. Os autores apontam para uma possível falha na EER: ela se baseia inteiramente na aplicação de relações alométricas associadas ao metabolismo, peso, densidade e aproveitamento energético, mas ignora o fato de o tamanho também determinar as interações entre espécies, fato este incorporado por seu modelo dinâmico (Loeuille & Loreau 2005).

Quince *et al.* (2005), por sua vez, utilizam o modelo Webworld para avaliar os efeitos da exclusão de uma espécie sobre o restante da comunidade. Mostram que comunidades mais redundantes (com espécies funcionalmente mais parecidas) sofrem menos mudanças após exclusões, e que medidas tradicionais de complexidade não apresentam relação significativa com a estabilidade. Os efeitos da exclusão tendem a ser mais drásticos quanto maior for o número de ligações tróficas da espécie excluída, o que dá suporte a outras investigações (Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002b). Contudo, diferente das abordagens puramente topológicas que assumem como critério de extinção a ausência completa de espécies de presas (Solé & Montoya 2001, Dunne *et al.* 2002b), o modelo explicitamente dinâmico é capaz de identificar dois grupos de espécies mais vulneráveis à extinção: (i) predadores com dieta contendo maiores proporções da espécie excluída, e (ii) presas da espécie excluída, principalmente aquelas que representam proporções intermediárias da sua dieta (Quince *et al.* 2005). O último caso deve-se à inativação do mecanismo de coexistência mediada por predação (Paine 1966, Chase & Leibold 2003, Giacomini 2007b): a presença do predador pode ser crucial para moderar as relações competitivas de algumas presas. Tal situação, para ocorrer, depende de um arranjo quantitativo apropriado dos parâmetros de dinâmica das espécies (Holt *et al.* 1994, Chase & Leibold 2003) e por isso não pode ser

prevista por modelos estáticos qualitativos, restritos à topologia da rede de interações.

Usando o mesmo modelo, Powell & McKane (2009) diferenciam comunidades geradas por processos de evolução das comunidades formadas por imigração, no que diz respeito às suas relações entre riqueza e gradiente de recursos, e mostram que as diferenças apresentadas podem explicar mudanças na relação espécie-área de acordo com mudanças nas escalas espaciais e temporais. Considerando padrões evolutivos, o modelo de Yoshida (2006) demonstrou que a predação dentro de um mesmo clado pode acelerar a evolução do aumento no tamanho corporal, fornecendo um mecanismo plausível para a regra de Cope, que prevê aumento no tamanho ao longo do curso evolutivo de determinadas linhagens filogenéticas (Stanley 1973, Hone & Benton 2005). Considerando padrões ecológicos, uma série de resultados importantes emerge de outros modelos, mesmo os de Lotka-Volterra, como no caso de Wilmers *et al.* (2002): conforme aumenta-se a riqueza média das comunidades formadas por assembléia, diminuem-se a variabilidade na riqueza de espécies e a frequência relativa de grandes extinções, medidas de estabilidade que contradizem as conclusões de May (1973), mas dão suporte a intuições mais antigas (MacArthur 1955, Elton 1958) e a análises mais recentes (Jansen & Kokkoris 2003). Lewis & Law (2007) mostram que comunidades formadas por um processo de assembléia diferem-se substancialmente daquelas estruturadas sem restrições dinâmicas, por possuírem menos níveis tróficos e com uma distribuição de biomassa mais piramidal. Além disso, o processo de assembléia funciona como um catalisador para a formação de comunidades complexas e estáveis, uma combinação rara se visualizada em um universo aleatório de interações (May 1973, Jansen & Kokkoris 2003). Enfim, são inúmeros os padrões que emergem de modelos de assembléia, o que impede uma descrição completa no presente texto.

Incorporar o processo de assembléia em modelos de comunidades também traz vantagens na análise de como a estrutura emergente afeta a dinâmica. Como apresentado ao longo do texto, o processo de assembléia é regulado por uma série de fatores. A riqueza das comunidades pode variar conforme o tamanho do *pool* regional e do histórico de colonizações, a média e a variância das intensidades de interações no *pool*,

a taxa de imigração (especiação), só pra citar alguns exemplos. Se quisermos investigar a influência da riqueza sobre a dinâmica, podemos criar comunidades pelo processo de assembléia, ajustando os fatores acima de forma que resulte em comunidades com diferentes riquezas. O mesmo pode ser feito para a conectância, o comprimento de cadeia, dentre outras propriedades relativas à estrutura. Os fatores citados são exemplos de parâmetros regionais, e as propriedades da comunidade resultante referem-se a parâmetros locais. Ou seja, torna-se possível analisar a influência mútua de fatores locais e regionais sobre a dinâmica das comunidades, algo hoje tão importante para o desenvolvimento de uma teoria dinâmica para a diversidade (Ricklefs 1987, Ricklefs & Schlüter 1993, Holyoak *et al.* 2005a).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Aceitar o componente histórico de uma comunidade representa um grande avanço para se entender sua estrutura e dinâmica. Assim como eventos contingentes na evolução são essenciais para se entender padrões macroevolutivos e as relações filogenéticas atuais dos taxa (Gould & Eldredge 1977), o histórico de colonizações pode também ser de suma importância para se entender o atual estado de uma comunidade. Na evolução e na assembléia de comunidades, o tempo assume um papel causal. A estrutura atual de uma comunidade pode não fornecer pistas sobre os mecanismos responsáveis por ela: tais mecanismos podem ter atuado em algum momento prévio de seu histórico, não estando mais presentes (Drake 1990a). Por isso, para se compreender como determinados mecanismos geram determinada estrutura, deveremos ser capazes de seguir a trajetória da comunidade ao longo do tempo, e não apenas nos contentarmos com seu estado atual. Os modelos de assembléia fornecem o arcabouço teórico para tal.

Foi mostrado que já existem vários bons modelos, cada qual com seus méritos e limitações, cada qual voltado para um conjunto específico de questões. Resta direcioná-los com bons dados, e comunicar as diferentes abordagens, como as mostradas no quadro da Figura 6. Arbitrariedades ainda existem, persistindo principalmente nas regras de imigração ou especiação, e na estrutura de interações do *pool* de espécies. É certo que a capacidade de dispersão

de uma espécie, associada à sua abundância regional, é que vai determinar sua chance de entrada em uma comunidade local. Por meio de dados empíricos, será possível inferir como a capacidade de dispersão está relacionada a outros atributos bionômicos, que em conjunto determinam como a espécie irá interagir com outros componentes do ecossistema. Se por meio disto não for possível parametrizar modelos mais simples como os de Lotka-Volterra, cujos parâmetros são muito abstratos, o será para modelos mais realistas, fenotipicamente orientados, como modelos baseados no indivíduo. Esses últimos, ao incorporarem padrões empíricos bem estabelecidos, podem ser usados para inferir sobre as relações emergentes entre capacidade de dispersão e intensidades de interação, que por sua vez podem ser incorporados nos modelos de Lotka-Volterra. Mesmo estes podem ajudar a direcionar modelos ainda mais simples e voltados para questões mais gerais, como o grafo de assembléia proposto por Luh & Pimm (1993), embutindo restrições dinâmicas às transições entre comunidades.

Em sua análise original, Luh & Pimm (1993) simularam grafos com um componente fortemente aleatórioparadirecionar as transições. Foi argumentado que os padrões decorrentes são manifestações generalizadas do processo de assembléia, que transcendem as particularidades da dinâmica das populações (Luh & Pimm 1993, Lockwood *et al.* 1997). Contudo, ao definirem qualquer regra para direcionar as transições, mesmo puramente aleatória, eles implicitamente estão assumindo um modelo dinâmico específico. Por exemplo, pode-se dizer como hipótese que transições aleatórias devem ocorrer em um cenário dinâmico com muitas e/ou fortes intensidades de interação, que exacerbariam a importância de efeitos indiretos na comunidade, aumentando-se a chance de que estes efeitos sejam muito diferentes ou até contrários aos próprios efeitos diretos. Como consequência, as transições entre composições adjacentes de espécies tornar-se-iam imprevisíveis. Por exemplo, suponhamos quatro espécies: A, B, C e D. O número mínimo de interações que configuraria uma comunidade interagente é dois: por exemplo, a espécie A comendo C e B comendo D. Se as interações forem fracas o suficiente, o sistema como um todo será estável, permitindo a coexistência das quatro espécies (Giacomini 2007b). As transições entre composições seguiriam um

padrão razoavelmente previsível: uma comunidade vazia dará lugar inicialmente a uma comunidade composta por uma das duas espécies basais, que na sequência pode ser invadida pelo respectivo predador ou pela outra espécie basal, que por sua vez permite a entrada do seu predador, o que no fim levará sempre à composição final contendo todas as quatro espécies. Caso uma ou mais interações sejam muito fortes, existe uma multiplicidade bem maior de transições. A entrada de um predador poderá, nesse caso, levar à extinção de sua presa (devido ao forte efeito negativo), que por sua vez levará à extinção do predador (pois este depende da presa), que poderá levar novamente a comunidade a um estado vazio, gerando um ciclo permanente de estados. Se esse ciclo vai ocorrer, ou qual direção ele vai seguir, dependerá de quantas interações são fortes (se uma ou duas), e quais delas, o que definirá quais predadores poderão levar suas presas à extinção (se A, B ou ambos). Mas de uma forma geral, cada par predador-presa é independente do outro par, o que restringe a possibilidade de transições (Kauffman 1993). Podemos adicionar novas interações: digamos que os predadores A e B se alimentarão de ambas presas, C e D. Neste caso configura-se uma interação indireta (competição por exploração) entre A e B. Isso traz uma complicação a mais, pois a entrada de A na comunidade pode levar à exclusão de B, e vice-versa. Outra interação indireta, a competição aparente (Holt 1977), pode ocorrer entre C e D. Por compartilharem predadores em comum, a presença de uma presa pode levar a outra à exclusão. Dependendo de quais interações são fortes, temos uma série de resultados plausíveis: (i) todas as espécies coexistem, (ii) apenas um dos predadores coexiste com uma ou (iii) duas das presas, (iv) apenas uma das presas persiste (caso a outra seja extinta por um ou os dois predadores, que podem se extinguir em sequência), ou (v) podem ocorrer ciclos variados de transições, como descrito acima. Podemos complicar ainda mais: imagine que B, além de competir com A, também se alimentasse diretamente desta espécie, o que configura uma situação de predação intra-guilda (Polis & Holt 1992). Agora B exerce um efeito negativo direto (predação) e também indireto (competição) sobre A. Os efeitos indiretos vão além: a espécie B, mesmo sendo predadora da espécie basal C (ou D), pode exercer um efeito indireto positivo sobre ela, um tipo de mutualismo indireto causado

por um efeito de cascata trófica (Knight *et al.* 2005). Isso ocorrerá caso B exerça predação preferencial e intensa sobre A, controlando o nível populacional desta espécie e aliviando assim a predação desta sobre as espécies basais. Ou seja, um efeito direto que era negativo (predação) passa a ser positivo (efeito de cascata trófica). Neste panorama, a coexistência das quatro espécies será possível se a predadora de topo B for pior competidora do que A pelos recursos (Polis & Holt 1992). Caso contrário, muitas outras situações são possíveis, pois muitas são as possibilidades de efeitos diretos e indiretos quando temos muitas interações, algumas delas com alta magnitude.

Generalizando, num extremo onde todas as espécies interagem intensamente com praticamente todas as outras, existirá uma miríade de tipos de interações diretas (predação, competição direta por interferência) e indiretas (competição por exploração, competição aparente, mutualismo aparente (Abrams *et al.* 1998), cascatas tróficas). Neste cenário, praticamente todas as transições possíveis entre composições podem ser contempladas, dependendo da combinação exata das intensidades de interação entre os pares de espécies. Se diminuirmos a quantidade e intensidade das interações interespecíficas, num limite tendendo a zero, um cenário extremamente simples toma conta: o estabelecimento e a coexistência de cada espécie imigrante com as demais será sempre o resultado esperado de sua entrada na comunidade (Chesson 2000, Giacomini 2007b). Com isso, as transições se direcionarão num único sentido, totalmente previsível, indo sempre de uma comunidade mais pobre para uma comunidade mais rica, e culminando na única composição resistente onde todas as espécies do *pool* externo coexistem localmente. Tal cenário sugere uma paisagem adaptativa suave, auto-correlacionada e com apenas um pico, o que se espera quando os efeitos dos componentes da paisagem (no caso, espécies) são independentes e aditivos (Kauffman 1993). Isso nos permite lançar outra hipótese, de que o grau de enrugamento da paisagem adaptativa de uma comunidade, como preconizado por Luh & Pimm (1993), depende positivamente da conectância e das intensidades de interação entre espécies no sistema dinâmico subjacente. Outras possibilidades alternativas de transições podem surgir: transições bidirecionais, que poderiam ocorrer caso o resultado das interações dependa fortemente de efeitos de

prioridade (Shurin *et al.* 2004), da frequência e abundância de propágulos da espécie imigrante (Hewitt & Huxel 2002), e da estrutura populacional, seja em idade, estágio, tamanho, ou outros fatores de variação intraespecíficos (Claessen *et al.* 2002, Giacomini *et al.* 2009). Enfim, é promissora a possibilidade de integração entre as diferentes abordagens teóricas, com modelos mais complexos e mais próximos de parâmetros empíricos mensuráveis fornecendo o embasamento para modelos mais simples e capazes de responder a perguntas de interesse mais geral.

Uma limitação importante dos modelos de assembléia tradicionais é a separação categórica em duas escalas: uma local, correspondendo à comunidade cuja dinâmica é explicitamente modelada, e uma regional implícita, fornecedora de imigrantes, que não apresenta uma dinâmica própria e tem sua estrutura e seu funcionamento ignorados ou impostos pelo modelador. Não existe um mecanismo de retro-alimentação, que permitiria que o *pool* regional de espécies fosse também influenciado pelo estado da comunidade local. Como o *pool* é assumido apenas implicitamente, não é possível definir como ele responderia às condições locais sem que tenha sua própria dinâmica modelada. Esse problema é resolvido modelando-se explicitamente o espaço, com espécies distribuídas continuamente ou em comunidades discretas, interligadas por dispersão, o que configura uma metacomunidade (Holyoak *et al.* 2005b). Assim como a abordagem de metapopulações permitiu ampliar a visão de como as espécies se mantêm no tempo e no espaço (Hanski 1999), o estudo de metacomunidades deverá facilitar o entendimento de como as interações e a dispersão estão associadas na determinação dos padrões de coexistência e da manutenção da diversidade em largas escalas espaciais. Numa metacomunidade, cada comunidade local pode ser o foco de um estudo de assembléia, com a diferença para modelos tradicionais de que as taxas de imigração são também variáveis resposta, inteiramente moldadas por processos ecológicos que ocorrem nas comunidades circundantes (que formam o *pool* regional ‘externo’), e que são os mesmos que atuam na comunidade focal. Além disso, modelar o espaço explicitamente significa incluir a possibilidade de heterogeneidade de habitat, tão marcante no mundo natural, que em adição ou em interação com a heterogeneidade temporal fornece

importantes mecanismos adicionais de coexistência (Giacomini 2007b), essenciais para se compreender a rica variedade de espécies à nossa volta. Obviamente, como esperado ao fim de uma revisão sobre um assunto em Ecologia, não se pode deixar de concluir que há muito ainda para se desenvolver a ponto de chegarmos a respostas mais conclusivas e aplicáveis em situações reais.

AGRADECIMENTOS: A CAPES e a FAPESP pelo apoio financeiro e a UNESP pelo apoio institucional. A dois revisores anônimos pelas sugestões que ajudaram a melhorar o trabalho.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P.A. 1987. On classifying interactions between populations. *Oecologia*, 73: 272-281.
- ABRAMS, P.A.; HOLT, R.D. & ROTH, J.D. 1998. Apparent competition or apparent mutualism? Shared predation when populations cycle. *Ecology*, 79: 201-212.
- ADLER, P.B.; HILLERISLAMBERS, J. & LEVINE, J.M. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters*, 10: 95-104.
- ALLESINA, S.; ALONSO, D. & PASCUAL, M. 2008. A general model for food web structure. *Science*, 320: 658-661.
- ANDERSON, P.E. & JENSEN, H.J. 2005. Network properties, species abundance and evolution in a model of evolutionary ecology. *Journal of Theoretical Biology*, 232: 551-558.
- BELL, G. 2000. The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist*, 155: 606-617.
- BELL, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418.
- BELL, G. 2007. The evolution of trophic structure. *Heredity*, 99: 494-505.
- BERLOW, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, 398: 330-334.
- BRIAND F. & COHEN J.E. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature*, 307: 264-267.
- BROWN, J. H.; MARQUET, P. A. & TAPER, M. L. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. *American Naturalist*, 142: 573-584.

- BROWN, J.H. & MAURER, B.A. 1989. Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- CALDARELLI, G., HIGGS, P.G. & MCKANE, A.J. 1998. Modelling coevolution in multispecies communities. *Journal of Theoretical Biology*, 193: 345-358.
- CASE, T.J. 1990. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 87: 9610-9614.
- CASE, T.J. 1999. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press. 464p.
- CASSEMIRO, F.A.S. & PADIAL, A.A. 2008. Teoria neutra da biodiversidade e biogeografia: aspectos teóricos, impactos na literatura e perspectivas. *Oecologia Brasiliensis*, 12(4): 706-719. doi:10.4257/oeco.2008.1204.09.
- CASWELL, H. 1976. Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs*, 46: 327-354.
- CASWELL H. 1989. *Matrix Population Models: Construction, Analysis, and Interpretation*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland. 328p.
- CATTIN, M.-F.; BERSIER, L.-F.; BANASEK-RICHTER, C.; BALTENSPERGER, R. & GABRIEL J.-P. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427: 835-839.
- CHASE, J.M. & LEIBOLD, M.A. 2003. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press. 212p.
- CHAVE, J.; MULLER-LANDAU, H.C. & LEVIN, S. 2002. Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist*, 159: 1-23.
- CHAVE, J. 2004. Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7: 241-253.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
- CHRISTENSEN, K.; DI COLOMBIANO, S.A.; HALL, M. & JENSEN, H.J. 2002. Tangled Nature: a model of evolutionary ecology. *Journal of Theoretical Biology*, 216: 73-84.
- CLAESSEN, D.; OSS, C.V.; DE ROOS, A.M. & PERSSON, L. 2002. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. *Ecology*, 83: 1660-1675.
- CLEMENTS F.E. 1936. Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology*, 24: 252-284.
- COHEN, J. E. & NEWMAN, C.M.. 1985. A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 224: 421-448.
- COHEN, J.E.; JONSSON, T. & CARPENTER, S.R. 2003. Ecological community description using food web, species abundance, and body size. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 100: 1781-1786.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111: 1119-1144.
- CORBET, P. S. 1999. *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. 1st edition. Comstock Publ. Assoc., Ithaca, NY. 829p.
- DAMUTH, J. 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- DAMUTH, J. 1991. Of size and abundance. *Nature*, 351: 268-269.
- DAMUTH, J. 1993. Cope's rule, the island rule and the scaling of mammalian population density. *Nature*, 365: 748-750.
- DEANGELIS, D. & MOOIJ, W. 2005. Individual-based modeling of ecological and evolutionary processes. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 36: 147-168.
- DE ROOS, A.M. & PERSSON, L. 2001. Physiologically structured models – from versatile technique to ecological theory. *Oikos*, 94: 51-71.
- DE RUITER, P.C.; NEUTEL, A.-M. & MOORE, J.C. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269: 1257-1260.
- DIAMOND J.M. 1975. Assembly of species communities. Pp 342-444. In: M.L. Cody & J.M.C.P. Diamond (eds.). *Ecology and Evolution in Communities* (First Edition). Harvard University Press. 560p.
- DRAKE J.A. 1990a. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 159-164.
- DRAKE J.A. 1990b. The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology*, 147: 213-233.
- DRAKE, J.A.; FLUM, T.E.; WITTEMAN, G.J.; VOSKUIL, T.; HOYLMAN, A.M.; CRESO, C.; KENNY, D.A.; HUXEL,

- G.R.; LARUE, C. S. & DUNCAN, J.R. 1993. The Construction and Assembly of an Ecological Landscape. *Journal of Animal Ecology*, 62: 117-130.
- DRAKE, J.A.; HEWITT, C.L.; HUXEL, G.R. & KOLASA, J. 1996. Diversity and higher levels of organization. Pp 149-166. In: K.J. Gaston (ed.). *Biodiversity: a Biology of Numbers and Differences*. Blackwell Science, Oxford. 396p.
- DROSSEL, B.; HIGGS, P.G. & MCKANE, A.J. 2001. The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure. *Journal of Theoretical Biology*, 208: 91-107.
- DROSSEL, B. & MCKANE, A.J. 2003. Modelling food webs. Pp 218-247. In: S. Bornholt & H.G. Schuster. *Handbook of Graphs and Networks: From the Genome to the Internet*. Wiley-VCH, Berlin. 417p.
- DROSSEL, B.; MCKANE, A.J. & QUINCE, C. 2004. The impact of nonlinear functional responses on the long-term evolution of food web structure. *Journal of Theoretical Biology*, 229: 539-548.
- DUNNE, J.A. 2005. The Network Structure of Food Webs. Pp 27-86. In: M. Pascual & J.A. Dunne (eds.). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press. 416p.
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002a. Food-web structure and network theory: the role of conectance and size. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 99: 12917-12922.
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with conectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- ELTON, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. The University of Chicago Press edition 2000. 196p.
- GASTON, K.J. & LAWTON, J.H. 1988. Patterns in body size, population dynamics and regional distribution of bracken herbivores. *American Naturalist*, 132: 662-680.
- GIACOMINI, H.C. 2007a. Sete motivações teóricas para o uso da modelagem baseada no indivíduo em ecologia. *Acta Amazonica*, 37: 431-446.
- GIACOMINI, H.C. 2007b. Os mecanismos de coexistência como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, 11(4): 521-543. doi:10.4257/oeco.2007.1104.05
- GIACOMINI, H.C.; De Marco Jr., P. & Petrere Jr., M. 2009. Exploring community assembly through an individual-based model for trophic interactions. *Ecological Modelling*, 220: 23-39.
- GILPIN, M.E. & CASE, T. J. 1976. Multiple domains of attraction in competition communities. *Nature* 261: 40-42.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 7-26.
- GLEICK, J. 1989. *Caos: a Criação de Uma Nova Ciência*. Tradução de Waltensir Dutra. Editora Campus, Rio de Janeiro. 310p.
- GOTELLI, N.J. 2007. *Ecologia*. Tradução de Gonçalo Ferraz. Editora Planta, Londrina. 260p.
- GOULD, S.J. & ELDREDGE, N. 1977. Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered. *Paleobiology*, 3: 115-151.
- GRIMM, V. & RAILSBACK, S.F. 2005. *Individual-Based Modeling and Ecology*. Princeton University Press, Princeton. 480p.
- HALL, M.; CHRISTENSEN, K.; DI COLOMBIANO, S.A. & JENSEN, H.J. 2002. Time-dependent extinction rate and species abundance in a tangled-nature model of biological evolution. *Physical Review E*, 66: 1-10.
- HANSKI, I. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press. 328p.
- HEWITT, C.L. & HUXEL, G.R. 2002. Invasion success and community resistance in single and multiple species invasion models: do the models support the conclusions? *Biological Invasions*, 4: 263-271.
- HOLLAND, J.H. 1992. *Adaptation in Natural and Artificial Systems: an Introductory Analysis with Applications to Biology, Control, and Artificial Intelligence*. MIT Press, Cambridge, MA. 228p.
- HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229.
- HOLT, R.D.; GROVER, J. & TILMAN, D. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist*, 144: 741-771.
- HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M.A. & HOLT, R.D. 2005a. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. 520p.

- HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M.A.; MOUQUET, N.M.; HOLT, R.D. & HOOPES, M.F. 2005b. Metacommunities: a framework for large scale community ecology. Pp 1-32. In: M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt (eds.). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. 520p.
- HONE, D.W.E. & BENTON, M.J. 2005. The evolution of large size: how does Cope's rule work? *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 4-6.
- HRABER, P.T. & MILNE, B.T. 1997. Community assembly in a model ecosystem. *Ecological Modelling*, 103: 267-285.
- HRABER, P.T.; JONES, T. & FORREST, S. 1997. The ecology of Echo. *Artificial Life*, 3: 165-190.
- HUBBELL, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs*, 16 (suplemento 1): S9-S21.
- HUBBELL, S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press. 448p.
- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113: 81-101.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- JANSEN, V.A.A. & KOKKORIS, G.D. 2003. Complexity and stability revisited. *Ecology Letters*, 6: 498-502.
- KAUFFMAN, S.A. 1993. *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press. 734p.
- KNIGHT, T.M.; MCCOY, M.W.; CHASE, J.M.; MCCOY, K.A. & HOLT, R.D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature*, 437: 880-883.
- KOKKORIS, G.D.; TROUMBIS, A.Y. & LAWTON, J.H. 1999. Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecology Letters*, 2: 70-74.
- LAW, R. & MORTON, R.D. 1996. Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology*, 77: 762-775.
- LEIBOLD, M.A., HOLT, R.D. & HOLYOAK, M. 2005. Adaptive and coadaptive dynamics in metacommunities: tracking environmental change at different spatial scales. Pp 439-464. In: M. Holyoak, M.A. Leibold & R.D. Holt (eds.). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. The University of Chicago Press. 520p.
- LEVIN, S.A. 1998. Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, 1: 431-436.
- LEWIS, H.M. & LAW, R. 2007. Effects of dynamics on ecological networks. *Journal of Theoretical Biology*, 247: 64-76.
- LOCKWOOD, J.L.; POWELL, R.D.; NOTT, P. & PIMM, S.L. 1997. Assembling ecological communities in time and space. *Oikos*, 80: 549-553.
- LOEUILLE, N. & LOREAU, M. 2005. Evolutionary emergence of size-structured food webs. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 102: 5761-5766.
- LOEUILLE, N. & LOREAU, M. 2006. Evolution of body size in food webs: does the energetic equivalence rule hold? *Ecology Letters*, 9: 171-178.
- LUH, H.K. & PIMM, S.L. 1993. The assembly of ecological communities: a minimalist approach. *Journal of Animal Ecology*, 62: 749-765.
- MACARTHUR, R.H. 1955. Fluctuations on animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography* (Princeton Landmarks in Biology Edition 2001). Princeton University Press, Princeton. 224p.
- MARTINEZ, N.D. 1992. Constant connectance in community food webs. *The American Naturalist*, 139: 1208-1218.
- MAY, R.M. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. (Princeton Landmarks in Biology Edition 2001). Princeton University Press, Princeton. 292p.
- MCCANN, K.; HASTINGS, A. & HUXEL, G. R. 1998. Weak trophic interaction and the balance of nature. *Nature*, 395: 794-798.
- MCCANN, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, 405: 228-233.
- MCGILL, B. J.; ENQUIST, B. J.; WEIHER, E. & WESTOBY, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178-185.
- MCKINNEY, M.L. & DRAKE, J.A. 1998. *Biodiversity Dynamics: Turnover of Populations, Taxa and Communities*. Columbia University Press. 528p.
- MONTEIRO, L.H.A. 2006. *Sistemas dinâmicos* (Segunda edição). Editora Livraria da Física, São Paulo. 625p.
- MONTOYA, J.M.; PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442: 259-264.

- MONTOYA, J.M. & SOLÉ, R.V. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos*, 102: 614-622.
- MORTON, D. & LAW, R. 1997. Regional species pools and the assembly of local ecological communities. *Journal of Theoretical Biology*, 187: 321-331.
- MORTON, D.; LAW, R.; PIMM, S.L. & DRAKE, J.A. 1996. On models for assembling ecological communities. *Oikos*, 75: 493-499.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist*, 100: 65-75.
- PAINE, R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355: 73-75.
- PERSSON, L.; LEONARDSSON, K.; DE ROOS, A. M.; GYLLENBERG, M. & CHRISTENSEN, B. 1998. Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. *Theoretical Population Biology*, 54: 270-293.
- PETRAITIS, P.S. & LATHAM, R.E. 1999. The importance of scale in testing the origins of alternative community states. *Ecology* 80: 429-442.
- PIMM, S.L. 1980. Properties of food webs. *Ecology*, 61: 219-225.
- PIMM, S.L. 1982. *Food Webs* (The University of Chicago Press Edition 2002). The University of Chicago Press. 258p.
- PIMM, S.L. & LAWTON J.H. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268: 329-331
- PIMM, S.L. & LAWTON, J.H. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275: 542-544.
- PIMM, S.L.; LAWTON, J.H. & COHEN, J.E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature*, 350: 669-674.
- PIMM, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321-326.
- POLIS, G. A. & HOLT, R.D. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex throphic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 7: 151-154.
- POST, W.M. & PIMM, S.L. 1983. Community assembly and food web stability. *Mathematical Biosciences*, 64: 169-192.
- POWELL, C.R. & MCKANE, A.J. 2009. Comparison of food webs constructed by evolution and by immigration. *Ecological Complexity*, In press, doi:10.1016/j.ecocom.2009.01.002
- QUINCE, C.; HIGGS, P.G. & MCKANE, A.J. 2005. Deleting species from model food webs. *Oikos*, 110: 283-296.
- RAILSBACK, S.F. 2001. Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. *Ecological Modelling*, 139: 47-62.
- RAY, T.S. 1992. Evolution, ecology and optimization of digital organisms. *Santa Fe Institute Working Paper* 92-08-042: <http://www.romanpoet.org/223/Ray.tierra.pdf>. (acessado em 19/06/2009).
- RAY, T.S. 1994. An evolutionary approach to synthetic biology: Zen and the art of creating life. *Artificial Life*, 1: 195-226.
- RECKNAGEL, F. 2003. Simulation of aquatic food web and species interactions by adaptive agents embodied with evolutionary computation: a conceptual framework. *Ecological Modelling*, 170: 291-302.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative role of local and regional processes. *Science*, 235:167-171.
- RICKLEFS, R.E. & SCHLUTER, D. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago. 414p.
- SALE, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist*, 111: 337-359.
- SHURIN, J.B.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOLT, R.D.; HOOPES, M.F. & LEIBOLD, M.A. 2004. Alternative stable states and regional community structure. *Journal of Theoretical Biology*, 227: 359-368.
- SOLÉ, R.V. & MONTOYA, J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 2039-2045.
- STANLEY, S.M. 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution*, 27: 1-26.
- STOUFFER, D.B.; CAMACHO, J. & AMARAL, L.A.N. 2005. A robust measure of food web intervality. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 103: 19015-19020.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 101: 10854-10861.
- UCHMANSKI, J. & GRIMM, V. 1996. Individual-based modelling in Ecology: what makes the difference? *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 437-441.

USHER, M.B. 1979. Markovian approaches to ecological succession. *Journal of Animal Ecology*, 48: 413-426.

VANDERMEER, J.H. 1981. *Elementary Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York. 294p.

WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404: 180-183.

WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology*, 77: 512-519.

WILMERS, C.C.; SINHA, S. & BREDE, M. 2002. Examining the effects of species richness on community stability: an assembly model approach. *Oikos*, 99: 363-376.

WOODWARD, G. & HILDREW, A.G. 2002. Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1063-1074

WRIGHT, S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. Pp 355-366. *In*: D.F. Jones. Proceedings of the Sixth International Congress on Genetics. Brooklyn Botanic Garden, New York. 396p.

YOSHIDA, K. 2003. Evolutionary dynamics of species diversity in an interaction web. *Ecological Modelling*, 163: 131-143.

YOSHIDA, K. 2006. Intra-clade predation facilitates the evolution of larger body size. *Ecological Modelling*, 196: 533-539.

Submetido em 17/08/2009.

Aceito em 25/11/2009.