

DISCUSSÕES SOBRE A ESCALA EM ECOLOGIA DE COMUNIDADES**JOSÉ HIDASI-NETO**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, Caixa postal 131, 74001-970 Goiânia, GO, Brasil. E-mail: hidasineto@gmail.com

NELSON SILVA PINTO

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, Caixa postal 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. E-mail: nelsonsilvapinto@gmail.com

LEONARDO DA COSTA VERGARA

Graduando em Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas, Caixa postal 131, 74001-970, Goiânia, GO, Brasil. E-mail: leonardo_ufg@hotmail.com

Resumo: Problemas relacionados às escalas espacial e temporal nos estudos em ecologia de comunidades vêm sendo amplamente discutidos desde o final do século XX. Vários autores tratam dessas questões de maneira provocativa, criticando não só como as comunidades ecológicas são definidas, mas também em que escalas elas são normalmente estudadas. Com o intuito de analisar algumas das principais desarmonias existentes na literatura científica, revisamos dois trabalhos-chave recentes sobre esse assunto, apresentando as diferentes concepções que eles possuem acerca do modo como as comunidades devem ser compreendidas. Ainda, discutimos sobre a escassez de dados de biogeográficos, filogenéticos, e sobre história de vida de organismos, indicando que a resolução de questões relacionadas a escalas está associada às disponibilidades desses dados. Por fim, aconselhamos que sempre devemos considerar as extensões espaço-temporais quando estudamos comunidades, assim como não esquecer das diferenças biológicas entre os organismos.

Palavras-chave: Biodiversidade, ecologia de comunidades, escala local, diversidade regional, síntese teórica.

Abstract: Since at the end of the XX century many problems related to the spatial and temporal scales in community ecology studies have been widely discussed. Several authors address the issues in a provocative way, criticizing not only how ecological communities are defined, but also in which scales they are typically studied. In order to analyze some of the main disharmonies in the scientific literature, we review two recent key articles about this topic, presenting their different conceptions about how communities should be understood. In addition, we discuss about the scarcity of data on biogeography, phylogenies and life-history traits of organisms, indicating that the resolution of questions related to scales is linked to the availability of such information. Finally, we advise that space-time extensions should never be disregarded when studying ecological communities, just as we should never forget about biological differences among organisms.

Key words: Biodiversity, community ecology, local scale, regional diversity, theoretical synthesis.

INTRODUÇÃO

A palavra “escala” pode ter diferentes acepções como, por exemplo, a escala espacial, que inclui aspectos de extensão no espaço; a escala temporal, que ressalta a duração e resolução (frequência de apuração dos dados); a escala geográfica, que indica as dimensões de representação de um dado objeto na superfície terrestre; e a escala de percepção das espécies, que se refere à escala espaço-temporal na qual uma dada espécie percebe ou interage com a paisagem ao seu redor (Metzger, 2001). Problemas referentes as escalas são frequentemente abordados de acordo com a perspectiva da teoria da hierarquia nos sistemas biológicos (Milne, 1998; Schneider, 2001). Essa teoria sugere que sistemas com complexidade organizada não podem ser compreendidos somente pela análise isolada de suas partes constituintes, entretanto, podem ser decompostos em componentes funcionais discretos operando em diferentes escalas. Desta forma, é possível definir componentes distintos de um sistema biológico e relacioná-los diferentemente dependendo das escalas consideradas em um estudo (Urban et al., 1987). A partir desses problemas que envolvem escala surgem, segundo Metzger (2001), duas questões importantes em ecologia: (1) existe uma escala espacial e temporal determinada para cada processo ecológico (ou para cada espécie)? (2) É possível transpor resultados obtidos em escalas menores para maiores, permitindo extrapolações? Essas perguntas são consideradas brevemente em nosso texto, mas estão longe de serem respondidas consensualmente na literatura científica.

Podemos definir a extensão de uma “escala local” em termos de quilômetros quadrados (podendo variar de acordo com o organismo ou grupo biológico estudado). Tradicionalmente, “comunidades” são compreendidas como conjuntos de espécies que co-ocorrem em um dado lugar ao longo de um mesmo período de tempo (veja McGill et al., 2006). É a partir dessa definição que discutiremos as ideias apresentadas aqui (mas veja Magnusson, 2013). Uma comunidade local, por sua vez, pode ser definida como a distribuição aleatória de espécies, bem como as suas interações, em uma determinada área e tempo, de tal forma que a ocorrência de espécies fora desta área não cause (ou cause poucos) efeitos sobre essa comunidade (Gleason, 1926; Ricklefs, 2008). Desta forma, fenômenos em escalas locais podem ser compreendidos por meio de processos que ocorrem localmente como, por exemplo, distúrbios ambientais (e.g. queimadas) e interações biológicas (e.g. competição intra ou interespecífica). Essa compreensão de comunidade local, inicialmente proposta por Gleason (1926), contrapõe-se com a ideia proposta por Clements (1916) de que a comunidade seria como um “superorganismo”. Segundo essa proposição, as espécies

de uma comunidade teriam histórias evolutivas e relações ecológicas fortemente relacionadas, fazendo com que suas ocorrências exibissem um alto grau de interdependência.

O ARTIGO DE RICKLEFS E A RESPOSTA DE BROOKER E COLABORADORES

O prêmio Sewall Wright, da Sociedade Americana de Naturalistas (American Society of Naturalists), é concedido anualmente a pesquisadores seniores que possuem contribuições fundamentais para a unificação conceitual das Ciências Biológicas. Robert E. Ricklefs recebeu o prêmio correspondente ao ano de 2005 por suas várias contribuições em diversas áreas da Biologia, incluindo a Ecologia de Comunidades (Turelli, 2006). O artigo de Ricklefs (2008), ao qual nos referimos aqui, trata-se de um artigo convidado pelo editor, pelo motivo citado acima, que foi notavelmente concebido por apresentar um caráter provocativo. Nele, Ricklefs sugere que para a obtenção de um conceito ou ideia de comunidade mais “real” seria necessário observar os organismos e suas interações do ponto de vista regional. Além disso, a ideia/conceito de comunidade local se referiria a um ponto de vista vertical sobre as espécies presentes em uma dada área delimitada arbitrariamente, formando uma assembleia local (i.e. um conjunto de espécies). Essa ideia vai de acordo com o que é discutido por vários autores sobre a nebulosidade do conceito de “comunidade”, alguns até propondo o gradual desuso do termo em trabalhos científicos (veja Magnusson, 2013). Ricklefs (2008) ainda argumenta que a ecologia de comunidades vem se desenvolvendo de forma lenta e isolada de outras áreas da ecologia, e também critica o excesso de estudos nos quais os ecólogos consideram comunidades em escalas locais.

Em resposta direta ao artigo provocativo de Ricklefs (2008), Brooker et al. (2009) indicaram vários pontos contra a fixação da ecologia de comunidades em nível regional. Os autores, por exemplo, contra-argumentam que, apesar do conceito de “comunidade local” ser algo abstrato, como afirma Ricklefs (2008), este é um conceito intuitivamente válido e com significado ecológico voltado para processos ocorrendo em diferentes escalas espaciais e temporais. Os autores também argumentam que da mesma maneira que o conceito de espécie apresenta problemas de definição e generalização, o conceito de comunidade não poderia ser abandonado pela falta de conectividade com os conceitos dentro da hierarquia ‘organismo-população-comunidade-ecossistema-biosfera’. Nesse sentido, assim como autores criticam a nebulosidade do conceito de “comunidade” (Magnusson, 2013), outros respondem que este é um termo útil no meio acadêmico, e que cientistas geralmente sabem usar esse tipo de conceito com multiplicidade de significados (veja Prado & El-Hanl, 2013). Brooker et al. (2009) apontam ainda que diferentes escalas espaciais

e temporais nos estudos sobre comunidades poderiam ajudar a explicar e prever processos e distúrbios ecológicos distintos (Brooker et al., 2009). Adicionalmente, uma forma de se esquivar de uma definição arbitrária das comunidades locais e regionais é examinar as relações filogenéticas e funcionais interespecíficas em diferentes escalas espaciais (Harrison & Cornell, 2008; Villalobos et al., 2013).

Outro apontamento de Brooker et al. (2009), referindo-se à argumentação de Ricklefs (2008), é de que a ecologia de comunidades está isolada de outras áreas. As interações entre as espécies foram estudadas em vários campos da ciência, incluindo a genética molecular, fisiologia, geologia e filogenia, o que garante um caráter de síntese à ecologia de comunidades. Ainda, Brooker et al. (2009) ressaltam o uso de referências muito antigas no trabalho de Ricklefs (2008). Um exemplo demonstrado é a citação de MacArthur (1965), em que se afirma que a história e a geografia poderiam ser ignoradas nos estudos em ecologia de comunidades, pois os processos locais influenciando na coexistência das espécies (i.e., competição, predação, e mutualismo) entrariam em equilíbrio de modo tão rápido que, em ampla escala, seriam imperceptíveis. Entretanto, Brooker et al. (2009) argumentam que trabalhos mais recentes em ecologia de comunidades consideram abordagens ecológico-históricas, baseados na relação evolutiva entre organismos. Ademais, sugerimos que trabalhos recentes indicam o quanto o clima, a dispersão e as interações entre organismos determinam o potencial de adaptação local e regional, além da distribuição espaço-temporal das espécies (Guisan & Rahbek, 2011; ver também Hortal et al., 2012), exercendo grande influência na composição das comunidades.

Apesar de apresentar alguns problemas teóricos, o conceito de comunidade local também é relevante para se estudar processos ocorrendo em escalas mais amplas, ao contrário do que é argumentado por Ricklefs (2008). Como discutido por Brooker et al. (2009), vários estudos ressaltam que as espécies estão em interação constante dentro de comunidades (e.g. Valient-Banuet et al., 2006; Dybdahl & Storer, 2003; mas veja Stenseth & Smith, 1984), sugerindo que estas relações levam a pressões evolutivas que agem constantemente sobre escalas mais amplas. Deste modo, é necessário que haja um rearranjo dos limites espaço-temporais das comunidades de acordo com as relações evolutivas (filogenéticas) e ecológicas (funcionais) entre as espécies, considerando processos ambientais ocorrendo em diferentes escalas espaciais e temporais (Brooker et al., 2009). A proposição de Ricklefs (2008) sobre a desintegração do conceito de comunidade nos parece, portanto, equivocada, mas traz a necessidade de uma síntese recente que inclua e ligue aspectos macroecológicos e interações bióticas locais na determinação da coexistência de organismos.

PROBLEMAS NOS ESTUDOS DE COMUNIDADES

As escalas espaciais e temporais representam um assunto recorrente na ecologia, sendo fortemente debatido ao final da década de 1970 e começo da década de 1980. Nessa perspectiva, um dos maiores desafios para os estudos em ecologia de comunidades é referente às limitações de informações biogeográficas, filogenéticas e sobre a história de vida dos organismos (Harrison & Cornell, 2008; Diniz-Filho et al., 2013). Tais informações nos ajudariam a entender como processos regionais moldam a biodiversidade local em diferentes regiões ao longo do tempo (Harrison & Cornell, 2008).

Conhecer os locais onde a ocorrência de determinadas espécies já foi confirmada é um dos problemas centrais para o estudo de comunidades (tanto por perspectiva regional quanto local). Essa informação é normalmente providenciada por coleções científicas de museus e universidades. Por exemplo, no Brasil, o 'speciesLINK' representa um sistema online que ajuda a integrar os dados de coleções em um só website (www.splink.cria.org.br). Em âmbito internacional, o 'GBIF' (Global Biodiversity Information Facility) é uma rede (www.gbif.org) integradora de dados referentes à biodiversidade (Edwards et al., 2000). Nele, podemos encontrar, entre várias informações, dados globais de ocorrência de espécies (muitos deles georreferenciados). Além de existirem essas redes com dados sobre a ocorrência de espécies, também existem redes de conhecimento sobre dados climáticos. Um exemplo disso é o WorldClim (Hijmans et al., 2005), que é uma base de dados que disponibiliza um conjunto de variáveis climáticas de alta resolução voltadas para o uso em programas de modelagem espacial (www.worldclim.org). Por meio dessas ferramentas, podemos entender os padrões regionais e locais de comunidades, e como diferentes processos, ocorrendo em escalas distintas, podem estar relacionados a esses padrões. Além disso, somente por meio desse conhecimento podemos identificar potenciais locais onde espécies possam ser descritas (superando o déficit Linneano) ou que espécies já conhecidas possam também ocorrer (superando o déficit Wallaceano) (ver Whittaker et al., 2005).

Uma preocupação recente é acerca das relações evolutivas entre as espécies. Entretanto, ainda existe uma grande lacuna de conhecimento sobre as filogenias dos grupos biológicos (déficit Darwiniano; Diniz-Filho et al., 2013). Alguns centros de pesquisa disponibilizam informações sobre as relações entre espécies, mas tais informações ainda são muito dispersas na internet. O projeto 'Tree of Life' (Maddison & Schulz, 2007) é um exemplo de rede compiladora de relações evolutivas topológica entre as espécies (www.tolweb.org/). Outra rede compiladora de relações filogenéticas (não unicamente topológicas) é a TreeBASE (Morell, 1996), que funciona como

um repositório aberto ao recebimento de dados aceitos ou publicados na literatura científica. As filogenias podem ajudar a entender como espécies ocorrem em determinados locais a partir do conhecimento dos processos evolutivos responsáveis pelas mudanças genéticas nas populações de diferentes espécies ao longo do tempo.

A necessidade de se conhecer informações sobre a história de vida das espécies também representa um grande desafio nos estudos de comunidades. Vários bancos de dados estão em constante desenvolvimento isoladamente em centros de pesquisa, sendo usados constantemente em periódicos científicos internacionais. Entretanto, ainda há poucos bancos de dados de acesso livre para grandes grupos biológicos. Por exemplo, o PanTHERIA (Jones et al., 2009) é um banco de dados com várias informações biológicas sobre mamíferos de todo o mundo. Outro exemplo é o projeto TRY (Kattge et al., 2011), que reúne informações biológicas sobre plantas ocorrendo globalmente, tanto em nível individual quanto específico. Assim como as relações evolutivas, a complementariedade ecológica e as interações intra e interespecíficas nos ajudam a entender como padrões locais de diversidade podem ser produzidos e continuamente modificados a partir de conjuntos regionais de espécies.

CONCLUSÃO

A escala ainda é um dos destaques nas discussões sobre a ecologia como um todo, mas várias questões sobre o assunto ainda devem ser resolvidas para entendermos melhor os processos que atuam na modificação de padrões ecológicos e evolutivos. Na década passada, Hubbell (2001) propôs que as diferenças ecológicas entre espécies co-ocorrentes no espaço e nos níveis tróficos seriam irrelevantes para a organização de comunidades. Esse extremo de ausência da importância do nicho para a estrutura de comunidades se contrapõe ao extremo definido por Ricklefs (2008) de ausência da importância de diferentes escalas espaço-temporais (e de aspectos demográficos relacionados a elas) para entendermos comunidades ecológicas. Para sabermos o quão corretos ou errados esses autores estão, devemos, urgentemente, acelerar a disponibilidade de dados biográficos, filogenéticos e sobre história de vida dos organismos. Nos próximos anos, ecólogos devem desvendar os processos que ocorrem tanto em escalas finas (populações ou comunidades locais) quanto nas amplas (comunidades regionais) para que se possa entender como eles moldam diferentemente a co-ocorrência de espécies através do espaço e tempo.

AGRADECIMENTOS

Aos nossos colegas e professores do Departamento de Ecologia da Universidade Federal de

Goiás que nos propiciaram discussões inspiradoras para a organização deste trabalho. Agradecemos a um revisor anônimo da RBN e ao Dr. Vitor Lemes Landeiro (Universidade Federal de Mato Grosso) pelas importantes críticas e sugestões ao artigo. Também agradecemos ao nosso professor de Ecologia de Comunidades, Marcus Vinicius Cianciaruso, por ter nos levado a um ensino mais crítico e produtivo acerca dos assuntos relacionados à sua disciplina. NSP e JHN foram bolsistas do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) durante o estudo.

REFERÊNCIAS

- Brooker, R. W., R. M. Callaway, L. A. Cavieres, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, F.I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet & T. G. Whitham.** 2009. Don't Diss Integration: A Comment on Ricklefs's Disintegrating Communities. *American Naturalist* 174: 919-927.
- Clements, F. E.** 1916. Plant succession: analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Diniz-Filho, J. A. F., R. D. Loyola, P. Raia, A. O. Mooers, & L. M. Bini.** 2013. Darwinian shortfalls in biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 689-695.
- Dybdahl, M. F. & A. Storfer.** 2003. Parasite local adaptation: Red Queen versus Suicide King. *Trends in Ecology & Evolution* 18: 523-530.
- Edwards, J. L., M. A. Lane, E. S. Nielsen.** 2000. Interoperability of Biodiversity Databases: Biodiversity Information on Every Desktop. *Science* 289: 2312-2314.
- Gleason, H. A.** 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Guisan, A. & C. Rahbek.** 2011. SESAM – a new framework integrating macroecological and species distribution models for predicting spatio-temporal patterns of species assemblages. *Journal of Biogeography* 38: 1433-1444.
- Harrison, S. & H. Cornell.** 2008. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters* 11: 969-979.
- Hijman, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones & A. Jarvis.** 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

- Hortal, J., P. De Marco, A. M. C. Santos & J. A. F. Diniz-Filho.** 2012. Integrating biogeographical processes and local community assembly. *Journal of Biogeography* 39: 627-628.
- Hubbell, S.** 2001. *The Unified Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Jones K. E., J. Bielby, M. Cardillo, S. A. Fritz, J. O'Dell, C. D. L. Orme, K. Safi, W. Sechrest, E. H. Boakes, C. Carbone, C. Connolly, M. J. Cutts, J. K. Foster, R. Grenyer, M. Habib, C. A. Plaster, S. A. Price, E. A. Rigby, J. Rist, A. Teacher, O. R. P. Bininda-Emonds, J. L. Gittleman, G. M. Mace & A. Purvis.** 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648.
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. V. Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. Higgins, J. S. Hodgson, A. Jalili, S. Jahnson, C. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer,; S. Klotz, J. M. H. Knoop, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, L. Poorter, P. Porschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J.F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne & C. Wirth.** 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17: 2905-2935.
- MacArthur, R. H.** 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40: 510-533.
- Maddison, D. R. & K. S. Schulz.** 2007. The Tree of Life Web Project. Disponível em: <http://tolweb.org>. Acesso em: mar. 2014.
- Magnusson, W. E.** 2013. The Words "Population" and "Community" Have Outlived their Usefulness in Ecological Publications. *Natureza & Conservação* 11: 1-6.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby.** 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178-185.
- Metzger, J. P.** 2001. O que é ecologia de paisagens? *Biota Neotropica* 1: 1-9.
- Milne, B. T.** 1998. Motivation and Benefits of Complex Systems Approaches in Ecology. *Ecosystems* 1: 449-456.
- Morell, V.** 1996. TreeBASE: The Roots of Phylogeny. *Science* 273: 569.
- Prado, P. I. & C. N. El-Hanl.** 2013. Blaming The Words "Population" and "Community" Has Outlived Its Usefulness in Ecology – a Reply to Magnusson (2013). *Natureza & Conservação* 11: 99-102.
- Ricklefs, R. E.** 2008. Disintegration of the ecological community. *American Naturalist* 172: 741-750.
- Schneider, D. C.** 2001. The rise of the concept of the scale in ecology. *Bioscience* 51: 545-553.
- Stenseth, N. C. & J. M. Smith.** 1984. Coevolution in Ecosystems: Red Queen Evolution or Stasis? *Evolution* 38: 870-880.
- Turelli, M.** 2006. 2005 Sewall Wright Award: Robert E. Ricklefs. *American Naturalist* 167: i.
- Urban, D., R. V. O'Neill & H. H. Shugart.** 1987. Landscape ecology: a hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *Bioscience* 37: 119-127.

- Valient-Banuet, A., A. Vital, M. Verdú, & R. M. Callaway.** 2006. Modern Quaternary plant lineages promote diversity through facilitation of ancient Tertiary lineages. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 103: 16812-16817.
- Villalobos, F., T.F. Rangel & J.A.F. Diniz-Filho.** 2013. Phylogenetic fields of species: cross-species patterns of phylogenetic structure and geographic coexistence. Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences 280: 2012-2570.
- Whittaker, R. J., M. B.Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson & K. J. Willis.** 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. Diversity and Distributions 11: 3-23.

Recebido em 19.IX.2013

Aceito em 25.VI.2014