



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus São José do Rio Preto

Alexandre Schneid Neutzling

**Controle ambiental sobre a estrutura e multifuncionamento de
ecossistemas bromelícolas**

São José do Rio Preto
2015

Alexandre Schneid Neutzling

**Controle ambiental sobre a estrutura e multifuncionamento de
ecossistemas bromelícolas**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

São José do Rio Preto
2015

N497c

Neutzling, Alexandre Schneid

Controle ambiental sobre a estrutura e multifuncionamento de ecossistemas bromelícolas / Alexandre Schneid Neutzling. -- São José do Rio Preto, 2015
33 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

1. Ecologia. 2. Biodiversidade. 3. Ecossistemas. 4. Food Webs (Ecology). 5. Mudanças Climáticas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Alexandre Schneid Neutzling

**Controle ambiental sobre a estrutura e multifuncionamento de
ecossistemas bromelícolas**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero
UNICAMP – Campinas
Orientador

Prof. Dr. Martin Francisco Pareja
UNICAMP – Campinas

Dra. Paula Munhoz de Omena
UNICAMP – Campinas

Campinas
30 de junho de 2015

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Sou grato ao Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero pela oportunidade de sua orientação, motivação, *brainstormings* e amizade.

Gratidão aos meus pais, Maria e Flávio, meus avós e meu irmão pelos ensinamentos, incentivo e amor.

Agradeço aos colegas de laboratório pela camaradagem e solidariedade. Sou especialmente grato à Babi Mamede, Jeniffer Tezuka e Adriano Mendonça pelo suporte técnico e amizade.

Sou grato aos amigos de longa data e às novas amizades que fiz ao longo desta jornada, por tornar a vida mais leve e divertida. Obrigado a todos os moradores da República do Calango pela agradável companhia, conversas interessantes e amizade.

Também agradeço ao *Bromeliad Working Group* pela oportunidade de participar do “Experimento da Seca”. Sou grato especialmente aos colegas Pablo Antiqueira e Cauê Piccoli pela condução do projeto. Também agradeço à família Neves e aos gestores do Parque Estadual Ilha do Cardoso/SP pelo acolhimento em nossas longas estadias na Ilha.

Meu agradecimento especial ao Programa de Pós Graduação em Biologia Animal da UNESP de São José do Rio Preto pelo suporte e boa formação oferecida. Também sou grato à UNICAMP pelo acolhimento e estrutura que foram importantes para minha formação.

Agradeço à CAPES pela bolsa de mestrado e à FAPESP pelo auxílio para o desenvolvimento dos projetos.

RESUMO

Este estudo explora os efeitos multiestressores do ambiente sobre as propriedades estruturais da biodiversidade e estabilidade do funcionamento de ecossistemas bromelícolas. Através de um experimento de colonização em habitat conservado, simulamos diferentes cenários pluviométricos em duas áreas, extremos de um gradiente de cobertura de dossel de restinga. Nosso objetivo foi verificar se diferentes condições ambientais resultam em diferentes importâncias relativas dos parâmetros de redes tróficas sobre o funcionamento global de ecossistemas. Nossos resultados evidenciam que os parâmetros de redes tróficas têm diferentes importâncias para o multifuncionamento do processamento da matéria orgânica quando os ecossistemas estão sujeitos a diferentes condições ambientais. A conectância aliada à variação de temperatura determinam o multifuncionamento em áreas de menor estresse ambiental. Em áreas de maior variação ambiental, a riqueza de espécies é o único fator que determina o multifuncionamento. Além disso, quando consideramos cenários de mudanças climáticas, como chuvas acentuadas, os ecossistemas em áreas de menor variação ambiental aparentam perder os efeitos positivos da conectância. Nossos resultados evidenciam a necessidade de considerar parâmetros gerais de redes ecológicas e a variação ambiental nos futuros estudos de biodiversidade e funcionamento ecossistêmico (B-EF). Este estudo avança na compreensão da teoria B-EF e fornece informações importantes sobre os efeitos das mudanças climáticas sobre a organização e funcionamento da biodiversidade.

Palavras-chave: Redes Tróficas. Estabilidade. Conectância. Biodiversidade. Mudanças Climáticas. Variação Ambiental.

ABSTRACT

This study explores the multi-stressor effects of the environment on the structural properties and functioning stability of bromeliad ecosystems. Through a controlled colonization experiment in a natural habitat, we simulated different rainfall scenarios across a restinga canopy cover gradient. Our goal was to verify whether distinct environmental conditions could result in different relative importances of food web parameters when determining multiple ecosystem functions. Our results indicate that food web parameters have distinct importances in the organic matter processing chain when ecosystems are subjected to varying environmental conditions. Connectance and temperature variation determine ecosystem multifunctioning in less stressful habitats, such as closed restingas and forests. In habitats with more variation in environmental conditions (open restinga), only species richness was correlated with the multifunctionality of bromeliad ecosystems. Additionally, when we consider scenarios of climate change, ecosystems in less variable conditions (closed restinga) seem to lose the positive effects of connectance on ecosystem multifunctionality. Our results underscore the need to consider general food web parameters and environmental variation in future studies of biodiversity and ecosystem functioning (B-EF). This study advances the understanding of B-EF theory and provides important information about the effects of climate change on the organization and functioning of ecosystems.

Keywords: Food Webs. Stability. Connectance. Biodiversity. Climate Change. Environmental Variation.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	8
2. METODOLOGIA.....	11
3. RESULTADOS.....	18
4. DISCUSSÃO.....	24
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	26
REFERÊNCIAS.....	27
ANEXO A - Índice de Multifuncionalidade Local.....	30

1. INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, tem havido um esforço cada vez maior para compreender os padrões de organização da diversidade biológica sob os impactos das mudanças climáticas. Os ecólogos estão preocupados com as consequências ecossistêmicas da perda de espécies ou os efeitos de espécies invasoras favorecidas por esses cenários (NAEEM et al., 2009). A compreensão desses processos tem profundas implicações para garantir os bens e serviços que a natureza assegura para as sociedades humanas (CARDINALE et al., 2012).

A teoria de biodiversidade e funcionamento ecossistêmico (B-EF) prevê que a diversidade biológica tem papel fundamental em manter a estabilidade da dinâmica da ciclagem de materiais, o que permite o uso sustentável dos recursos e a coexistência das espécies nos ecossistemas (NAEEM et al., 2009). Por exemplo, Tilman & Downing (1994) mostram que uma maior diversidade de espécies assegura uma maior estabilidade da variação da biomassa das comunidades frente a distúrbios como a seca. O processamento de toda matéria orgânica vegetal não consumida pelos herbívoros depende da biodiversidade de decompositores, apesar dos efeitos e mecanismos variarem em diferentes cenários (GESSNER et al., 2010).

Recentemente, o interesse sobre a biodiversidade e funcionamento ecossistêmico tem tomado uma perspectiva mais complexa ao deixar de considerar apenas os parâmetros ecossistêmicos de forma desconectada. O multifuncionamento de ecossistemas considera vários parâmetros ecossistêmicos agregados dentro de índices que nos permitem explorar o papel dos componentes estruturais da diversidade biológica na manutenção do conjunto de processos que asseguram a transferência de energia e produção de recursos para todo ecossistema (HECTOR; BAGCHI, 2007; BYRNES et al., 2014). Esta abordagem nos permite investigar a relação entre os parâmetros estruturais da biodiversidade e a estabilidade dos parâmetros agregados do funcionamento dos ecossistemas, ou estabilidade de ecossistemas (GRIFFIN et al., 2009).

Apesar do grande número de trabalhos que mostram os efeitos da riqueza de espécies para o funcionamento dos ecossistemas, os ecólogos ainda têm explorado pouco a visão de ecossistemas como redes de interações (MACCANN, 2000;

LOREAU, 2010). Nesse sentido, se torna evidente a necessidade de compreender como os padrões de organização das interações das redes ecológicas influenciam o funcionamento ecossistêmico (LOREAU, 2010; THOMPSON et al., 2012).

As populações biológicas podem ser reguladas por mudanças comportamentais adaptativas que podem estabilizar a dinâmica de redes tróficas (VALDOVINOS et al., 2010). Giles & Vermeij (2002) sustentam que os ecossistemas mantêm sua produtividade porque são arenas de competição entre os organismos e isso favorece a ocupação mais eficiente dos nichos mais produtivos. Consequentemente, múltiplos estados estáveis são esperados para ecossistemas expostos a diferentes tipos e graus de distúrbios ou estresse (DENT et al., 2002; SOLÉ et al., 2003).

Se MacArthur (1955) estava correto, os ecossistemas mais conectados são mais estáveis. Contudo, ecossistemas em ambientes menos variáveis tendem a apresentar maior conectância (BRIAND, 1983). É possível considerar que a maior conectância promove estabilidade ao incluir as interações fracas na dinâmica das redes, o que tamponaria os efeitos de espécies competitivamente dominantes (MACCANN, 2000). Contudo, a variação nas condições ao longo do tempo e espaço têm sido consideradas como o plano de fundo necessário para a compreensão dos mecanismos que mantêm a diversidade de espécies e asseguram a estabilidade do funcionamento dos ecossistemas (MACCANN, 2000).

Um novo *framework* tem sido desenvolvido por pesquisadores há mais de três décadas para compreender os mecanismos do funcionamento ecossistêmico em comunidades: a hipótese do gradiente de estresse (HGE) enriquece essa abordagem. Esta hipótese prediz que em ambientes mais estressantes as espécies relaxam a competição inter e intraespecífica e passam a ter efeitos positivos (facilitação) entre suas populações (MAESTRE et al., 2009). Recentemente essa abordagem tem sido proposta para comunidades de detritívoros, apesar de algumas ressalvas, visto que em ambientes estressantes as interações parecem ser mais neutras do que positivas (GESSNER; HINES, 2012; FUGERE et al., 2012).

Bromélias de tanque apresentam características de modelos de estudo ideais, com complexidade e realismo necessários (além de fácil replicação) para verificar experimentalmente a estrutura e organização de redes ecológicas e seus processos ecossistêmicos (DEZERALD et al., 2013). Estes ecossistemas dependem

principalmente da energia de folhas e galhos secos do dossel captados pelas folhas das bromélias e processados por diversos grupos de decompositores, sob efeito de diferentes predadores (PICADO, 1913).

Neste estudo, exploramos as respostas de componentes estruturais das redes tróficas bromelícolas (riqueza, conectância e modularidade) em duas áreas de restinga com diferentes condições ambientais. Nosso principal objetivo foi identificar quais parâmetros das redes tróficas são responsáveis pela eficiência acumulada do funcionamento dos parâmetros ecossistêmicos agregados (multifuncionamento da cadeia de processamento da matéria orgânica) e se esses padrões são sensíveis aos efeitos de diferentes ambientes com diferentes regimes de temperatura. Por fim, comparamos estes ecossistemas quanto a sua capacidade de manter seus estados de organização e funcionamento frente aos distúrbios em um gradiente de cenários pluviométricos.

Nossas perguntas foram: Há diferenças na importância relativa de diferentes parâmetros estruturais de redes tróficas no multifuncionamento de ecossistemas sob diferentes condições ambientais? Qual a sensibilidade dos parâmetros das redes tróficas nos cenários de mudanças nos regimes pluviométricos? Estes impactos se estendem ao multifuncionamento dos ecossistemas?

Ecossistemas em áreas com clima mais estável devem apresentar maior riqueza de espécies e conectância, o que diluiria as forças de interação entre as espécies ao adicionar maior número de opções de presas, o que diluiria os caminhos de energia. Isso garantiria a resiliência das redes tróficas e manteria a exploração mais eficiente dos recursos ao longo do tempo (BRIAND, 1983; MACCANN, 2000). Já em ambientes variáveis, as espécies podem ter sua eficiência funcional reduzida pela frequência de estresse fisiológico, o que afrouxaria a competição e selecionaria as espécies mais tolerantes ao estresse e poderia originar módulos funcionais complementares. Recentemente, Montoya e colaboradores (2015) mostraram que a diversidade de grupos funcionais aumenta com a modularidade de redes tróficas de sapais, o que pode causar efeitos de complementaridade funcional entre as espécies da cadeia de processamento da matéria orgânica (HEARD, 1994). Deste modo, podemos esperar que áreas de clima variável apresentem maior modularidade, e que esta seja importante para o multifuncionamento de ecossistemas.

2. METODOLOGIA

Este estudo utilizou uma abordagem experimental em mesocosmos naturais de comunidades aquáticas de macroinvertebrados associados a tanques de bromélias (*Quesnelia arvensis* (Vell) Mez) em seu habitat original (Fig. 1), na Ilha do Cardoso, sul do estado de São Paulo, Brasil (25°03'S, 48°53'W). Os mesocosmos foram distribuídos nos extremos de um gradiente de cobertura de restinga (aberta e fechada). Assim, as bromélias foram expostas a variados graus de abertura de dossel e consequentemente, a variações ambientais dependentes do local onde as plantas se encontravam. Essa variação na abertura de dossel é responsável por determinar diversos atributos das comunidades de macroinvertebrados, como a modularidade e diversidade funcional (BROUARD et al., 2012; DEZERALD et al., 2014).

Figura 1. Imagem de um dos blocos experimentais evidenciando as estruturas de proteção das unidades amostrais (*Q. arvensis*).



Fonte: Cortesia de Pablo Antiqueira.

O delineamento deste experimento foi em regressão, onde cada bromélia recebe um tratamento específico quanto ao volume e frequência de chuva. Os tratamentos variaram em função da média histórica dos últimos 5 anos, relativa aos 68 dias de experimento (março a junho de 2013). A partir de modelos negativos binomiais, os dados históricos foram ajustados e foram estipulados dois parâmetros: a média (μ) e o parâmetro de dispersão (k), que representam respectivamente o volume e a frequência de chuvas atuais. Com os valores atuais de μ e k , multiplicamos por um fator de correção combinado (que considera a quantidade de interceptação da chuva pelo dossel da restinga) e área média de captação das bromélias (a partir de fotos e análise no programa Image-J), assim:

Volume de água = área média das bromélias * fator de correção * quantidade para cada cenário (k e μ).

Nós criamos 30 combinações (Quadro 1), das quais uma é o tratamento ambiente ($\mu:k$) e o restante variou de regimes áridos ($\mu 0.1k 0.5$), onde o cenário é 1/10 do volume de chuva atual e 1/2 da frequência atual, a regimes de fortes chuvas e frequentes ($\mu 3k 2$). As mesmas 30 combinações foram feitas para as duas áreas do experimento (restinga aberta e fechada), porém cada uma com seu respectivo fator de correção e área média das bromélias, o que nos deu 2 réplicas ponderadas para cada tratamento de chuva em cada área experimental. Os tratamentos com maiores e menores volumes de chuva foram executados nos mesmos dias para evitar variações aleatórias, o que minimiza os ruídos estatísticos das respostas dos ecossistemas em diferentes condições ambientais.

Tabela 1. Distribuição dos tratamentos de (μ) volume e (K) frequências pluviométricas para cada unidade amostral do experimento nas duas áreas de estudo.

	$\mu * 0.1$	$\mu * 0.2$	$\mu * 0.4$	$\mu * 0.6$	$\mu * 0.8$	μ	$\mu * 1.5$	$\mu * 2$	$\mu * 2.5$	$\mu * 3$
$K * 0.5$	$\mu 0.1k 0.5$	$\mu 0.2k 0.5$	$\mu 0.4k 0.5$	$\mu 0.6k 0.5$	$\mu 0.8k 0.5$	$\mu 1k 0.5$	$\mu 1.5k 0.5$	$\mu 2k 0.5$	$\mu 2.5k 0.5$	$\mu 3k 0.5$
K	$\mu 0.1k 1$	$\mu 0.2k 1$	$\mu 0.4k 1$	$\mu 0.6k 1$	$\mu 0.8k 1$	$\mu 1k 1$	$\mu 1.5k 1$	$\mu 2k 1$	$\mu 2.5k 1$	$\mu 3k 1$
$K * 2$	$\mu 0.1k 2$	$\mu 0.2k 2$	$\mu 0.4k 2$	$\mu 0.6k 2$	$\mu 0.8k 2$	$\mu 1k 2$	$\mu 1.5k 2$	$\mu 2k 2$	$\mu 2.5k 2$	$\mu 3k 2$

Fonte: Elaborado pelo autor.

Bromélias de tamanhos similares, oriundas da região do experimento foram submetidas a um rigoroso processo de limpeza e foram replantadas ao longo de seis blocos ($n=10/\text{bloco}$), três em cada área (restinga aberta e fechada), que totalizou 60 unidades amostrais, distribuídas ao longo do gradiente de dossel do ambiente de restinga. Cada bromélia foi plantada no solo, abaixo de uma estrutura de metal coberta com lona plástica transparente cobrindo a parte superior, o que evitou a entrada de água da chuva e permitiu a passagem de radiação solar (Fig. 1). As laterais permaneceram abertas, o que permitiu o acesso dos invertebrados colonizadores.

As bromélias receberam inicialmente uma quantidade de detrito (base energética de suas redes tróficas) específica para cada área do estudo (aberta e fechada), referente à quantidade média de detrito que havia em 10 bromélias do respectivo local. As bromélias da área aberta receberam cerca de 5 g de detrito (2 g de *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae) e 3 g de *Myrcia splendens* Sw. (Myrtaceae)), enquanto as da área fechada receberam cerca de 7 g (2 g de *E. uniflora* e 5 g de *M. splendens*). As folhas foram secas em estufa a 50°C e posteriormente acondicionadas em sacos plásticos com água para um dia de reidratação e lixiviação de compostos secundários remanescentes das folhas. Diferentes quantidades de detritos em cada área conferem maior realismo ao experimento, visto que as comunidades de cada área funcionam dentro destas condições (OMENA, 2014). Uma quantidade igual de detritos nas duas diferentes áreas significaria que uma estaria com excesso de matéria orgânica inicial ou uma estaria com menos matéria orgânica do que estas comunidades costumam receber.

Cada bromélia recebeu uma pequena comunidade inicial de insetos, referente à média de 10 bromélias de cada área. Seis famílias de insetos foram depositados na restinga fechada, no total de 28 organismos e cinco famílias na restinga aberta, no total de 14 organismos (Tab. 2). Porém, as duas áreas receberam os mesmos grupos funcionais (com exceção do mesopredador *Corethrella infuscata* (Corethrellidae), que só foi inserido na área fechada) e provavelmente os detritívoros serviram de presas para os predadores nos primeiros dias do experimento. Diferentes faunas iniciais conferem realismo ao experimento, visto que os opostos do gradiente apresentam naturalmente diferentes densidades e riquezas de organismos (OMENA, 2014).

Tabela 2. Tabela dos organismos depositados nas bromélias ao início do experimento.

DEC = Restinga Fechada; DEO = Restinga Aberta.

Grupo Funcional	Espécies	DEC	DEO
Predadores (Zygoptera)	<i>Leptagrion andromache</i>	1	1
Predadores (Corethrellidae)	<i>Corethrella infuscata</i>	1	0
Detritívoros (Chironomidae)	<i>Polypedilum marcondesi</i> , <i>P. kaingang</i> , <i>Tanytarsus</i> sp., <i>Chironomus detritícula</i>	19	10
Detritívoros (Scirtidae)	<i>Scirtes</i> sp	2	1
Detritívoros (Trichoptera)	<i>Phylloicus bromeliarum</i>	1	1
Filtradores (Culicidae)	<i>Wyeomia</i> spp., <i>Wyeomia (Phoniomyia)</i> spp., <i>Culex (Microculex)</i> spp	4	1
Total		28	14

Fonte: Elaborado pelo autor.

Com auxílio de termômetros digitais automáticos (*i-buttons*) envoltos em plástico filme e localizados imersos nos tanques das bromélias, obtivemos valores de temperatura para cada hora durante o experimento, o que totalizou cerca de 1600 medidas para cada bromélia. Com isso, podemos calcular com extrema precisão a temperatura média diária acumulada (CAT) e seu coeficiente de variação (desvio padrão/média) (C.V. CAT). Também obtivemos a média da temperatura máxima (MAT) de cada área e seu coeficiente de variação (C.V. MAT). É previsível que a variação da temperatura seja dependente da abertura de dossel. Devido a isso, foi tirada uma fotografia digital hemisférica (lente auxiliar Vivitar, 180°) do dossel acima de cada bromélia. As fotos foram binarizadas (preto e branco) e quantificamos a proporção de pixels brancos em relação ao total de brancos e pretos.

Ao final dos 68 dias de experimento, foram coletados todos os invertebrados que colonizaram os mesocosmos naturais e posteriormente identificados em laboratório. Além disso, os parâmetros de funcionamento ecossistêmico da decomposição da matéria orgânica foram quantificados.

Inicialmente, coletamos no total 40ml de água, um pouco de cada tanque, e este material ficou em espera por 20min para decantação e posteriormente, com auxílio de um fluorímetro portátil (AquaFluor®) foi obtida (após mais 5 min de decantação na cubeta) a densidade da matéria orgânica corada dissolvida (CDOM – ppb). A matéria orgânica corada dissolvida é um importante elemento dos ecossistemas aquáticos, resultado da decomposição da matéria orgânica e causa a redução da penetração de luz na água, além de absorver as ondas de frequência semelhantes às da clorofila. CDOM é fundamental para ecossistemas aquáticos por absorver as nocivas radiações UVA/B, o que protege os organismos aquáticos de danos no DNA (HUOT et al., 2000).

Nós dividimos a quantidade final de matéria orgânica coletada das bromélias pela quantidade inicial exata que foi depositada em cada planta. Com auxílio de uma peneira de 100um, a matéria orgânica particulada fina (FPOM – g) foi separada e posta em filtros de papel pesados previamente, e em seguida o material foi posto para secar a 50-60°C. FPOM é outro importante parâmetro de ecossistemas aquáticos, visto que é o resultado da quebra da matéria orgânica particulada grossa (CPOM), através do consumo por invertebrados aquáticos de outros grupos funcionais (Allan 1996). Para padronizar os efeitos das diferentes quantidades de matéria orgânica depositadas nos mesocosmos, os valores de FPOM e CDOM foram divididos pelos respectivos valores de matéria orgânica inicial de cada bromélia (MARCZAK et al., 2007). Conforme as observações anteriores, estes parâmetros ecossistêmicos podem ser agregados em um canal de fluxo de energia e materiais, onde organismos de diferentes grupos funcionais transformam a matéria orgânica e fornecem material para outros grupos funcionais via cadeia de processamento de detritos (HEARD, 1994).

Baseado no método *Averaging Approach* (HOOPER; VITOUSEK, 1998), o presente estudo introduz o índice LMFI (*Local MultiFunctionality Index*), que providencia uma medida de multifuncionamento ecossistêmico local para cada unidade experimental, o que permite regressões lineares diretas. Este índice é composto pelo primeiro eixo de uma PCA a partir dos parâmetros ecossistêmicos (Perda de detrito, FPOM e CDOM) logaritmizados (base e) divididos pela média geométrica dos parâmetros ecossistêmicos agregados de cada unidade amostral. Contudo, este índice torna difícil determinar a importância relativa de cada

parâmetro ecossistêmico para o multifuncionamento sem observar seus respectivos valores isoladamente (detalhes sobre o desenvolvimento e aplicação de LMFI estão no ANEXO A).

Foram montadas matrizes de predação binárias, onde as mesmas espécies das colunas estão nas linhas, de modo que a espécie da coluna preda ou não as espécies das linhas. A predação recebe valor 1 e ausência de predação 0 (FAHIMIPOUR; HEIN, 2014). As interações tróficas foram determinadas a partir de bioensaios conduzidos em tubos Falcon (50ml), com volume de água semelhante a tanques de *Q. arvensis* (40ml), onde um predador e uma presa potencial foram mantidos juntos por 24 horas, sob as condições ambientais de cada restinga e, após, foi verificado se houve consumo da presa ou parte dela. Cada interação teve no máximo 10 réplicas, conforme a disponibilidade de organismos para os bioensaios. Além disso, foram utilizados dados bibliográficos e registros de predações observadas em experimentos anteriores. Interações canibalísticas também não foram incluídas a fim de evitar efeitos redundantes de espécies com apenas um indivíduo na comunidade.

Com o pacote “foodweb” do ambiente de programação R (R Development Core Team), obtivemos os valores de conectância e riqueza das redes tróficas. A partir das matrizes de predação, foram criadas matrizes simétricas (espelho) e com o programa Modular (MARQUITTI et al., 2014) obtivemos os valores de modularidade (algoritmos de otimização default, 100 aleatorizações) para cada rede trófica dos ecossistemas bromelícolas. As representações gráficas das redes tróficas foram feitas com o pacote “Cheddar”.

Para caracterizar as duas áreas, nós ajustamos modelos de ANOVA para comparar as condições de temperatura (CAT; C.V. CAT; MAT; C.V. MAT) entre os dois ambientes (restinga aberta e fechada), além de comparar a abertura de dossel das duas áreas. Também comparamos as redes das duas áreas quanto a riqueza, conectância e modularidade, bem como comparamos a performance de cada ambiente quanto ao multifuncionamento ecossistêmico (eficiência do processamento global da matéria orgânica).

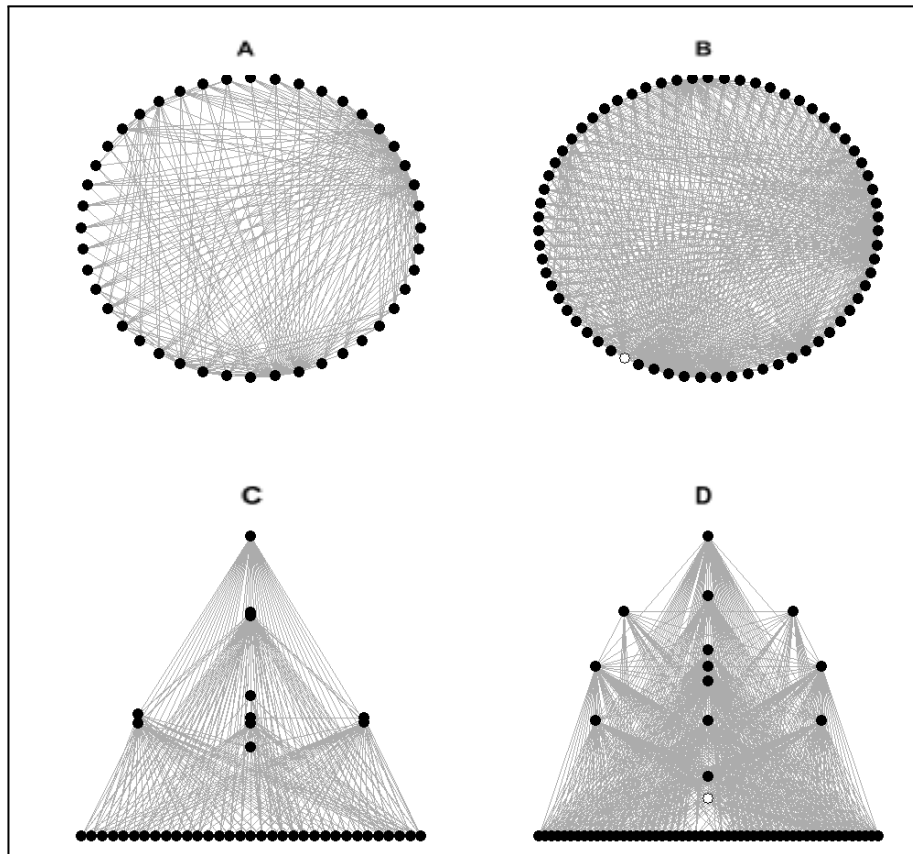
Nós desenvolvemos modelos de equações estruturais para avaliar a rota dos impactos relativos da temperatura (CAT e C.V. CAT: variáveis exógenas) sobre componentes estruturais das redes tróficas (Riqueza: S; Conectância: C; e

Modularidade: M) e os efeitos relativos destas métricas no multifuncionamento de ecossistemas (LMFI). Ajustamos as mesmas rotas para as duas áreas para compararmos como a organização das redes se comporta e influencia o multifuncionamento da matéria orgânica em ecossistemas bromelícolas. Posteriormente, ajustamos uma equação estrutural para os ecossistemas bromelícolas de cada área, só que agora considerando a resistência dos componentes estruturais das redes tróficas frente ao gradiente de combinações dos cenários pluviométricos estressantes (volume de chuva: μ ; frequência de chuva: k ; variáveis exógenas). Desta maneira, podemos verificar a relação do multifuncionamento com os parâmetros estruturais das redes tróficas sob os efeitos estressores de cenários de chuva fora da amplitude natural esperada para a região e como isso mantém sua importância em relação aos efeitos estressores de amplitude natural de temperatura média e variação de temperatura para cada área.

3. RESULTADOS

Os ambientes de restinga aberta e restinga fechada diferem quanto aos parâmetros ambientais (Tab. 3). A área de restinga aberta apresenta em média 120% maior abertura de dossel que a restinga fechada. A restinga aberta apresenta em média (CAT) 0.5°C e varia (C.V. CAT) 7.2% mais do que a restinga fechada. Mais forte é a diferença na temperatura máxima, onde a restinga aberta apresenta em média 2.2°C a mais de pico de temperatura, além desse valor variar 38% mais que a restinga fechada. Quanto às métricas estruturais, a restinga fechada apresentou comunidades de macroinvertebrados bromelícolas 12% mais ricas (S) e 23% mais conectadas (C) (Tab. 3) (Fig. 2 e Fig. 3). Enquanto a restinga aberta foi em média 28% mais modular que a área fechada, além de apresentar maior razão presa:predador (23% a mais).

Figura 2. Representações gráficas das redes tróficas hipotéticas com todas as interações possíveis de serem realizadas nas áreas de restinga aberta (A) e (C) e restinga fechada (B) e (D). As figuras da parte inferior evidenciam os níveis tróficos distribuídos horizontalmente.



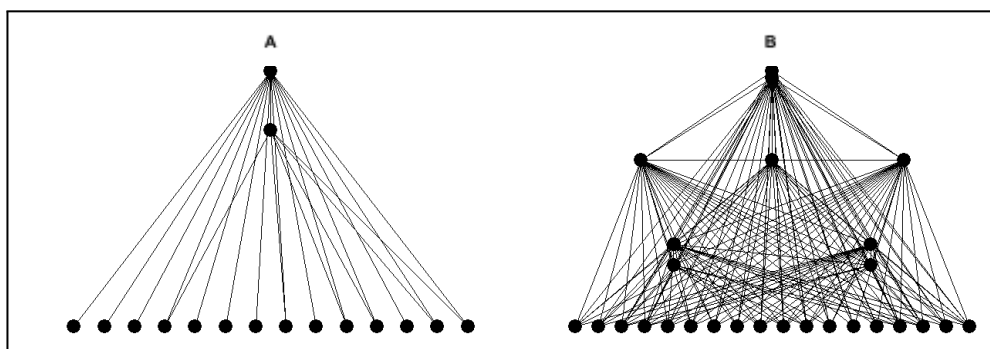
Fonte: Elaborado pelo autor.

Tabela 3. Resultados dos Testes T de Student para as diferenças entre as médias dos parâmetros ambientais, métricas de rede e variáveis de funcionamento ecossistêmico para cada área. Média RF = Restinga Fechada; Média RA = Restinga Aberta; A. Dossel = Abertura de dossel; CAT = Temperatura Média Acumulada; C.V. CAT = Coeficiente de Variação da Temperatura Média Acumulada; MAT = Temperatura Média Máxima; C.V. MAT = Coeficiente de Variação da Temperatura Média Máxima.

Característica	Média RF	Média RA	GL	t	P
Ambiente					
A. Dossel (%)	18.51	40.71	35.251	-14.06	< 0.001
CAT (°C)	20.9	21.41	35.49	-5.49	< 0.001
C.V. CAT	10.02	10.75	49.62	-7.009	< 0.001
MAT (°C)	23.91	26.15	29.89	-7.77	< 0.001
C.V. MAT	9.22	12.72	32.41	-11.07	< 0.001
Redes tróficas					
Riqueza	25.93	23.03	55.27	3.49	< 0.001
Conectância (%)	138	112	55.47	3.82	< 0.001
Modularidade (%)	829	106	57.59	-2.67	9
Presa:Predador	4.539	5.609	57.99	-3.29	1
Funcionamento					
LMFI	-855	855	54.03	-0.44	0.65
Perda Detrito (%)	23.68	25.97	40.76	-2.45	18
FPOM (%)	53.59	58.92	38.05	-0.37	0.71
CDOM (%)	36.20	72.18	44.42	-4.26	< 0.001

Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 3. Representações gráficas de duas redes tróficas selecionadas para demonstração que evidenciam os diferentes níveis tróficos e suas conexões. Rede da área de restinga aberta (A), com a menor conectância entre as bromélias analisadas e tendo apenas três níveis tróficos. Rede da área de restinga fechada (B) com cinco níveis tróficos e sendo esta a rede com a maior conectância entre as comunidades bromelícolas deste estudo.



Fonte: Elaborado pelo autor.

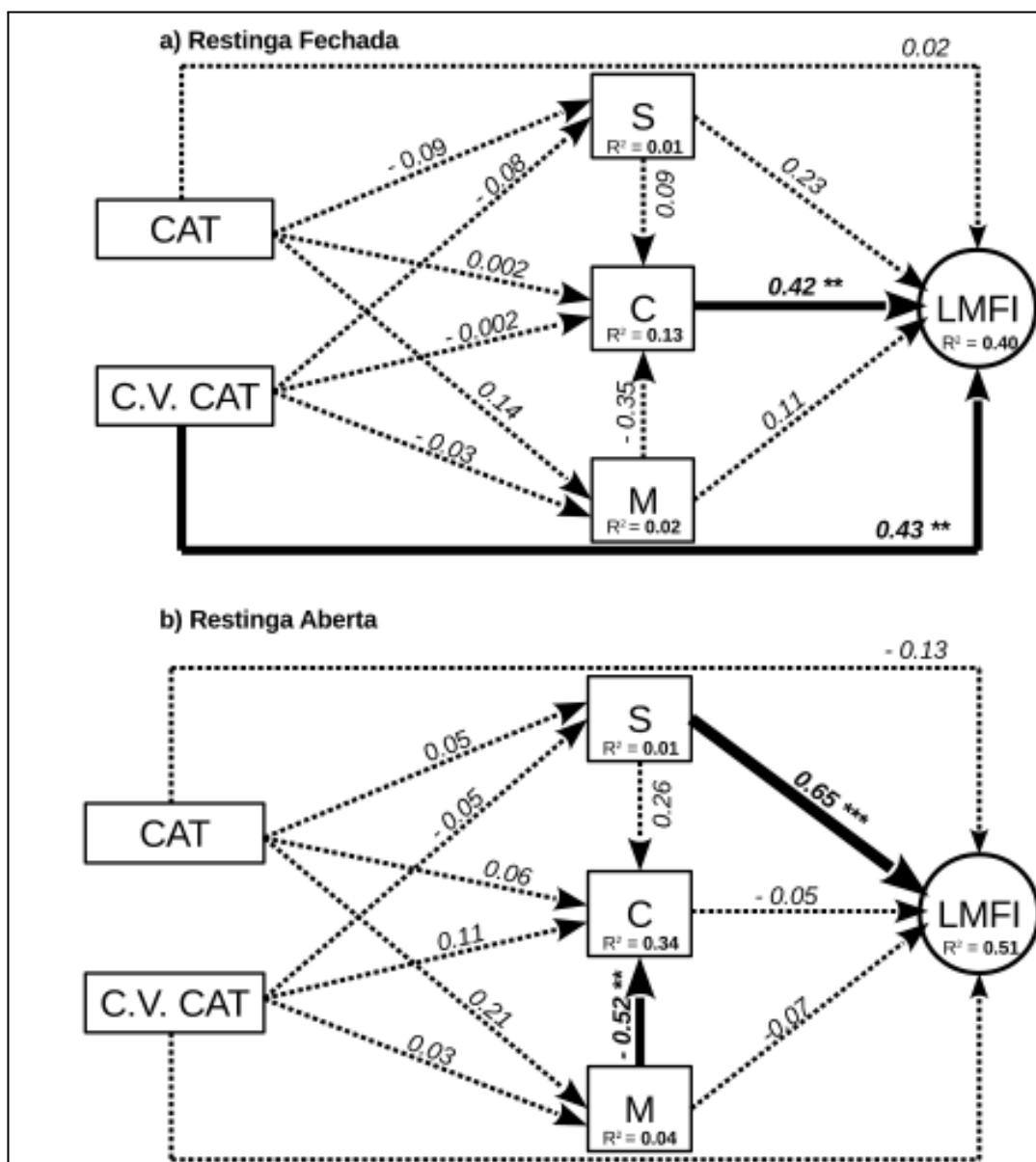
O multifuncionamento ecossistêmico não apresentou diferença significativa entre as duas áreas, assim como a produção de FPOM. Porém, os ecossistemas bromelícolas da restinga aberta são em média 9% mais eficientes na produção de FPOM e produzem 99% mais CDOM que os da restinga fechada.

O impacto relativo do estresse térmico das diferentes áreas sobre os parâmetros estruturais das redes tróficas (S, C e M) não foi detectado nas equações estruturais (Fig. 4). Contudo, o multifuncionamento ecossistêmico na área de restinga fechada teve 40% de sua variação explicada pela relação positiva do coeficiente de variação da temperatura média e da conectância, único parâmetro estrutural da biodiversidade responsável pelo multifuncionamento da cadeia de processamento da matéria orgânica nesta área (Fig. 4). Verificamos se conectância e C.V. CAT interagem em uma regressão linear múltipla e a resposta foi positiva: $F_{1,26} = 7.51$; $p = 0.011$; $R^2_{Ajtado} = 0.19$ (Fig. 5). Já na restinga aberta, o multifuncionamento ecossistêmico teve 51% de sua variação explicada apenas pela riqueza de espécies, que apresentou magnitude 50% maior que a conectância ou C.V. CAT tiveram para o multifuncionamento na restinga fechada (Fig. 4). Além disso, a conectância teve 34% de sua variação explicada na restinga aberta, com efeito negativo da modularidade (Fig. 4). Contudo, diferentemente do esperado, a modularidade não foi um fator importante para o multifuncionamento ecossistêmico.

Nas equações estruturais que consideraram os cenários pluviométricos, 26% da variação da riqueza de macroinvertebrados na restinga fechada foi explicada apenas pelo efeito negativo de maiores volumes de chuva (Fig. 6). A conectância na restinga fechada teve 28% de sua variação explicada pelo efeito negativo de maiores frequências de chuva e pelo efeito negativo da modularidade (Fig. 6). O multifuncionamento não teve efeito significativo da conectância (nem de S e M) na área fechada quando consideramos nas equações estruturais os distúrbios promovidos pela chuva na restinga fechada. Já na restinga aberta, a riqueza de macroinvertebrados teve 23% de sua variação explicada com efeito negativo de cenários com maior volume de chuva (Fig. 6). A conectância na área aberta teve 46% de sua variação explicada, com efeitos positivos de maiores volumes de chuva e da riqueza de espécies, e com efeito negativo da modularidade (Fig. 6). Por fim, o multifuncionamento da cadeia de processamento da matéria orgânica teve 42% de

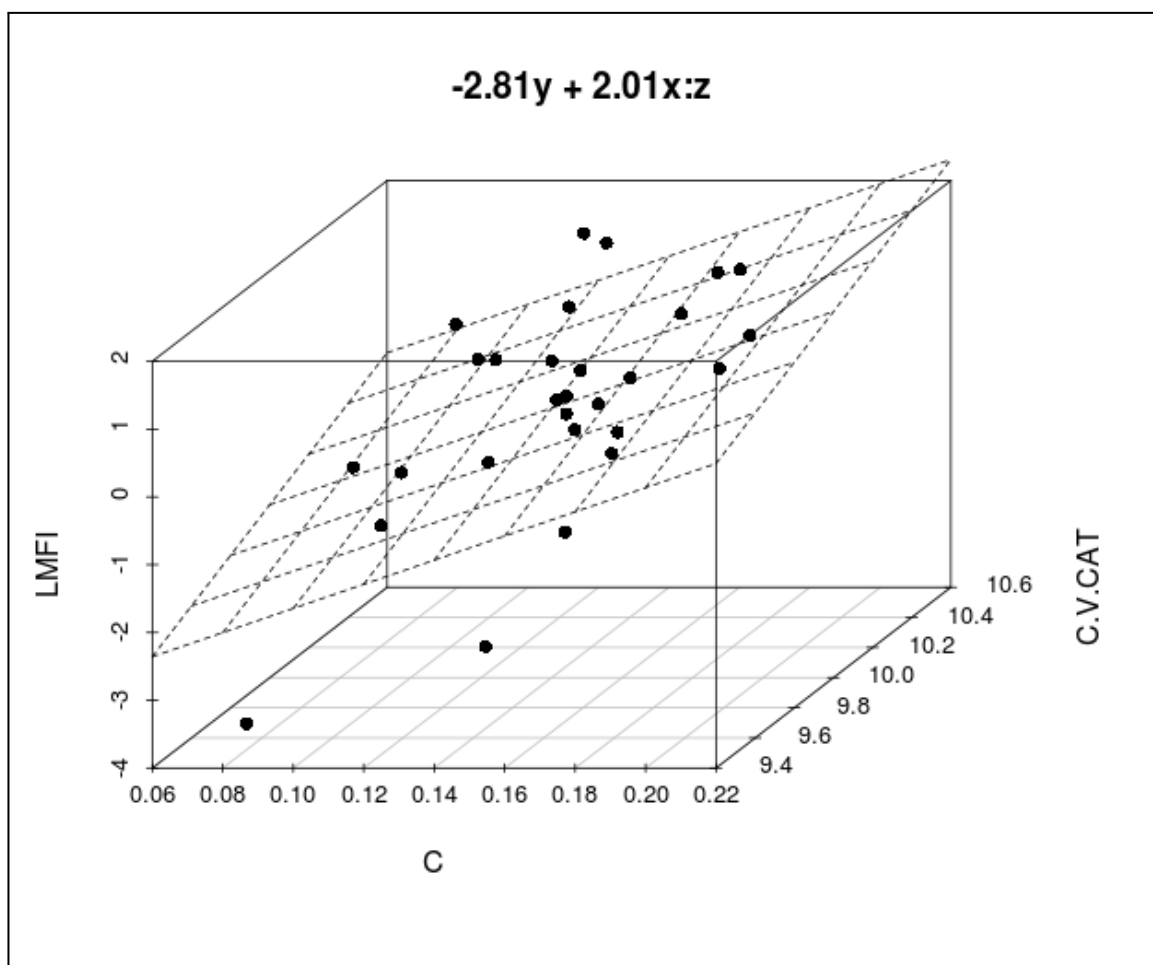
sua variação explicada pelo efeito positivo da riqueza, que foi 10% maior que na equação estrutural considerando a temperatura na área aberta (Fig. 6).

Figura 4. Resultados da análise de equações estruturais mostrando os efeitos relativos de CAT (Temperatura Média Acumulada), C.V. CAT. (Coeficiente de Variação da Temperatura Média Acumulada), parâmetros estruturais de redes tróficas (riqueza de espécies[S], conectância[C] e modularidade [M]) e a rota de efeitos que explica o multifuncionamento de ecossistemas bromelícolos (LMFI). Linhas tracejadas representam efeitos não significativos. A largura das setas indica a intensidade dos efeitos. Os valores associados às setas indicam os coeficientes padronizados. *P < 0.05; ** P < 0.01; ***P < 0.001.



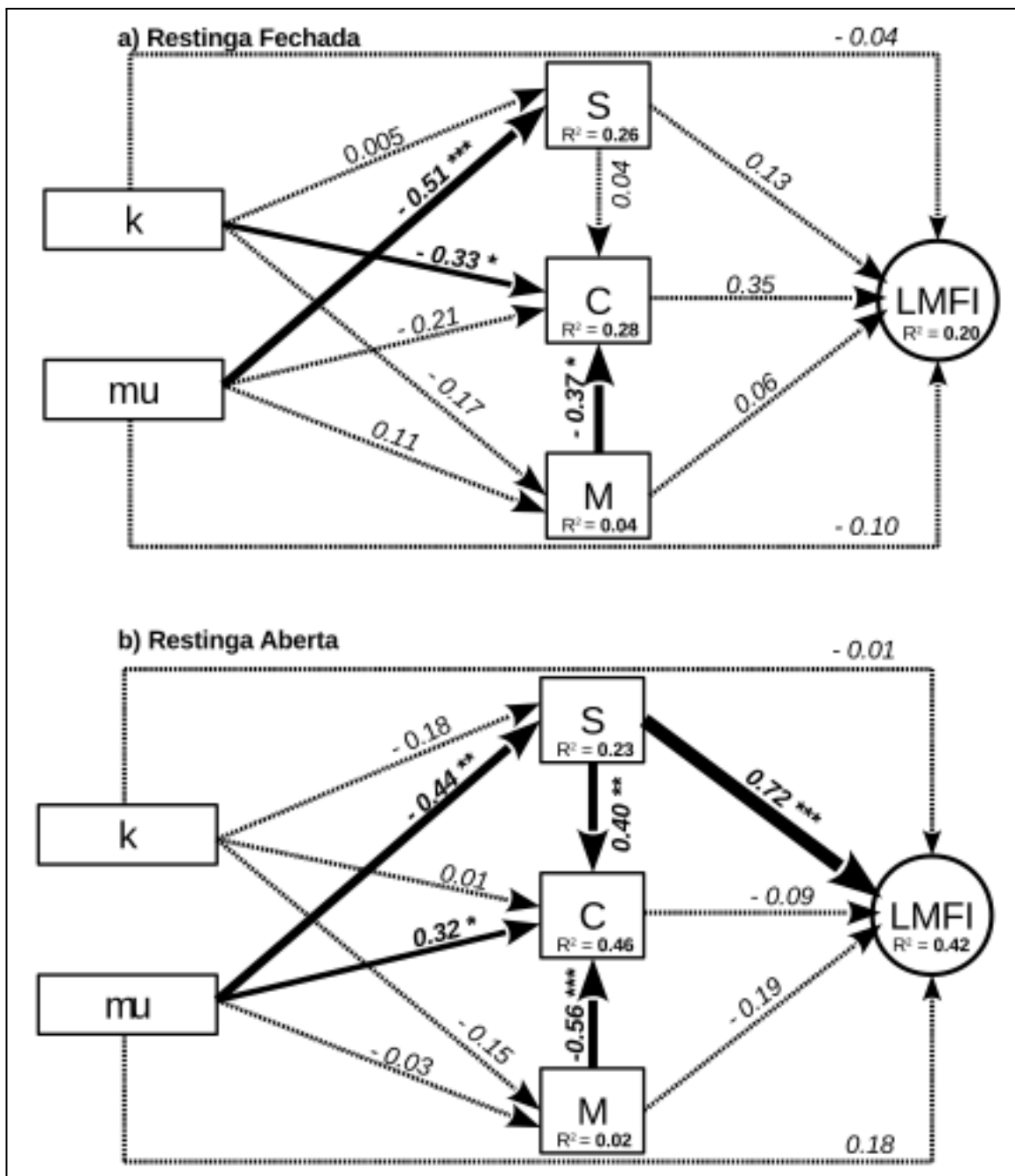
Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 5. Representação gráfica tridimensional da interação entre conectância (C) e coeficiente de variação da temperatura média (C.V. CAT) explicando o multifuncionamento dos ecossistemas de restinga fechada ($F_{1,26} = 7.51$; $p = 0.011$; $R^2_{\text{ajtdo}} = 0.19$).



Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 6. Resultados da análise de equações estruturais mostrando os efeitos relativos de k (Frequência de Chuva), μ (Volume de Chuva), parâmetros estruturais de redes tróficas (riqueza de espécies[S], conectância[C] e modularidade [M]) e a rota de efeitos que explica o multifuncionamento de ecossistemas bromelícolos (LMFI). Linhas tracejadas representam efeitos não significativos. A largura das setas indica a intensidade dos efeitos. Os valores associados às setas indicam os coeficientes padronizados. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.



Fonte: Elaborado pelo autor.

4. DISCUSSÃO

Nós descobrimos que quando consideramos ecossistemas como redes tróficas complexas, os efeitos de diferentes parâmetros da biodiversidade sobre o multifuncionamento ecossistêmico podem ser contexto-dependentes, mesmo em pequena escala. Ecossistemas bromelícolas em áreas de maior estresse ambiental, como a restinga aberta, dependem apenas da riqueza de espécies para manter o funcionamento dos parâmetros ecossistêmicos agregados. Contudo, em áreas de menor estresse ambiental, como a restinga fechada, o multifuncionamento ecossistêmico depende da interação entre a conectância e a variação da temperatura média dos ecossistemas bromelícolas. Isso sugere que na mesma região, ecossistemas bromelícolas se ajustam em estados estáveis alternativos que otimizam o uso dos recursos pelo sistema via diferentes importâncias relativas dos parâmetros estruturais das redes tróficas, sob diferentes contextos ambientais e estruturados sob dinâmicas compensatórias (DENT et al., 2002; GILES; VERMEIJ, 2002; MCCANN; ROONEY, 2009).

Peralta e colaboradores (2015) demonstraram que a conectância aumenta a variabilidade temporal (instabilidade) acumulada das taxas de parasitismo, encarada como uma medida de funcionamento ecossistêmico. Caso isso se aplique a redes tróficas em geral, então um mecanismo adicional é necessário para tamponar os efeitos desestabilizadores da conectância para funcionamento ecossistêmico acumulado. A resposta positiva do multifuncionamento ecossistêmico frente a interação entre conectância e variação de temperatura na restinga fechada sugere que modelos robustos recentes podem estar corretos: as interações tróficas podem ser governadas pela assimetria das respostas das espécies à variação de temperatura (VASSEUR; FOX, 2007; DELL et al., 2014). Dell e colaboradores (2014) sugerem que as interações tróficas apresentam diferentes níveis de resposta em sua performance, diferentes taxas de resposta e picos diferentes de temperatura ótima, o que estabilizaria as populações interatoras e maximizaria a eficiência do uso dos recursos. Contudo, este efeito não ocorre na restinga aberta, pois as espécies apresentam mais interações distribuídas em módulos, o que reduz a conectância. Em muitos casos, a riqueza de espécies está relacionada com a diversidade funcional, porém, esta relação parece ser contexto-dependente (CADOTTE et al.,

2011). Este pode ser o caso dos ecossistemas bromelícolas da restinga aberta, onde ocorre uma maior diversidade funcional de decompositores, apesar de haver efeito negativo desta métrica na perda de detritos, há efeito positivo da riqueza taxonômica (OMENA, 2014).

As equações estruturais considerando os cenários pluviométricos para as duas áreas de restinga evidenciaram fortes efeitos do aumento da quantidade e frequência de chuva sobre a estrutura das redes tróficas. Porém, o resultado mais intrigante é a ausência de efeito da conectância no multifuncionamento ecossistêmico quando incorporamos os efeitos negativos do aumento nas frequências de chuva. Não sabemos se o efeito funcional da conectância depende da variação da temperatura na restinga fechada ou se de fato maiores frequências de chuva podem romper com este efeito da biodiversidade sobre o multifuncionamento de ecossistemas. Já se sabe que maiores quantidades de chuva podem ter efeitos negativos em comunidades de ciliados bromelícolas (BUOSI et al. 2014) e em assembleias de colêmbolas (TURNBULL; LINDO, 2015). O Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas (PBMC) prevê um aumento de 25% a 30% no regime de chuvas para a região sudeste do Brasil e isso pode somar mais uma gama de prejuízos ecológicos atribuídos às mudanças climáticas. A partir de nossos dados, sugerimos que mudanças pluviométricas acima da amplitude normal de exposição das comunidades podem mudar profundamente a estrutura e funcionamento de ecossistemas. Nesse sentido, mais estudos são necessários para elucidar os mecanismos que determinam os padrões observados neste estudo.

Nossos resultados demonstram a importância de se considerar a complexidade de redes tróficas no estudo da relação entre biodiversidade e funcionamento ecossistêmico. Apesar de críticas a sua aplicabilidade direta para a biologia da conservação, a conectância ainda é uma importante métrica ecológica e deve ser considerada com mais atenção nas políticas de conservação (HELENO et al., 2012), pois aparenta ter papel crítico no funcionamento de ecossistemas. Além disso, reforçamos a importância de incorporar a variação das condições ambientais nos experimentos com biodiversidade e funcionamento ecossistêmico para entender sua estrutura e dinâmica, bem como o impacto das mudanças climáticas nos sistemas ecológicos.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo incorpora novos insights empíricos na teoria de redes tróficas, biodiversidade e funcionamento ecossistêmico baseados em um sistema multitrófico complexo e tropical. Assumimos que o funcionamento de parâmetros ecossistêmicos agregados depende do contexto ambiental em que a biodiversidade em foco está operando e que estes processos podem depender da interação entre a complexidade biológica e a complexidade ambiental. Nossos dados também fornecem *insights* para novas abordagens com redes ecológicas em experimentos sobre mudanças climáticas utilizando o multifuncionamento ecossistêmico como parâmetro de referência para avaliar a estabilidade de ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- BRIAND, F. Environmental Control of Food Web Structure. **Ecology**, 64:253–263, 1983.
- BROUARD, O. et al. Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. **Freshwater Biology**, 57:815–823, 2012.
- BUOSI, P.R.B. et al. Rainfall influence on species composition of the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata. **Zoological Studies**, 53:32, 2014.
- BYRNES, J.E.K. et al. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: Challenges and solutions. **Methods in Ecology and Evolution**, 4:111-124, 2014.
- CADOTTE, M.W., CARSCADDEN, K.; MIROTCNICK, N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. **Journal of Applied Ecology**, 48:1079–108, 2011.
- CARDINALE, B.J. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. **Nature**, 486:59–67, 2012.
- DELL, A.I.; PAWAR, S.; SAVAGE, V.M. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. **Journal of Animal Ecology**, 83:70–84, 2014.
- DENT, L.C.; GRAEME, S.C.; CARPENTER S. R. . Multiple states in river and lake ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 357:635–645, 2002.
- DÉZERALD, O. et al. Food-web structure in relation to environmental gradients and predator-prey ratios in tank-bromeliad ecosystems. **Plos One** 8(8):e71735, 2013.
- FAHIMIPOUR, A.K.; HEIN, A.M. The dynamics of assembling food webs. **Ecology Letters**, 17:606–613, 2014.
- FUGÈRE, V. et al. Testing the stress-gradient hypothesis with aquatic detritivorous invertebrates: insights for biodiversity-ecosystem functioning research. **Journal of Animal Ecology**, 81:1259–1267, 2012.
- GILES, E. Jr; VERMEIJ, G.J. Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? **Philosophical Transactions of the Royal Society**, 357:709–718, 2002.

GESSNER, M.O. et al. Diversity meets decomposition. **Trends in Ecology & Evolution**, 25:372–380, 2010.

GESSNER, M.O.; HINES, J. Stress as a modifier of biodiversity effects on ecosystem processes? **Journal of Animal Ecology**, 81:1143–1145, 2012.

GRIFFIN, J.N. et al. Biodiversity and the stability of ecosystem functioning. In: NAEEM, S. et al. (Eds.) **Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing**: An Ecological and Economic Perspective. Oxford: Oxford University Press. 2009. 357p.

HALLETT, L.M. et al. Biotic mechanisms of community stability shift along a precipitation gradient. **Ecology**, 95:1693–1700, 2014.

HEARD, S.B. Processing chain ecology: resource condition and interspecific interactions. **Journal of Animal Ecology**, 63:451–464, 1994.

HECTOR, A.; BAGCHI, R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. **Nature**, 448:188–190, 2007.

HELENO, R.; DEVOTO, M.; POCOCCO, M. Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected? **Ecological Indicators**, 14:7–10, 2012.

HUOT, Y. W. H. et al. Damage to DNA in Bacterioplankton: A Model of Damage by Ultraviolet Radiation and its Repair as Influenced by Vertical Mixing. **Photochemistry and Photobiology**, 72(1):62, 2000.

LOREAU, M. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, 365:49–60, 2010.

MAESTRE, F.T. et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. **Science**, 335:214–218, 2012.

MACARTHUR, R. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. **Ecology**, 36:533–536, 1955.

MARCZAK, L.B.; THOMPSON, R. M.; J. S. RICHARDSON. Meta-analysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies. **Ecology**, 88:140–148, 2007.

MARQUITTI, F. M. D. et al. MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. **Ecography**, 37:221–224, 2014.

MCCANN, K.S. The diversity-stability debate. **Nature**, 405:228–33, 2000.

MCCANN, K.S.; ROONEY, N. The more food webs change, the more they stay the same. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, 364:1789–1801, 2009.

MONTOYA, D.; YALLOP, M.L; MEMMOTT, J. Functional group diversity increases with modularity in complex food webs. **Nature Communications**, 6:7379, 2015.

NAEEM, S. et al. **Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing: An Ecological and Economic Perspective**. Oxford: Oxford University Press. 2009. 357p.

OMENA, P.M. **Effects of predators on bromeliad-aquatic arthropod communities and ecosystem functioning**, 2014. 143p. Tese (Doutorado em Ecologia). Unicamp, Campinas.

PERALTA, G. et al. Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host–parasitoid food webs. **Ecology**, 95:1888–1896, 2014.

PICADO, C. Les Broméliacées épiphytes considérées comme milieu biologique. **Bulletin scientifique de la France et de la Belgique**, 5:215-360, 1913.

SOLÉ, R.V. et al. Selection, Tinkering, and Emergence in Complex Networks. **Complexity**, 8:1, 2003.

STEUDEL, B. et al. Biodiversity effects on ecosystem functioning change along environmental stress gradients. **Ecology Letters**, 16:568–569, 2012.

STOUFFER, D. B.; BASCOMPTE, J. Understanding food-web persistence from local to global scales. **Ecology Letters**, 13:154–161, 2010.

VALDOVINOS, F.S. et al. Consequences of adaptive behaviour for the structure and dynamics of food webs. **Ecology Letters**, 13:1546–1559, 2010.

VASSEUR, D.A.; FOX, J.W. Environmental fluctuations can stabilize food web dynamics by increasing synchrony. **Ecology Letters**, 10:1066–1074, 2007.

THOMPSON, R.M. et al. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. **Trends in Ecology & Evolution**, 27(12):689-97, 2012.

TILMAN, D.; DOWNING, J.A. Biodiversity and stability in grasslands. **Nature**, 367:363–365, 1994.

TURNBULL, M. S; LINDO, Z. Combined effects of abiotic factors on Collembola communities reveal precipitation may act as a disturbance. **Soil Biology and Biochemistry**, 82:36–43, 2015.

ANEXO A - Índice de Multifuncionalidade Local

Estudos empíricos têm utilizado diferentes abordagens para avaliar os efeitos da biodiversidade sobre diversos parâmetros ecossistêmicos e cada uma resulta em diferentes formas de interpretar os resultados (BYRNES et al., 2014). Se definirmos multifuncionalidade como a performance simultânea de vários parâmetros ecossistêmicos agregados, sua interpretação e conclusões dependerão da forma com que operacionalizamos a semântica do conceito (BYRNES et al., 2014). O método mais utilizado é a “abordagem limiar” (threshold approach), que quantifica as funções que excedem um determinado limiar de funcionalidade em relação a um valor de diversidade de espécies (GAMFELD et al., 2008; BYRNES et al., 2014). Contudo, esse tipo de abordagem requer coeficientes prévios da relação entre espécies e funcionamento ecossistêmico, o que impossibilita utilizarmos como um índice direto para cada unidade amostral e assim, investigar respostas lineares da variação da multifuncionalidade em relação a um gradiente natural de riqueza, por exemplo.

A maioria dos estudos de multifuncionalidade ecossistêmica utilizam valores já pré- relacionados com a biodiversidade, para a posteriori relacionar os coeficientes com diferentes quantidades de espécies e funções (BYRNES et al., 2014). Isso sugere a necessidade de desenvolver índices que não dependam de uma regressão linear preliminar para obtenção de coeficientes para avaliar de relações B-MF (*Biodiversity – Multifunctionality*) a posteriori e sim, um índice local para cada unidade amostral que permita a investigação a priori dos parâmetros ecossistêmicos agregados padronizados, e depois investigar sua relação com a biodiversidade da respectiva unidade amostral, o que permitiria realizar regressões diretas para gradientes de diversidade.

Neste estudo, focamos nos parâmetros ecossistêmicos agregados do canal energético dos detritos, visto que estas propriedades estão entre as mais importantes para o ecossistema bromelícola (RICHARDSON, 1999). Para calcular o índice de multifuncionalidade local, primeiramente necessitamos ajustar as diversas medidas de funcionamento ecossistêmico (que devem ter uma relação biológica entre si). Para realizar regressões lineares e verificar os efeitos de B-EF (ou B-MF),

é necessário um valor único para cada unidade amostral. Apesar dessa abordagem ser semelhante ao método de averaging approach, ela difere por não utilizarmos um valor máximo como denominador, visto que valores máximos podem levar a fatores de confusão tendenciosos (HOOPER; VITOUSEK, 1998; MAESTRE et al., 2012, BYRNES et al., 2014). Desta maneira, necessitamos de um índice que absorva os valores das variações médias acumuladas de cada processo ecossistêmico e sua respectiva contribuição para a eficiência do funcionamento geral dos parâmetros ecossistêmicos agregados.

Um caminho para obter um índice individualizado é a análise de componentes principais (PCA), onde os escores do primeiro eixo principal resumem em uma representação unidimensional os valores multidimensionais dos processos considerados na análise (WINSLEY et al., 2005; SÉGUIN et al., 2014). Porém, antes de calcular os escores da PCA, necessitamos adequar os dados das diversas medidas de funcionamento de modo que todas representem um mesmo tipo de medida padronizada, com a mesma direção de efeito, uniformes e funcionalmente coesa (BYRNES et al., 2014). Para isso, transformamos os valores das diferentes medidas de funcionamento ecossistêmico para o seu logaritmo natural (ln).

O uso logaritmo de base e tem uma série de vantagens para nosso objetivo, pois ele representa a função inversa da função exponencial, e desta forma, sua escala pode ser diretamente interpretável, bem como suas diferenças proporcionais aproximadas. Em outras palavras, com um coeficiente de 0.05, uma unidade de X na regressão, representará uma diferença aproximada de 5% em y (GELMAN; HILL, 2007). As ciências econômicas têm usado logaritmos para funções de produção (e.g. funções translog), as quais são flexíveis. Isso permite que as elasticidades parciais de substituição das medidas independentes variem em função delas mesmas (CAVES et al., 1982). Outra vantagem de utilizar o logaritmo, é que podemos obter um produto da soma dos valores devido à natureza matemática da base logarítmica, desta forma, a interação entre todos os processos está matematicamente e filosoficamente adequada a um índice candidato para uma medida de multifuncionalidade que responda aos diferentes parâmetros estruturais da biodiversidade (riqueza, conectância e modularidade).

Para obter um valor padronizado e ajustado relativo a cada medida de funcionamento para cada mesocosmo, necessitamos dividir cada processo

ecossistêmico de determinada unidade amostral pela média dos valores de todas as medidas de funcionamento desta unidade amostral (Equação 1):

$$Y_{jI} = \frac{\ln P_{j,I}}{\overline{\ln P_I}} \quad (\text{Equação 1})$$

Onde $\ln P_{j,I}$ representa o logaritmo natural de uma medida de funcionamento (processo) j de determinada unidade amostral I , dividido pelo valor médio das medidas de funcionamento individuais logaritmizadas (*log-average*, ou média geométrica) para cada unidade amostral I . Deste modo, cada função ecossistêmica ajustada e padronizada, representa a percentagem relativa de funcionamento referente a média geométrica do total dos processos ecossistêmicos considerados em determinada unidade amostral (Índice de Multifuncionalidade Local – *LMFI*). Após adequarmos os valores de cada processo ecossistêmico de todas unidades amostrais, estes foram centralizados pela subtração de sua média geral de todas as amostras. Em seguida calculamos a matriz C para obter os autovalores e autovetores, que nos deram a carga (*loading*) que foi usada para obtermos o primeiro componente principal, conforme a Equação 2:

$$LMFI = Z_{1,I} = \sum_{i=1}^n f(j) = f(a_j Y_{j,I} + \dots + a_n Y_{n,I}) \quad (\text{Equação 2})$$

Onde $Y_{j,I}$ é o j -ésimo processo ecossistêmico (transformado e ajustado) da unidade amostral I , e a_j é carga referente ao j -ésimo processo ecossistêmico.

Por ser uma abordagem na média, é claro que há uma série de limitações no índice de multifuncionalidade local. Por exemplo, não sabemos a contribuição específica de cada função ecossistêmica para a variação do índice. Ao utilizarmos o primeiro eixo da *pca*, também mascaramos os valores reais de cada função, isso limita como explorar os dados e requer uma comparação a posteriori com as performances da biodiversidade sobre o funcionamento de parâmetros isolados (BYRNES et al., 2014). Contudo, a maior vantagem deste índice é sua capacidade de captar os efeitos gerais da biodiversidade sobre a propriedade emergente do funcionamento de parâmetros ecossistêmicos agregados, ou seja, sua multifuncionalidade. Diferentes valores de multifuncionalidade indicam diferentes histórias da estrutura e dinâmica do ecossistema, que são resultados de diferentes

efeitos abióticos sobre a organização da comunidade local e como, por sua vez, as espécies interagiram entre si. Logo, a partir da descrição da estrutura de uma comunidade em um dado momento de sua existência, temos ideia da história de sua dinâmica, e com um índice de multifuncionalidade apropriado, temos um valor acumulado dos parâmetros ecossistêmicos agregados, ou seja, como a dinâmica do ecossistema “funcionou”. LMFI pode ser interpretado como um índice que avalia o uso otimizado da energia disponível em ecossistemas.

REFERÊNCIAS SUPLEMENTARES

BYRNES, J. E. K. et al. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality: Challenges and solutions. **Methods in Ecology and Evolution**, 4:111-124, 2014.

CAVES, D. W.; L. R. CHRISTENSEN; DIEWERT, W.E. The Economic Theory of Index Numbers and the Measurement of Input, Output, and Productivity. **Econometrica**, 50:1393-1414, 1982.

GAMFELDT, L.; HILLEBRAND, H.; JONSSON, P.R. () Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning. **Ecology**, 89, 1223–1231, 2008.

GELMAN, A.; HILL, J. **Data Analysis using Regression and Multilevel/Hierarchical Models**. Cambridge, NY:Cambridge University Press, pp. 60-61, 2007.

HOOPER, D.U.; VITOUSEK, P.M. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. **Ecological Monographs**, 68:121–149, 1998.

MAESTRE, F.T. et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. **Science**, 335:214–218, 2012.

RICHARDSON, B. A. The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. **Biotropica**, 31:321–336, 1999.

SÉGUIN, A. et al. Body size as a predictor of species loss effect on ecosystem functioning. **Scientific Reports**, 4:4616, 2014.

WILSEY B.J. et al. Relationships among indices suggest that richness is an incomplete surrogate for grassland biodiversity. **Ecology**, 86:1178–1184, 2005.