

Capítulo 8

Competição Interspecífica



8.1 Introdução

A essência da competição interespecífica é que os indivíduos de uma espécie sofrem redução em fecundidade, crescimento ou sobrevivência como resultado da exploração de recursos ou interferência de indivíduos de uma outra espécie. Essa competição provavelmente afeta a dinâmica de populações das espécies competidoras, e a dinâmica, por sua vez, pode influenciar as distribuições das espécies e sua evolução. Naturalmente, a evolução, por *sua* vez, pode influenciar as distribuições e dinâmicas das espécies. Neste capítulo, enfocamos os efeitos da competição sobre as populações de espécies, enquanto o Capítulo 19 examina o papel da competição interespecífica (juntamente com a predação e o parasitismo) na estruturação de comunidades ecológicas. Existem diversos temas introduzidos neste capítulo que são abordados e discutidos de modo mais profundo no Capítulo 20. Os dois capítulos devem ser lidos juntos para uma cobertura completa da competição interespecífica.

8.2 Alguns exemplos de competição interespecífica

uma diversidade de exemplos de competição... Existem muitos estudos sobre competição interespecífica entre espécies de todos os tipos. Inicialmente, escolhemos seis, para ilustrar muitas idéias importantes.

8.2.1 Competição entre peixes salmonídeos

... entre peixes salmonídeos,... *Salvelinus malma* (Dolly Varden) e *S. leucomaenis* (*white-spotted*) são peixes da família Salmonidae morfologicamente similares e intimamente relacionados. As duas espécies são encontradas juntas em muitos riachos em Hokkaido Island, no Japão, mas *S. malma* é distribuída em altitudes mais elevadas (mais distante, a montante) do que *S. leucomaenis*, com uma zona de

sobreposição em altitudes intermediárias. Em riachos onde uma espécie não está presente, a outra expande seus limites, indicando que a distribuição pode ser mantida por competição (isto é, cada espécie sofre e, portanto, é excluída de certos locais, na presença de outras espécies). A temperatura da água, um fator abiótico com conseqüências profundas na ecologia de peixes (já discutida na Seção 2.4.4), aumenta a jusante.

Por meio de experimentos em riachos artificiais, Taniguchi e Nakano (2000) demonstraram que, quando cada espécie foi testada isoladamente, as temperaturas mais elevadas causaram um aumento nos encontros agressivos. Porém, este efeito foi invertido para *S. malma* quando na presença de *S. leucomaenis* (Figura 8.1a). Como reflexo disso, indivíduos de *S. malma* foram impedidos de ocupar posições favoráveis no forrageio quando indivíduos de *S. leucomaenis* estavam presentes e tiveram taxas mais baixas de crescimento e menor probabilidade de sobrevivência.

Assim, os experimentos apóiam à idéia de que *S. malma* e *S. leucomaenis* competem: uma espécie, ao menos, sofre diretamente pela presença da outra. Elas coexistem no mesmo rio, mas em uma escala mais detalhada suas distribuições se sobrepõem muito pouco. Especificamente, *S. leucomaenis* parece eliminar e excluir *S. malma* dos locais a jusante. A razão desse limite superior de *S. leucomaenis* permanece desconhecida, à medida que ela não sofre pela presença de *S. malma* em temperaturas mais baixas.

8.2.2 Competição entre cracas

O segundo estudo diz respeito a duas espécies de cracas na Escócia: *Chthamalus stellatus* e *Balanus balanoides* (Figura 8.2) (Connell, 1961). Essas espécies freqüentemente são encontradas juntas, nos mesmos costões rochosos atlânticos do noroeste da Europa. Contudo, os adultos de *C. stellatus* em geral ocorrem em uma zona entre-marés acima da dos adultos de *B. balanoides*, embora os jovens de *C. stellatus* se estabeleçam em grande número na zona de *B. balanoides*. Na tentativa de compre-

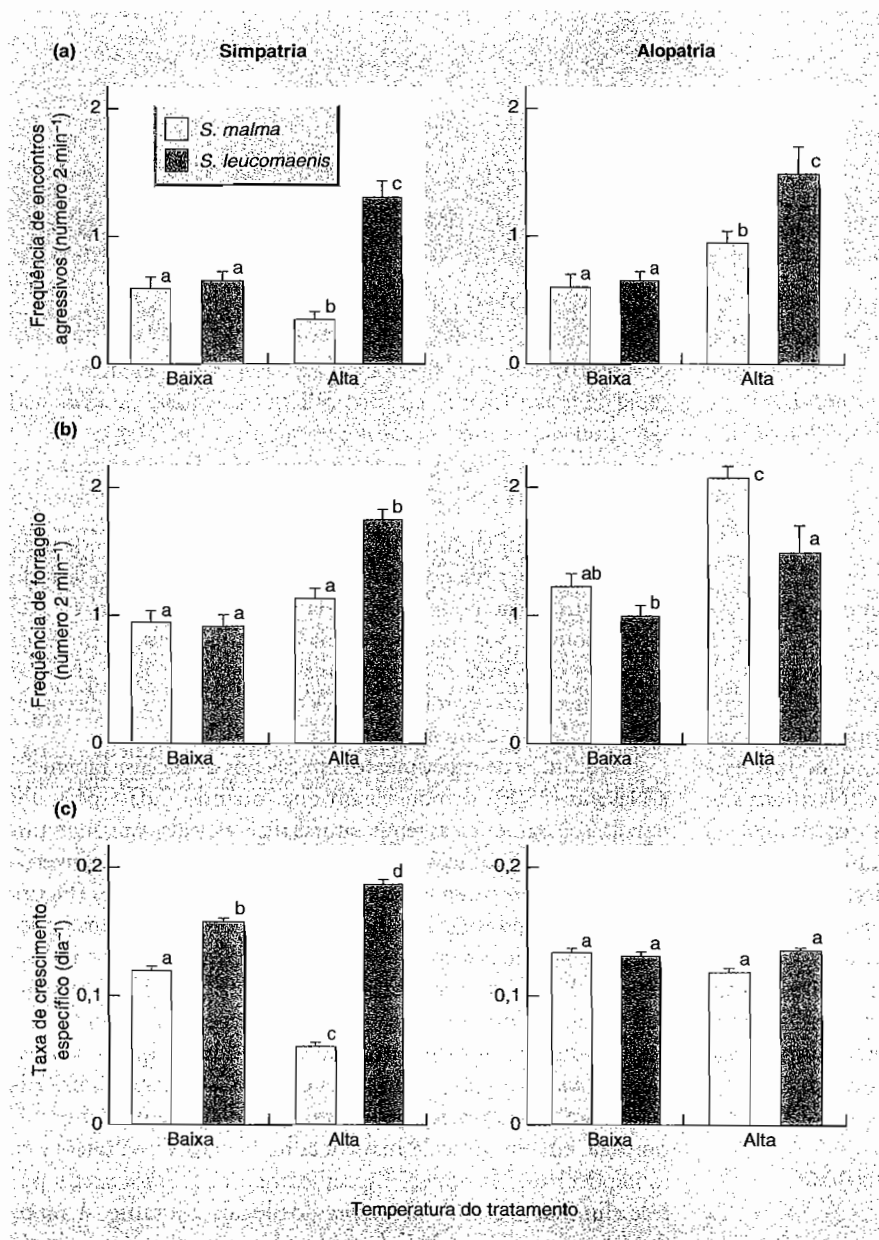


FIGURA 8.1 (a) Frequência de encontros agressivos iniciados por indivíduos de cada espécie de peixe, durante um experimento de 72 dias em canais de riachos artificiais, com duas réplicas de 50 indivíduos de *Salvelinus malma* ou 50 indivíduos de *S. leucomaenis*, sozinhos (alopatria) ou 25 indivíduos de cada espécie juntos (simpatria). (b) Frequência de forrageio. (c) Taxa de crescimento específico em comprimento. As letras diferentes indicam que as médias são significativamente diferentes entre si (de Taniguchi e Nakano, 2000).

der essa zonação, Connell monitorou a sobrevivência de *C. stellatus* jovens na zona de *B. balanoides*. Durante um ano, ele realizou censos sucessivos de indivíduos mapeados e, mais importante, em alguns locais garantiu que jovens de *C. stellatus* estabelecidos na zona de *B. balanoides* se mantiveram livres de contato com indivíduos desta espécie. Ao contrário do padrão normal, tais indivíduos sobreviveram bem, independentemente do nível entre-marés. Assim, a causa normal da mortalidade de jovens de *C. stellatus* aparentemente não foi o aumento dos tempos de submersão das zonas mais baixas, mas a competição de *B. balanoides* nesses locais. A observação direta confirmou que *B. balanoides* reduziu, suplantou ou subjugou *C. stellatus*, e a mortalidade mais alta desta ocorreu du-

rante as estações de crescimento mais rápido de *B. balanoides*. Além disso, os poucos indivíduos de *C. stellatus* que sobreviveram um ano no adensamento de *B. balanoides* eram muito menores do que os que não se submeteram a essa situação. Uma vez que as cracas produziram menos descendentes, ficou evidente que a competição interespecífica também reduziu a fecundidade.

Portanto, *B. balanoides* e *C. stellatus* competem. Essas espécies coexistem no mesmo costão, mas como os peixes da seção anterior, em uma escala mais detalhada suas distribuições se sobrepõem pouco. *B. balanoides* reduz e exclui *C. stellatus* das zonas inferiores; contudo, *C. stellatus* pode sobreviver nas zonas superiores, onde *B. balanoides* não tem essa capacidade, devido à sua comparativa sensibilidade à dessecação.

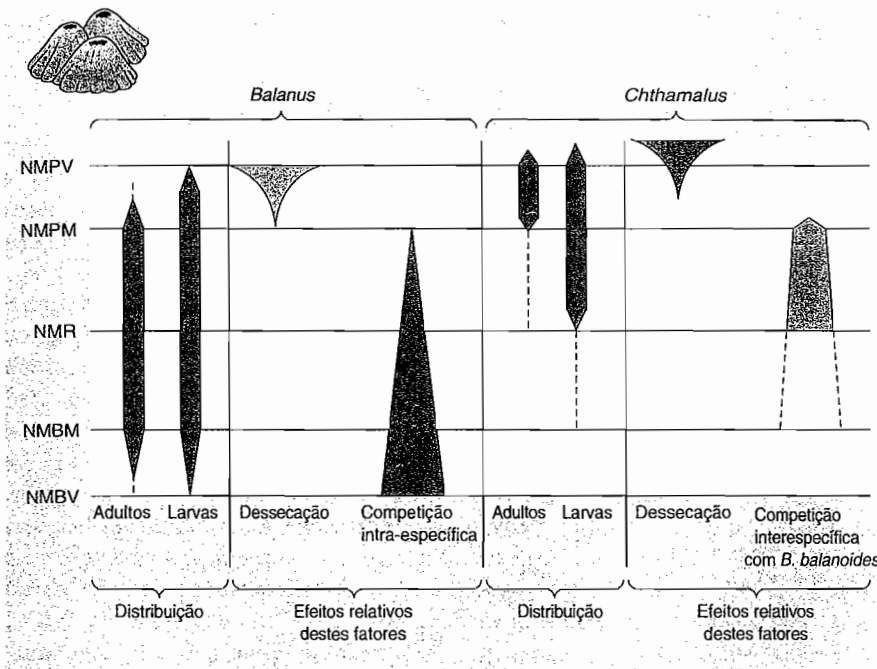


FIGURA 8.2 Distribuição entre-marés de adultos e de larvas recém-estabelecidas de *Balanus balanoides* e *Chthamalus stellatus*, com uma representação diagramática dos efeitos relativos da dessecação e da competição. As zonas são indicadas à esquerda: NMPV (nível médio de preamar, maré viva) até NMBV (nível médio de baixa-mar, maré viva); NMR = nível médio de maré; N= maré morta (segundo Connell, 1961).

8.2.3 Competição entre gálios (*Galium* spp.)

... entre gálios,...

A. G. Tansley, um dos mais famosos “fundadores” da ecologia vegetal, estudou a competição entre duas espécies de gálio (Tansley, 1917). *Galium hercynicum* é uma espécie que cresce naturalmente em solos ácidos da Grã-Bretanha, enquanto *G. pumilum* é limitada a solos mais calcários. Tansley verificou que quando cultivava as espécies separadamente, ambas podiam crescer tanto em solo ácido de um local de *G. hercynicum* quanto em solo calcário de um local de *G. pumilum*. Porém, se eram cultivadas juntas, apenas *G. hercynicum* crescia satisfatoriamente em solo ácido e somente *G. pumilum* crescia satisfatoriamente em solo calcário. Portanto, quando crescem juntas, as duas espécies competem, e uma espécie ganha, enquanto a outra fica tão desfavorecida que é excluída competitivamente do local. O resultado depende do hábitat em que ocorre a competição.

8.2.4 Competição entre espécies de *Paramecium*

... entre espécies de *Paramecium*,...

O quarto exemplo vem do trabalho clássico do grande ecólogo russo G. F. Gause, que estudou a competição em experimentos de laboratório, utilizando três espécies do protozoário *Paramecium* (Gause, 1934, 1935). Todas as três espécies cresciam bem isoladamente, alcançando capacidades de suporte estáveis em tubos com um meio líquido. Nesses tubos, o *Paramecium* consumia células bacterianas ou de levedu-

ras, que, por sua vez, viviam em farinha de aveia renovada regularmente (Figura 8.3a).

Quando Gause cultivou *P. aurelia* e *P. caudatum* juntas, *P. caudatum* foi reduzida até o ponto de extinção, ficando apenas *P. aurelia* (Figura 8.3b). *P. caudatum* normalmente não teria chegado a morrer tão rápido como aconteceu, mas o procedimento experimental de Gause envolveu a remoção diária de 10% da cultura e de animais. Assim, *P. aurelia* foi bem-sucedida na competição, porque, perto do ponto em que o tamanho de sua população se estabilizava, ela seguia aumentando em 10% por dia (e podia se opor à mortalidade imposta), enquanto *P. caudatum* aumentava apenas cerca de 1,5% ao dia (Williamson, 1972).

Ao contrário, quando *P. caudatum* e *P. bursaria* foram cultivadas juntas, nenhuma delas sofreu um declínio até a extinção – elas coexistiram. Porém, suas densidades estáveis foram muito mais baixas do que quando cresceram isoladamente (Figura 8.3c), indicando que elas estavam em competição (isto é, elas “sofrem”). Contudo, uma observação mais detalhada revelou que, embora vivessem juntas no mesmo tubo, elas estavam espacialmente separadas, como os peixes de Taniguchi e Nakano e as cracas de Connell. *P. caudatum* tendia a alimentar-se das bactérias suspensas no meio, enquanto *P. bursaria* se concentrava nas células de levedura do fundo dos tubos.

8.2.5 Coexistência entre aves.

Os ornitologistas sabem que espécies de aves intimamente relacionadas com frequência coexistem no mesmo hábitat. Cinco espécies de

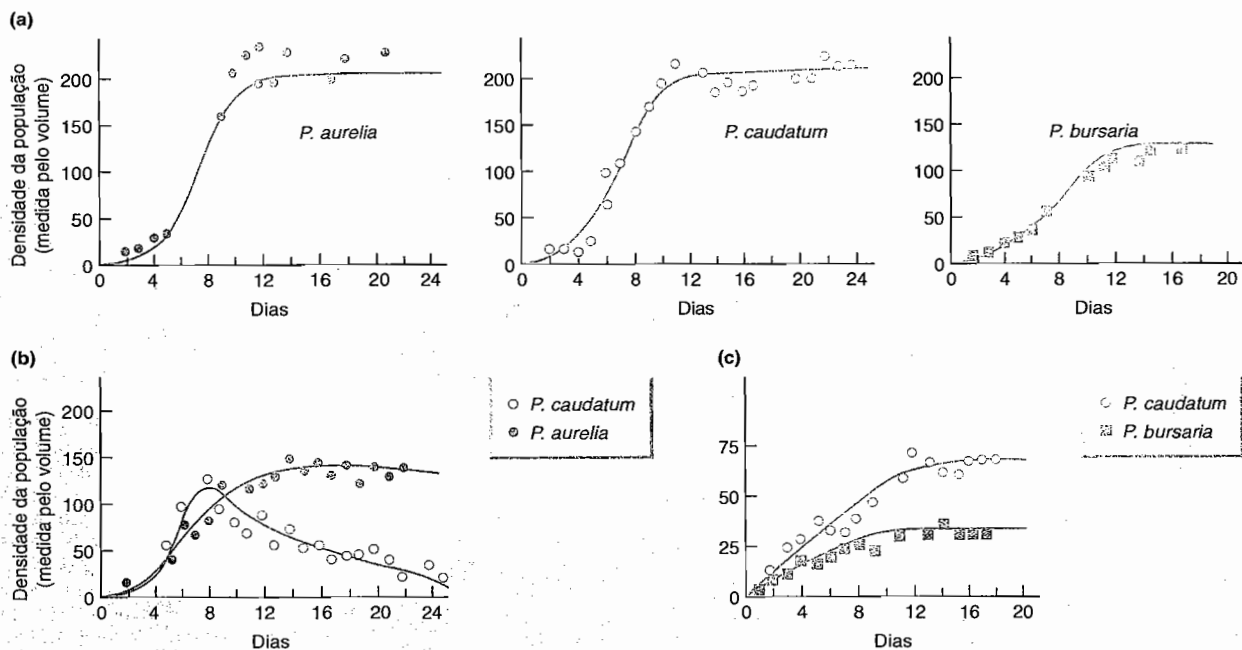


FIGURA 8.3 Competição de *Paramecium*. (a) *P. aurelia*, *P. caudatum* e *P. bursaria* estabelecem populações quando cultivadas separadamente em meio de cultura. (b) No mesmo meio de cultura, *P. aurelia* provoca a extinção de *P. caudatum*. (c) No mesmo meio de cultura, *P. caudatum* e *P. bursaria* coexistem, embora com densidades mais baixas do que as apresentadas separadamente (segundo Clapham, 1973; de Gause, 1934).

chapins (*Parus*), por exemplo, ocorrem juntas em florestas de latifoliadas inglesas: chapim-azul (*P. caeruleus*), o chapim-real (*P. major*), *P. palustris*, chapim-do-salgueiro (*P. montanus*) e chapim-carvão (*P. ater*). Todas estas espécies possuem bicos curtos e procuram alimento principalmente em folhas e galhos, mas às vezes no solo; todas se alimentam de insetos ao longo do ano, bem como de sementes no inverno; e todas nidificam em cavidades, geralmente de árvores. No entanto, quanto mais examinarmos os detalhes da ecologia dessas espécies coexistentes, mais provavelmente encontraremos diferenças ecológicas – por exemplo, no local exato onde se alimentam dentro das árvores, no tamanho do inseto-presa e na dureza das sementes que consomem. A despeito de suas semelhanças, podemos ser tentados a concluir que as espécies de chapim competem um pouco, mas coexistem devido à ingestão de recursos diferentes de maneiras bastante parecidas. Contudo, uma abordagem com rigor científico, para determinar o papel da competição em curso, requer a retirada de uma ou mais espécies competidoras e o monitoramento das respostas das que permaneceram. Martin e Martin (2001) fizeram exatamente isso em um estudo com duas espécies muito similares: as aves canoras *Vermivora celata* e *V. virginiae*, cujos territórios de reprodução se sobrepõem na região central do Arizona. Em parcelas com a presença de apenas uma das espécies, *V. celata* e *V. virginiae* emplumaram entre 78 e 129% mais filhotes por ninho, respectivamente. Esse desempenho melhor foi devido ao maior acesso aos locais preferidos para nidificação e ao conseqüente decréscimo de perdas de filhotes por preda-

ção. No caso de *V. virginiae*, a taxa de alimentação também aumentou em parcelas das quais a outra espécie fora retirada (Figura 8.4).

8.2.6 Competição entre diatomáceas

O último exemplo procede de uma pesquisa de laboratório com duas espécies de diatomáceas de água doce: *Asterionella formosa* e *Synedra ulna* (Tilman *et al.*, 1981). Essas duas espécies necessitam de silicato para construir suas paredes celulares. Esse experimento foi incomum, pois, ao mesmo tempo em que foram monitoradas as densidades populacionais, realizou-se o registro do impacto das espécies sobre o seu recurso limitante (o silicato). Quando uma espécie era cultivada isoladamente, em um meio de cultura ao qual eram adicionados recursos de forma contínua, se alcançava uma capacidade de suporte estável, mantendo-se o silicato em uma concentração baixa constante (Figura 8.5a, b). Contudo, ao explorar este recurso, *S. ulna* reduziu a concentração de silicato até um nível mais baixo do que o provocado por *A. formosa*. Em conseqüência, quando as duas espécies foram cultivadas juntas, *S. ulna* manteve a concentração a um nível demasiado baixo para a sobrevivência e a reprodução de *A. formosa*. Portanto, *S. ulna* excluiu competitivamente *A. formosa* de culturas mistas (Figura 8.5c).

8.3 Avaliação: algumas características gerais da competição interespecífica

8.3.1 Esclarecendo aspectos ecológicos e evolutivos da competição

Os exemplos anteriores mostram que os indivíduos de espécies diferentes podem competir, o que não é surpreendente. Os experimentos de campo com cracas e espécies de *Vermivora* também mostram que espécies diferentes competem na natureza (isto é, houve uma redução interespecífica mensurável da abundância e/ou fecundidade e/ou sobrevivência). Além disso, parece que as espécies competidoras podem excluir-se mutuamente de determinados habitats, de modo que não coexistam (como com os gálios, as diatomáceas e o primeiro par de espécies de *Paramecium*), ou podem coexistir, talvez utilizando o habitat de uma maneira um pouco diferente (p. ex., as cracas e o segundo par de espécies de *Paramecium*).

Todavia, o que acontece com os chapins coexistentes? Certamente as cinco espécies de aves coexistem e utilizam o habitat de um modo um pouco distinto. Porém, isso tem alguma relação com a competição? É possível que sim. Pode ser que as cinco espécies de chapim coexistam como resultado de respostas evolutivas à competição interespecífica. Isso requer

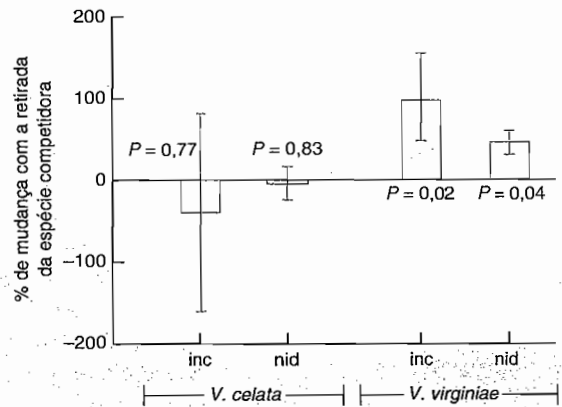


FIGURA 8.4 Diferença porcentual nas taxas de alimentação (média ± EP) de *Vermivora celata* e *V. virginiae*, em parcelas em que uma das espécies foi retirada experimentalmente. As taxas de alimentação (visitas ao ninho com alimento, por hora) foram medidas durante o período de incubação (taxas de machos se alimentando e de fêmeas incubando no ninho) e durante o período de nidificação (taxas combinadas de alimentação e nidificação dos dois progenitores). Os valores *P* provêm dos testes-*t* da hipótese segundo a qual cada espécie teve taxas de alimentação mais altas nas parcelas em que a outra espécie fora retirada. Esta hipótese foi confirmada para *V. virginiae*, mas não para *V. celata* (segundo Martin e Martin, 2001).

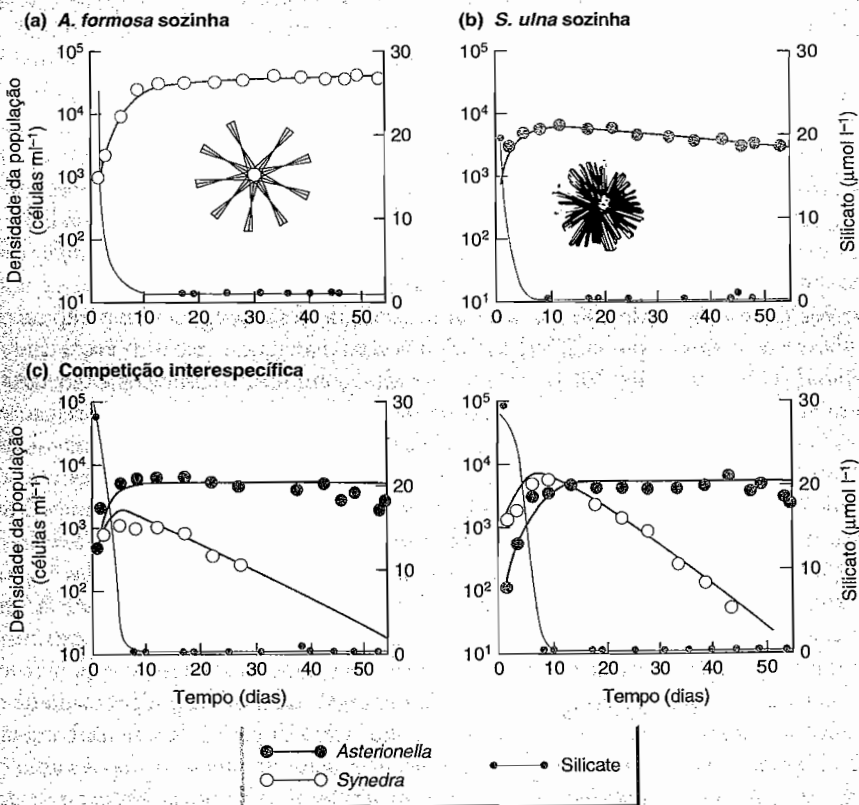


FIGURA 8.5 Competição entre diatomáceas. (a) Quando cultivada isoladamente em um meio de cultura, *Asterionella formosa* estabelece uma população estável e mantém o recurso, o silicato, em um nível baixo constante. (b) Para *Synedra ulna* cultivada sozinha, observa-se o mesmo, mas o silicato é mantido em um nível mais baixo. (c) Quando cultivadas juntas, em duas réplicas, *S. ulna* leva *A. formosa* à extinção (segundo Tilman *et al.*, 1981).

uma explicação mais extensa. Como já vimos, quando duas espécies competem, os indivíduos de uma ou de ambas podem sofrer reduções de fecundidade e/ou sobrevivência. Os indivíduos mais ajustados de cada espécie podem ser aqueles que (em termos relativos) escapam da competição porque utilizam o hábitat de modo diferente do que fazem os indivíduos da outra espécie. A seleção natural favorecerá, então, tais indivíduos, e, por fim, a população pode ser constituída inteiramente por eles. As duas espécies evoluirão, tornando-se mais diferentes entre si do que eram anteriormente; elas competirão menos e, assim, terão mais probabilidade de coexistir.

coexistência de competidores ou o "fantasma da competição passada"?

A dificuldade de uma explicação desse tipo para os chapins é que não existem provas. Precisamos ter cautela ao examinar a expressão de Connell (1981), que invocou de modo tão crítico o "fantasma da competição passada", pois não podemos retroceder no tempo para comprovar se as espécies alguma vez competiram mais do que atualmente. Uma interpretação plausível é que, no curso de sua evolução, uma espécie tenha respondido à seleção natural de maneira distinta, mas inteiramente independente. Tratam-se de espécies diferentes que possuem características distintas. Porém, elas não competem nem nunca competiram; elas apenas são diferentes. Se tudo isso fosse verdadeiro, a coexistência dos chapins não teria nada a ver com competição. Mais uma vez alternativamente, pode ser que no passado a competição tenha eliminado várias outras espécies, deixando para trás apenas aquelas que são diferentes na sua utilização do hábitat: podemos ainda ver a mão do "fantasma da competição passada", mas atuando como uma força ecológica (eliminando espécies) e não como uma força evolutiva (modificando-as).

Portanto, o estudo dos chapins e as dificuldades que dele derivam ilustram dois pontos gerais importantes. O primeiro é que devemos dedicar uma atenção especial, e separada, aos efeitos ecológicos e evolutivos da competição interespecífica. Os efeitos ecológicos, de maneira geral, consistem na possibilidade de eliminação de espécies de um hábitat por competição de indivíduos de outras espécies ou, se as espécies competidoras coexistem, que os indivíduos de uma delas ao menos sofram reduções de sobrevivência e/ou fecundidade. Os efeitos evolutivos significam que as espécies diferem entre si mais do que fariam por outros motivos e, portanto, competem menos (ver Seção 8.9).

ou simplesmente evolução?

O segundo ponto, contudo, é que existem profundas dificuldades para invocar a competição como uma explicação para os padrões observados e especialmente invocá-la como uma explicação evolutiva. Como vimos com as espécies de *Vermivora*, uma manipulação experimental (p.ex., a eliminação de uma ou mais espécies) pode indicar a presença de competição no presente, se ela provocar um aumento da fecundidade, da sobrevivência ou da abundância da espécie remanescente. Todavia, os resultados negativos seriam igualmente compatíveis com a eliminação

de espécies por competição no passado, com a evitação evolutiva de competição no passado e com a evolução independente de espécies não-competidoras. De fato, para muitos conjuntos de dados, não há métodos fáceis ou concordantes que permitam fazer distinção entre essas explicações (ver Capítulo 19). Assim, no restante deste capítulo (e no Capítulo 19), quando examinarmos os efeitos ecológicos e especialmente os efeitos evolutivos da competição, precisamos ser mais cautelosos do que de costume.

8.3.2 Competição de exploração, competição de interferência e alelopatia

Por ora, contudo, que outras características gerais emergem de nossos exemplos? Como com a competição intra-específica, pode-se estabelecer uma distinção básica entre competição de interferência e competição de exploração (embora em uma única interação possam ser encontrados elementos de ambas) (ver Seção 5.1.1). Na exploração, os indivíduos interagem entre si indiretamente, respondendo a um nível de recursos que foi reduzido pela atividade dos competidores. O trabalho sobre diatomáceas proporciona um exemplo claro disso. As cracas de Connell, ao contrário, fornecem um exemplo claro de competição de interferência. *B. balanoides*, em particular, interferiu direta e fisicamente na ocupação por *C. stellatus* do espaço limitado no substrato rochoso.

interferência e exploração

A interferência, por outro lado, nem sempre acontece de maneira tão direta. Entre as plantas, freqüentemente se diz que a interferência ocorre por meio da produção e liberação no ambiente de substâncias químicas tóxicas para outras espécies, mas não para os produtores (o que se conhece como alelopatia). Não há dúvida de que as substâncias químicas com tais propriedades podem ser extraídas de plantas, mas é difícil estabelecer um papel para elas na natureza ou que elas evoluíram por causa dos seus efeitos alelopáticos. Por exemplo, extratos de mais de 100 ervas daninhas comuns foram registrados como tendo potencial alelopático contra plantas de lavoura (Foy e Inderjit, 2001), mas os estudos geralmente envolveram bioensaios laboratoriais não-naturais, em vez de experimentos de campo realistas. De uma maneira semelhante, Vandermeest e colaboradores (2002) mostraram no laboratório que um extrato de folhas da castanheira americana (*Castanea dentata*) impediu a germinação de sementes de uma espécie de azaléia (*Rhododendron maximum*). A castanheira americana era uma das árvores mais comuns da floresta decídua no leste dos EUA, até ser devastada pela praga da castanheira (*Cryphonectria parasitica*). Vandermeest e colaboradores concluíram que a expansão de populações de azaléia durante o século XX pode ter sido devida tanto à cessação da influência alelopática da castanheira quanto à invasão de clareiras (mais comumente citada) após a ação da praga, da derrubada em larga escala e do fogo. No entanto, sua hipótese não pode ser testada. Entre os girinos de espécies com-

alelopatia

petidoras, igualmente certos produtos inibidores transportados pela água têm sido implicados como um meio de interferência (talvez o caso mais estável seja o de uma alga produzida nas fezes de uma rã comum [*Rana temporaria*], que inibe o sapo aranzeiro [*Bufo calamita*] Beebe, 1991; Griffiths *et al.*, 1993]), mas aqui mais uma vez não está clara sua importância na natureza (Petranka, 1989). Naturalmente, a produção, por fungos e bactérias, de substâncias químicas que inibem o crescimento de microrganismos potencialmente competidores é muito reconhecida – e explorada na seleção e produção de antibióticos.

8.3.3 Competições simétrica e assimétrica

a competição interespecífica é muitas vezes altamente assimétrica

A competição interespecífica (como a competição intra-específica) é muitas vezes altamente assimétrica – as consequências com frequência não são as mesmas para ambas as espécies. No

caso das cracas de Connell, por exemplo, *B. balanoides* excluiu *C. stellatus* da sua zona de sobreposição potencial, mas o efeito de *C. stellatus* sobre *B. balanoides* foi insignificante: *B. balanoides* ficou limitada pela sua própria sensibilidade à dessecação. Uma situação análoga é proporcionada por duas espécies de taboa em charcos de Michigan; *Typha latifolia* ocorre principalmente em águas mais rasas, enquanto *T. angustifolia* ocorre em águas mais profundas. Quando cultivadas juntas (em simpatria) em lagos artificiais, as duas espécies refletem suas distribuições naturais, com *T. latifolia* ocupando principalmente zonas em profundidade entre 0 e 60 cm abaixo da superfície da água e *T. angustifolia* principalmente entre 60 e 90 cm (Grace e Wetzel, 1998). Quando crescem isoladamente (alopatria), a distribuição de *T. angustifolia* desloca-se marcadamente para águas mais rasas. *T. latifolia*, ao contrário, mostra apenas deslocamento pequeno para profundidades maiores na ausência de competição interespecífica.

De um ponto de vista mais amplo, parece que os casos altamente assimétricos de competição interespecífica (em que uma espécie é pouco afetada) em geral são mais numerosos do que os casos simétricos (p. ex., Keddy e Shipley, 1989). Contudo, o ponto mais importante é que existe um *continuum* que vai desde os casos de competição perfeitamente simétrica até os casos de competição fortemente bastante assimétrica. A competição assimétrica resulta da capacidade diferencial de espécies em ocupar posições mais altas em uma hierarquia competitiva. Em plantas, por exemplo, isso pode resultar de diferenças em altura, com uma espécie sendo capaz de sobrepujar completamente uma outra e ter acesso à luz (Freckleton e Watkinson, 2001). Em uma linha similar, Desfuli e colaboradores (2002) argumentaram que pode ser esperada competição assimétrica entre espécies de parasitos que ocupam posições seqüenciais no sistema digestório do seu hospedeiro, com um parasito de estômago reduzindo os recursos e influenciando adversamente um parasito intestinal localizado a jusante, mas não vice-versa. A competição assimétrica é especialmente pro-

vável onde há uma diferença muito grande de tamanho entre as espécies competidoras. Experimentos sobre exclusão recíproca têm revelado que os ungulados pastejadores (a ovelha doméstica e o cabrito-montês espanhol [*Capra pyrenaica*]) reduzem a abundância do besouro herbívoro *Timarcha lugens* em vegetação arbustiva, na Espanha, por competição de exploração (e em parte por predação incidental). Contudo, não há efeito de exclusão dos besouros sobre o desempenho dos ungulados (Gomez e Gonzales-Megias, 2002).

8.3.4 A competição por um recurso pode influenciar a competição por um outro

Por fim, é importante ressaltar que a competição por um recurso muitas vezes afeta a capacidade de um organismo para explorar um outro recurso. Buss (1979), por exemplo, mostrou que nas interações entre espécies de briozoários (animais coloniais, modulares) parece haver uma interdependência entre competição por espaço e por alimento. Quando uma colônia de uma espécie entra em contato com uma colônia de uma outra espécie, ela interfere nas correntes alimentares autogeradas das quais dependem os briozoários (a competição por espaço afeta a alimentação). Porém, uma colônia com escassez de alimento, por sua vez, terá uma capacidade muito menor de competir por espaço (por meio do crescimento por sobreposição).

Entre as plantas com raízes, podem ser encontrados exemplos comparáveis. Se uma espécie invade a copa de outra e a priva de luz, a espécie suprimida sofrerá diretamente a redução da energia luminosa que obtém, o que reduzirá também a taxa de crescimento de suas raízes; portanto, ela será menos capaz de explorar o suprimento de água e nutrientes do solo. Isto, por sua vez, reduzirá a taxa de crescimento de suas folhas e caules. Assim, quando as espécies vegetais competem, as repercussões fluem em ambos os sentidos, entre as raízes e as partes aéreas (Wilson, 1988a). Diversos pesquisadores têm tentado separar os efeitos da competição da copa e da competição das raízes, mediante um delineamento experimental em que duas espécies são cultivadas: i) separadamente; ii) juntas; iii) no mesmo solo, mas com suas partes aéreas separadas; iv) em solos separados, mas com as partes aéreas juntas. Um exemplo disso é um estudo com o milho (*Zea mays*) e a ervilha (*Pisum sativum*) (Semere e Froud-Williams, 2001). Em competição total, com raízes e partes aéreas entremeadando-se, a produção de biomassa (matéria seca por planta, 46 dias após a semeadura) do milho e da ervilha diminuiu, respectivamente, em 59 e 53 % em relação à biomassa “controle”, em que as plantas foram cultivadas isoladamente. Quando apenas as raízes estavam entremeadas, a produção de biomassa da ervilha foi reduzida a 57% do valor-controle, mas quando somente as partes aéreas se entremeeavam, a produção de biomassa representou 90% do controle (Figura 8.6). Esses resultados indicam, portanto, que os recursos do solo (nutrientes minerais e água) foram mais limi-

competição das raízes e das partes aéreas

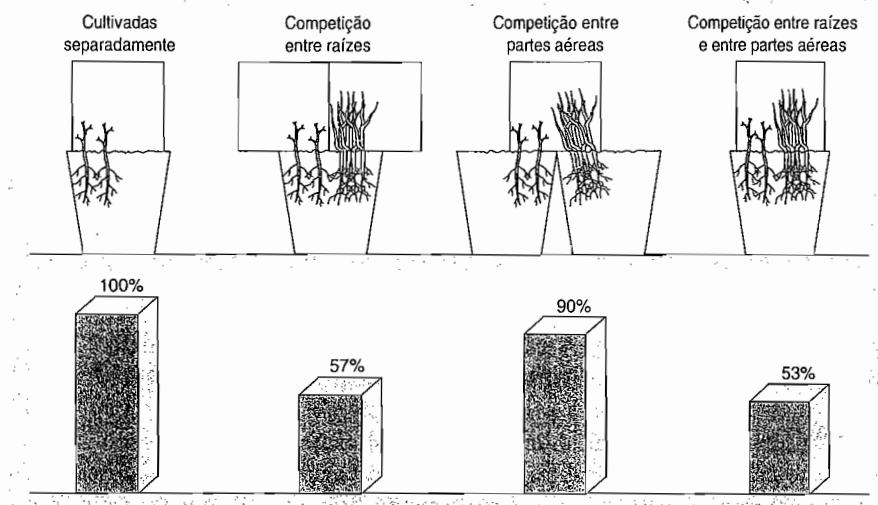


FIGURA 8.6 Competição de raízes e de partes aéreas entre indivíduos de milho e ervilha. Acima estão as plantas experimentais utilizadas, abaixo estão os pesos secos de indivíduos de ervilha após 46 dias, em porcentagem daqueles alcançados por plantas crescendo separadamente (dados de Semeire e Froud-Williams, 2001).

tantes do que a luz, um achado comum na literatura (Snaydon, 1996). Eles também apóiam a idéia de que as competições entre raízes e entre partes aéreas se combinam na geração de um efeito geral, em que a redução total na biomassa vegetal (em 53%) ficou próxima ao produto das reduções de apenas raízes e apenas parte aérea (90% de 57% é 51,3%).

8.4 Exclusão competitiva ou coexistência?

Os resultados de experimentos como os descritos neste capítulo manifestam uma questão crítica do estudo dos efeitos ecológicos da competição interespecífica: quais são as condições gerais que permitem a coexistência de competidores e que circunstâncias levam à exclusão competitiva? Os modelos matemáticos têm propiciado uma visão perspicaz a respeito.

8.4.1 O modelo logístico da competição interespecífica

O modelo de "Lotka-Volterra" da competição interespecífica (Volterra, 1926; Lotka, 1932) é uma extensão da equação logística descrita na Seção 5.9. Como tal, ele incorpora todas as deficiências da logística, mas permite construir um modelo útil que traz um esclarecimento sobre os fatores que determinam o resultado de uma interação competitiva.

A equação logística:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (8.1)$$

contém, entre parênteses, um termo responsável pela incorporação da competição intra-específica. A base do modelo de Lotka-Volterra consiste na substituição deste termo por outro

que incorpora tanto a competição intra-específica quanto a interespecífica.

O tamanho da população de uma espécie pode ser indicado por N_1 , e o de uma segunda espécie, por N_2 . Suas capacidades de suporte e suas taxas intrínsecas de aumento são K_1 , K_2 , r_1 e r_2 , respectivamente.

Suponha que 10 indivíduos da espécie 2 exerçam, entre eles, o mesmo efeito competitivo inibidor sobre a espécie 1 que o de um único indivíduo da espécie 1. O efeito competitivo total sobre a espécie 1 (intra-específico e interespecífico) será então equivalente ao efeito de $(N_1 + N_2/10)$ indivíduos da espécie 1. A constante (nesse caso, 1/10) é chamada de coeficiente de competição e é simbolizada por α_{12} . Ela mede o efeito competitivo *per capita* da espécie 2 sobre a espécie 1. Assim, ao multiplicar N_2 por α_{12} , o converte em um número de "equivalentes de N_1 ". (Observe que $\alpha_{12} < 1$ significa que os indivíduos da espécie 2 têm um efeito inibidor menor sobre os indivíduos da espécie 1 do que o de indivíduos da espécie 1 sobre outros indivíduos de sua própria espécie, enquanto $\alpha_{12} > 1$ significa que os indivíduos da espécie 2 exercem um efeito inibidor maior sobre os indivíduos da espécie 1 do que têm os indivíduos da espécie 1 sobre si mesmos.)

O elemento crucial do modelo é a substituição de N_1 , no parêntese da equação logística, por um termo que signifique " N_1 , mais equivalentes de N_1 ", isto é:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - [N_1 + \alpha_{12} N_2])}{K_1} \quad (8.2)$$

ou

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2)}{K_1} \quad (8.3)$$

α : o coeficiente de competição

modelo de Lotka-Volterra: um modelo logístico para duas espécies

e no caso da segunda espécie:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{(K_2 - N_2 - \alpha_{21} N_1)}{K_2} \quad (8.4)$$

Estas duas equações constituem o modelo de Lotka-Volterra.

o comportamento do modelo de Lotka-Volterra é investigado utilizando "isolinhas zero"

Para apreciar as propriedades desse modelo, devemos formular a seguinte pergunta: quando (em que circunstâncias) aumenta e diminui a abundância de cada espécie? Para respondê-la, é necessário construir diagramas em que se possam mostrar todas as combinações

possíveis da abundância das espécies 1 e 2 (ou seja, todas as combinações possíveis de N_1 e N_2). Nesses diagramas (Figuras 8.7 e 8.9), N_1 será registrado no eixo horizontal, e N_2 , no eixo vertical, de tal modo que os números baixos de ambas as espécies ficam para a parte inferior à esquerda, e os números altos de ambas as espécies, para a parte superior à direita, e assim por diante. Certas combinações de N_1 e N_2 originarão aumentos da espécie 1 e/ou da espécie 2, enquanto outras combinações provocarão diminuições da espécie 1 e/ou da espécie 2. É importante observar que, por isso, deve haver também "isolinhas zero" para cada espécie (linhas ao longo das quais não ocorre nem aumento nem diminuição), que separam as combinações que levam a um aumento daquelas que levam a uma diminuição. Além disso, se a isolinha zero é desenhada em primeiro lugar, existirão combinações que levam a um aumento em um lado da linha e combinações que produzem uma diminuição no outro lado dela.

Para desenhar uma isolinha zero para a espécie 1, podemos usar o fato de que sobre a isolinha zero $dN_1/dt = 0$ (por definição), isto é (segundo a Equação 8.3):

$$r_1 N_1 (K_1 - N_1 - \alpha_{21} N_2) = 0. \quad (8.5)$$

Isso é verdadeiro quando a taxa intrínseca de aumento (r_1) é zero e quando o tamanho da população (N_1) é zero, mas

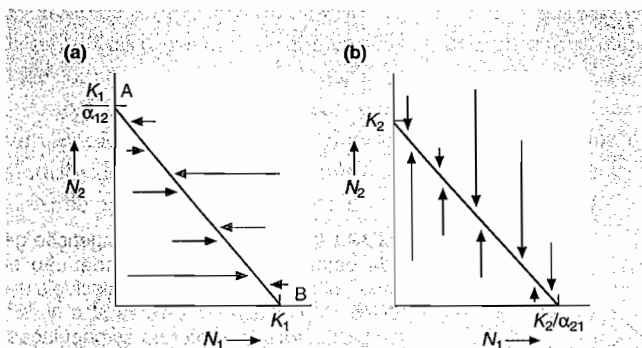


FIGURA 8.7 Isolinhas zero geradas pelas equações para a competição do modelo de Lotka-Volterra. (a) Isolinha zero para N_1 ; a espécie 1 aumenta abaixo e à esquerda da isolinha e diminui acima e à direita dela. (b) Isolinha zero equivalente para N_2 .

– muito mais importante neste contexto – também é verdadeiro quando:

$$K_1 - N_1 - \alpha_{21} N_2 = 0 \quad (8.6)$$

que pode ser rearranjada como:

$$N_1 = K_1 - \alpha_{21} N_2 \quad (8.7)$$

Em outras palavras, em qualquer ponto da linha reta que esta equação representa, $dN_1/dt = 0$. A linha, por isso, é a isolinha zero para a espécie 1, e, como se trata de uma linha reta, ela pode ser traçada encontrando dois de seus pontos e unindo-os. Assim, na equação 8.7, quando:

$$N_1 = 0, \quad N_2 = \frac{K_1}{\alpha_{12}} \quad (\text{ponto A, Figura 8.7a}) \quad (8.8)$$

e quando:

$$N_2 = 0, \quad N_1 = K \quad (\text{ponto B, Figura 8.7a}) \quad (8.9)$$

e a união desses dois pontos origina a isolinha zero para a espécie 1. Abaixo e à esquerda dela, o número de indivíduos de ambas as espécies é relativamente baixo, e a espécie 1, sujeita a uma competição apenas fraca, aumenta sua abundância (as setas na figura, representando esse aumento, se dirigem da esquerda para a direita, uma vez que N_1 está no eixo horizontal). Acima e à direita da linha, o número de indivíduos é alto, a competição é forte e diminui a abundância da espécie 1 (setas da direita para a esquerda). Com base em uma derivação equivalente, a Figura 8.7b mostra combinações que levam a um aumento e a uma redução da espécie 2, separadas pela isolinha zero da espécie 2, com as setas em sentido vertical, igual ao eixo de N_2 .

Por fim, com objetivo de determinar o resultado da competição nesse modelo, é necessário fundir os gráficos a e b da Figura 8.7, permitindo prever o comportamento de uma população mista. Para isso, deve-se observar que as setas da Figura 8.7 são na realidade vetores – com uma intensidade, além de uma direção – e que para determinar o comportamento de uma população mista de N_1 e N_2 , devem ser aplicadas as regras normais da adição de vetores (Figura 8.8).

A Figura 8.9 mostra que, de fato, existem quatro maneiras diferentes de ordenar as duas isolinhas zero, uma em relação à outra, e que o resultado da competição será distinto em cada caso. Os diferentes casos podem ser definidos e distinguidos pelas interseções das isolinhas zero. Na Figura 8.9a, por exemplo:

existem quatro maneiras de ordenar as duas isolinhas zero

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{e} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad (8.10)$$

isto é:

$$K_1 > K_2 \alpha_{12} \quad \text{e} \quad K_1 \alpha_{21} > K_2 \quad (8.11)$$

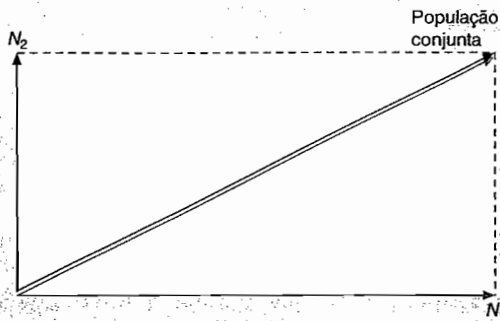


FIGURA 8.8 Soma vetorial. Quando as espécies 1 e 2 aumentam da maneira indicada pelas setas N_1 e N_2 (vetores), o aumento da população conjunta é determinado pelo vetor ao longo da diagonal do retângulo, gerado por vetores N_1 e N_2 .

cer um efeito maior sobre a espécie 2 do que a espécie 2 sobre si mesma. Assim, a espécie 1 é uma competidora interespecífica forte, enquanto a espécie 2 é uma competidora interespecífica fraca, e, como mostram os vetores da Figura 8.9a, a espécie 1 conduz a espécie 2 à extinção e alcança sua própria capacidade de suporte. A situação é invertida na Figura 8.8b. Portanto, a Figura 8.9a e b descreve casos em que o ambiente é tal que uma espécie invariavelmente elimina a outra por competição.

Na Figura 8.9c:

$$K_2 > \frac{K_1}{\alpha_{12}} \text{ e } K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad (8.12)$$

isto é:

$$K_2 \alpha_{12} > K_1 \text{ e } K_1 \alpha_{21} > K_2. \quad (8.13)$$

os competidores interespecíficos fortes eliminam os competidores interespecíficos fracos

A primeira desigualdade ($K_1 > K_2 \alpha_{12}$) indica que os efeitos inibidores intraespecíficos que a espécie 1 pode exercer sobre si mesma são maiores que os efeitos interespecíficos que a espécie 2 pode exercer sobre a espécie 1. A segunda desigualdade, contudo, indica que a espécie 1 pode exer-

Assim, os indivíduos de ambas as espécies são competidores mais fortes sobre os indivíduos da outra espécie do que sobre si mesmos. Isso ocorre, por exemplo, quando cada espécie produz uma substância tóxica para a outra espécie, mas inofensiva para si própria, ou quando cada espécie é mais

quando a competição interespecífica é mais importante do que a intraespecífica, o resultado depende das densidades das espécies

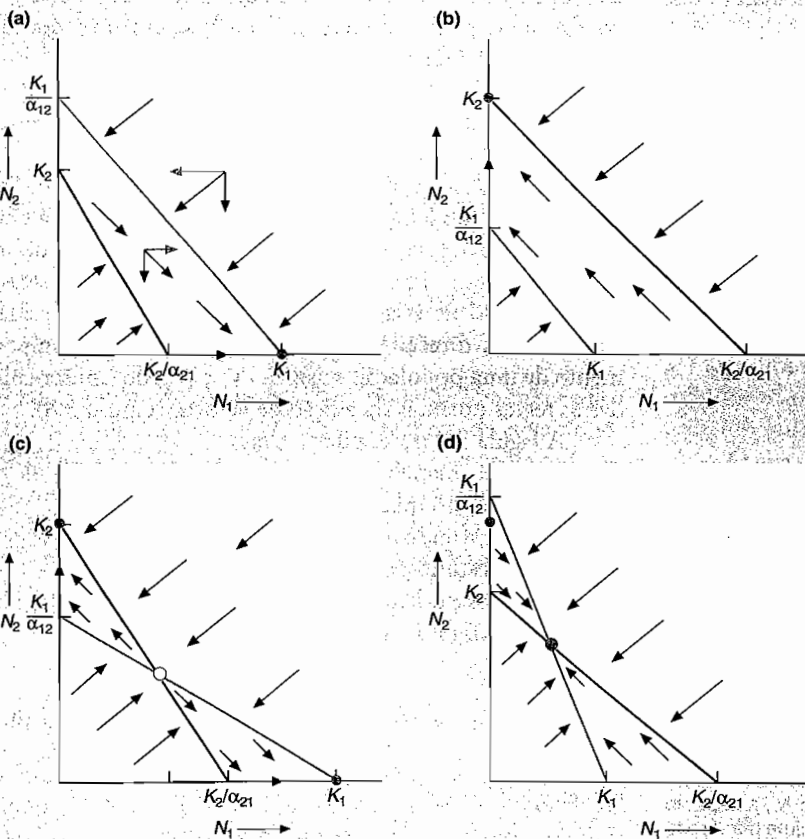


FIGURA 8.9 Resultados da competição gerada pelas equações de competição de Lotka-Volterra para as quatro possíveis disposições das isolinhas zero de N_1 e N_2 . Em geral, os vetores se referem às populações conjuntas e são obtidos conforme o indicado em (a). Os círculos cheios indicam pontos de equilíbrio estável. O círculo vazio em (c) é um ponto de equilíbrio instável. Para mais detalhes, ver o texto.

agressiva frente aos indivíduos da outra espécie. Conforme mostra a figura, a consequência é uma combinação de N_1 e N_2 em equilíbrio estável (onde as isolinhas se cruzam) e dois pontos estáveis. No primeiro desses pontos estáveis, a espécie 1 alcança sua capacidade de suporte com a extinção da espécie 2; já no segundo ponto, a espécie 2 alcança sua capacidade de suporte com a extinção da espécie 1. Na verdade, a chegada a um desses dois resultados é determinada pelas densidades iniciais: a espécie inicialmente em vantagem conduzirá a outra espécie à extinção.

Finalmente, na Figura 8.9d:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{e} \quad \frac{K_2}{\alpha_{21}} > K_1 \quad (8.14)$$

ou seja:

$$K_1 > K_2 \alpha_{12} \quad \text{e} \quad K_2 > K_1 \alpha_{21} \quad (8.15)$$

quando a competição interespecífica é menos importante do que a intra-específica, as duas espécies coexistem

Neste caso, ambas as espécies exercem um efeito competitivo menor sobre a outra espécie do que sobre elas mesmas. O resultado, como mostra a Figura 8.9d, é uma combinação das duas espécies em equilíbrio estável, à qual tendem a se aproximar todas as populações mistas.

Por isso, de modo geral, o modelo de Lotka-Volterra da competição interespecífica é capaz de gerar uma gama de resultados possíveis: a exclusão previsível de uma espécie por outra, a exclusão dependente das densidades iniciais e a coexistência estável. Cada uma dessas possibilidades será discutida sucessivamente, junto com os resultados das investigações de campo e de laboratório. Veremos que os três resultados do modelo correspondem às circunstâncias biologicamente razoáveis. Portanto, apesar de sua simplicidade e de sua incapacidade de refletir muitas das complexidades da dinâmica da competição no mundo real, o modelo serve como um propósito útil.

Contudo, antes de seguir adiante, devemos destacar uma deficiência particular do modelo de Lotka-Volterra. O resultado da competição no modelo depende de K s e α s, mas não de r s, as taxas intrínsecas de aumento. Estas determinam a velocidade com que o resultado é alcançado, mas não o resultado em si mesmo. Contudo, essa parece ser uma circunstância específica da competição unicamente entre duas espécies, uma vez que nos modelos de competição entre três ou mais espécies, o resultado depende das combinações de K s, α s e r s (Strobeck, 1973).

8.4.2 O princípio da exclusão competitiva

nichos fundamentais e nichos efetivos

A Figura 8.9a e b descreve casos em que um competidor interespecífico forte elimina invariavelmente um competidor interespecífico fraco. É impor-

tante considerar essa situação do ponto de vista da teoria do nicho (ver Seções 2.2. e 3.8). Lembre-se que o nicho de uma espécie na ausência de competição de outras espécies é seu nicho *fundamental* (definido pela combinação de condições e recursos que permite que a espécie mantenha uma população viável). Contudo, na presença de competidores, a espécie pode ficar limitada a um nicho *efetivo*, cuja natureza exata é determinada pelo tipo de espécies competidoras presentes nele. Essa distinção realça que a competição interespecífica reduz a fecundidade e a sobrevivência, e que é possível haver partes do nicho fundamental de uma espécie em que ela já não consegue sobreviver e reproduzir-se com êxito, como resultado da competição interespecífica. Estas partes de seu nicho fundamental faltam em seu nicho efetivo. Assim, retornando à Figura 8.9a e b, podemos dizer que o competidor interespecífico fraco carece de um nicho efetivo, quando em competição com o competidor mais forte. Os exemplos reais de competição interespecífica estudados anteriormente podem ser reexaminados agora em termos de nichos.

No caso das espécies de diatomáceas, os nichos fundamentais de ambas foram providos por condições de laboratório (ambas as espécies se desenvolveram quando cultivadas separadamente). Porém, quando as duas espécies competiam, *Synedra ulna* dispunha de um nicho efetivo e *Asterionella formosa* não: houve exclusão competitiva de *A. formosa*. O mesmo resultado foi registrado por Gause, quando *P. aurelia* e *P. caudatum* competiam; *P. caudatum* carecia de um nicho realizado e foi excluída competitivamente por *P. aurelia*. Por outro lado, quando *P. caudatum* e *P. bursaria* competiam, ambas as espécies tinham um nicho efetivo, mas esses nichos eram visivelmente diferentes: *P. caudatum* vivia e se alimentava de bactérias no meio de cultura, e *P. bursaria* se concentrava nas células de levedura no fundo do tubo. Portanto, a coexistência estava associada a uma diferenciação dos nichos efetivos ou a uma “partição” de recursos.

Nos experimentos com *Galium*, os nichos fundamentais de ambas as espécies incluíam solos ácidos e solos calcários. Contudo, na competição entre elas, o nicho efetivo de *G. herbicynicum* era restrito a solos ácidos, enquanto o de *G. pumilum* se limitava a solos calcários – uma exclusão competitiva recíproca. Nenhum dos habitats permitiu uma diferenciação dos nichos e fomentou a coexistência.

Entre os salmonídeos de Taniguchi e Nakano, os nichos fundamentais de cada espécie se estenderam por uma gama ampla de altitudes (e temperaturas), mas ambas ficaram restritas a um nicho efetivo menor (*Salvelinus malma* em altitudes maiores e *S. leucomaenis* em altitudes menores).

De modo análogo, entre as cracas de Connell, o nicho fundamental de *Chthamalus stellatus* baixou até a zona de *Balanus balanoides*, mas a competição de *B. balanoides* restringiu *C. stellatus* a um nicho efetivo na parte superior do costão. Em outras palavras, *B. balanoides* excluiu competitivamente *C. stellatus* das zonas inferiores, mas para a própria *B. balanoides*

os competidores que coexistem muitas vezes exibem uma diferenciação de seus nichos efetivos

nem sequer o seu nicho fundamental se estendeu até a zona de *C. stellatus*: sua sensibilidade à dessecação a impediu de sobreviver, mesmo na ausência de *C. stellatus*. Portanto, de maneira geral, a coexistência dessas duas espécies estava também associada à diferenciação dos nichos efetivos.

O padrão que surge desses exemplos tem sido descoberto em muitos outros e foi elevado à categoria de princípio: o “Princípio da Exclusão Competitiva” ou “Princípio de Gause”. Ele pode ser expresso da seguinte maneira: se duas espécies competidoras coexistem em um ambiente estável, elas assim procedem como resultado da diferenciação dos nichos, isto é, da diferenciação de seus nichos efetivos. Contudo, se não houver diferenciação ou se o hábitat a impede, uma das espécies competidoras eliminará ou excluirá a outra. Portanto, a exclusão ocorre quando o nicho efetivo do competidor superior preenche por completo aquelas partes do nicho fundamental do competidor inferior que são fornecidas pelo hábitat.

Quando há coexistência de competidores, a diferenciação de nichos efetivos é às vezes considerada como fruto da competição atual (um efeito “ecológico”), como no caso das cracas. Contudo, freqüentemente acredita-se que a diferenciação do nicho surgiu como conseqüência da eliminação no passado das espécies sem nichos efetivos (deixando apenas aquelas espécies que exibem diferenciação do nicho – um outro efeito ecológico) ou como um efeito *evolutivo* da competição. Em qualquer destes casos, a competição presente pode ser desprezível ou ao menos impossível de detectar. Consideremos, mais uma vez, a coexistência dos chapins. As espécies coexistiam e exibiam diferenciação de seus nichos efetivos. Porém, não sabemos se elas atualmente competem, ou se alguma vez competiram, ou se outras espécies foram excluídas competitivamente no passado. É impossível dizer com certeza se o Princípio da Exclusão Competitiva foi pertinente. Se as espécies de fato competem atualmente, ou se outras espécies estão sendo ou foram excluídas competitivamente, então o Princípio é pertinente no sentido mais estrito. Se elas competiram apenas no passado, e tal competição levou à diferenciação do seu nicho, então o Princípio é pertinente, mas apenas se a coexistência de “competidoras” se aplica por extensão à coexistência de “espécies que são ou foram alguma vez competidoras”. Se as espécies nunca competiram, então o Princípio é totalmente impertinente. Fica claro que a competição interespecífica não pode ser estudada pela mera documentação das diferenças interespecíficas atuais.

Por outro lado, no estudo das aves do gênero *Vermivora* realizado por Martin e Martin, as duas espécies competiam e coexistiam, e o Princípio da Exclusão Competitiva sugeriria que isso era o resultado da diferenciação de nichos. Porém, ainda que pareça razoável, tal diferenciação não foi comprovada, pois ela não foi observada nem demonstrou ser efetiva. Desse modo, quando

dois competidores coexistem, é muitas vezes difícil confirmar com exatidão que há diferenciação de nichos, e, o que é pior, é impossível comprovar que não há. Não encontrar tal diferenciação poderá significar apenas que o lugar observado ou o procedimento estavam errados. Evidentemente, é possível a ocorrência de problemas metodológicos bastante reais para estabelecer a pertinência do Princípio da Exclusão Competitiva em qualquer caso em particular.

O Princípio da Exclusão Competitiva se tornou amplamente aceito porque: (i) há muito boas evidências em seu favor; (ii) parece intuitivamente lógico; (iii) existem fundamentos teóricos que lhe dão credibilidade (o modelo de Lotka-Volterra). Todavia, sempre surgirão casos em que ele não pode ser estabelecido positivamente; e como na Seção 8.5, existem muitos outros casos em que ele simplesmente não se aplica. Resumidamente, a competição interespecífica é um processo com freqüência associado, ecológica e evolutivamente, a um padrão particular (diferenciação de nichos), mas a competição interespecífica e a diferenciação de nichos (o processo e o padrão) não são ligados de forma insolúvel. A diferenciação de nichos pode surgir por meio de outros processos, e a competição interespecífica não necessariamente leva à diferenciação de nichos.

8.4.3 Antagonismo mútuo

A Figura 8.9c, derivada do modelo de Lotka-Volterra, descreve uma situação em que a competição interespecífica é, para ambas as espécies, uma força mais poderosa do que a competição intra-específica. Essa situação é conhecida como antagonismo mútuo.

Um exemplo extremo de uma situação desse tipo é proporcionado pelo trabalho com duas espécies de besouro da farinha: *Tribolium confusum* e *T. castaneum* (Park, 1962). Os experimentos que Park realizou nas décadas de 1940, 1950 e 1960 estão entre os que exerceram a maior influência na concepção de idéias sobre a competição interespecífica. Ele criou os besouros em recipientes simples contendo farinha, os quais forneciam nichos fundamentais e muitas vezes, também, nichos efetivos para os ovos, larvas, pupas e adultos de ambas as espécies. Certamente houve exploração de recursos comuns pelas duas espécies; mas, além disso, os besouros se devoravam uns aos outros. As larvas e os adultos comiam ovos e pupas, com comportamento de canibalismo sobre a própria espécie e atacando também a outra espécie e sua progênie, conforme resumo na Tabela 8.1. O ponto a destacar é que, de maneira geral, os besouros de ambas as espécies comiam mais indivíduos da outra espécie do que da sua própria. Assim, um mecanismo crucial da interação dessas espécies competidoras foi a predação recíproca (isto é, antagonismo mútuo), e é fácil perceber que ambas estavam mais afetadas pela predação interespecífica do que pela intra-específica.

predação recíproca nos besouros da farinha

o Princípio da Exclusão Competitiva

difficuldade para comprovar e, especialmente, refutar o Princípio

diferenciação de nichos e competição interespecífica: um padrão e um processo nem sempre relacionados

TABELA 8.1 Predação recíproca (uma forma de antagonismo mútuo) entre duas espécies de besouro da farinha, *Tribolium confusum* e *T. castaneum*. Os adultos e as larvas comem ovos e pupas. Em cada caso, e de maneira geral, é indicada a preferência de cada espécie por indivíduos de sua própria espécie ou da outra espécie. A predação interespecífica é mais acentuada do que a predação intra-específica (segundo Park *et al.*, 1965)

	"Predador"	"Mostra preferência por..."
Adultos que comem ovos	<i>T. confusum</i> <i>T. castaneum</i>	<i>T. confusum</i> <i>T. confusum</i>
Adultos que comem pupas	<i>T. confusum</i> <i>T. castaneum</i>	<i>T. castaneum</i> <i>T. confusum</i>
Larvas que comem ovos	<i>T. confusum</i> <i>T. castaneum</i>	<i>T. castaneum</i> <i>T. castaneum</i>
Larvas que comem pupas	<i>T. confusum</i> <i>T. castaneum</i>	<i>T. castaneum</i> <i>T. confusum</i>
Em geral	<i>T. confusum</i> <i>T. castaneum</i>	<i>T. castaneum</i> <i>T. confusum</i>

O resultado é provável e não definido

O modelo de Lotka-Volterra mostrado na Figura 8.9c sugere que as consequências do antagonismo mútuo são essencialmente iguais, seja qual for seu mecanismo exato. Uma vez que as espécies são mais afetadas pela competição interespecífica do que pela intra-específica, o resultado é muito dependente das abundâncias relativas das espécies competidoras. A pequena agressão intra-específica revelada por uma espécie rara exerce um efeito relativamente reduzido sobre um competidor abundante, mas a grande agressão mostrada por uma espécie abundante pode provocar facilmente a extinção local de uma espécie rara. Além disso, se as abundâncias estão equilibradas, uma mudança pequena da abundância relativa será suficiente para transferir a vantagem de uma espécie para a outra. O resultado da competição será então imprevisível – qualquer espécie poderia excluir a outra, dependendo das densidades que apresentam no começo ou que alcançam. A Tabela 8.2 mostra que este é precisamente o caso dos besouros da farinha do estudo de Park. Houve sempre um único vencedor, e o equilíbrio entre as espécies mudou com as condições climáticas. Contudo, em todos os climas intermediários, o resultado era provável, e não definido. Mesmo o competidor inerentemente inferior alcançava algumas vezes uma densidade na qual poderia excluir competitivamente a outra espécie.

8.5 Heterogeneidade, colonização e competição de apropriação

uma nota de advertência: a competição é influenciada pelos ambientes heterogêneos, inconsistentes ou imprevisíveis

Neste ponto é necessário emitir uma nota de advertência. Até agora, neste capítulo, admitiu-se que o ambiente é suficientemente constante para que o resultado da competição seja determinado pelas capacidades competitivas das espécies competidoras. Contudo, na realidade, tais situações não são universais.

TABELA 8.2 Competição entre *Tribolium confusum* e *T. castaneum* em uma gama de climas. Uma espécie é sempre eliminada, e o clima altera o resultado, mas em climas intermediários o resultado é provável, e não definido (segundo Par, 1954)

Clima	Porcentagem de vencedores	
	<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
Quente-úmido	0	100
Temperado-úmido	14	86
Frio-úmido	71	29
Quente-úmido	90	10
Temperado-seco	87	13
Frio-seco	100	0

Os ambientes em geral são um mosaico de habitats favoráveis e desfavoráveis; as manchas do mosaico com frequência só estão disponíveis temporariamente e costumam aparecer em momentos e locais imprevisíveis. Mesmo quando ocorre competição interespecífica, ela nem sempre continua até a conclusão. Os sistemas não alcançam necessariamente o equilíbrio, e os competidores superiores nem sempre dispõem de tempo para excluir os competidores inferiores. Assim, uma compreensão da competição interespecífica por si só nem sempre é suficiente. Muitas vezes, é necessário considerar também como a competição interespecífica é influenciada por, e interage com, ambiente inconstante ou imprevisível. Dito de outra maneira: K_s e α_s sozinhos podem determinar um equilíbrio, mas na natureza os equilíbrios frequentemente não são alcançados. Assim, a velocidade com que um equilíbrio é alcançado torna-se importante. Ou seja, como já observamos em outro contexto, na Seção 8.4.1, não só K_s e α_s são importantes, mas r_s igualmente desempenha sua parte.

8.5.1 Clareiras imprevisíveis: o pior competidor e o melhor colonizador

As "clareiras" de espaços desocupados ocorrem de maneira imprevisível em muitos ambientes. Incêndios, deslizamentos de terra e raios podem criar clareiras em áreas florestadas; tormentas marinhas podem criar clareiras em zonas costeiras; e os predadores vorazes podem criar clareiras em todas as partes. Invariavelmente, essas clareiras são recolonizadas. Porém, a primeira espécie a colonizá-las não é necessariamente a mais capacitada para excluir as outras espécies a longo-prazo. Assim, desde que as clareiras sejam criadas com a frequência apropriada, é possível a coexistência de uma espécie "fugitiva" com uma espécie altamente competitiva. A espécie fugitiva tende a ser a primeira a colonizar as clareiras; ela se estabelece e se reproduz. A outra espécie costuma ser mais lenta para invadir as clareiras, mas, uma vez tendo começado a fazê-lo, compete e finalmente exclui da área em questão a espécie fugitiva.

O esboço traçado tomou corpo quantitativo em um modelo de simulação em que a espécie "fugitiva" é uma planta anual e o competidor superior é uma planta perene (Crawley e May, 1987). O modelo é um

anuais fugitivas e perenes competitivas

dos que, em número crescente, combinam as dinâmicas temporal e espacial em que as interações ocorrem dentro de células individuais de um retículo bidimensional, mas também com movimentos entre elas (ver também Inghe, 1989; Dytham, 1994; Bolker *et al.*, 2003). Nesse modelo, cada uma das células pode se encontrar vazia ou ocupada por um único indivíduo da espécie anual ou por um único rameta da espécie perene. Em cada “geração”, a planta perene pode invadir as células adjacentes àquelas que já ocupa mesmo se elas estiverem ocupadas por uma planta anual (um reflexo da superioridade competitiva da planta perene) —, mas os rametas individuais da planta perene também podem morrer. Contudo, a espécie anual pode colonizar qualquer célula vazia, o que é feito por meio do depósito de “sementes” dispersadas ao acaso, cuja quantidade reflete a abundância da espécie anual. Sem levarmos em conta os detalhes, a espécie anual pode coexistir com a sua competidora superior, desde que o produto (cE^*) da fecundidade da planta anual (c) e a proporção no equilíbrio de células vazias (E^*) seja suficientemente grande (Figura 8.10), isto é, contanto que a espécie anual seja uma colonizadora suficientemente capaz e que existam oportunidades suficientes para a colonização. De fato, quanto maior for cE^* , mais o balanço no equilíbrio misto se desloca em favor da espécie anual (Figura 8.10).

coexistência de um mexilhão competitivo e uma alga parda fugitiva

Um exemplo disso é proporcionado pela coexistência da alga parda *Postelsia palmaeformis* e do mexilhão *Mytilus californianus* na costa de Washington (Paine, 1979). *P. palmaeformis*

é uma espécie anual que precisa reestabelecer-se a cada ano, para persistir em um determinado local. Para tanto, ela se fixa em uma rocha nua, em geral em clareiras no leito de mexilhões, criadas pela ação das ondas. Contudo, os próprios mexilhões lentamente acabam por ocupar esses espaços, preenchendo-os de modo gradual e impedindo a colonização por parte de *P. palmaeformis*. Paine verificou que essas espécies coexistiam apenas nos locais em que havia uma taxa média relativamente alta de formação de clareiras (cerca de 7% da área de superfície por ano) e onde esta taxa se mantinha quase a mesma a cada ano. Onde a taxa média era inferior, ou variava consideravelmente de ano para ano, constatava-se (de modo regular ou ocasional) uma falta de rocha nua para colonização. Isso levou à exclusão geral de *P. palmaeformis*. Por outro lado, embora *P. palmaeformis* fosse finalmente excluída de cada clareira, havia possibilidade de se estabelecer uma coexistência no local como um todo, se as clareiras fossem criadas com suficiente frequência e regularidade.

8.5.2 Clareiras imprevisíveis: apropriação do espaço

o que se adianta, nunca perde

Quando duas espécies competem em termos de igualdade, o resultado costuma ser previsível. Porém, na coloni-

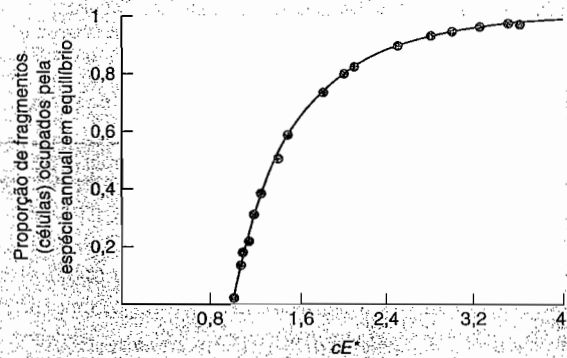


FIGURA 8.10 Em um retículo espacial, uma planta anual fugitiva típica pode coexistir com uma planta perene competitivamente superior, sempre que $cE^* > 1$ (em que c representa a fecundidade da planta anual e E^* é a proporção, no equilíbrio, de células vazias no retículo). Para valores maiores, a fração de células ocupadas pela planta anual aumenta com cE^* (segundo Crawley e May, 1987).

zação de um espaço desocupado, a competição raramente é equitativa. É provável que os indivíduos de uma espécie cheguem ao espaço, ou nele germinem a partir do banco de sementes, antes dos indivíduos de outra espécie. Esse fato, por si só, pode ser suficiente para deslocar o equilíbrio competitivo em favor da primeira espécie. Se a apropriação do espaço for feita por espécies diferentes em clareiras diferentes, a coexistência é possível, mesmo quando uma espécie sempre exclui a outra em competição “em termos de igualdade”.

A Figura 8.11, por exemplo, mostra os resultados de um experimento de competição entre as gramíneas anuais *Bromus madritensis* e *B. rigidus*, que ocorrem juntas em pastagens da Califórnia (Harper, 1961). Ao serem semeadas simultaneamente em uma mistura com proporções iguais, *B. rigidus* contribuiu muito mais à biomassa da população mista. Contudo, retardando a introdução de *B. rigidus* nas misturas, o equilíbrio se deslocou decisivamente em favor de *B. madritensis*. Portanto, é errôneo pensar que o resultado da competição é sempre determinado pelas capacidades competitivas inerentes das espécies envolvidas. Mesmo um competidor “inferior” pode excluir um competidor superior, se dispuser de uma vantagem inicial suficiente. Isso pode fomentar a coexistência, quando ocorre uma colonização repetida em um ambiente em modificação ou imprevisível.

8.5.3 Ambientes flutuantes

De fato, o balanço entre espécies competidoras pode ser deslocado repetidamente e, por isso, fomentar a coexistência, apenas como resultado de mudanças ambientais. Esse

o paradoxo do plâncton

foi o argumento utilizado por Hutchinson (1961) para explicar o “paradoxo do plâncton”, segundo o qual numerosas espécies de algas planctônicas com frequência coexistem em am-

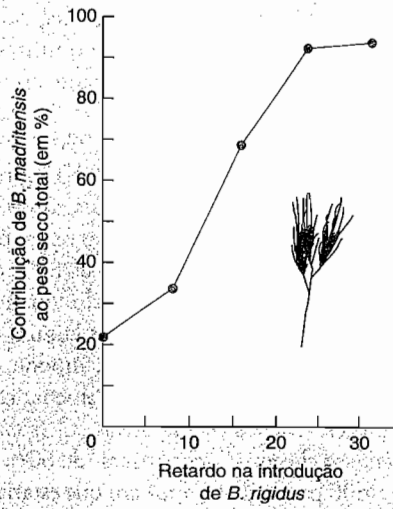


FIGURA 8.11 Efeito do tempo na competição. *Bromus rigidus* tem uma contribuição muito maior ao peso seco total por parcela, após 126 dias de crescimento, quando semeada simultaneamente com *B. madritensis*. Porém, como a introdução de *B. rigidus* é retardada, sua contribuição diminui. A produção total por parcela não foi afetada pelo retardo na introdução de *B. rigidus* (segundo Harper, 1961).

bientes simples com uma margem aparentemente pequena para a diferenciação de nichos. Hutchinson sugeriu que o ambiente, embora simples, estava mudando de maneira contínua, especialmente com um padrão sazonal. Assim, embora em um momento determinado o ambiente tendesse a promover a exclusão de certas espécies, ele poderia se alterar ou talvez até favorecer essas mesmas espécies antes da ocorrência da exclusão. Em outras palavras, o resultado de equilíbrio de uma interação competitiva pode não ser de importância suprema se o ambiente costuma mudar bastante antes que tal equilíbrio seja alcançado.

8.5.4 Manchas efêmeras com existências variáveis

Por sua própria natureza, muitos ambientes não são apenas variáveis, mas sim efêmeros. Entre os exemplos mais evidentes estão os corpos em decomposição (carne), esterco, frutos e fungos putrefatos, bem como pequenos lagos temporários. Todavia, observe que igualmente uma folha e uma planta anual podem ser vistas como manchas efêmeras, em especial se são palatáveis para seu consumidor por um período limitado. Muitas vezes, essas manchas efêmeras têm uma existência variável – um pedaço de fruto e os insetos que a atacam, por exemplo, podem ser comidos a qualquer momento por uma ave. Nestes casos, é fácil imaginar a coexistência de duas espécies: um competidor superior e um competidor inferior que se reproduz mais cedo.

coexistência do forte com o rápido...

Um exemplo disso se refere a duas espécies de caracóis pulmonados que vivem em charcos no nordeste de Indiana, EUA. A alteração artificial da densidade de uma ou outra espécie no campo mostrou que a fecundidade de *Physa gyrina* diminuía significativamente pela competição interespecífica com *Lymnaea elodes*, mas o efeito não era recíproco. *L. elodes* era claramente o competidor superior quando a competição continuava durante o verão. Contudo, *P. gyrina* se reproduzia mais cedo e com menor tamanho do que *L. elodes*, e em diversos charcos que secavam no começo de julho era muitas vezes a única espécie que naquele momento já havia produzido ovos resistentes. Por isso, as espécies coexistiram na área como um todo, apesar da aparente inferioridade de *P. gyrina* (Brown, 1982). Entre rãs e sapos, por outro lado, os girinos de *Scaphiopus holbrooki*, competitivamente superiores, têm mais sucesso quando os charcos secam, porque apresentam períodos larvais mais curtos do que os competidores mais fracos, tal como *Hyla chrysoscelis* (Wilbur, 1987).

... mas nem sempre

8.5.5 Distribuições agregadas

Uma rota mais sutil, mas de aplicação mais geral para a coexistência de um competidor superior e outro inferior em um recurso em mosaico e efêmero, baseia-se na hipótese de que duas espécies podem ter distribuições independentes e agregadas (isto é, agrupadas) sobre as manchas disponíveis. Isso significaria que os poderes do competidor superior seriam dirigidos principalmente contra os membros de sua própria espécie (nos grupos com densidade elevada), e que o competidor superior agregado não estaria presente em muitas manchas – nas quais o competidor inferior escaparia da competição. Um competidor inferior poderia, então, ser capaz de coexistir com um competidor superior que o excluiria rapidamente de um ambiente contínuo e homogêneo. Há vários modelos que comprovam tal fato (ver, por exemplo, Atkinson e Shorrocks, 1981; Kreitman *et al.*, 1992; Dieckmann *et al.*, 2000). Um modelo de simulação (Figura 8.12), por exemplo, mostra que a persistência de tal coexistência entre competidores aumenta com o grau de agregação (medida pelo parâmetro *k* da distribuição “binomial negativa”), até que, em níveis altos de agregação, a coexistência seja aparentemente permanente, embora isso nada tenha a ver com a diferenciação do nicho. Uma vez que muitas espécies apresentam distribuição agregada na natureza, esses resultados podem ser amplamente aplicáveis.

um competidor superior agregado afeta adversamente a si próprio e deixa clareiras para seu competidor inferior

É importante observar, entretanto, que embora tal coexistência de competidores nada tenha a ver com a diferenciação do nicho, elas estão vinculadas por um tema comum – que a competição intraespecífica é mais freqüente e mais intensa do que a competição interespecífica. A diferenciação do nicho é um meio possível pelo qual isso pode ocorrer, mas as agregações temporárias podem originar o mesmo fenômeno – inclusive para o competidor inferior.

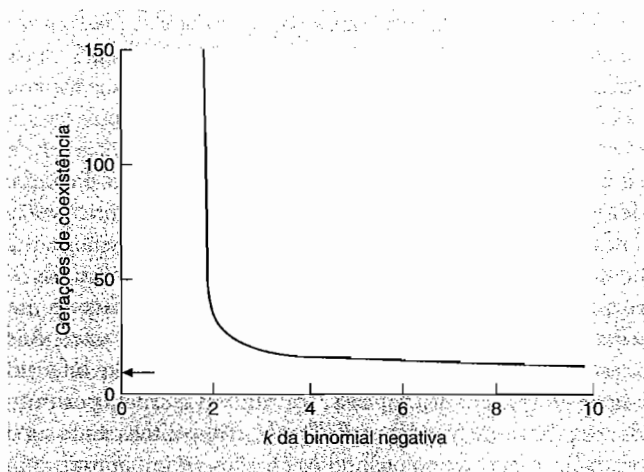


FIGURA 8.12 Quando duas espécies competem por um recurso distribuído de modo contínuo, uma exclui a outra ao final de cerca de 10 gerações (conforme indicado pela seta). Contudo, quando estas mesmas espécies competem por um recurso em mosaico e efêmero, o número de gerações de coexistência aumenta com o grau de agregação dos competidores, medido pelo parâmetro k da distribuição "binomial negativa". Os valores superiores a 5 são distribuições efetivamente aleatórias; os valores inferiores a 5 representam distribuições progressivamente agregadas (segundo Atkinson e Shorrocks, 1981).

Contudo, na tentativa de justificar a aplicabilidade desses modelos ao mundo real, uma pergunta em especial precisa ser respondida: é realmente provável que duas espécies similares tenham distribuições independentes sobre as manchas de recursos disponíveis? Essa pergunta tem sido dirigida mediante o exame de um grande número de dados oriundos de estudos com dípteros, em especial moscas drosophilídeas – que ovopositam e desenvolvem larvas em manchas efêmeras (frutos, fungos, flores, etc.). De fato, há poucas evidências sobre a independência nas agregações de espécies coexistentes (Shorrocks *et al.*, 1990; ver também Worthen e McGuire, 1988). Contudo, as simulações com uso de computador sugerem que, enquanto uma associação positiva entre as espécies (ou seja, uma tendência de agregação nas mesmas manchas) torna mais difícil a coexistência, o nível de associação e agregação que se encontra na realidade geral ainda levaria à coexistência, ao passo que em um ambiente homogêneo haveria exclusão (Shorrocks e Rosewell, 1987).

A importância da agregação para a coexistência também é apoiada por outro modelo espacialmente explícito baseado em um retículo bidimensional de células (ver Seção 8.5.1). Cada uma das células podia ser ocupada por uma de cinco espécies de gramíneas: *Agrostis stolonifera*, *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* e *Poa trivialis* (Silvertown *et al.*, 1992). Tratava-se de um modelo de "autômato celular", em que cada célula pode existir em um número limitado de estados discretos (nesse caso, qual a espécie era a ocupante), sendo o estado de cada célula deter-

minado a cada passo por um conjunto de regras. Nesse caso, as regras baseavam-se no estado atual da célula, no estado das células vizinhas e na probabilidade de que uma espécie em uma célula vizinha substituísse a sua ocupante atual. Essas taxas de substituição de uma espécie por outra basearam-se nas observações de campo (Thórhallsdóttir, 1990).

Quando a disposição inicial das espécies sobre o retículo foi aleatória (sem agregação), as três espécies competitivamente inferiores se extinguíram rapidamente e, das sobreviventes, *A. stolonifera* (com uma ocupação de mais de 80% das células) rapidamente dominou *H. lanatus*. Contudo, quando a disposição inicial foi em cinco bandas da mesma largura e com uma só espécie em cada uma delas, o resultado mudou de maneira drástica: (i) a exclusão competitiva foi nitidamente retardada inclusive para as espécies menos competitivas (*C. cristatus* e *L. perenne*); (ii) *H. lanatus* chegou a ocupar mais de 60% das células, em um período (600 passos de tempo) em que estaria próximo à extinção, se a distribuição inicial fosse aleatória; e (iii) o próprio resultado dependeu muito da disposição relativa no começo e, portanto, de quais espécies competiam inicialmente entre si.

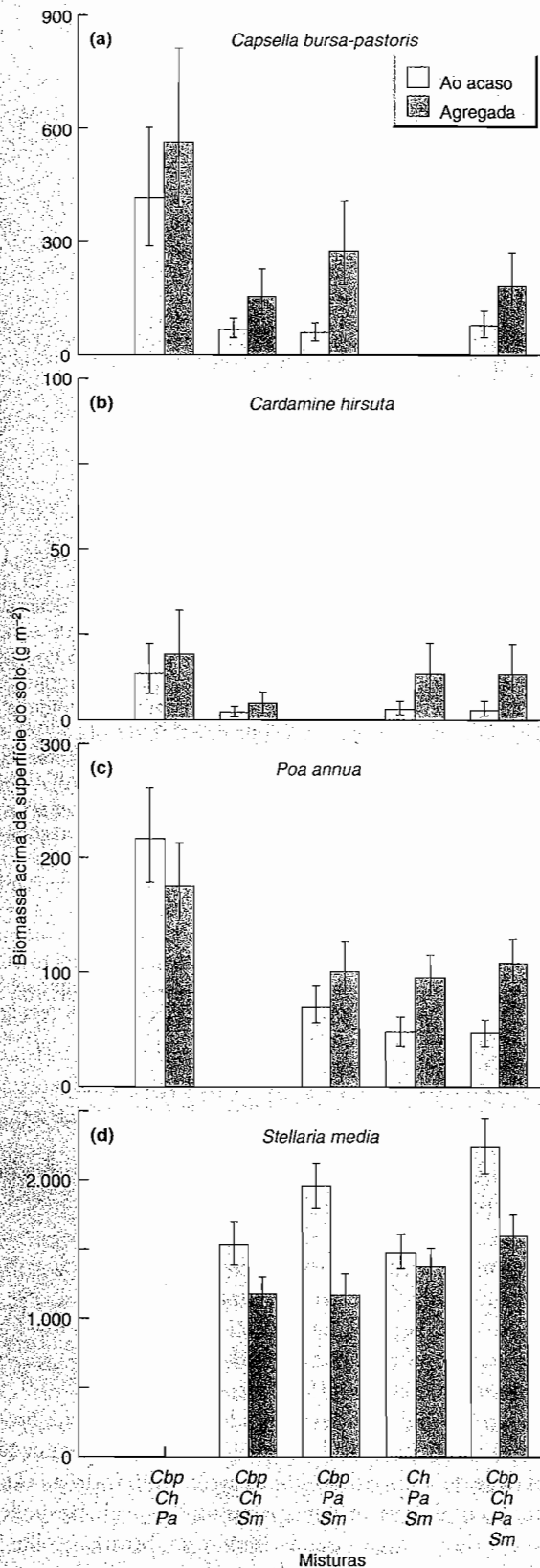
Naturalmente, não existe indício de que as espécies formem bandas largas uniespecíficas nas comunidades naturais – mas tampouco é provável encontrar comunidade cujas espécies se misturem ao acaso, de modo que não há organização espacial para se levar em conta. O modelo enfatiza os perigos de se ignorar as agregações (porque elas deslocam o equilíbrio para a competição intra-específica em detrimento da interespecífica, promovendo, portanto, a coexistência), mas também os perigos de se ignorar a justaposição das agregações, já que estas igualmente podem servir para manter as espécies competitivamente subordinadas afastadas das espécies competitivamente superiores.

Apesar do vasto corpo de teoria e modelos, existem poucos estudos experimentais que tratam diretamente do impacto de padrões espaciais sobre a dinâmica de populações. Stoll e Prati (2001) desenvolveram experimentos com plantas reais, em um estudo que tem muito em comum com o tratamento teórico de Silvertown. Eles testaram a hipótese de que a agregação intra-específica pode promover a coexistência e, assim, manter alta a riqueza em espécies em comunidades experimentais de quatro espécies terrícolas anuais: *Capsella bursa-pastoris*, *Cardamine hirsuta*, *Poa annua* e *Stellaria media*. *S. media* é reconhecida como uma competidora superior entre essas espécies. Réplicas de misturas de três e quatro espécies foram semeadas em densidade alta; as sementes foram dispostas completamente ao acaso ou as sementes de cada espécie foram agregadas em subparcelas dentro das áreas experimentais. A agregação intra-específica piorou o desempenho de *S. media* nas misturas, enquanto, para as três competidoras inferiores, em apenas um caso a agregação não melhorou o desempenho (Figura 8.13).

De modo geral, o sucesso das abordagens da "vizinhança" (Pacala, 1997) no estudo de competição vegetal, em que o enfoque é a competição experimentada pelos indivíduos em

plantas em um experimento de campo

gramíneas em um autômato celular



manchas locais, em vez da média das densidades em toda a população, argumenta novamente em favor da importância do reconhecimento da heterogeneidade espacial. Coomes e colaboradores (2002), por exemplo, investigaram a competição entre duas espécies vegetais de dunas, *Aira praecox* e *Erodium cicutarium*, no noroeste da Inglaterra. A espécie menor, *A. praecox*, tendeu a se agregar, mesmo nas escalas espaciais menores. *E. cicutarium*, por sua vez, apresentou uma agregação moderada em manchas de 30 e 50 mm de raio, mas em manchas com 10 mm de raio ficou de certa forma uniformemente espaçada (Figura 8.14a). Contudo, na menor escala espacial, as duas espécies exibiram uma associação negativa entre si (Figura 8.14b), indicando que *A. praecox* tendeu a ocorrer em grupos pequenos monoespecíficos. Por isso, *A. praecox* mostrou-se muito menos propensa à competição de *E. cicutarium* do que se elas estivessem distribuídas ao acaso, justificando a aplicação por Coomes e colaboradores de modelos de simulação de competição, em que as respostas locais foram explicitamente incorporadas.

Nesta seção, vimos repetidamente que a natureza heterogênea do ambiente tem fomentado a coexistência de nichos. Portanto, uma visão realista da competição interespecífica deve reconhecer que frequentemente esta ocorre não de maneira isolada, mas sob a influência de um mundo fragmentado (e com suas restrições), não-permanente ou imprevisível. Além disso, a heterogeneidade não precisa estar nas dimensões de tempo e espaço que consideramos até agora. A variação individual na capacidade competitiva dentro de uma espécie também pode fomentar a coexistência estável nos casos em que um competidor superior não-variável excluiria um competidor inferior não-variável (Begon e Wall, 1987). Isso reforça um ponto que reaparece ao longo deste livro: a heterogeneidade (espacial, temporal ou individual) pode exercer uma influência estabilizante sobre as interações ecológicas.

a heterogeneidade frequentemente se estabiliza

8.6 Competição aparente: espaço sem inimigos

Outro motivo de cautela em nossa discussão sobre competição é a existência do que Holt (1977, 1984) denominou “competição aparente”, e o que outros autores chamaram de “competição por um espaço sem inimigos” (Jeffries e Lawton, 1984, 1985).

FIGURA 8.13 Efeito da agregação intra-específica sobre a biomassa acima da superfície do solo (média ± EP) (–), para quatro espécies vegetais cultivadas por 6 semanas em misturas de três e quatro espécies (quatro réplicas para cada). *Stellaria media* (*Sm*), uma competidora normalmente superior, teve um desempenho pior quando suas sementes ficaram agregadas do que quando dispostas ao acaso. Ao contrário, as três espécies competitivamente inferiores – *Capsella bursa-pastoris*, (*Cbp*), *Cardamine hirsuta* (*Ch*) e *Poa annua* (*Pa*) – exibiram um desempenho quase sempre melhor quando as sementes ficaram agregadas. Observe as escalas diferentes nos eixos verticais (de Stoll e Prati, 2001).

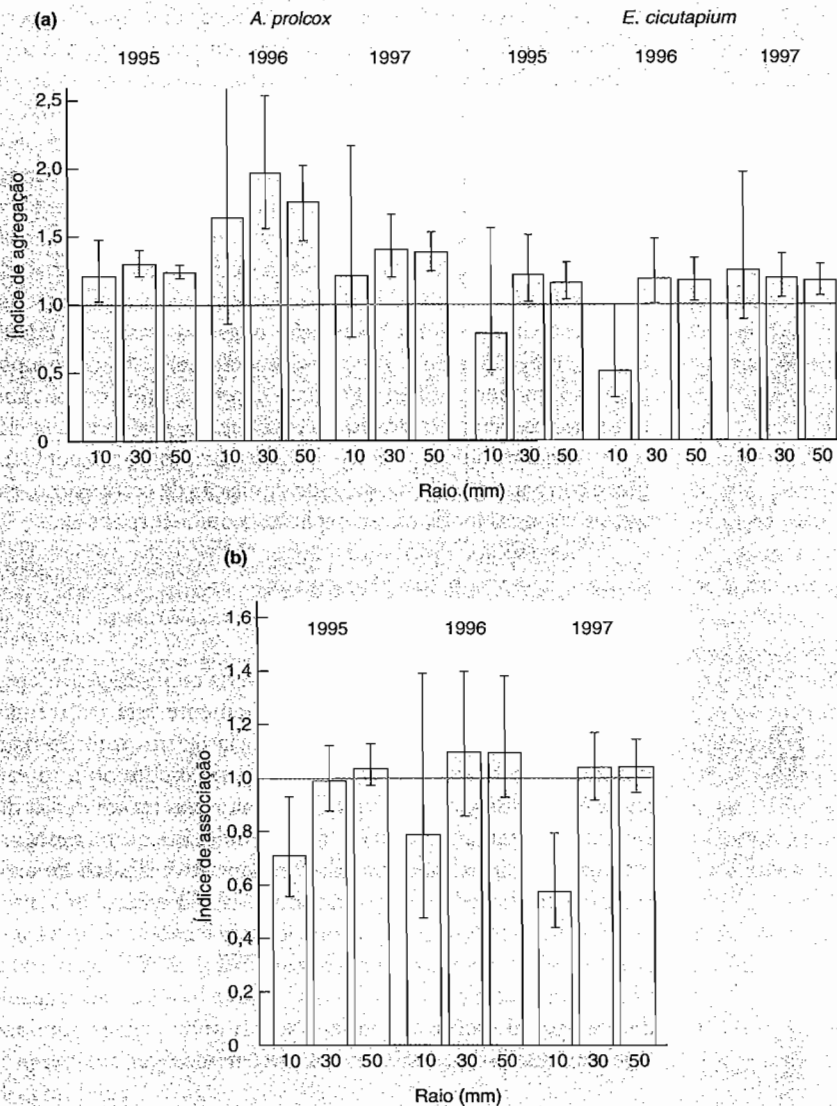


FIGURA 8.14 (a) Distribuição espacial de duas espécies vegetais de dunas, *Aira praecox* e *Erodium cicutarium*, em um local no noroeste da Inglaterra. Um índice de agregação de 1 indica uma distribuição ao acaso. Índices superiores a 1 indicam agregação dentro de manchas com raios conforme especificado; valores inferiores a 1 indicam uma distribuição regular. As barras representam intervalos de confiança de 95%. (b) Associação entre *A. praecox* e *E. cicutarium* em cada um dos três anos. Um índice de associação superior a 1 indica que as duas espécies tenderam a ficar juntas mais do que seria esperado só pelo acaso em manchas com raios conforme especificado; valores inferiores a 1 indicam uma tendência a encontrar uma espécie ou a outra. As barras representam intervalos de confiança de 95% (segundo Coomes *et al.*, 2002).

duas espécies de presa atacadas por um predador, em essência, não podem ser distinguidas de duas espécies consumidoras que competem por um recurso

Imagine uma única espécie de predador ou parasito que ataca duas espécies de presas (ou hospedeiro). Ambas as espécies de presas são prejudicadas pelo inimigo, e este se beneficia de ambas as espécies de presas. Portanto, o aumento de abundância que o inimigo alcança ao consumir a presa 1 aumenta seu dano sobre a presa

2. Por isso, indiretamente a presa 1 afeta de maneira adversa a presa 2 e vice-versa. Essas interações estão resumidas na Figura 8.15, a qual mostra que do ponto de vista das duas espécies de presa, os sinais das interações são indistinguíveis dos que se produziriam na interação indireta de duas espécies competindo por um único recurso (competição de exploração). No pre-

sente caso, não parece haver um recurso limitante, daí, portanto, a expressão “competição aparente”.

Em um experimento envolvendo um parasitóide (a vespa *Venturia canescens*) e duas lagartas hospedeiras (*Plodia interpunctella* e *Ephestia kuehniella*), Bonsall e Hassell (1997) permitiram o trânsito livre do parasitóide entre as espécies hospedeiras, mas mantiveram os hospedeiros separados para evitar a possibilidade de competição por recursos. Quando as câmaras experimentais continham apenas uma espécie hospedeira e o parasitóide, ambas persistiram e exibiram oscilações amortecidas no tamanho populacional, tendendo a um equilíbrio estável (Figura 8.16). Porém, com a presença das duas

evidência de competição aparente ... em duas lagartas compartilhando um parasitóide

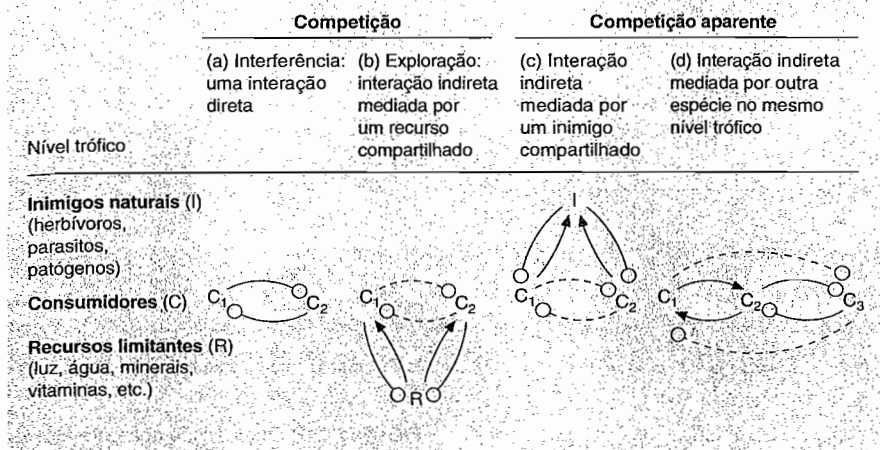


FIGURA 8.15 Em termos dos sinais de suas interações, os seguintes casos não podem ser distinguidos uns dos outros: (a) duas espécies interferindo diretamente (competição de interferência); (b) duas espécies consumindo um recurso comum (competição de exploração); (c) duas espécies sendo atacadas por um predador comum (“competição aparente” pelo “espaço livre de inimigos”); e (d) duas espécies ligadas por uma terceira que compete com uma e mantém uma relação mutualista com a outra. (—) = interações diretas; (- - -) = interações indiretas; as setas indicam influências positivas e os círculos indicam influências negativas (segundo Holt, 1984; Connell, 1990).

espécies hospedeiras no sistema, o parasitóide teve um impacto maior sobre a espécie dotada da taxa intrínseca de crescimento mais baixa (*E. kuehniella*). Este hospedeiro mostrou oscilações populacionais crescentes e invariavelmente foi levado à extinção. Por meio de seu experimento, Bonsall e Hassell puderam demonstrar o efeito da competição aparente, em uma situação em que a competição por recursos entre espécies de lagartas foi excluída.

Ao mesmo tempo em que a expressão “competição aparente” é bastante apropriada, às vezes é importante considerar o “espaço livre de inimigos” como o recurso limitante pelo qual as espécies de presas (ou hospedeiros) competem. Isso ocorre porque a persistência da espécie de presa 1 será favorecida por evitar ataques do predador, que também altera a presa 2. Claramente, a presa 1 consegue isso pela ocupação de um hábitat, ou pela adoção de uma forma ou um padrão comportamental, suficientemente diferente daquele da presa 2. Em resumo, o “ser diferente” (isto é, diferenciação de nichos) mais uma vez favorecerá a coexistência – mas isso acontecerá assim por causa da redução da competição aparente ou da competição por espaço livre de inimigos.

Uma rara demonstração experimental da competição aparente pelo espaço livre de inimigos envolve dois grupos de presas que vivem em recifes rochosos de submarés em Santa Catalina Island, Califórnia. O primeiro grupo compreende três espécies de gastrópodes móveis: *Tegula aureotincta*, *T. eiseni* e *Astraea undosa*; o segundo compreende bivalves sésseis, dominados pelo marisco *Chama arcana*. Ambos os grupos eram predados por uma lagosta (*Panulirus interruptus*), um polvo (*Octopus bimaculatus*) e um búzio (*Kelletia kelletii*), embora esses predadores mostrassem uma nítida preferência pelos bivalves. Em áreas caracterizadas por matacões e muitos espaços de fissuras (“alto-relevo”), havia densidades altas de bivalves e predadores, mas densidades apenas moderadas de gastrópodes; contudo, nas áreas de baixo-relevo, quase sem espaços de fissuras, a presença de bival-

ves era aparentemente nula, havia apenas poucos predadores e densidades altas de gastrópodes.

As densidades dos dois grupos de presas foram inversamente correlacionadas, mas havia poucos elementos da sua biologia alimentar para sugerir que estivessem competindo por um mesmo recurso. Por outro lado, quando os bivalves foram introduzidos experimentalmente nas áreas quase sem espaços de fissuras, aumentou o número de predadores que se congregavam, as taxas de mortalidade dos gastrópodes cresceram (muitas vezes aparentemente associadas à predação pela lagosta ou pelo polvo) e as suas densidades diminuíram (Figura 8.17a,b). A manipulação experimental dos gastrópodes (móveis) mostrou-se impossível, mas os locais quase sem espaços de fissuras com densidades altas de gastrópodes sustentaram densidades mais altas de predadores, e as taxas de mortalidade dos bivalves introduzidos experimentalmente foram mais elevadas do que nos locais com densidades relativamente baixas de gastrópodes (Figura 8.17c). Nos raros locais de alto-relevo sem o bivalve *C. arcana*, as densidades dos predadores foram mais baixas do que o normal e as de gastrópodes foram mais altas (Figura 8.17d). Parece claro que cada grupo de presas afetou adversamente o outro por meio de um aumento no número de predadores e, portanto, mediante uma maior mortalidade induzida pelo predador.

Um experimento com um objetivo semelhante envolveu a remoção de uma mosca comum minadora de folhas (*Calycomyza* sp.) e sua planta hospedeira *Lepidaploa tortuosa* (Asteraceae), em locais replicados em uma comunidade florestal tropical de Belize, América Central. Outras espécies de moscas minadoras de folhas, que compartilhavam inimigos naturais (vespas parasitóides) com *Calycomyza*, mas cujas plantas hospedeiras eram diferentes, demonstraram redução do parasitismo e aumento da abundância (um ano depois) nos locais de remoção, em comparação como os locais-controle (Morris *et al.*, 2004). Esses resultados apóiam as previsões da competição aparente, envolven-

... em gastrópodes, bivalves e seus predadores...

... e em moscas minadoras de folhas compartilhando parasitóides em uma floresta tropical

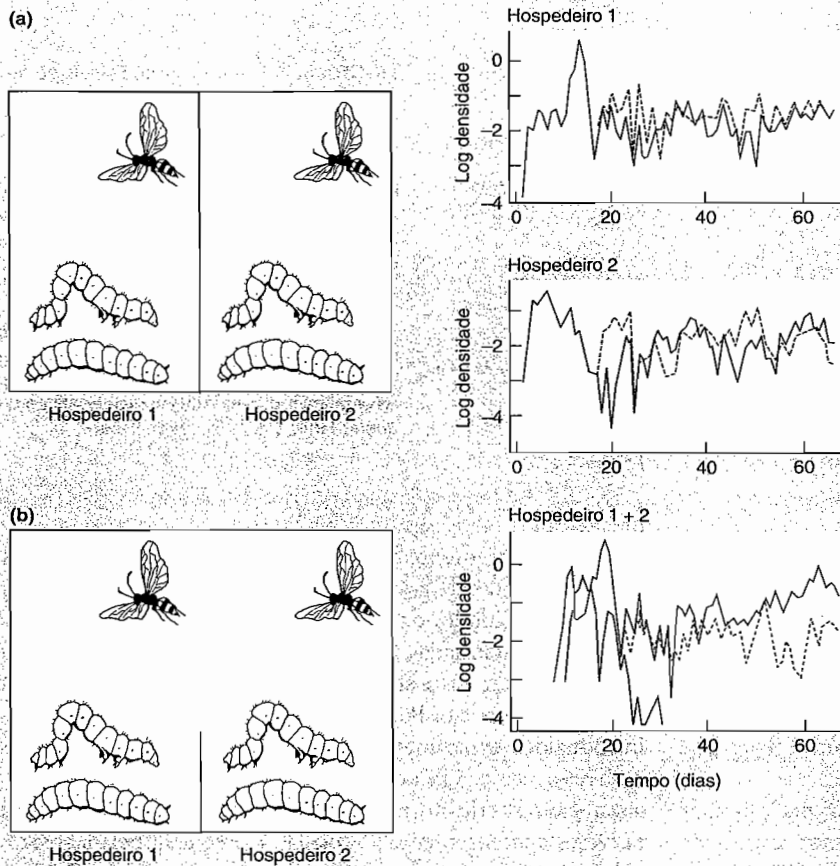


FIGURA 8.16 Competição aparente mediada por parasito, por meio de uma vespa parasitóide, *Venturia canescens*, que ovoposita em duas espécies de lagartas hospedeiras. As organizações experimentais estão ilustradas à esquerda, e as dinâmicas das populações do parasitóide (linhas pretas tracejadas) e das espécies hospedeiras (hospedeiro 1, *Plodia interpunctella* [linhas marrons]; hospedeiro 2, *Ephestia kuehniei* [linhas pretas contínuas]), à direita. (a) Na presença de apenas um hospedeiro, este e o parasitóide coexistiram com dinâmica estável. (b) Quando o parasitóide teve acesso aos dois hospedeiros, o hospedeiro 2 mostrou oscilações divergentes e sofreu extinção (de Hudson e Greenman, 1998, segundo Bonsall e Hassell, 1997).

do um inimigo natural comum, em uma situação em que pode não ocorrer competição interespecífica por plantas hospedeiras entre espécies de moscas.

Para completar o quadro, existe uma outra interação indireta entre duas espécies, qualificada pela expressão “competição aparente” (Figura 8.15d), em que as espécies 1 e 2 exibem impactos negativos recíprocos, e as espécies 2 e 3 têm impactos positivos (mutualistas) (ver Capítulo 13). As espécies 1 e 3, então, apresentam impactos negativos indiretos recíprocos, sem compartilhar um recurso comum ou, neste caso, um predador comum. Elas exibem competição aparente, embora não por espaço livre de inimigos (Connell, 1990).

reavaliação da competição em vegetais

Os exemplos mencionados até agora se referem à competição aparente em animais. Connell (1990) realizou uma reavaliação particularmente

esclarecedora de 54 exemplos de experimentos de campo publicados sobre “competição” em vegetais, em que os autores originais afirmavam haver demonstrado competição interespecífica convencional em 50. Uma análise mais atenta revelou que, em muitos desses estudos, a coleta de informações não foi suficiente para possibilitar a distinção entre competição convencional e competição aparente; e em muitos outros a informação estava disponível, mas era ambígua. Um estudo, por

exemplo, mostrava que a eliminação de *Artemisia* de uma ampla área do Arizona permitia o crescimento muito melhor de 22 espécies de herbáceas, em comparação com o crescimento observado em locais não-perturbados ou em locais onde *Artemisia* de hábito arbustivo, fora removida em faixas estreitas de 3 m. Isso foi originalmente interpretado como uma grande redução da competição pela exploração da água, no primeiro caso (Robertson, 1947). Contudo, na área maior, as plantas herbáceas também experimentaram uma grande redução da pressão do pastejo pelos cervos, roedores e insetos, para os quais os indivíduos de *Artemisia* representavam não apenas uma fonte de alimento, mas também um local de refúgio. Por isso, é igualmente provável que o resultado tenha sido produzido pela redução da competição aparente.

distinguindo padrões e processos

Isso enfatiza que não se justifica a relativa negligência a respeito da competição aparente no passado, mas também realça que, no contexto da competição interespecífica, é importante a distinção entre padrões, por um lado, e processos ou mecanismos, por outro. No passado, os padrões de diferenciação de nichos, bem como do aumento da abundância de uma espécie na ausência de outra, eram interpretados como evidência da competição demasiado fácil. Agora podemos constatar que tais padrões podem surgir por meio

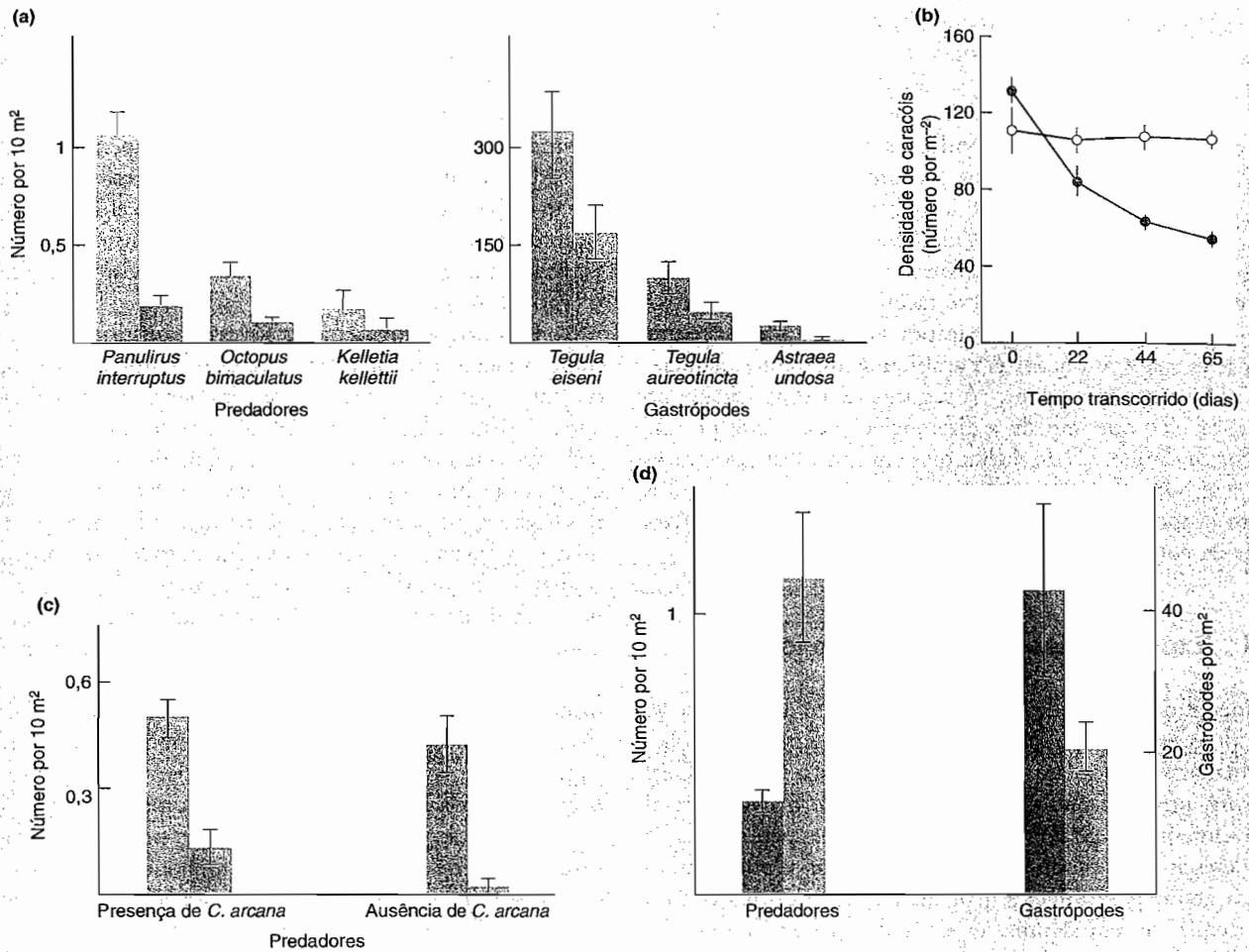


FIGURA 8.17 Evidência da competição aparente por espaço livre de predadores, em Santa Catalina Island, EUA. (a) A densidade de predadores (número por 10 m², com os erros-padrão) e a mortalidade de gastrópodes (número de conchas “recentemente mortas” por local, com os erros-padrão) aumentaram, em relação aos controles (barras em cinza), quando os bivalves foram adicionados aos locais sem espaços de fissuras dominados por gastrópodes (barras marrons). (b) Isso determinou um declínio da densidade de gastrópodes (são indicadas as barras dos erros-padrão). (c) A densidade de predadores (número por 10 m², com os erros-padrão) foi mais alta nos locais sem espaços de fissuras com densidade elevada (barras marrons) do que nos locais sem espaços de fissuras com densidade baixa de gastrópodes (barras em cinza), tanto na presença quanto na ausência de *C. arcana*. (d) As densidades de predadores (número por 10 m², com os erros-padrão) foram mais baixas, e as densidades de gastrópodes (número por m², com erros-padrão), mais altas nos locais de alto-relevo sem *C. arcana* (barras marrons) do que naqueles com ela (barras em cinza) (segundo Schmitt, 1987).

de uma ampla variedade de processos, e que uma compreensão apropriada requer que os distingamos – não apenas discriminando entre competições convencional e aparente, mas também especificando os mecanismos dentro, digamos, da competição convencional (um ponto ao qual retornaremos na Seção 8.10).

8.7 Efeitos ecológicos da competição interespecífica: abordagens experimentais

experimentos de campo e de laboratório

Apesar das interações importantes entre competição e heterogeneidade ambiental, e das complicações da competição aparente, uma grande atenção

tem sido dedicada à própria competição convencional. Já destacamos as dificuldades na interpretação das evidências que são meramente observações (ver Freckleton e Watkinson, 2001), e é por essa razão que muitos estudos sobre efeitos ecológicos da competição interespecífica têm adotado uma abordagem experimental. Por exemplo, vimos experimentos de campo envolvendo manipulação de cracas (ver Seção 8.2.2), aves (ver Seção 8.2.5), taboas (ver Seção 8.3.3) e caracóis (ver Seção 8.5.4), nos quais a densidade de uma ou de ambas as espécies foi alterada (em geral reduzida). Subseqüentemente, foram monitoradas a fecundidade, a sobrevivência, a abundância ou a utilização de recursos das espécies restantes. Após, os resultados foram comparados com a situação anterior à manipulação ou, melhor ainda, com uma parcela-controle comparável na

qual não ocorreu qualquer manipulação. Tais experimentos têm fornecido informações valiosas, mas eles são tipicamente mais fáceis de executar com alguns tipos de organismos (p. ex., organismos sésseis) do que com outros.

O segundo tipo de evidência experimental é procedente de trabalhos realizados sob condições artificiais controladas (com frequência em laboratório). Novamente, o elemento crucial tem consistido em geral em uma comparação entre as respostas de espécies que vivem isoladamente e suas resposta quando em combinação. Tais experimentos apresentam a vantagem de serem comparativamente fáceis de executar e controlar, mas têm duas desvantagens importantes. A primeira é que as espécies são examinadas em ambientes diferentes daqueles em que vivem naturalmente. A segunda é a simplicidade do ambiente: ele pode impedir a diferenciação de nichos porque não possui dimensões do nicho, que em outras circunstâncias seriam importantes. De qualquer forma, esses experimentos podem proporcionar indícios importantes sobre os prováveis efeitos da competição na natureza.

8.7.1 Experimentos de prazos mais longos

A maneira mais direta de descobrir o resultado da competição entre duas espécies no laboratório, ou sob outras condições controladas, é colocá-las juntas e deixá-las por si mesmas. Dessa forma, uma vez que mesmo a competição mais unilateral provavelmente ocupe algumas gerações (ou um período razoável de crescimento modular) antes de produzir-se por completo, essa abordagem direta é mais fácil e tem sido usada com mais frequência em algumas espécies do que em outras. Ela tem sido aplicada mais frequentemente para insetos (como no exemplo do besouro da farinha, na Seção 8.4.3) e microrganismos (como no exemplo do *Paramecium*, na Seção 8.2.4). Observe que nem as plantas superiores, nem os vertebrados e nem os invertebrados grandes se prestam facilmente a esta abordagem (embora um exemplo com vegetal seja discutido na Seção 8.10). Devemos estar cientes que isso pode distorcer nossa visão a respeito da natureza da competição interespecífica.

8.7.2 Experimentos de uma única geração

Dados esses problemas, a abordagem alternativa de “laboratório”, utilizada especialmente com plantas (embora os métodos tenham sido ocasionalmente usados com animais), em geral tem consistido em acompanhar as populações durante apenas uma geração, comparando as “entradas” e as “saídas”. Diversos delineamentos experimentais têm sido empregados.

Nos experimentos “de substituição”, é explorado o efeito da variação da proporção de cada uma de duas espécies, mantendo constante a densidade total (Wit, 1960). Assim, em uma densidade total de, por exemplo, 200 plantas, se estabeleceria uma série de mistu-

ras: 100 da espécie A e 100 da espécie B, 150 A e 50 B, 0 A e 200 B, etc. Ao final do período experimental, seria monitorada a quantidade de sementes ou a biomassa de cada espécie em cada mistura. Tais séries de substituição podem então ser estabelecidas para uma gama de densidades totais. Na prática, contudo, a maioria dos pesquisadores usa apenas uma única densidade total, o que tem provocado uma crítica considerável ao delineamento, pois isso significa que o efeito da competição durante várias gerações – quando a densidade total inevitavelmente se alteraria – não pode ser previsto (ver Firbank e Watkinson, 1990).

De qualquer maneira, as séries de substituição têm sido muito valiosas para elucidar aspectos da natureza da competição interespecífica e os fatores que influenciam na sua intensidade (Firbank e Watkinson, 1990). Um dos primeiros e mais influentes estudos foi o de Wit e colaboradores (1966) sobre a competição entre a gramínea *Panicum maximum* e a leguminosa *Glycine javanica*, que frequentemente formam pastagens mistas na Austrália. *P. maximum* adquire todo o seu nitrogênio apenas do solo, mas *G. javanica* adquire parte do seu nitrogênio a partir do ar, por fixação desse nutriente, por meio da associação de suas raízes com a bactéria *Rhizobium* (ver Seção 13.10.1). Os competidores foram cultivados em séries de substituição com e sem a inoculação de *Rhizobium*, e os resultados são apresentados tanto sob forma de diagramas de substituição como sob forma de “produções totais relativas” (Figura 8.18). A produção relativa de uma espécie em uma mistura é a razão de sua produção na mistura em relação à produção da espécie sozinha na série de substituição, eliminando quaisquer diferenças de produção absoluta entre as espécies e referindo-as à mesma escala. A produção total relativa de uma mistura particular é então a soma das duas produções relativas. A partir das séries de substituição (Figura 8.18a), parece claro que ambas as espécies, mas especialmente *G. javanica*, tiveram melhor desempenho (foram menos afetadas pela competição interespecífica) na presença do que na ausência de *Rhizobium*. Contudo, isso fica ainda mais claro a partir das produções totais relativas (Figura 8.18b), que na ausência de *Rhizobium* nunca se afastaram significativamente de 1, mas na sua presença foram consistentemente superiores a 1. Isso sugere que a diferenciação de nichos não foi possível sem *Rhizobium* (uma segunda espécie poderia ajustar-se somente por redução compensatória do rendimento da primeira); contudo a diferenciação de nichos ocorreu na presença de *Rhizobium* (as espécies produziram mais em conjunto do que separadamente).

Uma segunda abordagem, popular no passado, consiste no uso de um delineamento “de adição”, em que uma espécie (tipicamente uma planta de cultivo) é semeada com uma densidade constante, junto com um gama de densidades de uma segunda espécie (tipicamente uma erva daninha). A justificativa desse delineamento é que ele imita a situação natural de um cultivo infestado por uma erva daninha e, por isso, fornece informação sobre o efeito provável de diversos níveis de infestação (Firbank e Watkinson, 1990). Entretanto, um

experimentos de
adição

experimentos de
substituição

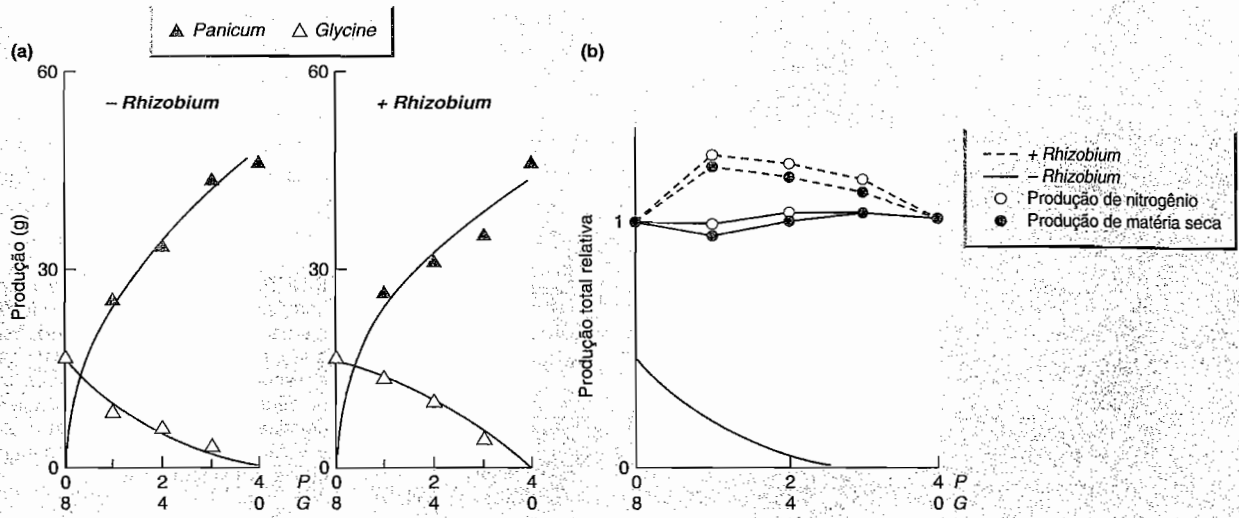


FIGURA 8.18 Experimento de substituição sobre a competição interespecífica entre *Panicum maximum* (P) e *Glycine javanica* (G), na presença e na ausência de *Rhizobium*: (a) diagramas de substituição; (b) produções totais relativas (segundo Wit et al., 1966).

problema com os experimentos de adição é que a densidade conjunta e as proporções das espécies variam simultaneamente. Por isso, foi demonstrado que é difícil separar o efeito da erva daninha sobre a produção do cultivo do simples efeito de aumentar a densidade total (cultivo mais erva daninha). A Figura 8.19 mostra um exemplo que descreve os efeitos de duas ervas daninhas, *Cassia obtusifolia* e o caruru (*Amaranthus retroflexus*), sobre a produção de algodão no Alabama (Buchana et al., 1980). À medida que aumentava a densidade de ervas daninhas, diminuía a produção de algodão, sendo este efeito da competição interespecífica mais pronunciado com *C. obtusifolia* do que com *A. retroflexus*.

Nos delineamentos de substituição, as proporções dos competidores são variadas, mas a densidade total é mantida constante, enquanto nos delineamentos de adição as proporções são variadas, mas a densidade de um competidor fica constante. Talvez por isso seja bem-vinda a proposta e a aplicação da “análise de superfície de resposta”, em que duas espécies são plantadas separadas e misturadas em uma ampla gama de densidades e proporções (Figura 8.20) (Firbank e Watkinson, 1985; Law e Watkinson, 1987; Bullock et al., 1994b; embora esse último se refira a clones da mesma espécie). Em conjunto, esses estudos sugerem que as equações apropriadas para descrever o efeito competitivo de uma espécie (A) sobre outra (B) são, no caso de mortalidade:

$$N_A = N_{i,A} [1 + m (N_{i,A} + \beta N_{i,B})]^{-1} \quad (8.16)$$

e para a fecundidade:

$$Y_A = N_A R_A [1 + a (N_A + \alpha N_B)]^{-b} \quad (8.17)$$

que, como pode-se observar, estão relacionadas à Equação 5.17 (ver Seção 5.8.1 – o modelo básico da competição intra-específica) e à Equação 5.12 (ver Seção 8.4.1 – a incorporação da competição interespecífica). Desse modo, $N_{i,A}$ e $N_{i,B}$ são os números iniciais das espécies A e B; N_A e N_B representam os números das espécies A e B após a mortalidade; Y_A é a produção (sementes ou biomassa) da espécie A; m e a representam a suscetibilidade ao adensamento; β e α são os coeficientes de

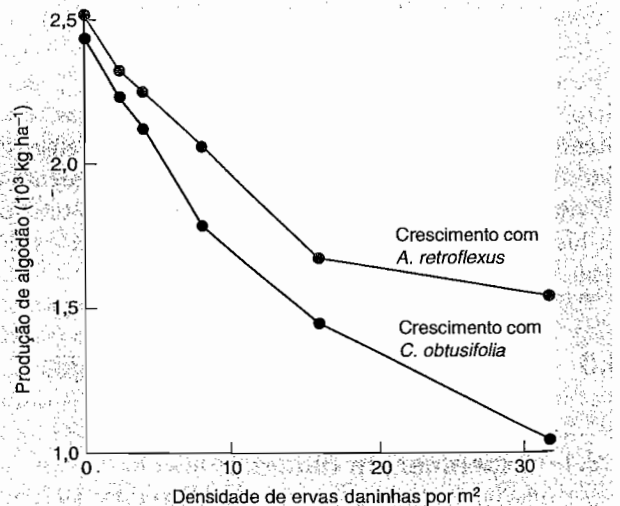


FIGURA 8.19 Experimento de competição com um “delineamento de adição”: produção de algodão em parcelas plantadas com densidade constante, infestadas de ervas daninhas (*Cassia obtusifolia* e *Amaranthus retroflexus*) com densidades diferentes (segundo Buchanan et al., 1980).

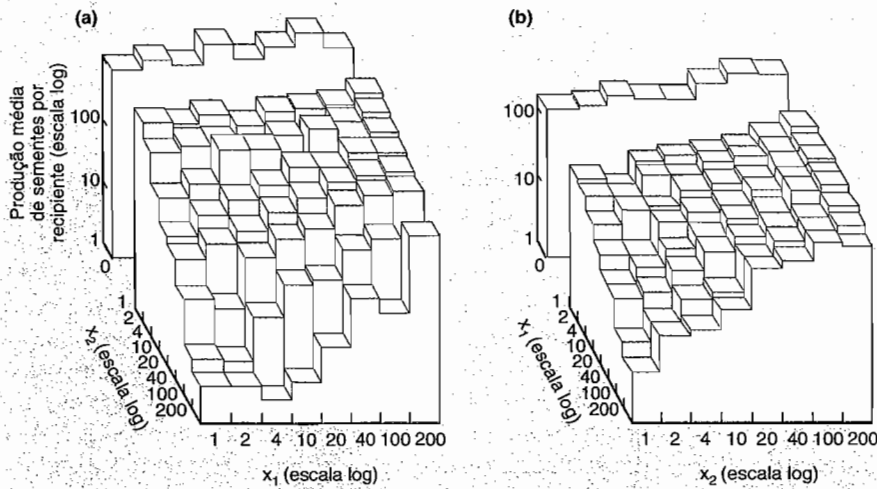


FIGURA 8.20 Superfície de resposta da competição, indicada pela produção de sementes por recipiente, entre (a) *Phleum arenarium* e (b) *Vulpia fasciculata* semeadas em separado e em misturas com uma gama de densidades e frequências. x_1 e x_2 são as densidades de sementeira de *P. arenarium* e *V. fasciculata*, respectivamente (segundo Law e Watkinson, 1987).

competição; R_A é a taxa reprodutiva básica da espécie A (e, portanto, $N_A R_A$ é a produção na ausência de competição); e b determina o tipo de dependência da densidade (assumida como igual a 1 para a mortalidade – compensação perfeita). Os dados como os apresentados na Figura 8.20, obtidos durante uma única geração, podem, assim, ser usados para ajustar os valores (mediante um programa de computador) aos parâmetros das Equações 8.16 e 8.17, e as equações, por sua vez, podem ser utilizadas para prever o resultado da competição entre as espécies durante muitas gerações – o que não é possível tanto com os delineamentos de substituição quanto com os de adição.

Por outro lado, Law e Watkinson (1987) verificaram que poderiam obter um ajuste melhor às superfícies de resposta utilizadas em seu experimento caso usassem uma equação em que os coeficientes de competição não fossem fixos, mas sim variassem com a frequência e a densidade – embora o seu significado, em termos de “comportamento vegetal”, não seja claro. Portanto, as análises de superfícies de respostas, ao revelarem as complexidades potenciais das interações entre espécies competidoras, também revelam que o conhecimento ou a previsão dos resultados dinâmicos pode ser apenas uma parte da história. Seria necessário também compreender os mecanismos subjacentes (ver Seção 8.10).

8.8 Efeitos evolutivos da competição interespecífica

8.8.1 Experimentos naturais

prós e contras dos experimentos naturais

Vimos que a competição interespecífica costuma ser estudada por um experimentador mediante a comparação de espécies isoladas e em combinação.

A natureza com frequência proporciona informação deste tipo:

a distribuição de certas espécies potencialmente competidoras é tal que elas às vezes ocorrem juntas (simpatria) e às vezes separadas (alopatria). Esses “experimentos naturais” podem fornecer informação adicional sobre a competição interespecífica, e especialmente sobre os efeitos evolutivos, já que as diferenças entre populações simpátricas e alopátricas são muitas vezes de longa data. Os experimentos naturais se tornaram atraentes, em primeiro lugar, porque eles *são* naturais – eles se referem a organismos vivendo em seus habitats naturais – e, em segundo lugar, porque podem ser “realizados” simplesmente por meio da observação – não são necessárias manipulações experimentais difíceis ou impraticáveis. Entretanto, sua desvantagem está na falta de populações “experimentais” e “controle” verdadeiras. Idealmente, deveria haver apenas uma diferença entre as populações: a presença ou a ausência de uma espécie competidora. Na prática, contudo, as populações em geral diferem também em outros aspectos, simplesmente porque ocorrem em locais distintos. Por isso, os experimentos naturais devem ser interpretados sempre com cautela.

A evidência da competição nos experimentos naturais geralmente provém da expansão do nicho na ausência de um competidor (conhecida como *liberação competitiva*) ou simplesmente da diferença do nicho efetivo de uma espécie entre populações simpátricas e alopátricas. Se essa diferença vem acompanhada por mudanças morfológicas, então o efeito é referido como *deslocamento de caráter*. Por outro lado, as características fisiológicas, comportamentais e morfológicas provavelmente estão envolvidas nas interações competitivas e são um reflexo do nicho efetivo de uma espécie. Entre essas três características, é possível que as diferenças morfológicas sejam o resultado mais evidente da mudança evolutiva, mas, como veremos, os “caracteres” fisiológicos e comportamentais são também sujeitos ao “deslocamento competitivo”.

liberação competitiva e deslocamento de caráter

gerbos em Israel:
liberação
competitiva

O trabalho sobre duas espécies de gerbos (roedores) que vivem nas dunas costeiras de Israel (Abramsky e Sellah, 1982) proporciona um exemplo de liberação competitiva natural. No norte de Israel, a projeção da crista do Monte Carmel em direção ao mar separa a estreita faixa costeira em duas áreas isoladas, uma setentrional e outra meridional. *Meriones tristami* é um gerbo que colonizou Israel a partir do norte. Atualmente, ele ocorre associado a dunas ao longo de toda a costa, incluindo as áreas ao norte e ao sul do Monte Carmel. *Gerbillus allenbyi* é um outro gerbo, também associado a dunas, e se alimenta de sementes similares às consumidas por *M. tristami*; porém, essa espécie colonizou Israel a partir do sul e não cruzou a barreira do Monte Carmel. Ao norte do Monte Carmel, *M. tristami* vive sozinha e é encontrada tanto na areia das dunas como em outros tipos de solo. Entretanto, ao sul do Monte Carmel, ela ocupa vários tipos de solo, mas não as dunas, pois nelas ocorre apenas *G. allenbyi*.

Esse parece ser um caso de exclusão competitiva e de liberação competitiva: exclusão de *M. tristami* por *G. allenbyi* das dunas ao sul do Monte Carmel; liberação de *M. tristami* ao norte. Contudo, trata-se de uma exclusão competitiva do presente ou de um efeito evolutivo? Abramsky e Sellah estabeleceram uma série de parcelas ao sul do Monte Carmel, eliminando delas *G. allenbyi*, e compararam as densidades de *M. tristami* nessas parcelas com as de diversas parcelas semelhantes do controle. Eles monitoraram as parcelas por um ano, mas a abundância de *M. tristami* permaneceu essencialmente inalterada. Parece que, ao sul do Monte Carmel, *M. tristami* evoluiu para selecionar aqueles habitats nos quais evita a competição com *G. allenbyi*, conservando sua preferência fixada geneticamente mesmo na ausência de *G. allenbyi*. Contudo, como sempre, por invocar o fantasma do passado, essa interpretação pode ser sólida e sensível, mas não é um fato comprovado.

deslocamento de
caráter morfológico
em mangustos
da Índia...

Um caso de aparente deslocamento de caráter morfológico provém de um trabalho sobre mangustos da Índia. Nas partes ocidentais da sua área de ocorrência natural, o pequeno mangusto da Índia (*Herpestes javanicus*) coexiste com uma ou duas espécies um pouco maiores do mesmo gênero (*H. edwardsii* e *H. smithii*), mas estas não estão presentes nas partes orientais da sua área de ocorrência (Figura 8.21). Simberloff e colaboradores (2000) examinaram a variação de tamanho do dente canino superior desses animais, elemento importante para matar suas presas (observe que as fêmeas dos mangustos são menores do que os machos). A leste, onde *H. javanicus* ocorre sozinho (área VII da Figura 8.21), os machos e as fêmeas possuem caninos maiores do que nas áreas a oeste (III, V, VI), onde ele coexiste com as espécies maiores (Figura 8.22). Essa constatação está de acordo com a opinião de que, onde estão presentes predadores similares, mas maiores, o aparato de captura de presas de *H. javanicus* foi selecionado para redução de

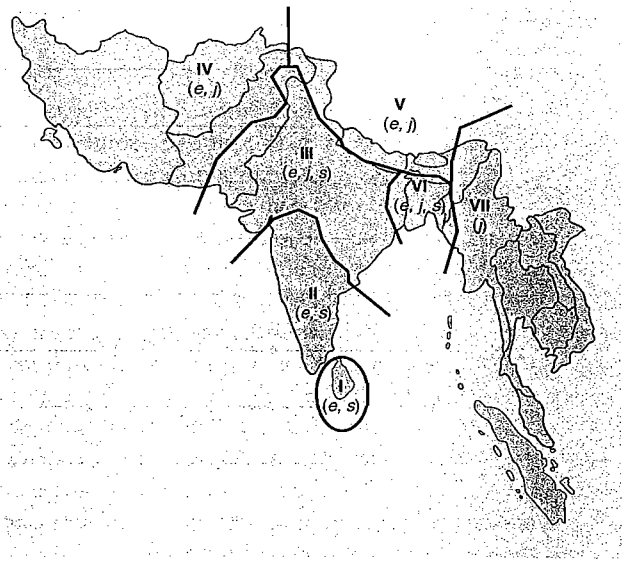


FIGURA 8.21 Áreas de distribuição geográfica natural (I a VII) de *Herpestes javanicus* (j), *H. edwardsii* (e) e *H. smithii* (s) (de Simberloff et al., 2000).

tamanho. Isso provavelmente reduz a intensidade de competição com outras espécies do mesmo gênero, porque os predadores menores tendem a atacar presas menores, em relação aos predadores maiores. Na área onde *H. javanicus* ocorre isoladamente, seus dentes caninos são muito maiores.

É de interesse particular que o pequeno mangusto da Índia tenha sido introduzido há cerca de um século em muitas ilhas fora da sua área de ocorrência natural (muitas vezes como parte de uma tentativa ingênua de controlar roedores introduzidos). Nesses locais, as espécies maiores de mangustos competidores não estão presentes. Em 100 a 200 gerações, o pequeno mangusto da Índia aumentou de tamanho (Figura 8.22), de modo que as dimensões dos indivíduos insulares são atualmente intermediárias entre aquelas da região de origem (onde eles coexistiam com outras espécies e eram pequenos) e aquelas do leste, onde eles ocorrem isoladamente. Nas ilhas, eles exibem uma variação consistente com a “liberação ecológica” da competição com espécies maiores.

Um outro exemplo é o das populações de espinhelas (*Gasterosteus aculeatus*) de origem marinha, que vivem em lagos de água doce na British Columbia, Canadá, onde permaneceram aparentemente em consequência do soerguimento da Terra, há cerca de 12.500 anos, ou após as subseqüentes elevação e retração dos níveis do mar, há cerca de 11.000 anos (Schluter e McPhail, 1992, 1993). Como resultado dessa “dupla invasão”, em alguns lagos atualmente encontram-se duas formas de *G. aculeatus* (embora ainda não tenham recebido seus próprios nomes científicos), enquanto em outros ocorre apenas uma. Onde quer que as duas formas ocorram, uma é sempre “limnética” e a outra é

... e em espinhelas
no Canadá

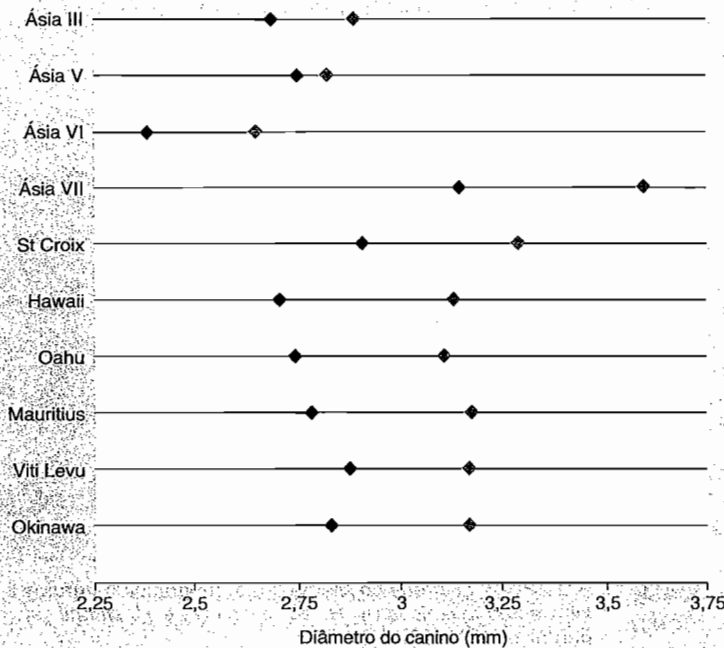


FIGURA 8.22 Diâmetro máximo (mm) do canino superior de *Herpestes javanicus* em sua área de ocorrência natural (dados apenas para as áreas III, V, VI e VII da Figura 8.21) e em locais onde a espécie foi introduzida. Os símbolos pretos representam os tamanhos médios para as fêmeas e os símbolos de cor laranja representam os tamanhos médios para os machos (de Simberloff *et al.*, 2000).

“bentônica”. A primeira concentra sua alimentação no plâncton de águas abertas e possui filtradores de brânquias correspondentemente longos (e regularmente espaçados) que filtram o plâncton da corrente de água ingerida. A segunda, com filtradores de brânquias muito mais curtos, consome presas maiores, localizadas na vegetação ou nos sedimentos (Figura 8.23b). Contudo, sempre que ocorre apenas uma forma em um lago, esta explora ambos os tipos de recursos alimentares e é morfológicamente intermediária (Figura 8.23a). Presumivelmente, após a segunda invasão, evoluiu um deslocamento de caráter ecológico, o que promoveu a coexistência do par de formas ou foi um fator necessário para o sucesso da segunda invasão. A evidência genética, baseada na análise do DNA mitocondrial de vários pares de espécies, apóia a idéia de padrões repetidos de radiação adaptativa em lagos individuais (Rundle *et al.*, 2000).

Se o deslocamento de caráter, em última análise, é causado pela competição, então os efeitos desta deveriam declinar com o grau de deslocamento. As espinhelas de riacho (*Culaea inconstans*), que em lagos do Canadá são simpátricas com uma outra espécie de espinhela (*Pungitius pungitius*), possuem diferenças significativas em relação a indivíduos alopátricos da sua espécie: filtradores de brânquias mais curtos, maxilas mais longas e corpos mais fortes. Gray e Robinson (2002) consideraram os indivíduos alopátricos de *C. inconstans* como fenótipos em pré-deslocamento, e os indivíduos simpátricos, como fenótipos em pós-deslocamento. Quando cada fenótipo foi colocado separadamente na presença de *P. pungitius*, os indivíduos alopátricos de *C. inconstans* cresceram bem menos do que os indivíduos simpátricos da mesma espécie

(Figura 8.24). Essa constatação está de acordo com a hipótese segundo a qual a competição é reduzida quando ocorre divergência entre espécies competidoras.

Dois exemplos finais e plausíveis de deslocamento de caráter são proporcionados pelo trabalho sobre caracóis do barro na Finlândia (*Hydrobia ulvae* e *H. ventrosa*) e besouros rinoceronte-gigante no sudeste da Ásia (*Chalcosoma caucasus*

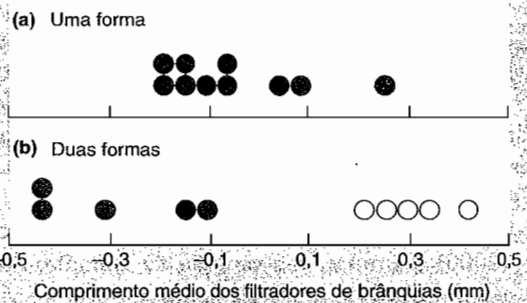


FIGURA 8.23 Deslocamento de caráter em espinhela (*Gasterosteus aculeatus*). Lagos pequenos localizados na costa da British Columbia mantêm duas formas de espinhelas (b), em que filtradores de brânquias da forma bentônica (●) são significativamente mais curtos do que os da forma limnética (○), enquanto aqueles das formas de espinhelas ocorrentes sozinhas em lagos comparáveis (a) são intermediários em comprimento. Os comprimentos dos filtradores de brânquias foram ajustados para levar em consideração as diferenças em tamanho das formas (segundo Schluter e McPhail, 1993).

caracóis do barro: um exemplo clássico de deslocamento de caráter?

e *C. atlas*). Quando as duas espécies de caracóis do barro vivem separadas, seus tamanhos são praticamente iguais; mas quando coexistem, seus tamanhos são sempre diferentes (Figura 8.25a)

(Saloniemi, 1993), e elas tendem a consumir partículas alimentares de tamanhos diferentes (Fenchel, 1975). Os besouros exibem um padrão morfológico similar (Figura 8.25b) (Kawano, 2002). Por isso, esses dados sugerem enfaticamente o deslocamento de caráter, permitindo a coexistência. Entretanto, mesmo um caso aparentemente exemplar como esse dos caracóis do barro está aberto à discussão (Saloniemi, 1993). Na Finlândia, os habitats simpátricos e alopátricos não eram idênticos: *H. ulvae* e *H. ventrosa* coexistiam em corpos d'água abrigados raramente afetados pela ação das marés. *H. ulvae* foi encontrada sozinha em ambientes relativamente expostos de substratos lamacentos de marés e marismas; *H. ventrosa* foi encontrada sozinha fora da zona de marés, em lagunas e charcos. Além disso, *H. ulvae* naturalmente alcança tamanhos maiores em habitats sob menos influência de marés, e *H. ventrosa* pode crescer bem menos neste tipo de habitat. Este fato poderia ser responsável pelas diferenças de tamanho entre simpatria e alopatria nessas espécies. Isso enfatiza o principal problema dos experimentos naturais como os que parecem demonstrar o deslocamento de caráter: populações simpátricas e alopátricas podem ocorrer em condições ambientais diferentes, sobre as quais o observador não tem qualquer controle. Às vezes, podem ter sido essas diferenças ambientais, e não a competição, que provocaram o deslocamento de caráter.

8.8.2 Experimentando com experimentos naturais

Como já vimos com os gerbos, às vezes, os experimentos naturais podem, por si mesmos, proporcionar uma oportunidade para uma manipulação experimental posterior – e mais informativa. Em um desses casos, foi investigada a divergência do nicho no trevo, *Trifolium repens*, como resultado de sua competição com a gramínea *Lolium perenne* (Turkington e Mehrhoff, 1990). O trevo foi examinado em dois locais: (i) um com “duas espécies”, em que alcançava uma cobertura do solo de 48% e a gramínea alcançava uma cobertura de 96% (as duas juntas ultrapassaram 100% porque suas folhas podem se sobrepor); e (ii) um em que o trevo alcançava uma cobertura de 49%, mas *L. perenne* cobria apenas 4% (um local com praticamente “apenas trevo”). Foram realizados três experimentos de transplante (em um outro local) e três experimentos de reimplante (no mesmo local) (os experimentos estão descritos e numerados na Figura 8.26a). *T. repens*, procedente de ambos os locais, foi plantada em (i) parcelas do local de “duas espécies”, nas quais foi removida apenas *T. repens*; (ii) parcelas do local de “duas espécies”, nas quais foram removidas *T. repens* e *L. perenne*; e (iii) parcelas do local de “apenas trevo”, nas quais *T. repens* foi eliminado. O grau de supressão ou liberação competitiva foi avaliado a partir da quantidade de crescimento alcançado pelas diferentes plantações de *T. repens*. Isso permitiu deduzir o grau de evolução da divergência do nicho entre as populações de *T. repens* nos locais de “apenas trevo” e de “duas espécies”, bem como entre *T. repens* e *L. perenne*.

divergência de nichos na competição entre um trevo e uma gramínea

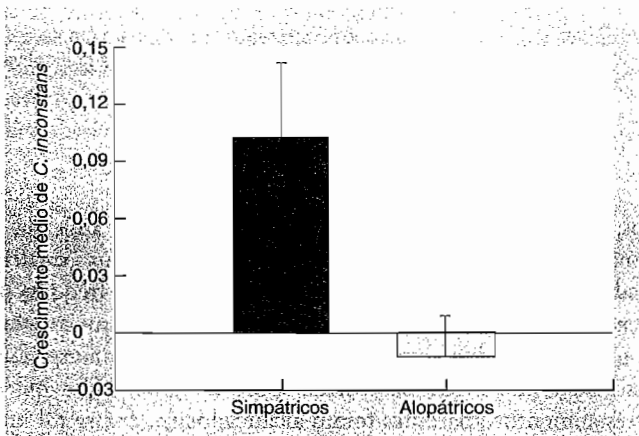


FIGURA 8.24 Médias (com erro-padrão) de crescimento (log natural da massa final do peixe em cada recinto dividido pela massa inicial do grupo) de indivíduos simpátricos de *C. inconstans* representando fenótipos em pós-deslocamento (barra escura) e indivíduos alopátricos da mesma espécie representando fenótipos em pré-deslocamento (barra clara); os dois tipos de indivíduos de *C. inconstans* foram colocados na presença de indivíduos de *P. pungitius*. Em competição com indivíduos de *P. pungitius*, o crescimento dos fenótipos em pós-deslocamento foi significativamente maior do que o daqueles em pré-deslocamento ($P = 0,012$) (segundo Gray e Robinson, 2002).

Aparentemente, a população de *T. repens* do local de “duas espécies” divergiu da população de *L. perenne* (com a qual coexistia e, de outro modo, competiu fortemente) e também da população do local de “apenas trevo” (Figura 8.26b). Quando, no local de “duas espécies”, foi removida apenas *T. repens*, os indivíduos reimplantados desta espécie cresceram melhor do que os indivíduos transplantados (tratamentos 1 e 4, respectivamente; $P = 0,086$, quase significativa), sugerindo que as plantas transplantadas eram mais competitivas com *L. perenne* residente. Além disso, enquanto a remoção de *L. perenne* não repercutiu sobre o crescimento de *T. repens* do local de “duas espécies” (tratamentos 4 e 5; $P > 0,9$), produziu-se um grande aumento do crescimento das plantas procedentes do local de “apenas trevo” (tratamentos 1 e 2; $P < 0,005$). A remoção adicional de *L. perenne* também levou a um melhor crescimento das plantas procedentes de “apenas trevo”, em comparação com as do local de “duas espécies” (tratamentos 2 e 5; $P < 0,05$) – o que sugere que somente as plantas da população “apenas trevo” foram liberadas da competição em ausência de *L. perenne*. Finalmente, no local de “apenas trevo”, os trevos oriundos do local de “duas espécies” não cresceram melhor do que no seu local original (tratamentos 4 e 6; $P > 0,7$), enquanto as plantas do local de “apenas trevo” cresciam melhor do que com a presença da gramí-

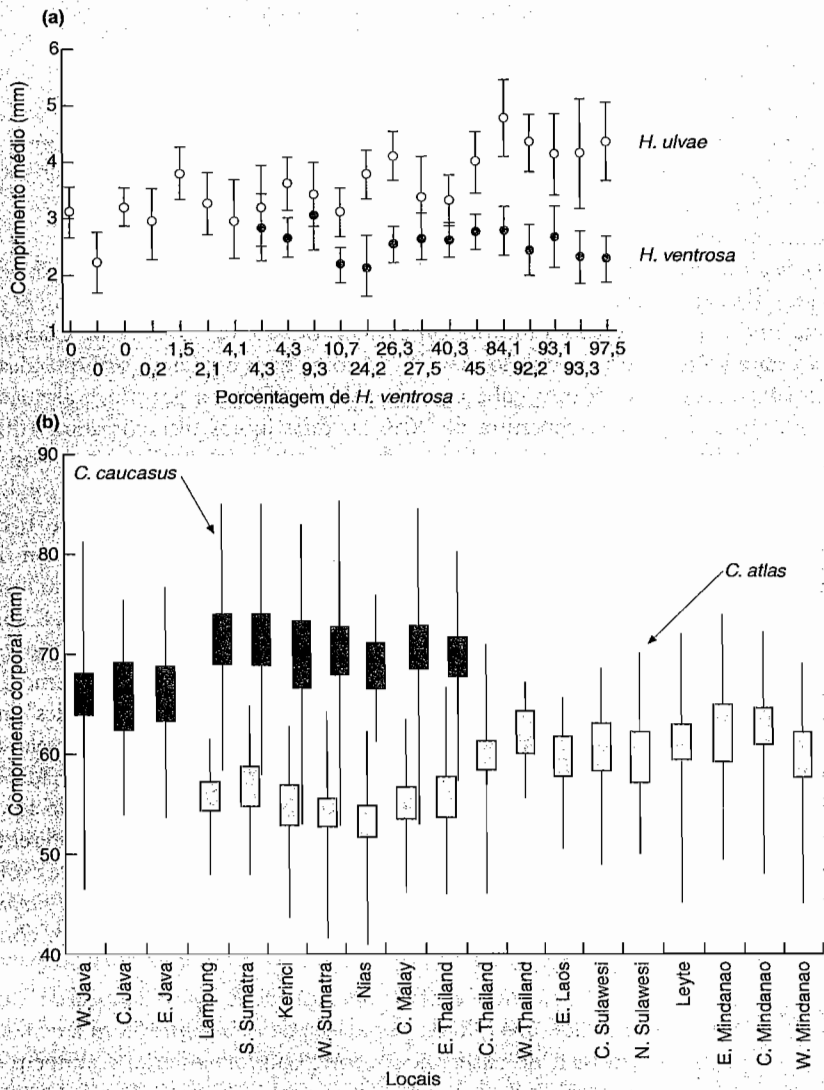


FIGURA 8.25 Deslocamento de caráter no tamanho corporal. (a) Caracóis do barro na Finlândia (comprimentos médios de *Hydrobia ulvae* e *H. ventrosa*, dispostos em ordem crescente da porcentagem de *H. ventrosa*) (segundo Saloniemi, 1993). (b) Besouros rinoceronte-gigante no sudeste do Ásia (comprimentos médios de *Chalcosoma caucasus* e *C. atlas*) (segundo Kawano, 2002). Em cada caso em alopatria, os tamanhos corporais se sobrepõem amplamente, mas em simpatria eles são significativamente diferentes.

nea no local de “duas espécies” (tratamentos 1 e 3; $P < 0,05$). Desse modo, o trevo da população de “duas espécies” praticamente não compete com *L. perenne* (com a qual coexiste), ao contrário do da população de “apenas trevo”, e só o fez quando transplantado para o local de “duas espécies”.

8.8.3 Experimentos de seleção

As demonstrações diretas dos efeitos evolutivos da competição têm sido raras

Para o experimentador, o modo mais direto de demonstrar os efeitos evolutivos da competição entre duas espécies consiste em induzir tais efeitos – impor a pressão de seleção (competição) e observar o resultado. Talvez seja surpresa que poucos são os experimentos desse tipo bem-sucedidos. Em alguns ca-

as demonstrações diretas dos efeitos evolutivos da competição têm sido raras

sos, uma espécie respondeu à pressão de seleção aplicada a uma segunda espécie competidora, aumentando sua “capacidade competitiva”, no sentido de aumentar sua frequência dentro de uma população conjunta. A Figura 8.27 mostra um conjunto com duas espécies de *Drosophila*. No entanto, tais resultados não evidenciam nada sobre os meios pelos quais esses aumentos aparentes foram alcançados (p. ex., se foi um resultado da diferenciação do nicho).

Para encontrar um exemplo de um aumento demonstrável na diferenciação do nicho que dá origem à coexistência de competidores em um experimento de seleção, devemos mudar da competição interespecífica no sentido mais estrito para a competição entre três tipos da mesma espécie de bactéria, *Pseudomonas fluorescens*, que se comportam como espécies separadas porque se reproduzem assexuadamente (Rainey e Trevisano, 1998). Os três tipos são

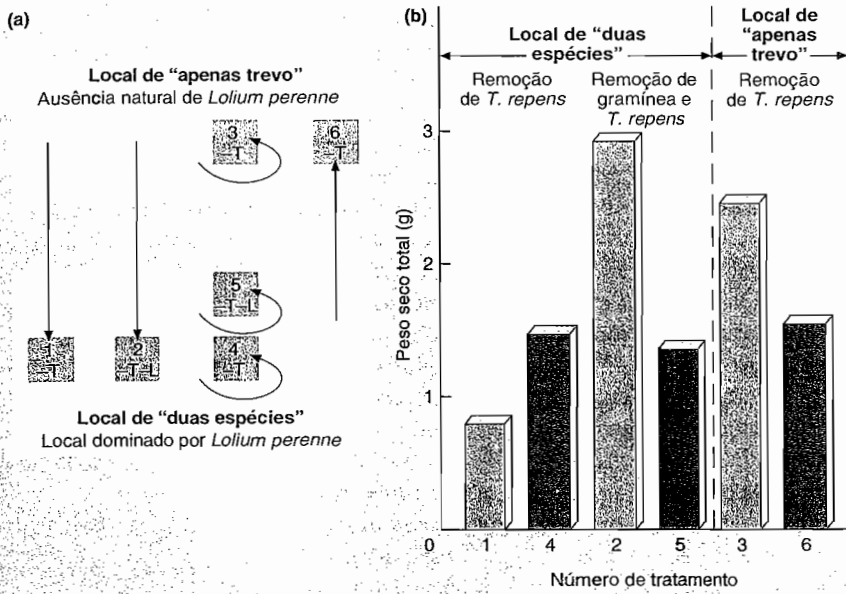


FIGURA 8.26 (a) Delineamento experimental para testar a evolução de *Trifolium repens* (T) em competição com *Lolium perenne* (L). As populações autóctones de *T. repens*, e às vezes também de *L. perenne*, foram removidas. *T. repens* foi removido da zona situada na base da seta e transplantado, ou replantado, na zona situada no topo da seta. Os números dos tratamentos correspondem aos utilizados por Connell (1980). (b) Os resultados deste experimento estão representados em termos do peso seco total por parcela, alcançado por *T. repens* nos diferentes tratamentos. Os níveis de significância para as comparações entre os pares são fornecidos no texto (segundo Turkington e Mehrhoff, 1990).

chamados de "liso" (SM, *smooth*), "rugoso" (*wrinkly spreader*) (WS) e "flocoso" (*fuzzy spreader*) (FS), com base na morfologia de suas colônias em placas com meio sólido. Em meio líquido, elas também ocupam partes bem diferentes do frasco de cultura (Figura 8.28a). Em frascos continuamente agitados, de modo a impossibilitar o estabelecimento de nichos separados para os tipos diferentes, uma cultura de indivíduos SM inicialmente pura manteve sua pureza (Figura 8.28b). Porém, na ausência de agitação, os mutantes WS e FS invadiram e se estabeleceram (Figura 8.28c). Além disso, foi possível determinar as capacidades competitivas dos tipos diferentes, quando raros, de invadir culturas puras dos outros tipos (Figura 8.2d). Cinco das seis possíveis invasões são favorecidas. É improvável que a

exceção – WS repele a invasão de FS – que leve à eliminação de FS, pois este tipo pode invadir culturas de SM, que, por sua vez, pode invadir culturas de WS. Em geral, contudo, a seleção experimental do aumento da diferenciação do nicho entre espécies competidoras parece ser frustrantemente ilusória ou tristemente descuidada.

8.9 Diferenciação e similaridade do nicho entre competidores coexistentes

Pode-se imaginar que o progresso científico se produz fornecendo respostas às perguntas. De fato, o progresso muitas vezes consiste em substituir uma pergunta por outra, mais perti-

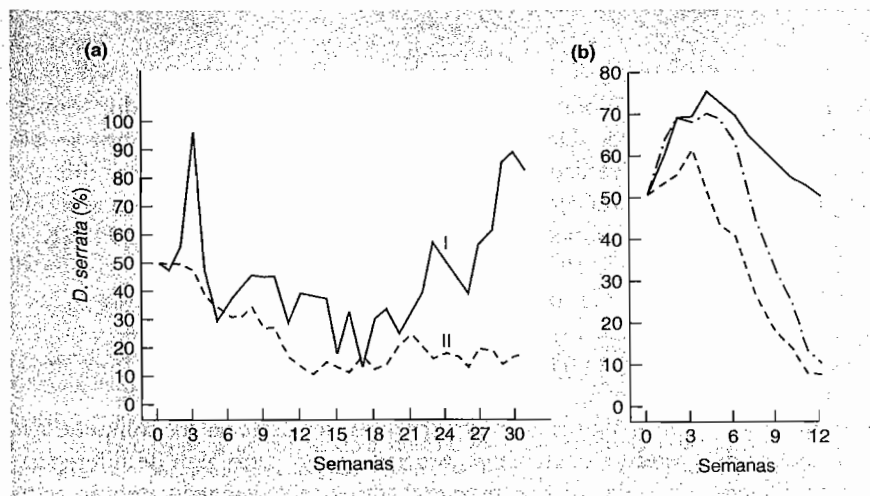


FIGURA 8.27 Aparente evolução da capacidade competitiva em *Drosophila serrata*. (a) Das duas populações experimentais que coexistem (e competem) com *D. nebulosa*, uma (I) teve um aumento nítido de sua frequência após cerca de 20 semanas. (b) Os indivíduos dessa população posteriormente se desenvolveram melhor em competição com *D. nebulosa* ([—] = média de cinco populações) do que os indivíduos da população II ([---] = média de cinco), ou do que os indivíduos da mesma cepa que não haviam sido previamente submetidos à competição interespecífica ([- - - -] = média de cinco) (segundo Ayala, 1969).

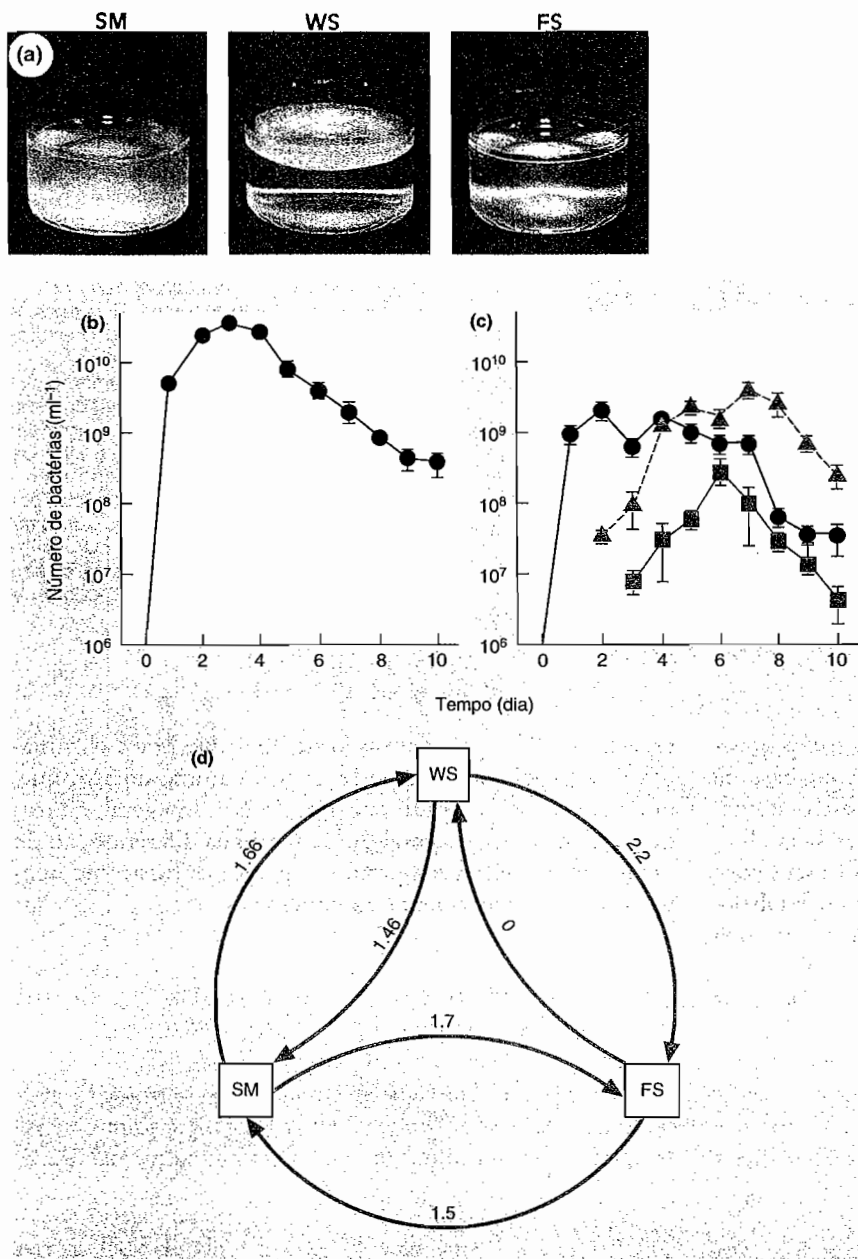


FIGURA 8.28 (a) As culturas puras de três tipos da bactéria *Pseudomonas fluorescens* (liso = SM; rugoso [*wrinkly spreader*] = WS; e flocoso [*fuzzy spreader*] = FS) concentram seu crescimento em partes diferentes de um meio de cultura líquido. (b) Em frascos de cultura agitados, são mantidas as culturas SM puras. As barras representam os erros-padrão. (c) Entretanto, nos frascos não-agitados, com culturas inicialmente puras de SM (●), mutantes de WS (▲) e FS (■) surgem, invadem e se estabelecem. As barras representam os erros-padrão. (d) Capacidades competitivas (taxas relativas de aumento) quando um tipo inicialmente raro (base da seta) invade uma colônia pura de um outro tipo (topo da seta). Portanto, valores > 1 indicam capacidade de invadir (competidor superior, quando raro), e valores < 1, incapacidade (segundo Rainey e Trevisano, 1998. Reproduzido com permissão do periódico Nature).

nente e mais desafiadora. Nesta seção, tratamos de um contexto em que este é o caso: as perguntas sobre *quão* diferentes são os competidores coexistentes e que grau de distinção deve haver entre espécies coexistentes para que a competição não leve à eliminação de uma delas.

O modelo de Lotka-Volterra prevê uma coexistência estável de competidores em situações em que a competição interespecífica é, para ambas as espécies, menos importante do que a competição intra-específica. É evidente que a diferenciação dos nichos tenderá a concentrar mais os efeitos competitivos dentro das espécies do que entre elas. Portanto, pode-se considerar que o modelo de Lotka-Volterra e o Princípio de Exclusão Competitiva indicam que *qualquer* grau de diferen-

ciação dos nichos permitirá a coexistência estável dos competidores. Dessa forma, em uma tentativa de descobrir se isso era “verdadeiro”, a pergunta “é necessário que sejam diferentes para coexistir de forma estável?” foi um poderoso estímulo para as mentes dos ecólogos durante a década de 1940 (Kingsland, 1985).

Contudo, atualmente é fácil reconhecer que a pergunta não é apropriada, pois não define de forma precisa o significado de “diferentes”. Vimos alguns exemplos em que a coexistência dos competidores está aparentemente associada a um certo grau de diferenciação dos nichos, mas, se examinarmos com mais atenção, veri-

quanto de diferenciação dos nichos é necessário para a coexistência?

ficaremos que todas as espécies que coexistem são diferentes – sem que isso tenha qualquer relação com a competição. Portanto, uma pergunta mais pertinente seria “existe um grau mínimo de diferenciação dos nichos que deva ser superado para a ocorrência de uma coexistência estável?”, ou seja, existe um limite para a semelhança de espécies coexistentes?

Uma tentativa influente de responder a essa pergunta, quanto à competição de exploração e baseada em variantes do modelo de Lotka-Volterra, foi iniciada por MacArthur e Levins (1967) e desenvolvida por May (1973). Analisada de maneira retrospectiva, tal abordagem certamente está aberta a questionamento (Abrams, 1983). Contudo, se examinarmos primeiro essa abordagem e então suas objeções, poderemos aprender muito a respeito do “problema da semelhança limitante”. Aqui, mais uma vez, os modelos podem ser instrutivos sem ser “corretos”.

Imaginemos três espécies competindo por um recurso unidimensional e de distribuição contínua; o tamanho do alimento é um exemplo claro disso. Cada espécie possui seu nicho efetivo próprio nessa dimensão única, que pode ser representado por uma curva de utilização de recursos (Figura 8.29). A taxa de consumo de cada espécie é máxima no centro do seu nicho e cai até zero em ambas as extremidades, e quanto mais as curvas de utilização das espécies adjacentes se sobrepõem, tanto mais tais espécies competem. Na verdade, admitindo que as curvas sejam distribuições “normais” (no sentido estatístico) e que as espécies diferentes tenham curvas de forma similar, o coeficiente de competição (aplicável a ambas as espécies adjacentes) pode ser expresso pela seguinte fórmula:

$$\alpha = e^{-d^2/4w^2} \tag{8.18}$$

em que w é o desvio-padrão (ou, aproximadamente, a “largura relativa”) das curvas e d é a distância entre os picos adjacentes

tes. Assim, α é muito pequena quando existe uma separação considerável entre as curvas adjacentes ($d/w \gg 1$; Figura 8.29a) e fica perto da unidade à medida que as curvas se aproximam uma da outra ($d/w < 1$; Figura 8.29b).

Que grau de sobreposição das curvas adjacentes é compatível com a coexistência estável? Suponhamos que duas espécies periféricas tenham a mesma capacidade de suporte (K_1 , que representa a adequabilidade dos recursos disponíveis para as espécies 1 e 3) e consideremos a coexistência de outra espécie entre elas (capacidade de suporte K_2). Quando d/w tem um valor baixo (α tem valor elevado e as espécies são similares), as condições para a coexistência são extremamente restritivas em termos da razão $K_1 : K_2$, mas essas restrições desaparecem rapidamente à medida que d/w se aproxima da unidade e a supera (Figura 8.30). Em outras palavras, a coexistência é possível quando d/w é baixo, mas somente se as adequabilidades do ambiente para cada espécie estiverem muito bem-equilibradas. Além disso, se supormos que o ambiente varie, então as flutuações provocarão variações na razão $K_1 : K_2$, e a coexistência agora só será possível se houver uma ampla gama de razões $K_1 : K_2$ que levem à estabilidade, isto é, se, aproximadamente, $d/w > 1$.

Esse modelo, portanto, sugere que existe um limite para a semelhança dos competidores coexistentes e que tal limite é estabelecido pela condição $d/w > 1$. São essas as respostas corretas? De fato, parece pouco provável que exista um limite universal de similaridade, ou mesmo um que seja amplamente aplicável e que se possa expressar de uma maneira tão simples como $d/w > 1$. Abrams (1976, 1983) enfatizou que os modelos de competição em várias dimensões, com curvas alternativas de utilização de recursos, entre outros, levam a limites de similaridade alternativos, e muitas vezes a valores d/w muitos mais baixos, compatíveis com coexistência estável e sólida. Em outras palavras, “ $d/w > 1$ ” é uma propriedade

um modelo simples proporciona uma resposta simples

... que quase certamente é errada

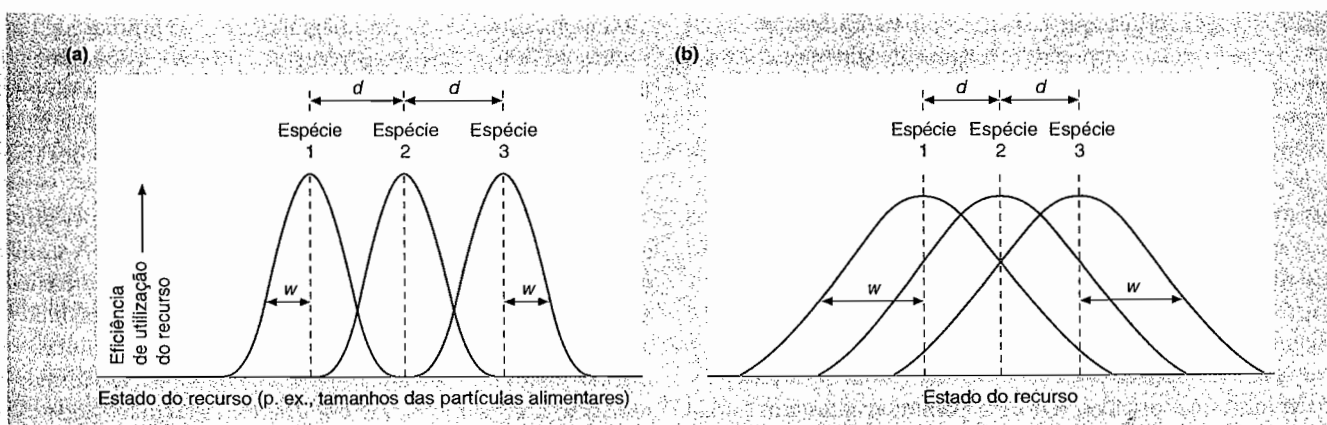


FIGURA 8.29 Curvas de utilização do recurso para três espécies que coexistem ao longo de um espectro unidimensional de um recurso. d é a distância entre os picos de curvas adjacentes e w é o desvio-padrão das curvas. (a) Nichos estreitos com pouca sobreposição ($d > w$), isto é, com uma competição interespecífica relativamente pequena. (b) Nichos mais amplos com maior sobreposição ($d < w$), ou seja, com uma competição interespecífica relativamente intensa.

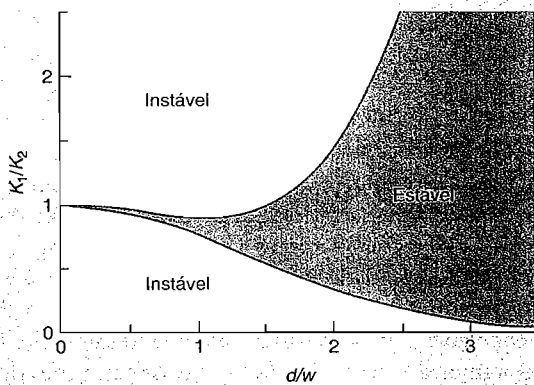


FIGURA 8.30 Gama de características favoráveis do hábitat (indicadas pelas capacidades de suporte K_1 e K_2 , em que $K_1 = K_2$) que permite uma comunidade de três espécies em equilíbrio com diversos graus de sobreposição dos nichos (d/w) (segundo May, 1973).

de um tipo de modelo de análise, mas não de outros e, assim, não da natureza como um todo. Além disso, já vimos que por causa da heterogeneidade ambiental e da competição aparente, entre outros, a competição de exploração e qualquer diferenciação de nicho a ela associada não constituem necessariamente toda a história quando se trata da coexistência dos competidores. Isso também representa um argumento contra a idéia de um limite universal.

Por outro lado, as informações gerais fornecidas por esses modelos iniciais ainda são válidas, a saber: (i) no mundo real, com toda sua variabilidade intrínseca, provavelmente existem limites à similaridade de organismos coexistentes que mostram competição de exploração; e (ii) tais limites refletirão não apenas as diferenças entre as espécies, mas também a variabilidade dentro delas, a natureza do recurso, o tipo de curva de utilização, etc.

Porém, é realmente a pergunta sobre a similaridade limitante a melhor que se pode propor? Queremos compreender o grau de diferenciação do nicho entre as espécies coexistentes. Se as espécies estivessem sempre dispostas da forma mais ajustada possível, então presumivelmente elas difeririam pela mínima (limitante) quantidade. Mas por que deveriam fazê-lo dessa maneira? Voltamos, mais uma vez, à distinção entre as consequências ecológicas e as consequências evolutivas da competição (Abrams, 1990). Os efeitos ecológicos consistem em que as espécies com nichos "inapropriados" serão eliminadas (ou repelidas, se tentarem invadir), e a pergunta sobre a similaridade limitante fica reduzida a: quantas espécies podem ser "amontoadas"? Todavia, os competidores coexistentes também podem evoluir. Em geral, observamos os efeitos ecológicos ou uma combinação de efeitos ecológicos e evolutivos? Eles diferem? Não podemos tentar responder à primeira pergunta sem responder à segunda, e a resposta a esta última parece ser, talvez inevitavelmente, "de-

a resposta?
depende

pende". Modelos distintos, baseados em diferentes mecanismos subjacentes do processo competitivo, prevêem que a evolução leva a nichos mais amplamente espaçados, a nichos reunidos de maneira mais compacta ou a uma disposição de nichos bastante semelhante àquelas previstas pelos processos ecológicos por si só (Abrams, 1990).

Portanto, desta discussão emergem dois pontos. O primeiro é que ela tem sido inteiramente teórica. Isso é um reflexo do segundo ponto, em que temos observado progresso – mas em termos de perguntas sucessivas que substituem as anteriores, em vez de respondê-las. Os dados proporcionam respostas – o que temos observado é um refinamento das perguntas. Parece que, em última instância, as tentativas para responder às questões referentes à "similaridade de nicho" têm de ser postergadas até que saibamos mais sobre as distribuições de recursos, as curvas de utilização e, de maneira mais geral, os mecanismos subjacentes na competição de exploração. A estes pontos é que voltaremos a seguir.

8.10 Diferenciação do nicho e mecanismos de exploração

A despeito de todas as dificuldades para estabelecer uma conexão direta entre a competição interespecífica e a diferenciação dos nichos, não há dúvida de que esta última é muitas vezes a base da coexistência das espécies.

Os nichos podem ser diferenciados de muitas maneiras. Uma delas é a partição dos recursos ou, de modo mais geral, a utilização diferencial dos recursos. Isso pode ser observado quando algumas espécies que vivem exatamente no mesmo hábitat utilizam, todavia, recursos diferentes. Uma vez que a maioria dos recursos dos animais são os indivíduos de outras espécies (dos quais há literalmente milhões de tipos) ou partes de indivíduos, em princípio não há dificuldade em imaginar como os animais competidores podem repartir tais recursos entre si. As plantas, por outro lado, têm necessidades muito semelhantes dos mesmos recursos potencialmente limitados (ver Capítulo 3), e existe uma margem muito menos aparente para a partição dos mesmos (mas ver a seguir).

Em muitos casos, os recursos usados por espécies ecológicamente similares estão separados espacialmente. A utilização diferencial dos recursos então será expressa na diferenciação de micro-hábitat entre as espécies (p. ex., espécies diferentes de peixes alimentando-se em profundidades distintas) ou mesmo na diferença na distribuição geográfica. De forma alternativa, a disponibilidade dos diferentes recursos pode estar separada no tempo; por exemplo, os diferentes recursos podem estar disponíveis em distintos momentos do dia em diferentes estações do ano. O uso diferencial dos recursos pode então ser expresso como uma separação temporal entre as espécies.

a diferenciação
dos nichos...

... é fácil de
imaginar em
animais, mas
menos em
vegetais...

n
d
e
c
d
r
g
c
z
r
f
C
u
u

pl
w
se
ca
cc
so
m
ur
é
fo
du
ce
m
di
nã
To
se
po
uti
m
un
bu
vã
Se
pet
sen
sm
cre
pla
cia
cio.
tais
dife

... baseada nos recursos e nas condições

Outra maneira importante de os nichos se diferenciarem baseia-se nas condições (Wilson, 1999). Duas espécies podem utilizar exatamente os mesmos recursos, mas se sua capacidade para fazê-lo é influenciada pelas condições ambientais (como costuma acontecer), e se elas respondem de forma diferentes a tais condições, então cada uma pode ser competitivamente superior em ambientes distintos. Isso também pode expressar-se como uma diferenciação de micro-habitats, uma diferença na distribuição geográfica ou uma separação temporal, dependendo se as condições apropriadas variam em uma escala espacial reduzida, em uma escala espacial ampla ou com o tempo. Naturalmente, em vários casos (em especial com vegetais) não é fácil distinguir entre condições e recursos (ver Capítulo 3). Os nichos podem ser diferenciados então tendo por base um fator (como a água) que é tanto um recurso quanto uma condição.

separação espacial e temporal

Existem muitos exemplos de separação, no espaço ou no tempo, de espécies competidoras, envolvendo tanto plantas como animais. Por exemplo,

os girinos de duas espécies de anuros (*Hyla crucifer* e *Bufo woodhousii*) de New Jersey, EUA, possuem uma defasagem em seus períodos de alimentação de cerca de 4 a 6 semanas em cada ano, aparentemente associada a respostas diferenciais às condições ambientais e não às mudanças sazonais dos recursos (Lawler e Morin, 1993). Duas espécies coexistentes de camundongos espinhosos de desertos rochosos de Israel exibem uma separação diária: *Acomys cahirinus* é noturna e *A. russatus* é diurna, embora a última se torne noturna se sua congênera for removida (Jones *et al.*, 2001). Dois besouros da casca, *Ips duplicatus* e *I. typographus*, consumidores do floema do espruce da Noruega, encontram-se separados em seus locais de alimentação em uma escala espacial muito pequena, segundo o diâmetro do tronco, embora o motivo desse comportamento não esteja de todo esclarecido (Schlyter e Anderbrandt, 1993). Todavia, é entre as plantas e outros organismos sésseis que as separações espaciais e temporais provavelmente sejam de importância particular, por causa da sua margem limitada para a utilização diferencial dos recursos no mesmo local e no mesmo instante (ver Harper, 1977). Entretanto, como sempre, uma coisa é demonstrar que as espécies diferem em sua distribuição espacial ou temporal e outra bastante diferente é provar que isso tem algo a ver com a competição. As taboas da Seção 8.3.3 proporcionam um exemplo de plantas que competem e estão separadas espacialmente. Outro exemplo é apresentado na Figura 8.31, a respeito das espécies anuais *Sedum smallii* e *Minuartia uniflora* que dominam a vegetação que cresce sobre afloramentos graníticos no sudeste dos EUA. As plantas adultas exibem uma zonação especialmente clara associada à profundidade do solo (por sua vez, bastante correlacionada com a umidade do solo), e os resultados experimentais reforçam a hipótese de que é a competição, e não as meras diferenças de tolerância, que dá origem a essa zonação.

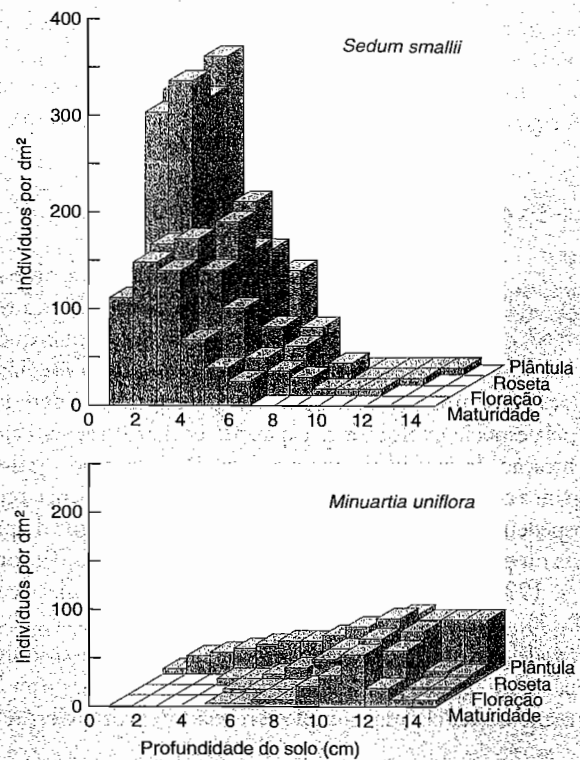


FIGURA 8.31 Zonação de indivíduos, de acordo com a profundidade do solo, de duas espécies vegetais anuais, *Sedum smallii* e *Minuartia uniflora*, em quatro estágios do ciclo de vida (segundo Sharitz e McCormick, 1973).

Contudo, a descrição do resultado da competição – “uma espécie coexiste com ou exclui a outra” – e mesmo sua associação com a diferenciação do nicho, seja baseada nos próprios recursos ou nas condições ou em meras diferenças espaciais ou temporais, na realidade nos propicia pouco entendimento do processo competitivo. Como temos repetidamente observado neste capítulo, é por isso que devemos enfatizar mais os mecanismos da exploração. Como, exatamente, uma espécie pode levar vantagem sobre outra na exploração e na competição? Como dois consumidores podem coexistir a partir de dois recursos limitantes, quando ambos são absolutamente essenciais para os dois consumidores?

Além disso, como Tilman (1990) salientou, enquanto o monitoramento da dinâmica das populações de duas espécies competidoras pode fornecer um certo poder de previsão para a próxima vez que compitam, a necessidade de considerar a dinâmica dos recursos não será de grande ajuda para prever como cada uma reagiria contra uma terceira espécie. Por outro lado, se compreendermos a dinâmica da interação de todas as espécies com seus recursos limitantes que compartilham, então poderíamos ser capazes de prever o resultado da competição de exploração entre qualquer par delas. Portanto, voltamos agora a algumas tentativas para explicar a coexistência de

espécies que competem pelos recursos limitantes e que explicitamente consideram não apenas a dinâmica das espécies competidoras, mas também a dinâmica dos próprios recursos. Mais do que entrar nos detalhes dos modelos, examinaremos seus aspectos gerais e algumas das conclusões mais importantes.

8.10.1 Exploração de um único recurso

um modelo para um único recurso... Tilman (1990) mostra, para diversos modelos, o que foi demonstrado empiricamente na seção 8.2.6, que, quando duas espécies competem mediante exploração por um recurso limitante, o resultado é determinado pela espécie exploradora capaz de reduzir o recurso até a concentração de equilíbrio mais baixa, R^* . (De modo satisfatório para a competição aparente o inverso é verdadeiro: a presa ou hospedeiro capaz de sustentar a abundância maior de predadores ou parasitos é o vencedor [ver, por exemplo, Begon e Bowers, 1995] – uma previsão que vimos confirmada na Figura 8.17).

Modelos distintos, baseados em detalhes diferentes sobre o mecanismo de exploração, originam diferentes fórmulas para R^* , mas mesmo o modelo mais simples é revelador, proporcionando:

$$R_i^* = m_i C_i / (g_i - m_i) \quad (8.19)$$

Em que m_i é a taxa de mortalidade ou de perda da espécie consumidora i ; C_i é a concentração do recurso na qual a espécie i alcança a taxa de crescimento e reprodução por unidade de biomassa (taxa relativa de aumento, TRA), que é igual à metade de sua TRA máxima (C_i é, desse modo, a mais elevada nos consumidores que necessitam de mais recurso para crescer rapidamente); e g_i é a TRA máxima alcançável pela espécie i . Isso sugere que os competidores exploradores bem-sucedidos (R_i^* baixa) são aqueles que combinam a eficiência de utilização do recurso (C_i baixa), taxas de perdas baixas (m_i baixa) e taxas de aumento altas (g_i alta). Por outro lado, é possível que um organismo não possa combinar, digamos, C_i baixa com g_i alta. O crescimento de uma planta será mais estimulado pela destinação de matéria e energia para suas folhas e para a fotossíntese – mas, para intensificar sua eficiência na utilização de nutrientes, ela deveria destiná-los às raízes. Uma leoa seria mais capaz de subsistir com densidades baixas de presas mediante a velocidade e a maneabilidade – mas isso seria difícil, pois com frequência ela aumenta de peso por causa das gestações. Por isso, a compreensão do êxito na competição de exploração pode exigir, em última instância, a compreensão de como os organismos alcançam uma relação (*trade off*) entre características que originam valores baixos de R^* e características que favorecem outros aspectos da eficácia biológica.

... testado em gramíneas

Um teste raro dessas idéias é proporcionado pelo trabalho de Tilman sobre plantas terrícolas competindo por nitrogênio (Tilman e Wedin,

1991a, 1991b). Cinco espécies de gramíneas foram cultivadas isoladamente sob uma gama de condições ambientais, que, por sua vez, originaram uma gama de concentrações de nitrogênio. Duas espécies, *Schizachyrium scoparium* e *Andropogon gerardi*, reduziram consistentemente as concentrações de nitrato e amônio nas soluções do solo a valores mais baixos do que os alcançados pelas outras três espécies (em todos os solos, exceto naqueles com níveis muito mais altos de nitrogênio). Das outras três espécies, *Agrostis scabra* deixou concentrações mais altas do que as outras duas, *Agropyron repens* e *Poa pratensis*. Quando *A. scabra* cresceu com *A. repens*, *S. scoparium* e *A. gerardi*, os resultados, especialmente em concentrações baixas de nitrogênio, onde era mais provável que esse elemento fosse limitante, estiveram de acordo com a teoria da competição de exploração (Figura 8.32). Sempre ganhou a espécie capaz de reduzir o nitrogênio à concentração mais baixa – *A. scabra* foi sempre deslocada competitivamente. Um resultado semelhante foi obtido para o gecko (*Hemidactylus frenatus*), uma espécie de lagartixa insetívora noturna invasora de habitats urbanos na bacia do Pacífico, onde é responsável por declínios populacionais do gecko nativo *Lepidodactylus lugubris*. Petren e Case (1996) verificaram que os insetos representam um recurso limitante para ambas as espécies. Em recintos experimentais fechados, *H. frenatus* é capaz de exaurir os recursos (insetos) a níveis mais baixos do que *L. lugubris*, sendo que, em consequência, esta última sofre reduções na condição corporal, na fecundidade e na sobrevivência.

Votando às gramíneas de Tilman, as cinco espécies foram escolhidas de vários pontos de uma seqüência de sucessão típica de campos abandonados em Minnesota (Figura 8.33a), e é evidente que as melhores competidoras por nitrogênio são as encontradas mais tarde na seqüência. Estas espécies, e em particular *S. scoparium* e *A. gerardi*, tinham alocações mais altas para as raízes, mas taxas de crescimento vegetativo acima da superfície do solo e alocações reprodutivas mais baixas (p. ex., Figura 8.33b). Em outras palavras, elas alcançaram valores baixos de R^* mediante uma alta eficiência de utilização de recursos que as suas raízes proporcionavam (C_i baixa, Equação 8.19), embora pareça que pagaram por isso com uma redução nas taxas de crescimento e reprodução (g_i mais baixa). De fato, levando em conta todas as espécies, um máximo de 73% da variância na concentração final de nitrato no solo era explicada pelas variações da massa de raízes (Tilman e Wedin, 1991a). Portanto, parece que nessa seqüência de sucessão (ver Seção 16.4 para uma discussão mais aprofundada sobre sucessão) as espécies que crescem e se reproduzem mais rápido são substituídas por exploradoras e competidoras eficientes e poderosas.

8.10.2 Exploração de dois recursos

a isolinha de crescimento líquido zero: um limite do nicho

Tilman (1982, 1986; ver também Seção 3.8) também considerou o que acontece quando dois organismos competem por dois recursos. Inician-

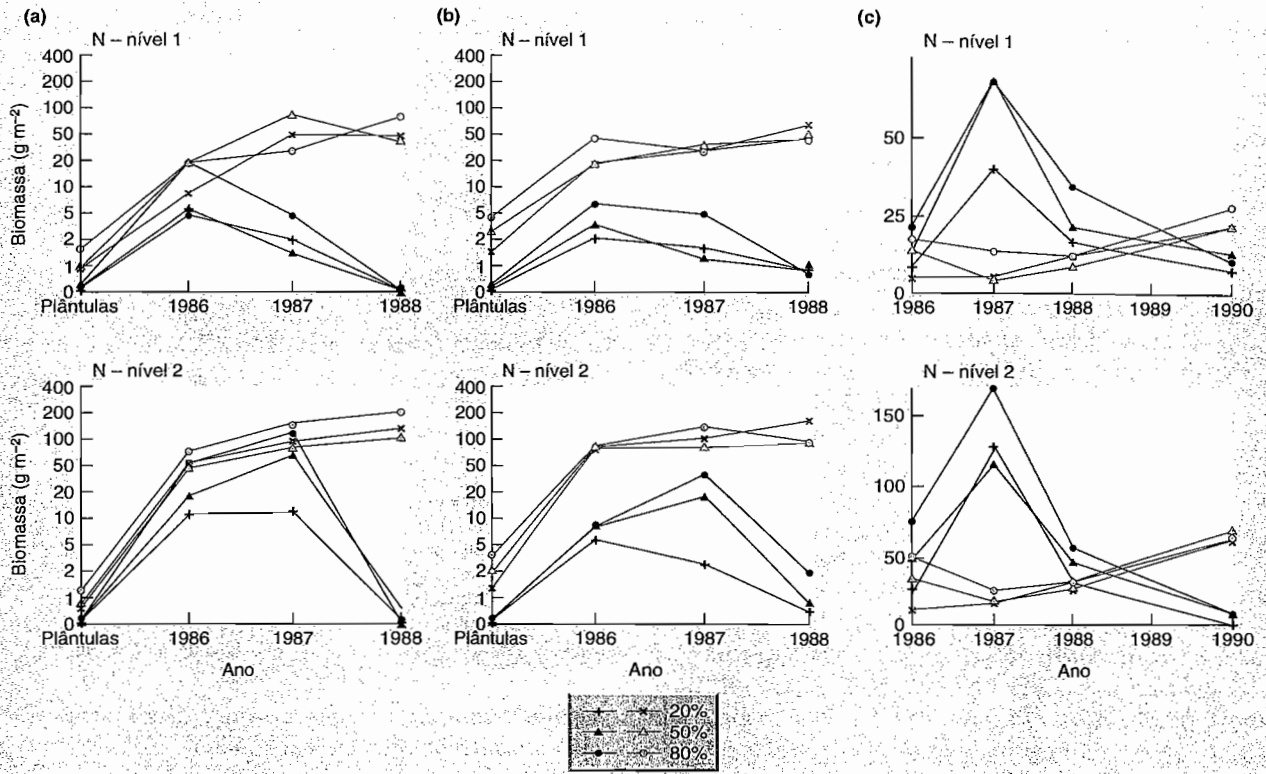


FIGURA 8.32 Resultados de experimentos de competição em que *Agrostis scabra* (linhas pretas) foi deslocada competitivamente por (a) *Schizachyrium scoparium*, (b) *Andropogon geradi* e (c) *Agropyron repens* (linhas cor de laranja), a dois níveis de nitrogênio (ambos baixos) e em função da densidade inicial de sementeira: 20%, 50% ou 80%. Em todos os casos, *A. scabra* exibiu valores mais baixos de R^* para nitrato e amônio (ver texto). O deslocamento foi mais lento em (c), na qual o diferencial era menos marcado (segundo Tilman e Wedin, 199b).

do com a competição *intra*-específica, podemos definir uma isolinha de crescimento zero para uma espécie utilizando dois recursos essenciais (ver Seção 3.8). Essa isolinha é o limite entre as combinações de recursos que permitem a sobrevivência e a reprodução da espécie e as combinações de recursos que não permitem (Figura 8.34). Portanto, ela representa o limite do nicho da espécie nessas duas dimensões. Para os presentes propósitos, podemos ignorar as complicações da sobrecompensação, do caos, etc., e assumir que a competição *intra*-específica leva a população a um equilíbrio estável. Aqui, contudo, o equilíbrio tem dois componentes: tanto o tamanho da população como os níveis de recursos deveriam permanecer constantes. O tamanho da população é constante (por definição) em todos os pontos da isolinha, e Tilman estabeleceu que existe apenas um ponto da isolinha em que os níveis de recursos são também constantes (ponto S^* na Figura 8.34). Este ponto, que é o equivalente de R^* quando existem dois recursos, representa um balanço entre o consumo de recursos pelo consumidor (que leva as concentrações dos recursos para a parte inferior esquerda da figura) e a renovação natural dos recursos (que leva as concentrações para a parte superior direita). De fato, na ausência do consumidor, a renovação levaria

as concentrações dos recursos até o “ponto de oferta”, mostrada na figura.

Para passar da competição *intra*-específica para a *interes*-pecífica, é necessário sobrepor as isolinhas de duas espécies no mesmo diagrama (Figura 8.35). As duas espécies presumivelmente terão taxas de consumo diferentes, mas continuará havendo um só ponto de oferta. O resultado depende da posição desse ponto de oferta.

Na Figura 8.35a, a isolinha da espécie A se situa mais próxima a ambos os eixos do que a isolinha da espécie B. O ponto de oferta pode ser encontrado em três regiões. Caso se encontre na região 1, abaixo das isolinhas de ambas as espécies, nunca haveria recursos suficientes e nenhuma das espécies sobreviveria. Caso se encontre na região 2, abaixo da isolinha da espécie B e acima da isolinha da espécie A, a espécie B não seria capaz de sobreviver, e o sistema se equilibraria sobre a isolinha da espécie A. Caso o ponto de oferta se encontre na região 3, o sistema se equilibraria igualmente sobre a isolinha da espécie A. De maneira análoga ao caso de um único recurso, a espécie A excluiria competitivamente a espécie B, devido à sua capacidade de explorar ambos os recursos até os níveis em que a

um competidor superior e outro inferior

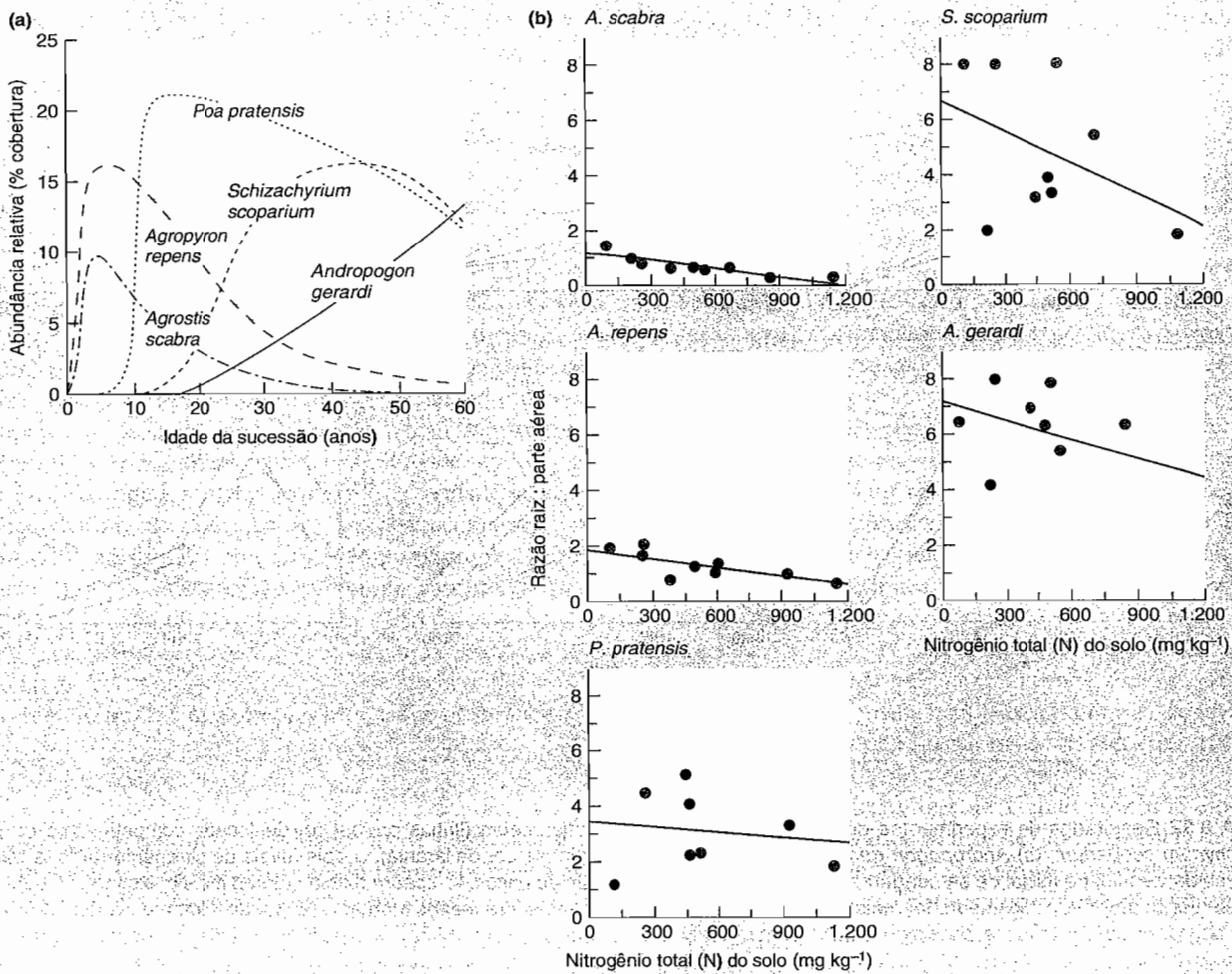


FIGURA 8.33 (a) Abundâncias relativas de cinco espécies de gramíneas durante as sucessões de campos abandonados em Cedar Creek Natural History Area, Minnesota, EUA. (b) As razões raiz: parte aérea geralmente foram mais altas para as espécies encontradas mais tarde na sucessão e declinaram à medida que o nitrogênio do solo aumentava (segundo Tilman e Wedin, 1991a).

espécie B não poderia sobreviver. Naturalmente, o resultado seria o inverso, se as posições das isolinhas fossem invertidas.

coexistência - dependente da proporção dos níveis de recursos no ponto de oferta

Na Figura 8.35b, as isolinhas das duas espécies se sobrepõem e existem seis regiões em que o ponto de oferta poderia ser encontrado. Os pontos da região 1 se encontram abaixo das duas isolinhas e não permitiriam a existência

de nenhuma das duas espécies; os da região 2 estão abaixo da isolinha da espécie B e permitiriam a existência apenas da espécie A; e os da região 6 se encontram abaixo da isolinha da espécie A e permitiriam a existência apenas da espécie B. As regiões 3, 4 e 5 se localizam dentro dos nichos fundamentais de ambas as espécies. Contudo, o resultado da competição depende da região em que o ponto de oferta está situado.

A região mais crucial da Figura 8.35b é a 4. Para os pontos de oferta situados nela, os níveis de recursos são tais que a

espécie A se encontra mais limitada pelo recurso X do que pelo recurso Y, enquanto a espécie B é mais limitada pelo recurso Y do que pelo X. Todavia, a espécie A consome mais X do que Y, ao passo que a espécie B consome mais Y do que X. Uma vez que cada espécie consome mais do recurso que limita mais o seu próprio crescimento, o sistema se equilibra na intersecção das duas isolinhas, e esse equilíbrio é estável: as espécies coexistem.

Trata-se de diferenciação dos nichos, mas de um tipo sutil. Em vez de as duas espécies explorarem recursos diferentes, a espécie A se autolimita desproporcionalmente pela sua exploração do recurso X, enquanto a espécie B se autolimita desproporcionalmente pela sua exploração do recurso Y. O resultado é a coexistência das espécies competidoras. Para os pontos de oferta da

uma diferenciação sutil dos nichos - cada espécie consome mais do recurso que limita em maior grau seu próprio crescimento

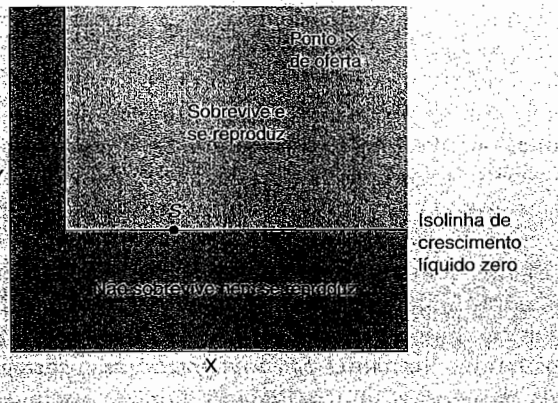


FIGURA 8.34 Isolinha de crescimento zero de uma espécie potencialmente limitada por dois recursos (X e Y), que separa as combinações de recursos que permitem a sobrevivência e a reprodução da espécie daquelas que não permitem. Neste caso, a isolinha é retangular porque X e Y são recursos essenciais (ver Seção 3.8.1). O ponto S^* é o único da isolinha em que também não existe mudança líquida das concentrações dos recursos (o consumo e a renovação são iguais e opostos). Na ausência do consumidor, a renovação do recurso levaria a concentrações dos recursos até o "ponto de oferta" mostrado.

região 3, ao contrário, ambas as espécies são mais limitadas por Y do que por X. Porém, a espécie A pode reduzir o nível de Y a um ponto de sua própria isolinha abaixo da isolinha de B, onde esta espécie não pode existir. De maneira contrária, para os pontos de oferta da região 5, ambas as espécies são mais limitadas por X do que por Y, mas a espécie B reduz o nível de X a um ponto abaixo da isolinha da espécie A. Assim, nas regiões 3 e 5, a oferta de recursos favorece uma espécie ou a outra e há exclusão competitiva.

Parece então que as duas espécies podem competir por dois recursos e coexistir, desde que duas condições sejam cumpridas.

1. O habitat (isto é, o ponto de oferta) deve ser tal que uma das espécies seja mais limitada por um recurso e a outra espécie por outro recurso.
2. Cada espécie deve consumir mais do recurso que limita seu próprio crescimento. Assim, é possível, em princípio, compreender a coexistência de plantas competidoras com base na utilização diferencial dos recursos. A chave parece ser uma consideração explícita da dinâmica dos recursos, bem como da dinâmica das espécies competidoras. Como em outros casos de coexistência por diferenciação dos nichos, a essência baseia-se no fato de que, para ambas as espécies, a competição intra-específica é uma força mais poderosa do que a competição interespecífica.

A melhor evidência da validade do modelo procede do trabalho experimental de laboratório do próprio Tilman sobre a competição entre as diatomáceas *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana* (Tilman, 1977). Para ambas as espécies, Tilman observou diretamente as taxas de consumo e as isolinhas para o fósforo e os silicatos. Ele utilizou esses dados para prever o resultado da competição com uma gama de pontos de oferta dos recursos (Figura 8.35). Finalmente, ele efetuou vários experimentos de competição com diversos pontos de oferta, cujos resultados estão ilustrados na Figura 8.36. Na maioria dos casos, os resultados confirmaram as previsões. Nos dois casos em que não se ajustaram, os pontos de oferta estavam muito próximos ao limite regional. Portanto, os resultados são alentadores. Contudo, foi muito difícil transferir essa

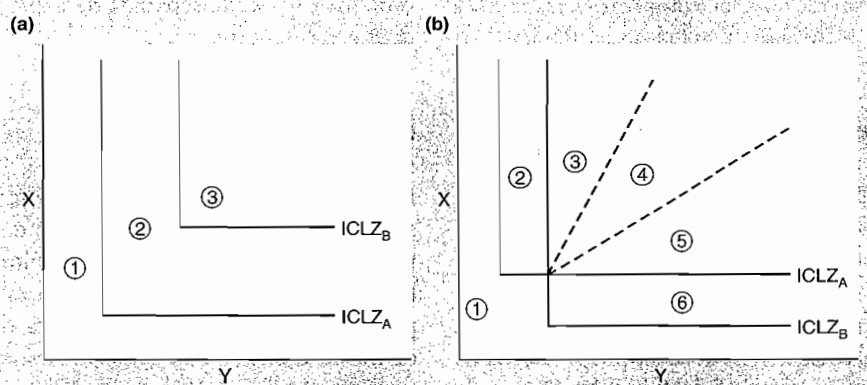


FIGURA 8.35 (a) Exclusão competitiva: a isolinha da espécie A (isolinha de crescimento líquido zero, $ICLZ_A$) situa-se mais próxima aos eixos dos recursos do que a isolinha da espécie B ($ICLZ_B$). Se o ponto de oferta do recurso se encontra na região 1, nenhuma das espécies pode existir. Porém, se o ponto de oferta do recurso está na região 2 ou na região 3, a espécie A reduz as concentrações dos recursos até um ponto da sua própria isolinha (em que a espécie B não pode sobreviver nem reproduzir-se): a espécie A exclui a espécie B. (b) Coexistência potencial de dois competidores limitados por dois recursos essenciais. As isolinhas das espécies A e B se sobrepõem, produzindo seis regiões de interesse. Com os pontos de oferta na região 1, nenhuma das espécies pode existir; com os pontos nas regiões 2 e 3, a espécie A exclui a espécie B; e com os pontos nas regiões 5 e 6, a espécie B exclui a espécie A. A região 4 contém pontos de oferta situados entre os limites definidos pelas duas linhas tracejadas. Com os pontos de oferta na região 4, as duas espécies coexistem. Para mais detalhes, ver o texto.

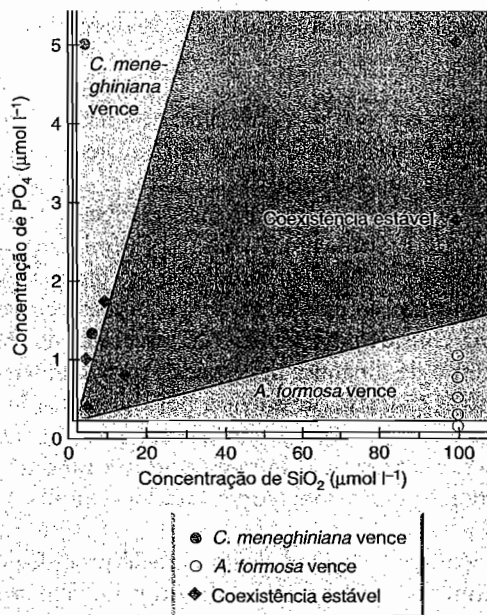


FIGURA 8.36 As isolinhas observadas e os vetores de consumo de duas espécies de diatomáceas, *Asterionella formosa* e *Cyclotella meneghiniana*, foram utilizados para prever o resultado da competição entre elas por silicatos e fosfatos. As previsões foram depois testadas em uma série de experimentos, cujos resultados estão representados pelos símbolos explicados na legenda. A maioria dos experimentos confirmou as previsões, com exceção de dois casos situados junto ao limite regional (segundo Tilman, 1977, 1982).

abordagem do laboratório, onde os pontos de oferta podem ser manipulados, para as populações naturais, onde é impraticável a manipulação e praticamente impossível a estimativa dos pontos de oferta (Sommer, 1990). Existe uma necessidade considerável de consolidação e extensão desse trabalho a outros tipos de vegetais e animais.

8.10.3 Exploração de mais do que dois recursos

quanto mais recursos limitantes existirem, mais espécies podem coexistir

Vimos como as espécies de diatomáceas podem coexistir no laboratório explorando dois recursos limitantes comuns. De fato, a teoria sobre competição de recursos de Tilman prevê que

a diversidade de espécies coexistentes deve ser proporcional ao número total de recursos em níveis fisiológicos limitantes de um sistema: quanto mais limitantes são os recursos, mais os competidores coexistem. Interlandi e Kilhan (2001) testaram essa hipótese diretamente em três lagos da região de Yellowstone de Wyoming, EUA, utilizando um índice (índice de Simpson) da diversidade de espécies do fitoplâncton (diatomáceas e outras espécies). Se uma espécie depende de si própria, o índice é igual a 1; em um grupo de espécies em que a biomassa

é bastante dominada por uma única espécie, o índice ficará próximo a 1; quando a biomassa de duas espécies coexistentes se iguala, o índice é 2; etc. De acordo com a teoria da competição por recursos, portanto, esse índice deveria aumentar em proporção direta ao número de recursos limitantes do crescimento. A Figura 8.37 apresenta os padrões espaciais e temporais da diversidade fitoplanctônica nos três lagos, para 1996 e 1997. Os principais recursos limitantes ao crescimento do fitoplâncton são o nitrogênio, o fósforo, o silício e a luz. Esses parâmetros foram medidos nas mesmas profundidades e simultaneamente às amostragens do fitoplâncton; foi observado onde e quando qualquer um dos fatores limitantes *potenciais realmente* ocorreu em níveis abaixo dos limites limiares para o crescimento. Em conformidade com a teoria da competição por recursos, a diversidade em espécies cresceu à medida que a quantidade de recursos em níveis fisiologicamente limitantes aumentou (Figura 8.38).

Esses resultados sugerem que mesmo nos ambientes altamente dinâmicos de lagos, onde as condições de equilíbrio são raras, a competição por recursos desempenha um papel na contínua estruturação da comunidade fitoplanctônica. É animador que os resultados de experimentos executados no mundo artificial do laboratório repercutam em um ambiente natural muito mais complexo.

Nosso exame da competição interespecífica é concluído com a convicção de que necessitamos compreender muito mais a respeito dos mecanismos subjacentes às interações entre consumidores e seus recursos. Se esses recursos são vivos, normalmente nos referimos a tais interações como predação; e se eles já foram vivos, mas agora estão mortos, nos referimos a elas como detritivoria. Portanto, poderia parecer que a distinção normalmente feita entre competição e predação é artificial, em um sentido bastante real (Tilman, 1990). Não obstante, tendo tratado aqui da competição, em uma série separada de capítulos, voltaremos à predação e à detritivoria.

Resumo

Na competição interespecífica, os indivíduos de uma espécie sofrem redução na fecundidade, no crescimento ou na sobrevivência, como consequência da exploração de recursos ou interferência por indivíduos de outra espécie. As espécies competidoras podem excluir uma outra de habitats particulares, de modo que elas não coexistam, ou podem coexistir, talvez mediante a utilização do habitat de maneiras um pouco diferentes. A competição interespecífica é muitas vezes altamente assimétrica.

Embora as espécies possam não estar competindo no presente, seus ancestrais podem ter sido competidores. As espécies podem ter desenvolvido características que garantem que elas compitam menos, ou nem compitam, com outras espécies. Além disso, as espécies cujos nichos se diferenciaram

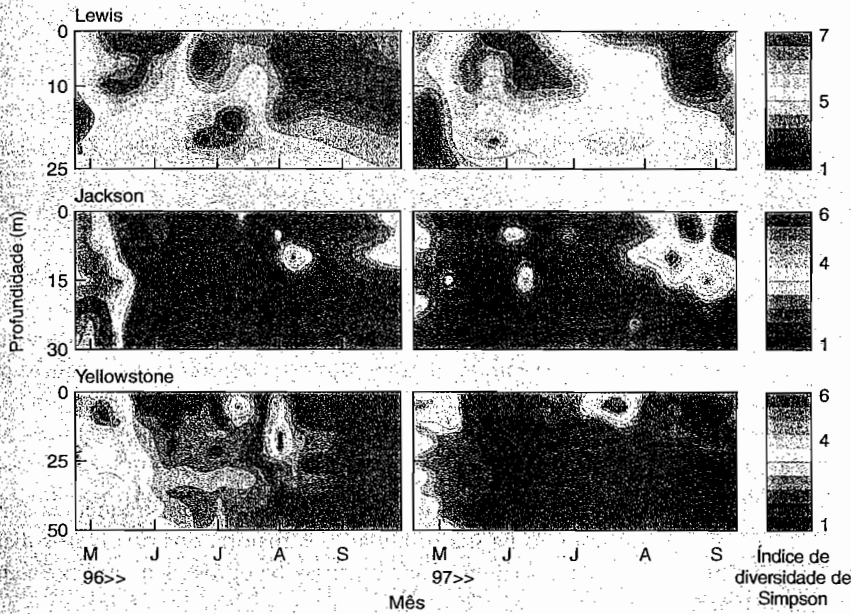


FIGURA 8.37 Variação na diversidade em espécies fitoplanctônicas (índice de Simpson) em dois anos, de acordo com a profundidade de três lagos grandes na região de Yellowstone, EUA. O sombreado indica variação em profundidade-tempo, em um total de 712 amostras discretas: a áreas em laranja-escuro denotam diversidade em espécies alta e as áreas em cinza indicam diversidade em espécies baixa (segundo Interlandi e Kilham, 2001).

podem ter evoluído independentemente e, de fato, nunca terem competido, no presente ou no passado. Uma manipulação experimental (a remoção de uma ou mais espécies, por exemplo) pode indicar a ocorrência de competição presente se ela levar a um aumento da fecundidade, da sobrevivência ou da abundância das espécies remanescentes. Porém, resultados negativos seriam igualmente compatíveis com a eliminação passada de espécies por competição, com a evitação evolutiva

de competição no passado e com a evolução independente de espécies não-competidoras.

Os modelos matemáticos, entre os quais o mais notável é o de Lotka-Volterra, têm proporcionado importantes discernimentos sobre as circunstâncias que permitem a coexistência de competidores, bem como sobre as que levam à exclusão competitiva. Contudo, as suposições simplificadas do modelo de Lotka-Volterra limitam a sua aplicabilidade às situações reais na natureza. Constatamos, por meio de outros modelos e experimentos, que o resultado da competição interespecífica pode ser bastante influenciado por ambientes heterogêneos, inconstantes ou imprevisíveis. Pode haver a ocorrência de um competidor superior e um inferior em um recurso fragmentado e efêmero, se as duas espécies tiverem distribuições independentes e agregadas sobre os fragmentos disponíveis.

Descrevemos a gama de abordagens usadas para estudar os efeitos ecológicos e evolutivos da competição interespecífica, dedicando atenção especial aos experimentos no laboratório ou no campo (p. ex., experimentos de substituição, experimentos de adição, análise de superfície de resposta) e a experimentos naturais (p. ex., comparação de dimensões de nichos de espécies em simpatria e alopatria). Vimos que a importante pergunta sobre a necessidade de um grau mínimo de diferenciação de nichos para a coexistência estável é mais fácil de formular do que responder.

O capítulo termina com o reconhecimento da necessidade de considerar não apenas a dinâmica populacional das espécies competidoras, mas também a dinâmica dos recursos pelos quais elas estão competindo, se desejarmos alcançar uma compreensão completa da competição interespecífica e da coexistência das espécies.

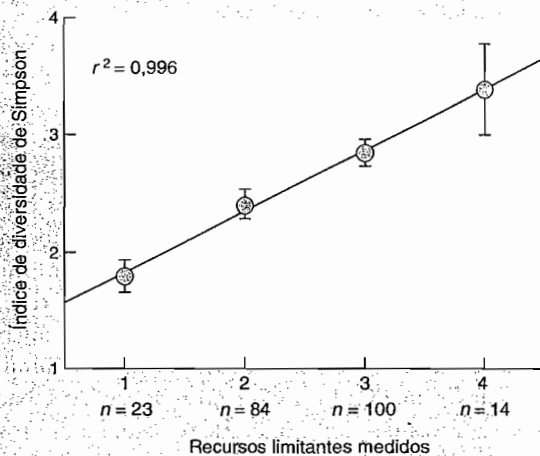


FIGURA 8.38 Diversidade fitoplanctônica (índice de Simpson; média \pm EP) associada a amostras com quantidades diferentes de medições de recursos limitantes. Foi possível executar esta análise de 221 amostras a partir daquelas exibidas na Figura 6.14. É apresentado o número de amostras (n) em cada classe de recursos limitantes (de Interlandi e Kilham, 2001).