

# 10 *Competição e outras Interações entre Plantas*

**H**á mais de 150 anos os cientistas vêm estudando a competição vegetal, considerada um fator-chave que afeta quase todos os aspectos da vida vegetal. A competição teve um papel fundamental nos argumentos de Charles Darwin a favor da evolução por seleção natural. Em *A Origem das Espécies* (1859), Darwin escreveu:

Todo ser que durante seu tempo de vida natural produz vários ovos ou sementes deve sofrer destruição durante algum período de sua vida, ou durante alguma estação ou ano ocasional, caso contrário, conforme o princípio do crescimento geométrico, sua quantidade tornar-se-ia tão desordenadamente alta que nenhum país poderia sustentar seu produto. Portanto, como são produzidos mais indivíduos do que é possível sobreviver, em qualquer situação é necessário lutar pela sobrevivência, tanto entre indivíduos da mesma espécie quanto entre indivíduos de espécies distintas, ou pelas condições físicas de vida. [...] Tendo em vista que a erva-de-passarinho é disseminada por aves, sua existência depende delas; em uma metáfora, pode-se dizer que há uma luta com outras plantas que produzem frutos, a fim de atrair aves para devorar e, assim, disseminar as suas sementes e não as sementes de outras plantas.

Além da competição, o resultado da “luta pela sobrevivência” pode depender de outros fatores, incluindo as adaptações das plantas aos seus ambientes abióticos (Capítulos 2-4), interações com herbívoros (Capítulo 11) e o acaso (Capítulo 6). Darwin estava primeiramente interessado no papel da competição em estabelecer as fases da seleção natural. Porém, a competição também tem muitos efeitos ecológicos. Na verdade, à medida que a seleção natural configura adaptações, também determina muitos aspectos relacionados às maneiras como as plantas competem.

A **competição** pode ser definida como uma redução no desempenho, devido ao uso compartilhado de um recurso que tem suprimento limitado. Outras definições enfatizam diferentes aspectos da competição, como os mecanismos de exploração de recursos, ou a definem de modo mais amplo, incluindo interações em que as plantas têm efeitos negativos umas sobre as outras, sem competir diretamente por recursos. A competição pode afetar indivíduos vegetais em todos os estágios de vida e seus efeitos podem ter um impacto maior sobre populações, comunidades ou paisagens, assim como sobre a distribuição e abundância de espécies em escalas ainda maiores.

Os ecólogos têm muitas perguntas sobre competição: quais são os mecanismos pelos quais as plantas interagem umas com as outras? O que determina o resultado da competição entre indivíduos diferentes? A competição é caracteristicamente mais intensa em alguns ambientes do que em outros? Quão importante é a competição, em relação a outros processos, no estabelecimento da estrutura de comunidades? Por

quais recursos as plantas competem e as interações competitivas são diferentes para recursos distintos?

Embora os estudos de competição tenham uma história muito longa, recentemente cientistas começaram a reconhecer que as plantas interagem, formando um espectro de interações negativas a neutras até positivas. Às vezes, os mesmos indivíduos interagem de forma negativa em um dado momento e positivamente em outro. Alguns cientistas argumentam que a alelopatia – interações negativas moduladas por substâncias químicas, excretadas por ou lixiviadas de uma planta para dentro do seu ambiente, que resultam em efeitos negativos sobre as plantas vizinhas – pode ser importante, embora isso tenha sido muito debatido. No outro extremo do espectro de interações planta-planta, a facilitação – interações positivas entre plantas – atrai cada vez mais a atenção de pesquisadores, e aqui igualmente consideraremos alguns dos resultados dessas pesquisas.

Os ecólogos que estudam populações animais têm uma grande quantidade de argumentos sobre a importância da competição na determinação da estrutura e abundância de populações. Os ecólogos estudiosos de vegetais, por outro lado, em geral têm aceitado que os efeitos da competição são óbvios e difusos. As ervas daninhas frustram jardineiros e todos os anos agricultores despendem milhões de dólares em herbicidas para reduzir os efeitos da competição na produtividade de plantas de lavoura. De qualquer modo, devido à tamanha complexidade de seus efeitos, os pesquisadores têm discutido sobre todas as demais questões relacionadas à competição vegetal, desde como defini-la e medi-la até quando e onde ela é importante.

Começaremos este capítulo examinando o que se conhece sobre os efeitos da competição na sobrevivência e no crescimento de plantas individuais. Em seguida, observaremos os efeitos da competição em populações, na distribuição das populações e na composição das comunidades. Esses são os aspectos mais controversos da competição. Abordaremos alguns desses debates e examinaremos as evidências que os ecólogos têm reunido sobre a função e a importância da competição.

### **Competição em nível de indivíduos**

O que determina a consequência da competição entre indivíduos diferentes? Conforme Darwin, a consequência da competição é uma das maiores manifestações da luta pela sobrevivência, e também pode determinar a distribuição e abundância de uma espécie. Além disso, a competição pode ter fortes efeitos na intensidade de variação dentro de uma população e, por isso, nos padrões evolutivos a longo prazo. Como indivíduos vegetais competem? Por que um indivíduo vence na competição enquanto outro perde? Examinaremos agora alguns dos mecanismos de competição entre indivíduos.

Os efeitos da competição sobre indivíduos vegetais têm sido extensivamente estudados. Os competidores podem reduzir a biomassa vegetal e a taxa de crescimento,

bem como diminuir sua capacidade de sobrevivência e reprodução. Entre plantas de mesma espécie no mesmo ambiente, o número de sementes produzidas por uma planta está altamente correlacionado com a sua massa, de modo que competidores bem-sucedidos que acumulam mais massa frequentemente têm mais recursos para alocar na reprodução.

O crescimento vegetal é altamente plástico, conforme visto no Capítulo 7, e a massa, a altura, o número de folhas e o rendimento reprodutivo de um indivíduo vegetal podem variar em ordens de grandeza, dependendo das condições de crescimento. Quando crescem sem vizinhos próximos, as plantas geralmente são muito maiores que indivíduos similares rodeados por outros bem próximos, e frequentemente têm uma morfologia muito diferente (Figura 6.7).

### **Plântulas: densidade, tamanho, desigualdade e tempo de emergência**

Muitos dos trabalhos a respeito de competição têm focalizado seus efeitos sobre plântulas. As plantas adultas da maioria das espécies produzem uma grande quantidade de sementes, mas poucas dessas sementes sobrevivem e se tornam indivíduos maduros. As plântulas constituem a fase da história de vida mais vulnerável a vários riscos ambientais, desde secas e outros efeitos abióticos até predação e competição. A competição entre plântulas é geralmente intensa, e, como consequência, muitas plântulas morrem ou não conseguem atingir a maturidade. Sementes e plântulas são de grande interesse para ecólogos e biólogos evolucionistas, pois correspondem aos estágios de história de vida durante os quais vários padrões ecológicos são estabelecidos e uma intensa seleção natural pode operar.

Em um experimento clássico, M. C. Donald (1951) mostrou que plantas anuais de pastagens britânicas, semeadas de acordo com uma ampla gama de densidades, tiveram um peso seco final total (ou “produção”) notavelmente consistente em uma determinada área (Figura 10.1). Independentemente se as sementes eram dispostas de forma esparsa ou muito adensadas (acima de uma certa densidade mínima), a matéria seca total acima do solo foi constante no final da colheita. A produção total aumentou quando mais recursos foram fornecidos, mas a mesma relação se manteve. Enquanto o tamanho médio das plantas em densidades baixas foi relativamente grande, com o aumento da densidade ele tornou-se menor. Em uma reanálise desses dados, Tatu Kira e seus colegas (Kira et al., 1953) demonstraram que o peso médio de plantas individuais diminuiu de maneira linear conforme aumentou a densidade de plantas, quando ambos foram expressos em escala logarítmica (Figura 10.2).

O tamanho médio de plantas pode ser, contudo, uma medida enganosa. As relações de tamanho entre indivíduos de mesma idade, plantados em monoculturas densas, têm sido bem estudadas em casas de vegetação e em alguns estudos de campo. Os tamanhos de plantas individuais em geral são extremamente desiguais em tais estandes. Tipicamente, alguns indivíduos grandes dominam a

Figura 10.1 Relações entre produção de matéria seca (g) e densidade de plantas para duas espécies de forrageiras. (A) *Trifolium subterraneum* (trevo subterrâneo, Fabaceae), medido depois do florescimento (a densidade está expressa como milhares de sementes semeadas/m<sup>2</sup>). (B) *Bromus unioloides* (Poaceae) em níveis baixo, médio e alto de fertilização com nitrogênio (a densidade está expressa como plantas/vaso). Observe que o eixo x está em escala geométrica em (A) e (B) (segundo Donald, 1951).

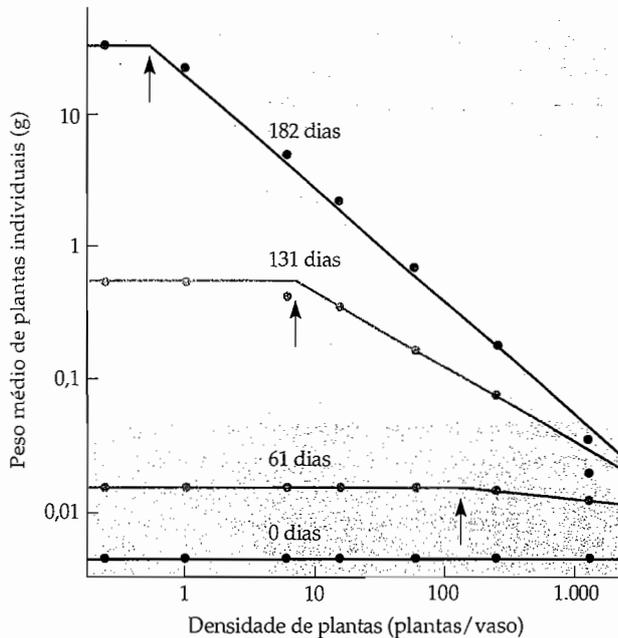
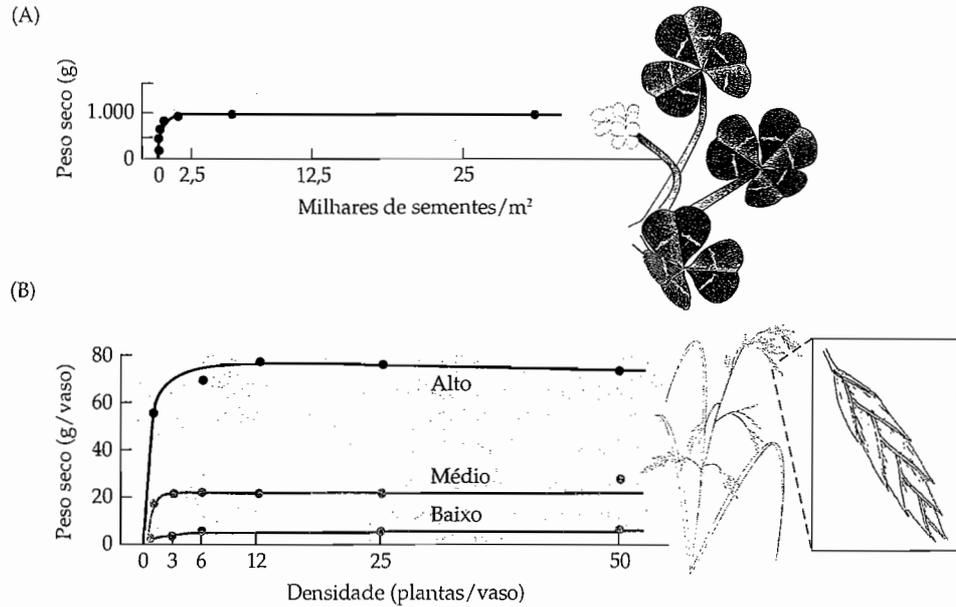
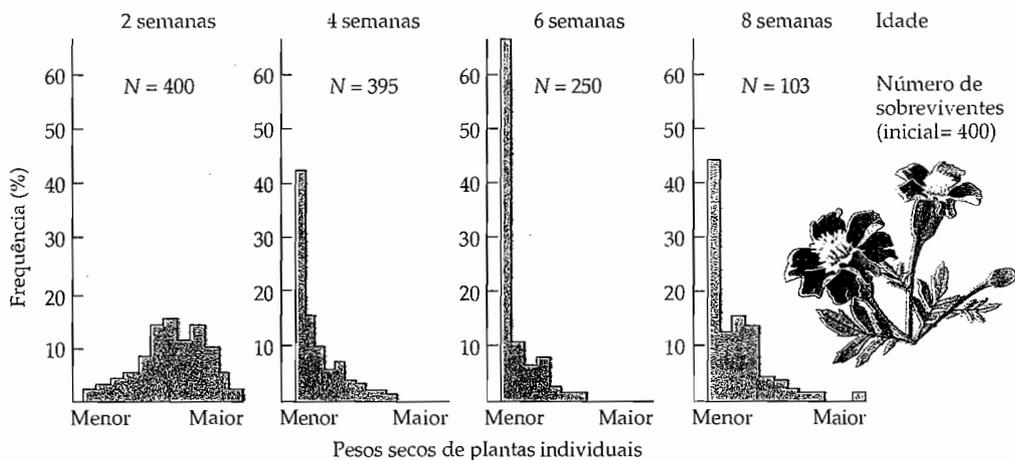


Figura 10.2 Peso médio por planta individual (g) para *Trifolium subterraneum* (trevo subterrâneo, Fabaceae) semeado conforme uma gama de densidades (expressadas com número de plantas/vaso) e colhido em 0, 61, 131 e 182 dias após a semeadura. Observe que ambos os eixos estão em escala log<sub>10</sub>. As flechas indicam as densidades onde as plantas começam a reduzir o crescimento umas das outras em diferentes idades. Nas primeiras colheitas, somente as semeaduras muito densas mostraram redução no peso médio das plantas, mas, na última colheita, com exceção da semeadura de menor densidade, todas demonstraram redução no peso relacionado à densidade. O declínio do peso com a densidade é linear em uma escala log-log (segundo Harper, 1977; dados de Donald, 1951, e Kira et al., 1953).

área disponível, enquanto a maioria permanece pequena. Essas distribuições de tamanhos altamente desiguais são denominadas **hierarquias de tamanho**, as quais têm implicações importantes para o desempenho vegetal (o qual é altamente desigual entre indivíduos), para a demografia populacional (a sobrevivência e fecundidade médias de indivíduos são completamente inexpressivas em tais populações) e mesmo para o tamanho populacional efetivo, pois a contribuição de plantas individuais para a próxima geração também é altamente desigual (livros-texto sobre biologia evolutiva fornecem uma explanação mais completa do tamanho populacional efetivo).

Conjetura-se que as hierarquias de tamanho são causadas por **competição assimétrica** (Weiner, 1990; Schweininger e Fox, 1995), na qual os indivíduos maiores têm efeitos negativos desproporcionais sobre seus vizinhos menores. Sugere-se que pequenas diferenças iniciais no acesso à luz são responsáveis pela desigualdade progressivamente maior no tamanho ao longo do tempo, à medida que os efeitos competitivos aumentam a magnitude dessas pequenas diferenças iniciais (Figura 10.3).

Embora as hierarquias de tamanho tenham sido constatadas em vários estudos de casa de vegetação e em algumas plantações de árvores, muito pouco é conhecido sobre elas em populações naturais. De fato, a evidência de alguns estudos de campo não sustenta a hipótese de competição assimétrica. Aaron Ellison (1987) raleou populações naturais densas de *Salicornia europaea*, uma suculenta anual de vegetação de marismas, para examinar os efeitos da densidade sobre a desigualdade de tamanhos no campo. Nessas populações, o grau de desigualdade de tamanho não teve relação com densidade, sugerindo que a competição assimétrica não foi responsável pela hierarquia de tamanhos. Como *S. europaea* é desprovida de folhas, parece provável que essas suculentas baixas altamente ramificadas sombreiam umas às outras nos densos estandes estudados por Ellison.



**Figura 10.3** Frequências de pesos secos de plântulas individuais de *Tagetes patula* (cravo-de-defunto, Asteraceae), uma espécie anual cultivada em experimento em casa de vegetação durante 2, 4, 6 e 8 semanas. O número de plantas sobreviventes é mostrado no topo de cada gráfico. Em 2 semanas, a distribuição dos pesos secos está próxima a uma curva normal (sino), mas a distribuição torna-se notavelmente desigual (hierárquica) à medida que a população envelheceu, com muitas plantas pequenas e um número pequeno de indivíduos muito grandes. Com o passar do tempo, a morte retira da população os indivíduos menores (autorredução), de modo que, pela 8ª semana, a população está algo menos desigual do que na 6ª semana (segundo Ford, 1975).

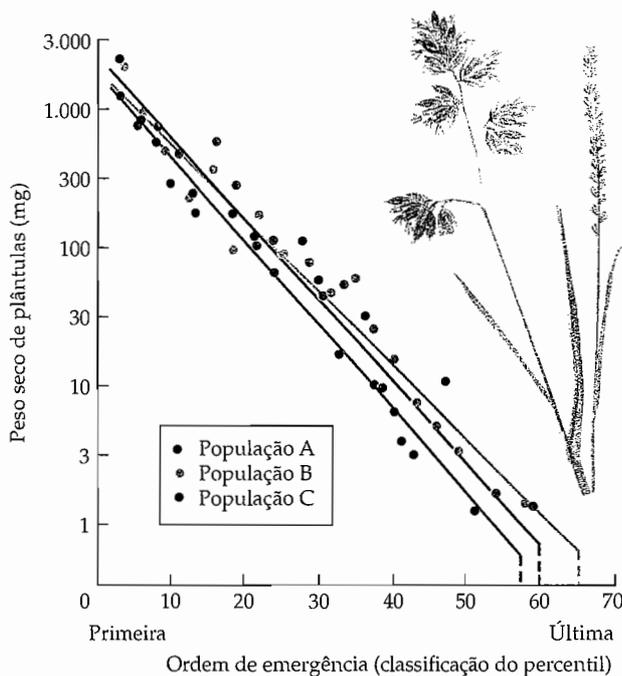
Chester Wilson e Jessica Gurevitch (1995) examinaram a relação espacial do tamanho das plantas em um denso estande natural de *Myosotis micrantha* (miosótis, Boraginaceae), uma pequena anual invernal (Figura 10.4). Essas plantas têm tamanhos extremamente desiguais; havia um grande número de plantas muito pequenas, uma queda drástica no número de plantas nas categorias intermediárias e muito poucos indivíduos maiores. Os pesquisadores formularam a hipótese de que, se a competição assimétrica fosse a causa, os indivíduos grandes deveriam estar cercados por vizinhos pequenos subjugados. Em vez disso, eles constataram justamente o oposto. As plantas grandes tinham vizinhos imediatos grandes e plantas pequenas estavam associadas a vizinhos pequenos. A massa de plantas individuais também estava altamente correlacionada com a massa combinada dos vizinhos, de modo que a população formava um mosaico de manchas com plantas grandes e manchas com plantas pequenas. Contudo, as plantas sem vizinhos próximos eram muito maiores do que as com vizinhos, de modo que a competição provavelmente não afetou o tamanho das plantas. Os pesquisadores concluíram que seria improvável que a competição assimétrica fosse a causa da extrema hierarquia de tamanhos encontrada nessa população natural. Mais provável seria que a hierarquia de tamanhos fosse causada pela variação na densidade de plantas ou na distribuição desigual de recursos.

**Figura 10.4** *Myosotis micrantha* (miosótis, Boraginaceae), uma espécie anual, crescendo em uma população natural no sul do estado de Nova York (fotografia de J. Gurevitch.)

A competição assimétrica não é o único fator que pode causar o desenvolvimento de hierarquias de tamanho em populações vegetais. Além da variação local na densidade em escalas pequenas e de recursos irregulares, diferenças no tamanho das sementes e na ordem de emergência (velocidade de germinação) também podem contribuir para o desenvolvimento de hierarquias de tamanhos. Mais do que um desses fatores pode interagir na geração e manutenção das hierarquias de tamanho (Miller et al., 1994).

Muitos estudos têm quantificado os efeitos da ordem relativa de emergência sobre o tamanho de plantas. No meio de um grupo de plântulas que germinam juntas, uma pequena vantagem inicial pode conferir uma grande vantagem. Por exemplo, M. A. Ross e John Harper (1972) constataram uma forte relação entre ordem de emergência e tamanho de plântula, quando sementes de uma graminea, *Dactylis glomerata* (capim-dos-pomares, Poaceae), foram semeadas em altas densidades (Figura 10.5). Eles levantaram a hipótese de que esse resultado foi devido à partição desproporcional de recursos absorvidos pelos





**Figura 10.5** O efeito da ordem relativa de emergência (classificação do percentil) sobre o peso seco de plântulas (mg). Cada linha indica a relação (a regressão) para uma das três populações diferentes de *Dactylis glomerata* (capim-dos-pomares, Poaceae), em um experimento em casa de vegetação. As consequências em emergir mais cedo ou mais tarde do que alguns de seus vizinhos podem ser enormes: plântulas com a menor classificação do percentil – aquelas que germinaram e apareceram acima do solo primeiro – foram mais que 1.000 vezes maiores do que aquelas que emergiram por último. O peso seco das plântulas (mg) está no gráfico em escala logarítmica (segundo Ross e Harper, 1972).

indivíduos que emergiram antes. Entretanto, a germinação antecipada também pode ter desvantagens; caso não tenha, a seleção natural conduziria a uma “corrida armamentista” de sementes que sempre germinam antes (Miller, 1987). Por exemplo, a germinação antecipada em períodos de primavera pode resultar em maior probabilidade de mortalidade por geadas tardias.

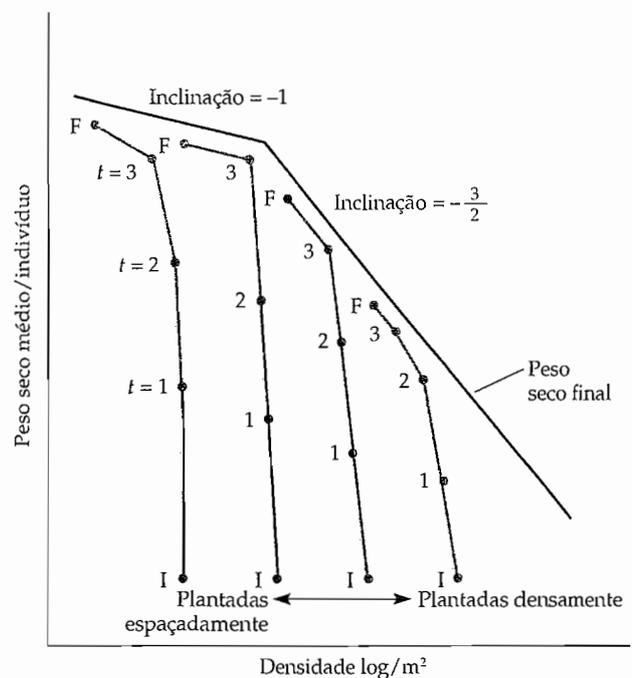
**Plântulas: densidade e mortalidade**

Se sementes de plantas herbáceas (geralmente anuais) são dispostas em estandes monoespecíficos densos, as plântulas crescem até começarem a comprimir umas às outras. À medida que o adensamento se torna intenso, alguns indivíduos finalmente começam a morrer; como era de se esperar, as plantas menores e mais fracas sucumbem mais rapidamente. Assim, embora as plantas sejam altamente plásticas, em última análise essa plasticidade tem limites – caso contrário, não ocorreria mortalidade. Kyoji Yoda e colaboradores (1963) propuseram o que chamaram a **lei da redução -3/2** para descrever a relação geral entre a massa média por indivíduo e a densidade dos sobreviventes:

$$w = cN^{-3/2}$$

onde  $w$  é o peso seco médio por planta,  $c$  é a constante que difere entre espécies e  $N$  é a densidade. Quando expressa graficamente em uma escala log-log, a relação entre o peso seco médio e a densidade é linear, com uma inclinação de  $-3/2$  (Figura 10.6). Uma possível explicação para essa relação é que o peso de uma planta é diretamente relacionado ao seu volume (uma medida cúbica), enquanto a densidade de plantas é determinada pela área (um termo quadrado).

Este tipo de mortalidade dependente da densidade é conhecido como **autoredução** (conforme práticas de raleio em jardinagem e silvicultura: removendo indivíduos menores ou mais fracos em plantações excessivamente densas). É importante entender que o termo “autoredução” não significa um autosacrifício voluntário e altruístico de indivíduos mais fracos para o bem geral (certamente não é o que está acontecendo!). Estandes plantados com maior densidade começam a experimentar a mortalidade mais cedo, junto com tamanhos menores de plantas individuais, se comparados com estandes plantados mais espaçadamente. Fatores que aumentam o tamanho de indivíduos, como maior fertilidade de solo ou tamanho inicial maior da semente, também aumentam a mortalidade: quanto maiores forem as plantas, menos indivíduos podem ser acumulados dentro de uma certa área. Assim, apesar disso parecer anti-intuitivo, fatores que favorecem o crescimento vegetal também podem contribuir para mortalidade mais alta.



**Figura 10.6** Efeitos de plantações em densidades diferentes sobre os pesos secos médios de indivíduos em idade de plântulas. Cada uma das linhas azuis representa uma plantação com densidade inicial diferente. O ponto mais baixo em cada linha é o peso seco inicial na germinação (I) e o ponto mais elevado é o peso seco final (F), com pesos mostrados em intervalos de tempo  $t = 1, 2$  e  $3$  (segundo Kays e Harper, 1974).

A generalidade da lei de redução  $-3/2$  tem sido assunto de importante debate. Não há dúvida de que ocorre mortalidade em estandes adensados; o que está em discussão é se o processo é tão regular que pode ser descrito por uma única relação numérica para todas as populações. White (1985) verificou que a lei de redução  $-3/2$  parece se manter para algumas plantações florestais arbóreas e para outras plantas que crescem em monoculturas de mesma idade, mas muitos estudos de populações isoladas são criticados por apresentarem sérios problemas estatísticos (Weller, 1987, 1991; Lonsdale, 1990). Jonathon Silvertown e Jonathon Lovell Doust (1993) argumentaram que a relação se mantém bem se a inclinação de  $-3/2$  for considerada como um limite superior. Portanto, há dúvida se a lei de redução de  $-3/2$  descreve adequadamente o processo de autorredução para todas ou a maioria das populações naturais, embora não haja dúvidas de que ela é comum na natureza. Um único exemplo de um estande monoespécífico de mesma idade fornece um ponto inicial útil para examinar a relação entre tamanho e mortalidade. Entretanto, uma vez que as inclinações de autorredução parecem variar entre as espécies e que poucos estandes naturais são monoespécíficos e com plantas de mesma idade, a aplicabilidade dessa lei para populações naturais pode ser limitada.

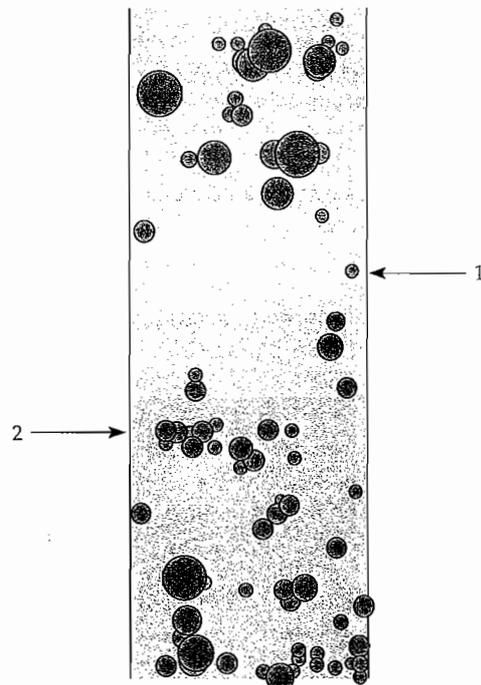
#### Mecanismos de competição por recursos

A maioria dos estudos discutidos até então enfocou as interações intraespecíficas entre plântulas. As plantas jovens comumente exibem as taxas mais altas de mortalidade, de modo que muitas vezes os efeitos da competição podem ser maiores durante os primeiros estágios da história de vida. Todavia, a competição também ocorre em outros estágios da história de vida, afetando mais do que a sobrevivência e o crescimento inicial. As plantas adultas podem ser sombreadas pelo crescimento exagerado de plantas vizinhas, provocando reduções no crescimento, na reprodução e, finalmente, na sobrevivência. Esse é provavelmente um mecanismo comum durante a sucessão de campos abandonados para florestas, por exemplo, em que plantas herbáceas são substituídas por arbustos e, finalmente, por árvores (ver Capítulo 12). As plantas podem também competir por polinizadores ou dispersores de sementes (ver Capítulo 7).

Por quais recursos as plantas competem e como a natureza desses recursos afeta o tipo ou o resultado das interações competitivas? As plantas competem pela luz, pela água e pelos nutrientes minerais do solo, por espaço para crescer e adquirir recursos, e pelo acesso a parceiros. As necessidades de espécies distintas por luz, água e nutrientes minerais básicos são relativamente similares (ver Capítulo 4), ao contrário dos recursos de que os animais necessitam, que podem diferir muito mais. Diferentemente da competição por recursos entre animais móveis, a maioria das interações competitivas vivenciadas por plantas ocorre muito localmente. A sombra de um vizinho reduz a capacidade fotossintética da planta, e as raízes de plantas que imediatamente a circundam podem absorver água e

nitrogênio de que ela necessita para suas funções. Mesmo as plantas que estão a uma distância curta podem não ter qualquer efeito sobre ela. Conseqüentemente, a densidade sentida por uma planta é principalmente a das plantas presentes na mancha ao seu redor, e a densidade média de plantas nos campos ou florestas circunjacentes pode ser irrelevante para o grau de adensamento que ela de fato experimenta (Figura 10.7). Os efeitos dos vizinhos geralmente diminuem de maneira brusca conforme a distância. Uma exceção é a competição pela atenção de animais que transportam pólen e dispersam sementes (como Darwin percebeu); as plantas podem estar competindo pelos seus visitantes com outras plantas distantes.

Para compreender como as plantas competem por um recurso, é preciso entender como este é fornecido, como ele se desloca e como as plantas o adquirem. A quantidade de água disponível, por exemplo, depende da quantidade de precipitação, da profundidade do solo, da textura do solo e da abundância e das atividades das plantas, e, por isso, é afetada pela estação do ano, cobertura vegetal, fisionomia vegetal e outros fatores. A água se torna disponível em pulsos e a duração de um intervalo de estresse hídrico entre esses pulsos varia com o clima, a estação, a topografia e fatores os bióticos. Os nitratos nitrogenados estão ampla-



**Figura 10.7** Uma transecção através de uma população natural de *Myosotis micrantha*. Cada círculo representa um indivíduo vegetal; o tamanho do círculo indica o tamanho relativo da planta. Plantas na mesma população podem sentir densidades relativamente baixas de vizinhos, como na parte da transecção mostrada em 1; ou densidades altas de vizinhos, como na parte da transecção mostrada em 2. Os eixos  $x$  e  $y$  não estão na mesma escala: a distância ao longo da dimensão vertical da região 1 até a 2 é aproximadamente 35 centímetros; a largura da transecção é de 20 centímetros (dados de Wilson e Gurevitch, 1995).

mente dissolvidos na água do solo, sendo em solução para as raízes ou lixiviados, tornando-se indisponíveis à medida que a água é drenada ou escoada para longe do alcance das raízes. O fósforo, ao contrário, é completamente imóvel no solo e fica disponível apenas para as raízes imediatamente adjacentes aos íons do nutriente. As atividades dos micro-organismos do solo podem ter efeitos consideráveis sobre a disponibilidade, a forma e a distribuição espacial do nitrogênio e de outros recursos minerais no solo.

As plantas podem responder à heterogeneidade de disponibilidade de recursos com o incremento de crescimento nas áreas onde os recursos estão disponíveis. Árvores florestais respondem a níveis mais altos de luz criados por clareiras no dossel provocadas pelo crescimento de ramos. Indivíduos jovens em uma clareira recente crescem rapidamente em altura. Alguns indivíduos de certas espécies respondem melhor às clareiras e a outras manchas de maior disponibilidade de recursos que outros, fazendo deles melhor competidores sob tais condições. Similarmente, massas densas de raízes podem se desenvolver em manchas ricas em nutrientes (Robinson et al., 1999). Tal proliferação de raízes pode maximizar as quantidades de nutrientes disponíveis à planta, podendo ser um importante componente do sucesso competitivo. A proliferação de raízes pode permitir ao indivíduo monopolizar suprimentos de nitrogênio quando plantas estão competindo em solos pobres, onde o nitrogênio é desigual (e ocorre em outras formas que não o nitrato, que é altamente móvel no solo). Raízes de espécies diferentes são conhecidas por diferir quanto às taxas de absorção de nutrientes, pelo menos sob condições laboratoriais, e essas diferenças podem afetar suas capacidades competitivas.

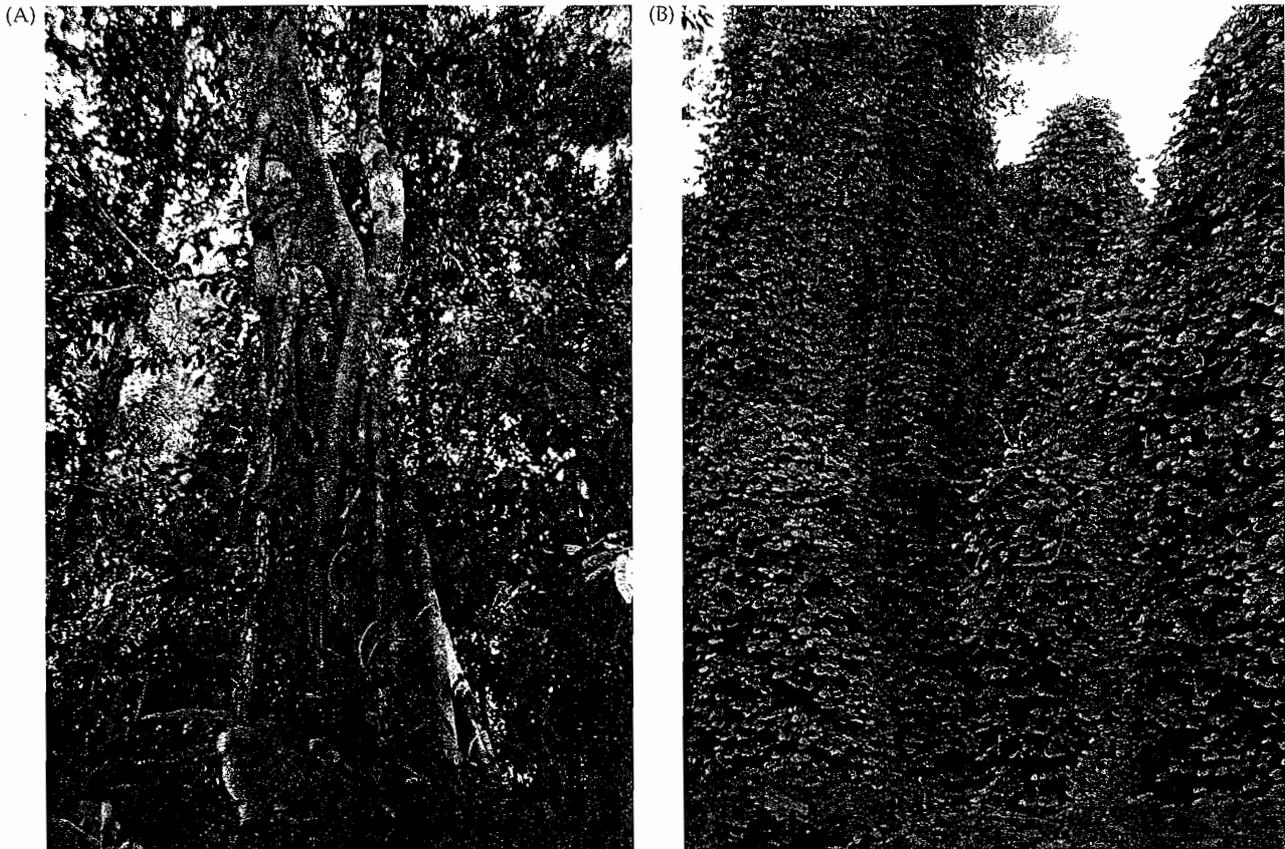
A luz é, sob certos aspectos, o recurso mais peculiar pelo qual as plantas competem. De certo modo, as plantas não competem por luz, porque independentemente de quanta luz elas absorvem, esse recurso infinito está sempre disponível e incide de maneira direta sobre suas copas. Não obstante, cada componente do desempenho das plantas – sobrevivência, crescimento, reprodução – pode ser diminuído pelo sombreamento dos vizinhos. As copas das plantas podem eliminar fótons muito efetivamente, reduzindo a luz no nível do solo em até menos de 1% da que incide em muitas comunidades. O ambiente pode ser muito escuro, não apenas para juvenis que crescem em um denso sub-bosque florestal, mas também para plântulas que emergem em um campo de gramíneas sombreadas por plantas herbáceas mais altas. Alguém pode argumentar que as plantas estão competindo pelo acesso à luz ou por espaços ensolarados e não pela luz propriamente dita, pois ela está disponível como suprimento ilimitado, enquanto o espaço não. Por outro lado, o espaço não é diretamente consumido como um recurso, enquanto a luz certamente é. Muito da energia suprida pelos raios solares provém do contato direto da fonte (embora reflexão e difusão sejam importantes em alguns habitats), enquanto os recursos do solo estão normalmente disponíveis em três dimensões. A disponibilidade de espaço para a maioria das plantas – o plano na superfície do solo – é essencialmente bidimensio-

nal. A competição pela luz é, portanto, diferente da competição por recursos edáficos.

Um exemplo drástico de competição por luz é o crescimento de lianas sobre as árvores. Nos trópicos e subtropicais, figueiras estranguladoras (*Ficus*, Moraceae) crescem sobre árvores, envolvendo e, finalmente, matando seus hospedeiros (Figura 10.8A). Em florestas temperadas no oeste dos EUA, árvores ao longo de bordas florestais ou clareiras algumas vezes são sucumbidas por lianas nativas ou invasoras exóticas (Figura 10.8B). Nem sempre é claro se as lianas encobrem e debilitam árvores saudáveis ou se elas cobrem apenas árvores já debilitadas por outros fatores, como insetos ou doença. Igualmente, não é bem conhecido se as árvores dispõem de mecanismos pelos quais podem se defender de lianas (como desprender a casca ou ramos). Uma vez cobertas por lianas, as árvores tornam-se muito mais suscetíveis à queda por vendavais e à morte. Tal vulnerabilidade provavelmente resulta tanto da debilidade do sistema de raízes, devido à perda de fotossintatos à medida que aumenta o sombreamento das folhas pelas lianas, quanto do enorme peso extra das lianas.

Uma abordagem geral para ponderar a respeito dos mecanismos de competição vegetal é considerar os efeitos das plantas sobre os recursos. A dimensão do esgotamento dos recursos pode ser usada como uma medida do efeito competitivo de uma espécie sobre outras (MacArthur, 1972; Armstrong e McGehee, 1980). O valor  $R^*$  é definido como a quantidade ou concentração média de um recurso remanescente no ambiente, depois de uma população de uma única espécie, que cresceu isolada, ter absorvido tudo que podia. Robert MacArthur (1972) primeiramente conjecturou que o resultado da competição deveria ser determinado pela "regra  $R^*$ ": a longo prazo, em um ambiente constante, é previsto que a espécie com o menor  $R^*$  substitua competitivamente todas as outras. Mais tarde, David Tilman expandiu a aplicação da regra  $R^*$  e focalizou mais explicitamente suas implicações para a competição vegetal (MacArthur estava mais preocupado com a competição entre animais). A regra  $R^*$  tem sido objeto de apenas alguns testes experimentais (revisados por Grover, 1997, e Miller et al., 2005); a partir de 2004, oito estudos experimentais produziram resultados consistentes com a regra  $R^*$  e outros cinco não. Mais adiante, neste capítulo, retornaremos às perspectivas e previsões de Tilman sobre competição vegetal, quando discutiremos os *trade-offs* e as estratégias.

Segundo Craine e colaboradores (2005), o que realmente determina a competição pelos nutrientes do solo e, portanto, limita o crescimento das plantas na natureza não é o  $R^*$ , a concentração de nutrientes no solo em equilíbrio, mas a taxa na qual os nutrientes são capazes de alcançar as raízes por difusão. Em modelos baseados na competição por limitação de difusão, esses pesquisadores verificaram que o mecanismo de competição por nutrientes depende da taxa de difusão de nutrientes até a superfície das raízes; é a assimilação antecipada do suprimento de nutrientes que conduz à dominância competitiva e não a regra  $R^*$ , a



**Figura 10.8** (A) Figueira estranguladora (*Ficus* sp., Moraceae): uma planta tropical que inicia sua vida como várias lianas que envolvem uma árvore, matam-na e, paulatinamente, unem-se para tornar-se uma árvore (fotografia cedida por J. Thomson). (B) *Pueraria lobata* (kudzu, Fabaceae), originária do leste Asiático, é invasora no sudeste dos EUA, onde cresce sobre árvores e arbustos, cobrindo-os (fotografia cedida de J. H. Miller, Serviço Florestal USDA).

redução da concentração de nutrientes na solução do solo. A assimilação antecipada ocorre por uma planta que amplia a zona de captura de seus próprios recursos às custas do vizinho com o qual ela está competindo.

Além da competição direta por recursos, outro meio pelo qual as plantas podem competir é por “chegar lá primeiro” – chegar em um micro-habitat recentemente disponível antes de outros **propágulos** (sementes, unidades vegetativas reprodutivas ou outras unidades de dispersão) e tornar-se capaz de ocupar o espaço em detrimento de outras que chegarão depois. Peter Grubb (1977) formulou a hipótese de que diferenças entre espécies nas condições e circunstâncias requeridas para a germinação e o estabelecimento, o que ele denominou como **nicho de regeneração** de espécies, devem ser fatores importantes para a coexistência de espécies. Segundo ele, esse é um dos meios pelo qual algumas espécies dominam alguns



Peter Grubb

habitats por exclusão de outras espécies. No Capítulo 12, discutiremos perturbação, colonização e sucessão.

### *Tamanho e competição por recursos*

Em competição, o maior é habitualmente o melhor. As plantas maiores em geral têm uma vantagem competitiva sobre as menores: elas podem afetar bastante seus vizinhos menores e serem muito pouco afetadas por eles. As plantas mais altas sombreiam vizinhos mais baixos, e as com um sistema de raízes mais amplo podem retirar mais água e nitrogênio do solo. As plantas maiores em geral absorvem mais recursos, produzem desproporcionalmente mais flores, atraem mais polinizadores e produzem mais sementes que vizinhos menores.

Todavia, a história não é tão simples assim: o tamanho pode ou não exercer um papel na competição vegetal, e a definição desse papel nem sempre é fácil. Plantas de tamanhos ou idades muito diferentes podem simplesmente não estar competindo (ou sim) de maneira distinta daquela de indivíduos mais próximos em tamanho ou idade. Uma árvore na floresta pode não estar competindo diretamente com uma planta herbácea de sub-bosque que está crescendo embaixo dela. As plantas de sub-bosque estão adaptadas para crescer na sombra, sendo as raízes da árvore e da herbácea frequentemente encontradas em profundidades muito diferentes, extraindo suprimentos distintos dos recursos do solo. Assim, pode-se assumir que plantas de formas de crescimento muito diferentes nunca competem? Nem sempre. Foi observado que algumas herbáceas pere-

nes no sub-bosque florestal florescem apenas quando uma árvore do dossel cai, criando uma clareira. Uma jovem planta pequena, crescendo sob a copa de uma árvore, pode não ter um efeito competitivo mensurável sobre a árvore adulta, mas a sombra desta pode impedir que ela cresça. Se a árvore adulta fosse cortada, a planta jovem aumentaria rapidamente sua altura e biomassa. Porém, os silvicultores também têm verificado que a remoção de plantas do sub-bosque com herbicida pode provocar um grande aumento na taxa de crescimento de árvores adultas, presumivelmente porque há muitas plantas no sub-bosque e, juntas, elas interceptam água ou reduzem os nutrientes disponíveis às árvores. Portanto, ser maior às vezes é uma vantagem, mas nem sempre; a competição entre plantas menores e maiores é, em geral, altamente assimétrica (as plantas maiores têm efeitos muito maiores), mas este também nem sempre é o caso.

Outra complicação para entender os efeitos do tamanho das plantas sobre as interações competitivas é que as maiores podem se tornar suscetíveis a fatores que reduzem sua eficácia competitiva. Por exemplo, uma planta com maior superfície foliar pode perder mais água através da transpiração do que uma similar com menor superfície foliar. Consequentemente, a planta maior pode ser mais afetada durante um período de seca que seus vizinhos menores, aumentando sua probabilidade de morrer ou reduzindo sua eficácia competitiva futura.

### Métodos experimentais para estudar a competição

Os ecólogos têm usado uma série de abordagens em ambientes controlados, jardins e populações naturais para medir os efeitos da competição e, em alguns casos, testar hipóteses em relação a seus efeitos sobre indivíduos, populações ou comunidades. Eles também têm utilizado uma série de métodos para quantificar os resultados desses experimentos (Quadro 10A). É importante compreender como os experimentos são conduzidos e como os dados são apresentados, pois esses fatores podem ter grandes efeitos sobre os resultados.

#### Experimentos em casas de vegetação e jardins

A maioria dos experimentos de competição vegetal tem sido conduzida em casas de vegetação. Tais testes oferecem as vantagens de condições relativamente controladas e manipulações precisas dos fatores de interesse. Entre suas limitações, estão a incerteza na extrapolação de seus resultados para comunidades naturais e vários artefatos de condições de casas de vegetação, incluindo vento e condições de umidade muito diferentes daquelas na natureza. Um artefato potencial importante é o amplo efeito que o crescimento em vasos tem sobre as relações hídricas e a estrutura de raízes da planta. Embora os mesmos tipos de experimentos conduzidos em casas de vegetação e câmaras de crescimento também possam ser realizados em jardins ou em vasos colocados no solo ou acima dele, em jardins ou comunidades naturais, esse procedimento é

adotado com frequência, pois os objetivos de experimentos em casas de vegetação e no campo muitas vezes diferem. Entretanto, não há um limite preciso entre experimentos de casas de vegetação, jardins ou campo. Por exemplo, os avanços técnicos recentes têm ampliado nossas habilidades em manipular vários fatores ambientais em experimentos a campo, desde temperaturas do solo até o CO<sub>2</sub> atmosférico.

Os três delineamentos experimentais básicos são, não raras as vezes, utilizados em experimentos de competição em casas de vegetação: substitutivo (reposição), aditivo e série aditiva (Gibson et al., 1999). Os **delineamentos substitutivos** testam a força relativa da competição intraespecífica *versus* interespecífica por meio da alteração das frequências de dois competidores hipotéticos, ao mesmo tempo em que a densidade total é mantida constante (de Wit, 1960; Harper, 1977). Esses experimentos foram, por algum tempo, a ferramenta mais importante para estudos de competição vegetal, mas têm sido criticados por muitos motivos. Eles são sujeitos a limitações teóricas e estatísticas, sofrem de suposições restritivas e oferecem capacidade limitada para extrapolar seus resultados (Connolly, 1986). Talvez sua maior limitação seja que eles consideram apenas uma densidade total fixa de plantas, tornando impossível determinar as circunstâncias sob as quais seria esperado que cada população crescesse ou declinasse (Inouye e Schaffer, 1981).

Os **delineamentos aditivos** simples manipulam a densidade total dos vizinhos, geralmente por uma gama de densidades, enquanto mantêm constante a densidade da espécie-alvo (habitualmente um único indivíduo). Esses experimentos têm sido equivocados por confundir densidade com proporção de espécies e por também muitas vezes basear suas conclusões em uma única medida de produção final. Porém, eles oferecem uma série de vantagens por considerarem várias questões (Gibson et al., 1999). Por exemplo, Goldberg e Landa (1991; ver Quadro 10A) usaram um delineamento aditivo para comparar efeitos e respostas competitivas com base individual ou por unidade de biomassa.

Vários autores têm discutido as vantagens de delineamentos de **séries aditivas** ou "aditivos completos" (também denominados **experimentos de superfície de resposta**), nos quais as densidades e as frequências são variadas (p. ex., Firbank e Watkinson, 1985; Silvertown e Lovett Doust, 1993). Esses delineamentos oferecem mais informação que os aditivos simples, mas são maiores e complexos, e não têm sido muito utilizados, principalmente por estas razões. A informação ganha nem sempre compensa o esforço adicional e o custo envolvido. Experimentos de competição de múltiplas espécies são igualmente complexos e por vezes realizados.

Algumas outras abordagens experimentais têm sido utilizadas de vez em quando em estudos de competição em casas de vegetação. Experimentos nos quais competições das raízes e das partes aéreas são desvinculadas (Figura 10.9) podem ser úteis na determinação mais precisa das maneiras como os competidores se afetam reciprocamente. Delineamentos em leque foram criados para

## Quadro 10A

### Como a competição é medida e por que isso é importante

O modo como se mede a intensidade de competição afeta a interpretação dos resultados de estudos de competição vegetal. Algumas divergências sobre a natureza da competição entre plantas podem ser reconhecidas por diferenças na maneira como a competição tem sido estudada e medida (Grace, 1991, 1995). A interpretação dos resultados de um experimento de competição depende, até certo ponto, das unidades nas quais os resultados são expressos.

Goldberg e Werner (1983) fizeram uma distinção entre **efeitos competitivos** e **respostas competitivas** de uma planta sobre seus vizinhos. O reconhecimento desses dois componentes distintos de capacidade competitiva de plantas pode ajudar a compreender as maneiras como as plantas interagem. Surpreendentemente, as categorizações de efeitos competitivos e de respostas competitivas pode não ter correlação – uma espécie pode ser um excelente competidor de resposta, mas um pobre competidor de efeito (Goldberg, 1990). Os resultados podem ser calculados com base na área (como a biomassa total por unidade de área), ou por gramas de biomassa dos competidores, ou por indivíduos.

Uma das abordagens mais comuns para quantificar a intensidade competitiva é usar um índice, habitualmente uma razão que padroniza respostas através de espécies e ambientes de modo que elas possam ser comparadas em uma mesma escala. Um dos mais comuns é o **índice de competição relativa** ou intensidade de competição relativa, ICR:

$$ICR = \frac{P_{monocultura} - P_{misto}}{P_{monocultura}}$$

onde  $P_{monocultura}$  e  $P_{misto}$  são as performances vegetais em monocultura (apenas uma espécie) ou em cultivos mistos (com duas ou mais espécies), sendo a performance geralmente quantificada como peso seco ou taxa de crescimento. Um outro índice de performance é o **índice de competição absoluto** ou intensidade de competição absoluta (ICA), que é simplesmente a diferença:

$$ICA = P_{monocultura} - P_{misto}$$

O uso desses dois índices diferentes como medidas dos resultados de um experimento pode conduzir a conclusões muito distintas.

Apesar de sua popularidade para medidas de intensidade competitiva, o ICR tem muitas limitações. As razões expressadas em uma escala aritmética têm propriedades estatísticas fracas e são assimétricas (a alteração do numerador afeta a razão diferentemente da alteração do denominador pela mesma quantidade). A ICA também é suscetível aos problemas conceitual e estatístico. Uma alternativa é usar a **razão em resposta logarítmica** (RRL):

$$RRL = \ln \frac{P_{misto}}{P_{monocultura}}$$

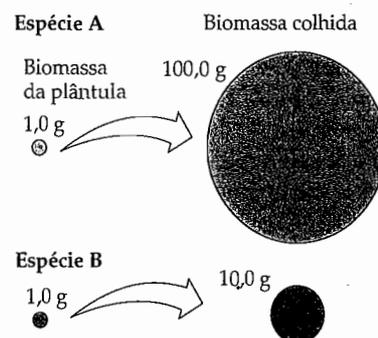
Esse índice tem a vantagem de expressar performance relativa a potencial, assim como o ICR, mas tem propriedades estatísticas melhores, incluindo simetria (Hedges et al., 1999). A RRL é muito similar à diferença nas taxas de crescimento relativas entre monocultura e cultivo misto, se os tamanhos iniciais das plantas são similares ou menores em comparação aos tamanhos finais.

Weigelt e Jolliffe (2003) discutem 50 índices diferentes usados para quantificar a competição vegetal e as considerações para utilizar na seleção e avaliação de um índice. O debate sobre a superioridade de qualquer um dos índices de competição baseia-se na suposição de que um índice pode representar precisamente as características essenciais de uma interação competitiva. Contudo, qualquer índice simplifica a realidade e, portanto, tem limitações inerentes (como acontece com índices que expressam qualquer tipo de relação, desde a diversidade de espécies até a performance da bolsa de valores). Qualquer tentativa para reduzir dados complexos em um único índice sofre pela perda de informação. Além disso, os índices de competição, não realisticamente, assumem respostas lineares à densidade dos vizinhos, e muitos resultados diferentes podem resultar no mesmo índice; tais índices tendem a ser fortemente influenciados pelo ta-

manho inicial da planta (Grace et al., 1992). Uma outra limitação expressiva é que, com a aplicação de tantos índices diferentes, fica difícil interpretar os resultados. Os progressos científicos dependem em parte da padronização, e a compreensão da competição vegetal pode ser impedida pela tremenda proliferação de abordagens e medidas para quantificar a competição.

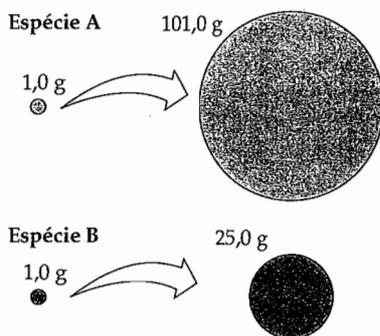
Ao fazer comparações da intensidade de competição através de ambientes ou espécies, uma alternativa para o uso de índices é examinar diagramas das interações e testá-las estatisticamente, comparando o desempenho (por exemplo, biomassa) de maneira direta, sem converter em índices. Melhor ainda seria fazer o acompanhamento temporal do crescimento (ou outra medida de desempenho) das plantas competidoras, seguindo suas trajetórias gráfica e/ou estatisticamente, para determinar como a interação as afeta ao longo do tempo.

Podemos examinar algumas das implicações pelo emprego de diferentes maneiras de medir a competição, usando um exemplo hipotético. Imagine que um ecólogo está estudando duas espécies, A e B, que coocorrem. A espécie A apresenta a maior biomassa em uma área que está sendo estudada, enquanto a B apresenta apenas uma pequena proporção da biomassa. As parcelas são roçadas e as plântulas das duas espécies são cultivadas juntas, em parcelas experimentais. Por parcela, é cultivada uma plântula de cada espécie, cada qual pesando em média 1 grama. Depois de certo tempo, as plantas são colhidas e pesadas, apresentando os seguintes resultados (os números mostrados são as médias por parcela): (colocar as bolas e flechas do esquema)



### Quadro 10A (continuação)

Agora, imagine que um ecólogo deseja testar os efeitos hipotéticos de cada espécie sobre a outra. Plântulas solitárias são cultivadas sem vizinhos, para estimar como seria seu desempenho sem competição. Os resultados foram:



Para prosseguir, calculamos os logaritmos naturais de todos os valores de biomassa ( $\ln 1,0 = 0$ ;  $\ln 10,0 = 2,30$ ;  $\ln 25,0 = 3,22$ ;  $\ln 100,0 = 4,61$ ;  $\ln 101,0 = 4,62$ ). Como seria estimada a magnitude da competição? Primeiro, calculamos a taxa de crescimento relativo (TCR) sobre algum intervalo de tempo para cada espécie como

$$TCR = \ln W_2 - \ln W_1$$

onde,  $W_2$  é o peso seco no final do intervalo de tempo e  $W_1$  é o peso seco no início desse intervalo (Hunt, 1990). (Poderíamos também ter escolhido usar uma taxa de crescimento absoluto como medida de desempenho.) Assim,

$$TCR_{A,mono} = 4,62 - 0 = 4,62$$

$$TCR_{A,misto} = 4,61 - 0 = 4,61$$

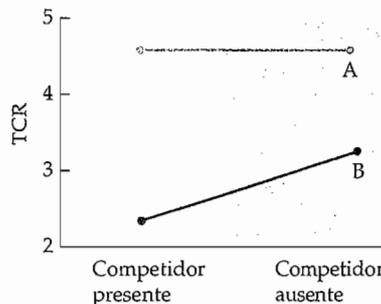
Neste caso, ICR para a intensidade da competição vivenciada pela espécie A, baseada na TCR como a medida de desempenho, é

$$ICR_A = \frac{(4,61 - 4,62)}{4,62} = 0,002$$

Com os mesmos cálculos, a intensidade da competição vivenciada pela espécie B ( $ICR_B$ ) é 0,28, refletindo o grande efeito da espécie A sobre a B

e o efeito muito pequeno da espécie B sobre a A.

Alternativamente, um diagrama de interação usando TCR deveria parecer como este:



Esse gráfico reflete da mesma maneira o efeito muito pequeno de competição sobre a espécie A e o efeito muito maior sobre a B. Uma interação estatisticamente significativa confirmaria que a competição interespecífica tem um efeito maior sobre a B que sobre a A.

Connolly (1987) sugeriu o uso da diferença entre as taxas de crescimento relativo de duas espécies em cultivo misto, para prever a dinâmica da mistura. Tal índice, índice de eficiência relativa (IER), nesse caso é

$$IER = TCR_A - TCR_B = 4,61 - 2,30 = 2,31$$

Grace (1995) sugere que a comparação do IER em cultivo misto e monocultura permite estimar interações competitivas e prever o "ganhador" em cultivo misto. Aqui,  $IER_{mono} = 4,62 - 3,22 = 1,40$ ; o maior valor de IER em cultivo misto indica que a espécie A é competitivamente dominante, sendo previsível que substitua B quando cultivadas juntas.

Se, como é normalmente feito, o ICR for calculado com base na biomassa final em vez da TCR, os resultados seriam

$$ICR_A = \frac{101 - 100}{101} = 0,0099$$

e

$$ICR_B = \frac{25 - 10}{25} = 0,60$$

mostrando menos da diferença entre as duas espécies em resposta à pre-

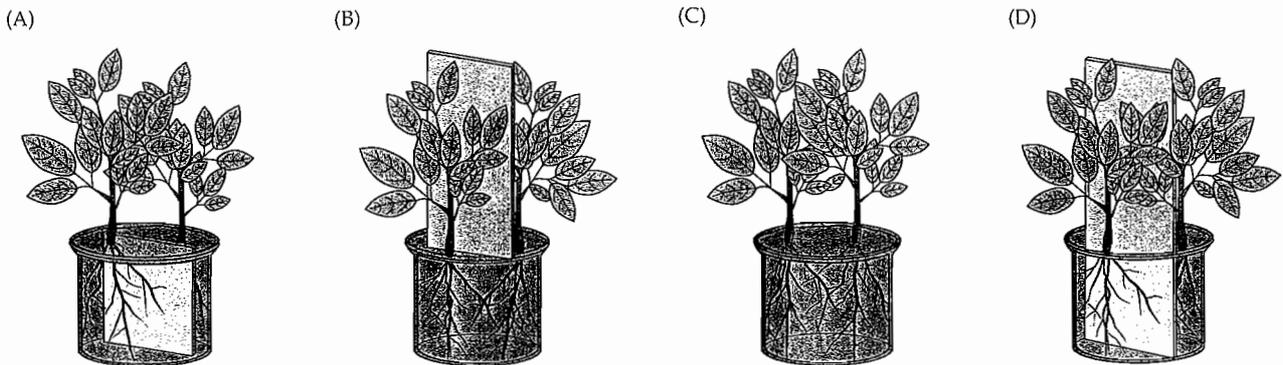
sença de competidores do que quando expressada na base da TCR. Alguém poderia não querer expressar ICR sobre a base de unidade de biomassa; se dividíssemos pela massa do competidor no final do experimento, pareceria que os efeitos competitivos das duas espécies, cada qual sobre a outra, eram muito similares. Medida como razão em resposta logarítmica (RRL), os valores são

$$RRL_A = \ln(101/100) = 0,01$$

$$RRL_B = \ln(25/10) = 0,92$$

Um problema aparece quando as diferenças absolutas e relativas distinguem-se. John Grace (Grace, 1995) dá o exemplo da espécie X alcançando 30 gramas em competição e 40 gramas sozinha, e a Y crescendo até 2,5 gramas em competição e 10 gramas sozinha. A diferença absoluta (biomassa quando sozinha - biomassa em competição) para a espécie X é maior que para a Y, mas o efeito proporcional da competição é maior para a última. Nesses casos, é especialmente importante estar ciente de que efeitos aditivos podem ser diferentes dos proporcionais, e que a ICA avalia os primeiros e a ICR, os últimos.

Um diagrama de interação desenhado a partir da biomassa final (não transformada) enfatizará comparações aditivas e dará resultados similares àqueles da ICA. Um diagrama de interação baseado nas taxas de crescimento relativo enfatizará diferenças proporcionais (assumindo que os tamanhos iniciais eram similares e pouco relativos aos tamanhos finais para ambas as espécies) e, por isso, dará resultados qualitativos similares àqueles da ICR, talvez com alguma informação a mais. A RRL também enfatizará diferenças proporcionais, como o ICR, mas, novamente, tem propriedades estatísticas melhores do que a ICR. Isso pode ser informativo mesmo na execução desses cálculos e diagramas, podendo ser utilizado o exemplo de Grace e serem assumidos vários tamanhos iniciais para as duas espécies.



**Figura 10.9** Um tipo de experimento delineado para separar a competição das raízes da parte aérea, enquanto o volume de solo total é mantido constante. (A) Somente competição da parte aérea (observe a barreira impedindo a interação das raízes). (B) Somente competição das raízes (observe a barreira impedindo a interação de partes aéreas). (C) São permitidas as competições das raízes e das partes aéreas. (D) As barreiras nas raízes e nas partes aéreas são combinadas para impedir interações acima e abaixo do solo.

estudar, de forma eficiente, os efeitos da densidade hexagonal, para testar os efeitos de frequências diferentes de vizinhos; delineamentos hexagonais e em leque testam densidade e frequência simultaneamente. Todos esses delineamentos consistem de plantas dispostas em padrões espaciais precisos para prover dados sobre efeitos da densidade e do espaçamento, e sobre efeitos das proporções entre competições interespecíficas e intraespecíficas. Experimentos assim têm sido criticados por apontarem sérios inconvenientes estatísticos, incluindo falta de independência entre amostras, viés estatístico e outras limitações (Gibson et al., 1999).

Jessica Gurevitch e seus estudantes (1990) compararam a intensidade da competição intra e interespecífica, por meio da quantificação da performance de plantas individuais que cresciam sozinhas (sem competição), com um número variado de vizinhos intraespecíficos ou com um número variado de competidores interespecíficos. Os efeitos da competição intraespecífica e interespecífica foram estimados a partir da redução no crescimento das plantas com vizinhos em comparação àquelas sem vizinhos. Nenhum índice foi calculado; em vez disso, o crescimento com ou sem vizinhos foi diretamente comparado. Os pesquisadores argumentaram que isso foi mais informativo para avaliar as respostas das plantas aos competidores, pela comparação das performances em competição intra-específica ou interespecífica com a performance na ausência de competição. Em uma abordagem mais convencional, a performance sem competidores não é medida (ver Quadro 10A) e os desempenhos em competições intra e interespecífica são estimados utilizando-se um índice como o ICR, calculando uma contra a outra em uma única razão. De acordo com Gurevitch e coautores, os efeitos dessas competições são, portanto, confundidos em tais experimentos.

Um experimento de jardim criativo e incomum foi conduzido por Deborah Goldberg e seus colaboradores

sobre os efeitos da densidade em comunidades anuais de deserto em Israel (Goldberg et al., 2001). Eles coletaram bancos de sementes de dunas arenosas em áreas que diferiam em precipitação, produtividade e diversidade. Eles puderam incluir comunidades inteiras de plantas anuais em suas amostras de banco de sementes, peneirando a areia para coletar todas as sementes. Após, as amostras de toda a comunidade de plantas, representadas pelas sementes, foram cultivadas em densidades diferentes em um jardim seminatural montado. Os pesquisadores constataram efeitos robustos da densidade na emergência de plântulas, na sobrevivência até o final da estação de crescimento e no tamanho final das plantas. Entretanto, seus efeitos diferiram em cada um desses estágios da história de vida. Influência maior da densidade foram seus efeitos negativos na emergência de plântulas (germinação e sobrevivência muito breve). A densidade teve um efeito fraco, mas positivo, na sobrevivência, com menor chance nas parcelas de menor densidade (exploraremos algumas possíveis razões para tal resultado quando discutirmos a facilitação, mais adiante, neste capítulo). Ela teve um efeito negativo no tamanho final médio das plantas, embora ele não fosse tão forte ou tão consistente quanto o efeito negativo na emergência. Essa pesquisa salienta a importância do estudo dos efeitos da competição em mais de um estágio da história de vida.

### *Experimentos de campo*

A competição tem sido amplamente estudada em experimentos de campo (revisado por Goldberg e Barton, 1992). A maioria dos experimentos de competição vegetal em comunidades naturais tem se preocupado com questões simples, que consideram se vizinhos afetam a biomassa, o crescimento ou algum outro componente de desempenho em uma única situação em um período particular; apenas alguns estudos têm abordado questões mais complexas. Ainda não sabemos se as espécies mais abundantes de uma comunidade são, em geral, aquelas competitivamente superiores, porque temos poucos dados que apontam para essa questão, apesar da sua importância central na compreensão do papel da competição na estrutura de comunidades.

O delineamento experimental mais comum em comunidades naturais envolve a retirada de todos ou alguns vizinhos de um indivíduo-alvo (Goldberg e Schei-

ner, 2001). As remoções de espécies diferentes ou grupos funcionais diferentes (p. ex., vizinhos lenhosos *versus* não-lenhosos) podem ser comparadas. Embora não haja razão pela qual as densidades de vizinhos não possam ser aumentadas em vez de reduzidas, esse procedimento raramente tem sido adotado em experimentos de competição vegetal, ainda que pudesse produzir resultados interessantes.

Outros experimentos manipulam a abundância de espécies-alvo ao longo de gradientes naturais de produtividade ou densidade de vizinhos, habitualmente por transplante de indivíduos em vegetação nativa. Em geral, apenas o crescimento de plantas adultas é medido em tais experimentos, embora alguns estudos tenham examinado respostas populacionais. A adição de sementes e a retirada de adultos foram utilizadas por Norma Fowler (1995), por exemplo, no exame da dependência da densidade de respostas demográficas em duas gramíneas perenes, *Bouteloua rigidiseta* e *Aristida longiseta*, no Texas. Ela constatou que a dependência da densidade de parâmetros demográficos para *B. rigidiseta* e *A. longiseta* foi fraca – a competição foi muito menos importante que outros fatores para a regulação populacional nessas espécies. Em outras abordagens experimentais, as espécies-alvo podem ser transplantadas para dentro de comunidades que diferem em composição florística em vez de produtividade ou densidade. Mais adiante, neste capítulo, retornaremos a esses experimentos de campo sobre competição, ao considerarmos as evidências dos efeitos da competição sobre a composição de comunidades e a coexistência de espécies na natureza.

Uma abordagem duradoura para estudar os efeitos da competição em florestas tem sido a de manipular a competição acima e abaixo da superfície do solo separadamente, pela criação de clareiras no dossel por meio do corte de árvores inteiras ou de ramos grandes, e pela abertura de trincheiras para impedir a competição de raízes (Coomes e Grubb, 2000). Abertura de trincheiras envolve cortes no solo em profundidades padronizadas (frequentemente cerca de 50 cm, mas às vezes mais profundos) ao redor de pequenas parcelas, para desfazer conexões de raízes com árvores e arbustos fora da parcela. As trincheiras são geralmente utilizadas em parcelas bem-definidas, onde o crescimento e a sobrevivência de plântulas são comparados com as mesmas medidas em parcelas sem trincheiras. Algumas vezes, o solo é removido das trincheiras e são colocadas barreiras (plástico, lâminas de metal, etc.) no local, para impedir o rebrote de raízes. Por exemplo, Ignacio Barberis e Edmund Tanner (2005) associaram a criação de clareiras com a abertura de trincheiras em uma floresta tropical semidecidual no Panamá, para estimar os efeitos da competição acima e abaixo do solo sobre plântulas de arbóreas cultivadas experimentalmente. Eles constataram que as clareiras aumentam bastante o crescimento das plântulas de quatro espécies arbóreas estudadas, mas que o emprego de trincheiras resultou em aumentos acentuados no crescimento apenas nas clareiras – isto é, as plântulas não responderam ao uso de trincheiras quando estavam sombreadas por um dossel (uma das quatro espécies não teve qualquer resposta ao uso de trincheiras).

## Da competição interespecífica para a alelopatia e a facilitação

Além de competirem por recursos, as plantas podem interagir em uma ampla gama de maneiras. Começaremos esta seção examinando várias teorias sobre o que torna as plantas competidores inferiores ou superiores sob diferentes condições. Após, consideraremos as circunstâncias gerais que provavelmente tornam os resultados da competição mais ou menos importantes do que outros fatores ambientais na determinação da coexistência de espécies. Um tipo particular de interação negativa, a alelopatia – “guerra química” entre plantas – tem sido tema de muitos estudos e muitas controvérsias. Variadas interações positivas entre plantas, conhecidas coletivamente como facilitação, podem também influenciar tanto a aptidão individual como a estrutura da comunidade. Por fim, focalizaremos as evidências da alelopatia e a facilitação, bem como os sistemas nos quais elas têm sido estudadas.

### Compensações (trade-offs) e estratégias

Por muitos anos, os ecólogos têm tentado identificar **estratégias vegetais**: conjuntos característicos de atributos que teriam mais sucesso em certos ambientes ou sob circunstâncias especiais. No Capítulo 8, já nos deparamos com os conceitos de *trade-offs* e estratégias no contexto de atributos de história de vida. A definição de estratégias úteis, via de regra, tem sido difícil, mas a ideia básica de estratégias continua aparecendo sob várias formas em ecologia vegetal e tem amplo apelo intuitivo (revisado por Grover, 1997). Esses conceitos também são relevantes para fazer previsões sobre interações competitivas e suas consequências. Certos atributos em geral melhoram os competidores ou há *trade-offs* que tornam alguns atributos vantajosos em certos tipos de situações competitivas, mas apontam uma desvantagem em outros? Essa é ainda uma outra área onde as previsões feitas por diferentes ecólogos têm uma longa história de nítidas divergências.

No início do século passado, John Weaver e Frederic Clements (1929) observaram que, em pradarias, gramíneas mais altas tinham uma vantagem competitiva. Alguns pesquisadores atuais também têm concluído que a altura de plantas, pelo menos em comunidades de herbáceas perenes, está geralmente associada à dominância competitiva (Keddy, 2001). Porém, atributos que conferem uma vantagem para indivíduos ou espécies que competem por luz podem não necessariamente ser vantajosos na competição por outros recursos, como é o caso dos nutrientes do solo.

Expandindo ideias primeiramente desenvolvidas por Robert MacArthur (1972), David Tilman e outros têm expressado pontos de vista sobre estratégias competitivas. Eles assumiram que há atributos vegetais que concedem uma vantagem competitiva, mas que tais são vantajosos apenas sob certas condições ou em certos ambientes. Esses atributos também têm vários custos. Em qualquer ambiente, eles conjecturaram que os melhores competidores sob as condições existentes serão dominantes. Por exemplo, plantas altas que sombreiam vizi-

nhos são competidores superiores por luz e devem ser competitivamente superiores em comunidades férteis, de alta produtividade. Em comunidades sobre solos inférteis, com baixa produtividade, os competidores superiores por nitrogênio devem ser as espécies dominantes (Tilman, 1988). De acordo com essa teoria, a capacidade competitiva superior em solos inférteis depende da capacidade de reduzir os nutrientes do solo para um nível abaixo daquele que competidores podem existir e persistir naquele nível baixo de nutrientes.

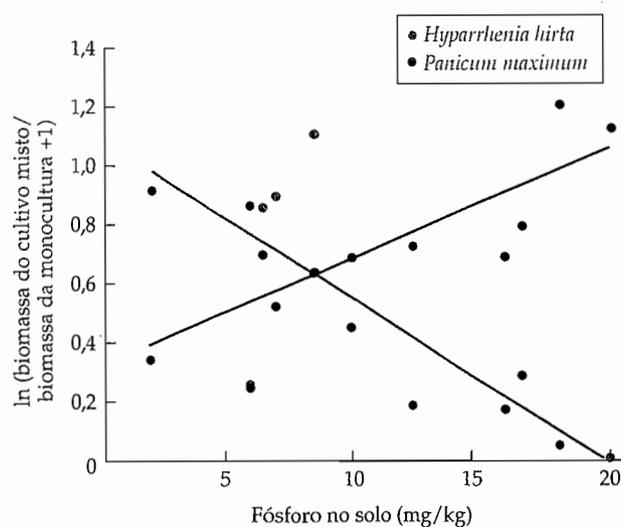
Por outro lado, J. Philip Grime (1977) e outros têm argumentado que certos atributos, especialmente aqueles que conferem taxas de crescimento rápido sob condições favoráveis, são sempre associados à superioridade competitiva. Em ambientes favoráveis, de alta produtividade, esses competidores superiores sempre dominarão. Em ambientes desfavoráveis, com baixa produtividade, a capacidade competitiva não será vantajosa; em vez disso, características que conferem tolerância ao estresse, como folhas de vida longa com tempos médios de residência altos para nutrientes (ver Capítulos 4 e 14), determinarão a dominância e persistência de espécies (tema discutido em maior profundidade no Capítulo 8). Em habitats perturbados, outros atributos, como a capacidade de dispersão, serão favorecidos. As teorias de Tilman e Grime fazem previsões nitidamente diferentes, em especial em relação aos atributos que são mais consistentes com o sucesso em ambientes pobres nutricionalmente, com baixa produtividade: capacidade competitiva para reduzir os nutrientes do solo a níveis abaixo dos quais os competidores não conseguem sobreviver e persistir naqueles níveis baixos (Tilman), ou características, como as altas taxas de retenção de nutrientes nas folhas que resultam em tolerância a condições desfavoráveis, em vez do sucesso em interações competitivas (Grime). Nos Capítulos 4 e 14, discutimos alguns dos dados sobre adaptações contrastantes a habitats com baixa e alta fertilidade do solo e suas consequências em nível de ecossistemas.

Paul Keddy e colaboradores (Keddy et al., 1998) realizaram um grande experimento de jardim com espécies de terras úmidas canadenses, para testar a hipótese de correlação entre atributos de plantas com efeitos competitivos relativos (de cada espécie sobre outra com a qual ela estava competindo) e respostas competitivas (a competição vinda da outra espécie) (ver Quadro 10A). O efeito competitivo de uma espécie aumentou à medida que sua taxa de crescimento relativo aumentava. As respostas competitivas de espécies não foram relacionadas nem com a taxa de crescimento nem com efeitos competitivos, mas similares ao longo de uma gama de comunidades muito diferentes; isto é, a resposta de espécies foi consistente mesmo quando seus vizinhos foram muito diferentes. Esses resultados sugerem que espécies mais altas e de crescimento mais rápido têm efeitos competitivos superiores sobre vizinhos. Entretanto, um experimento em ecologia, mesmo bem feito, nem sempre pode resolver uma controvérsia. Permanece a dúvida em quão generalizados são tais resultados: não sabemos se

essas conclusões valem para outros sistemas herbáceos de clima temperado ou se se mantêm em diferentes tipos de comunidades vegetais.

Em um teste de questões similares em Kwa-Zulu Natal, África do Sul, Richard Fynn e colaboradores (Fynn et al., 2005) compararam estratégias e capacidades competitivas de cinco espécies de gramíneas perenes. Essas gramíneas são comumente encontradas em sítios que diferem muito quanto à fertilidade do solo (assim como em outros fatores, como pastejo e fogo). Em uma comparação de duas dessas espécies conjeturadas como dominantes competitivos em solos de diferentes fertilidades, os pesquisadores encontraram uma inversão de superioridade competitiva em solos com baixos e altos níveis de fósforo. *Panicum maximum* (capim-guiné, Poaceae), uma gramínea alta de folhas largas, encontrada na natureza sobre solos férteis, foi competitivamente dominante em unidades experimentais com altos níveis de fósforo, quando crescia com *Hyparrhenia hirta* (grama coltagem, Poaceae), uma espécie alta de folhas estreitas, de solos inférteis (Figura 10.10). Entretanto, *H. hirta* foi o competidor superior, quando as duas espécies foram cultivadas juntas em unidades experimentais com muito pouco fósforo. (Incidentalmente, essas duas espécies de gramíneas são altamente invasoras em outros continentes e ilhas onde não são nativas; ver Capítulo 21).

O estudo de Fynn et al. (2005), portanto, oferece evidências para sustentar as previsões de Tilman, de que espécies diferentes deveriam ser competitivamente superiores em ambientes variados. Por outro lado, ele contrasta com os resultados de Keddy et al. (1998) para espécies de



**Figura 10.10** Razão da biomassa em competição intraespecífica para *Panicum maximum* (círculos vermelhos) e para *Hyparrhenia hirta* (círculos azuis), em solos com níveis de fósforo variando de valores muito baixos até mais elevados. No nível mais baixo de fósforo, *H. hirta* funciona relativamente melhor em comparação com *P. maximum*, e o oposto ocorre nos níveis mais elevados de fósforo (ver texto) (segundo Fynn et al., 2005).

terras úmidas canadenses, em que as mesmas espécies foram competitivamente dominantes sob uma ampla gama de condições ambientais. Contudo, deveríamos interpretar esses resultados com cautela. Os resultados do estudo com gramíneas da África do Sul de Finn et al., sob outras condições edáficas e para outros pares de espécies, foram muito menos consistentes, de modo que a generalização dos seus resultados pode ser limitada. A partir desses e outros estudos, ainda não está claro se há relações consistentes entre a capacidade competitiva, a fertilidade do solo e as estratégias vegetais, e nem se os padrões observados se mantêm para vários tipos diferentes de comunidades vegetais ou apenas para as comunidades de herbáceas perenes nas quais essas relações têm sido mais comumente testadas.

As alocações relativas para as raízes, os órgãos fotossintéticos, os caules e os órgãos reprodutivos são características que podem afetar as capacidades competitivas das plantas. A arquitetura da parte aérea exerce um grande efeito sobre o sombreamento dos vizinhos. A estrutura das raízes e sua distribuição no solo (incluindo a extensão lateral, a profundidade e o grau que elas preenchem do espaço) afetam a absorção de água e nutrientes, em relação à capacidade dos vizinhos em acessar esses recursos. As alocações relativas para estruturas não-lenhosas *versus* lenhosas e para estruturas perenes capazes de regeneração *versus* tecidos fotossintéticos ou reprodutivos também afetam as interações competitivas. Entretanto, é difícil fazer generalizações sobre como estratégias de alocação diferentes afetam os resultados da competição, porque suas consequências diferem para combinações diferentes de espécies e para ambientes distintos.

Pesquisas de Mark Westoby e colaboradores (Westoby, 1998; Westoby et al., 2002) têm tentado superar as objeções a esquemas estratégicos anteriores, por meio da proposição de planos objetivos e amplamente aplicáveis que possam ser utilizados para fazer comparações de espécies e comunidades vegetais mundo afora. Os esquemas estratégicos de Westoby são baseados na suposição de que há *trade-offs* ao longo de um número pequeno de eixos que definem atributos principais, facilmente quantificados, como área foliar específica, tempo de vida foliar, tamanho foliar, tamanho de ramos, altura do dossel, massa e número de sementes. Seu objetivo em desenvolver esses esquemas é similar ao das pessoas que buscam definir grupos funcionais de plantas (ver Quadro 9A): reduzindo a vasta diversidade de plantas terrestres a categorias conceituais, de modo que as plantas possam ser agrupadas de tal modo que se possa propor hipóteses testáveis e fazer previsões. Se a ecologia de cada espécie vegetal precisar ser descrita individualmente, seriam obtidos efetivamente progressos apenas muito limitados na compreensão da ecologia de qualquer unidade com múltiplas espécies, de comunidades vegetais e ecossistemas a biomas. Apesar dos resultados iniciais do trabalho desse grupo de pesquisa serem promissores, ainda não está claro se o objetivo é atingível.

### *Hierarquias competitivas*

As opiniões diferentes a respeito da natureza de *trade-offs* e estratégias estão relacionadas a opiniões diferentes sobre a capacidade competitiva ser uma característica fixa de espécies vegetais ou variar de acordo com o ambiente onde vivem e com as outras espécies com as quais estão interagindo. Existem hierarquias competitivas consistentes entre espécies vegetais? Algumas são sempre competitivamente superiores e a ordem das hierarquicamente subordinadas é relativamente fixa? Essa visão está incluída nas ideias de Grime (1977), discutidas anteriormente. Alternativamente, segundo outros autores, a regra geral para as interações entre espécies em comunidades vegetais é que a dominância nas interações competitivas varia com as condições ambientais.

O debate sobre hierarquias competitivas é importante, porque toca em questões relacionadas à estrutura básica das comunidades vegetais. Se hierarquias competitivas consistentes ocorressem como uma regra geral, os ecólogos seriam capazes de prever as capacidades competitivas de espécies vegetais com base nos seus atributos, como a forma de crescimento e o tamanho (Herben e Krahulec, 1990; Shipley e Keddy, 1994). As explicações da diversidade de espécies necessitariam, então, compreender os fatores que impedem a exclusão competitiva, como perturbações (ver Capítulo 12).

Uma visão contrária é que a dominância competitiva varia entre ambientes. Se este for o caso, a composição de comunidades deveria ser determinada por um balanço entre dispersão, especiação e extinção (MacArthur e Wilson, 1967) ou pela distribuição de recursos, assumindo que as espécies diferem em suas vantagens competitivas ao competirem por recursos diferentes (Vandermeer, 1969). Os modelos que incorporam essa perspectiva, portanto, dependem da suposição de que hierarquias competitivas consistentes não ocorrem em todos os ambientes. Se a dominância competitiva se modifica em tipos de comunidades diferentes (como esses modelos preveem), uma compreensão da estrutura comunitária necessitaria de estudos sobre como diferem os nichos das espécies e como a história de vida ou outros *trade-offs* permitem uma existência estável.

Connolly (1997) destacou que a maioria dos dados que sustentam a existência de hierarquias competitivas é baseada em experimentos substitutivos de duas espécies (descritos anteriormente), os quais, segundo ele, são tendenciosos. A extrapolação dos resultados desses experimentos de casas de vegetação (sejam eles tendenciosos ou não) para comunidades vegetais naturais é limitada. Precisamos ter mais informações, em especial de experimentos de campo, antes de chegar a conclusões, como a da existência generalizada de hierarquias competitivas na natureza. Infelizmente, ao mesmo tempo em que há centenas de estudos de campo sobre competição vegetal, poucos têm tratado dessa discussão. Portanto, os dados sobre tal questão são ainda muito limitados, não permitindo chegar a qualquer conclusão confiável (Goldberg e Barton, 1992).

### Alelopatia

As plantas afetam quimicamente seu ambiente de várias maneiras, alterando o balanço de nutrientes no solo, acidificando a rizosfera (ver Capítulo 4), secretando materiais e liberando partes. Tem sido sugerido que uma maneira de as plantas alterarem seu ambiente para obter vantagem sobre competidores é empregar uma "guerra química" com seus vizinhos, liberando toxinas que reduzem o crescimento de plantas adjacentes ou até mesmo matando-as. Tal fenômeno, denominado **alelopatia**, poderia ser uma maneira de as plantas garantirem acesso incontestável aos recursos. Isso é análogo à "competição por interferência" entre animais. Supõe-se que **aleloquímicos** são liberados de várias formas, incluindo exudatos de raízes e substâncias químicas lixiviadas pela água da chuva ou volatilizadas de tecidos vegetais vivos ou mortos. Muita pesquisa tem sido feita sobre alelopatia, objetivando caracterizar alguns desses compostos e seus modos de ação. Além disso, várias tentativas buscam explicar padrões observados em comunidades – como exclusão competitiva, correlação espacial negativa entre espécies (onde as localizações de indivíduos estão negativamente associadas a outro), dominância na comunidade e invasões rápidas – como consequência, pelo menos em parte, de alelopatia.

Todavia, nenhum desses padrões ecológicos tem sido conclusivamente ligado à alelopatia em experimentos de campo. As tentativas para explicar os padrões ecológicos observados em termos de alelopatia têm gerado grandes controvérsias ao longo de muitas décadas. Na atualidade, a maioria dos ecólogos vegetais usa o termo "alelopatia" para indicar os efeitos tóxicos diretos de compostos químicos liberados sobre plantas vizinhas (Harper, 1977; Inderjit e Callaway, 2003), mas o termo tem sido igualmente empregado para incluir efeitos indiretos, como efeitos de materiais excretados de plantas sobre micróbios do solo, que, por sua vez, afetam negativamente outras espécies vegetais. Os primeiros autores (p. ex., Rice, 1974) usavam o termo "alelopatia" para referir tanto efeitos positivos como negativos, quer diretos ou indiretos. Não há dúvidas de que as plantas podem exercer efeitos importantes sobre a química de seus ambientes; em vez disso, o que tem sido veementemente debatido é o grau de magnitude em que a alelopatia no sentido estrito (espécies vegetais produzindo compostos que têm efeitos tóxicos diretos sobre outras plantas) é responsável por causar padrões ecológicos na natureza.

Demonstrar a existência de alelopatia, muito menos sua importância, envolve muitos problemas práticos sérios. É difícil separar de forma conclusiva os efeitos de substâncias químicas supostamente alelopáticas de efeitos de outros fatores que afetam o desempenho e a distribuição de vizinhos, em especial competição por recursos e herbivoria; em qualquer evento, esses fatores não necessariamente agem separados na natureza (Inderjit e del Moral, 1997). Da mesma forma, é difícil detectar esses compostos no campo e determinar se eles são naturalmente liberados em quantidades suficientes para prejudicar plantas vizinhas. Para complicar ainda mais a situação, os compostos

liberados pela planta podem ou não ser nocivos a elas próprias; é possível que seus produtos de degradação sejam os agentes efetivos. Não há dúvida de que muitas plantas contêm substâncias tóxicas que podem prejudicar outras quando extraídas e aplicadas naquelas plantas, mas esses compostos podem estar servindo estrita ou principalmente em funções anti-herbivoria, antibacteriana ou antifúngica. Para dificultar, alguns compostos vegetais podem estimular o crescimento microbiano, o qual pode reduzir a disponibilidade de oxigênio no solo e indiretamente prejudicar as raízes de outras plantas. Por fim, deve-se ser capaz de explicar como as plantas evitam a autotoxicidade: prejudicando a si mesmas, assim como a seus vizinhos.

Uma pesquisa inicial sobre alelopatia foi motivada pela observação de que, no chaparral da Califórnia (um ecossistema dominado por arbustos, encontrado em climas mediterrâneos; ver Capítulo 18), manchas de solo descoberto frequentemente circundam arbustos de certas espécies. Já as plantas herbáceas são abundantes justamente fora dessas áreas de solo descoberto que circundam os arbustos. Esses, especialmente *Salvia leucochylla* (sálvia púrpura, Lamiaceae) e *Artemisia californica* (artemísia californiana, Asteraceae) têm aroma pungente, indicando a liberação de substâncias químicas voláteis para o ambiente. No início da década de 1960, Cornelius H. Muller e seus colaboradores acreditavam que tinham encontrado evidências de alelopatia nessas duas espécies (Muller e Muller, 1964; Muller, 1969). Subsequentemente, eles atribuíram vários outros fenômenos ecológicos do chaparral à alelopatia.

Entretanto, em um experimento que testou as afirmações de Muller, Bruce Bartholomew (1970) encontrou uma explicação alternativa surpreendente para a ausência de plantas sob os arbustos supostamente alelopáticos. Bartholomew pôs pequenas cercas de arame nas áreas de solo descoberto sob os arbustos do chaparral para excluir pequenos mamíferos herbívoros. Dentro das cercas, apareceu um crescimento viçoso de plantas herbáceas. Aparentemente, os animais passavam mais tempo forrageando sob a cobertura dos arbustos, buscando proteção de predadores (em especial aves). Bartholomew concluiu que as zonas de solo descoberto foram criadas principalmente por herbívoros. Outros pesquisadores também levantaram questões técnicas e conceituais sobre a demonstração de alelopatia e sua importância na natureza nas décadas de 1970 e 1980 (p. ex., Harper, 1977; Newman, 1978; Stowe, 1979; Stowe e Wade, 1979). Cerca de uma década mais tarde, Jon Keeley e seus estudantes (Keeley et al., 1985) conduziram estudos adicionais sobre inibição alelopática no chaparral, tentando superar várias das limitações e críticas que afetaram o trabalho de Muller (por exemplo, avaliando os efeitos das supostas substâncias químicas sobre espécies cultivadas, como plântulas de pepino). Seus experimentos demonstraram que, das 22 espécies nativas testadas, 2 foram inibidas pela lixiviação das substâncias químicas supostamente alelopáticas, 11 não foram afetadas e plântulas de outras 9 espécies, na verdade, se beneficiaram das substâncias químicas. Keeley e seus coautores também constataram que o fogo foi de extrema impor-

tância nesse sistema, provendo o sinal inicial para a germinação de sementes de plantas herbáceas nativas. Essa longa e interessante saga dos processos da ciência em uma área controversa, incluindo o papel de personalidades científicas, é discutida com detalhes por Halsey (2004).

Uma outra área de pesquisas sobre alelopatia durante as décadas de 1960 e 1970 foi baseada na sugestão de que gramíneas dominantes poderiam inibir a sucessão para vegetação lenhosa por várias décadas, devido a interações alelopáticas com micro-organismos do solo (Rice, 1974). Essa pesquisa foi objeto de muitas das mesmas críticas metodológicas feitas a Muller.

Mais recentemente, dois pesquisadores bem conhecidos em alelopatia, Inderjit e Ragan Callaway (2003), dedicaram-se diretamente a vários desses problemas metodológicos. Eles argumentaram que demonstrar convincentemente a alelopatia requer a determinação das taxas de concentração e a liberação dos supostos aleloquímicos, ambas seguidas de experimentos em que apenas as concentrações desses compostos são manipuladas. Além disso, argumentaram que os experimentos precisam ser delineados para distinguir entre efeitos químicos tóxicos de um lado e efeitos microbianos ou em recursos de outro. Eles também destacaram a necessidade de ligação direta entre observações laboratoriais e em casas de vegetação com padrões no campo, enfatizando a importância de manipulações de efeitos químicos em escalas amplas. Essas ideias provavelmente ajudam a trazer rigor e clareza para este problema "obscuro" (Callaway e Ridenour, 2004).

Callaway e colaboradores formularam uma hipótese sobre a alelopatia como a principal causa de sucesso de duas importantes ervas daninhas invasoras nas pastagens norte-americanas. *Centaurea diffusa* (centáurea difusa, Asteraceae) e *Centaurea maculosa* (centáurea manchada; Figura 10.11), nativas da Europa e Ásia Menor, atualmente infestam milhões de hectares nos EUA. De cada uma dessas espécies foram isolados compostos encontrados em concentrações substanciais nos solos das pastagens que elas têm invadido e parecem não ter outra fonte (Callaway e Aschehoug, 2000; Bais et al., 2003). Em estudos laboratoriais usando as mesmas amplitudes de concentração demonstradas nos solos de pastagens invadidas, tais compostos têm efeitos tóxicos sobre plantas nativas das pastagens norte-americanas. Também se acredita que os compostos em questão promovem a absorção de nutrientes por *Centaurea*. Em uma interessante guinada da história,



Figura 10.11 *Centaurea maculosa* (a espécie com flores rosa-púrpura cobrindo o primeiro plano da encosta), uma invasora amplamente difundida nas pastagens do oeste da América do Norte. (fotografia cedida por G. C. Thelen.)

esses aleloquímicos têm efeitos apenas leves sobre plantas da Eurásia, das regiões onde as espécies de *Centaurea* são nativas (Vivanco et al., 2004), e as próprias plantas de *Centaurea* não são afetadas por esses compostos. Vivanco e coautores sugeriram que essas observações podem refletir adaptações evolutivas para tolerar esses compostos em ambientes nativos, mas ainda não em novos.

O caso da alelopatia como principal mecanismo para o sucesso da invasão de espécies de *Centaurea* no oeste da América do Norte ainda não está fechado. Um estudo recente de Amy Blair e coautores (Blair et al., 2005), usando uma nova técnica de análise para os compostos descritos para *C. maculosa*, não encontrou nenhuma quantidade mensurável dos compostos em solos invadidos pela centáurea, além de encontrar apenas um leve aumento na mortalidade em uma das espécies nativas, previamente relatada por sofrer 100% de mortalidade. Katharine Suding e coautores (Suding et al., 2004) estudaram competição e disponibilidade de recursos em um local fortemente invadido no Colorado, onde examinaram as respostas e os efeitos competitivos de *C. diffusa* e de três outras espécies, por meio da manipulação local de disponibilidade de nutrientes e densidade de plantas. Os autores verificaram que *C. diffusa* foi mais capaz de tolerar a competição que as outras três espécies estudadas, mas houve pouco efeito espécie-específico sobre o crescimento ou a sobrevivência de seus competidores. Por outro lado, seus experimentos não tentaram remover possíveis efeitos persistentes dos

aleloquímicos remanescentes após a retirada das plantas, de modo que o estudo não testou diretamente a hipótese de alelopatia.

Vários estudos experimentais (Zabinski et al., 2002; Walling e Zabinski, 2004; Mummey et al., 2005) têm demonstrado que, onde é invasora, *C. maculosa* tem mais conexões micorrízicas do que as espécies nativas, e que tais conexões melhoram substancialmente sua capacidade em absorver fósforo, em detrimento das plantas vizinhas. Nesses experimentos, a *C. maculosa* e as espécies competidoras foram cultivadas em vasos, com uma rede fina separando as raízes das plantas de espécies diferentes, mas permitindo conexões micorrízicas entre elas (ver Facilitação, a seguir), ou com membranas que separam raízes e micorrizas. A *C. maculosa* cresceu mais e teve conteúdo mais alto de fósforo quando as conexões com micorrizas foram permitidas, porém as espécies nativas cultivadas com *C. maculosa* não tiveram qualquer crescimento extra na presença de micorrizas. É possível que o poder invasor de *C. maculosa* seja, ao menos em parte, devido à sua capacidade superior de usar a simbiose com micorrizas para obter fósforo. Esse mecanismo e a alelopatia não são necessariamente excludentes.

O que podemos concluir? Tem sido difícil demonstrar que a alelopatia exerça efeitos importantes na estruturação de interações de espécies na natureza (Inderjit e Callaway, 2003) e, apesar de esforços consideráveis, em experimentos de campo a alelopatia jamais foi demonstrada de modo inequívoco como sendo a causa de um padrão da comunidade. Serão muito valiosos novos estudos rigorosos de campo sobre efeitos da alelopatia em *C. maculosa* e outras espécies.

A questão mais relevante, entretanto, não é se a "alelopatia ocorre" ou mesmo se a "alelopatia explica padrões vistos em comunidades naturais". Considerando o número de espécies vegetais e o número de compostos que cada uma produz, não seria surpresa se alguns deles tivessem efeitos tóxicos sobre vizinhos ou mesmo se alguns desses efeitos tóxicos algumas vezes resultassem em padrões alterados de comunidades. O que precisamos saber é se aqueles efeitos são especialmente comuns, em relação aos de outros fatores (incluindo outras interações bióticas), na estruturação das comunidades. No contexto mais amplo, necessitamos perguntar (Inderjit e Weiner, 2001) "como as plantas mudam seus ambientes edáficos e como essas mudanças afetam suas interações tanto com indivíduos da mesma espécie como com competidores". Essa é uma questão amplamente desafiadora para futuros pesquisadores.

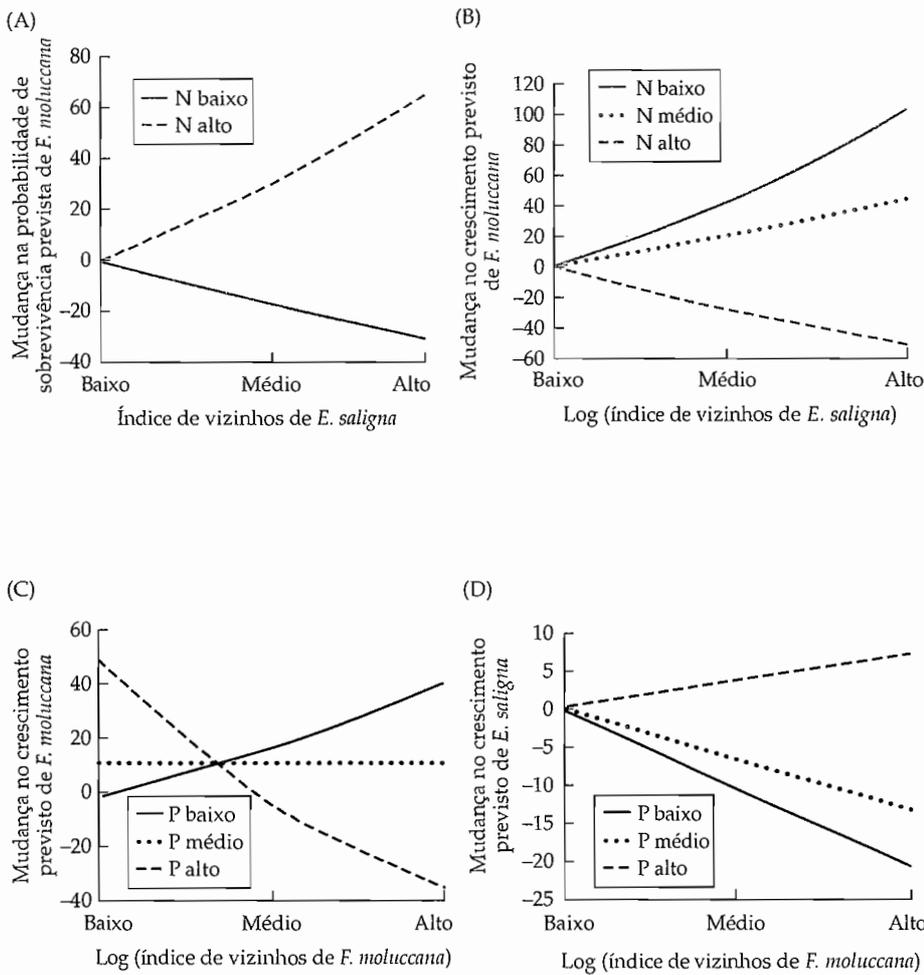
### Facilitação

As plantas podem ter efeitos tanto positivos quanto negativos sobre vizinhos. Às vezes, os efeitos dos vizinhos são positivos por um tempo e tornam-se negativos em estágios posteriores da vida da planta. Os efeitos negativos e positivos podem até ocorrer simultaneamente; por exemplo, vizinhos podem aumentar a sobrevivência, mas diminuir

o crescimento. Os ecólogos teóricos têm sido criticados por focalizar em demasia a competição entre plantas, ignorando facilitação – interações positivas entre espécies. Mark Bertness e Ragan Callaway (Bertness e Callaway, 1994) previram que interações positivas deveriam ser particularmente comuns sob condições de elevado estresse abiótico ou níveis altos de herbivoria. Sob condições em que o ambiente físico é favorável para o crescimento e há pouca herbivoria, eles previram que interações competitivas deveriam ser importantes na estruturação de comunidades. Desde que essas previsões foram feitas, muitas pessoas têm estudado interações positivas entre uma grande variedade de plantas em um amplo conjunto de comunidades, embora nenhuma concordância ainda tenha sido alcançada sobre o papel geral das interações de facilitação em relação à competição ou à herbivoria.

Os efeitos de vizinhos podem certamente diferir, dependendo de outros aspectos do ambiente. Suzanne Boyden e colegas (Boyden et al., 2005) estudaram as interações entre duas plantações de espécies arbóreas no Havaí. Eles constataram que, quanto ao crescimento e à sobrevivência, as árvores apresentam efeitos recíprocos complexos, variando desde intensamente competitivos até intensamente facilitativos, dependendo do N e do P no solo (Figura 10.12A-D). A sobrevivência de *Falcataria moluccana* (albizia molucana, Fabaceae), uma árvore fixadora de N, aumentou pela vizinhança de *Eucalyptus saligna* (eucalipto de Sydney, Myrtaceae) em solos com teor alto de N, mas os efeitos competitivos de *E. saligna* diminuíram a sobrevivência de *F. moluccana* em solos com teor baixo de N (Figura 10.12A). Por outro lado, a sobrevivência de *E. saligna* foi afetada apenas levemente pelas competições intraespecíficas e interespecíficas, e esses efeitos não variaram com os nutrientes do solo. O crescimento de *F. moluccana* aumentou pelas interações positivas com *E. saligna* em teor baixo de N, mas diminuiu pela competição com *E. saligna* em teor alto de N (Figura 10.12B). Os efeitos intra-específicos de *F. moluccana* sobre seu próprio crescimento foram de facilitação e aumentaram com a densidade coespecífica em baixos níveis de P no solo, mas foram competitivos e tornaram-se mais negativos com a densidade intraespecífica em solos com teor elevado de P (Figura 10.12D). *Eucalyptus saligna* exibiu efeitos intraespecíficos competitivos muito negativos sobre o crescimento, que não se alteraram pelos recursos do solo. Os mecanismos dessas interações ainda não são bem compreendidos, mas os autores especularam que conexões micorrízicas podem mediar interações complexas entre disponibilidade de recursos e competição na determinação do crescimento e sobrevivência nessas árvores.

As plantas-berçário (*nurse plants*) intensificam o estabelecimento de plantas juvenis em vários tipos de comunidades. Em geral, o "berçário" é uma planta adulta de uma espécie diferente e, com frequência, com forma de crescimento diferente da dos juvenis. Alguns dos exemplos melhor conhecidos ocorrem em desertos. Os arbustos e as gramíneas revelaram incremento na sobrevivência de



*Eucalyptus*



*Falcataria*

**Figura 10.12** (A) Porcentagem de mudança de sobrevivência prevista para *F. moluccana* em níveis baixos e altos de N no solo, com baixa, média e alta densidade de vizinhos de *E. saligna*. (B) Mudança do crescimento previsto de *F. moluccana* em níveis baixo, médio e alto de N no solo, com densidades baixa, média e alta de vizinhos de *E. saligna*. (C) Mudança do crescimento previsto de *F. moluccana* em níveis baixo, médio e alto de P no solo, com densidades baixa, média e alta de vizinhos de *F. moluccana*. (D) Porcentagem de mudança no crescimento previsto de *E. saligna* em níveis baixo, médio e alto de P no solo, com densidades baixa, média e alta de vizinhos de *F. moluccana*. As mudanças previstas foram embasadas nas regressões logísticas múltiplas para todas as figuras (segundo Boyden et al., 2005; fotografias cedidas por S. Boyden).

plântulas e cladódios (unidades de reprodução vegetativa) em *Opuntia rastrera* (opúncia, Cactaceae) no Deserto de Chihuahuan (Mandujano et al., 1998). Os efeitos do cuidado foram atribuídos principalmente à proteção contra a herbivoria, mas também ao sombreamento. O grandioso cacto colunar *Neobuxbaumia tetetzo* (cardon, Cactaceae) no centro e no sul do México se estabelece com a ajuda do arbusto-berçário *Mimosa luisana* (Fabaceae). O cacto finalmente suprime e pode até matar a planta-berçário, como consequência da competição por água (Flores-Martinez

et al., 1998). Nada disso acontece como um ato de afeto, crueldade ou mesmo coevolução; a planta que é beneficiada com proteção nos estágios iniciais recebe o benefício sem que haja uma escolha da planta-berçário em proteger ou não, e pode "gentilmente" retribuir à planta-berçário suprimindo-a ou, finalmente, matando-a.

Tem sido verificado que as plantas-berçário facilitam a germinação, o estabelecimento e o crescimento de plântulas em vários outros tipos de ambientes, além de desertos. Experimentos demonstraram efeitos importantes de facilitação sobre o rebrote de plantas herbáceas e lenhosas em ecossistemas arbustivos, no sul da Argentina, após queimadas severas (Raffaele e Veblen, 1998), onde plantas-berçário podem aumentar a umidade do solo pela redução da temperatura e intensidade luminosa. Em populações de *Pinus rigida* (*pitch pine*, Pinaceae) regenerando após queimadas intensas em terrenos arenosos da Ilha Longa no leste do estado de Nova York, o arbusto *Quercus ilicifolia* (carvalho arbustivo, Fagaceae) aumentou consi-

deravelmente a sobrevivência de plântulas do pinheiro, porém, mais tarde, suprimiu o crescimento delas (Landis et al., 2005). Em altitudes elevadas, tal facilitação pode ser importante em áreas tão diversas quanto as Colorado Rockies (Wied e Galen, 1998), Andes (Cavieres et al., 1998) e florestas nebulares do Havaí (Scowcroft e Jeffrey, 1999), onde as plantas-berçário protegem plântulas da geada, reduzem o resfriamento radiante (ver Capítulo 2) e amenizam o estresse da seca do verão. Sobre um vulcão ativo no norte do Japão, tipos diferentes de arbustos têm efeitos opostos na facilitação de espécies herbáceas subjacentes. Manchas de um arbusto caducifólio em geral aumentam a germinação, o crescimento e a diversidade de vizinhos; mas manchas de um arbusto perenifólio inibem o estabelecimento de espécies herbáceas (Uesaka e Tsuyuzaki, 2004). Os arbustos caducifolios capturam sementes dispersadas pelo vento pertencentes a espécies rasteiras. Comparado com áreas adjacentes externas às manchas dos arbustos, os nutrientes e a umidade do solo são muito maiores embaixo de arbustos caducifolios e perenifolios, mas os níveis de luz diminuem, em especial sob arbustos perenifolios.

As plantas-berçário também podem facilitar o estabelecimento em dunas arenosas costeiras, atuando na estabilização do substrato e na moderação das condições, como vento, seca e flutuações térmicas (Martinez e Moreno-Casasola, 1998). Entretanto, os arbustos nem sempre atuam como facilitadores do crescimento de vizinhos. Marcelo Sternberg e colaboradores (Sternberg et al., 2004) não constataram efeitos de facilitação de arbustos em plantas anuais, em um sistema de dunas mediterrâneas em Israel. No estudo de Bartholomew (1970), discutido em seções anteriores, por abrigarem pequenos herbívoros, os arbustos tiveram efeitos negativos indiretos sobre plantas anuais localizadas abaixo deles.

Um tipo curioso de facilitação pode ocorrer por meio Y de associações de plantas com fungos em micorrizas (ver Capítulo 4). Sabe-se, por experimentos laboratoriais, que fungos micorrízicos podem formar conexões com mais de uma planta, até mesmo de espécies diferentes, e permitir a transferência de materiais entre essas plantas. Em muitas comunidades, conexões micorrízicas amplas, denominadas **redes micorrízicas em comum** (RMCs), são conhecidas por ligar indivíduos de muitas espécies vegetais diferentes. Pesquisas conduzidas sobre RMCs em comunidades naturais apresentam muitos desafios técnicos. Tem-se conjecturado que as RMCs têm o potencial de alterar interações competitivas, facilitar a sobrevivência de plântulas e juvenis, transferir carbono, nitrogênio, fósforo e água entre plantas, bem como alterar padrões de diversidade e dinâmicas comunitárias (Simard e Durall, 2004; He et al., 2003). Contudo, alguns autores advertem que é questionável se esses eventos realmente ocorrem e são importantes na natureza (Fitter et al., 1999).

Pesquisadores têm se interessado especialmente pela possibilidade de que RMCs permitam a facilitação entre árvores adultas e juvenis em florestas, porque tais interações positivas podem agir contra interações competitivas, com

grandes implicações na sucessão e manutenção da diversidade. Nerre Awana Onguene e Thom Kuyper (Onguene e Kuyper, 2002) conduziram um experimento sobre o papel de micorrizas na mediação de interações planta-planta em florestas nos Camarões, oeste da África. Eles mostraram que, quando plântulas de *Paraberlinia bifoliolata* (*beli* africano, Caesalpinaceae), espécie arbórea ectomicorrízica de floresta pluvial, cresciam próximas de árvores adultas da própria espécie ou outras, elas formavam micorrizas mais rapidamente do que quando cresciam isoladas de árvores adultas. As plântulas em contato com raízes de uma planta adulta tiveram sobrevivência e taxa de crescimento maiores do que plântulas que não estavam associadas a raízes de árvores adultas. Presumivelmente, as plântulas formaram RMCs e se beneficiaram pelo recebimento de materiais das árvores adultas (embora isso não tenha sido demonstrado). Houve variação considerável nos efeitos positivos associados a conexões com árvores adultas de espécies diferentes. Experimentos em uma floresta temperada na Nova Inglaterra revelaram interações ainda mais complexas, com RMCs de espécies ectomicorrízicas tendo efeitos positivos sobre o crescimento de juvenis de uma espécie ECM (ectomicorrízica), *Pinus strobus* (pinheiro branco, Pinaceae), e efeitos negativos sobre a sobrevivência de juvenis de uma espécie AM (*arbuscular mycorrhizae*; micorrizas arbusculares), *Acer rubrum* (bordo vermelho, Sapindaceae) (Booth, 2004).

### Modelagem de competição e coexistência

Como é que tantas espécies de plantas – todas competindo pelas combinações dos mesmos recursos básicos – coexistem em várias comunidades? Os modelos de competição vegetal buscam explicar a imensa diversidade de vida vegetal por meio da identificação das circunstâncias sob as quais competidores podem coexistir. Alguns modelos também tentam explicar os mecanismos de interação entre competidores e as características de vencedores e vencidos. Muitos livros-texto básicos em ecologia usam um único modelo de competição, o modelo de Lotk-Volterra de competição entre duas espécies, para introduzir a discussão da maneira como as espécies competem. Enquanto alguns ecólogos vegetais defendem que essa abordagem é útil para a compreensão das consequências da competição local, outros acreditam que ela não é muito proveitosa para descrever a competição entre plantas, porque estas não vivenciam os efeitos médios da densidade do mesmo modo que os animais.

Em vez disso, ecólogos vegetais têm utilizado uma variedade de outras abordagens para modelagem de competição entre plantas. Uma classe de modelos admite que espécies vegetais têm, em média, diferenças consistentes na maneira de usarem os recursos. Por exemplo, algumas espécies têm raízes profundas e podem usar águas subterrâneas acumuladas por longos períodos de tempo, enquanto outras têm raízes superficiais e dependem mais da água disponível logo abaixo da superfície do solo. Tais

modelos são denominados **modelos de equilíbrio**, porque questionam como diferenças médias em nichos determinam os resultados da competição. Em geral, eles buscam determinar quão diferentes os nichos das espécies precisam ser para impedir a exclusão competitiva em equilíbrio. Por outro lado, os **modelos de não-equilíbrio** enfocam a maneira como as plantas respondem à variação espacial ou temporal, a qual pode ser causada por perturbações e outras variações estocásticas no ambiente (ver Capítulo 8), ou por dinâmicas não-lineares (ver a seguir). Por exemplo, duas espécies podem ser capazes de coexistirem porque uma pode ser recrutada depois de queimadas ou furacões, enquanto o recrutamento da segunda espécie ocorre principalmente na ausência dessas perturbações. Para esses modelos, o enfoque nas condições médias a longo-prazo poderia obscurecer a importância da variação em condições ao longo do tempo.

Essas duas abordagens teóricas (modelos de equilíbrio e não-equilíbrio) usam suposições muito diferentes sobre os mecanismos pelos quais as plantas competem. Na maioria dos casos, contudo, os mecanismos postulados por esses modelos diferentes não são mutuamente exclusivos; ou seja, mais do que um mecanismo pode ajudar a responder pela coexistência de espécies competitivas em uma comunidade.

### Modelos de equilíbrio

Andrew Watkinson e colegas desenvolveram um modelo que descreve competição em delineamentos experimentais aditivos e de superfície de resposta (Firbank e Watkinson, 1985; Law e Watkinson, 1987). Este modelo é uma extensão da equação da regra de auto-redução para cultivos mistos com duas espécies. Nesse modelo de duas espécies, a intensidade da competição é estimada pelos coeficientes  $\alpha$  e  $\beta$ . Para a espécie A, o peso médio por planta em cultivo misto,  $w$ , é previsto ser

$$w_A = \frac{w_{mA}}{[1 + a_A(N_A + \alpha N_B)]^b}$$

e a mortalidade dependente da densidade é descrita por

$$N_{sA} = \frac{N_{iA}}{1 + m_A(N_{iA} + \beta N_{iB})}$$

onde os símbolos subscritos A e B especificam qual das duas espécies representa uma dada variável;  $w_m$  é o peso médio por planta na ausência de competição (isto é,  $w_{mA}$  é o peso médio para a espécie A na ausência de competição);  $a_A$  e  $b$  são parâmetros de desempenho;  $\alpha$  e  $\beta$  são coeficientes de competição que medem o efeito médio de um indivíduo da espécie B sobre um indivíduo da espécie A, e vice-versa; e  $N_i$  e  $N_s$  são a densidade inicial e final (Firbank e Watkinson, 1990). As equações análogas são usadas para a espécie B.

Esse modelo expressa o peso médio para a espécie A como sendo igual ao peso médio na ausência de com-

petição, dividido por 1 mais o efeito competitivo total de vizinhos. O termo  $(N_A + \alpha N_B)$  dá o número padronizado de vizinhos, porque  $\alpha$  nos permite igualar os indivíduos das duas espécies em termos dos seus efeitos sobre a espécie A. O aumento desse termo para a potência  $b$  permite à densidade ter efeitos não-lineares, e a quantidade total é multiplicada por  $a_A$ , o qual mede o efeito desses vizinhos padronizados sobre o peso médio.

A equação para números de indivíduos é similar. Como a mortalidade muda conforme a densidade, o número de indivíduos da espécie A no final do experimento será igual ao número inicial, dividido por 1 mais o número inicial padronizado de plantas de ambas as espécies (padronizadas usando  $\beta$ , o efeito por indivíduo da espécie A sobre a B), simultaneamente multiplicado pelo efeito dos vizinhos na sobrevivência da espécie A,  $m_A$ .

Law e Watkinson (1987) ampliaram esse modelo por meio do afrouxamento do requisito de um valor constante para os coeficientes de competição e permitindo a variação desses com a frequência e a densidade das duas espécies. O modelo deles descreve melhor do que prevê resultados competitivos, porque estes são determinados empiricamente pelo ajuste de parâmetros – os valores usados nas equações são determinados pelos resultados obtidos no experimento. Assim, enquanto esse modelo tem sido usado extensivamente para descrever interações competitivas, não fornece um conjunto de previsões testáveis sobre a coexistência de espécies.

Os modelos das consequências da absorção de recursos pelas plantas, em nível de comunidade, foram primeiro propostos por Robert MacArthur (1972), para contrastar com o modelo de competição de Lotka-Volterra. O último trata o crescimento de cada população como uma função das densidades das duas populações, enquanto o de MacArthur considera o crescimento populacional como uma função da disponibilidade de recursos; sucessivamente, a disponibilidade de recursos depende da taxa em que os recursos são supridos (digamos, pela lavagem química de rochas fosfatadas) e das taxas em que são absorvidos pelas espécies competidoras. Ele mostrou que a coexistência ocorre sob certas combinações de taxas de absorção e suprimento de recursos. Se a competição for por recursos múltiplos (p. ex., diferentes nutrientes do solo), uma coexistência estável é prevista quando populações de plantas são competitivamente superiores em razões diferentes de recursos essenciais (se várias outras condições também são encontradas). Essa teoria, popularizada por David Tilman (1982) e denominada modelo de razão-recurso, tem sido bastante influente em ecologia vegetal, mas suas previsões não são bem-sustentadas por testes experimentais. Na busca de explicações de padrões naturais de coexistência de espécies múltiplas, Tilman (1982) ampliou esse modelo para abranger a coexistência de mais que duas espécies, incluindo manchas com diferentes disponibilidades de recursos. Em uma revisão na literatura, Tom Miller e seus colaboradores (2005) verificaram que, embora mais de 1300 estudos sejam citados nos artigos centrais de Til-

man, apenas 26 apresentam testes experimentais bem-de-lineados para as sete previsões teóricas do modelo razão-recurso (para um total de 42 testes). Uma previsão – de que a dominância de espécies deveria mudar com a razão de disponibilidade de recursos – foi apoiada por 13 dos 16 testes experimentais (muitos desses com espécies aquáticas em vez de plantas terrestres), mas havia muito poucos testes para começar a traçar conclusões sobre as outras seis previsões. Para avaliar essa teoria, há necessidade de uma experimentação mais crítica que teste explicitamente as previsões do modelo.

### Abordagens de não-equilíbrio para modelagem de competição

Em modelos de não-equilíbrio pode existir um equilíbrio, mas a coexistência de espécies não é determinada por condições em equilíbrio, ao contrário desses tipos de modelos. Em vez disso, o resultado da competição é determinado por dinâmicas estocásticas ou não-lineares. Os modelos não-lineares, por exemplo, podem ter um resultado completamente determinístico (inteiramente determinado pelos termos do modelo, com nenhum elemento aleatório), mas esse resultado pode não estar em um único ponto de equilíbrio, mas sim resultar em ciclos populacionais ou caos (um tópico técnico e matemático que é fascinante, mas além do escopo deste livro). Em **modelos estocásticos**, eventos aleatórios (como perturbações por flutuações climáticas) têm um papel-chave na determinação dos resultados competitivos. Essas abordagens de modelagem e as suas previsões contrastam bastante com aquelas de modelos de equilíbrio.

Alexander Watt (1947) introduziu a ideia de comunidades vegetais como um mosaico de manchas. Segundo ele, essas manchas são dinamicamente relacionadas entre si. Há uma tensão entre uma ordem previsível e eventos ao acaso que tendem ao rompimento de tal ordem, cuja atuação conjunta resulta na estrutura da comunidade. As interações competitivas têm um papel importante na visão de dinâmica de manchas de Watt (Figura 10.13). (Watt especificamente excluiu mudanças sucessionais deste modelo conceitual de manutenção de estrutura comunitária.)

Muitos pontos de vista contemporâneos sobre comunidades vegetais são notavelmente similares à perspectiva de Watt (Pickett e White, 1985). Baseado em dados que mostram alta previsibilidade em quais espécies substituem umas as outras em comunidades de deserto, Joseph McAuliffe (1988) usou um modelo de matriz de transição (matematicamente similar àqueles usados para analisar crescimento populacional; ver Capítulo 5) para prever a fração de cobertura de cada espécie a longo prazo. Eddy van der Maarel e coautores (van der Maarel e Sykes, 1993) ampliaram a perspectiva de Watt no “modelo de carrossel”, que eles desenvolveram para descrever a dinâmica de espécies em uma escala muito pequena, em campos ricos de espécies na ilha de Öland, no sul da Suécia. Eles enfatizaram a mobilidade de plantas em pequena escala,

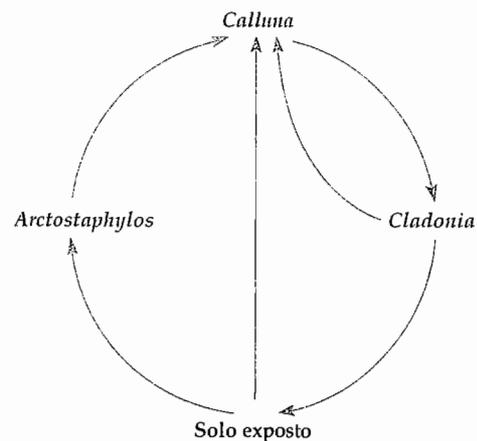


Figura 10.13 Modelo de dinâmica de vegetação de Watt em um *Dwarf Callunetum*. Essa comunidade vegetal, a cerca de 800 metros de altitude nas montanhas Cairngorm da Escócia, tem um padrão natural de faixas duplas de *Calluna* (urze, Ericaceae) e *Arctostaphylos* (uva-ursina, Ericaceae) separadas por solo exposto ao vento. Watt explicou a dinâmica desse padrão da seguinte maneira: os ramos jovens de *Calluna* excluem líquens, mas, à medida que o tempo passa, sua capacidade competitiva diminui e a área é invadida pela *Cladonia* (um líquen que forma tapete). Todavia, o vento constante impede que o tapete de *Cladonia* persista e, gradativamente, ele se desintegra, deixando o solo exposto. *Arctostaphylos*, então, invade por propagação vegetativa, ocupando finalmente toda a mancha. Com o tempo, os ramos jovens de *Calluna* se expandem a partir das margens, substituindo competitivamente *Arctostaphylos* (segundo Watt, 1947).

como indivíduos, como partes de plantas que morrem e brotos que colonizam clareiras adjacentes, e como propágulos. O “carrossel” é o ciclo de substituição de espécies, que pode dar a volta rápida ou lentamente.

Peter Sale, inicialmente de modo informal, introduziu o “modelo de loteria” como uma explicação para a coexistência de espécies de peixes em recifes de corais (Sale, 1977), mas essa abordagem foi depois utilizada para modelos de coexistência de muitos tipos diferentes de espécies, inclusive de plantas. Neste modelo, peixes de espécies diversas, recentemente recrutados, obtêm aleatoriamente um território alimentício sobre um recife, chegando primeiro como fundadores; essa “loteria” por espaço permite a manutenção da diversidade. Os modelos de loteria têm incentivado muitos ecólogos a refletir sobre a importância de variações espaciais e temporais na coexistência de espécies. Quando esse modelo foi matematicamente analisado de maneira integral (Chesson e Warner, 1981), tal abordagem começou a ter grande influência na opinião dos ecólogos. Ela tem estimulado muitas pesquisas empíricas e teóricas, em especial no que diz respeito a comunidades vegetais.



Eddy van der Maarel

Avi Shmida e Stephen Ellner (1984) desenvolveram um modelo de loteria enfocando a heterogeneidade espacial em comunidades vegetais. Além de pressupor que o resultado da competição entre juvenis por espaço é determinado pelo acaso, o modelo deles incorporou competição assimétrica (juvenis não podem desalojar adultos) por microssítios, dispersão não-uniforme de sementes e heterogeneidade espacial e temporal em escala mais ampla (Figura 10.14). Um resultado importante foi que ele previu a coexistência de espécies sem determinar diferenças em hábitat ou uso de recursos (ou seja, sem diferenciação nos nichos das espécies).

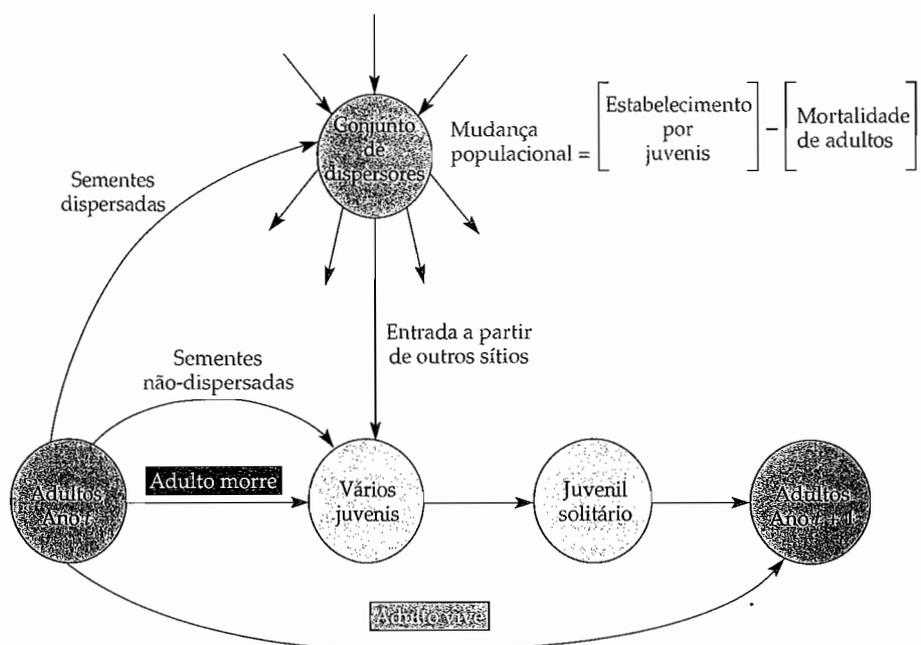
Os modelos de autômatos celulares representam uma abordagem diferente para modelar espacialmente competições (Balzter et al., 1998). Autômatos celulares são simulações computacionais da dinâmica de espécies em uma grade regular e uniforme, na qual ocorrem interações entre indivíduos localizados em posições adjacentes. Esses modelos têm sido usados para uma diversidade de processos em várias escalas, desde interações moleculares espacialmente dependentes até o desenvolvimento de galáxias espirais, assim como para processos ecológicos espacialmente dependentes. Balzter et al. (1998) demonstraram a utilidade dessa abordagem para comunidades vegetais através de um modelo preliminar da dinâmica de três espécies de plantas – *Lolium perenne* (azevém, Poaceae), *Trifolium repens* (trevo branco, Fabaceae) e *Glechoma hederacea* (hera terrestre, Lamiaceae) – crescendo em um gramado durante um período de três anos. Essa abordagem pode ser valiosa na formulação de previsões sobre abundâncias de espécies e condições para a coexistência em um contexto espacialmente explícito.

As variações temporais e espaciais podem levar à coexistência de espécies? Peter Chesson e seus colaboradores

demonstraram que, sob certas circunstâncias, a resposta é sim. Se o recrutamento (estabelecimento de plântulas) de espécies competidoras responde de maneira diferente às flutuações ambientais – de modo que, digamos, uma espécie se estabelece amplamente apenas em anos com verões quentes e úmidos, enquanto outras em anos com primaveras frias e chuvosas – as espécies podem ter uma coexistência estável. Esse fenômeno é denominado **efeito armazenador** (*storage effect*) (Warner e Chesson, 1985; Chesson e Huntly, 1989). O potencial reprodutivo da população é “armazenador” entre gerações e os **nichos temporais** diferentes das espécies permitem sua coexistência. Essa ideia de nichos temporais é similar à de Grubb (1977), de um nicho de regeneração (discutido anteriormente). A armazenagem pode ocorrer em qualquer população com estrutura etária, como plantas perenes ou anuais com banco de sementes, desde que haja variação temporal suficiente com períodos que favoreçam cada espécie. Muitos estudos com espécies anuais de deserto têm sugerido que o efeito armazenador pode ajudar a explicar a diversidade dessas comunidades (Ehleringer et al., 1991; Pake e Venable, 1995; Chesson et al., 2004).

Os modelos de loteria assumem que a competição é **difusa**, isto é, que muitas espécies estão competindo simultaneamente; desse modo, a competição entre qualquer par de espécies é presumivelmente fraca. A competição é muito mais intensa entre espécies com maior similaridade. Colleen Kelly e Michael Bowler estudaram as consequências da coexistência quando a competição é focalizada (duas espécies competem diretamente entre si) em vez de difusa (Kelly e Bowler, 2005). Utilizando um modelo de loteria, no qual uma espécie é mais sensível à variação ambiental do que outra, eles previram que a espécie menos comum (mais sensível) deveria ser espacialmente

Figura 10.14 Um “modelo de loteria” do papel de ocupação de microssítios e dispersão em uma comunidade. O diagrama representa o que acontece dentro de um único microssítio durante um ano. Os adultos de dentro e de fora de uma população contribuem com sementes para o conjunto de dispersores. Algumas dessas sementes deixam a população, mas ocorre germinação de uma proporção das sementes que chegam e das sementes não-dispersadas, produzindo juvenis. As sementes produzem juvenis bem-sucedidos somente quando um adulto morre, porque eles não sobrevivem sob um adulto. Um juvenil pode crescer e tornar-se adulto no ano seguinte; um adulto pode morrer ou sobreviver como adulto no próximo ano (segundo Shmida e Ellner, 1984).



mais agregada. De acordo com seu modelo, pode ocorrer coexistência se a espécie mais comum for também a melhor competidora. Os resultados de estudos de muitos pares de espécies arbóreas aparentadas, em florestas secas tropicais no México, sustentam as duas previsões, assim como outras de seus modelos (Kelly e Bowler, 2002, 2005).

O **modelo neutro** (Hubbell, 2001) é um tipo de modelo de interação de espécies nitidamente diferente. Bastante adaptado de modelos de deriva genética (ver Capítulo 6), o modelo neutro começa com a suposição fundamental de que espécies coexistentes são ecologicamente equivalentes: a adição de um indivíduo de qualquer espécie competidora em uma comunidade provoca o mesmo efeito que adicionar um indivíduo de qualquer outra espécie (inclusive membros da mesma; Hubbell, 1978). Algumas ideias-chave no modelo neutro são derivadas da teoria de biogeografia de ilhas (ver Capítulo 16), na qual todas espécies de um *pool* regional são tratadas como se tivessem as mesmas chances de se dispersar até uma nova ilha e de se extinguir em uma ilha que já ocupassem. Se as espécies forem competitivamente equivalentes, a composição de comunidades de longo-prazo é determinada principalmente por especiação, ocorrência aleatória de extinções, lentas taxas de extinção média (devido à equivalência competitiva das espécies) e dispersão.

As observações das abundâncias relativas de espécies arbóreas em florestas pluviais tropicais proporcionaram as motivações iniciais para o modelo neutro. Essas comunidades (ver Figura 13.1) normalmente têm muitas espécies raras e algumas comuns, conforme se observa quando as espécies são classificadas em ordem de abundância e a ordem é representada de forma gráfica em relação à abundância numérica real. O modelo neutro prevê exatamente tais curvas de abundância. O problema é que muitos modelos não-neutros também fazem previsões que são indistinguíveis a partir desse padrão (McGill, 2003; Figura 10.15). Vários ecólogos têm analisado seus conjuntos de dados sobre abundâncias relativas de espécies à luz do modelo neutro. Entretanto, têm havido consideráveis debates sobre sua utilidade (Clark e McLachlan, 2003; Volkov et al., 2004; Etienne e Olff, 2005; Purves e Pacala, 2005). Se as previsões de modelos são indistinguíveis entre si, é possível avaliá-las apenas testando diretamente suas pressuposições. Existem evidências consideráveis contra a pressuposição (central do modelo neutro) de que as espécies são competitivamente equivalentes em uma comunidade (Purves e Pacala, 2005).

### Efeitos da competição na coexistência de espécies e na composição de comunidades

Como a competição afeta as plantas na natureza? A competição é caracteristicamente mais intensa em alguns am-

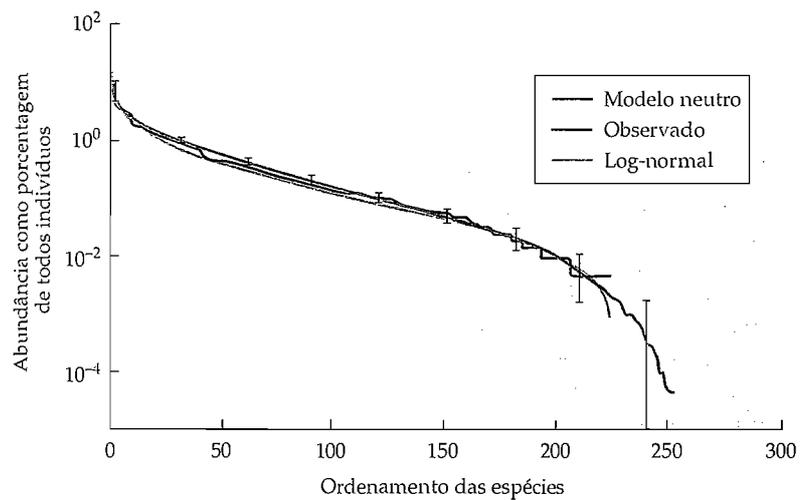


Figura 10.15 Curvas de abundância de espécies arbóreas observadas na Ilha Barro Colorado, Panamá, e o melhor ajuste da curva sob o modelo neutro e um modelo alternativo, que assume uma distribuição log-normal. As barras de erro indicam um desvio-padrão ao redor do valor previsto para o neutro. Ambos os modelos imitam os dados, mas o log-normal apresenta um ajuste melhor (segundo McGill, 2003).

bientes e sem importância em outros, ou ela é importante na maioria dos ambientes? Qual o papel da competição na determinação da coexistência de espécies na natureza? Qual é o seu papel na determinação da composição de comunidades? Quão importante é a competição em relação a outras interações entre espécies, como herbivoria ou facilitação? Essas são algumas das mais importantes e interessantes questões a respeito da competição entre plantas, mas ainda não temos boas respostas para elas. Dentro de um tópico que gerou bastante controvérsia, essas questões parecem ser as mais vigorosamente debatidas, talvez porque reúnam todos os outros temas discutidos neste capítulo sobre os quais existem discordâncias. Existem evidências insuficientes para aceitar ou rejeitar qualquer uma das teorias gerais da organização de comunidades vegetais ou do papel da competição vegetal na determinação da composição de comunidades.

Ao tratar de questões sobre o papel da competição em comunidades, um passo necessário é distinguir entre a importância ou significância das interações competitivas e sua intensidade. A competição é *importante* ou ecologicamente significativa em nível de comunidades se ela tiver um papel preponderante na determinação da composição da comunidade. As interações competitivas ecologicamente importantes têm um papel substancial na determinação da coexistência das espécies em uma comunidade. A competição pode ser *intensa* – isto é, ela pode exercer efeitos importantes sobre vários aspectos das performances individuais – sem ter muito efeito em nível de comunidade ou mesmo populacional.

Em um dos primeiros estudos experimentais de interações específicas, Arthur Tansley procurou determinar o papel da competição na distribuição de duas espécies de

*Galium* (garança, Rubiaceae), ambas herbáceas perenes pequenas (Tansley, 1917). *Galium saxatile*, a garança-do-urzal, é naturalmente encontrada sobre solos arenosos, enquanto *Galium sylvestre* (provavelmente a espécie hoje denominada *G. sternerii*), a garança-calcária, é encontrada principalmente sobre solos calcários, derivados de rochas calcárias. Tansley cultivou indivíduos de ambas as espécies, isolados e em conjunto, em grandes caixas de madeiras ao ar livre contendo um dos dois tipos de solo. Quando cultivada isolada em solo calcário, a garança-calcária cresceu normalmente, como esperado. A garança-do-urzal sobreviveu, mas cresceu lentamente e teve folhas amareladas, indicando a deficiência de nutrientes. Quando cultivada isolada em solo arenoso, esta garança-do-urzal cresceu vigorosamente, enquanto a garança-calcária sobreviveu, mas cresceu muito pouco. Quando as duas espécies foram cultivadas juntas em solo calcário, a garança-calcária sobrepujou a garança-do-urzal e a eliminou do cultivo misto. No solo arenoso, esta tornou-se dominante, mas não eliminou completamente aquela durante o curso do experimento. Segundo Tansley, ao mesmo tempo em que cada espécie parece estar adaptada ao seu tipo solo na natureza, a competição também têm um papel importante na determinação da restrição das duas espécies aos diferentes tipos de solo (no Capítulo 6, ver discussão de nichos fundamental e realizado).

Porém, nem sempre a competição explica a distribuição das espécies. M. B. Richards e colaboradores na University of Cape Town (Richard et al., 1997) examinaram a importância relativa da competição e adaptação ao tipo de solo entre seis arbustos da família Proteaceae, na África do Sul. Essas espécies crescem na vegetação de *fynbos* do sul da África, um sistema com uma diversidade surpreendente de espécies, incluindo muitos tipos diferentes de arbustos (ver Quadro 19A). Muitas espécies, aparente e ecologicamente similares, coexistem e há uma grande variação entre comunidades. Existem descontinuidades nítidas entre as comunidades, cada qual dominada por espécies diferentes. Richards e colaboradores perguntaram: qual o papel da competição na determinação de tais limites?

Esses pesquisadores escolheram três transecções ao longo das quais compararam as influências do tipo de solo e da competição interespecífica na determinação da distribuição das espécies. Cada transecção cruzava um limite nítido entre comunidades, onde havia uma transição de um tipo distinto de solo para outro. Cada transecção continha um par diferente de espécies; ao longo da transecção, uma espécie dominante substituíu a outra. Em um experimento de três anos, sementes de ambas as espécies foram cultivadas em monocultura e em cultivo misto, em três sítios ao longo de cada transecção (os três sítios continham comunidades diferentes). A competição interespecífica teve efeitos negativos sobre o crescimento, porém esses efeitos não explicaram a distribuição das espécies ou a diferenciação abrupta das comunidades. A magnitude dos efeitos negativos da competição foi pequena, se comparada com a das diferenças no tipo de solo entre as comunida-

des. Em dois dos três sítios experimentais, a adaptação às condições edáficas afetou fortemente tanto o crescimento quanto a sobrevivência das plântulas. Por isso, os pesquisadores concluíram que o tipo de solo, e não a competição, deve ser o fator crítico na determinação da distribuição dessas espécies.

As interações competitivas podem mudar ao longo do tempo e a consequência final da competição pode ser diferente daquela que as observações iniciais sugerem. *Lythrum salicaria* (lisimáquia purpúrea, Lythraceae) é uma espécie invasora na América do Norte que parece estar substituindo as nativas de terras úmidas (Figura 13.3). Segundo alguns ecólogos, entretanto, são fracas as evidências de que *L. salicaria* realmente esteja substituindo espécies nativas. Tarun Mal e colegas (Mal et al., 1997) conduziram um experimento de campo com duração de quatro anos, para examinar a competição entre *L. salicaria* e *Typha angustifolia* (taboa, Typhaceae), uma espécie nativa dominante em terras úmidas. *T. angustifolia* foi, no princípio, competitivamente superior, mas, nos segundo e terceiro anos do experimento, as espécies estavam relativamente bem equilibradas. No quarto ano de estudo, *L. salicaria*, a invasora, tornou-se competitivamente dominante, substituindo *T. angustifolia*. Os pesquisadores atribuíram esse resultado às diferenças de estratégias da história de vida entre as duas espécies. *T. angustifolia* tem rizomas grandes com recursos substanciais armazenados, o que pode dar uma vantagem competitiva inicial. Porém, os custos altos para produzir novos ramos e os fortes efeitos repressivos de *L. salicaria* conduziram à subsequente substituição competitiva de *T. angustifolia*.

### Competição ao longo de gradientes ambientais

Um dos assuntos mais críticos e controversos relacionados à importância da competição em comunidades vegetais é se existem tipos especiais de habitats onde a competição é previsivelmente forte, determinando a composição das comunidades, ou fraca e sem importância. Os ecólogos concordam que a competição é intensa em habitats produtivos, ricos em nutrientes, ao menos quando a perturbação e a herbivoria são baixas. Nesses ambientes, as plantas são capazes de desenvolver rapidamente grandes copas, sugerindo que a competição dá-se principalmente pela luz. Todavia, a intensidade relativa e a importância da competição em habitats produtivos e improdutivo permanecem em debate.

### Modelos conceituais de competição em habitats com produtividades distintas

Grime (1977, 1979) propôs que a competição não é importante em habitats improdutivo e que o sucesso nesses ambientes é amplamente dependente da capacidade de tolerar estresses abióticos (níveis baixos de nutrientes, seca ou frio, por exemplo), e não da capacidade competitiva. Ele argumentou, ainda, que em ambientes onde as pertur-



os pulsos, cuja água é parcial ou completamente indisponível. Eles formularam a hipótese de que o crescimento e a competição seriam limitados por períodos de disponibilidade alta de água (os pulsos) em ambientes áridos. O crescimento e a competição em solos pobres em nutrientes, ao contrário, não seriam limitados a pulsos de curta duração.

### Evidências experimentais

Permanece contraditória e ambígua a evidência se a intensidade da competição varia ao longo de gradientes de produtividade. Wilson e Keddy (1986) compararam as capacidades competitivas de seis espécies dominantes em pontos diferentes, ao longo de um gradiente de produtividade sobre a margem do Lago Axe, Ontário. O gradiente ao longo do qual as plantas foram coletadas variou de praias perturbadas por ondas e pobres em nutrientes, com baixa produção de biomassa até sítios protegidos e ricos em nutrientes com vegetação densa. As plantas foram cultivadas em competição em potes plásticos nos sítios protegidos no campo, usando o substrato da extremidade favorável do gradiente (protegidos, ricos em nutrientes). Os pesquisadores verificaram que a capacidade competitiva (medida como resposta e efeito competitivos) foi correlacionada positivamente com a posição média ao longo do gradiente de produtividade (Figura 10.17). Eles interpretaram esses resultados como evidência de que as espécies com alta capacidade competitiva ocuparam sítios não-perturbados, ricos em nutrientes. Já as espécies com baixa capacidade competitiva foram deslocadas para sítios perturbados com solos pobres, onde a exclusão competitiva era impedida pela ação das ondas e pelo nível baixo de nutrientes no solo. Todavia, uma limitação desse estudo é que a competição não foi realmente quantificada ao longo do gradiente, mas apenas com substrato rico em nutrientes e em um único sítio sob condições algo artificiais. Desse modo, é incerta a validade da extrapolação desses resultados para competição ao longo de gradientes.

Gurevitch (1986) realizou um estudo de campo sobre compensação ao longo de um gradiente ambiental no sudeste do Arizona. Segundo sua hipótese, *Hesperostipa neomexicana*, uma gramínea  $C_3$ , era limitada ao topo árido de cadeias montanhosas pelas gramíneas  $C_4$  competitivamente superiores. Isso é precisamente o oposto do que alguém poderia esperar, se a fisiologia estivesse determinando a distribuição de espécies, pois as do tipo  $C_4$  seriam mais capazes de tolerar o calor desfavorável e as condições secas sobre cristas de cadeias montanhosas. Ela retirou os vizinhos ao redor dos indivíduos-alvo de *H. neomexicana* em três sítios ao longo de um gradiente, desde a crista de cadeias montanhosas até a encosta mais baixa e mais úmida. Constatou-se que a competição afetou o crescimento de plantas adultas, o florescimento, o estabelecimento de plântulas e a sobrevivência. Com a remoção dos competidores, o crescimento e o florescimento de indivíduos adultos de *H. neomexicana* foram maiores nas encostas mais baixas, onde sua abundância era menor. A competição teve efeito inferior sobre as taxas de crescimento populacional no topo da cadeia montanhosa, onde *H. neomexicana* era mais abundante, e efeitos progressivamente maiores

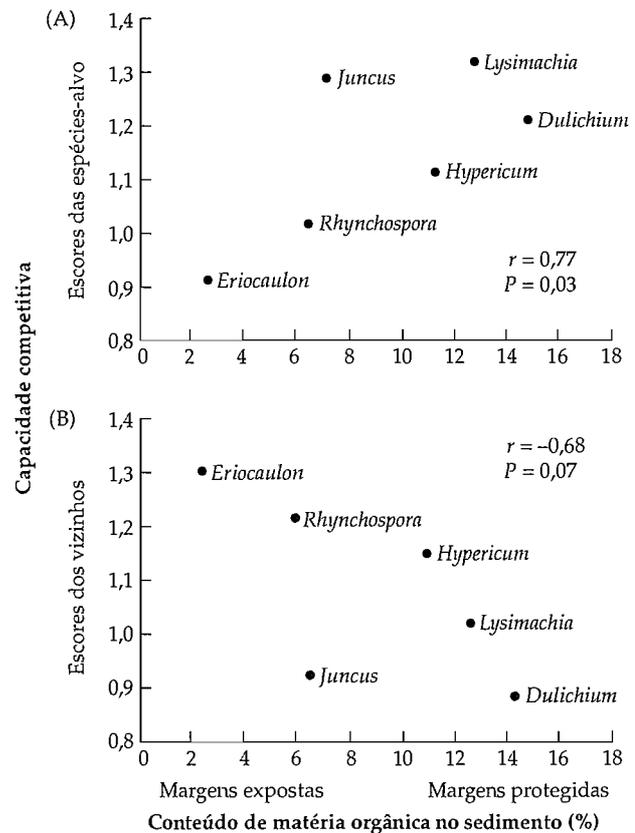


Figura 10.17 Capacidades competitivas de seis espécies vegetais de terras úmidas crescendo em um experimento de jardim. Essas espécies são naturalmente encontradas ao longo de um gradiente de margens lagunares expostas e pobres em nutrientes até sítios protegidos e ricos em nutrientes (mostrados no eixo x), correspondendo a sedimentos com matéria orgânica. (A) Capacidades competitivas expressadas pelos escores-alvo, definidos pelo crescimento relativo médio (aumento da massa seca) da espécie-alvo quando cultivada na presença de todas as espécies vizinhas; esse escore é similar à resposta competitiva. (B) Capacidade competitiva expressada pelos escores dos vizinhos, definida pelo crescimento relativo médio (aumento de massa seca) de todas as espécies vizinhas na presença da espécie-alvo; esse escore é similar ao efeito competitivo. Efeitos e respostas competitivos não foram positivamente correlacionados (segundo Wilson e Keddy, 1986).

encosta abaixo. Os efeitos maiores foram nos sítios mais baixos, onde *H. neomexicana* estava presente (Figura 10.18). Esses resultados sugerem fortemente que a competição foi o fator principal na determinação da distribuição de *H. neomexicana* ao longo desse gradiente de produtividade e de ambiente favorável.

Theodose e Bowman (1997) sugeriram a existência do padrão oposto, no qual a competição impediu uma espécie de uma área mais produtiva de crescer em um sítio pobre em recursos. A gramínea perene *Deschampsia caespitosa* (grama-cabeleira, Poaceae) é comum em prados alpinos úmidos na tundra de Front Range de Colorado, mas é rara em prados secos, os quais são dominados por uma ciperácea, *Kobresia myosuroides* (Cyperaceae). Os autores conjecturaram que *D. caespitosa* era impedida de crescer no ambiente seco pela competição com *K. myosuroides*. Um

(A)

	Crista da cadeia montanhosa		Encosta mediana		Encosta inferior		Baixada	
	Hes	C <sub>1</sub>	Hes	C <sub>1</sub>	Hes	C <sub>1</sub>	Hes	C <sub>1</sub>
Biomassa (g/m <sup>2</sup> )	140	16	76	111	1	282	0	Alta, não medida
Cobertura (%)	20,5	9,5	8,5	24,5	3,0	37,0	0	~100%



(B)

<i>Hesperostipa</i> :	Crista da cadeia montanhosa		Encosta mediana		Encosta inferior	
	Controle	Remoção	C	R	C	R
Plântulas/m <sup>2</sup>	4,55	9,36	0,58	2,04	0,10	0,35
Sobrevivência de plântulas	0,47	0,79	0	0,56	0	0,50
Crescimento $\left(\frac{\text{tamanho final}}{\text{tamanho inicial}}\right)$	0,77	1,97	0,69	2,58	1,38	4,28
Número de flores	1,50	13,30	4,10	28,70	35,50	58,90
Crescimento populacional ( $\lambda$ )	0,93	1,04	0,83	0,92	0,59	0,88

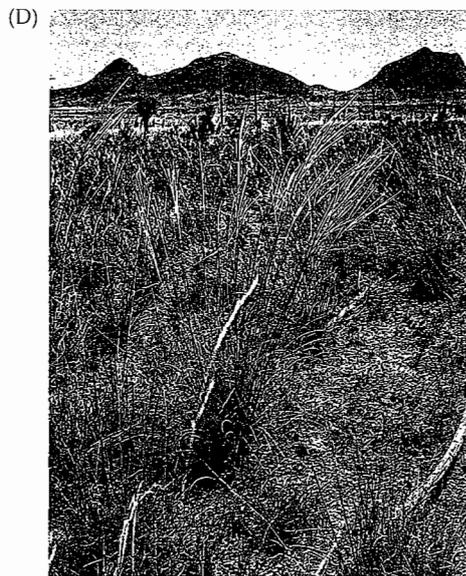
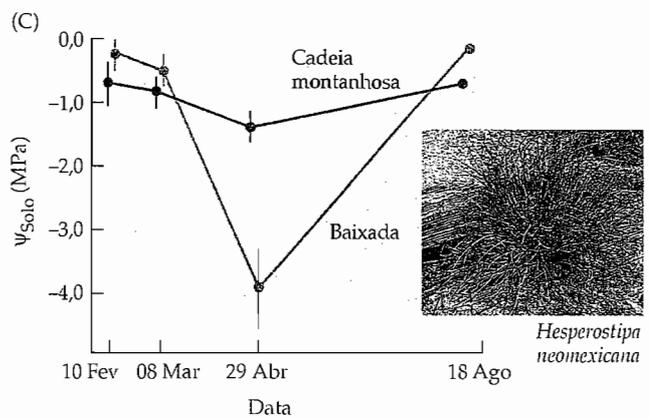


Figura 10.18 Resultados de um experimento de remoção que examinou os efeitos da competição sobre *Hesperostipa neomexicana*, em três posições topográficas em um campo do sudeste do Arizona (elevação 1.400 m). (A) Médias para biomassa e cobertura inicial (N = 40 plantas) de *H. neomexicana* e de gramíneas C<sub>1</sub> vizinhas (combinadas) em três sítios experimentais (crista da cadeia montanhosa, encosta mediana e encosta inferior) e na baixada, abaixo deles. O diagrama apresenta a cobertura e a distribuição de *H. neomexicana* (com folhas mais pálidas) e gramíneas C<sub>1</sub> em três posições topográficas. (B) Resultados experimentais dos tratamentos-controle (sem remoção) e com remoção (todos os vizinhos removidos) nos três sítios experimentais. São mostradas as médias de plântulas/m<sup>2</sup> (em 1980 mais 1981), a sobrevivência de plântulas, o crescimento de plantas adultas e o número de flores produzidas por planta adulta (N = 20) ao longo de 20 meses de experimento. (C) Potencial hídrico do solo na crista da cadeia montanhosa e na baixada a 15-20 cm de profundidade (onde a maioria das raízes se localiza) ao longo de um ciclo de seca até o retorno da umidade em 6 meses em 1980. (D) *Hesperostipa neomexicana* crescendo na encosta mediana no sítio experimental; as plantas estão floridas. (segundo Gurevitch, 1986; fotografias de J. Gurevitch).

estudo anterior tinha demonstrado que *K. myosuroides* era mantida fora dos prados úmidos pela espessura da neve no inverno.

Theodose e Bowman transplantaram indivíduos de cada espécie, bem como pares de plantas de ambas, para um prado seco, ora cortando a vegetação existente (principalmente *K. myosuroides*) no nível do solo, ora mantendo-a intacta. *D. caespitosa* teve uma sobrevivência maior em resposta ao corte da vegetação do que *K. myosuroides*, e a

umidade do solo diminuiu substancialmente nas parcelas com vegetação intacta, se comparada com aquelas onde a vegetação fora cortada (Figura 10.19). Os pesquisadores concluíram que a competição interespecífica com *K. myosuroides* excluiu *D. caespitosa* dos prados secos devido à queda da umidade do solo abaixo do nível de tolerância à seca de *D. caespitosa*. *K. myosuroides*, com maior tolerância à seca, foi capaz de sobreviver durante os períodos de baixa umidade.

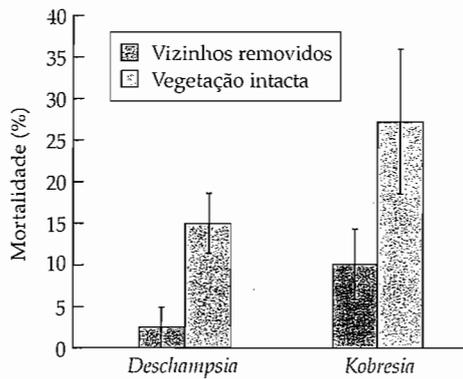


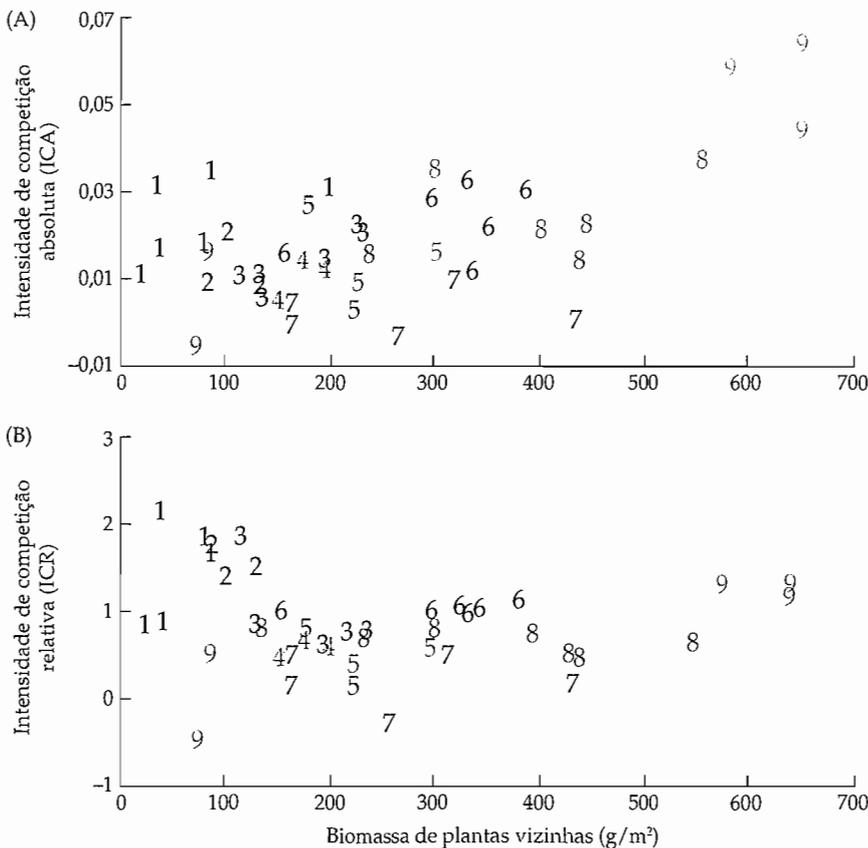
Figura 10.19 Mortalidade de *Deschampsia caespitosa* (Poaceae) e *Kobresia myosuroides* (Cyperaceae) em um prado seco, quando transplantadas para a vegetação intacta e com vizinhos cortados. Os valores indicam a mortalidade média (erro padrão  $\pm 1$ ), baseados em quatro parcelas, cada uma com dez plantas experimentais por espécie (segundo Theodose e Bowman, 1997).

Contudo, um problema detectado nessa conclusão é o de que a mortalidade de *K. myosuroides* (28%) foi, na verdade, mais alta que a de *D. caespitosa* (15%) na vegetação intacta. Além disso, a maioria dos indivíduos de *D. caespitosa* sobreviveu na vegetação intacta do prado seco. Por isso, é difícil argumentar convincentemente que a exclusão competitiva foi resultante da mortalidade alta de *D. caespitosa*. O crescimento desta em vegetação intacta também foi maior do que o crescimento de *K. myosuroides* e,

em vegetação cortada, o crescimento de ambas as espécies foi mais ou menos igualmente afetado. (Esse é um bom exemplo, uma vez que é realmente importante observar os dados de um artigo, em vez de somente confiar no resumo do trabalho e nas conclusões consideradas.) Nada se sabe a respeito dos efeitos da competição sobre a reprodução ou o estabelecimento dessas espécies nesses ambientes. Desse modo, embora esse estudo demonstre claramente os efeitos intensos e estatisticamente significantes da competição nesses habitats pobres em nutrientes, mais trabalhos precisam ser realizados para demonstrar conclusivamente que a competição conduz à exclusão de *D. caespitosa* nos prados secos.

**Evidências de sínteses de pesquisas**

Embora os resultados de estudos individuais sejam aparentemente contraditórios, existem várias tentativas para obter uma visão geral melhor sobre a competição em gradientes ambientais. Em um conjunto de dados transcontinental de experimentos de campo, a intensidade (difusa) de competição a partir de vizinhos foi avaliada em indivíduos transplantados de *Poa pratensis* (capim-azul-de-Kentucky, Poaceae; Figura 7.6), em 12 localidades na Europa, América do Norte e Austrália (Reader et al., 1994). Cada local continha uma gama de quantidades de biomassa aérea (um indicativo de produtividade). Os pesquisadores relataram os resultados utilizando dois índices de intensidade competitiva: a intensidade de competição relativa (ICR) e a de competição absoluta (ICA). Houve certo indicativo



de que a ICA aumentou de acordo com o aumento da biomassa dos vizinhos, mas a ICR não mostrou qualquer relação clara com a biomassa dos vizinhos (Figura 10.20). Os pesquisadores concluíram que não houve evidência convincente para sustentar a hipótese de que a competição aumentou ao longo de um gradiente de aumento da biomassa de vizinhos, quando medida através de uma ampla gama de locais e de produtividades. Entretanto, considerando que existem fa-

Figura 10.20 Resultados de um grande conjunto de experimentos de competição no campo em que o capim-azul-de-Kentucky (*Poa pratensis*) foi plantado em 44 parcelas em nove locais ao redor do mundo. Cada ponto representa uma parcela; os números indicam os locais particulares. Em cada local, a competição foi estudada sobre um gradiente de biomassa de vizinhos, de modo que havia mais do que um resultado experimental mostrado para cada local. A competição foi medida como (A) intensidade de competição absoluta (ICA) e (B) intensidade de competição relativa (ICR) (segundo Reader et al., 1994).

lhas na ICA e na ICR (ver Quadro 10A), outras abordagens para quantificar a intensidade competitiva podem oferecer interpretações diferentes dos resultados.

Em uma revisão sobre a competição de raízes baseada em experimentos de trincheiras em florestas mundo afora, concluiu-se que o crescimento de plântulas em solos úmidos e ricos em nutrientes foi largamente limitado por luz (e não pela competição de raízes por nutrientes); todavia, a competição por recursos abaixo do solo foi importante em solos inférteis e também em habitats mais áridos (Coomes e Grubb, 2000).

Em uma abordagem mais quantitativa para sintetizar resultados de maior amplitude, a fim de alcançar conclusões mais generalizadas do que aquelas de um experimento individual, Goldberg et al. (1999) conduziram uma **metanálise**, ou síntese quantitativa, de 14 artigos reportando um grande número de resultados de experimentos de competição. A síntese examinou competição e facilita-

ção entre plantas ao longo de gradientes de produtividade, usando biomassa da vegetação como um indicativo de produtividade. Os resultados da metanálise foram os seguintes: houve uma forte relação *negativa* entre intensidade competitiva e produtividade, quando a medida usada para intensidade competitiva foi a razão em resposta logarítmica (RRL) para a biomassa final e a sobrevivência (lembrando que a teoria de Grime prevê uma relação positiva e a de Tilman, nenhuma relação, conforme já discutido) (Figura 10.21). Nenhuma relação foi encontrada para o crescimento. Quando a intensidade de competição foi medida usando o ICR, não encontrou-se relação clara entre ICR e biomassa de vegetação, exceto, novamente, uma relação negativa para sobrevivência. É difícil interpretar esses resultados no contexto da atual teoria sobre o papel da competição em ambientes de produtividade diferente. No entanto, está claro que a hipótese de aumento da intensidade competitiva com o aumento da produtividade

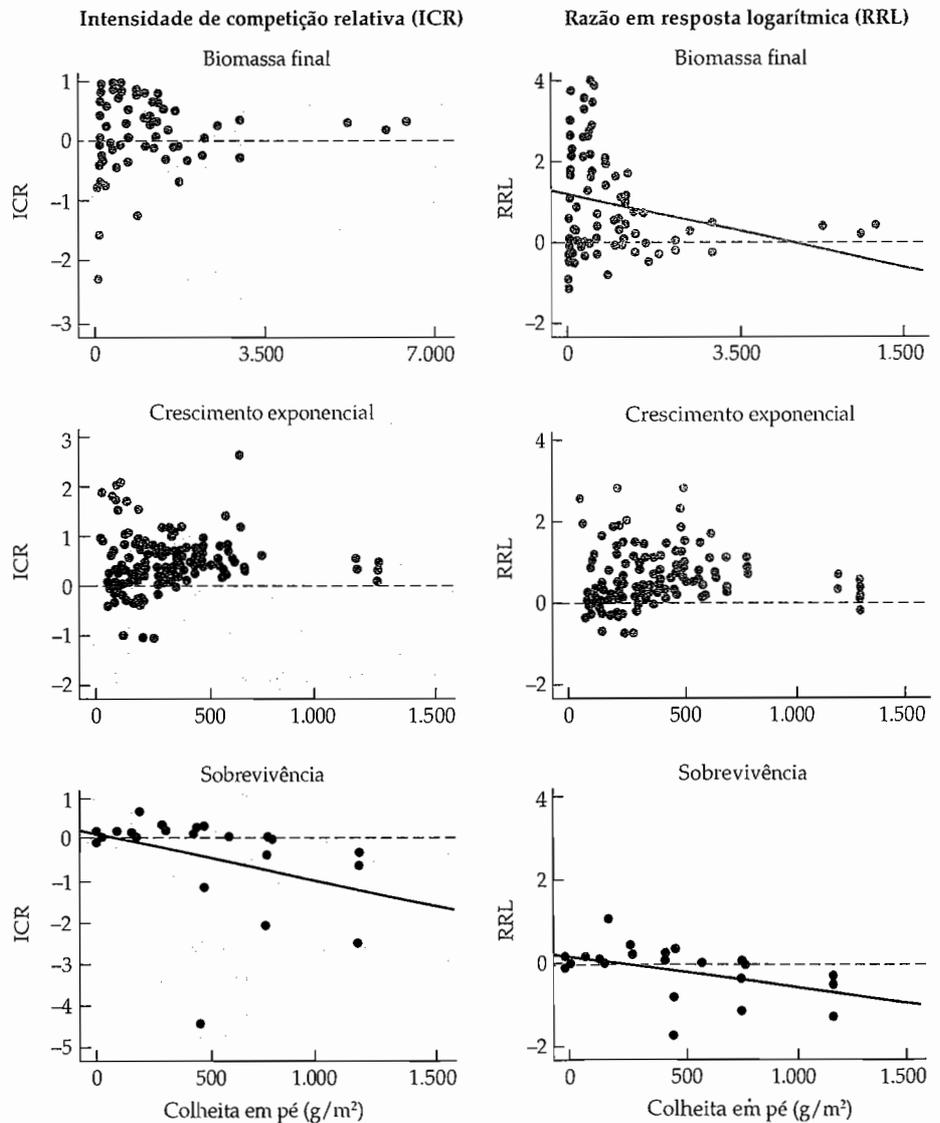


Figura 10.21 Valores para duas medidas de resposta a competidores – intensidade de competição relativa (ICR) e razão em resposta logarítmica (RRL) – em 14 estudos publicados separados sobre uma gama de produtividade de comunidades (estimada pela colheita em pé,  $g/m^2$ ). As linhas de regressão são mostradas apenas onde houve uma relação estatisticamente significativa entre as variáveis. Os valores positivos de ICR e RRL indicam que está ocorrendo competição; os negativos indicam que vizinhos têm efeitos benéficos sobre a performance da espécie-alvo (segundo Goldberg et al., 1999).

não é sustentada por esses dados como um padrão geral, pelo menos quando a competição é medida usando esses índices.

### Resolução de resultados distintos

O que explica a falta de concordância entre esses estudos e o que pode ser feito para alcançar uma compreensão melhor da importância da competição sobre uma gama de ambientes? O desenvolvimento de experimentos de uma maneira relativamente consistente por vários locais, como Reader e colaboradores fizeram, é um grande passo na direção certa, como é usado em técnicas de sínteses quantitativas modernas para reunir um grande número de estudos independentes, como Goldberg e seus colegas. Ficou claro com esses dois esforços de síntese que as conclusões podem variar muito, dependendo de como os experimentos são planejados, quanto tempo eles são mantidos, do que é medido e de como os resultados são analisados.

Algumas das inconsistências entre conclusões de pesquisadores diferentes são quase certamente resultantes desses artefatos. Mais profundamente, a maioria dos estudos sobre competição vegetal está voltada ao crescimento individual (ou outra medida das respostas de plantas individuais) em resposta à competição, em vez de estimar respostas populacionais. Comparações de ICR, por exemplo, não conseguem mostrar se a competição restringe o local onde uma espécie é encontrada; esse índice simplesmente não proporciona informação suficiente. Se a questão é o que limita a distribuição das espécies ou determina a composição de comunidades, estudar os efeitos em nível populacional é o único caminho para gerar uma resposta acurada.

### Resumo

A competição entre plantas é definida como redução no desempenho, devido ao uso compartilhado de um recurso que tem fornecimento limitado. A competição tem sido estudada mais frequentemente entre plântulas do que em outros estágios da história de vida. Muitas vezes, a competição entre plântulas resulta não apenas na redução acentuada de tamanhos médios, mas também na distribuição de tamanhos altamente desiguais entre indivíduos. Essa distribuição é denominada hierarquia de tamanhos, que ao final se traduz em grandes diferenças na sobrevivência e reprodução.

Os recursos pelos quais as plantas competem abrangem a luz, a água, os nutrientes minerais, o espaço, os polinizadores e os dispersores de sementes. Mecanismos diferentes estão envolvidos na competição por recursos diferentes. Além disso, as plantas podem competir pela chegada aos habitats recentemente disponíveis antes de seus competidores, com espécies que diferem quanto aos seus nichos de regeneração – suas capacidades em colonizar, com rapidez, espaços recentemente disponíveis. A maioria da competição por recursos ocorre entre indivíduos adja-

centes. Portanto, a densidade local, e não a total de uma população ou comunidade, determina a intensidade de competição para um indivíduo. Indivíduos maiores em geral têm uma vantagem competitiva sobre seus vizinhos menores, embora existam casos de competição nos quais indivíduos menores afetam os maiores, não representando uma “vantagem” ser superior em tamanho. Muitos delineamentos experimentais diferentes têm sido utilizados para estimar a competição, incluindo várias maneiras de manipular densidades e frequências. Esses experimentos têm sido conduzidos em casas de vegetação, jardins com transplantes e populações naturais.

As estratégias vegetais, conjuntos característicos de atributos que supostamente são mais vantajosos sob uma série de circunstâncias especiais, podem exercer um papel nas respostas competitivas em ambientes diferentes. As estratégias em geral envolvem *trade-offs* em atributos que conferem vantagens sob condições diferentes.

A alelopatia – liberação de compostos químicos que afetam negativamente os vizinhos competidores – há tempo é considerada um importante mecanismo de interações vegetais. Ela tem sido tema de hipótese para explicar certas distribuições de espécies, mas, até o momento, as evidências experimentais no campo, comprovando que a alelopatia é importante na determinação de padrões em comunidades, ainda são limitadas.

As plantas podem ter interações positivas com vizinhos (facilitação), assim como negativas (competição por recursos e alelopatia). As plantas-berçário são indivíduos adultos de uma espécie que intensificam o estabelecimento de plantas de outras espécies; essa interação tem sido observada em desertos, bosques arbustivos e bosques, bem como em ambientes montanhosos. As redes micorrízicas em comum (RMCs) podem prover ligações fúngicas vivas entre plantas da mesma espécie ou de espécies diferentes em uma comunidade, o que parece permitir interações de facilitação entre plantas.

Os ecólogos têm utilizado diferentes abordagens para modelar competição entre plantas. Modelos de equilíbrio focalizam o papel das diferenças médias de nichos na determinação dos resultados competitivos, enquanto os modelos de não-equilíbrio enfatizam a importância da variação (ao longo do tempo, do espaço, ou de ambos), em recursos e nas interações competitivas, em governar a coexistência das espécies.

Entre os aspectos da competição vegetal que têm gerado debates entre os ecólogos, há a preocupação em saber se há hierarquias competitivas consistentes e fixadas em comunidades diferentes, se a competição é mais intensa em ambientes de produtividade alta do que em poucos produtivos, e quão importante é a competição em relação a outros fatores na distribuição de espécies e na composição de comunidades. As evidências têm sido mistas no que se refere às posições divergentes assumidas pelos pesquisadores em cada um dos casos, e ainda não há consenso geral sobre tais controversas.

## Questões para estudo

1. Você decide testar a hipótese de que a facilitação entre duas espécies é um fator importante na capacidade delas em persistir em uma determinada comunidade de plantas. O que você faria nesse sentido?
2. No que diferem as pressuposições dos modelos de equilíbrio e não-equilíbrio? Quais são algumas das diferenças nas previsões feitas pelos modelos baseados em abordagens de equilíbrio e de não-equilíbrio? Qual é um ponto forte e uma limitação de cada abordagem?
3. Por que tem sido tão difícil demonstrar que a alelopátia é um fator importante na determinação da coexistência de espécies na natureza? Como você poderia delinear um experimento (ou um conjunto de experimentos) para separar os efeitos da alelopátia dos de competição por recursos limitantes?
4. Que evidência específica temos sobre a ocorrência de competição entre plantas na natureza? E sobre os efeitos da competição na natureza?
5. Nem sempre está claro se as lianas cobrem e enfraquecem árvores saudáveis ou se subjugam somente árvores já enfraquecidas por outros fatores. Elabore um estudo para determinar o que está ocorrendo e qual a importância dos efeitos negativos das lianas onde elas ocorrem (em relação a outros fatores).

## Leituras adicionais

### Referências clássicas

- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, New York.
- Newman, E. I. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature* 244: 310.
- Tansley, A. G. 1917. On competition between *Galium saxatile* L. (*G. hercynicum* Weig.) and *Galium sylvestre* Poll. (*G. asperum* Schreb.) on different types of soil. *J. Ecol.* 5:173-179.
- Tilman, D. A. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.* 35:1-22.

### Fontes adicionais

- Grace, J. B. and D. Tilman (eds.). 1990. *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, New York.
- Grover, J. P. 1997. *Resource Competition*. Chapman and Hall, London.
- Keddy, P. A. 2001. *Competition*. 2nd ed. Kluwer Academic, Dordrecht (Netherlands) and Boston.