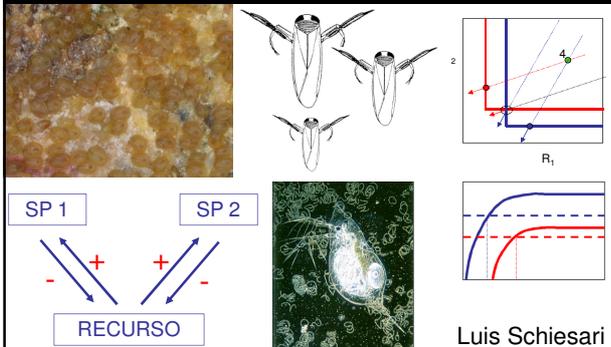


## Nicho, competição e estrutura de comunidades



## O que é Competição?

Competição é uma interação entre indivíduos que resulta da necessidade compartilhada por um recurso em disponibilidade limitada.

Por isso, leva a uma redução de algum componente do fitness (crescimento, sobrevivência ou reprodução) dos indivíduos.

Este efeito no nível do indivíduo pode propagar para níveis de organização superiores para finalmente influenciar a estrutura de comunidades

A competição também influi muito na evolução das espécies e de seus atributos

História do estudo da ecologia é praticamente indissociável da história do estudo da competição

Porque intuitiva e abundantemente documentada, competição já foi considerada O PROCESSO ORGANIZADOR DE COMUNIDADES (1960/1970)

Ninguém questiona que muitas comunidades, especialmente em escala local e em ambientes homogêneos, são de fato influenciadas fortemente pela competição interespecífica.

Por outro lado, importância da competição em outras comunidades pode ser pouco intensa e diversos processos relaxam intensidade da competição.

## Roteiro

- O que é competição
- Mecanismos da competição interespecífica
- Consequências da competição interespecífica
- Teoria da Competição Interespecífica:
  - Modelo de Lotka-Volterra (fenomenológico)
  - Modelo de Tilman (mecânico)
- Adicionando realismo aos modelos básicos
- O nicho
- Bibliografia

## Mecanismos básicos da competição

Mecanismos básicos da competição

### COMPETIÇÃO EXPLOITATIVA

Uma interação indireta mediada pelo compartilhamento de recursos

Consumidores têm efeito negativo sobre o recurso consumido; por sua vez, recurso tem efeito positivo sobre consumidores.

Assim, efeito de sp 1 sobre recurso é (-), mas efeito de recurso sobre sp 2 é (+). O efeito resultante de sp 1 sobre sp 2 é então (-) X (+) = (-)

Mecanismos básicos da competição

### COMPETIÇÃO DE INTERFERÊNCIA

Uma interação negativa direta

Um organismo impede que outro organismo acesse o recurso

EM ANIMAIS: territorialidade. Defesa de um recurso, ou de uma área que contém o recurso

EM PLANTAS: alelopatia. Produção e liberação de substâncias que inibem o crescimento de outras plantas

## Consequências da competição interespecífica

**Georgii Gause (1934)**

Experimento clássico com 3 espécies de *Paramecium*

Mantidos em tubos de centrifuga, se alimentando de uma cultura de bactérias e leveduras que cresciam sobre aveia

Quando em monoculturas, todas as três espécies apresentavam lindo crescimento logístico e atingiam K

Porém, quando cultivadas conjuntamente, dois resultados totalmente diferentes

### EXCLUSÃO COMPETITIVA

(b)

### COEXISTÊNCIA

(c)

\* Note que na coexistência K mais baixos do que em monoculturas

### Como a coexistência entre competidores foi possível?

*P. caudatum* na coluna do tubo se alimentando primariamente de bactérias

*P. bursaria* no fundo se alimentando primariamente de células de levedura

### COEXISTÊNCIA

(c)

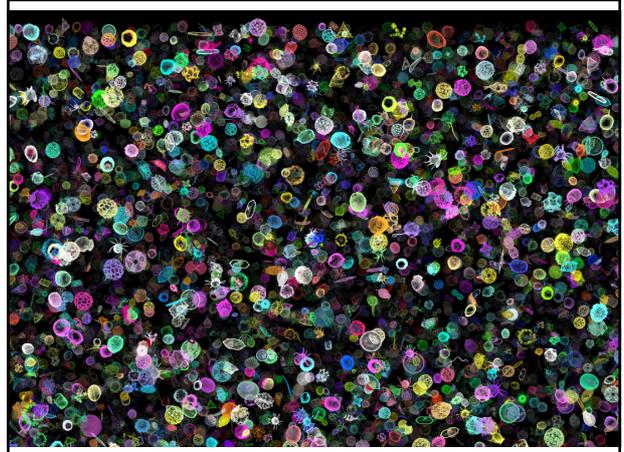
**OU SEJA há PARTILHA DE RECURSOS**

\* Note que na coexistência K mais baixos do que em monoculturas

Posteriormente denominado  
'Princípio de Gause' ou '  
Princípio da Exclusão Competitiva'

Duas espécies que competem por um mesmo recurso limitante não podem coexistir no mesmo lugar

Corolário:  
para que duas espécies coexistam indefinidamente é necessário que **haja alguma separação no nicho realizado**, ou seja, **partilha de recursos**. Do contrário, uma espécie será inevitavelmente mais eficiente na utilização do recurso e levará a outra à extinção



## Modelos da competição interespecífica

Como conceitualizamos o processo de  
competição?

O que determina a exclusão competitiva?

Quais são as condições (critérios) para a  
coexistência de espécies de competidores?

## Modelo clássico de competição Interespecífica de Lotka-Volterra

Extensão da equação logística de crescimento populacional

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

N = tamanho populacional  
K = capacidade de suporte  
r = taxa intrínseca de crescimento natural

Modelo logístico incorpora competição intraespecífica

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

'Fração não-utilizada dos recursos'

Como incorporar um termo para competição interespecífica?

Simple! Basta deduzir da sp 1 os recursos consumidos pela sp 2, isto é, deduzir  $N_2$  de  $K_1$  !

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - N_2}{K_1} \right)$$

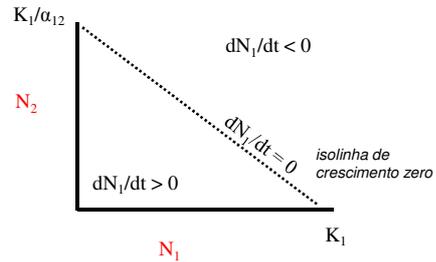
Mas... isso assume que indivíduos da sp 2 têm efeito idêntico sobre os recursos da sp 1, do que um indivíduo de sp 1!

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

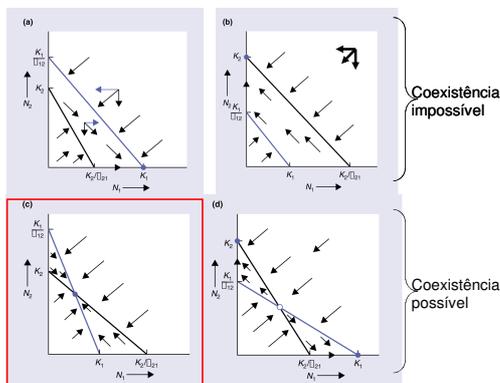
E se  
 $\alpha_{12} > 1$  então inter > intraspecífico para sp 1  
 $\alpha_{12} = 1$  então inter = intraspecífico para sp 1  
 $\alpha_{12} < 1$  então intra > interespecífico para sp 1

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

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right) = 0$$



Para saber o resultado da competição, precisamos combinar as isolinhas das duas populações. Há 4 formas em que estas isolinhas podem ser arranjadas



Portanto,

As condições para coexistência estável de competidores são:

$$K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad \text{e} \quad K_2 < \frac{K_1}{\alpha_{12}}$$

Ou, rearranjando...

$$\alpha_{21} < \frac{K_2}{K_1} \quad \text{e} \quad \alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2}$$

E assumindo que Ks são iguais...

$$\alpha_{21} < 1 \quad \text{e} \quad \alpha_{12} < 1$$

Ou seja,

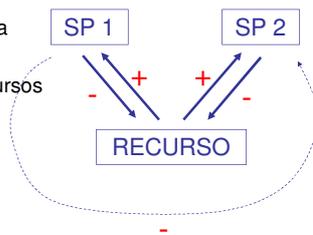
A coexistência estável só é possível quando, para ambas as espécies, a intensidade da competição INTRAespecífica é MAIOR do que a intensidade da competição INTERespecífica

## Interessante!

- Mas o que é alfa?
- De que recurso ou recursos estamos falando?
- O que acontece quando introduzimos uma terceira espécie?
- O que acontece se o ambiente for outro?

## Modelo mecanístico de competição interespecífica de Tilman (1982)

Modelos mecanísticos de competição interespecífica partem da relação entre consumidores e seus recursos



Neste caso, 4 informações são importantes para prever o resultado da competição por recursos, no equilíbrio

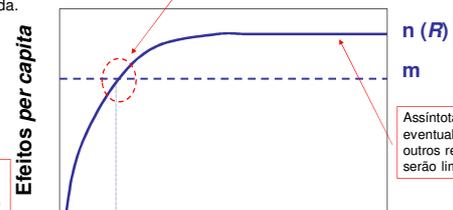
- Taxa reprodutiva da(s) espécie(s) em função do(s) recurso(s)
- Taxa de mortalidade da(s) espécie(s)
- Taxa de oferta do(s) recurso(s)
- Taxa de consumo do(s) recurso(s) pela(s) espécie(s)

Baseado nas equações consumidor-recurso de MacArthur 1972

### Resposta do consumidor ao seu recurso

Equilíbrio é dinâmico: indivíduos nascem e morrem, e recursos renovados numa taxa de oferta definida.

Aqui  $n=m$  e portanto a população do consumidor mantém crescimento líquido zero ( $dN/dt=0$ ). Um ponto de equilíbrio.



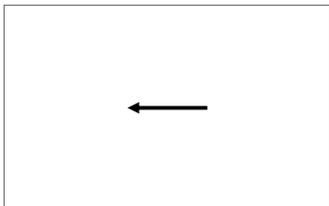
Nível de recursos no equilíbrio. É o nível mínimo de recursos para a persistência da população.

Assíntota: eventualmente outros recursos serão limitantes.

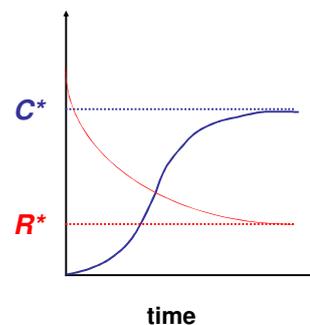
Disponibilidade de Recursos ( $R$ )

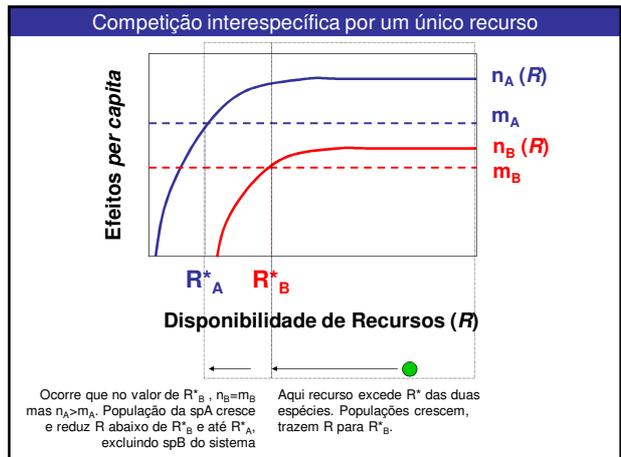
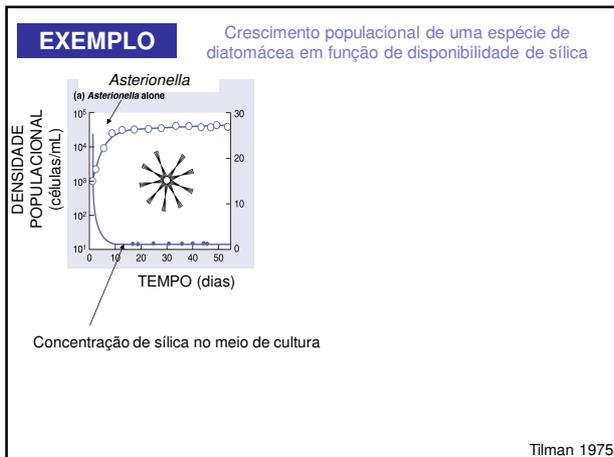
população diminui      população cresce. E população maior consome mais recursos, trazendo  $R$  eventualmente de volta para  $R^*$

### Impacto do consumidor sobre o recurso

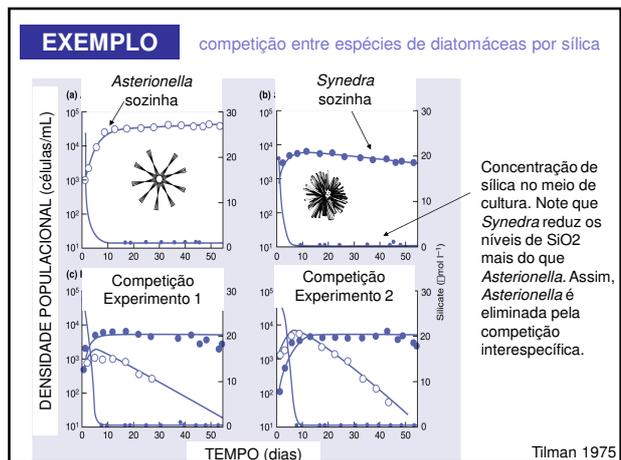


Disponibilidade de Recursos ( $R$ )





Previsão:  
quando várias espécies competirem por um recurso limitante, a espécie com a **menor** necessidade deste recurso no equilíbrio ( $R^*$ ) irá excluir competitivamente todas as outras espécies do sistema independente das condições iniciais



Ainda assim,  
1 recurso = 1 espécie

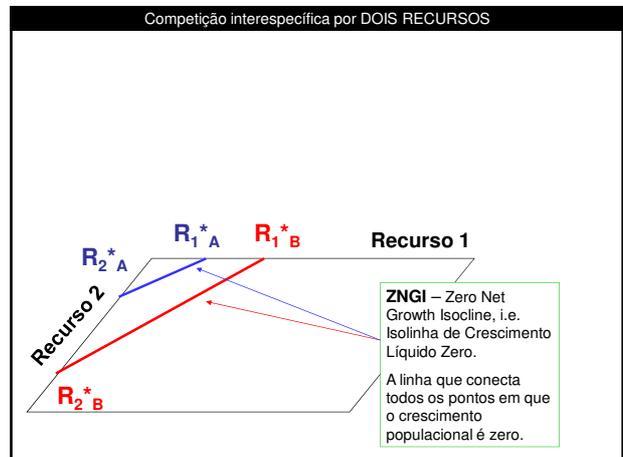
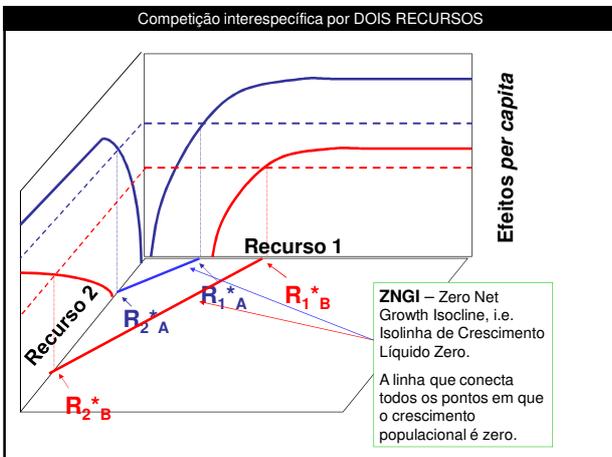
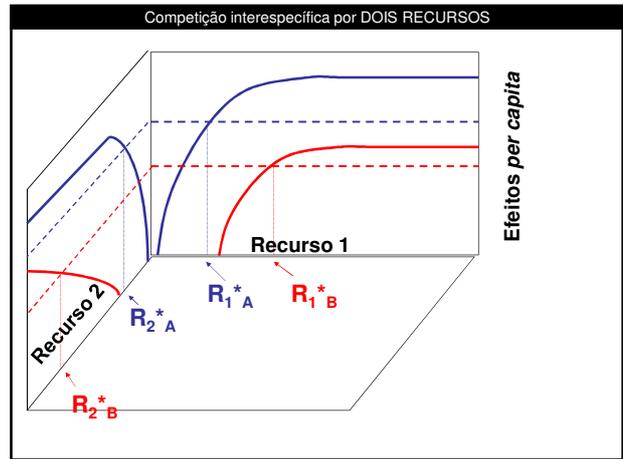
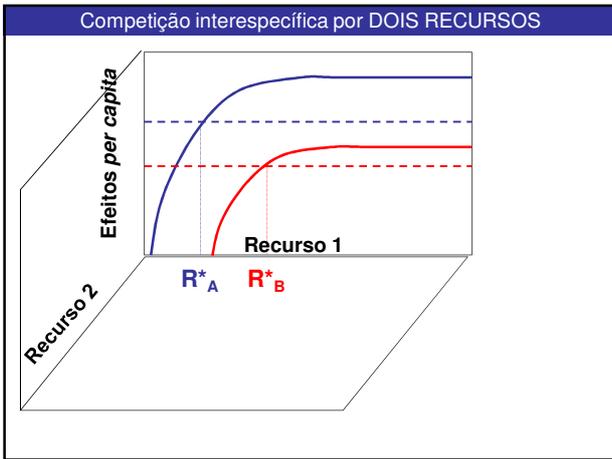


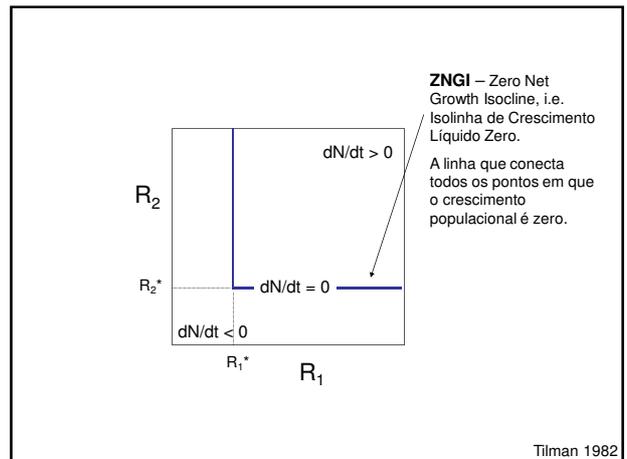
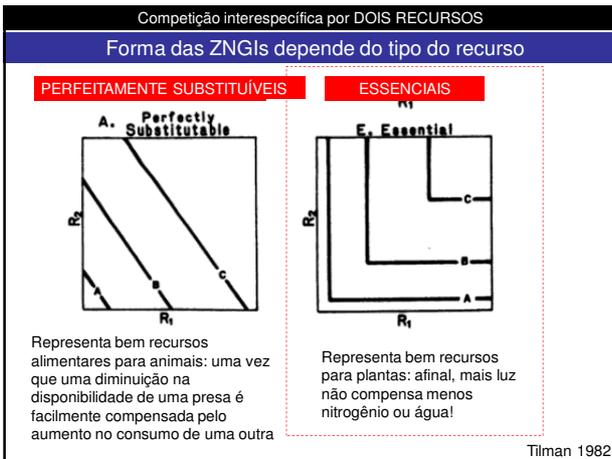
**O que nos leva a concluir que uma ou mais premissas simplificadoras do modelo, implícitas ou explícitas, devem ser violadas na natureza**

- Talvez haja mais de um recurso limitante
- Talvez ambiente não seja espacialmente homogêneo
- Talvez ambiente não seja temporalmente homogêneo
- Talvez espécies sejam limitadas por dispersão
- Talvez organismos em outros níveis tróficos exerçam taxas de perdas densidade- ou frequência- dependentes
- Talvez o equilíbrio não seja jamais atingido !!!!!!!!!!!!!!!

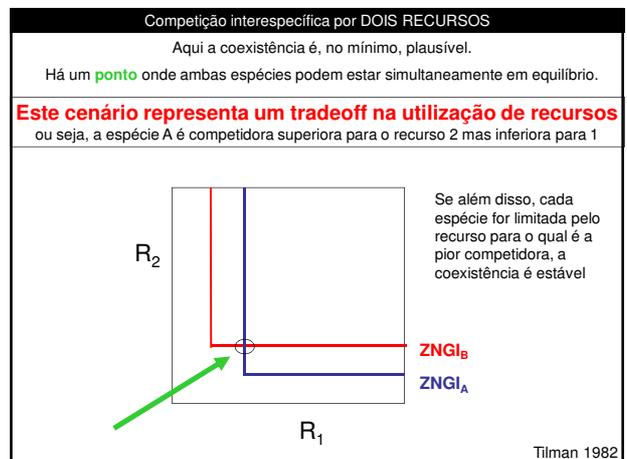
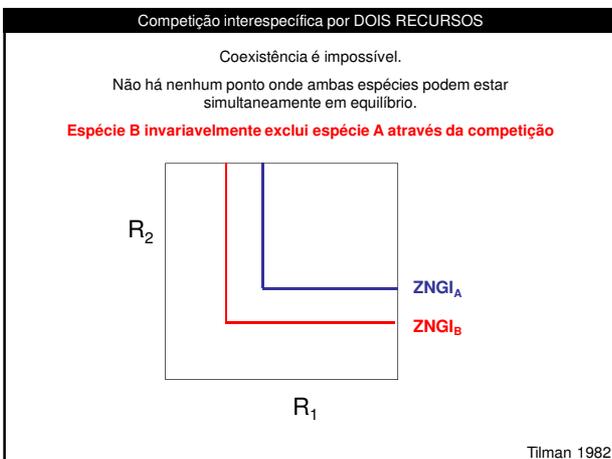
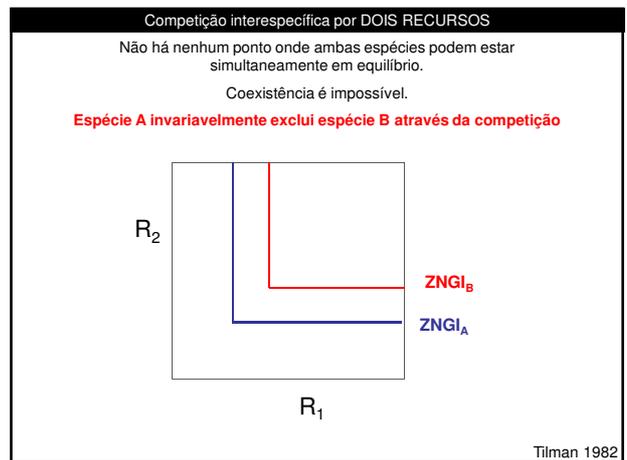
**O que nos leva a concluir que uma ou mais premissas simplificadoras do modelo, implícitas ou explícitas, devem ser violadas na natureza**

- Talvez haja mais de um recurso limitante
- Talvez ambiente não seja espacialmente homogêneo
- Talvez ambiente não seja temporalmente homogêneo
- Talvez espécies sejam limitadas por dispersão
- Talvez organismos em outros níveis tróficos exerçam taxas de perdas densidade- ou frequência- dependentes
- Talvez o equilíbrio não seja jamais atingido !!!!!!!!!!!!!!!





Equilíbrio do sistema é atingido quando a reprodução de uma espécie balanceia com mortalidade, **E** quando a taxa de oferta do recursos balanceia com a taxa de consumo



Aqui abriremos GRANDE  
PARÊNTESES

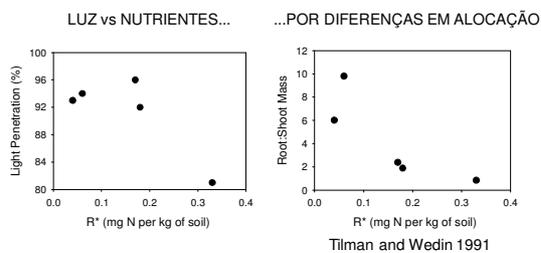
Tradeoffs emergem quando o investimento em determinada estrutura, função ou atividade que aumenta a performance do Indivíduo em uma circunstância vem à custa de uma diminuição da sua performance em outra circunstância

Tradeoffs são pervasivos na natureza e são pedra fundamental na coexistência de espécies - uma das questões centrais da ecologia de comunidades .

Na verdade, todos os modelos de equilíbrio prevêem que tradeoffs são necessários para a coexistência estável de espécies em escala local

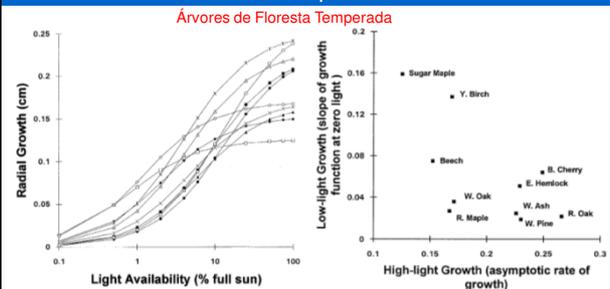
Diversos são os tradeoffs relacionados com habilidade competitiva

Tradeoffs associados à habilidade competitiva  
Habilidade competitiva por recursos diferentes

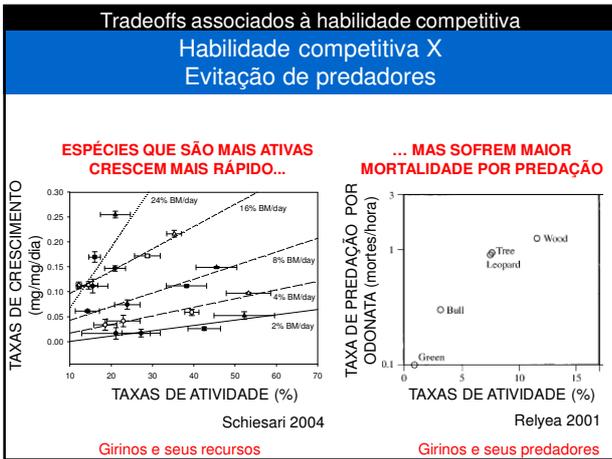
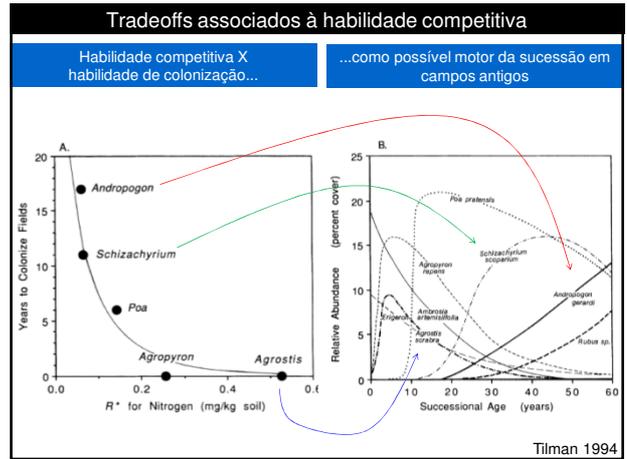
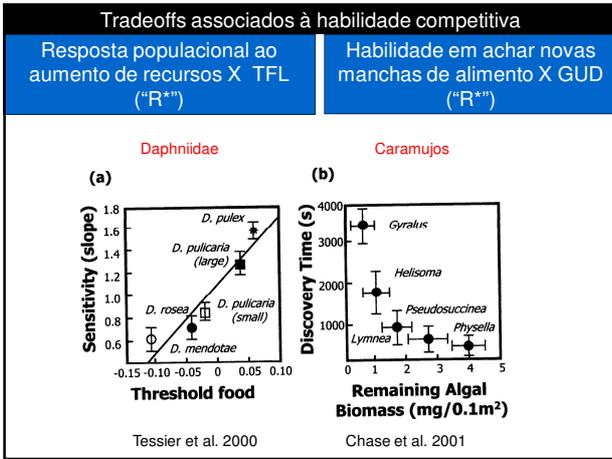


É deste tradeoff que estamos falando no modelo de Tilman !!!

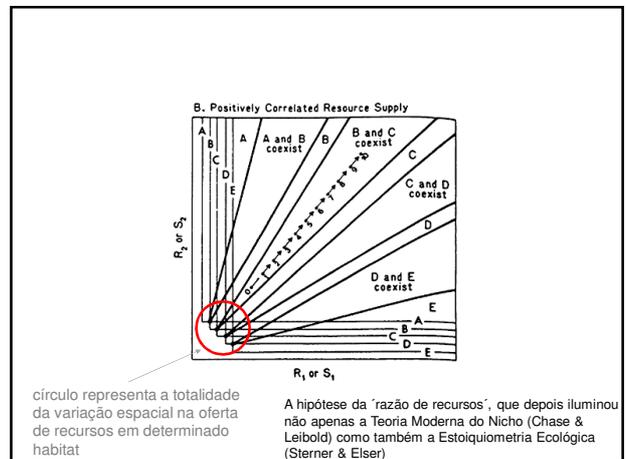
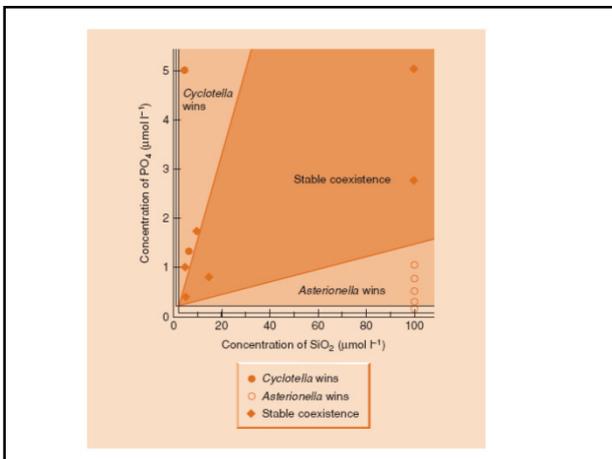
Tradeoffs associados à habilidade competitiva  
Habilidade competitiva em ambientes ricos X pobres em recursos



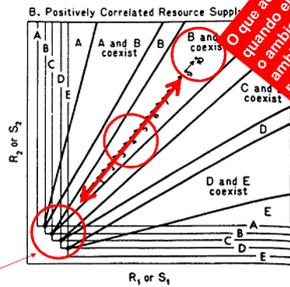
Kobe et al. 1995



Aqui fechamos o GRANDE PARÊNTESES



Porque mecanístico, modelo acomoda novas realidades e questões

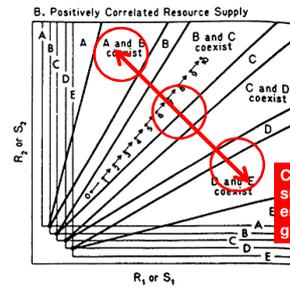


O que acontece quando enriquecemos o ambiente? Por que recursos tendem a ser pobres em espécies?

Cada círculo representa a totalidade da variação espacial na oferta de recursos em determinado habitat

Note, em contrapartida que o alfa do modelo de L-V só poderia ser medido APOS realizado um experimento de competição.

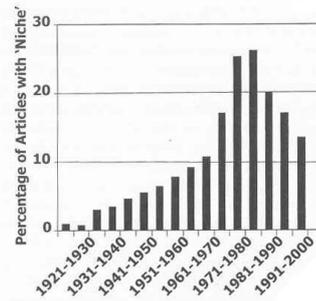
Porque mecanístico, modelo acomoda novas realidades e questões



Como e porque se dá a substituição de espécies ao longo de gradientes ambientais?

# O NICO

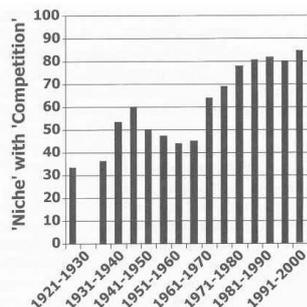
## Pedra fundamental da teoria ecológica



Porcentagem de artigos na Ecology que mencionavam a palavra 'niche', agrupados por década

## Pedra fundamental da teoria ecológica

Intimamente pensado em associação com o processo de competição, embora não precise ser e, para dizer a verdade, sequer pode ser ligado só à competição

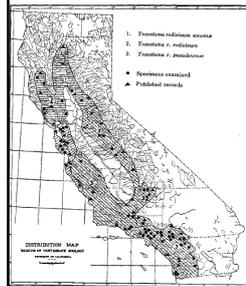


Porcentagem de artigos na Ecology que mencionavam a palavra 'niche' e que também mencionavam a palavra 'competição', agrupados por década

## THE NICHE-RELATIONSHIPS OF THE CALIFORNIA THRASHER.!

Vol. XXXIV] 1917

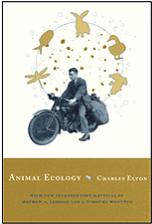
BY JOSEPH GRINNELL.



Descrição verbal de todas as condições necessárias para a existência da espécie, incluindo tolerâncias fisiológicas, limitações morfológicas, hábitos alimentares, e interações com outros membros da comunidade.

O nicho como as necessidades da espécie

**Charles Elton**  
**Animal Ecology**  
**1927**



**Nicho como o papel funcional de uma espécie na cadeia alimentar**



**ANIMAL ECOLOGY**  
CHAPTER I  
INTRODUCTION

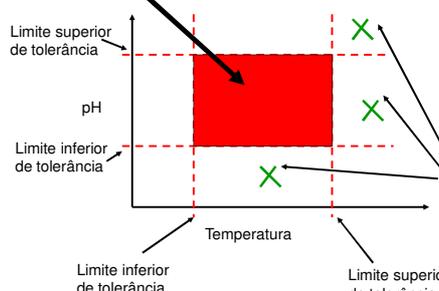
"Ecology is a new name for a very old subject. It simply means scientific natural history." — Charles Elton, 1927

**O nicho como os impactos da espécie**

**A "Era da Teoria do Nicho"**

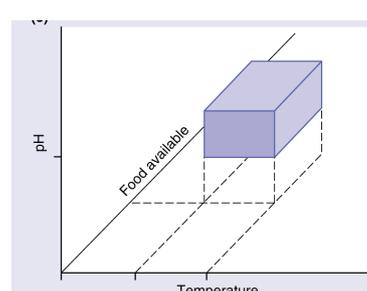
**UM NICHU BIDIMENSIONAL** (dimensões consideradas: pH e temperatura)

**Aqui nós definimos o NICHU, que representa as condições combinadas de pH e T onde a espécie PODERIA persistir**




Hutchinson 1957

Se considerarmos mais uma condição ou recurso, então temos 3 dimensões e portanto o nicho será representado não mais por uma área, mas por um sólido com determinado volume



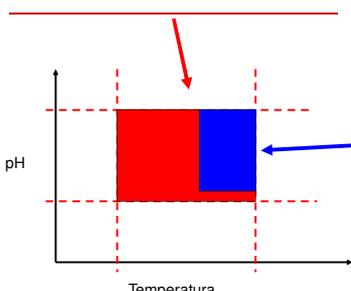
No entanto, precisamos considerar muito mais condições (salinidade, OD, velocidade de corrente da água) e também RECURSOS (comida, abrigo, sítios para oviposição para animais; água, nitrato, disponibilidade de polinizadores para plantas)...

.. O que levou Hutchinson (1957) a definir o nicho com sendo um Hipervolume N-dimensional onde uma espécie pode manter uma população viável (sendo que cada dimensão corresponde a um recurso ou condição).

E obviamente não podemos representar nada com mais do que 3 dimensões...

**Sacada de Hutchinson 1: formalismo quantitativo**

... mas para facilitar voltemos ao NICHU BIDIMENSIONAL representando as condições combinadas de T e pH onde a espécie **PODERIA** estabelecer populações viáveis.. Este é chamado o **NICHU FUNDAMENTAL**, resumindo a amplitude de todas as condições e recursos onde uma espécie poderia manter uma população viável (o nicho *potencial*)



No entanto, na natureza **ESPECIES INTERAGEM**. Por isso precisamos definir um **NICHU REALIZADO**, uma subregião do nicho fundamental à qual a espécie está restrita por causa de interações biológicas como competição, predação, doenças, etc

**Sacada de Hutchinson 2: separação do nicho que a espécie poderia ocupar, e o nicho que de fato ocupa**

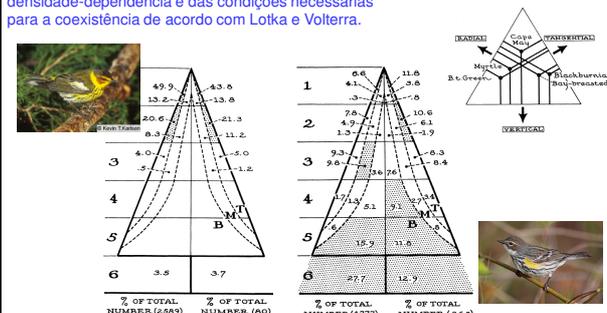
**A "Era da Teoria do Nicho"**

**POPULATION ECOLOGY OF SOME WARBLERS OF NORTHEASTERN CONIFEROUS FORESTS!**

ROBERT H. MACARTHUR  
Department of Zoology, University of Pennsylvania

1958

Quantificação rigorosa e referência explícita a densidade-dependência e das condições necessárias para a coexistência de acordo com Lotka e Volterra.



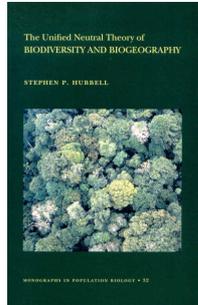
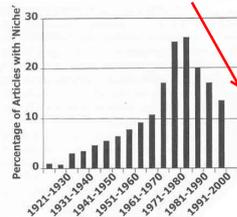
Species	1	2	3	4	5	6
1	49.9	20.6	4.0	4.0	15.9	3.8
2	4.1	49.7	8.3	1.3	15.9	17.7
3	13.2	21.3	40.0	1.3	15.9	3.7
4	4.3	11.2	5.0	43.5	11.8	15.9
5	11.6	10.6	1.2	1.2	11.8	15.9
6	3.5	8.4	1.2	1.2	11.8	15.9

**A aí veio uma onda de estudos medindo**

- Largura do nicho
- Partilha do nicho
- Sobreposição do nicho
- Montagem de comunidades
- Etc
- Etc

Estes estudos quase sempre focaram na **competição por recursos** e sem necessariamente muito rigor...

E à medida que ecólogos 'superaram' competição, abandonaram largamente o uso do conceito



**Reinterpretação do conceito de nicho**

Supera a dicotomia do (impacto da espécie no ambiente vs o impacto do ambiente na espécie); explicita interações entre espécies; e usa abordagem mecanística

**Ecological Niches**

Linking Classical and Contemporary Approaches



Jonathan M. Chase and Mathew A. Leibold

**Definição #1**

A descrição conjunta das condições ambientais que permitem a uma espécie satisfazer suas **necessidades** mínimas de forma que a taxa de nascimento de uma população local seja igual ou maior que sua taxa de mortalidade; **mais** o conjunto de efeitos (i.e., **impactos**) per capita desta espécie sobre estas condições ambientais

**Definição #2**

A descrição conjunta da **ZNGI** (zero net growth isocline, isolinha de crescimento líquido zero) de um organismo junto com **os vetores de impactos** desta ZNGI no espaço multivariado definido pelo conjunto de fatores ambientais presentes

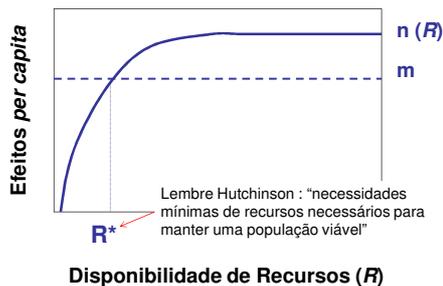


Chase & Leibold 2003

**Resposta do CONSUMIDOR a um RECURSO**

**O COMPONENTE DA NECESSIDADE DO RECURSO**

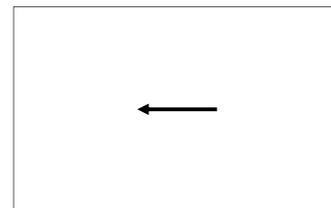
NO CASO, UM ÚNICO FATOR DO NICHU, QUE, OBVIAMENTE, CONTINUA SENDO MULTIDIMENSIONAL



população diminui | população cresce. E população maior consome mais recursos, trazendo R eventualmente de volta para R\*

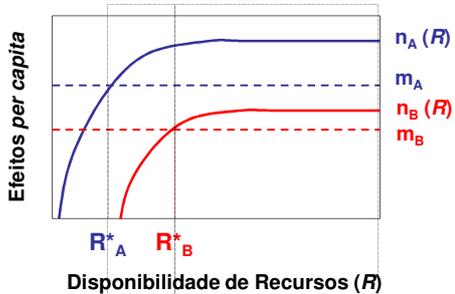
**Impacto do CONSUMIDOR no RECURSO**

**O COMPONENTE DO IMPACTO NO RECURSO**



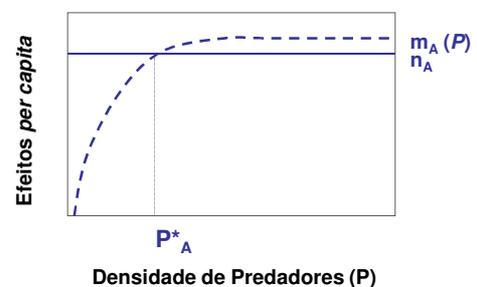
Disponibilidade de Recursos (R)

**Competição EXPLOITATIVA por um único RECURSO**

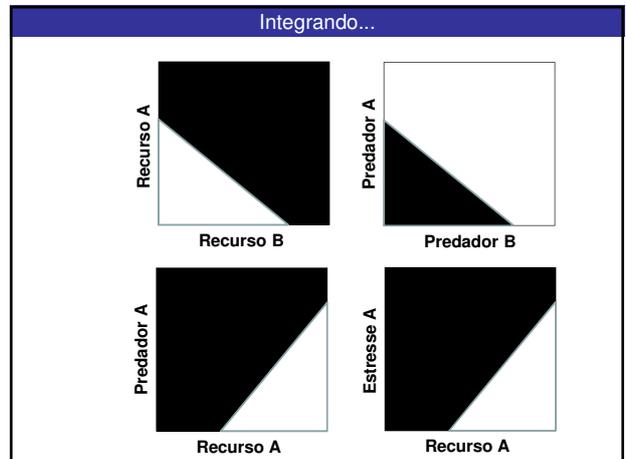
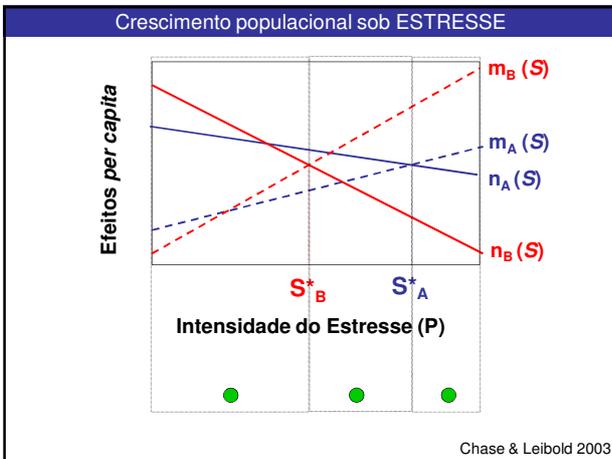
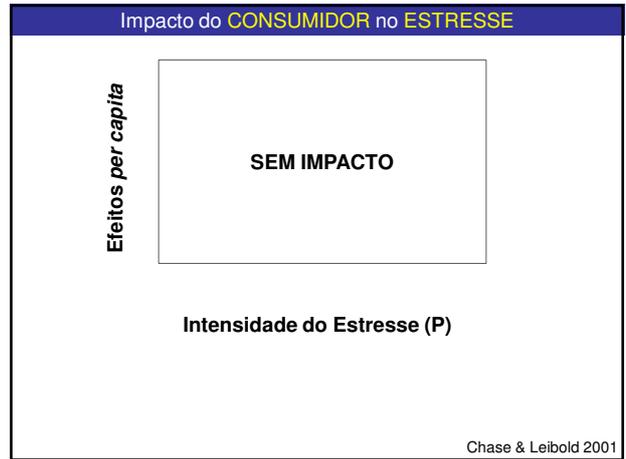
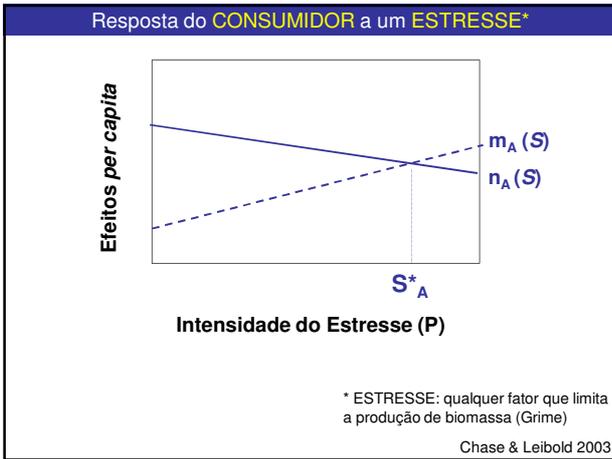
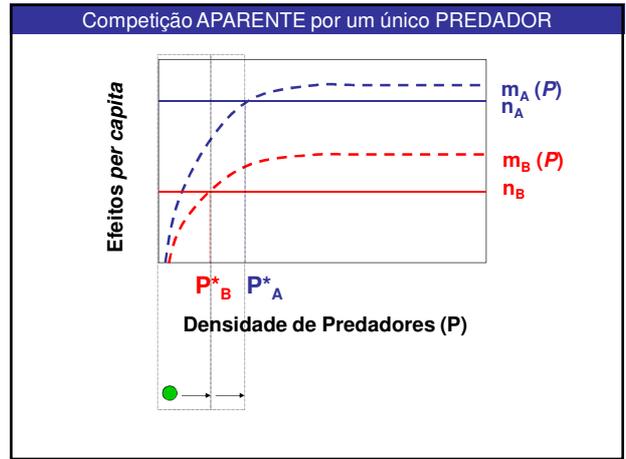
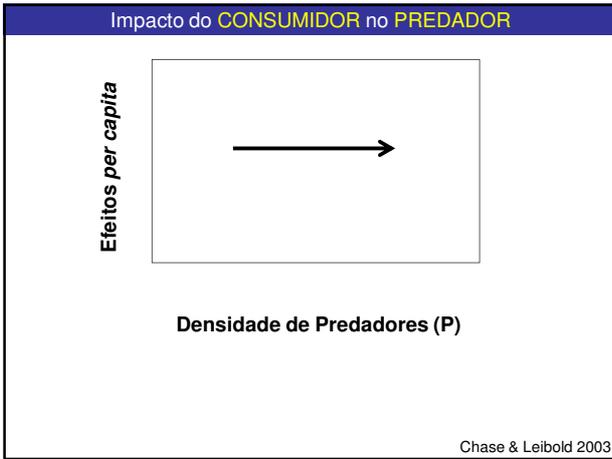


Tilman 1982

**Resposta do CONSUMIDOR a um PREDADOR**



população do consumidor aumenta | população do consumidor declina.



## Conclusões

Competição é uma interação quantitativamente importante em diversos contextos ecológicos, e pode influenciar a estruturação de comunidades biológicas.

Competição é processo de grande importância histórica no estudo na Ecologia de Comunidades

Por conta desta importância histórica, além da vasta literatura empírica, vasta e venerável literatura teórica

Aqui usamos dois modelos clássicos de competição interespecífica para explorar as condições para a coexistência entre competidores, e para exemplificar as diferenças marcantes entre abordagens fenomenológicas e mecanísticas em ecologia de comunidades

Abordagens mecanísticas (i) permitem maior entendimento de relações de causa-e-efeito; (ii) permitem prever consequências de alterações no ambiente ou na composição da comunidade; (iii) buscam atributos-chave mediando o desempenho de espécies e portanto nos permitem abstrair dos organismos que estudamos e generalizar para outros sistemas biológicos

'Nicho', certamente um dos conceitos-chave da Ecologia, é importante tanto como ferramenta para conceitualizar fenômenos ecológicos e evolutivos, quanto para integrar estes fenômenos através de níveis de organização biológica

Em parte, o uso e desenvolvimento do conceito de nicho decaiu porque íntima- mas erroneamente associado ao processo de competição (cuja importância percebida declinou)

Uma reformulação recente do conceito de nicho tem flexibilidade para acomodar qualquer fator que influencia o fitness do organismos; unifica conceitos prévios aparentemente díspares por definir nicho ou como papel da espécie, ou como impacto da espécie; e aproxima a ecologia de populações, comunidades e ecossistemas ao integrar papel, função e impacto das espécies nos ecossistemas.

## Bibliografia Geral

- Amarasekare, P. 2009. Competition and coexistence in animal communities. Princeton Guide to Ecology.
- Chase J & M Leibold 2003. The ecological niche: linking classic and contemporary approaches.
- Chave, J. 2009. Competition, neutrality, and community organization. Princeton Guide to Ecology.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics.
- Dybzinski R. & D. Tilman. 2009. Competition and coexistence in plant communities. Princeton Guide to Ecology.
- Grace & Tilman. 1990. Perspectives on plant competition.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton Univ. Press
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton Univ. Press