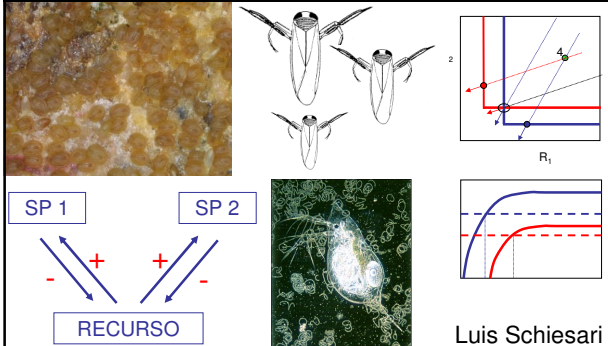


## Competição e Estrutura de Comunidades



Luis Schiesari

## 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
- Princípio da Exclusão Competitiva
- Consequências da competição interespecífica
  - O princípio da exclusão competitiva
  - Competição atual: evidência e consequências
  - Competição passada: possíveis evidências e consequências para padrões atuais
- Teoria da Competição Interespecífica:
  - Modelo de Lotka-Volterra (fenomenológico)
  - Modelo de Tilman (mecânico)
- 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

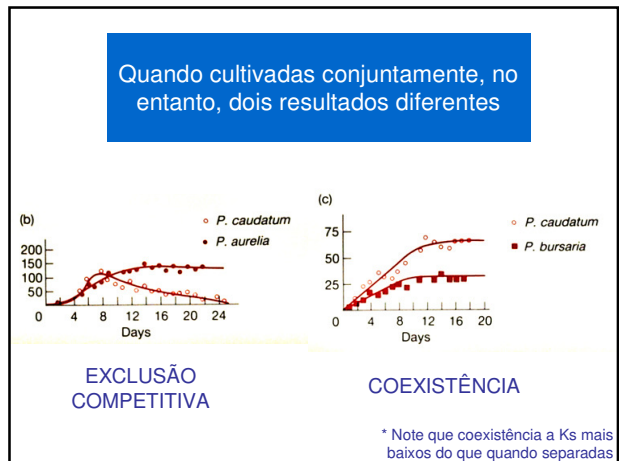
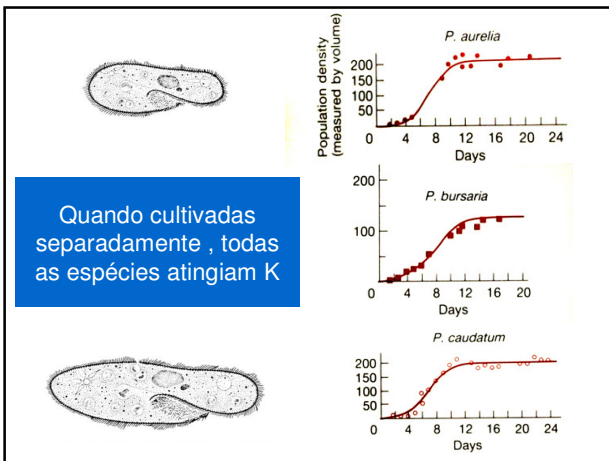
EM ANIMAIS: territorialidade. Defesa de um recurso, ou de uma área que contém o recurso

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

## Consequências da competição interespecífica

### Quais são as consequências das interações competitivas entre espécies?

- Experimento clássico do ecólogo russo Gause
- Criou 3 spp de *Paramecium* (um protozoário ciliado) em tubos de centrífuga
- Estes paramécios eram alimentados com uma cultura de leveduras e bactérias que se desenvolviam sobre aveia



## Como 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

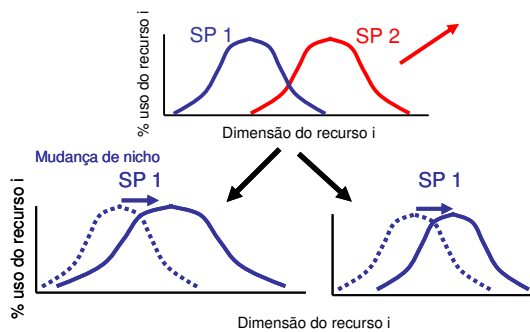
OU SEJA há PARTILHA DE RECURSOS

## 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

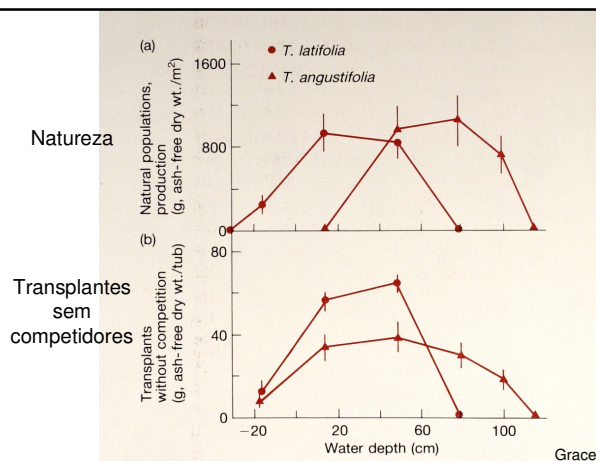
### PARTILHA DE NICHOS COMO CONSEQUÊNCIA DE COMPETIÇÃO ATUAL

Uma maneira de saber se competição entre duas espécies está ocorrendo



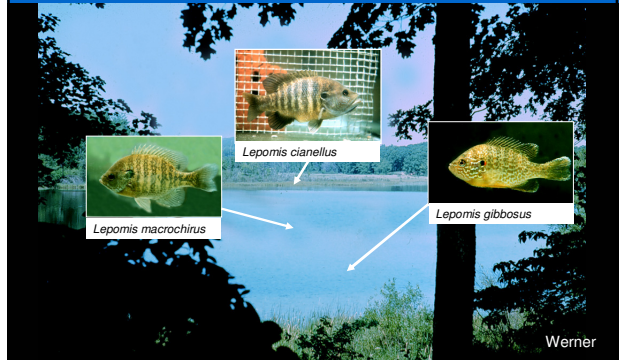
### PARTILHA DE NICHOS COMO CONSEQUÊNCIA DE COMPETIÇÃO ATUAL

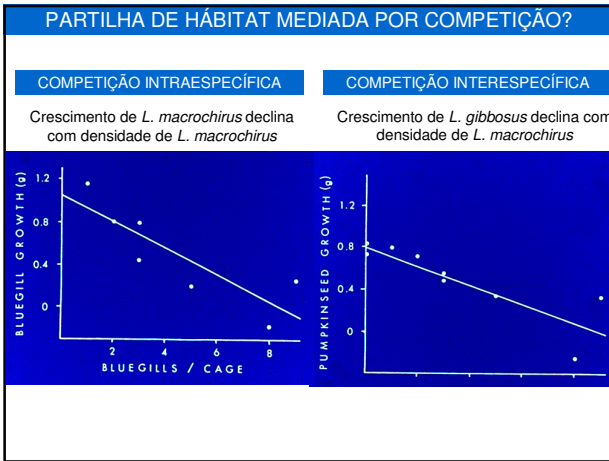
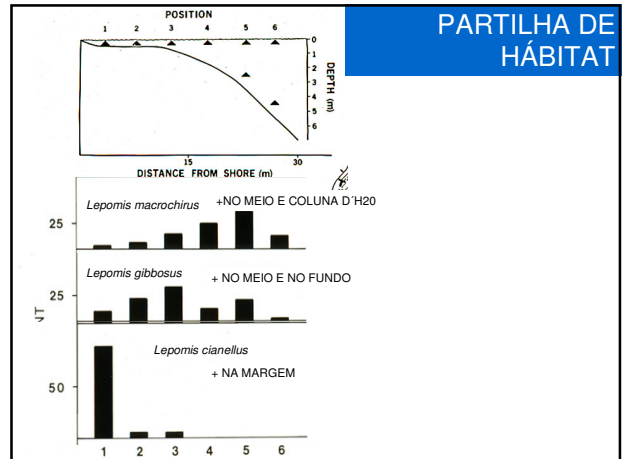
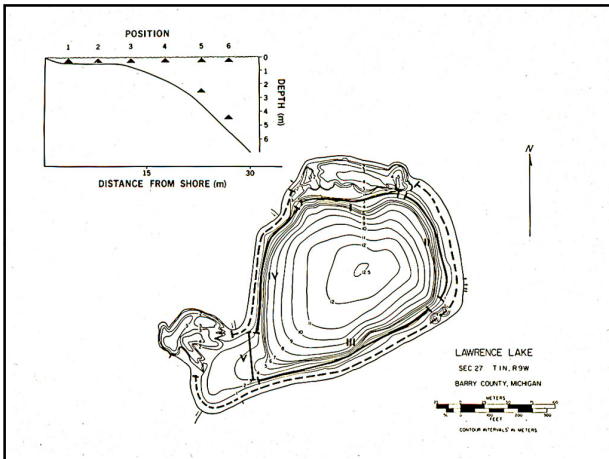
#### *Typha*



### PARTILHA DE NICHOS COMO CONSEQUÊNCIA DE COMPETIÇÃO ATUAL

#### *Lepomis spp.* nos lagos de Michigan, EUA





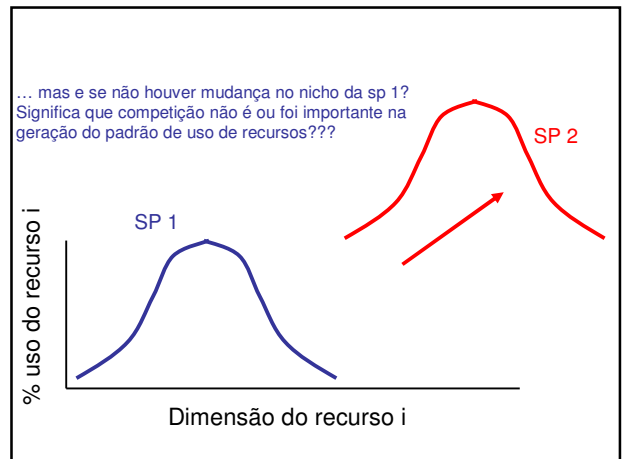
Prey	<i>L. macrochirus</i>	<i>L. gibbosus</i>	<i>L. cyanellus</i>
Species Alone			
Vegetation dwellers	61	41	43
Benthic in- and epifauna	10	12	23
Open water zooplankton	8	1	1
Other	21	47	33
Species Together			
Vegetation dwellers	15	5	40
Benthic in- and epifauna	15	34	12
Open water zooplankton	33	6	4
Other	37	55	44

Padrão de consumo de presas coincide com o observado no campo

Em competição e/ou na natureza escolhe a coluna d' água

Em competição e/ou na natureza escolhe o fundo

Em competição e/ou na natureza escolhe a margem

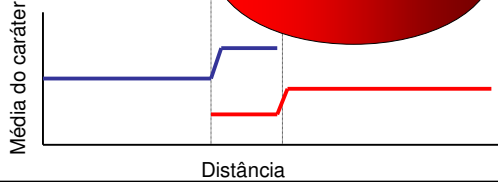


PADRÕES CONSISTENTES COM UM PAPEL HISTÓRICO DA  
COMPETIÇÃO MOLDANDO COMUNIDADES E ATRIBUTOS

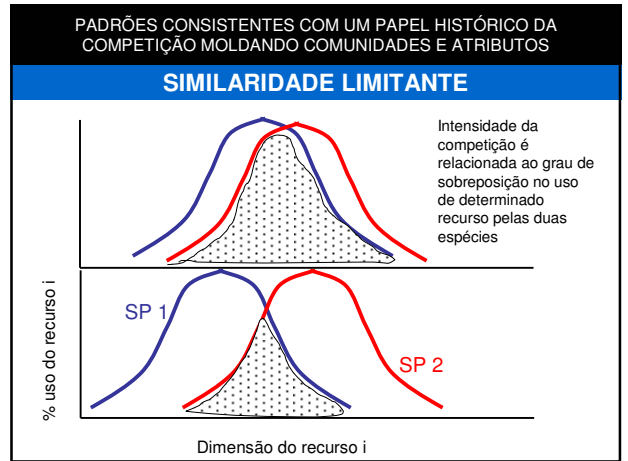
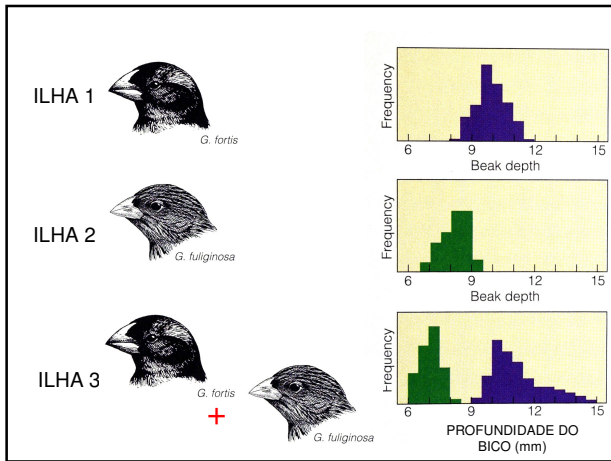
**DESLOCAMENTO DE CARACTERES**

Sp A e sp B similares ecologicamente apresentam  
sobreposição em suas distribuições geográficas.

Considere um caráter  
relacionado com uso de  
recurso:



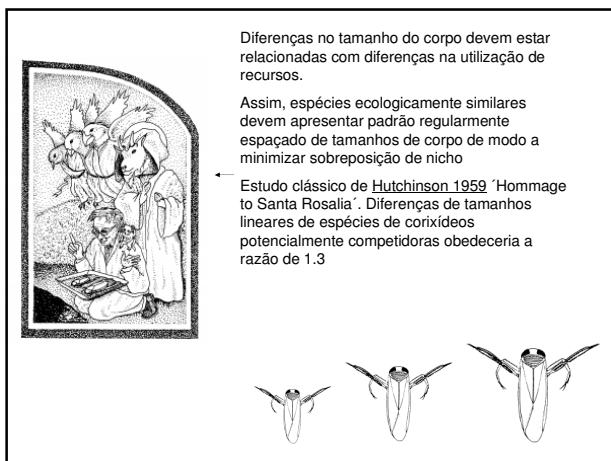
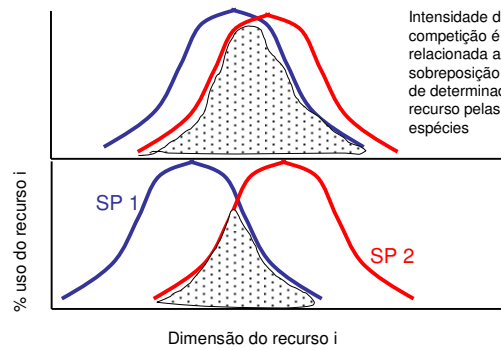
Tentilhões de solo de Galápagos  
(*Geospiza*)



PADRÕES CONSISTENTES COM UM PAPEL HISTÓRICO DA  
COMPETIÇÃO MOLDANDO COMUNIDADES E ATRIBUTOS

**SIMILARIDADE LIMITANTE**

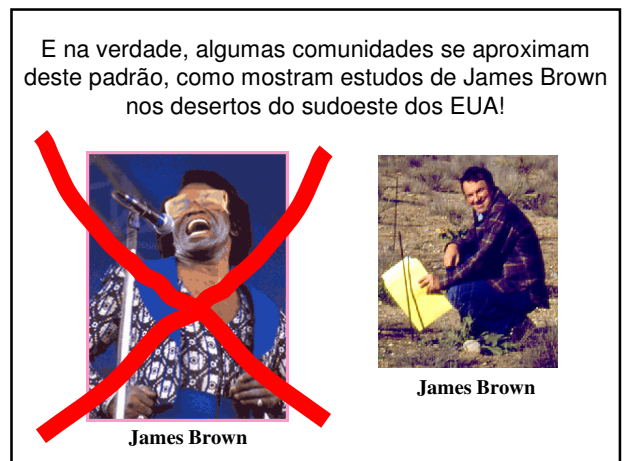
Intensidade da  
competição é  
relacionada ao grau de  
sobreposição no uso  
de determinado  
recurso pelas duas  
espécies



Diferenças no tamanho do corpo devem estar  
relacionadas com diferenças na utilização de  
recursos.

Assim, espécies ecologicamente similares  
devem apresentar padrão regularmente  
espaçado de tamanhos de corpo de modo a  
minimizar sobreposição de nicho

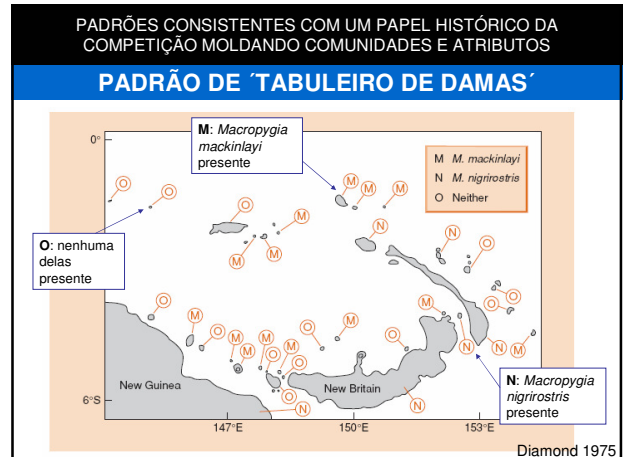
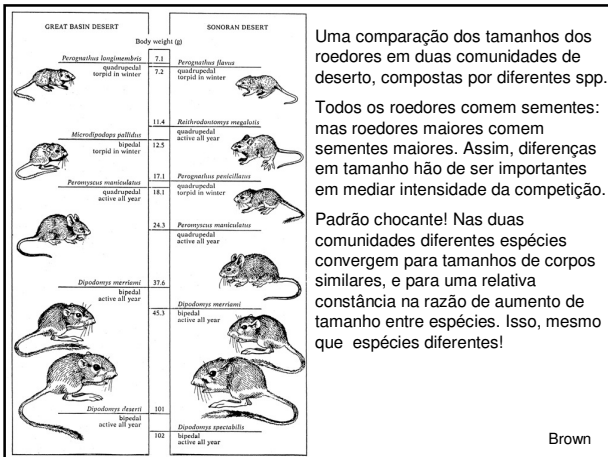
Estudo clássico de Hutchinson 1959 'Homage  
to Santa Rosalia'. Diferenças de tamanhos  
lineares de espécies de corixídeos  
potencialmente competidoras obedeceria a  
razão de 1.3



E na verdade, algumas comunidades se aproximam  
deste padrão, como mostram estudos de James Brown  
nos desertos do sudoeste dos EUA!

James Brown

James Brown



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

**Premissas**

- 1) r e K são constantes
- 2) gerações sobrepostas
- 3) estrutura etária estável
- 4) densidade-dependência linear
- 5) sem atrasos (time lags)

Modelo logístico incorpora competição intraespecífica

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

Fração não-utilizada dos recursos

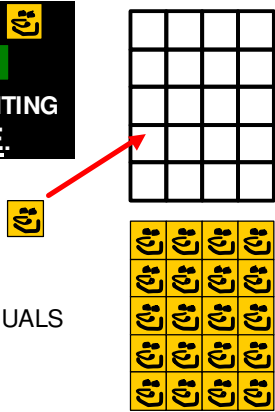
Como incorporar um termo para competição interespecífica?

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!

SAY THAT SPECIES 1 AND SPECIES 2 COMPETE FOR A LIMITING RESOURCE: SPACE.

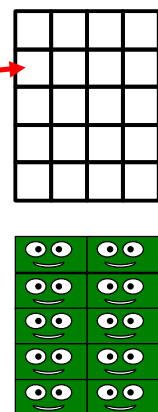


THIS HABITAT CAN SUPPORT 20 INDIVIDUALS OF SPECIES 1

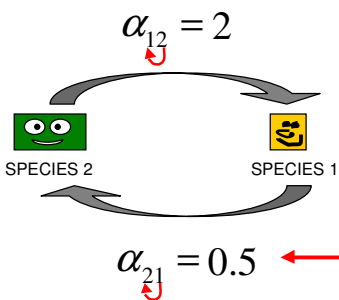
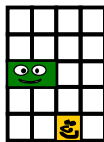
$$K_1 = 20$$

BUT THIS HABITAT CAN SUPPORT ONLY 10 INDIVIDUALS OF SPECIES 2

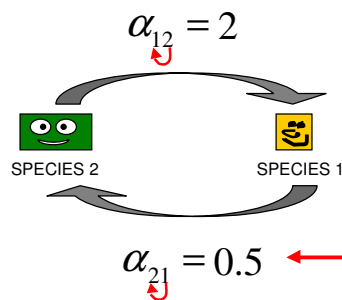
$$K_2 = 10$$



Clearly each species has a different per-capita consumption rate. Species 2 takes twice as much space as species 1. Therefore one individual of species 2 will have a greater impact on an individual of species 1 than the reverse.



The **competition coefficient**: a factor converting numbers of individuals of species 1 into "species 2 equivalents"; and vice-versa.



Outra forma de pensar o alfa: razão na intensidade da competição interespecífica vs intraespecífica para sp 2

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

E se

$\alpha_{12} > 1$  então inter > intraspecífico para sp 1

$\alpha_{12} = 1$  então inter = intraspecífico para sp 1

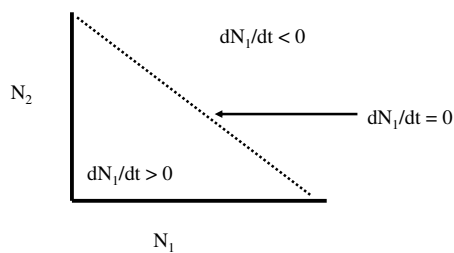
$\alpha_{12} < 1$  então intra > interspecífico para sp 1

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

Em que circunstâncias espécie 1 vence em competição com 2? Em que circunstâncias espécie 2 vence em competição com 1? Em que circunstâncias observamos coexistência?

Equações diferenciais não são apropriadas para fazer previsões numéricas mas sim para entender o comportamento do sistema no equilíbrio. O que queremos, em última análise, é deduzir o comportamento do sistema para todas as combinações de  $N_1$  e de  $N_2$

Por exemplo para a sp 1:



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

então

$$K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2 = 0$$

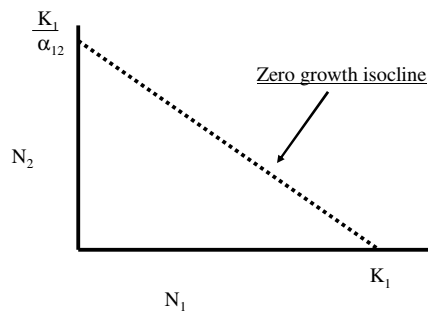
ou

$$\hat{N}_1 = K_1 - \alpha_{12} N_2$$

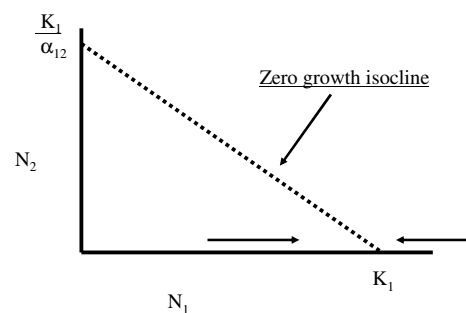
Achando a reta

- quando  $N_2 = 0$ ,  $N_1 = K_1$

- quando  $N_1 = 0$ ,  $N_2 = K_1/\alpha_{12}$

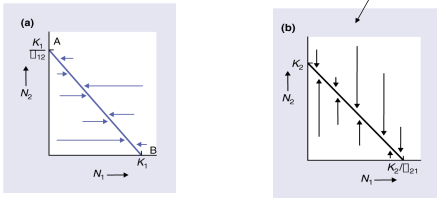


Dentro deste espaço, em que direção a população crescerá?

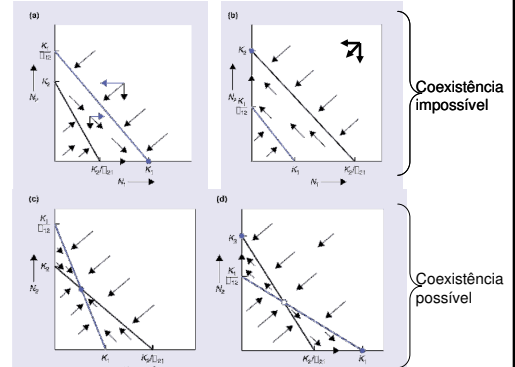




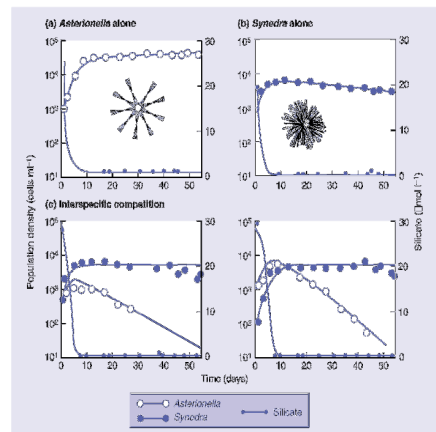
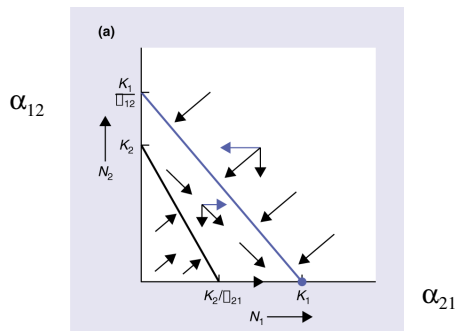
Fazemos o mesmo para a espécie 2, que está representada no eixo y



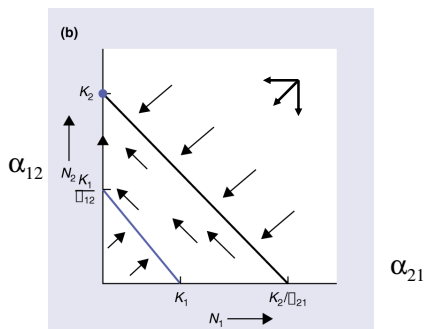
Para saber o resultado da competição, precisamos fundir os dois gráficos. Há 4 formas em que estas isoclinas podem ser arranjadas



Se examinarmos as trajetórias conjuntas das duas populações, observamos que sp1 exclui sp2 independente das condições iniciais



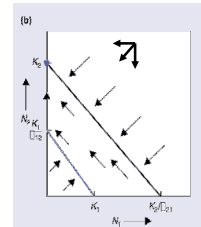
Se revertamos a posição relativa das isoclinas, temos o resultado inverso



Quais os critérios para estes casos de exclusão competitiva?

Espécie 2 ganha quando:  
 $K_2 > K_1/\alpha_{12}$  e  $K_1 < K_2/\alpha_{21}$

Ou, rearranjando  
 $\alpha_{12} > K_1/K_2$  e  $\alpha_{21} < K_2/K_1$

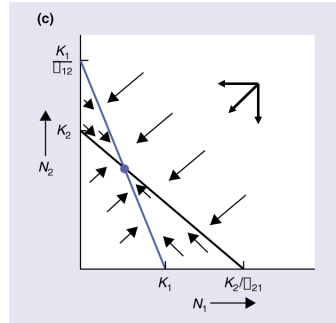


Para entender a importância do  $\alpha$  vamos assumir que  $K$ 's são iguais. Neste caso:  
 $\alpha_{12} > 1$  e  $\alpha_{21} < 1$

## O que isso significa?

Que sp2 tem maior efeito interespecífico sobre sp 1, que sp1 tem sobre si mesmo  
 Por isso sp2 é competidor mais forte  
 Já se  $\alpha$  forem iguais ganha quem tiver maior K

Para este arranjo de isoclinas, há um ponto onde  $dN_1/dt = 0 = dN_2/dt$ . Portanto existe a possibilidade de coexistência. Mas será este ponto estável?



Neste caso  
 $K_1 < K_2/\alpha_{21}$  e  $K_2 < K_1/\alpha_{12}$

Rearranjando  
 $\alpha_{21} < K_2/K_1$  e  $\alpha_{12} < K_1/K_2$

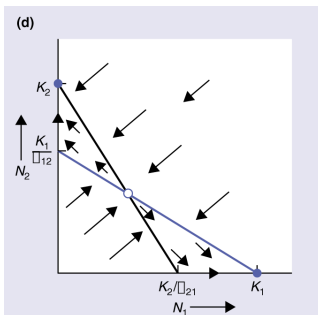
Assumindo que K's são iguais  
 $\therefore \alpha_{21} < 1$  e  $\alpha_{12} < 1$

Ou seja, para as duas espécies competição interespecífica é menos intensa que competição intraespecífica.

Por isso, um indivíduo da sp 1 inibe mais outro indivíduo da sp 1, que a um indivíduo da sp 2 (Se K for diferente, então alfas tem que ser recalculados).

E neste? Será estável ou instável?

Aqui equilíbrio instável. Mesmo uma pequena perturbação leva o sistema a convergir para K1 ou para K2. Por isso resultado depende das condições iniciais



## Qual a interpretação biológica?

Aqui  
 $K_1 > K_2/\alpha_{21}$  e  $K_2 > K_1/\alpha_{12}$

Se Ks são iguais isso significa que  $\alpha_{21} > 1$  and  $\alpha_{12} > 1$

Ou seja, competição interespecífica é mais intensa do que competição intraespecífica para ambas as Espécies

Por exemplo, em casos de competição de interferência extrema, como alelopatia ou agressão direcionada preferencialmente à outra espécie

## Interessante!

Mas o que é alfa?

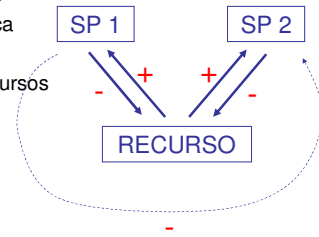
De que recurso ou recursos estamos falando?

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



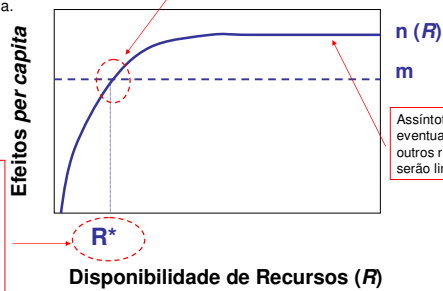
Neste caso, 4 informações são importantes para prever o resultado da competição por recursos, no equilíbrio

- 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)

### 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.

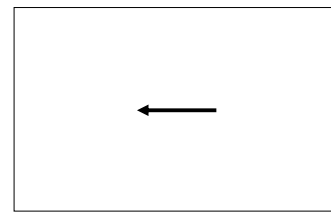


Nível de recursos no equilíbrio. É o nível mínimo de recursos para a persistência da população.

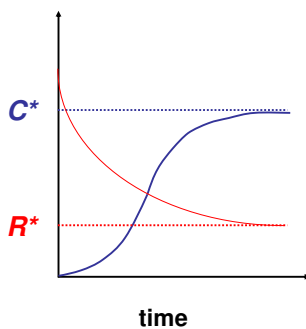
Assintota: eventualmente outros recursos serão limitantes.

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

### Impacto do consumidor sobre o recurso

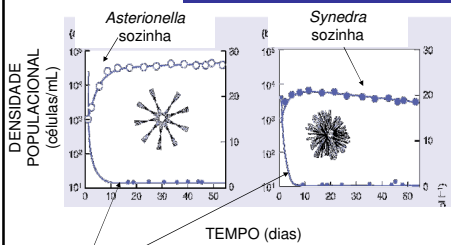


Disponibilidade de Recursos ( $R$ )

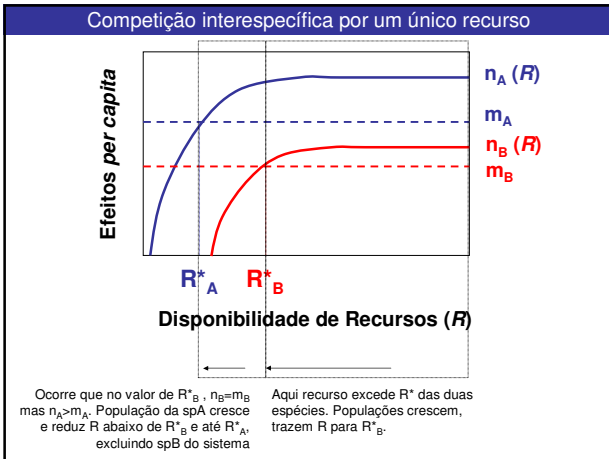


### EXEMPLO

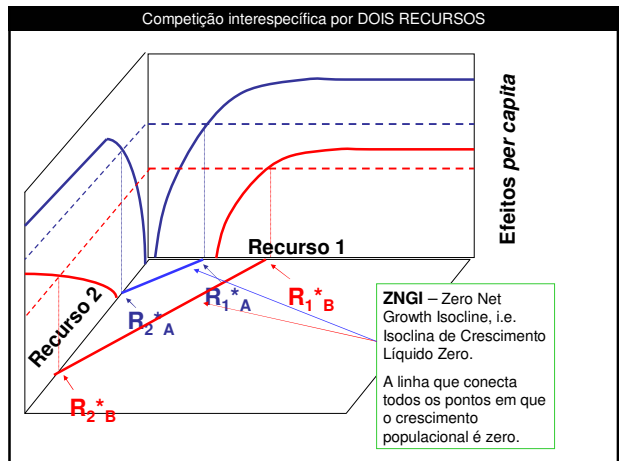
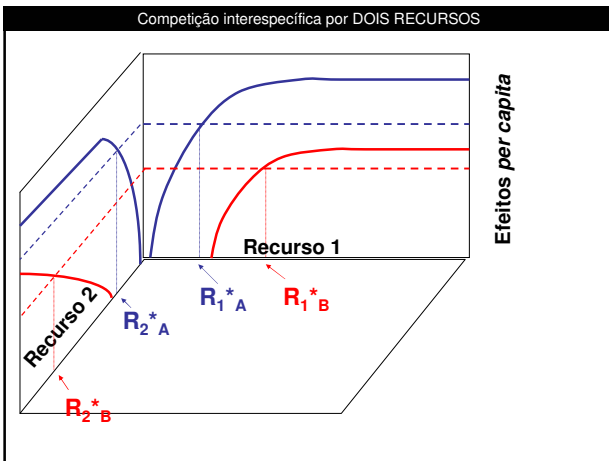
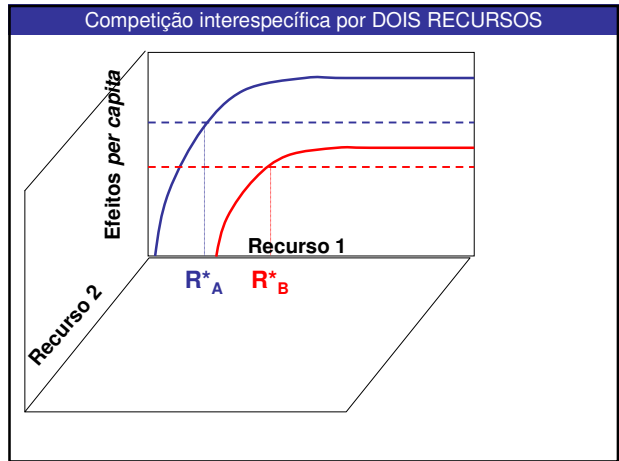
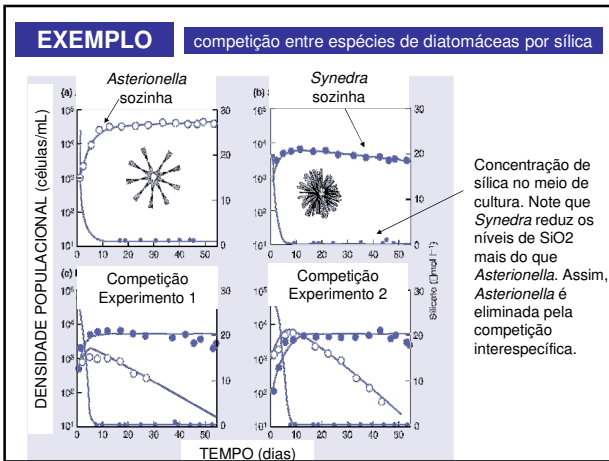
Crescimento populacional de duas espécies de diatomáceas em função de disponibilidade de sílica

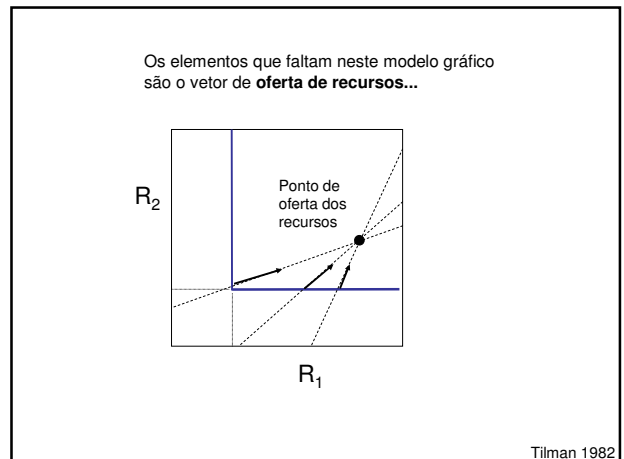
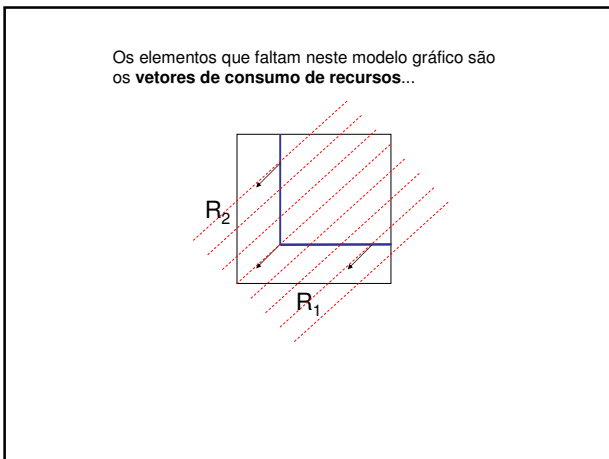
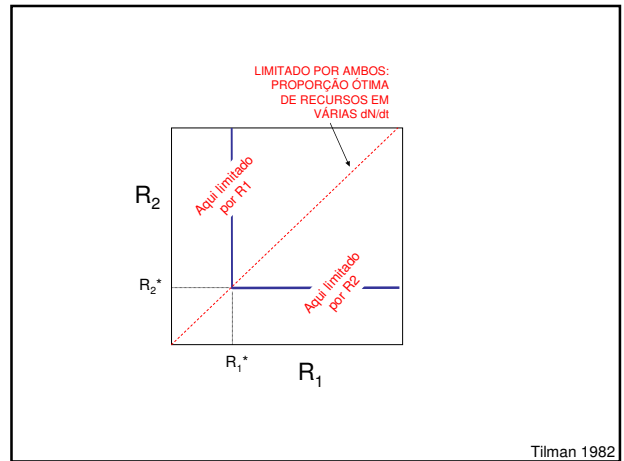
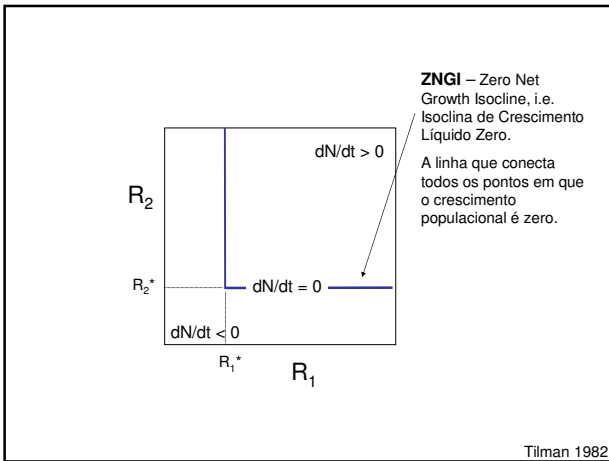
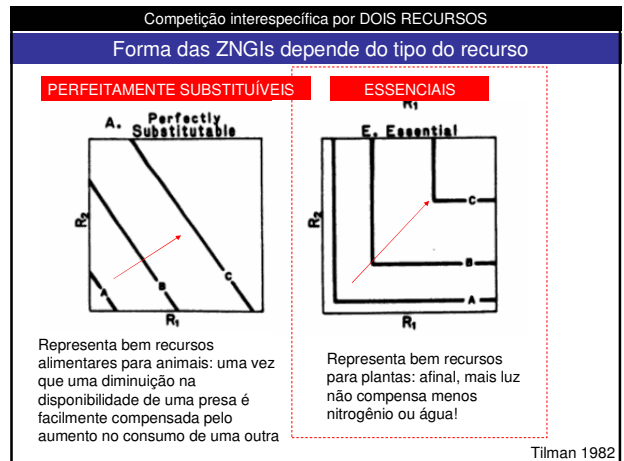
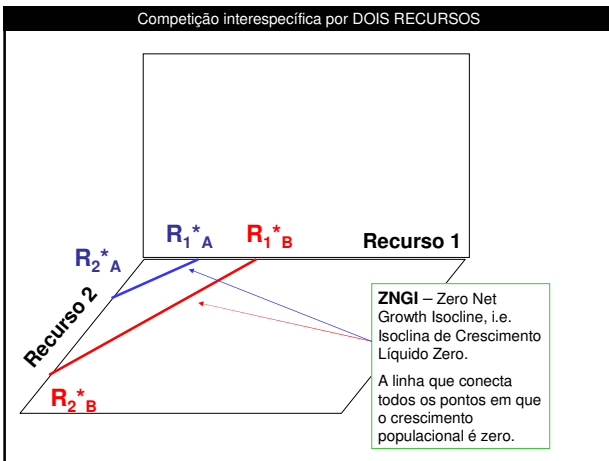


Concentração de sílica no meio de cultura



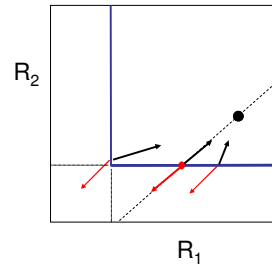
Previsão:  
quando várias espécies competirem por um recurso limitante, a espécie com a menor necessidade deste recurso no equilíbrio ( $R^*$ ) irá excluir competitivamente todas as outras espécies do sistema independente das condições iniciais





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

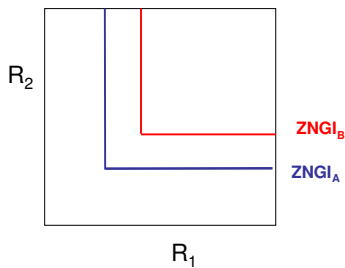
Equilíbrio global do sistema implica em equilíbrio dos recursos, e equilíbrio dos recursos implica que vetor de consumo tem que ser oposto e idêntico ao vetor de oferta



**Competição interespecífica por DOIS RECURSOS**

Não há nenhum ponto onde ambas espécies podem estar simultaneamente em equilíbrio.  
Coexistência é impossível.

**Espécie A invariavelmente exclui espécie B através da competição**



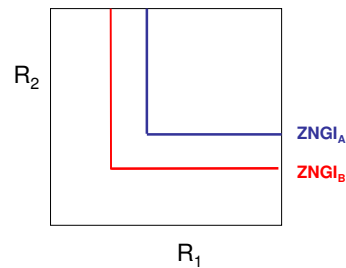
Tilman 1982

**Competição interespecífica por DOIS RECURSOS**

Coexistência é impossível.

Não há nenhum ponto onde ambas espécies podem estar simultaneamente em equilíbrio.

**Espécie B invariavelmente exclui espécie A através da competição**



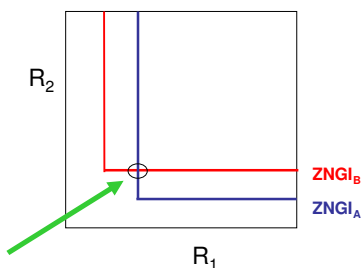
Tilman 1982

**Competição interespecífica por DOIS RECURSOS**

Aqui a coexistência é, no mínimo, plausível.

Há um **ponto** onde ambas espécies podem estar simultaneamente em equilíbrio.

**Este cenário representa um tradeoff na utilização de recursos** ou seja, a espécie A é competidora superiora para o recurso 2 mas inferiora para 1



Tilman 1982

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

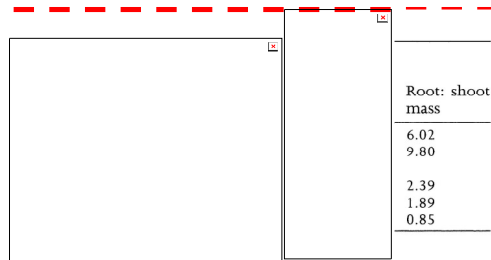
Tradeoffs são pervasivos na natureza e são pedra fundamental na coexistência de espécies - uma das questões centrais da ecologia de comunidades .

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

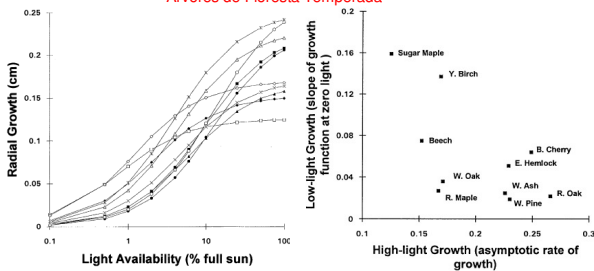


Tilman and Wedin 1991

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

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

Árvores de Floresta Temperada

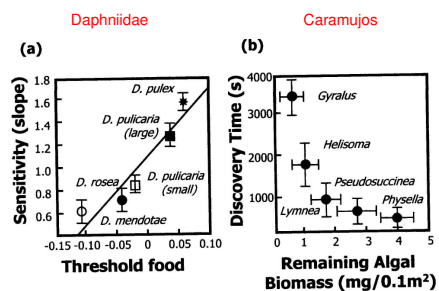


Kobe et al. 1995

Tradeoffs associados à habilidade competitiva

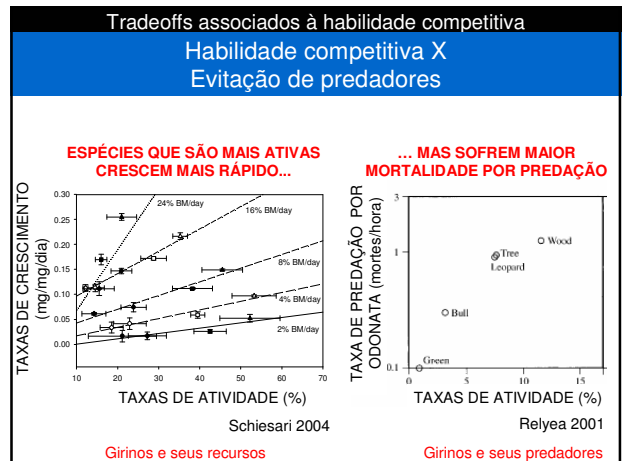
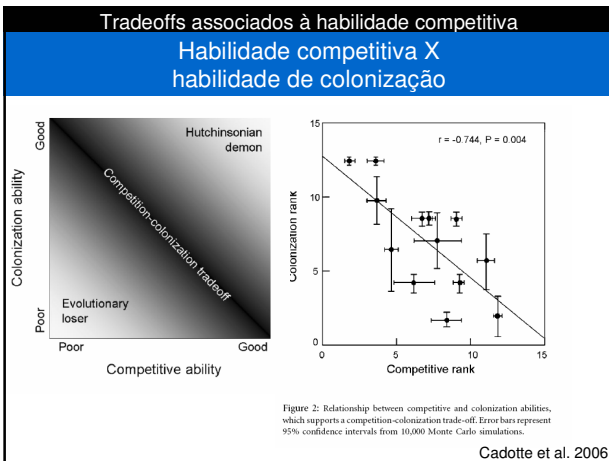
Resposta populacional ao aumento de recursos X TFL ("R\*")

Habilidade em achar novas manchas de alimento X GUD ("R\*")

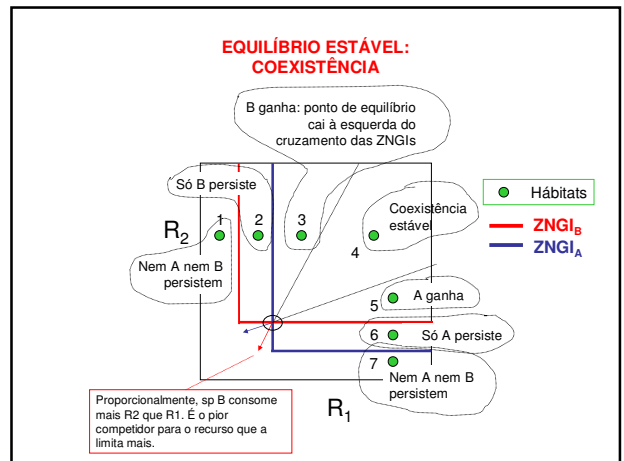
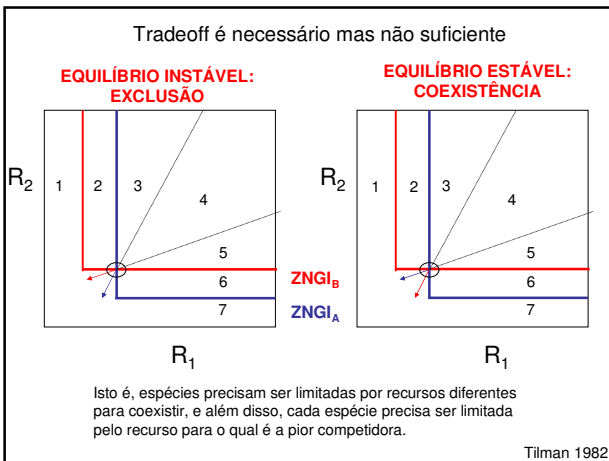
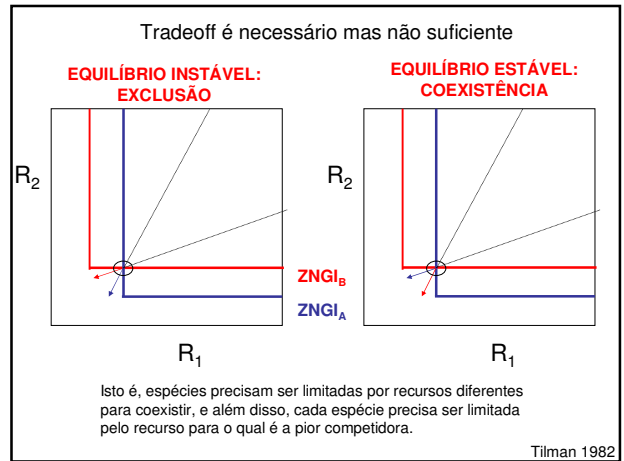


Tessier et al. 2000

Chase et al. 2001



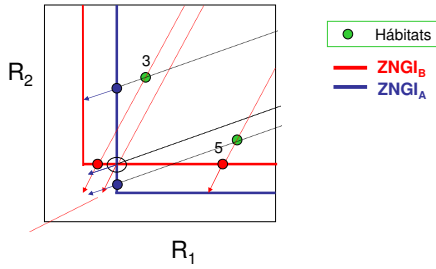
Aqui fechamos o GRANDE PARÊNTESES





**EQUILÍBRIO ESTÁVEL:  
COEXISTÊNCIA**

Porque B ganha em 3 e A em 5?



**EQUILÍBRIO ESTÁVEL:  
COEXISTÊNCIA**

Porque coexistência estável em 4?

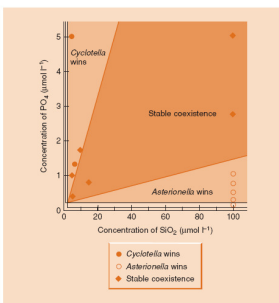
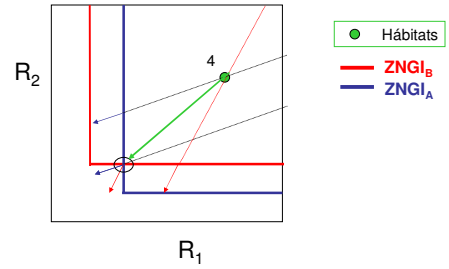
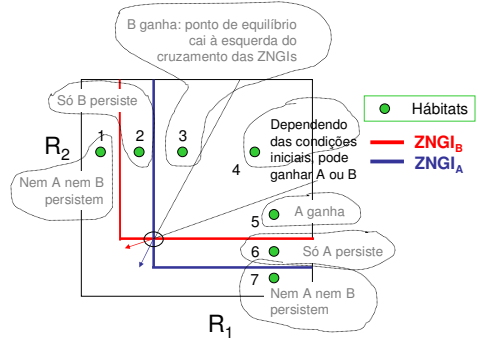


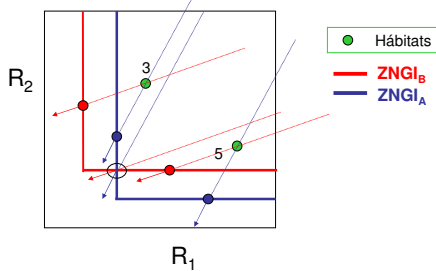
Figure 8.14 The observed isoclines and consumption vectors of two diatom species, *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana*, were used to predict the outcome of competition between them for silicate and phosphate. The predictions were then tested in a series of experiments, the outcomes of which are depicted in the symbols explained in the key. Most experiments confirmed the predictions, with the exception of two being close to the regional boundary. (After Tilman, 1977, 1982).

**EQUILÍBRIO INSTÁVEL:  
EXCLUSÃO**



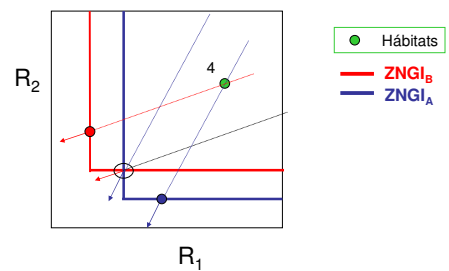
**EQUILÍBRIO INSTÁVEL:  
EXCLUSÃO**

Porque B ganha em 3 e A em 5?



**EQUILÍBRIO INSTÁVEL:  
EXCLUSÃO**

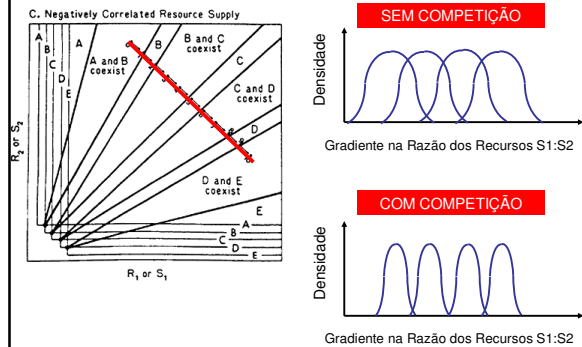
Porque NÃO HÁ MAIS coexistência estável em 4?



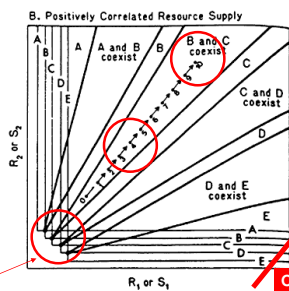
Em suas versões mais simples Tilman chega essencialmente às mesmas conclusões do que Lotka-Volterra, por exemplo que espécies devem diferir no uso de recursos para coexistir, mas num entendimento muito mais aprofundado dos mecanismos da interação e de como seus resultados dependem das condições ambientais. Muda o ambiente, pode mudar o resultado.

No mais, outras ramificações MUITO INTERESSANTES

### COMPETIÇÃO AO LONGO DE GRADIENTES AMBIENTAIS



### COMPETIÇÃO EM AMBIENTES HETEROGÊNEOS



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

**O PARADOXO DO ENRIQUECIMENTO!!!  
MAIS NUTRIENTES  
MENOS ESPÉCIES!!!**

### Conclusões

### Bibliografia Geral

- Chase J & M Leibold 2001. The ecological niche: linking classic and contemporary approaches.
- Grace & Tilman. 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