



Coexistência mediada pela competição no nível do indivíduo

Mauro Sugawara

RESUMO: A competição costuma ser analisada através de parâmetros populacionais, contudo as variações individuais podem influenciar a competição entre indivíduos e influenciar a estrutura das comunidades. Utilizei como modelo de estudo duas guildas de larvas: filtradores e decompositores. Esperava que, a exemplo da competição interespecífica, (i) a coexistência só seria possível se houvesse um grau de dissimilaridade mínima entre os indivíduos e (ii) comunidades saturadas, apresentariam dissimilaridade regular. Ambas hipóteses foram corroboradas para filtradores, indicando que a competição no nível do indivíduo (i.e., competição entre indivíduos independentemente da espécie) desempenha papel importante para a estrutura da comunidade. Os decompositores apresentaram regularidade, mas não foi detectada dissimilaridade mínima diferente do esperado ao acaso, indicando que cada guilda responde de maneira específica à competição no nível do indivíduo. Sugiro que estudos futuros investiguem se o padrão de dissimilaridade encontrado se repete em outras comunidades.

PALAVRAS-CHAVE: coexistência mediada por competição, fitotelmata, modelos nulos, raio Hutchinsoniano

INTRODUÇÃO

A competição é uma interação antagônica que ocorre quando há baixa disponibilidade de um recurso essencial para o crescimento e reprodução (Amarasekare, 2009). Em uma comunidade estruturada por competição, a coexistência estável só seria possível caso as espécies apresentassem diferenças ecológicas, determinadas pelo grau de sobreposição de nichos. Esta teoria de similaridade mínima para a coexistência de espécies competidoras, gerou diversas pesquisas sobre o padrão de sobreposição de nichos (Gotelli & Graves, 1996). Uma das métricas mais utilizadas para o estudo da sobreposição de nichos é a razão entre os tamanhos corporais de espécies diferentes. O tamanho corporal está relacionado com diversas características morfológicas dos animais que, por sua vez, refletem o nicho ecológico (Cooper & Purvis, 2009; McClain & Boyer, 2009). De modo que, para espécies competidoras coexistirem é necessário que a razão de tamanho entre elas seja grande o suficiente (Gotelli & Graves, 1996).

Em geral, tanto a competição interespecífica quanto a competição intraespecífica são estudadas com base em atributos populacionais, como padrão de distribuição das espécies e taxa de natalidade (Grant & Schluter, 1984; Solomon, 1980). Contudo, esta abordagem populacional ignora as variações no nível do indivíduo. Apenas recentemente começaram a surgir trabalhos discutindo a importância da variação individual e como esta variação pode

afetar a dinâmica dos níveis de organização superiores (Araújo *et al.*, 2011; Bolnick *et al.*, 2011). Competição é uma interação que ocorre entre indivíduos e, em sistemas onde as espécies são muitos similares, a competição intra e interespecíficas podem ser equivalentes. No entanto, estudos de competição tipicamente levam em consideração a identidade das espécies. Nesse sentido, seria interessante analisar se a competição no nível do indivíduo (i.e., competição entre indivíduos independentemente da espécie) pode afetar a estrutura da comunidade.

Os pequenos animais que vivem nos fitotelmata (i.e., corpos de água que empoçam em plantas) são modelos de estudo amplamente usados em trabalhos que investigam os fatores que regulam a estrutura de comunidades, devido a sua simplicidade, replicabilidade e fácil manipulação (Vidal, 2011). A fauna associada aos fitotelmata da bromélia *Aechmea nudicaulis* (Bromeliaceae) é formada por larvas, de forma que nesse fitotelmata a entrada de organismos se dá exclusivamente por colonização. A diversidade de organismos encontrada em cada bromélia gira em torno de quatro espécies, sendo que ao todo foram encontradas 17 morfoespécies distintas (Sicsú, 2011). Dado a alta diversidade beta encontrada entre as comunidades de *A. nudicaulis* (Sicsú, 2011), é possível supor que em cada bromélia os indivíduos encontram com larvas de espécies diferentes e em abundâncias

relativas variadas. Ante esta variação não haveria consistência na direção da pressão seletiva entre gerações, de maneira que as espécies apresentem respostas evolutivas relacionadas à competição no nível do indivíduo. Além disso, a grande variação na taxa de mortalidade entre bromélias para as diferentes espécies faz com que a dinâmica de competição no nível do indivíduo nestas bromélias não afete a abundância relativa das larvas na próxima geração. Portanto, nas comunidades de larvas associadas à bromélia *A. nudicaulis*, a competição intra e interespecífica se equivalem e pode-se dizer que a competição ocorre, quase exclusivamente, no nível do indivíduo.

Considerando que os indivíduos apresentam variação na forma como interagem com o meio, pode-se assumir que cada indivíduo apresentaria forma de utilização de recursos e tolerância a condições únicas, de forma similar ao conceito de nicho ecológico. Assim, de maneira análoga ao que ocorre na competição interespecífica, a competição no nível do indivíduo eliminaria os indivíduos muito similares, sendo esperado que a razão de tamanhos entre os indivíduos seja maior do que esperado ao acaso. Além disso, as comunidades de bromélias de *A. nudicaulis* apresentam relação direta entre a diversidade de espécies e o volume de água disponível, que neste caso representa o tamanho do habitat e a quantidade de alimento. Dado a equivalência entre as espécies, esta relação direta indica que estas comunidades de fitotelmata estão saturadas (i.e., o recurso limitante está sendo inteiramente consumido). Levando em consideração que a distribuição de indivíduos respeita o limite mínimo de similaridade, é esperado que a razão de tamanho entre os indivíduos seja regular. Em outras palavras, é esperado que os indivíduos estejam distribuídos uniformemente, em escala logarítmica, no espaço morfométrico.

O objetivo deste trabalho foi investigar o efeito da competição no nível do indivíduo sobre a estrutura da comunidade de fitotelmata. Mais especificamente, investiguei (i) se a competição no nível do indivíduo gera um limite de similaridade necessária para que os indivíduos coexistam e (ii) se indivíduos de comunidades saturadas apresentam uma dissimilaridade regular. Minhas hipóteses são: (i) a razão mínima entre indivíduos será maior do que esperado ao acaso, e (ii) a razão entre indivíduos será mais regular do que esperado ao acaso.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo e coleta de dados

O trabalho foi realizado no costão rochoso na praia da Estação Ecológica Juréia-Itatins, no município de Peruíbe, São Paulo (24°30'S; 40°10'O). No costão rochoso há concavidades que acumulam matéria orgânica e água, o que permite a ocorrência de diversas espécies de plantas. As bromélias *A. nudicaulis* normalmente ocorrem adensadas em touceiras. Dentre os indivíduos com diâmetro entre 3 e 5 cm encontrados em um agrupamento, foi realizado um sorteio daquele a ser coletado. Apenas bromélias com diâmetros similares foram escolhidas de modo a diminuir a variação no volume de água (Frigeri, 2011) e, conseqüentemente, na diversidade de espécies encontradas (dos Santos *et al.*, 2011). Para cada bromélia, o comprimento dos organismos encontrados no fitotelmata foi medido com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm.

Análise de dados

Os organismos de cada bromélia foram classificados em duas guildas (i.e., grupos de organismos que se alimentam de itens similares e de maneira semelhante): filtradores ou decompositores. Esta separação foi realizada, pois a competição por alimento entre indivíduos de uma mesma guilda é alta, enquanto é esperado que a competição entre indivíduos de guildas diferentes seja muito baixa. Para cada guilda, foram consideradas apenas as comunidades com pelo menos cinco indivíduos. Esse de forma a assegurar que ocorra competição nas comunidades analisadas. Além disso, bromélias com predadores foram excluídas, pois estes organismos reduzem a abundância de indivíduos na comunidade, diminuindo a intensidade de competição (Vidal, 2011). Cada guilda foi analisada separadamente utilizando os procedimentos descritos abaixo.

Para cada bromélia, as larvas coletadas foram separadas em filtradoras ou decompositoras. As larvas de cada bromélia foram ordenadas de acordo com o seu comprimento. Então, foi calculada a razão entre as medidas de indivíduos de comprimentos adjacentes (maior/menor), de modo que para uma bromélia com n indivíduos foram calculadas $n-1$ razões. Portanto, em uma bromélia hipotética com quatro espécies, ordenadas da seguinte ma-

neira $A < B < C < D$, seriam calculadas três razões de comprimento: B/A ; C/B ; e D/C .

Dissimilaridade mínima

A partir da menor razão entre tamanhos observada em cada bromélia, foi estimada a média das razões mínimas para todas as bromélias (MRM), que foi a estatística de interesse.

Razão regular

A previsão de razão regular entre indivíduos de comunidades saturadas está baseada em duas premissas: (i) há um limite de similaridade para que dois indivíduos competidores coexistam e (ii) que as comunidades analisadas estão saturadas. Portanto, a primeira previsão deste estudo (dissimilaridade mínima) é utilizada como uma das premissas. De maneira que este teste parece avaliar as duas previsões ao mesmo tempo e não seria necessário realizar o primeiro. Contudo, apesar de haver fortes evidências de que as comunidades de fitotelmatas estão saturadas, neste estudo não avalei diretamente a capacidade suporte de cada bromélia e, portanto, algumas bromélias analisadas podem não estar saturadas. Caso isso ocorresse, com o resultado deste teste não conseguiria saber se a ausência de razão regular entre indivíduos é porque as comunidades não estão saturadas ou se não existe um limite de similaridade no nível do indivíduo.

A partir do número de indivíduos presentes em cada bromélia e dos valores de comprimento mínimo e máximo encontrados, foi estimada para cada bromélia qual seria a razão entre comprimentos esperada caso os indivíduos apresentassem razão regular entre comprimentos. As diferenças entre a razão esperada e as razões encontradas foram calculadas para cada bromélia e foi estimado o módulo dessas diferenças, pois o que interessa é a magnitude da diferença. Por fim, foi estimada a média dos módulos de diferenças entre as razões para cada bromélia e a média dessas médias (MDR) foi a estatística de interesse.

Cenário nulo

Para testar ambas as hipóteses, foi construído um cenário nulo no qual a competição no nível do indivíduo não afetava a estrutura da comunidade de cada bromélia. Para a simulação do cenário nulo, foi considerado que todos os indivíduos da guilda tinham a mesma probabilidade de ocorrer em uma dada bromélia. Dessa forma, a existência de um indivíduo de um dado comprimento, não alterava a probabilidade de um indivíduo de mesmo comprimento ocorrer na bromélia.

Para cada bromélia, foi realizado um sorteio sem

reposição respeitando-se o número de indivíduos que compunha a comunidade original. As estatísticas de interesse foram recalculadas. Com 10.000 repetições deste procedimento, foi obtida a distribuição das estatísticas de interesse geradas pelo modelo nulo. A probabilidade do valor de MRM observado ter sido gerado pelo acaso foi determinada dividindo o número de vezes que valores simulados foram maiores ou iguais ao valor de MRM observado pelo número de simulações. A probabilidade do valor de MDR observado ter sido gerado pelo acaso foi determinada dividindo o número de vezes que valores simulados foram menores ou iguais ao valor de MDR observado pelo número de simulações.

RESULTADOS

Foram coletadas 14 bromélias, das quais quatro tinham predadores e foram desconsideradas. Das dez bromélias triadas, cinco apresentavam pelo menos cinco indivíduos decompositores e nove apresentavam pelo menos cinco indivíduos filtradores. O número total de larvas coletadas foi 57 para os decompositores, e 159 para os filtradores.

A guilda dos filtradores apresentou dissimilaridade mínima maior e razão mais regular do que o esperado ao acaso (MRM = 1,0251, $p < 0,001$; MDR = 1,459, $p < 0,001$). Para a guilda dos decompositores, a dissimilaridade mínima não foi diferente do esperado a partir do cenário nulo (MRM = 1,006, $p = 0,192$), mas a razão foi mais regular do que o esperado ao acaso (MDR = 0,907, $p < 0,001$).

DISCUSSÃO

Para a guilda dos filtradores, os resultados corroboram a hipótese de que os indivíduos apresentam uma dissimilaridade mínima e de que, em comunidades saturadas, a dissimilaridade entre os indivíduos é regular. O padrão de dissimilaridade regular encontrado corrobora a premissa de que nas comunidades analisadas a competição intra e interespecífica são equivalentes. Caso contrário, seria esperado que os indivíduos de cada espécie estivessem agrupados no espaço morfométrico, de modo que a dissimilaridade entre indivíduos coespecíficos fosse menor do que a dissimilaridade entre indivíduos de espécies diferentes. Esta variação geraria dissimilaridade irregular. Portanto, o padrão de regularidade encontrado indica que a competição entre indivíduos dessa guilda independe da identidade das espécies.

Os resultados indicam que a competição no nível do indivíduo também desempenha um papel im-

portante na estrutura da comunidade. As regras para coexistência mediada pela competição no nível do indivíduo parecem ser as mesmas que regem comunidades estruturadas pela competição interespecífica (Amarasekare, 2009). De modo que, independente da escala analisada, a coexistência estável só é possível caso o limite de similaridade mínima for respeitado. Além disso, os resultados indicam que o tamanho corporal é um bom indicativo de como estas larvas filtradoras interagem com o ambiente. Esta relação entre o tamanho e características morfológicas relevantes para obtenção de recursos está presente em diversos organismos (p.ex., tentilhões de Darwin, Townsend *et al.*, 2010). Além disso, estudos encontraram uma relação forte entre o tamanho corporal e a diversidade de determinados grupos de metazoários (McClain & Boyer, 2009), de modo que o tamanho do corpo parece ser um atributo de extrema importância para a maioria dos animais.

Por outro lado, a guilda dos decompositores apresentou padrão diferente. Os resultados corroboram a hipótese de que os indivíduos apresentam dissimilaridade regular, como seria esperado para uma comunidade saturada. Contudo, não foi encontrada dissimilaridade mínima entre os indivíduos. Estes resultados são conflitantes, pois se não há uma restrição no grau de dissimilaridade mínima, não seria esperado que houvesse dissimilaridade regular.

Uma possível explicação para os resultados conflitantes, pode ser a intensidade de competição entre os indivíduos decompositores. Nesta guilda, a competição pode ser mais fraca, o que permitiria maior grau de similaridade entre indivíduos sem que houvesse efeitos negativos (Figura 1a). Esta variação no limite de similaridade para que haja coexistência está de acordo com o encontrado para outros sistemas (Gotelli & Graves, 1996), sendo esperado que guildas que exploram recursos de maneira tão distintas apresentem limites de similaridade diferentes.

Além disso, é possível que para a guilda dos decompositores a redução no grau de similaridade entre indivíduos ocorra de maneira diferente do que ocorre entre os filtradores. Na guilda dos filtradores, a alta intensidade de competição entre os indivíduos parece fazer com que estes indivíduos utilizem partes diferentes do recurso disponível (Figura 1b), de maneira similar ao deslocamento de caracteres que ocorre entre espécies (Amarasekare, 2009). A obtenção de alimento para os filtradores pode ocorrer de maneira que o tamanho das partículas filtradas está intimamente relacionada ao tamanho do indivíduo. Esta relação entre

tamanho corporal e tamanho do item alimentar é muito comum entre animais (Townsend *et al.*, 2010) e poderia explicar o padrão encontrado para a guilda dos filtradores. Por outro lado, na guilda dos decompositores a diferenciação ecológica pode ocorrer de maneira que os indivíduos se especializem em determinadas partes do recurso (Figura 1c). Estes organismos consomem restos de matéria orgânica depositadas no substrato e é possível que a preferência alimentar desses organismos não esteja relacionada ao tamanho dos indivíduos. O tamanho corporal reflete diversos aspectos da biologia da espécie e o padrão de dissimilaridade regular pode estar relacionado à competição por outros recursos, além do alimento.

Esta dissimilaridade menor entre os indivíduos decompositores, por si só, tornaria mais difícil rejeitar a hipótese nula. Outrossim, é possível que a baixa quantidade de indivíduos amostrados para a guilda de decompositores ($n = 57$), tenha diminuído o poder estatístico do teste. O cenário nulo foi construído a partir de sorteios de indivíduos que compunham a mesma guilda e os indivíduos analisados podem ser uma amostra não representativa da distribuição de tamanhos da população, de maneira que a abordagem utilizando cenários nulos pode não ter sido a mais apropriada (Gilpin & Diamond, 1984).

Outro fator a ser considerado é que a similaridade entre os indivíduos pode ser medida de duas maneiras: pela parte do recurso utilizada com maior frequência ou pela parte do recurso que o indivíduo é capaz de utilizar (Figura 1). Neste estudo, foi utilizado apenas um atributo para medir o grau de dissimilaridade, o tamanho. A análise de um único atributo reflete a parte do recurso que o organismo tende a utilizar com maior frequência. Para considerar a parte do recurso que o indivíduo é capaz de utilizar, seria necessário diversos atributos. Uma possível métrica, seria tomar diversas medidas do aparato bucal de cada indivíduo, dessa forma capturando a amplitude de recursos que o indivíduo é capaz de utilizar. Essa análise é particularmente interessante para a guilda dos decompositores. Caso na guilda dos decompositores os indivíduos sejam mais especializados, esperaria que a dissimilaridade, por menor que seja, garantisse a baixa sobreposição do uso de recursos entre indivíduos (Figura 1c). Caso entre os decompositores a competição por alimento não seja tão alta, esperaria que houvesse grande sobreposição do uso de recursos entre os indivíduos (Figura 1a).

Concluo que a competição tem um papel muito semelhante na estruturação da comunidade, independentemente da escala analisada, e que diferen-

tes guildas respondem de maneira à competição no nível do indivíduo de acordo com relação entre o atributo analisado e a utilização do recurso. Sugiro que estudos futuros investiguem se a competição independente da identidade da espécie ocorre em outras comunidades e se a competição no nível do indivíduo afeta a dinâmica de comunidades em que a competição é dependente da identidade da espécie.

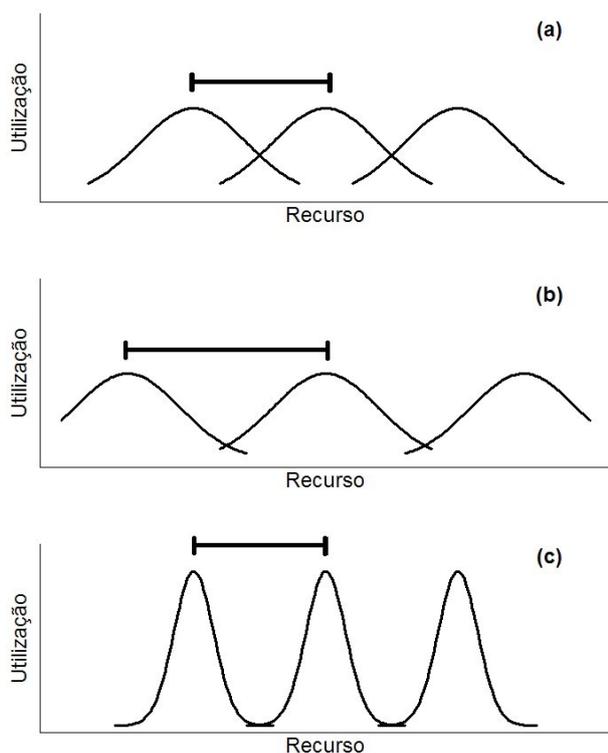


Figura 1. Curvas hipotéticas representando a utilização de um dado recurso por diferentes indivíduos de uma mesma guilda. Cada curva representa um indivíduo; o pico representa a parte do recurso utilizada com maior frequência; e a amplitude representa a parte do recurso que o indivíduo é capaz de utilizar. Os segmentos acima das retas indicam a dissimilaridade entre indivíduos calculada neste estudo; quanto menor o segmento, mais similares são os indivíduos. (a) Cenário em que os indivíduos utilizam partes parecidas do recurso e há alta similaridade. (b) Cenário em que os indivíduos utilizam partes diferentes do recurso e há baixa similaridade. (c) Cenário em que os indivíduos são mais especializados e a similaridade calculada é alta.

REFERÊNCIAS

- Amarasekare, P. 2009. Competition and coexistence in animal communities, pp. 196-201. Em: *The Princeton guide to ecology* (S.A. Levin, ed.). Princeton University, Princeton.
- Araújo, M.S.; D.I. Bolnick & C.A. Layman. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14:948-958.
- Connell, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *American Naturalist*, 122:661-696.
- Cooper, N. & A. Purvis. 2009. What factors shape rates of phenotypic evolution? A comparative study of cranial morphology of four mammalian clades. *Journal of Evolutionary Biology*, 22:1024-1035.
- Bolnick D.I.; P. Amarasekare; M.S. Araújo; R. Bürger; J.M. Levine; M. Novak; V.H.W. Rudolf; S.J. Schreiber; M.C. Urban & D.A. Vasseur. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 26:183-192.
- Frigeri, E. 2011. A efemeridade da água acumulada em bromélias influencia a escolha de locais de oviposição de libélulas (Odonata: Zygoptera)? Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gilpin, M.E. & J.M. Diamond. 1984. Are species co-occurrences on islands non-random, and are null hypotheses useful in community ecology? pp. 297-315. Em: *Ecological communities: concept issues and the evidence* (D.R. Strong; D. Simberloff; L.G. Abele & A.B. Thistle, eds.).
- Gotelli, N.J. & G.R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Grant, P. & D. Schluter. 1984. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure, pp. 201-233. Em: *Ecological communities: concept issues and the evidence* (D.R. Strong; D. Simberloff; L.G. Abele & A.B. Thistle, eds.).
- May, R.M. 1984. An overview: real and apparent patterns in community structure, pp. 3-18. Em: *Ecological communities: concept issues and the evidence* (D.R. Strong; D. Simberloff; L.G. Abele & A.B. Thistle, eds.).
- McClain, C.R. & A.G. Boyer. 2009. Biodiversity and body size are linked across metazoans. *Proceedings of the Royal Society B*, 276:2209-2215.
- dos Santos, B.G.; G. Frey; E. Frigeri & S. Garcia. 2011. Heterogeneidade espacial e riqueza de espécies em comunidades bromelícolas. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Sicsú, P. 2011. Diversidade beta entre comunidades de insetos em tanques de bromélias (Bromeliaceae) com e sem predadores. Em: Livro do

- curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Solomon, M.E. 1980. *Dinâmica de populações*. Editora Pedagógica e Universitária, São Paulo.
- Strong, D.R. 1984. Exorcising the ghost of competition past: phytophagous insects, pp. 28-41. Em: *Ecological communities: concept issues and the evidence* (D.R. Strong; D. Simberloff; L.G. Abele & A.B. Thistle, eds.).
- Townsend, C.R.; M. Begon & J.L. Harper. 2010. *Fundamentos em ecologia*. Artmed, Porto Alegre.
- Vidal, M.M. 2011. A presença de predadores influencia a relação espécie-área em comunidades de tanques da bromélia *Aechmea nudicaulis*? Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.