
Interacções entre espécies - Competição

Nenhuma população existe isoladamente, excepto, talvez, em condições laboratoriais muito particulares. As populações interactuam de várias formas e, como se verá, não é possível compreender muitos fenómenos populacionais sem considerar estas interacções. Duas espécies em coexistência, permanente ou temporária, podem interactuar segundo seis maneiras fundamentais, correspondentes às seis possíveis combinações dos três símbolos: 0 + -, tomados dois a dois, em que o símbolo 0 significa que a espécie não é afectada pela presença da outra, o símbolo + significa que a espécie é favorecida ou requer a presença da outra e o símbolo - que a espécie é prejudicada pela presença da outra. As seis maneiras fundamentais podem subdividir-se em classificações mais finas ou agruparem-se em interacções negativas e positivas, como se esquematiza na Tabela 6.1. A Tabela não pretende ser exaustiva, pois existem várias formas de parasitismo, de competição indirecta etc., mas constitui um sumário útil das principais acções mútuas numa comunidade biológica.

Embora as interacções positivas sejam tão importantes na comunidade biótica como são as interacções negativas, os ecologistas têm tradicionalmente dedicado mais esforço a estudar as últimas que as primeiras. Talvez por pressuporem que são mais comuns na natureza e/ou mais influentes para a estrutura final da comunidade (i.e. para a abundância relativa de cada espécie na comunidade). Com efeito, a predação, tomada no seu sentido mais lato, constitui uma das principais rotas do fluxo energético que percorre o ecossistema, sendo assim um dos principais factores que asseguram a unidade funcional da comunidade biótica; a predação é, além disso, um dos mais importantes reguladores da densidade populacional. Quanto à competição, com que se inicia o nosso estudo, cabe perguntar se será possível a coexistência permanente de espécies que competem entre si na utilização de um recurso limitado, e, em caso afirmativo, em que condições tal se pode verificar. Antes de entrar na teoria destes assuntos, porém, é necessário uma introdução à terminologia da competição e à componente experimental dos estudos de competição.

Tipos de interacção	Espécies		Exemplo
	1	2	
1. Neutralismo	0	0	Nenhuma das duas espécies afecta a outra
<u>Interacções negativas</u>			
2. Competição directa	-	-	Predação mútua, etc.
3. Competição indirecta	-	-	Consumo de recursos limitados comuns às duas espécies
4. Amensalismo (antibiose e alelopatia)	0	-	Secreção pela espécie 1 de substâncias nocivas à 2
5. Parasitismo	+	-	A espécie 1, parasita e requer a presença da 2, o hospedeiro, prejudicando-o.
6. Predação	+	-	A espécie 1, predador, consome a espécie 2, presa.
<u>Interacções positivas</u>			
7. Comensalismo	+	0	A espécie 1, comensal, beneficia da presença da 2, que não é afectada
8. Protocooperação	+	+	As duas espécies favorecem-se mutuamente, mas sobrevivem sem a presença da outra
9. Mutualismo	+	+	As duas espécies favorecem-se mutuamente e requerem a presença da outra.

TABELA 6.1. Acções mútuas entre duas espécies (1 e 2) diferentes.

0 a espécie não é afectada pela presença da outra

+ a espécie beneficia ou requer a presença da outra

- a espécie é prejudicada pela presença da outra

6.1 Algumas definições.

Começamos com uma palavra cujo significado pensamos que compreendemos... e começamos a investigar as coisas que essa palavra designa. Acabamos sempre por descobrir que a palavra muda de significado no decorrer da investigação e, muitas vezes, temos de inventar novas palavras para as coisas que vamos descobrindo.

J.S.B. Haldane (1985)

"On Being the Right Size" (ed. J. Maynard Smith), Oxford Univ. Press, Oxford, UK.

Definir competição constitui um desafio. É difícil encontrar uma definição suficientemente precisa para satisfazer o biólogo mais metuculoso e, simultâneamente, suficientemente robusta para incluir a proliferação de exemplos exibida pela natureza. Diferentes livros de ecologia fornecem definições diferentes, reflectindo a maior ou menor ênfase colocada pelos autores nos mecanismos de interacção competitiva, nas respostas das populações a testes experimentais, ou em qualquer outro aspecto particular.

Gosto da forma como Keddy (1989) aborda a competição e, por isso, vou seguir o critério deste autor, definindo que existe competição entre organismos sempre que um deles exerça um efeito negativo sobre outro, quer consumindo quer controlando o acesso a um recurso cuja disponibilidade é limitada. É importante notar que a existência de competição depende da existência de pelo menos um recurso *limitado*. Pode suceder que duas espécies potencialmente competidoras estejam tão restringidos por outros factores (por exemplo mortalidade por predação) que nunca se tornem abundantes ao ponto de se poder considerar que existe um recurso limitado para elas. Nestes casos poderá não haver qualquer efeito negativo destas espécies entre si. Contudo, em termos absolutos, qualquer recurso é sempre limitado e, por isso, será de esperar que em muitos casos existam recursos que obriguem espécies a competir.

Existem vários tipos de competição na natureza e os ecologistas têm-nos classificado de diferentes maneiras, consoante o critério que mais lhes interessa. Yodzis (1986) utilizou uma classificação que tem tido grande aceitação em ecologia teórica e que me interessa, não só por os tipos de competição considerados terem consequências diferentes ao nível de organização da comunidade biológica resultante, mas também por terem tratamentos diferentes quando se pensa em termos de modelos matemáticos de competição. Existem duas formas, fundamentalmente diferentes, segundo as quais um organismo utiliza o espaço para consumir o seu quinhão dos recursos disponíveis. A primeira forma consiste em consumir uma fracção dos recursos a partir de toda a área onde os recursos se encontram. A segunda consiste em consumir todos os recursos existentes numa fracção da área total. Existe, evidentemente, um *continuum* de estratégias intermédias entre estes dois extremos. Yodzis (1986) designou o primeiro tipo de estratégia por colectivismo e o segundo por monopolismo. Estes dois extremos conduzem a tipos diferentes de competição.

O consumo colectivista de recursos pode ser exemplificado pelas baleias azuis ou os atuns. Os indivíduos deslocam-se mais ou menos livremente por toda a área, recolhendo recursos à medida que se deslocam. Os indivíduos podem tentar evitar-se o mais possível e, se o conseguirem, ter-se-à competição puramente consumista, ou explorativa, (do inglês "pure consumptive or exploitative competition"). Neste caso, os indivíduos apenas se prejudicam pelo facto de consumirem recursos que, de outra forma, estariam disponíveis para outros. Os efeitos negativos são portanto indirectos. Pode, contudo, existir também um elemento de interferência directa entre os indivíduos. Diz-se que existe competição por interferência quando um indivíduo afecta outro directamente. Poderá ser ataque físico directo ou assumir formas mais subtis, como comportamento ameaçador. Saliente-se, contudo, que a competição directa, agressiva, não tem sentido se, subjacente, não existir competição na utilização de recursos. Possivelmente é esta a razão porque a agressividade, ao contrário do que algumas séries da TV nos querem fazer crer, está longe de constituir um carácter comportamental generalizado no reino animal (MacArthur 1972).

No consumo monopolista, um recurso essencial é obtido ocupando uma porção do espaço de forma mais ou menos exclusiva. Um exemplo são as árvores de porte alto que removem uma larga fracção da luz disponível numa área muito pequena. Outro exemplo são os animais com comportamento territorial. Este tipo de consumo está associado à competição por espaço. O recurso essencial pode ser o próprio espaço, como no caso dos organismos marinhos que necessitam de um substracto para se fixar, ou pode ser água, nutrientes e sol, como no caso das plantas. Assim como a interferência pode estar presente num contexto de competição consumista, pode também estar presente num contexto monopolista de utilização do espaço. A procura de espaço de fixação por parte da fauna sésil aquática, ou a demarcação territorial por parte de muitas espécies terrestres, pode implicar maior ou menor grau de interferência.

EXERCÍCIO. Imagine, contudo, que numa dada comunidade o crescimento das árvores altas é mais limitado pelo dióxido de carbono do que pela luz. As árvores ainda praticariam consumo monopolista? Ou seriam mais parecidas com as baleias ? Reconhece dificuldades práticas neste tipo de classificação ?

Existe um outro critério de classificação de tipos de competição, largamente utilizado pela maioria dos ecologistas e que se pode considerar a montante do anterior. Neste critério, a classificação é feita quanto ao tipo de entidades que competem. A competição diz-se intraespecífica se ocorre entre indivíduos da mesma espécie e diz-se interespecífica se ocorre entre indivíduos de espécies diferentes. Se bem que esta distinção tenha dominado os estudos de competição, a prática dos ecologistas nos últimos 20 anos tem obrigado à introdução progressiva de termos que ramificam e expandem estes dois conceitos (ver a citação inicial de Haldane 1985) a fim de melhor se conseguir uma descrição da situação encontrada nas comunidades biológicas estudadas. Seguem-se alguns exemplos.

O caso mais óbvio (e mais investigado) de competição interespecífica é aquele em que populações de *duas* espécies (diga-se A e B) competem. Raramente o efeito de A sobre B é igual ao efeito de B sobre A. Num

extremo será igual, uma situação de perfeita reciprocidade, mas no outro extremo o efeito de A sobre B é tão dominante que as consequências da presença de B para a população A são negligíveis, uma situação de competição assimétrica. Na natureza, contudo, uma população é afectada por muitas populações (de espécies diferentes) que partilham os mesmos recursos. Introduziu-se o termo competição difusa, para designar o efeito cumulativo destes competidores sobre a população de interesse. Pressupõe-se, neste caso, que nenhum competidor particular tem um efeito claramente predominante sobre a população.

6.2. Modelos Lotka-Volterra de Competição

A vasta maioria dos estudos teóricos de interacções populacionais foi formulada em termos de tempo contínuo, usando equações diferenciais. A principal razão é a maior simplicidade matemática permitida pelas equações diferenciais, por oposição às equações às diferenças. Naturalmente vou seguir também esse rumo neste curso introdutório, começando com o mecanismo de competição que tem um tratamento matemático mais simples: a competição puramente consumista com utilização colectivista do espaço. Se duas ou mais espécies partilham (um ou mais) recursos num espaço colectivo e estão limitadas por esses recursos, então prejudicam-se mutuamente pela simples razão de que uma unidade de recurso consumida pela espécie 1 não pode ser usada pela espécie 2. Um par de espécies pode portanto entrar em competição consumista mesmo em situações em que os indivíduos de uma não se apercebem da existência dos indivíduos da outra. A primeira e mais simples formulação matemática da competição, contempla o consumismo puro e foi desenvolvida, independentemente, por Lotka e Volterra na década de 1920.

O modelo tradicional de competição é uma extensão natural do modelo logístico de crescimento contínuo. Neste modelo, a contribuição por indivíduo para a variação instantânea da densidade populacional ($dX/X dt$) é uma função decrescente da própria densidade. Representando por X a densidade populacional:

$$\frac{dX}{X dt} = r - \frac{r}{K} X \quad [6.1]$$

É importante notar que, na ausência de autoregulação, a contribuição seria constante ($= r$), porém, com autoregulação, a constante r/K mede o efeito negativo do aumento da densidade populacional, N , sobre a taxa de crescimento por indivíduo, por outras palavras, mede a competição *intraespecífica*. Os estudantes com dúvidas sobre isto devem recordar o crescimento exponencial e a dedução da logística dos contínuos.

Se existe uma segunda espécie, com densidade populacional Y , que compete com a primeira, a taxa de crescimento *per capita* da primeira é diminuída de uma quantidade adicional, devido à presença da segunda espécie:

$$\frac{dX}{X dt} = r_x - \frac{r_x}{K_x} X - \frac{r_x}{K_x} c_{xy} Y \quad [6.2]$$

Em [6.2] as primeiras duas parcelas à direita do sinal igual são idênticas à equação logística [6.1], a única diferença reside em ter-se introduzido um subscrito que permite identificar a densidade e os parâmetros da espécie X. Apenas a terceira parcela é nova. Esta parcela inclui um parâmetro novo, c_{xy} , que se designa por coeficiente de competição e representa, neste caso, o efeito de um indivíduo da espécie Y sobre um indivíduo da espécie X. Note-se três coisas importantes acerca desta forma de representar a competição:

(i) Na simbologia utilizada para representar coeficientes de interacção entre espécies (neste caso competição) convencionou-se colocar a identificação da espécie que recebe o efeito "do lado de dentro" do subscrito. A identificação da espécie que causa o efeito (neste caso a espécie Y) coloca-se do "lado de fora" do subscrito. Assim, c_{ij} é o "efeito de j sobre i".

(ii) A constante r_x/K_x está presente na parcela que representa diminuição do crescimento em consequência da competição. Assim sendo, c_{xy} representa a *força da competição interespecífica com a espécie Y, relativamente à força da competição intraespecífica* dentro da espécie X. De facto, r_x/K_x sózinho, representa o efeito de competição intraespecífica dentro da espécie X (eq. [6.1]). Note-se que se $c_{xy} = 1$, então o coeficiente defronte de Y fica igual ao coeficiente defronte de X. Isto é, se $c_{12} = 1$, então o efeito da presença de um indivíduo da espécie Y sobre a taxa de crescimento da espécie X, é exactamente igual ao efeito da presença de um indivíduo da própria espécie X: a competição interespecífica é tão forte como a competição intraespecífica. Contudo, se $c_{xy} < 1$, a competição interespecífica tem menos efeito negativo sobre o crescimento da espécie X que a competição intraespecífica. Se $c_{xy} > 1$, a competição interespecífica é mais forte que a intraespecífica. A presença do termo r_x/K_x , assegura assim que o coeficiente de competição meça a força de competição, em termos *relativos*, entre intra- e interespecífica.

(iii) O coeficiente de competição mede o efeito *per capita* (i.e. por indivíduo) dos indivíduos da espécie Y sobre os da espécie X, relativamente ao efeito *per capita* dentro da própria espécie X (medido por r_x/K_x). Note-se que o produto de c_{xy} pela densidade da espécie Y, mede o efeito *total* da espécie Y sobre o crescimento por indivíduo da espécie X.

A representação matemática da competição entre as duas espécies, deverá ter em conta não apenas o que sucede ao crescimento da espécie X (eq. [6.2]) mas, simultaneamente, o que sucede ao crescimento da espécie Y. Assim, pode-se escrever uma equação equivalente a [6.2] para a espécie Y, dando origem a um sistema de duas equações diferenciais:

$$\frac{dX}{X dt} = r_x - \frac{r_x}{K_x} X - \frac{r_x}{K_x} c_{xy} Y \quad \therefore \quad \frac{dX}{dt} = \frac{r_x}{K_x} (K_x - X - c_{xy} Y) X \quad [6.3a]$$

$$\frac{dY}{Y dt} = r_y - \frac{r_y}{K_y} Y - \frac{r_y}{K_y} c_{yx} X \quad \therefore \quad \frac{dY}{dt} = \frac{r_y}{K_y} (K_y - Y - c_{yx} X) Y \quad [6.3b]$$

Estas equações são habitualmente designadas por equações Lotka-Volterra de competição. Relacionam a taxa de crescimento de cada população com a densidade de ambas e é óbvio que, quando $c_{xy} = c_{yx} = 0$, ambas as populações crescem de acordo com o modelo logístico de Verhulst-Pearl.

Se bem que não caiba no âmbito deste curso o estudo da competição entre um número arbitrário de espécies, vale a pena notar que as equações [6.3] são facilmente extensíveis a uma situação em que exista um número qualquer, n , de espécies em competição. Representando por N_i a densidade da espécie i ($i = 1, 2, \dots, n$) a equação generalizada de Lotka-Volterra para qualquer espécie i escreve-se:

$$\frac{dN_i}{dt} = \frac{r_i}{K_i} \left(K_i - N_i - \sum_{i \neq j} c_{ij} N_j \right) N_i, \quad i=1, 2, \dots, n \quad [6.4]$$

EXERCÍCIO. Escrever o sistema de equações de competição para o caso de $n = 3$ espécies, usando a fórmula geral [6.4].

NOTA. As equações [6.3] são simples, fáceis de estudar e estão na base de muitas das explicações que durante muitos anos (décadas de 1970 e 1980, em particular) os ecologistas deram acerca do papel da competição na estruturação das comunidades biológicas. Talvez por isso sejam apresentadas no capítulo dedicado à competição de praticamente todos os livros de Ecologia, sem mais explicações do que aquelas que eu dei até aqui. Mas para futuros ecologistas interessados, convém notar que as equações têm pressupostos que são negligenciados em cursos introdutórios e que se percebe estarem subjacentes quando se levantam algumas interrogações. Por exemplo, como é possível ignorar a dinâmica dos próprios recursos limitados, os tais pelos quais as espécies competem (ao fim e ao cabo os recursos, em geral, são também de natureza renovável) ? Qual a relação entre os parâmetros K , r e c_{ij} dos competidores e os parâmetros dos próprios recursos? MacArthur (1972) deu pela primeira vez respostas rigorosas (i.e. algébricas) a estas perguntas. MacArthur demonstrou que as equações [6.3] implicitamente pressupõem que a dinâmica dos recursos é "suficientemente rápida", i.e. muito mais rápida que a dinâmica dos competidores que os consomem, de tal forma que os recursos mantêm-se sempre em equilíbrio, ajustando-se rapidamente a variações no nível de abundância dos consumidores. Assim, as equações pressupõem que os consumidores "vêm" os recursos sempre num equilíbrio limitante, não obstante as alterações na abundância dos próprios consumidores. É igualmente possível demonstrar a existência de relações algébricas implícitas, que fazem depender os parâmetros K e r dos competidores da densidade equilibrada (K) dos recursos e do seu valor nutricional. Finalmente, os parâmetros c_{ij} expressam sobreposição no consumo dos recursos de uma forma que se pode representar, por exemplo, em termos de probabilidade de consumo de uma unidade de recurso, por um competidor, durante uma unidade de tempo.

6.3 Análise gráfica do sistema de equações de competição.

O principal objectivo do estudo das equações de Lotka-Volterra é ficar a conhecer o que determina se duas espécies podem coexistir e, se não puderem, qual delas eliminará a outra. Sendo os únicos parâmetros das equações os r 's, os K 's e os coeficientes de competição, a solução a obter será dada em termos destes parâmetros.

Tradicionalmente, o sistema de equações [6.3] é analisado por meio de um método gráfico. Se bem que esta forma de análise não seja extensível a três ou mais populações competidoras, a análise gráfica é tão simples e intuitiva que vou seguir o peso da tradição. Resultados mais gerais, para n populações ($n > 2$), têm cabimento num curso mais avançado de Dinâmica de comunidades (por oposição a populações) biológicas (para uma introdução de nível médio-avançado ver Yodzis 1989, Cap. 5)..

Considere-se um gráfico que tenha a densidade da espécie X em abcissas e a da Y em ordenadas. Cada ponto neste gráfico representa, em simultâneo, a densidade populacional das duas espécies. Considere-se agora a equação [7.3a] da espécie X. A população pára de crescer ($dX/dt = 0$) nas situações triviais em que $X = 0$ ou $r_x = 0$, e em todo um conjunto de valores de X e de Y que anula o termo dentro do parêntesis. Isto é, quando

$$K_x - X - c_{xy} Y = 0 \quad \Leftrightarrow \quad X = K_x - c_{xy} Y \quad [6.5]$$

O lugar geométrico dos equilíbrios não-triviais é, portanto, uma recta ([6.5]) no plano X vs.Y, de inclinação negativa, que corta as ordenadas em K_x/c_{xy} e as abcissas em K_x (Fig. 6.1).

EXERCÍCIO. Verificar a veracidade de [6.5] e justificar as afirmações deste último período.

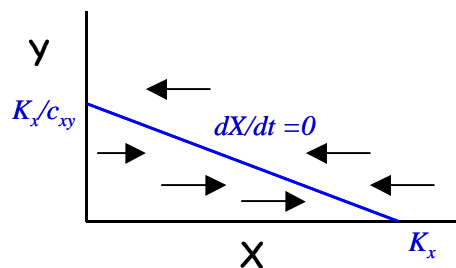


Figura 6.2. Segmento de recta ao longo do qual $dX/dt = 0$. Esta recta é a nulclina da variável X. As setas indicam o sentido de deslocação de X nas duas regiões do espaço definidas pela nulclina.

Faço um parêntesis para vos dar duas definições, eventualmente úteis se quiserem perceber a terminologia

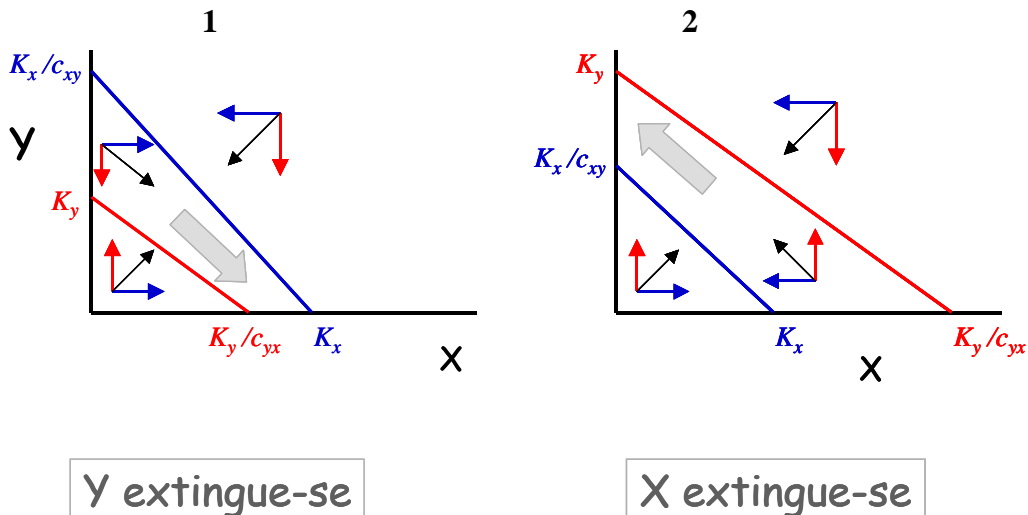
da ecologia teórica. Um espaço euclidiano, como o da Fig. 6.2, cujos eixos são as variáveis dependentes do sistema de equações [6.3], designa-se por espaço de fase ("phase space") do referido sistema. Cada ponto neste espaço corresponde a um possível estado do sistema. Se, com o passar do tempo, as densidades populacionais forem mudando, esse ponto desloca-se no espaço de fase, traçando uma trajectória do sistema formado por X e Y. Como as densidades populacionais nunca podem ser negativas, o espaço de fase neste exemplo está definido apenas no quadrante em que os dois eixos são positivos. Uma linha (recta ou não) no espaço de fase, sobre a qual a taxa de variação de uma das variáveis (por exemplo, X) seja nula ($dX/dt = 0$), designa-se por nulclina dessa variável.

A nulclina de X divide o espaço em duas zonas (Fig. 6.2). Acima da nulclina, a taxa de crescimento da espécie X é positiva, na zona B é negativa. Para perceber porquê, considere-se por exemplo o caso em que $Y=0$, abaixo da nulclina. Neste caso, está-se a considerar um ponto sobre o eixo das abcissas, sendo $X < K_x$ e, portanto, a taxa de crescimento da espécie X é positiva, já que X tende para K_x na ausência de outra espécie. À medida que Y cresce, a taxa de crescimento da espécie X abaixo da nulclina continua a ser positiva, simplesmente o seu K_x decresce, devido à competição com a espécie 2. Pelas mesmas razões, *mutatis mutantis*, a taxa de crescimento da espécie X é negativa acima da nulclina.

Considere-se agora a equação [6.3b] da espécie Y. Tal como se fez para a espécie Y, é possível traçar a nulclina da espécie Y. Esta espécie pára de crescer ($dY/dt = 0$) em todo um conjunto de valores de X e de Y que anulam o termo dentro do parêntesis. Isto é, quando

$$Y = K_y - c_{yx} X \tag{6.6}$$

A nulclina [6.6] pode ser representada em espaço de fase, simultaneamente com a nulclina [6.5]. Trata-se também de uma recta com inclinação negativa, que corta as ordenadas em K_y e as abcissas em K_y/c_{yx} . Existem, evidentemente, quatro formas diferentes de posicionar, relativamente uma à outra, duas rectas com inclinação negativa num plano euclidiano (Fig. 6.3). Tudo depende de as rectas se intersectarem, ou não, e, em qualquer dos casos, de qual delas corta o eixo das ordenadas (ou das abcissas) mais perto da origem (Fig. 6.3). Quando as nulclinas não se cruzam (Figs. 6.3.1 e 6.3.2), ficam definidas três regiões no espaço de fase. Quando as nulclinas se cruzam (Figs. 6.3.3 e 6.3.4), ficam definidas quatro regiões.



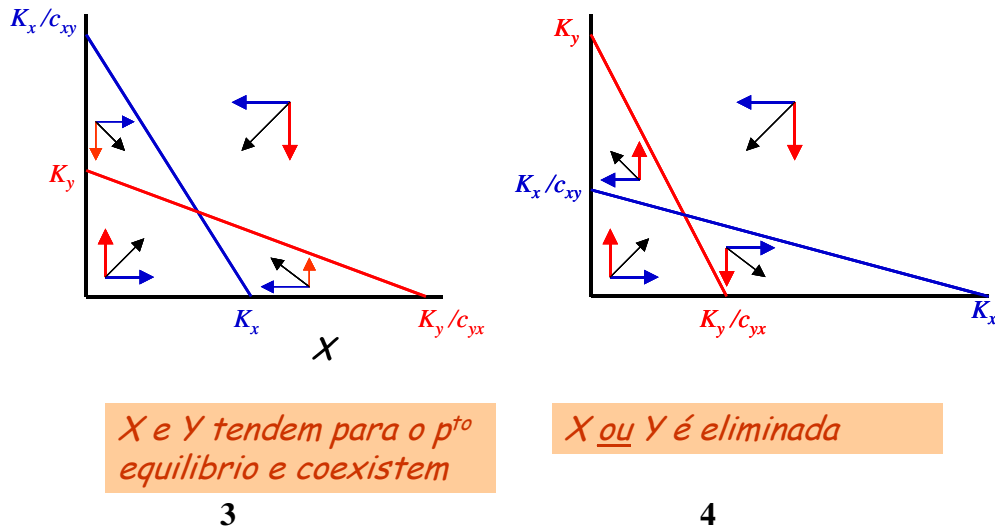


Figura 6.3. Quatro formas diferentes de posicionar a nulclina da espécie X (recta a azul) e a nulclina da espécie Y (recta a vermelho), relativamente uma à outra. As setas pequenas indicam as direcções de deslocação da espécie X (azul), Y (vermelho) e dos sistema formado pelas duas espécies (preto) em cada refião do espaço de fase. **1.** Equilíbrio só possível com extinção da espécie Y. **2.** Equilíbrio só possível com extinção da espécie X. **3.** Existe um ponto de equilíbrio estável: Coexistência possível. **4.** Existe um ponto de equilíbrio instável: Competição contingente.

EXERCÍCIO. Dadas duas espécies em competição, os seus K's e os seus coeficientes competitivos determinam inteiramente qual dos quatro posicionamentos das nulclinas, representados na Fig. 6.3, se verificam. A partir da Fig. 6.3, dizer quais as condições para ocorrer, por exemplo, o caso 4.

Qual dos quatro casos da Fig. 6.3 ocorre, em cada situação particular de duas espécies em competição, é coisa que depende inteiramente do valor relativo das intersecções das nulclinas nos eixos coordenados. Assim, as condições para que se verifiquem cada um dos casos da Fig. 6.3 são as seguintes:

- Caso 1: $K_x > K_y/c_{yx}$ e $K_y < K_x/c_{xy}$
 - Caso 2: $K_y > K_x/c_{xy}$ e $K_x < K_y/c_{yx}$
 - Caso 3: $K_y < K_x/c_{xy}$ e $K_x < K_y/c_{yx}$
 - Caso 4: $K_y > K_x/c_{xy}$ e $K_x > K_y/c_{yx}$
- [6.7]

O destino previsto pelo sistema de equações [6.3], para um par de espécies em competição, depende inteiramente do caso da Fig. 6.3 em que os valores dos K's e dos c's coloquem o referido par de espécies. Passo em seguida a explicar o que acontece em cada caso.

Equilíbrios triviais

Considere-se a Fig. 6.3.1. As duas nulclinas definem 3 zonas no espaço de fase. Considere-se um ponto na zona abaixo das duas nulclinas. Por razões expostas a propósito da Fig. 6.2, a taxa de crescimento das duas espécies é positiva. Tanto X como Y crescem nesta zona, facto que eu represento por meio de duas setas perpendiculares que apontam a deslocação da densidade populacional das duas espécies na direcção das suas nulclinas. A resultante da deslocação das duas espécies indica a direcção de deslocação do *sistema* de duas espécies como um todo. Está desenhada como uma seta preta colocada entre as duas anteriores, apontando para cima à direita. Assim sendo, se o sistema se encontrar algures abaixo das duas nulclinas, com o passar do tempo tenderá a deslocar-se em direcção à nulclina da espécie Y, acabando por entrar na zona do plano entre as nulclinas.

O que sucede na zona acima das duas nulclinas é o oposto, mas tem consequências idênticas. Ambas as espécies têm taxa de crescimento negativo e, portanto, as suas densidades diminuem. Com o passar do tempo o sistema tende a deslocar-se para baixo e para a esquerda (Fig. 6.3.1.) em direcção à nulclina da espécie X. Mais tarde ou mais cedo entra na zona entre as nulclinas. O que sucede nesta zona? Todos os pontos aí estão abaixo da nulclina da espécie X (logo X está a crescer) e acima da nulclina da espécie Y (logo Y está a decrescer). As pequenas setas azul e vermelha entre as nulclinas representam isto. A seta resultante, colocada entre as anteriores, representa a deslocação do sistema. Com o passar do tempo, o sistema desloca-se para baixo e para a direita, em direcção ao eixo das abcissas. Por outras palavras, com o passar do tempo a espécie Y extingue-se. No caso da Fig. 6.3.1, portanto, o sistema tem um equilíbrio trivial ($X = K_x$, $Y = 0$) para o qual tende quaisquer que sejam as condições iniciais (desde, evidentemente, que $X > 0$ no início): a espécie X elimina a espécie Y.

O caso 2 está representado na Fig. 6.3.2. As nulclinas também não se intersectam, mas desta vez a nulclina da espécie X (a cheio) corta os eixos mais perto da origem. Seguindo raciocínio idêntico ao anterior, conclui-se que qualquer ponto fora da zona entre as nulclinas tende igualmente para o interior dessa zona. Uma vez aí, X diminui até à extinção, enquanto a espécie Y aumenta até K_y . O sistema tende para o equilíbrio trivial ($Y = K_y$, $X = 0$). Neste caso foi a espécie Y que eliminou a espécie X.

Equilíbrio não-trivial: com coexistência e sem coexistência

Nos caso 3 e 4, Figs. 6.3.3 e 6.3.4, as duas nulclinas intersectam-se, dando origem a 4 zonas no espaço de fase. Sendo uma nulclina uma linha ao longo da qual a densidade de uma população não varia, o ponto de intersecção delas será, naturalmente, um ponto no qual as duas populações estão estacionárias: um ponto de equilíbrio não-trivial do sistema ($dX/dt = dY/dt = 0$). Que tipo de equilíbrio é este? Tal como anteriormente, a posição das setas pequenas (azul e vermelha) nas Figs. 6.3.3 e 6.3.4 indica o sentido de deslocação das densidades populacionais em cada uma das zonas do espaço de fase. A seta preta situada entre as anteriores

indica o sentido de deslocação do sistema. Note-se que nas duas figuras, quando o sistema está acima ou abaixo das duas nulclinas, com o tempo, desloca-se sempre para as zonas entre as nulclinas.

A diferença entre o caso 3 (Fig. 6.3.3) e o caso 4 (Fig. 6.3.4) reside naquilo que sucede uma vez entre as nulclinas. Considere-se o caso 3. Como as setas perpendiculares indicam, o sistema, como um todo, desloca-se em direcção ao ponto de intersecção das duas nulclinas. Por outras palavras, *no caso 3 existe um ponto de equilíbrio globalmente estável*, esse ponto encontra-se na intersecção das duas nulclinas e atrai todas as trajectórias do sistema, quaisquer que sejam as condições iniciais. Este resultado significa que no caso 3 é possível a coexistência entre as duas espécies, não obstante o facto de competirem. As suas densidades de equilíbrio, na presença uma da outra, são dadas pelas coordenadas do ponto de intersecção das nulclinas.

EXERCÍCIO. Demonstrar que as densidades das espécies no ponto de equilíbrio estável são:

$$X^* = \frac{K_x - c_{xy}K_y}{1 - c_{xy}c_{yx}} \quad Y^* = \frac{K_y - c_{yx}K_x}{1 - c_{xy}c_{yx}} \quad [6.8]$$

Sugestão: (i) Escrever o sistema de duas equações, [6.5] e [6.6], que descreve as duas rectas. (ii) Substituir directamente X e Y por, respectivamente, X^* e Y^* , as densidades de equilíbrio para que as populações tendem. (iii) Determinar, por substituição, os valores de X^* e de Y^* em função dos K's e dos coeficientes de competição.

Tome-se agora o caso 4 (Fig. 6.3.4). Recorde-se que o sistema acaba sempre por entrar numa das duas zonas entre nulclinas. Mas quando aí está, o sistema é repellido do ponto de intersecção em direcção aos eixos da figura, abcissas ou ordenadas, com extinção, respectivamente, da espécie Y ou da espécie X. A espécie que se extingue depende da zona entre nulclinas em que o sistema entra, o que, por sua vez, depende das abundâncias iniciais das espécies. A coexistência não é possível. Yodzis (1989) designa este tipo de competição por competição contingente, na medida em que o destino final do sistema é contingente às condições iniciais do sistema.

EXERCÍCIO. A coexistência não é possível no caso 4, não obstante, como se viu, as nulclinas intersectarem-se num ponto que é, sem dúvida, um ponto de equilíbrio não-trivial do sistema. Que tipo de ponto de equilíbrio é este ?

6.4 Interpretação biológica

Recorde-se as condições [6.7] para a ocorrência de cada um dos 4 casos de competição. A discussão das implicações biológicas destas desigualdades matemáticas é passível de conduzir a conclusões interessantes.

Para simplificar, suponha-se que as densidades equilibradas das duas espécies, quando isoladas, são semelhantes ($K_x = K_y$); pressuposto não muito irrealista se os dois competidores forem ecológicamente muito parecidos. Então, o caso 1 (Fig. 6.3.1), verifica-se quando $c_{yx} > 1$ e $c_{xy} < 1$. Isto é, a espécie X elimina a espécie Y se o efeito da espécie X sobre a espécie Y é mais forte que a competição intraespecífica dentro da espécie Y e o efeito da espécie Y sobre a espécie X é mais fraco que a competição intraespecífica dentro da espécie X. Ao contrário do que se poderia esperar, para a espécie X eliminar a espécie Y, não basta que a espécie X prejudique a espécie Y mais do que a espécie Y prejudica a espécie X, i.e. $c_{yx} > c_{xy}$. É preciso que a espécie X prejudique a espécie Y mais do que os indivíduos da espécie Y se prejudicam entre si próprios ($c_{yx} > 1$). Além disso, é preciso também que os indivíduos da espécie Y prejudiquem os da espécie X menos do que estes se prejudicam entre si. Uma espécie que elimina outra tem pelo menos que superar a competição intraespecífica dentro da outra.

Considere-se agora o caso 3 (Fig. 6.3.3) em que a coexistência é possível. Continuando com o pressuposto de que $K_x = K_y$, a condição para as duas espécies coexistirem é $c_{yx} < 1$ e $c_{xy} < 1$. Isto é, as espécies coexistem sempre que o efeito individual da competição intraespecífica for mais forte que o efeito interespecífico da competição. Se, por exemplo, a espécie X é melhor competidora que a espécie Y (i.e. $c_{yx} > c_{xy}$) as espécies podem mesmo assim coexistir, desde que a competição recebida pela espécie Y seja inferior àquela que existe entre os seus próprios indivíduos. No equilíbrio, a espécie X será mais abundante, mas a espécie Y não é eliminada.

O caso 4 (Fig. 6.3.4) tem recebido pouca atenção por parte dos ecologistas. O ponto de equilíbrio onde as nulclinas se intersectam é instável e, por isso, só tem interesse matemático: na prática uma das espécies elimina a outra. Roughgarden (1979), contudo, sugere a possibilidade de se tratar de uma situação mais comum na natureza do que a atenção dos ecologistas sugere. Assim, por exemplo, muitas plantas libertam químicos (chamadas substâncias alelopáticas) para o solo que inibem o crescimento dos seus competidores. Estes químicos podem gerar competição interespecífica mais forte que a competição intraespecífica ($c_{yx} > 1$ e $c_{xy} > 1$) precisamente a condição para o caso 4 (assumindo $K_x = K_y$). Um outro exemplo é a situação na zona intertidal, onde um substrato livre é eventualmente ocupado e dominado por uma espécie colonizadora, como um bivalve ou uma craca, que por acaso chegou primeiro em quantidade suficientemente grande para excluir outro rival. Se o mesmo substrato for limpo mais tarde, a espécie dominante pode ser diferente. O caso 4 é portanto um dos modelos matemáticos mais simples que prevê a existência de comunidades estáveis alternativas.

A discussão acima, pressupondo que $K_x = K_y$, mostra que o resultado da competição depende do balanço entre competição intraespecífica e interespecífica em ambas as espécies. Quando K_x e K_y são diferentes, o resultado é também consequência do balanço entre competição intra- e interespecífica. O valor crítico deste balanço, contudo, é dado pelo quociente entre os dois K's. É fácil verificar que uma espécie não pode tolerar uma competição interespecífica muito parecida com intraespecífica se o seu K for demasiado pequeno relativamente ao da outra espécie.

EXERCÍCIO. Considere-se, por exemplo, o caso 1 (Fig. 6.3.1). Quando $K_x=K_y$, este caso ocorre se $c_{yx} > 1$ e $c_{xy} < 1$. Suponha-se contudo que os K's são diferentes. Poderá acontecer $c_{yx} < 1$ e, mesmo assim, a espécie X eliminar a espécie Y ?

Outro aspecto biologicamente interessante, que deriva da análise das equações Lotka-Volterra, é que o resultado qualitativo da competição é determinado apenas pelos coeficientes de competição e pelos K's. Quando as espécies coexistem (caso 3), as densidades finais de equilíbrio não dependem dos r's. As equações Lotka-Volterra predizem portanto que observações do crescimento das populações, efectuadas numa fase inicial, são *em geral* irrelevantes para o resultado final.

EXERCÍCIO. Notar este "em geral". De entre os 4 casos estudados, em qual (e em que circunstâncias particulares) poderá o crescimento inicial das populações competidoras influenciar grandemente o resultado final ? Porquê ?

6.5 Competição em comunidades: Introdução à matriz comunitária

Na natureza, raramente é possível isolar duas espécies competidoras do contexto da comunidade onde, em geral, existem muitos mais competidores, para além de predadores e dos próprios recursos de que os competidores dependem. Considere-se um conjunto de n espécies entre as quais se pressupõe, por razões simplificativas, que não existem relações de predação, parasitismo ou mutualismo. Se estas espécies dependem de recursos limitados comuns, está-se então em presença de um conjunto de competidores. É possível generalizar a formulação de Lotka-Volterra a este sistema de n -competidores, como se viu na equação [6.4].

May (1981) comentou uma vez que na matemática da ecologia conta-se como fazem certos aborígenes que vivem na Austrália: *um, dois,... muitos*. De facto, passar da análise matemática de uma espécie para a análise de duas espécies não costuma envolver grandes complicações adicionais. Viu-se, por exemplo, como a equação logística dos contínuos foi facilmente expandida para incluir a competição e como o sistema de duas equações foi analisado gráficamente. A passagem da análise de duas para a de três espécies em interacção, é qualitativamente diferente da situação de uma ou duas espécies estudada até aqui. Contudo, a metodologia clássica empregue para analisar três espécies é generalizável a qualquer número de espécies.

A abordagem tradicional à dinâmica de n espécies encontra-se descrita em livros que são hoje clássicos da teoria matemática em ecologia (Levins 1968, May 1973). A comunidade é representada por uma matriz de coeficientes de interacção, a_{ij} , que representam o efeito da espécie j sobre a espécie i , a matriz comunitária (No caso das espécies interagirem apenas por competição, os coeficientes a_{ij} serão os familiares coeficientes c_{ij}):

$$\begin{array}{cccccc}
 a_{11} & a_{12} & a_{13} & \dots & a_{1n} \\
 a_{21} & a_{22} & a_{23} & \dots & a_{2n} \\
 \dots & & \dots & \dots & \dots \\
 a_{n1} & a_{n2} & a_{n3} & \dots & a_{nn}
 \end{array}$$

A linha i da matriz reúne os efeitos das densidades de todas as espécies da comunidade sobre a taxa de crescimento da espécie i . A coluna j reúne o impacto da espécie j sobre as taxas de crescimento de todas as espécies da comunidade. Estas matrizes são instrumentos úteis para comparar diferentes comunidades entre si (e.g. Pimm 1982) e para investigar as consequências a longo prazo de perturbações que afetem as espécies que compõem a comunidade (Yodzis 1989, Gomes and Haedrich 1992).

A matriz comunitária apenas pressupõe que as taxas de crescimento das espécies da comunidade *não* respondem descoordenadamente às condições físicas do ambiente. Se isto é verdade, deve ser possível escrever uma qualquer relação entre as taxas de crescimento de cada espécie e a abundância de todas as espécies da comunidade (as equações [6.4] são um exemplo típico de como isto pode ser feito). A matriz comunitária não coloca restrições na forma que estas relações devem ter. Existe, contudo, um preço a pagar por esta generalidade. É importante não ficar com a impressão que a matriz comunitária permite trabalhar ao nível da dinâmica comunitária com à-vontade semelhante ao que permite a espécie isolada, ou mesmo o sistema de duas espécies. Longe disso. Como Godfray and Blythe (1990) escreveram, *o problema da complexidade da dinâmica das comunidades naturais é pura e simplesmente um dos maiores problemas da biologia populacional contemporânea e, verdadeiramente, da ecologia em geral*.

Em primeiro lugar, não é possível estudar a dinâmica *global* de um conjunto realista de espécies utilizando a matriz comunitária. Por outras palavras, não é possível estudar a dinâmica do sistema ao longo de *toda a gama* de valores que as espécies podem tomar, como se fez nos casos de uma ou duas espécies estudados, em que o eixo da densidade, X ou Y, foi representado por inteiro. De facto, a matemática de sistemas não-lineares com três ou mais equações (diferenciais ou às diferenças) é em geral desesperantemente complicada (e.g. May and Leonard 1975, Yodzis 1989, Godfray and Blythe 1990, Hastings and Powell 1991). Em segundo lugar, a análise global de múltiplas espécies impõe uma definição matemática rigorosa das relações funcionais entre as espécies. Raramente as espécies estão relacionadas da forma simplista expressa pelos sistemas de Lotka-Volterra (eqs. [6.4]), e raramente os ecologistas conhecem todas essas relações ao ponto de as conseguirem escrever matematicamente. Quando o conseguem, a proliferação de parâmetros populacionais é tão grande que mesmo em sistemas ecológicos simples se colocam múltiplos problemas de estimação e sensibilidade¹ do modelo matemático resultante.

¹Um modelo matemático sensível, em palavras simples, é aquele que conduz a resultados bastante diferentes

A alternativa mais comum aos estudos de dinâmica global, consiste então em utilizar a matriz comunitária para estudar o comportamento da comunidade na vizinhança de um ponto do espaço de fase (neste caso um espaço de fase n-dimensional) em torno do qual se pressupõe que a comunidade flutua (May 1973, Yodzis 1989, Gomes 1992). Na realidade, trata-se de generalizar as técnicas de linearização em torno de um ponto de equilíbrio (ver os livros de texto Pimm 1982, Yodzis 1989, ou a sebenta Gomes 1992) a um sistema de n-espécies. As conclusões que se retiram são válidas apenas num domínio *local*, no mesmo sentido que se deu à palavra a propósito de equilíbrios localmente estáveis. As consequências de grandes perturbações ao sistema, como aquelas que muitas vezes resultam de actividades humanas, não podem em geral ser previstas por este meio.

Literatura Citada

Branch, GM. 1984. Competition between marine organisms: ecological and evolutionary implications. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **22**:429-593.

Brown, JH and DW Davidson. 1977. Competition between seed-eating rodents, and ants in desert ecosystems. *Science* **196**:880-882.

Brown, JH, DW Davidson, and OJ Reichman. 1979. An experimental study of competition between seed-eating desert rodents and ants. *American Zoologist* **19**:1129-1143.

Brown, JH, DW Davidson, JC Munger, and RS Inouye. 1986. Experimental community ecology: the desert granivore system. pp. 41-62 *In* Diamond, J. and T. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row, NY, NY, USA.

Connell, JH. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *American Naturalist* **122**:661-696.

Godfray, HC and SP Blythe. 1990. Complex dynamics in multispecies communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **330**:221-233.

Gomes, MC 1992. *Apontamentos de Dinâmica Populacional*. Edição da Ass. Estud. da FCUL, Lisboa.

Gomes, MC. 1993. *Predictions Under Uncertainty. Fish Assemblages and Food Webs on the Grand Banks of Newfoundland*. ISER Publ., St. John's, Nfld, Canada.

quando se efectua pequenas alterações nos seus parâmetros. Como em geral é muito difícil medir parâmetros ecológicos com rigor (R , r , K , c_{ij} , a_{ij} , transferência de energia, etc.) este problema coloca-se com bastante frequência em Ecologia, particularmente quando se pretende passar de modelos de indole muito geral, como os que temos estudado, para modelos específicos da comunidade A ou B.

- Gomes, MC and RL Haedrich. 1992. Predicting community dynamics from food web structure pp. 277-293 In G.T. Rowe and V. Pariente (eds.) *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.
- Hairston, NG. 1989. *Ecological Experiments. Purpose, Design, and Execution*. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- Hastings, A. and T. Powell. 1991. Chaos in a three-species food chain. *Ecology* **72**:896-903.
- Hurlbert, SH. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs* **54**:187-211.
- Keddy, PA. 1981. Experimental demography of the sand dune annual, *Cakile edentula*, growing along an environmental gradient in Nova Scotia. *Journal of Ecology* **69**:615-630.
- Keddy, PA. 1982. Population ecology on an environmental gradient: *Cakile edentula* on a sand dune. *Oecologia* **52**:348-355.
- Keddy, PA 1989. *Competition*. Chapman and Hall, NY, NY, USA.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments*. Princeton Univ Press, Princeton, NJ, USA.
- MacArthur, RH. 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row, NY, NY, USA.
- May, RM. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- May, RM and WJ Leonard. 1975. Nonlinear aspects of competition between three species. *SIAM Journal of Applied Mathematics* **29**:243-253.
- McIntosh, RP. 1985. *The Background of Ecology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Pimm, S. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Roughgarden, J. 1979. *Theory of Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction*. MacMillan Publ. Co., NY, NY, USA.
- Schoener, TW. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* **122**:240-285.
- Underwood, AJ. 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge Univ Press.
- Watkinson, AR. 1985. On the abundance of plants along an environmental gradient. *Journal of Ecology* **73**:569- 578.
- Yodzis, P. 1986. Competition, mortality, and community structure. pp. 480-491 In: Diamond, JM and TJ

Case (eds.). *Community Ecology*. Harper & Row, NY, NY, USA.

Yodzis, P. 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, NY, NY, USA.