



# **Competição e neutralidade**

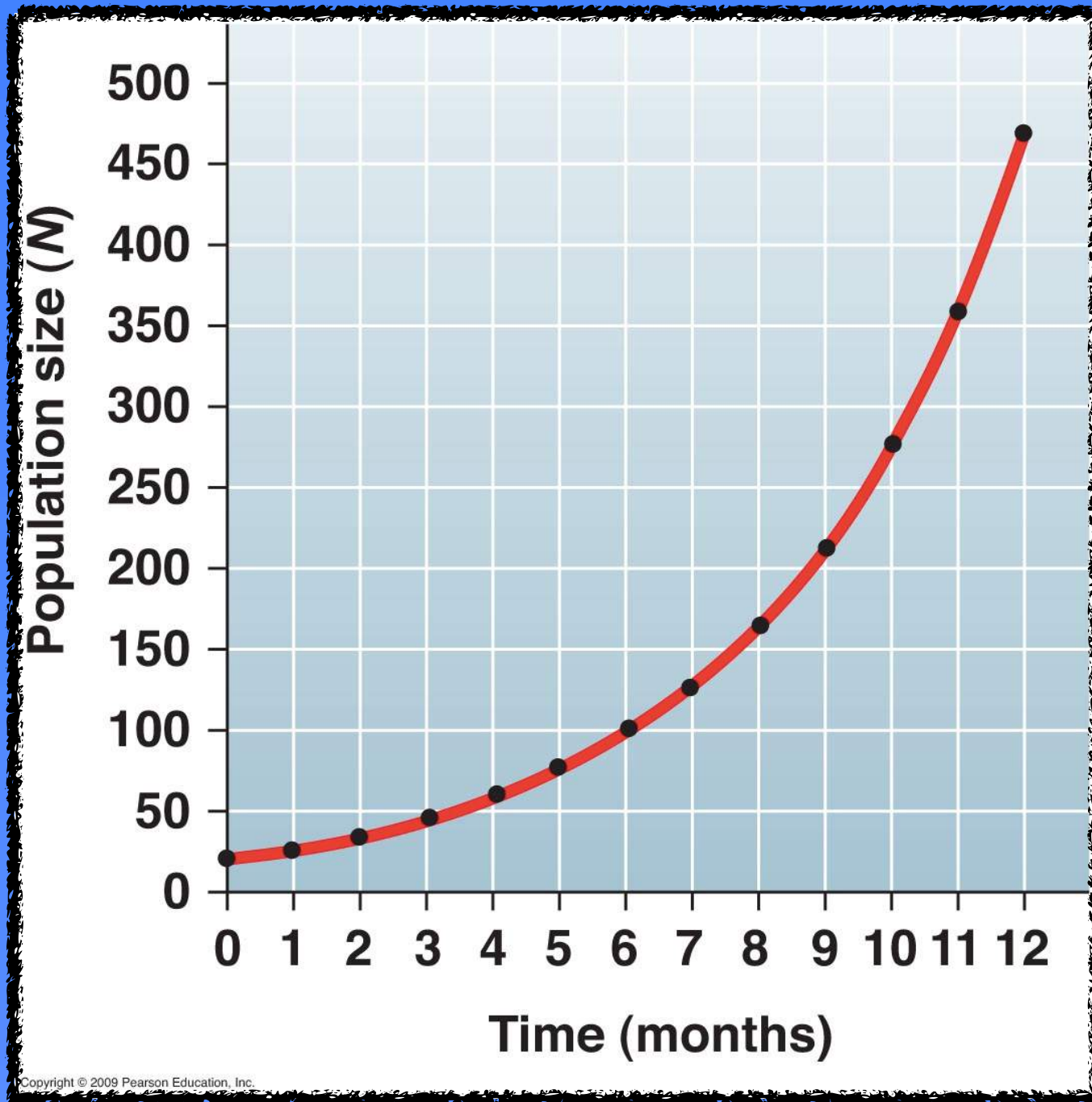
**Paulo R. Guimarães Jr (Miúdo)**

**[www.guimaraes.bio.br](http://www.guimaraes.bio.br)**

# Os quatro processos fundamentais:

1. **Seleção**
2. Dispersão
3. Deriva ecológica
4. Especiação











**Competição interespecífica é:**  
uma interação entre **indivíduos** de espécies **diferentes** que causa **redução** na fecundidade, sobrevivência ou crescimento dos indivíduos que interagem





**E se competição interespecífica organizasse a natureza?**





# **Competição e neutralidade**

1. O princípio da exclusão competitiva
2. Competição e padrões comunitários
3. Neutralidade
4. Resumo
5. Para saber mais

**Ao final da aula, nós deveremos:**

- 1. compreender em que condições espera-se que competição organize as comunidades ecológicas**
- 2. entender processos ecológicos que geram co-existência de competidores**
- 3. compreender a idéia de equivalência ecológica e neutralidade**



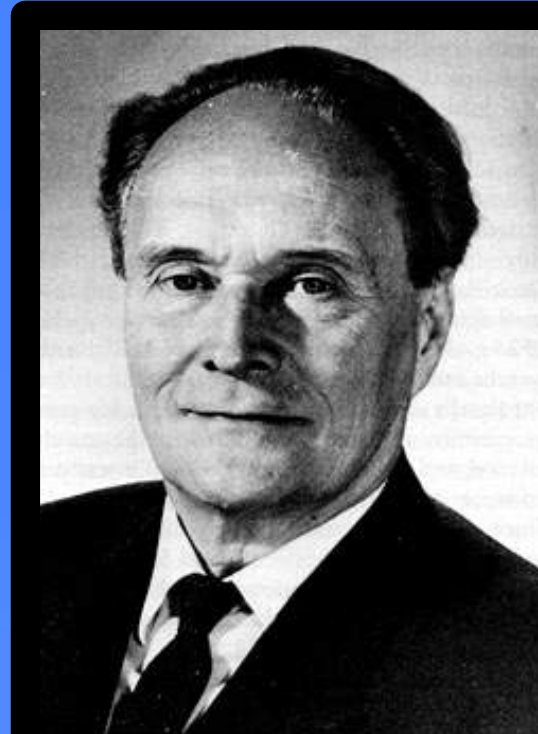
# Competição e neutralidade

- 1. O princípio da exclusão competitiva**
2. Competição e padrões comunitários
3. Neutralidade
4. Resumo
5. Para saber mais

# O princípio da exclusão competitiva



***Paramecium***



**Georgy Gause  
1910 - 1986**



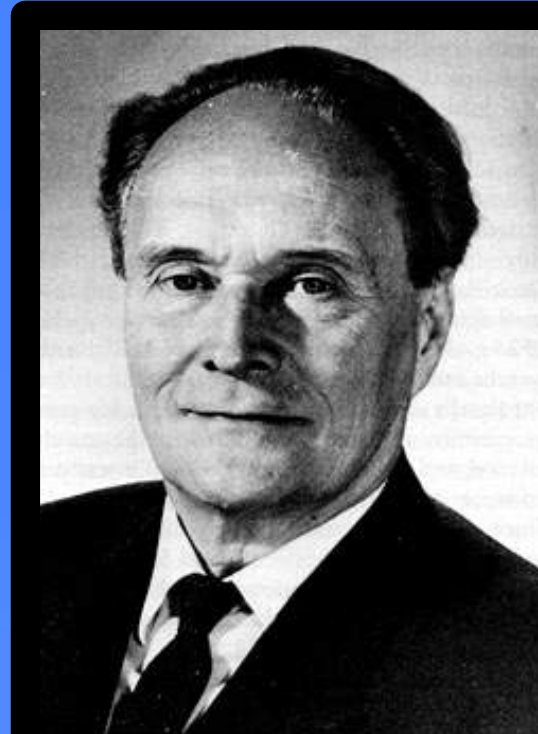
# Premissas

1. Competição interespecífica é forte
2. O ambiente é estável  
As populações podem atingir o equilíbrio  
O recurso é o fator limitante
3. Competição interespecífica é mais importante que outras interações

# O princípio da exclusão competitiva



***Paramecium***



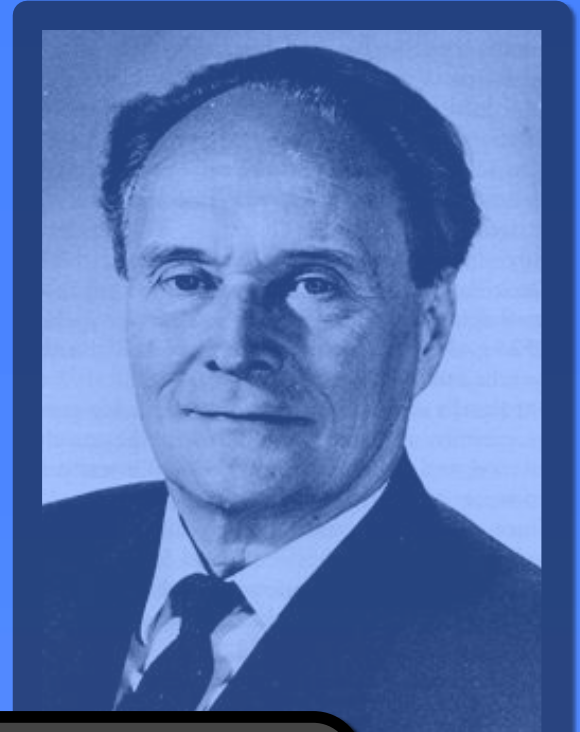
**Georgy Gause  
1910 - 1986**



# O princípio da exclusão competitiva



Pa

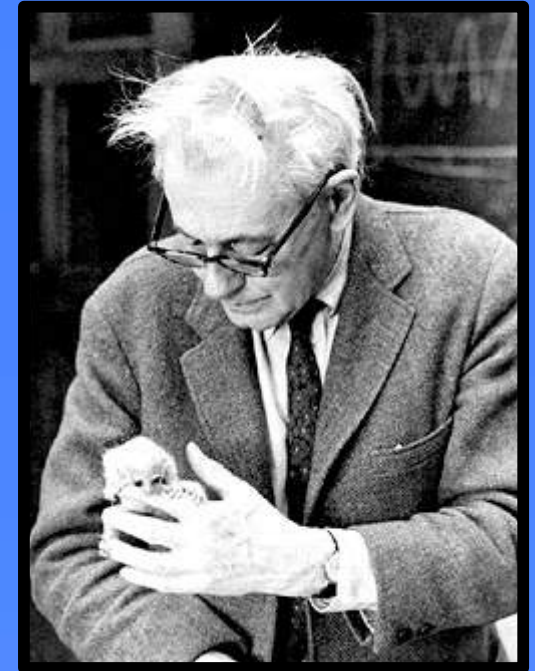


Gause  
1986

**Duas espécies competidoras  
com nichos idênticos  
não podem coexistir  
em um ambiente estável**

## Nicho ecológico

- São muitos os fatores:
  - Multi-dimensional ( $N$ -dimensional)
- Nicho:
  - É o volume definido nestas  $N$  dimensões

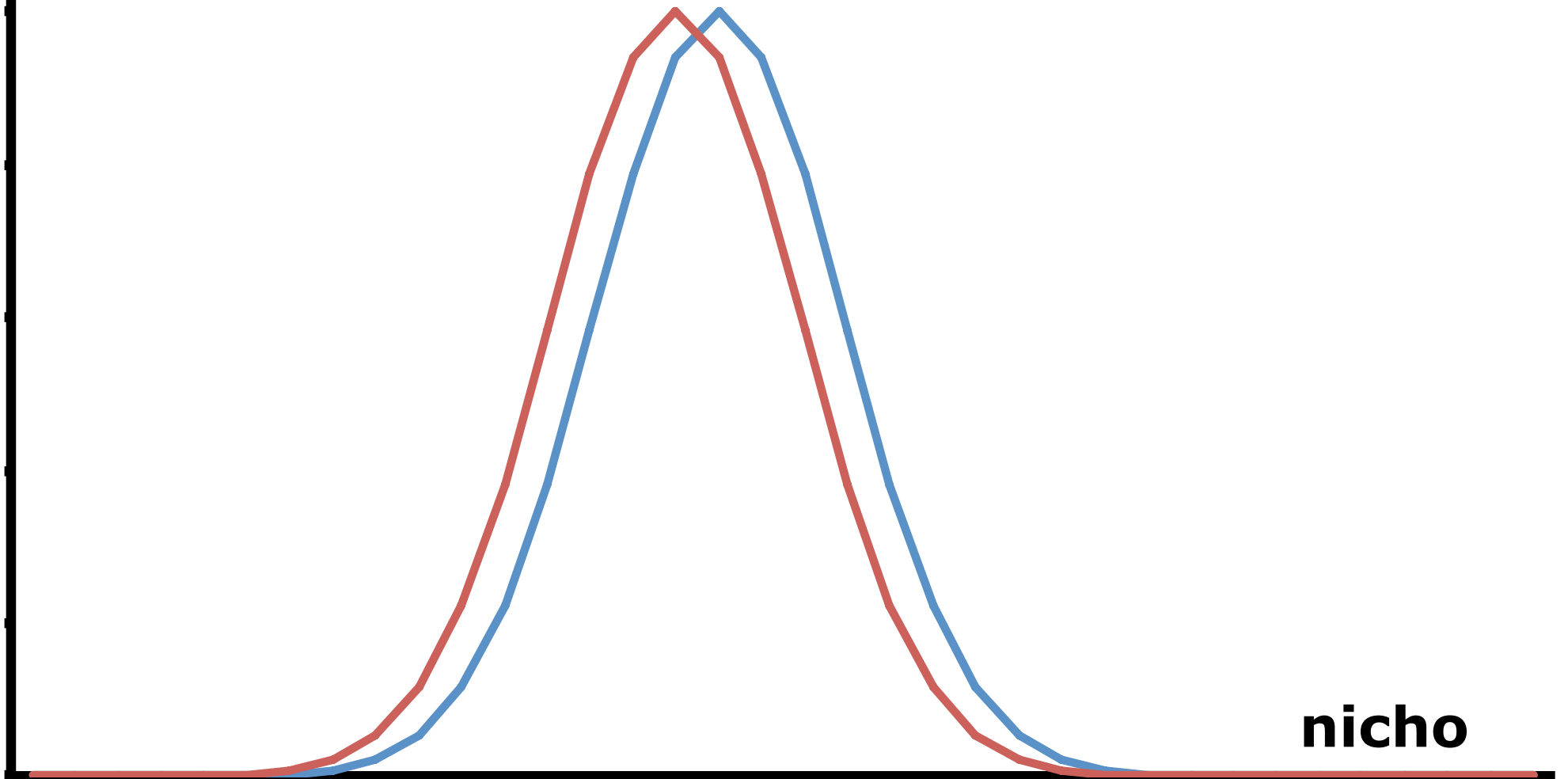


**G E. Hutchinson  
(1903-1991)**

### **Hutchinson (1957)**

**Nicho é o hiper-volume  $N$ -dimensional definido por todos os fatores que limitam a ocorrência de uma dada espécie**

**Frequência**



**nicho**



# **Evidência experimental**

1. Experimentos de remoção de espécies:







# **Evidência experimental**

1. Experimentos de remoção de espécies:
  - a. Competição aparentemente comum em plantas, vertebrados, organismos marinhos
  - b. Competição aparentemente rara em herbívoros
  
2. Mas cuidado:
  - a. Resultados negativos tendem a não ser publicados
  - b. Sistemas escolhidos (evidência com muitas espécies)



# Como a diversidade biológica coexiste?

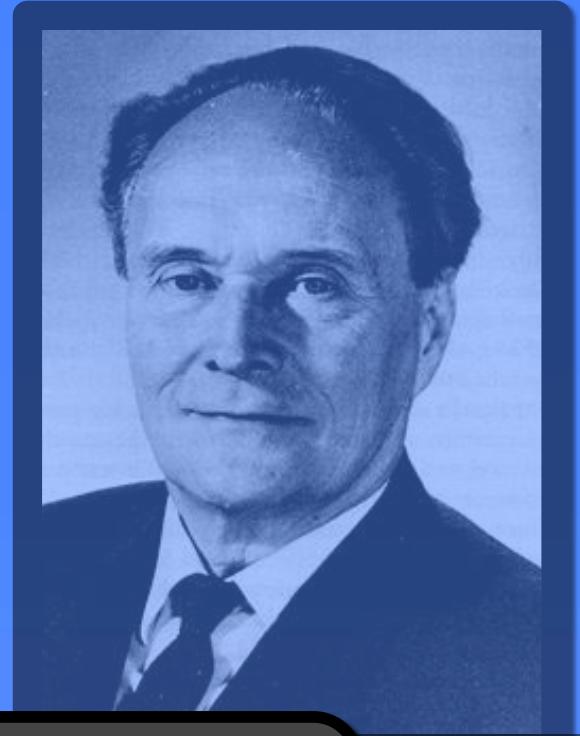




## Previsão



Pa



ause  
1986

Duas espécies competidoras  
**com nichos idênticos**  
não podem coexistir  
em um ambiente estável





# Diferenças fenotípicas, diferenças competitivas



120 - 250 Kg

8 indivíduos (2 - 30)

ambientes abertos

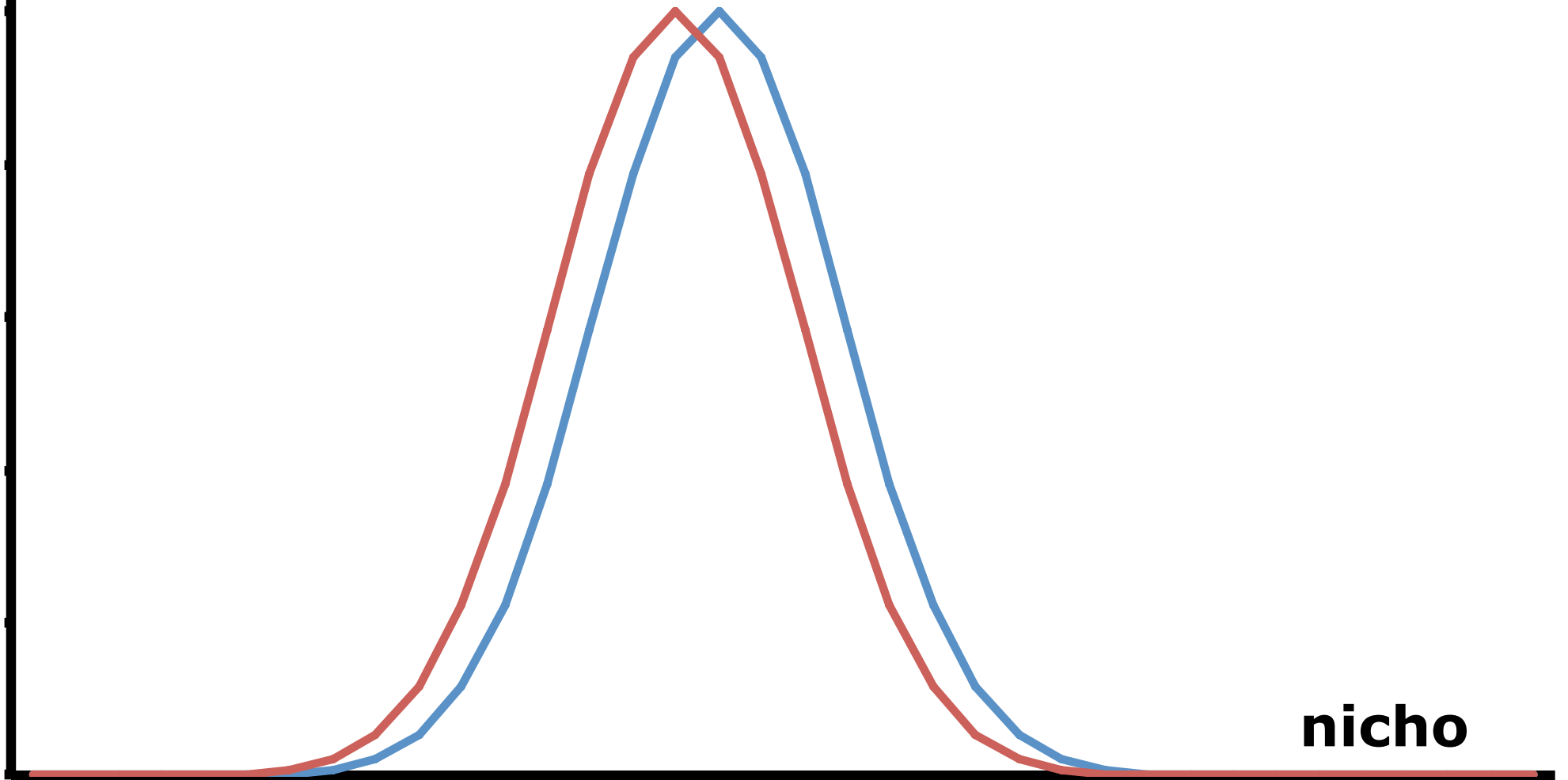


40 - 60 Kg

até 80 indivíduos

ambientes variáveis

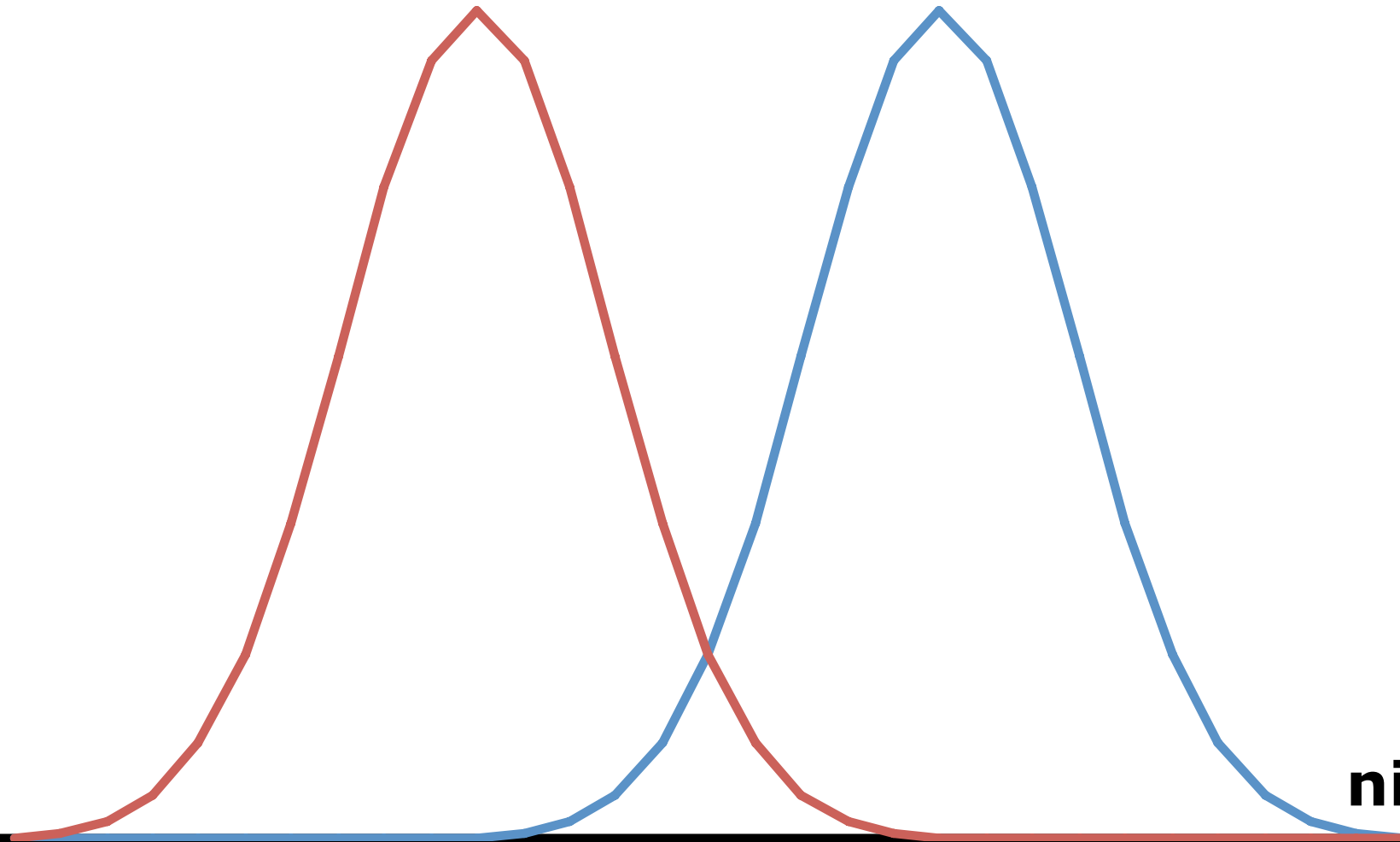
**Frequência**



**nicho**

**Frequência**

**nicho**

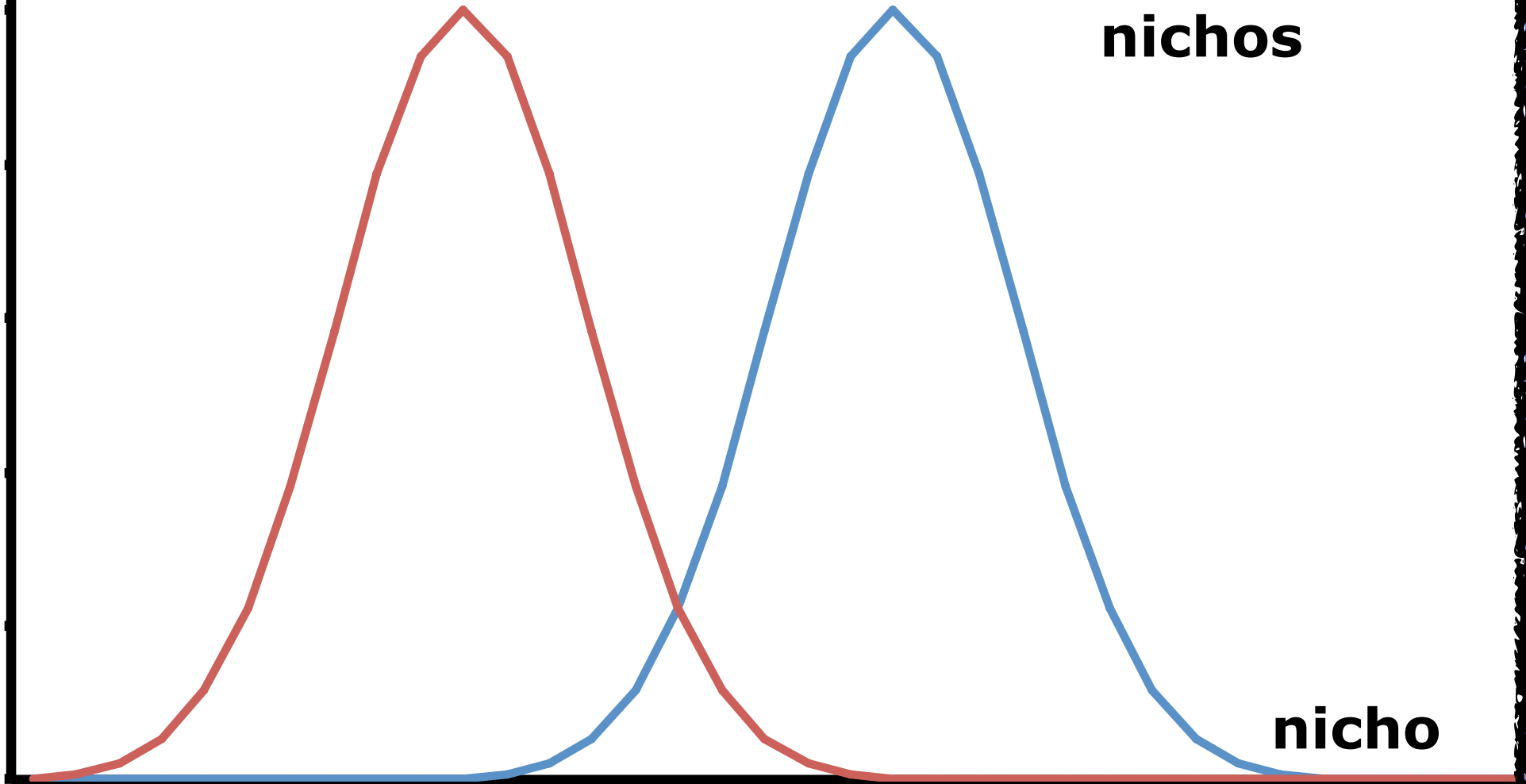




**Frequência**

**Diferenciação  
de  
nichos**

**nicho**



## **Premissas simplificadoras**

1. Indivíduos são todos equivalentes dentro de uma espécie
2. Evolução não importa como processo ocorrendo em tempo ecológico

# Seleção

1. Definição: Diferenças determinísticas na aptidão dos indivíduos de espécies diferentes
2. Logo, diferenças determinísticas na aptidão média das espécies





# Os quatro processos fundamentais:

1. **Seleção**
2. Deriva ecológica
3. Dispersão
4. Especiação

# O fantasma da competição passada



**Joseph H. Connell**



# O fantasma da competição passada

**Se a competição for forte:**

- 1. Nichos devem se diferenciar**
- 2. Competição atual deve ser rara**



**Joseph H. Connell**



# **Competição é transiente**

**Se a competição for forte:**

- 1. Nichos devem se diferenciar**
- 2. Competição atual deve ser rara**
- 3. Competidoras fracas devem extinguir**
- 4. Ocasional: momentos de grande crescimento populacional**



**Joseph H. Connell**

# Previsões

1. Competidores potenciais devem apresentar diferenciação de nichos
2. A ocorrência de potenciais competidores que usam os mesmos recursos deve estar negativamente correlacionada
3. Há um limite para a similaridade fenotípica em comunidades ecológicas
4. A competição influenciará a distribuição de abundâncias das espécies
5. Variação temporal previsível na composição de espécies

# Competição e neutralidade

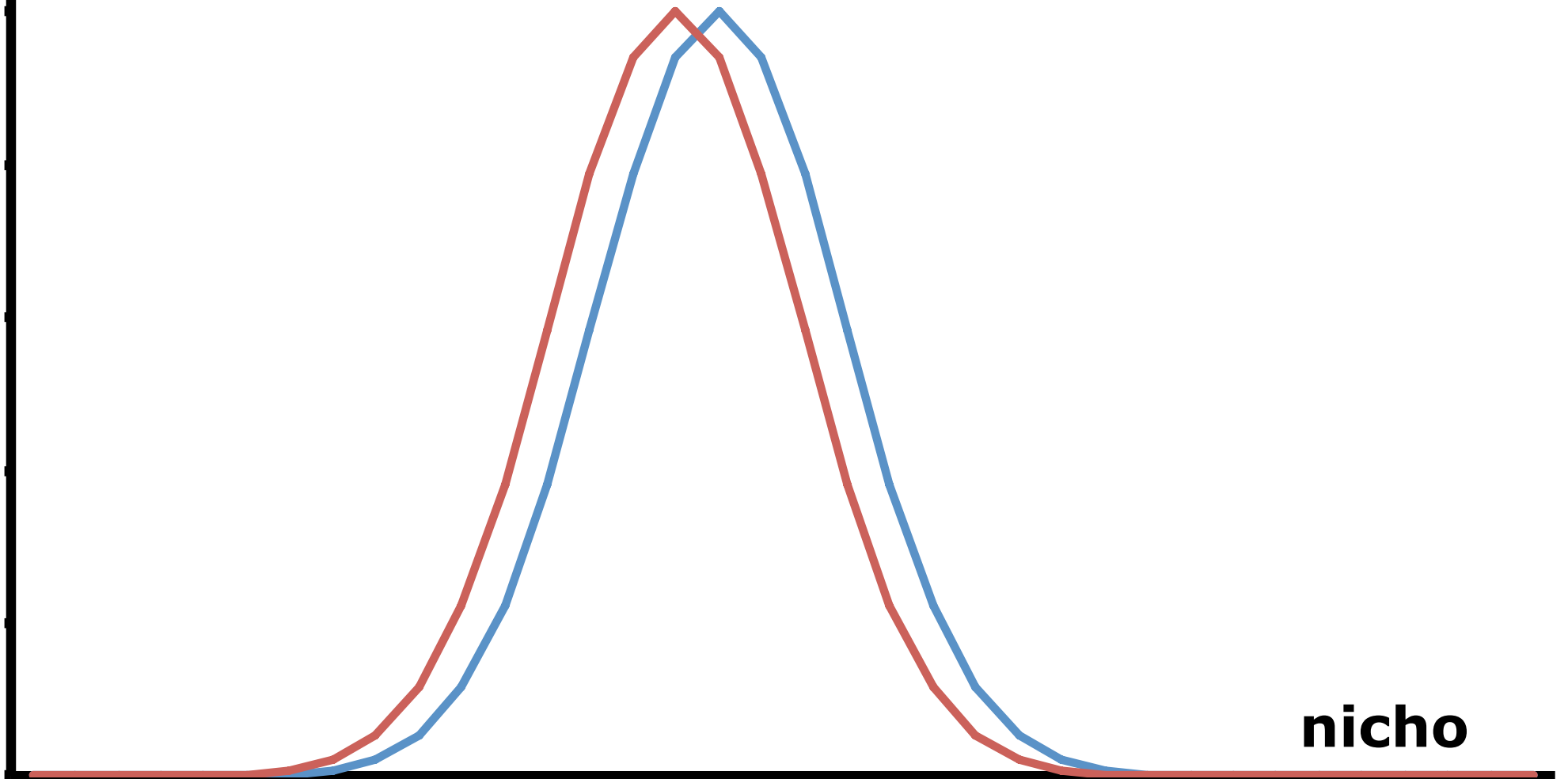
1. O princípio da exclusão competitiva
2. **Competição e padrões comunitários**
3. Neutralidade
4. Resumo
5. Para saber mais



# Previsões

1. **Competidores potenciais devem apresentar diferenciação de nichos**
2. A ocorrência de potenciais competidores que usam os mesmos recursos deve estar negativamente correlacionada
3. Há um limite para a similaridade fenotípica em comunidades ecológicas
4. A competição influenciará a distribuição de abundâncias das espécies
5. Variação temporal na composição de espécies

**Frequência**

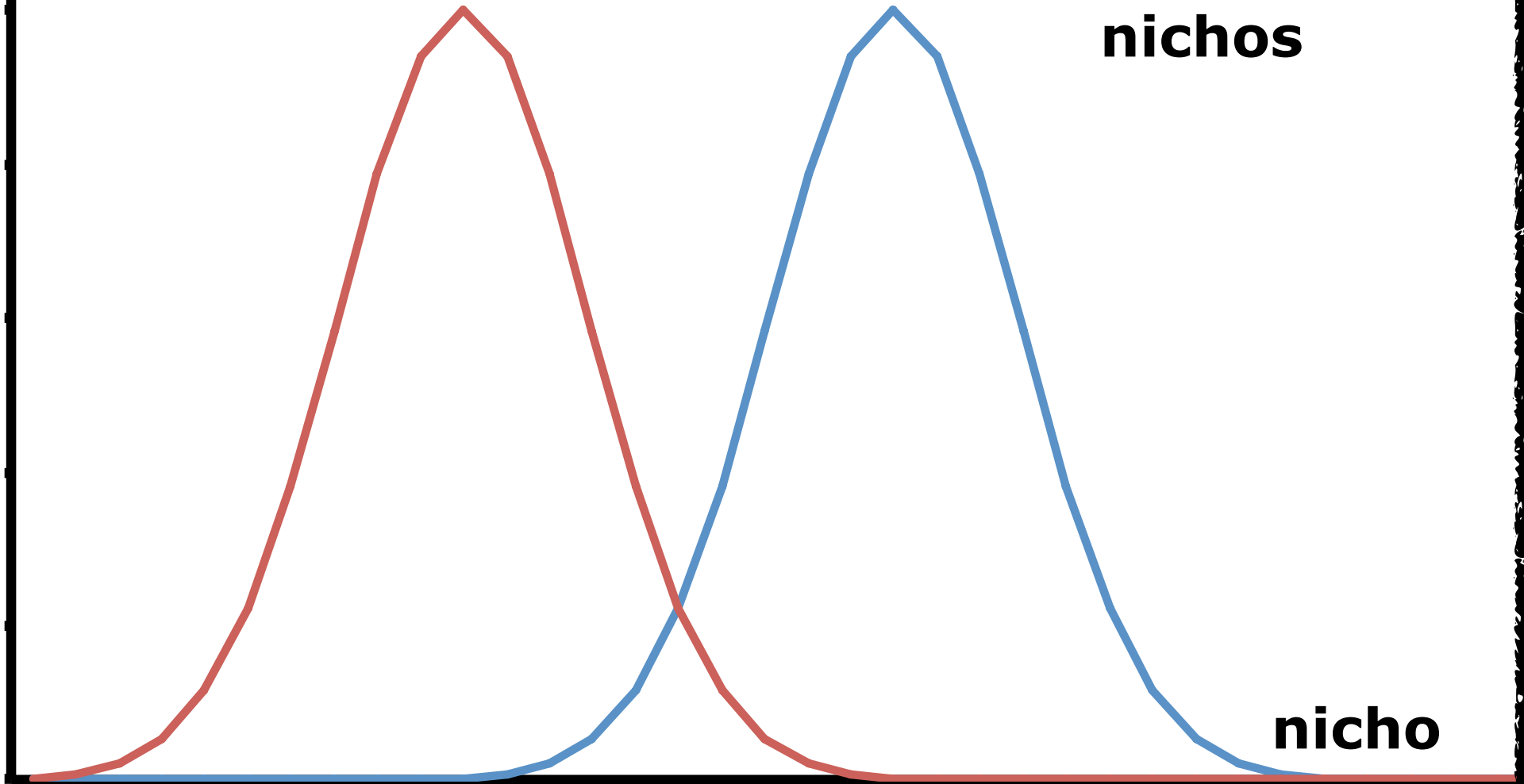


**nicho**

**Frequência**

**Diferenciação  
de  
nichos**

**nicho**





# Diferenciação de nichos



---

**dimensão do nicho 1**



# Diferenciação de nichos



**espaço**



**dimensão do nicho 1**

# Complementaridade de nicho

dimensão do nicho 2



dimensão do nicho 1





# Previsões

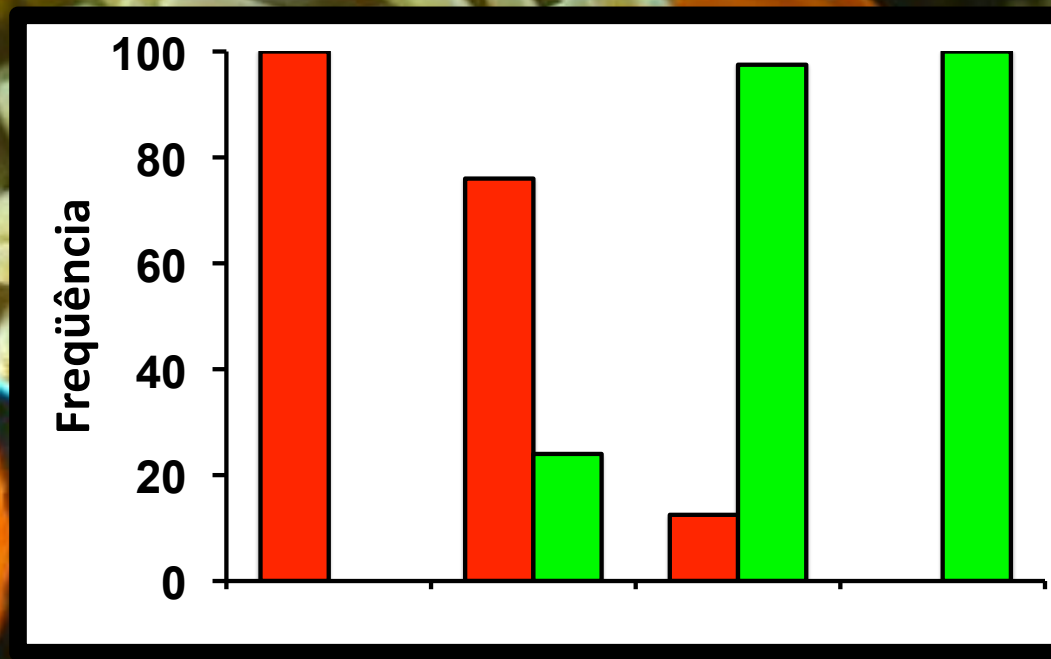
1. Competidores potenciais devem apresentar diferenciação de nichos
2. **A ocorrência de potenciais competidores que usam os mesmos recursos deve estar negativamente correlacionada**
3. Há um limite para a similaridade fenotípica em comunidades ecológicas
4. A competição influenciará a distribuição de abundâncias das espécies
5. Variação temporal previsível na composição de espécies

## Padrões espaciais





# Padrões espaciais













**Padrão muito comum**





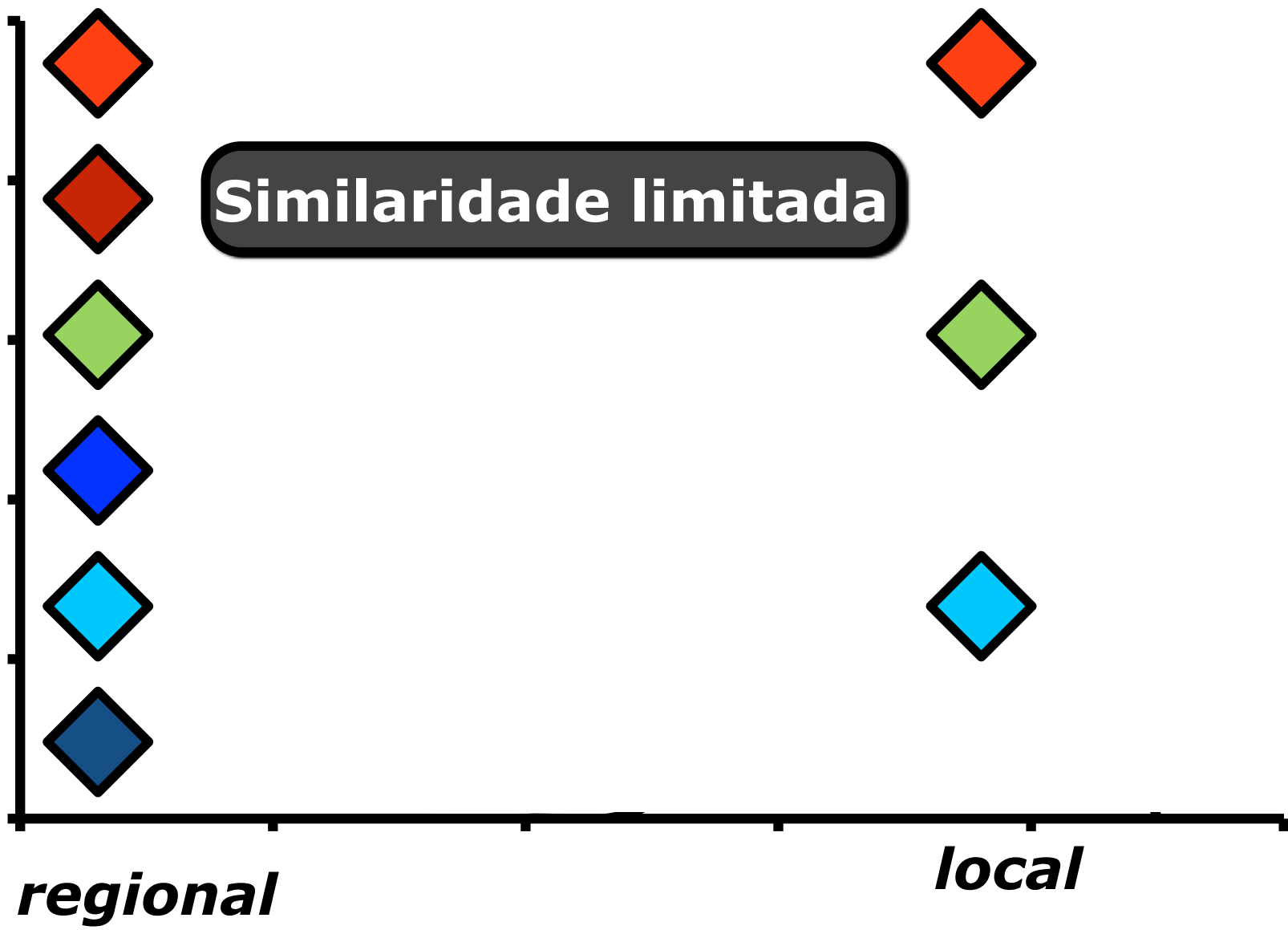
# Previsões

1. Competidores potenciais devem apresentar diferenciação de nichos
2. A ocorrência de potenciais competidores que usam os mesmos recursos deve estar negativamente correlacionada
3. **Há um limite para a similaridade fenotípica em comunidades ecológicas**
4. A competição influenciará a distribuição de abundâncias das espécies
5. Variação temporal previsível na composição de espécies

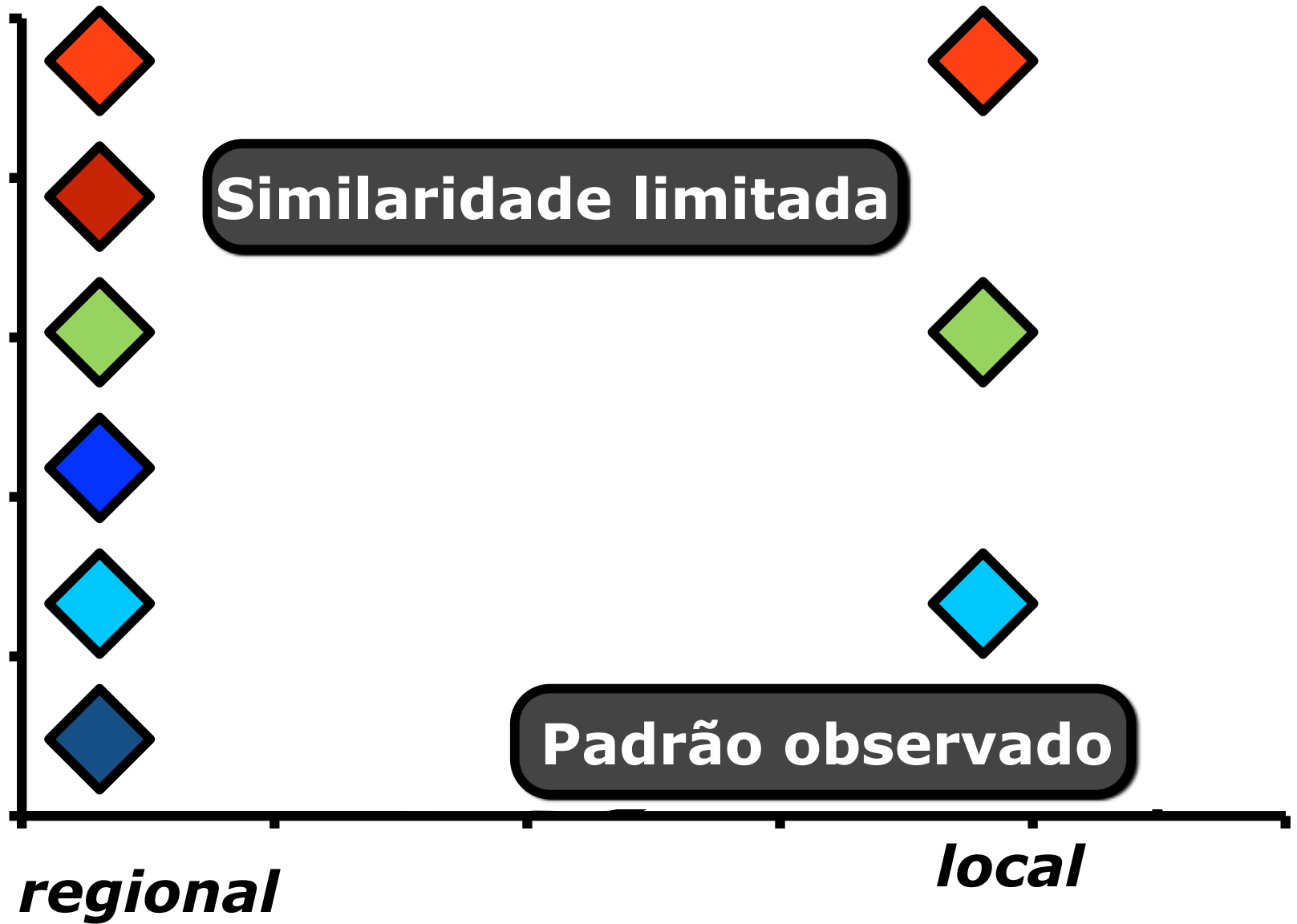


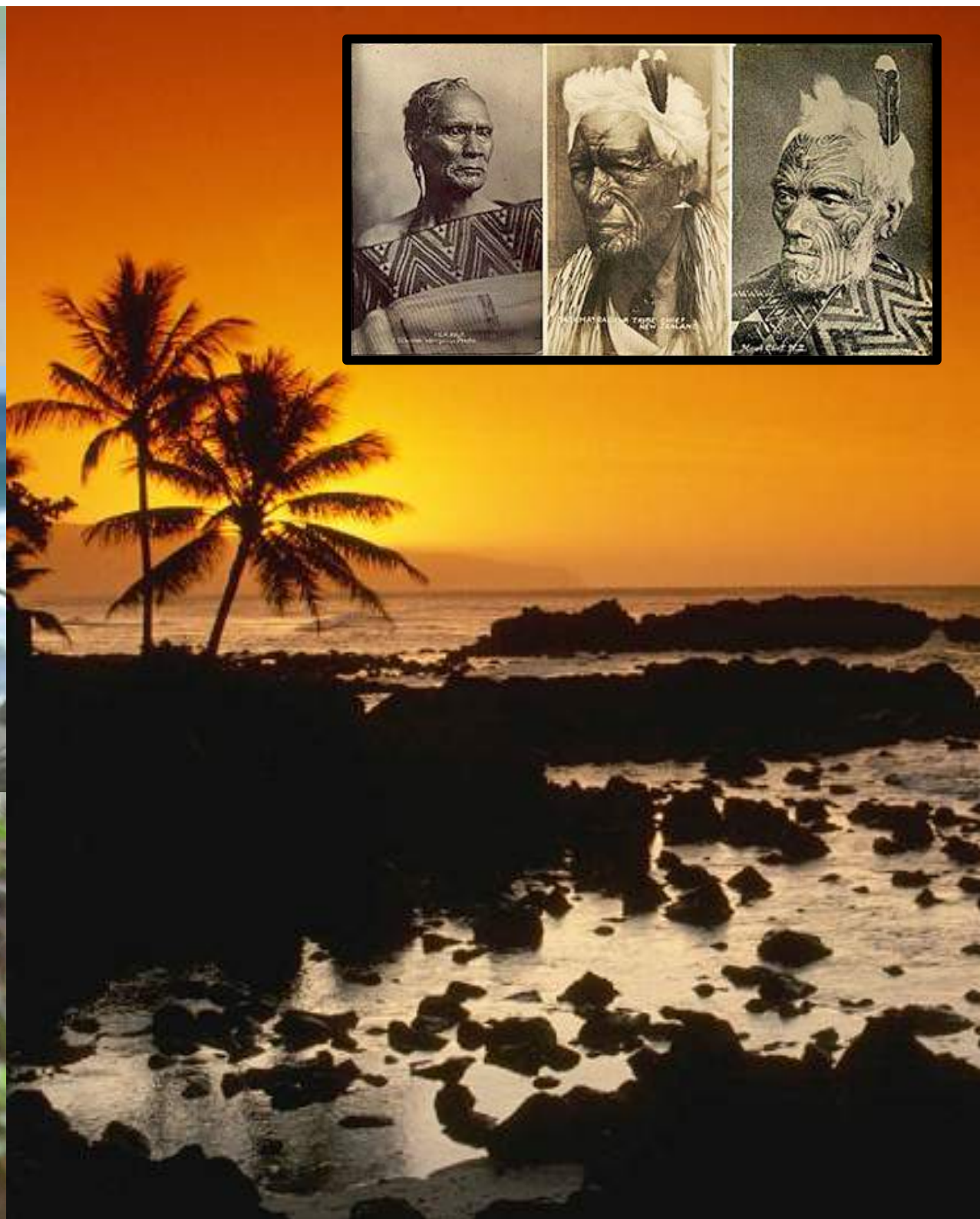
*regional*

**Similaridade limitada**

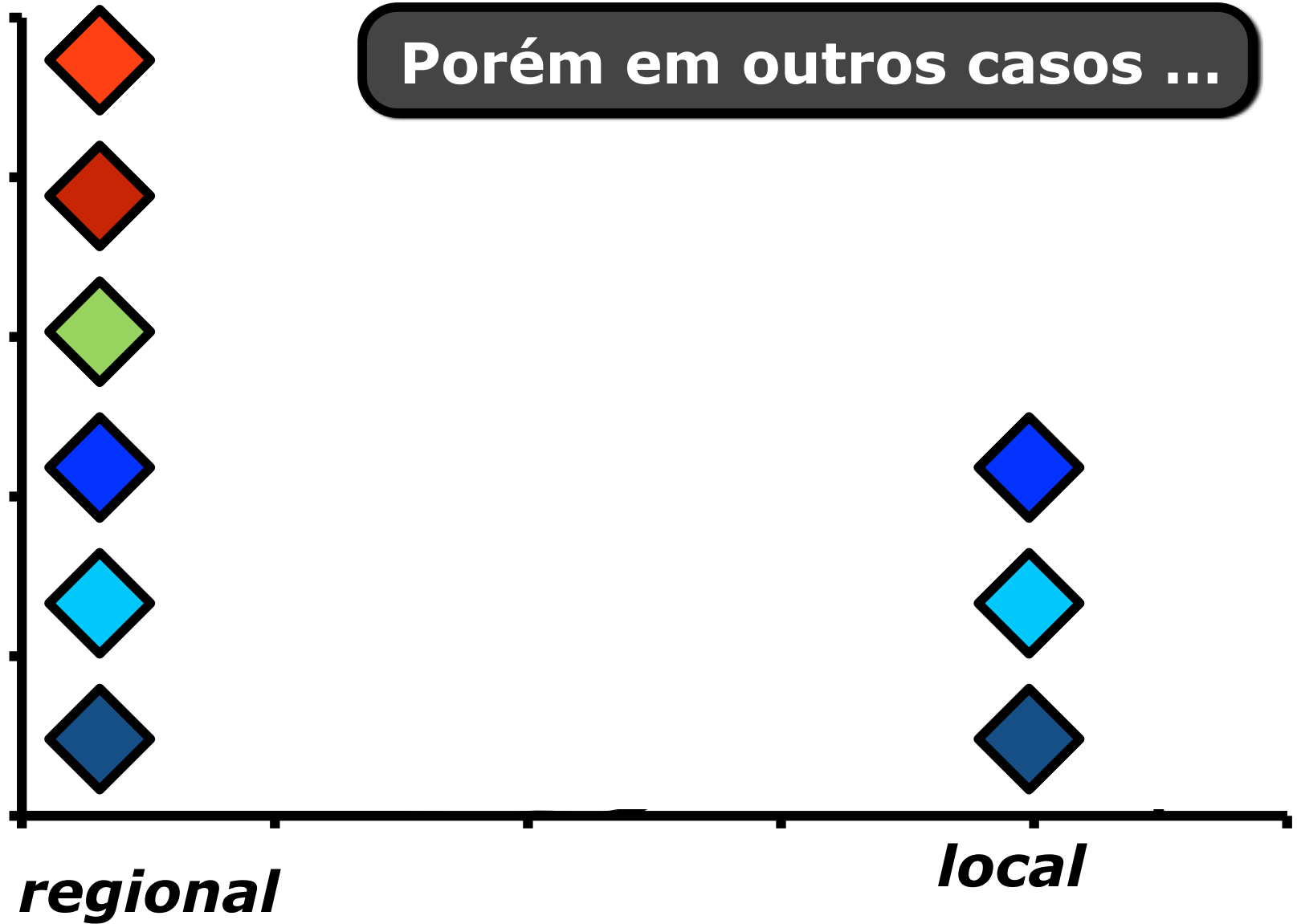




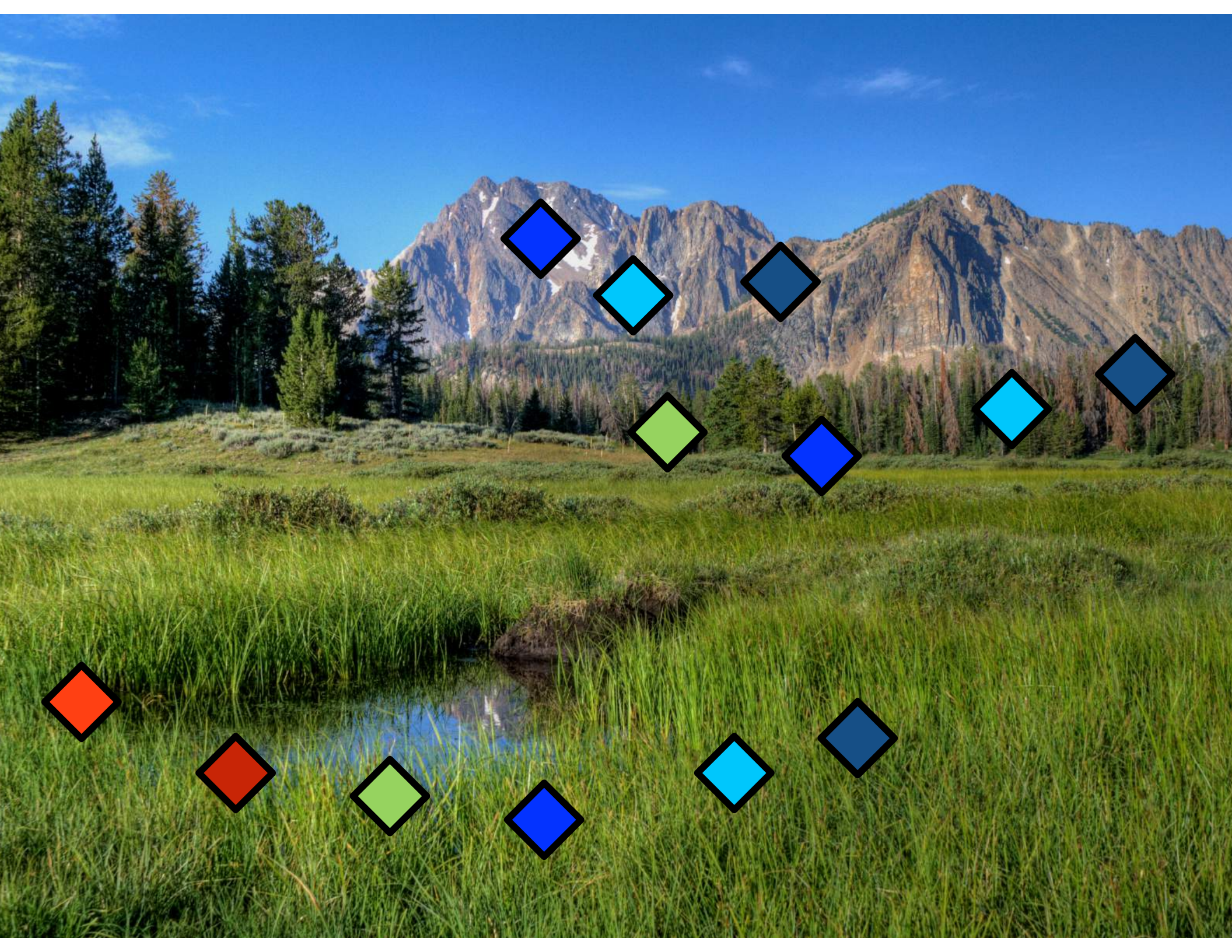




**Porém em outros casos ...**











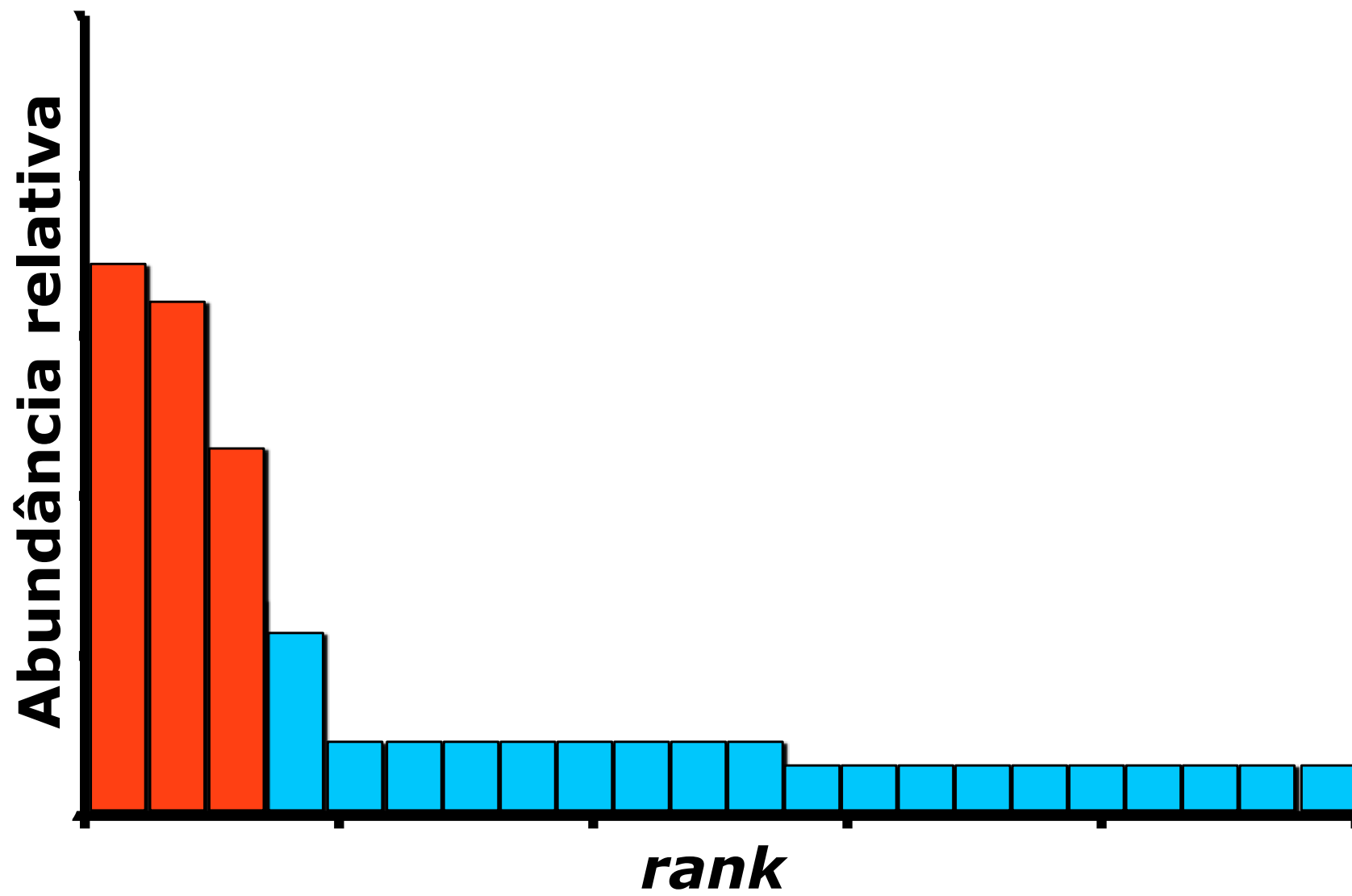
**10 gêneros, 5 famílias**



# Previsões

1. Competidores potenciais devem apresentar diferenciação de nichos
2. A ocorrência de potenciais competidores que usam os mesmos recursos deve estar negativamente correlacionada
3. Há um limite para a similaridade fenotípica em comunidades ecológicas
4. **A competição influenciará a distribuição de abundâncias das espécies**
5. Variação temporal previsível na composição de espécies (





# **Distribuição de abundâncias das espécies (SADs)**

## **1. Inicialmente:**

- a. Modelos matemáticos baseados em partição de nicho
- b. Reproduziram as SADs
- c. Evidência do papel da competição

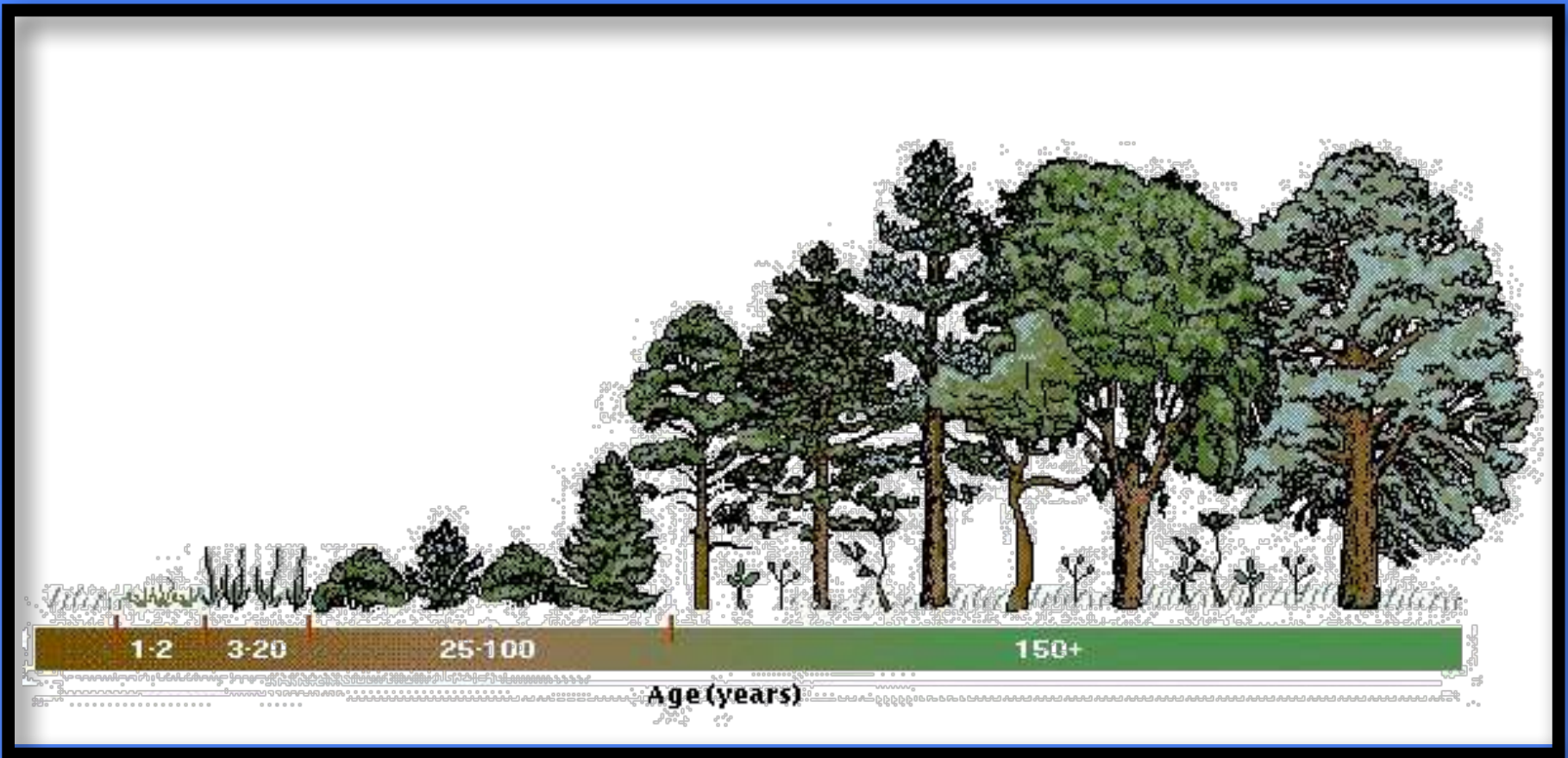
## **2. Posteriormente:**

- a. Modelos supondo processos aleatórios
- b. Também reproduziram as SADs
- c. Inconclusivo
- d. Mais depois

# Previsões

1. Competidores potenciais devem apresentar diferenciação de nichos
2. A ocorrência de potenciais competidores que usam os mesmos recursos deve estar negativamente correlacionada
3. Há um limite para a similaridade fenotípica em comunidades ecológicas
4. A competição influenciará a distribuição de abundâncias das espécies
5. **Variação temporal previsível na composição de espécies**









## **Quando competição não importa: quebrando premissas**

1. Competição interespecífica é forte
2. O ambiente é estável  
As populações podem atingir o equilíbrio  
O recurso é o fator limitante
3. Competição interespecífica é mais importante que outras interações



## Suposição 1: competição interespecífica é forte

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1$$

## Suposição 1: competição interespecífica é forte

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

## Suposição 1: competição interespecífica é forte

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



## Suposição 1: competição interespecífica é forte

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

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

## Suposição 1: competição interespecífica é forte

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

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









=







= 3 x







$$= 3 \times$$



**alfa** hiena leão = 3  
**alfa** leão hiena = 1/3

## Suposição 1: competição interespecífica é forte

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

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

## Quando a competição leva a extinção?

$$K_2\alpha_{12} > K_1$$

**e/ou**

$$K_1\alpha_{21} > K_2$$



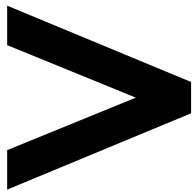
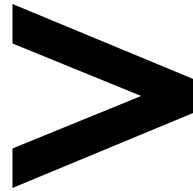
## Quando a competição leva a extinção?

$$K_2\alpha_{12} > K_1$$

**e/ou**

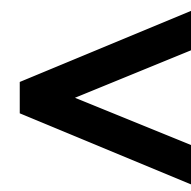
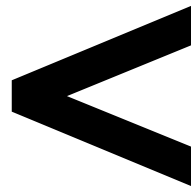
$$K_1\alpha_{21} > K_2$$

# Quando a competição leva a extinção?





Não há extinção se:

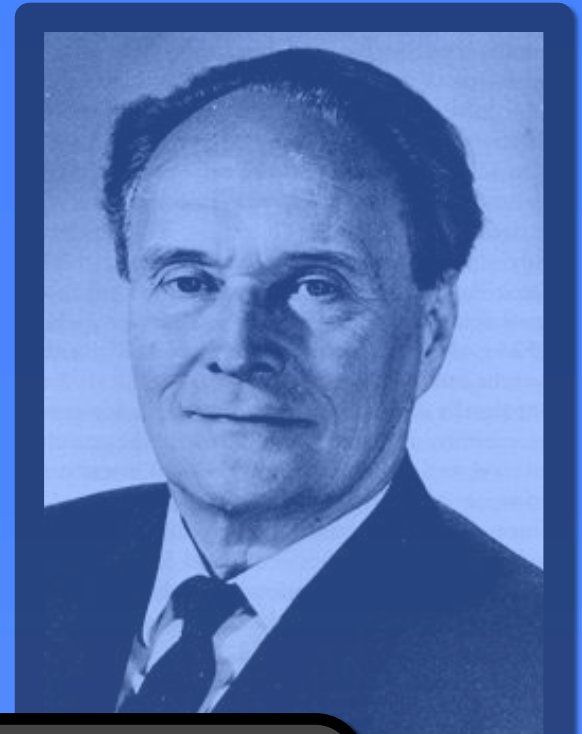




# O princípio da exclusão competitiva



Pa



Gause  
1986

Duas espécies competidoras  
com nichos idênticos  
não podem coexistir  
em um **ambiente estável**

## Suposição 2: o ambiente é estável

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

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

## O recurso é o fator limitante

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

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







# **Suposição 3: Competição é a interação mais importante**

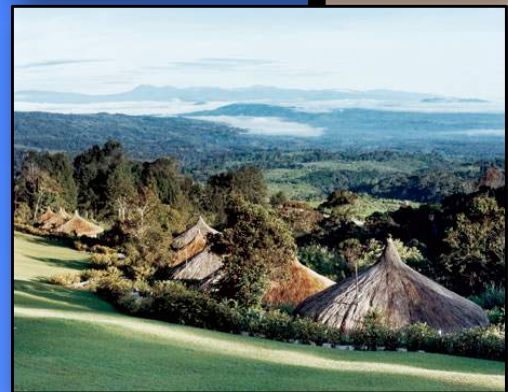
**Por que o mundo é verde?  
Onde estão os herbívoros?**











**John Lawton**

**Feeding methods**

	Chew	Suck	Mine	Gall
Rachis		● ○		●
Pinna	● ● ● ● ● ● ● ●	● ●	● ● ● ○	● ● ●
Costa		● ○	●	(● Rare)
Costule		●	● ●	

	Chew	Suck	Mine	Gall
Rachis	● ●		● ● ● ●	●
Pinna	● ● ● ●	● ● ● ●	● ●	
Costa			● ●	
Costule			●	

	Chew	Suck	Mine	Gall
Rachis				
Pinna	● ○	● ●	○	
Costa				
Costule				



# Competição e neutralidade

1. O princípio da exclusão competitiva
2. Competição e padrões comunitários
3. **Neutralidade**
4. Resumo
5. Para saber mais

# Diferenças fenotípicas, diferenças competitivas



120 - 250 Kg

8 indivíduos (2 - 30)

ambientes abertos



40 - 60 Kg

até 80 indivíduos

ambientes variáveis



## **Mas e se as diferenças fenotípicas não importarem?**



120 - 250 Kg

8 indivíduos (2 - 30)

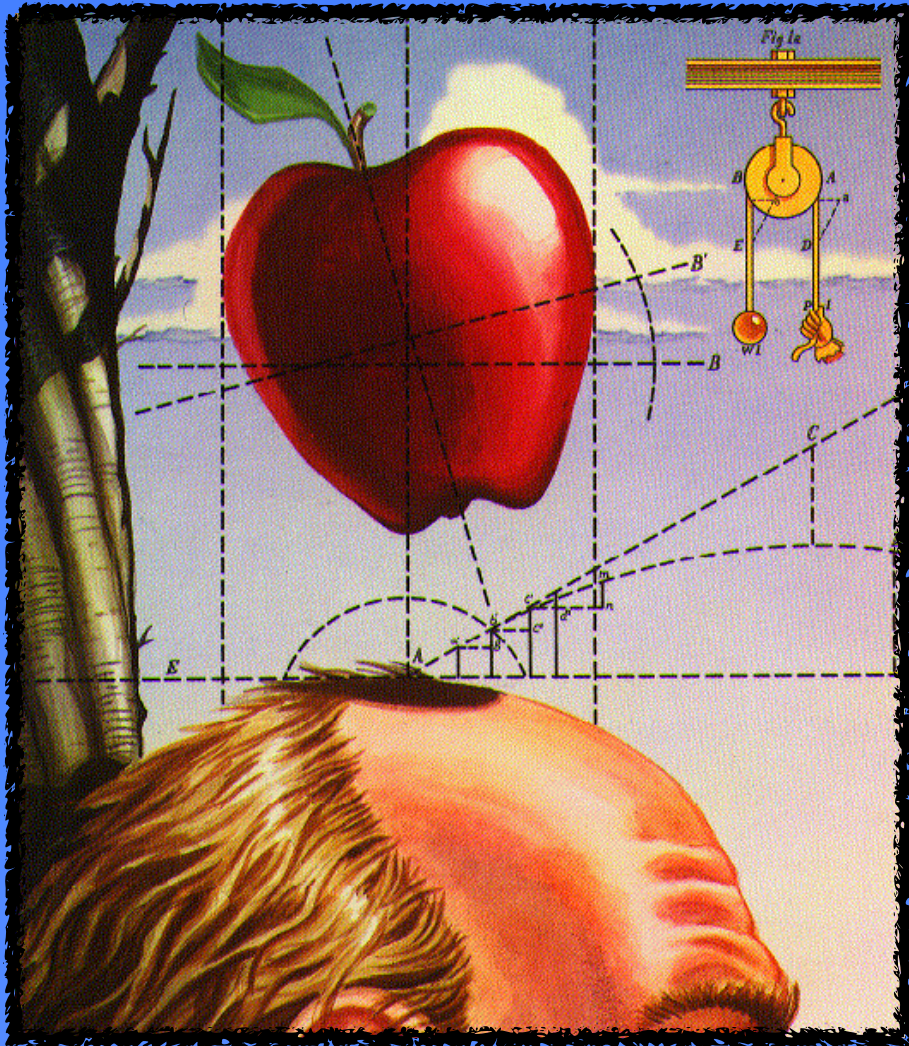
ambientes abertos



40 - 60 Kg

até 80 indivíduos

ambientes variáveis



## Primeira Lei de Newton

- Princípio da Inércia
- O que acontece quando nada acontece?



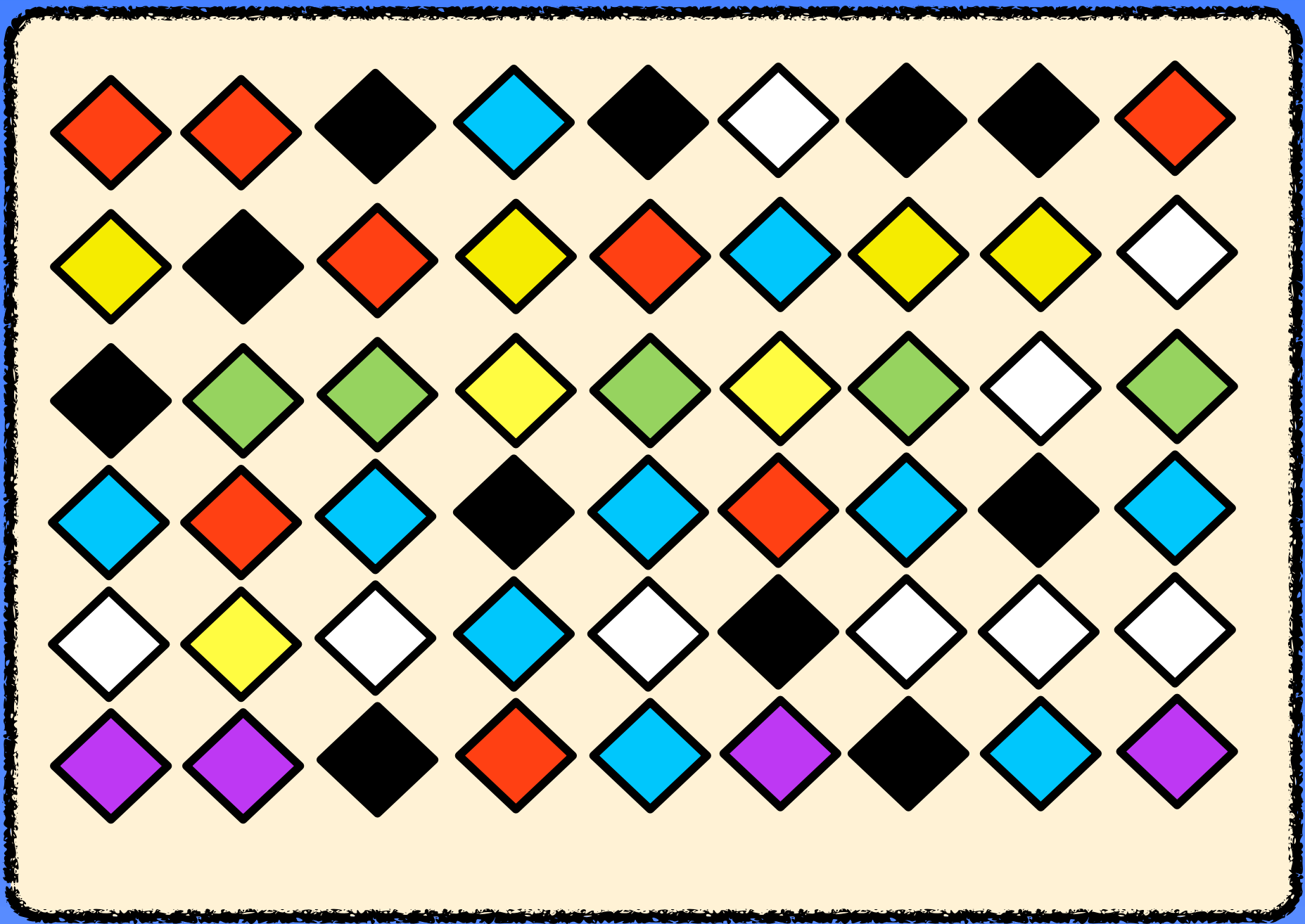


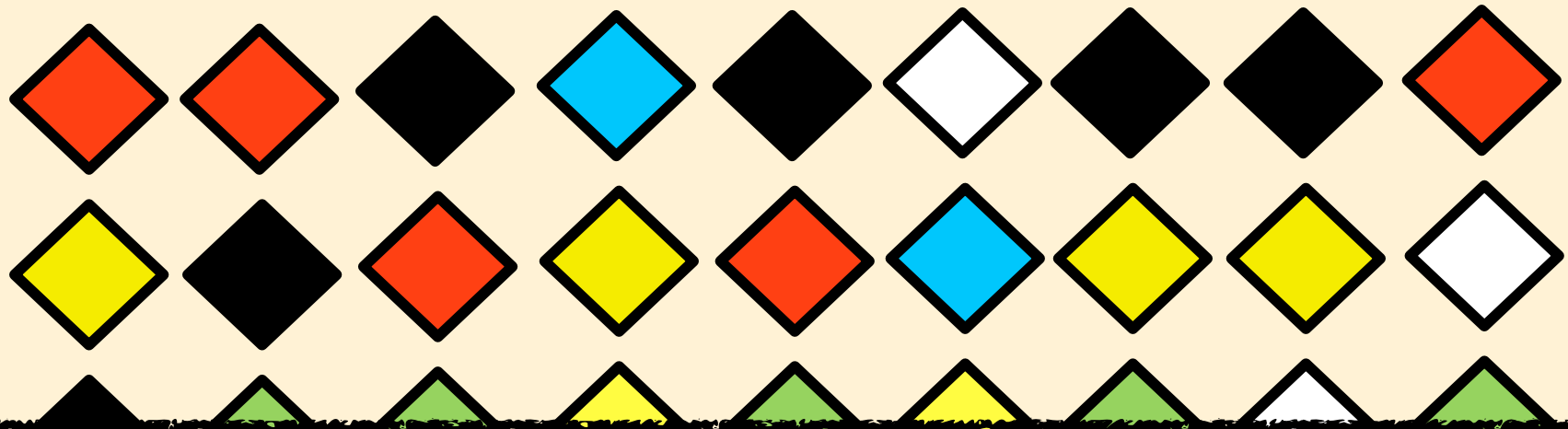
**Hubbell**



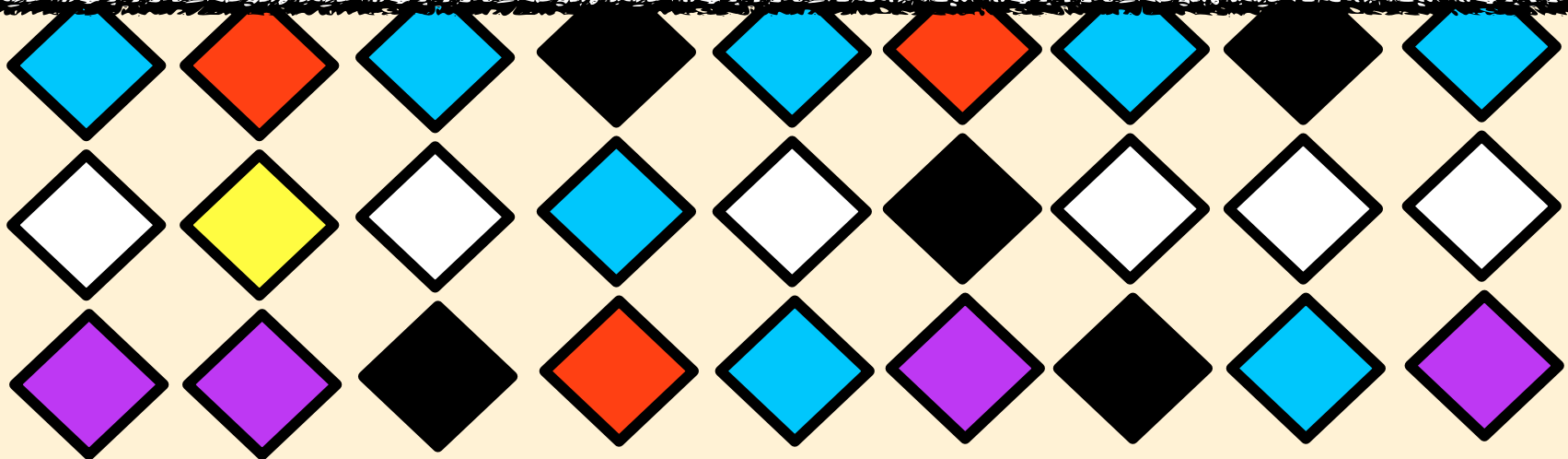




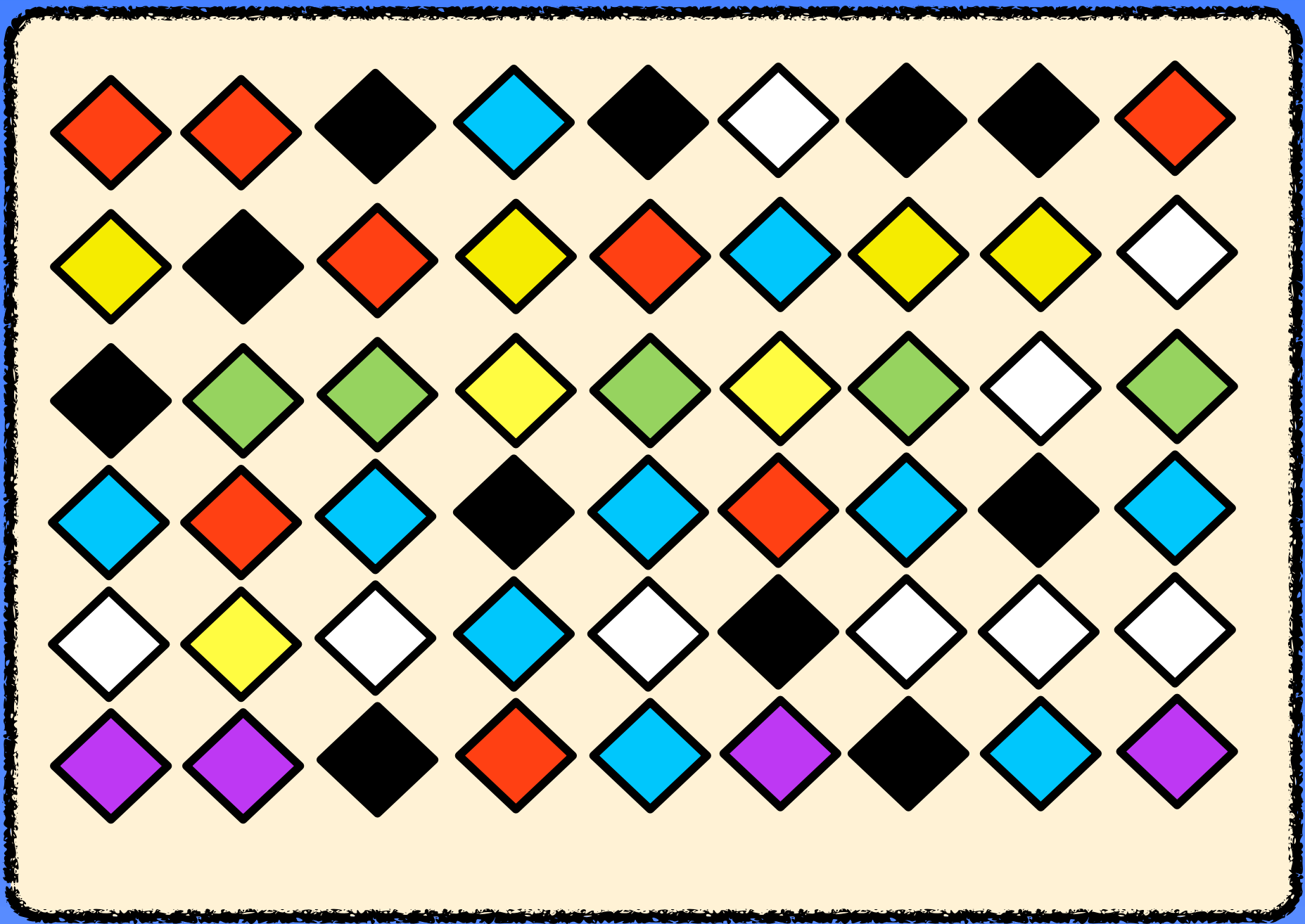


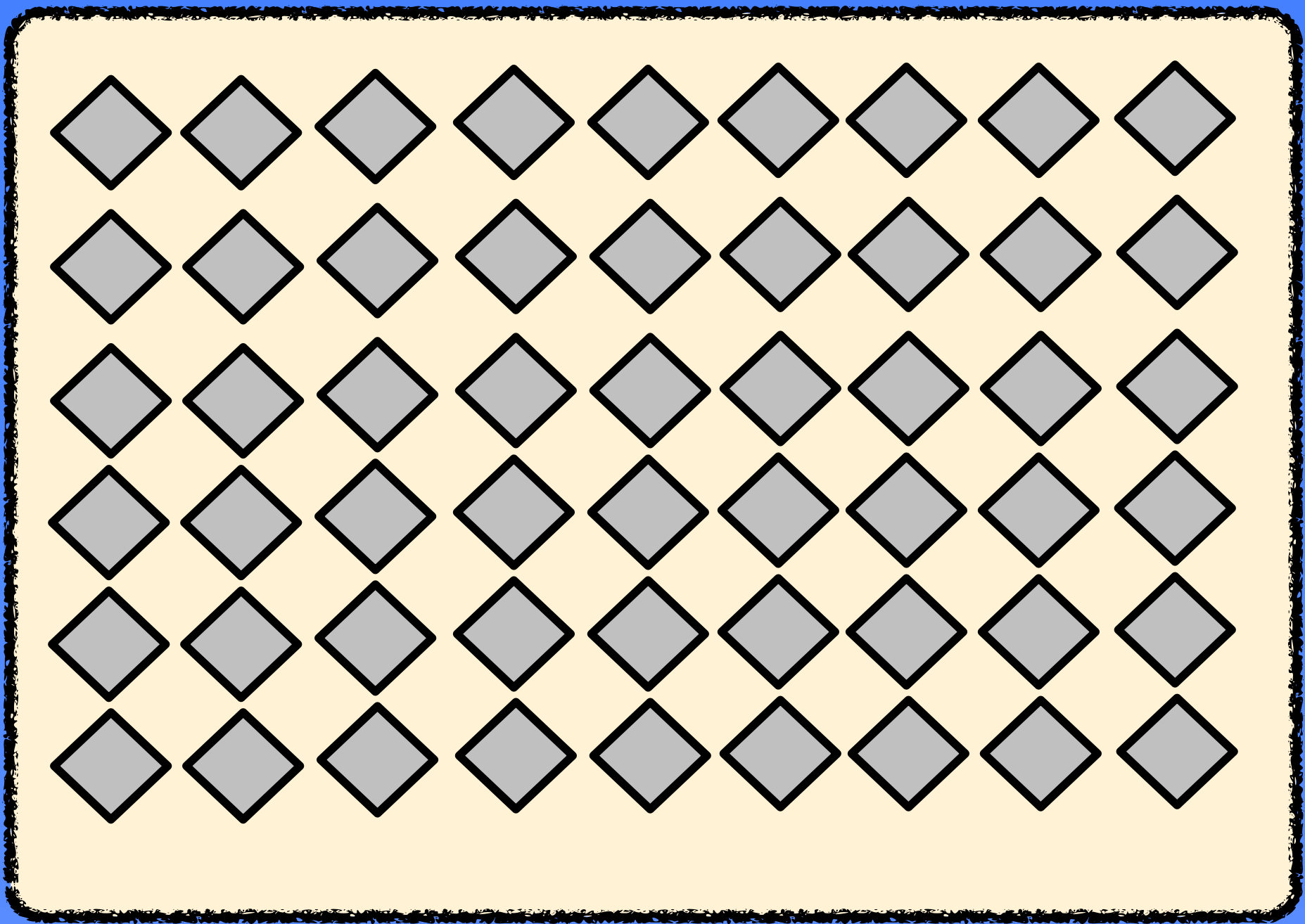


Competição é importante e intensa









# Neutralidade

1. Todos os indivíduos são equivalentes do ponto de vista demográfico
2. Os indivíduos não são iguais, mas as diferenças não importam (não há diferença em aptidão)

As probabilidades de um indivíduo:

- morrer
- reproduzir

**são constantes**

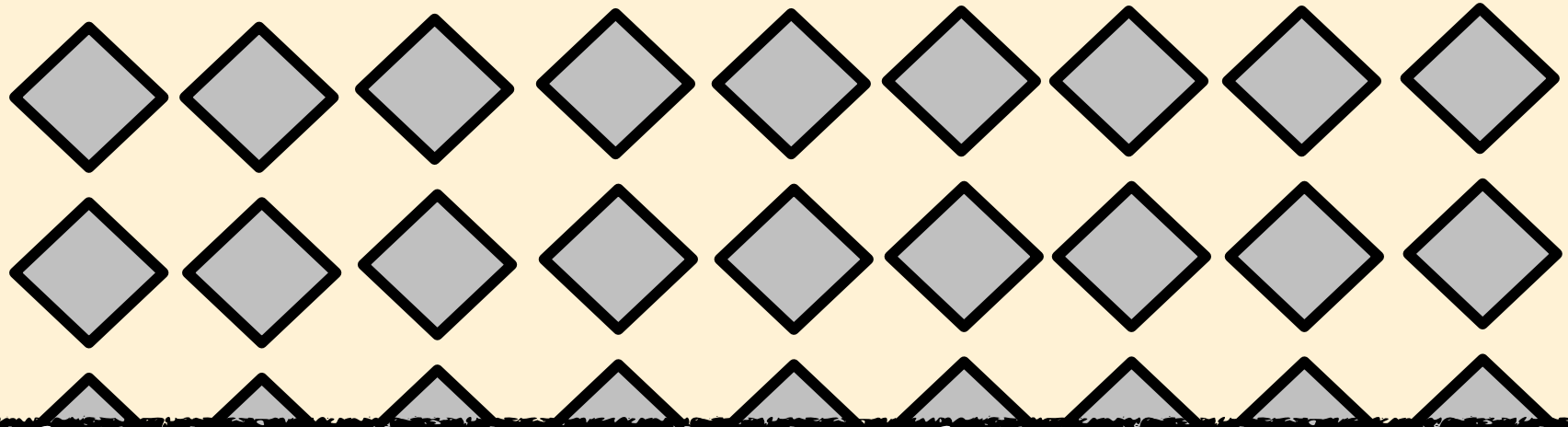


# Os quatro processos fundamentais:

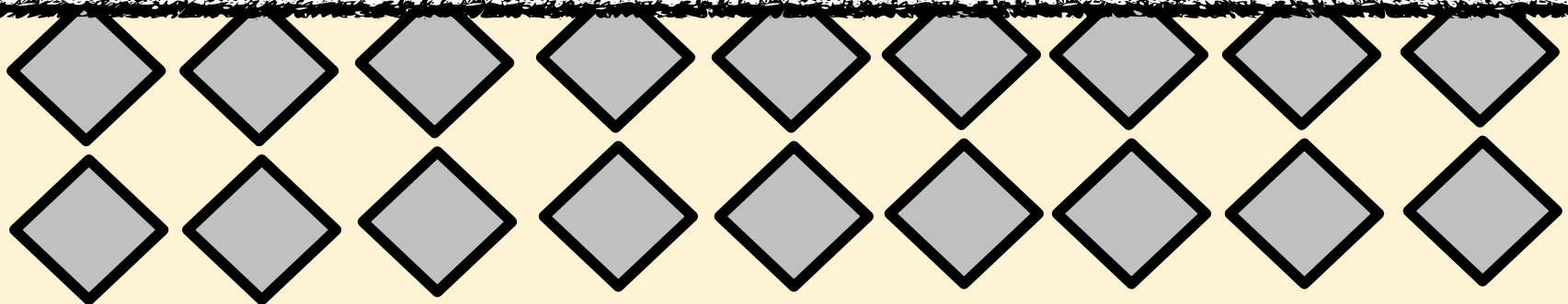
1. **Seleção**
2. Deriva ecológica
3. Dispersão
4. Especiação

# Os quatro processos fundamentais:

1. Seleção
2. Deriva ecológica
3. Dispersão
4. Especiação



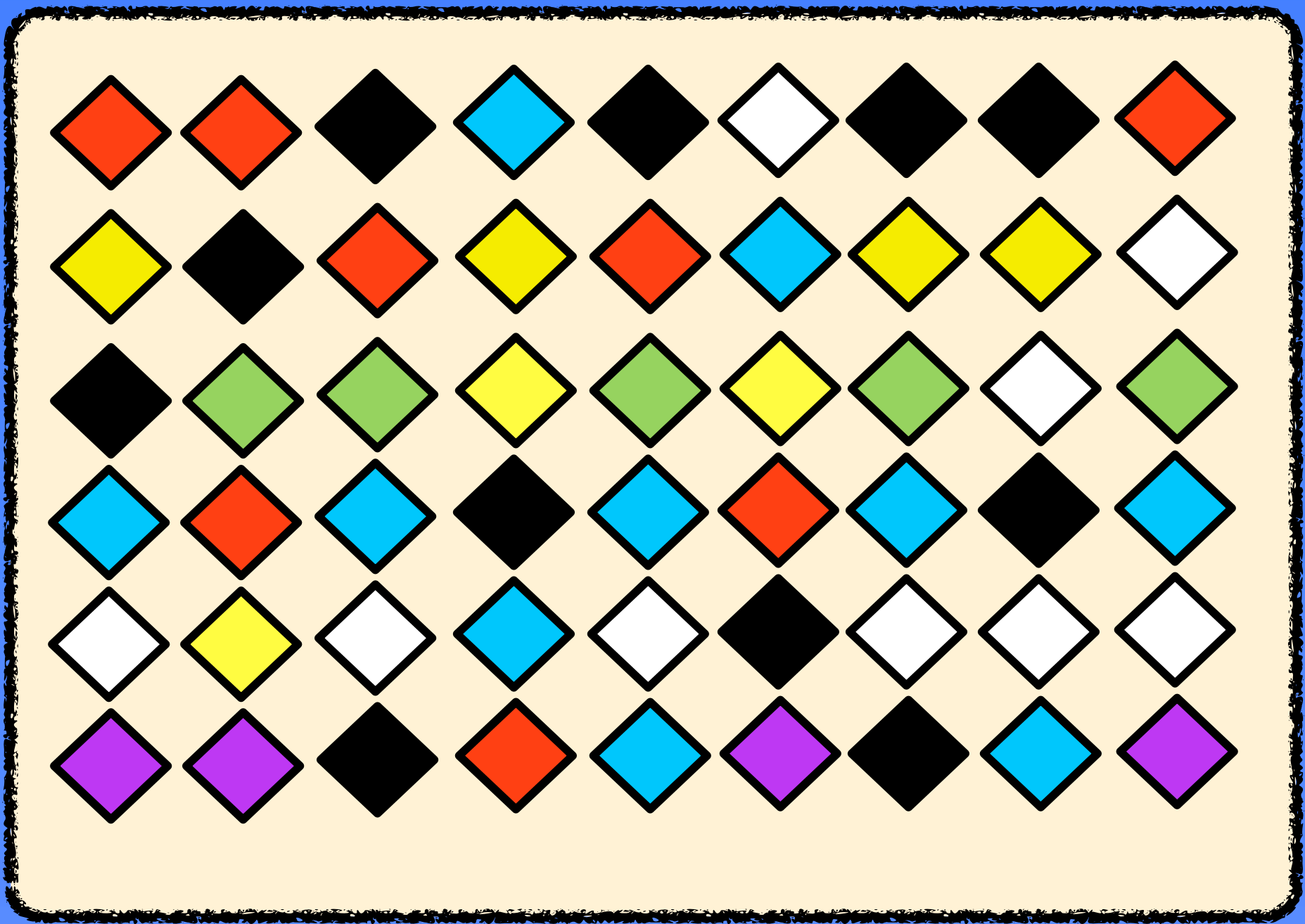
Como as comunidades seriam se indivíduos  
fossem equivalentes do ponto de vista  
ecológico?

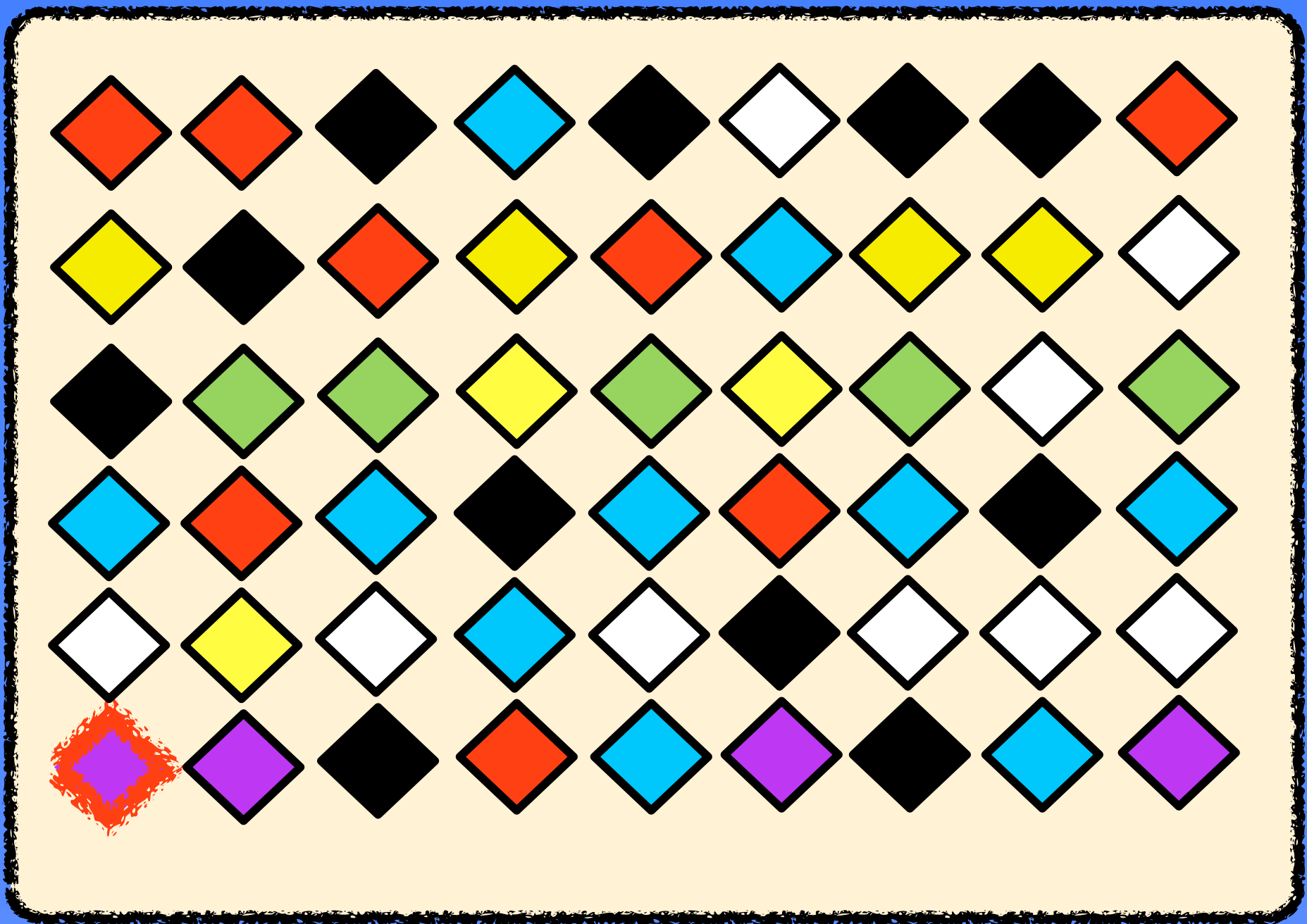




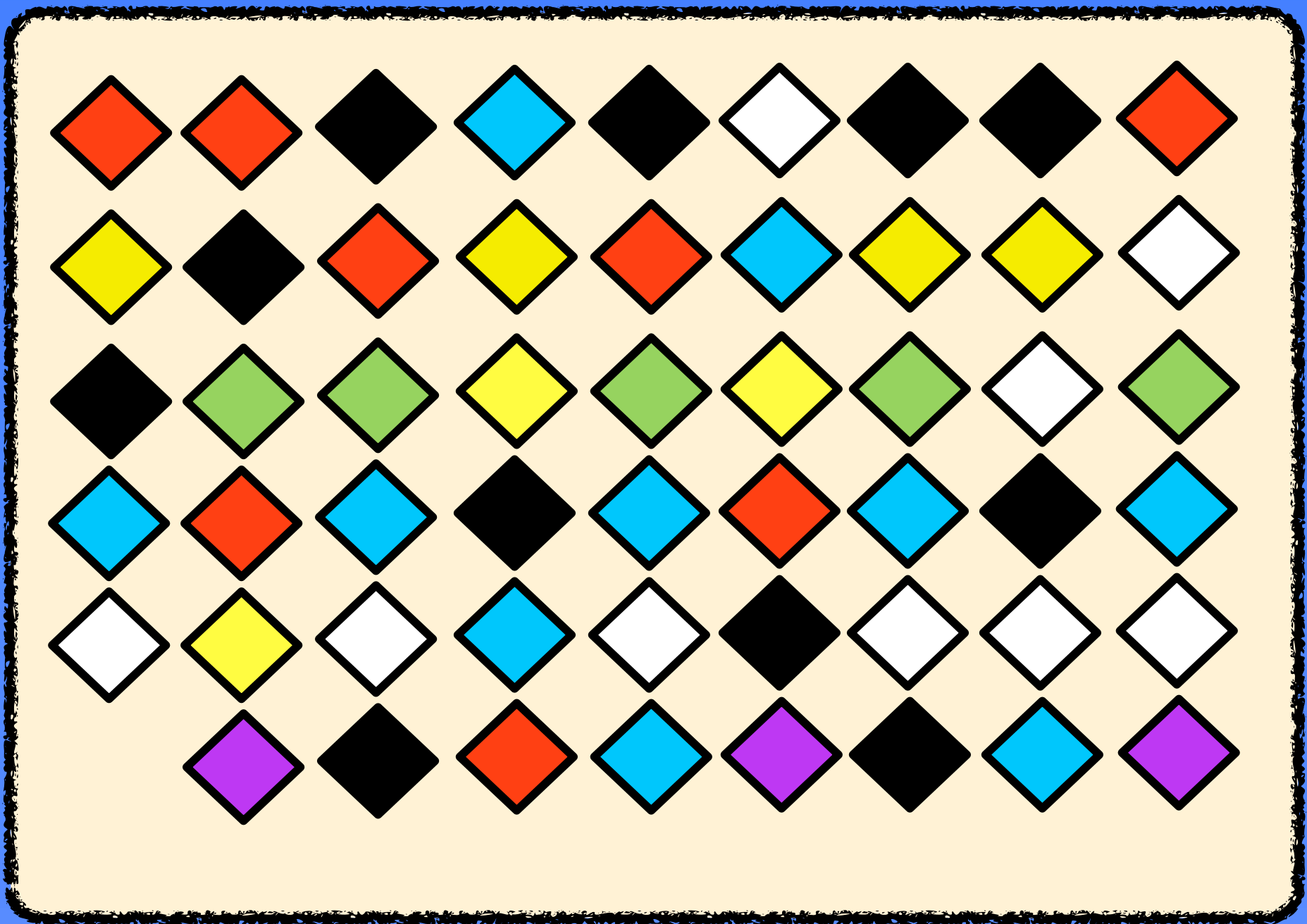
# Os quatro processos fundamentais:

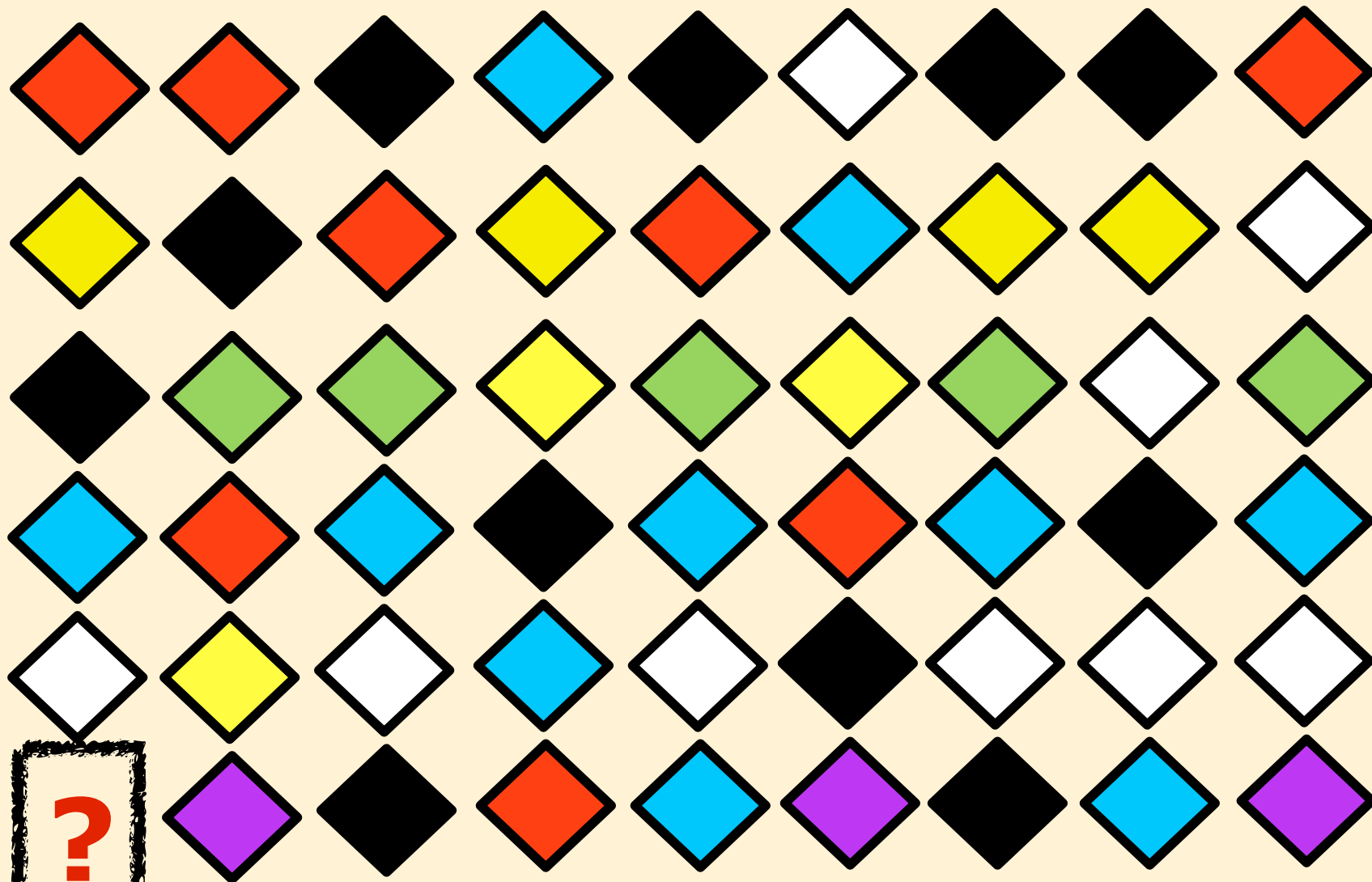
1. Seleção
2. Deriva ecológica
3. Dispersão
4. Especiação













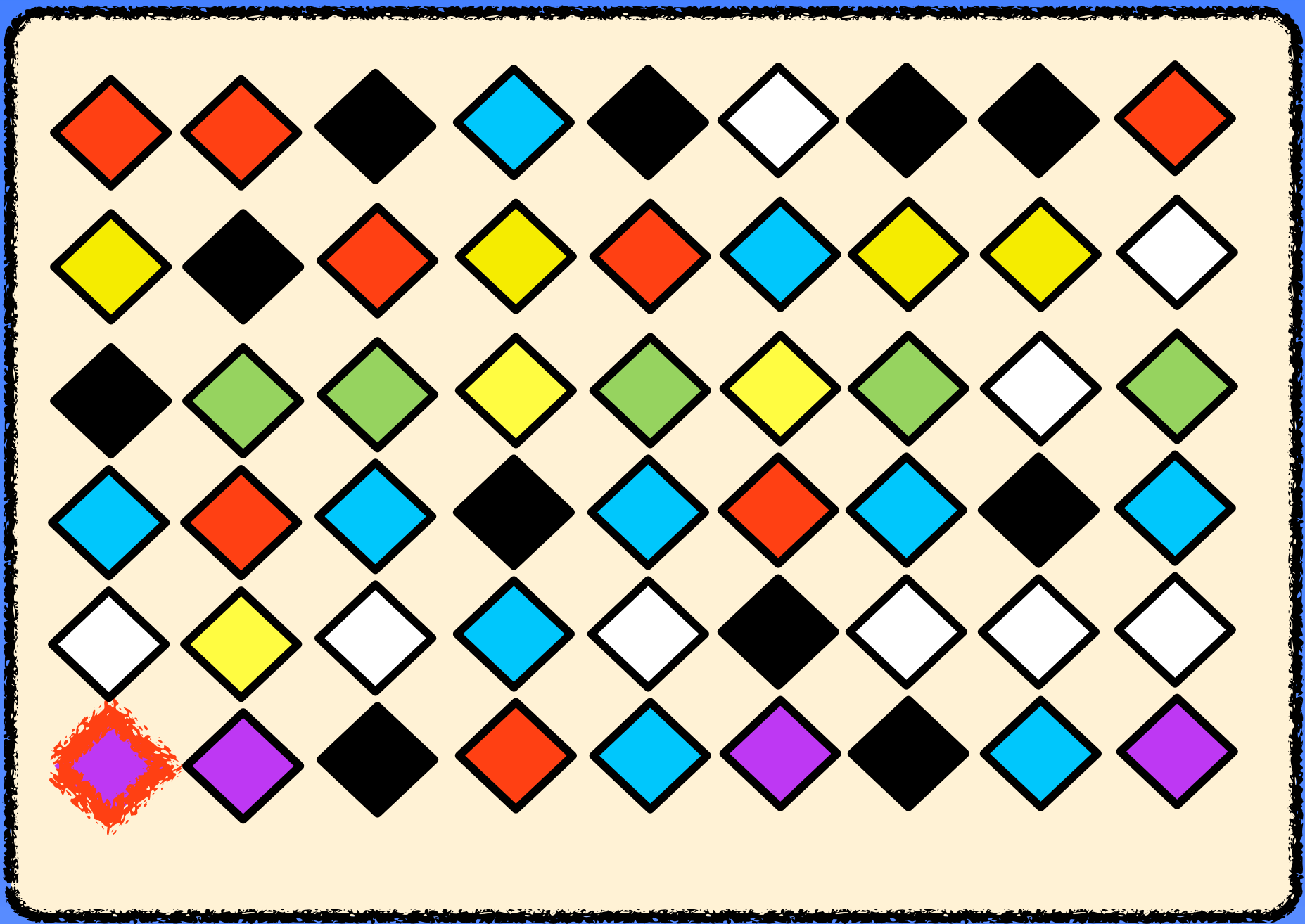


## Os quatro processos fundamentais:

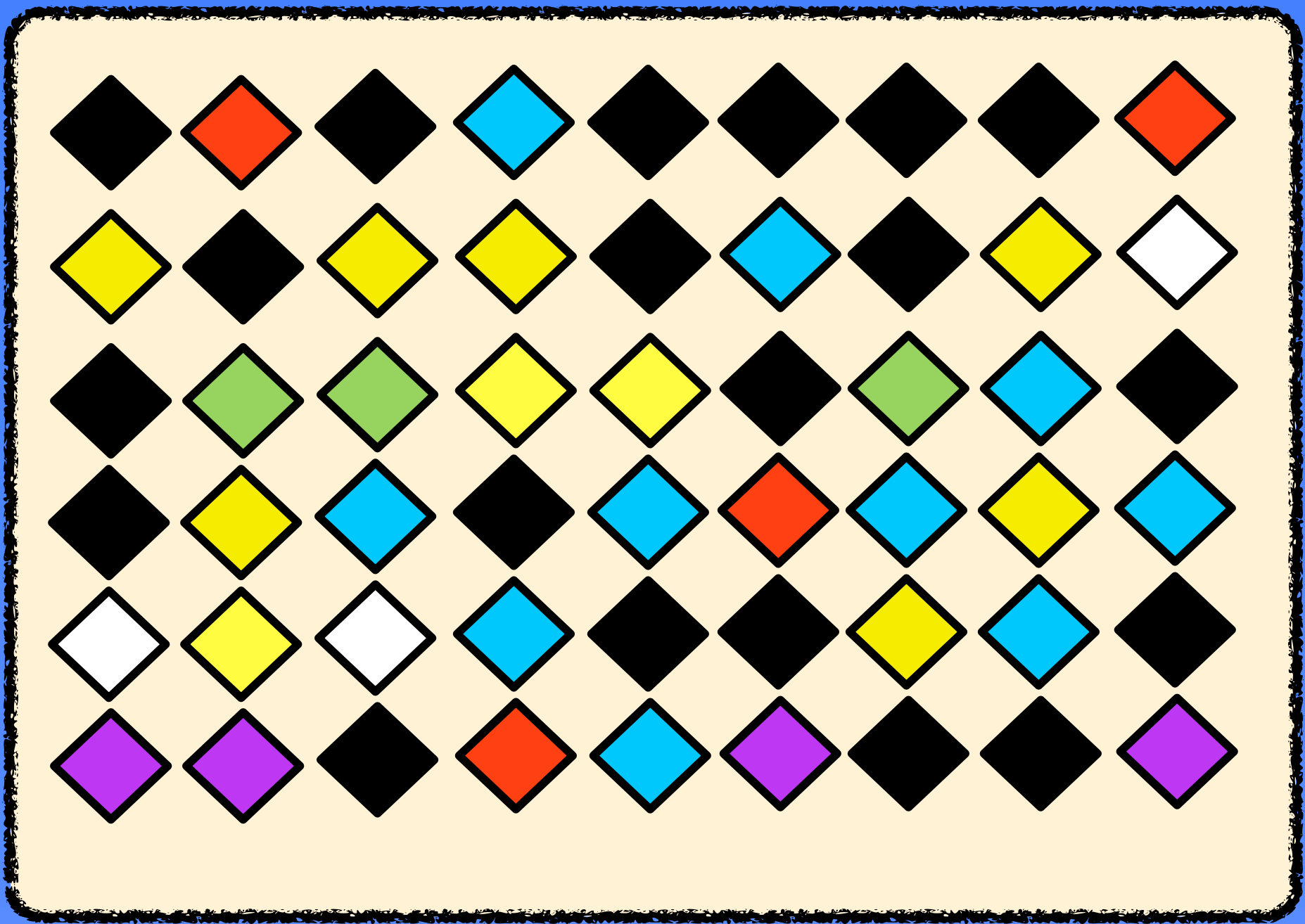
1. Seleção
2. **Deriva ecológica**
3. Dispersão
4. Especiação

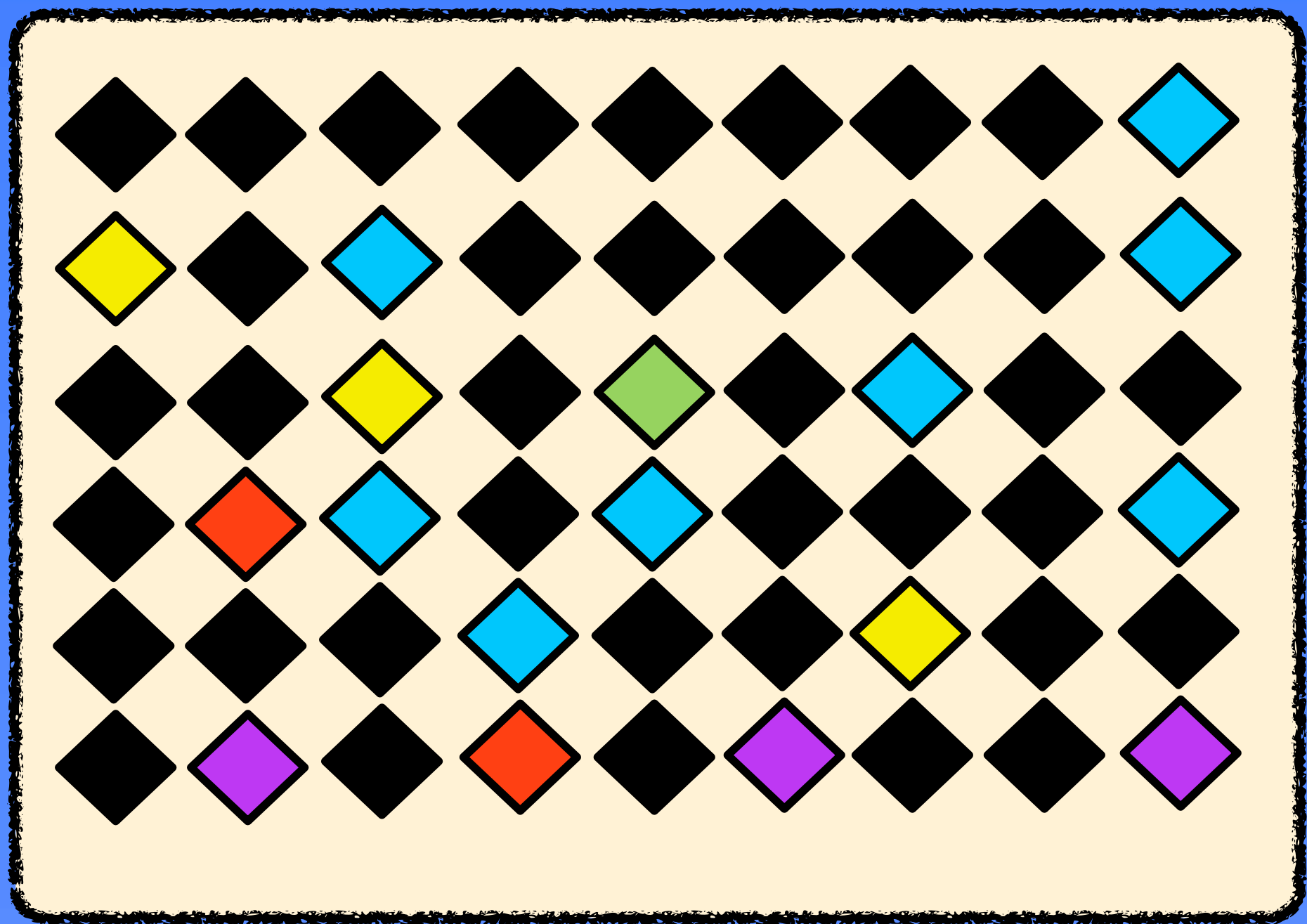
# Dinâmica em uma comunidade isolada

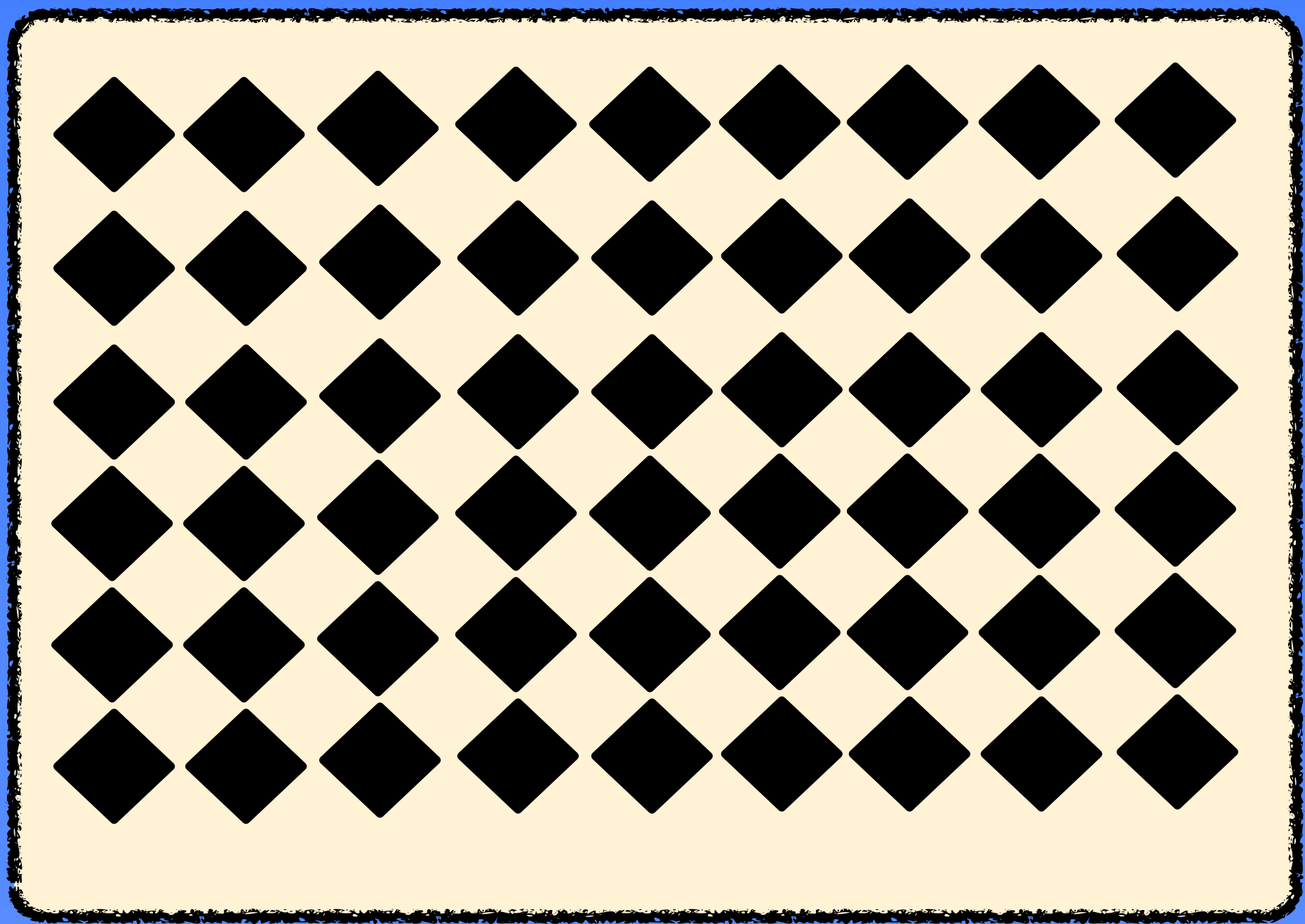










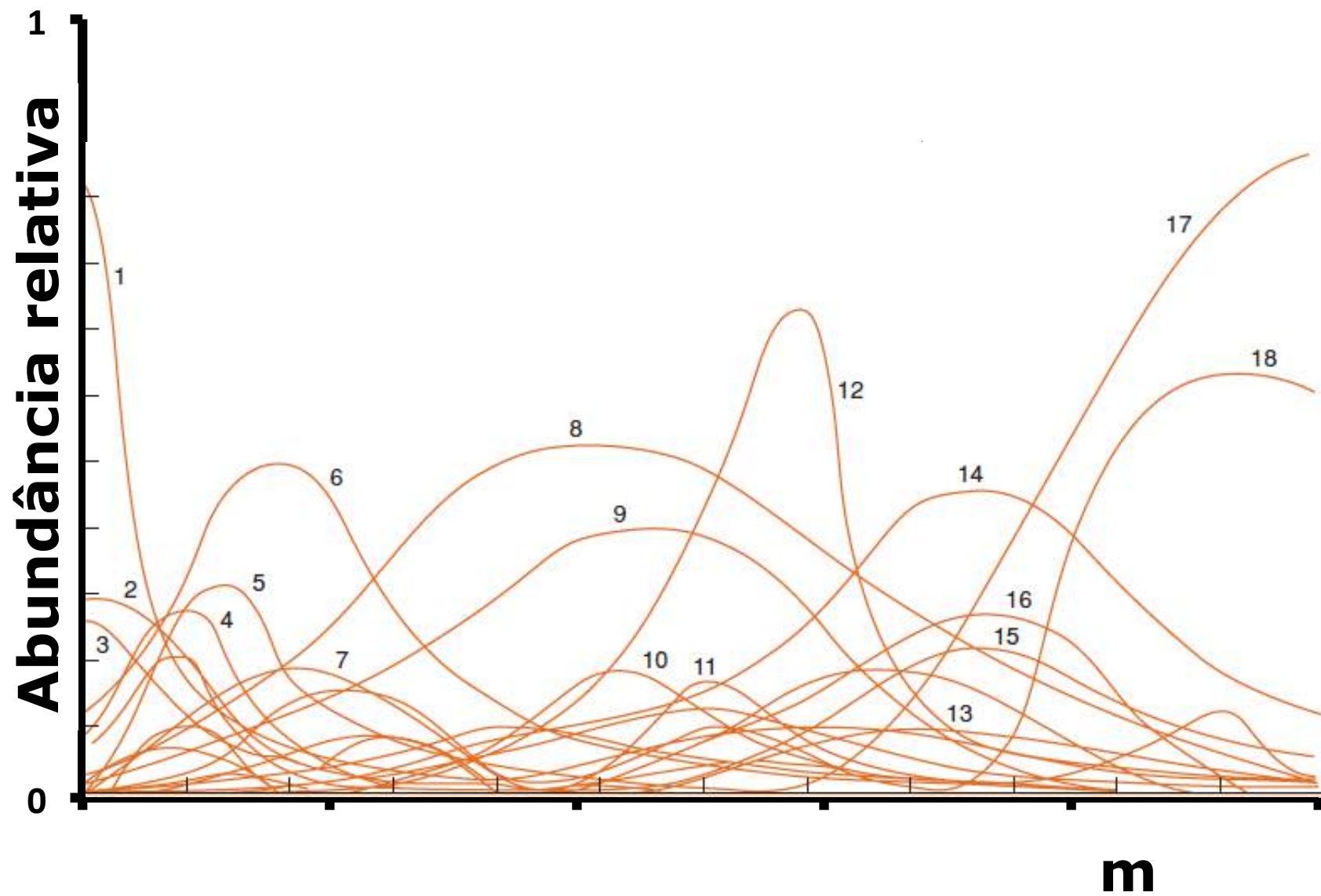




# Dinâmica em uma comunidade isolada

1. A dominância completa é inevitável - mesmo não existindo um melhor competidor!

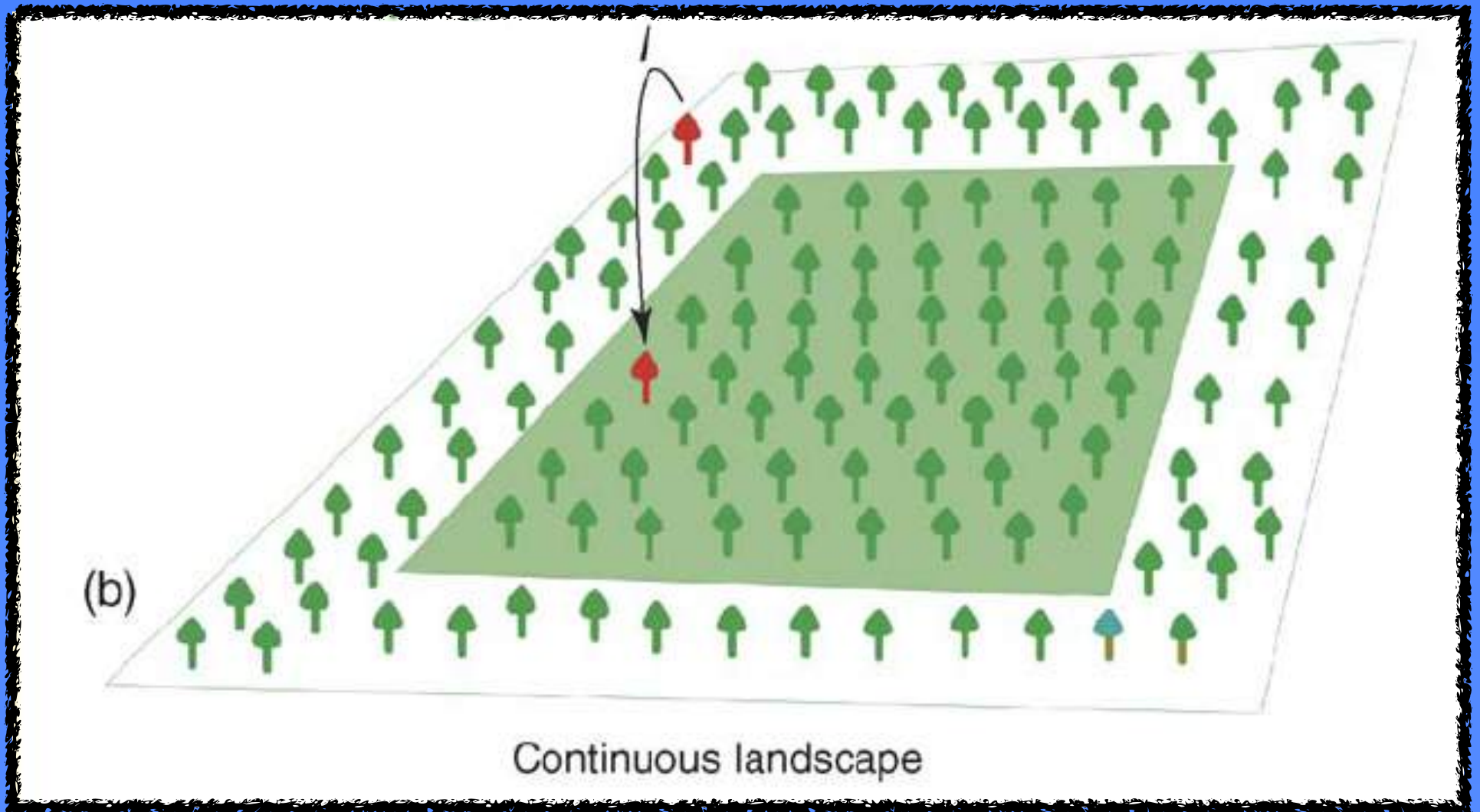




## Os quatro processos fundamentais:

1. Seleção
2. **Deriva ecológica**
3. **Dispersão**
4. Especiação





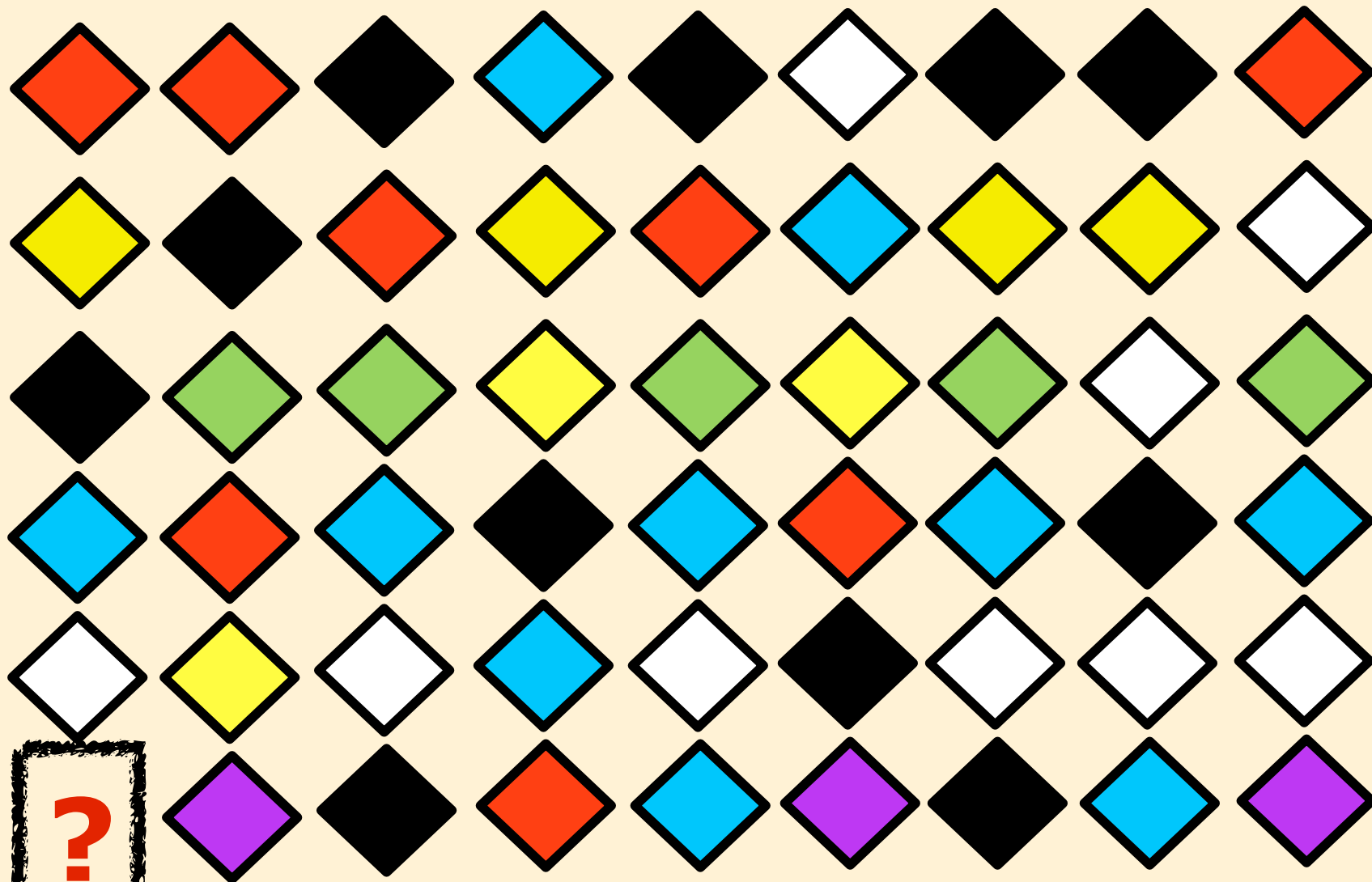
# **Compensando as extinções**

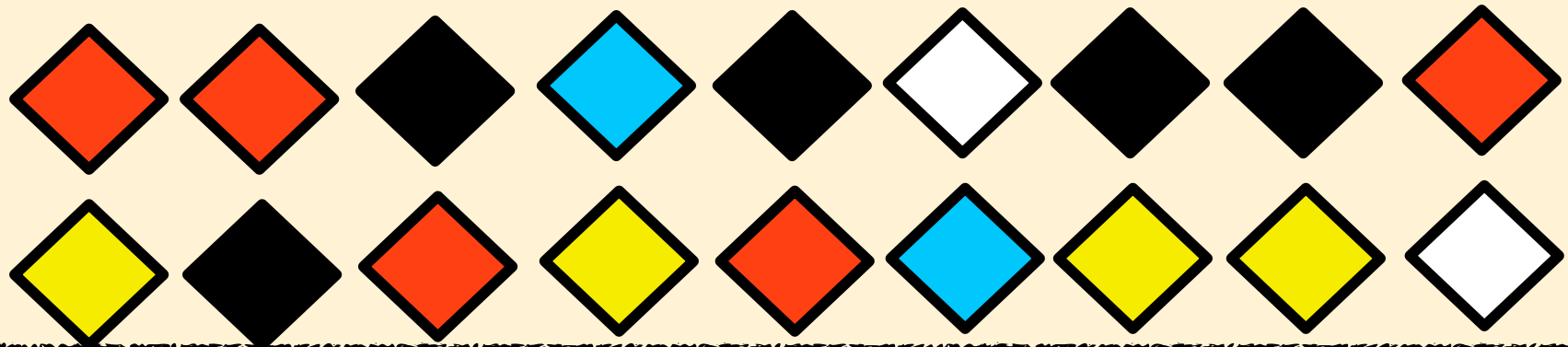
**1. Extinções locais são compensadas por migração**

# Compensando as extinções

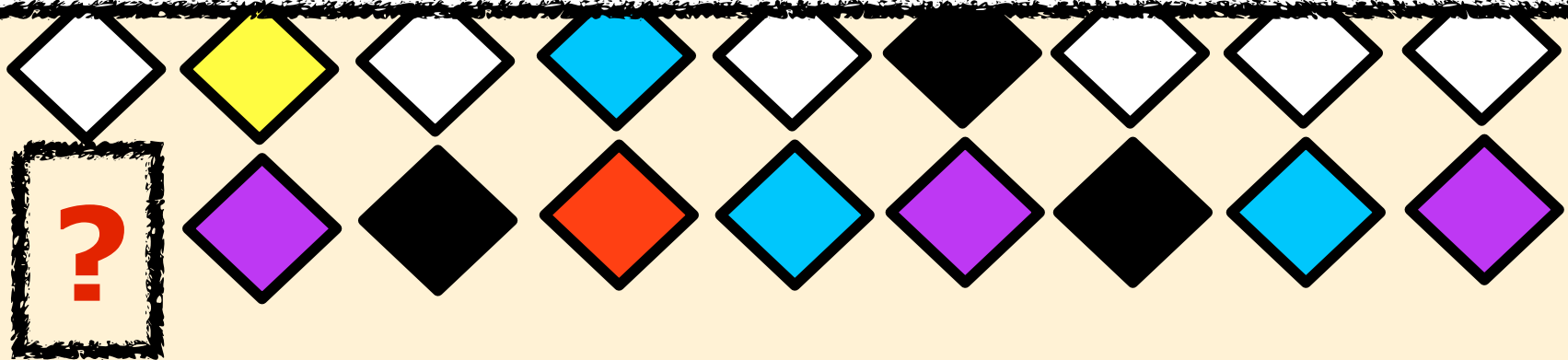
1. Extinções locais são compensadas por migração
- 2. Taxas de extinção local baixas associadas com grandes paisagens fazem especiação ser importante**







A área estudada é muito pequena e a  
especiação não ocorre na área, apenas ocorre  
na paisagem

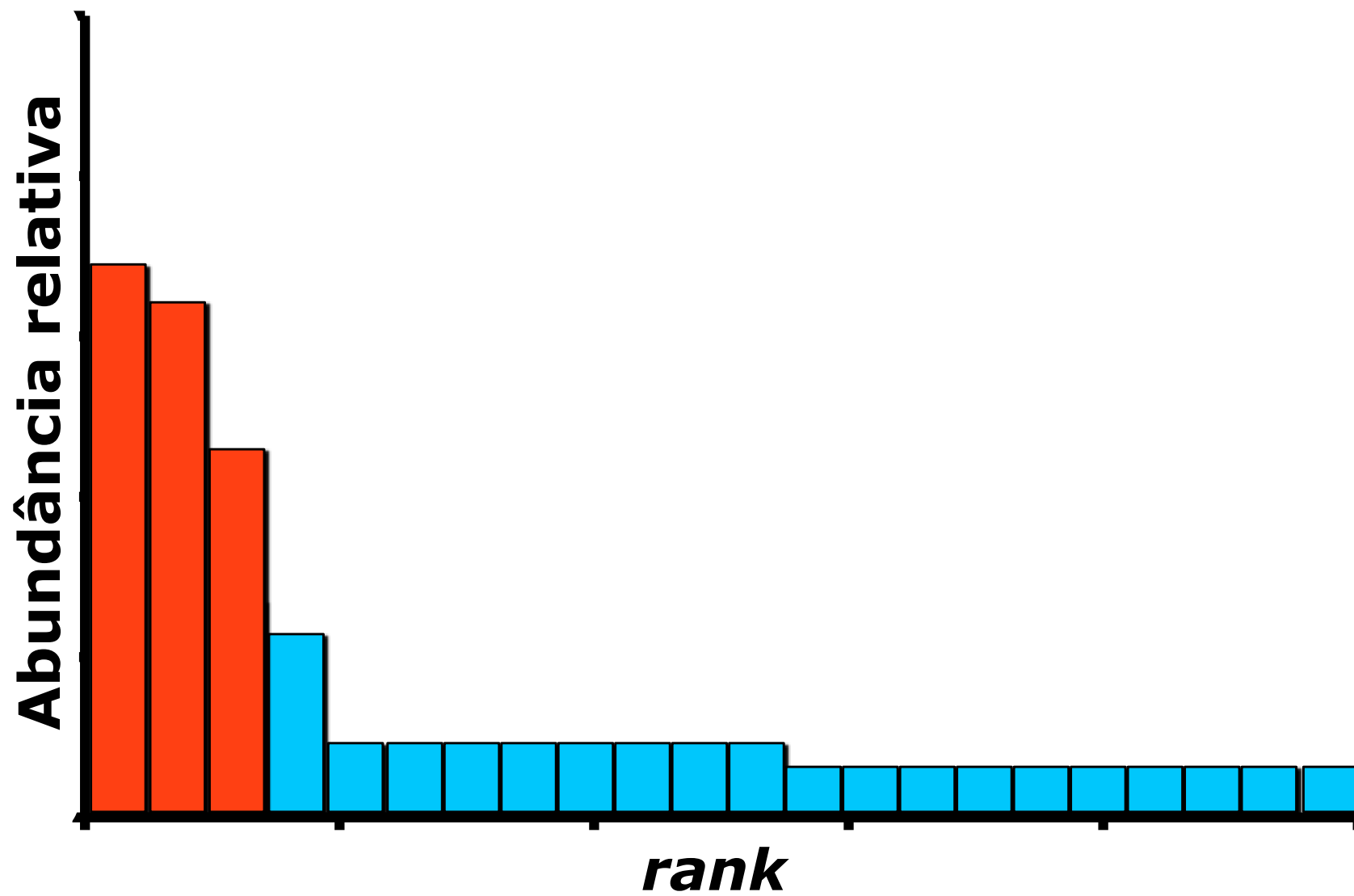


# Padrões em comunidades


- 1. Distribuições de abundância**
2. Co-ocorrências entre espécies
3. Limitação da similaridade fenotípica
4. Variação temporal previsível









An aerial photograph of a lush tropical forest with a large body of water, likely a lake or a bay, interspersed with numerous small, forested islands. The water is a deep blue-green color. In the lower right, a small peninsula features a few buildings and several boats docked at a pier. The forest is dense and green, with some yellow flowers visible in the upper left. A white text box with a black border is superimposed over the center of the image.

Teoria Neutra prediz a distribuição de abundâncias em uma floresta diversa



Teoria Neutra prediz a distribuição de abundâncias em uma floresta diversa





An aerial photograph of a lush tropical forest with a large body of water, likely a lake or a bay, interspersed with numerous small, forested islands. The water is a deep blue-green color, and the forest is a vibrant green. In the lower right, a small peninsula features a few buildings and several boats docked at a pier. The text is overlaid on a white rectangular box with a black, hand-drawn style border.

Teoria Neutra prediz a distribuição de abundâncias em **uma** floresta diversa

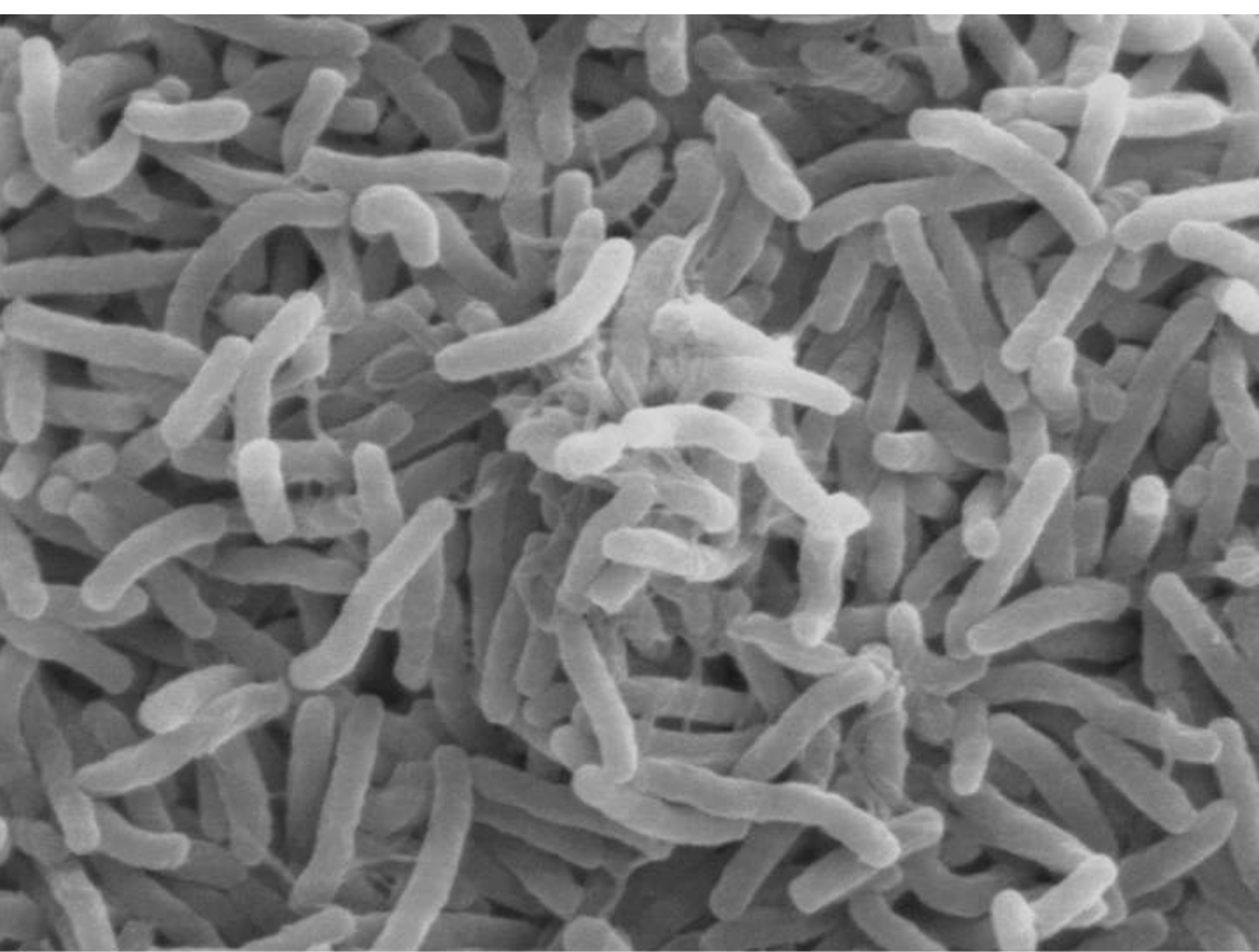


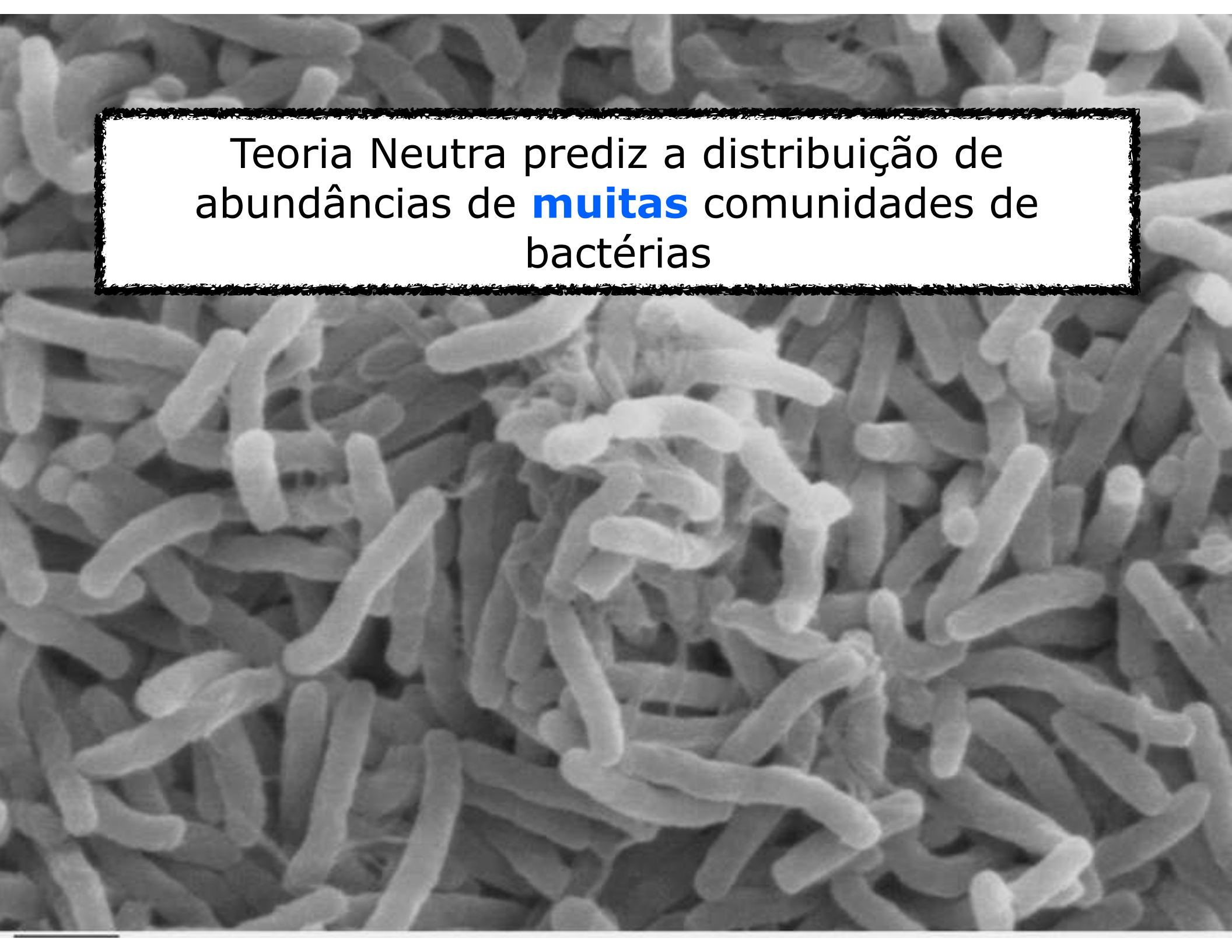










The background of the slide is a grayscale micrograph showing a dense population of rod-shaped bacteria, likely Bacillus subtilis, viewed under a scanning electron microscope. The bacteria are oriented in various directions, creating a textured, chaotic pattern.

Teoria Neutra prediz a distribuição de  
abundâncias de **muitas** comunidades de  
bactérias



Teoria Neutra prediz a distribuição de abundâncias de **muitas** comunidades de bactérias



# Padrões em comunidades

1. Distribuições de abundância
2. **Co-ocorrências entre espécies**
3. Limitação da similaridade fenotípica
4. Variação temporal previsível

# A teoria neutra não prediz ...

dimensão do nicho 2



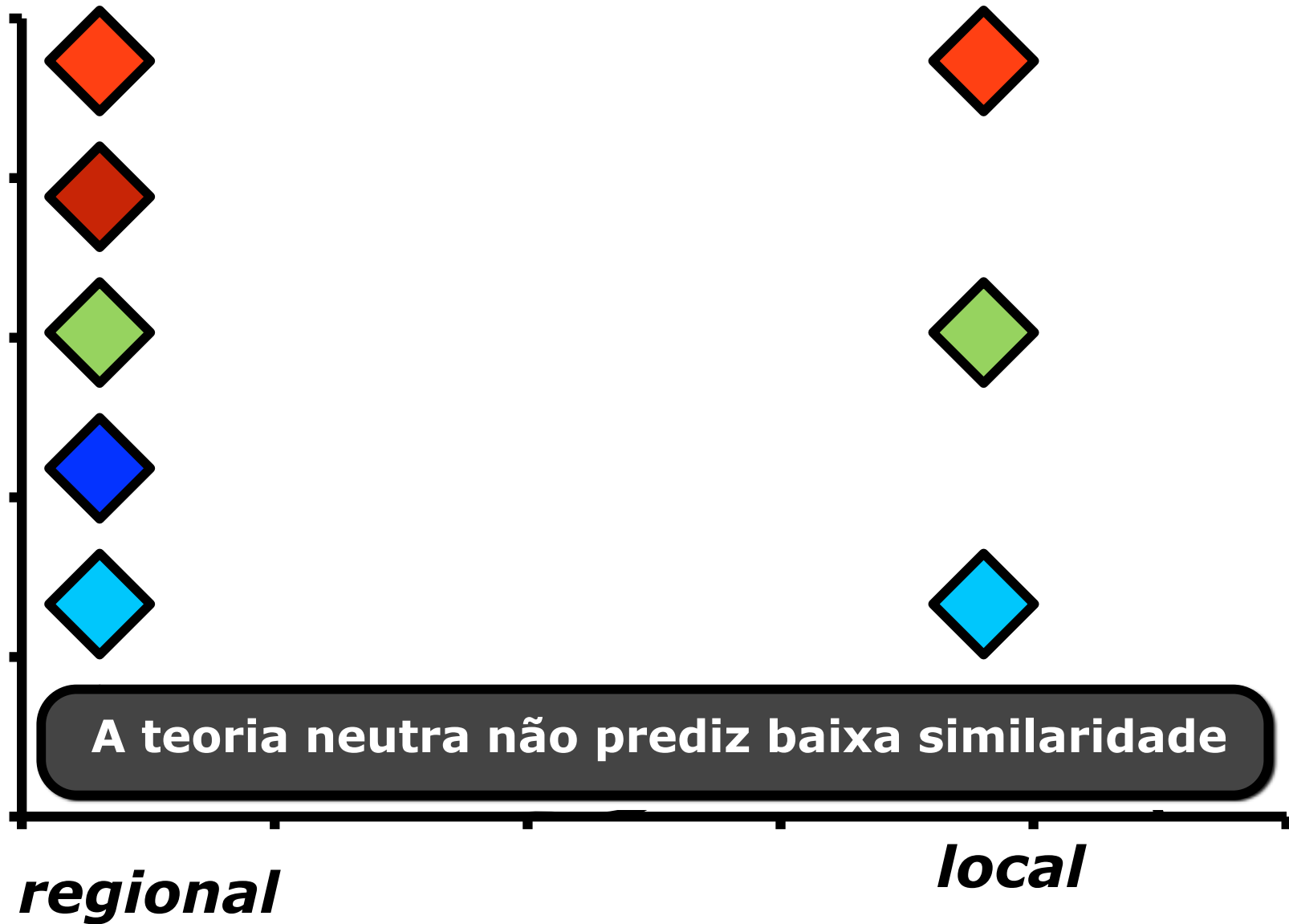
dimensão do nicho 1



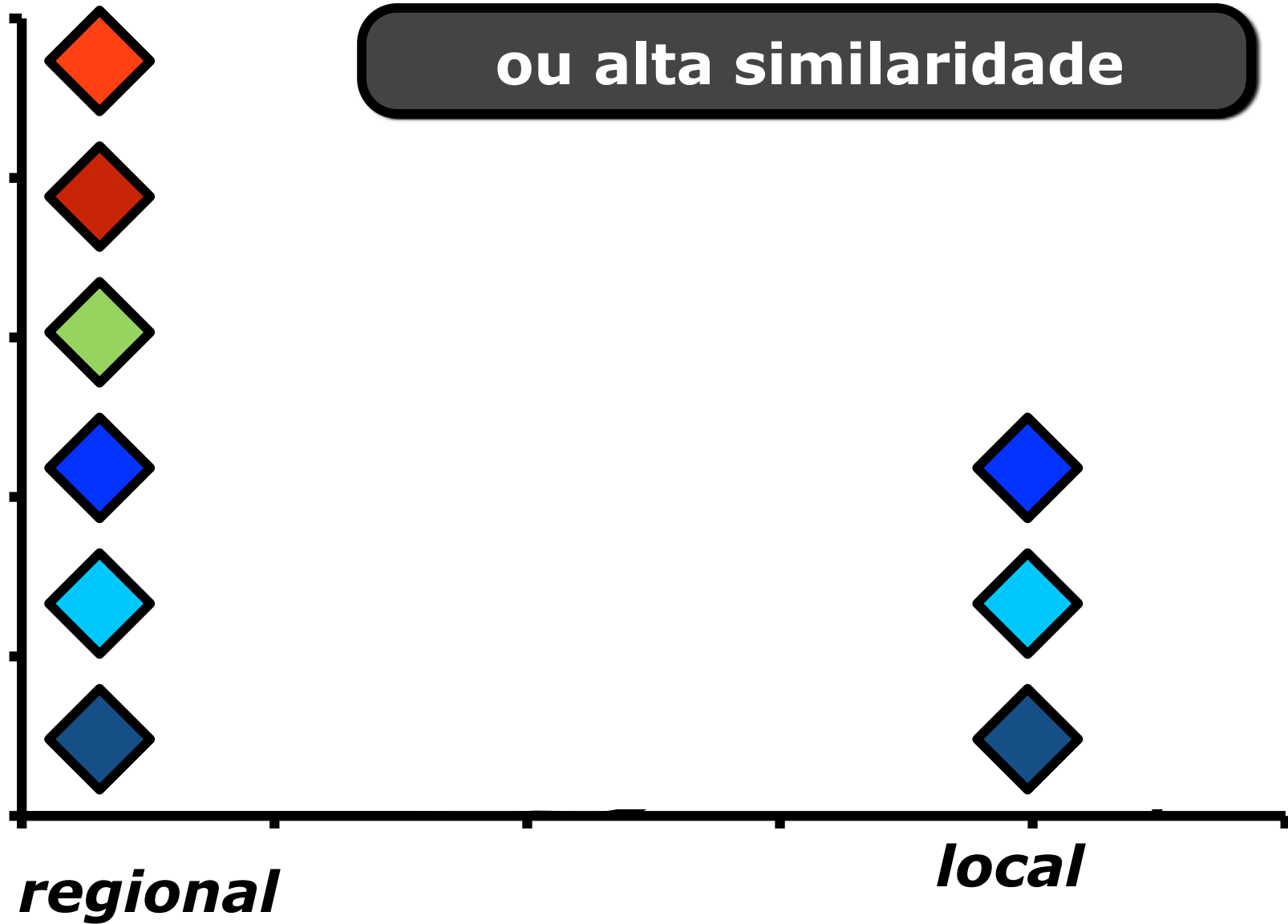


# Padrões em comunidades

1. Distribuições de abundância
2. Co-ocorrências entre espécies
3. **Limitação da similaridade fenotípica**
4. Variação temporal previsível



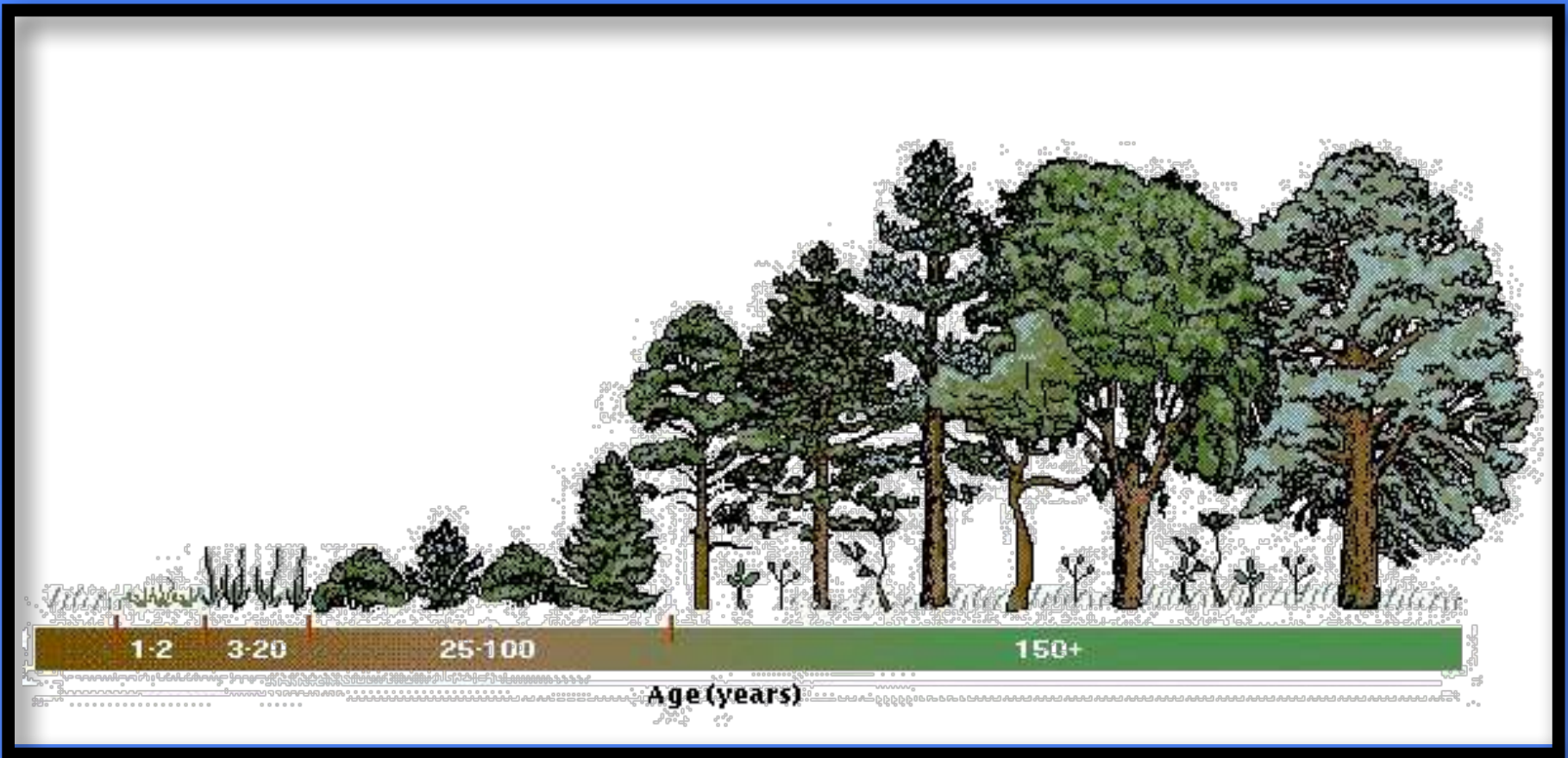
ou alta similaridade



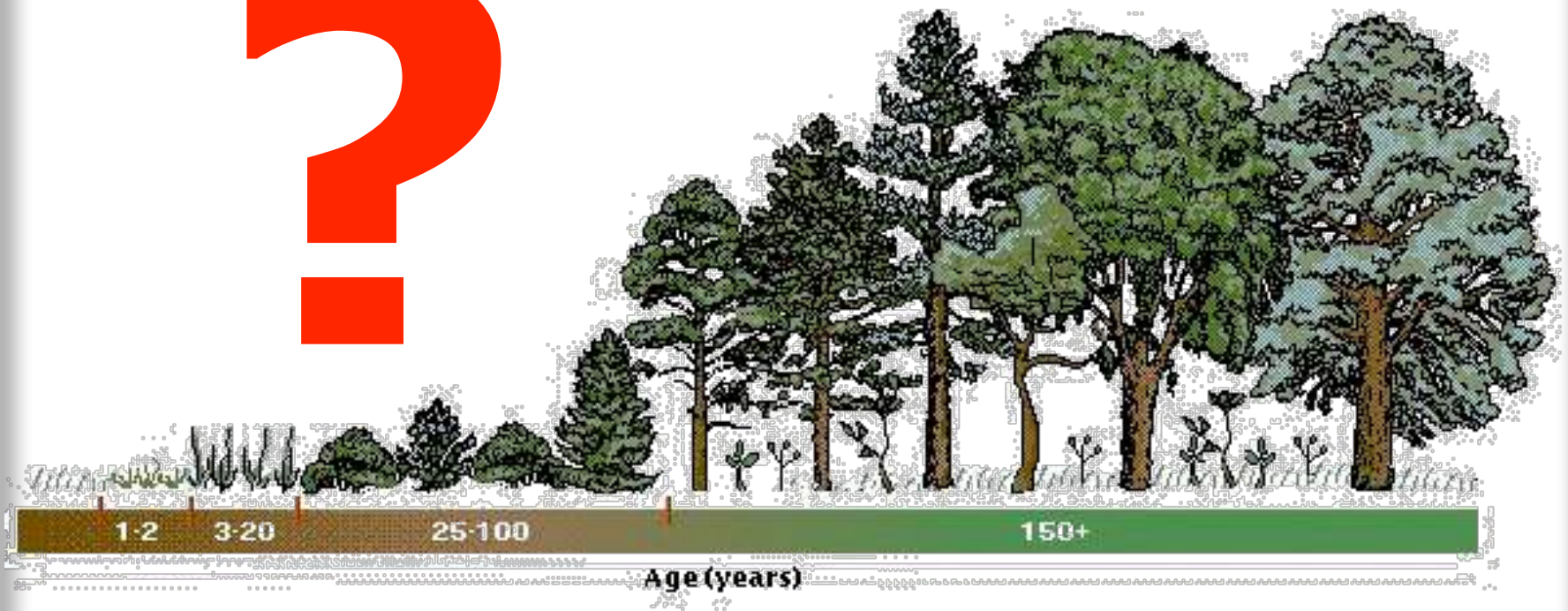


# Padrões em comunidades

1. Distribuições de abundância
2. Co-ocorrências entre espécies
3. Limitação da similaridade fenotípica
4. **Variação temporal previsível**



?





## **Mas então qual o porquê de usarmos a teoria neutra?**

1. Para entender o que molda a diversidade
2. Eu tenho que entender como a diversidade seria na ausência dos processos de interesse
3. Se o padrão observado não é reproduzido por esse modelo mais simples, então eu preciso de uma explicação mais complicada



Everything should be made as simple as possible, but not simpler

# Competição e neutralidade

1. O princípio da exclusão competitiva
2. Competição e padrões comunitários
3. Neutralidade
4. **Resumo**
5. Para saber mais



# Competição

**Competição**

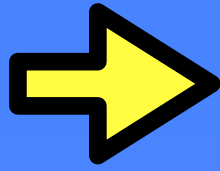


**Seleção?**

**Competição**



**Seleção?**



**Sim**

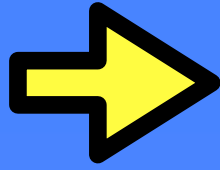


**Competição**

**Diferenciação de nicho**



**Seleção?**



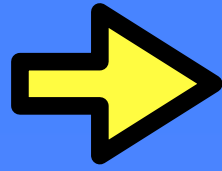
**Sim**

**Competição**

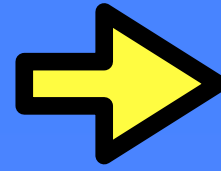
**Diferenciação de nicho**



**Seleção?**



**Sim**



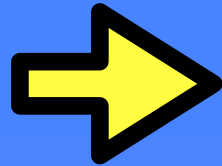
**Baixa co-ocorrência**

**Competição**

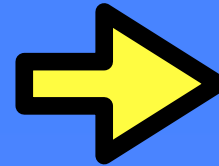
**Diferenciação de nicho**



**Seleção?**



**Sim**



**Baixa co-ocorrência**

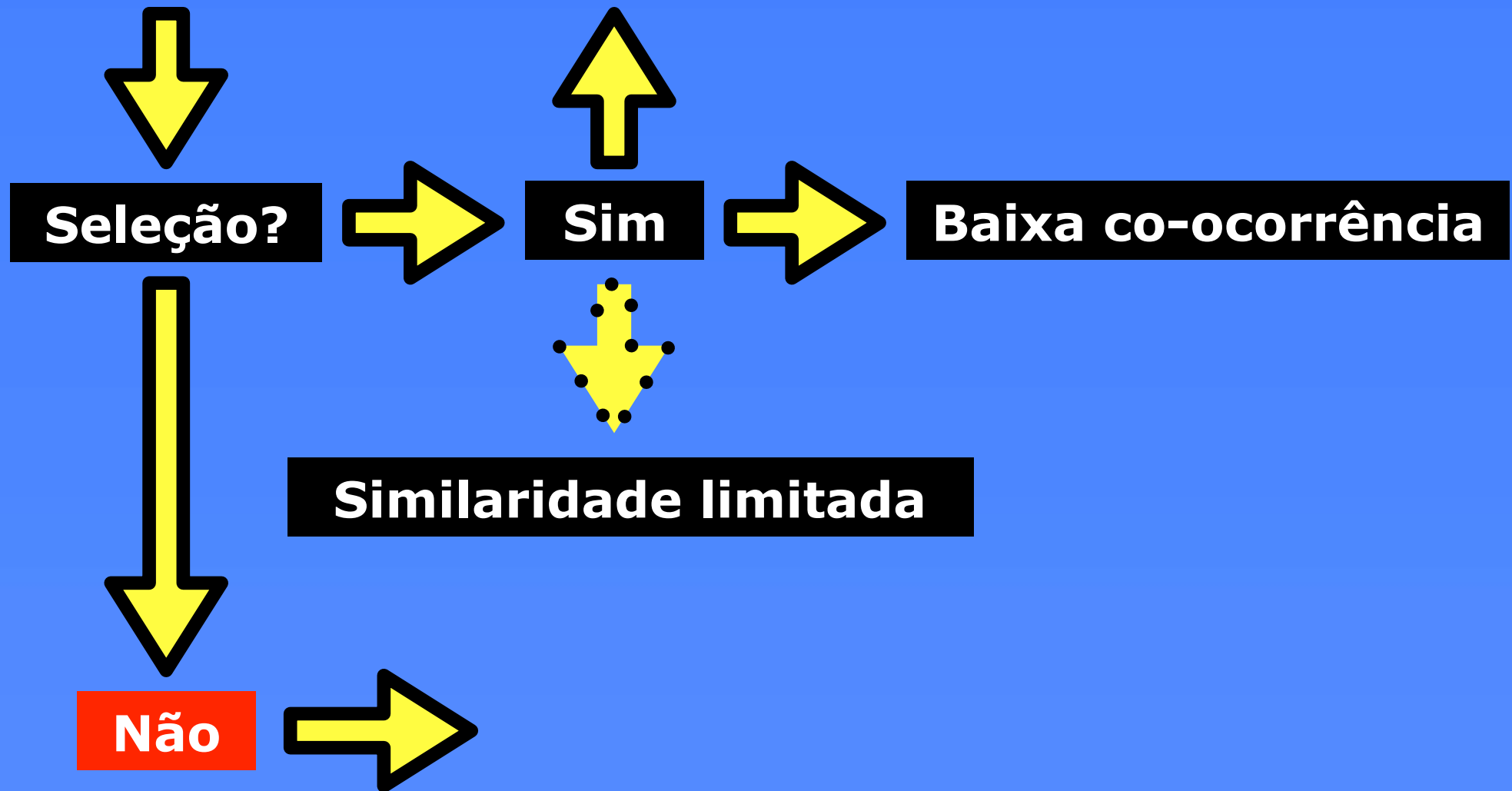


**Similaridade limitada**



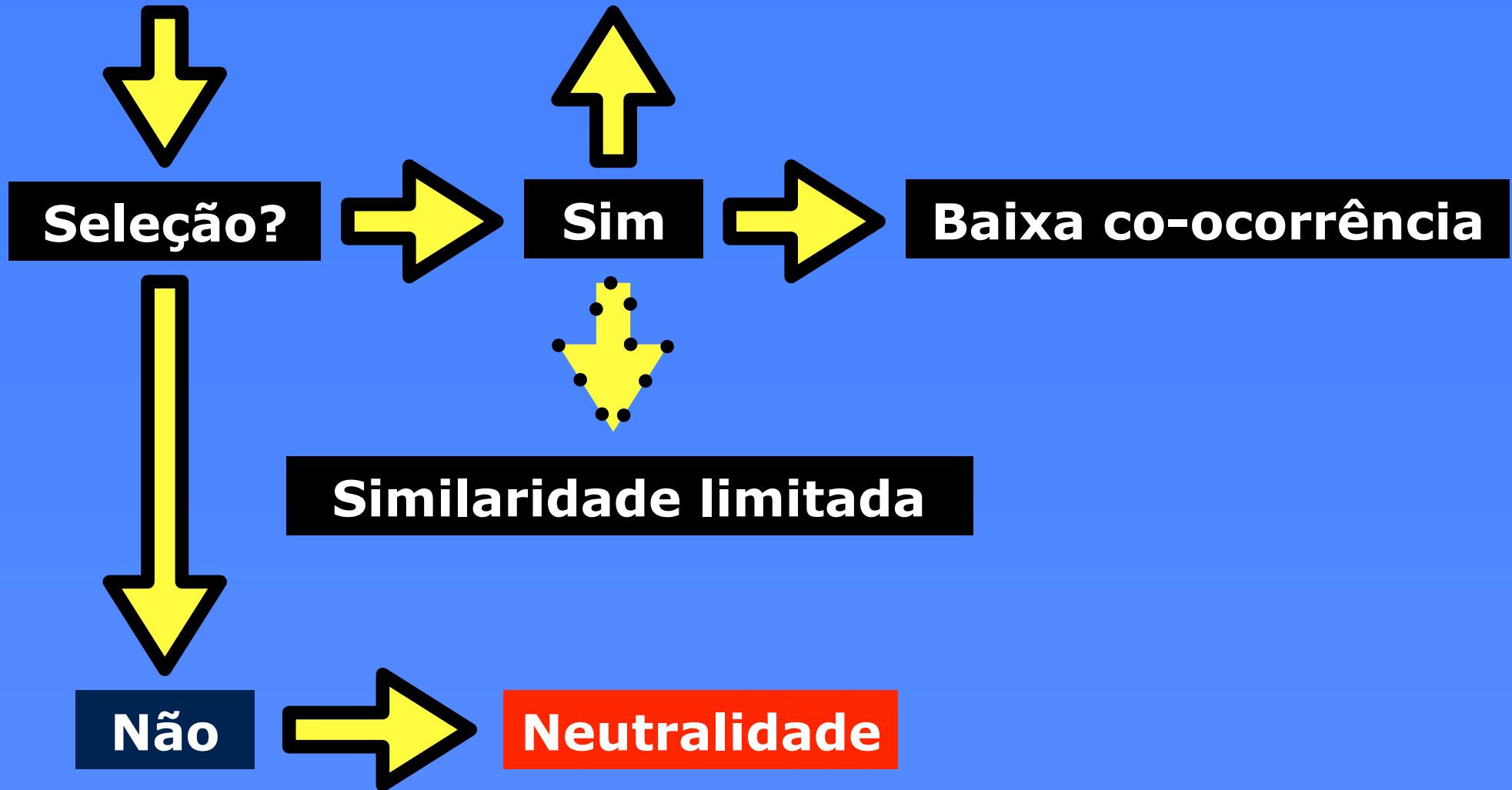
**Competição**

**Diferenciação de nicho**



**Competição**

**Diferenciação de nicho**



**Competição**

**Diferenciação de nicho**

**Seleção?**

**Sim**

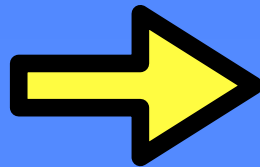
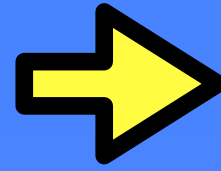
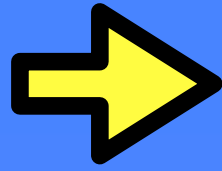
**Baixa co-ocorrência**

**Similaridade limitada**

**Não**

**Neutralidade**

**Deriva**





**Competição**

**Diferenciação de nicho**

**Seleção?**

**Sim**

**Baixa co-ocorrência**

**Similaridade limitada**

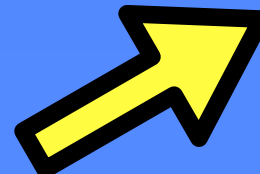
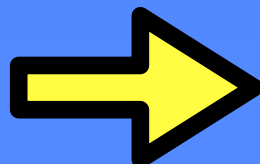
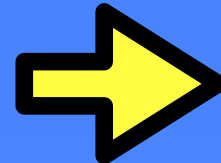
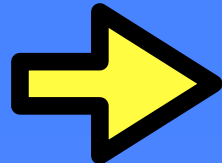
**Não**

**Neutralidade**

**Deriva**

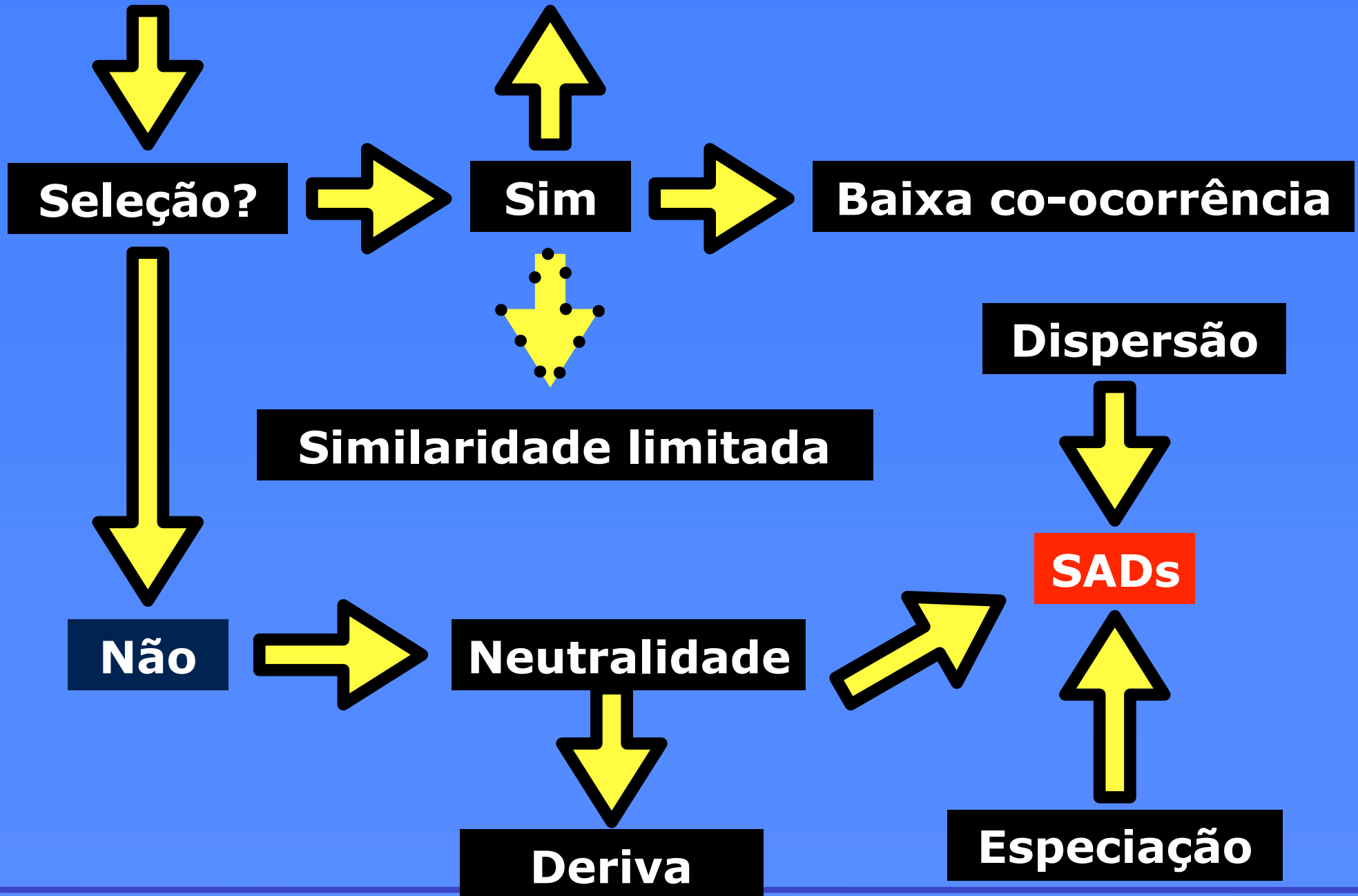
**Dispersão**

**Especiação**



**Competição**

**Diferenciação de nicho**



# Competição e neutralidade

1. O princípio da exclusão competitiva
2. Competição e padrões comunitários
3. Neutralidade
4. Resumo
5. **Para saber mais**



\

- Alonso, D. et al. 2006. The merits of neutral theory. *Trends in Ecology and Evolution* 21:451–457.
- Clark, J. S. 2009. Beyond neutral science. *Trends in Ecology and Evolution* 24:8–15.