



---

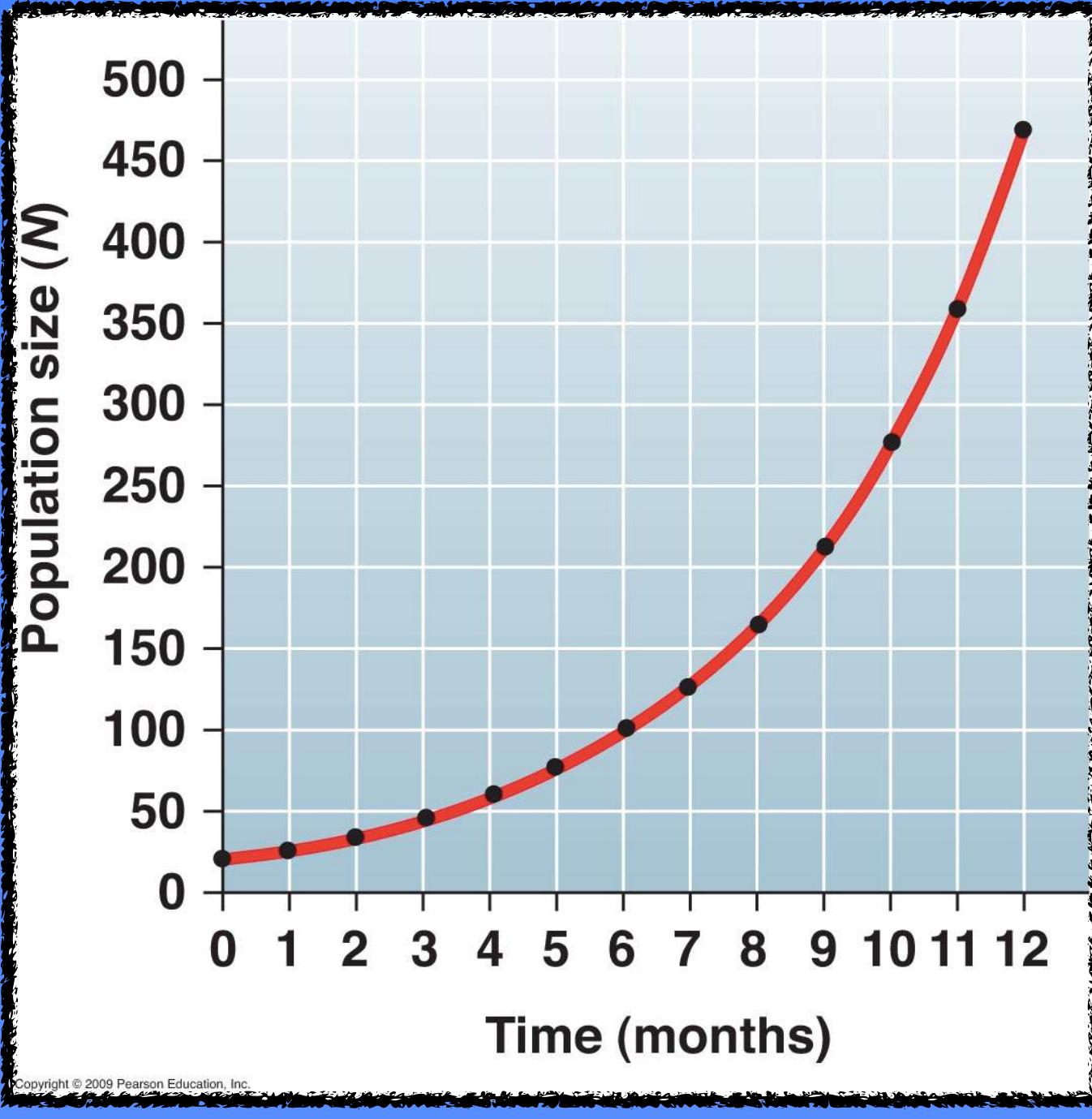
# **Competição e neutralidade**

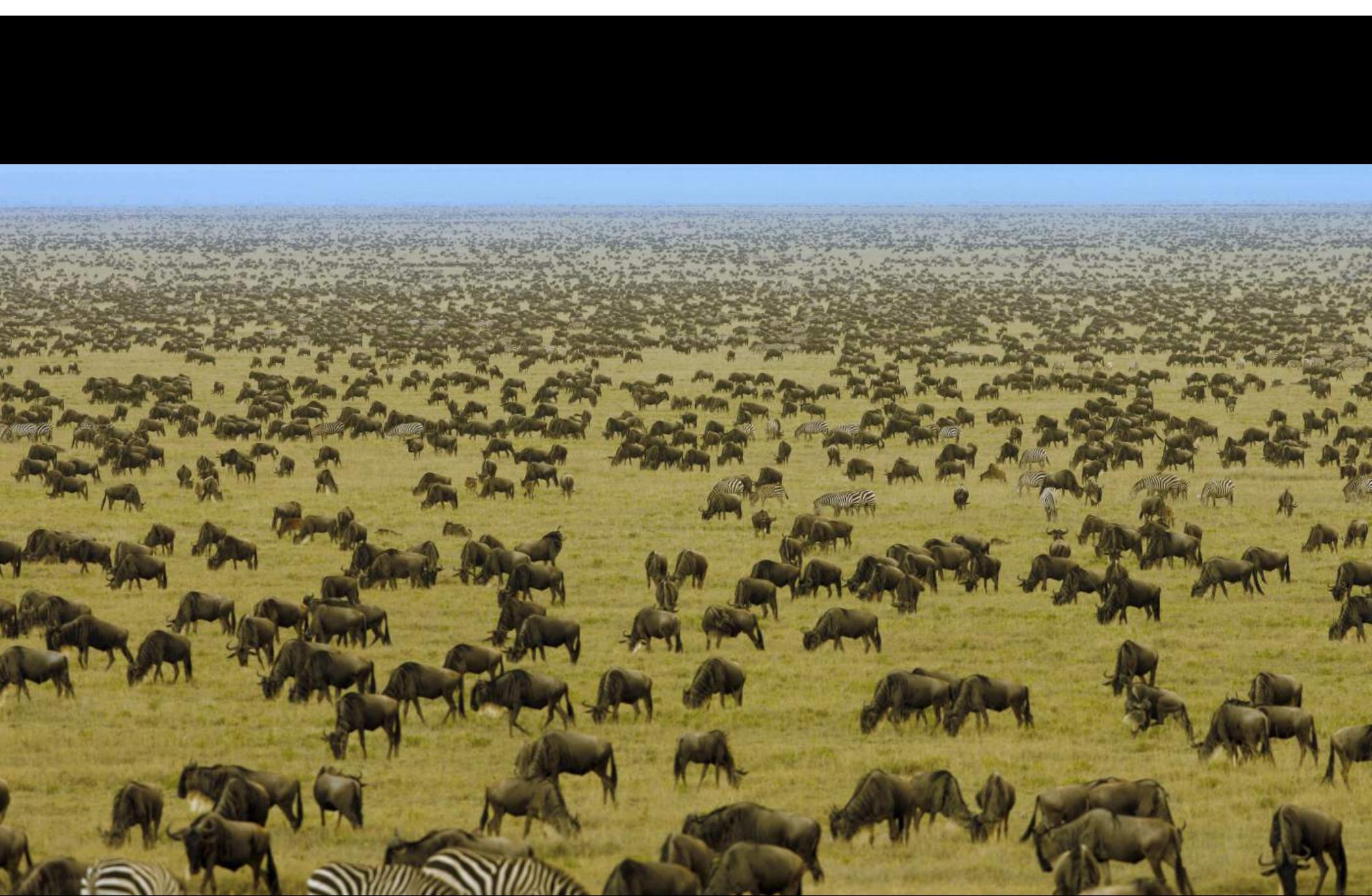
**Paulo R. Guimarães Jr (Miúdo)**

[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**

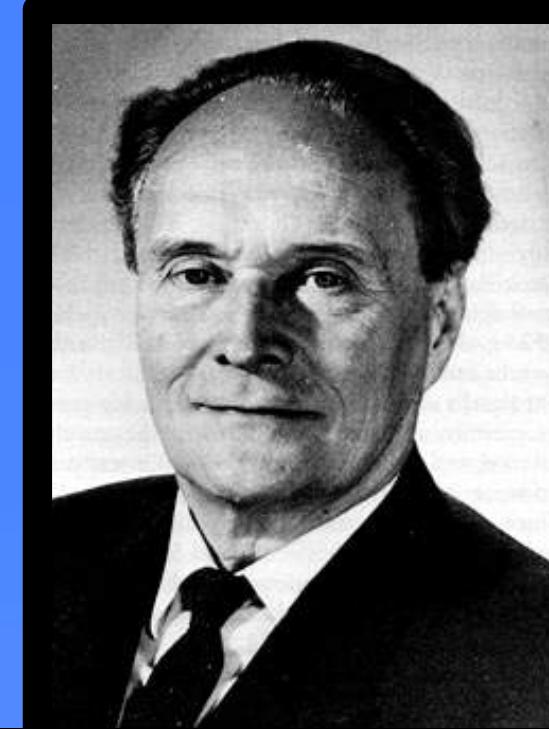
# **Competição e neutralidade**

- 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**

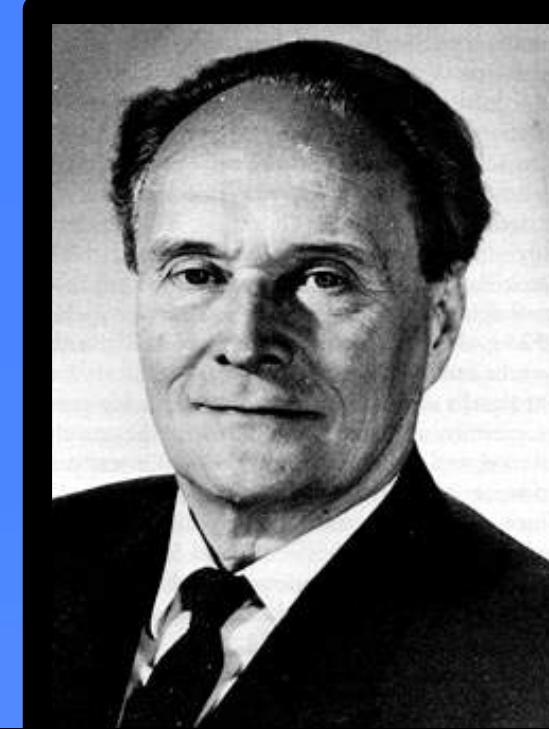
# Premissas

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



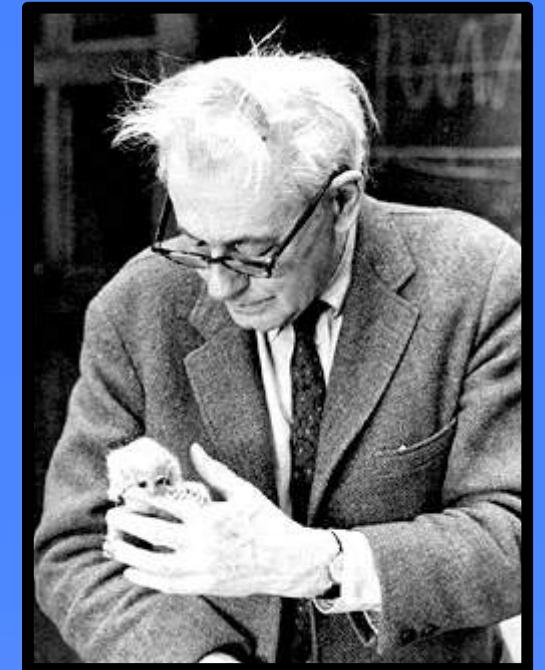
Paramecium

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

Gause  
1986

# Nicho ecológico

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

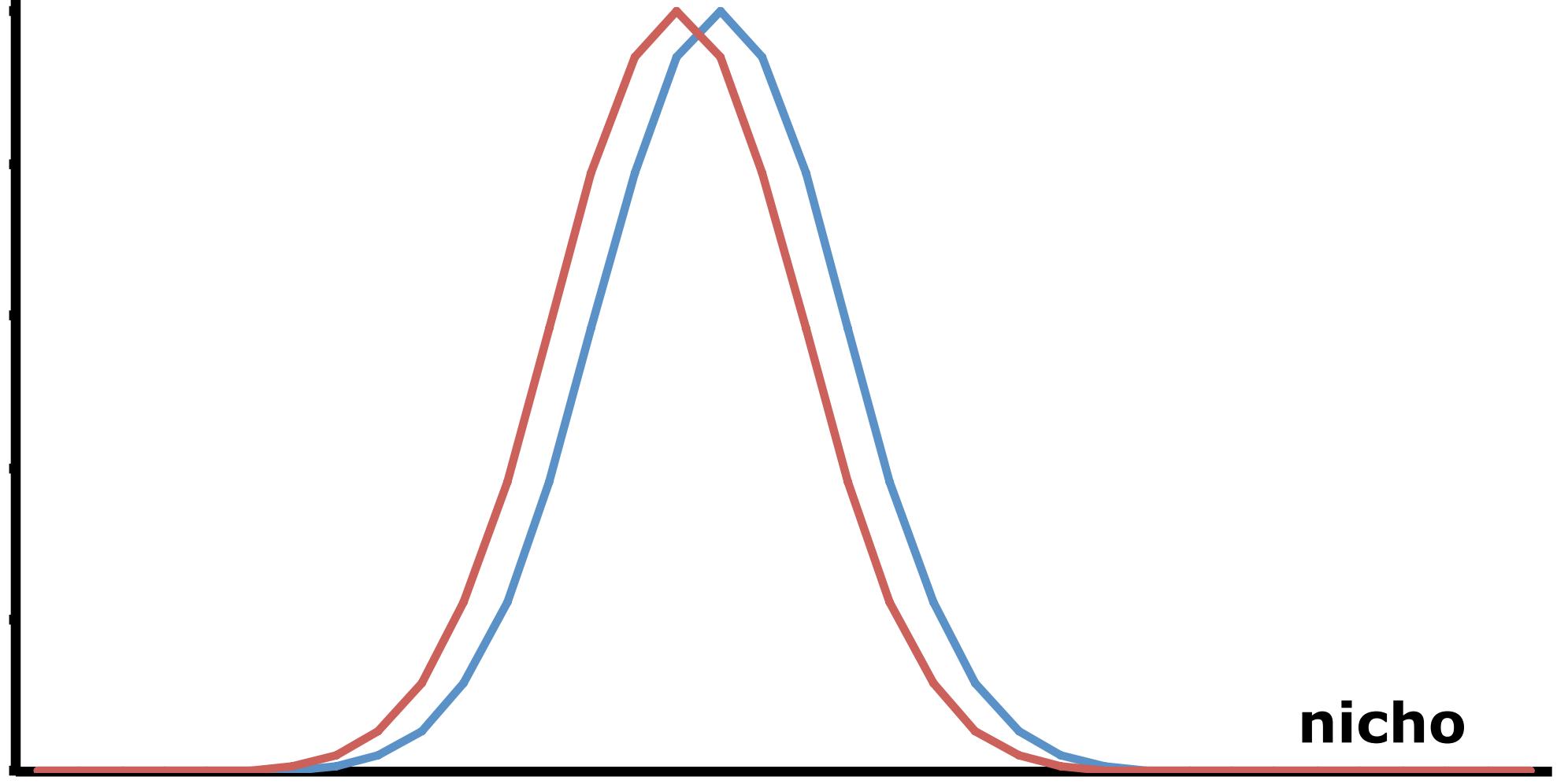


G E. Hutchinson  
(1903-1991)

**Hutchinson (1957)**

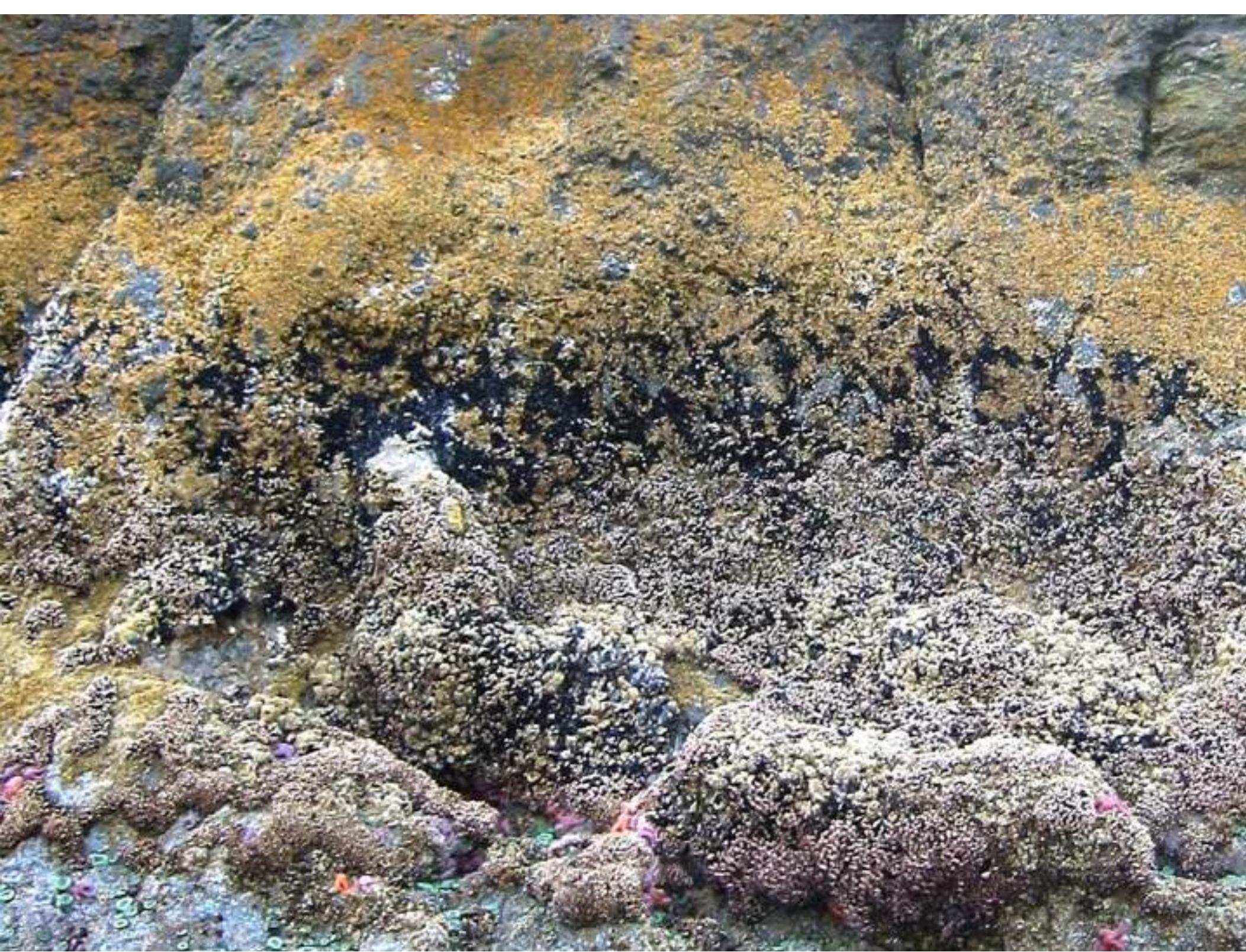
**Nicho é o hiper-volume  $N$ -dimensional definido por todos os fatores que limitam a ocorrência de uma dada espécie**

# Freqüênc*a*



# **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



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

*Paramecia*

Gause  
1986



# Diferenças fenotípicas, diferenças competitivas



120 - 250 Kg

8 indivíduos (2 - 30)

ambientes abertos

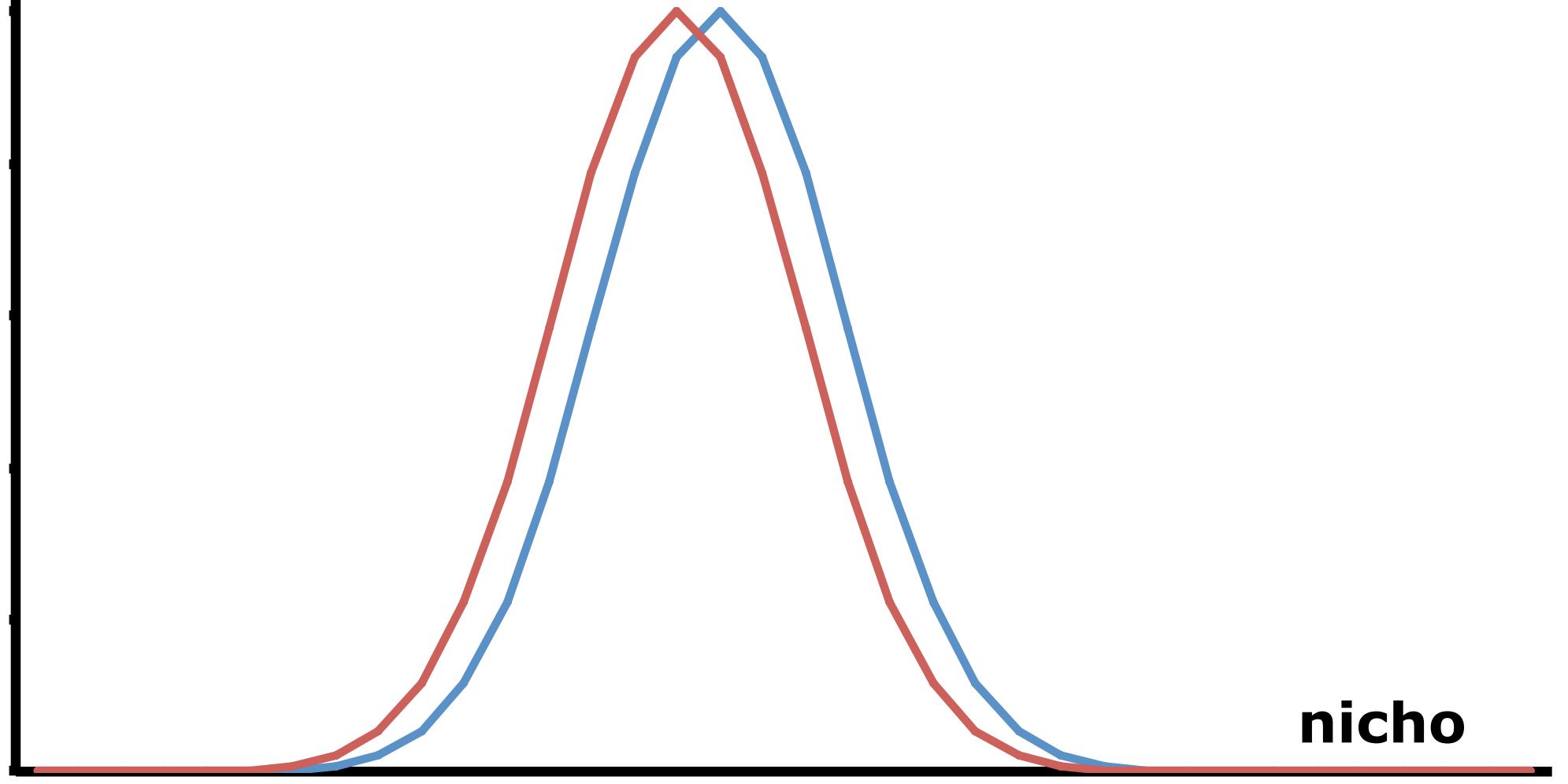


40 - 60 Kg

até 80 indivíduos

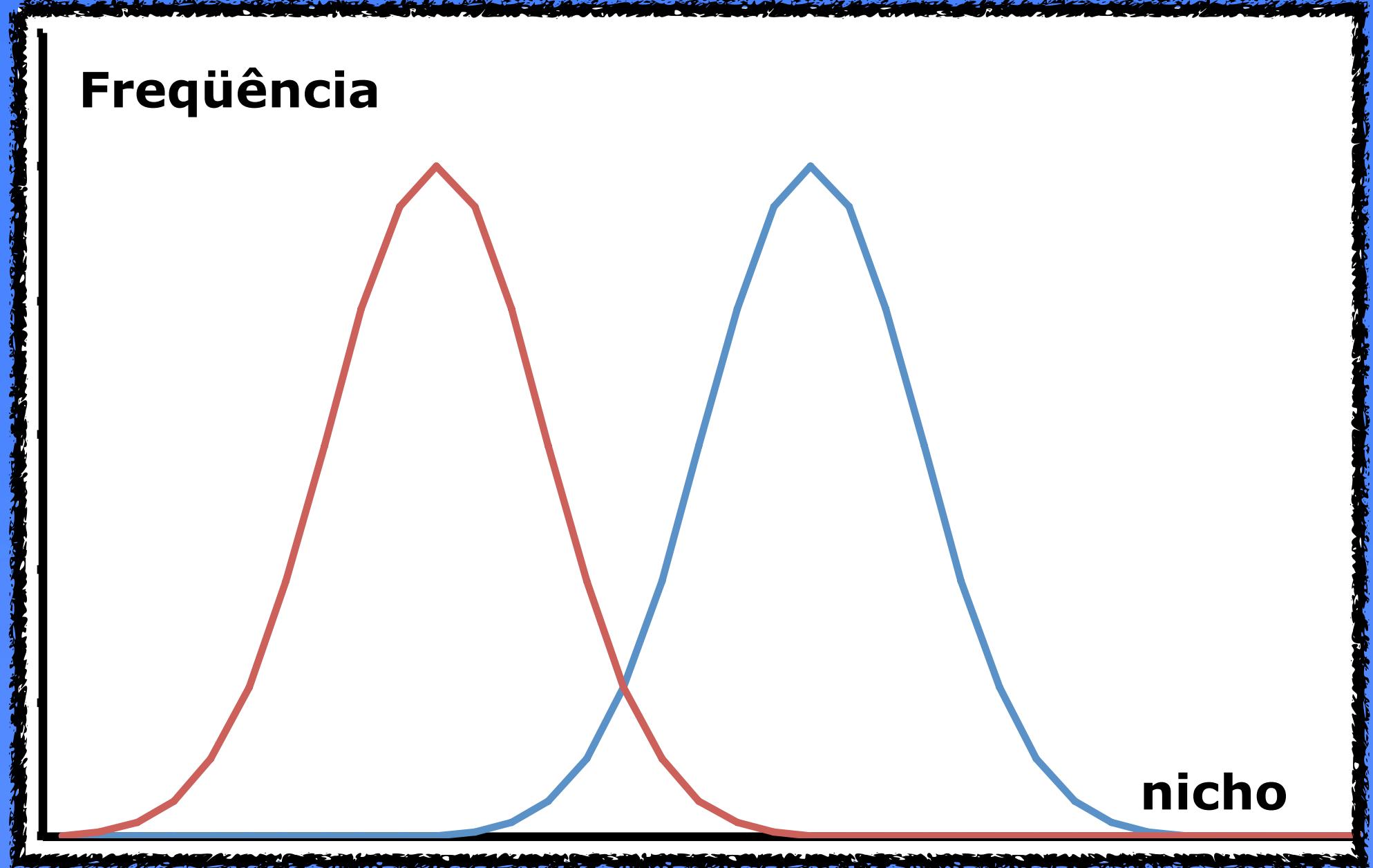
ambientes variáveis

# Freqüênc*a*



nicho

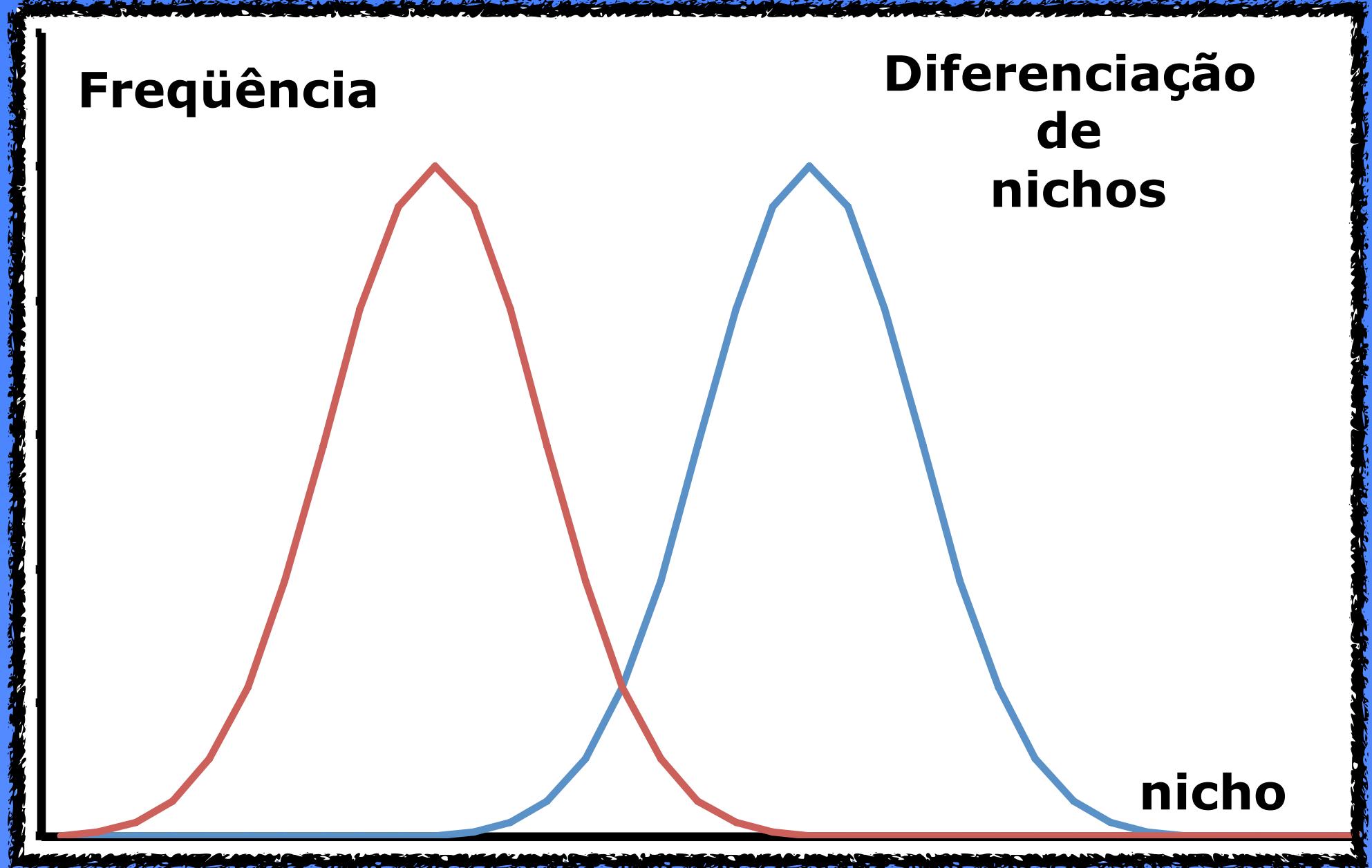
# Freqüência



**Freqüência**

**Diferenciação  
de  
níchos**

**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

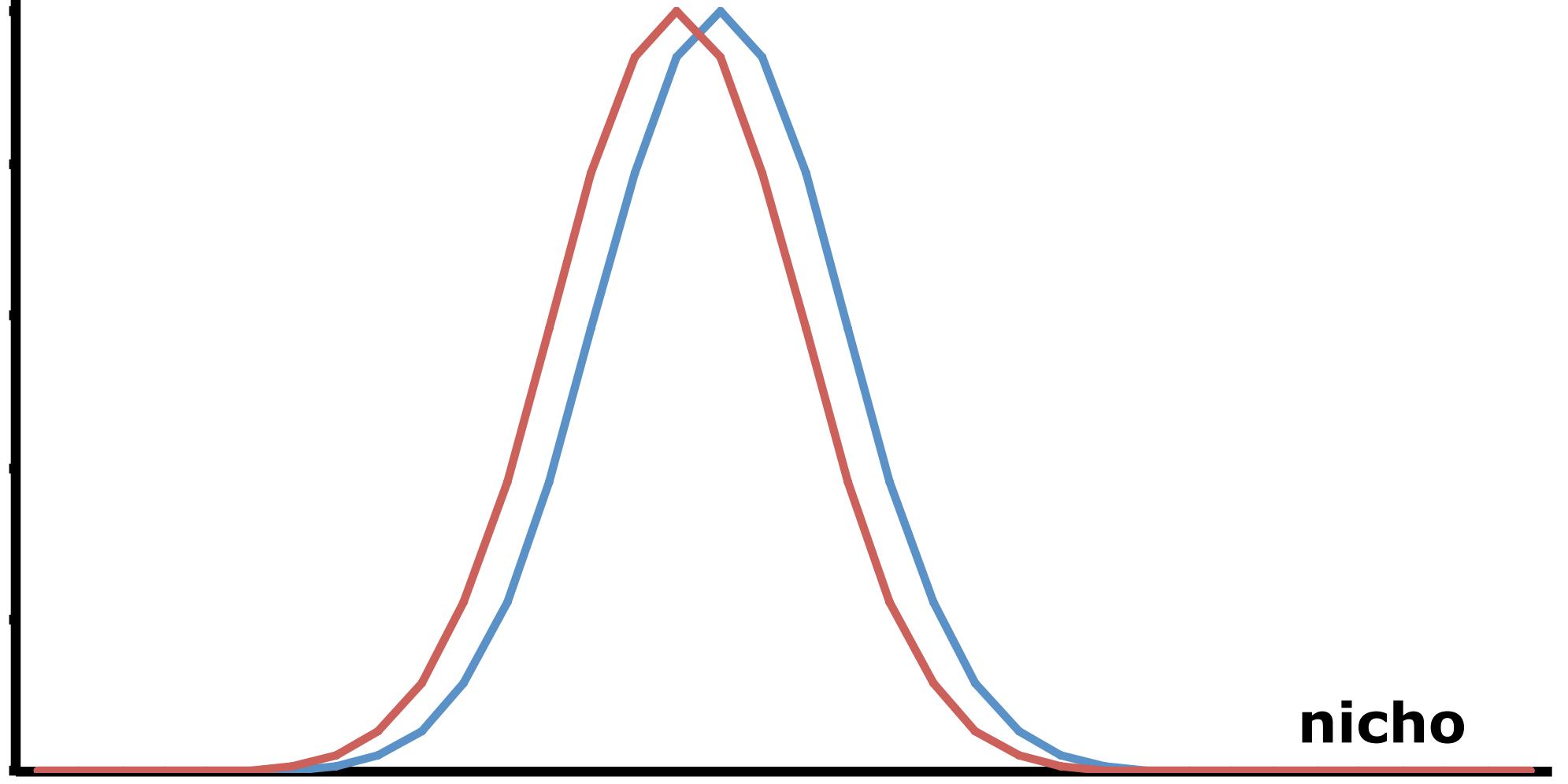
# Competição e neutralidade

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

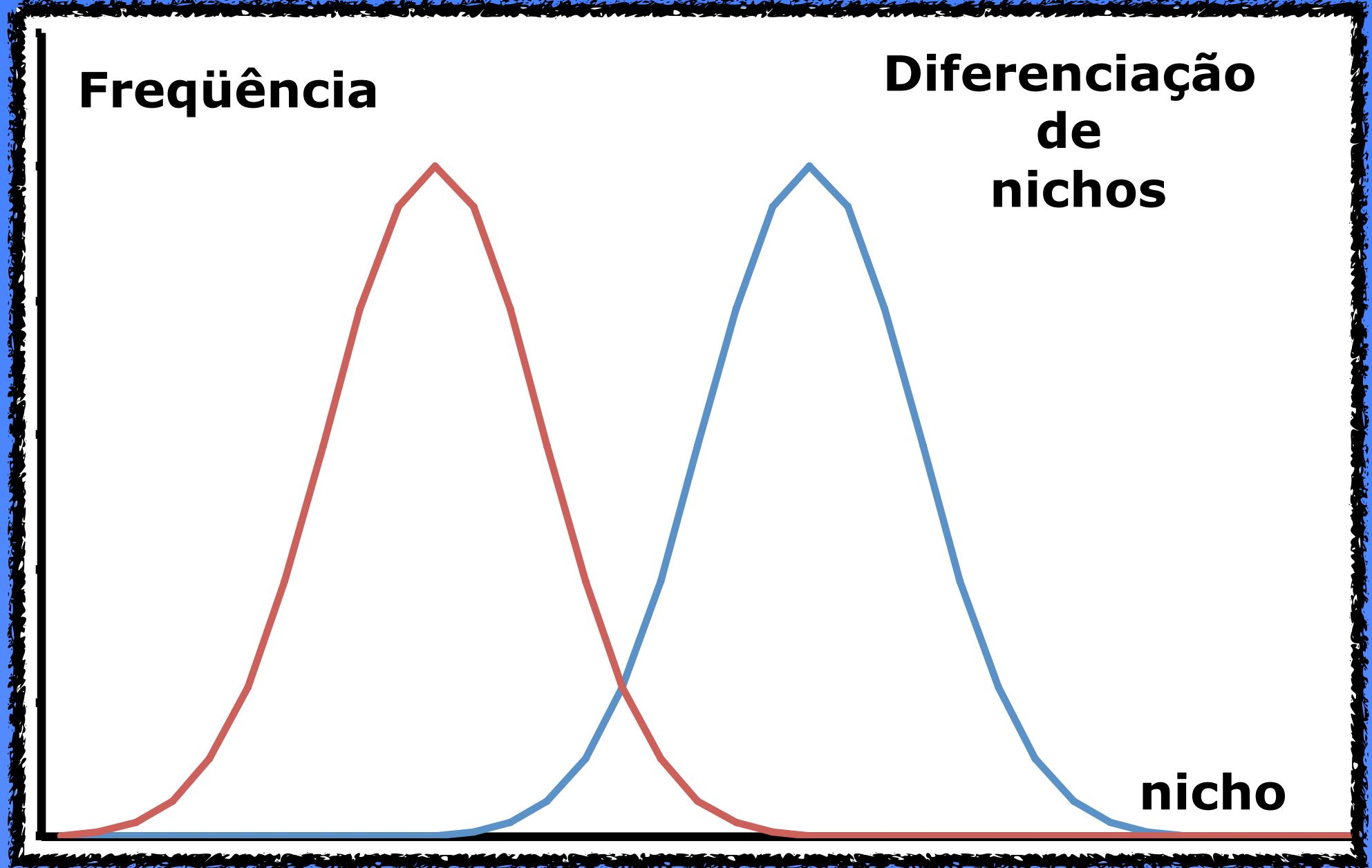
# Freqüênc*a*



**Freqüência**

**Diferenciação  
de  
níchos**

**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



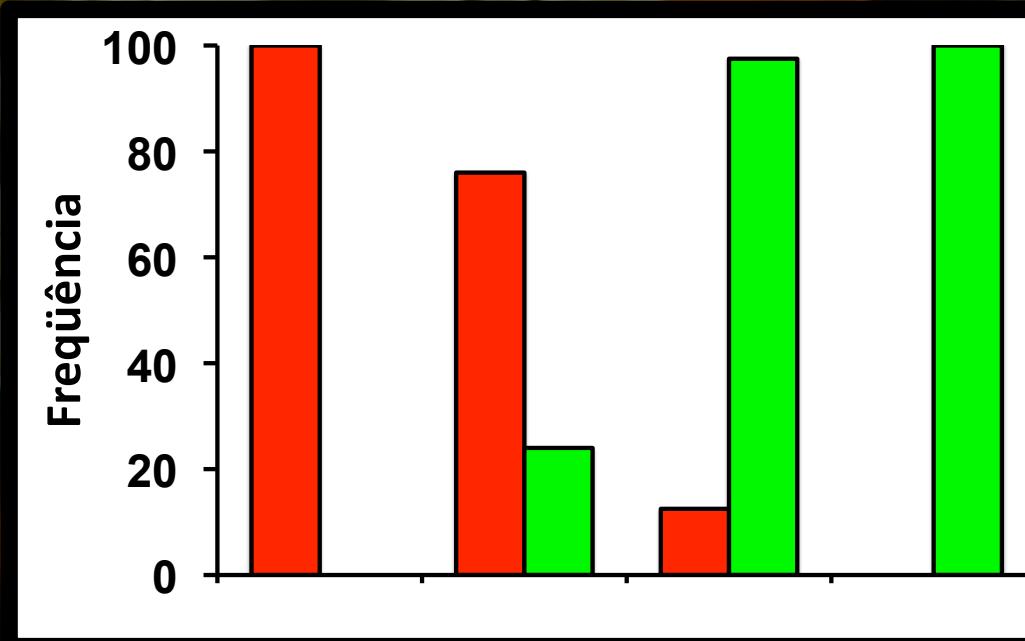
# Previsões

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







© Geoff Jones 2012  
[geoffjones.com.au](http://geoffjones.com.au)



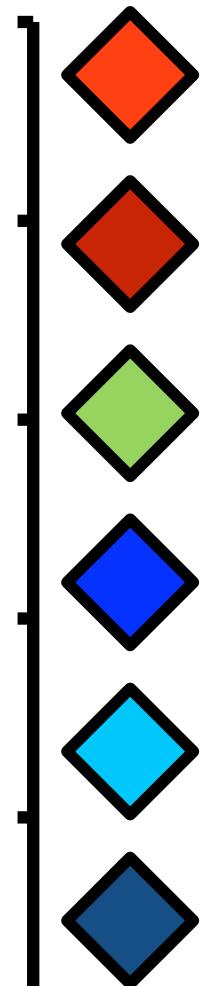


**Padrão muito comum**



# 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

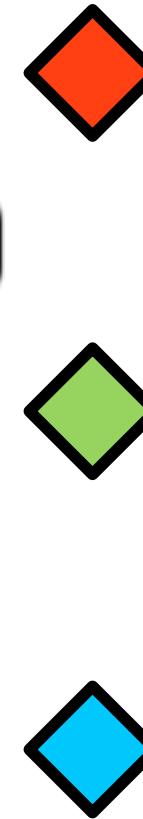
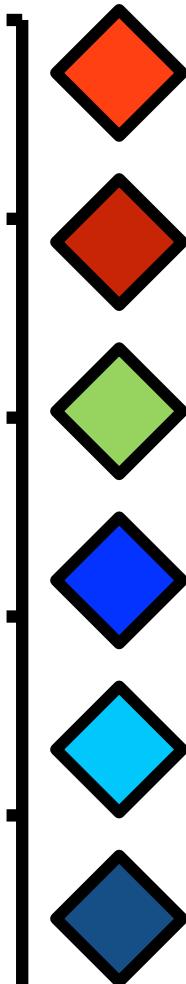


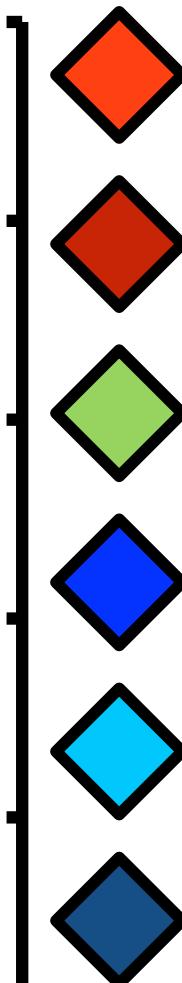
*regional*

*regional*

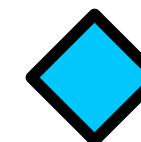
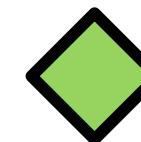
*local*

**Similaridade limitada**





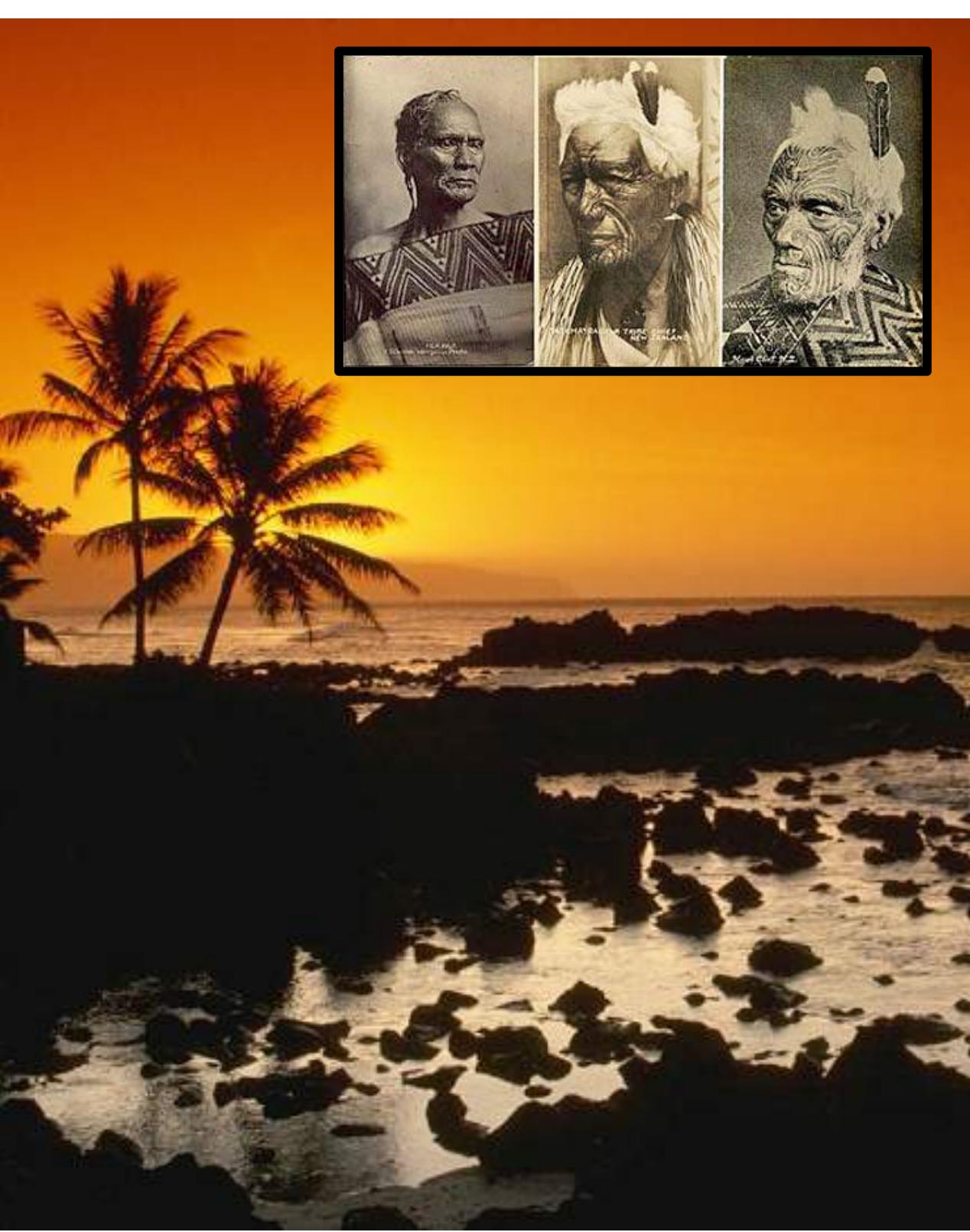
**Similaridade limitada**



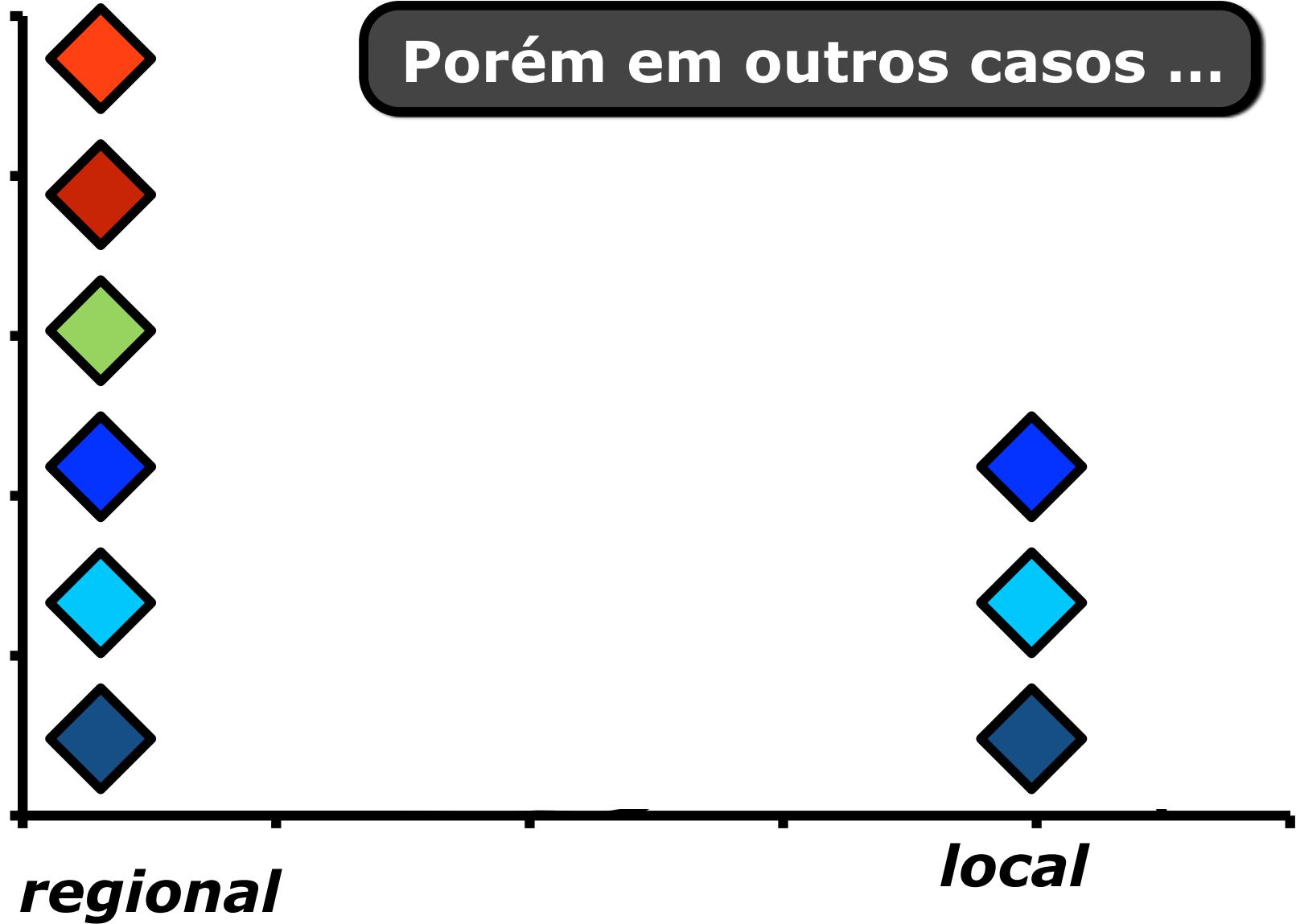
**Padrão observado**

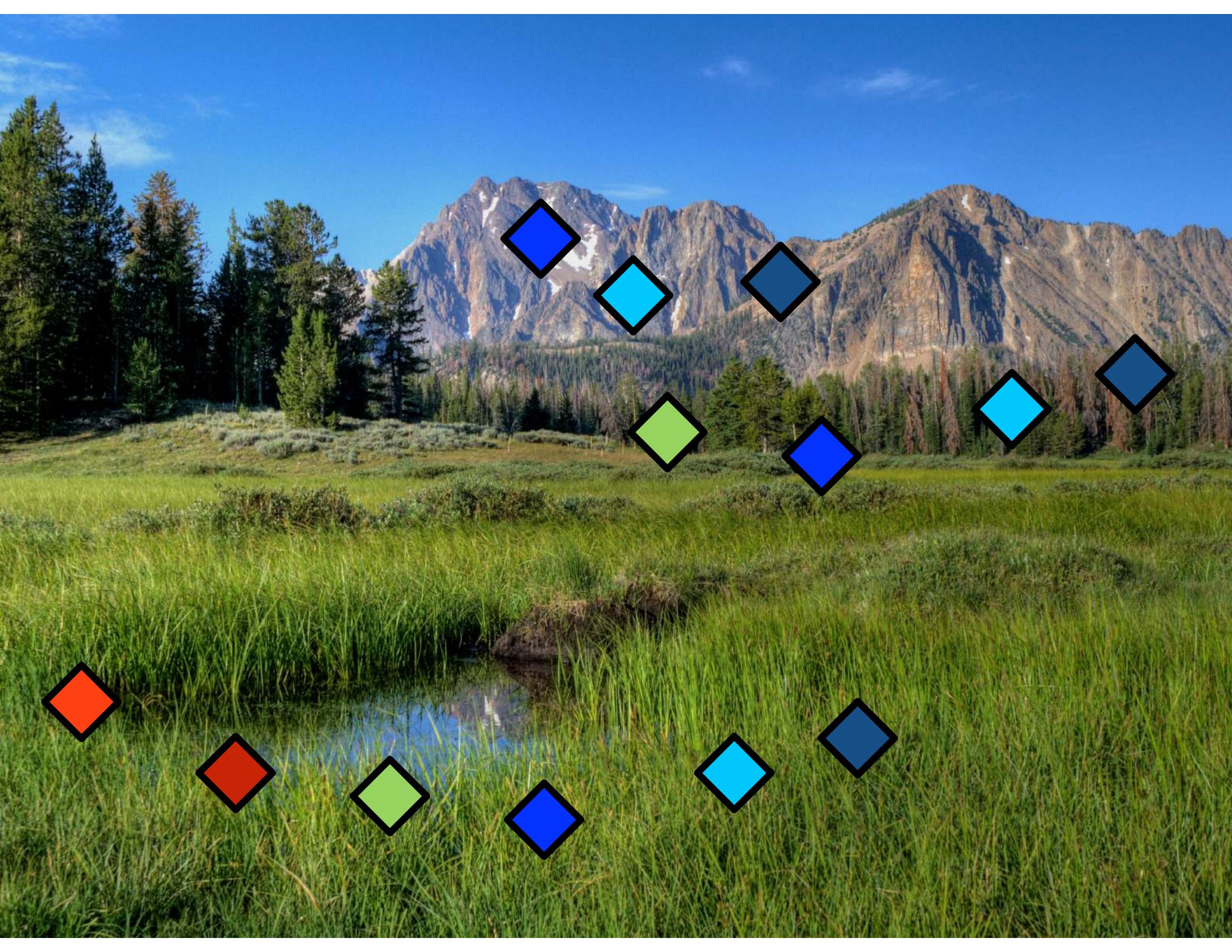
*regional*

*local*



**Porém em outros casos ...**





A photograph of a mangrove forest. The foreground shows clear, shallow water. The middle ground is filled with the intricate root systems of mangrove trees, which extend from the water up towards the surface. The background consists of dense green foliage and branches of the mangrove trees.

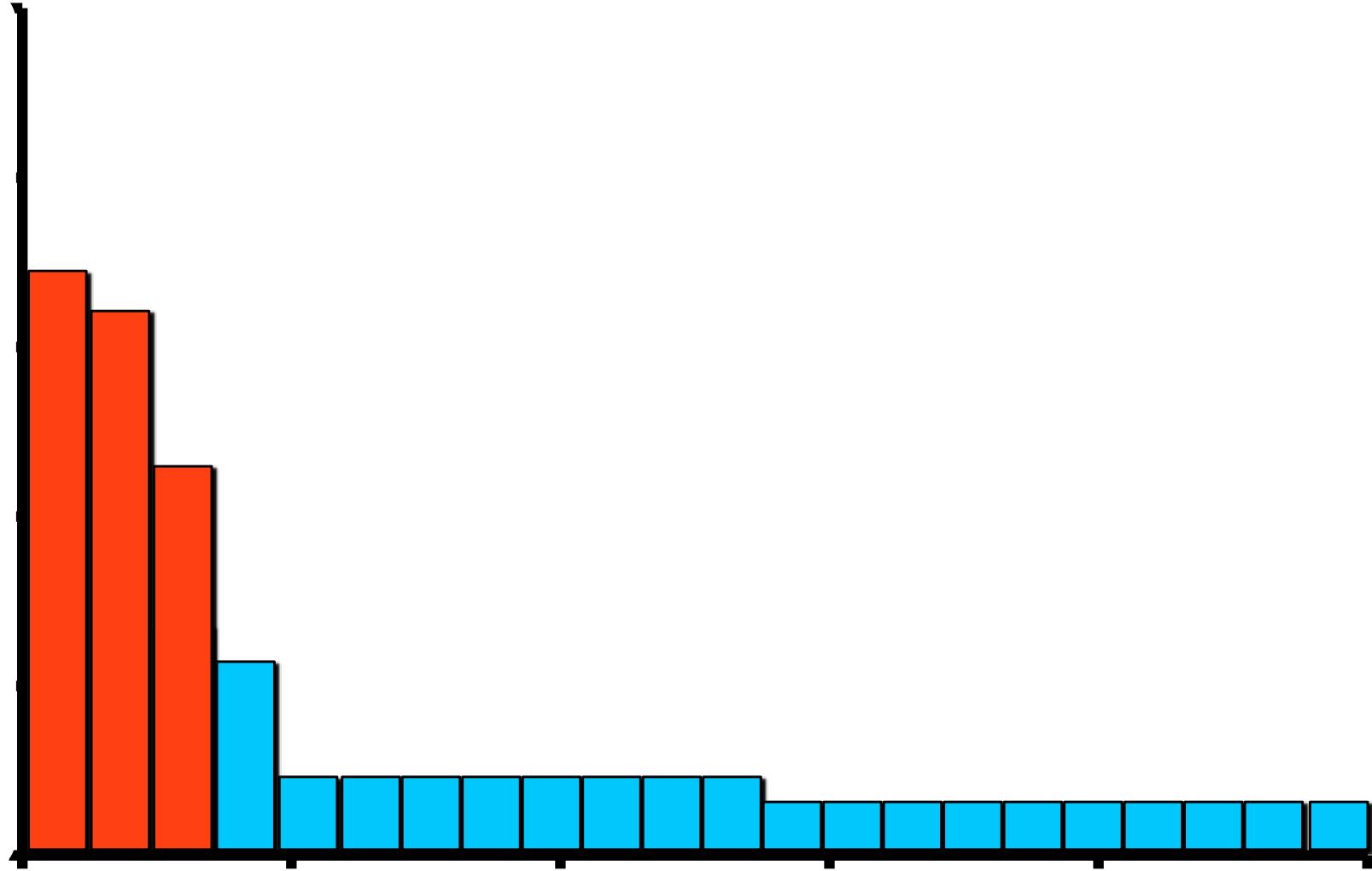
**10 gêneros, 5 famílias**

# 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 (

Abundância relativa

*rank*

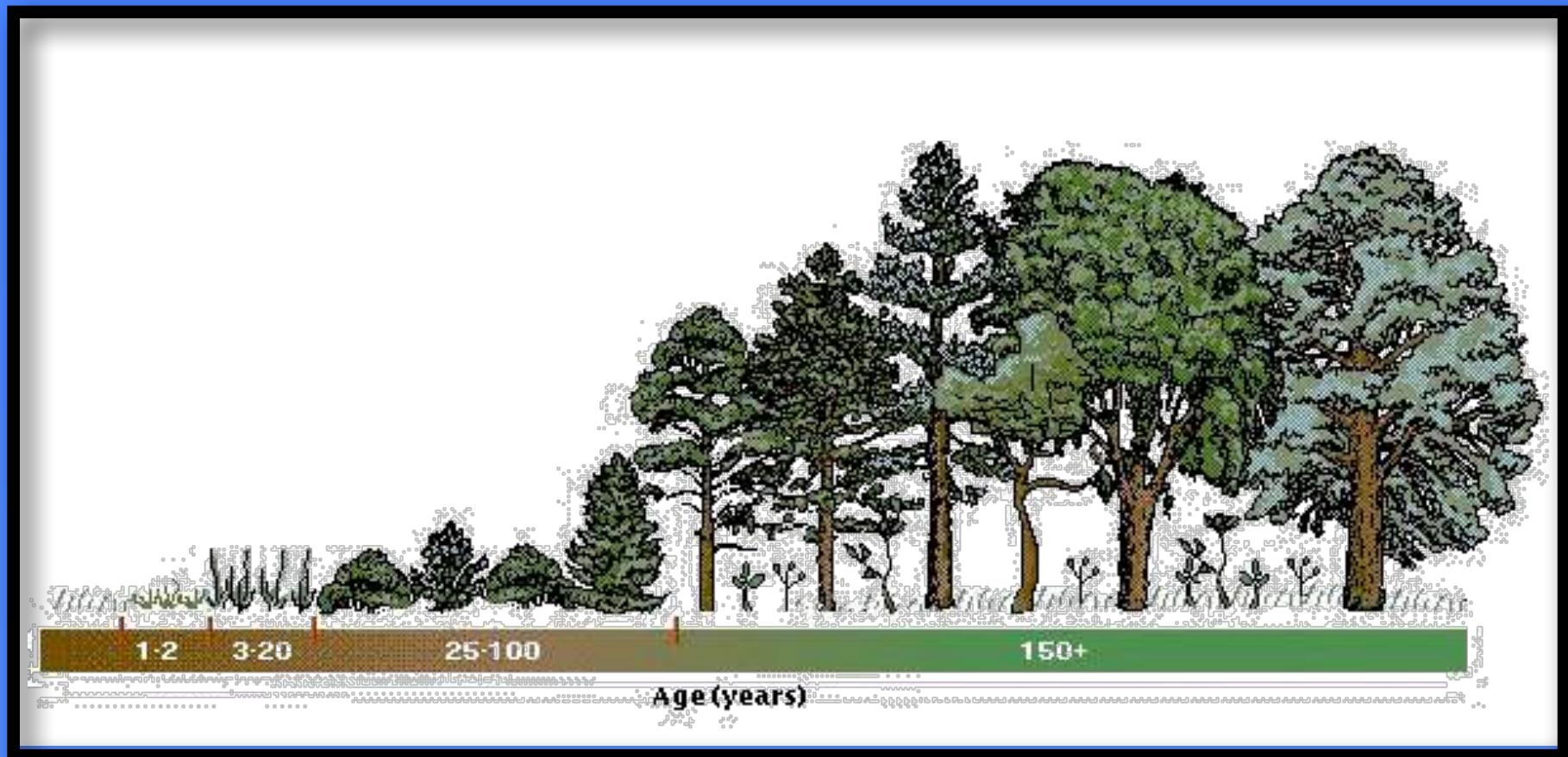


# **Distribuição de abundâncias das espécies (SADs)**

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

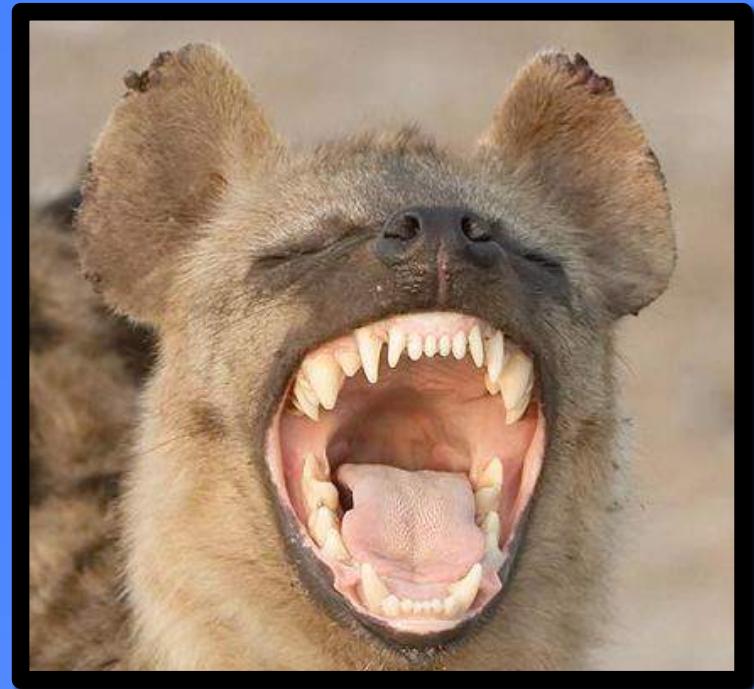
$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left( \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{12} N_2}{K_1} \right)$$

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

## 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 x



**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



Paramecium

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

Gause  
1986

## 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

A photograph of a dense tropical forest. In the center, a waterfall cascades down a rocky cliff into a pool of water. The surrounding area is filled with various shades of green, from deep forest greens to bright, sunlit areas. Large fern fronds are prominent in the foreground and middle ground.

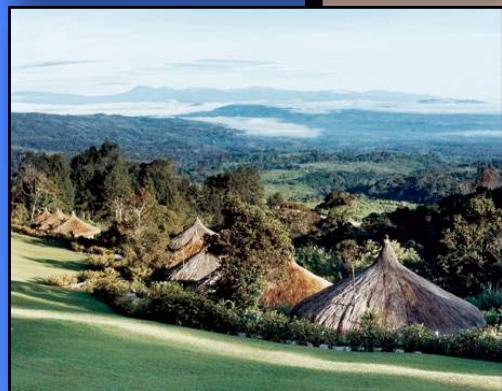
**Por que o mundo é verde?  
Onde estão os herbívoros?**





### Feeding methods

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



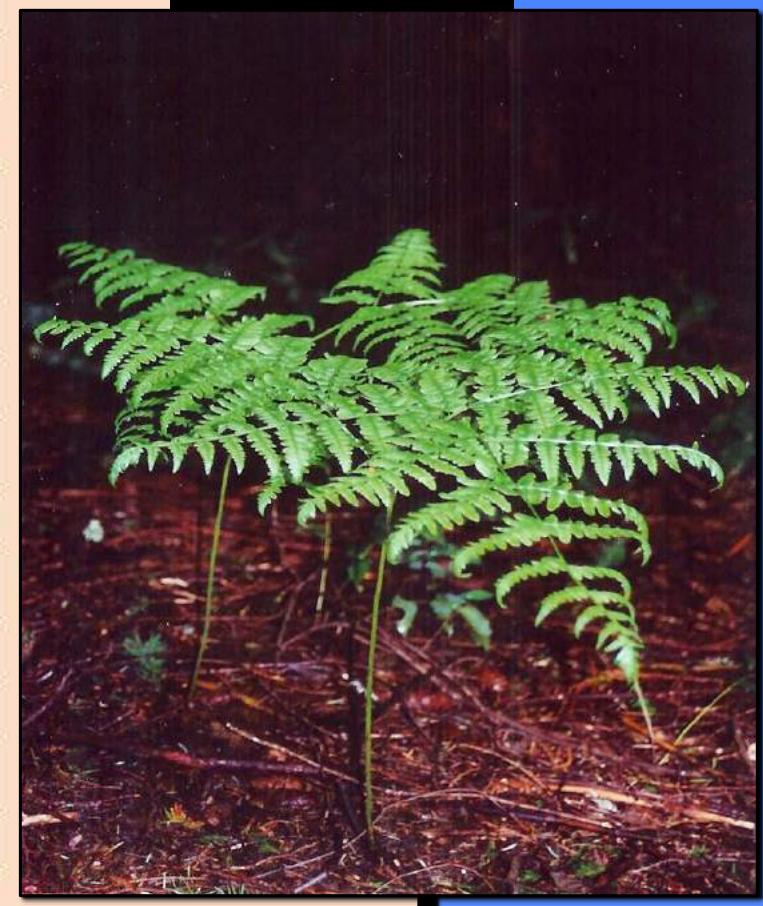
	Chew	Suck	Mine	Gall
Rachis	●●		●●●●●●●●	
Pinna	●●●●	●●●●●●		
Costa			●●	
Costule			●	



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



John Lawton



# Competição e neutralidade

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

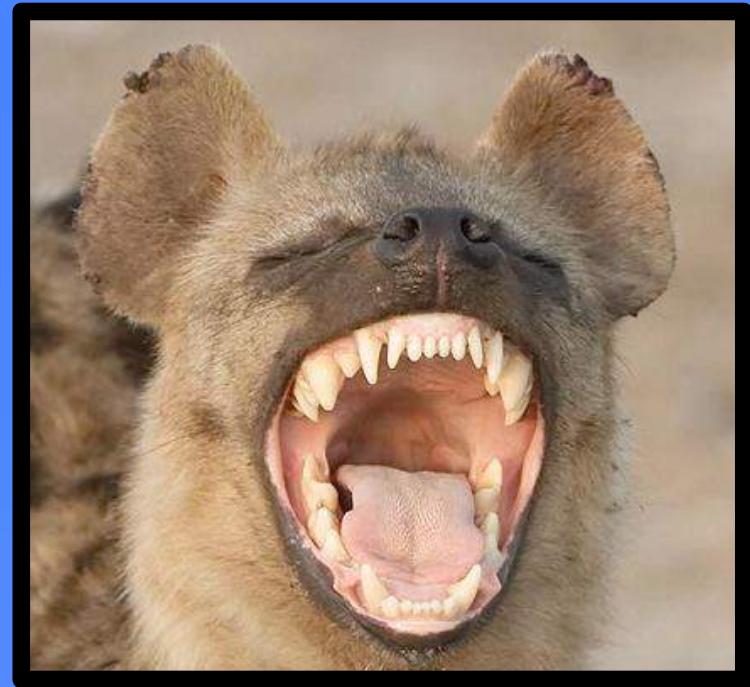
# Diferenças fenotípicas, diferenças competitivas



120 - 250 Kg

8 indivíduos (2 - 30)

ambientes abertos



40 - 60 Kg

até 80 indivíduos

ambientes variáveis

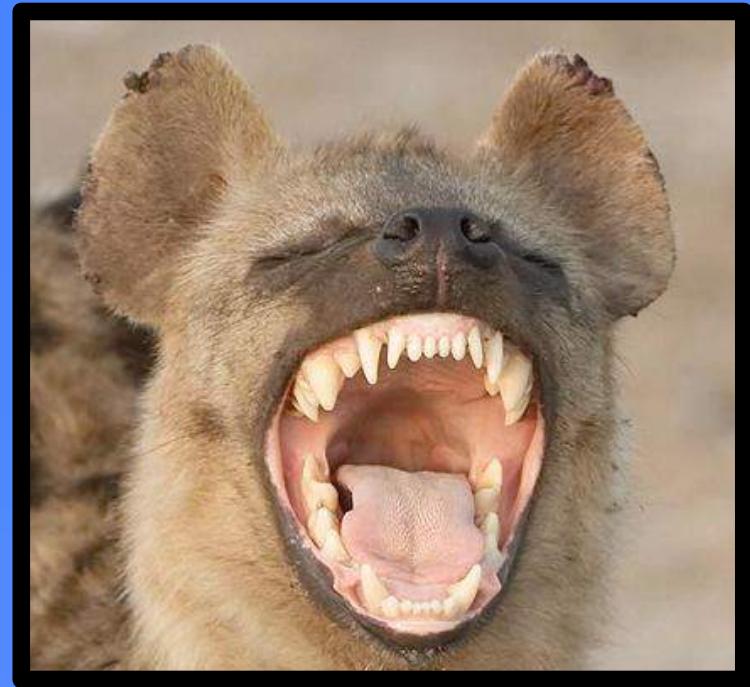
# Mas e se as diferenças fenotípicas não importarem?



120 - 250 Kg

8 indivíduos (2 - 30)

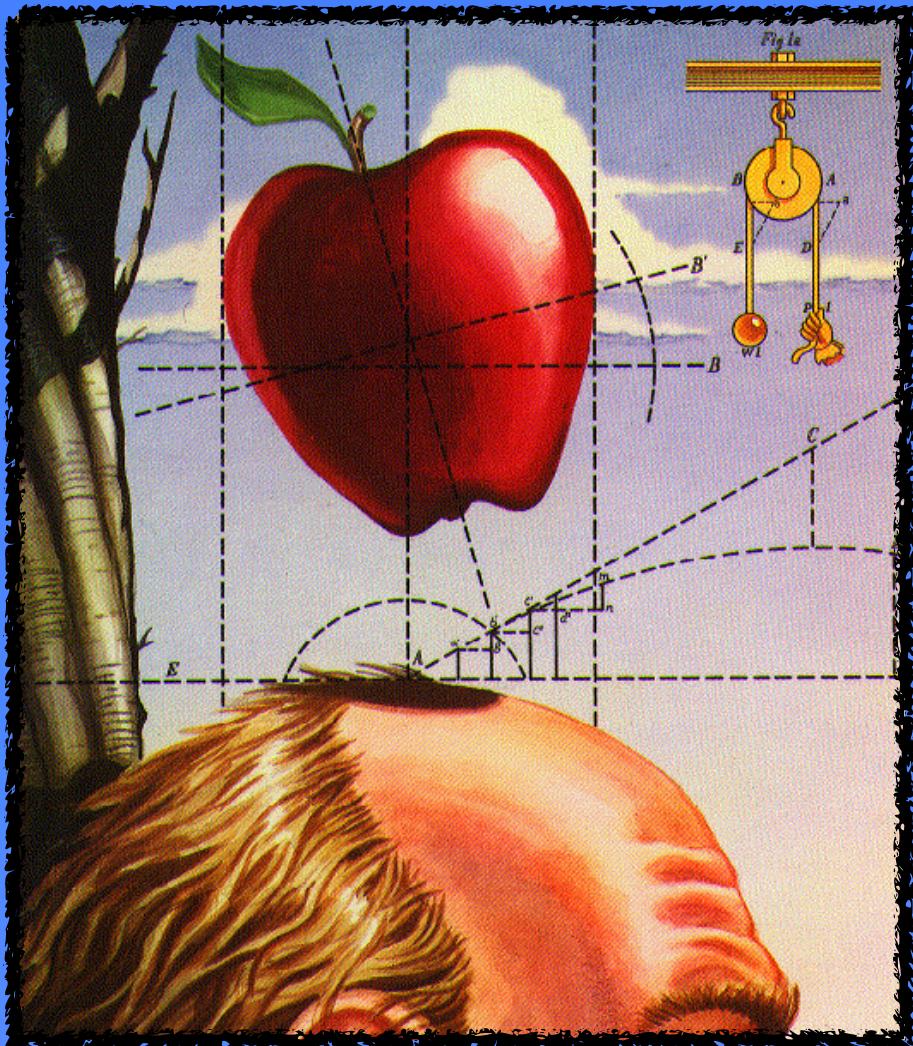
ambientes abertos



40 - 60 Kg

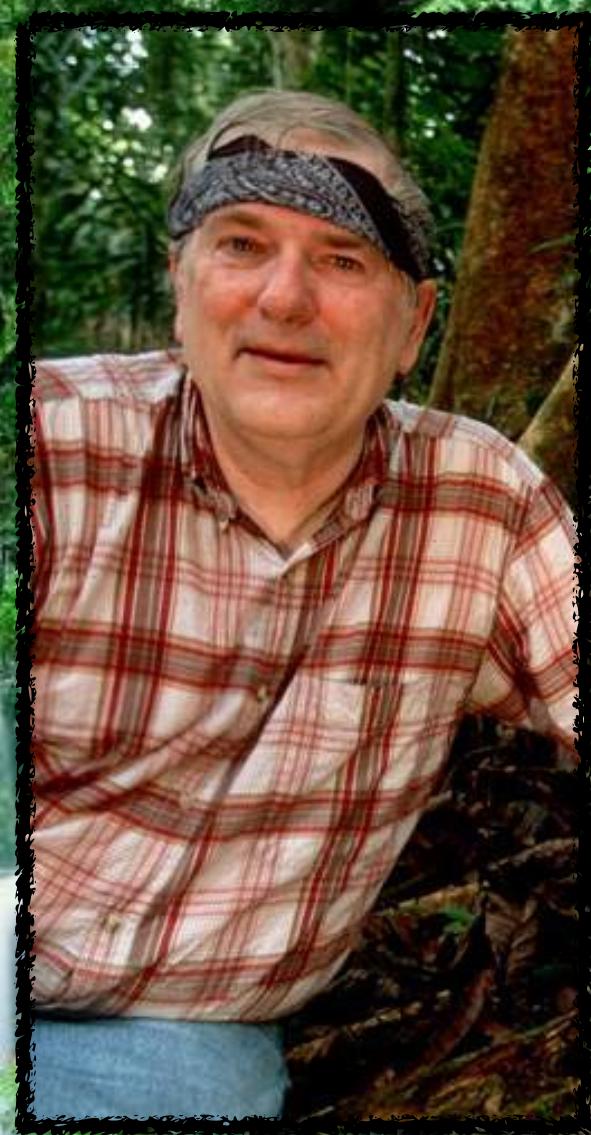
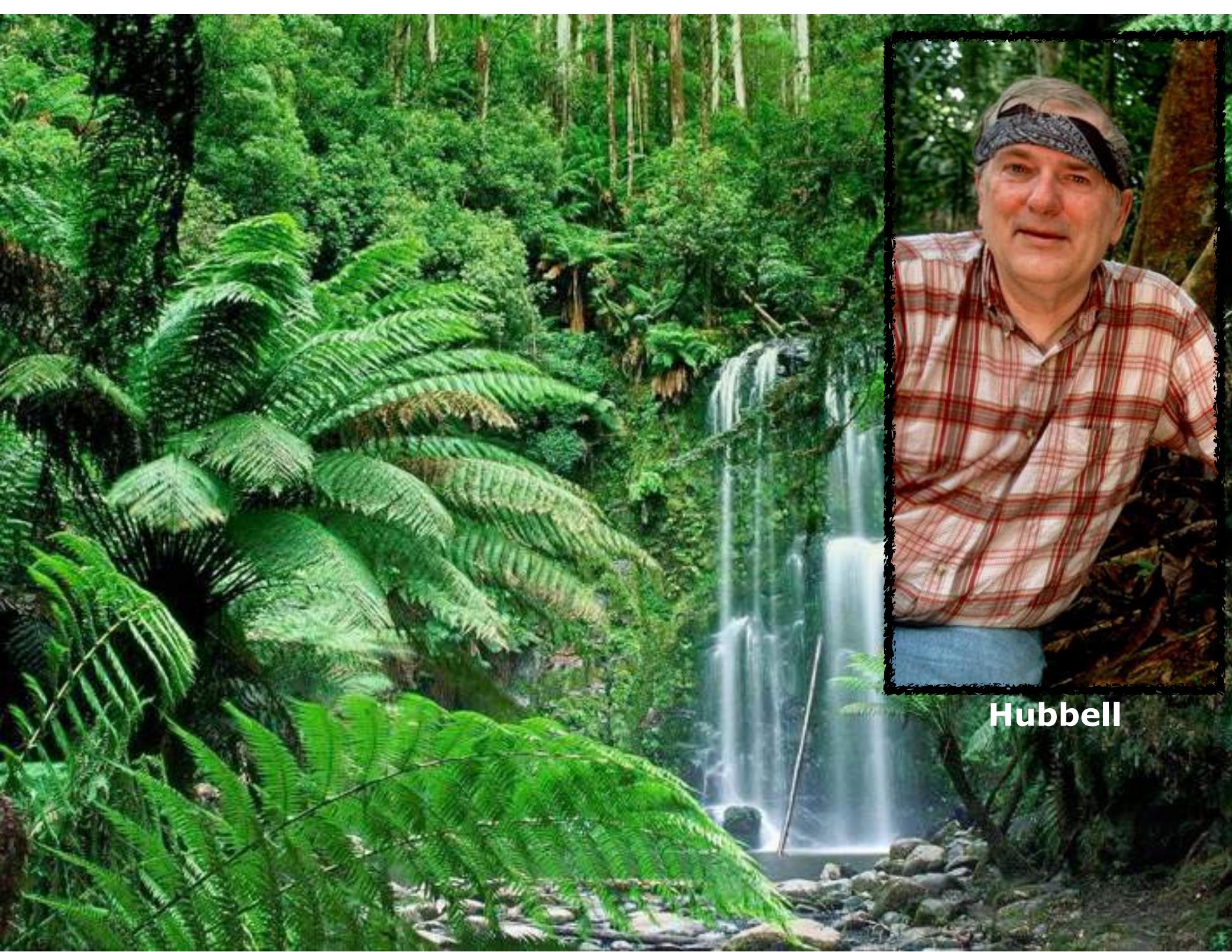
até 80 indivíduos

ambientes variáveis



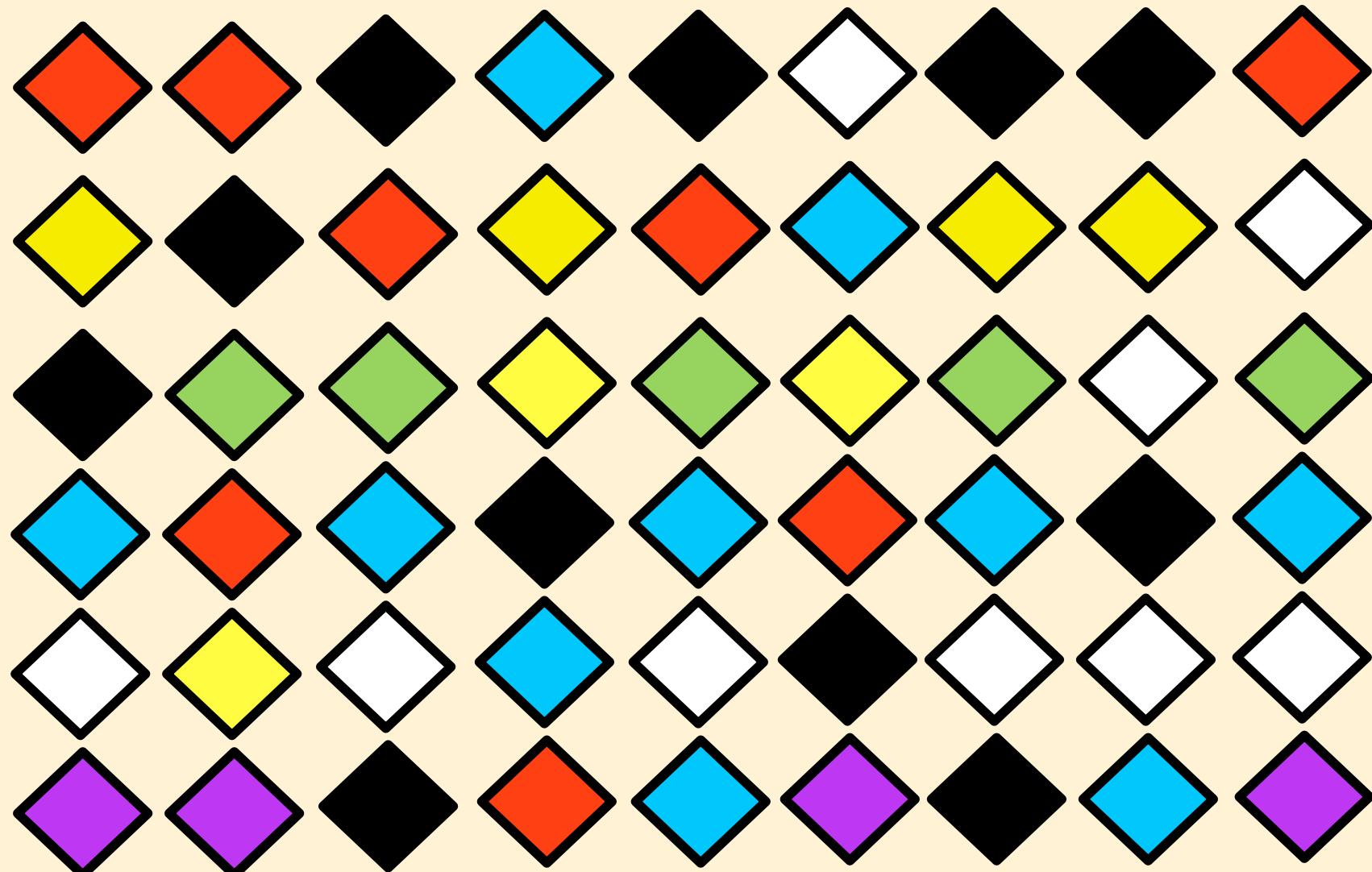
# Primeira Lei de Newton

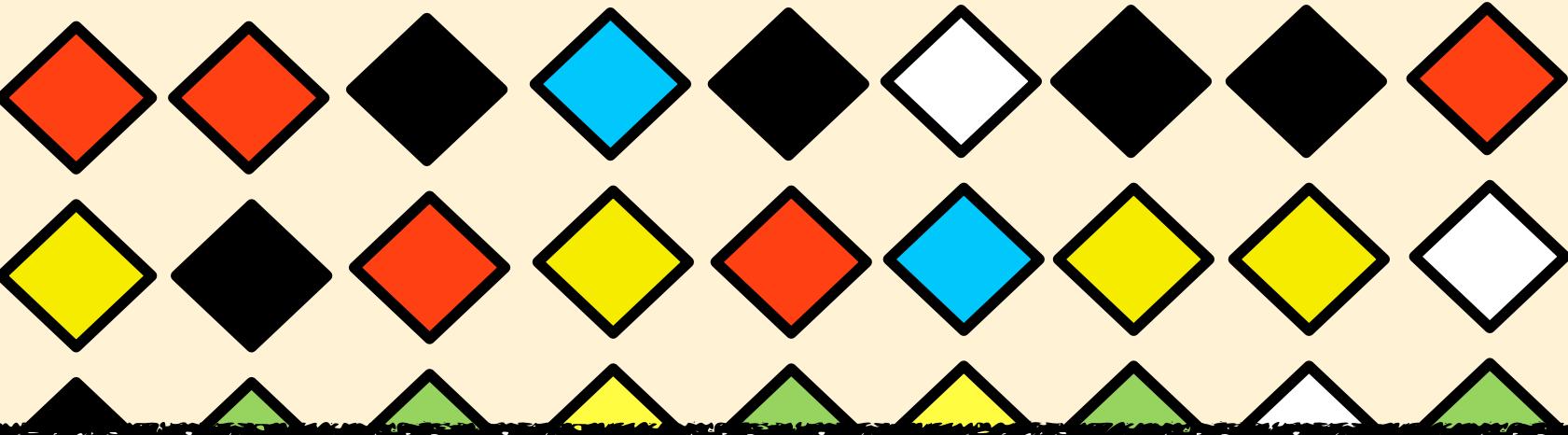
- Princípio da Inércia
- O que acontece quando nada acontece?



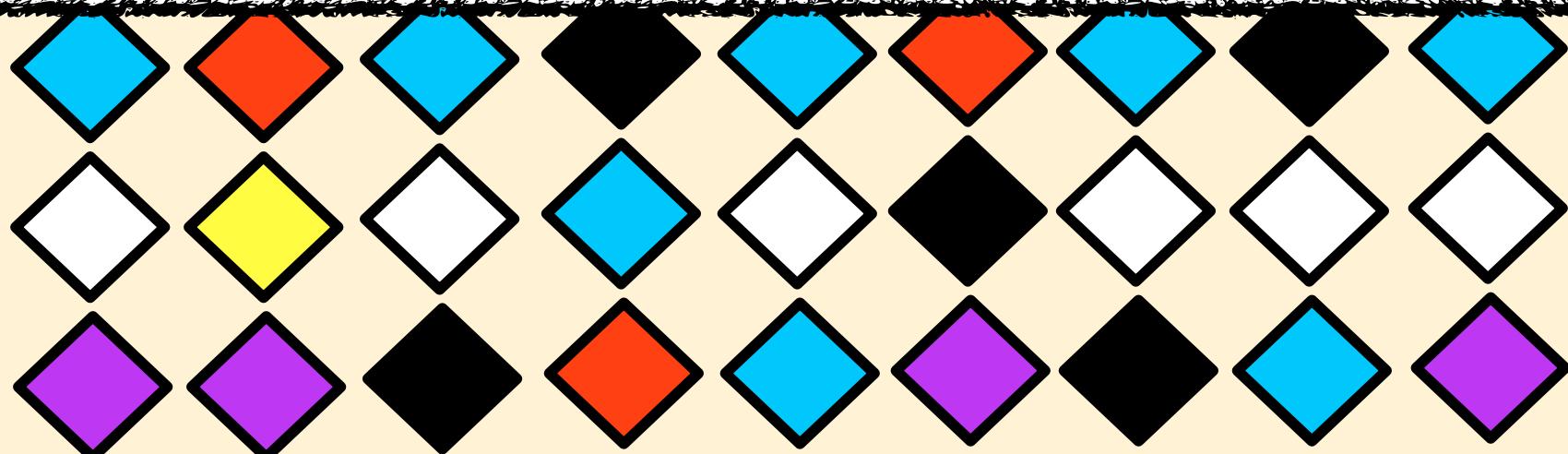
**Hubbell**

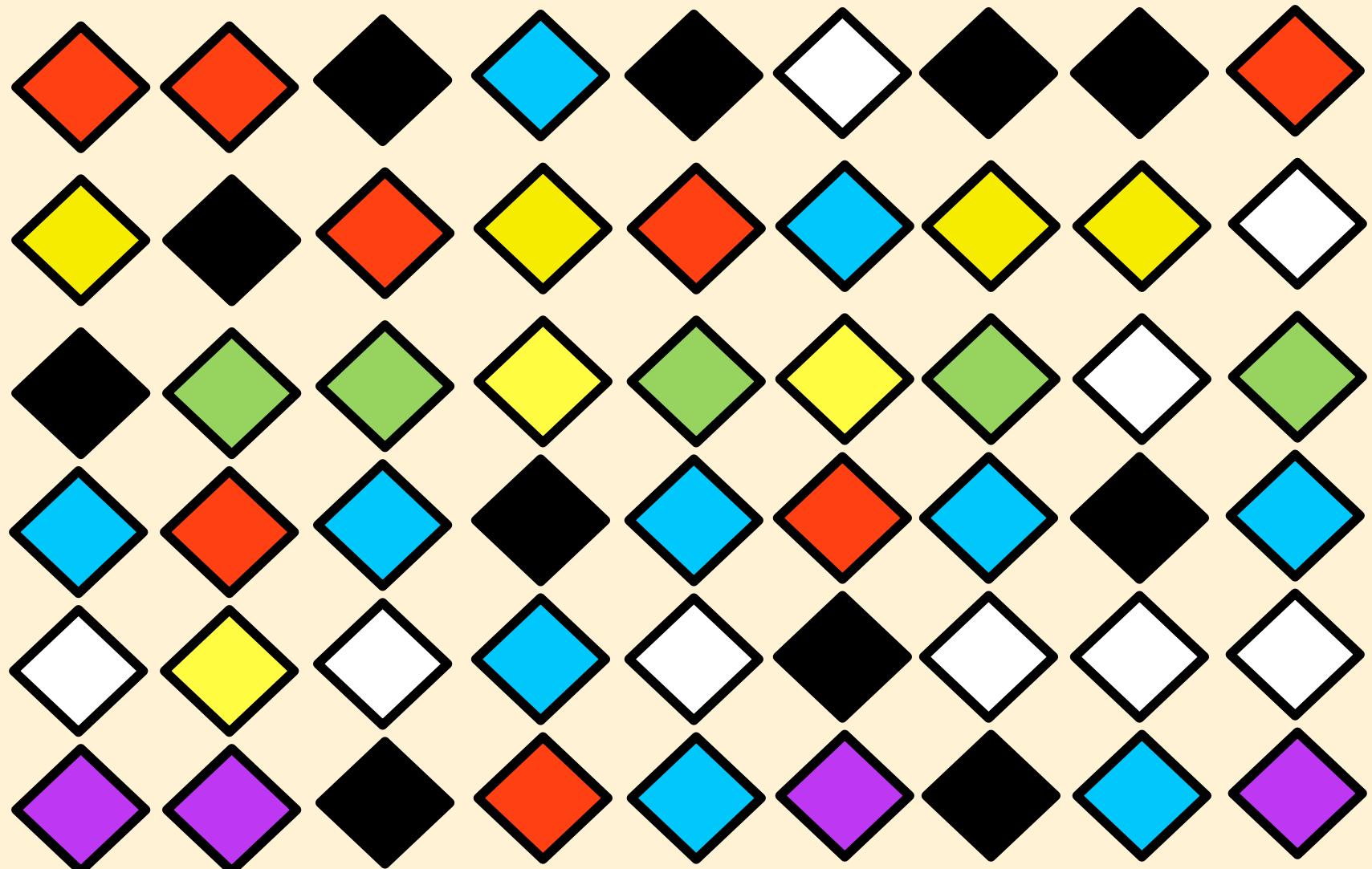


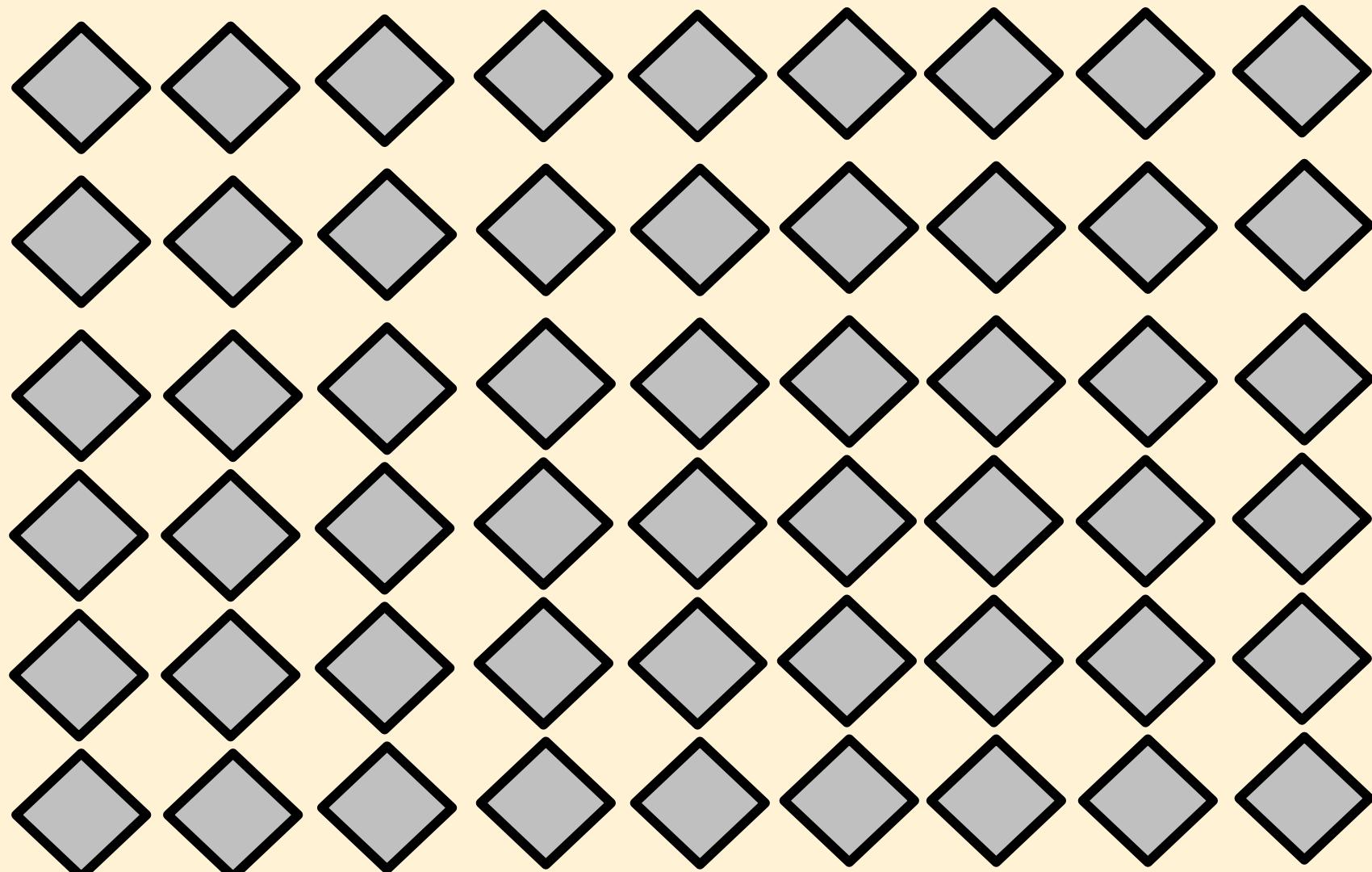




Competição é importante e intensa







## 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

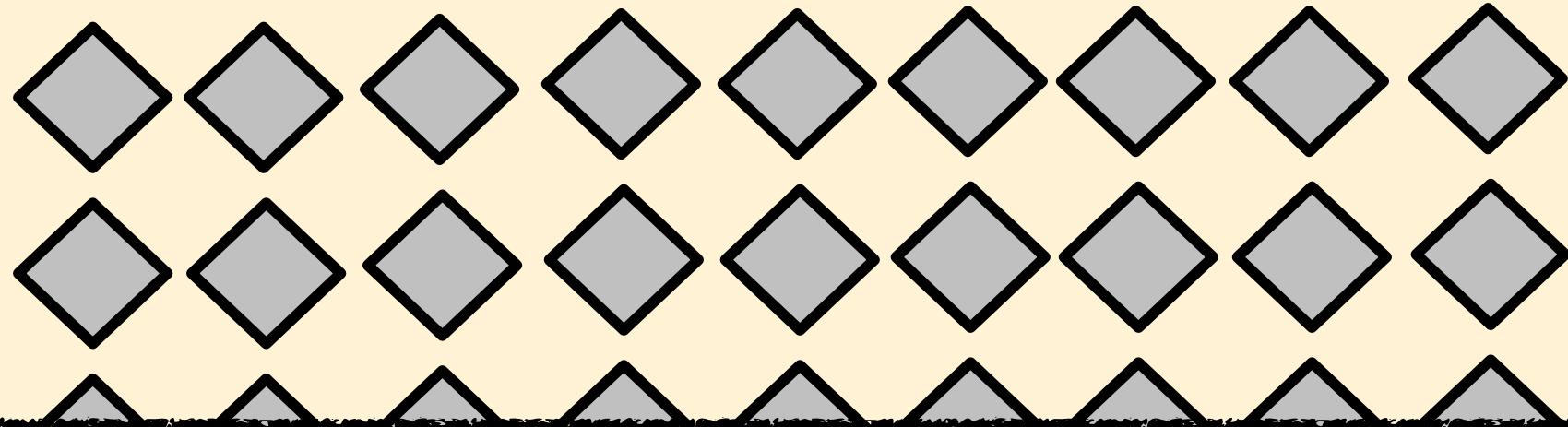
**são constantes**

# Os quatro processos fundamentais:

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

# Os quatro processos fundamentais:

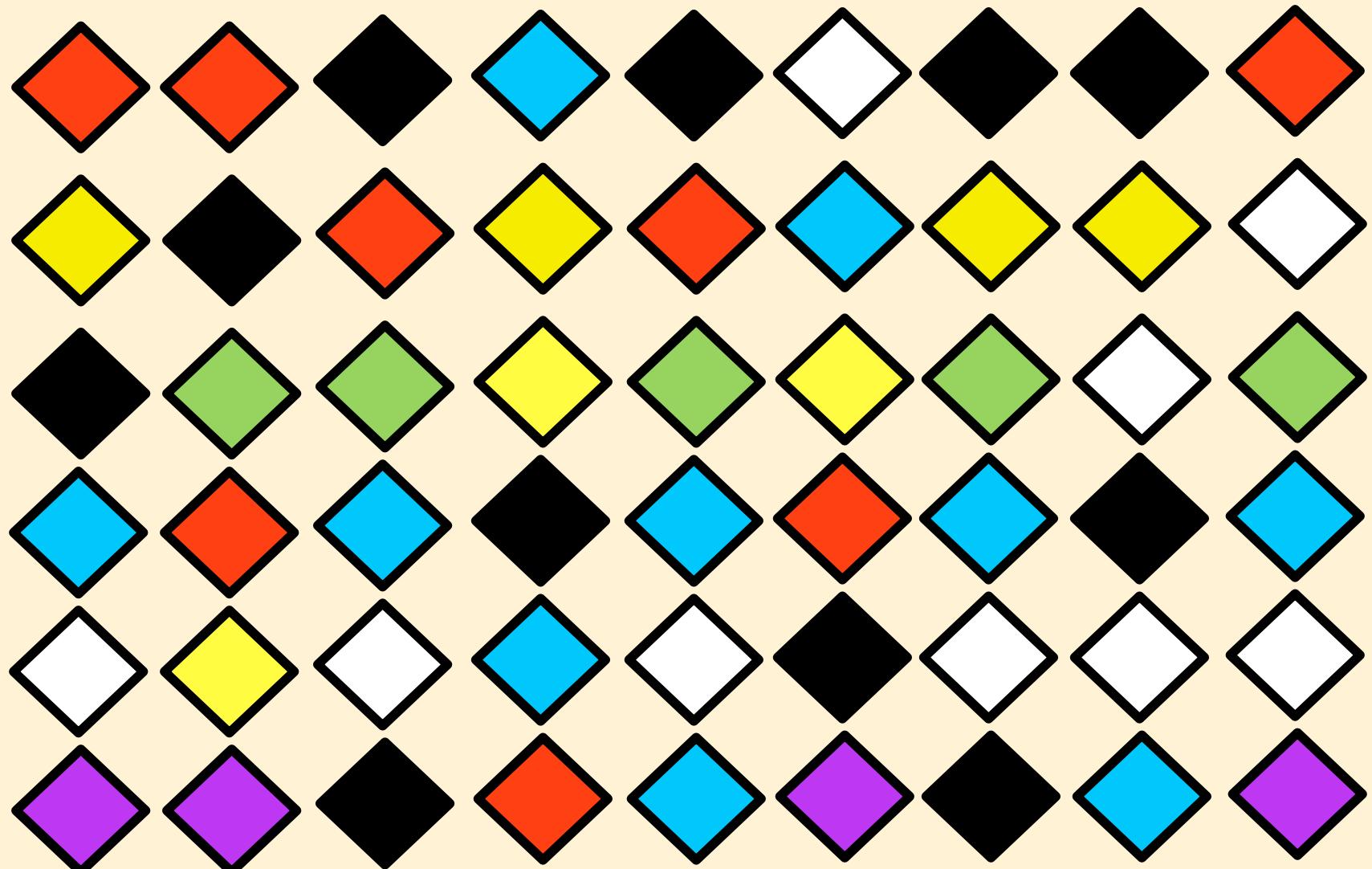
1. Seleção
2. Deriva ecológica
3. Dispersão
4. Especiação

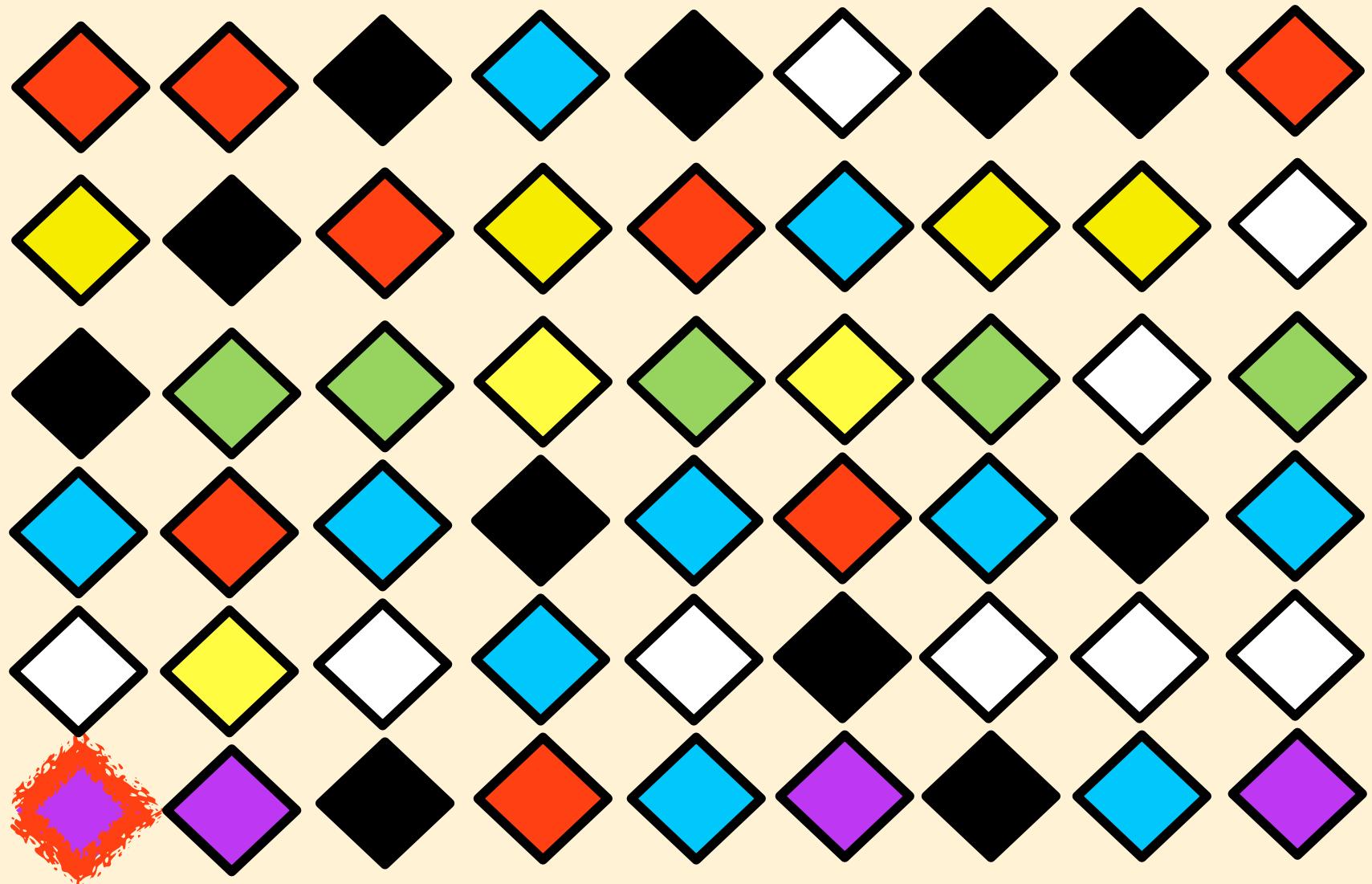


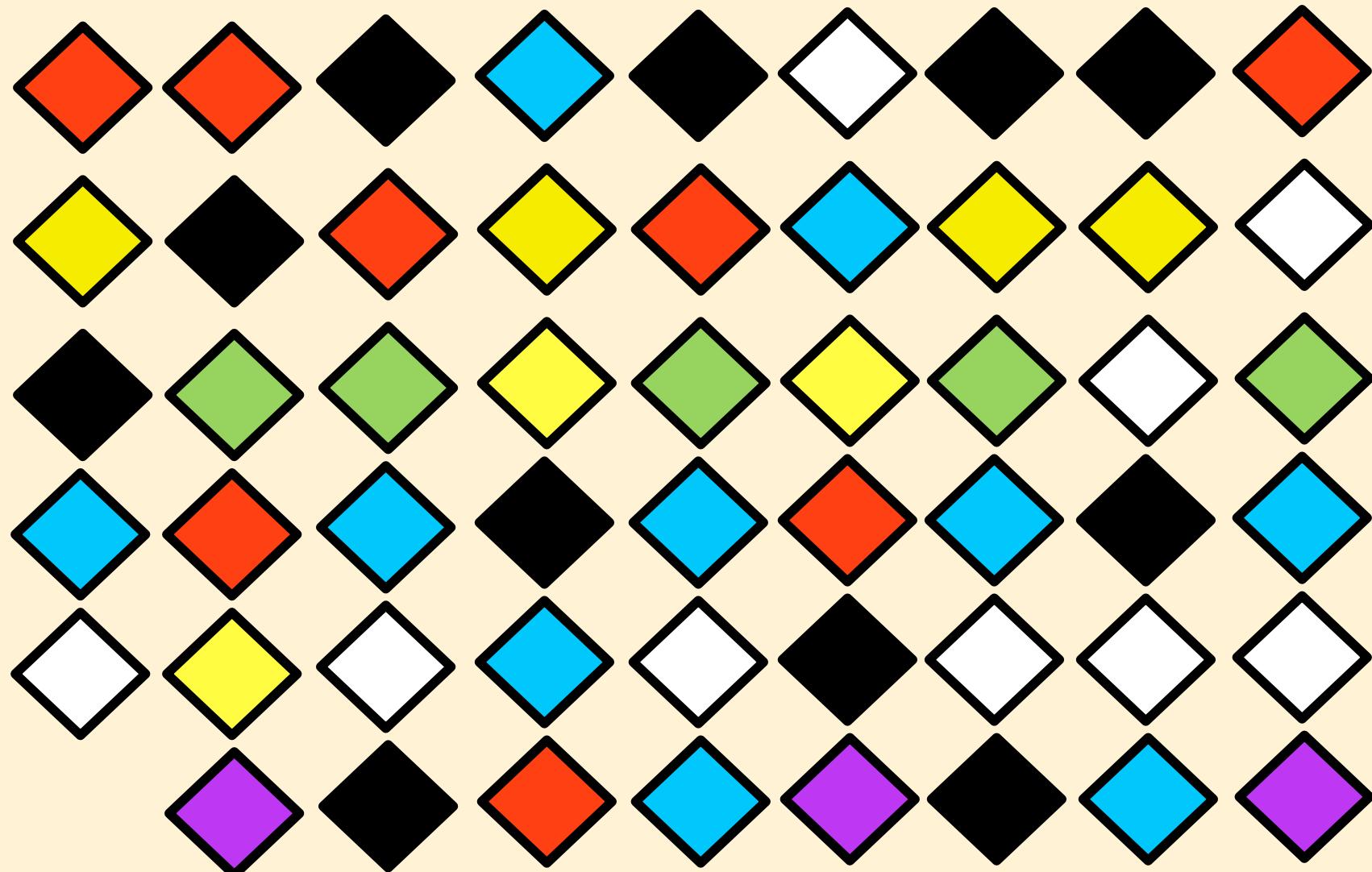
Como as comunidades seriam se indivíduos  
fossem equivalentes do ponto de vista  
ecológico?

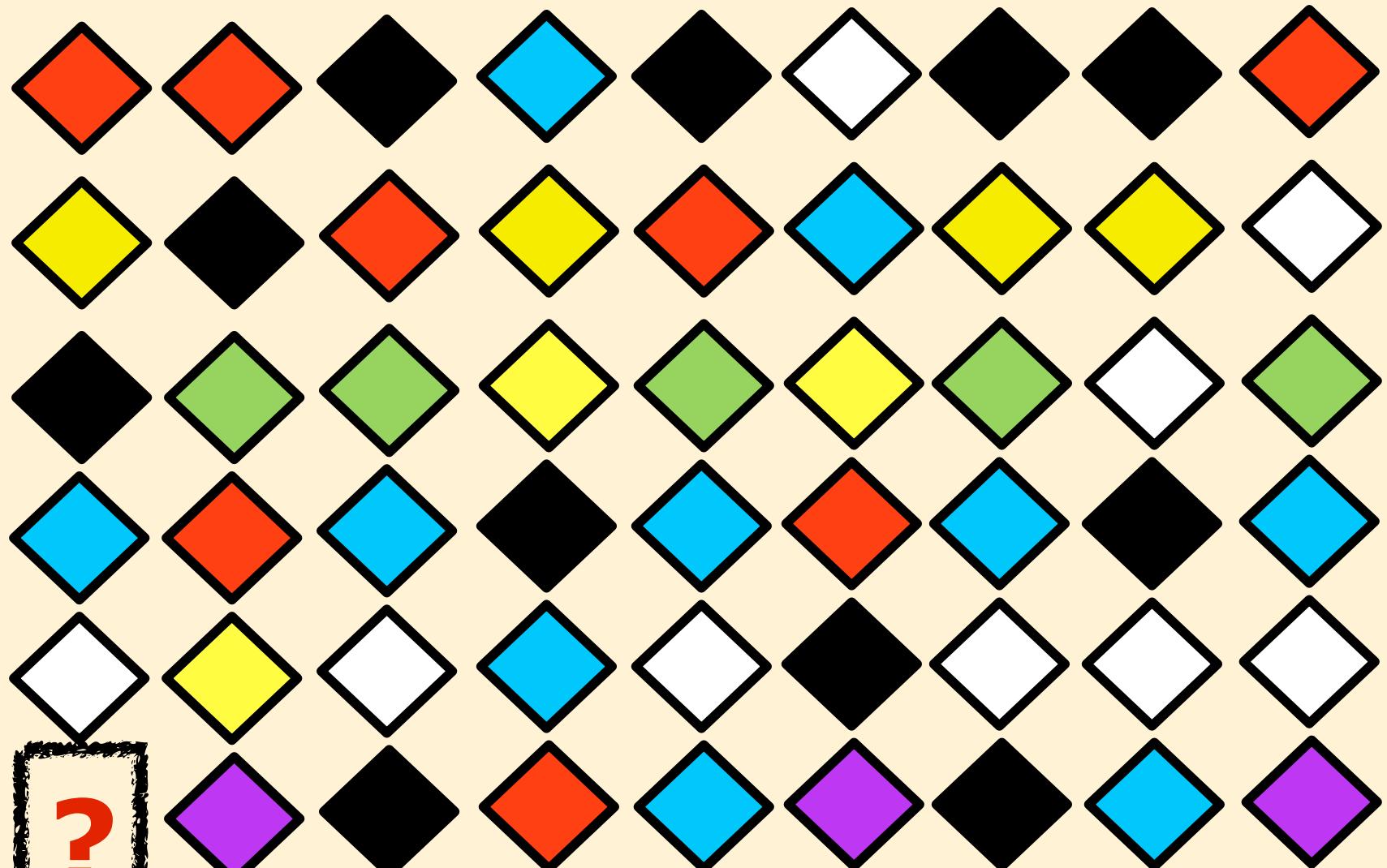
# Os quatro processos fundamentais:

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











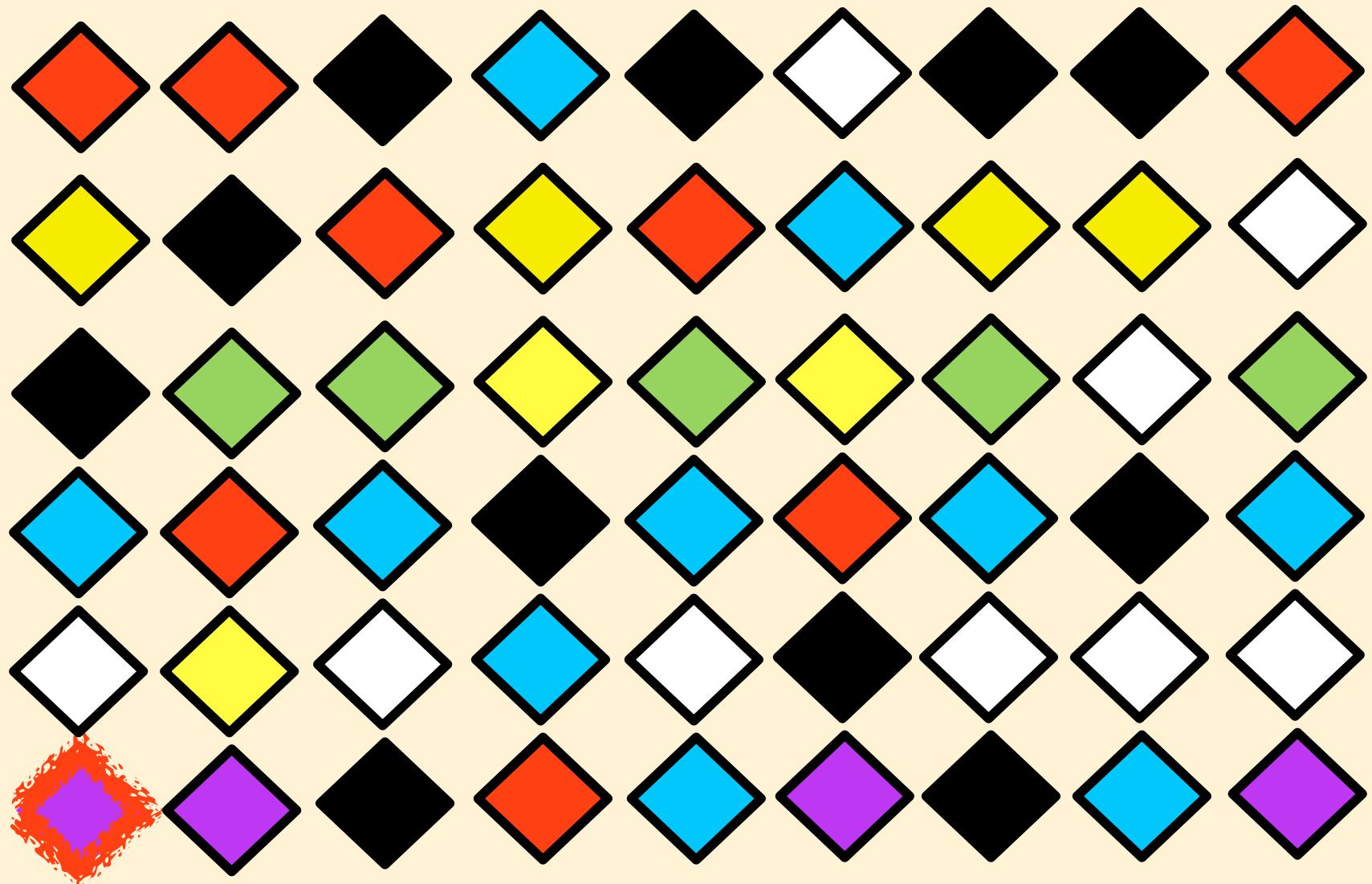
---

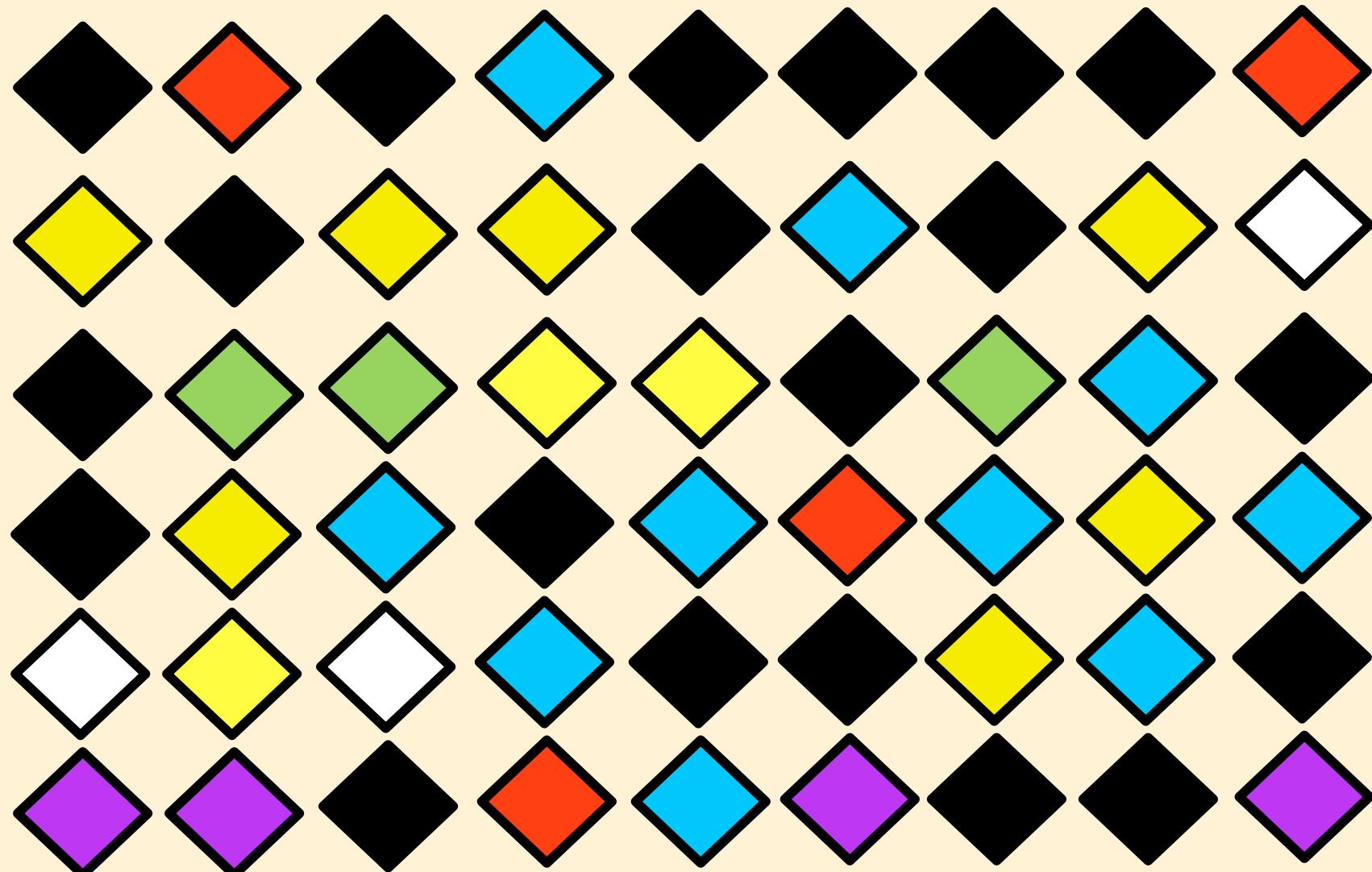
Os quatro processos fundamentais:

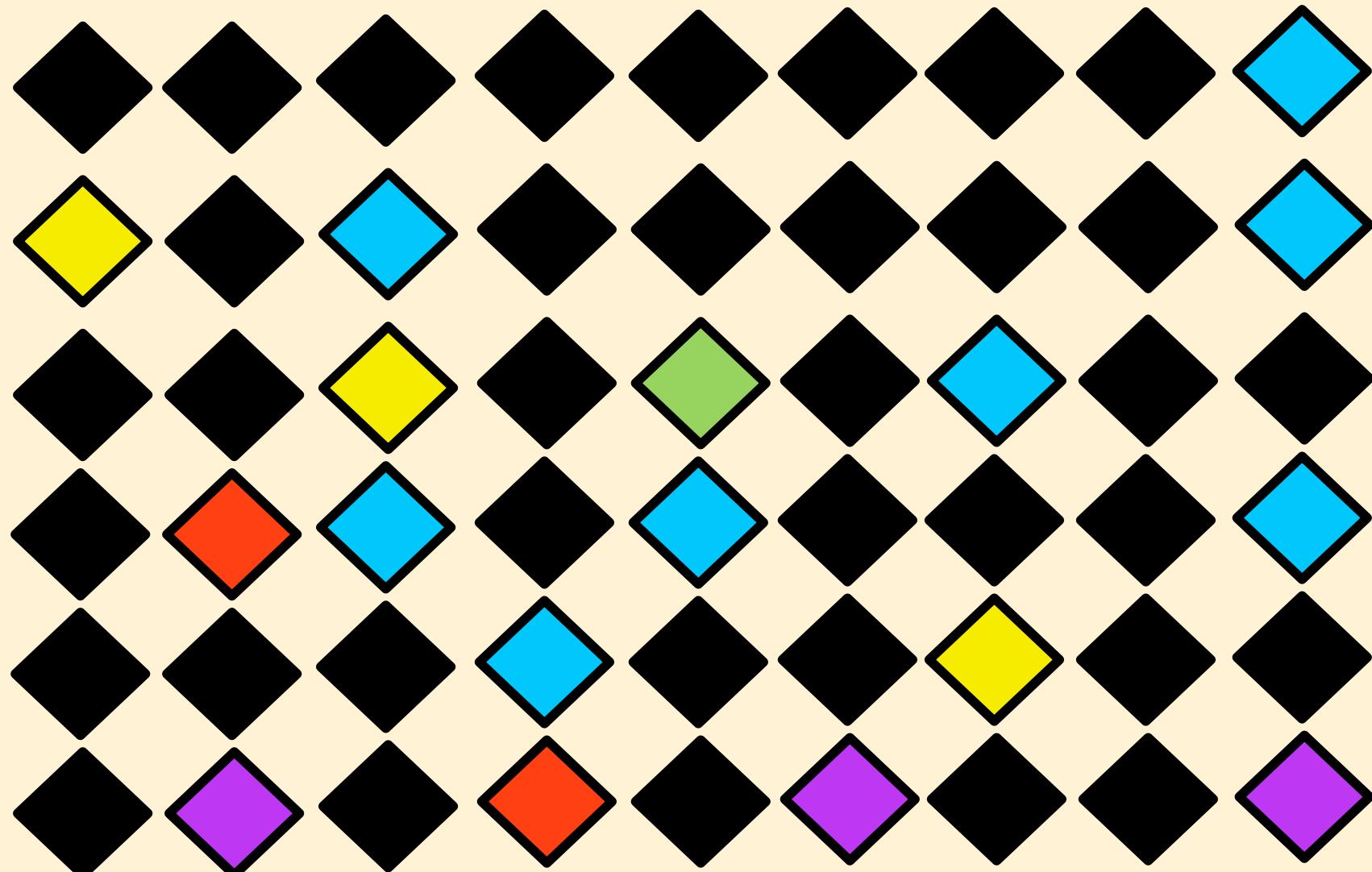
1. Seleção
2. **Deriva ecológica**
3. Dispersão
4. Especiação

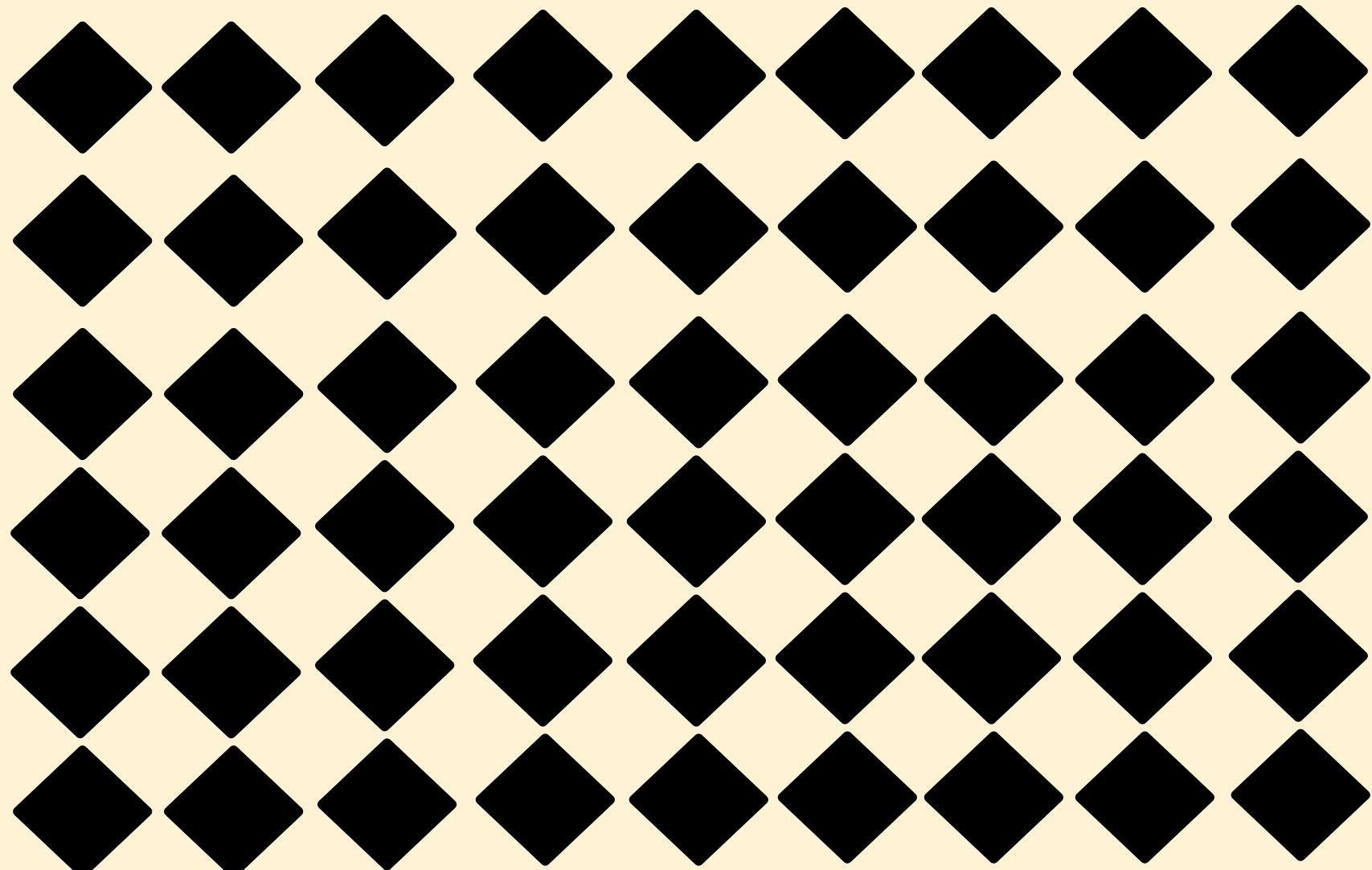
# Dinâmica em uma comunidade isolada







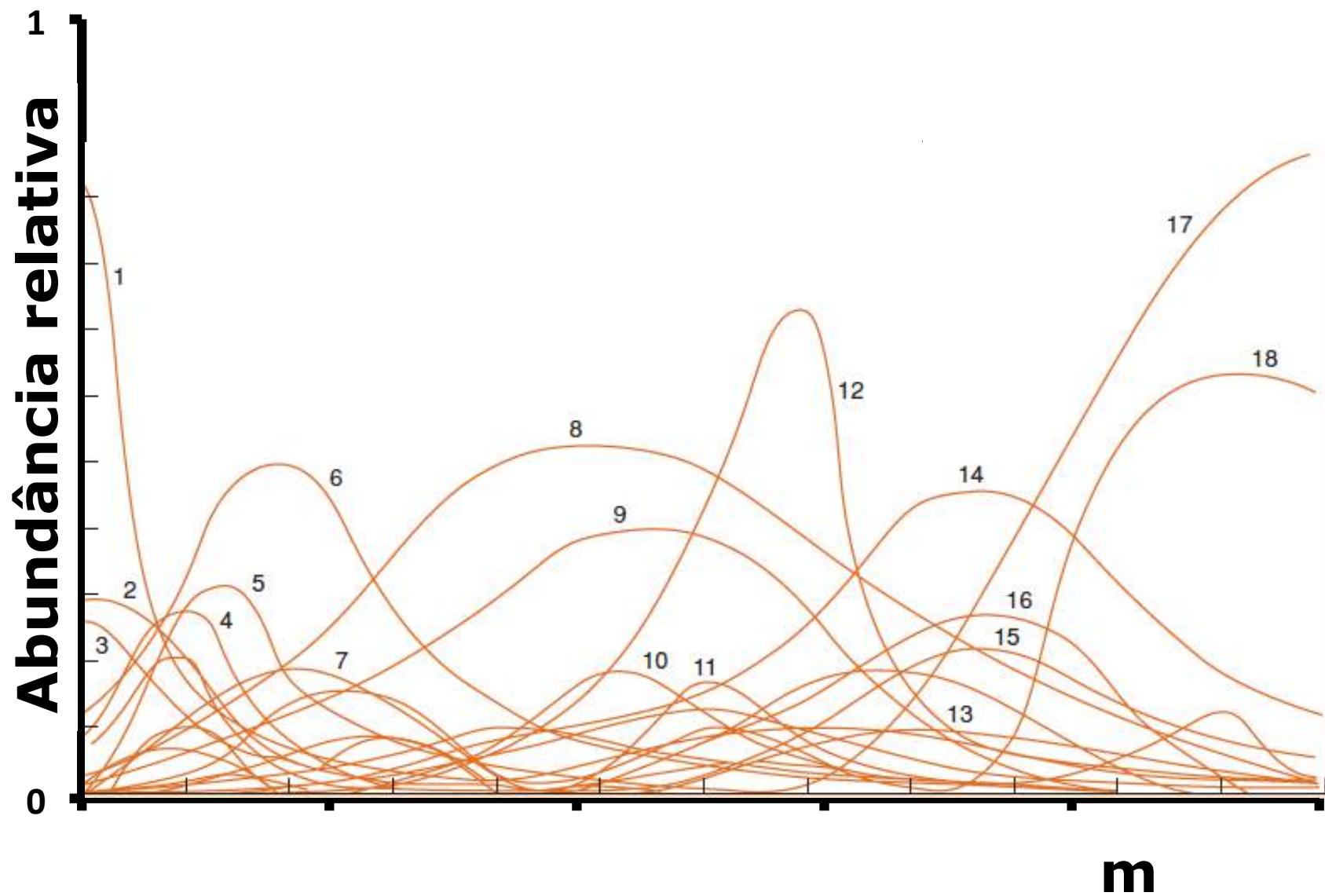




# **Dinâmica em uma comunidade isolada**

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



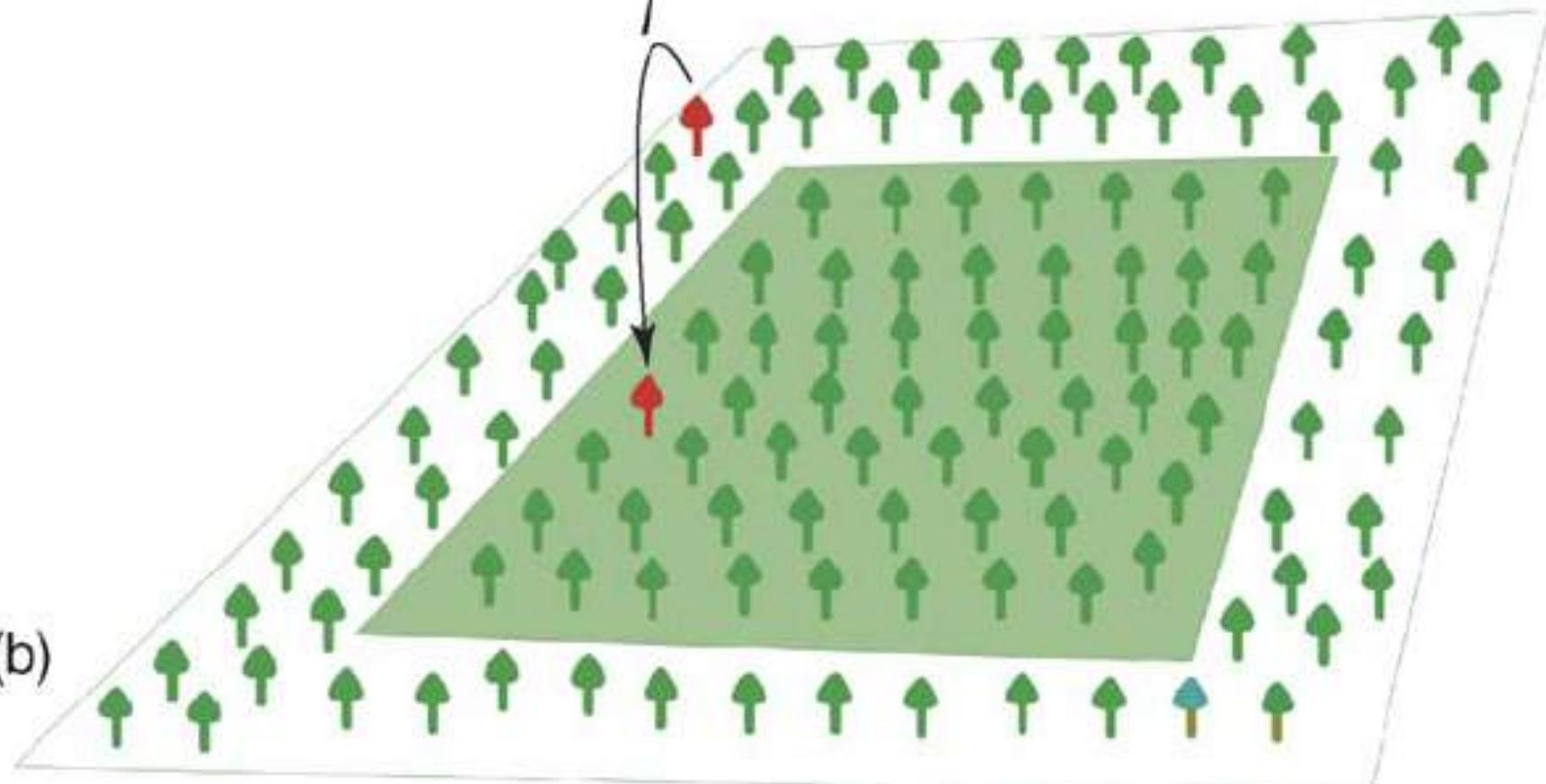


---

Os quatro processos fundamentais:

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

(b)



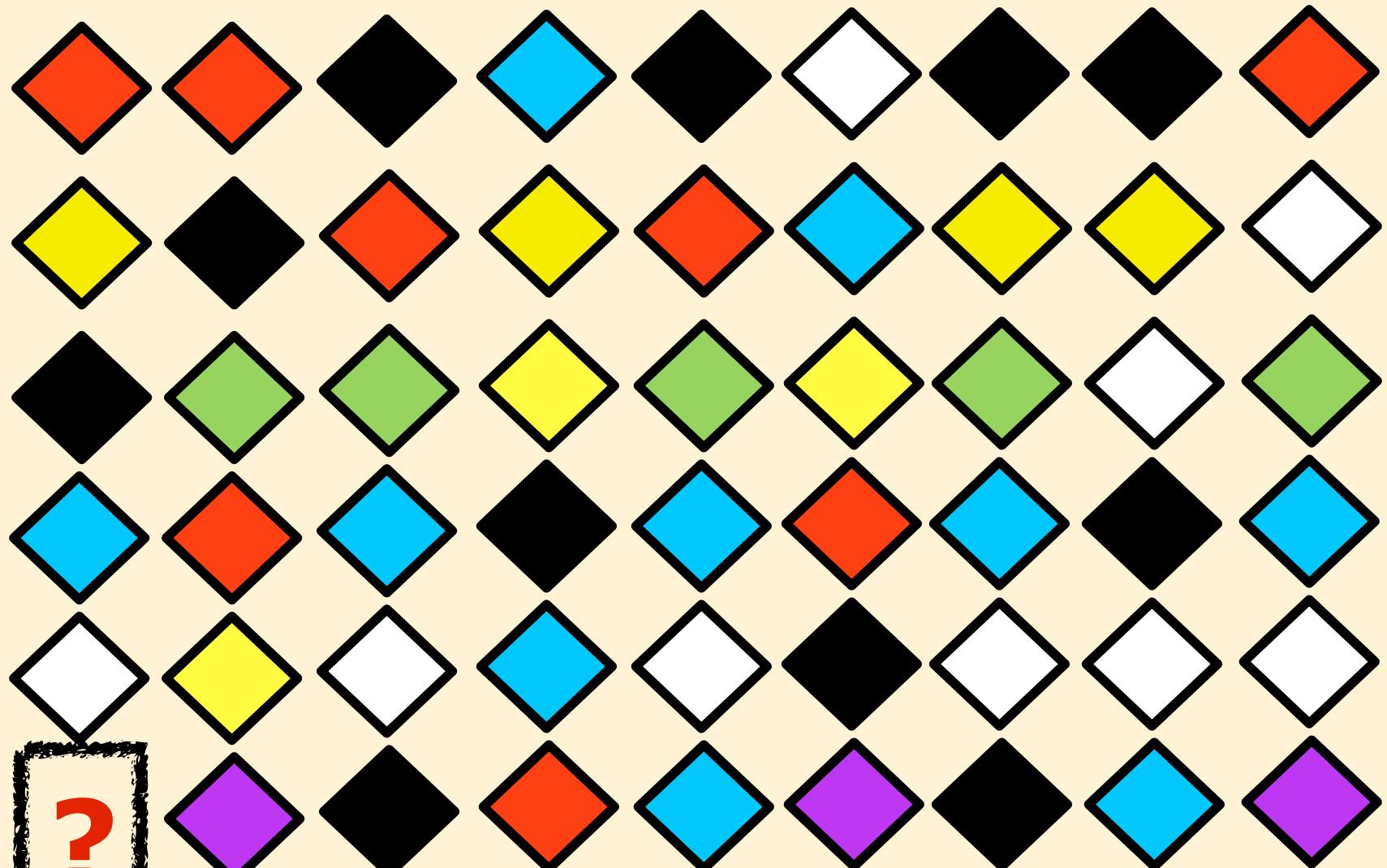
Continuous landscape

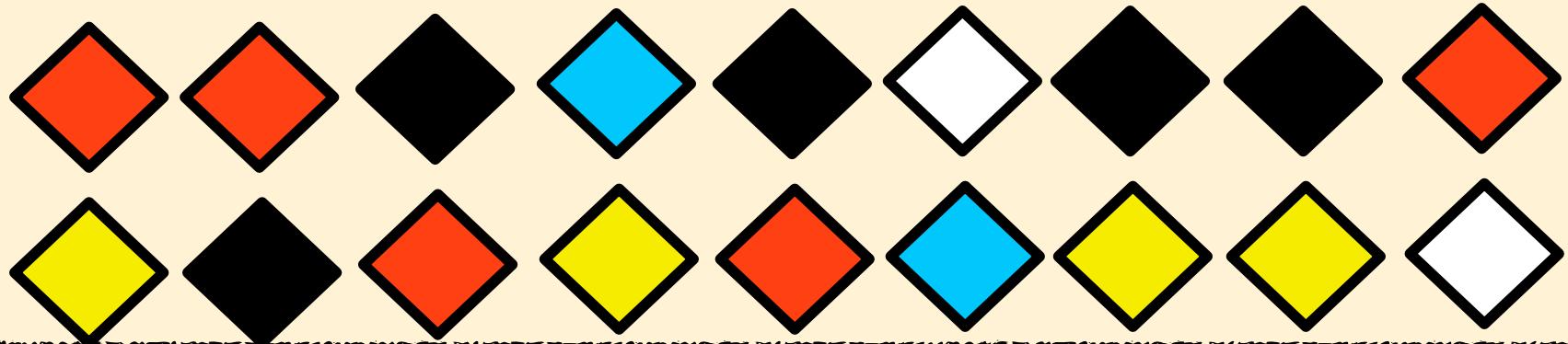
# **Compensando as extinções**

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

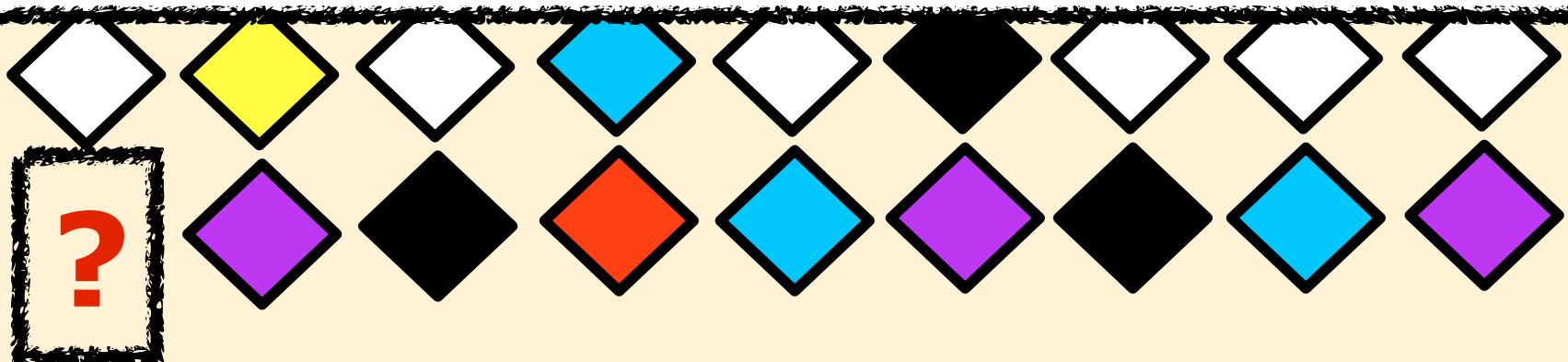
## **Compensando as extinções**

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



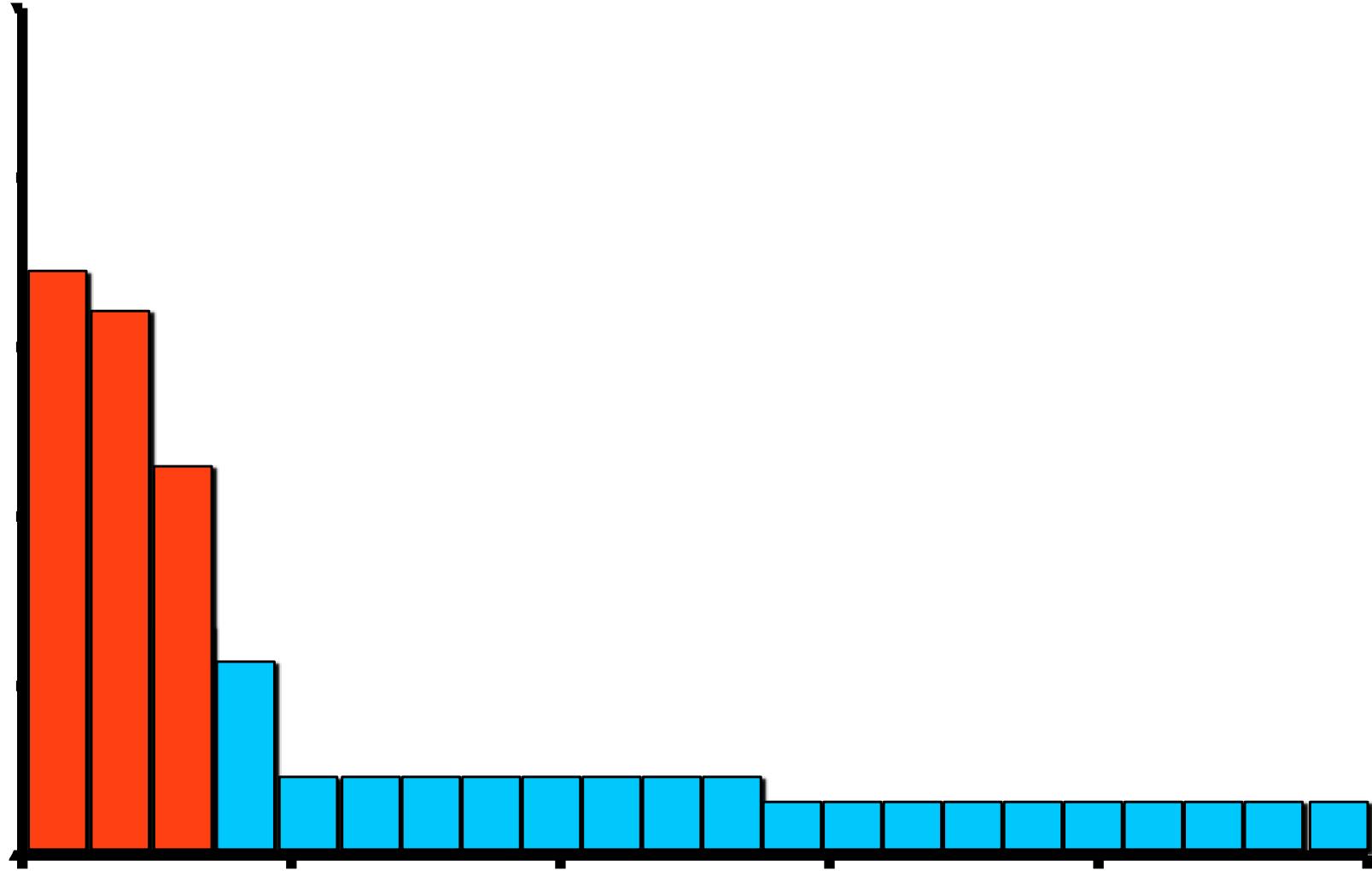
# **Padrões em comunidades**

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



Abundância relativa

*rank*



The background image is an aerial photograph of a lush, green forest covering a large island. In the lower right quadrant, there is a small, developed area with several white buildings and a cluster of boats docked at a pier. The surrounding water is a deep blue. The overall scene is one of natural beauty and environmental diversity.

Teoria Neutra prediz a distribuição de  
abundâncias em uma floresta diversa



Teoria Neutra prediz a distribuição de abundâncias em uma floresta diversa

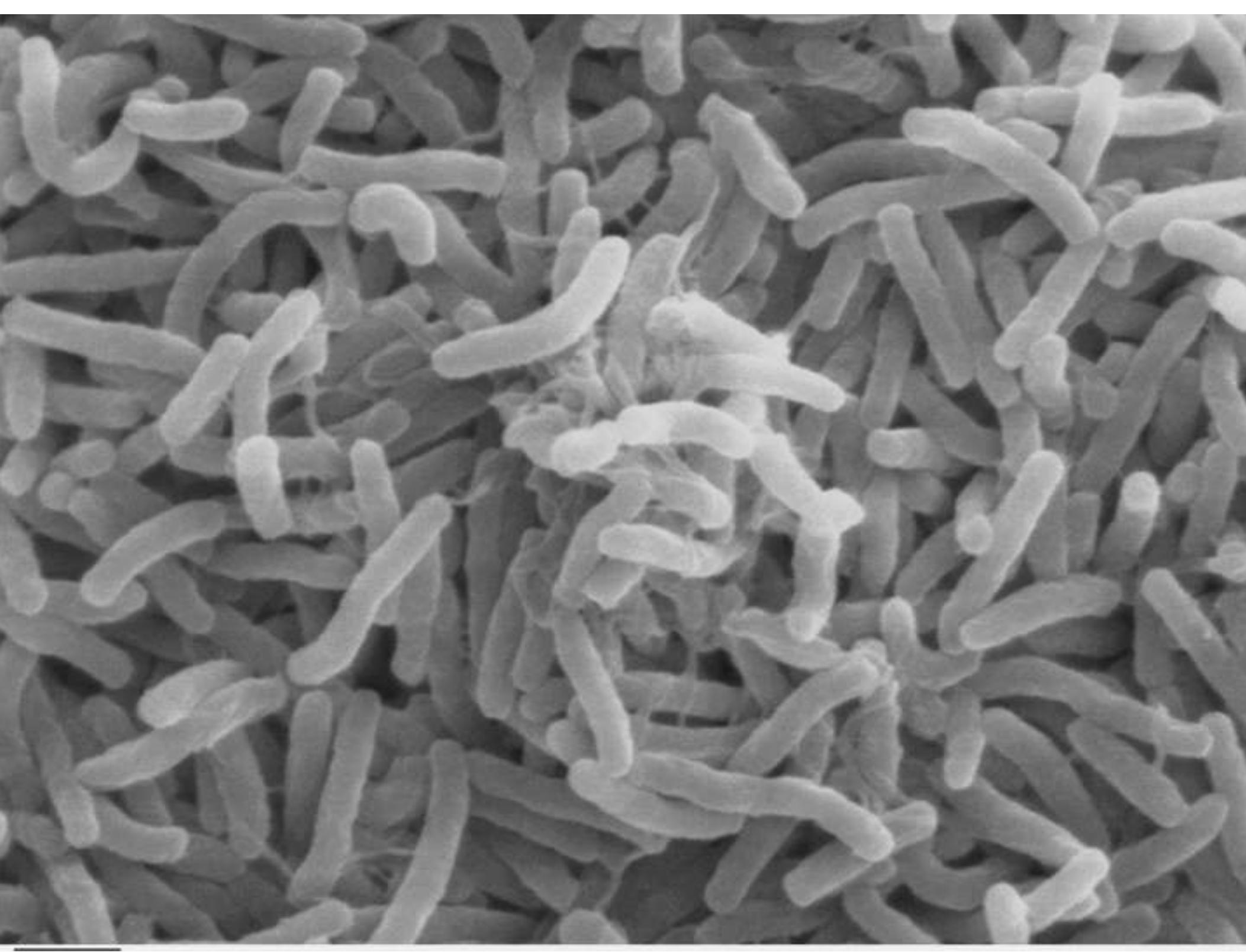


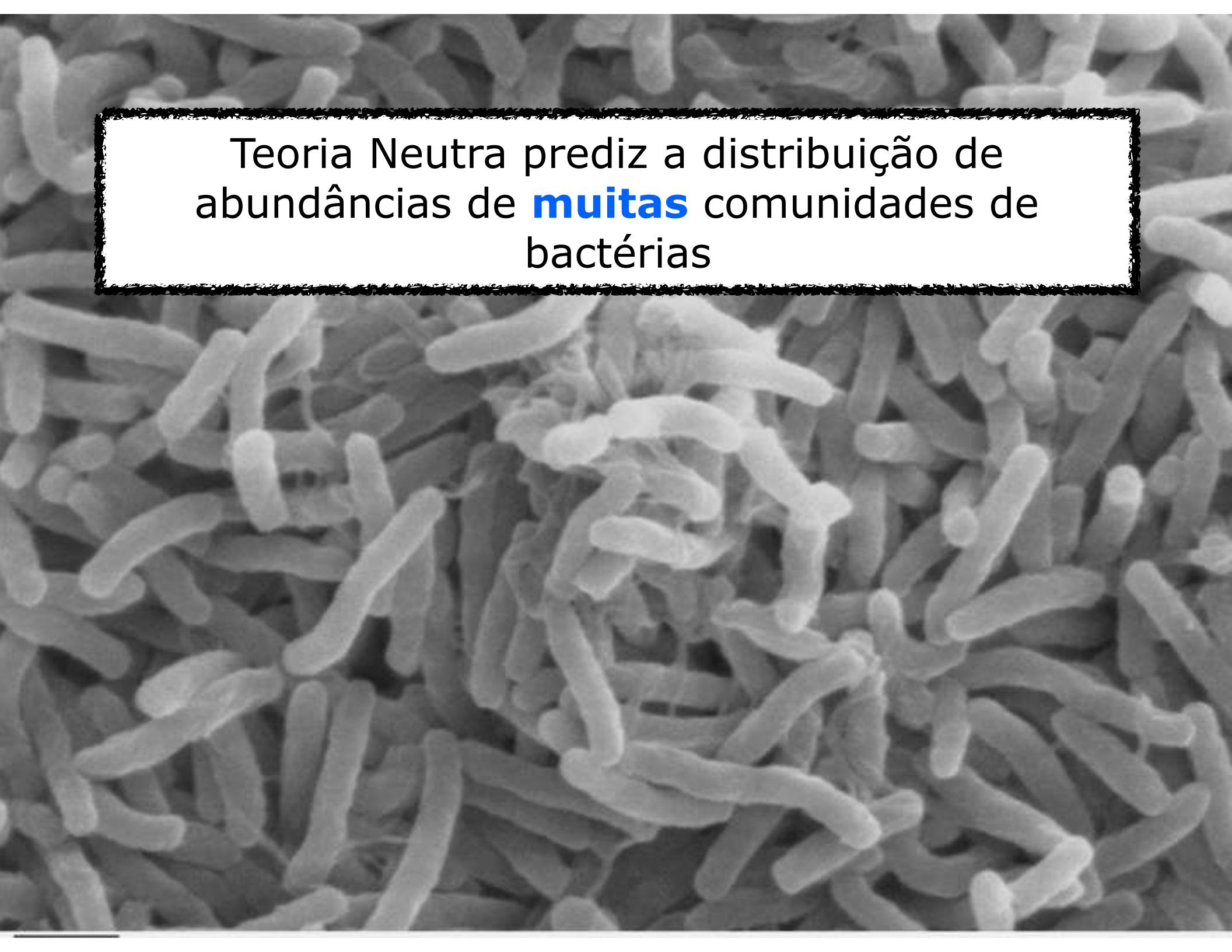
The background image is an aerial photograph of a lush, green, densely forested island. In the lower right quadrant, there is a small, sheltered harbor where several white boats are moored. The surrounding water is a deep blue. The overall scene conveys a sense of natural beauty and biodiversity.

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









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

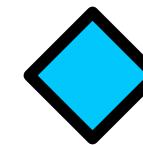
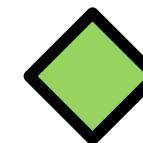
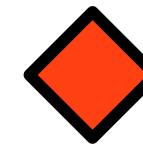
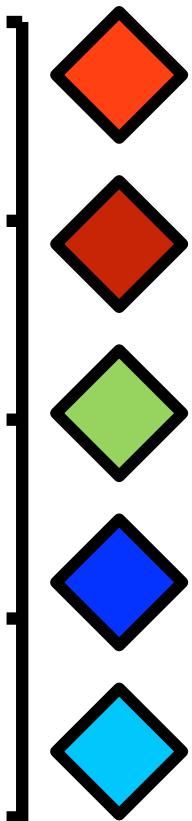


dimensão do nicho 1



# **Padrões em comunidades**

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

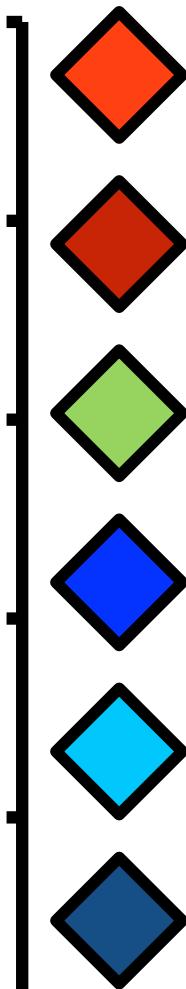


*regional*

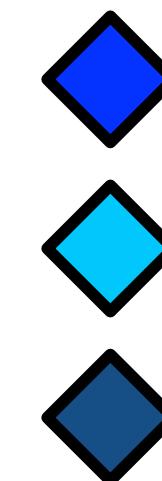
*local*

**A teoria neutra não prediz baixa similaridade**

**ou alta similaridade**



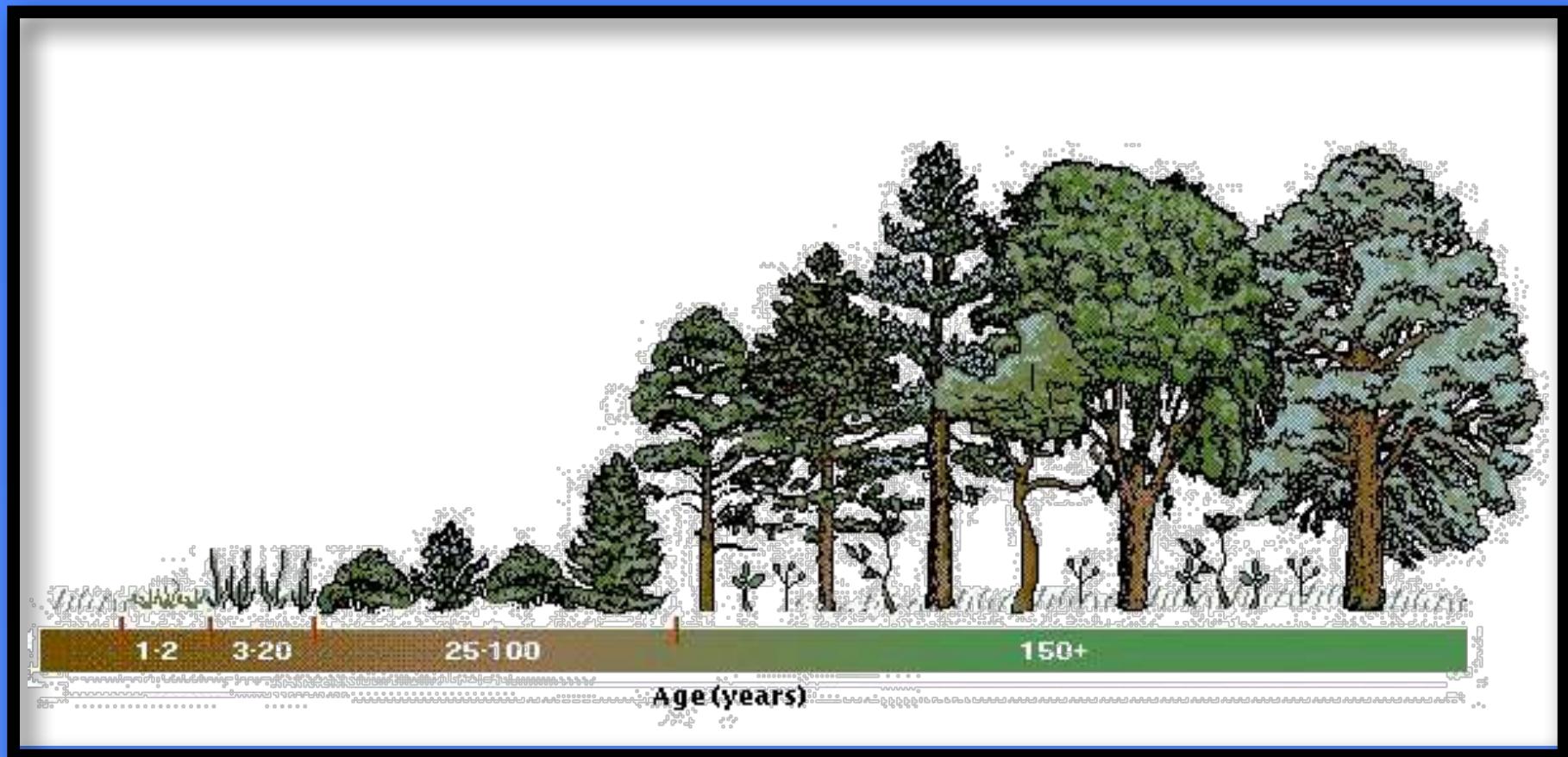
*regional*

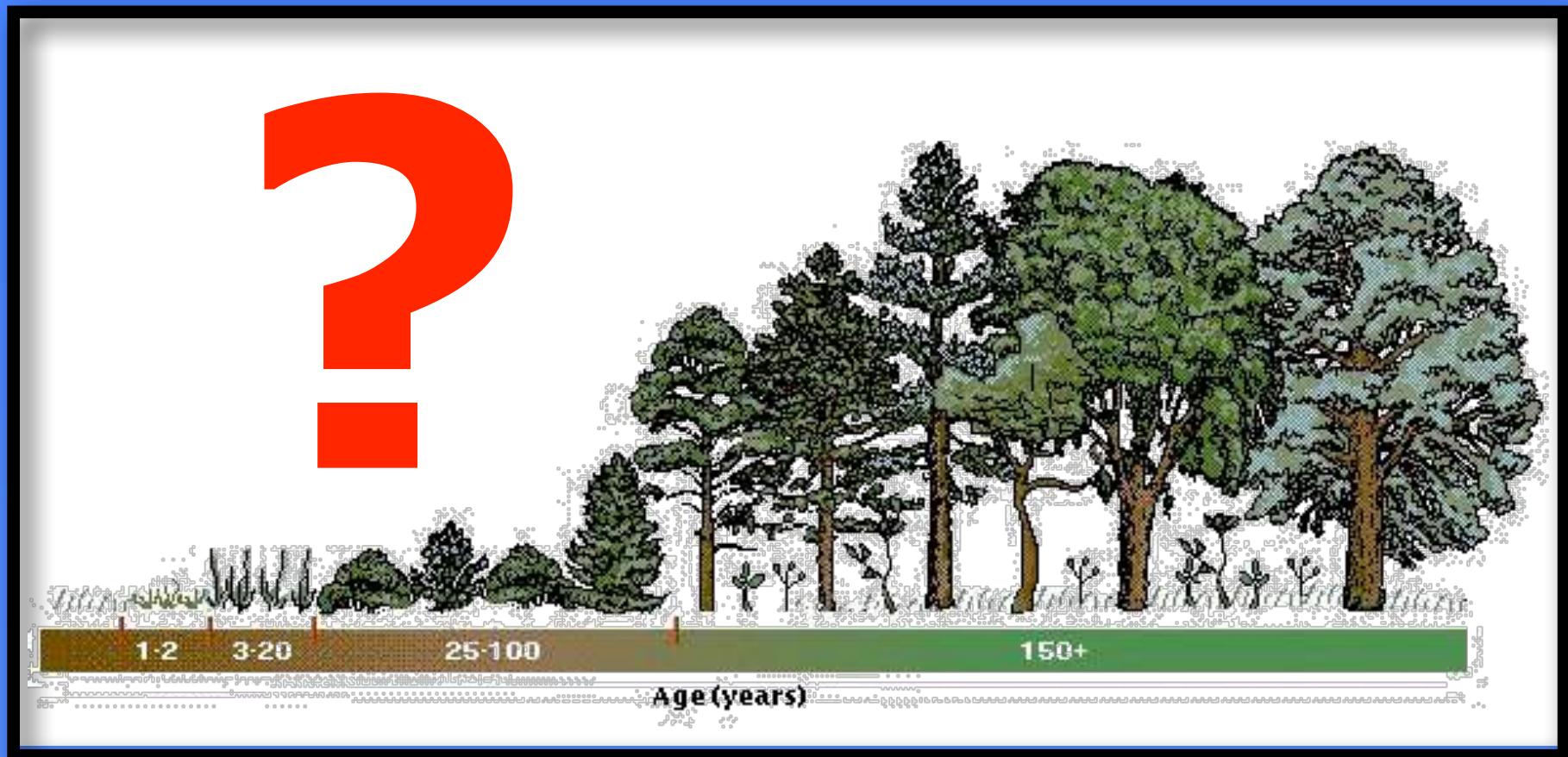


*local*

# **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 um 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

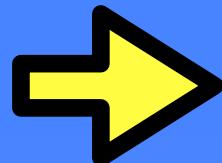


## Seleção?

# Competição



Seleção?



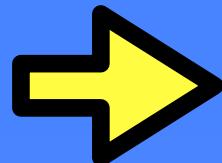
Sim

**Competição**

**Diferenciação de nicho**



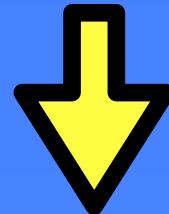
**Seleção?**



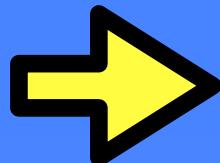
**Sim**

**Competição**

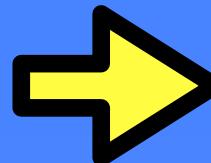
**Diferenciação de nicho**



**Seleção?**



**Sim**



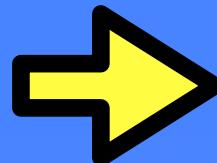
**Baixa co-ocorrência**

**Competição**

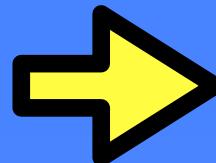
**Diferenciação de nicho**



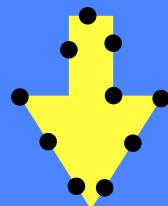
**Seleção?**



**Sim**



**Baixa co-ocorrência**



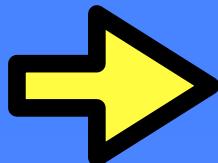
**Similaridade limitada**

**Competição**

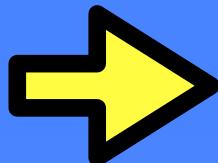
**Diferenciação de nicho**



**Seleção?**



**Sim**



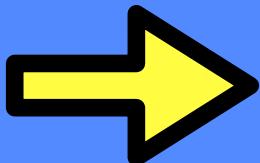
**Baixa co-ocorrência**



**Similaridade limitada**



**Não**

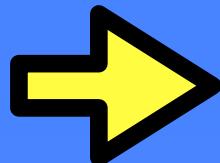


**Competição**

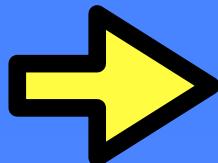
**Diferenciação de nicho**



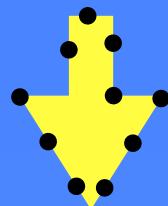
**Seleção?**



**Sim**



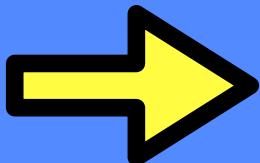
**Baixa co-ocorrência**



**Similaridade limitada**



**Não**



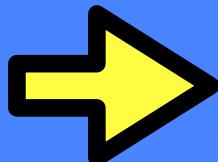
**Neutralidade**

**Competição**

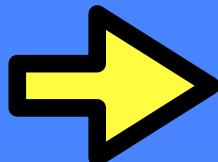
**Diferenciação de nicho**



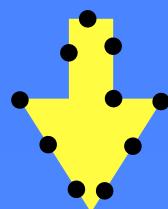
**Seleção?**



**Sim**



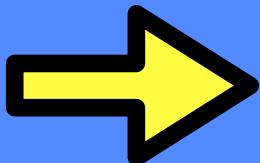
**Baixa co-ocorrência**



**Similaridade limitada**



**Não**



**Neutralidade**



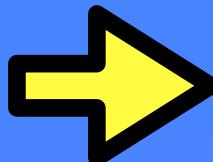
**Deriva**

## Competição

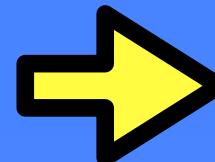
## Diferenciação de nicho



Seleção?



Sim



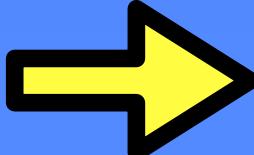
Baixa co-ocorrência



Similaridade limitada



Não

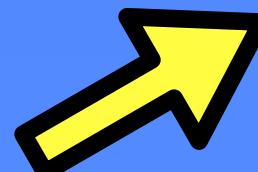


Neutralidade



Deriva

Dispersão



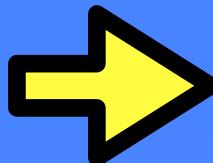
Especiação

## Competição

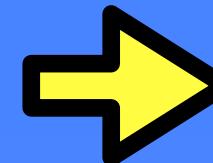
## Diferenciação de nicho



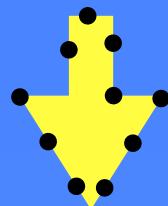
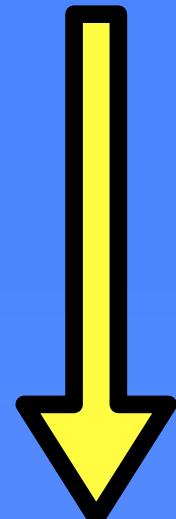
Seleção?



Sim



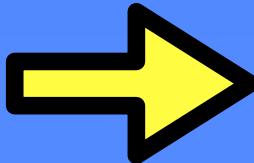
Baixa co-ocorrência



Similaridade limitada



Não



Neutralidade

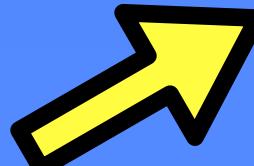


Deriva

Dispersão



SADs



Especiação

# 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.