

O conceito de adaptação, geralmente estudado na Biologia Evolutiva, e de exclusão competitiva, estudado na Ecologia, estão intimamente relacionados na Teoria da Evolução por Seleção Natural de Darwin (1859). Essa teoria enuncia que os organismos travam uma “batalha” por suas persistências nas populações, uma vez que os recursos necessários a todos, como alimento, espaço e parceiros reprodutivos, são limitados no ambiente. Os vencedores são aqueles que apresentam maior aptidão, ou seja, que possuem categorias ou valores de atributos que maximizam sua contribuição, em número de indivíduos, às próximas gerações (Darwin 1859). Os atributos relacionados às capacidades de reprodução e sobrevivência são os principais componentes da aptidão dos indivíduos, pois são eles que, em última instância, permitem que os indivíduos produzam um maior número de filhotes ou propágulos ao longo da vida. Caso esses atributos sejam herdáveis, a proporção de indivíduos com os valores ou categorias favoráveis dadas as condições ambientais tende a aumentar na população. O resultado deste processo de evolução por seleção natural, em que a aptidão da população que persiste aumenta progressivamente, é chamado de adaptação (RB). Considerando que, sob restrição de recursos, a competição entre os indivíduos é inevitável, a exclusão de indivíduos de uma população como resultado da competição intraespecífica atua como um dos principais mecanismos da adaptação (Gause, 1934; Hardin, 1960). Ainda, a competição entre indivíduos de espécies diferentes pode levar à extinção de populações inteiras de uma dada região (Gause, 1934). Os melhores competidores utilizam o recurso de forma mais rápida (Grime 1979), necessitam de menores quantidades do recurso para se manterem (Tilman 1982) ou dificultam o uso do recurso por outros competidores (Schoener 1983, Vance 1984)<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> O conceito de competidor superior apresentado, que inclui o caso de indivíduos que acessam o recurso de forma mais rápida que outros (Grime 1979), pode entrar em conflito com a ideia de habilidade competidora em oposição à colonizadora (Slatikin 1974, Hastings 1980, Tilman 1990), uma vez que, a partir da definição de Grime (1979), bons colonizadores poderiam ser considerados bons competidores quando a ocupação rápida do espaço for importante para a persistência na comunidade.

A quantidade finita de recursos no ambiente, por restringir a persistência nas populações a somente uma parcela dos indivíduos, limita os valores possíveis de taxas de natalidade e mortalidade das populações (Law, 1979). É possível supormos que quanto mais abundante for a prole de um indivíduo em relação à capacidade de suporte do ambiente, maior será a mortalidade da prole, assim como quanto menor o tamanho da prole, maior a chance de grande parte dela ter acesso aos recursos e sobreviver (Williams, 1966). Essa correlação ecológica entre as taxas vitais influencia a evolução dos atributos relacionados às capacidades de reprodução e sobrevivência, gerando correlações fisiológicas e filogenéticas entre elas<sup>2</sup> (Stearns 1989). Assim, podem ser formados *trade-offs* no nível do indivíduo, caracterizados por um custo na aptidão quando benefícios a um dos atributos ocorrem em detrimento de outro atributo (Stearns 1989). O conjunto de valores dos atributos (que influenciam a aptidão) que um indivíduo possui constitui sua estratégia de vida, que, de forma geral, pode ser de maior investimento relativo em reprodução em detrimento de sobrevivência ou o contrário (RB). Dentro da categoria de capacidade de sobrevivência, incluem-se diversos atributos, como presença de estruturas anatômicas de defesa contra predadores e de vias fisiológicas de interferência em competidores (RB) e uso mais eficiente de algum nutriente (RB). Da mesma forma, a maior produção de gametas femininos (RB) ou de estruturas reprodutivas de forma geral (RB) e o maior investimento em número de cópulas ou em parceiros sexuais (RB) são exemplos de atributos que conferem maior capacidade reprodutiva ao indivíduo. Assim, é comum que plantas que apresentam maior número de estruturas de defesa, por exemplo, produzam menor número de propágulos por evento reprodutivo e vice-versa (RB). Diferentes estratégias de vida apresentam aptidões distintas a depender do ambiente. De forma geral, a disponibilidade de recursos, as condições ambientais, a interação entre populações e a ocorrência de eventos estocásticos são os fatores que constituem ambientes favoráveis a algumas estratégias de vida e prejudiciais a outras.

A ocorrência de distúrbios altera a disponibilidade de recursos no ambiente, configurando um fator com potencial influência sobre a frequência das estratégias de vida em um dado local. O distúrbio pode ser definido como qualquer processo independente da

---

<sup>2</sup> Pode haver, ainda, correlações genéticas entre os atributos não advindas de correlações ecológicas. As correlações genéticas podem ocorrer quando há desequilíbrio de ligação ou efeitos pleiotrópicos negativos entre os genes ligados aos atributos (Stearns 1989).

densidade populacional que remove indivíduos de uma população, criando oportunidades para novos indivíduos se estabelecerem (Souza 1984). Mediado por alterações nas abundâncias populacionais e na disponibilidade de recurso, o distúrbio modifica o tipo e a intensidade das interações estabelecidas entre indivíduos, influenciando diretamente a taxa de crescimento das populações e, assim, a dinâmica ecológica da comunidade (Lytle 2001). Além do efeito direto de morte dos indivíduos, o distúrbio atua como fonte de heterogeneidade espacial e temporal, uma vez que pode apresentar diferentes intensidades, frequências e extensões (Souza 1984), compondo um dado regime. Em um ambiente, o mesmo regime de distúrbio pode ser previsível ou imprevisível a determinadas espécies dependendo do ciclo de vida e, conseqüentemente, da estratégia dos indivíduos (Lytle 2001), o que diversifica a intensidade da resposta evolutiva ao distúrbio encontrada em uma comunidade. Eventos de distúrbio muito intensos podem levar à extinção de populações inteiras e, assim, impossibilitar a adaptação das populações ao regime de distúrbio (Lytle 2001). Ainda, eventos raros, mesmo que alterem a abundância populacional e a disponibilidade de recursos do ambiente, podem não caracterizar uma pressão seletiva contínua e, assim, não provocar mudança na frequência relativa das estratégias nas populações a longo prazo (Lytle 2001). Dessa forma, diferentes regimes de distúrbio podem impactar em maior ou menor grau as dinâmicas ecológica e evolutiva das estratégias de vida. Enquanto a dinâmica ecológica refere-se à mudança na abundância das estratégias na comunidade, a dinâmica evolutiva é referente à mudança na frequência relativa das estratégias dentro das populações.

O efeito do distúrbio nas estratégias de vida tem sido estudado tanto na Biologia Evolutiva quanto na Ecologia, mas, dada a complexidade da interação entre as dinâmicas ecológica e evolutiva, o estudo se deu, em boa parte, isolado um do outro (RB). Sob o viés ecológico, o distúrbio é estudado principalmente enquanto um mecanismo que altera a abundância e a diversidade de espécies com diferentes estratégias de vida a partir da intensificação e do relaxamento das competições intra e interespecífica a que estão submetidos os indivíduos ou a partir de diferenças nas taxas vitais entre faixas etárias distintas da população (RB). A teoria da seleção  $r$  e  $K$ , desenvolvida por MacArthur e Wilson (1967) e Pianka (1970), tornou-se o paradigma da área ao relacionar a ocorrência de estratégias de vida a determinadas condições ambientais tendo como base a dinâmica de populações regulada por Lotka-Volterra (Reznick 2002). Ambientes com quedas populacionais frequentes causadas por distúrbio apresentariam recurso abundante e, conseqüentemente, favoreceriam

indivíduos capazes de se apropriar do recurso rapidamente, o que em geral está associado à produção de prole numerosa e ciclo de vida curto (Pianka 1970). Ambientes estáveis, por sua vez, apresentariam baixa disponibilidade e rotatividade de recurso, e a forte competição favoreceria indivíduos que investem no uso eficaz do recurso e na persistência na população, atributos associados à capacidade de sobrevivência (Pianka 1970). A partir desta relação entre distúrbio e estratégias de vida, foi elaborada a hipótese de que ambientes com intensidade e frequência intermediárias de distúrbio possibilitariam a coexistência das estratégias de maior investimento relativo em sobrevivência e maior investimento relativo em reprodução, gerando um pico de diversidade (Levin & Paine 1974; Connell 1978). Nesse caso, o distúrbio, ao disponibilizar recurso a novos indivíduos, interromperia o processo de exclusão competitiva em curso antes que aqueles com maior capacidade de sobrevivência, melhores competidores em ambientes estáveis, dominassem a comunidade, possibilitando que indivíduos com maior capacidade reprodutiva se estabelecessem (Connell 1978).

Entretanto, dados empíricos (Currie 2001, Hall 2012) e elaborações teóricas (Kondoh 2001, Miller 2011, Bohn 2014) encontraram formas que fogem ao padrão de pico de diversidade em níveis intermediários de distúrbio. A forma dessa relação pode variar entre não-monotônica, monotônica decrescente e monotônica crescente de acordo com, por exemplo, a produtividade do sistema (Kondoh 2001), a interação entre frequência e intensidade do distúrbio (Miller 2011, Hall 2012) ou a força relativa das seleções  $r$  e  $K$  (Bohn 2014). Além disso, foram identificados outros mecanismos que podem explicar cenários de coexistência de diversas naturezas, não apenas relacionados à ocorrência de distúrbios (Chesson 2000), capazes de gerar o mesmo padrão predito pela Hipótese do Distúrbio Intermediário (Sheil & Burslem 2003, Shea 2004, Roxburgh 2004), enfraquecendo a proposição do retardo da exclusão competitiva da estratégia  $K$  em detrimento da  $r$  como o mecanismo mantenedor da diversidade de estratégias das comunidades. Com isso, a teoria demográfica ganhou destaque no estudo de estratégias de vida dentro da Ecologia (Stearns 1992, Reznick 2002). Sob essa outra ótica, as estratégias de vida presentes nas comunidades não seriam resultado da influência do distúrbio na dinâmica denso-dependente das populações como se dá nos modelos  $r$  e  $K$ , mas da influência do distúrbio - como elevação na taxa de mortalidade - em fases de vida distintas dos indivíduos (Gadgil & Bossert 1970, Schaffer 1974, Michod 1979, Law 1979, Sasaki & Ellner 1995, Charlesworth 1980, Benton & Grant 1999). No geral, os modelos preveem o favorecimento de estratégias de vida de maior investimento relativo em

reprodução, incluindo início precoce da vida reprodutiva, quando há mortalidade elevada de adultos. Ao contrário, estratégias de vida de maior investimento em sobrevivência e maturação tardia seriam favorecidas quando a mortalidade é maior para indivíduos jovens da população (Charlesworth 1980). Nestes casos, o aumento da mortalidade média pode ser encarado como um efeito da ocorrência de distúrbios<sup>3</sup>. Diferentemente do que ocorreu sob o paradigma  $r$  e  $K$ , o estudo de estratégias de vida a partir de modelos demográficos perdeu o foco em coexistência e passou a ser pautado na relação entre condições ambientais e estratégias de vida ótimas, o que se aproxima dos estudos na Biologia Evolutiva.

Sob o viés evolutivo, o impacto do distúrbio é avaliado sobretudo enquanto pressão seletiva que, alterando a taxa de mortalidade, determina a estratégia de vida para a qual a população converge, a depender, por exemplo, da regularidade de sua ocorrência no ambiente (RB). De forma geral, os estudos em Biologia Evolutiva deram maior importância aos mecanismos que levam à seleção de uma ou mais estratégias em um dado tipo de ambiente em detrimento das características das estratégias ótimas em cada um (RB). Um dos primeiros modelos utilizados para estudar a evolução das estratégias de vida foi o de Williams (1966), que enfatiza o papel de custos e benefícios para os indivíduos na determinação da direção da seleção, mediada por um *trade-off* entre esforço reprodutivo atual e perspectivas futuras de sucesso reprodutivo (semelhante ao *trade-off* entre fecundidade e longevidade comum aos estudos em Ecologia). A influência do distúrbio na evolução das estratégias ganhou maior importância com Levins (1962, 1968), que avaliou o impacto do padrão espacial e temporal do ambiente na determinação da estratégia ótima, com foco na previsibilidade ou imprevisibilidade do padrão (i.e., sua regularidade, na escala dos indivíduos considerados no estudo). Neste contexto, a ocorrência de distúrbios, com variadas frequências, intensidades ou extensões, é um dos fatores que determina a previsibilidade do ambiente e, assim, a adaptação da população em direção à estratégia ótima, que apresenta maior aptidão naquele ambiente (RB). De forma semelhante, alguns estudos avaliaram o efeito da regularidade da

---

<sup>3</sup> Porém, há diferenças importantes entre o aumento na mortalidade média e o aumento na variância da mortalidade (Benton & Grant 1996, Fox 2013), e modelos demográficos que incluíram explicitamente flutuações na sobrevivência ou na fecundidade dos indivíduos podem levar a resultados diferentes (Reznick 2002). Enquanto estratégias de vida de maior investimento em reprodução foram favorecidas quando as flutuações ocorreram na população jovem, estratégias de vida de maior investimento em sobrevivência foram favorecidas quando houve variação na mortalidade adulta (Schaffer 1974, Benton & Grant 1999).

ocorrência de distúrbios e outros tipos de flutuações ambientais na evolução de estratégias de vida generalistas ou especialistas (RB). Estratégias de vida especialistas surgem quando não há flutuações ou quando essas ocorrem em uma frequência muito baixa, favorecendo indivíduos com maior aptidão somente no tipo de ambiente com que têm maior contato. Estratégias de vida generalistas, por sua vez, surgem quando as flutuações ocorrem em uma frequência que não torna vantajosa a adaptação a apenas um dos tipos de ambiente, favorecendo indivíduos com a maior aptidão média considerando todos os tipos de ambientes gerados nas flutuações (RB).

Uma abordagem diferente no estudo da evolução das estratégias de vida se dá a partir do critério de invasibilidade, em que a estratégia à qual a população converge é aquela que resiste à invasão por outras estratégias inicialmente raras (que surgem por mutação), denominada estratégia evolutivamente estável (EEE) (Maynard Smith 1972, Maynard Smith & Price 1973). Neste contexto, a aptidão da EEE não é dada em função do seu desempenho em um determinado tipo de ambiente (por exemplo, um ambiente estável ou um ambiente heterogêneo), uma vez que o estabelecimento da estratégia invasora não depende de sua aptidão quando predominante, mas de sua capacidade de aumentar em abundância na população de residentes (Waxman & Gravilets 2005). Dessa forma, a aptidão de uma estratégia é dependente da frequência das outras estratégias na população (Waxman & Gravilets 2005). Posteriormente, o conceito de EEE foi aplicado aos modelos demográficos que incluem variabilidade nas taxas de mortalidade e fecundidade - que pode ser entendida como efeito da ocorrência de distúrbios - e os resultados foram diferentes do que os encontrados no contexto usual da Ecologia: sem seleção dependente de frequência, a variabilidade nas taxas vitais levou à seleção de estratégias de vida de maior investimento em sobrevivência na grande maioria dos casos (Benton & Grant 1999); quando houve seleção dependente de frequência, por sua vez, a interação entre variabilidade nas taxas vitais e denso-dependência levou à seleção de estratégias de maior investimento na capacidade mais afetada pela denso-dependência e pela variabilidade (i.e., estratégias de maior investimento em sobrevivência são favorecidas quando a variabilidade e a denso-dependência são maiores em relação à taxa de mortalidade e estratégias de maior investimento em fecundidade são favorecidas quando a variabilidade e a denso-dependência são maiores em relação à taxa de natalidade).

Mais tarde, foi desenvolvida um tipo de dinâmica dependente de frequência mais abrangente do que a apresentada em torno do conceito de EEE (Metz 1992, 1998), que

permitiu a diferenciação entre estratégias evolutivamente estáveis e estratégias não-estáveis mas ainda assim estacionárias, ou seja, que podem emergir a partir da dinâmica intrínseca das populações. Mais especificamente, a dinâmica de adaptação dependente de frequência poderia levar a quatro tipos de estratégias estacionárias: (1) as localmente estáveis (análogas às EEE, que não conseguem ser invadidas), (2) as que tem capacidade de invadir outras estratégias, (3) as convergentes (que podem não apresentar estabilidade local mas apresentam estabilidade em uma escala maior) e (4) as que formam um grupo que têm capacidade para se invadir mutuamente (Waxman & Gravilets 2005). Essa ramificação, chamada de *Adaptive Dynamics* (Abrams 2005), se aproximou dos estudos ecológicos ao ter como um de seus objetivos principais a compreensão de mecanismos que levam à predominância de estratégias do quarto tipo e que, assim, permitem a coexistência de diferentes estratégias (Waxman & Gravilets 2005), ampliando as possibilidades de surgimento de polimorfismos verificadas ou hipotetizadas em estudos prévios (RB). Além disso, assim como a Genética Quantitativa (RB), estudos em *Adaptive Dynamics* tratam da evolução de caracteres fenotípicos contínuos (Waxman & Gravilets 2005), o que facilita o paralelo com estudos em Ecologia.

De forma geral, é possível diagnosticarmos que estudos clássicos em Ecologia analisam o efeito do distúrbio em um contexto de comunidades, em que a interação entre as diferentes espécies e a *exclusão competitiva* de parte delas é importante na determinação das estratégias de vida que persistem, enquanto na Biologia Evolutiva o efeito do distúrbio é estudado em um contexto de populações, em que a *adaptação* das espécies resulta na estratégia de vida predominante. Entretanto, estudar a dinâmica ecológica de espécies sem considerar prováveis mudanças adaptativas em suas estratégias de vida, assim como estudar a evolução da estratégia de vida de espécies inseridas apenas no mais simples dos contextos ecológicos pode levar a predições pouco acuradas (Abrams, 2005). Por exemplo, quando as dinâmicas ecológicas são de longo prazo e dependem de atributos ligados à interação entre duas espécies, podemos avaliar erroneamente qual tipo de interação as espécies devem estabelecer se não levarmos em conta que a evolução do atributo em uma delas pode exercer pressão seletiva sobre o atributo da outra (Thompson 2005, Fussman 2007). Ainda, interações como a **competição podem levar à convergência** ou à divergência de estratégias de vida, implicando dinâmicas evolutivas em que a seleção apresenta importância relativa distinta e que, assim, podem resultar na predominância de estratégias diferentes entre comunidades (MacArthur &

Levins 1967, Bonsall 2004, Scheffer & van Ness 2006, Holt 2006). Outro exemplo são os estudos sobre consequências da invasão de espécies, que, por frequentemente considerarem apenas a dinâmica ecológica, ora preveem a exclusão da invasora (em função de condições ambientais diferentes) (RB) ora de espécies da comunidade com estratégias de vida semelhantes à da invasora (em função da sobreposição de nicho) (RB), sem considerar que tanto as invasoras quanto as residentes podem se adaptar ao novo ambiente (Grant 1972, Stuart, 2014). Além disso, é comum que a aptidão de uma estratégia de vida dependa da sua frequência relativa na população (Maynard Smith & Price 1973). Isso ocorre, por exemplo, quando a competição sobre um indivíduo for resultado não só do número de competidores com quem ele interage, mas também da estratégia dos competidores (Kisdi 1999). Inclusive, a estratégia de vida identificada como a de maior aptidão pode ser diferente quando levamos em conta ou não a frequência das estratégias de vida na população (Kokko 2007).

Ainda que o número de estudos que unam aspectos ecológicos com evolutivos tenha aumentado sob diversas abordagens (construção de nicho: Laland et al. 1999 e Odling-Smee et al. 2003; genética de comunidades: Bailey et al. 2006; Whitham et al. 2006; meta-comunidades em evolução: Urban & Skelly 2006; mosaico geográfico da coevolução: Thompson 2005, filogenética comparative e filogenética de comunidades: revisadas em Weber 2017) – revisadas por Johnson & Stinchcombe (2007) e Urban et al. (2008), o estudo do impacto do distúrbio na dinâmica das estratégias de vida não é expressivo (ou não ocorre) em nenhuma das abordagens. Neste trabalho, utilizamos um modelo baseado em indivíduo para criar cenários em que os processos de adaptação e exclusão competitiva de espécies possam ocorrer, tanto conjunta quanto isoladamente, a fim de entender como o distúrbio determina as estratégias de vida presentes em comunidades sob dinâmicas ecológicas, evolutivas e eco-evolutivas. No modelo, as estratégias de vida são atributos herdáveis definidos por um *trade-off* entre longevidade e fecundidade. A adaptação é possível quando há variação intraespecífica em relação às estratégias de vida, que surgem em uma população por meio de mutação, e a exclusão competitiva de populações pode ocorrer quando há competição entre indivíduos de espécies distintas pelo recurso comum. Ainda que estudar a ocorrência de distúrbio seja de grande interesse nos dias atuais (Turner 2010), há inconsistências e conflitos entre resultados advindos da Ecologia e da Biologia Evolutiva quanto ao impacto do distúrbio na dinâmica e na estrutura de populações e comunidades. [FAZER ÚLTIMA FRASE DIZENDO QUE É IMPORTANTE ESTUDAR AS COISAS JUNTAS E REFORÇANDO O OBJETIVO].