

O conceito de adaptação, geralmente estudado na Biologia Evolutiva, e de exclusão competitiva, estudado na Ecologia, estão intimamente relacionados na teoria unificadora das Ciências Biológicas. A Teoria da Evolução por Seleção Natural (1859) 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. Os atributos relacionados às capacidades de reprodução e sobrevivência são os componentes da aptidão dos indivíduos, pois são eles que, em última instância, permitem que os indivíduos produzam um maior número de descendentes ao longo da vida. Caso esses atributos sejam herdáveis, a proporção de indivíduos com caracteres 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. 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 eficiente ou 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)¹.

A quantidade finita de recursos no ambiente, por restringir a persistência na população a somente uma parcela dos indivíduos, limita os valores das taxas de natalidade e mortalidade da população (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 sua mortalidade, assim como quanto menor o tamanho da prole, maior a chance de grande parte dela ter acesso aos recursos e sobreviver

¹ 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 competitiva em oposição à colonizadora (Slatikin 1974, Hastings 1980, Tilman 1990), uma vez que bons colonizadores podem ser considerados bons competidores quando a ocupação rápida do espaço é importante para a persistência na comunidade.

(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 eles² (Stearns 1989). Dessa forma, formam-se *trade-offs*, que podem ser percebidos quando mudanças em fatores ambientais que privilegiam um dos componentes da aptidão do indivíduo geram prejuízo ao outro (Stearns 1989). De forma geral, os fatores estão relacionados à disponibilidade de recursos, às condições ambientais, à interação entre populações e à ocorrência de eventos estocásticos, que, em conjunto, 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 densidade que remove indivíduos de uma população ou comunidade, criando oportunidades para novos indivíduos se estabelecerem (Souza 1984). 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). Ainda, em um dado ambiente, o mesmo regime de distúrbio pode ser previsível ou imprevisível a determinadas espécies a depender de seus tempos de vida (e, consequentemente, de suas estratégias) (Lytle 2001), o que diversifica a resposta ao distúrbio e altera seu real impacto na comunidade. Tanto os efeitos diretos quanto os indiretos, mediados por alterações nos recursos e nas abundâncias populacionais, modificam o tipo e a intensidade das interações estabelecidas entre indivíduos, influenciando as dinâmicas ecológica e evolutiva das populações (Lytle 2001). De fato, o efeito do distúrbio nas estratégias de vida tem sido estudado nas duas áreas que se encontram na teoria de Darwin, a Biologia Evolutiva e a Ecologia [VOU MUDAR ESTE PARÁGRAFO PQ ELE TÁ UM LIXO].

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 ou do relaxamento da força das competições intra e interespecífica a que estão submetidos os indivíduos (RB). A teoria da seleção *r* e *K*, desenvolvida por MacArthur e Wilson (1967) e Pianka (1970) quando o estudo das estratégias de vida era ainda incipiente, 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, consequentemente, favoreceriam indivíduos capazes de se apropriar do recurso rapidamente, o que

² 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).

em geral está associado à produção de prole numerosa (Pianka 1970). Neste tipo de ambiente, as populações estariam, em média, em baixa densidade e seriam pouco limitadas por competição. Ambientes estáveis, por sua vez, apresentariam baixa disponibilidade e rotatividade de recurso e, sendo assim, favoreceriam indivíduos que investem mais em persistência na população, associada à capacidade de sobrevivência (Pianka 1970). Em ambientes com essas características, as populações estariam em alta densidade durante a maior parte do tempo e, dessa forma, seriam fortemente limitadas pela competição. Assim, enquanto no primeiro cenário as populações teriam suas taxas de crescimento maximizadas (referência ao parâmetro r da Lotka-Volterra) no segundo cenário as populações teriam maiores capacidades de suporte (referência ao parâmetro K da Lotka-Volterra).

A partir da relação entre distúrbio e estratégias de vida elaborada na teoria r e K e da pervasividade de *trade-offs* entre diferentes componentes da aptidão (Kisdi 2006), 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 (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. Este processo, portanto, possibilitaria que indivíduos com maior capacidade reprodutiva se estabeleçam (Connell 1978). O pico de diversidade em níveis intermediários de distúrbio, determinado pela presença de ambas as estratégias, foi tratado como o padrão esperado para diferentes comunidades (Wilson 1990). Entretanto, dados empíricos (Currie 2001, Hall 2012) e elaborações teóricas (Kondoh 2001, Miller 2011, Bohn 2014) encontraram outras relações possíveis entre distúrbio e diversidade de estratégias de vida. 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 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 um mecanismo mantenedor da diversidade de comunidades.

A teoria de seleção r e K deu lugar à teoria demográfica como referência no estudo de estratégias de vida dentro da Ecologia (Stearns 1992). Sob essa outra ótica, a diversidade de estratégias de vida não seria 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 (Reznick 2002). Assim, os modelos baseados na teoria demográfica têm como premissa a estruturação de populações em diferentes faixas etárias (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 pode ser encarado como um efeito da ocorrência de distúrbios. 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 de dos indivíduos levaram a resultados diferentes em alguns casos (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). Diferentemente que o 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 e variações ambientais e as estratégias de vida favorecidas, o que remete ao contexto evolutivo.

Sob o viés evolutivo, o impacto do distúrbio é avaliado sobretudo enquanto pressão seletiva que, alterando a capacidade de suporte do ambiente, determina a estratégia de vida ótima para a qual a população converge (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 no direcionamento da força de seleção, mediados por um *trade-off* entre esforço reprodutivo atual e perspectivas futuras de sucesso reprodutivo. A influência do distúrbio na evolução das estratégias ganhou mais importância com Levins (1962, 1968), que avalia 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 (RB). [ANTES DE FALAR SOBRE O WILLIAMS, FALAR SOBRE DOBZHANSKI 1950].

Uma abordagem diferente no estudo da dinâmica adaptativa das estratégias de vida se dá a partir do critério de invasibilidade, em que a estratégia à qual a população tende a convergir é aquela que resiste à invasão por outras estratégias inicialmente raras (que podem surgir por mutação, por exemplo), denominada estratégia evolutivamente estável (Maynard Smith 1972, Maynard Smith &

Price 1973). Neste contexto, a EEE não é necessariamente a estratégia ótima em determinado ambiente, porque o estabelecimento da estratégia invasora depende, além de sua aptidão, de sua capacidade de aumentar em abundância na população de residentes (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 da Ecologia: a estocasticidade nas taxas vitais leva à seleção de estratégias de vida de maior investimento em sobrevivência na grande maioria dos casos (Benton & Grant 1999). Mais tarde, um tipo de dinâmica adaptativa dependente de frequência mais abrangente do que a apresentada em torno do conceito de EEE foi desenvolvida [CONTINUAR: FALAR DE AD].

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 previsões 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 das estratégias de vida de espécies distintas, implicando dinâmicas evolutivas em que a seleção apresenta importâncias relativas diferentes e, assim, . As diferentes dinâmicas, por sua vez, podem regular a abundância relativa das estratégias de vida de maneira distinta, e resultar na predominância de diferentes estratégias de vida nas populações (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, no lugar de ser constante, 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 (RB exemplo do livro cap 14).

Ainda que o número de estudos que unam aspectos ecológicos com evolutivos tem aumentado, sob diversas abordagens (RB das diferentes áreas, olhar no Post 2009), contextos multiespecíficos são raros, e a maioria dos casos que inclui interação interespecífica é entre somente duas populações (RB). Além disso, e principalmente, 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 ecológica e evolutiva. No modelo, as estratégias de vida são atributos herdáveis definidos por um *trade-off* entre longevidade (tempo de vida) e fecundidade (investimento em gametas femininos). 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 comum³. [FALAR: O modelo utilizado contém apenas o necessário.]. Ainda que estudar a ocorrência de distúrbio seja de grande interesse nos dias atuais (Turner 2010), ele não está inserido de forma consistente em nenhum corpo teórico. É possível que a dificuldade de inserir o distúrbio como um dos mecanismos responsáveis pela estrutura e dinâmica de populações e comunidades seja consequência da diversidade e do conflito entre resultados advindos da Ecologia e da Biologia Evolutiva. Dessa forma, uma saída possível é integrar essas duas áreas no estudo do distúrbio, pois apenas quando o distúrbio estiver bem inserido em algum corpo teórico é que poderemos ter poder preditivo quanto a seus efeitos [MUDAR ESSA FRASE].

³ Em função da estocasticidade associada ao nascimento e à morte dos indivíduos, ocorre deriva em todos os cenários criados, que faz com que os tamanhos populacionais e as frequências de estratégias nas populações flutuem, ao menos em parte, de forma aleatória. [RETIRAR ISSO DAQUI E FALAR MAIS DISSO NO MM]