

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 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 (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>.

A quantidade finita de recursos no ambiente, por restringir a persistência nas populações a somente uma parcela dos indivíduos, limita os valores das 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

Comment [LNMGI]: E crescimento? (Alê)

<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.

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). A estratégia de vida de um indivíduo é composta pelo conjunto de valores de atributos que influenciam a aptidão que ele possui (RB). **AQUI, DAR EXEMPLOS DE ESTRATÉGIAS DE VIDA**. Diferentes estratégias de vida podem ser mais ou menos aptas a persistir em determinado ambiente. De forma geral, fatores relacionados à disponibilidade de recursos, às condições ambientais, à interação entre populações e à ocorrência de eventos estocásticos 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). Mediado por alterações na disponibilidade de recurso e nas abundâncias populacionais, o distúrbio modifica o tipo e a intensidade das interações estabelecidas entre indivíduos, influenciando diretamente o crescimento das populações e, assim, a dinâmica ecológica da comunidade (Lytle 2001). **DETALHAR MAIS O EFEITO ECOLÓGICO?**. Ainda, em um dado ambiente, o mesmo regime de distúrbio pode ser previsível ou imprevisível a determinadas espécies dependendo do ciclo de vida e, consequentemente, 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. Ainda, eventos intensos mas raros, mesmo que alterem brutalmente a abundância 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, a ocorrência de distúrbios impacta as dinâmicas ecológica e evolutiva das populações e comunidades, e diferentes regimes podem causar maior ou menor impacto em uma ou outra dinâmica. O efeito do distúrbio nas estratégias de vida tem sido estudado tanto na Biologia

---

<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).

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 da competição 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, consequentemente, 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 entre os extremos de distúrbio (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 em níveis intermediários para a relação 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 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 as condições ambientais e as 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 da regularidade de sua ocorrência no ambiente (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, semelhante ao *trade-off* entre fecundidade e longevidade comum aos estudos em Ecologia. 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, que apresenta maior aptidão naquele ambiente (RB).

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

<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).

**Comment [AO2]:** Podeia chamar de “variante” ou “O desenvolvimento da abordagem da dinâmica adaptativa”. De qualquer forma poderia dar uma ideia do que foi relaxado em termos de premissas... ou algo assim.

que resiste à invasão por outras estratégias inicialmente raras (que podem surgir por mutação, por exemplo), denominada estratégia evolutivamente estável (EEE) (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 não de sua aptidão quando predominante, mas de sua capacidade de aumentar em abundância na população de residentes (Waxman & Gravilets 2005). Mais tarde, um tipo de dinâmica adaptativa dependente de frequência mais abrangente do que a apresentada em torno do conceito de EEE foi desenvolvida (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. Essa ramificação, chamada de *Adaptive Dynamics* (Abrams 2005), se aproximou dos estudos ecológicos ao ter como um de seus objetivos a compreensão de mecanismos que podem levar à coexistência de diferentes estratégias (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 variabilidade nas taxas vitais leva à seleção de estratégias de vida de maior investimento em sobrevivência na grande maioria dos casos (Benton & Grant 1999). **EXPLICAR MAIS.**

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

**Comment [AO3]:** Gosto quando tem um nome assim marcante. Cuidado apenas porque você havia utilizado acima “dinâmica adaptativa” com um termo mais geral, pelo que eu estava entendendo. Acho que seria interessante deixar bem assinalado os marcos teóricos nessa sua narrativa. Será que um esquema com esses marcos e suas características não seria interessante? Eu adoraria ver essa narrativa sintetizada em um esquema que diferenciassse processos ecológicos, evolutivos e eco-evolutivos... De qualquer forma, se definir fortemente no texto eles com nomes marcantes ou apenas com abreviações que grudem, já tá valendo.

**Comment [AO4]:** Aqui me parece a ponte. Fiquei me perguntando com a teoria de jogos e EEE se ligavam ao “modelos demográficos”. Eu inverteria, falaria primeiro da inclusão do EEE, seguido de sua definição e na modificação que ocasionou.

**Comment [AO5]:** Competição não leva a limitação da similaridade de estratégias?? Acho que o que leva a uma maior similaridade é a pressão de fatores abióticos ambientais, restringindo as estratégias viáveis... Ambos processos de nicho, mas não entendo competição levando à convergência.. você está falando de mímicos Mullerianos/Batesianos?

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 (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) – 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 Q EU É IMPORTANTE ESTUDAR AS COISAS JUNTAS!**