# INTRODUÇÃO GERAL

Para entender quais são os fatores que determinam as estratégias de vida presentes em populações e comunidades, devemos unificar o estudo que usualmente é separado entre Ecologia e Biologia Evolutiva. A segregação entre as disciplinas facilitou a compreensão do funcionamento dos mecanismos que promovem as mudanças nas frequências das estratégias em populações ao longo do tempo e a diversidade e coexistência de estratégias em comunidades. Entretanto, desconsiderar a influência que os processos exercem uns sobre os outros dificulta o entendimento dos padrões resultantes de distribuição de frequências das estratégias de vida. Antes de unificarmos, porém, é preciso esclarecer o conceito dos principais processos que dirigem as dinâmicas ecológica e evolutiva, que atuam de forma conjunta na natureza.

* Adaptação
* Deriva genética
* Exclusão competitiva
* Deriva ecológica

[Parágrafo de conclusão com tentativas de estudar as coisas juntas e lacunas ?]

# 3 INTRODUÇÃO

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 características 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 exclusão de populações inteiras de uma dada região (RB). Os melhores competidores utilizam o recurso de forma mais eficiente ou mais rápida (RB), utilizam uma porção maior dos recursos disponíveis (RB) ou dificultam o uso do recurso por outros competidores (RB).

A quantidade finita de recursos no ambiente não apenas restringe a persistência na população a somente uma parcela dos indivíduos, mas também 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 (Smith, 1954; 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 eles[[1]](#footnote-1) (RB). Dessa forma, emergem *trade-offs*, que podem ser percebidos quando mudanças em fatores ambientais que privilegiam um dos componentes da aptidão do indivíduo geram prejuízo ao outro (RB). 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.

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. A ocorrência de distúrbio, que pode ser definido como qualquer processo independente da densidade que remove indivíduos de uma população ou comunidade (RB – olhar projeto FAPESP), altera a disponibilidade de recursos e a interação entre indivíduos, configurando um fator ambiental com potencial influência sobre a frequência das estratégias de vida em populações. Sob o viés ecológico, o distúrbio é estudado principalmente enquanto um mecanismo que pode promover a coexistência de espécies com diferentes estratégias de vida A PARTIR DE UM “AFROUXAMENTO” NA INTERAÇÃO DE COMPETIÇÃO, mantendo a diversidade do sistema elevada (RB). [AQUI, DETALHAR ESTUDOS, CITANDO-OS: r e K, IDH, Chesson]. 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). [AQUI, DETALHAR ESTUDOS, CITANDO-OS]. Assim, enquanto na Ecologia estudamos 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, na Biologia Evolutiva o efeito do distúrbio é estudado em um contexto de populações, em que a *adaptação* das espécies ao ambiente determina a estratégia de vida predominante.

[PARA ESTE PARÁGRAFO, LER ARTIGOS CITADOS POR ABRAMS 2005]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 (RB: algum exemplo de coevolução.. acho que rola citar o Mosaico Geográfico). 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 e a deriva apresentam importâncias relativas diferentes (CHARACTER DISPLACEMENT – Grant 1972?, Macarthur & Levins 1967, RB Grupos emergentes). 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 (Stuart, 2014, OUTROS DE CHARACTER DISPLACEMENT?). Além disso, é comum que a aptidão de uma estratégia de vida, no lugar de ser constante, dependa da sua frequência relativa na população (RB). 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 (RB Adaptative Dynamics; 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). Assim, para avaliarmos o real efeito do distúrbio nas estratégias de vida presentes em uma comunidade, devemos integrar as abordagens ecológica e evolutiva.

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 comum[[2]](#footnote-2). O modelo utilizado contém apenas o necessário.

#1: Os conceitos de adaptação e exclusão competitiva (ligados na Teoria da Evolução por Seleção Natural)

#2: *Trade*-*off*, estratégia de vida

#3: Distúrbio e estratégia de vida: Eco x Evo

#4: Importância de se estudar Eco e Evo juntas

#5: Lacuna (tentativas já feitas e o que falta nessas tentativas) – em vez disso, mencionar esses estudos no parágrafo de importância de se estudar eco e evo juntas. Até pq eles não falam sobre distúrbio, mas não dá pra falar q eles não unem eco e evo (inclusive, segundo o Renato, eles usam abordagens que integram modelos baseados em indivíduo e modelos matemáticos).

#6: Pergunta, hipóteses, modelo usado – este é o modelo mais simples que podemos propor para estudar isso (não esquecer de falar sobre deriva genética e ecológica)

Marsolle

Partes que estou em dúvida

1. [pode, ainda, ser um produto da história evolutiva dos atributos relacionados às capacidades de reprodução e sobrevivência / ter bases genéticas (como resultado ou não de adaptações) ou ser um produto de constrições evolutivas históricas (RB)]

Penúltimo parágrafo

1. FALAR: tempo evolutivo x tempo ecológico (está caindo por terra). FINALIZAR: relembrando origem conjunta dos conceitos de adaptação e exclusão competitiva, pra fazer link com último parágrafo.

Último parágrafo

1. [O investimento relativo entre os componentes constitui a estratégia de vida de um indivíduo. Três dos principais atributos que diferenciam estratégias de vida são a longevidade (tempo de vida), a fecundidade (investimento em gametas femininos) (RB) e distribuição temporal de eventos de reprodução (RB). que podem formar um gradiente cujos extremos correspondem à ocorrência de um único evento com a geração de muitos propágulos ou filhotes (RB) e à ocorrência de vários eventos de geração de pouca prole ao longo da vida do indivíduo (RB).]
2. [este modelo é super simples, contém o mínimo necessário para entendermos o que rola, o que facilita o entendimento do resultado dos processos]

NO MM:

- detalhar como a deriva ecológica (atuando sobre riqueza) e a deriva genética (atuando sobre médias e variâncias intraespecíficas em relação à estratégia de vida) podem ser ignoradas. Cenário 1: genética/ Cenário 2:ecológica/ Cenário 3: genética e ecológica.

1. 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. [↑](#footnote-ref-1)
2. 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. [↑](#footnote-ref-2)