# 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 extinção de populações inteiras de uma dada região (Gause, 1934). Os melhores competidores utilizam o recurso de forma mais eficiente ou mais rápida, utilizam uma porção maior dos recursos disponíveis ou dificultam o uso do recurso por outros competidores (RB).[[1]](#footnote-1)

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 (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[[2]](#footnote-2) (Stearns 1989). 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 (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. [FALAR MAIS? Tá meio ruinzinho. Quem sabe falar mais no começo do parágrafo que o distúrbio influencia a interação entre indivíduos e, mais pro final, falar que, além de isso se relacionar à dinâmica ecológica, altera também a evolutiva, especialmente quando se trata de atributos relacionados às capacidades reprodutivas e de sobrevivência, como é o caso de estratégias de vida.].

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 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 e seriam limitadas pela competição. Assim, enquanto no primeiro cenário as populações teriam suas taxas de crescimento maximizadas, no segundo cenário as populações teriam maiores capacidades de suporte.

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 intermediários de distúrbio possibilitariam a coexistência das estratégias de maior investimento relativo em sobrevivência e maior investimento relativo em reprodução (Levin & Paine 1974; Connell 1978). Neste 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, em geral reconhecidos como melhores competidores, dominassem a comunidade, possibilitando que indivíduos com maior capacidade reprodutiva conseguissem se estabelecer (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 monotônica decrescente, monotônica crescente e com pico 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, foi identificado mais de um mecanismo capaz de gerar o padrão predito pela Hipótese do Distúrbio Intermediário (Sheil & Burslem 2003, Shea 2004, Roxburgh 2004). [FALAR MAIS?]

A teoria de seleção r e K deu lugar à teoria demográfica como referência no estudo de estratégias de vida dentro da Ecologia (Reznick 2002). 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. Assim, os modelos baseados na teoria demográfica têm como premissa a estruturação de populações em diferentes faixas etárias. [FALAR DE SEMÉLPARO E ITERÓPARO]. [RELACIONAR COM RELAÇÃO ENTRE DIVERSIDADE E DISTÚRBIO?].

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; 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 e a deriva apresentam importâncias relativas diferentes. 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 (CHARACTER DISPLACEMENT – Grant 1972?, Macarthur & Levins 1967, RB Grupos emergentes, bonsall 2004). 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).

[Falar de tentativas? Fazer primeiro a discussão e depois voltar pra isso!!!]

[Com o estudo do distúrbio, não deve ser diferente! Além disso, em um contexto ecológico decente, multiespecífico] 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[[3]](#footnote-3). 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.

O QUE ANTES ERA INTRO 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 ?]

1. Falar sobre competidores vs. colonizadores [↑](#footnote-ref-1)
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). [↑](#footnote-ref-2)
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. [↑](#footnote-ref-3)