

# Lotka

## Tradução Técnica

### ■ Excerto 9: Competição ecológica – Modelo de Lotka-Volterra

### ■ Excerpt 9: Ecological competition – Lotka-Volterra model

◆ Lucas Monteiro Nogueira

Nº	Título	Idioma	Referência
1	<b>Biotische Umweltfaktoren – Konkurrenz</b> (Fatores ambientais bióticos – Competição)	Alemão → Português	Campbell et al. (2011)
2	<b>Das Lotka-Volterra-Modell der Interspezifischen Konkurrenz</b> (O modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra)	Alemão → Português	Begon et al. (2017)
3	<b>Resource competition – A single limiting resource</b> (Competição por recursos – Um único recurso limitante)	Inglês → Português	May e McLean (2007)

### ◆ Referências

1. Campbell, N.A., Reece, J.B., Smith, T.M. e Smith, R.L. (2011). *Ökologie – Biologie für die Oberstufe*. Pearson.
2. Begon, M.B., Howarth, R.W. e Townsend, C.R. (2017). *Ökologie*. 3ª edição. Springer.
3. May, R. e McLean, A. (2007). *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 3ª edição. Oxford University Press.

### ◆ Índice

1. **Biotischen Umweltfaktoren – Konkurrenz**
  - 1.1. **Intraspezifische Konkurrenz**
  - 1.2. **Interspezifische Konkurrenz**
2. **Das Lotka-Volterra-Modell der interspezifischen Konkurrenz**
  - 2.1. **Die Formulierung**
  - 2.2. **Diskussion**
3. **Resource competition – A single limiting resource**
  - 3.1. **Beyond the Lotka-Volterra model**
  - 3.2. **Resource competition – A single limiting resource**

## ◆ 1. Biotischen Umweltfaktoren – Konkurrenz

↳ Referência 1 (Campbell et al., 2011), pp. 67 – 70

### 1.1. Intraspezifische Konkurrenz

Intraspezifische Konkurrenz entsteht durch den Wettbewerb um begrenzte (limitierte) Ressourcen und ist daher eng mit der Individuen–dichte, also der Anzahl von Individuen pro Flächeneinheit, verbunden: Je größer die Individuendichte, desto stärker ist auch, bei ansonsten konstanten Umweltbedingungen, die intraspezifische Konkurrenz.

Bei einer Ressourcenlimitierung kann eine Population eine von zwei möglichen Reaktionen zeigen: unvollständige oder vollständige Konkurrenz. Zur unvollständigen Konkurrenz kommt es, wenn das Wachstum und die Reproduktion bei allen Individuen der Population gleichermaßen beeinträchtigt werden. Die von den Konkurrenten in Anspruch genommenen Ressourcen reichen für die Aufrechterhaltung der Population nicht aus, da eine bestimmte Anzahl von Individuen (im Extremfall alle) diese Ressourcen nicht in ausreichendem Maße nutzen können. Der Erfolg der konkurrierenden Individuen ist unvollständig. Bei der **vollständigen Konkurrenz** können sich einige in der Konkurrenz überlegene Individuen innerhalb einer Population genügend Ressourcen für ihr Wachstum und ihre Reproduktion zur Verfügung stehen, verwehren sie somit den übrigen Individuen einen ausreichenden Zugang, so dass diese nicht genügend Ressourcen bekommen, um zu überleben und sich fortpflanzen zu können. In der Regel zeigt eine Population unter dem Druck der Ressourcenverknappung nur eine dieser beiden möglichen Reaktionsweisen.

Die Folgen von vollständiger und unvollständiger Konkurrenz variieren. Extramformen von unvollständiger Konkurrenz können dazu führen, dass *alle* Individuen einer Population nicht genügend Ressourcen zum Überleben und zur Reproduktion erhalten und die Population daher lokal ausstirbt. Bei vollständiger Konkurrenz wird nur ein Teil der Population in Mitleidenschaft gezogen und zwar die unterlegenen und konkurrenzschwachen Individuen. Überleben, Wachstum und Vermehrung der erfolgreichen Konkurrenten tragen in einem solchen Fall zum Erhalt der Population bei.

In vielen Fällen treten die konkurrierenden Individuen nicht in direkten Kontakt. Vielmehr wirkt sich die verringerte Ressourcenverfügbarkeit durch Anwesenheit und Nutzung anderer Individuen indirekt aus. So beeinflussen sich große Pflanzenfresser wie Zebras der afrikanischen Savanne nicht durch direkte Interaktion, sondern dadurch, dass sie die Nahrungsressourcen verkleinern. Wenn ein Baum in einem Wald über die Wurzeln Wasser aufnimmt, verringert er dadurch die für andere Pflanzen verfügbare Wassermenge im Boden. In diesen Fällen findet Konkurrenz über **Ausbeutung** (engl. *exploitation*) statt.

In anderen Fällen interagieren Individuen direkt miteinander, indem sie andere an der Besiedlung eines Lebensraumes oder am Zugang zu den dort vorhandenen Ressourcen hindern. So verteidigen die meisten Vogelarten während der Brutphase aktiv den Bereich um ihr Nest. Diese Konkurrenzform bezeichnet man als **Interferenz**.

Interferenz und Ausbeutung sind beides Spielarten der vollständigen Konkurrenz, da die konkurrenzstarken Individuen einen Vorteil gegenüber den unterlegenen Individuen erreichen.

### 1.1. Competição intraespecífica

A chamada competição intraespecífica surge através da concorrência por recursos restritos (limitados) e, portanto, é fortemente ligada à densidade populacional, isto é, o número de indivíduos por unidade de área; quanto maior for a densidade populacional, mais intensa será a competição intraespecífica, supondo que as demais condições ambientais sejam constantes.

Ante um contexto de recursos limitados, uma população pode reagir de uma dentre duas maneiras: *competição imperfeita* e *competição perfeita*. Diz-se que *competição imperfeita* surge quando a escassez de recursos afeta o crescimento e reprodução de todos os indivíduos de uma população. Os recursos consumidos pelos competidores são insuficientes para manter a população, uma vez que um certo número de seus membros (em casos extremos, todos) não é apto a utilizar tais recursos em quantidade suficiente. Destarte, o sucesso dos indivíduos em competição é incompleto. Em *competição perfeita*, apenas membros competitivamente superiores de uma população têm recursos disponíveis em quantidade suficiente para seu crescimento e reprodução, negando assim aos demais indivíduos acesso a nutrientes em quantidade suficiente para assegurar a própria sobrevivência e se reproduzir. Via de regra, uma população sob pressão ocasionada por escassez de nutrientes pode reagir de apenas uma dentre essas duas maneiras.

As consequências de competição completa e incompleta variam. Formas extremas de competição incompleta podem levar à exaustão dos recursos necessários para a sobrevivência de uma população, fazendo com que a população seja localmente extinta. Em competição perfeita, apenas uma parte da população é afetada, a saber, os indivíduos inferiores e não-competitivos; em tais casos, a sobrevivência, crescimento e reprodução dos competidores bem-sucedidos permitem a manutenção da população.

Em muitos casos, os indivíduos em concorrência podem competir sem mesmo entrar em contato direto. A disponibilidade reduzida de recursos e seu aproveitamento por certos indivíduos pode manifestar-se de modo indireto. Herbívoros de grande porte como as zebras da savana não se influenciam através de interações diretas, mas pela redução de recursos alimentares disponíveis. Quando uma árvore em uma floresta absorve água através das raízes, reduz-se a oferta de água disponível no solo para outras plantas. Tais casos são classificados como competição por **exploração** (em inglês, *exploitation*).

Em outros casos, os indivíduos podem interagir entre si diretamente, impedindo que outros colonizem um habitat ou tenham acesso aos recursos lá presentes. Essa é a maneira pela qual a maior parte das espécies de pássaro defendem a área adjacente ao ninho durante seu período reprodutivo. Essa forma de competição é denominada **interferência**.

Tanto interferência como exploração são variedades de competição perfeita, porquanto nelas os indivíduos competitivamente mais fortes têm vantagem sobre os indivíduos competitivamente inferiores.

## 1.2. Interspezifische Konkurrenz

Eine Beziehung, bei der sich die Populationen von zwei oder mehreren Arten aufgrund einer beschränkten Anzahl vorhandener und gemeinsam genutzter Ressourcen (zum Beispiel Raum oder Nahrung) negativ beeinflussen, bezeichnet man als **interspezifische Konkurrenz**.

Interspezifische Konkurrenz wirkt sich entweder auf die konkurrenzüberlegene Art positiv aus und auf die konkurrenzunterlegene negativ (+/-) oder sie hat für beide Arten eine negative Wirkung (-/-). Inter- und intraspezifische Konkurrenz schließen sich nicht aus, sondern treten meist zeitgleich innerhalb einer Lebensgemeinschaft auf. Eichhörnchen konkurrieren beispielsweise in Jahren geringer Eichelproduktion untereinander verstärkt um Eicheln. Zugleich nutzen jedoch auch Gelbhalsmaus (Abbildung 3.2) Rothirsch und Eichelhäher dieselbe Ressource. Aufgrund dieser Konkurrenzsituation müssen einzelne oder oft sogar mehrere der genannten Arten ihren „Speiseplan“ erweitern und dabei auf weniger begehrte Nahrung ausweichen.

Wie im intraspezifischen Fall lassen sich auch bei der interspezifischen Konkurrenz zwei grundsätzliche Typen voneinander unterscheiden: Exploitation (Ausbeutung) und Interferenz.

Nicht jede Ressource ist jedoch Ursache für Konkurrenzverhalten. Es gibt Ressourcen, die von den allermeisten Arten genutzt werden und dennoch keinen Konkurrenzdruck verursachen. So treten beispielweise Lebewesen in terrestrischen Lebensräumen üblicherweise nicht in Konkurrenz um Sauerstoff.

## 1.2. Competição interespecífica

Denomina-se **competição interespecífica** uma relação em que as populações de duas ou mais espécies afetam umas às outras de modo adverso ante o caráter limitado de espaço, comida ou outro recurso em partilha.

Em competição interespecífica, tem-se efeitos positivos para a espécie superior e negativos para a espécie inferior (+/-) ou efeitos negativos para ambas as espécies (-/-). Casos de competição interespecífica e intraespecífica não são mutuamente exclusivos e podem ocorrer simultaneamente em uma comunidade. Por exemplo, em estações com baixa produtividade de bolotas [*fruto do carvalho*], esquilos têm de competir entre si por bolotas. Mas populações de rato-do-pescoço-amarelo, veado-vermelho e gaio-comum consomem o mesmo recurso. Em vista dessa situação competitiva, uma ou mais das espécies mencionadas têm de expandir seu 'cardápio' e alternar para um tipo de alimento menos desejado.

De modo análogo ao contexto de competição intraspecífica, há dois tipos de competição interespecífica, a saber: *exploração* e *interferência*.

Nem todo recurso motiva a ocorrência de comportamento competitivo. Há recursos que, embora sejam utilizados pela maioria das espécies, não são causas de pressão competitiva. Por exemplo, seres vivos em habitats terrestres em geral não competem por oxigênio.

▲ **Termos importantes**

■ **Ausbedeutung/Exploitation** (“Exploração”): Um tipo de conflito ecológico *indireto*, no qual indivíduos competem através da gradual exaustão de recursos finitos atinentes a comida, território, parceiros para acasalamento, etc. Casos de competição por exploração podem ser intraespecíficos ou interespecíficos.

■ **Interferenz** (“Interferência”): Um tipo de conflito ecológico *direto*, no qual indivíduos interagem fisicamente para garantir acesso a algum recurso finito em detrimento de outro(s) competidor(es). Como em exploração, casos de competição por interferência podem ser intraespecíficos ou interespecíficos.

◆ **2. Das Lotka-Volterra-Modell der interspezifischen Konkurrenz**

↳ *Referência 2* (Begon *et al.*, 2017), pp. 205 – 207

**2.1. Die Formulierung**

Das am meisten verwendete Modell für interspezifische Konkurrenz ist das Lotka-Volterra-Modell. Seine Vorteile liegen – wie bei der logistischen Gleichung – in seiner Einfachkeit und der Fähigkeit, die Faktoren, welche das Ergebnis einer Konkurrenzbeziehung bestimmen, zu beleuchten.

Die logistische Gleichung

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1)$$

bzw.

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right) \quad (2)$$

beinhaltet interspezifische Konkurrenz durch den Term  $(K - N)/K$ . Je größer in diesem Term  $N$  ist (also je größer die Population ist), desto stärker ist der Einfluss der interspezifischen Konkurrenz. Die Grundlage des Lotka-Volterra-Modells bildet der Ersatz dieses Terms durch-einen anderen, der sowohl die intra- als auch die interspezifische Konkurrenz einschliesst. Die Populationsgrösse der ersten Art bezeichnen wir als  $N_1$ , die der zweiten Art als  $N_2$ . Ihre Umweltkapazität und spezifische natürliche Wachstumsrate als  $K_1$  und  $K_2$  bzw.  $r_1$  und  $r_2$ .

Analog zur logistischen Gleichung ist zu erwarten, dass die Wirkung der Konkurrenz auf Art 1 insgesamt (also intra- und interspezifische Konkurrenz) grösser ist, je höher die Werte von  $N_1$  und  $N_2$  sind. Allerdings können wir die beiden  $N$ -Werte nicht einfach addieren, da die Konkurrenzwirkung der beiden Arten auf Art 1 wahrscheinlich nicht gleich stark ist. Angenommen, zehn Individuen von Art 2 hätten zusammen den gleichen Konkurrenzeffekt auf Art 1 wie ein einzelnes Individuum von Art 1. In diesem Fall wäre die Konkurrenzwirkung insgesamt auf Art 1 gleich dem Effekt von  $(N_1 + N_2 \times 1/10)$  der Individuen von Art 1. Die Konstanten (im vorliegenden Fall  $1/10$ ) bezeichnet man als **Konkurrenzkoefizient** (En: *competition coefficient*), symbolisiert durch  $\alpha_{12}$  (sprich: alpha eins-zwei). Folglich wird  $N_2$  durch Multiplikation mit  $\alpha_{12}$  in die Anzahl von  $N_1$ -Äquivalenten umgewandelt und durch Addition von  $N_1$  und  $\alpha_{12}N_2$  erhalten wir den gesamten Konkurrenzeffekt auf Art 1. (Man beachte:  $\alpha_{12} < 1$  bedeutet, dass Individuen der Art 2 einen geringeren hemmenden Einfluss auf Individuen von Art 1 haben als Individuen von Art 1 auf ihre Artgenossen; das Umgekehrte gilt für  $\alpha_{12} > 1$ ). Die Gleichung für Art 1 können wir nun wie folgt schreiben:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha_{12} N_2)}{K_1} \quad (3)$$

und die für Art 2 (mit ihrem eigenen Konkurrenzkoefizient, der die Individuen von Art 1 in Äquivalente von Art 2 umwandelt) so:

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \alpha_{21} N_1)}{K_2} \quad (4)$$

Diese beiden Gleichungen stellen das Lotka-Volterra-Modell dar.

## 2.1. A formulação

O mais utilizado modelo de competição interespecífica é o modelo de Lotka-Volterra. Suas vantagens incluem – como no caso da equação logística – sua simplicidade e sua habilidade de indicar os fatores determinantes para o resultado de uma relação competitiva.

A equação logística, qual seja,

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) \quad (1)$$

ou

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right) \quad (2)$$

Incorpora a noção de competição interespecífica através do termo  $(K - N)/K$ . Quanto maior for o valor de  $N$  nesse termo (portanto, quanto maior for a população) maior será a influência de concorrência interespecífica. A base do modelo de Lotka-Volterra é a

substituição desse termo por um outro, o qual concerne tanto à concorrência intraespecífica quanto à concorrência interespecífica. Os tamanhos das populações 1 e 2 são  $N_1$  e  $N_2$ , respectivamente. Suas capacidades ambientais são  $K_1$  e  $K_2$ , respectivamente; suas taxas de crescimento específico são  $r_1$  e  $r_2$ .

Em analogia com a equação logística, pode-se esperar que o efeito da competição para a espécie 1 como um todo (isto é, considerando competição intraespecífica e interespecífica) será maior quanto mais altos forem os valores de  $N_1$  e  $N_2$ . No entanto, não podemos simplesmente somar os dois valores de  $N$  porque os efeitos competitivos das duas espécies consideradas sobre a espécie 1 provavelmente não são iguais. Suponha que 10 indivíduos da espécie 2 tenham, coletivamente, o mesmo efeito competitivo sobre a espécie 1 do que um único indivíduo da espécie 1. Nesse caso, o efeito competitivo sobre a espécie 1 seria igual ao efeito de  $(N_1 + N_2 \times 1/10)$  indivíduos da espécie 1. A constante  $1/10$  nesse caso é o **coeficiente de competição** [En: *competition coefficient*], simbolizado como  $\alpha_{12}$  (leitura: alfa um–dois). Segue que, ao multiplicar  $N_2$  por  $\alpha_{12}$ , convertemos  $N_2$  ao número de equivalentes de  $N_1$  e, através da adição de  $N_1$  e  $\alpha_{12}N_2$ , obtemos o efeito de concorrência total sobre a espécie 1. (Convém observar:  $\alpha_{12} < 1$  significa que indivíduos da espécie 2 têm efeito inibitório menor do que aquele observado em indivíduos 1 sobre indivíduos da própria espécie; o oposto se aplica quando  $\alpha_{12} > 1$ ). Podemos então escrever a seguinte equação para indivíduos da espécie 1:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - (N_1 + \alpha_{12} N_2)}{K_1} \quad (3)$$

e, para indivíduos da espécie 2 (com seu próprio coeficiente de competição, o qual converte indivíduos da espécie 1 para um equivalente de indivíduos da espécie 2),

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - (N_2 + \alpha_{21} N_1)}{K_2} \quad (4)$$

Essas duas equações constituem o modelo de Lotka–Volterra.

## 2.2. Diskussion

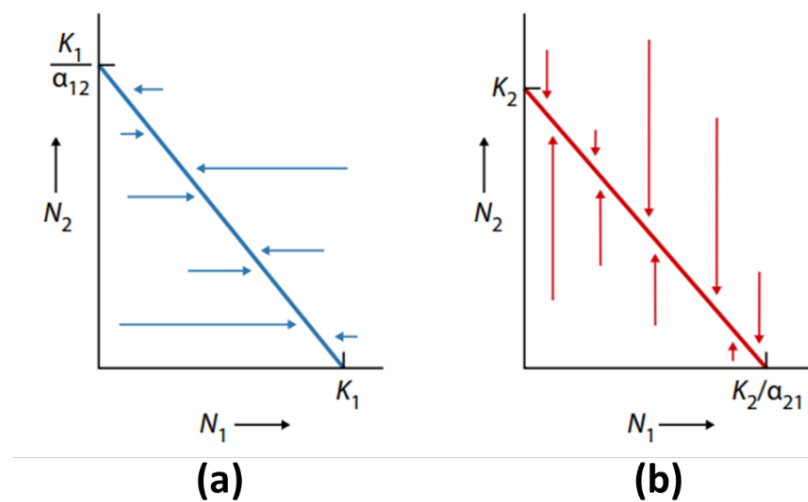
Am besten lassen sich Lotka–Volterra-Ansatz Eigenschaften durch folgende Fragestellung einschätzen: "Unter welchen Umständen nimmt die Abundanz einer der Arten zu oder ab?" Um diese Frage zu beantworten, müssen wir Diagramme erstellen, in denen sich alle möglichen Kombinationen von  $N_1$  und  $N_2$  darstellen lassen. Dies ist in Abb. 1 gezeigt. Bestimmte Kombinationen (bestimmte Bereiche in Abb. 1) bewirken ein Anwachsen der Population von Art 1 und/oder Art 2, während andere Kombinationen zu einem Rückgang führen. Deshalb muss es in den Diagrammen auch für jede Art eine unterteilende Nullisokline geben - auf der einen Seite dieser Linie führen die Kombinationen zu einem Populationswachstum, auf der anderen zu einem Populationsrückgang, entlang der Linie selbst erfolgt weder ein Wachstum noch ein Rückgang. Zeichnen wir in Abb. 1 die

Nullisokline für Art 1 ein, so können wir die Bereiche kennzeichnen, in denen jeweils ein Populationswachstum bzw. –rückgang erfolgt. Dabei machen wir uns die Tatsache zunutze, dass *auf* der Nullisokline  $dN_1/dt = 0$  gilt (hier ist die Änderungsrate der Abundanz von Art 1 definitionsgemäß gleich null). Durch umformem der Gleichung erhalten wir somit für die Nullisokline von Art 1

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2 \quad (5)$$

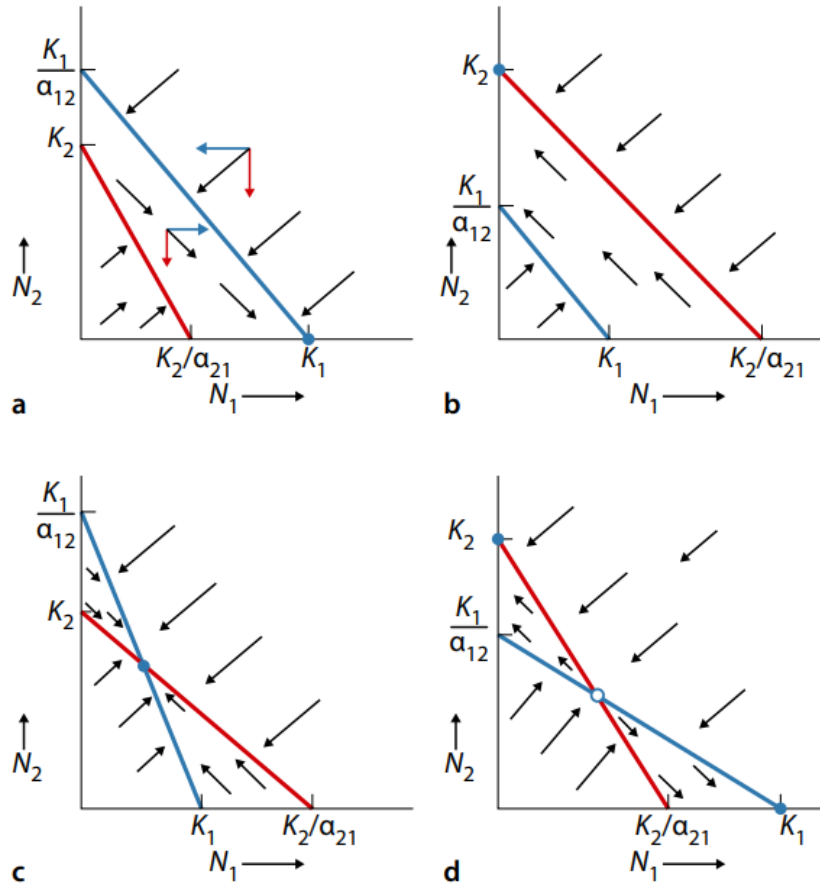
Unterhalb und links davon nimmt die Abundanz von Art 1 zu (die Pfeile in Abb. 1a, die diesen Anstieg darstellen, zeigen von links nach rechts, da  $N_1$  auf der horizontalen Achsen aufgetragen ist). Die Abundanz nimmt zu, weil die Populationsgrösse beider Arten relativ gering und Art 1 somit nur schwacher Konkurrenz ausgesetzt ist. Oberhalb und rechts der Nullisokline sind die Populationsgrößen dagegen hoch, damit herrscht hier starke Konkurrenz und die Abundanz von Art 1 sinkt (Pfeile von rechts nach links). Auf einer vergleichbare Ableitung beruhend zeigt Abb 1b die Nullisokline für Art 2. Hier verlaufen die Pfeile wie die  $N_2$ -achse vertikal. Will man mit diesem Modell den Ausgang der Konkurrenz ermitteln, so muss man für jeden beliebigen Punkt der Abbildung das Verhalten der gemeinsamen Population aus den Arten 1 und 2 feststellen, wie durch die Pfeilpaare angezeigt. Es gibt insgesamt vier verschiedene Möglichkeiten, wie die beiden Nullisoklinen zueinander angeordnet sein können. Sie unterscheiden sich durch die Schnittpunkte der Nullisoklinen mit den beiden Achsen des Diagramms (Abb. 2). Das Ergebnis der Konkurrenz ist in jedem der Fälle anders.

**Abbildung 1.** Die von den Lotka–Volterra–Gleichung für Konkurrenz erzeugten Nullisoklinen. **(a)** Die  $N_1$ -Nullisokline: Unterhalb und links dieser Linie nimmt die Population von Art 1 zu, oberhalb und rechts davon nimmt sie ab. **(b)** Die entsprechende  $N_2$ -Nullisokline: Hier nimmt die Population von Art 2 unterhalb und links der Linie zu und oberhalb und rechts davon ab.





**Abbildung 2.** Das Ergebnis von Konkurrenz, erzeugt durch die Lotka–Volterra-Konkurrenzgleichungen für die vier möglichen Anordnungen der  $N_1$ - und  $N_2$ -Nullisoklinen. Die schwarzen Pfeile beziehen sich auf gemeinsame Populationen beider Arten und sind so abgeleitet, wie in **(a)** gezeigt. Die gefüllten Kreise kennzeichnen stabile Gleichgewichtspunkte, der nicht gefüllte Kreis **(d)** steht für einen instabilen Gleichgewichtspunkt. Weiter Erläuterungen im Exkursstext.



Betrachten wir beispielsweise die Schnittpunkte in Abb. 2a, hier gilt

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{und} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$$

Durch eine leichte Umstellung erhalten wir:

$$K_1 > K_2 \alpha_{12} \quad ; \quad K_1 \alpha_{21} > K_2 \quad \text{(6.1, 2)}$$

Die erste Ungleichung ( $K_1 > K_2 \alpha_{12}$ ) zeigt, dass die hemmenden intraspezifischen Wirkungen von Art 1 auf sich selbst (bezeichnet als  $K_1$ ) grösser sind als die interspezifischen Effekte, die Art 2 auf Art 1 ( $K_2 \alpha_{12}$ ) haben kann. Demnach ist Art 2 ein schwacher interspezifischer Konkurrent. Die zweite Ungleichung dagegen besagt, dass Art

1 sich stärker auf Art 2 auswirken kann als diese auf sich selbst. Also ist Art 1 ein starker interspezifischer Konkurrent. Wie die Pfeile in Abb. 2a zeigen, verdrängt die stärkere Art 1 die schwächere Art 2 bis zu deren Aussterben und erreicht selbst ihre Umweltkapazität. Die umgekehrte Situation veranschaulicht Abb. 2b. Somit beschreiben Abb. 2a, b Fälle eines vorhersehbaren Konkurrenzausschlusses – in diesen Fällen ist die Umwelt so beschaffen, dass eine Art zwangsläufig die andere durch Konkurrenz verdrängt, weil es sich bei der einen Art um einen starken, bei der anderen um einen schwachen interspezifischen Konkurrenten handelt.

In Abb. 2c gilt hingegen:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad \text{und} \quad K_1\alpha_{21} > K_2 \quad (6.3, 4)$$

In diesem Fall üben beide Arten eine geringere Konkurrenzwirkung auf die jeweils andere Spezies aus als diese auf sich selbst. In diesem Sinne sind also beide schwache interspezifische Konkurrenten. Dies wäre beispielsweise dann der Fall, wenn es zwischen beiden Arten eine Nischendifferenzierung gäbe – dann würde jede vor allem innerhalb ihrer eigenen Nische konkurrieren. Wie Abb. 2c zeigt, weisen als Ergebnis davon alle Pfeile zu einem stabilen Gleichgewicht zwischen den beiden Arten, auf das alle beteiligten Populationen daher zustreben. Das bedeutet, das Ergebnis dieser Form von Konkurrenz ist eine stabile Coexistenz der beiden Konkurrenten. Tatsächlich kann eine stabile Coexistenz von Konkurrenten nur bei dieser Form von Konkurrenz (bei der sich beide Arten stärker auf sich selbst als auf die andere Art auswirken) entstehen.

Schließlich gilt in Abb. 2d:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad \text{und} \quad K_1\alpha_{21} > K_2 \quad (6.5, 6)$$

Hier haben Individuen beider Arten eine stärkere Konkurrenzwirkung auf Individuen der anderen Art als diese auf sich selbst. Dazu kann es beispielsweise kommen, wenn jede der Arten aggressiver gegenüber Individuen der jeweils anderen Spezies ist als gegenüber Artgenossen. Die Richtungen der Pfeile sind in diesem Fall komplizierter, aber letztendlich führen sie stets zu einem von zwei alternativen stabilen Zuständen. Beim ersten erreicht Art 1 ihre Umweltkapazität, während Art 2 ausstirbt, beim zweiten gelangt Art 2 an ihre Umweltkapazität und Art 1 stirbt aus. Mit anderen Worten: Beide Arten vermögen die jeweils andere vollständig zu verdrängen, welche von ihnen dies tatsächlich tut, lässt sich aber nicht mit Sicherheit vorhersagen. Das hängt davon ab, welche Art hinsichtlich ihrer Populationsdichte die Oberhand gewinnt, sei es aufgrund einer höheren Ausgangsdichte oder weil sie aufgrund von Dichteschwankungen auf irgendeine andere Weise einen Vorteil erlangt. Welche Art auch immer das sein wird, sie wird davon profitieren und die andere Art vollständig verdrängen.

## 2.2. Discussão

A melhor maneira de investigar as propriedades do modelo de Lotka–Volterra é fazer a seguinte pergunta: “Sob quais circunstâncias a abundância de uma espécie aumenta ou diminui?” A fim de responder a essa pergunta, devemos elaborar diagramas que nos permitam representar todas as combinações possíveis de  $N_1$  e  $N_2$ . Isso é mostrado na Figura 1. Certas combinações (certos intervalos na Fig. 1) produzem um aumento na população da espécie 1 e/ou espécie 2, ao passo que outras combinações levam a sua redução. Portanto, nos diagramas deve haver também uma isóclina nula como subdivisora para ambas as espécies; em um lado dessa linha as combinações levam ao crescimento populacional, ao passo que no outro lado tem-se declínio populacional, e, em pontos da própria reta, não há nem crescimento nem declínio. Se esboçarmos a isóclina nula para a espécie 1 na Fig. 1a, podemos marcar as áreas em que ocorrerá crescimento ou declínio populacional. Para tanto, convém notar que, sobre a isóclina nula,  $dN_1/dt = 0$  (aqui, a taxa de crescimento da abundância da espécie 1 é, por definição, zero). Manipulando a equação, obtemos, para a isóclina nula da espécie 1,

$$N_1 = K_1 - \alpha_{12}N_2 \quad (5)$$

Abaixo e à esquerda dessa reta, a abundância da espécie 1 aumenta (as setas que representam esse aumento na Fig. 1a estão dirigidas da esquerda para a direita porque  $N_1$  é plotado no eixo horizontal). A população aumenta porque o tamanho de ambas as populações é relativamente pequeno e, portanto, a espécie 1 está exposta a um brando nível de competição. Por outro lado, para tamanhos populacionais acima e à direita da isóclina nula, tem-se forte concorrência e a abundância da espécie 1 encontra-se em queda (setas da direita para a esquerda). Através de uma derivação similar, a Fig. 1b mostra a isóclina nula para a espécie 2. Aqui o eixo  $N_2$  e as setas são verticais. Se buscamos utilizar esse modelo para determinar o resultado da competição, devemos estabelecer o comportamento da população conjunta das espécies 1 e 2 em qualquer ponto da figura, como indicam os pares de setas. Há um total de 4 possibilidades diferentes de posicionar as duas isóclinas; estas distinguem-se pelos pontos de interseção das isóclinas nulas com os dois eixos do diagrama (Figura 2). O resultado da competição é diferente em cada caso.

Por exemplo, se observarmos as interseções exibidas na Figura 6.8a, observa-se o seguinte:

$$\frac{K_1}{\alpha_{12}} > K_2 \quad \text{e} \quad K_1 > \frac{K_2}{\alpha_{21}}$$

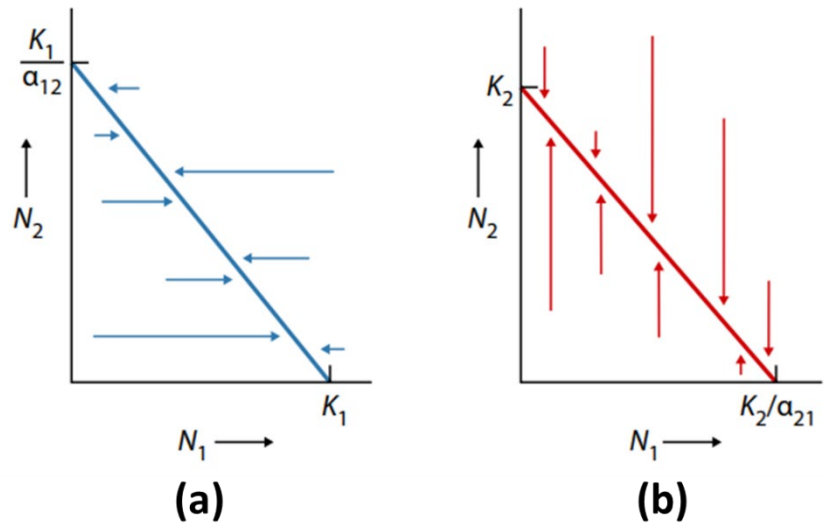
Com um pequeno ajuste, obtemos:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad ; \quad K_1\alpha_{21} > K_2 \quad (6.1,2)$$

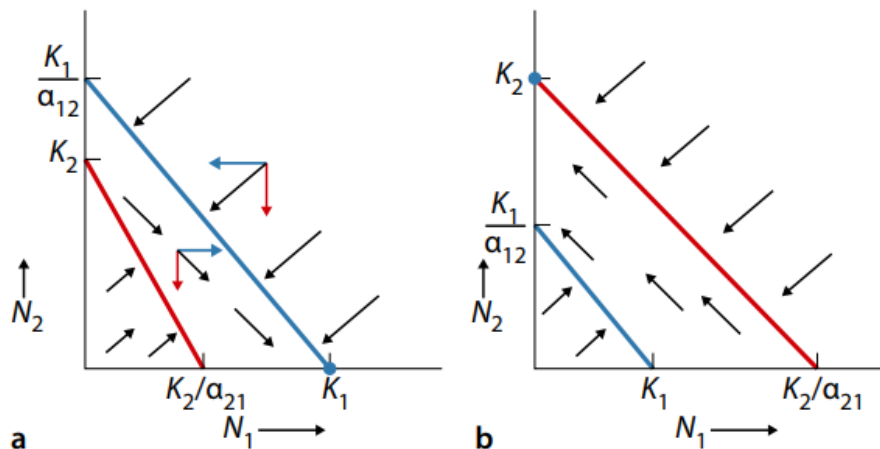
A primeira desigualdade ( $K_1 > K_2 \times \alpha_{12}$ ) mostra que os efeitos inibitórios intraespecíficos que a espécie 1 exerce nela própria (denotado como  $K_1$ ) são maiores que os efeitos

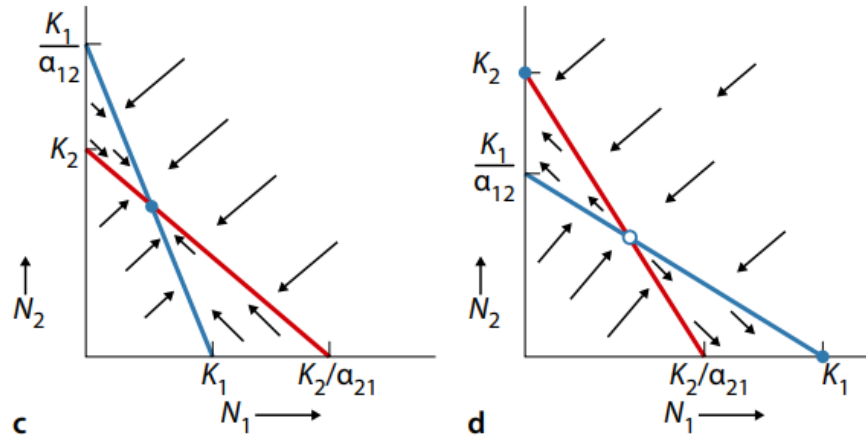
interspecíficos que a espécie 2 pode exercer sobre a espécie 1 ( $K_2\alpha_{12}$ ). Segue que a espécie 2 é um competidor interespecífico fraco. A segunda desigualdade, por sua vez, mostra que a espécie 1 pode afetar a espécie 2 de modo mais intenso que a espécie 2 pode afetar a si própria. Portanto, a espécie 1 é um concorrente interespecífico mais forte. Como mostram as setas na Fig. 2a, a espécie 1 mais forte suplanta a espécie 2 mais fraca ao ponto de levá-la à extinção; a espécie 1 então atinge sua capacidade ambiental. A situação inversa é mostrada na Fig. 2b. Portanto, as Figs. 2a, b descrevem casos previsíveis de competição exclusiva – nesses casos o ambiente é tal que uma espécie inevitavelmente expulsa a outra por meio de competição, porquanto uma espécie é forte e a outra é um concorrente interespecífico mais fraco.

**Figura 1.** Isóclinas nulas geradas pelas equações de competição de Lotka-Volterra. **(a)** Isóclina nula para  $N_1$ : abaixo e à esquerda dessa reta a população da espécie 1 está crescendo, e acima e à direita a população encontra-se em queda. **(b)** Isóclina nula correspondente para  $N_2$ : aqui a população da espécie 2 está crescendo para baixo e para a esquerda da reta, ou encontra-se em queda para cima e para a direita.



**Figura 2.** Resultados da concorrência entre duas espécies segundo o modelo de Lotka-Volterra. Diferentes posições relativas de isóclinas nulas são exibidas; as setas pretas referem-se a populações de ambas as espécies e seguem a derivação mostrada em (a). Os círculos preenchidos indicam pontos de equilíbrio estável; o círculo vazio em (d) indica um ponto de equilíbrio instável. Mais informações podem ser encontradas no texto.





Na Figura 2c, por sua vez:

$$K_1 > K_2\alpha_{12} \quad \text{e} \quad K_1\alpha_{21} > K_2 \quad (6.3, 4)$$

Nesse caso, o efeito competitivo de uma espécie sobre a outra é menor do que o efeito da espécie sobre ela própria. Destarte, ambos são competidores interespecíficos fracos. Esse seria o caso, por exemplo, se houvesse diferenciação de nichos entre as duas espécies, de modo que cada espécie competiria prioritariamente em seu próprio nicho. Como mostrado na Fig. 2c, todas as setas indicam um equilíbrio estável entre as duas espécies, isto é, um equilíbrio no qual todas as espécies participantes são competitivamente viáveis. Tem-se aqui uma forma de competição que implica a coexistência estável entre os dois competidores. De fato, a coexistência estável de competidores somente é válida nessa forma de competição (competição onde as duas espécies impactam a si próprias mais intensamente do que à outra espécie).

Finalmente, temos, na Figura 2d:

$$K_2\alpha_{12} > K_1 \quad \text{e} \quad K_1\alpha_{21} > K_2 \quad (6.5, 6)$$

Aqui, indivíduos de ambas as espécies produzem um efeito competitivo sobre os indivíduos da outra espécie mais forte do que o efeito competitivo exercido sobre a própria espécie. Isso pode ocorrer, por exemplo, quando indivíduos de cada espécie são mais agressivos em relação a indivíduos da outra espécie do que a indivíduos da própria espécie. As direções das setas são mais complicadas nesse caso, mas, em última análise, as setas sempre levam a um entre dois estados estáveis. No primeiro, a espécie 1 alcança sua capacidade ambiental e a espécie 2 é extinta; no segundo, a espécie 2 atinge sua capacidade ambiental e a espécie 1 é extinta. Em outras palavras, uma da espécie é capaz de suplantar completamente a outra, mas não é possível determinar com certeza qual delas prevalecerá. Isso depende de qual espécie tiver vantagem em termos de densidade populacional, seja por causa de uma alta densidade inicial ou porque a população adquire

superioridade através de flutuações populacionais induzidas de alguma outra maneira. Qualquer que seja essa espécie, esta será beneficiada e suplantará a outra espécie completamente.

▲ **Termo importante**

■ **Konkurrenzkoefizient** (“Coeficiente de competição”): Parâmetro utilizado na modelagem de relações competitivas no modelo Lotka–Volterra. Em um modelo típico envolvendo duas espécies, o coeficiente  $\alpha_{12}$  é o fator de conversão que exprime o efeito de um membro da espécie 2 sobre a taxa de crescimento de um indivíduo da população 1, ao passo que o coeficiente  $\alpha_{21}$  exprime o efeito de um membro da população 1 sobre a taxa de crescimento da população 2.

◆ **3. Resource competition – A single limiting resource**

↳ *Referência 3* (May e McLean, 2007), pp. 87 – 90

**3.1. Beyond the Lotka–Volterra model**

During the past two decades, the Lotka–Volterra competition model has faded from the literature and been replaced with a variety of more intuitive and mechanistically realistic models with parameters that are more clearly dependent on observable traits of species and thus are more easily measured. The Lotka–Volterra model provides a description of competition that is a near-equilibrium approximation to these more mechanistic models. Its assumptions of constant  $\alpha$  values and linear isoclines have been widely criticized. Although changes in the density of one species are likely to lead to changes in the growth rates of other species, as the Lotka–Volterra model assumes, this effect is rarely a direct one in nature. Rather, an increase in the density of one species often leads to increased consumption of limiting resources and thus to lower levels of the resources. These lower resource levels, in turn, influence the growth rates of the other species. Surprisingly, there need not be a complexity cost to such mechanistic detail. If there are a relatively small number of limiting resources or limiting factors (e.g., two or three, as is often the case), multispecies models that directly include simple mechanisms of resource competition require estimation of fewer parameters than do Lotka–Volterra models (Tilman, 1982). Moreover, these parameters can be determined via observations of species traits (Tilman, 1976, 1982; Grover, 1997) rather than via pairwise competition experiments among all possible pairs of species (e.g., Vandermeer, 1969).

**3.1. Além do modelo de Lotka–Volterra**

Ao longo das últimas duas décadas, o modelo de competição de Lotka–Volterra desvaneceu da literatura e foi substituído por uma variedade de modelos mais intuitivos e mecanisticamente realistas com parâmetros que são mais claramente dependentes de traços observáveis das espécies e, portanto, são mais facilmente mensuráveis. O modelo de

Lotka–Volterra fornece uma descrição de interações competitivas que é uma aproximação em quase–equilíbrio dos modelos mais mecanísticos. As suposições de coeficientes de competitividade  $\alpha$  constantes e isóclinas lineares, dois aspectos do modelo de Lotka–Volterra, têm sido amplamente criticadas. Embora o modelo de Lotka–Volterra supõe que mudanças na densidade de uma espécie podem potencialmente conduzir a variações na taxa de crescimento de outras espécies, esse efeito raramente é observado de maneira direta na natureza. Ao invés disso, um aumento na densidade de uma espécie frequentemente leva a um maior consumo de recursos limitantes e, destarte, a uma menor oferta de recursos. Esses menores níveis de recursos, por sua vez, influenciam a taxa de crescimento de outras espécies. É surpreendente que tal nível de detalhe mecanístico pode não ser acompanhado de um nível de complexidade muito maior. Se houver um número relativamente pequeno de recursos limitantes ou fatores limitantes (por exemplo, dois ou três, como geralmente se observa), modelos multiespécie que incluem diretamente mecanismos de competição por recursos podem exigir a estimação de menos parâmetros do que modelos Lotka–Volterra (Tilman, 1982). Ademais, esses parâmetros podem ser determinados através de observações de traços das espécies (Tilman, 1976, 1982; Grover, 1997), sem necessidade de experimentos de competição emparelhada entre todos os pares de espécies (e.g., Vandermeer, 1969).

### 3.2. Resource competition – A single limiting resource

All plants require the same suite of essential resources to survive and reproduce, including water, light, and biologically available forms of nitrogen, phosphorus, carbon, potassium, calcium, magnesium, sulphur, and about 15 additional elements. Resource-addition field experiments have shown that between one and four of these resources may limit growth in a given habitat. At higher trophic levels, each plant may function as several relatively independent resources for herbivores (leaves, roots, xylem, phloem, seeds) or for mutualists (nectar and pollen for pollinators; root area and sugars for mycorrhizal fungi or nitrogen-fixing microorganisms). Each herbivorous species may be a resource for its predators, parasites, parasitoids, pathogens, etc. These consumer–resource linkages, in total, define a large part of the topology and mechanistic dynamics of food-webs, with much of the rest provided by decomposition, which itself has elements that are consumer–resource interactions. Underlying these linkages are a few basic mechanisms of consumer–resource interactions that can be abstracted in simple theory. Let us start by considering the simplest mechanism—competition for a single limiting resource, such as competition between two herbivorous insect species for a single plant species, or between two plant species for a single limiting resource.

A factor,  $R$ , is defined as being a resource for species  $i$  if increases and decreases in  $R$  lead to increases and decreases, respectively, in the specific growth rate,  $f_i(R)$ , of the species and if the species consumes the factor (i.e.,  $\partial R/\partial B_i < 0$ ). Note that  $f_i(R)$  has units of  $dB_i/B_i dt$ , with  $B_i$  being the abundance, or biomass, of species  $i$  per area. Let us assume that

the consumer species experiences a resource-independent loss rate,  $m_i$ , from mortality, loss of tissue to senescence, etc. Then, the dynamics of the consumer would be:

$$\frac{dB_i}{dt} = f_i(R)B_i - m_iB_i \quad (7)$$

where  $f_i(R)$  describes the resource dependence of the specific net growth rate of the species. A variety of experiments have shown that  $f_i(R)$  is an increasing but saturating function of  $R$ . A commonly used form for  $f_i(R)$  is the Michaelis-Menten or Monod formulation, for which  $f_i(R) = r_iR/(R + k_i)$  so that

$$\left(\frac{1}{B_i}\right)\frac{dB_i}{dt} = \frac{r_iR}{(R + k_i)} - m_i \quad (8)$$

where  $r_i$  is the maximal specific growth rate of species  $i$ , and  $k_i$  (the half-saturation constant) is the resource level at which the species grows at a rate equal to  $r_i/2$ . The dynamics of the resource would be:

$$\frac{dR}{dt} = h(R) - \sum_{i=1}^n Q_i f_i(R) B_i \quad (9)$$

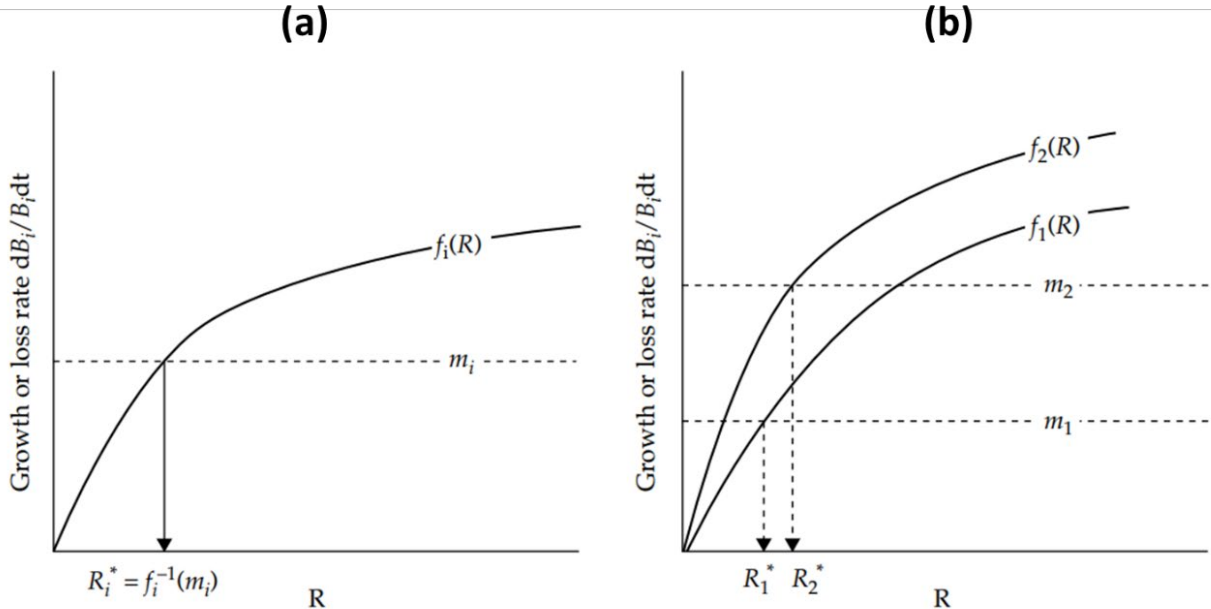
where  $h(R)$  defines the habitat's rate of supply of the resource and  $Q_i$  is resource consumed to make a unit of biomass. A simple and commonly used form is  $h(R) = a(S - R)$  where  $S$  is the supply point – that is, the total amount of all forms of the resource in a habitat – and  $a$  is the rate at which unavailable forms of the resource are converted into available forms.

There is a resource level,  $R_i^*$ , required for the growth of species  $i$  to exactly balance its sources of loss. At equilibrium, for which  $dB_i/dt = 0$ , growth equals loss, giving  $f_i(R) = m_i$ . This occurs at the resource level  $R_i^*$ , at which the loss curve intersects the resource-dependent growth curve (Figure 3a). By inverting  $f_i(R)$ , it can be seen that  $R_i^* = f_i^{-1}(m_i)$ . A species will be able to maintain a population and survive in a habitat only if the habitat has a resource level greater than or equal to its  $R_i^*$  value. A given species  $i$  would be able to continue growing ( $dB_i/dt > 0$ ) as long as  $R > R_i^*$ , and would go locally extinct if  $R < R_i^*$ . If a single limiting resource were to be reduced to and held at a level less than  $R_i^*$  by a competitor, species  $i$  would be driven locally extinct by this competitor. For instance, in Fig. 3b, species 1 has a lower  $R^*$  value than species 2. Species 1 will grow until it reduces  $R$  to  $R_1^*$ . At this level of the limiting resource, the growth rate of species 2, which is  $f_2(R_1^*)$ , is less than  $m_2$ , causing it to be competitively displaced.



This result highlights an essential assumption of resource competition theory: species interact only through their effects on shared resources. At equilibrium in a habitat in which there is a single limiting resource, the best competitor is the species that has the lowest  $R_i^*$ . It will be able to keep growing and reducing the environmental  $R$  down to its  $R_i^*$  value. At this value of  $R$ , the resource-dependent growth rates of all other species would be less than their loss rates, and all of the other species would experience a negative exponential decline toward an equilibrium abundance of 0 (Tilman, 1976, 1977; Hsu et al., 1977).

**Figure 3. (a)** Resource-dependent growth,  $f_i(R)$  and loss,  $m_i$ , balance each other at a resource concentration of  $R_i^*$ , which is the concentration to which this species reduces  $R$  at equilibrium. **(b)** When two species compete for a single resource, the species with the lower  $R_i^*$ , which is species 1, wins in competition. At  $R_1^*$ , the growth rate of species 2 is less than its rate of loss, causing it to have a negative exponential decline towards local extinction.



This deceptively simple  $R^*$  rule of competition has proven to be surprisingly robust in controlled competition experiments studying freshwater and marine plankton (Tilman, 1976, 1977; Tilman et al., 1982; Sommer, 1986, 1990; Rothhaupt, 1988), bacteria (Levin et al., 1977; Hansen and Hubbell, 1980), and terrestrial plants (Tilman and Wedin, 1991a, 1991b, Wedin and Tilman, 1993), although many additional tests will be needed to determine its generality and predictive power, especially for higher plants and animals (Miller et al., 2005).

Because resource competition is mediated through effects of each species on resource levels, it is not surprising that a single 'trait' of each species, its  $R^*$  value, predicts the

outcome of competition for a single limiting resource.  $R^*$  summarizes and abstracts the effects of many underlying physiological and morphological processes. Let us consider plants, though similar issues arise for any type of organism. The resource-dependent growth rate of a species depends on its ability to capture the limiting resource. For plants, this would depend on root mass, root surface area, and root nutrient kinetics, assuming that the limiting resource was a soil nutrient. It also would depend on its ability to retain the resource, which would be increased by having long-lived tissues and by translocating the limiting nutrient from tissues before they senesced. Another aspect of resource retention would come from decreasing loss of tissues to herbivores, such as via secondary compounds in tissues and tissue toughness. Just such underlying plant traits were included in several complex differential equation models of plant growth on, and competition for, a single limiting soil nutrient (Tilman, 1990). Just as did the simple version of the resource competition model (eq. (7)), these models predicted that the superior competitor would have the lowest  $R^*$  value. Interestingly, this  $R^*$  depended on every plant trait included in the models. For example, one of these models predicted that

$$R^* = \frac{rhk(c + sq)}{v(r - c - s) - rh(c + sq)} \quad (10)$$

where, for this equation,  $r$  and  $v$  are maximal growth and uptake rates, and  $h$  and  $k$  are saturation constants for Droop growth Michaelis-Menten uptake models;  $q$  is the proportion of tissue nutrient lost to senescence,  $s$  is the senescence rate;  $c$  is the rate of tissue loss to all other causes. For realistic values of these parameters, a species is a better competitor (lower  $R^*$ ) by having greater tissue longevity (lower  $s$  and  $c$ ), a lower minimal tissue nutrient level ( $h$ ), greater nutrient translocation (lower  $q$ ), and greater nutrient uptake (higher  $v$  and lower  $k$ ). The central point is that equilibrium competitive ability for a single resource is ultimately determined by numerous plant traits, the effects of which are summarized in  $R^*$  precisely because, under conditions of exploitative competition for resources, the effect of one species on another comes solely from its effect on the level of the limiting resource.

### 3.2. Competição por recursos – Um único recurso limitante

Todas as plantas requerem a mesma coleção de recursos essenciais para sobreviver e se reproduzir, incluindo água, luz e formas biologicamente disponíveis de nitrogênio, fósforo, carbono, potássio, cálcio, magnésio, enxofre e cerca de outros 15 elementos adicionais. Experimentos de adição de recursos no campo mostraram que entre um e quatro de tais recursos podem inibir o crescimento de uma planta em um dado habitat. Em níveis tróficos superiores, cada planta pode funcionar como uma fonte de vários recursos independentes para herbivoria (folhas, raízes, xilema, floema, sementes) ou para mutualistas (néctar e pólen para polinizadores; área de raiz e açúcar para fungos micorrízais ou microorganismos fixadores de nitrogênio). Cada espécie herbívora pode servir de recurso para seus

predadores, parasitas, parasitoides, patógenos, etc. Essas ligações consumidor–recurso, tomadas em conjunto, definem grande parte da topologia e dinâmica mecânica de teias alimentares, ao passo que a maior porção remanescente é fornecida por decomposição, a qual envolve ela própria elementos que podem ser considerados relações consumidor–recurso. Subjacente a essas ligações há alguns mecanismos básicos de interações consumidor–recurso que podem ser abstraídos com teorias simples. Começamos, pois, com o mecanismo mais simples – a competição por um único recurso limitante, como a competição entre dois insetos herbívoros por uma única espécie de planta, ou entre duas plantas em competição por um único recurso limitante.

Um fator,  $R$ , é definido como um recurso para uma espécie  $i$  se um aumento ou redução em  $R$  leva ao aumento ou redução, respectivamente, da taxa de crescimento específico  $f_i(R)$  da espécie e se a espécie consome o fator (isto é,  $\partial R/\partial B_i < 0$ ). Note que  $f_i(R)$  tem unidades de  $dB_i/B_i dt$ , onde  $B_i$  é a abundância, ou biomassa, da espécie  $i$  por unidade de área. Suponhamos que a espécie consumidora sofre uma queda populacional  $m_i$  em função de mortalidade oriunda de competição por recursos, perda de tecido por senescência, etc. Então, a equação dinâmica da população do consumidor seria:

$$\frac{dB_i}{dt} = f_i(R)B_i - m_i B_i \quad (7)$$

onde  $f_i(R)$  descreve a dependência da taxa específica de crescimento líquido em relação à oferta de recursos. Muitos experimentos mostraram que  $f_i(R)$  é uma função crescente de  $R$ , embora a relação tenda a saturar-se para  $R$  suficientemente grande. Uma forma de  $f_i(R)$  comumente utilizada é a formulação de Michaelis–Menten ou Monod, na qual  $f_i(R) = r_i R/(R + k_i)$  e portanto

$$\left(\frac{1}{B_i}\right) \frac{dB_i}{dt} = \frac{r_i R}{(R + k_i)} - m_i \quad (8)$$

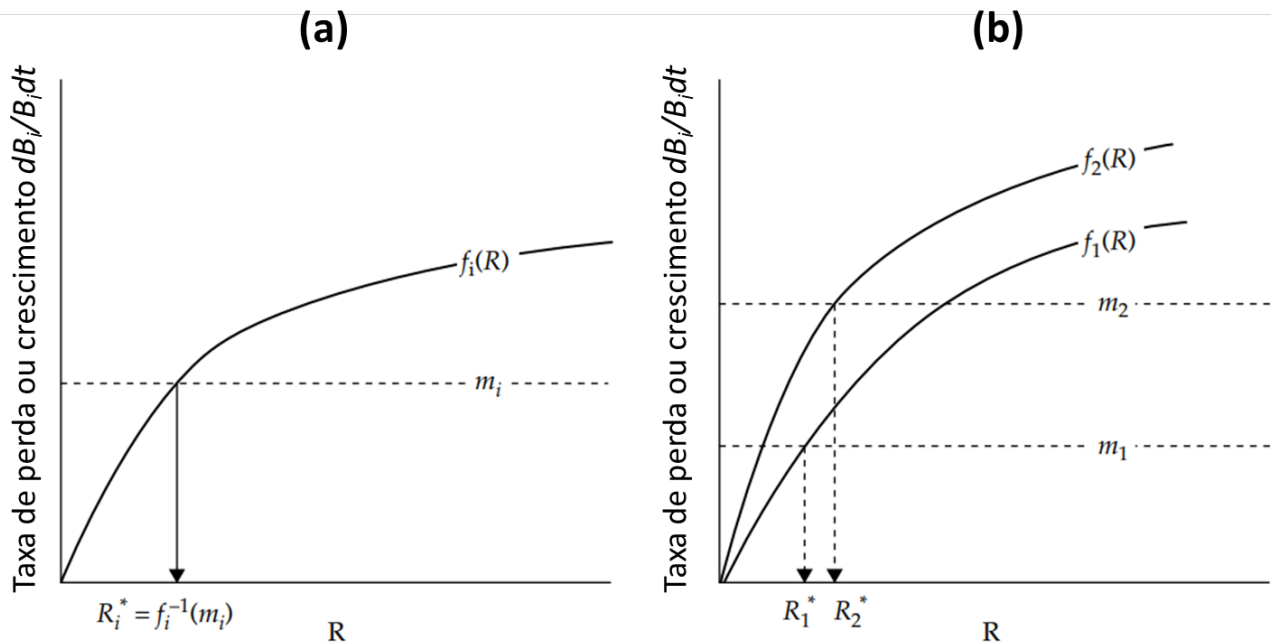
onde  $r_i$  é a taxa máxima de crescimento específico da espécie  $i$  e  $k_i$  (a constante de meia-saturação) é o nível de recursos para o qual a espécie cresce a uma taxa igual a  $r_i/2$ . A equação dinâmica do recurso seria então:

$$\frac{dR}{dt} = h(R) - \sum_{i=1}^n Q_i f_i(R) B_i \quad (9)$$

onde  $h(R)$  define a taxa de oferta do recurso no habitat considerado e  $Q_i$  é a quantidade de recursos consumida para produzir uma unidade de biomassa. Uma expressão simples e comumente utilizada é  $h(R) = a(S - R)$  onde  $S$  é o ponto de oferta – isto é, a quantidade total de todas as formas do recurso no habitat em foco – e  $a$  é a taxa com a qual formas não aproveitáveis do recurso são convertidas em formas aproveitáveis.

Há um nível de recursos  $R_i^*$  requerido para que o crescimento da espécie  $i$  balanceie de modo exato a taxa de mortalidade. No equilíbrio, para o qual  $dB_i/dt = 0$ , crescimento é igual a perda e tem-se  $f_i(R) = m_i$ . Isso ocorre no nível de recursos  $R_i^*$ , o qual define a interseção entre a curva de perda e a taxa de crescimento dependente de recursos (Figura 3a). Invertendo  $f_i(R)$ , é possível ver que  $R_i^* = f_i^{-1}(m_i)$ . Uma espécie será capaz de manter uma população e sobreviver em um habitat apenas se o habitat tenha uma oferta de recursos maior que ou igual ao seu valor de  $R_i^*$ . Uma certa espécie  $i$  seria capaz de continuar crescendo ( $dB_i/dt > 0$ ) enquanto  $R > R_i^*$ , ou seria extinta se  $R < R_i^*$ . Se um único recurso limitante fosse reduzido e mantido a um nível menor que  $R_i^*$  para um competidor, a espécie  $i$  seria localmente levada à extinção pelo referido competidor. Por exemplo, na Fig. 3b, a espécie 1 tem um valor de  $R^*$  menor que a espécie 2. A espécie 1 crescerá até que  $R$  seja reduzido a  $R_1^*$ . Nesse nível do recurso limitante, a taxa de crescimento da espécie 2, que é  $f_2(R_1^*)$ , é menor que  $m_2$ , fazendo com que a espécie seja competitivamente deslocada.

**Figura 3. (a)** Crescimento dependente de recursos ( $f_i(R)$ ) e perda ( $m_i$ ) balanceiam um ao outro quando a concentração de recursos é  $R_i^*$ , que é a concentração na qual a espécie considerada reduz  $R$  em equilíbrio. **(b)** Quando duas espécies competem por um mesmo recurso, a espécie com o menor  $R_i^*$ , que nessa ilustração é a espécie 1, prevalece. Em  $R_1^*$ , a taxa de crescimento da espécie 2 é menor que a sua taxa de perda, fazendo com que esta seja levada à extinção ao fim de um período de declínio exponencial negativo.



Esse resultado realça uma suposição essencial da teoria de competição por recursos: as espécies interagem somente através de seu efeito sobre recursos compartilhados. No equilíbrio de um habitat com um único recurso limitante, o melhor competidor é a espécie que tiver o menor  $R_i^*$ ; essa espécie é apta a continuar crescendo e reduzindo o valor de  $R$  até o seu valor de  $R_i^*$ . Sob esse valor de  $R$ , as taxas de crescimento dependentes de recursos de todas as demais espécies seriam menores que suas respectivas taxas de perda, de modo que todas as demais espécies adentrariam uma fase de declínio populacional exponencial até atingir uma abundância de equilíbrio igual a zero (Tilman, 1976, 1977; Hsu *et al.*, 1977).

Revelou-se que a abordagem enganosamente simples da regra  $R^*$  de interações competitivas é surpreendentemente robusta em experimentos de competição controlada envolvendo fitoplâncton de água doce e marinhos (Tilman, 1976, 1977; Tilman *et al.*, 1982; Sommer, 1986, 1990; Rothhaupt, 1988), bactérias (Levin *et al.*, 1977; Hansen e Hubbell, 1980) e plantas terrestres (Tilman e Wedin, 1991a, 1991b, Wedin e Tilman, 1993), embora muitos testes adicionais devam ser necessários para determinar sua generalidade e capacidade preditiva, especialmente para plantas e animais superiores (Miller *et al.*, 2005).

Dado que competição por recursos é mediada pelos efeitos de cada espécie nos níveis de recursos, não é fortuito que um único ‘traço’ de cada espécie, seu valor  $R^*$ , prevê o resultado da competição por um único recurso limitante. O conceito de  $R^*$  sumariza e abstrai os efeitos de muitos processos fisiológicos e morfológicos subjacentes. Considere-se por exemplo as plantas, embora questões similares ocorram com qualquer tipo de organismo. A taxa de crescimento recurso-dependente de uma espécie depende da sua habilidade de capturar o recurso limitante. Para plantas, isso implicaria dependência sobre fatores como massa radicular, área de superfície radicular e cinética de nutrientes radiculares, supondo que o recurso limitante é um nutriente do solo. Haveria dependência também na capacidade da planta de reter o recurso, conferindo vantagem às plantas dotadas de tecidos de longa vida e aquelas capazes de translocar o nutriente dos tecidos antes de os tecidos senescerem. Um outro aspecto da retenção do recurso concerne à redução da perda de tecidos para herbívoros, a qual poderia ser reduzida com a presença de tecidos resilientes. As supracitadas características vegetais foram incluídas em vários modelos complexos de equações diferenciais para crescimento vegetal fomentado por um único nutriente pedológico limitante (Tilman, 1990). Como no caso da equação (7), que descreve a versão simples do modelo de competição por recursos, tais modelos previram que o competidor superior teria o menor valor de  $R^*$ . É interessante que esse  $R^*$  terminou sendo dependente de todos os traços vegetais contemplados nos modelos. Por exemplo, um dos modelos indicou que

$$R^* = \frac{rhk(c + sq)}{v(r - c - s) - rh(c + sq)} \quad (10)$$

onde, para essa equação,  $r$  e  $v$  são as taxas máximas de crescimento e absorção, e  $h$  e  $k$  são constantes de saturação para modelos de absorção em crescimento Droop com cinética Michaelis-Menten;  $q$  é a proporção de tecido perdido por senescência,  $s$  é a taxa de senescência; e  $c$  é a taxa de perda de tecido por outras causas. Usando valores realistas para cada parâmetro, vê-se que uma espécie é mais competitiva ( $R^*$  menor) se tiver tecidos de maior longevidade (menores  $s$  e  $c$ ), tecidos de menor nível nutricional mínimo ( $h$ ), maior translocação de nutrientes (menor  $q$ ) e maior absorção de nutrientes (maior  $v$  e menor  $k$ ). O ponto central é que o desempenho competitivo na presença de um único nutriente é, em última análise, determinado por um grande número de traços vegetais, cujos efeitos são sumarizados por  $R^*$  precisamente porquê, sob condições de competição exploradora por recursos, o efeito de uma espécie sobre a outra provém tão-somente do seu efeito nos níveis do recurso limitante.



A **Lotka** oferece uma variedade de serviços de tradução, revisão e composição.  
[www.lotkatranslation.com](http://www.lotkatranslation.com)



#### **Tradução técnica**

Traduzimos artigos, manuscritos e outros gêneros textuais em 8 idiomas.



#### **Revisão técnica**

Melhoramos a qualidade gramatical e estilística do seu documento.



#### **Jargão e terminologia**

Dominamos as terminologias e jargões de diversas áreas de engenharia e ciências naturais.



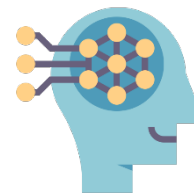
#### **Edição de referências bibliográficas**

Preparamos listas de referências em 4 padrões diferentes (ABNT, Harvard, APA, MLA).



#### **Edição de expressões matemáticas**

Preparamos as equações, reações químicas, tabelas e outros elementos especiais do seu documento.



#### **Revisão de documentos gerados por inteligência artificial**

Tecnologias de inteligência artificial generativa são ainda incipientes e propensas a erro. A Lotka pode melhorar a qualidade técnica de textos gerados ou traduzidos por IA.