

Competição, facilitação, herbivoria, predação e ataque de patógenos

Valéria Forni Martins
valeriafm@gmail.com

- Espécies não ocorrem isoladas na natureza.

TABLE 14.1 A classification of the types of interactions between species based on their mutual effects

Effect on species 1	Effect on species 2	Type of interaction
+	-	Consumer–resource interactions, including predator–prey, herbivore–plant, and parasite–host interactions
-	-	Competition
+	+	Mutualism
+	0	Commensalism
-	0	Amensalism, perhaps mostly incidental

Competição

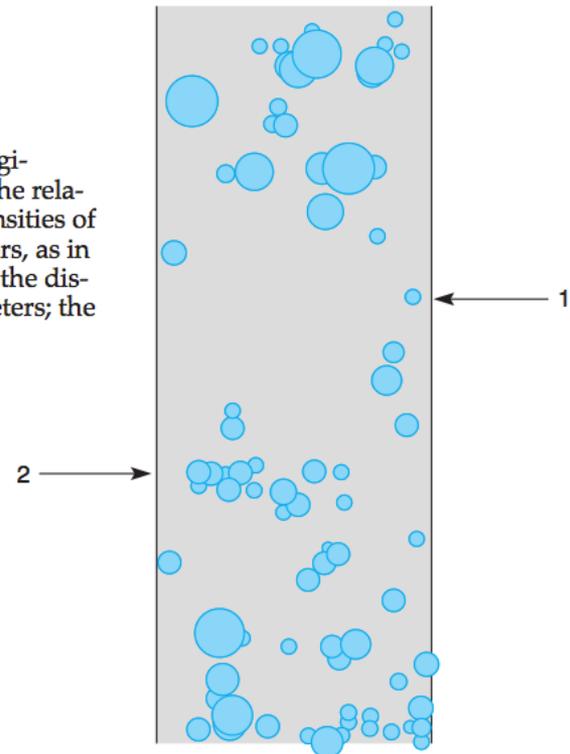
- Redução do *fitness* devido ao uso compartilhado de recursos limitados: grande impacto em plantas.
- Plantas competem por acesso à luz, água, nutrientes, espaço para crescimento e parceiros reprodutivos: competição acima e abaixo do solo.
- Como as plantas competem? Usando os recursos de maneira mais eficiente ou ocupando o espaço primeiro.

Competição

- Ocorre na vizinhança imediata (com exceção da competição por polinizadores e dispersores, que se movimentam no espaço): a densidade total da população não é importante e os efeitos da vizinhança decrescem com o aumento da distância.

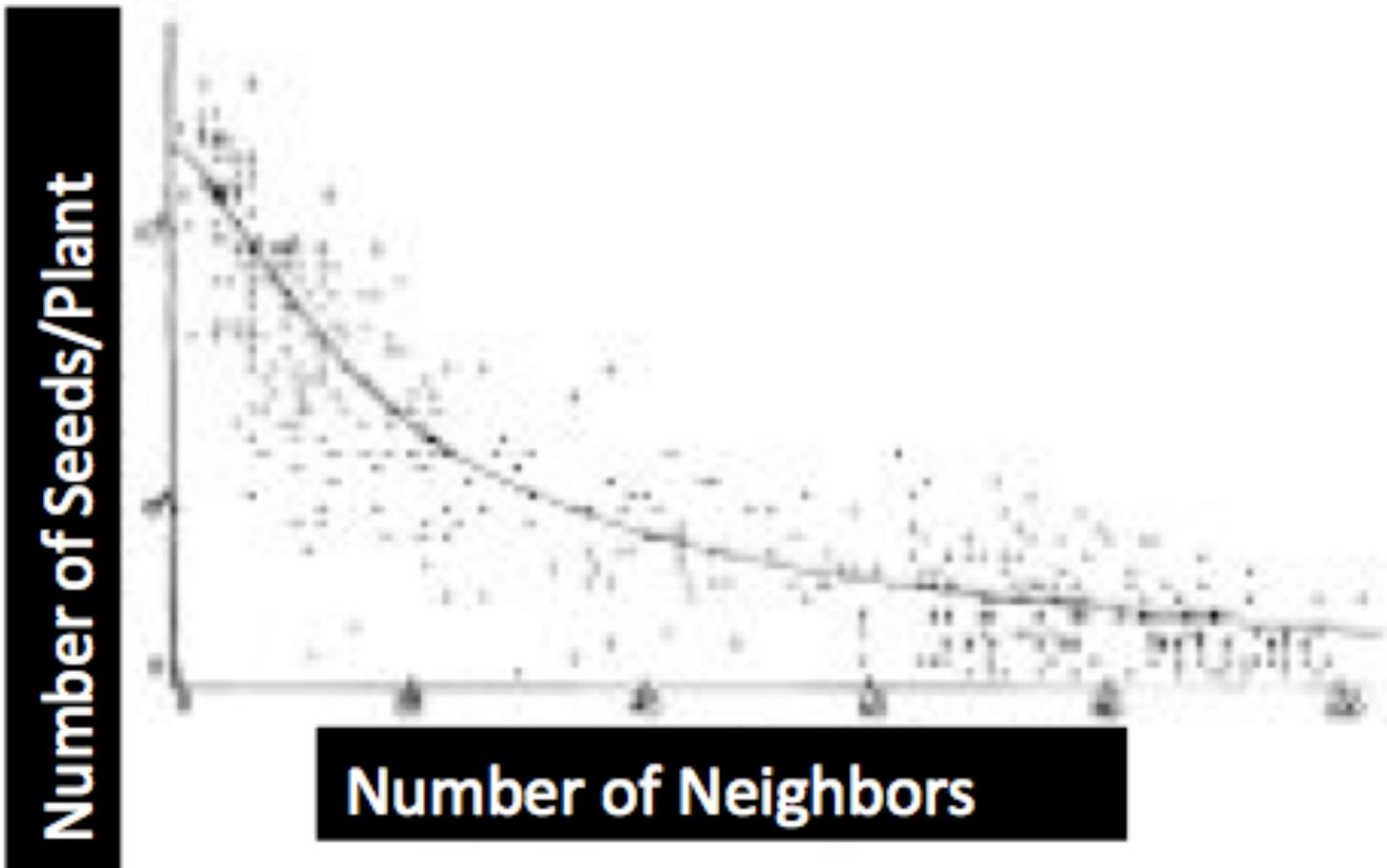
Figure 10.8

A transect from a natural population of *Myosotis micrantha* (forget-me-not, Boraginaceae). Each circle represents an individual plant; the size of the circle shows the relative plant size. Plants in the same population may experience relatively low densities of neighbors, as in the part of the transect shown at 1, or high densities of neighbors, as in the part of the transect shown at 2. The x- and y-axes are not on the same scale: the distance along the vertical dimension from region 1 to region 2 is about 35 centimeters; the width of the transect is 20 centimeters. (Data from Wilson and Gurevitch 1995.)



Competição

- Competição intraespecífica em *Arabidopsis thaliana* (Pacala & Silander 1985).



Competição

- Competição por exploração: o uso de recursos por um indivíduo faz com que eles não possam ser utilizados por outros indivíduos.
- Competição por interferência: um indivíduo impede que outros tenham acesso aos recursos. Por ex., alelopatia.
 - Liberação de compostos tóxicos aos vizinhos: exsudatos, compostos voláteis e produtos da decomposição.
 - Grande controvérsia.

Competição

- Ocorre entre indivíduos da mesma espécie (intraespecífica) ou entre indivíduos de espécies diferentes (interespecífica).
- Competição intraespecífica é importante na regulação do tamanho populacional.

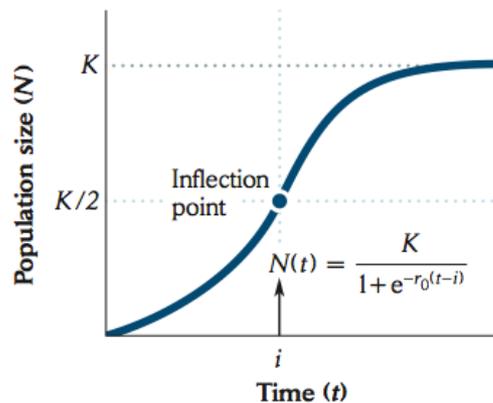


FIGURE 11.15 Logistic growth follows an S-shaped curve. The curve is symmetrical about the inflection point ($K/2$); that is, accelerating and decelerating phases of population growth have the same shape.

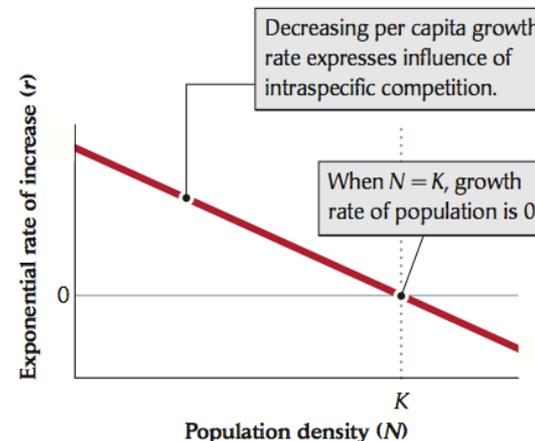


FIGURE 16.8 The exponential rate of increase of a logistically growing population is a function of its density. Even as intraspecific competition depresses r , the population continues to increase until its size (N) is equal to the carrying capacity (K).

Competição intraespecífica

- Quanto maior a densidade de indivíduos, maior a competição e maior a mortalidade: auto-desbaste.
- Lei do -1,5 do desbaste: relação entre peso seco/planta e densidade de indivíduos tem uma inclinação de -1,5 em uma escala logarítmica.
 - Indivíduos só podem crescer se outros morrerem.
 - $w = cN^{-3/2}$
 - w é a média do peso seco/planta.
 - c é uma constante que difere entre espécies.
 - N é a densidade de indivíduos.
 - Peso da planta é relacionado ao seu volume: cúbico (³).
 - Densidade é determinada por área: quadrado (²).

Competição intraespecífica

- Outra implicação da lei do -1,5 do desbaste é que nem sempre a competição resulta em mortalidade dos indivíduos: redução das taxas de crescimento.
- Crescimento das plantas é plástico: biomassa, tamanho e fecundidade podem variar muito dependendo das condições de crescimento.
- Plantas sem vizinhos próximos normalmente são maiores e têm morfologia/arquitetura diferentes de plantas semelhantes com muitos vizinhos: mudança na alocação de recursos entre partes da planta.

Competição intraespecífica.



Figure 6.6
Impatiens capensis (Balsaminaceae) grown in the sun (high red:far-red ratio) and in the shade (low red:far-red ratio). Short, stout plants are favored in low-density conditions, while tall, thin plants are favored in crowded conditions. (Photograph courtesy of J. Schmitt.)

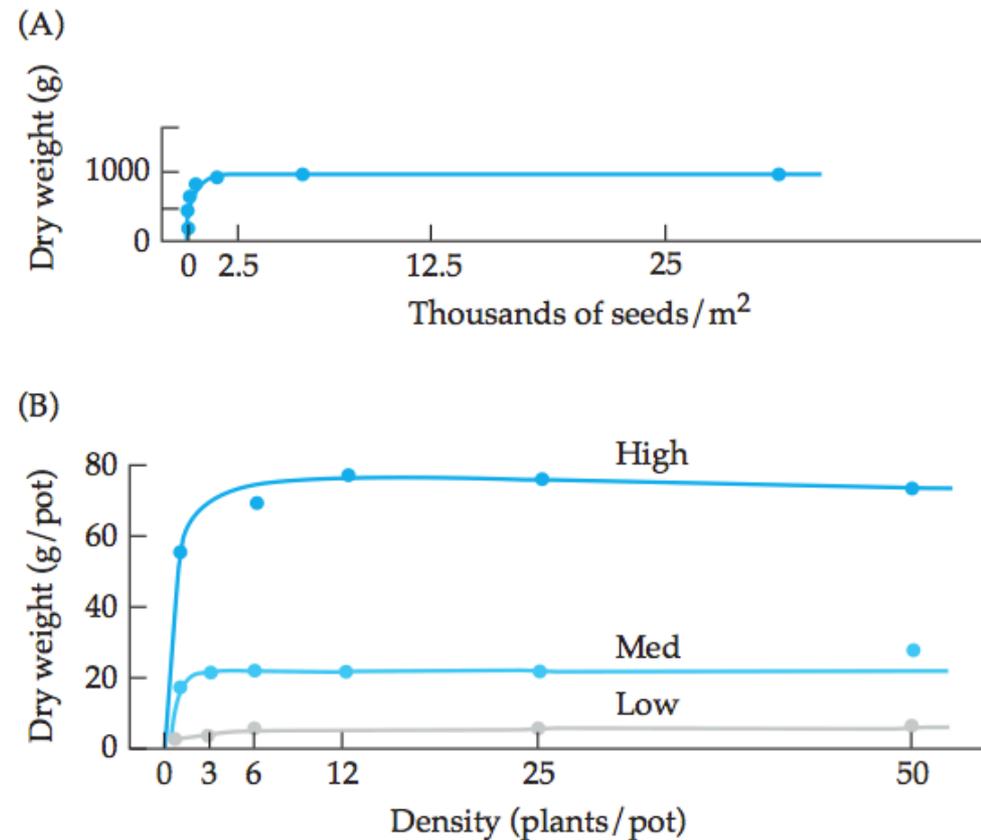


Figure 10.1
Relationships between yield of dry matter (g) and plant density for two pasture plants. (A) *Trifolium subterraneum* (Fabaceae), measured after flowering (density is expressed as thousands of seeds sown/m²). (B) *Bromus unioloides* (Poaceae) at low, medium, and high levels of fertilization with nitrogen (density is expressed as plants/pot). (After Donald 1951.)

Competição intraespecífica

- Mas tamanho médio dos indivíduos não é uma boa medida: hierarquia de tamanho.
 - Causada por competição assimétrica por luz: indivíduos grandes têm efeito negativo desproporcionalmente maior em seus vizinhos pequenos.

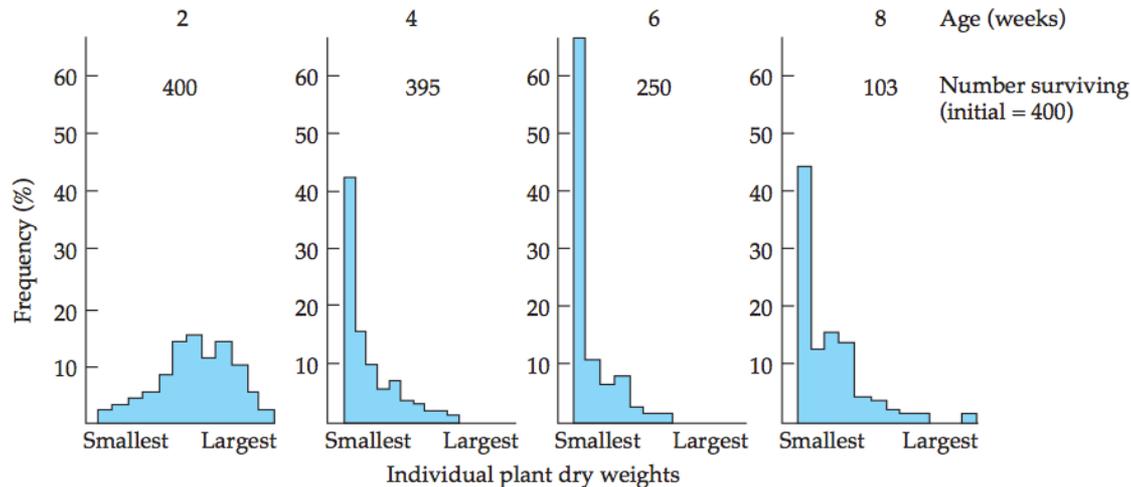


Figure 10.3

Frequencies of dry weights of individual seedlings of *Tagetes patula* (marigold, Asteraceae), an annual plant, grown in a greenhouse experiment at 2, 4, 6, and 8 weeks. The number of surviving plants is shown above each graph. At 2 weeks, the distribution is close to a normal (bell) curve, but the distribution of dry weights becomes increasingly unequal (hierarchical) as the population becomes older, with many small plants and a small number of very large individuals. Over time, death removes the smallest individuals from the population (self-thinning), so that by 8 weeks the population is somewhat less unequal than at 6 weeks. (After Ford 1975.)

Competição interespecífica

- Acredita-se que é um dos principais processos moldando a estrutura das comunidades.
- Hierarquia competitiva: *rank* fixo da habilidade competitiva de diferentes espécies.
- Isso ocorre na natureza?

Competição interespecífica

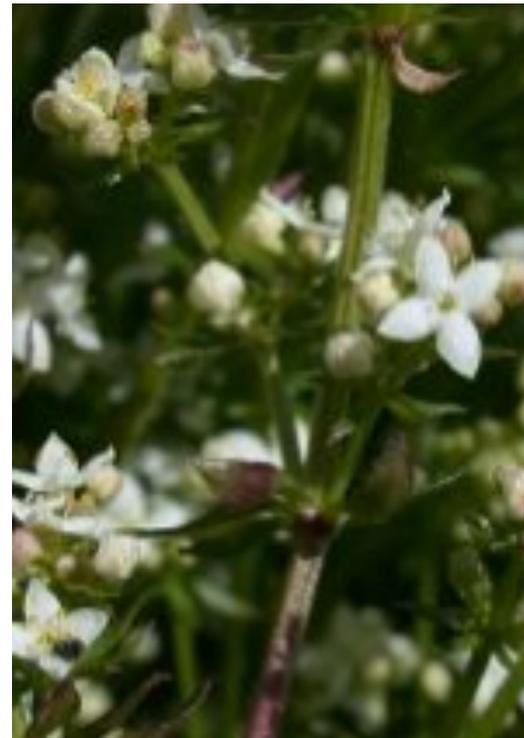
- Se existir hierarquia competitiva, a habilidade competitiva de cada espécie seria previsível a partir de seus atributos. A coexistência de espécies dependeria de fatores que evitam a exclusão competitiva (herbivoria, perturbação, etc): comunidade em não-equilíbrio, com grande influência de processos estocásticos.
- Se não existir hierarquia competitiva, cada espécie seria melhor competidora em uma combinação de condições e recursos. A coexistência dependeria do sucesso de cada espécie em explorar diferentes ambientes na comunidade: comunidade em equilíbrio e determinada pelo resultado da competição.

Competição interespecífica em equilíbrio

- Duas espécies de *Galium* (Tansley 1971).



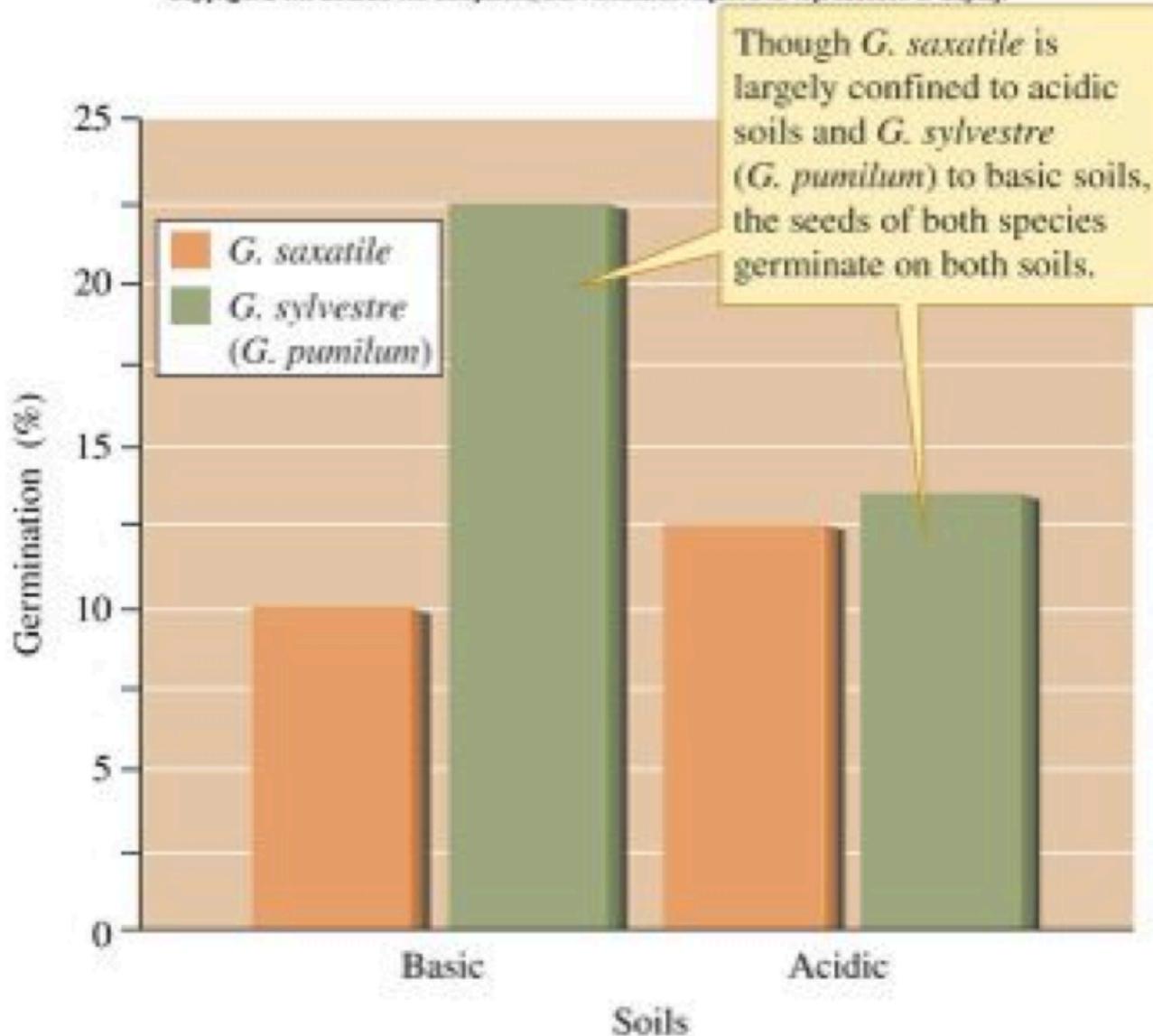
G. pumilum ocorre em solos básicos



G. saxatile ocorre em solos ácidos

Competição interespecífica em equilíbrio

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Competição interespecífica em equilíbrio

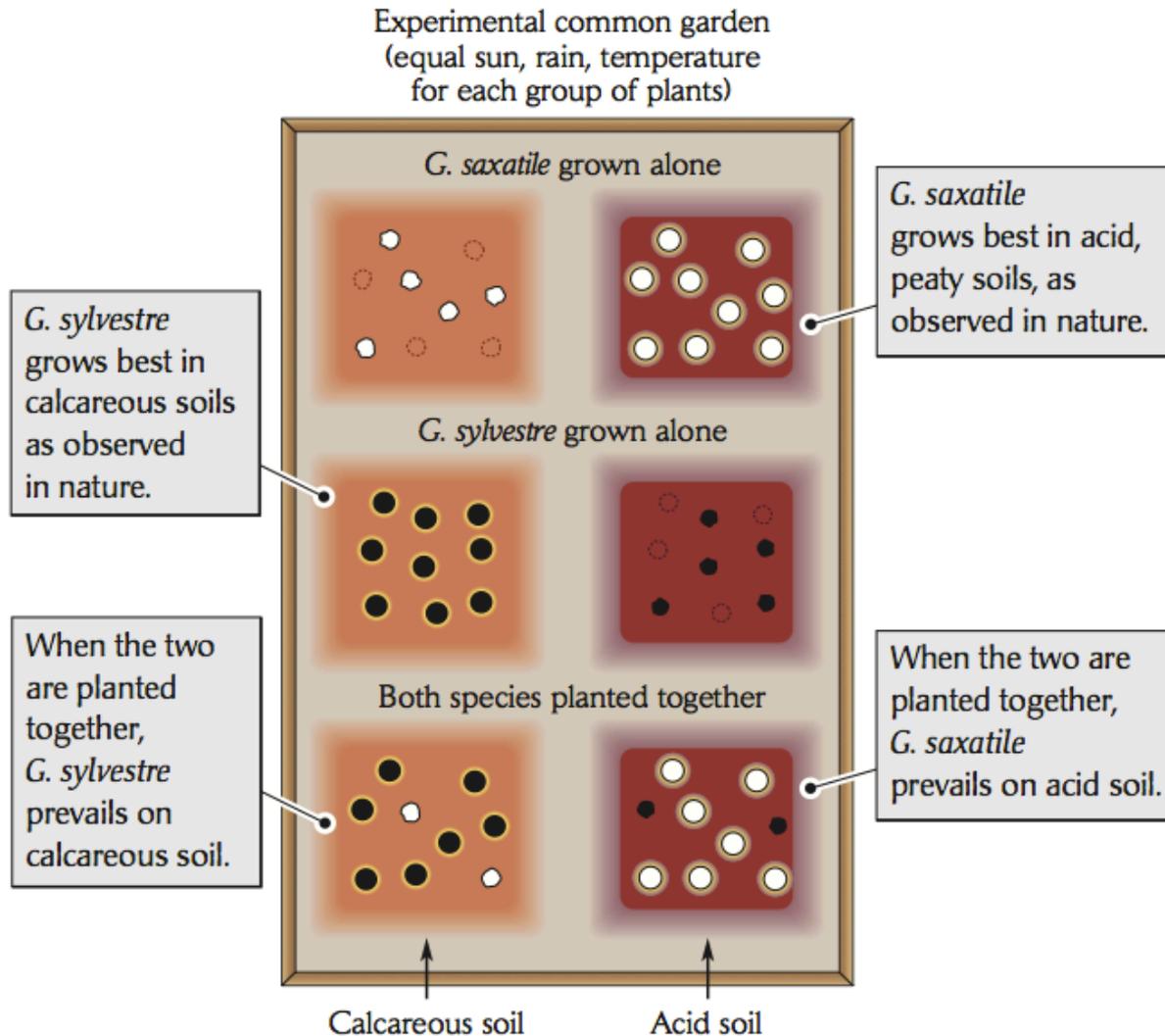


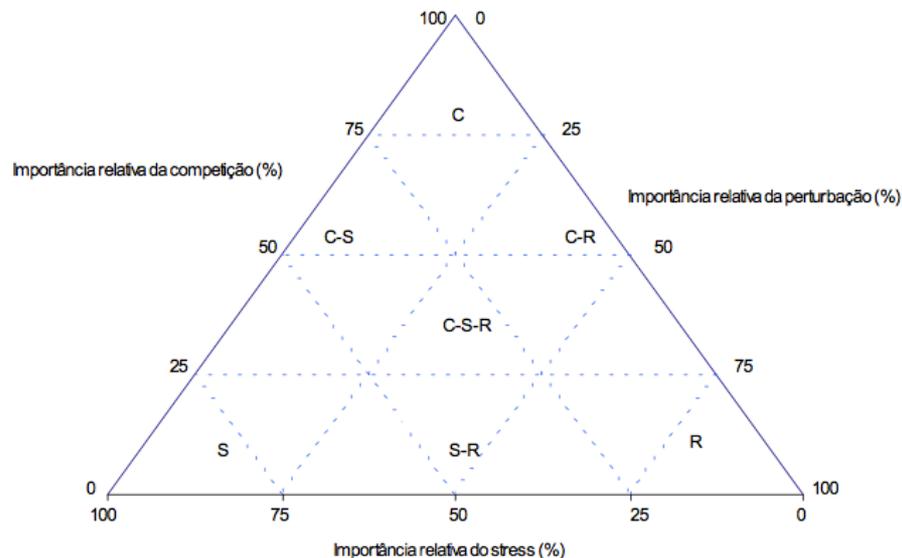
FIGURE 16.1 Tansley's basic experimental design is still used in most modern studies of competition. Tansley grew two species of *Galium*, alone and together, on two different soil types in a common garden.

Competição interespecífica em equilíbrio

- Cada espécie é especializada em seu habitat:
 - *Galium pumilum* não desenvolveu tolerância a solos ácidos e explora recursos com mais eficiência.
 - *Galium saxatile* desenvolveu tolerância a solos ácidos e explora recursos com menos eficiência.
- Competição interespecífica também é importante para a distribuição das espécies: cada uma é melhor competidora em um tipo de solo e exclui a outra espécie do ambiente.

Competição e produtividade

- Acredita-se que competição ocorra principalmente em ambientes com alta disponibilidade de recursos.
- Em ambientes estressantes ou com alta perturbação, ser competidor forte não traz nenhum tipo de vantagem (Grime 1977, 1979).



Competição e produtividade

- Existe uma combinação de condições e recursos favoráveis para todas as espécies da comunidade, mas nesses locais a competição é muito intensa. Competidores fracos, mas tolerantes a condições mais severas e perturbações, ocupam outras áreas da comunidade (Keddy 1990).

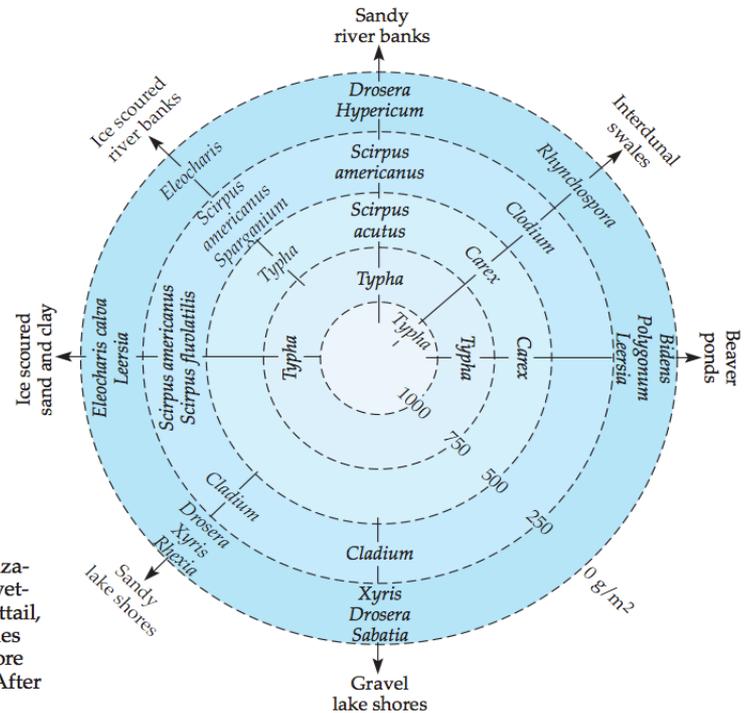


Figure 10.20
The centrifugal model of plant community organization, applied to the distributions of a number of wetland species in Ontario, Canada. *Typha latifolia* (cattail, Typaceae) occupies core habitat, while other species become more prominent as one moves toward more extreme conditions in more peripheral habitats. (After Keddy 1990.)

Competição e produtividade

- Porém, Newman (1973) e Tilman (1987) defendiam que a competição é igualmente importante em todos os tipos de ambiente: em ambientes produtivos, a competição é principalmente por luz (acima do solo); em ambientes improdutivos, a competição é principalmente por água e nutrientes (abaixo do solo).
- Não há evidências de que a competição é mais intensa em regiões mais produtivas.

Facilitação

- Contrário de competição: a atividade de uma espécie facilita a obtenção de recursos por outra (mutualismo).
- Grande controvérsia.
- Mais comum em situações de alto estresse abiótico ou herbivoria.

Facilitação

- Plantas-berçário (*nurse plants*) e nucleação.



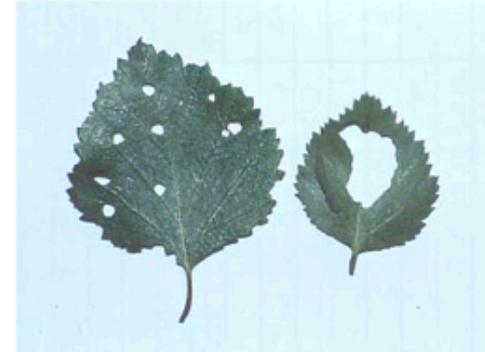
Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba – Quissamã, RJ

Herbivoria

- Consumo de tecidos vegetais por animais: normalmente não resulta em morte da planta.
- Nos casos em que há morte, herbívoro é predador: plântulas e sementes.
- Plantas são a base da maioria das cadeias alimentares e são consumidas por muitos tipos de organismos.
- Grande importância nos níveis do indivíduo até paisagem, e na evolução das plantas.

Herbivoria

Herbivoria de folhas: mais estudada



Herbivoria de raízes



Pilhadores de
nectar



Herbivoria de flores

Herbivoria

Predação de sementes



Galhadores, minadores



Herbivoria

- Os efeitos sobre o indivíduo dependem da intensidade, duração e da parte da planta que está sendo consumida:
 - Diminuição da taxa de crescimento e fecundidade.
 - Alteração na proporção de gametas masculinos:femininos e da morfologia/arquitetura da planta.
 - Raízes: redução da retirada de água e nutrientes do solo, e da estabilidade mecânica.
 - Folhas: redução da fotossíntese.
 - Seiva: redução da energia disponível para crescimento e reprodução.
 - Meristemas: redução do crescimento e alteração da forma da planta.
 - Flores e sementes: redução do *fitness*.
 - Redução da habilidade competitiva.

Supercompensação

- Alguns autores sugeriram na década de 1980 e 90 que plantas consumidas por herbívoros cresceriam mais: coevolução.
- Grande controvérsia.
- Há muito mais evidências de que plantas têm seu *fitness* reduzido devido à herbivoria.

Herbivoria

- Os efeitos sobre a população não são muito claros.
- Sem efeito:
 - Controle de cima para baixo (*top-down*): populações de herbívoros são mantidas em baixa densidade por seus predadores, de forma que não consomem muito tecido vegetal (10%). Grande controvérsia.
 - Controle de baixo para cima (*bottom-up*): as populações de plantas são limitadas por fatores abióticos (água, luz e nutrientes) e não por seus herbívoros; também são impalatáveis de com baixa qualidade nutricional.
- Efeitos negativos: diminuição da biomassa total e do tamanho populacional, principalmente pela ação de invertebrados.

Herbivoria



FIGURE 14.1 The prickly pear cactus population is controlled by its predator, the cactus moth. Photographs of a pasture in Queensland, Australia, (a) 2 months before and (b) 3 years after the introduction of the cactus moth to control the prickly pear cactus. Main photos from A. P. Dodd, in A. Keast,

R. L. Crocker, and C. S. Christian (eds.), *Biogeography and Ecology in Australia*, W. Junk, The Hague (1959), courtesy of W. H. Haseler, Department of Lands, Queensland, Australia. Inset photos by (a) D. Habeck and F. Bennet, University of Florida and (b) Peggy Greb/Agricultural Services/U.S. Department of Agriculture.

Herbivoria

- Os efeitos sobre a comunidade dependem principalmente do comportamento dos herbívoros.
- Podem afetar mais a comunidade em sua área de vida.
- Herbívoros generalistas mantêm populações de plantas em baixa densidade e promovem a coexistência de espécies.
- Herbívoros especialistas que se alimentam de espécies abundantes também promovem a coexistência.
- Herbívoros especialistas que se alimentam de espécies raras diminuem a diversidade.

Herbivoria



FIGURE 18.13 Experimental elimination of keystone consumers shows their controlling influence on species diversity. The experimental plot on the right side of the photograph was sprayed with insecticide for 8 years; the plot on the left is an unsprayed control plot. The insecticide kept populations of the chrysomelid beetle *Microrhopapla vittata* from reaching outbreak levels and defoliating the goldenrod *Solidago altissima*, its preferred food plant. Consequently, goldenrod came to dominate the sprayed plot and shaded out the many other species growing in the more diverse control plot. Courtesy of Walter Carson, from W. P. Carson and R. B. Root, *Ecol. Monogr.* 70:73–99 (2000).

Herbivoria



Figure 11.6
A fence line in northern Arizona.
The area at the left has been grazed
by cattle; the area at the right is not
grazed. (Photograph by S. Scheiner.)

Defesa das plantas

- Físicas.



FIGURE 14.8 Structural and chemical defenses protect the stems and leaves of many plants from herbivores. (a) This cholla cactus (*Opuntia*) from Arizona is protected by sharp spines. (b) The white latex sap oozing from the stem of this milkweed plant (*Asclepias syriaca*) is toxic to most herbivores. Photos by (a) R. E. Ricklefs and (b) Bill Beatty/Animals Animals, Earth Scenes.

Defesa das plantas

- Químicas: metabólitos secundários (derivados do metabolismo primário).

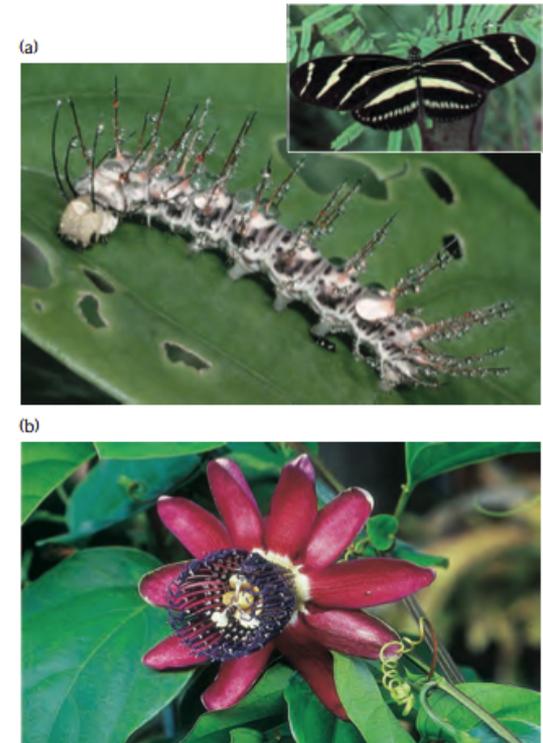


FIGURE 17.6 The taxonomic specificity of some predator-prey relationships suggests a long evolutionary history. Larvae of *Heliconius* butterflies (a) feed only on passionflower (*Passiflora*) vines (b). Photo (a) © Michael and Patricia Fogden/Corbis; inset photo courtesy of Andy McGregor; photo (b) by Ray Coleman/Photo Researchers.

Defesa das plantas

- Constitutivas ou induzidas.



Induction of chemical defenses in cotton plants following exposure to one mite species resulted in reduced populations of adult mites of another species...

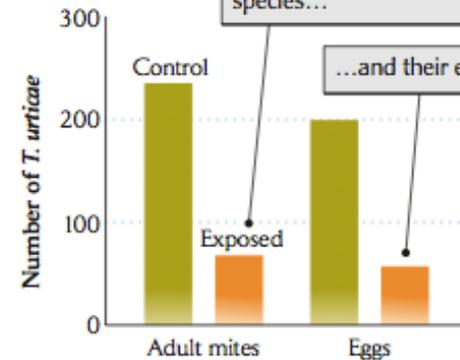


FIGURE 14.9 Plant defenses can be induced by herbivory. Mean numbers of the mite *Tetranychus urticae* were lower on cotton plants that had been previously exposed to a closely related mite species, *T. turkestanii*, than on control plants with no previous mite exposure. This finding suggests that exposure to *T. turkestanii* induced chemical defenses in the plants. From R. Karban and J. R. Carey, *Science* 225:53–54 (1984); photo by J. K. Clark.

Defesa das plantas

- Espécies com o mesmo composto químico de defesa têm morfologias distintas.
- Espécies com morfologia semelhante têm compostos químicos distintos.
- Folhas com manchas brancas, furadas, etc sinalizariam aos herbívoros que já foram consumidas.
- Folhas jovens com cores distintas sinalizariam aos predadores dos herbívoros que em breve os herbívoros estarão presentes na área.

Predação...

em plantas???

- Termo emprestado da ecologia animal para designar morte imediata de um indivíduo vegetal devido às atividades de forrageamento de um animal (Daniel Janzen, 1970).
- Em que fases da planta ocorre predação?
 - Sementes: granivoria; nem sempre a semente é totalmente consumida.
 - Plântulas: herbivoria x predação.
 - Estádios ontogenéticos mais avançados: ação dos animais tem menor chance de acarretar em morte da planta.
- Predação é a principal causa de mortalidade de espécies tropicais.

Predação pré-dispersão

- Realizada principalmente por insetos especialistas (Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera e Lepidoptera):
 - Exploram recursos agregados.
 - Utilizam “dicas” para encontrarem as sementes (compostos voláteis, cor e tamanho).
 - Têm ciclo de vida curto e se reproduzem na época de frutificação.
- Vertebrados não são bons predadores pré-dispersão: distinguem frutos imaturos por sua cor e cheiro.
- Primatas, aves e roedores podem predaar sementes provenientes de frutos maduros ainda não dispersos.

Predação pré-dispersão

- Acomete proporcionalmente menos sementes em relação à predação pós-dispersão; porém, as consequências demográficas costumam ser mais severas.



Predação pós-dispersão

- Pode ocorrer em sementes recém-dispersas (chuva de semente) ou nas armazenadas no solo (banco de semente).
- O recurso é heterogêneo e a predação é realizada principalmente por animais generalistas.
 - Sementes de diferentes espécies.
 - Sementes de diferentes idades e/ou estados.
 - Sementes podem ser espalhadas ou depositadas em locais específicos do ambiente.
- Principais predadores são besouros, formigas, caranguejos, peixes, aves, roedores e primatas.

Predação pós-dispersão

- Extremamente comum, mas ação dos animais nem sempre resulta em morte das sementes.
- Larvas de besouros e maior sucesso de germinação.
- Larvas de besouro e menor predação por esquilos em *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae).



Sciurus ingrami e
Syagrus romanzoffiana

Predação pós-dispersão

- Diszoocoria: animais granívoros podem derrubar sementes ou esquecerem onde as estocaram (aves e roedores).
 - Benefícios para a semente: menor infestação por larvas de besouros, menor predação, menor dessecação e aceleração da germinação.
 - Baixa sobrevivência, mas grande importância para a manutenção das populações e para o reflorestamento.



Araucaria angustifolia



Cyanocorax caeruleus



Dasyprocta agouti



Bertholletia excelsa

Predação de plântulas

- Realizada por vertebrados herbívoros e roedores (também usam plântulas como indicador de sementes enterradas).
- Insetos não ingerem a planta toda: herbivoria.

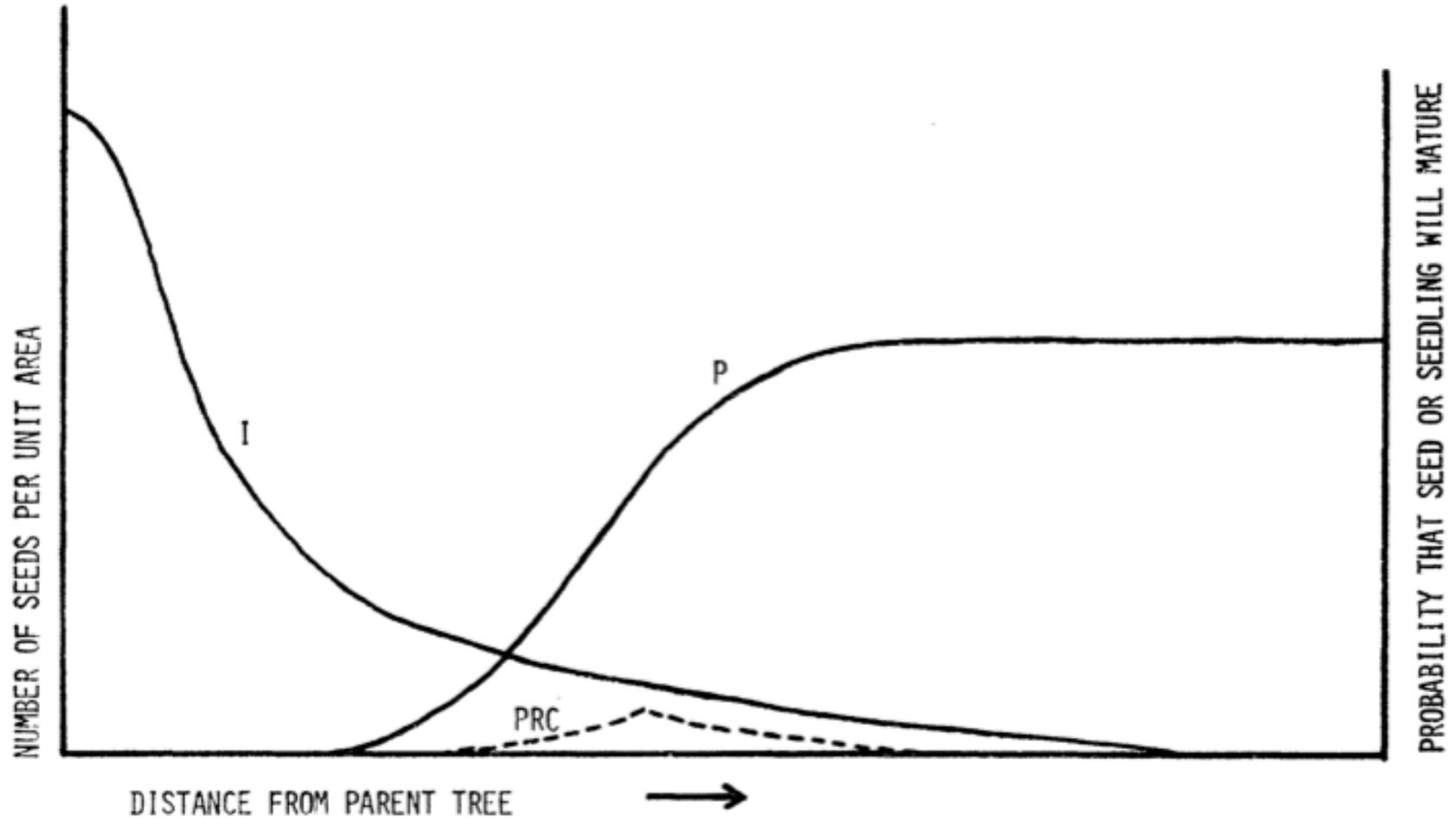


Consequências demográficas da predação

- O recrutamento de novos indivíduos na população é limitado por dispersão ou microsítios para estabelecimento.
- Predação de sementes e plântulas tem efeitos mais intensos quando o recrutamento é limitado por dispersão.



Resposta dos predadores a sementes e plântulas



Janzen 1970

Resposta das plantas aos predadores

- Sementes com defesas físicas (tamanho, formato, dureza da testa) e químicas (compostos impalatáveis).
- Plântulas com defesas físicas e químicas.
- Frutificação massiva: saciedade do predador?
 - Polinização pelo vento?
 - Condições ambientais?
- Imprevisibilidade no número de frutos e número de sementes/fruto.
- Predadores também apresentam mecanismos que permitem evitar as defesas das plantas: metabolismo dos compostos impalatáveis, aparelho bucal capaz de quebrar sementes duras, etc.

Ataque de patógenos

- Fungos, bactérias e vírus.
- Um dos principais fatores de mortalidade de sementes e plântulas em florestas tropicais, junto com predação.
- Se o patógeno for espécie-específico, leva à mortalidade de muitos indivíduos próximos à planta parental: modelo Janzen-Connell.

Ataque de patógenos

- Augspurger (1984):
 - Fatores de mortalidade de plântulas de 9 spp. dispersas pelo vento em função das distâncias das plantas parentais em BCI.
 - Dois meses: mortalidade por patógenos foi acentuada perto das plantas parentais para 6 spp. (dependente de densidade) e menor em clareiras para as 9 spp. (independente de densidade).
 - Um ano: diferentes fatores de mortalidade dependentes de distância e densidade para as 9 spp. + maior sobrevivência em clareiras para algumas spp.

Ataque de patógenos

- Também pode matar adultos e dizimar uma população.
- Mas normalmente têm efeitos mais brandos: perda de folhas e frutos, manchas nas folhas e frutos
- Plantas apresentam mecanismos químicos de defesa, os quais podem ser localizados ou sistêmicos.
 - Defesa sistêmica é parecida com a imunidade adquirida dos animais, apesar de ser completamente fisiológica, imunológica e evolutivamente.
- Também há defesa física:
 - Entupimento do floema, o que impede o espalhamento da doença pelo sistema vascular.
 - Morte do tecido ao redor da área infectada, isolando o agente patogênico.
 - Perda de área foliar e fotossintatos.

Ataque de patógenos

- Muitos fungos são transmitidos por insetos polinizadores e transformam as flores em produtoras de esporos: “DST”.
- Insetos herbívoros também transmitem fungos, que podem resultar em danos mais severos do que a herbivoria.
- Mas, em alguns casos, plantas sujeitas à herbivoria apresentam menor infestação de patógenos.