

Um modelo de competição interespecífica: coexistência entre populações com nichos ecológicos semelhantes

Mazílio C. Malavazi¹

ICNHS – UFMT, 78.557-257, Sinop/MT.

Raul A. Assis², Chiara M. S. Luciano³, Polyanna P. C. Petry⁴

FACET – UNEMAT, 78.550-000, Sinop/MT.

Resumo. A compreensão da coexistência entre espécies semelhantes ecológicamente, que compartilham os mesmos recursos, é um antigo problema da Ecologia, que conforme Lara et al. (2015) é importante para discutir o impacto que a extinção de uma espécie pode provocar em uma comunidade ou ecossistemas inteiros. Com os trabalhos de Grinnell (1904) e Gause (1932, 1934) foi estabelecida a Lei da Exclusão Competitiva, que afirma que espécies com mesmo nicho ecológico e o mesmo território geográfico não podem coexistir. Em contrapartida, MacArthur (1958) apresentou um estudo de coexistência entre cinco espécies de *warbler* com características similares. É neste contexto que o presente trabalho apresenta um modelo de coexistência estável entre duas espécies semelhantes. O modelo proposto aborda a competição interespecífica de forma limitada, que em um cenário particular, equivale ao modelo clássico, no entanto, traz interpretações biológicas diversas.

Palavras-chave: Modelos, Princípio da Exclusão Competitiva, Equação Diferencial, Nichos, Competição Interespecífica.

¹mazilio@ufmt.br

²raul@unemat-net.br

³chiara@unemat-net.br

⁴polyanna@unemat-net.br

1. Introdução

Em Ecologia, é uma questão antiga a compreensão de como espécies que compartilham os mesmos recursos e com relacionamento muito próximo possam coexistir.

Baseado em observações de campo, analisando populações de chestnut-backed chickadee (*Parus Rufescens*), Joseph Grinnell formulou o Princípio da Exclusão Competitiva: “Duas espécies com aproximadamente os mesmos hábitos alimentares não são susceptíveis de permanecerem muito tempo equilibradas em números na mesma região. Uma evadirá pela outra.” (Grinnell, 1904). A partir deste princípio, o ecologista russo Georgy Gause, observando experimentos laboratoriais de duas espécies de protozoários, formulou a Lei de Gause (Lei da Exclusão Competitiva) (Gause, 1932, 1934), que é apresentado por Garrett Hardin, como “Competidores Completos não podem coexistir” (Hardin, 1960). Em termos práticos, temos que se duas populações ocupam precisamente o mesmo nicho ecológico e o mesmo território geográfico, uma delas será extinta.

Em 1958, Robert H. MacArthur, apresenta um estudo da coexistência de cinco espécies de “warbler” (Cape May - *Deidroica Tigrina*, Myrtle - *D. Coronota*, Black-Throated Green - *D. Virens*, Blackburnian - *D. Fusca* e Bay-Breasted - *D. Costanea*, com características semelhantes (são congêneras, tamanhos e formas semelhantes e se alimentam de insetos, principalmente). A co-existência dessas espécies, consiste em uma exceção a regra geral, na qual conjectura-se que as espécies ou são limitadas por diferentes fatores ou diferem-se no habitat ou em sua extensão, Lack *apud* (MacArthur, 1958).

Este exemplo, mostra que espécies estreitamente relacionadas e ecologicamente semelhantes podem coexistir, devido ao mecanismo de recursos compartilhados, evitando a extinção de uma delas proveniente da competição entre as mesmas. Conforme (Lara et al., 2015), a compreensão do mecanismo de compartilhamento de recursos entre espécies consiste num passo fundamental para projetar o impacto que a extinção de uma espécie pode provocar em comunidades ou ecossistemas inteiros.

Sendo assim, a questão da co-existência entre espécies e seu comportamento está intimamente ligada com o espaço e os fatores ecológicos fundamentais, como a disponibilidade de recursos e o modo de compartilhamento destes, entre outros fatores ambientais. Diante desta estrutura complexa de variáveis, remetemo-nos a ideia do conceito de nicho ecológico.

Desde a sua primeira inserção na literatura ecológica com Grinnell (1917),

Elton (1927) e Gause (1936), o conceito de nicho ecológico passou por diversas reinterpretações, em consonância com a própria evolução dos conceitos em Ecologia. Em linhas gerais, este conceito surge como um conjunto de condições necessárias para a existência da espécie no meio ambiente e seus impactos nele.

Tal ideia também nos sugere abordar o conceito apresentado por Hutchinson *apud* (Chase e Leibold, 2003) baseado na quantidade de fatores limitantes dados aos organismos que são necessários para a sua existência. Estas quantidades de fatores são representados como um hipervolume n -dimensional. Neste caso, o nicho ecológico de uma espécie é visto como o espaço ocupado neste hipervolume, que se constitui em uma gama de condições para a existência da espécie (por exemplo, temperatura, recursos, habitat explorado).

Deste modo, buscamos apresentar um modelo que possa representar a coexistência estável entre duas espécies semelhantes ecologicamente que disputam recursos comuns.

2 Dois Modelos de Competição Interespecífica

Dentre os modelos matemáticos que descrevem competição interespecífica, aquele proposto por Gause (Gause, 1932, 1934) estabeleceu-se como um paradigma. Nesse modelo o impacto de uma população sobre a outra é ilimitado, um aumento suficientemente grande de uma das populações leva a outra a extinção. Uma revisão e análise matemática pode ser consultada em (Murray, 2002).

Nesta seção, apresentamos um modelo que consiste em uma reinterpretação dos efeitos de competição interespecífica, quando esta é limitada. Apesar de serem similares matematicamente, os modelos possuem diferenças significativas quando levada em conta sua interpretação biológica. Considerando um cenário de competição interespecífica limitada pelas distribuições espaciais das populações, obtém-se uma relação entre os modelos.

2.1 Modelo de Exclusão Competitiva

O modelo de competição apresentado por Gause (Gause, 1932, 1934), discute o caso de duas populações que disputam o mesmo recurso limitado, onde o crescimento de uma inibe o crescimento da outra. As hipóteses utilizadas na construção do modelo, são:

- 1 As populações estão distribuídas uniformemente em uma mesma região, ao longo do tempo.
- 2 Na ausência de competição e com recursos ilimitados, as populações reproduzem-se exponencialmente.
- 3 Na ausência de competição, mas com recursos limitados, o crescimento é logístico, ou seja, a taxa de reprodução decai linearmente conforme a população aumenta até a capacidade de suporte, na qual a taxa de reprodução é zero.
- 4 A competição é modelada pela Lei de Ação das Massas, a taxa de mortalidade devida a competição é proporcional a taxa de encontros das populações (O termo predação de uma população, corresponde a resposta funcional da outra população a alteração da densidade da mesma).

A hipótese 1 implica que a disposição dos indivíduos, ao longo do tempo, na região que esta se encontra, não é considerada como fator de influência na dinâmica populacional, ou seja, não considera-se a distribuição espacial da população como relevante nos estudos.

A hipótese 2 considera que, em condições ótimas, com abundância de recursos e sem competição por estes recursos com outras espécies, temos que a população cresce ilimitadamente.

A hipótese 3 considera que, ao limitarmos os recursos disponíveis na hipótese 2, o crescimento populacional diminui conforme a população aumenta, chegando a crescimento zero na capacidade máxima de indivíduos que o meio suporta, ou seja, a competição entre os indivíduos da população pelos recursos (limitados) reduz o crescimento da mesma.

A hipótese 4 estabelece como ocorre a competição entre as populações pelos recursos disponíveis. Nesse caso, uma população interfere negativamente no crescimento populacional da outra, que por analogia com a Lei de Ação das Massas, considera a taxa de mortalidade de uma população, devida a essa competição com a outra população, como proporcional a taxa de encontros entre as populações, ou seja, é proporcional a densidade dessa população, com relação a capacidade de suporte, multiplicado pelo número de indivíduos da outra população.

Denotamos por $N_1(t)$ e $N_2(t)$ o tamanho dessas duas populações no instante t . Com as hipóteses apresentadas, podemos escrever a seguinte dinâmica

para as populações $N_1(t)$ e $N_2(t)$:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right)\end{aligned}\quad (2.1)$$

onde, r_i denota a taxa de reprodução e K_i número máximo de indivíduos que o meio suporta (capacidade de suporte), da população N_i , $i = 1, 2$. O efeito da competição interespecífica da população N_j na população N_i , é denotado por b_{ij} , com $i \neq j$ e $i, j = 1, 2$, que possui por unidade de medida a razão entre a unidade de medida do número de indivíduo da população N_i pela unidade de medida do número de indivíduo da população N_j , ou simplesmente, indivíduos N_i por indivíduos N_j . Observe que a hipótese 4 implica na estruturação do modelo a partir do sistema Lotka-Volterra.

Denotando $n_i = \frac{N_i}{K_i}$, adimensionalizamos as populações pela capacidade de suporte das mesmas. A unidade de tempo pode ser adimensionalizada seguindo-se a escala de tempo da reprodução ou natalidade da população N_1 , $t^* = r_1 t$. Abandonando os asteriscos, obtemos:

$$\begin{aligned}\frac{dn_1}{dt} &= n_1 (1 - n_1 - a_{12} n_2) \\ \frac{dn_2}{dt} &= \rho n_2 (1 - n_2 - a_{21} n_1)\end{aligned}\quad (2.2)$$

onde $\rho = \frac{r_2}{r_1}$ e $a_{ij} = b_{ij} \frac{K_j}{K_i}$, $i \neq j$ e $i, j = 1, 2$. Observamos que, em nossa discussão, podemos assumir $\rho > 0$, $a_{12} > 0$ e $a_{21} > 0$.

Conforme (Murray, 2002), temos os seguintes resultados:

1. Se $a_{12} < 1$ e $a_{21} < 1$, temos a coexistência das populações, ou seja, as populações se estabelecem de forma que a competição entre as mesmas não mais influencia na dinâmica das populações.
2. Se $a_{12} > 1$ e $a_{21} > 1$, temos que apenas uma das populações se estabelece, dependendo da condição inicial.
3. Se $a_{12} < 1$ e $a_{21} > 1$, temos que a população N_1 se estabelece e N_2 entra em extinção.
4. Se $a_{12} > 1$ e $a_{21} < 1$, temos que a população N_2 se estabelece e N_1 entra em extinção.

Como $a_{ij} = b_{ij} \frac{K_j}{K_i}$, o aumento da capacidade de suporte de qualquer uma das espécies pode levar ao comportamento qualitativo descrito em um dos casos, 2, 3 e 4, ou seja, à exclusão competitiva.

2.2 Modelo de Competição Limitada

Com base no modelo de Gause, apresentamos um modelo que aborda a competição interespecífica limitada. Para isso, alteramos a hipótese 4, mantendo as demais.

4' O efeito da competição interespecífica é modelado através de um termo que representa o impacto máximo que uma população pode ter sobre a outra. Parâmetros adimensionais entre 0 e 1 descrevem esse efeito.

Uma forma de representar a hipótese **4'** é através da adoção de um termo de competição na forma $-c_{ij} \frac{N_j}{K_j}$ (efeito da espécie j sobre a espécie i). Utilizando esse tipo de termo, temos que o impacto máximo da população j sobre a população i é determinado pelo coeficiente c_{ij} . Para observar este fato, tomemos o pior caso no qual $N_j = K_j$ (a espécie competidora atingiu a sua capacidade de suporte). Neste caso a dinâmica de N_i seria dada por:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} - c_{ij} \right) = r_i (1 - c_{ij}) N_i \left(1 - \frac{N_i}{(1 - c_{ij}) K_i} \right).$$

Tal dinâmica teria como equilíbrio estável a população $N_i^* = (1 - c_{ij}) K_i$. Dessa forma, um coeficiente c_{ij} com valor de 0.2 representaria uma redução máxima de 20% na capacidade de suporte de N_i .

Com as hipóteses apresentadas, podemos escrever a seguinte dinâmica para as populações $N_1(t)$ e $N_2(t)$:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - c_{12} \frac{N_2}{K_2} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - c_{21} \frac{N_1}{K_1} \right) \end{cases} \quad (2.3)$$

onde, r_i denota a taxa de reprodução e K_i número máximo de indivíduos que o meio suporta (capacidade de suporte), da população N_i , $i = 1, 2$. O efeito da competição interespecífica da população N_j na população N_i , é denotado por $0 < c_{ij} < 1$, com $i \neq j$ e $i, j = 1, 2$, que correspondem a parâmetros adimensionalizados que representam o impacto máximo da competição interespecífica.

Denotando $n_i = \frac{N_i}{K_i}$, adimensionalizamos as populações pela capacidade se suporte das mesmas. A unidade de tempo pode ser adimensionalizada seguindo-se a escala de tempo da reprodução ou natalidade da população N_1 , $t^* = r_1 t$. Abandonando os asteriscos, obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{dn_1}{dt} &= n_1 (1 - n_1 - c_{12}n_2) \\ \frac{dn_2}{dt} &= \rho n_2 (1 - n_2 - c_{21}n_1) \end{aligned} \quad (2.4)$$

onde $\rho = \frac{r_2}{r_1}$.

Para o sistema 2.4, temos a coexistência das populações, ou seja, as populações se estabelecem de forma que a competição entre as mesmas não mais influencia na dinâmica das populações, pois $c_{12} < 1$ e $c_{21} < 1$.

2.3 Correspondências entre o Modelo de Exclusão Competitiva e o Modelo de Competição Limitada

Nesta subsecção, estabelecemos relações entre os modelos abordados anteriormente. A partir do modelo de Exclusão Competitiva, que discutimos na Subsecção 2.1, consideramos o contexto de competição parcial o qual supõe que a disposição dos indivíduos é uniforme, no entanto, a sobreposição das populações ocorre somente em uma parte dessa região, que pode ser observada no trabalho de MacArthur (1958). Precisamente, temos:

1': As populações estão distribuídas uniformemente em regiões distintas com uma subregião em comum.

Esta hipótese considera que as populações estão distribuídas em dois espaços distintos, porém com uma parte em comum, ou seja, o encontro dos indivíduos destas populações ocorre apenas nesta subregião. Biologicamente, tal ideia pode ser interpretada através da observação de que a interação entre as populações não se dá com o total de indivíduos das populações, mas sim por uma proporção da população que se encontra em geral na fronteira do grupo. Para elaboração do sistema de equações diferenciais que representa o modelo descrito, iniciamos com a interpretação da hipótese 1'. Para tal, considere que a população i esteja distribuída uniformemente em uma região A_i , $i = 1, 2$. Definimos a interseção dessas regiões como uma proporção de cada região, com constante de proporcionalidade α_i , com $0 \leq \alpha_i \leq 1$, ou seja, $A_1 \cap A_2 = \alpha_i A_i$, conforme podemos observar na Figura 1.

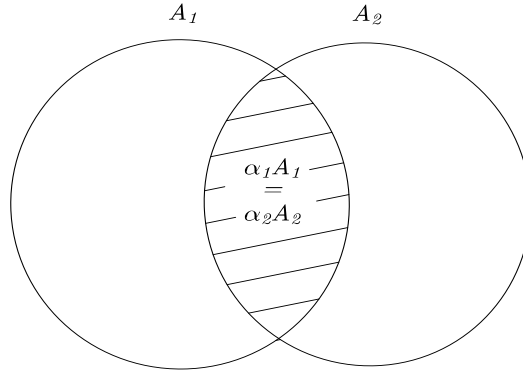


Figura 1: Área de interação entre as populações. Fonte: Esboço nosso

Denotamos por $N_i(t)$ o tamanho da população no instante t , na região A_i , $i = 1, 2$. A dinâmica das populações é idêntica ao modelo de Exclusão Competitiva quando considerada a inexistência de competição entre as populações.

A hipótese 1' implica que a competição entre as populações é parcial e ocorre apenas entre os indivíduos que estão na interseção dessas regiões. Como α_i representa a proporção entre a região de interseção com a região total A_i e a distribuição da população i na região A_i é uniforme, temos que α_i também corresponde à razão entre o número de indivíduos da população i que estão na região de interseção e o total de indivíduos N_i da região A_i , ou seja, o número de indivíduos da população i na interseção das regiões é dado por $\alpha_i N_i$.

Considerando essa hipótese, obtemos a seguinte dinâmica para as populações $N_1(t)$ e $N_2(t)$:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \alpha_1 \alpha_2 \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \alpha_1 \alpha_2 \frac{N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (2.5)$$

onde, r_i denota a taxa de reprodução e K_i número máximo de indivíduos que o meio suporta (capacidade de suporte), da população N_i , $i = 1, 2$. O efeito da competição interespecífica da população N_j na população N_i , é denotado por b_{ij} , com $i \neq j$ e $i, j = 1, 2$, que possui por unidade de medida a razão entre a unidade de medida do número de indivíduo da população N_i pela unidade de medida do número de indivíduo da população N_j , ou simplesmente, indivíduos N_i por indivíduos N_j .

Denotando $n_i = \frac{N_i}{K_i}$, adimensionalizamos as populações pela capacidade de suporte das mesmas. A unidade de tempo pode ser adimensionalizada seguindo-se a escala de tempo da reprodução ou natalidade da população N_1 , $t^* = r_1 t$. Abandonando os asteriscos, obtemos:

$$\begin{aligned}\frac{dn_1}{dt} &= n_1(1 - n_1 - c_{12}n_2) \\ \frac{dn_2}{dt} &= \rho n_2(1 - n_2 - c_{21}n_1)\end{aligned}\tag{2.6}$$

onde $\rho = \frac{r_2}{r_1}$ e $c_{ij} = b_{ij}\alpha_i\alpha_j\frac{K_j}{K_i}$, $i \neq j$ e $i, j = 1, 2$. Observamos que, em nossa discussão, podemos assumir $\rho > 0$, $c_{12} > 0$ e $c_{21} > 0$. Assim, o sistema 2.6 possui os mesmos resultados qualitativos matemáticos que o sistema 2.2.

Definimos como a_i a área da região A_i e a densidade da população i na capacidade de suporte, $d_i = K_i/a_i$, com unidade de medida, indivíduos / unidade de área.

Como $\alpha_1 a_1 = \alpha_2 a_2$, obtemos que $\alpha_2 = \alpha_1 \frac{d_2 K_1}{d_1 K_2}$. Portanto,

$$\frac{b_{12}\alpha_1\alpha_2}{K_1} = \frac{\alpha_1^2}{K_2} b_{12} \frac{d_2}{d_1}.$$

Analogamente,

$$\frac{b_{21}\alpha_1\alpha_2}{K_2} = \frac{\alpha_2^2}{K_1} b_{21} \frac{d_1}{d_2}.$$

Observando que b_{ij} representa um coeficiente de conversão de unidades de indivíduos da espécie j para unidades de indivíduos da espécie i e que as densidades d_1 e d_2 fornecem uma maneira de converter unidades de indivíduos de ambas as espécies a uma unidade comum (unidade de área), é possível estabelecer uma relação entre os coeficientes b_{12} , b_{21} e as densidades d_1 e d_2 . Por exemplo, se cada unidade de área comporta 4 indivíduos da espécie 1 e apenas 2 indivíduos da espécie 2, temos que 1 indivíduo da espécie 2 corresponde a 2 indivíduos da espécie 1. Isso equivale a um coeficiente $b_{12} = 2$ e $b_{21} = \frac{1}{2}$. De uma forma geral, $b_{ij} = \frac{d_i}{d_j}$.

Vale notar que, neste caso, estamos utilizando algumas hipóteses biológicas, por exemplo de que a competição é simétrica, isto é, $b_{12} = \frac{1}{b_{21}}$. Na verdade, esta hipótese está implícita quando exprimimos a competição em termos de sobreposição de áreas de habitat.

Dessa forma temos que o modelo 2.5, pode ser escrito como

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - \alpha_1^2 \frac{N_2}{K_2} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - \alpha_2^2 \frac{N_1}{K_1} \right) \end{aligned} \quad (2.7)$$

Assim, segue que o Modelo de Exclusão Competitiva corresponde, nesse cenário, ao Modelo de Competição Limitada, com $c_{ij} = \alpha_i^2$.

3 Generalização para Sobreposição de Partições de Nichos

Como definido na introdução, o nicho ecológico de uma espécie se constitui em uma gama de condições para a existência da espécie (por exemplo, temperatura, recursos, habitat explorado, etc). No contexto da variável temperatura, por exemplo, temos que cada população possui um espectro determinado de temperaturas para buscar alimentos, se reproduzirem, etc, no qual favorece a competição com outras populações, por outro lado, em outras faixas de temperatura, essa população fica reclusa e/ou isolada, sem interações com outras populações. Devido cada população ter um conjunto específico de temperaturas de atividade, a competição entre duas espécies acontece quando a temperatura é semelhante para ambas.

Portanto, ao considerar a variável temperatura do nicho ecológico, a competição entre duas populações pode ser modelada como uma competição parcial, onde o termo parcial refere-se ao subconjunto de temperaturas dos nichos ecológicos de cada uma, correspondente a interseção das temperaturas, onde efetivamente ocorre a competição.

Considere que as populações estão uniformemente distribuídas, relativamente ao espectro de temperaturas da população. Por exemplo, se uma população de 1000 indivíduos possui em seu nicho ecológico temperaturas compreendidas no intervalo de $0^\circ C$ à $49^\circ C$, então temos que há 20 indivíduos por graus Celsius. Conforme observado anteriormente, será considerado também que as populações competirão apenas em parte desses espectros, ou seja, na interseção. Assim temos,

1'': As populações estão uniformemente distribuídas relativamente ao espectro de temperatura das mesmas, com um subconjunto de temperaturas em comum.

Esta hipótese considera que as populações possuem dois espectros distintos de temperatura, porém com uma parte em comum, ou seja, o encontro dos indivíduos destas populações ocorre apenas quando tem-se temperaturas compreendidas nessa parte comum. Biologicamente, tal ideia pode ser interpretada através da observação de que a interação entre as populações ocorre apenas para valores de temperaturas pertinentes aos nichos de ambas.

Para elaboração do sistema de equações diferenciais que representa o modelo descrito, iniciamos com a interpretação da hipótese 1''. Para tal, considere que a população i esteja distribuída uniformemente, considerando seu espectro de temperatura T_i , $i = 1, 2$. Definimos a interseção desses espectros como uma proporção de cada um, com constante de proporcionalidade β_i , com $0 \leq \beta_i \leq 1$, ou seja, $T_1 \cap T_2 = \beta_i T_i$.

Denotamos por $N_i(t)$ o tamanho da população no instante t . Como β_i representa a proporção entre o espectro de interseção com o espectro total T_i e a distribuição da população i no espectro T_i é uniforme, temos que o número de indivíduos da população i na interseção dos espectros de temperaturas é dado por $\beta_i N_i$.

Considerando essa hipótese, obtemos a seguinte dinâmica para as populações $N_1(t)$ e $N_2(t)$:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \beta_1 \beta_2 \frac{N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \beta_1 \beta_2 \frac{N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (3.8)$$

onde, r_i denota a taxa de reprodução e K_i número máximo de indivíduos que o meio suporta (capacidade de suporte), da população N_i , $i = 1, 2$. O efeito da competição interespecífica da população N_j na população N_i , é denotado por b_{ij} , com $i \neq j$ e $i, j = 1, 2$, que possui por unidade de medida a razão entre a unidade de medida do número de indivíduo da população N_i pela unidade de medida do número de indivíduo da população N_j , ou simplesmente, indivíduos N_i por indivíduos N_j .

Assim obtemos o mesmo modelo apresentado em 2.5. Portanto o fenômeno da competição entre populações, quando considerada no contexto da variável temperatura, do nicho ecológico das mesmas, pode ser representada pelo modelo de Competição Limitada. De forma análoga, o mesmo raciocínio aplicado a distribuição conjunta geográfica e de temperatura pode ser considerado por uma modelagem da competição parcial com outras variáveis do nicho ecológico.

4 Conclusão

Foi apresentado um modelo de competição interespecífica limitada (equação 2.3). Apesar de matematicamente equivalente à modelos clássicos de competição interespecífica (equação 2.1), este apresenta interpretações biológicas diversas. Em particular, o modelo tem como objetivo representar situações nas quais o princípio de competição exclusiva não é válida, como em diversos exemplos de partições de nichos entre espécies coexistentes (MacArthur, 1958).

Estabelecemos uma correspondência entre os modelos, através de um exemplo específico de coexistência entre as espécies em competição. Foi demonstrado que tal cenário pode ser visto como um caso particular do modelo de competição limitada. Esse cenário específico representava uma partição espacial do meio ambiente utilizado pelas espécies. Na seção 3, ilustramos como tal partição pode ser estendida ao conceito, mais geral, de nicho. Assim, fica claro que o modelo de competição limitada pode representar interações que são limitadas pelas sobreposições de nichos entre espécies, sintetizadas nos coeficientes c_{ij} da equação 2.3.

Dessa forma o modelo proposto é capaz de representar relações biológicas não capturadas pelo modelo clássico. Por exemplo, a situação específica na qual uma espécie não é capaz de exaurir os recursos de uma outra (independentemente do tamanho das populações) não é bem representada pelo modelo clássico. Neste modelo, o aumento ilimitado da capacidade de suporte de uma população leva, necessariamente, a extinção de uma das espécies. No modelo proposto o efeito da competição interespecífica não é regulado pelas capacidades de suporte, mas sintetizada nos coeficientes c_{ij} , que representam o impacto máximo (no sentido de redução da capacidade de suporte) entre as espécies.

Agradecimentos

Raul Abreu de Assis, agradece o apoio da FAPEMAT, Edital Universal 005-2015, processo número 2044271/2015.

Referências

Chase, J. M. e Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

- Gause, G. F. (1932). Experimental studies on the struggle for existence. *Journal of experimental biology*, 9(4):389–402.
- Gause, G. F. (1934). The struggle for existence. baltimore (md): Williams and wilkins. 1970. criticisms of invalidation of the principle of competitive exclusion. *Nature*, 227:89.
- Grinnell, J. (1904). The origin and distribution of the chest-nut-backed chickadee. *The Auk*, 21(3):364–382.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409):1292–1297.
- Lara, C., Pérez, B., Castillo-Guevara, C., e Serrano-Meneses, M. A. (2015). Niche partitioning among three tree-climbing bird species in subtropical mountain forest sites with different human disturbance. *Zoological Studies*, 54(1):1.
- MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology*, 39(4):599–619.
- Murray, J. D. (2002). *Mathematical Biology I: An Introduction, vol. 17 of Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer, New York, NY, USA,.

