



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS (UFG)
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

HEURY SOUSA FERREIRA

**MODELO MATEMÁTICO PARA DINÂMICA DE RANGE
SOB UMA ÓTICA NÃO LINEAR**

GOIÂNIA/GO

17 DE JUNHO DE 2013



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO (TECA) PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES

E DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a [Lei 9.610/98](#), o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou download, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das Teses e Dissertações disponibilizado na BDTD/UFG é de responsabilidade exclusiva do autor. Ao encaminhar o produto final, o autor(a) e o(a) orientador(a) firmam o compromisso de que o trabalho não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico

Dissertação Tese Outro*: _____

*No caso de mestrado/doutorado profissional, indique o formato do Trabalho de Conclusão de Curso, permitido no documento de área, correspondente ao programa de pós-graduação, orientado pela legislação vigente da CAPES.

Exemplos: Estudo de caso ou Revisão sistemática ou outros formatos.

2. Nome completo do autor

Heury Sousa Ferreira

3. Título do trabalho

Modelo matemático para dinâmica de range sob uma ótica não linear

4. Informações de acesso ao documento (este campo deve ser preenchido pelo orientador)

Concorda com a liberação total do documento SIM NÃO¹

[1] Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. Após esse período, a possível disponibilização ocorrerá apenas mediante:

a) consulta ao(a) autor(a) e ao(a) orientador(a);

b) novo Termo de Ciência e de Autorização (TECA) assinado e inserido no arquivo da tese ou dissertação.

O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

Obs. Este termo deverá ser assinado no SEI pelo orientador e pelo autor.



Documento assinado eletronicamente por **Paulo De Marco Júnior, Professor do Magistério Superior**, em 14/08/2023, às 15:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Heury Sousa Ferreira, Usuário Externo**, em 21/08/2023, às 13:19, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **3956899** e o código CRC **DBBCDA27**.

Referência: Processo nº 23070.045189/2023-36

SEI nº 3956899

HEURY SOUSA FERREIRA

**MODELO MATEMÁTICO PARA DINÂMICA DE RANGE
SOB UMA ÓTICA NÃO LINEAR**

Tese de Doutorado apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Evolução, do Instituto de
Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Goiás, como parte dos
pré-requisitos para obtenção do título
de Doutor em Ecologia e Evolução.
Área de Concentração: Ecologia e
Evolução. Linha de Pesquisa:
modelagem matemática.

Orientador: Dr. Paulo De Marco Junior

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Daniel Brito

Prof. Dr. Ludgero Vieira

Prof. Dr. Miguel Petrere Junior

Prof. Dr. Ronaldo Angelini

LOCAL DE DEFESA: ANFI-TEATRO DO ICB 1

DATA: 17 DE JUNHO DE 2013

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do
Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Ferreira, Heury Sousa
MODELO MATEMÁTICO PARA DINÂMICA DE RANGE SOB UMA
ÓTICA NÃO LINEAR [manuscrito] / Heury Sousa Ferreira. - 2013.
LXXXVIII, 88 f.: il.

Orientador: Prof. Paulo de Marco Júnior.
Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de
Ciências Biológicas (ICB), , Goiânia, 2013.
Bibliografia.

1. Caos, Ecologia Teórica, Heury, Tese, Range, Espécies.. I.
Júnior, Paulo de Marco, orient. II. Título.

CDU 574



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE TESE DE N° 16

Ata da reunião da banca examinadora da defesa de tese em nível de doutorado. Em dezessete de junho de dois mil e treze, às oito horas, no anfiteatro do ICB I, Campus II, UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior – ICB/UFG, Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira – UNB, Prof. Dr. Miguel Petre Junior – UNESP, Prof. Dr. Ronaldo Agelini e Prof. Dr. Daniel de Brito Candido da Silva - ICB/UFG, para em sessão pública, presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de tese intitulada: **"Modelo matemático para dinâmica de range sob uma ótica não linear"** em nível doutorado, área de concentração em Ecologia e Evolução, de autoria de **Heury Sousa Ferreira**, discente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo presidente que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra a seguir foi concedida ao autor da dissertação que, em cerca de.....³⁵..... minutos procedeu à apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu ao examinado, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição, procedeu-se à avaliação da defesa. Tendo em vista o que consta na Resolução nº 0834/2007 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução e procedidas às correções recomendadas, a tese foi.....^{APROVADA}....., considerando-se integralmente cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Doutor em Ecologia e Evolução, na área de concentração em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do programa da versão definitiva da tese, com as devidas correções. A banca examinadora recomenda a publicação de artigo (s) científico (s) oriundo (s) dessa tese em periódicos de circulação nacional e, ou, internacional, depois de procedidas as modificações sugeridas. Cumpridas as formalidades de

UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

29 pauta, às.....11..... horas e 45.....minutos encerrou-se a sessão de defesa, e para
30 constar eu, Lorena Reis Pinho, Assistente em Administração - da Universidade Federal de
31 Goiás, lavrei a presente ata, que após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca
32 examinadora em três vias de igual teor.

33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59

Paulo De Marco Júnior
Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior

ICB/UFG

Ludgero Cardoso Galli Vieira
Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira

UNB

Miguel Petre Junior
Prof. Dr. Miguel Petre Junior

UNESP

Ronaldo Agelini
Prof. Dr. Ronaldo Agelini

UFRN

Daniel de Brito Candido da Silva
Prof. Dr. Daniel de Brito Candido da Silva

ICB/UFG

UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS

AGRADECIMENTOS

Chegar ao fim de um doutorado é um processo alcançado através de dedicação e abdicção de muitas coisas em prol de um objetivo: tornar-se doutor em ciências, um pensador criativo, capaz de entender o mundo natural através da liberdade de raciocínio e pensamento. Há muitas pessoas a quem devo agradecer por ter chegado nessa etapa, muitas delas nunca nem me viram falar sobre teoria do caos ou modelos matemáticos em ciência, mas formam um alicerce importante de confiança e aprendizado de vida, formam as bases sólidas sobre as quais uma de minhas personalidades, a do cientista, se equilibra e respira.

Agradeço primeiramente os órgãos CAPES e FAPEMA (Fundo de Amparo a Pesquisa do Maranhão) pelo apoio financeiro indispensável durante essa caminhada. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás, alunos, funcionários administrativos e professores, por todo o apoio e estrutura, em especial aos Professores e Alunos do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese.

Agradeço ainda ao Doutor Silvio Gomes Monteiro e ao Doutor Nivaldo Muniz, respectivamente meu orientador e co-orientador na monografia de graduação, sem o direcionamento dos quais eu jamais estaria concluindo esta tese hoje. Ao Doutor Marco Valério Jansen Cutrim, que despertou em mim a curiosidade e o interesse por ecologia e dinâmica de organismos planctônicos, que originaram meus primeiros trabalhos em modelagem. Ao departamento de Biologia da UFMA, além da minha formação, por manter as portas sempre abertas a minhas palestras e diversos cursos de bioestatística. À professora Gisele Garcia Azevedo da UFMA, e aos alunos do PET-BIO, por todo o apoio e incentivo, e ajuda na organização de cursos e palestras. À empresa Júnior Mutual, em especial a Alexandre Azevedo, pelo imenso apoio na organização dos primeiros cursos de bioestatística naquele departamento, que muito me ajudaram no meu crescimento como pesquisador e professor.

Agradeço aos meus pais e familiares, e a meus amigos de jornada. Meu muito obrigado aos amigos Vinicius Mendes, Orleans Silva, Eddy, Arnaldo Silva, Walter Monteiro e Rafael Nunes, por toda a convivência nos anos iniciais de minha carreira, e

ainda à minha segunda mãe Bernardina Prado ao meu lado em todos os momentos, ao amigo músico José de Geus e sua esposa Carina pelas conversas e companhias em diversos momentos.

Se houver nos próximos dias uma terceira guerra mundial, é por culpa desse parágrafo de agradecimento, mas o mesmo brotou de maneira inevitável. Meus mais sinceros agradecimentos a Nayara Pereira Rezende, Thaísa Michelin, Marcella Prado, Lenize Calvão, Aparecida Matumoto, Analice Calaça, Carolina Carnielli, Géssica Viviane, Luciana Guimarães, Verônica Queiroz e Patrícia Verônica, por todo o carinho, pelo convívio e trocas sinceras, a Maria Antônia Rivera pela amizade e força, e a Cellini Castro por diversas vezes me ter lembrado quem sou.

Agradeço aos amigos e alunos Nelson Silva, Kesler Sam e Lucas dos Anjos por estarem sempre ao meu lado. Agradeço ainda ao meu Professor de Jiu Jitsu Charles Antônio Nogueira e a todos os parceiros de treino no Jiu Jitsu por terem me aberto as portas dessa toca de vencedores, constituindo assim um pano de fundo que dava o equilíbrio para as atividades acadêmicas.

Não poderia deixar de agradecer ao meu orientador nos dois primeiros anos de doutorado, José Alexandre Diniz Filho, que nesse tempo fez o possível pra me dar condições de crescer academicamente. Meu agradecimento especial ao Doutor Jorge Diniz, grande “Mestre Diniz”, importantíssimo em me resgatar e me fazer lembrar de minhas raízes em momentos em que pra mim já não mais valia a pena continuar, em meio a tanta hipocrisia e deslealdade que encontrei dentro do meio acadêmico.

E por fim, meus profundos agradecimentos ao meu mentor e amigo Paulo De Marco Junior, que é a razão de eu ter entrado e continuado no programa de pós-graduação em ecologia e evolução da UFG, muito da minha maneira de ver ciência e o modo de ensinar e lidar com alunos e orientandos, veio dele, e continuará comigo pra sempre.

RESUMO

Palavras chave: caos, ecologia, range.

O presente trabalho apresenta um modelo para o estudo de dinâmica de range construído com base em mecanismos de dinâmica espaço-temporal e de interação não linear de espécies. A abordagem aqui apresentada propõe uma reformulação do princípio de exclusão competitiva (expandindo-o ao acrescentar-se o fator de sobreposição entre os ranges de espécies competidoras), explora as fragilidades do modelo tradicional de Lotka-Volterra para o entendimento de questões ligadas à invasão de espécies, mostra que sob circunstâncias de migração e difusão o range pode oscilar de uma maneira caótica, e apresenta a derivação de uma equação que permite estimar o tamanho de populações com base no grau de sobreposição de seu range com o range de uma espécie que com ela interage.

ABSTRACT

Key words: chaos, ecology, range.

This paper presents a model for the study of dynamic range built on mechanisms of spatiotemporal dynamics and nonlinear interaction of species. The approach proposes a reformulation of the principle of competitive exclusion (expanding it by adding the factor of overlap between the ranges of competing species), explores the weaknesses of the traditional model of Lotka-Volterra to the understanding of issues related to the invasion of species, shows that under circumstances of migration and the diffusion the range dynamics can be chaotic, and presents the derivation of an equation for estimating population size based on the degree of overlap of their range with the range of a species with which it interacts.

Sumário

CAPÍTULO I – O MUNDO	11
1.1 Modelos Para Entender Processos e Construir Teoria.....	11
1.3 Entendendo o mundo através da Teoria do Nicho e de Modelos Lotka-Volterra	17
1.4 Mundo Não Linear e Caos.....	20
1.5 O conceito científico de Caos.....	22
CAPÍTULO II - MODELANDO O MUNDO.....	25
2.1 Construção de modelo para dinâmica de Range.....	25
2.2 Soluções de Equilíbrio e Coexistência entre as Espécies	27
2.3 Soluções de Equilíbrio para Persistência e Invasão.....	31
Figura 2.2.....	33
2.3 Reformulando o Princípio de Exclusão Competitiva	34
2.4 Alterações nas Isóclinas e Soluções de Equilíbrio Tradicionais	38
Figura 2.3.....	39
Figura 2.4.....	40
2.5. Implicações sobre as interações Predador-Presa	41
2.6 Soluções de Equilíbrio para Predador-Presa	42
CAPÍTULO III - SIMULANDO O MUNDO	44
3.1 Versão Contínua para Duas Espécies Competindo	45
3.2 Versão Contínua para Predador Presa	51
3.3 Uma única espécie representada por diversas populações sem fluxo de indivíduos	54
3.4 Uma única espécie representada por diversas populações com fluxo de indivíduos	67
CAPÍTULO IV - COMO FICA O MUNDO.....	71
4.1 Condições de Coexistência entre Espécies.....	71
4.2 Uma nova equação para estimativas em um mundo real.....	76
4.3 Dinâmica Caótica para o Range	78
4.4 Uma pequena nota sobre os padrões de Distribuição de Range e Abundância em Comunidades	79
4.5 O que dizem os dados do Mundo Real.....	80
4.6 Considerações Finais	81
Referências Bibliográficas.....	82

Lista de Figuras

Figura 1.1.....	122
Figura 1.2.....	155
Figura 2.1.....	300
Figura 3.1.....	49
Figura 3.2.....	50
Figura 3.3.....	53
Figura 3.4.....	555
Figura 3.5.....	577
Figura 3.6.....	59
Figura 3.7.....	60
Figura 3.8.....	61
Figura 3.9.....	62
Figura 3.10.....	63
Figura 3.11.....	64
Figura 3.12.....	655
Figura 3.13.....	666
Figura 3.14.....	66
Figura 3.15.....	69
Figura 3.16.....	69
Figura 4.1.....	75

Lista de Tabelas

Tabela 2.1	33
Tabela 2.2	34
Tabela 2.3	35
Tabela 2.4	37

CAPÍTULO I

O MUNDO



“É a teoria que decide o que podemos observar”.

(Albert Einstein)

CAPÍTULO I – O MUNDO

1.1 Modelos Para Entender Processos e Construir Teoria

O presente trabalho consiste na apresentação de um modelo matemático com o intuito de entendimento teórico de questões ligadas à dinâmica de distribuição de espécies, interações interespecíficas e dinâmica não-linear. Quando falamos em construção de modelos matemáticos, é conveniente entender o contexto de conhecimento dentro do qual esse modelo está inserido, e o que ele pode de fato acrescentar ao entendimento do fenômeno que está sendo abordado. Em virtude da maior parte da literatura ligada ao tema estar em língua inglesa, têm-se muitos termos conceituados nesse idioma, a maior parte da literatura ligada à distribuição de espécies utiliza a palavra “Range” para se referir de maneira geral à distribuição da espécie no espaço, podendo essa distribuição assumir formas geométricas muito complexas (Lennon, Kunin *et al.* 2002), já outros autores preferem o uso do termo de maneira mais restrita e para figuras geométricas mais simples, esses autores definem Range como sendo “o menor polígono convexo que abrange a distribuição (Laurie & Silander 2002)”. Ao longo de todo esse trabalho utilizaremos a palavra “Range” (e sua forma arbitrariamente pluralizada, “Ranges”) como sinônimo de distribuição espacial das espécies.

Dito isso, temos que em Ecologia, especificamente no tema ligado a distribuição de espécies, há atualmente uma predominância de modelos estatísticos para a busca de entendimento de padrões e questões de nível mais fundamental, esses modelos são denominados na literatura internacional pela sigla em inglês SDMs (Species Distribution Models), e buscam relacionar a distribuição espacial de espécies com certos conjuntos de variáveis ambientais, e seu uso tem sido cada vez mais crescente, não só pelo avanço de novas técnicas, mas também por uma crescente disponibilidade de dados biogeográficos e ambientais (Guisan & Thuiller 2005). Ainda assim, diversos autores questionam seriamente a utilidade desses modelos para predizerem mudanças nas distribuições, riscos de extinção, e ainda para guiar medidas de caráter prático em questões de importância política e social ligadas ao tema, tais como invasão de espécies (Pearson & Dawson 2003; Araujo & Guisan 2006).

Pensando de um ponto de vista epistemológico, enquanto modelos puramente fenomenológicos, os SDMs não representam os processos dinâmicos que são subjacentes à formação dos Ranges. Desse modo, sua aplicação assume que as distribuições das espécies estão sempre em equilíbrio com as condições ambientais (Guisan & Thuiller 2005). No entanto, há trabalhos que mostram que muitas distribuições de espécies se desviam dessa condição de equilíbrio (Svenning & Skov 2004; Araujo & Pearson 2005; Schurr, Midgley et al. 2007). Porém, os SDMs “ignoram” esses processos de dinâmica populacional espacial que possam causar desacordos entre o nicho das espécies e suas distribuições (Holt 2009). Com o intuito de superar essa dificuldade, diversos autores sugerem que SDMs devam incorporar processos dinâmicos (Gaston 1996; Araujo & Guisan 2006; Thuiller, Albert *et al.* 2008) e ser capazes de integrar, sobretudo, teoria ecológica em sua própria construção (Kearney 2006).

De um modo geral a Figura 1.1, retirada do artigo de Pagel & Schurr (2012), sintetiza a maneira como são conduzidos os esforços na construção desses modelos e na busca pelo entendimento das questões que os mesmos buscam responder.

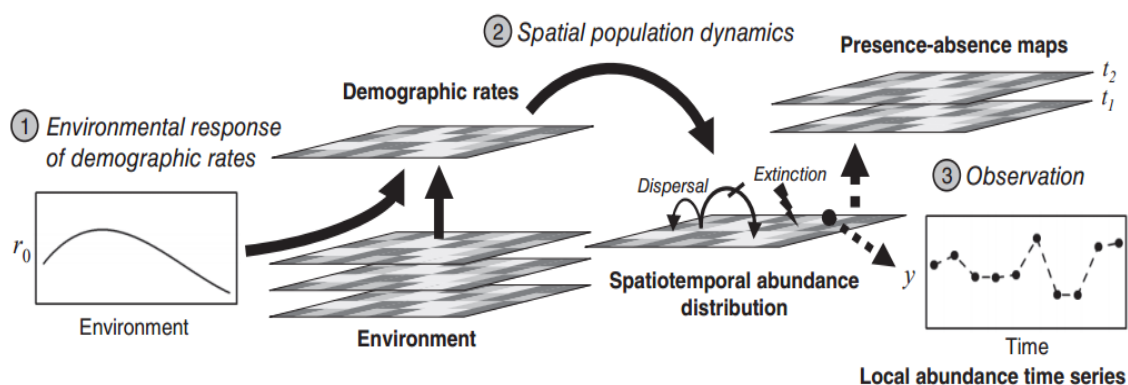


Figura 1.1. Resumo dos passos práticos e conceituais que estruturam o estudo e criação de SDMs (Pagel & Schurr 2012). Uma relação hierárquica entre três conjuntos de processos estabelece a ligação entre condições ambientais e os dados de distribuição de espécies: 1) Condições Ambientais afetam as taxas demográficas das populações locais; 2) Variações na demografia local em conjunto com dispersão determinam as distribuições espaço-temporais das espécies; 3) Essas distribuições de abundância são amostradas formando assim os diferentes tipos de dados a serem analisados.

Os Ranges, em última instância, surgem como frutos de processos dinâmicos como nascimentos, mortes e dispersão no espaço (Holt, Keitt *et al.* 2005), ou seja, processos populacionais estão no âmago de sua própria gênese, deste modo, Ranges não apenas refletem limitações de nicho, mas são influenciados por diversos outros aspectos, tais como limites de dispersão e processos de dinâmica meta-populacional (Holt, Keitt *et al.* 2005).

Os modelos que buscam fazer essa integração complexa de fatores adotam frequentemente o arcabouço da teoria do Nicho de Hutchinson (Pulliam 2000). Contudo, modelos que busquem efetivamente compreender o Range das espécies por meio de mecanismos ligados a processos dinâmicos são raros (Gaston, 1996; Thuiller *et al.* 2008).

No presente trabalho propomos um modelo que busca alcançar uma simplicidade tal que possa ser matematicamente tratável e ainda assim plausível para o entendimento dos processos dinâmicos populacionais e espaciais subjacentes à estruturação dos Ranges de espécies, pautado no arcabouço teórico advindo da teoria dos sistemas dinâmicos não lineares, onde o efeito final não é necessariamente proporcional à intensidade das causas iniciais (Ferreira 2009).

Dito isso abordaremos nas páginas seguintes os principais conceitos necessários para um bom entendimento da presente tese. Abordaremos alguns aspectos epistemológicos da construção de modelos de Range, a teoria do nicho, os modelos de competição de Lotka-Volterra (construídos a partir dessa teoria), as questões de invasão biológicas de espécies discutidas atualmente com estruturação nessa teoria, e por fim explanaremos o tema Caos e Dinâmica Não Linear. Uma vez prosseguido esse caminho, estaremos aptos a finalizar esse capítulo e passarmos à apresentação do modelo e a seus resultados através de análises matemáticas e simulações nos capítulos seguintes.

1.2 Dedução e Indução nos Estudos de Range

Embora não existam muitos modelos baseados em mecanismos dinâmicos para o entendimento dos processos que estruturam Ranges de espécies em comunidades, diversos esforços têm sido feitos no sentido de viabilizar estudos comparativos em biogeografia por meio de busca de padrões estatísticos em conjuntos de dados coletados ao longo do mundo inteiro para diversos clados. Esses estudos têm revelado alguns padrões gerais, tais como correlações do Range com variáveis como tamanho do corpo

(animais maiores tendem a ter maiores Ranges), densidade populacional local (populações com maiores densidades locais possuem Ranges maiores), e para alguns grupos pode-se perceber algumas correlações com padrões latitudinais e de profundidade (Gaston 1996; Gaston 1998).

Uma discussão sempre presente em todos esses estudos correlativos é sobre a necessidade de explicações com base em mecanismos para os padrões observados, argumento esse balanceado pelo argumento de que antes de se buscar a explicação de mecanismos é necessário que haja a demonstração de que padrões existem (Gaston 1996; Gaston 1998), e que eles precisam ser explicados. Isso implica em um embate epistemológico na construção de modelos. Basicamente é como se houvesse um certo conflito entre abordagens lógico-dedutivas e indutivas (explorando-se conjuntos de dados em busca de padrões).

Ao que tudo indica, o processo de construção de teorias científicas costuma ser um processo que envolve as duas abordagens de maneira conjunta (Krakauer, Collins *et al.* 2011), sendo em alguns casos impossível dissociar totalmente uma da outra (Figura 1.2).

É curioso observarmos que mesmos os trabalhos que visam propor modelos de caráter mais analítico, seguindo uma linha que seria assim mais dedutiva, mostram-se muito influenciados pela idéia de construir o modelo pensando já num possível ajuste futuro a certos dados, isso é, os modelos baseados em processo são estatisticamente estimados, como é o caso, por exemplo, do trabalho de Pagel e Schurr (2012) que literalmente diz “*Here we aim to develop an approach that statistically estimates process-based models of range dynamics from data on species distributions*”. O que uma abordagem mais dedutiva talvez possa mostrar são relações “pouco intuitivas”, que talvez não surjam quando o modelo já é construído pensando-se de uma maneira atrelada aos dados, é como se o modelo já tivesse por si mesmo “bom senso”, como poderia ele “surpreender”? Uma amostra dessas possíveis “surpresas” advindas de uma abordagem mais dedutiva é o trabalho de Muriel & Mangel (1999), no qual os autores deduzem a relação espécie área (da teoria de biogeografia de ilhas) a partir de uma representação matemática do Range, no entanto sua representação não inclui processos como difusão, e interação entre espécies, e o Range não surge como um fenômeno emergente de processos, mas sim a partir de uma distribuição estatística assumida *a priori*.

É possível que a não prevalência de trabalhos com base em modelos dedutivos não seja tão somente pela dificuldade em construção destes, mas talvez por prevalência de correntes de pensamento “em moda”, que conduzem os pesquisadores em um ciclo vicioso de abordagens sempre “padronizadas” com o uso de ferramentas estatísticas cada vez mais refinadas para a exploração de conjuntos de dados. É muito frequente, por exemplo, a elaboração de dezenas de modelos e busca de ajustes destes através de métodos como critério de Akaike (Westphal, Field *et al.* 2003; Brook & Bradshaw 2006; Greaves, Sanderson *et al.* 2006; Araujo & Luoto 2007; Cabral & Schurr 2010).

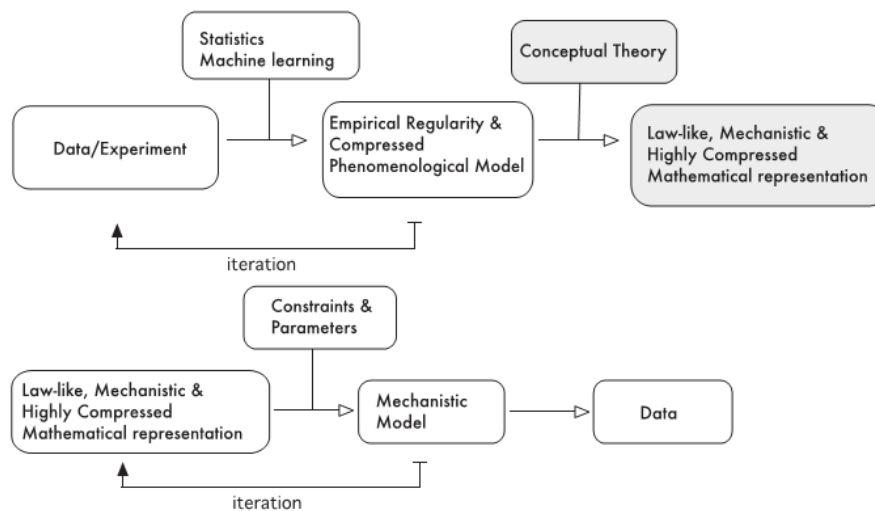


Figura 1.2. A lógica dualística (indutivo-dedutiva) na construção de modelos em ciências teóricas (retirada de Krakauer *et al.* 2011). A exploração estatística revela padrões que “filtram” a quantidade de informação relevante para a construção de modelos mais gerais. A partir desses modelos mais gerais é possível avançar-se para refinamentos em casos mais específicos explanados de maneira estruturada em mecanismos.

Em Ecologia teórica e, mais especificamente, no estudo de Ranges, frequentemente busca-se (através de algoritmos específicos) ajustes de modelos a certos conjuntos de dados, isso talvez tenha um lado desvantajoso, pois é de fato como se deixássemos para algoritmos a responsabilidade de criar os modelos, querendo apenas que a variância explicada seja cada vez maior (temos a liberdade de escolher variáveis e dar palpites como: “linear, quadrático”, mas isso é bem distinto de construir modelos matemáticos explícitos a partir de processos básicos fundamentais). Se existem princípios teóricos que expliquem dinâmica de Range de maneira mecanística e

estruturada em processos, não é ainda claro que essas abordagens possam se mostrar bem sucedidas no entendimento desses fenômenos (Figura 1.3).

Para mostrar o quão é sutil esse ponto, suponhamos que os físicos teóricos e astrônomos conduzissem a sua busca por entendimento de fenômenos da mesma maneira que as linhas correntes indutivas buscam entender processos ligados a Range por meio de SDMs, critério de Akaike e quaisquer ferramentas sofisticadas nesse âmbito de exploração. Suponhamos agora que sob as mãos desses pesquisadores nós dispuséssemos um conjunto de dados preciso descrevendo a órbita de todos os corpos presentes na Via-Láctea, seria possível chegar-se à expressão matemática da Lei da Gravitação Universal (que explica a maior parte destes fenômenos com R^2 próximos de 1) por meio dessa abordagem? Se a resposta for não, o que pode estar ocorrendo é uma escolha que não nos mostra os “melhores modelos”, mas sim os “menos inadequados” em meio a uma gama de opções não muito rica (Figura 1.4).

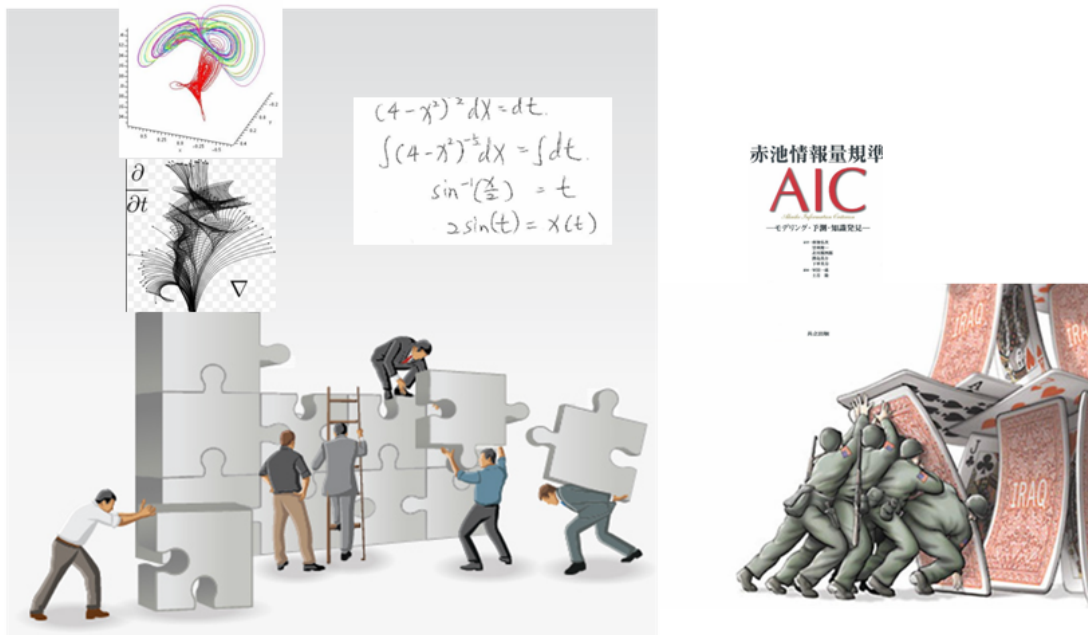


Figura 1.3. A abordagem de construção de modelos dedutivos, estruturados em princípios fundamentais que geram previsões testáveis, formam a essência da construção dos modelos teóricos bem sucedidos em outros ramos da ciência. Uma abordagem indutiva construída com base na exploração de padrões de dados, construção de modelos a partir destes, e seleção a partir de critérios de informação, talvez não consiga descobrir princípios e leis mecánísticas matemáticas (se essas de fato existem) no campo da ecologia teórica.

1.3 Entendendo o mundo através da Teoria do Nicho e de Modelos Lotka-Volterra

A ecologia de comunidades visa descrever e entender as forças e processos que estruturam as comunidades biológicas. As teóricas clássicas explicam as comunidades em termos de nichos de espécies. A teoria do Nicho tem como pilar básico o fundamento de que a coexistência a longo prazo de espécies só é possível se seus nichos são suficientemente separados (Benson 2005; Mikkelsen 2005). Essas diferenças de nicho podem ser devidas a uma gama grande de mecanismos, como diferentes modos de utilização de recursos, diferentes interações com competidores ou mutualistas, e diferentes características espaciais e temporais (Haegeman & Loreau 2011).

O Modelo matemático de competição de Lotka-Volterra propicia um bom arcabouço matemático para lidar com questões ligadas a nichos de espécies (MacArthur & Levins 1967; MacArthur 1972). Isso ocorre principalmente pelo fato de que no modelo de competição de Lotka-Volterra as diferenças entre os nichos são representadas como diferenças entre as forças de competição intra e interespecífica. Quanto maior a sobreposição entre os nichos das espécies, maior é a razão ou quociente entre as intensidades de competição interespecífica e intraespecífica. Dessa maneira o modelo de competição de Lotka-Volterra pode ser considerado como um “*minimal model*”, ou modelo minimalista da teoria do nicho (Haegeman & Loreau 2011).

Para a versão mais clássica, de duas espécies competindo, o modelo de Lotka-Volterra se define pela seguinte expressão:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right),\end{aligned}$$

onde N_1 e N_2 são densidades populacionais, r_1 e r_2 as taxas intrínsecas de crescimento, K_1 e K_2 as capacidades de suporte, e os coeficientes α e β definem as intensidades de competição de uma espécie sobre a outra.

É interessante notar que esse modelo não foi criado para pensar problemas em larga escala espacial, mas sim em questões mais simples ocorrendo em uma escala mais local (MacArthur & Levins 1967; MacArthur 1972), ainda assim, esse é um dos modelos mais fundamentais na estrutura teórica do pensamento vigente em teoria de comunidades, e as questões teóricas e práticas em largas escalas espaciais de grande

importância atualmente, tais como invasão de espécies, são pensadas com base na estrutura teórica de ecologia de comunidades, e conseqüentemente, com base na lógica do modelo de Lotka-Volterra (Sakai, Allendorf *et al.* 2001; Shea & Chesson 2002).

Exploremos um pouco mais esse ponto de invasão de espécies enquanto fenômeno de larga escala, sendo entendido com base em um referencial teórico criado para questões fundamentalmente em escalas menores. Basicamente os processos de invasão de espécies consistem em três estágios: i) o transporte de organismos para uma nova região; ii) estabelecimento e crescimento populacional na nova localidade e iii) o alastramento por toda uma região a partir de uma população inicialmente estabelecida (Shea & Chesson 2002). Assim quando pensamos nos estágios ii e iii, a teoria de comunidades e os modelos estruturados sob o arcabouço teórico da estrutura de Lotka-Volterra, se mostram como boas opções dentre aquelas que estão disponíveis, no entanto, elas estão sendo utilizadas em fora de seu contexto original, e podem estar influenciando até mesmo a tomada de decisões não apenas na resolução de questões puramente científicas, ligadas à invasão de espécies, mas também aquelas ligadas a diversos problemas de ordem prática ligados a impactos econômicos e sociais em decorrência de invasões de espécies (Braks, Honorio *et al.* 2004; Clavero & Garcia-Berthou 2005).

Uma outra abordagem alternativa à teoria do Nicho para o entendimento de processos que estruturam comunidades biológicas é a teoria Neutra. Ela parte de premissas bem distintas da teoria do Nicho, uma de suas premissas básicas é que as espécies que compõem uma comunidade são idênticas em todas as características que podem afetar suas dinâmicas populacionais. A estrutura da comunidade é o resultado de processos estocásticos de nascimentos e mortes, e a coexistência entre as espécies é assim garantida por considerar um constante fluxo de espécies para a comunidade, interpretado como migração, ou em escalas mais amplas como especiação (Hubbell 2001; Volkov, Banavar *et al.* 2003; Chave 2004).

Por mais distintas que pareçam as duas teorias, Nicho e Neutra, segundo Haegaman e Loureau (2011) a estrutura matemática do modelo de Lotka-Volterra fornece um arcabouço capaz de unir as duas abordagens em uma síntese matemática e teórica. Isso mostra que o modelo de Lotka-Volterra e modelos derivados de sua forma matemática básica, não apenas estruturam o entendimento de diversas questões práticas

atuais, como também podem ser utilizados para avanços teóricos e conceituais em ecologia de comunidades.

O Modelo que será proposto na presente tese toma essa via de “atalho” dos modelos baseados na forma Lotka-Volterra.

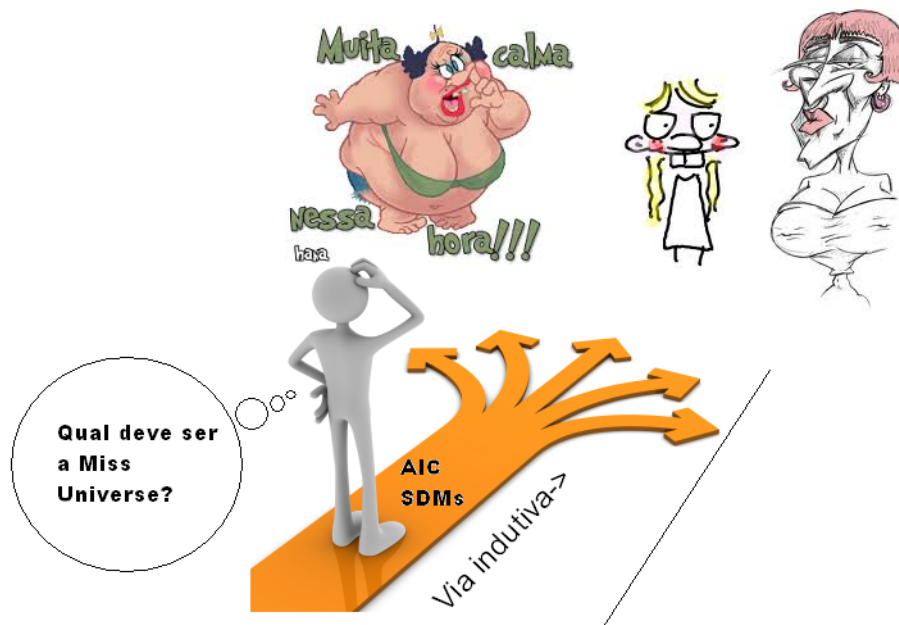


Figura 1.4. Métodos muito indutivos baseados em critérios de informação podem levar os pesquisadores à falsa idéia de estarem escolhendo os melhores modelos, quando é possível que a gama de possibilidades geradas pela via indutiva seja restrita.

1.4 Mundo Não Linear e Caos

Ao abordar dinâmica de range por meio de modelos de dinâmica não linear, proposta por nós adotada nesse trabalho, é importante termos claro alguns dos jargões teóricos utilizados dentro da matemática dos sistemas dinâmicos. Exporemos agora alguns desses conceitos focando-nos na Teoria do Caos.

A Teoria do Caos é um ramo avançado da matemática moderna que se ocupa do estudo de sistemas não lineares determinísticos os quais apresentam comportamento aparentemente aleatório. Os primeiros lampejos intelectuais que culminaram no desenvolvimento desta teoria remontam ao século XIX (Ferreira 2009).

Com o desenvolvimento de programas computacionais, a partir da década de 1960, os estudos de dinâmica caótica obtiveram grande avanço. Em 1963, um artigo intitulado “*Deterministic non periodic flow*” de Edward Lorenz, então meteorologista do Instituto de Tecnologia de Massachussets, provocou uma onda de crescente interesse pelo desenvolvimento do estudo de dinâmica caótica, fato que se estende até os dias atuais (Lorenz, 1963; El-Gohary & Sarhan, 2006). É de Lorenz (1963) o conhecido

termo “Efeito Borboleta”, que representa uma propriedade matemática, denominada sensibilidade às condições iniciais, relevante para a definição dos sistemas caóticos.

Em ecologia, o grande marco no estudo de dinâmica caótica foi o artigo de May (1974), que demonstrou claramente que um modelo simples de crescimento populacional, de gerações discretas sem sobreposição, para uma única população sob limitação de recursos e com efeito dependente de densidade, possui uma complexidade dinâmica que varia desde pontos de equilíbrio estáveis até o Caos. O modelo denomina-se mapa logístico, ou equação logística (é comum no jargão dos sistemas dinâmicos referir-se sistemas discretos como “mapas”). A equação estudada por May foi a equação logística discreta que é dada por:

$$N_{t+1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right)$$

onde r representa a taxa de crescimento intrínseca da população N , e K a capacidade de suporte do ambiente. O estudo do mapa logístico chamou a atenção dos ecólogos para o fato de que as populações biológicas podem apresentar uma dinâmica complexa, por fatores intrínsecos, sem a necessidade de ruídos estocásticos externos agindo sobre as mesmas.

Desde então, há muitos trabalhos os trabalhos em ecologia que investigam questões por meio da utilização do paradigma de dinâmica caótica (Hastings *et al.*, 1993; McCann & Yodzis, 1994; Suarez, 1999; Sprott *et al.*, 2005). No entanto, nenhuma desses trabalhos abordou ainda dinâmica de Range, e um dos motivos é o fato de não haver modelos matematicamente explícitos que incorporem processos dinâmicos populacionais que possam ser devidamente explorados através dessas ferramentas.

A Teoria do Caos permite abordar, de uma nova perspectiva, questões referentes à dinâmica de populações e comunidades. A partir de seu ponto de vista, características como imprevisibilidade e complexidade podem ser devidas a não linearidades inerentes aos componentes do próprio sistema, e não necessariamente a processos estocásticos que atuam neste (Ferreira, 2009).

1.5 O conceito científico de Caos

Caos é um fenômeno cuja evolução temporal se processa de maneira aparentemente aleatória, porém regida por uma lei determinística. De uma perspectiva mais formal, um mapa em um espaço métrico X é dito ser caótico em um conjunto invariante Y , ou é dito exibir caos em Y , desde que: (i) f seja topologicamente transitivo em Y ; (ii) f apresente sensibilidade às condições iniciais (Robinson, 1998). Espaço métrico é um conjunto onde se podem definir distâncias entre pontos, também chamadas métricas. Um conjunto é caracterizado invariante se órbitas que iniciam nele permanecem nele.

As órbitas se explicam da seguinte forma: para uma função f contínua que admite inversa a órbita de um ponto a é o conjunto $O(a) = \{f^k(a) : -\infty < k < +\infty\}$ onde f^k representa a k -ésima iteração da função f . Iteração (do latim *iteratione*, repetir) nada mais é do que a aplicação recursiva de uma regra (neste caso, a função f , chamada também de mapa), e consiste basicamente na utilização de resultados anteriores como dados de entrada para a obtenção de novos resultados. Um exemplo simples de iteração é obtido quando se digita um número em uma calculadora de bolso e se pressiona repetidamente o botão raiz quadrada (o mapa é a expressão raiz quadrada, e o ponto a é o valor digitado antes de se pressionar o botão pela primeira vez). Cada vez que o botão raiz quadrada é pressionado, tem-se uma iteração.

Um mapa f em um espaço métrico X é dito topologicamente transitivo se, dados dois conjuntos abertos quaisquer, U e V em X , existe $k \in \mathbb{N}$ tal que $f^k(U) \cap V \neq \emptyset$, onde f^k representa a k -ésima iteração do mapa.

Por fim, seja $d(x,y)$ a distância entre dois pontos x e y , um mapa f em um espaço métrico X possui sensibilidade às condições iniciais, se existe um número $\delta > 0$ tal que, para todo $x \in X$ e todo $\varepsilon > 0$ existe $y \in X$ com $d(x,y) < \varepsilon$ e existe um n tal que $d(f^n(x), f^n(y)) > \delta$.

Às características citadas acima, podemos acrescentar ainda uma terceira condição (Robinson, 1998): (iii) f possui pontos periódicos densos em Y . Essa última condição significa que, para qualquer subconjunto aberto em Y , sempre haverá um ponto periódico. Assim, as três características citadas (transitividade, sensibilidade às condições iniciais e pontos periódicos densos) são suficientes para que um sistema seja

denominado de caótico. A primeira dessas características refere-se à unicidade de um sistema caótico, isto é, um mapa topologicamente transitivo não pode ser decomposto em partes menores independentes não triviais. A segunda característica representa o aspecto imprevisibilidade, pois a evolução de estados iniciais arbitrariamente próximos culmina em resultados que divergem exponencialmente com o tempo. Já a terceira característica confere certa regularidade a um sistema caótico.

Quais objetos matemáticos podem apresentar comportamento caótico? Mapas, que são fundamentalmente sistemas dinâmicos discretos cujos estados são definidos por iterações, e grupos de equações diferenciais que definem fluxos (trajetórias do sistema cuja dinâmica é especificada pelas equações diferenciais) (Schaffer, 1985).

Para o caso de mapas, mesmo mapas unidimensionais, isto é, aqueles que possuem apenas uma única variável de estado, como, por exemplo, o mapa logístico descrito em (1), podem ter dinâmica caótica. Já para as equações diferenciais, somente sistemas de equações com no mínimo três dimensões podem apresentar comportamento caótico.

Nesse contexto de sistemas não lineares, a teoria do caos pode ser pensada como uma abordagem teórica complementar ou como alternativa à teoria das probabilidades, no tocante à modelagem e ao entendimento de sistemas cujas séries temporais sugerem comportamento aparentemente aleatório (González *et al.*, 2003; Stone e Ezrati, 1996).

Findados esses pontos conceituais, estamos agora aptos a seguirmos para os próximos capítulos.

CAPITULO II

MODELANDO O MUNDO



“A arte é uma mentira que nos permite conhecer a verdade”

(Pablo Picasso)

CAPITULO II

MODELANDO O MUNDO

2.1 Construção de modelo para dinâmica de Range

O Modelo proposto no presente trabalho consiste em um conjunto de equações que serão apresentadas e abordadas analiticamente nesse capítulo, a parte analítica não visa ser exaustiva no tratamento do modelo enquanto um sistema dinâmico, mas isso sim com o foco em discutir alguns aspectos relevantes sobre como a dinâmica de Range afeta e é afetada pela dinâmica de populações. Nos capítulos seguintes as equações aqui propostas serão estudadas com uma abordagem de simulação computacional.

Considere R_i como sendo o Range de uma espécie i , que é composta por indivíduos com uma área de vida média \bar{A}_i , cuja forma de distribuição no espaço é controlada por um parâmetro (ou função) de agregação g_i , ($0 < g_i \leq 1$). Essa espécie pode ser representada por k populações de tamanhos populacionais dados por uma variável N que muda no tempo t , isso acontecendo em manchas de habitat que possuem espaços vazios V entre si. Desse modo, R_i é dado pela seguinte equação:

$$R_i(t) = g_i \sum_{l=1}^k N_{li}(t) \bar{A}_i + V \quad (1)$$

Considere ainda duas espécies interagindo, e que os seus Ranges possuem uma área de sobreposição denotada por $AS_{i,j}$, assim o quanto o Range da espécie i está sobreposto ao Range da espécie j pode ser representada por:

$$S_{i,j}(t) = \frac{AS_{i,j}}{R_i(t)} \quad (2)$$

Desse modo, $0 \leq S_{i,j}(t) \leq 1$, e $S_{1,2}$ e $S_{2,1}$ são assim variáveis distintas, ambas dadas por (2). Se $S_{1,2} = 0$ ou $S_{2,1} = 0$, implica que os Ranges das duas populações não estão sobrepostos. Assim ao pensarmos em uma lógica de interação interespecífica com base em modelos de Lotka-Volterra, o coeficiente de interação alfa dos modelos Lotka-

Volterra (α_{LV}) é afetado por $S_{i,j}(t)$ de modo que temos um novo coeficiente de interação dado por:

$$\alpha_{i,j}(t) = \alpha_{LV_{i,j}} S_{i,j}(t) \quad (3)$$

Consideremos assim que a variação do tamanho populacional de uma espécie i interagindo com uma espécie j é dada por uma função das suas respectivas abundâncias e do coeficiente de competição apresentado em (3) de modo que:

$$N_i = F(\alpha_j, N_i, N_j) \quad (4)$$

Assim o Modelo para dinâmica de Range proposto no presente trabalho consiste nas seguintes equações:

$$R_i(t) = g_i \sum_{l=1}^k N_{li}(t) \bar{A}_i + V \quad (1)$$

$$S_{i,j}(t) = \frac{A_{Si,j}}{R_i(t)} \quad (2)$$

$$\alpha_{i,j}(t) = \alpha_{LV_{i,j}} S_{i,j}(t) \quad (3)$$

$$N_i = F(\alpha_{i,j}, N_i, N_j) \quad (4)$$

A equação (3) permite uma ligação conceitual entre dinâmica de Range e interação competitiva entre espécies, estendendo a lógica de competição de Lotka-Volterra para largas escalas através da incorporação do coeficiente de competição $\alpha_{i,j}(t)$ nos modelos tradicionais (tanto discretos quanto contínuos).

Assim, com base na forma tradicional de Lotka-Volterra temos duas novas equações:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{LV_{12}} S_{2,1} N_2}{K_1} \right) \quad (5) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{LV_{21}} S_{1,2} N_1}{K_2} \right), \end{aligned}$$

onde, $\alpha_{LV_{12}}$ e $\alpha_{LV_{21}}$ são dadas por (3).

É conveniente salientarmos que esse modelo não é uma simples contraposição ao modelo tradicional, mas que o abarca como um caso particular. De fato, as equações apresentadas em (5) assumem a forma clássica das equações de Lotka-Volterra quando $S_{1,2}=S_{2,1}=1$. Isso implica na adição de maneira parcimoniosa do tema “*Range*” à estrutura de pensamento de um modelo tradicional de competição.

Já para o caso de k espécies competindo temos:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(\frac{K_i - N_i - \sum_{j=1, j \neq k}^k \alpha_{LV_{ij}} S_{i,j} N_j}{K_i} \right) \quad (6).$$

2.2 Soluções de Equilíbrio e Coexistência entre as Espécies

Uma primeira maneira de entender as conseqüências do modelo descrito em (6) para o entendimento de dinâmica competitiva considerando-se o grau de sobreposição entre as espécies que interagem, é procedermos a uma análise das soluções de equilíbrio do modelo. No entanto, quando consideramos $S_{i,j}$ conforme dado por (2), isso é, dependente dos tamanhos populacionais, temos um modelo com soluções de equilíbrio bastante complexas, muito difíceis de serem tratadas e discutidas analiticamente.

Ao invés dessa abordagem, é mais útil inicialmente, uma simplificação, consideraremos o grau de sobreposição entre os Ranges como não dependente da densidade populacionais, ele continua variando entre 0 (duas populações sem qualquer sobreposição espacial) e 1 (duas populações com máxima sobreposição espacial), mas sem depender das densidades das mesmas. Isso nos dá em um primeiro momento a conveniência de discutirmos uma estrutura de soluções semelhante às estruturas clássicas, com $S_{i,j}$ como moderando o comportamento dessas soluções. A abordagem dependente de densidade será explorada no capítulo seguinte através das simulações computacionais.

Como se trata de apenas duas espécies interagindo, podemos simplificar a notação dos coeficientes de competição, ao invés de $\alpha_{LV_{12}}$ e $\alpha_{LV_{2,1}}$, denominaremos esses coeficientes respectivamente como α e β .

Desse modo temos:

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha S_{2,1} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta S_{1,2} N_1}{K_2} \right) \quad (7)\end{aligned}$$

Vamos agora comparar as soluções analíticas do modelo tradicional de Lotka-Volterra com as soluções do modelo acima, para as condições de equilíbrio para as duas espécies.

Na forma tradicional as densidades de equilíbrio são dadas por:

$$\begin{aligned}N_1^* &= K_1 - \alpha N_2 \\ N_2^* &= K_2 - \alpha N_1\end{aligned}$$

Substituindo N_2 da primeira expressão por N_2^* e N_1 da segunda expressão por N_1^* nós temos:

$$N_1^* = \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha\beta} \quad (8)$$

$$N_2^* = \frac{K_2 - \alpha K_1}{1 - \alpha\beta} \quad (9)$$

Assim o produto dos coeficientes de interação competitiva entre as duas espécies necessita ser menor que 1 para que haja coexistência ($\alpha\beta < 1$) (ver Gotelli, 1998 página 104). Considerando-se as modificações propostas em (7), temos que:

$$N_1^* = \frac{K_1 - \alpha K_2}{1 - \alpha S_{2,1} \beta S_{1,2}} \quad (10)$$

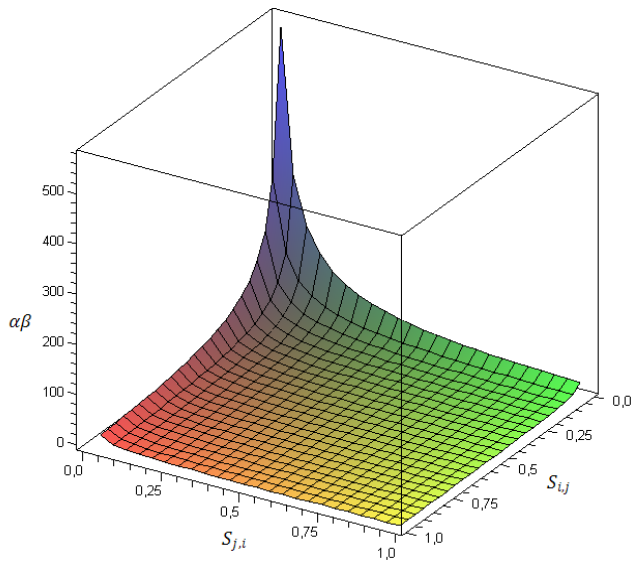
$$N_2^* = \frac{K_2 - \alpha K_1}{1 - \alpha S_{2,1} \beta S_{1,2}} \quad (11)$$

Nesse contexto, para que haja coexistência é necessário que tenhamos:

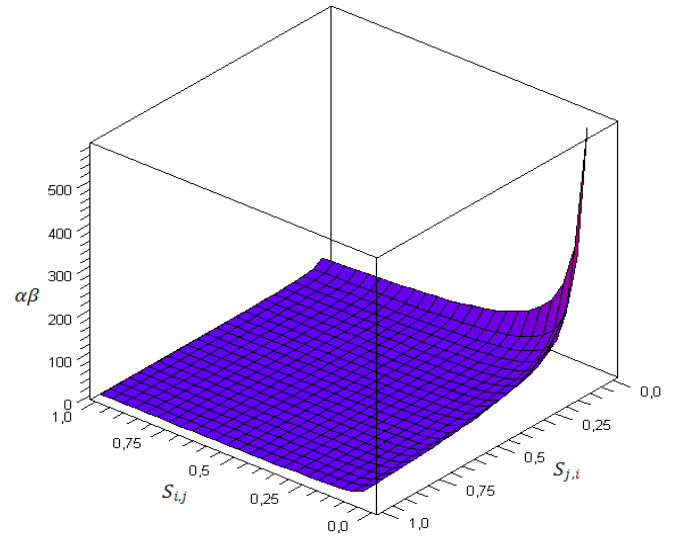
$$\alpha S_{1,2} \beta S_{2,1} < 1$$

$$\alpha\beta < \frac{1}{S_{1,2}S_{2,1}} \quad (12)$$

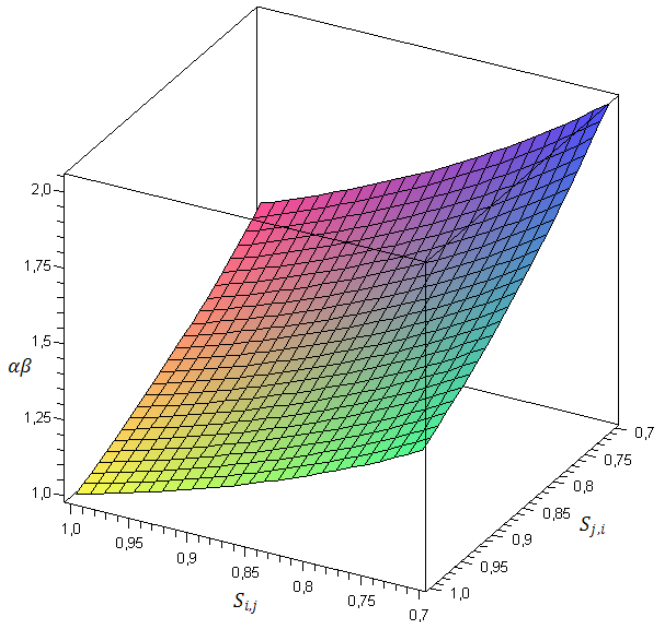
Como $0 \leq S_{i,j} \leq 1$ e $0 \leq S_{j,i} \leq 1$, pode-se traçar uma projeção tri-dimensional da inequação (12) para tirarmos algumas conclusões (Figura 2.1).



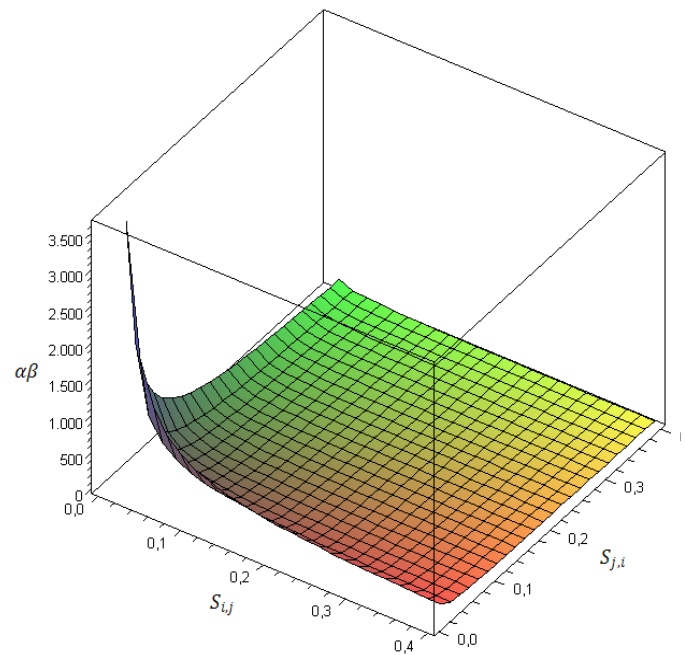
a)



b)



c)



d)

Figura 2.1 Condições para coexistência de duas espécies competidoras para distintos graus de sobreposição dos Ranges ($S_{j,i}$ e $S_{i,j}$). Para quaisquer combinações de sobreposição, o produto dos coeficientes necessita ser menor que o valor do eixo $\alpha\beta$ para que haja coexistência. a) O produto dos coeficientes de competição das duas espécies tende a ser cada vez mais elevado à medida que diminuem os valores de sobreposição dos Ranges. b) Como em a), porém em um ângulo que evidencia o crescimento quase exponencial da intensidade de competição permitida para coexistência conforme diminuem os graus de sobreposição entre os Ranges. c) Detalhe para os valores de sobreposição entre 70% a 100%, para um grau de sobreposição de 70%, a intensidade de competição pode ser até 2 vezes maior que o previsto pelo modelo de Lotka-Volterra. d) Para baixos graus de sobreposição dos Ranges (abaixo de 40%), a intensidade de competição pode ser milhares de vezes maior que o previsto pelo modelo tradicional de Lotka-Volterra e ainda assim haverá coexistência.

Os gráficos a e b apresentados na Figura 2.1 nos mostram que as condições de coexistência são fortemente afetadas pelo grau de sobreposição dos Ranges das duas espécies. Os resultados evidenciam que ao utilizar-se a abordagem teórica tradicional de um modelo de competição de Lotka-Volterra para o entendimento de questões de coexistência em larga escala (Levin 1992; Lodge 1993; Freckleton 2004) pode-se incorrer a erros, uma vez que a intensidade de competição que permite a coexistência das espécies é duas vezes maior que a estimada pela abordagem tradicional se apenas 30% dos Ranges das duas espécies não estiverem mutuamente sobrepostos (Figura 2.1c), e milhares de vezes maior que o estimado pela abordagem tradicional se mais de 60% do Range das duas espécies não estiver em sobreposição (Figura 2.1d)

2.3 Soluções de Equilíbrio para Persistência e Invasão

Abordaremos agora as soluções de equilíbrio pensando na lógica de persistência e invasão. Como na sessão anterior iniciaremos com a forma das soluções na abordagem tradicional para depois compará-las às soluções para ao modelo proposto em (7). Assim, dadas novamente duas espécies competindo, podemos dizer que a espécie 1 é capaz de persistir se ela sempre consegue invadir sob as piores circunstâncias possíveis, que seriam basicamente sua abundância próxima de zero, e a abundância do seu competidor próximo da capacidade de suporte (ver Gotelli 1998, página 112). Desse modo, se a espécie 1 conseguir manter uma taxa de crescimento *per-capita* sempre positiva sob essas condições, isso a coloca apta sempre a invadir, temos, portanto:

$$\frac{dN_1}{dt} \frac{1}{N_1} = r_1 \frac{K_1 - 0 - \alpha K_2}{K_1} \quad (13)$$

considerando o fato de que r_1 é sempre positivo, temos então que a taxa de crescimento *per-capita* será positiva quando,

$$\frac{K_1 - \alpha K_2}{K_1} > 0$$

$$\frac{K_1}{K_2} > \alpha \quad (14)$$

o que implica que na condição de invasão se a espécie 2 for um bom competidor (valor de α elevado), a espécie 1 terá que ter uma capacidade de suporte K_1 elevada para resistir à invasão.

Sob a nova perspectiva do modelo apresentado em (7), temos a mesma linha de raciocínio nos conduzindo do seguinte modo:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha S_{2,1} K_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{K_1 - \alpha S_{2,1} K_2}{K_1} > 0$$

$$\frac{K_1^*}{K_2} > \alpha S_{2,1} \quad (15),$$

assim, mesmo que a espécie 2 seja um ótimo competidor, a espécie 1 não necessita ter uma elevada capacidade de suporte para resistir à invasão, desde que, o grau de sobreposição dos Ranges não seja completo.

De fato, se o grau de sobreposição for de apenas 50%, a população da espécie 1 poderia ter apenas metade do tamanho previsto inicialmente pelo modelo de Lotka-Volterra para resistir à invasão da espécie 2 (Figura 2.2).

Assim, supondo que o modelo tradicional fosse usado para o entendimento do fenômeno de invasão biológica, o seu uso poderia induzir o pesquisador ao erro de superestimar o valor da capacidade de suporte necessária para que houvesse resistência de invasão por parte de uma espécie nativa.

As Tabelas 2.1 e 2.2 consideram as outras variedades de configurações dos parâmetros para a condição de invasão, novamente comparando a versão tradicional com o modelo descrito em (7), e é possível notar-se que o grau de sobreposição entre os Ranges afeta consideravelmente as conclusões que seriam tiradas com base no modelo tradicional.

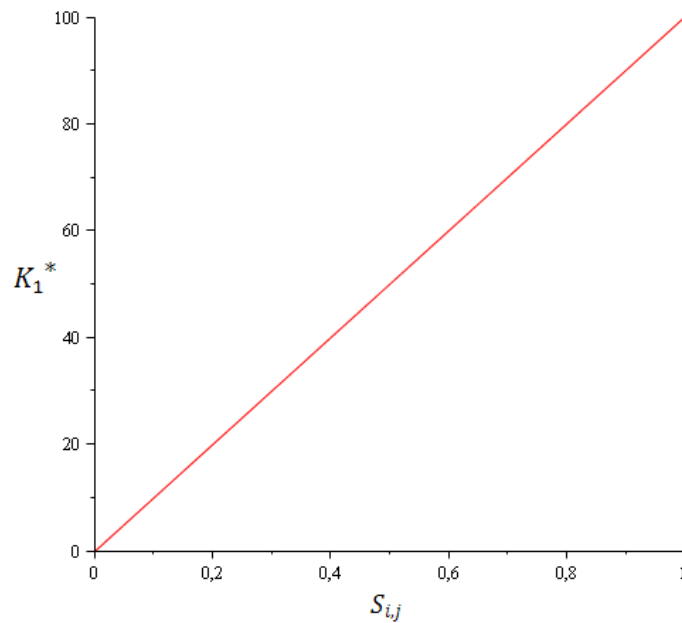


Figura 2.2 Capacidade de Suporte necessária para a espécie 1 resistir à invasão da espécie 2 (K_1^*) com variado grau de sobreposição de Range ($S_{i,j}$) conforme a inequação (15). Quando o Range da espécie 2 está apenas 50% sobreposto ao Range da espécie 1, a capacidade de suporte necessária para que haja resistência à invasão equivale à metade do valor estimado pela abordagem tradicional do modelo de Lotka-Volterra.

Tabela 2.1. Condições de invasão para duas espécies competindo conforme o modelo tradicional de Lotka-Volterra.

Desigualdade (versão clássica)	Resultado
$\frac{K_1}{K_2} > \alpha$	Espécie 1 invade
$\frac{K_1}{K_2} < \alpha$	Espécie 1 não pode invadir
$\frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\beta}$	Espécie 2 invade
$\frac{K_1}{K_2} > \frac{1}{\beta}$	Espécie 2 não pode invadir

Tabela 2.2 Condições de invasão para duas espécies competindo conforme o modelo descrito em (7).

Desigualdade	Resultado (assumindo graus de Sobreposição diferente de 1)
$\frac{K_1}{K_2} > \alpha S_{2,1}$	Espécie 1 invade
$\frac{K_1}{K_2} < \alpha S_{2,1}$	Espécie 1 não pode invadir
$\frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\beta S_{1,2}}$	Espécie 2 invade
$\frac{K_1}{K_2} > \frac{1}{\beta S_{1,2}}$	Espécie 2 não pode invadir

2.3 Reformulando o Princípio de Exclusão Competitiva

Um conceito importante e que norteia muitos estudos ligados a busca de entendimento de espécies interagindo de maneira competitiva é o princípio da exclusão competitiva, estruturado na teoria de Nicho, e consiste na afirmação de que quanto mais semelhantes são duas espécies no uso de seus recursos, mais intensa é a competição entre elas e menores as chances de coexistência (Levin 1970; Hausman.Ug 1973; Abrams 1986; Denboer 1986). É interessante notarmos que esse princípio é deduzido a partir das equações tradicionais de Lotka-Volterra. O que faremos nos passos seguintes é uma reformulação desse princípio com base em uma dedução a partir do modelo descrito em (7).

O Princípio de exclusão competitiva pode ser deduzido a partir de quatro desigualdades decorrentes das análises de soluções de equilíbrio do sistema de Lotka-Volterra (Tabela 2.3).

Tabela 2.3. Condições de competição para as duas espécies competindo conforme o modelo tradicional de Lotka-Volterra.

Espécie 1 Invade	Espécie 2 Invade	Desigualdades	Resultado
Sim	Não	$\frac{1}{\beta} < \frac{K_1}{K_2} > \alpha$	Espécie 1 vence
Não	Sim	$\frac{1}{\beta} > \frac{K_1}{K_2} < \alpha$	Espécie 2 vence
Sim	Não	$\frac{1}{\beta} > \frac{K_1}{K_2} > \alpha$	Coexistência estável
Não	Sim	$\frac{1}{\beta} < \frac{K_1}{K_2} < \alpha$	Equilíbrio instável

Se as duas espécies são muito similares no uso de recursos, esperam-se valores de α e β próximos de 1. Suponhamos $\alpha=\beta=0.96$, pela inequação de coexistência estável da Tabela 2.3 temos:

$$1.04 > \frac{K_1}{K_2} > 0.96$$

Em valor absoluto isso significa:

$$|1.04 - 0.96| = 0.08 \quad (16)$$

Ou seja, apenas uma pequena faixa de possibilidades para os valores de capacidade de suporte implicariam em um cenário de coexistência estável. O contrário ocorre para valores de α e β distantes de 1, como $\alpha=\beta=0.21$, nesse caso teríamos:

$$4.76 > \frac{K_1}{K_2} > 0.21$$

Logo em valor absoluto temos,

$$|4.76 - 0.21| = 4.55 \quad (17)$$

o que implica que as duas espécies podem coexistir em uma faixa de possibilidades mais ampla para valores de capacidade de suporte, deduz-se, portanto que: *espécies mais similares em seu uso de recurso têm menores possibilidades de coexistência*. Esse é o princípio da exclusão competitiva conforme classicamente pensado em ecologia.

Ao acrescentarmos a condição de sobreposição de Ranges conforme o modelo descrito em (7) esses mesmos passos dedutivos se fazem possíveis (Tabela 2.4).

Assim, partindo das inequações da Tabela 2.4, consideremos inicialmente a análise do caso de coexistência estável em uma situação em que as duas espécies possuem uso similar dos recursos, isto é, $\alpha=\beta=0.96$, segue-se que:

$$\frac{1}{0.96 S_{1,2}} > \frac{K_1}{K_2} > 0.96 S_{2,1}$$

Suponhamos que o Range da espécie 1 encontra-se totalmente sobreposto ao Range da espécie 2, $S_{2,1}=1$, e o Range da espécie 2 apenas parcialmente sobreposto ao Range da espécie 1, $S_{1,2}=0.36$. Segue-se daí que:

$$2.97 > \frac{K_1}{K_2} > 0.96$$

logo, em valor absoluto teríamos:

$$|2.97 - 0.96| = 2.01 \quad (17)$$

Tabela 2.4. Condições de invasão para as duas espécies competindo conforme o modelo descrito em (6). O cenário é mais amplo que o de Lotka-Volterra, uma vez que os coeficientes $S_{1,2}$ e $S_{2,1}$ não são necessariamente iguais.

Espécie 1 Invade	Espécie 2 Invade	Desigualdade	Resultado
Sim	Não	$\frac{1}{\beta S_{1,2}} < \frac{K_1}{K_2} > \alpha S_{2,1}$	Espécie 1 vence
Não	Sim	$\frac{1}{\beta S_{1,2}} > \frac{K_1}{K_2} < \alpha S_{2,1}$	Espécie 2 vence
Não	Sim	$\frac{1}{\beta S_{1,2}} > \frac{K_1}{K_2} > \alpha S_{2,1}$	Coexistência estável
Não	Sim	$\frac{1}{\beta S_{1,2}} < \frac{K_1}{K_2} < \alpha S_{2,1}$	Equilíbrio instável

O valor demonstrado em (17) descreve uma “faixa de possibilidades” que é 25 vezes maior que a situação análoga descrita para o cenário tradicional, conforme apresentado em (16), portanto há uma faixa de possibilidades 25 vezes maior para valores de K_1 e K_2 que permitem coexistência em comparação ao cenário previsto tradicionalmente pelo modelo de Lotka-Volterra.

Segue-se agora o mesmo raciocínio para uma sobreposição parcial dos dois Ranges, $S_{2,1} = S_{1,2} = 0.40$, temos então:

$$2.60 > \frac{K_1}{K_2} > 0.38$$

$$|2.60 - 0.38| = 2.22$$

Uma faixa de possibilidades para valores de coexistência também dezenas de vezes maior que o previsto pelo modelo tradicional conforme mostrado em (17), o que nos leva a refinar o princípio da exclusão competitiva com o seguinte enunciado:

Espécies mais similares em seu uso de recurso têm possibilidades de coexistência inversamente proporcionais ao grau de sobreposição mútuo ou parcial de seus Ranges.

Esse refinamento pode ser mais útil para o entendimento de questões competitivas em larga escala do que a forma tradicional do princípio de exclusão competitiva.

2.4 Alterações nas Isóclinas e Soluções de Equilíbrio Tradicionais

A adição da sobreposição dos Ranges de espécies competindo sobre uma estrutura clássica de Lotka-Volterra altera de maneira sutil as soluções gráficas baseadas na inclinação das isóclinas das espécies competidoras. Nesse caso, diferentes valores de graus de sobreposições podem transformar cenários de coexistência estável em cenários instáveis de exclusão competitiva e vice versa (Figura 2.3 e Figura 2.4).

Através dos gráficos apresentados nas Figuras 2.3 e 2.4 é possível notar-se que mais que um simples acréscimo de sofisticação a um modelo tradicional de Lotka-Volterra, a adição da sobreposição mútua dos Ranges implica que pequenas variações em seus valores transformam um cenário de coexistência em equilíbrio em um cenário instável que gera exclusão de uma espécie, e vice-versa, desse modo, ao se pensar em coexistência e estabilidade de populações em escalas mais amplas (Stone & Roberts 1992; Partel 2002), é arriscado não se considerar o grau de sobreposição de seus Ranges, uma vez que pequenas variações nesses valores de sobreposição podem levar as populações a destinos completamente distintos, de extinção, invasão, ou coexistência.

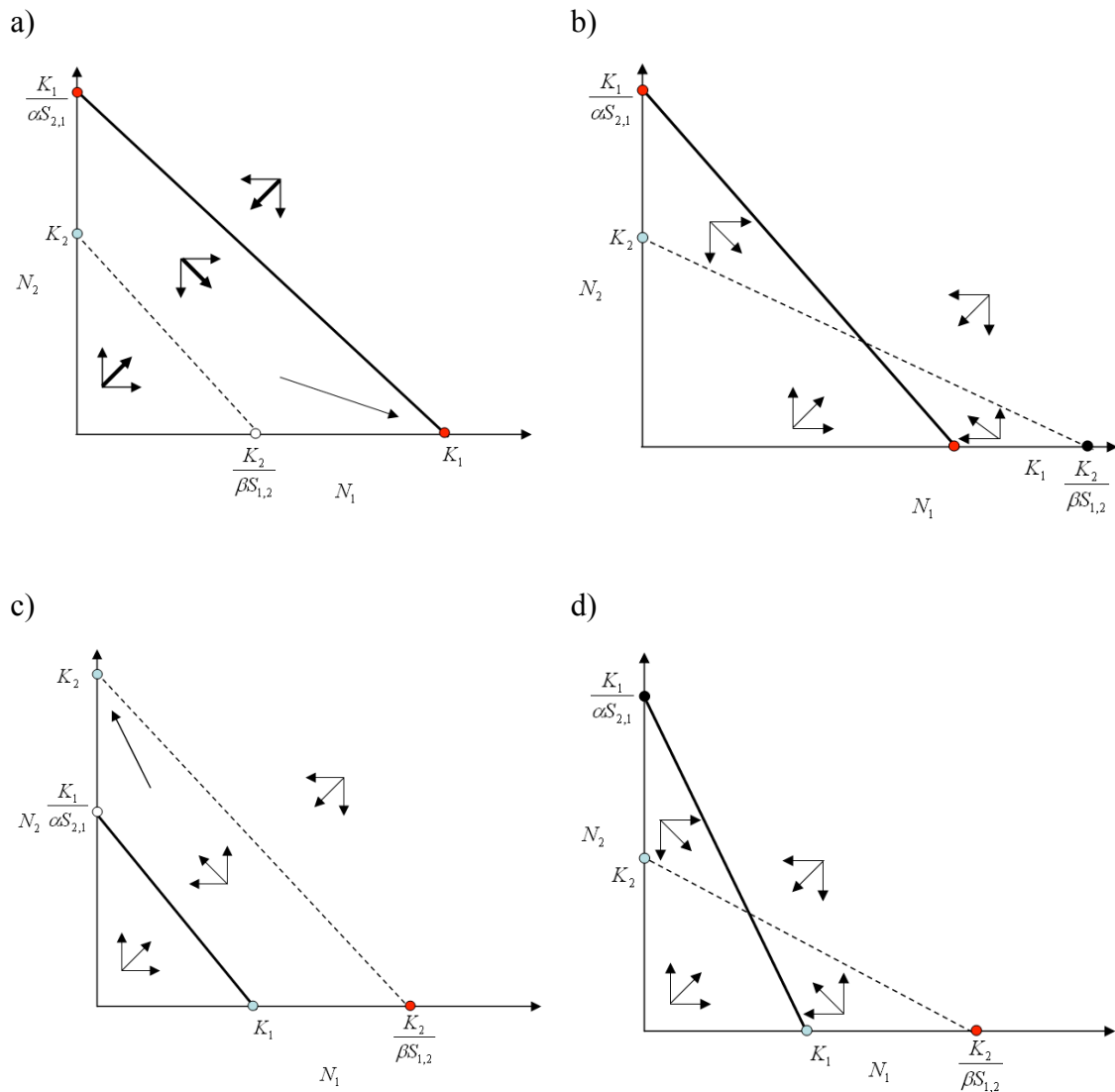


Figura 2.3. Cenário de exclusão competitiva sendo convertidos em coexistência estável em função do grau de sobreposição dos Ranges com base no modelo descrito em (7). A linha sólida representa a espécie 1, a tracejada a espécie 2. a) Cenário no qual a espécie 1 exclui a espécie 2, e a primeira tende à sua capacidade de suporte. b) O cenário em *a* é modificado para uma condição de coexistência estável graças a uma diminuição no grau de sobreposição entre os Ranges. c) Cenário no qual a espécie 2 exclui a espécie 1, tendendo à sua capacidade de suporte. d) O cenário de exclusão é agora transformado em um cenário de coexistência estável novamente graças à diminuição da sobreposição dos Ranges. Já um aumento nos graus de sobreposição ($S_{1,2}$ e $S_{2,1}$) pode fazer os cenários *b* e *d* retornarem para as condições *a* e *c* respectivamente.

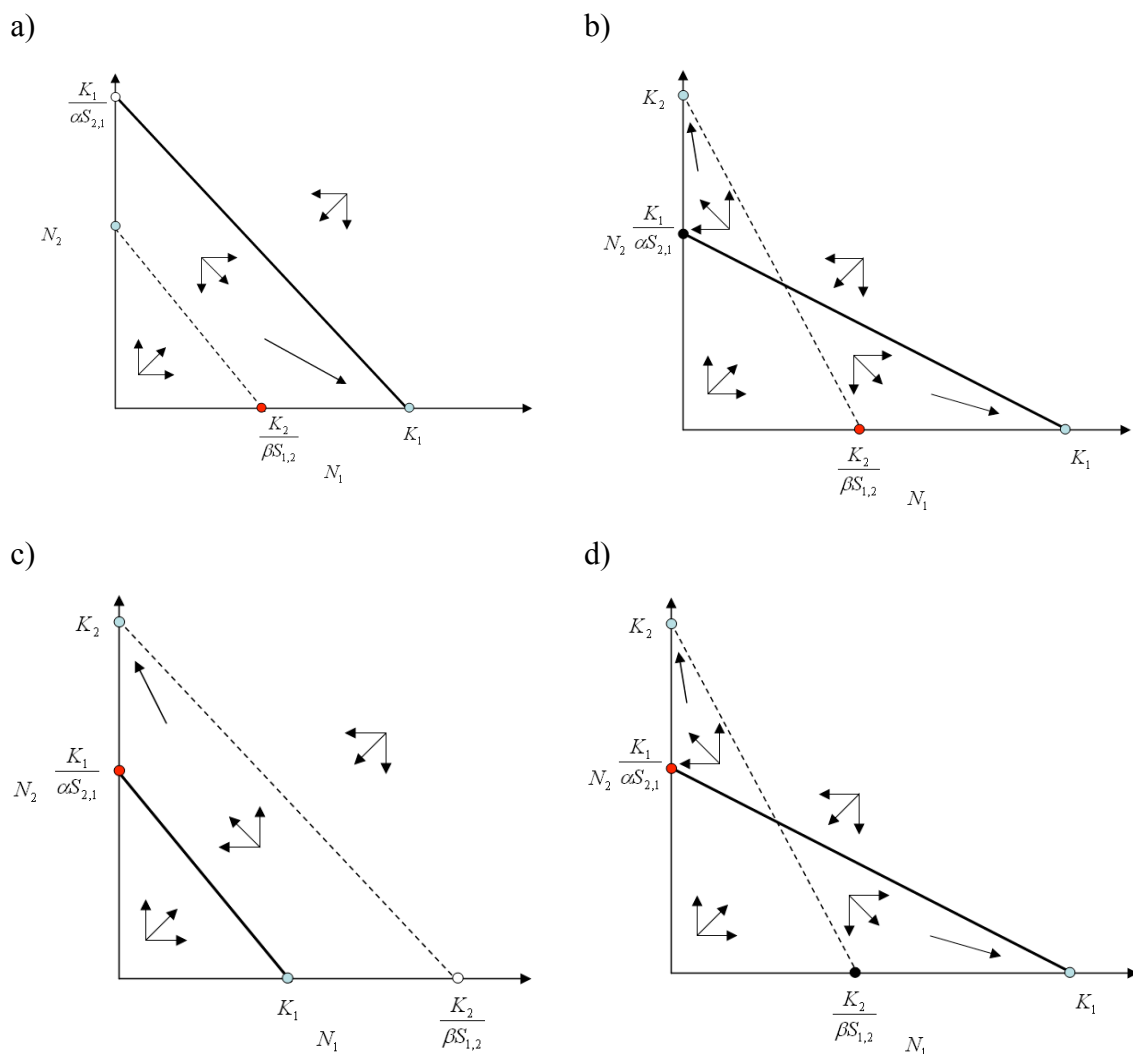


Figura 2.4. Cenário de exclusão competitiva onde uma espécie sempre extingue sua competidora sendo convertido em um cenário instável no qual ambas as espécies podem vencer, dependendo apenas das condições iniciais, com base no modelo descrito em (7). A linha sólida representa a espécie 1, a tracejada a espécie 2. a) Cenário no qual a espécie 1 exclui a espécie 2, e a primeira tende à sua capacidade de suporte. b) O cenário em a) é modificado para uma condição de coexistência instável graças a um aumento no grau de sobreposição entre os Ranges. c) Cenário no qual a espécie 2 exclui a espécie 1, tendendo à sua capacidade de suporte. d) O cenário em b) é agora transformado em um cenário de coexistência instável graças a um aumento na sobreposição dos Ranges. Já uma redução nos graus de sobreposição ($S_{1,2}$ e $S_{2,1}$) pode fazer os cenários b) e d) retornarem para as condições a) e c) respectivamente.

2.5. Implicações sobre as interações Predador-Presa

A mesma lógica de abordagem da sessão anterior aplica-se também ao caso de interação predador-presa. O clássico modelo de predador-presa de Lotka-Volterra também é construído com um enfoque de pequena escala, não de larga escala, apesar disso ele é o referencial teórico que norteia o entendimento de interações predador-presa também em larga escala (Berryman 1992). Incorporaremos aqui a equação (2) ao modelo de Lotka-Volterra para predador e presa, criando assim uma ponte conceitual entre dinâmica de range e interação predador-presa.

Em sua forma tradicional o Modelo de Lotka-Volterra para predador-presa assume a seguinte forma:

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= rV - \alpha VP \\ \frac{dP}{dt} &= \beta VP - qP\end{aligned}$$

Onde V é a população de Vítimas (Presas), r é sua taxa intrínseca de crescimento, P representa a população de predadores, com uma taxa de mortalidade *per-capita* q e eficiência de conversão dada por β .

Como na sessão anterior, para facilitar o tratamento analítico das expressões, abordaremos inicialmente o caso mais simples, consideraremos a espécie de predador representada por apenas uma população, assim como a espécie de presa. Assim, a abordagem tradicional acima representada passa a ser alterada através da criação de duas novas equações:

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= rV - \alpha S_{P,V}VP \\ \frac{dP}{dt} &= \beta VPS_{V,P} - qP\end{aligned}\tag{18}$$

Onde, novamente, V representa a população da espécie “Vítima” (presa), P a população da espécie Predadora, r e q são respectivamente a taxa de crescimento intrínseca da população de presas e a taxa de mortalidade da população do Predador; $S_{P,V}$ representa o quanto do range da população do predador está sobreposto ao range da população da presa, e $S_{V,P}$ o quanto o range da população de presas está sobreposto ao range da população do predador, ambos dados por (2); α representa a eficiência de captura do predador, e β representa a eficiência de conversão.

2.6 Soluções de Equilíbrio para Predador-Presa

Para encontrar as soluções de equilíbrio das equações descritas em (24), simplesmente igualamos ambas as equações a zero e resolvemos para os tamanhos populacionais. Começando com a equação de presas temos:

$$\begin{aligned}0 &= rV - \alpha S_{P,V}VP \\ rV &= \alpha S_{P,V}P \\ P^* &= \frac{r}{\alpha S_{P,V}}\end{aligned}\quad (19)$$

Por (19) é possível notar-se que o número de predadores que mantém uma população de vítimas no tamanho zero depende do quanto o range da espécie de presas está sobreposto ao da espécie de predador, além é claro da eficiência de captura. Quanto menos o range da espécie de presa está sobreposto ao da espécie de predador, mais predadores são necessários para fazer com que a taxa de crescimento da população de presas se mantenha em zero.

De fato, vemos que,

$$\lim_{S_{V,P} \rightarrow 0} \frac{r}{\alpha S_{P,V}} = \infty \quad (20),$$

o que significa que quando a sobreposição do range da população do predador sobre o range da população de presas tende a zero, é necessário um número infinito de predadores para manter a população de presas em equilíbrio, sendo que pela própria definição de construção do modelo têm-se uma indeterminação matemática se essa sobreposição é igual a zero.

Já tomando a equação do Predador temos:

$$\begin{aligned}0 &= \beta VPS_{V,P} - qP \\ \beta VPS_{V,P} &= qP \\ \beta VS_{V,P} &= q \\ V &= \frac{q}{\beta S_{V,P}}\end{aligned}\quad (21)$$

Isso indica que quanto maior a eficiência de conversão (β) do predador, menos vítimas são necessárias para manter a população de predadores em equilíbrio, no entanto, mesmo com alta eficiência de conversão, se o grau de sobreposição do range da população de presas sobre a população do predador for pequeno, é necessário um número de presas maior para manter a população de predadores em equilíbrio.

De fato é possível notar-se que,

$$\lim_{S_{V,P} \rightarrow 0} \frac{q}{\beta S_{V,P}} = \infty \quad (22),$$

logo, por (22) podemos verificar que se a sobreposição tende a zero o número de presas necessário para manter a população do predador em equilíbrio tende ao infinito, sendo que novamente, pela própria construção do modelo a situação de não sobreposição implica em uma indeterminação matemática.

Com isso findamos a parte analítica e passaremos agora às simulações computacionais com as equações anteriormente descritas.

CAPÍTULO III

SIMULANDO O MUNDO



“O que eu não posso criar, eu não posso entender”.

(Richard Feynman)

CAPÍTULO III

SIMULANDO O MUNDO

O presente capítulo consiste basicamente de simulações computacionais ligadas ao modelo apresentado no capítulo anterior, deixaremos assim de lado um pouco da parte analítico-matemática e passaremos a estudar o comportamento do modelo através de dois métodos, respectivamente para as abordagens contínuas e discretas do mesmo. Para a versão contínua será utilizado o Método de Integração de Runge-Kutta de quarta ordem, com $stepsize = 0.01$, que consiste em um método numérico que aproxima com boa precisão a solução analítica de equações diferenciais (Kaps & Rentrop 1979; Munthe-Kaas 1999), já para a versão discreta, utilizaremos o método clássico de iteração das equações (Ferrara & Prado 1994; Sole & Bascompte 1994; Robinson 1998).

Haverá duas maneiras pela qual procederemos em nossas simulações, na primeira exploraremos o coeficiente de interação sendo afetado pela sobreposição de ranges, nesse caso para os modelos de equações diferenciais apresentados até aqui. Basicamente nessa abordagem o foco é como sobreposição de Ranges afeta a dinâmica das espécies, uma abordagem centrada na equação (3) apresentada no capítulo anterior. Na outra maneira o foco será como o Range é afetado pela dinâmica das populações que compõem uma espécie, aqui teremos um cenário de diversas populações de uma mesma espécie determinando a dinâmica de seu Range, não consideraremos interação interespecífica nessa abordagem, que será centrada na equação (1) com cada população regida por um modelo logístico discreto.

As simulações foram conduzidas em programas por nós criados em Linguagem C para as tarefas de iteração dos modelos discretos, e em programas também por nós criados em Linguagem Maple, versão 12, para os modelos contínuos. Os gráficos foram gerados através do software Gnuplot versão 4.6.

3.1 Versão Contínua para Duas Espécies Competindo

Há uma longa discussão na literatura científica que aborda modelos discretos versus modelos contínuos (Mohamad & Gopalsamy 2000; Mohamad & Gopalsamy 2002; Fish & Chen 2004; Liu & Xiao 2007), no sentido de quais as características

peculiares de cada tipo, e em quais situações cada um é mais ou menos adequado. Em Ecologia, tradicionalmente trabalhamos tanto com modelos contínuos quanto com modelos discretos. Ao escrevermos uma versão contínua da equação logística estamos modelando basicamente organismos com sobreposição de geração e crescimento populacional contínuo no tempo, se um grupo de organismos foge dessas duas características, é prática mais freqüente adotarmos equações discretas (Cushing, Leverage *et al.* 2004).

Conforme apresentado no Capítulo II, a equação descrita em (7), que representa a versão contínua para o nosso sistema, é representada por

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{LV_{12}} S_{1,2}(t) N_2}{K_1} \right) \quad (7) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{LV_{21}} S_{2,1}(t) N_1}{K_2} \right),\end{aligned}$$

Conforme Mostrado também no Capítulo II, sabemos que:

$$\begin{aligned}S_{1,2}(t) &= \frac{A_{S_{1,2}}}{R_1(t)} \quad (8) \\ S_{2,1}(t) &= \frac{A_{S_{2,1}}}{R_2(t)}\end{aligned}$$

E ainda pela equação (1) apresentada também no capítulo anterior, temos que:

$$R_i(t) = g_i \sum_{l=1}^k N_{li}(t) \bar{A}_i + V_i$$

Para o caso mais simples, consideraremos inicialmente o cenário em que cada espécie é representada tão somente por uma única população, assim temos:

$$\begin{aligned}R_1(t) &= g_1 N_1(t) \bar{A}_1 + V_1 \quad (9) \\ R_2(t) &= g_2 N_2(t) \bar{A}_2 + V_2\end{aligned}$$

Substituindo (8) em (7) e em seguida (9) em (8), temos:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{B_{12}} \frac{A_{S_{1,2}}}{R_1} N_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{B_{21}} \frac{A_{S_{2,1}}}{R_2} N_1}{K_2} \right),$$

Logo,

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha_{B_{12}} \frac{A_{S_{1,2}}}{g_1 N_1 \bar{A}_1 + V_1} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \alpha_{B_{21}} \frac{A_{S_{2,1}}}{g_2 N_2 \bar{A}_2 + V_2} N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (10)$$

Nas duas equações acima, o coeficiente de competição é afetado por um termo que tem em seu denominador a área de vida média para um indivíduo de cada espécie, assim, $\alpha_{B_{12}}$ é afetado pelo termo $\frac{A_{S_{1,2}}}{g_1 N_1 \bar{A}_1 + V_1}$, e $\alpha_{B_{21}}$ pelo termo $\frac{A_{S_{2,1}}}{g_2 N_2 \bar{A}_2 + V_2}$, assim com as áreas de vida média nos denominadores destes termos podemos perceber que quanto maior é o valor da área média de vida ocupada por um indivíduo de uma espécie (\bar{A}_1 ou \bar{A}_2), menos essa espécie é afetada pela outra competitivamente. Exploraremos nas sessões seguintes esse aspecto de maneira mais detalhada. Considerando que $\alpha_{B_{12}} = \alpha$ no modelo tradicional, e $\alpha_{B_{21}} = \beta$, podemos reescrever as equações em (10) como:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha \frac{A_{S_{1,2}}}{g_1 N_1 \bar{A}_1 + V_1} N_2}{K_1} \right) \\ \frac{dN_2}{dt} &= r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta \frac{A_{S_{2,1}}}{g_2 N_2 \bar{A}_2 + V_2} N_1}{K_2} \right) \end{aligned} \quad (11)$$

O comportamento dinâmico das equações em (11) não é consideravelmente alterado pela adição da equação de Range no modelo, no sentido de que as populações continuam tendendo para um ponto de equilíbrio, no entanto, as condições sobre as quais ocorrem coexistência e extinção, são distintas do esperado pelo modelo de Lotka-Volterra (Figura 3.1 e Figura 3.2).

Com áreas médias de vida (\bar{A}) iguais para as duas espécies é necessário um coeficiente de competição 30 vezes maior que o previsto pelo modelo de Lotka-Volterra

tradicional para que ocorra a extinção de uma espécie pela outra (Figura 3.1d). Já para o caso em que uma espécie tem área de vida muito maior que a outra, a espécie com maior área de vida tem muito maior resistência ao efeito competitivo da outra, se uma espécie tem área de vida média 10 vezes maior que a outra, o coeficiente de competição necessita ser centenas de vezes maior para que a extinção por competição ocorra (Figura 3.2d).

Outro ponto a ser notado é que a inclinação da curva de extinção no modelo tradicional é uma inclinação que decai gradativamente até a extinção, já quando se considera o fator de sobreposição de Range incorporado no cenário, a curva de extinção tem uma inclinação muito acentuada nos instantes finais da extinção, é como se a espécie “caísse” de vez em seu poço de extinção (Figura 3.1d e 3.2d).

Os resultados apresentados nas Figuras 3.1 e 3.2 demonstram que embora exista a tendência para que as populações convirjam para uma condição de equilíbrio, conforme esperado pela lógica de um modelo Lotka-Volterra, as condições para que haja coexistência são muito distintas das condições necessárias em um modelo tradicional. Essa abordagem difere da abordagem analítica apresentada no capítulo II uma vez que aquela não considera que a sobreposição entre os Ranges das espécies seja uma quantidade dependente da densidade.

No Capítulo II vimos analiticamente que quando se considerava um baixo grau de sobreposição entre os Ranges não dependente de densidade, era necessário uma intensidade de competição milhares de vezes maior que a esperada pelo modelo tradicional de Lotka-Volterra para que houvesse exclusão de uma espécie pela outra, sobre o efeito de sobreposição dependente da densidade esse valor não é na ordem de milhares de vezes, mas ainda assim é dezenas ou centenas de vezes maior, conforme mostram as figuras 3.1 e 3.2.

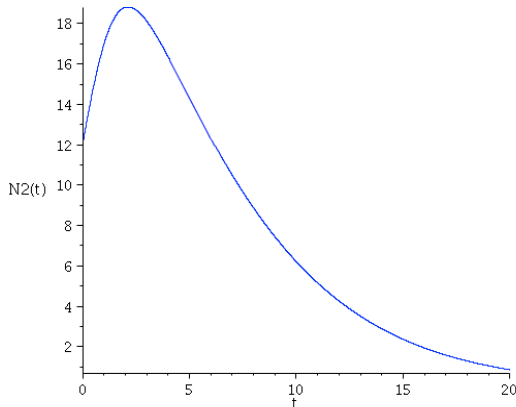
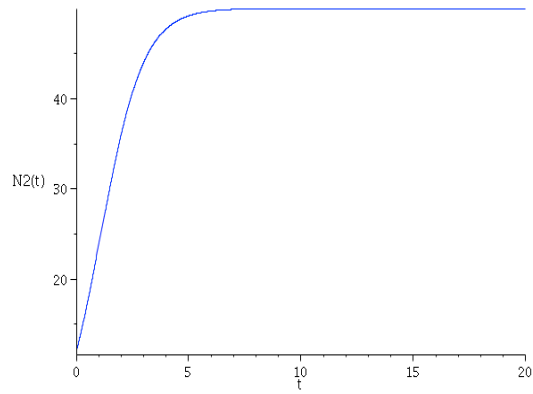
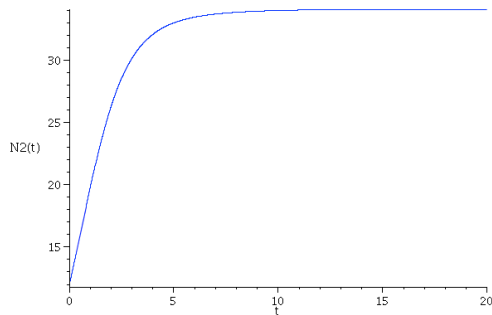
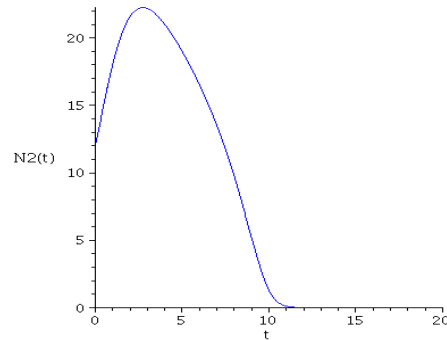
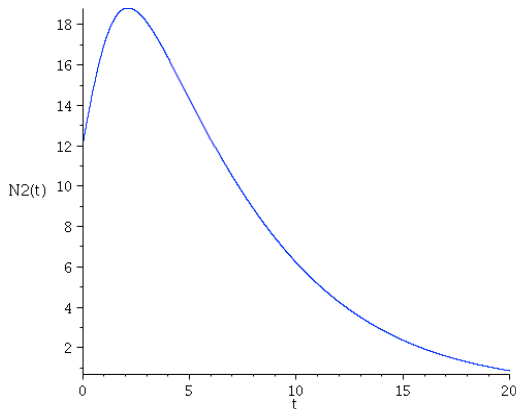
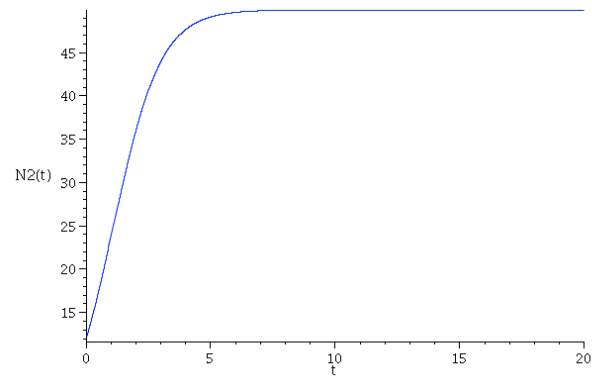
a) $\alpha=0.8, \beta=1.2$ b) $\alpha=0.8, \beta=1.2$ c) $\alpha=0.8, \beta=25.0$ d) $\alpha=0.8, \beta=35.9$ 

Figura 3.1. Duas espécies (N_1 e N_2) competindo segundo o modelo tradicional de Lotka-Volterra e segundo o modelo descrito em (11). As condições para coexistência e extinção são consideravelmente distintas. a) Extinção da Espécie 2 ocorre no Modelo Tradicional de Lotka-Volterra com os coeficientes de competição providos dos valores $\alpha=0.8$ e $\beta=1.2$; b) Mesmas Condições que em a), no entanto, considera-se aqui a atenuação da intensidade de competição em função da sobreposição parcial dos Ranges. Podemos notar que a população 2 não se extingue e atinge valor próximo de sua capacidade de suporte. c) A intensidade de competição da espécie 1 sobre a espécie 2 é elevada dezenas de vezes, $\alpha = 25$, ainda assim a espécie 2 é pouco afetada, apenas até o ponto de atingir um equilíbrio abaixo de sua capacidade de suporte. d) Condição de extinção para a espécie 2: aqui a intensidade de competição necessária para que a espécie 2 seja extinta é 200 vezes mais elevada que o previsto pelo modelo clássico de Lotka-Volterra, $\beta=270$. Demais parâmetros: $r_1 = 1.05$; $r_2 = 1.05$; $K_1 = 50$; $K_2 = 50$; $AS_{12} = 1$; $AS_{21} = 1$; $\bar{A}_1 = 2$; $\bar{A}_2 = 2$; $V_1 = 10$; $V_2 = 10$; $g_1 = 1$; $g_2 = 1$.

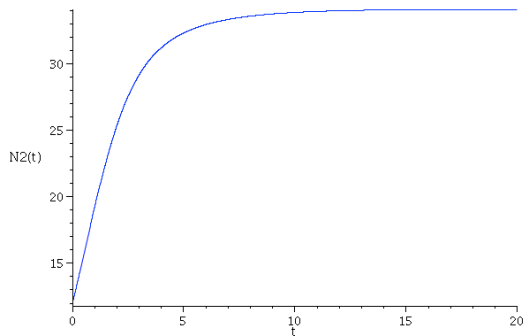
a) $\alpha=0.8, \beta=1.2$



b) $\alpha=0.8, \beta=35.9$



c) $\alpha=0.8, \beta=220$



d) $\alpha=0.8, \beta=268$

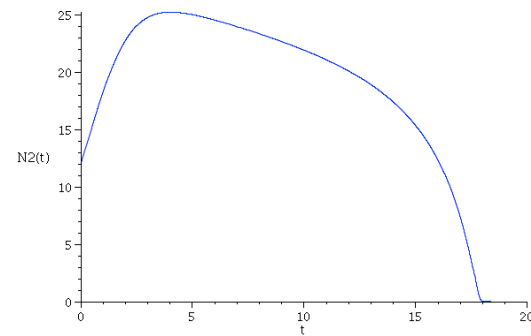


Figura 3.2. Duas espécies (N_1 e N_2) competindo segundo o modelo tradicional de Lotka-Volterra e segundo o Modelo Descrito em (10), sendo a espécie 2 uma competidora mais forte que a espécie 1 (a Área Média de Vida de um indivíduo da espécie 2 é 10 vezes maior que de um indivíduo da espécie 1, $\bar{A}_1=2, \bar{A}_2=20$). As condições para coexistência e extinção são consideravelmente distintas. A) Extinção da Espécie 2 ocorre no Modelo Tradicional de Lotka-Volterra com os coeficientes de competição providos dos valores $\alpha=0.8$ e $\beta=1.2$. B) Mesmas Condições que em A, no entanto, considera-se aqui a adição da equação de Range no Modelo conforme descrito em (6), a população 2 não se extingue e atinge valor próximo de sua capacidade de suporte, compare isso com a figura 1-D. C) A intensidade de competição da espécie 1 sobre a espécie 2 é elevada centenas de vezes, $\beta=220$, ainda assim a espécie 2 é muito pouco afetada. D) Condição de Extinção da Espécie 2, aqui a intensidade de competição necessária para que a espécie seja extinta é 223 vezes mais elevada que o previsto tradicionalmente pelo modelo de Lotka-Volterra, $\beta=220$. Demais parâmetros: $r_1 = 1.05$; $r_2:= 1.05$; $K_1 = 50$; $K_2 = 50$; $AS_{12} = 1$; $AS_{21} = 1$; $\bar{A}_1 = 2$; $\bar{A}_2 = 20$; $V_1 = 10$; $V_2 = 10$; $g_1 = 1$; $g_2 = 1$.

3.2 Versão Contínua para Predador Presa

Assim como adicionamos a lógica de sobreposição de Range ao modelo tradicional de Lotka-Volterra para competição, podemos também fazê-lo para predação.

Nessa sessão simularemos as condições de ciclos populacionais e coexistência comparando o modelo tradicional de Lotka-Volterra com o Modelo proposto em (18) no capítulo anterior, onde a sobreposição dos Ranges é considerada. Assim, por (18) temos:

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= rV - \alpha S_{P,V}VP & (18) \\ \frac{dP}{dt} &= \beta VPS_{V,P} - qP\end{aligned}$$

E pela equação (2) apresentada no mesmo capítulo temos que:

$$\begin{aligned}S_{P,V}(t) &= \frac{A_{SP,V}}{R_P(t)} \\ S_{V,P}(t) &= \frac{A_{SV,P}}{R_V(t)}\end{aligned}$$

Aplicando a equação (1) do capítulo II temos:

$$\begin{aligned}R_P(t) &= g_P N_P(t) \bar{A}_P + V_P \\ R_V(t) &= g_V N_V(t) \bar{A}_V + V_V\end{aligned}$$

Assim sendo, substituindo tais expressões em (18) temos:

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= rV - \alpha \frac{A_{SP,V}}{R_P(t)} VP \\ \frac{dP}{dt} &= \beta VP \frac{A_{SV,P}}{R_V(t)} - qP\end{aligned}$$

Logo,

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= rV - \alpha \frac{A_{SP,V}}{g_P P \bar{A}_P + V_P} VP & (19) \\ \frac{dP}{dt} &= \beta VP \frac{A_{SV,P}}{g_V V \bar{A}_V + V_V} - qP\end{aligned}$$

A equação (19) constitui a nossa equação para dinâmica de predador-presa considerando-se o grau de sobreposição entre os Ranges. O resultado das simulações mostra que para determinadas configurações de parâmetros, o modelo apresentado em (19) e o modelo tradicional de Lotka-Volterra apresentam comportamentos semelhantes em termos qualitativos, ambos demonstram um ciclo no diagrama de fases como classicamente esperado, no entanto, algumas particularidades de tamanho do período e amplitude das flutuações mostram diferenças marcantes entre os dois casos (Figura 3.3 e 3.4).

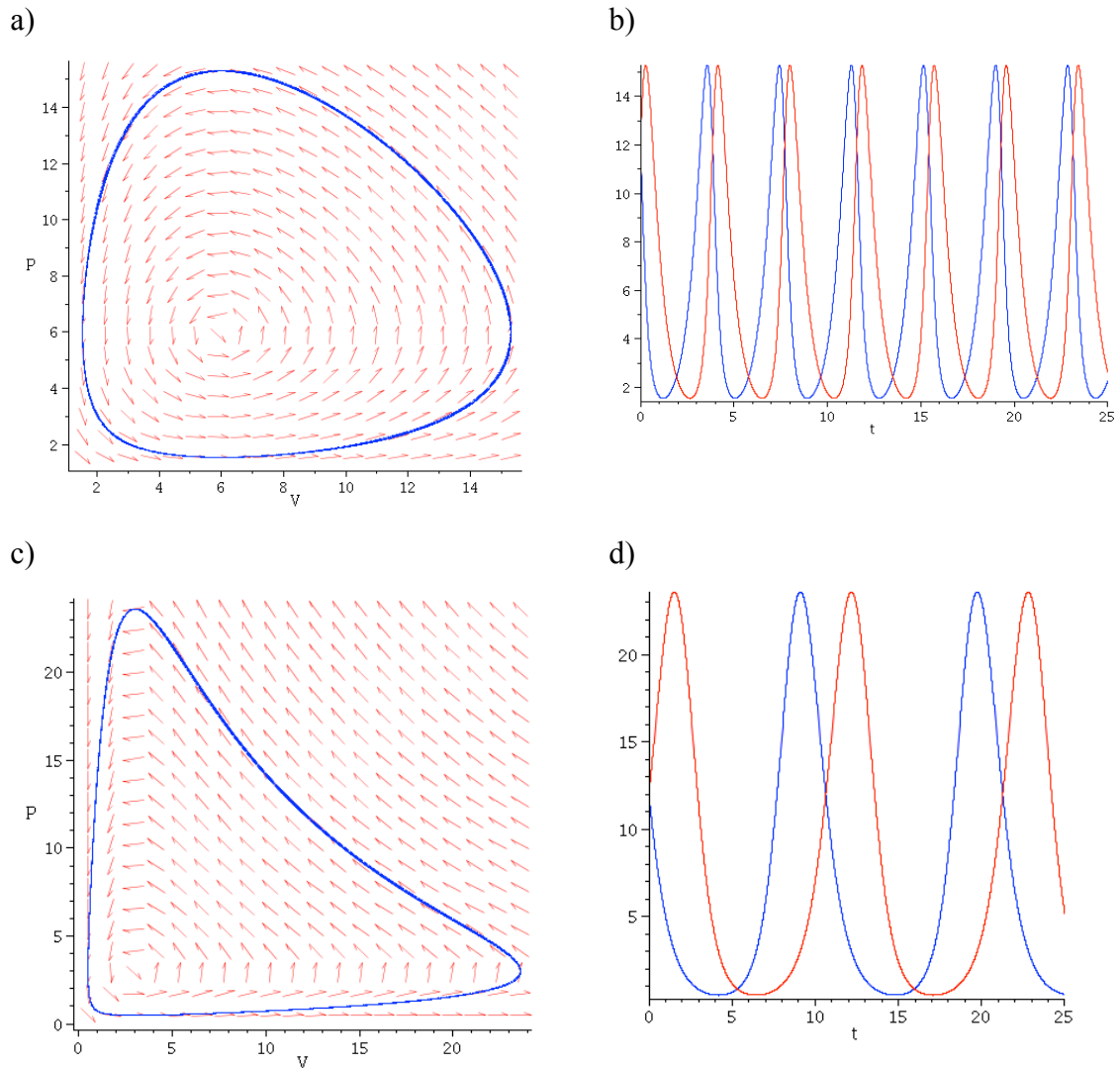


Figura 3.3. Interação Predador-Presa segundo o modelo tradicional de Lotka-Volterra e Segundo o Modelo Descrito em (19). a) e b): Diagrama de Fases e Variação Temporal para o modelo clássico de Lotka-Volterra, P=Predador (em vermelho nas séries temporais), V (vitimas)=Presas (em azul nas séries temporais). c) e d): Diagrama de Fases e Variação Temporal para o modelo descrito em (19), vermelho=Predador, Azul=Presas. A amplitude dos ciclos é maior quando se considera a sobreposição de Ranges mudando no tempo, bem como os picos de abundância mostram-se ligeiramente maiores. Demais parâmetros: $\alpha=0.3$; $\beta=0.3$; $r=1.8$; $q=1.8$; condições iniciais: $V(0)=12$; $P(0)=12$;

Em virtude da simplicidade fruto de uma abordagem de simulação em que vamos paulatinamente adicionando refinamento e complexidade aos cenários simulados, os cenários anteriores consistiam de uma única população representando toda uma espécie. De agora em diante buscaremos ter mais de uma população representando uma espécie, com capacidades de suporte nem sempre idênticas, e em seguida conectaremos algumas dessas populações, isso gera resultados e implicações interessantes no entendimento de como a não linearidade afeta a dinâmica do Range no tempo, e ainda de como os padrões de sobreposição variáveis afetam a estabilidade das próprias populações interagindo. Em todas as simulações que se seguem utilizamos o modelo logístico discreto para o estudo da dinâmica populacional.

3.3 Uma única espécie representada por diversas populações sem fluxo de indivíduos

Exploramos até agora cenários simples com cada espécie sendo representada por uma única população. Agora construiremos cenários onde cada espécie é representada por diversas populações, mas sem interagir com outra espécie.

Com base na equação (1), já apresentada no capítulo II, podemos ver claramente que o Range se mostra sendo uma função linear dos tamanhos de cada população l ao longo do range de uma espécie i :

$$R_i = g_i \sum_{l=1}^k N_{li} \bar{A}_i + V$$

Então, se tivermos uma espécie representada por apenas uma população, após fixados os valores do coeficiente de agregação g_i , da Área Média de vida (\bar{A}_i), e dos espaços vazios entre os sítios de ocupação (V), podemos ver que a dinâmica do Range segue um comportamento que beira a trivialidade, isso é, ele é um mero reflexo espelhado da dinâmica de uma única população, sendo que as particularidades desse espelhamento são dadas pela configuração dos parâmetros g_i , \bar{A}_i e V , implicando sempre que o Range oscilará de maneira cíclica se a população o fizer, estável se a população o for, e será até mesmo caótico se a população assim o for. Assumiremos cada população aqui sendo regida pelo modelo logístico discreto.

No entanto, quando sofisticamos um pouco mais nossa abordagem e passamos a considerar um conjunto de l populações, a dinâmica do Range passa a ser o resultado da interação conjunta da dinâmica de várias delas, e uma vez supondo que essas

populações sejam regidas por um (ou mais) modelo(s) matemático(s) não linear(es), o que se tem é uma combinação de vários sistemas não lineares (acomplados ou não) determinando a dinâmica do Range da espécie, é um cenário equilante em certo sentido ao de uma dinâmica metapopulacional, mas sem as idéias de probabilidade de extinção, fonte, poço, etc.

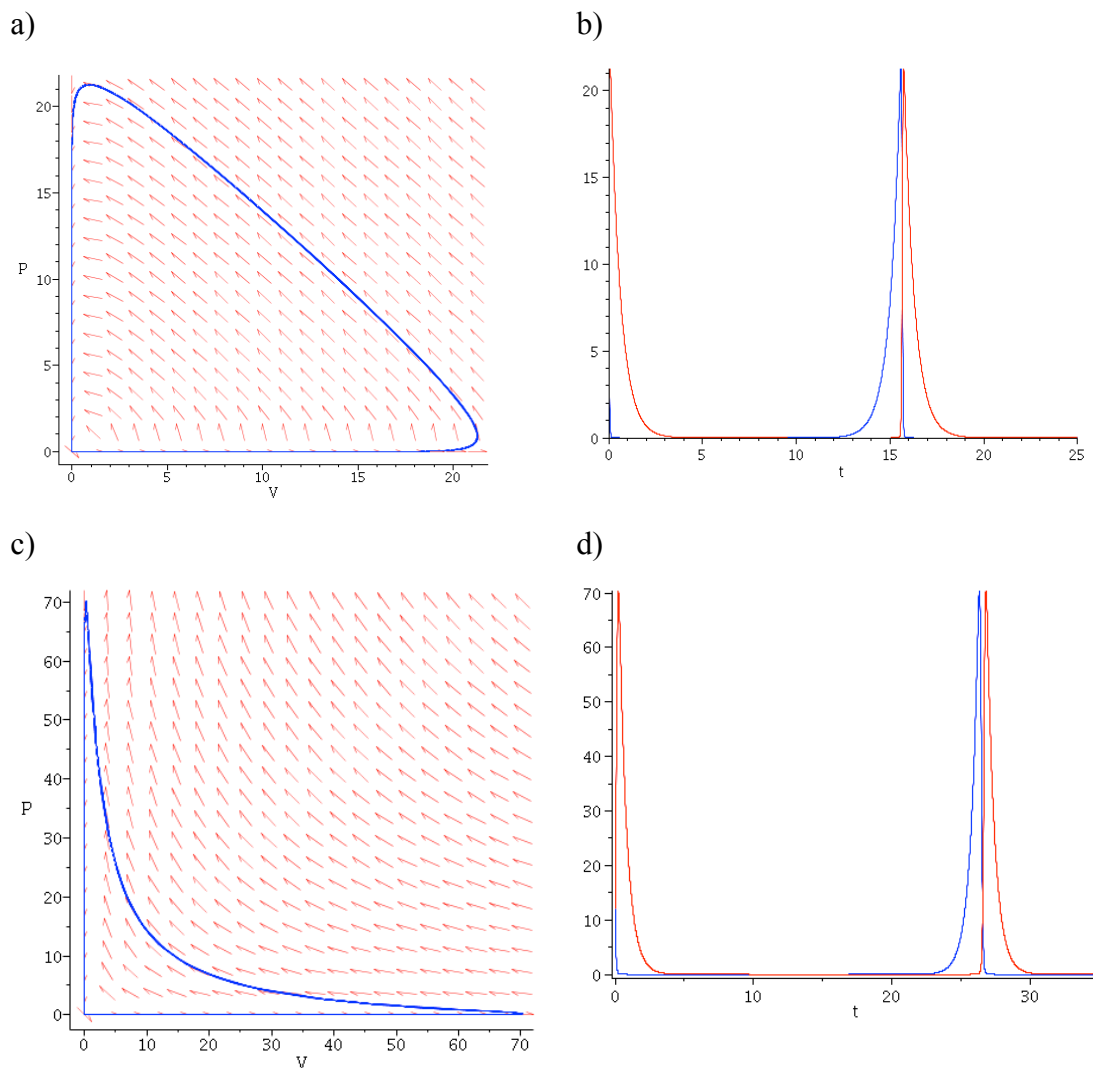


Figura 3.4. Interação Predador-Presa segundo o modelo tradicional de Lotka-Volterra e Segundo o Modelo Descrito em (19). a) e b): Diagrama de Fases e Variação Temporal para o modelo clássico de Lotka-Volterra-, P=Predador (em vermelho nas séries temporais), V (vitimas)=Presas (em azul nas séries temporais). c) e d): Diagrama de Fases e Variação Temporal para o modelo descrito em (19). A forma da curva no diagrama de fases, e a amplitude de abundâncias são bem distintas nas duas situações. Para o caso com sobreposição de Ranges, tanto predador quanto presa atingem picos de abundância

três vezes maiores se comparado ao cenário clássico (b). Demais parâmetros: $\alpha=0.3$; $\beta=0.3$; $r=1.8$; $q=1.8$; condições iniciais: $V(0)=12$; $P(0)=12$;

Assim, prossigamos com nossas simulações considerando uma única espécie, sendo essa espécie representada por 20 populações, cada uma delas em uma mancha própria de habitat, inicialmente isoladas entre si, e em um segundo momento conectadas através de fluxo de indivíduos por meio de difusão.

Começaremos então explorando um primeiro cenário bastante simples, todas as populações convergindo de maneira uniforme para suas capacidades de suporte. A Figura 3.5 demonstra esse cenário, com o Range tendendo a um ponto de equilíbrio através de uma curva logística clássica que é meramente um reflexo espelhado das dinâmicas individuais de cada uma das populações, isso sugere que pensando em populações reais, poderíamos enunciar a condição de que:

Dado um certo intervalo de tempo no qual se pode considerar que o grau de agregação entre os indivíduos, e o espaço vazio entre as manchas de habitat é constante, se a dinâmica de todas as populações convergir para um ponto estável no tempo, o Range também o fará.

Embora oriunda de um cenário aparentemente simplista a declaração acima é interessante no sentido de nos fazer refletir sobre qualquer cenário distinto do mesmo. Diz que se por algum motivo a agregação dos indivíduos se alterar, ou os espaços entre as manchas de habitat se alterarem, ou apenas uma única população não se mantiver em equilíbrio durante certo período de tempo, o Range enquanto propriedade emergente dessas variáveis, também não será estável no tempo. Isso sugere que:

Não considerar os fatores de interações bióticas ou o que acontece no nível de indivíduos pode ser desvantajoso na compreensão de como o Range de uma espécie se comporta no tempo.

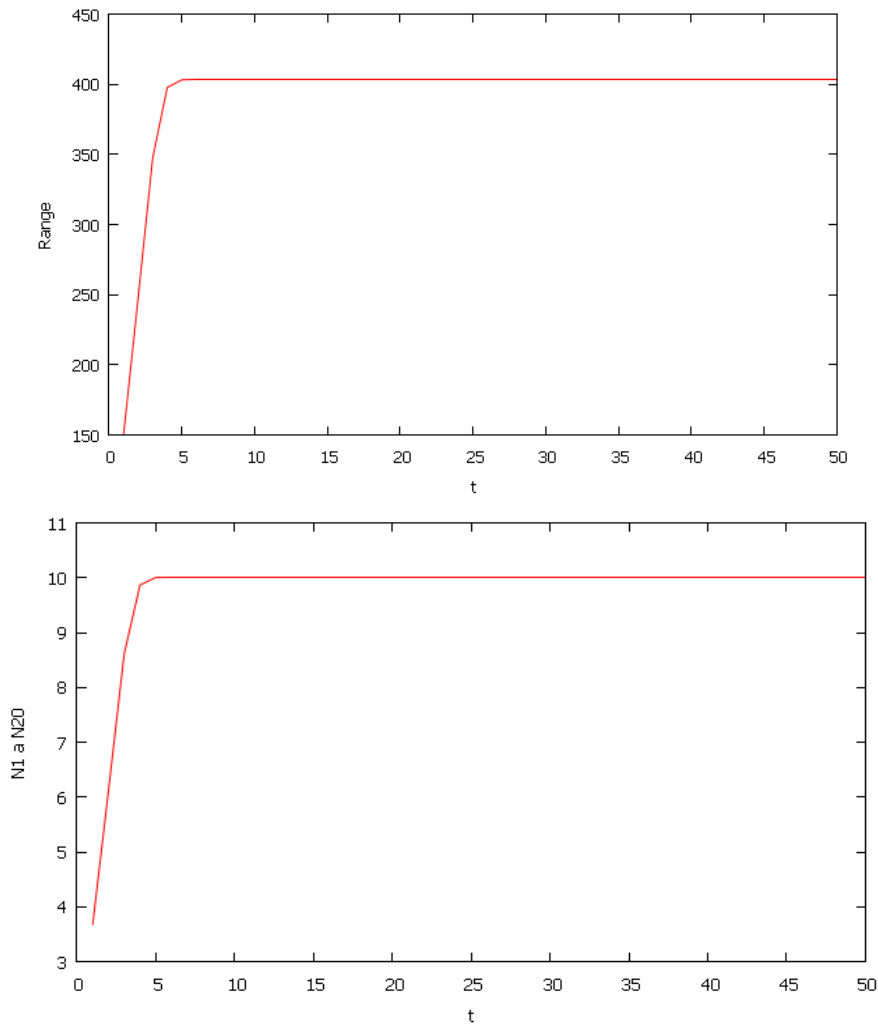


Figura 3.5. Dinâmica do Range de uma espécie representada por 20 populações regidas por um modelo logístico discreto e com parâmetros idênticos de crescimento populacional. O Range se comporta de maneira estável, como um simples reflexo das 20 curvas logísticas que regem individualmente cada uma das populações. Demais parâmetros: g ; $\bar{A}=2$; $V=3$; $V_2=3$. $r=1.05$; $K=10$; $N[0]=2$.

Já a Figura 3.6 demonstra que se algumas populações variarem periodicamente no tempo, a dinâmica do Range será definida pela resultante de dois grupos distintos de comportamentos dinâmicos, o grupo das espécies com oscilação periódica, e o grupo das espécies com crescimento logístico tradicional, de modo que o resultado é como se fosse uma curva logística que oscila periodicamente em torno do seu “ponto de equilíbrio”.

De fato os resultados das figuras 3.5 e 3.6 no levam inevitavelmente à formulação de uma pergunta: há populações que “pesam” mais sobre a determinação da

dinâmica geral do Range? A resposta é sim (Figura 3.7), e essa questão depende fundamentalmente de alguns fatores básicos, tais como:

- a) O tamanho da capacidade de suporte de cada uma das populações;
- b) A forma de crescimento de cada uma dessas populações (logístico discreto, contínuo, ou exponencial por um certo período);
- c) As taxas de crescimento reais de cada população em uma mancha de habitat específica.
- d) Existência ou não de um fluxo de indivíduos entre as populações;

A Figura 3.7 mostra um conjunto de situações onde uma única população “puxa” a dinâmica do Range para um estado cíclico, enquanto todas as demais apontam essa dinâmica para um estado de equilíbrio de ponto fixo, seguindo a mesma lógica podemos ter não apenas uma, mas um pequeno conjunto de populações “puxando” a dinâmica de maneira cíclica, e um outro conjunto levando essa dinâmica para um ponto estável, é como se houvesse um embate de forças dos componentes que definem o Range, aqui especificamente estamos pensando dois grupos de populações definindo duas formas distintas de dinâmica, e nesse caso, dadas configurações idênticas para todos os demais parâmetros, se o somatório da capacidade de suporte das espécies de um grupo for maior que a de outro grupo, o grupo de maior somatório vence esse cabo de força, sendo assim, a dinâmica do Range determinada pela dinâmica do grupo vencedor (Figura 3.8, 3.9 e 3.10).

Assim, os resultados demonstram que em relação ao tamanho da capacidade de suporte, quanto maior a capacidade de suporte da mancha de habitat na qual se encontra uma população, maior é o “peso” da dinâmica dessa população sobre a dinâmica do Range como um todo, assim, mesmo que a dinâmica temporal do Range de uma espécie seja determinada por diversas populações, uma única que esteja em uma mancha de habitat de maior capacidade de suporte pode definir o padrão da dinâmica temporal, mesmo que todas as demais espécies “puxem” a dinâmica em uma direção contrária.

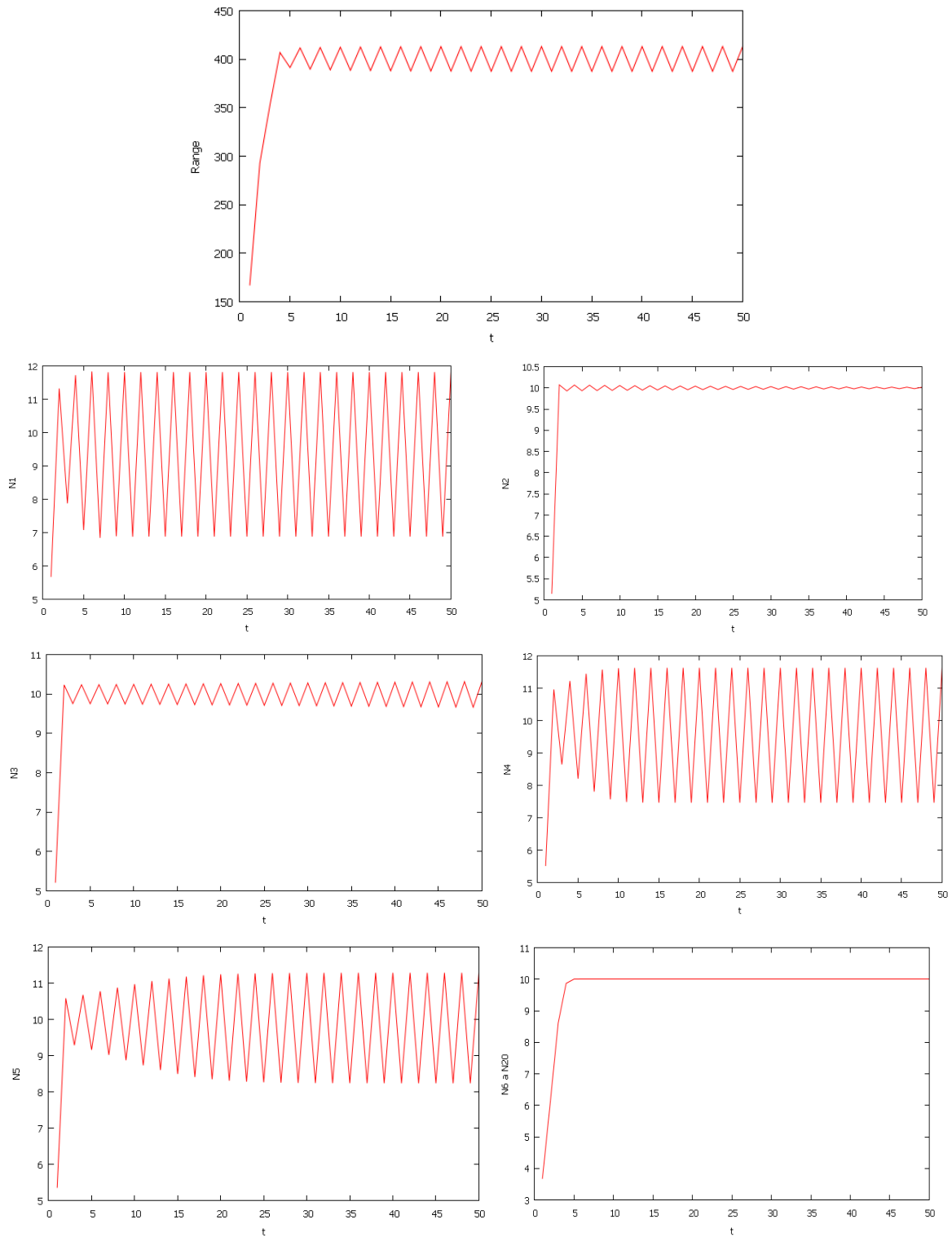


Figura 3.6. Dinâmica cíclica do Range de uma espécie representada por 20 populações todas regidas por um modelo logístico discreto, com peculiaridades distintas de crescimento populacional, 4 dessas populações oscilam de maneira periódica no tempo. A curva que representa a dinâmica do Range oscila ao redor do que seria seu ponto de equilíbrio (com ligeira semelhança a um modelo estocástico), isso se dá como reflexo conjunto da dinâmica de 16 curvas logísticas tendendo à capacidade de suporte b), e 4 curvas que oscilam periodicamente no tempo c). Parâmetros: $g=1$; $\bar{A}=2$; $V=3$; $r_1=2.3$; $r_2=1.97$; $r_3=1.78$; $r_4=1.64$; $r_5=2.1$; $r_6..r_{20}=1.05$; $K=10$; $N_1(0)..N_{20}(0)=2$.

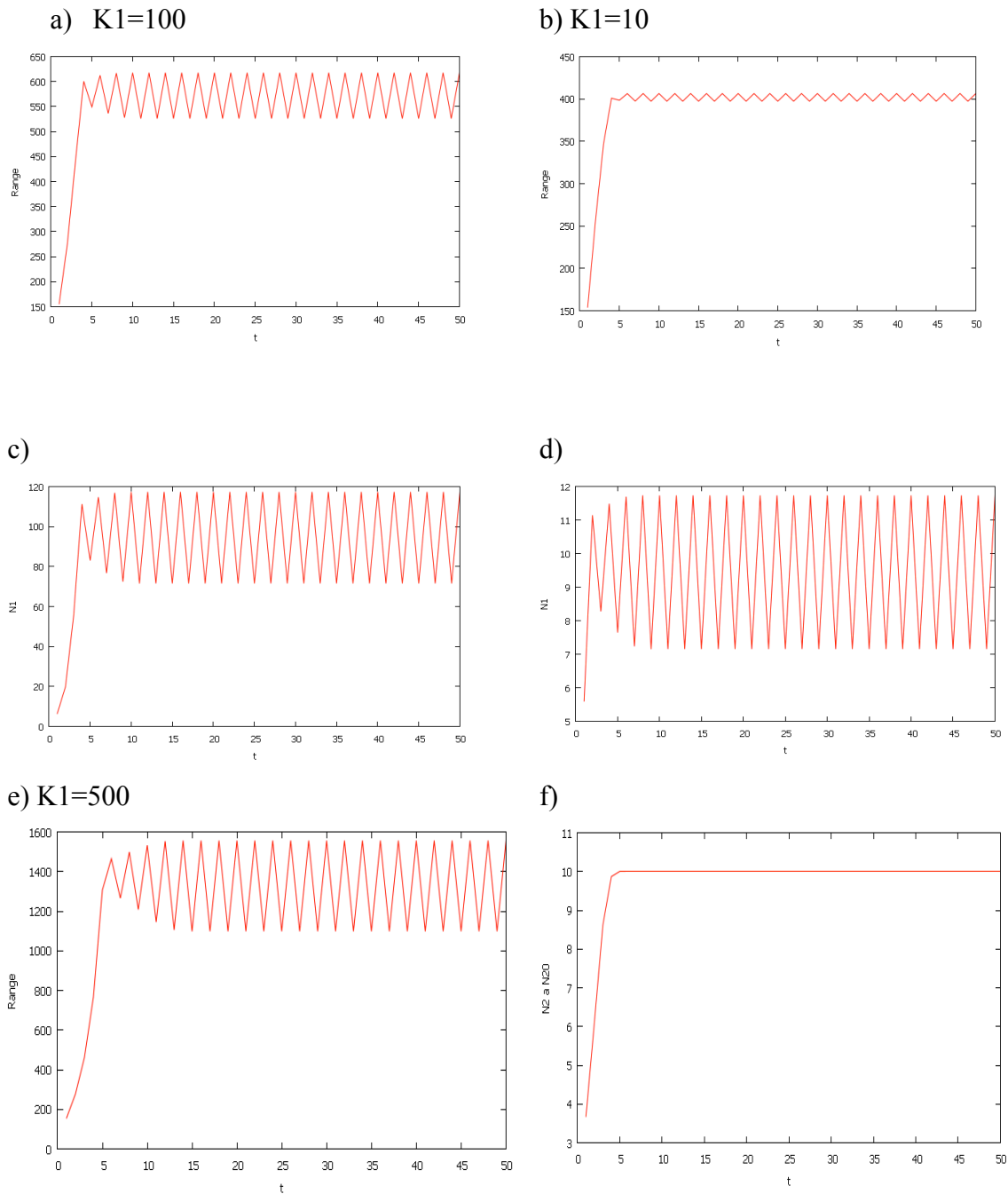
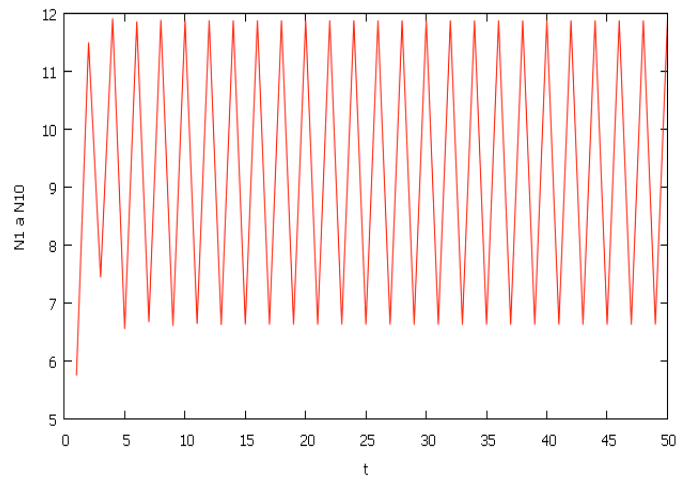
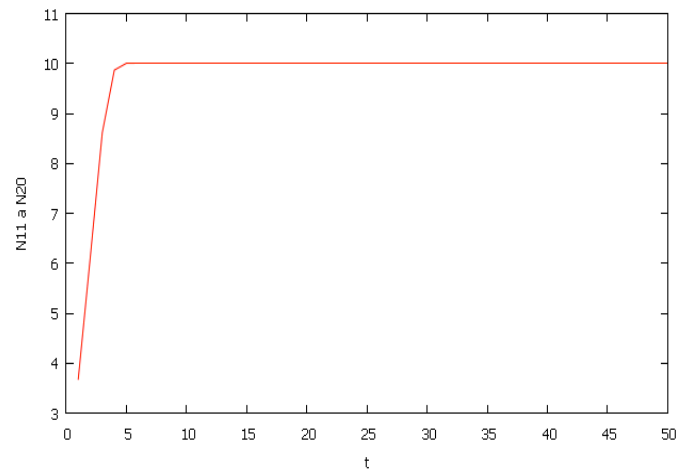


Figura 3.7. Dinâmica cíclica do Range de uma espécie representada por 20 populações, todas regidas por um modelo logístico discreto, a população 1 oscila de maneira periódica no tempo, enquanto as restantes tendem à suas capacidades de suporte. Quanto maior a capacidade de suporte da espécie que oscila no tempo mais ela afeta a dinâmica geral do Range, para valores baixos de capacidade de suporte o efeito sobre a magnitude de oscilação do Range é pequeno: a) e c), série temporal para o Range e para a população 1, com $K=100$; b) e d), série temporal para o Range quando $K_1=500$, quanto maior a capacidade de suporte da população que oscila, mais ela “controla” a dinâmica do Range; f) Série temporal com a capacidade de suporte Série temporal para outras 19 populações, $N_2..N_{20}$. Parâmetros: $r_1=2.25$; $g=1$; $\bar{A}=2$; $K_2..K_{20}=10$, $r_2..r_{20}=1.05$; $V=3$; $N_1(0)..N_{20}(0)=2$.

a)



b)



c)

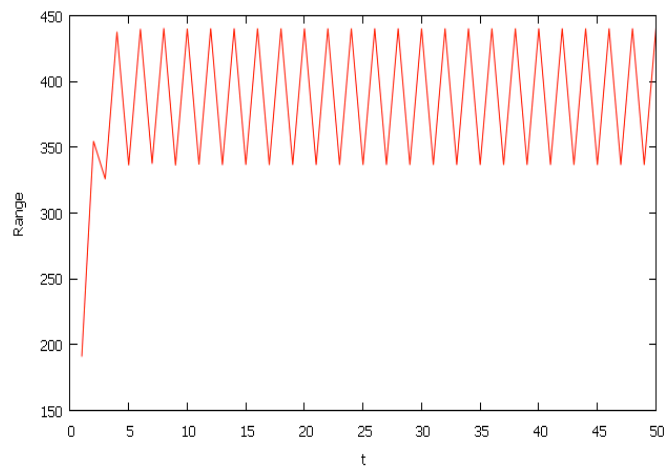


Figura 3.8. Dois conjuntos de populações distintos determinando a dinâmica do Range, um grupo de 10 populações com dinâmica cíclica ($N_1..N_{10}$) a), e outro com 10 populações ($N_{11}..N_{20}$) com dinâmica de equilíbrio na capacidade de suporte, b). A Dinâmica do Range é figura como uma resultante dessa ação conjunta de duas “forças” distintas, cada qual “puxando” a dinâmica para um resultado. Parâmetros: $r_{1..r_{10}}=2.25$; $r_{11..r_{20}}=1.05$. $K=10$; $g=1$; $\bar{A}=2$; $V=3$; $N_1(0)..N_{20}(0)=2$.

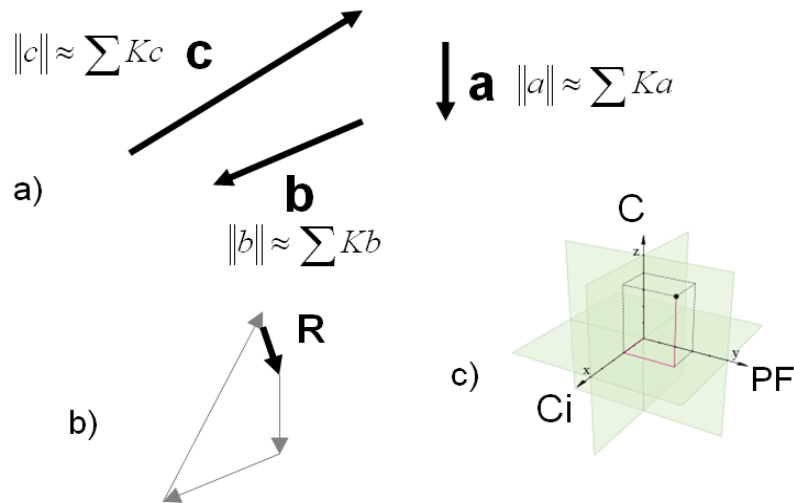


Figura 3.9. Se imaginarmos a dinâmica do Range como representada em um espaço de possibilidades no qual cada vetor representa uma espécie ou conjunto de espécies, o vetor resultante definiria o comportamento dinâmico do sistema. a) O módulo de cada vetor é proporcional à capacidade de suporte de uma espécie ou ao somatório das capacidades de suporte de um grupo (a, b ou c) que compartilham mesmo comportamento dinâmico. b) A dinâmica do sistema é determinada pela resultante desses vetores. c) Diferente de um espaço contínuo de possibilidades a dinâmica do Range seria atraída sempre a um único plano desse espaço, teríamos assim 3 planos atratores distintos, e o vetor resultante determinaria a atração da dinâmica do Range para um desses planos: Equilíbrio de Ponto Fixo (PF), Equilíbrio em Ciclos (Ci), ou Caos (C).

Na Figura 3.11 temos o caso específico em que uma das populações oscila de maneira caótica, e todas as restantes tendem às suas capacidades de suporte. Com isso, a dinâmica do Range passa a ser a resultante de todas essas “forças” interagindo para determinar seu desenvolvimento temporal. Parte dos constituintes desse sistema é “desordenada”, e a outra parte é ordenada, e o que vemos como resultado final pode se assemelhar a um ruído aparentemente aleatório, no entanto esse comportamento gráfico é gerado por equações determinísticas, mas não é resultado apenas de caos, como se pensa mais tradicionalmente, mas isso uma junção de distintos comportamentos dinâmicos em seus componentes, assim:

O Range pode oscilar de maneira caótica no tempo, mas essa oscilação, embora caótica, pode não ser tão drástica a ponto de provocar grandes variações de grande ordem de grandeza no tempo, ao contrário do que se espera de um sistema caótico (Figura 3.11 e 3.12).

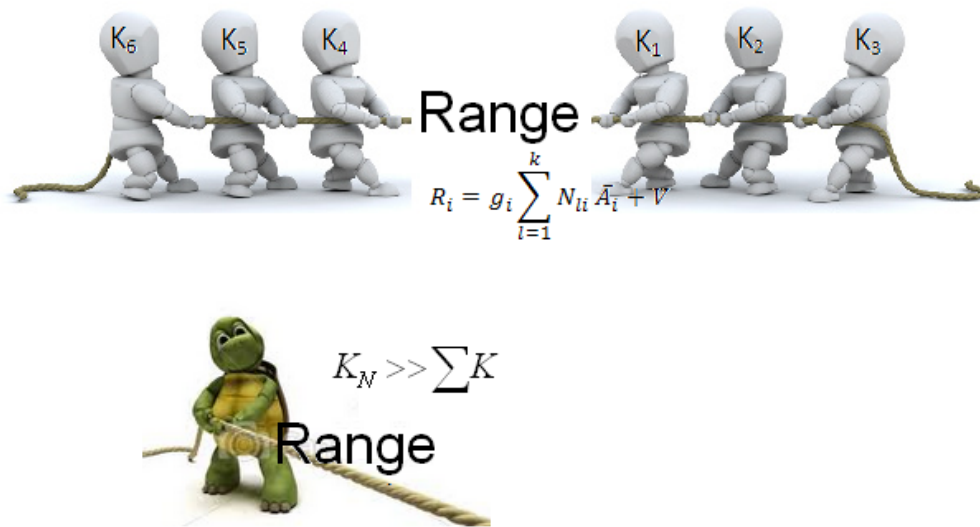


Figura 3.10. A dinâmica do Range pode ser vista como um embate de forças entre as várias populações que compõem seu Range, um dado grupo pode puxar a dinâmica em um sentido cíclico, o outro em um sentido de estabilidade de ponto fixo, o tamanho dessa força é proporcional à capacidade de suporte de cada espécie, ou ao somatório de um grupo (parte superior da figura). Uma espécie com capacidade de suporte maior que somatório das demais pode determinar predominantemente a direção que a dinâmica do Range pode tomar (parte inferior da figura – ver simulação da Figura 3.7e).

Os resultados nos levam a intuir que mesmo em um cenário onde a grande maioria das populações apresente uma dinâmica instável, uma única população cíclica com capacidade de suporte muito maior que o somatório das demais definiria então o tamanho da faixa dentro da qual essa instabilidade seria permitida no sistema, e é exatamente isso o que ocorre (Figuras 3.13 e 3.14).

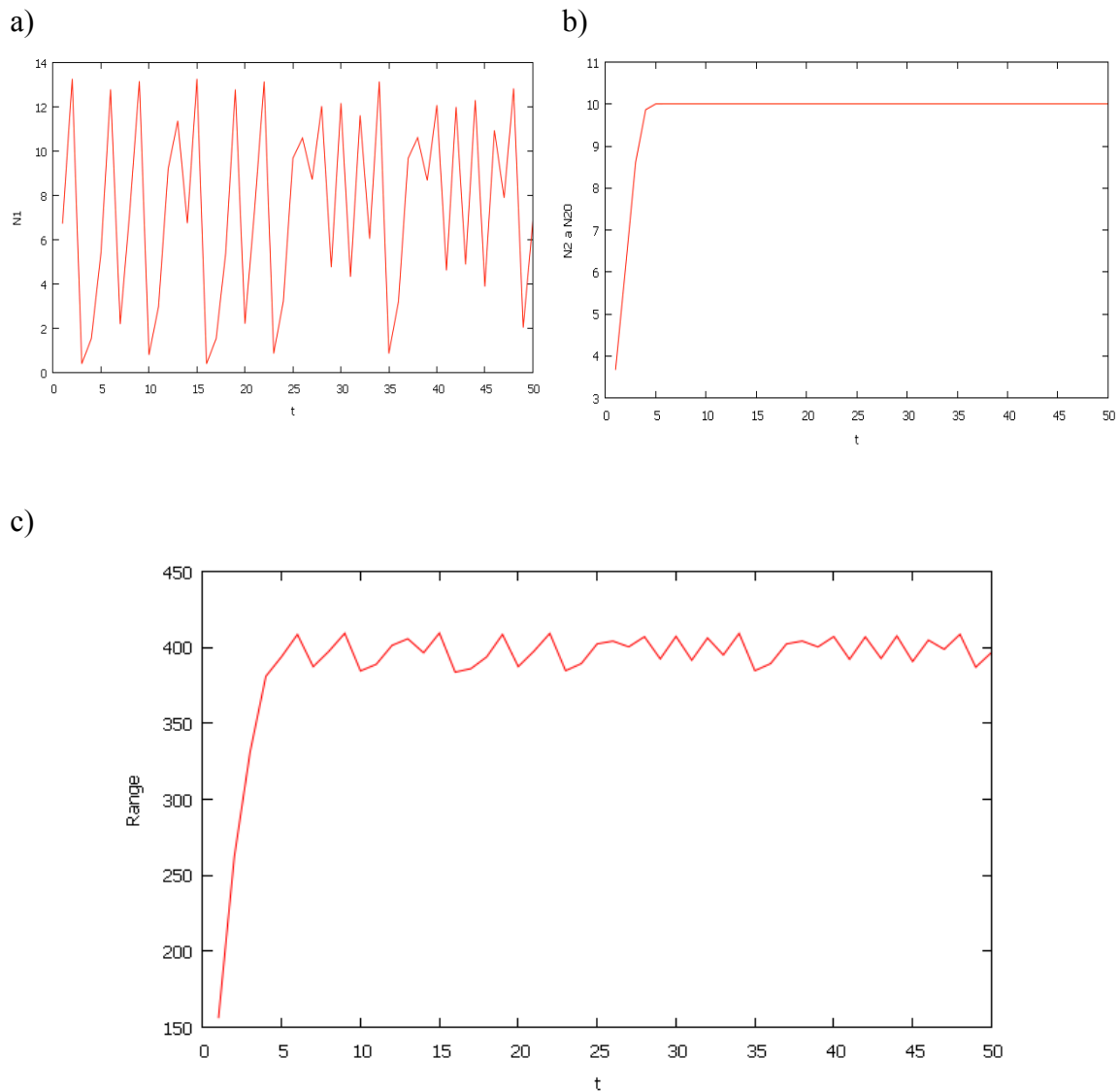


Figura 3.11. Dinâmica do Range de uma espécie representada por 20 populações regidas por um modelo logístico discreto, uma dessas populações é caótica e as demais tendem a seus pontos de equilíbrio em um crescimento logístico. O Range se comporta de maneira caótica, mas esse caos se dá em uma pequena faixa de oscilação, Parâmetros: $r_1=2.97$; $r_2..r_{20}=1.05$. $g=1$; $\bar{A}=1$; $V=3$; $K=10$; $N_1(0)..N_{20}(0)=2$; $V=3$.

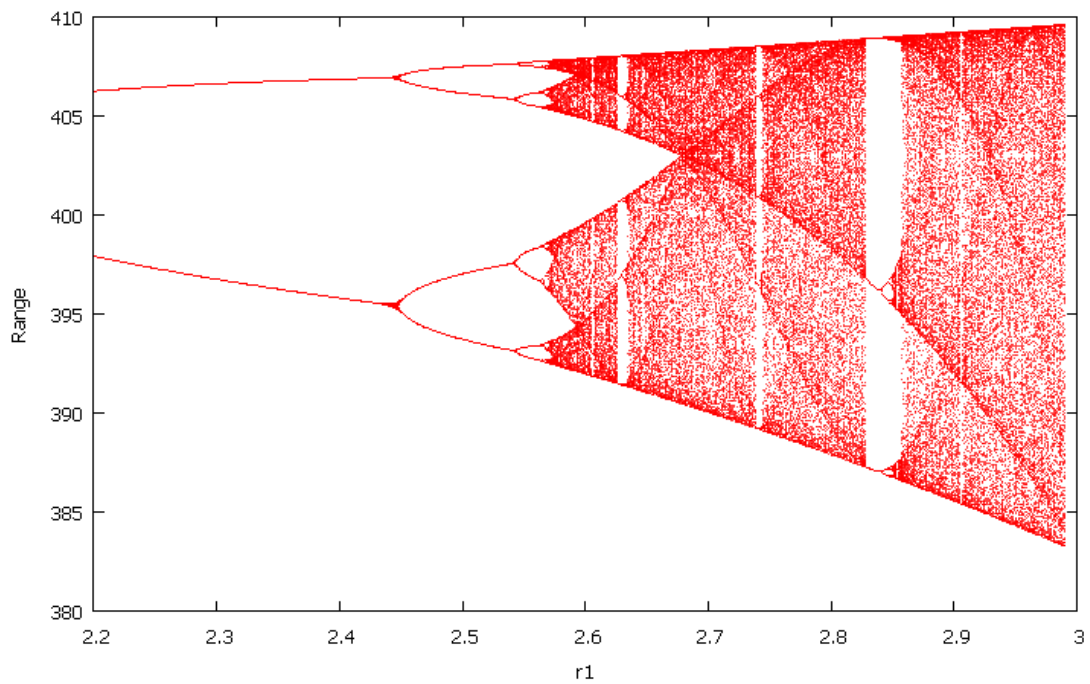


Figura 3.12. Diagrama de bifurcação para o Range dado pelo modelo descrito em (6). No eixo x a taxa de crescimento para a população 1, todas as demais possuem $r=1.05$, isso é, dinâmica estável tendendo à suas capacidades de suporte. O caos se dá em uma região pequena de variação, no intervalo aproximado entre 385 e 410. Demais parâmetros: $K=10$; $\bar{A}=2$; $V=3$; $g=1$, $N_1(0)..N_{20}(0)=2$.

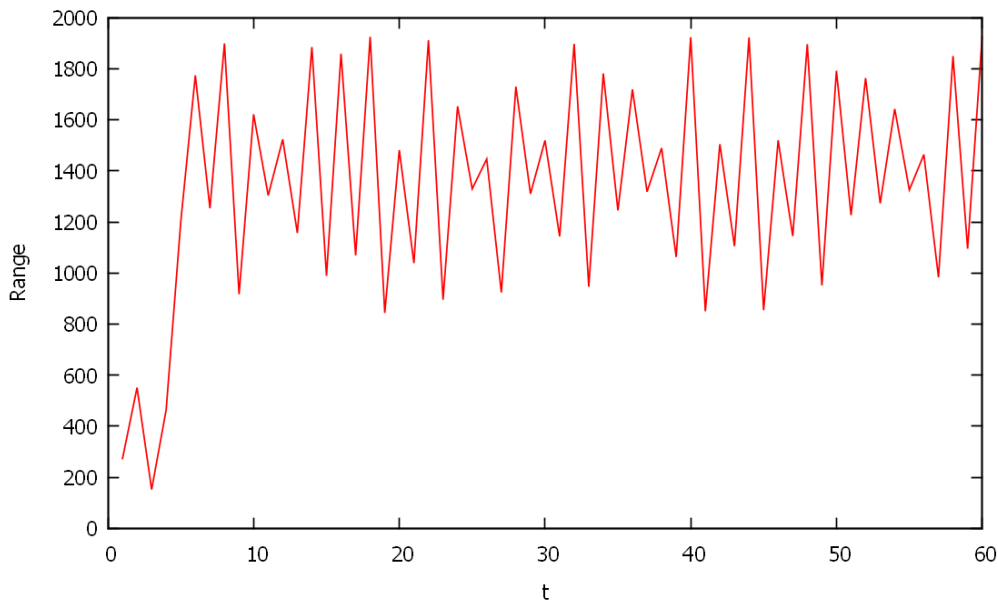


Figura 3.13. Simulação com uma espécie cíclica estável ($r_1=2.3$), e todas as demais populações oscilando de maneira caótica, $r_2..r_{20}=2.97$. Mesmo que a espécie 1 tenha “peso” muito maior sob a dinâmica, pois possui capacidade de suporte 50 vezes maior que todas as demais, ainda assim, o Range oscila numa ordem de magnitude elevada. $g=1; \bar{A}=1; V=3; K_1=500; K_2..K_{20}=10; N_1(0)..N_{20}(0)=2; V=3$.

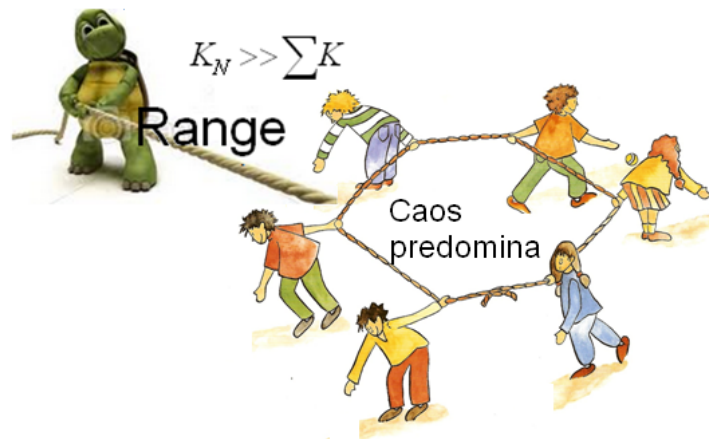


Figura 3.14. Mesmo quando todas as demais populações se comportam de maneira caótica, uma população que tenha capacidade de suporte muito maior que o somatório de todas as demais, define a faixa de amplitude dentro do qual o caos pode ocorrer. Na ilustração acima, cada criança seria uma população caótica “brigando” pela predominância de caos no sistema. Caos de fato ocorre no sistema, mas sua magnitude é determinada pela população “mais forte” (a tartaruga ninja acima), que possui capacidade de suporte muito maior que a soma de todas as demais.

3.4 Uma única espécie representada por diversas populações com fluxo de indivíduos

Dando então mais um passo na direção de refinamento de complexidade em nossos cenários de simulação, adicionaremos agora a variável de dispersão de indivíduos no espaço. Uma primeira pergunta que surge é: como ficaria a dinâmica do Range se adicionássemos um certo fluxo de indivíduos entre as populações nas várias manchas de habitats? Até agora trabalhamos com muitas manchas isoladas umas das outras, e a adição de um fluxo de indivíduos será que mudaria consideravelmente o cenário? A princípio, poderíamos pensar que isso simplesmente aumentaria o “input” de indivíduos em uma dada mancha, e que isso pouco papel teria sob a estabilidade do sistema, no entanto, esse raciocínio é equivocado, de fato Bascompte e Sole (1994) demonstraram que o aumento da taxa de difusão leva a cenários de bifurcação da dinâmica do sistema, isso é, gera caos nas populações de manchas conectadas.

Adicionaremos à nossa lógica, o mesmo objeto matemático utilizado por Bascompte e Sole (1994), isso é, um Operador Laplaciano que caracteriza a dispersão como um processado de difusão física que se estende para os vizinhos mais próximos de uma população localizada em uma posição l de uma malha bi-dimensional, o mesmo se define por:

$$D\nabla^2 N_t(l) = N_t(x-1, y) + N_t(x+1, y) + N_t(x, y-1) + N_t(x, y+1) - 4N_t(x, y)$$

Nos modelos discretos a formulação sugerida por Bascompte e Sole consiste no acréscimo do coeficiente de difusão multiplicando o operador Laplaciano, desse modo, se denominarmos por D o coeficiente de difusão temos então o termo

$$D\nabla^2 N_t(l)$$

Será a representação da difusão em um modelo populacional discreto.

Acrescentando isso à nossa lógica de construção, temos que o Range continua se definindo pela mesma expressão anterior:

$$R_i = g_i \sum_{l=1}^k N_{li} \bar{A}_i + V$$

No entanto, cada uma das k populações que compõem o Range da espécie i , está agora conectada ao seu vizinho mais próximo. O índice l na equação acima indica a l -ésima população da espécie i , podemos pensar no l como sendo uma representação de uma posição específica no espaço bidimensional, ou seja, uma posição l equivale a uma coordenada (x,y) no espaço, e seus vizinhos mais próximos são encontrados a partir dessas coordenadas.

Dessa forma, podemos simplificar um pouco nossa notação e a equação que define o desenvolvimento temporal dessas k populações é dada por:

$$N_{li}(t + 1) = N_{li}(t) + rN_{li} \left(1 - \frac{N_{li}}{K_{li}} \right) + D\nabla^2 N_{li}(t)$$

Claramente, nesse modelo conceitual quanto mais populações se tem maior é o tamanho da malha. Há uma pequena limitação nesse modelo no sentido de ele ficar muito preso a restrições geométricas arbitrárias da malha, por exemplo, em uma mais realística, não há porque imaginar que um indivíduo de uma população que não seja vizinha próxima a outra, não possa migrar para essa população. De fato, é bastante razoável supormos, um cenário em que as populações trocam indivíduos não somente com o vizinho do lado, mas sim com todas as outras populações.

Procedamos então para um primeiro cenário em que temos o Range de uma espécie como definido por 9 populações, conforme a equação descrita em (6), isso equivaleria a um cenário simples de uma malha 3×3 , com um fluxo de indivíduos entre as populações dessa malha. Como isso afetaria a dinâmica do Range? A mesma se torna caótica, com leves incrementos no coeficiente de difusão, mesmo com taxas de crescimento consideravelmente baixas para todas as populações (Figura 3.15).

Isso sugere um cenário peculiar, de fato, tivemos caos nos cenários anteriores, mas os comportamentos caóticos foram causados principalmente por alterações nas taxas de crescimento intrínsecas das populações, aqui estamos falando de um Range oscilando de maneira caótica no tempo como resultado da difusão de indivíduos entre populações que se tomadas isoladamente mostram parâmetros populacionais que determinariam estabilidade.

Podemos ver o que ocorre à medida que diminuimos o número de populações na malha, ao invés de uma malha com 9 populações, podemos tentar uma malha 2×2 com apenas 4 populações. Nesse caso o que acontece é que o comportamento caótico necessita de uma intensidade maior de difusão para acontecer (Figura 3.16).

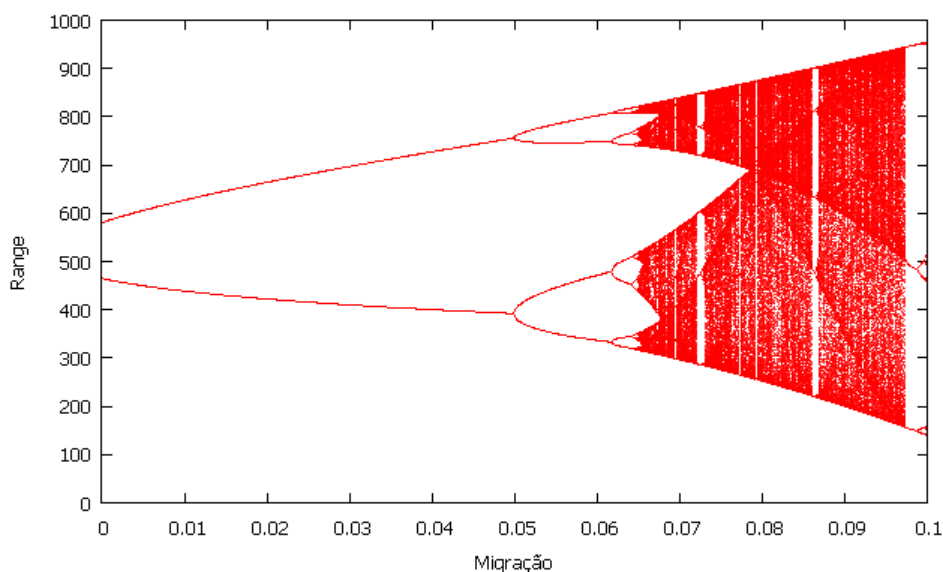


Figura 3.15. Diagrama de Bifurcação para o Range de uma espécie representada por 9 populações que trocam indivíduos entre si no espaço. À medida que aumenta migração a dinâmica do Range torna-se caótica em um cenário de duplicação de período. Demais parâmetros: $r=1.2$; $K=10$; $\bar{A}=3$; $V=2$, $N_1(0)..N_{20}(0)=2$, $g=1$.

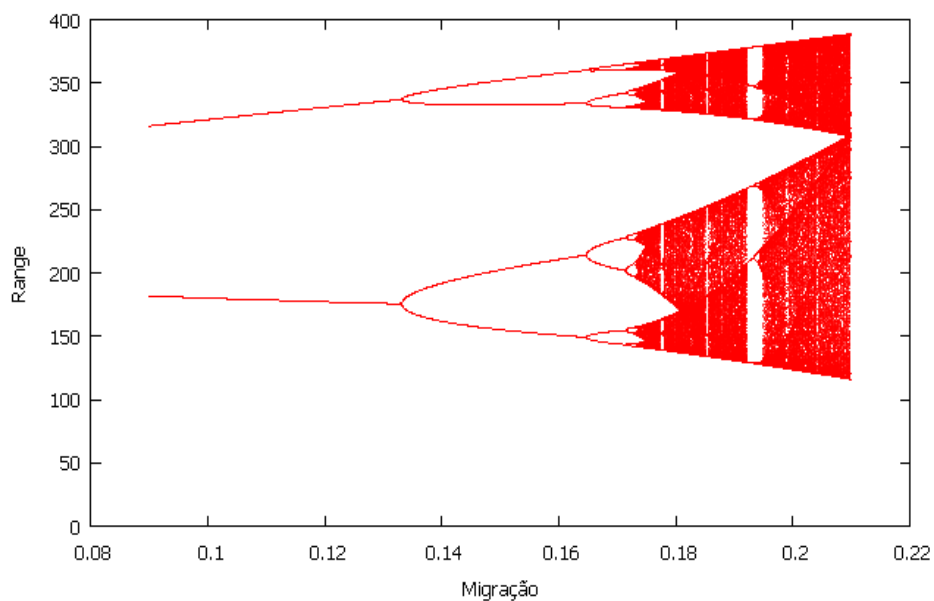


Figura 3.16. Diagrama de Bifurcação para o Range de uma espécie representada por 4 populações que trocam indivíduos entre si no espaço. À medida que aumenta migração a dinâmica do Range torna-se caótica em um cenário de duplicação de período, porém a intensidade de migração para que ocorra caos é o dobro da necessária em uma malha com 9 populações (Figura 3.14). Demais parâmetros: Demais parâmetros: $r=1.2$; $K=10$; $\bar{A}=3$; $V=2$, $N_1(0)..N_{20}(0)=2$, $g=1$.

CAPÍTULO IV

COMO FICA O MUNDO



*“Aquilo a que chamamos acaso não é, não pode deixar de ser,
senão a causa ignorada de um efeito conhecido”.*

(Voltaire)

CAPÍTULO IV

COMO FICA O MUNDO

Esse é um capítulo de discussão sobre os resultados e temas apresentados até aqui, de fato o título não tem a pretensão de ser pouco modesto, é mais uma homenagem ao meu orientador que adora essa expressão no sentido de sempre buscar interpretar em termos de fenômenos reais o que parâmetros aparentemente abstratos representam na construção de modelos teóricos em ciência, em uma tese de caráter monográfico felizmente podemos nos dar ao luxo de pequenas peripécias, e embora eu discorde dele em pequenos pontos filosóficos de construção de modelos em ciência, nesse aspecto temos sem dúvida um ponto de convergência à semelhança de um atrator de ponto fixo. Justificada a falsa imodéstia do título, prossigamos.

Embora esse seja um capítulo de discussão, traz uma consequência lógica das equações apresentadas que implica na derivação de uma nova equação, com a qual se pode prever o tamanho de populações com base em algumas características biológicas e com o grau de sobreposição do Range de uma espécie que esteja com ela competindo. Isso pode ter consequência práticas interessantes para pesquisadores mais focados em perguntas ligadas ao controle das populações ou à conservação de espécies ameaçadas. Visaremos, portanto, interpretar as consequências e desdobramentos dos resultados obtidos fazendo uma ligação com a realidade prática, e por realidade prática nos referimos à realidade dos fenômenos biológicos em si, não exatamente a uma realidade política ou manejo desses sistemas, esse último surge na verdade como uma consequência de um razoável entendimento *a priori* “puro” do sistema.

4.1 Condições de Coexistência entre Espécies

Basicamente pensamos o mundo em ciência, alicerçados ou guiados em teoria, seja uma teoria, ou várias teorias. Os modelos compõem parte importante de qualquer teoria científica, e os modelos matemáticos ocupam uma condição especial nesse ponto. É interessante notar que embora não perceba, quando diante de questões ligadas ao mundo real, sejam buscando apenas entendê-lo através da observação ou buscando

investigá-lo através de uma busca de padrões estatísticos em conjuntos de dados, o que está influenciando a visão do pesquisador é uma teoria (Berryman 1992; Shea & Chesson 2002; Faria, Besancenot *et al.* 2011; Conde 2012).

Na vasta maioria dos casos as teorias são construídas com o intuito de se pensar fenômenos dentro de um “domínio de validade” (Faria, Besancenot *et al.* 2011; Conde 2012) fora do qual a aplicação da teoria não se mostraria tão sólida. No entanto, é prática comum adotarmos, consciente ou inconscientemente, uma teoria fora de seu domínio ideal na busca de entendimento de fenômenos que muito se assemelham àqueles “fenômenos ideais”, muitas vezes irreais, para os quais se deu sua gênese. Um desses fenômenos é *coexistência de espécies invasoras e nativas em sistemas naturais*, e a teoria que frequentemente nos guia em direção ao entendimento das questões de coexistência entre espécies invasoras e nativas é a teoria do Nicho (Peterson 2003).

Uma vez que utilizamos a teoria do Nicho para entender o fenômeno de coexistência entre espécies, e essa tem retratação minimalista bastante adequada no modelo de competição de Lotka-Volterra (Haegeman & Loreau 2011) (que também pode abarcar interações não competitivas com uma simples mudança no sinal do coeficiente de competição (Schoener 1976; Li & Kuang 2001; Reichenbach, Mobilia *et al.* 2006), é até intuitivo entendermos porque somos levados a pensar na lógica de modelos de Lotka-Volterra para problemas como invasão de espécies (tanto para competição, quanto para predação). Isso se vê claramente em diversos trabalhos da área, nos quais termos como: “maior poder competitivo”, “poucas barreiras naturais como predação”, abundância de “recursos elevando as taxas de crescimento frente às espécies nativas”, são bastante freqüentes (Mooney & Cleland 2001; Sakai, Allendorf *et al.* 2001; Shea & Chesson 2002; Kornis, Sharma *et al.* 2013).

Dito isso, convém agora tocarmos o aspecto central dessas discussões: *o referencial teórico que norteia as mesmas*: O Modelo de Competição de Lotka-Volterra. Esse modelo não foi construído para se pensar questões em larga escala (Berryman 1992), mas é uma simplificação bastante útil e coerente, criada em um contexto onde definitivamente o foco não era problemas de transporte de espécies invasoras em larga escala ao longo das latitudes e longitudes do planeta. Qual o problema disso? Afinal nós discutimos apenas qualitativamente, pois na prática é muito difícil se estimar coeficientes de competição ou valores de capacidades de suporte, não é mesmo? Suponhamos que acabamos de conseguir, através de experimentos de laboratório, verificar com precisa exatidão qual o impacto de uma espécie invasora

(para tal experimento ser financiado e apoiado possivelmente seria uma espécie de impacto comercial) sobre uma espécie nativa, ao ponto de termos uma estimativa dos coeficientes de competição do modelo de Lotka-Volterra em laboratório. Com base no resultado desses experimentos, um pesquisador que buscasse fazer previsões sobre o impacto dessa espécie com base nos modelos tradicionais de Lotka-Volterra poderia estar cometendo grandes erros de estimativas, não somente quantitativas como também qualitativas.

O que vemos claramente no capítulo II, a partir da simples análise formal do modelo, é que mesmo que o grau de sobreposição entre os Ranges não seja um fator dependente de densidade, ele afeta diretamente a intensidade do coeficiente real de competição, fazendo com que o mesmo seja bem distinto do estimado por um experimento. Na verdade, aquele coeficiente de competição estimado experimentalmente com base em uma lógica de nicho e modelos como o de Lotka-Volterra seria o coeficiente “ideal”, a ser pensado em uma situação onde o grau de sobreposição entre os Ranges das espécies interagindo é total. A própria palavra Range ganha aqui uma conotação pouco apropriada, pois digamos que 80% do Range de uma espécie invasora esteja no continente asiático, e essa população invade, por exemplo, a costa do litoral Paulista afetando uma espécie que é endêmica de lá, é claro que a sobreposição que se daria caso considerássemos a totalidade dos Ranges seria uma sobreposição muito baixa, portanto o ponto a ser considerado é um grau de sobreposição “local” dos Ranges.

Além da diferença na intensidade de competição para ocasionar a extinção, temos ainda que ao considerar o fato de sobreposição a forma da curva de extinção sugere populações desaparecendo de maneira mais súbita. Isso implicaria que, dependendo do ponto da curva temporal em que se fosse detectado que uma população estaria decaindo, o tempo para salvá-la seria consideravelmente menor que o esperado por uma curva tradicional estruturada com base no modelo tradicional.

Por todos esses motivos, se esse grau de sobreposição local não for completo, é equivocado se utilizar o modelo de competição de Lotka-Volterra para entender o fenômeno, mesmo que apenas conceitualmente ou “intuitivamente”. De fato, se há algo que o estudo de sistemas dinâmicos não lineares nos mostra é que percepções intuitivas muitas vezes são traídas por não linearidades inerentes ao sistema (Hastings, Hom *et al.* 1993; Sole & Bascompte 1994; Dennis, Desharnais *et al.* 2001; Benincà, Huisman *et al.* 2008). Em cenários de invasão, o que se espera é que esse grau de sobreposição local

entre o Range da espécie que está invadindo e o Range da espécie nativa, vá crescendo à medida que a espécie invasora avança sobre o território (Rejmanek & Richardson 1996; Sakai, Allendorf *et al.* 2001; Clavero & Garcia-Berthou 2005; Kenis, Auger-Rozenberg *et al.* 2009). Isso quer dizer que a equação (2) do Modelo proposto no Capítulo II, a saber:

$$S_{i,j}(t) = \frac{A_{Si,j}}{R_i(t)}$$

pode ser utilizada para o entendimento de um processo de invasão. Podemos pensar, por exemplo, para a área de sobreposição (o numerador da equação acima) uma função matemática exponencial no tempo, para o caso de uma invasão rápida e crescente (Lohrer & Whitlatch 2002), ou quadrática no tempo, para o caso em que a espécie invasora de algum modo retroceda após um rápido período de expansão (Noordhuis, van Schie *et al.* 2009), ou mesmo senoidal no tempo, se houver estações do ano mais favoráveis ao avanço na direção de estabelecimento da espécie invasora (Blua & Morgan 2003), ou mesmo tendendo a um ponto de estabilidade. Qualquer um destes casos pode ser perfeitamente modelado tendo por base a equação descrita acima, e ao adicioná-la a qualquer modelo de competição, seja ele determinístico ou estocástico, discreto ou contínuo, têm-se um cenário mais plausível que o uso do modelo tradicional de Lotka-Volterra para pensar essas questões.

Para exemplificar o que queremos dizer, suponhamos que uma espécie de caranguejo invasora chegue ao litoral de São Paulo, e em um dado momento a Secretaria do Meio Ambiente juntamente com órgãos ambientais do Estado conseguem tomar medidas efetivas que freiem o avanço da espécie. Suponhamos que temos dados razoáveis sobre a distribuição da mesma no Estado de São Paulo, e projetando esses dados em uma malha espacial temos uma estimativa do grau de sobreposição dos Ranges, e esse valor é digamos de 40%. Um secretário do meio ambiente pergunta então a um pesquisador: com esse grau de sobreposição qual o impacto da espécie invasora sobre a nativa? Frear a expansão para 40% de sobreposição significou mitigar o impacto geral em quanto?

O modelo aqui apresentado fornece resposta razoavelmente clara para essa pergunta, de fato olhando para uma figura similar à figura 1.2c do capítulo 1 (com o modelo devidamente parametrizado ao caso específico) poderíamos responder algo como: “Senhor Secretário, o impacto é quase 1000 vezes menor do que o seria se não tivéssemos tomados essas ações mitigadoras a tempo”. Precisamos (talvez desde

sempre) de modelos matemáticos que propiciem repostas assim, que não apenas tenham um sentido puramente teórico e abstrato (Conway 1977; Palladino 1991; Green, Hastings *et al.* 2005), não estamos falando aqui de fazer uma ciência sempre “engajada”, pensando única e exclusivamente em resolver problemas práticos, mas apenas enfatizando o aspecto de que uma vez que um modelo busca ser projetado para entender questões e cenários com certa dose de realismo, ele tem mais condições de ajudar a responder questões assim, de maior interesse para a sociedade como um todo (Figura 4.1).



Figura 4.1. A formulação de modelos simples capazes de darem repostas estimadas a cenários mais realísticos ajudam a entender melhor fenômenos naturais de maior implicação para questões de natureza mais prática.

De fato há na literatura inúmeros trabalhos que buscam entender como espécies invasoras impactam espécies nativas e ecossistemas nativos como um todo, há, no entanto, uma considerável escassez de modelos de capacidade preditiva para tais questões (Shea & Chesson 2002). Quando falamos capacidade preditiva em sistemas complexos regidos por interações não lineares, não queremos dizer necessariamente certeza absoluta em valores exatos para predições, o que seria o melhor dos mundos, mas podemos ao menos almejar estimativas dentro de faixas de valores, guiadas por modelos mecânicos que sejam simples o suficiente para tal e propiciem o entendimento dos processos que guiam essas predições.

4.2 Uma nova equação para estimativas em um mundo real

Uma pergunta de fundamental importância para o entendimento de cenários mais realísticos é a seguinte: dado que o Range dessa espécie tem um tamanho razoavelmente bem conhecido, e que se tem informações biológicas razoáveis sobre essa espécie, quantos indivíduos ela possui hoje ao longo do seu Range? Ou talvez: Dado que a sobreposição do Range entre uma espécie invasora e uma espécie nativa é de 60% e dado que conhecemos alguns parâmetros biológicos individuais, qual é o tamanho da população invasora?

Derivaremos agora uma equação que pode ser útil também no entendimento dessas questões, consideremos novamente as equações descritas no Capítulo II, tínhamos:

$$R_i = g_i \sum_{l=1}^k N_{li} \bar{A}_i + V \quad (1)$$

$$S_{i,j}(t) = \frac{A_{Si,j}}{R_i(t)} \quad (2)$$

Consideremos duas espécies i e j interagindo, e cada uma delas possui apenas é uma única população, temos então:

$$R_i(t) = g_i N_i(t) \bar{A}_i + V_i \quad (5)$$

A área de sobreposição entre os Ranges de duas espécies i e j $A_{Si,j}$, pode ser representada como sendo a diferença entre o Range da espécie e a Área de seu Range que não está sobreposta ao range da outra espécie, denominemos essa quantidade de A_{NS} (Área Não Sobreposta). Desse modo temos que:

$$A_{Si,j} = g_i N_i(t) \bar{A}_i + V_i - A_{NSi}$$

Olhando para a espécie j , podemos deduzir a mesma expressão de modo tal que:

$$A_{Si,j} = g_j N_j(t) \bar{A}_j + V_{ji} - A_{NSj}$$

Igualando as duas expressões acima temos

$$g_i N_i(t) \bar{A}_i + V_i - A_{NSi} = g_j N_j(t) \bar{A}_j + V_{ji} - A_{NSj}$$

Manipulando algebricamente as expressões podemos obter:

$$g_i N_i(t) \bar{A}_i + V_i = g_j N_j(t) \bar{A}_j + V_{ji} - A_{NSj} + A_{NSi}$$

$$N_i(t) = \frac{g_j N_j(t) \bar{A}_j + V_{ji} - A_{NSj} + A_{NSi} - V_i}{\bar{A}_i} \quad (6)$$

Para o caso de uma única população poderíamos considerar como próximos de zero o termo de espaço vazio, V , de tal modo que:

$$N_i(t) = \frac{g_j N_j(t) \bar{A}_j - A_{NSj} + A_{NSi}}{\bar{A}_i}$$

Isolando N na equação (5) temos que:

$$N_j(t) = \frac{R_j(t)}{\bar{A}_j g_j}$$

Substituindo a expressão acima em (6) temos:

$$N_i(t) = \frac{g_j \frac{R_j(t)}{\bar{A}_j g_j} \bar{A}_j - A_{NSj} + A_{NSi}}{\bar{A}_i}$$

$$N_i(t) = \frac{g_j \frac{R_j(t)}{\bar{A}_j g_j} \bar{A}_j - A_{NSj} + A_{NSi}}{\bar{A}_i}$$

$$N_i(t) = \frac{R_j(t) - A_{NSj} + A_{NSi}}{\bar{A}_i} \quad (8)$$

Assim a equação descrita em (8) permite estimar o tamanho populacional de uma espécie i , tendo-se em mãos uma estimativa do Range dessa espécie e de uma espécie que com ela interaja, e uma estimativa da área de vida média que um indivíduo dessa espécie ocupa.

Suponhamos que temos uma espécie nativa razoavelmente estudada, e que temos uma noção razoável da área de vida média que um indivíduo dessa espécie ocupa, poderíamos a partir daí monitoramos o crescimento ou decréscimo populacional dessa população nativa pelo simples acompanhamento da evolução temporal da diferença entre o valor das áreas não sobrepostas de seus Ranges, ou dito de maneira mais simples, com as projeções futuras em modelos espaciais de Range, teríamos uma estimativa aproximadamente exata do modo como mudaria a abundância da população nativa no tempo, essa equação pode ser utilizada em conjunto com modelos estatísticos espaciais de Range para se estimar abundâncias futuras, presentes, ou passadas de populações.

4.3 Dinâmica Caótica para o Range

São inúmeros os trabalhos que apontam para o fato de que a configuração geométrica do Range de espécies é uma figura de dimensão fractal (With & King 1999; Brown, Gupta *et al.* 2002; Haskell, Ritchie *et al.* 2002; Lennon, Kunin *et al.* 2002; Halley, Hartley *et al.* 2004). Caos e Fractais são temas intimamente relacionados. De fato, pode-se pensar em objetos fractais como sendo a representação gráfica, o retrato, do fenômeno Caos (Grebogi, Ott *et al.* 1987; Tsonis & Elsner 1992; Chay, Fan *et al.* 1995). Isso sugeriria de algum modo que a configuração de dimensão fractal obtida nos estudos de dinâmica de Range, seria um indício de que esses sistemas possuem propriedades caóticas em pequena (ou talvez até mesmo larga) escala.

Quando se fala, por exemplo, que o Range de uma espécie oscila de maneira caótica, a idéia inicial que temos é de uma variação em largas faixas de amplitude, em ordens de grandeza talvez irrealísticas. No entanto, os resultados mostrados aqui no capítulo III, mostram que isso não ocorre necessariamente, o caos pode acontecer em escalas de magnitude pequena, talvez até não ser detectável facilmente em largas escalas, no entanto uma possível pista ou evidência da presença de caos seria as sutilezas geométricas da forma espacial do Range de muitas espécies, indicando dimensão fractal, como que “marcas” de caos sobre o sistema.

Um dos problemas em pensar caos em populações reais é o fato de estarmos sempre atrelados a considerarmos taxas de crescimento das espécies como sendo os parâmetros controles dos sistemas. Na verdade, a partir do trabalho de Bascompte e Sole (Bascompte & Sole 1994), e conforme demonstrado aqui, podemos claramente perceber que a difusão de indivíduos no espaço, ou a migração de indivíduos, funciona como parâmetro controle. Isso implica que se uma espécie possui um Range de larga extensão, e possui diversas populações ao longo desse Range, e algumas dessas manchas são interligadas, um aumento no fluxo de indivíduos localmente pode fazer com o que o Range como um todo passe a ser caótico, mesmo que em pequena escala.

Um outro entrave que frequentemente enfrentamos ao tentar projetar caos para situações reais é pensarmos nele como sendo um processo “sem fim”, quando simulamos um modelo populacional e ele apresenta caos, o caos não mudará no sistema, a menos que os parâmetros controle mudem. Frequentemente não nos ocorre a idéia de que na natureza os parâmetros populacionais podem mudar não apenas no simples sentido de flutuações aleatórias, mas no sentido de que sistemas não lineares complexos

acoplados a um ambiente complexo (populações em ecossistemas). Não apenas são passivamente influenciados por seu entorno, mas de fato podem transformá-lo e influenciá-lo. Há diversos trabalhos que falam em “controle de caos” em sistemas biológicos, ou seja, o caos pode sim ocorrer em algumas populações e ser temporariamente controlado (ou mesmo temporariamente disparado) pelo próprio sistema em si (Wilson, Acheson *et al.* 1994; Shulenburg, Lai *et al.* 1999; Suarez 1999; Dennis, Desharnais *et al.* 2001; Wang, Wang *et al.* 2007; Roger, Grunau *et al.* 2008).

Considerando esses aspectos, não é muito implausível se pensar que possivelmente as dimensões fractais associadas às formas dos Ranges sejam “pegadas” do caos ocorrendo nesses sistemas, mesmo em pequenas escalas, sendo esse caos disparado ou mantido por mecanismos internos de feedback não linear entre populações conectadas entre si e o ambiente.

4.4 Uma pequena nota sobre os padrões de Distribuição de Range e Abundância em Comunidades

Muito se fala na literatura especializada em Macroecologia sobre uma busca por mecanismos que elucidem os padrões de distribuição empíricos encontrados na em diversas comunidades para o Range das espécies (Gaston 1991; Gaston 1996; Freckleton 2004). Não é surpresa que haja uma carência geral na elucidação de mecanismos pelo simples fato das ferramentas utilizadas para abordar o problema têm embutido um viés exploratório muito acentuado através de uma abordagem estatística cada vez mais sofisticada (Pearson & Dawson 2003; Phillips, Anderson *et al.* 2006). O que sem dúvida gera resultados muito bons, mas não toca talvez o cerne da questão de entendimento dos padrões.

O modelo aqui apresentado talvez seja útil na construção de uma “ponte” pra ligar esses dois mundos distintos: padrões empíricos encontrados *versus* modelos mecanísticos (tratáveis) para explicar esses padrões. Pode-se na verdade simular uma comunidade inteira com centenas de espécies interagindo, de maneira competitiva ou não, predatória ou não, e grupos regidos por modelos completamente distintos, e a partir daí inferir-se padrões de distribuição por simulações e verificar-se quais parâmetros bióticos são mais determinantes para os modelos. Possivelmente esse seja um bom tema a ser explorado em estudos futuros.

4.5 O que dizem os dados do Mundo Real

Olhando para a primeira equação que caracteriza o modelo que foi discutido nesse trabalho temos basicamente uma relação linear entre tamanho do Range e tamanho das populações que compõem uma espécie.

$$R_i = g_i \sum_{l=1}^k N_{li} \bar{A}_i + V$$

Olhando para a equação acima podemos perceber que se fizéssemos um gráfico de dispersão entre R_i e N_i para as k espécies, teríamos lógica e inevitavelmente uma correlação linear elevada entre esses dois conjuntos de variáveis, não sendo um $R^2=1$ principalmente devido às particularidades biológicas e das manchas ocupadas por cada espécie, representadas aqui pelos parâmetros \bar{A}_i e V .

Assim, um conjunto de dados empírico que mostrasse uma diagrama de dispersão entre Range e tamanho populacional deveria apresentar uma correlação linear positiva entre os dois conjuntos de variáveis, com certa variância em torno da reta de regressão oriunda de características bióticas e das manchas de cada espécie. O trabalho apresentado por Gaston e colaboradores (Gaston, Blackburn *et al.* 2000), para 193 espécies de aves britânicas demonstra esse padrão (Figura 4.2).

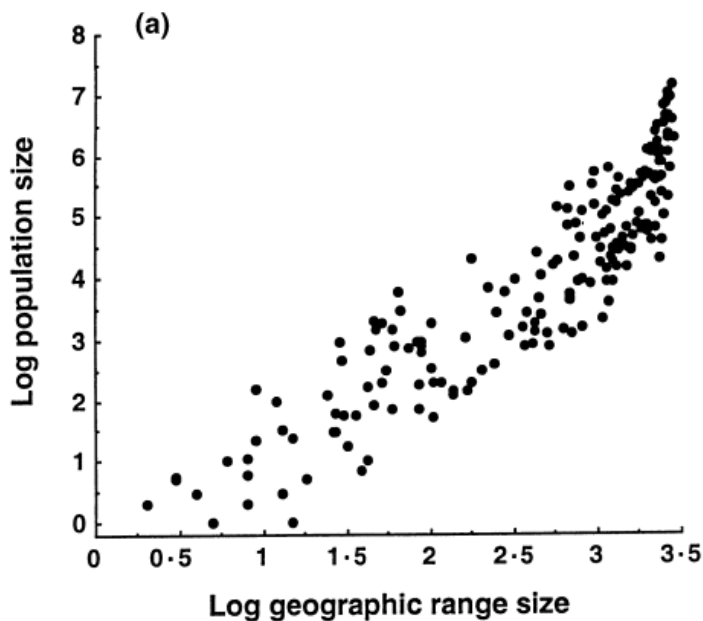


Figura 4.2. Correlação entre Range e Tamanho Populacional para 193 espécies de aves britânicas (retirada de Gaston, Blackburn *et al.* 2000). $R^2=0.83$, $p<0.001$.

4.6 Considerações Finais

Além de propiciar uma expansão da lógica dos modelos de Lotka-Volterra para cenários em maior escala, o modelo aqui apresentado permite diversas possibilidades de cenários a serem simulados em estudos futuros. Podemos pensar, por exemplo, em duas espécies interagindo, mas cada qual possuindo dezenas de populações, e através do modelo aqui apresentado proceder-se ao entendimento de como esses cenários se processam. Por intuito de simplificação nós adotamos aqui a condição em que todas as espécies são regidas pelo mesmo modelo populacional, isso, no entanto, é uma simplificação de abordagem inicial, não uma restrição, uma vez que a estrutura apresentada no capítulo 1 de fato permite qualquer forma para as equações que regem as populações.

Esperamos poder estudar devidamente essas possibilidades em trabalhos futuros, e que o modelo aqui apresentado sirva de base conceitual e prática para o entendimento de questões ligadas à dinâmica de range e interações de espécies.

FIM

Referências Bibliográficas

- Abrams, P. A. (1986). "The competitive-exclusion principle." *Trends in Ecology & Evolution* 1(5): 131-132.
- Araujo, M. B. & A. Guisan (2006). "Five (or so) challenges for species distribution modelling." *Journal of Biogeography* 33(10): 1677-1688.
- Araujo, M. B. & M. Luoto (2007). "The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change." *Global Ecology and Biogeography* 16(6): 743-753.
- Araujo, M. B. & R. G. Pearson (2005). "Equilibrium of species' distributions with climate." *Ecography* 28(5): 693-695.
- Bascompte, J. & R. V. Sole (1994). "spatially induced bifurcations in single-species population-dynamics." *Journal of Animal Ecology* 63(2): 256-264.
- Beninca, E., J. Huisman, *et al.* (2008). "Chaos in a long-term experiment with a plankton community." *Nature* 451(7180): 822-827.
- Benson, K. R. (2005). "Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches." *History and Philosophy of the Life Sciences* 27(2): 304-305.
- Berryman, A. A. (1992). "the origins and evolution of predator prey theory." *Ecology* 73(5): 1530-1535. *Biogeography* 16(6): 743-753.
- Blua, M. J. & D. J. W. Morgan (2003). "Dispersion of *Homalodisca coagulata* (Hemiptera : Cicadellidae), a vector of *Xylella fastidiosa*, into vineyards in southern
- Braks, M. A. H., N. A. Honorio, *et al.* (2004). "Interspecific competition between two invasive species of container mosquitoes, *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera : Culicidae), in Brazil." *Annals of the Entomological Society of America* 97(1): 130-139.
- Brook, B. W. & C. J. A. Bradshaw (2006). "Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species." *Ecology* 87(6): 1445-1451.
- Brown, J. H., V. K. Gupta, *et al.* (2002). "The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity." *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 357(1421): 619-626.

- Cabral, J. S. & F. M. Schurr (2010). "Estimating demographic models for the range dynamics of plant species." *Global Ecology and Biogeography* 19(1): 85-97.
- Chave, J. (2004). "Neutral theory and community ecology." *Ecology Letters* 7(3): 241-253.
- Chay, T. R., Y. S. Fan, *et al.* (1995). "Bursting, spiking, chaos, fractals, and universality in biological rhythms." *International Journal of Bifurcation and Chaos* 5(3): 595-635.
- Clavero, M. & E. Garcia-Berthou (2005). "Invasive species are a leading cause of animal extinctions." *Trends in Ecology & Evolution* 20(3): 110-110.
- Conde, M. L. (2012). "Thomas Kuhn's Linguistic Turn and the Legacy of Logical Empiricism: Incommensurability, Rationality, and the Search for Truth." *Philosophy of the Social Sciences* 42(2): 312-320.
- Conway, G. R. (1977). "Mathematical-models in applied ecology." *Nature* 269(5626): 291-297.
- Cushing, J. M., S. Leverage, *et al.* (2004). "Some discrete competition models and the competitive exclusion principle." *Journal of Difference Equations and Applications* 10(13-15): 1139-1151.
- Denboer, P. J. (1986). "The present status of the competitive-exclusion principle." *Trends in Ecology & Evolution* 1(1): 25-28.
- Desharnais, *et al.* (2001). "Estimating chaos and complex dynamics in an insect population." *Ecological Monographs* 71(2): 277-303.
- El-gohary, A.; A. Sarhan (2006). "Optimal control and synchronization of Lorenz system with complete unknown parameters". *Chaos Solitons & Fractals*, 30:1122-1132.
- Faria, J. R., D. Besancenot, *et al.* (2011). "Paradigm depletion, knowledge production and research effort: considering thomas kuhn's ideas." *Metroeconomica* 62(4): 587-604.
- Ferrara, N.F. & C.P.C. Prado (1994). "Caos: uma introdução". São Paulo, Edgard Blucher Ltda.
- Ferreira, H. S. (2009). "Dinâmica caótica em ecologia: avanços teóricos e metodológicos". *Neotropical Biology and Conservation* 4:125-132.
- Fish, J. & W. Chen (2004). "Discrete-to-continuum bridging based on multigrid principles." *Computer Methods in Applied Mechanics and Engineering* 193(17-20): 1693-1711.
- Freckleton, R. P. (2004). "The problems of prediction and scale in applied ecology: the example of fire as a management tool." *Journal of Applied Ecology* 41(4): 599-603.
- Gaston, K. J. (1991). "How large is a species geographic range." *Oikos* 61(3): 434-438.

- Gaston, K. J. (1996). "Species-Range-size distributions: Patterns, mechanisms and implications." *Trends in Ecology & Evolution* 11(5): 197-201.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn, *et al.* (2000). "Abundance-occupancy relationships." *Journal of Applied Ecology* 37: 39-59.
- González, J.A., L. Trujillo, *et al.* (2003). "Intrinsic chaos and external noise in population dynamics". *Physica A* 324:723-732.
- Gotelli, N. J. (1998). "A Primer of Ecology." Sinauer Associates, Inc.(Second Edition).
- Greaves, R. K., R. A. Sanderson, *et al.* (2006). "Predicting species occurrence using information-theoretic approaches and significance testing: An example of dormouse distribution in Cumbria, UK." *Biological Conservation* 130(2): 239-250.
- Grebogi, C., E. Ott, *et al.* (1987). "Chaos, strange attractors, and fractal basin boundaries in nonlinear dynamics." *Science* 238(4827): 632-638.
- Green, J. L., A. Hastings, *et al.* (2005). "Complexity in ecology and conservation: Mathematical, statistical, and computational challenges." *Bioscience* 55(6): 501-510.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). "Predicting species distribution: offering more than simple habitat models." *Ecology Letters* 8(9): 993-1009.
- Haegeman, B. & M. Loreau (2011). "A mathematical synthesis of niche and neutral theories in community ecology." *Journal of Theoretical Biology* 269(1): 150-165.
- Halley, J. M., S. Hartley, *et al.* (2004). "Uses and abuses of fractal methodology in ecology." *Ecology Letters* 7(3): 254-271.
- Haskell, J. P., M. E. Ritchie, *et al.* (2002). "Fractal geometry predicts varying body size scaling relationships for mammal and bird home ranges." *Nature* 418(6897): 527-530.
- Hastings, A., C. L. Hom, *et al.* (1993). "Chaos in ecology - is mother-nature a strange attractor." *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 1-33.
- Hausman, U. (1973). "Principle of competitive exclusion." *Theoretical Population Biology* 4(1): 31-41.
- Holt, R. D. (2009). "Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19659-19665.
- Holt, R. D., T. H. Keitt, *et al.* (2005). "Theoretical models of species' borders: single species approaches." *Oikos* 108(1): 18-27.
- Hubbell, S. P. (2001). "The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography." Princeton University Press.

- Kaps, P. & P. Rentrop (1979). "Generalized runge-kutta methods of order 4 with stepsize control for stiff ordinary differential-equations." *Numerische Mathematik* 33(1): 55-68.
- Kearney, M. (2006). "Habitat, environment and niche: what are we modelling?" *Oikos* 115(1): 186-191.
- Kelt, D. A. & D. H. Van Vuren (2001). "The ecology and macroecology of mammalian home range area." *American Naturalist* 157(6): 637-645.
- Kenis, M., M.-A. Auger-Rozenberg, *et al.* (2009). "Ecological effects of invasive alien insects." *Biological Invasions* 11(1): 21-45.
- Kornis, M. S., S. Sharma, *et al.* (2013). "Invasion success and impact of an invasive fish, round goby, in Great Lakes tributaries." *Diversity and Distributions* 19(2): 184-198.
- Krakauer, D. C., J. P. Collins, *et al.* (2011). "The challenges and scope of theoretical biology." *Journal of Theoretical Biology* 276(1): 269-276.
- Laurie, H. & J. A. Silander (2002). "Geometric constraints and spatial pattern of species richness: critique of range-based null models." *Diversity and Distributions* 8(6): 351-364.
- Lennon, J. J., W. E. Kunin, *et al.* (2002). "Fractal species distributions do not produce power-law species-area relationships." *Oikos* 97(3): 378-386.
- Levin, S. A. (1970). "Community equilibria and stability, and an extension of competitive exclusion principle." *American Naturalist* 104(939): 413.
- Levin, S. A. (1992). "The problem of pattern and scale in ecology." *Ecology* 73(6): 1943-1967.
- Li, Y. K. & Y. Kuang (2001). "Periodic solutions of periodic delay Lotka-Volterra equations and systems." *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 255(1): 260-280.
- Liu, X. & D. Xiao (2007). "Complex dynamic behaviors of a discrete-time predator-prey system." *Chaos Solitons & Fractals* 32(1): 80-94.
- Lodge, D. M. (1993). "Biological invasions: Lessons for ecology." *Trends in Ecology & Evolution* 8(4): 133-137.
- Lohrer, A. M. & R. B. Whitlatch (2002). "Interactions among aliens: Apparent replacement of one exotic species by another." *Ecology* 83(3): 719-732.
- Lorenz, E.N. 1963. "Deterministic nonperiodic flow". *Journal of the Atmospheric Sciences* 20:130-141.

- MacArthur, R. H. (1972). "Geographical Ecology." Princeton University Press.
- MacArthur, R. H. & R. Levins (1967). "The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 337-385.
- Mccann, K. & P. Yodzis, 1994. "Biological conditions for chaos in A 3-species food-chain". *Ecology* 75:561-564.
- May, R.M. 1974. "Biological populations with nonoverlapping generations – stable points, stable cycles, and chaos". *Science* 186: 645-647.
- Mikkelsen, G. M. (2005). "Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches." *Biology & Philosophy* 20(2-3): 557-566.
- Mohamad, S. & K. Gopalsamy (2000). "Dynamics of a class of discrete-time neural networks and their continuous-time counterparts." *Mathematics and Computers in Simulation* 53(1-2): 1-39.
- Mohamad, S. & K. Gopalsamy (2002). "Exponential stability of continuous-time and discrete-time cellular neural networks with delays." *Applied Mathematics and Computation* 135(1): 17-38.
- Mooney, H. A. & E. E. Cleland (2001). "The evolutionary impact of invasive species." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(10): 5446-5451.
- Munthe-Kaas, H. (1999). "High order Runge-Kutta methods on manifolds." *Applied Numerical Mathematics*. 29(1): 115-127.
- Muriel, N. N. and M. M. (1999). "Species-Area Curves based on Geographic Range and Occupancy." *Journal of Theoretical Biology* 196: 327-342.
- Noordhuis, R., J. van Schie, *et al.* (2009). "Colonization patterns and impacts of the invasive amphipods *Chelicorophium curvispinum* and *Dikerogammarus villosus* in the IJsselmeer area, The Netherlands." *Biological Invasions* 11(9): 2067-2084.
- Pagel, J. & F. M. Schurr (2012). "Forecasting species ranges by statistical estimation of ecological niches and spatial population dynamics." *Global Ecology and Biogeography* 21(2): 293-304.
- Palladino, P. (1991). "defining ecology - ecological theories, mathematical-models, and applied biology in the 1960s and 1970s." *Journal of the History of Biology* 24(2): 223-243.
- Partel, M. (2002). "Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale." *Ecology* 83(9): 2361-2366.

- Pearson, R. G. & T. P. Dawson (2003). "Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful?" *Global Ecology and Biogeography* 12(5): 361-371.
- Peterson, A. T. (2003). "Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling." *Quarterly Review of Biology* 78(4): 419-433.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson, *et al.* (2006). "Maximum entropy modeling of species geographic distributions." *Ecological Modelling* 190(3-4): 231-259.
- Pulliam, H. R. (2000). "On the relationship between niche and distribution." *Ecology Letters* 3(4): 349-361.
- Reichenbach, T., M. Mobilia, *et al.* (2006). "Coexistence versus extinction in the stochastic cyclic Lotka-Volterra model." *Physical Review E* 74(5).
- Rejmanek, M. & D. M. Richardson (1996). "What attributes make some plant species more invasive?" *Ecology* 77(6): 1655-1661.
- Robinson, C. (1998). "Dynamical systems: Stability, symbolic dynamics, and chaos". 2^a ed., Boca Raton, CRC Press.
- Roger, E., C. Grunau, *et al.* (2008). "Controlled Chaos of Polymorphic Mucins in a Metazoan Parasite (*Schistosoma mansoni*) Interacting with Its Invertebrate Host (*Biomphalaria glabrata*)." *Plos Neglected Tropical Diseases* 2(11).
- Sakai, A. K., F. W. Allendorf, *et al.* (2001). "The population biology of invasive species." *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305-332.
- Schaffer, W.M. (1985). "Order and chaos in ecological systems". *Ecology* 66:93-106.
- Schoener, T. W. (1976). "Alternatives to lotka-volterra competition - models of intermediate complexity." *Theoretical Population Biology* 10(3): 309-333.
- Schurr, F. M., G. F. Midgley, *et al.* (2007). "Colonization and persistence ability explain the extent to which plant species fill their potential range." *Global Ecology and Biogeography* 16(4): 449-459.
- Shea, K. & P. Chesson (2002). "Community ecology theory as a framework for biological invasions." *Trends in Ecology & Evolution* 17(4): 170-176.
- Shulenburger, L., Y. C. Lai, *et al.* (1999). "Controlling transient chaos to prevent species extinction." *Physics Letters A* 260(1-2): 156-161.
- Sole, R. V. & J. Bascompte (1994). "ECOLOGICAL CHAOS." *Nature* 367(6462): 418-418.
- Sprott, J.C., Vano, J.A, *et al.* (2005). "Coexistence and chaos in complex ecologies". *Physics Letters A* 335:207-212.

- Stone, L. & A. Roberts (1992). "Competitive-exclusion, or species aggregation - an aid in deciding." *Oecologia* 91(3): 419-424.
- Stone, L. & S. Ezrati (1996). "Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology". *Journal of Ecology* 84:279-291.
- Suarez, I. (1999). "Mastering chaos in ecology." *Ecological Modelling* 117(2-3): 305-314.
- Svenning, J. C. & F. Skov (2004). "Limited filling of the potential range in European tree species." *Ecology Letters* 7(7): 565-573.
- Thuiller, W., C. Albert, *et al.* (2008). "Predicting global change impacts on plant species' distributions: Future challenges." *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 9(3-4): 137-152.
- Tsonis, A. A. & J. B. Elsner (1992). "Nonlinear prediction as a way of distinguishing chaos from random fractal sequences." *Nature* 358(6383): 217-220.
- Volkov, I., J. R. Banavar, *et al.* (2003). "Neutral theory and relative species abundance in ecology." *Nature* 424(6952): 1035-1037.
- Wang, W., H. Wang, *et al.* (2007). "The dynamic complexity of a three-species Beddington-type food chain with impulsive control strategy." *Chaos Solitons & Fractals* 32(5): 1772-1785.
- Westphal, M. I., S. A. Field, *et al.* (2003). "Effects of landscape pattern on bird species distribution in the Mt. Lofty Ranges, South Australia." *Landscape Ecology* 18(4): 413-426.
- Wilson, J. A., J. M. Acheson, *et al.* (1994). "Chaos, complexity and community management of fisheries." *Marine Policy* 18(4): 291-305.
- With, K. A. & A. W. King (1999). "Extinction thresholds for species in fractal landscapes." *Conservation Biology* 13(2): 314-326.