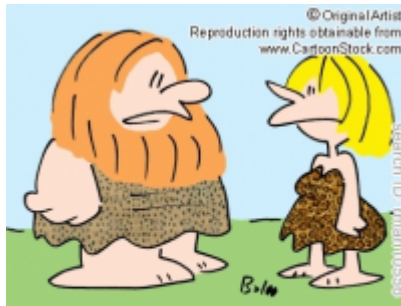




Demandas Conflitantes - Roteiro no R



A partir do modelo de metapopulações com colonização interna, vimos como pode haver **coexistência entre duas metapopulações**. Contudo, na natureza, geralmente há mais de 2 espécies interagindo e nosso objetivo neste roteiro é entender como funciona um modelo de demanda conflitante (tradeoff) entre colonização e competição em um sistema multiespécies.

Primeiramente, precisamos de um cenário onde há uma variação na habilidade de colonização/competição das espécies. Seguindo a mesma ideia de quando há duas populações, vamos assumir que a habilidade competitiva é inversamente relacionada a habilidade de colonização, uma clássica demanda conflitante. Ou seja, o bom competidor é mau colonizador e vice-versa.

No equilíbrio ou em intensidades baixas de distúrbios, nossa comunidade virtual teria a espécie melhor competidora (sp_1) com maior proporção de manchas ocupadas, assim como no modelo de coexistência de duas espécies. Vamos estabelecer que essa proporção seja 20% de manchas ocupadas e em seguida estabelecer uma sequência ordenada hierárquica onde a próxima melhor competidora (sp_2) ocupará 20% das manchas restantes e a seguinte (sp_3) 20% do que restou depois, até nossa última espécie (pior competidora) ocupar uma fração de 20% daquelas manchas restantes não ocupadas por nenhuma das outras espécies. Nesse caso, teríamos o seguinte cenário na distribuição de abundâncias das nossas espécies:

$$f_{sp_i} = f_{sp_1}(1-f_{sp_1})^{i-1}$$

onde:

i = posição na ordenação de abundância na comunidade;

f_{sp_i} = proporção de manchas ocupadas pela espécie cuja ordem na classificação de abundância é i

f_{sp_1} = proporção de manchas ocupadas pela espécie mais abundante.

Aplicando a fórmula para o nosso exemplo, temos que $f_{sp_1} = 0.2$. Assim, a abundância da segunda espécie melhor competidora é 20% dos 80% de manchas restantes, ou seja, 16%:

$$f_{sp_2} = f_{sp_1}(1-f_{sp_1})^{2-1} = 0.2(1-0.2)^{1} = 0.16$$



Suponha que há 5 espécies neste sistema. Qual é a proporção da espécie pior competidora?

O Pesquisador David Tilman ¹⁾ demonstrou que esse cenário de distribuição de abundâncias é possível quando todas as espécies experienciam a mesma taxa de extinção/mortalidade (p). Assim, a taxa de colonização de cada espécie é dada por:

$$c_i = \frac{p}{(1-f_{sp1})^{2i-1}}$$

R: Tradeoff

Vamos fazer um gráfico desse cenário de abundâncias para 10 espécies sendo a proporção de manchas ocupadas pela melhor competidora 20%:

```
x11() # abre uma nova janela gráfica
S=10 # número de espécies no sistema no início da simulação
i=1:S # posição da espécie no classificação de competição
i
d=0.2 # potencial de manchas ocupadas pela melhor competidora
p=d*(1-d)^(i-1) # proporção de manchas ocupadas por cada espécie no
equilíbrio
p
plot(i, p, type="b", ylab="Proporção de manchas ocupadas", xlab="Ordem das
espécies")
```

Vamos adicionar os valores de taxas de colonização no nosso gráfico anterior, calculados para uma taxa de extinção igual a 0.04 para todas as espécies:

```
pe=0.04
c= pe/(1-d)^(2*i-1)
c
par(mfrow=c(1,2))
plot(i, p, type="b", ylab="Abundância Proporcional", xlab="Ordem de
classificação da espécie")
plot(i, c, type="b", col="red", ylab="Taxa de Colonização", xlab="Ordem de
classificação da espécie" )
```

Essa é nossa situação de equilíbrio na comunidade, uma distribuição geométrica de abundâncias com a mais abundante chegando a 20% e com um taxa de extinção de 4% para todas as espécies.

Varie o parâmetro **d** (abundância do melhor competidor) e acompanhe o que acontece com o gráfico e responda:



1. Por que a variação da proporção de manchas de apenas uma espécie é acompanhada de uma mudança geral?
2. O que acontece quando seleciona valores próximos a 0 e próximos a 1? O que isso significa?

O modelo

O mesmo pesquisador generalizou a equação de variação da proporção de manchas ocupadas ao longo do tempo para n espécies, como sendo:

$$\frac{df_{sp_i}}{dt} = c_{if_{sp_i}}(1 - \sum_{j=1}^i f_{sp_j}) - pe_{if_{sp_i}} - (\sum_{j=1}^{i-1} c_{jf_{sp_j}} f_{sp_i})$$

Onde:

$\frac{df_{sp_i}}{dt}$: variação na fração de manchas ocupadas pela espécie i ;

$pe_{if_{sp_i}}$: probabilidade de extinção ²⁾ da espécie i em uma mancha;

Lendo a equação

Tente entender o que cada parte da expressão do lado direito da equação significa, o básico é:

A variação na proporção de manchas ocupadas por uma espécie de posição de abundância i na comunidade, em um período muito pequeno de tempo é igual:

- as manchas vazias que foram colonizadas pela espécie i ³⁾,
- menos as manchas onde houve extinção da espécie i ,
- menos as manchas ocupadas onde um melhor competidor ⁴⁾ chegou.

Caso não tenha entendido, retorne ao Roteiro de [coexistência entre duas metapopulações](#). Lá temos a equação original da variação da distribuição da espécie pior competidora, de onde vem essa generalização para mais espécies.

O objetivo desse roteiro é simular essa dinâmica ao longo do tempo. Para isso criamos uma função com base nesse modelo, com a seguinte sequência de eventos:

1. cria a ordenação das espécies;
2. calcula o coeficiente de colonização como acima;
3. se o f_i (proporção de manchas ocupadas no início) é um valor único, preenche essa proporção de manchas com S espécies ao acaso;
4. se f_i é um vetor de S valores, esses são utilizados para o preenchimento inicial das manchas sendo as proporções no vetor f_i relacionadas à ordem das espécies, começando com a espécie melhor competidora para a pior;
5. inicia ciclos até t_{max} ;
6. a cada ciclo calcula a extinção para cada espécie e sua colonização respeitando a hierarquia de competição para decidir qual espécie é deslocada da mancha e qual permanece;

7. guarda a proporção de manchas ocupadas por cada espécie a cada ciclo;
8. produz o gráfico e retorna o resultado de número de manchas ocupadas por cada espécie a cada tempo.

Para prosseguir você deve ter o ambiente **R** com o pacote **Ecovirtual** instalado e carregado. Se você não tem e não sabe como ter, consulte a página de [Instalação](#).

Depois de instalar o pacote, execute o R e carregue o pacote copiando o comando abaixo para a linha de comando do R:

```
library(EcoVirtual)
```

Argumentos

Utilize a função **comCompete(tmax, rw, cl, S, fi, fr, pe, fsp1, int)** do pacote EcoVirtual no R, onde os argumentos são os seguintes:

Opção	Parâmetro	Definição
Data set	objeto no R	guarda os resultados
Maximum time	tmax	Número de iterações da simulação
Columns	cl	número de colunas de habitat da paisagem
Rows	rw	número de linhas de habitat da paisagem
INITIAL PARAMETERS		
Occupied patches	fi	proporção de manchas ocupadas no início por todas espécies
Number of Species	S	número de espécies no início da simulação
Mortality rate	pe	probabilidade de extinção por mancha ou mortalidade
Best Competitor Abundance (sp1)	fsp1	prop. manchas ocupada pela melhor competidora no equilíbrio
DISTURBANCE PARAMETERS		
Frequency	fr	frequência: 1 ⇒ distúrbio em toda iteração
Intensity	int	intensidade: 1 ⇒ todas as manchas afetadas

DICAS

Salve cada simulação em um objeto de nome diferente. Para isso, escreva um nome (teste1, teste2...) e coloque uma seta (←) antes de cada simulação. Veja abaixo:



```
teste5 <- comCompete(tmax=1000, rw=100, cl=100, S=10, fi=0.2,
                    fr=0, pe=0.04, fsp1=0.2, int=0)
```

Desta forma o resultado da simulação é salvo em objetos diferentes e podemos depois usar esses resultados. Por exemplo, podemos estar interessados em ver quais as espécies mais abundantes no final da simulação, por exemplo nos 10 últimos ciclos:

```
tf5=dim(teste5)[2]
teste5[, (tf5-10):tf5]
```

Podemos contar o número de espécies ao longo do tempo, da seguinte forma:



```
apply(teste5>0, 2, sum)
```

Caso queira fazer alguma outra operação com os dados resultantes das simulações, contate um monitor ou professor.

Testando o Modelo

Vamos testar o nosso modelo com 10 espécies ($S = 10$), 400 manchas ($cl = 20$, $rw = 20$), com a espécie competidora tendo o potencial de ocupar 20% das manchas ($fsp1$) e probabilidade de extinção (mortality rate) $pe = 0.04$. Vamos rodar primeiro com 200 ciclos de tempo ($tmax = 200$) e deixar de lado o distúrbio ($fr = 0$ e $int = 0$) por enquanto. Vamos começar com uma proporção de manchas ocupadas no início de 10% ($fi = 0.1$), simulando uma situação de colonização de manchas disponíveis.

```
tmax= 200
cl=20
rw=20
fi=0,1
S=10
fsp1=0,2
pe=0,04
fr=0
int=0
```

1. Aumente $tmax=1000$, há diferença na interpretação dos resultados? Mantenha $tmax=1000$.
2. Aumente o número de manchas para $cl=100$; $rw=100$. Qual a diferença? Explique.
3. Aumente o número de manchas ocupadas no início para 50% ($fi=0,5$)

Aumentar o tempo ou o número de manchas faz com que simulação demore a rodar, aguarde!!!

Como percebemos que o número de manchas na simulação, associado a quantas estão ocupadas no início, está relacionado à extinção estocástica de espécies, vamos manter esses parâmetros altos e fixos ($cl=100$, $rw=100$, $fi=1$) para evitar a perda de muitas espécies. Como vimos também que o sistema demora para estabilizar vamos manter o parâmetro $tmax$ alto ($tmax = 1000$).

Interprete o resultado do modelo em termos de:

1. demanda conflitante de colonização x competição;
2. substituição de espécies;
3. sucessão ecológica.

Incluindo distúrbios



Vamos simular agora um sistema com distúrbios. Nos modelos de metapopulação vimos que a probabilidade de extinção ($p_{e\$}$) podia ser interpretada como distúrbio, já que atingia uma parte das manchas tornando-as vagas para posterior colonização. Aqui, vamos interpretar o $p_{e\$}$ como a mortalidade basal das populações, não mais como distúrbio. Essa probabilidade de morte é constante e igual para todas as espécies no nosso modelo.

Na nossa comunidade, vamos criar distúrbios parecidos com a [Destruição de habitat](#), que vimos para o caso de 2 metapopulações. Nesse caso, os distúrbios acontecem a uma certa frequência (fr) de intervalo de tempo ⁵⁾, constante, e uma intensidade (int) relacionada à proporção de manchas afetadas. Portanto menores valores de fr implicam em maior intervalo de tempo entre os distúrbios (ex: 0.1 indica que a cada 10% de tempo total há um distúrbio; 1 indica que a todo intervalo há distúrbio) e quanto maior o valor de int maior é o número de manchas afetadas. Vamos manter nossas simulações constantes com relação às outras variáveis e vamos variar apenas os parâmetros de distúrbio:

```
tmax=1000,
cl=100,
rw=100,
fi=1.0,
S=10,
fsp1=0.2,
pe=0.01
```

Aplicando distúrbios

1. Rode uma simulação sem distúrbio ⁶⁾ para ser seu controle no experimento. Salve este gráfico para fazer comparações.
2. Faça previsões sobre o que espera que aconteça com o sistema com o aumento do distúrbio. Escreva suas previsões.
3. Mantenha a intensidade de distúrbio em 10% das manchas ($int = 0.1$) e aumente a frequência (0,01 ; 0,15; 0,25; 0,4; 0,5 até 1)

4. Mantenha agora a frequência de distúrbio constante em 10% dos tempos ($fr = 0.1$) e varie a intensidade (0,05; 0,1; 0,2; 0,3; 0,6; 0,8;...)
5. Avalie se os resultados obtidos pela simulações corroboram sua predições. Há pontos discordantes? Consegue elaborar uma explicação alternativa?

• **Algumas questões para orientar sua interpretação:**

1. Em que situações as melhores competidoras se dão melhor?
2. E as piores competidoras?
3. Consegue detectar algum padrão na coexistência de espécies com essas poucas simulações?

Distúrbio Intmediário

É creditado ao pesquisador Joseph Connell (1978) a teoria do distúrbio intermediário, apesar dela ter sido proposta por J. Phillip Grime alguns anos antes, em 1973, tratando de exclusão competitiva em plantas. O trabalho de Connell (veja referência) pode ter tido preferência na citação da teoria por ter contrastando dois ambientes muito distintos e reconhecidamente entre os mais diversos do planeta (recifes de corais e florestas tropicais). Nele o pesquisador advoga que o principal fator relacionado à manutenção da alta diversidade nesse ecossistemas é a presença de distúrbios em frequências e intensidade intermediárias. Suas simulações apoiam essa teoria?

Atenção



As simulações e perguntas do tópico **Distúrbios** (*Aplicando Distúrbios e Distúrbio intermediário*) devem ser enviados ao monitor.

Referências

- Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199(4335):1302 - 1310
- Hastings, A. (1980) Disturbance, coexistence, history and competition for space. *Theoretical Population Biology*, 18:363-373.
- Stevens, M.H.H. (2009) *A primer in ecology with R*. New York, Springer.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75:2-16.

R, [multipopulações](#), [comunidades](#), [competição](#), [distúrbio](#), [sucessão](#)

1)

veja referência no final da página

2)

ou mortalidade

3)

que não foram colonizadas pelo melhor competidor (posição de abundância 1 até i)

4)

espécies de posição de abundância 1 até i

5)

para duas metapopulações a frequência era 1, ou seja, todo intervalo havia destruição

⁶⁾

$int = 0$ e $fr = 0$

From:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/> -

Permanent link:

<http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=kelly:tradeoffr>



Last update: **2017/11/17 11:14**