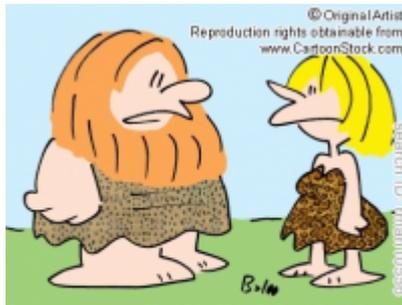




## Demandas Conflitantes - Roteiro no R



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 ( $sp1$ ) 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 ( $sp2$ ) ocupará 20% das manchas restantes e a seguinte ( $sp3$ ) 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:

$$f_{sp_i} = f_{sp1}(1-f_{sp1})^{i-1}$$

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  $i$

$f_{sp1}$  = proporção de manchas ocupadas pela espécie mais abundante.

Aplicando a fórmula para o nosso exemplo, temos que  $f_{sp1} = 0.2$ . Assim, a abundância da segunda espécie melhor competidora é 20% dos 80% de manchas restantes, ou seja, 16%:

$$f_{sp2} = f_{sp1}(1-f_{sp1})^{2-1} = 0.2(1-0.2)^{1} = 0.16$$



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

O Pesquisador David Tilman <sup>1)</sup> 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 <sup>2)</sup> 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  $i$  <sup>3)</sup>,
- menos as manchas onde houve extinção da espécie  $i$ ,
- menos as manchas ocupadas onde um melhor competidor <sup>4)</sup> 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
<b>Data set</b>	objeto no R	guarda os resultados
<b>Maximum time</b>	tmax	Número de iterações da simulação
<b>Columns</b>	cl	número de colunas de habitat da paisagem
<b>Rows</b>	rw	número de linhas de habitat da paisagem
<b>INITIAL PARAMETERS</b>		
<b>Occupied patches</b>	fi	proporção de manchas ocupadas no início por todas espécies
<b>Number of Species</b>	S	número de espécies no início da simulação
<b>Mortality rate</b>	pe	probabilidade de extinção por mancha ou mortalidade
<b>Best Competitor Abundance (sp1)</b>	fsp1	prop. manchas ocupada pela melhor competidora no equilíbrio
<b>DISTURBANCE PARAMETERS</b>		
<b>Frequency</b>	fr	frequência: 1 ⇒ distúrbio em toda iteração
<b>Intensity</b>	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 <sup>5)</sup>, 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 <sup>6)</sup> 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 Intemediário

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](#)

<sup>1)</sup>

veja referência no final da página

<sup>2)</sup>

ou mortalidade

<sup>3)</sup>

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

<sup>4)</sup>

espécies de posição de abundância 1 até  $i$

<sup>5)</sup>

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

<sup>6)</sup>

$int = 0$  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**