



ATENÇÃO: ESTA PÁGINA É UMA VERSÃO ANTIGA DO ROTEIRO E ESTÁ DESATIVADA, PARA ACESSAR O ROTEIRO ATUAL [ACESSE ESTE LINK](#)

# Coexistência em Metapopulações - Roteiro em R

Sob quais condições as espécies podem coexistir? Há várias hipóteses, mas neste exercício vamos investigar o papel do regime de perturbação que uma área sofre, e das diferenças na capacidade de colonização das espécies. Estamos ainda enfatizando os processos de colonização e extinção, decritos pelos modelos de metapopulações.

Vamos partir do modelo [metapopulações com colonização interna](#), que tem uma espécie cuja dinâmica da proporção de manchas já é bem conhecida de vocês<sup>211</sup>:

$$\frac{df_1}{dt} = i_1 f_1 (1 - f_1) - p_{ef_1}$$

onde:

- $f$  = fração de manchas ocupadas
- $p_e$  = probabilidade de extinção por mancha
- $i$  = taxa de incremento da probabilidade de colonização com o aumento de  $f$
- A taxa de colonização, portanto, é o produto  $i \cdot f$ , e varia com a fração de manchas ocupadas (quanto mais ocupação, mais propágulos).

Agora vamos acrescentar mais uma espécie ao sistema. Esta espécie será uma competidora fraca: só permanece em manchas desocupadas. Isto significa que as manchas disponíveis para sua colonização são apenas as vazias, e que ela é excluída se uma mancha que ocupa é colonizada pela outra espécie. A variação da fração de manchas ocupadas por esta espécie é definida como:

$$\frac{df_2}{dt} = i_2 f_2 (1 - f_1 - f_2) - i_1 f_1 f_2 - p_e f_2$$

## Fatos Importantes sobre o Modelo

### Interpretação

A equação para a espécie 2 não tem nenhum coeficiente novo, apenas combinações diferentes deles:

- O termo  $i_2 f_2 (1 - f_1 - f_2)$  indica que a fração de manchas colonizadas é proporcional à fração de manchas vazias, ou seja, sem nenhuma das duas espécies.
- O termo  $i_1 f_1 f_2$  é a fração esperada de manchas ocupadas pela espécie 2 que são colonizadas pela espécie 1. Portanto, é a fração de manchas das quais a espécie 2 é excluída

pela chegada da espécie 1.

- A taxa de extinção é igual à da espécie 1, por isso não tem subscrito.

## Equilíbrio

A fração de manchas ocupadas pela espécie 1 no equilíbrio permanece

$$F_1 = 1 - \frac{p_e}{i_1}$$

E a fração de manchas ocupadas pela espécie 2 no equilíbrio é:

$$F_2 = \frac{p_e}{i_1} - \frac{i_1}{i_2}$$

Portanto, para que a metapopulação da espécie 2 seja viável neste modelo ( $F_2 > 0$ ), é preciso satisfazer a desigualdade

$$\frac{e}{i_1} > \frac{i_1}{i_2}$$

### Opcional: De onde veio isto?

[Aqui](#) há um tutorial explicando as dedução da fração de manchas ocupadas pela espécie 2 no equilíbrio, que você pode executar com o programa [MAXIMA](#).

A dedução dos valores em equilíbrio pede apenas manipulações algébricas muito simples. Se você ainda se assusta com matemática, tenha em mente que o essencial é compreender a lógica de cada passo de dedução. Para as manipulações em si, há programas de matemática simbólica que podem lhe ajudar, como o MAXIMA, que é de uso livre <sup>212)</sup>.

Baixe e instale o programa com sua interface gráfica [wxMaxima](#), abra o arquivo de comandos acima e tecle `ctrl-R` para executar.

## Simulação

### Pseudocódigo

Vamos usar simulação computacional para gerar uma dinâmica estocástica que segue as regras do modelo de equações diferenciais. A simulação é bastante parecida com as usadas nos exercícios de metapopulações:

1. Defina uma matriz com  $l_n$  linhas e  $l_c$  colunas. Cada célula da matriz é uma mancha.
2. Defina as frações de manchas ocupadas pelas duas espécies ( $f_{i1}$  e  $f_{i2}$ ) e ocupe as manchas ao acaso com estas proporções.
3. Calcule as probabilidades de colonização das duas espécies, que é o produto  $p_i = i * f$ .
4. Entre as manchas ocupadas, sorteie as que serão desocupadas, usando a probabilidade de extinção ( $p_e$ ).

5. Entre as manchas desocupadas, sorteie as que serão ocupadas pela espécie 1, de acordo com a probabilidade de colonização.
6. Entre as manchas desocupadas, sorteie as que serão ocupadas pela espécie 2, de acordo com a probabilidade de colonização. Nas manchas colonizadas pela espécie 1 (item anterior), a colonização pela espécie 2 não tem sucesso.
7. Conte o número de manchas ocupadas por cada espécie e divida pela total de manchas para obter as frações ocupadas.
8. Reitere a partir do passo 3 até o número de intervalos desejado.

## Código

Usaremos novamente o ambiente R para realizar as simulações. Copie e cole os comandos abaixo para criar uma função em R que realiza a simulação e produz o gráfico de dinâmica de ocupação das manchas:

```
meta.comp<-function(tmax,ln,cl,fi1,fi2,i1,i2,pe,plot.eq=FALSE,D=0){
  F1 <- 1-(pe/i1)
  F2 <- pe/i1-i1/i2
  if(F1<=0) F2 <- 1-(pe/i2)
  Nt <- ln*cl
  N <- floor(Nt*(1-D))
  resultado=matrix(nrow=tmax,ncol=3)
  n1 <- floor(fi1*N)
  n2 <- floor(fi2*N)
  antes <- sample(rep(c(2,1,0),c(n2,n1,N-(n1+n2))))
  resultado[,1] <- 1:tmax
  resultado[1,2:3] <- c(sum(antes==1),sum(antes==2))/N
  for(t in 2:tmax){
    depois <- rep(0,N)
    pi1=i1*sum(antes==1)/Nt
    pi2=i2*sum(antes==2)/Nt
    depois[antes==1]<-sample(c(0,1),sum(antes==1),replace=T,prob=c(pe,1-pe))
    depois[antes==2]<-sample(c(0,2),sum(antes==2),replace=T,prob=c(pe,1-pe))
    depois[antes==0] <- sample(c(0,2),sum(antes==0),replace=T,prob=c(1-
pi2,pi2))
    d1<-sample(c(0,1),sum(antes!=1),replace=T,prob=c(1-pi1,pi1))
    depois[antes!=1][d1==1] <- 1
    resultado[t,2:3]=c(sum(depois==1),sum(depois==2))/Nt
    antes <- depois
  }
  x11()
  plot(1:tmax,resultado[,2],type="l",xlab="Tempo",ylab="Fração de manchas
ocupadas",
      ylim=c(0,1),main=paste("Competição com Colonização Interna","\n
cl=",cl," ln=",ln," fi1=",fi1," fi2=",
      fi2,"\n i1=",i1," i2=",i2," pe=",pe,"
D=",D),font.lab=2,lwd=2, col="red")
  lines(1:tmax,resultado[,3],col="blue", lwd=2)
  if(plot.eq==T){
    abline(h=F1,col="red",lwd=1.5,lty=2)
```

```
if(F2>0)abline(h=F2,col="blue",lwd=1.5,lty=2)
if(F2<0)abline(h=0, col="blue",lwd=1.5,lty=2)
}
if(D>0)abline(h=1-D,lty=2)
legend("topright", c("Melhor competidora", "Pior
competidora"),col=c("red","blue"),lty=1)
invisible(resultado)
}
```

Os argumentos da função são o número de linhas e colunas da matriz (`ln`, `cl`), e o número de intervalos de tempo para reiterar a simulação (`tmax`), fração inicial de manchas ocupadas por cada espécie (`fi1`, `fi2`), e os parâmetros do modelo (`i1`, `i2`, `pe`) <sup>213)</sup>.

## Qual o segredo da Coexistência ?



Comece com uma simulação com estes parâmetros:

```
meta.comp(tmax=100,cl=100,ln=100,fi1=0.1,fi2=0.4,i1=0.4,i2=0.5,pe=0.25,
plot.eq=FALSE)
```

Qual o valor das frações de manchas ocupadas em equilíbrio? Vamos calcular:

```
##Calcule o valor de F1
F1=1-0.25/0.4
F1
## Calcule F2
F2 <- 0.25/0.4-0.4/0.5
F2
```

E podemos acrescentar as linhas destes valores no gráfico

```
##Adicione a linha de F1 ao grafico
abline(h=F1, col="red", lty=2)
##Adicione a linha de F2 ao grafico
abline(h=F2, col="red", lty=2)
```

Nesta simulação a metapopulação da espécie 2 se extingue. Verifique se os valores teóricos de  $F1$  e  $F2$  são coerentes com esta conclusão.

## Balanço Competição x Colonização

Não seja destrutivo!

O parâmetro **D** no modelo controla a quantidade de habitat destruído no início da simulação. Não vamos, ainda, mostrar nossa imensa capacidade destrutiva, isso faz parte do próximo roteiro. Por enquanto deixe o parâmetro sempre em zero.

Definimos a espécie 2 como uma pior competidora. Isto a condena sempre à extinção? Estude o efeito de diferenças nas habilidades de colonização sobre a coexistência. Para isto, faça variar o parâmetro de colonização da espécie 2, mantendo os demais constantes. Identifique as condições de coexistência, e de extinção de cada espécie.

Inicie com os seguintes parâmetros:

```
meta.comp(tmax=100, ln=20, cl=20, fi1=0.05, fi2=0.05, i1=0.1, i2=0.1, pe=0.05)
```

Agora mantenha tudo constante e mude apenas o parâmetro i2 para:

1. de 0.2 até 1 a cada 0.1
2. 10
3. 100

Interprete os resultados.

### DICAS

- Para facilitar a comparação, você pode criar espaço para 4 gráficos na mesma janela do R com o comando `par(mfrow=c(2,2))`.
- Ao executar a função de simulação, mude o argumento `plot.eq=FALSE` para `plot.eq=TRUE` e você terá as linhas dos valores de equilíbrio.
- A condição para persistência da espécie 2 é uma desigualdade que envolve a razão  $i1/i2$ , que expressa as diferenças nas habilidades de colonização das duas espécies.
- Para voltar a fazer um gráfico por janela digite o código: `par(mfrow=c(1,1))`.

## Regime de Extinção

Vamos começar a simulação com uma nova combinação de parâmetros, em que espécie 2 tem o triplo de capacidade de colonização que a espécie 1:

```
meta.comp(tmax=100, cl=100, ln=100, fi1=0.1, fi2=0.1, i1=0.3, i2=0.9, pe=0.1, plot.eq=TRUE)
```

Ainda assim, a metapopulação da espécie 2 se extingue. Faça variar a probabilidade de extinção mantendo os demais parâmetros constantes, para investigar o efeito do regime de perturbação sobre este resultado.

#### Dicas

Muitas vezes para conferir se realmente o sistema tende ao equilíbrio teórico é necessário aumentar o tempo da simulação.

1. aumente o  $pe$  para 0.07
2. varie o  $pe$  de 0.08 a 0.14 a cada 0.02

Caso não chegue ao equilíbrio aumente o  $tmax$  para 500 (veja dica anterior)

### Proporção de manchas ocupadas inicial

Ocupância pode ser definida como a proporção de manchas disponíveis ocupadas pela espécie. No nosso modelo a ocupância inicial das espécies é definida pelos parâmetros  $fi1$  e  $fi2$

1. produza simulações para verificar se esses parâmetros alteram o destino das populações
2. as trajetórias das simulações varia com valores de ocupância diferentes? E a coexistência a longo prazo?

## Perguntas

1. Que atributos da espécie competitivamente inferior propiciam coexistência com a espécie competitivamente superior? Interprete em termos biológicos e apresente as simulações para embasar sua argumentação.
2. Qual a relação entre coexistência e perturbação neste modelo? Pense em consequências teóricas e aplicadas.
3. Qual o efeito da espécie 2 sobre a espécie 1 neste modelo? Demonstre isso de forma bastante clara em uma simulação.
4. Qual o valor de equilíbrio da espécie 2 quando a espécie 1 não está presente?

Junte as respostas e as figuras finais das simulações e encaminhe ao monitor.

## Referências

- [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.

[R](#), [multipopulações](#), [metapopulações](#), [competição](#)

211)

Veja o roteiro em [Colonização Interna](#)

212)

[detalhes aqui](#)

213)

Há um último argumento,  $D$ , que só usaremos no exercício de [Destrução de Habitat](#). Não é preciso especificar nenhum valor para ele por ora.

From:

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

Permanent link:

[http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:metap\\_duas:metap\\_coexr\\_old](http://ecovirtual.ib.usp.br/doku.php?id=ecovirt:roteiro:metap_duas:metap_coexr_old) 

Last update: **2016/05/10 07:19**