

MODELOS DE DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL ESPACIALMENTE  
IMPLÍCITOS

Francisca Ana Soares dos Santos

DISSERTAÇÃO SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DO LABORATÓRIO  
NACIONAL DE COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA COMO PARTE DOS REQUI-  
SITOS NECESSÁRIOS PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM  
MODELAGEM COMPUTACIONAL

Aprovada por:

---

Prof. Michel Iskin da S. Costa, D. Sc.  
(Presidente)

---

Profa. Regina C. Almeida, D. Sc.

---

Prof. Lucas Del Bianco Faria, D. Sc.

---

Prof. Sergio F. Reis, Ph.D.

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL

MARÇO /2007

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

SANTOS, FRANCISCA ANA SOARES DOS

S237m Modelos de dinâmica metapopulacional espacialmente implícitos / Francisca Ana Soares dos Santos. Petrópolis, 2007

xiii, 81 p. 29,7 cm (MCT/LNCC), M.Sc., Modelagem Computacional, 2007

Dissertação - Laboratório Nacional de Computação Científica, LNCC

1. População biológica, 2. Metapopulação, 3. Metacomunidade, 4. Heterogeneidade espacial, I. Título, II. MCT/LNCC

CDD 577.88

*"As Levins (1966) clearly realized, no model can simultaneously satisfy the quest for generality, realism and precision."*

*Hanski e Gilpin*

# Agradecimentos

Agradeço a meus pais, que me deram vida.

Agradeço também à vida, que me proporcionou oportunidades.

Não posso deixar de agradecer àqueles amigos e colegas, que mesmo distantes, me ajudaram a superar as adversidades da minha escolha.

Agradeço, em especial, ao Adilson Xavier, pela sua agradável disposição em ajudar.

Agradeço também ao Prof. Michel Iskin, pela orientação; à coordenação do LNCC e do mestrado em Bioinformática que me concederam a oportunidade de realização do curso; e à CAPES, pelo apoio financeiro, sem o qual seria impossível desenvolver este trabalho.

# MODELOS DE DINÂMICA METAPOPOPULACIONAL ESPACIALMENTE IMPLÍCITOS

Francisca Ana Soares dos Santos

Março /2007

Orientador: Michel Iskin da S. Costa

Modelagem Computacional

Uma metapopulação pode ser definida como uma população regional de populações locais geograficamente distintas, interconectadas por migração. Dentro deste contexto, modelos de dinâmica metapopulacional espacialmente implícitos descrevem a taxa de variação da proporção de manchas ocupadas por uma ou mais espécies por meio de um balanço entre os processos de colonização de manchas vazias e extinção de manchas ocupadas. O modelo metapopulacional de Levins prevê que mesmo na presença de habitat adequado, uma espécie pode se extinguir regionalmente, de forma determinística, se a intensidade de extinção for maior do que a intensidade de colonização. Além disso, este modelo sugere a existência de uma quantidade limiar de habitat remanescente, abaixo do qual a extinção regional determinística da espécie ocorre. Características importantes da dinâmica espacial, tais quais, efeito Allee, efeito resgate, colonização externa, qualidade da matriz, efeito anti-resgate e heterogeneidade de manchas podem ser incluídas em variantes do modelo de Levins. Uma outra extensão natural desses modelos é o agrupamento das manchas com relação ao seu estado de ocupação em modelos de metapopulações de espécies interativas, dando origem aos modelos de metacomunidades. Estudos de dinâmica de metacomunidades permitem a análise das relações entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade ambiental no nível da paisagem, bem como as implicações de interações diretas e indiretas para a estrutura de comunidades.

# SPATIALLY IMPLICIT METAPOPOPULATION MODELS

Francisca Ana Soares dos Santos

Março /2007

Advisor: Michel Iskin da S. Costa

Computational Modelling

A metapopulation is defined as a set of populations of the same species located in patches connected by migration. Spatially implicit metapopulation models describe the rate of change of occupied patches by means of a balance between colonization and extinction. Levin's model predicts a deterministic regional extinction for a single metapopulation in a pristine habitat if the colonization intensity is less than the extinction intensity. Furthermore, it also predicts the existence of a critical level of available habitat below which a metapopulation also undergoes deterministic extinction. Additional features of spatial dynamics such as, Allee effect, rescue and antirescue effect, propagule rain, matrix quality and patches heterogeneity can all be included in variants of the Levin's model. A natural extension of these models encompasses the study of metapopulation dynamics of interactive species - denoted as metacommunities. Studies of metacommunities dynamics purport to analyze the relations between diversity of species and environmental heterogeneity in the level of the landscape as well as the consequences of direct and indirect interactions for community structure.

# Sumário

<b>Lista de Figuras</b>	<b>ix</b>
<b>Lista de Tabelas</b>	<b>xiii</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>1</b>
1.1 Abordagens de modelos populacionais espacialmente estruturados . . .	3
1.1.1 Abordagem espacialmente implícita . . . . .	4
1.1.2 Abordagem espacialmente explícita . . . . .	4
1.1.3 Abordagem espacialmente realistas . . . . .	5
1.2 Escopo do trabalho . . . . .	6
<b>2 Uma generalização do modelo de Levins</b>	<b>7</b>
2.1 Introdução . . . . .	7
2.2 Estrutura geral do modelo de Levins . . . . .	8
2.3 Colonização interna . . . . .	9
2.4 Colonização externa (o “ <i>propagule rain</i> ”) . . . . .	10
2.5 Efeito resgate e colonização interna . . . . .	11
2.6 Efeito resgate e colonização externa . . . . .	11
2.7 Um modelo metapopulacional genérico . . . . .	13
2.8 Efeito resgate não linear . . . . .	17
2.9 Efeitos da destruição de habitat . . . . .	18
2.10 Discussão . . . . .	21
<b>3 Efeito Allee e dinâmica metapopulacional</b>	<b>23</b>
3.1 Introdução . . . . .	23
3.2 Relação entre o Modelo Logístico e o modelo de Levins . . . . .	24
3.3 Modelo logístico com efeito Allee . . . . .	25
3.4 Modelo de Levins com efeito Allee . . . . .	26
3.5 Modelo de Levins com efeito Allee e destruição de habitat . . . . .	29
3.6 Discussão . . . . .	30
<b>4 Qualidade da matriz e dinâmica metapopulacional</b>	<b>32</b>
4.1 Introdução . . . . .	32
4.2 Biogeografia de Ilhas . . . . .	33
4.3 Modelo metapopulacional com qualidade da matriz . . . . .	35
4.4 A dinâmica do processo de dispersão . . . . .	37
4.5 Discussão . . . . .	39

<b>5</b>	<b>Processos biológicos e dinâmica metapopulacional</b>	<b>41</b>
5.1	Introdução . . . . .	41
5.2	Um modelo metapopulacional generalizado . . . . .	42
5.3	Transição do modelo de Harding & McNamara para o modelo de Levins . . . . .	43
5.4	Efeito resgate . . . . .	44
5.5	Efeito resgate com limiar . . . . .	46
5.6	Efeito anti-resgate . . . . .	48
5.7	Efeito Allee . . . . .	49
5.8	Efeitos da migração diferenciada . . . . .	51
5.9	Discussão . . . . .	53
<b>6</b>	<b>Dinâmica de metacomunidades</b>	<b>54</b>
6.1	Introdução . . . . .	54
6.2	Metapopulações heterogêneas . . . . .	56
6.3	Modelo predador-presa . . . . .	57
6.3.1	Um modelo de metapopulação predador-presa sem heterogeneidade espacial . . . . .	59
6.3.2	Um modelo de metapopulação predador-presa com heterogeneidade espacial . . . . .	60
6.3.3	Casos específicos da estrutura predador-presa . . . . .	62
6.4	Um modelo de metacomunidade mutualista . . . . .	63
6.5	Um modelo de metacomunidade competitiva . . . . .	65
6.5.1	Efeitos da destruição de habitat . . . . .	67
6.6	Um modelo de metacomunidade competitiva com heterogeneidade espacial . . . . .	69
6.7	Formulação de Bascompte e Solé (1998) para um modelo de metapopulação predador-presa . . . . .	71
6.8	Discussão . . . . .	75
<b>7</b>	<b>Conclusão</b>	<b>77</b>
	<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>79</b>

# Lista de Figuras

1.1	Esquema de abordagem de dinâmica metapopulacional: (a) espacialmente implícito: manchas com áreas iguais e todas conectadas entre si por migração; (b) espacialmente explícito: células de mesma área com migrações somente entre células vizinhas; (c) espacialmente realista: manchas com áreas não necessariamente iguais e localização espacial diferenciada; os movimentos migratórios podem se estender a todas as manchas. . . . .	5
2.1	Tabela demonstrativa dos Modelos de metapopulação . . . . .	12
2.2	(a) Gráfico da taxa de colonização por mancha vazia $g(p)$ . (b) Gráfico da taxa de extinção por mancha ocupada $e(p)$ . . . . .	13
2.3	Passagem do modelo geral para os modelos de Levins (1969), Hanski (1982) e Gotelli (1991). . . . .	14
2.4	Caso $a > 0$ ; $c - d > 0$ ; (i) $d > b$ . (ii) $d < b$ . (iii) $d = b$ . (iii). . . . .	16
2.5	Caso $a > 0$ ; $c = d$ ; (i) $f'(1) > 0$ . (ii) $f'(1) = 0$ . (iii) $f'(1) < 0$ . . . . .	16
2.6	Caso $f(0) = 0$ ; $f(1) < 0$ ; (i) $f'(0) < 0$ ; (ii) $f'(0) > 0$ ; (iii) $f'(0) = 0$ . . . . .	16
2.7	Caso $a = 0$ ; $d - c = 0$ ; (i) $d < b$ ; (ii) $d > b$ ; (iii) $d = b$ . . . . .	17
2.8	Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • representa os pontos de equilíbrio. A origem é localmente estável (extinção regional). A persistência é representada pelo ponto $B$ . O ponto $A$ é instável e determina o resultado dinâmico da metapopulação de acordo com o nível de ocupação inicial (condição inicial). . . . .	18
2.9	Modificado de Bascompte (1996). A proporção de manchas ocupadas no equilíbrio ( $p^*$ ) é plotada como uma função da fração de habitat destruído ( $D$ ) de acordo com o modelo (2.22). O limiar de erradicação aparece quando a fração de habitat destruído é igual a uma fração crítica dada por $D_c = 1 - \frac{e}{m}$ . Na figura, $e = 0,2$ e $i = 0,6$ . . . . .	21
3.1	Forma da curva logística para a proporção de manchas ocupadas em uma metapopulação (Eq. 3.1) e uma condição inicial pequena. O valor positivo da taxa de variação das manchas ocupadas assegura que a metapopulação aumente quando rara. . . . .	25
3.2	Gráfico da taxa de variação populacional $\frac{dN}{dt}$ com efeito Allee para o caso logístico. A taxa de variação populacional é negativa para níveis populacionais menores do que $A$ . . . . .	26

3.3	Gráfico da taxa de variação metapopulacional $\frac{dp}{dt}$ com efeito Allee. De forma similar à Figura 3.2, a taxa de variação metapopulacional é negativa para níveis populacionais menores que $a$ . . . . .	27
3.4	Efeito Allee não crítico ( $a = 0$ ) no modelo (3.4). (a) Gráfico de $\frac{dp}{dt}$ em função de $p$ ; (b) gráfico da taxa de variação por mancha ocupada $\left(\frac{1}{p} \frac{dp}{dt}\right)$ em função do número de manchas ocupadas ( $p$ ). . . . .	29
4.1	Número de espécies no equilíbrio em função das taxas de extinção ( $E$ ) e imigração ( $I$ ) segundo o modelo (4.1) de Biogeografia de Ilhas. . . . .	34
4.2	Relação distância do continente e número de espécies. O modelo de Biogeografia de Ilhas prevê uma relação negativa entre a riqueza de espécies de uma dada ilha e o seu grau de isolamento do continente. $E$ representa a curva de extinção e $I$ a curva de imigração, de acordo com a Equação 4.1 . . . . .	35
4.3	Gráfico esquemático no qual uma relação qualidade da matriz e número de espécies é construída de forma análoga à relação distância e número de espécies. Modificação da Figura 4.2 para incluir a qualidade da matriz. O número de espécies no equilíbrio em ilhas imersas uma matriz de alta qualidade é superior àquele correspondente à ilhas imersas em uma matriz de baixa qualidade. . . . .	36
5.1	Metapopulação com efeito resgate com $E_{patch}$ dado por (5.3). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. $0$ e $B$ - localmente estável; $A$ - instável. Em (a) $km < e$ e os valores dos parâmetros são $m = 0,37$ ; $e = 0,5$ ; $W = 10$ ; $k = 1$ . Em (b) $km > e$ e $m = 0,4$ ; $e = 0,15$ ; $W = 10$ ; $k = 1$ . . . . .	46
5.2	Metapopulação com efeito resgate com limiar. $E_{patch}$ é dado por (5.4). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. Em (a): $0$ - instável; $A$ - estável. A persistência da metapopulação se estabelece em $A$ para qualquer condição inicial. Valores dos parâmetros: $m = 0,9$ ; $e = 0,7$ ; $A = 8$ ; $k = 1$ . Em (b): $0$ e $B$ - instáveis; $A$ e $C$ - localmente estáveis. Valores dos parâmetros: $m = 0,95$ ; $e = 0,7$ ; $T = 5$ ; $A = 8$ ; $k = 1$ . Quando $N$ está acima de um dado valor de ocupação (limiar de ocupação) o efeito resgate domina e a taxa de extinção cai abaixo da taxa de colonização. . . . .	47
5.3	Metapopulação com efeito anti-resgate com $E_{patch}$ dado por (5.6). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. Observar que para alguns valores crescentes de $m$ , o número de manchas ocupadas decresce ( $m_1 < m_2 < m_3 < m_4$ ). Valores dos parâmetros: $e = 0,3$ ; $T = 5$ ; $k = 1$ ; $m_1 = 0,5$ ; $m_2 = 2,5$ ; $m_3 = 4,5$ ; $m_4 = 6,5$ . . . . .	49
5.4	Metapopulação com efeito Allee com $C_{patch}$ dado por (5.7). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros: $e = 0,12$ ; $T = 5$ ; $m = 0,6$ ; $y = 0,6$ . . . . .	51

6.1	Diagrama de transição dos estados de ocupação das manchas de acordo com o modelo 6.4. O estado 1 representa a proporção de manchas ocupadas apenas pela presa e o estado 2 é a proporção de manchas ocupadas por presa e predador. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias e disponíveis para a metapopulação, $h$ . A passagem do estado 0 para o estado 1 se dá por meio da colonização das manchas vazias pelas presas oriundas tanto de manchas do estado 1 quanto das manchas do estado 2. O modelo também permite a transição do estado 2 para o estado 1 devido à extinção dos predadores em manchas do tipo presa e predador. . . . .	58
6.2	Isóclina das presas (parábola) e isóclina dos predadores (reta vertical) do modelo predador-presa (6.4) junto com algumas trajetórias no plano de fase $p_2 \times p_1$ , indicando tanto a persistência da metacomunidade bem como a extinção regional da metacomunidade para $e_{10} > c_{01}$ . • Condições iniciais. * Pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros: $c_{01} = 0,001$ ; $c'_{01} = 0,01$ ; $c_{12} = 0,01$ ; $e_{10} = 0,005$ ; $e_{20} = 0,005$ ; $e_{21} = 0,00033$ ; $h = 0,95$ . . . . .	61
6.3	Diagrama de transição de estados para uma metacomunidade mutualista, de acordo com o modelo (6.10). O estado 1 representa a proporção de manchas ocupadas apenas pela planta, e o estado 2 a proporção de manchas ocupadas pela planta e seu dispersor. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias, disponíveis para a metapopulação, $h$ . . . . .	64
6.4	Isóclina das plantas (parábola) e isóclina dos dispersores (reta vertical) do modelo de mutualismo (6.10) junto com algumas trajetórias no plano de fase $p_2 - p_1$ , indicando tanto a persistência da metacomunidade bem como a extinção regional da metacomunidade. • Condições iniciais. * Pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros: $c_{01} = 4$ ; $c_{12} = 4$ ; $e_{10} = 1,5$ ; $e_{20} = 0,5$ ; $h = 0,78$ . . . . .	65
6.5	Diagrama de transição dos estados de ocupação das manchas para uma metapopulação de duas espécies competitivas onde uma espécie é competitivamente superior à outra. O estado 1 representa a proporção de manchas ocupadas pela espécie 1. O estado 2 representa a proporção de manchas ocupadas pela espécie 2. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias e disponíveis para a metapopulação, i.e., $h$ , em um modelo com destruição de habitat. A espécie 1 coloniza qualquer mancha que não contenha a própria espécie, ao passo que a espécie 2 só coloniza as manchas vazias. . . . .	66
6.6	Proporção de manchas ocupadas no equilíbrio pelas espécies 1 e 2 ( $p_1^*$ e $p_2^*$ ) em função da proporção de habitat disponível para a metapopulação, $h$ . Linha cheia: $p_1^*$ (equação (6.16)) em função de $h$ . Linha tracejada: $p_2^*$ (equação (6.17)) em função de $h$ . Em (a) $c_1 = 0,2$ ; $c_{02} = 0,6$ ; $e = 0,1$ . A coexistência das espécies já ocorre no habitat original ( $h = 1$ ). Em (b) $c_1 = 0,5$ ; $c_{02} = 1,0$ ; $e = 0,2$ . Notar que em (b) embora o sucesso de colonização da espécie 2 seja superior ao da espécie 1, seu estabelecimento no ambiente (e por conseguinte, a coexistência das espécies) se dá apenas depois de um certo nível de destruição de habitat. . . . .	69

- 6.7 Rotas de transição para o modelo de competição de Slatkin (1974). Nesse modelo nenhuma das espécies competidoras é capaz de deslocar a outra durante o processo de colonização. O estado 1 e 2 correspondem à proporção de manchas ocupadas pelas espécies 1 e 2, respectivamente; O estado 3 é a proporção de manchas ocupadas por ambas espécies competidoras. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias e disponíveis para a metapopulação, i.e.,  $h$ . Quando uma das espécies coloniza um habitat ocupado pela outra espécie competidora existe uma probabilidade de ocorrer a coexistência local, representada no diagrama pela passagem dos estados 1 ou 2 para o estado 3. O risco de extinção de ambas espécies é maior quando na presença da outra espécie (passagens do estado 3 para os estados 1 ou 2). . . . . 71
- 6.8 Isóclinas de presas (parábola) e de predadores (linha inclinada) do modelo predador-presa (6.19) junto com trajetórias no plano de fase  $y - x$  para algumas condições iniciais. Observar a trajetória partindo de  $A$  que adentra a região  $y > x$ . Valores dos parâmetros:  $c_y = 0,9$ ;  $\mu = 0,2$ ;  $e_x = 0,15$ ;  $e_y = 0,1$ ;  $h = 1$ . . . . . 73

# Lista de Tabelas

# Capítulo 1

## Introdução

A abordagem tradicional de ecologia populacional pressupõe que todos os indivíduos pertençam à mesma população. Modelos são então construídos com o intuito de prever o tamanho populacional sob diferentes condições de recursos, estrutura etária, agregação espacial, dentre outros. Uma suposição presente na maioria desses estudos é a condição de população fechada, isto é, sem contribuição ou perda de indivíduos em virtude de processos migratórios.

Entretanto, muitas populações estão sujeitas a movimentos migratórios de seus indivíduos dentro da paisagem. Nesse caso, as populações locais interagem via dispersão de propágulos dentro de uma região espacialmente mais ampla.

Levins (1969) introduziu o termo **metapopulação** para definir, como o próprio termo sugere, uma população regional constituída de populações locais. As principais características que definem uma metapopulação são: a parte do espaço topográfico que oferece todos os recursos necessários para o crescimento de uma população é um conjunto de áreas distintas (manchas de habitat) dispersas dentro de uma matriz contínua de espaço inabitável; cada mancha é um potencial receptor e/ou doador de propágulos com relação a todas as outras manchas do sistema; a dinâmica local se mantém fora do equilíbrio, ocorrendo ciclos recorrentes de extinções e recolonizações de manchas causados por eventos externos, o que resulta em uma dinâmica metapopulacional regida pelos processos de colonização e extinção (Czárán, 1998).

Uma suposição fundamental do conceito original de metapopulação diz respeito à consideração de um espaço discreto, onde o alcance espacial das espécies é usual-

mente uma “*patchwork*” de habitats mais ou menos isolados dentro de uma matriz de habitat inóspito, resultante ou da heterogeneidade natural do ambiente, ou de atividades humanas de transformação do ambiente.

O conceito de metapopulação proposto por Levins segue as suposições fundamentais do modelo logístico de crescimento populacional, que podem ser escritas, em termos metapopulacionais, da seguinte forma:

1. a metapopulação é formada por um grande número de populações locais;
2. todas as manchas de uma mesma metapopulação são idênticas em cada um dos aspectos dinamicamente relevantes, tais quais, área e grau de isolamento;
3. as populações locais possuem dinâmicas independentes;
4. a dinâmica local não influencia a dinâmica regional;
  - 4.1 a dinâmica de populações locais ocorre numa escala de tempo bem mais rápida do que a dinâmica metapopulacional;
  - 4.2 o processo de migração não influencia a dinâmica das populações locais;
  - 4.3 os indivíduos das populações se reproduzem por panmixia.

Esses pressupostos formam a abordagem espacialmente implícita dos modelos de dinâmica metapopulacional a serem discutidos neste trabalho. Um modelo é dito espacialmente implícito quando não existe um conjunto específico de coordenadas espaciais indicando qual mancha está ou não ocupada, mas sim uma variável macroscópica: a proporção de manchas ocupadas. As questões que esse tipo de modelagem tenta responder são relacionadas aos problemas usuais de dinâmica de população e comunidade, tais quais: Sobre quais condições as populações (metapopulações) persistem ou coexistem? Quais são as propriedades de estabilidade do modelo escolhido?

De um ponto de vista prático, a modelagem de metapopulações pode contribuir para questões da Biologia da Conservação, porque, embora as espécies se encontrem em ambientes heterogêneos mesmo em um habitat natural fora do alcance de distúrbios humanos (Bascombe 1996 e 1998b, Czárán 1998), as manchas de habitat são

mais evidentes em áreas perturbadas, por exemplo, em decorrência de atividades agrícolas ou industriais.

## 1.1 Abordagens de modelos populacionais espacialmente estruturados

De acordo com a definição de metapopulação, constata-se que seus conceitos básicos - mancha de habitat, matriz inter-habitat, migração – estão ligados a modelos espacialmente estruturados, cuja categorização pode ser dividida em duas classes:

1. Modelos que levam em consideração as interações entre duas populações da mesma espécie interconectadas por migração.

Esta abordagem é útil quando o estudo se concentra especificamente no efeito da migração sobre a dinâmica local, supondo-se que as populações são reguladas sem perigo de extinção (Levins, 1969).

2. Modelos que levam em consideração as interações entre várias populações locais da mesma espécie.

Este caso se refere ao estudo de metapopulação no estrito senso, ou seja, quando há renovação de população (i.e., extinção e colonização). Em geral, os modelos correspondentes consideram um número elevado de fragmentos de habitat e de populações locais interconectadas por migração.

Nesta segunda classificação distinguem-se as seguintes abordagens:

- **espacialmente implícita,**
- **espacialmente explícita,**
- **espacialmente realista.**

### 1.1.1 Abordagem espacialmente implícita

Se o número de manchas é grande e elas são similares com relação ao tamanho e às condições ambientais, uma simplificação razoável seria reduzir a representação da dinâmica interna das manchas ao máximo. Para fazer isso, Levins (1969) simplificou os estados de abundância das populações para presença e ausência e ignorou efetivamente as suas dinâmicas e suas localizações espaciais tratando apenas os processos de colonização de manchas vazias e extinção de manchas ocupadas. Por essa razão, o modelo de Levins e seus correlatos são denominados espacialmente implícitos. Nesses modelos as populações locais são discretas (e em geral com dinâmicas independentes) e igualmente conectados por movimentos migratórios (ver Figura 1.1(a)). Apesar dessas suposições simplificadoras, que podem ser defendidas somente para uma metapopulação perto do regime permanente e sem fortes agregações espaciais, o modelo de manchas ajuda a analisar, por exemplo, condições para a persistência de uma metapopulação em um balanço entre colonização e extinção. A vantagem da abordagem espacial implícita é a tratabilidade da análise matemática e a relativa simplicidade conceitual; a desvantagem, por outro lado, é o seu realismo restrito que permite o estudo de um subconjunto das questões de interesse biológico.

Uma das características desta abordagem é a consideração da persistência da metapopulação, i.e., o número (ou proporção) de manchas ocupadas, ao contrário dos modelos de dinâmica populacional, onde a variável de interesse é a densidade populacional.

### 1.1.2 Abordagem espacialmente explícita

Essa abordagem supõe que populações locais sejam dispostas como células em uma malha regular, com tamanhos populacionais como variáveis contínuas (látice acoplado) ou discretas (autômato celular). A diferença principal entre esta abordagem e a espacialmente implícita são as interações localizadas: supõe-se que estas populações interajam (por meio de migração) somente com populações vizinhas (ver Figura 1.1(b)). A desvantagem é a necessidade de um vetor inteiro de presença e ausência das populações locais: o estado da metapopulação não é descrito simplesmente pela fração de células ocupadas (como na abordagem implícita). Por outro lado, como

cada célula na malha possui uma área constante e espaçamento constante, as regras matemáticas que governam o comportamento da população local são as mesmas em cada célula, facilitando, em parte, a elaboração de um programa computacional para modelar a dinâmica. Esses modelos demandam em geral uma carga de cálculo computacional elevada.

### 1.1.3 Abordagem espacialmente realistas

Esses modelos permitem a inclusão da especificação geométrica de redes de fragmentos: quantos fragmentos existem, suas áreas específicas, e onde exatamente estão localizados (ver Figura 1.1(c)). Incluir toda essa informação no modelo torna-se necessário, se o interesse for fazer previsões quantitativas acerca da dinâmica de metapopulações reais. Por exemplo, desejando-se avaliar as conseqüências de destruição de fragmentos específicos em um sistema de fragmentos, necessita-se de modelos espacialmente realistas. Por motivos óbvios, essa abordagem está intimamente ligada a trabalhos empíricos.

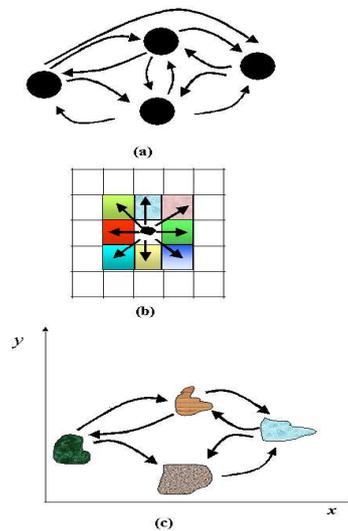


FIGURA 1.1: Esquema de abordagem de dinâmica metapopulacional: (a) espacialmente implícito: manchas com áreas iguais e todas conectadas entre si por migração; (b) espacialmente explícito: células de mesma área com migrações somente entre células vizinhas; (c) espacialmente realista: manchas com áreas não necessariamente iguais e localização espacial diferenciada; os movimentos migratórios podem se estender a todas as manchas.

## 1.2 Escopo do trabalho

Como mencionado anteriormente, este trabalho consistirá tão somente de modelos de dinâmica metapopulacional espacialmente implícitos, tendo como base o modelo de Levins. Cada capítulo apresentará variações deste modelo que relaxam algumas de suas suposições básicas com o intuito de incorporar detalhes dos processos de colonização e extinção e da estrutura do conjunto de habitats, preservando a estrutura espacialmente implícita. É visto, por exemplo, que embora o conceito de metapopulação tenha sido inicialmente aplicado para sistemas de uma espécie, ele foi posteriormente estendido para situações multiespécies nas quais os dois estados de presença e ausência de uma espécie do modelo de Levins são substituídos pelos 2<sup>s</sup> estados de possíveis combinações de presença-ausência para as  $s$  espécies (os também denominados biotas locais, em função da composição local de espécies).

A estrutura do trabalho possui a seguinte forma:

No Capítulo 2 consideram-se taxas de extinção e colonização dependentes ou não da ocorrência regional.

No Capítulo 3 inclui-se o efeito Allee e avalia-se a sua influência na dinâmica da metapopulação.

No Capítulo 4 exploram-se os resultados qualitativos da adição de qualidade da matriz.

No Capítulo 5 constrói-se um modelo metapopulacional que permite tratar os processos biológicos que ocorrem no nível da metapopulação (escala regional) de uma forma mais flexível.

No Capítulo 6 estudam-se algumas dinâmicas de metapopulações interativas - as metacomunidades - levando-se em conta a heterogeneidade espacial em alguns casos.

Por fim, no Capítulo 7 faz-se uma discussão sobre os resultados do trabalho.

# Capítulo 2

## Uma generalização do modelo de Levins

### 2.1 Introdução

Modelos de dinâmica metapopulacional espacialmente implícitos descrevem a variação na proporção de manchas ocupadas por populações de uma ou mais espécies ao longo do tempo por meio de um balanço entre os processos regionais de colonização e extinção. Essas populações são consideradas imersas em uma matriz de habitat inóspito, porém interconectadas pela migração.

O modelo de Levins descreve a taxa de variação temporal da proporção de manchas ocupadas como um balanço entre a taxa de colonização regional de manchas vazias e a taxa de extinção regional de manchas ocupadas.

O objetivo desse capítulo é introduzir a estrutura geral do modelo de Levins e apresentar algumas variantes do mesmo que tentam incluir maiores detalhes da dinâmica metapopulacional sobre os processos de colonização e extinção, tais quais:

- Colonização interna
- Colonização externa (“*propagule rain*”)
- Efeito resgate

Como será visto, tais alterações ao modelo de Levins afetam as taxas locais de colonização e extinção por expressá-las como funções da variável de estado ( $p$ ) do modelo.

## 2.2 Estrutura geral do modelo de Levins

Levins (1969) introduziu um importante conjunto de modelos de metapopulação da forma

$$\frac{dp}{dt} = I - E, \tag{2.1}$$

onde  $p$  é a fração de manchas (homogêneas) ocupadas por uma espécie ( $0 \leq p \leq 1$ ).  $I$  e  $E$  são taxas de imigração e extinção regionais, respectivamente. Essas taxas representam medidas do conjunto inteiro de manchas e são escritas como funções das taxas locais de colonização e extinção.

A taxa regional de imigração pode ser descrita por

$$I = g(p)(1 - p), \tag{2.2}$$

onde  $g(p)$  representa a taxa de colonização por mancha vazia. Independente da forma de  $g$ , a taxa de imigração  $I$  é zero quando todas as manchas estão ocupadas ( $p = 1$ ). A taxa de extinção  $E$  pode ser dada por

$$E = e(p)p \tag{2.3}$$

onde  $e(p)$  é a taxa de extinção por mancha ocupada. A taxa de extinção  $E$  é nula quando todas as manchas estão vazias ( $p = 0$ ).

Substituindo-se (2.2) e (2.3) em (2.1), tem-se o seguinte modelo geral de dinâmica metapopulacional conforme a estrutura proposta por Levins:

$$\frac{dp}{dt} = g(p)(1 - p) - e(p)p. \tag{2.4}$$

A partir do modelo geral dado por (2.4), montam-se os demais modelos de metapopulação atribuindo-se candidatos a  $g(p)$  e  $e(p)$ .

## 2.3 Colonização interna

No contexto da colonização dependente da ocorrência regional, ou colonização interna, supõe-se que cada mancha atua como uma fonte de indivíduos migrantes responsáveis pela colonização dos fragmentos vazios. Supondo que a taxa de colonização por mancha vazia  $g$  seja linearmente proporcional à fração de manchas ocupadas  $p$ , tem-se,

$$g = ip. \tag{2.5}$$

A constante  $i$  ( $> 0$ ) indica a intensidade de colonização, isto é, quanto da taxa de colonização por mancha vazia,  $g$ , aumenta com o número de manchas ocupadas,  $p$ . Notar que se a metapopulação se extinguir ( $p = 0$ ), a taxa de colonização por mancha vazia será nula porque não há outra fonte de colonizadores.

A taxa de extinção por mancha ocupada  $e(p)$ , pode, por exemplo, ser independente da proporção de manchas ocupadas  $p$ , isto é,

$$e(p) = e_m, \tag{2.6}$$

onde  $e_m$  representa a intensidade de extinção. Neste caso, a taxa regional de extinção  $E$  será zero quando  $e_m = 0$ , ou  $p = 0$  (nenhuma mancha ocupada).

Substituindo (2.5) e (2.6) em (2.4), tem-se o modelo de colonização interna

$$\frac{dp}{dt} = ip(1 - p) - e_m p \tag{2.7}$$

A fração de áreas ocupadas no equilíbrio ( $p^*$ ) é dada por:

$$p^* = 1 - \frac{e_m}{i} \tag{2.8}$$

A persistência da metapopulação ( $p^* > 0$ ) só ocorrerá, se a razão entre os

parâmetros de extinção ( $e_m$ ) e de colonização ( $i$ ) for menor do que 1 . Originalmente, esta foi a estrutura do modelo proposto por Levins (1969).

## 2.4 Colonização externa (o “*propagule rain*”)

Neste caso, a taxa de colonização local  $g$  independe da proporção de manchas ocupadas. A imigração ocorre devido a uma fonte externa de migrantes, analogamente à terminologia continente-ilha empregada em Biogeografia de Ilhas. Tem-se,

$$g(p) = i. \tag{2.9}$$

Considerando a taxa de extinção por mancha ocupada  $e(p)$  independente da proporção de manchas ocupadas  $p$ ,

$$e(p) = e_m \tag{2.10}$$

O resultado é um modelo similar ao modelo de Biogeografia de Ilhas:

$$\frac{dp}{dt} = i(1 - p) - e_m p \tag{2.11}$$

A proporção de áreas ocupadas no equilíbrio ( $p^*$ ) é dada por:

$$p^* = \frac{i}{i + e_m} \tag{2.12}$$

Neste modelo a proporção de áreas ocupadas no equilíbrio ( $p^*$ ) é um balanço entre as intensidades de extinção e imigração. Notar que  $p^*$  é sempre positivo, qual seja, haverá sempre áreas ocupadas devido à fonte externa de imigração constante (referida como “*propagule rain*” na literatura devido a Gotelli (1991)), garantindo

portanto a persistência da metapopulação em qualquer caso.

## 2.5 Efeito resgate e colonização interna

Até o presente, a taxa de extinção por mancha ocupada não dependia da fração de áreas ocupadas,  $p$ . O modelo proposto por Hanski (1982) considera que a taxa de extinção por mancha ocupada é um processo dependente da ocorrência regional, da seguinte forma:

$$e(p) = e_m(1 - p) \quad (2.13)$$

A taxa de extinção por mancha ocupada diminui com o aumento da fração de manchas ocupadas. Isto advém do fato de que manchas ocupadas podem fornecer indivíduos migrantes para manchas vazias diminuindo a taxa de extinção local - o chamado efeito resgate. O modelo com efeito resgate e colonização interna possui a seguinte estrutura:

$$\frac{dp}{dt} = ip(1 - p) - e_m(1 - p)p \quad (2.14)$$

Neste caso, a metapopulação persiste em uma paisagem saturada ( $p^* = 1$ ) se a intensidade de colonização ( $i$ ) for maior do que a intensidade de extinção ( $e_m$ ). Caso contrário, ocorre a extinção regional ( $p^* = 0$ ).

## 2.6 Efeito resgate e colonização externa

Gotelli (1991) propõe um modelo com efeito resgate e colonização externa:

$$\frac{dp}{dt} = i(1 - p) - e_m(1 - p)p. \quad (2.15)$$

A fração de manchas ocupadas no equilíbrio é dada por:

$$p^* = \frac{i}{e_m}. \quad (2.16)$$

Sempre que a taxa de colonização local for independente da ocorrência regional (“*propagule rain*”) a persistência da metapopulação é realçada. A presença de um efeito resgate junto com o “*propagule rain*” garantem a persistência da metapopulação. De fato, no modelo acima, quando a intensidade de extinção for menor do que a intensidade de colonização, a metapopulação ficará saturada no equilíbrio com todas as manchas ocupadas ( $p^* = 1$ ). Uma crítica a esse modelo é a presença de processos contraditórios de colonização e extinção. Assumindo que ocorre somente colonização externa (hipótese do “*propagule rain*”), como pode o efeito resgate prevenir a extinção local?

Os quatro modelos acima podem ser condensados na Figura 2.1:

		TAXA DE EXTINÇÃO	
		Efeito resgate	
		<i>D</i>	<i>I</i>
TAXA DE IMIGRAÇÃO	<i>D</i>	$\frac{dp}{dt} = ip(1-p) - e_m p(1-p)$ <p>(Hanski 1982)</p>	$\frac{dp}{dt} = ip(1-p) - e_m p$ <p>(Levins 1969)</p>
	Colonização externa (“ <i>propagule rain</i> ”) <i>I</i>	$\frac{dp}{dt} = i(1-p) - e_m p(1-p)$ <p>(Gotelli 1991)</p>	$\frac{dp}{dt} = i(1-p) - e_m p$ <p>(Gotelli 1991)</p>

FIGURA 2.1: Modificado de Gotelli (1991). Quatro modelos de metapopulação são possíveis dependendo se as taxas locais de colonização e extinção são dependentes (*D*) ou independentes (*I*) da ocorrência regional. Se a taxa de extinção por mancha ocupada é dependente da ocorrência regional, o modelo inclui o efeito resgate. Se a taxa de imigração por mancha vazia é independente da ocorrência regional, o modelo inclui o “*propagule rain*”.

## 2.7 Um modelo metapopulacional genérico

Os modelos apresentados até aqui representam extremos de um contínuo de modelos metapopulacionais. Por exemplo, a equação (2.14) implica que o sistema é fechado porque colonizadores são oriundos somente das manchas ocupadas de dentro do sistema. Embora esta suposição seja verdadeira para arquipélagos isolados, muitos sistemas são caracterizados por alguma colonização externa. De forma similar, a equação (2.14) implica que o efeito resgate é tão intenso a ponto de anular a taxa de extinção por mancha ocupada quando as manchas estão todas ocupadas. Seria mais realista supor que cada mancha possui uma probabilidade intrínseca de extinção que não pode ser reduzida por um efeito resgate, mesmo numa paisagem saturada.

O modelo a seguir foi proposto por Gotelli (1993), e tenta incorporar todos esses processos ao assumir que as taxas locais de colonização e extinção são funções lineares de  $p$ :

$$\frac{dp}{dt} = (a + bp)(1 - p) - (c - dp)p. \quad (2.17)$$

Seguindo a notação das seções anteriores,  $g(p) = a + bp$ , onde  $a$  é a contribuição externa de um propágulo para a colonização. Quando a metapopulação está regionalmente extinta ( $p = 0$ ),  $a$  é a taxa de colonização local independente da ocorrência regional.  $b$  mede o aumento na taxa de colonização local causado pelo acréscimo de um fragmento ocupado na metapopulação. Logo,  $b$  representa o grau de influência da metapopulação sobre a colonização local (ver Figura 2.2(a)).

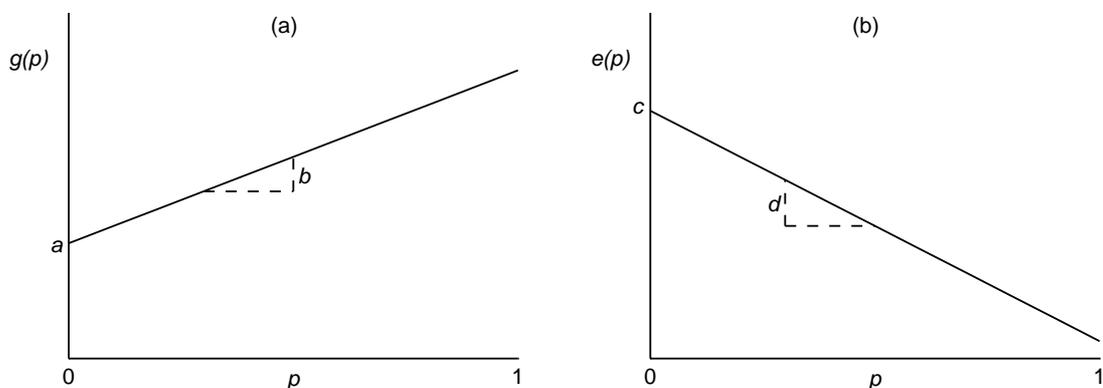


FIGURA 2.2: (a) Gráfico da taxa de colonização por mancha vazia  $g(p)$ . (b) Gráfico da taxa de extinção por mancha ocupada  $e(p)$ .

A taxa de extinção por mancha ocupada  $e(p)$  e depende dos parâmetros  $c$  e  $d$ ,

$$e(p) = c - dp,$$

como mostrado na Figura 2.2(b).  $c$  mede a propensão intrínseca à extinção de um fragmento ocupado.  $d$  mede o efeito resgate, ou seja, a redução na taxa de extinção local dada pelo acréscimo de um fragmento ocupado na metapopulação. Considerando o efeito resgate, se  $c$  é maior do que  $d$ , cada fragmento ainda terá uma propensão intrínseca de extinção, quando a proporção de manchas ocupadas for igual a um.

Do modelo (2.17) pode-se obter os modelos de Levins (1969), Hanski (1982), e Gotelli (1991). Se  $a = 0$  e  $d = 0$ , o modelo se reduz à equação de Levins (1969); se  $a = 0$  e  $c = d$ , o modelo se reduz à equação de Hanski (1982); se  $b = 0$  e  $c = d$ , o resultado é um modelo com “*propagule rain*” e um efeito resgate (Gotelli, 1991); se  $b = 0$  e  $d = 0$ , tem-se um modelo com “*propagule rain*” (Gotelli, 1991). O esquema da relação entre os modelos é mostrado na Figura 2.3:

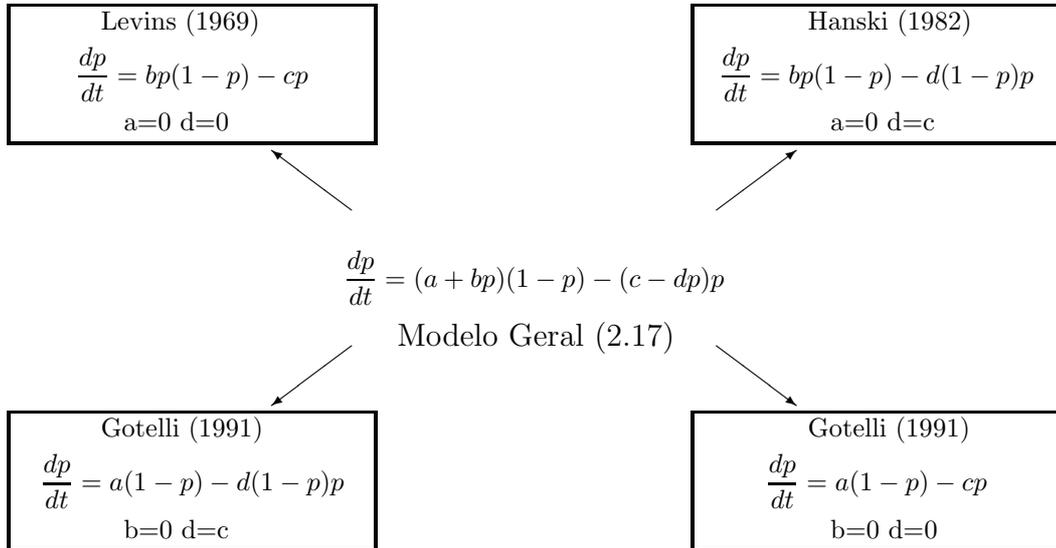


FIGURA 2.3: Passagem do modelo geral para os modelos de Levins (1969), Hanski (1982) e Gotelli (1991).

Dado que a taxa de colonização local  $g(p)$  deve assumir valores maiores ou igual

a zero, na ocorrência de extinção regional ( $p = 0$ ), o parâmetro  $a$  pode assumir apenas valores maiores ou igual a zero. Da mesma forma, o parâmetro  $b$ , que mede a influência da metapopulação sobre a colonização interna, deve assumir apenas valores maiores ou igual a zero. Isto significa que um aumento na ocupação dos fragmentos causa um efeito positivo, ou nulo, na taxa de imigração.

O parâmetro  $c$  também deve assumir valores não negativos, dado que a taxa de extinção local deve assumir um valor maior ou igual a zero. Quando todas as manchas estão ocupadas ( $p = 1$ ), se  $c$  e  $d$  são ambos positivos, a taxa de extinção local é estritamente positiva quando  $c$  é maior do que  $d$ , e nula quando  $c$  é igual a  $d$ . Um valor positivo de  $d$  significa que um aumento na ocupação dos fragmentos ocasiona uma diminuição na taxa de extinção por mancha ocupada (efeito resgate), ao passo que um valor nulo de  $d$  a mantém inalterada.

Portanto, para se estudar as condições de persistência de uma metapopulação, deve-se restringir os parâmetros do modelo (2.17) a  $a, b, c, d \geq 0$  e  $c \geq d$ . Chamando o membro direito da Equação (2.17) de  $f(p)$ , e rearranjando os termos dessa equação o resultado é uma função quadrática, cujas raízes são as metapopulações de equilíbrio:

$$f(p) = (d - b)p^2 + (b - a - c)p + a \quad (2.18)$$

$$p_{1,2}^* = \frac{-(b - a - c) \pm \sqrt{(b - a - c)^2 - 4a(d - b)}}{2(d - b)} \quad (2.19)$$

Desde que  $p$  assume valores no intervalo  $[0, 1]$ , de acordo com a estrutura do modelo de dinâmica metapopulacional (2.17), tem-se:

Para  $p = 0$ ,  $f(0) = a \geq 0$  porque  $p$  não pode tornar-se negativo.

Para  $p = 1$ ,  $f(1) = (d - c) \leq 0$  porque  $p$  não pode ultrapassar o valor 1.

Devido às restrições acima, quatro possíveis casos devem ser analisados para a existência do equilíbrio ( $p^*$ ):

1.  $f(0) = a > 0$  e  $f(1) = (d - c) < 0$ . Uma raiz estável ( $f'(p^*) < 0$ ) corta o eixo das abscissas exatamente entre os valores  $p = 0$  e  $p = 1$ . Se  $d > b$ ,  $p^*$  é igual à menor raiz (Figura 2.4(i)). Se  $d < b$ , o valor de  $p$  no equilíbrio é igual à maior raiz (Figura 2.4(ii)). Se  $d = b$  o resultado é uma única raiz estável (Figura

2.4(iii)) .

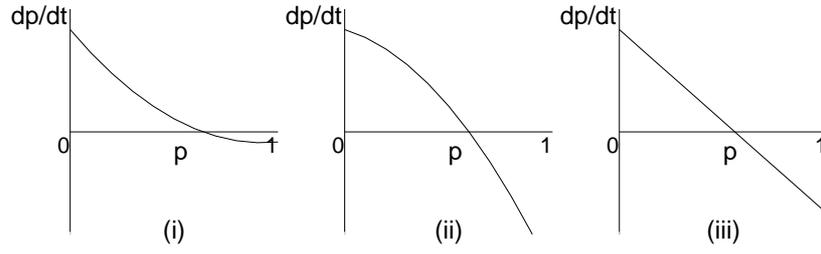


FIGURA 2.4: Caso  $a > 0$ ;  $c - d > 0$ ; (i)  $d > b$ . (ii)  $d < b$ . (iii)  $d = b$ . (iii).

2.  $f(0) = a > 0$  e  $f(1) = (d - c) = 0$ . Neste caso,  $f'(1) = d - b - a$ , determina se a função atinge um zero entre  $p = 0$  e  $p = 1$ . Se  $f'(1) > 0$  então  $f$  tem uma única raiz estável (Figura 2.5(i)). Se  $f'(1) \leq 0$  então  $p \rightarrow 1$  (ocupação de todas as manchas, Figuras 2.5(ii) e (iii)).

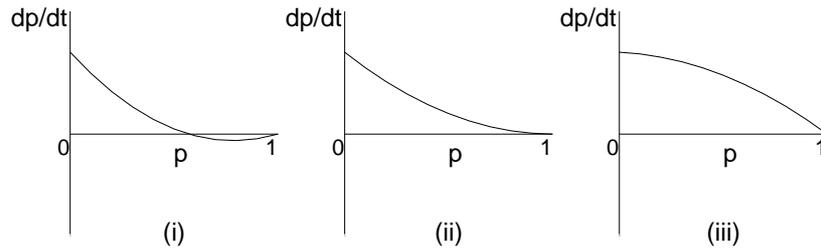


FIGURA 2.5: Caso  $a > 0$ ;  $c = d$ ; (i)  $f'(1) > 0$ . (ii)  $f'(1) = 0$ . (iii)  $f'(1) < 0$ .

3.  $f(0) = a = 0$  e  $f(1) = d - c < 0$ . Neste caso a solução depende de  $f'(0) = b - c$ . Se  $f'(0) \leq 0$  então  $p \rightarrow 0$  (extinção regional, Figuras 2.6(i) e (iii)). Se  $f'(0) > 0$  existe uma única raiz estável entre  $p = 0$  e  $p = 1$  (Figura 2.6(ii));

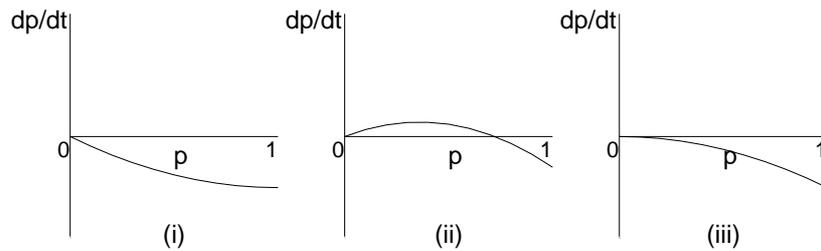


FIGURA 2.6: Caso  $f(0) = 0$ ;  $f(1) < 0$ ; (i)  $f'(0) < 0$ ; (ii)  $f'(0) > 0$ ; (iii)  $f'(0) = 0$ .

4.  $f(0) = a = 0$  e  $f(1) = d - c = 0$ . Se  $d < b$  então  $p \rightarrow 1$  (ocupação de todas as manchas, Figura 2.7(i)). Se  $d > b$  então  $p \rightarrow 0$  (extinção regional, Figura 2.7(ii)). Se  $d = b$  então  $p$  tem um equilíbrio neutro arbitrário, uma vez que  $\frac{dp}{dt} = 0$  para todo  $p$  (Figura 2.7(iii)).

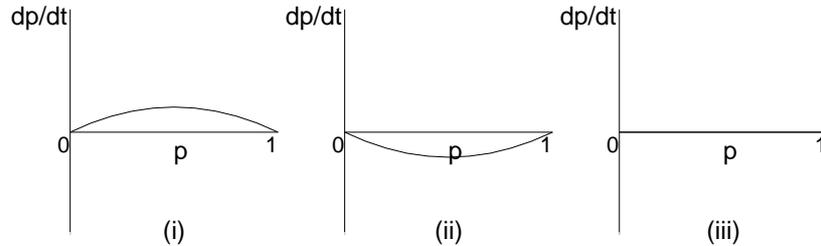


FIGURA 2.7: Caso  $a = 0$ ;  $d - c = 0$ ; (i)  $d < b$ ; (ii)  $d > b$ ; (iii)  $d = b$ .

Se houver alguma colonização externa ( $a > 0$ ), então  $p$  sempre alcançará um equilíbrio estável maior do que zero (persistência). Se não existir colonização externa, um equilíbrio estável pode ser alcançado, se a colonização interna ( $b$ ) for forte o bastante para impedir a extinção ( $c, d$ ).

## 2.8 Efeito resgate não linear

Até o presente as taxas locais de colonização e extinção foram consideradas funções lineares de  $p$ . Uma característica oriunda de estudos empíricos mostra que o efeito resgate pode ter uma forma não linear (Hanski, 1998), levando à formulação do seguinte modelo de dinâmica metapopulacional (nos moldes do modelo (2.17)):

$$\frac{dp}{dt} = ap(1 - p) - e \exp^{-cp} p \quad (2.20)$$

Traçando-se as curvas das taxas regionais de colonização e extinção em função de  $p$  no mesmo gráfico, obtém-se:

Observar que ao contrário dos demais casos, existe uma multiplicidade de estados de equilíbrio localmente estáveis: a extinção regional  $(0, 0)$  e a persistência descrita

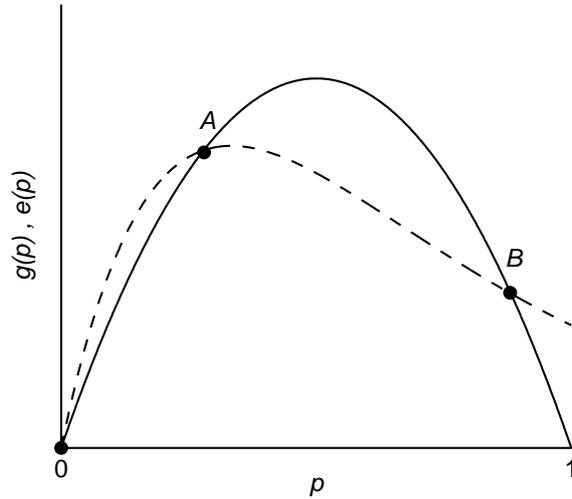


FIGURA 2.8: Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • representa os pontos de equilíbrio. A origem é localmente estável (extinção regional). A persistência é representada pelo ponto  $B$ . O ponto  $A$  é instável e determina o resultado dinâmico da metapopulação de acordo com o nível de ocupação inicial (condição inicial).

pelo ponto  $B$  (ver Figura 2.8). O ponto  $A$  é instável e determina o resultado dinâmico da metapopulação de acordo com o seu nível de ocupação inicial: abaixo de  $A$  a metapopulação se extingue; entre  $A$  e  $B$  ou acima de  $B$ , a metapopulação se estabiliza em  $B$ .

## 2.9 Efeitos da destruição de habitat

Nos casos anteriores, a suposição subjacente aos modelos considerava a existência de um habitat prístino, uma vez que a proporção de manchas ocupadas variavam de 0 (extinção) a 1 (paisagem saturada). Todavia, a destruição de habitat - notadamente em virtude de perturbações antropogênicas - é um processo de ocorrência praticamente contínua e de grande intensidade. Por conseguinte, torna-se importante incluir a destruição de habitat nos modelos metapopulacionais para se avaliar o seu impacto na persistência da metapopulação.

Suponha que uma fração do habitat original seja destruído. A fração de habitat

disponível para a metapopulação,  $h$ , em relação ao habitat original, é dada por

$$h = \frac{\text{habitat disponível}}{\text{habitat disponível} + \text{habitat destruído}},$$

onde

$$\text{habitat disponível} + \text{habitat destruído} = \text{habitat original}.$$

Em uma paisagem que não passou por nenhum processo de destruição de habitat, tem-se  $h = 1$  e, de acordo com a estrutura de Levins, a fração de habitat ocupado mais a fração de habitat vazio deve somar 1:

$$(1 - p) + p = 1$$

Havendo uma proporção  $d$  de habitat destruído,  $h = 1 - d$  será a proporção remanescente disponível para a metapopulação. A hipótese subjacente é que essa destruição é homogeneamente distribuída entre manchas ocupadas e vazias (Hanski, 1998). Ou seja,

$$h [(1 - p) + p] = h (1 - p) + hp = h$$

Define-se então uma nova variável  $P_{TOT}$  tal que

$$P_{TOT} = hp$$

O modelo de Levins segundo essa nova variável será dado por:

$$\frac{dP_{TOT}}{dt} = iP_{TOT}(h - P_{TOT}) - e_m P_{TOT} \quad (2.21)$$

O modelo de Levins segundo a variável (original)  $p$  será dado por (substituindo

$P_{TOT}$  por  $hp$ )

$$\frac{dp}{dt} = iph(1 - p) - e_m p.$$

Observar que a intensidade de extinção continua a mesma ( $e$ ), porém a intensidade de colonização torna-se  $ih$ .

Na literatura ecológica, entretanto, os modelos baseados no modelo de Levins que incluem destruição de habitat, estão na sua maioria formulados pela parametrização (2.21). A título de exemplo, considerar o modelo (2.7) nos moldes do modelo (2.21):

$$\frac{dp}{dt} = ip(h - p) - e_m p. \quad (2.22)$$

No equilíbrio:

$$p^* = h - \frac{e_m}{i}. \quad (2.23)$$

Observar que para haver persistência da metapopulação ( $p^* > 0$ )

$$h > \frac{e_m}{i}, \quad (2.24)$$

Modelos de destruição de habitat introduzem o conceito de **limiar de erradicação**, em analogia aos modelos epidemiológicos, significando a proporção mínima de habitat requerida para a persistência da metapopulação  $h - p^* = \frac{e_m}{i}$  (Hanski et al. 1996, Bascompte 1996, Amarasekare 1998). O comportamento do modelo é mostrado na Figura 2.9 por plotar a proporção de manchas ocupadas no equilíbrio em função da proporção de habitat destruído ( $1 - h$ ). O limiar de erradicação é alcançado quando a proporção de habitat disponível é igual ou menor do que a proporção de habitat desocupado, quando 100% do habitat era disponível (habitat original). Mesmo se  $e_m < i$  a metapopulação se extinguirá se o habitat disponível é destruído além do limiar  $\frac{e_m}{i}$ . Em outros termos, para haver extinção regional, não é necessária a destruição de todo o habitat disponível.

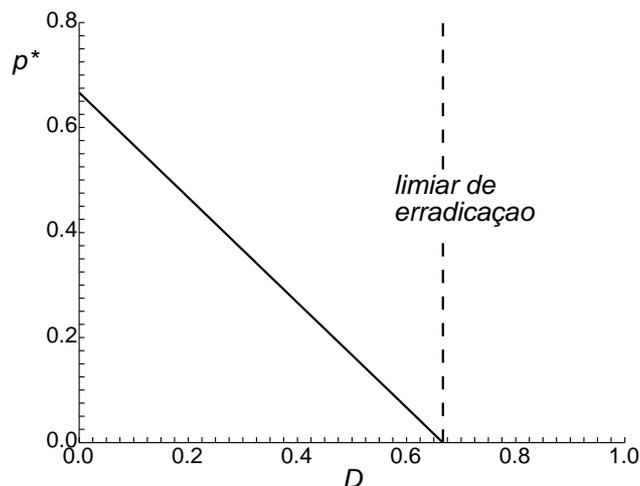


FIGURA 2.9: Modificado de Bascompte (1996). A proporção de manchas ocupadas no equilíbrio ( $p^*$ ) é plotada como uma função da fração de habitat destruído ( $D$ ) de acordo com o modelo (2.22). O limiar de erradicação aparece quando a fração de habitat destruído é igual a uma fração crítica dada por  $D_c = 1 - \frac{e}{m}$ . Na figura,  $e = 0,2$  e  $i = 0,6$ .

## 2.10 Discussão

Neste capítulo foi apresentada a forma geral de modelos de dinâmica metapopulacional espacialmente implícita segundo a formulação de Levins. A estrutura básica consiste no balanço entre extinções e colonizações regionais. Dentro deste contexto foram incorporados quatro importantes processos metapopulacionais:

1. colonização dependente da ocorrência regional
2. colonização externa (“*propagule rain*”)
3. risco intrínseco de extinção
4. efeito resgate.

O tratamento desses processos em modelos metapopulacionais é em grande parte das vezes feito pela inclusão dos parâmetros  $a$ ,  $b$ ,  $c$  e  $d$  no modelo (2.17). Uma característica dos modelos apresentados é a unicidade de pontos de equilíbrio estáveis, indicando, portanto, uma persistência ou a extinção regional. O resultado da dinâmica é determinado na maioria dos casos pela magnitude dos parâmetros ou intensidades de colonização e extinção. Por outro lado, a estrutura do modelo

(2.17) permite a inclusão de novas formas que descrevem os mecanismos de colonização e extinção. Por exemplo, por intermédio de um efeito resgate regido por um decréscimo exponencial da taxa de extinção por mancha ocupada, obtém-se um modelo com dois pontos de equilíbrio localmente estáveis - persistência ou extinção regional. A dinâmica metapopulacional dependerá da magnitude dos parâmetros e das condições iniciais em modelos que apresentam multiplicidade de pontos de equilíbrio.

Embora simples, como a maioria dos modelos estratégicos, o modelo de Levins com destruição de habitat prevê uma importante conclusão da biologia da conservação: a extinção regional de uma metapopulação pode ocorrer sem que o habitat esteja totalmente destruído. Vale salientar que esta propriedade se estende a modelos mais mecanísticos, tais quais os espacialmente explícito e realista.

# Capítulo 3

## Efeito Allee e dinâmica metapopulacional

### 3.1 Introdução

A maior parte da teoria de dinâmica metapopulacional está arraigada na estrutura de ocupação de manchas proposta por Levins, que fornece a base conceitual para o entendimento dos processos da fragmentação de habitat sobre a persistência de populações e comunidades. O modelo de Levins possui uma formulação análoga à do modelo logístico onde a população cresce mesmo a baixas densidades populacionais. Portanto, na formulação de Levins, a taxa de variação da metapopulação por mancha ocupada cresce quando o número de fragmentos diminui – ou seja, a metapopulação obedece ao processo de crescimento quando raro.

Sabe-se que populações isoladas se extinguem quando atingem baixos níveis populacionais (i.e., tornam-se raras) em decorrência do Efeito Allee, como uma consequência por exemplo, da escassez de oportunidades de reprodução a baixas densidades populacionais. O efeito Allee impinge uma taxa de variação da população negativa para tamanhos populacionais abaixo de uma densidade limiar. Se populações isoladas vão à extinção quando raras, uma metapopulação também pode se extinguir quando rara, de modo que a sua taxa total de variação por mancha ocupada decresça, quando a proporção de fragmentos ocupados diminui abaixo de um nível crítico. Nesse sentido, os modelos que usam a estrutura de Levins superestimam as condições de persistência de metapopulações que possuem um limiar de

extinção.

Neste capítulo, tendo em vista a analogia entre o modelo de Levins e o modelo logístico, investiga-se como o efeito Allee pode influenciar a dinâmica de uma metapopulação de Levins.

## 3.2 Relação entre o Modelo Logístico e o modelo de Levins

A fim de apresentar o modelo de metapopulação com efeito Allee, é importante mostrar a relação entre o modelo logístico de crescimento populacional e o modelo de Levins. O modelo de Levins pode ser escrito da seguinte forma análoga ao modelo logístico:

$$\frac{dp}{dt} = (m - e)p \left( 1 - \frac{p}{1 - \frac{e}{m}} \right), \quad (3.1)$$

onde  $p$  representa a proporção de fragmentos ocupados na paisagem pela espécie em questão,  $m$  é a intensidade de colonização, e  $e$  é a intensidade de extinção. Por analogia ao modelo logístico,

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right), \quad (3.2)$$

observa-se que:

- $(m - e)$  é equivalente à taxa intrínseca de crescimento populacional  $r$
- $(m - e) \left( 1 - \frac{p}{1 - \frac{e}{m}} \right)$  é equivalente à taxa de crescimento *per capita*  $r \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$
- $1 - \frac{e}{m}$  é equivalente à capacidade suporte da população  $K$ .

A analogia entre o modelo logístico e o de Levins provê uma forma simples de se avaliar os efeitos de pequenas metapopulações.

O valor positivo da taxa de variação das manchas ocupadas (termo da dependência da densidade vezes a taxa intrínseca de crescimento), assegura que a metapopulação aumente quando rara (ver Figura 3.1).

A analogia entre o modelo logístico e o de Levins provê uma forma simples de se avaliar os efeitos de pequenas metapopulações. Se  $e < m$ , a metapopulação atinge um equilíbrio positivo para qualquer condição inicial. No caso de metapopulações iniciais pequenas, este fato é denominado de crescimento quando raro - um comportamento idêntico ao modelo logístico para condições iniciais pequenas no contexto populacional (ver Figura 3.1).

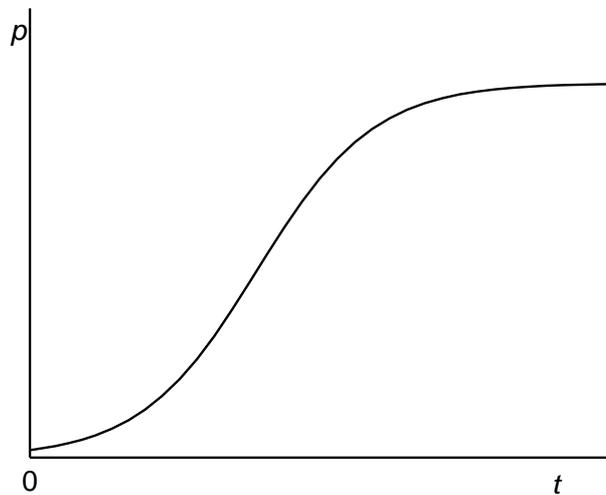


FIGURA 3.1: Forma da curva logística para a proporção de manchas ocupadas em uma metapopulação (Eq. 3.1) e uma condição inicial pequena. O valor positivo da taxa de variação das manchas ocupadas assegura que a metapopulação aumente quando rara.

### 3.3 Modelo logístico com efeito Allee

O modelo logístico com efeito Allee pode ter a seguinte forma:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \left(\frac{N}{K} - \frac{A}{K}\right), \quad (3.3)$$

onde  $A$  ( $0 < A < K$ ) é a densidade limiar abaixo da qual a taxa de variação da população é negativa ( $dN/dt < 0$ ) em virtude do efeito Allee. Este modelo mostra como uma população pode ir à extinção quando rara (ver Figura 3.2). Dada a analogia entre o modelo logístico e o de Levins, um modelo com efeito Allee pode ser escrito para uma metapopulação apenas por substituir os termos metapopulacionais correspondentes na Equação (3.3).

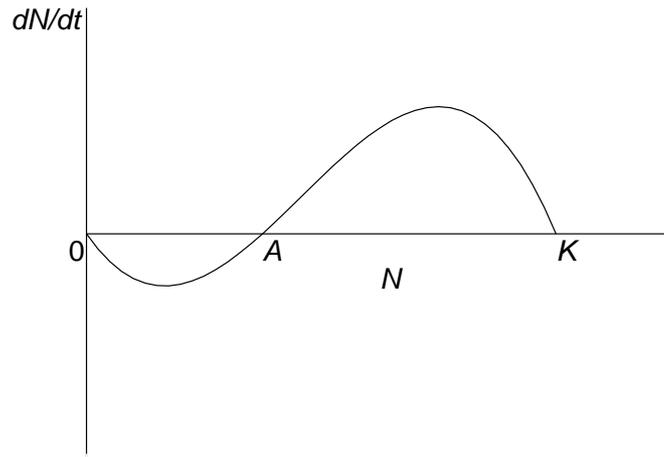


FIGURA 3.2: Gráfico da taxa de variação populacional  $\frac{dN}{dt}$  com efeito Allee para o caso logístico. A taxa de variação populacional é negativa para níveis populacionais menores do que  $A$ .

### 3.4 Modelo de Levins com efeito Allee

No nível metapopulacional, a colonização é um processo equivalente à reprodução populacional, de modo que uma metapopulação pode sofrer uma redução desproporcional no seu sucesso de colonização a baixos níveis de ocupação. Em uma metapopulação com efeito Allee a taxa de variação metapopulacional por mancha ocupada é negativa quando o nível de manchas ocupadas estiver abaixo de um nível crítico (Amarasekare, 1998).

Dada a analogia entre o modelo logístico e o de Levins, um efeito Allee pode ser

inserido no modelo de Levins da seguinte forma (Amarasekare 1998):

$$\frac{dp}{dt} = (m - e)p \left( 1 - \frac{p}{1 - \frac{e}{m}} \right) \left( \frac{p}{1 - \frac{e}{m}} - \frac{a}{1 - \frac{e}{m}} \right), \quad (3.4)$$

onde  $a$  ( $0 < a < 1 - \frac{e}{m}$ ) é o nível crítico de manchas ocupadas, abaixo do qual a taxa de variação da metapopulação é negativa ( $dp/dt < 0$ ) e a metapopulação se extingue em virtude do efeito Allee (ver Figura 3.3).

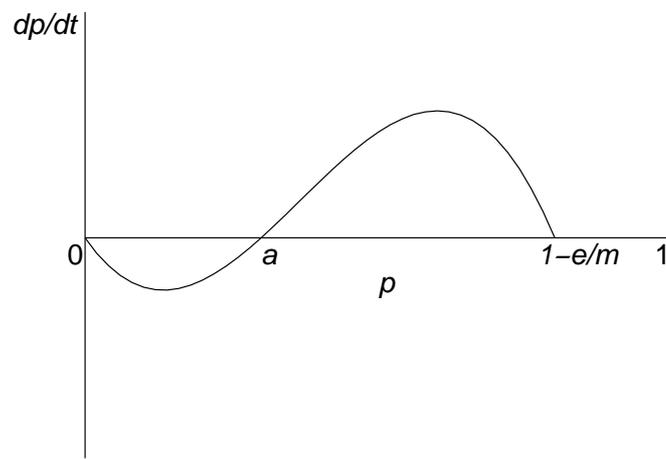


FIGURA 3.3: Gráfico da taxa de variação metapopulacional  $\frac{dp}{dt}$  com efeito Allee. De forma similar à Figura 3.2, a taxa de variação metapopulacional é negativa para níveis populacionais menores que  $a$ .

O modelo de dinâmica metapopulacional com efeito Allee (3.4) possui três pontos de equilíbrio:

- 0 - extinção regional (localmente estável)
- $a$  - limiar metapopulacional de extinção (instável)
- $1 - \frac{e}{m}$  - persistência da metapopulação (localmente estável).

A persistência ou a extinção regional ocorrerá, respectivamente, em função da condição inicial ser maior ou menor que o limiar de extinção,  $a$  (figura 3.3).

A metapopulação de equilíbrio não trivial (i.e.,  $p^* > 0$ )  $p^* = 1 - \frac{e}{m}$  é a mesma do modelo de Levins com colonização interna sem efeito resgate. Entretanto, ela será estável se

$$\left. \frac{d}{dp} \left( (m - e)p \left( 1 - \frac{p}{1 - \frac{e}{m}} \right) \left( \frac{p}{1 - \frac{e}{m}} - \frac{a}{1 - \frac{e}{m}} \right) \right) \right|_{p=1-\frac{e}{m}} < 0 \implies m(1 - a) > e. \quad (3.5)$$

No modelo metapopulacional com efeito Allee a condição  $m > e$  não é o suficiente para garantir a persistência da metapopulação. Para que a estabilidade do ponto de equilíbrio  $p^* = 1 - \frac{e}{m}$  seja garantida a taxa de colonização realizada  $m(1 - a)$  deve ser maior do que a intensidade de extinção  $e$ . A intensidade de colonização é menor que  $m$  por uma quantidade  $ma$ , que representa a redução no sucesso de colonização a baixos níveis de ocupação. O custo de dispersão e a dificuldade de estabelecimento são exemplos de fatores que podem contribuir para uma baixa taxa de colonização realizada a baixos valores de ocupação.

O efeito Allee aqui considerado é denominado crítico em virtude da taxa de variação total negativa da metapopulação abaixo de um nível crítico (Figura 3.3). Um tipo de efeito Allee também pode ocorrer quando esse nível crítico for nulo - denominado então efeito Allee não crítico. Na realidade, uma condição mais abrangente para a ocorrência do efeito Allee é o crescimento da taxa de variação por mancha ocupada da metapopulação  $\left(\frac{1}{p} \frac{dp}{dt}\right)$  com o aumento do número de manchas ocupadas.

Na Figura 3.4(a) encontra-se o gráfico de  $\frac{dp}{dt}$  em função de  $p$  para o caso de efeito Allee não crítico, isto é,  $a = 0$  no modelo (3.4). Verifica-se que esta taxa é positiva para todos os valores de  $p$ , ao contrário do que ocorre no caso crítico. Os dois vetores desenhados mostram como a taxa de variação por mancha ocupada (dada por suas respectivas inclinações) pode aumentar com o número de manchas ocupadas.

Na Figura 3.4(b) encontra-se o gráfico da taxa de variação por mancha ocupada  $\left(\frac{1}{p} \frac{dp}{dt}\right)$  em função do número de manchas ocupadas, mostrando o comportamento

crescente para níveis baixos de  $p$  até um certo patamar, decrescendo em seguida.

Embora a taxa de variação da metapopulação por mancha ocupada cresça com o aumento de manchas ocupadas até um certo patamar nos dois casos de efeito Allee apresentados, a principal diferença entre o caso crítico e não crítico diz respeito à persistência da metapopulação para qualquer condição inicial no caso não crítico.

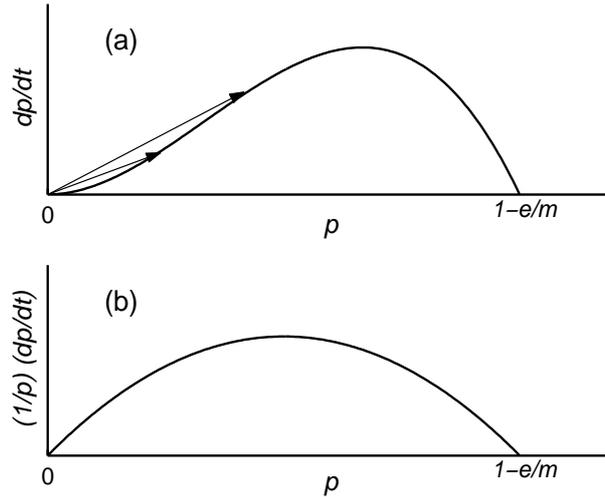


FIGURA 3.4: Efeito Allee não crítico ( $a = 0$ ) no modelo (3.4). (a) Gráfico de  $\frac{dp}{dt}$  em função de  $p$ ; (b) gráfico da taxa de variação por mancha ocupada  $\left(\frac{1}{p} \frac{dp}{dt}\right)$  em função do número de manchas ocupadas ( $p$ ).

### 3.5 Modelo de Levins com efeito Allee e destruição de habitat

O modelo de Levins com destruição de habitat pode ser escrito da seguinte forma:

$$\frac{dp}{dt} = (mh - e)p \left( 1 - \frac{p}{h - \frac{e}{m}} \right), \quad (3.6)$$

onde  $h$  é a proporção de habitat disponível para a metapopulação após a destruição de habitat e  $h = 1$  em um sistema que não sofreu destruição de habitat.

A Equação (3.6) prediz que a metapopulação persistirá desde que a proporção

de habitat disponível esteja acima do limiar de erradicação, ou,  $h > e/m$  ( $e < m$ ), ignorando o efeito de um baixo nível de ocupação metapopulacional. Incorporando um efeito Allee à Equação (3.6) obtém-se a Equação (3.7):

$$\frac{dp}{dt} = (mp(h-p) - ep) \left( \frac{p-a}{h - \frac{e}{m}} \right), \quad (3.7)$$

com  $0 < a < h - (e/m)$ . Os pontos de equilíbrios estáveis  $p^* = 0$  e  $p^* = 1 - \frac{e}{m}$  são agora separados por um ponto de equilíbrio instável  $a$ . Um ponto importante neste modelo é que, ainda se a proporção de habitat disponível estiver acima do limiar de erradicação, uma metapopulação pode ir à extinção se o número de manchas ocupadas estiver abaixo do limiar de extinção,  $a$ .

A inclusão do efeito Allee no modelo metapopulacional com destruição de habitat é importante porque a dinâmica do sistema passa a ser influenciada não somente pela quantidade de habitat disponível (limiar de erradicação), mas também por um *limiar de ocupação* (limiar de extinção) abaixo do qual a metapopulação está fadada a extinção mesmo se a disponibilidade de habitat disponível for abundante.

Os limiares de extinção são importantes por duas razões: primeiro porque eles impedem que a metapopulação aumente quando rara ainda que a quantidade de habitat disponível seja abundante; e segundo, porque eles compõem o risco de extinção proposto por modelos de destruição de habitat (Amarasekare, 1998).

## 3.6 Discussão

O efeito Allee em dinâmica populacional impinge uma taxa de variação populacional negativa quando a população se encontra abaixo de um nível crítico. De forma similar, efeitos do tipo Allee podem provocar o aparecimento de limiares metapopulacionais quando a ocupação de fragmentos é muito baixa, independente da condição do habitat ser original ou parcialmente destruído. Esses limiares impedem que a metapopulação cresça quando rara e podem compor o risco de extinção metapopulacional em modelos com destruição do habitat. É importante salientar que

modelos metapopulacionais que usam a estrutura de Levins carregam a suposição implícita de que a metapopulação quando rara, sempre cresce até se estabilizar em um nível que denota a sua persistência. Isto significa que previsões desses modelos baseadas em destruição de habitat superestimam a habilidade de persistência da metapopulação.

Para avaliar a influência de um tipo de efeito Allee na persistência da metapopulação, o modelo apresentado quantifica um risco de extinção determinística devido ao tamanho metapopulacional independente da destruição de habitat, ou seja, um risco de extinção elevado quando se considera a destruição de habitat.

Muitos estudos têm se concentrado nos eventos referentes ao processo de extinção. O modelo de metapopulação com efeito Allee sugere que os detalhes da colonização também podem ser igualmente importantes para prever a persistência de uma metapopulação, enfatizando que as taxas de colonização podem variar em função das manchas ocupadas. Isso pode fornecer uma medida de como uma redução na taxa de colonização a baixos níveis de ocupação de habitat pode aumentar o risco de extinção da metapopulação.

# Capítulo 4

## Qualidade da matriz e dinâmica metapopulacional

### 4.1 Introdução

Após a teoria de biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson (1967) ter sido estendida para habitats ilhados dentro de paisagens terrestres, Levins (1969) criou o termo metapopulação para descrever um sistema composto por populações de uma mesma espécie habitando habitats insulares imersos em uma matriz homogênea e inabitável, adequada tão somente para a dispersão dos indivíduos migrantes (Noss and Csuti 1994, Vandermerr and Carvajal 2001).

Grande parte das variantes do modelo de Levins mantém o pressuposto de uma matriz homogênea e ecologicamente irrelevante. Essa suposição tem sido considerada uma das grandes falhas da teoria de metapopulações, principalmente do ponto de vista da ecologia da paisagem, que procura descrever os elementos da paisagem (características da matriz e manchas), e analisar suas funções e seu impacto sobre os processos ecológicos.

A qualidade da matriz é também um objeto de interesse da Biologia da Conservação, por ser um dos fatores chaves que determinam o processo de dispersão dos indivíduos entre as subpopulações dentro de uma paisagem. Por exemplo, a qualidade da matriz varia de paisagens naturalmente heterogeneas para um habitat fragmentado. Além disso, como a fragmentação é um processo de consequências imprevisíveis, duas paisagens provavelmente não exibirão idênticas trajetórias de

mudança durante um processo de fragmentação, de modo que diferentes sistemas de habitat fragmentado podem ter diferentes qualidades de matriz inter-habitat (Noss and Csuti 1994).

De fato, a matriz pode ser vista como inserida em um espectro contínuo, onde em um extremo a matriz é totalmente inóspita (por exemplo, o oceano para espécies migrantes do continente para ilhas oceânicas) e no outro, a matriz e o habitat são os mesmos. Entretanto, muitas situações na natureza estão, sem dúvida, em uma posição intermediária, onde a matriz não representa nem um habitat ideal nem um habitat totalmente inóspito.

Neste capítulo exploram-se as consequências teóricas de se relaxar as suposições de Levins com relação à qualidade da matriz por intermédio da:

- Inclusão da qualidade da matriz na estrutura clássica de Levins.
- Modelagem da dinâmica da matriz.

## 4.2 Biogeografia de Ilhas

As suposições do modelo de Levins têm sido relaxadas de várias formas para descrever a dinâmica de uma espécie em uma paisagem heterogênea (Holt 1997, Vandermeer e Carvajal 2001), porém grande parte dessas novas abordagens consideram a matriz homogênea e inabitável. A matriz é implicitamente suposta adequada apenas para a dispersão dos organismos.

Uma possível forma de incluir a qualidade da matriz de modo explícito no contexto clássico de metapopulação consiste numa analogia entre proximidade do continente expressa no modelo de Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson e a qualidade da matriz (Vandermeer e Carvajal 2001).

A abordagem de dinâmica de ilhas biogeográficas supõe que o número de espécies em uma ilha representa o balanço entre imigração de novas espécies oriundas de um continente e a extinção das espécies residentes. Supondo que existe uma fonte constante e permanente  $P$  de espécies que podem colonizar uma ilha, o modelo de Biogeografia de ilhas é dado pela seguinte expressão:

$$\frac{dS}{dt} = I \left( 1 - \frac{S}{P} \right) - E \left( \frac{S}{P} \right), \quad (4.1)$$

onde  $S$  é o número de espécies residentes na ilha;  $I$  é a taxa máxima de imigração das espécies da fonte para a ilha, e  $dS/dt$  descreve a taxa de variação instantânea do número de espécies da ilha. Notar que a taxa de colonização diminui à medida que o número de espécies residentes ( $S$ ) aumenta. A colonização por novas espécies cessa (i.e., a taxa de colonização se anula) quando este número se iguala ao número de espécies que a fonte pode proporcionar  $P$ . Por outro lado, a taxa de extinção das espécies residentes tem  $E$  como o seu valor máximo. A Figura 4.1 mostra o gráfico da colonização e extinção como função das espécies residentes. A sua interseção representa o número de espécies residentes no equilíbrio

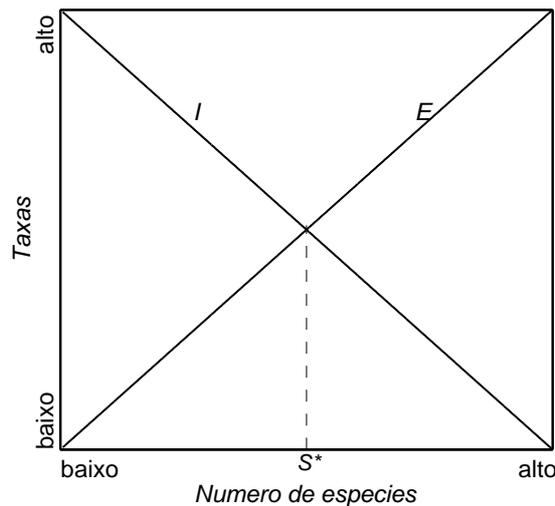


FIGURA 4.1: Número de espécies no equilíbrio em função das taxas de extinção ( $E$ ) e imigração ( $I$ ) segundo o modelo (4.1) de Biogeografia de Ilhas.

Considerando a distância entre ilha e continente, as ilhas mais próximas do continente terão um fluxo maior de espécies e portanto, a sua taxa de imigração máxima será maior do que as taxas de imigração máxima de ilhas distantes (ver Figura 4.2).

Uma forma intuitiva de se modelar a qualidade da matriz consiste na modificação da curva de imigração, tornando a taxa de imigração uma função da qualidade da matriz (analogamente ao caso da distância). O resultado final será uma elevação na taxa de imigração da metapopulação para um aumento na qualidade da matriz (ver

Figura 4.3).

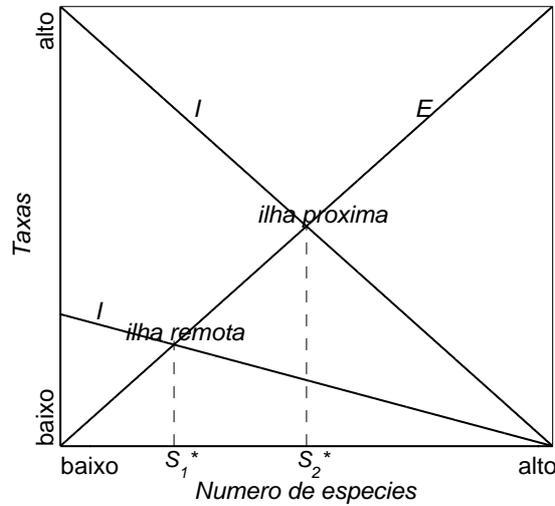


FIGURA 4.2: Relação distância do continente e número de espécies. O modelo de Biogeografia de Ilhas prevê uma relação negativa entre a riqueza de espécies de uma dada ilha e o seu grau de isolamento do continente.  $E$  representa a curva de extinção e  $I$  a curva de imigração, de acordo com a Equação 4.1

### 4.3 Modelo metapopulacional com qualidade da matriz

O modelo clássico de Levins é dado por

$$\frac{dp}{dt} = ap(1 - p) - ep, \quad (4.2)$$

Fazendo a intensidade de colonização  $a$  uma função dependente da qualidade da matriz  $m$  (em analogia ao modelo de Biogeografia de Ilhas), tem-se:

$$a = f(m) = a_0 + bm,$$

onde  $a_0$  é a intensidade de colonização para uma matriz de qualidade  $m = 0$  (suposição básica do modelo de Levins), e  $b$  dita o decréscimo da intensidade de

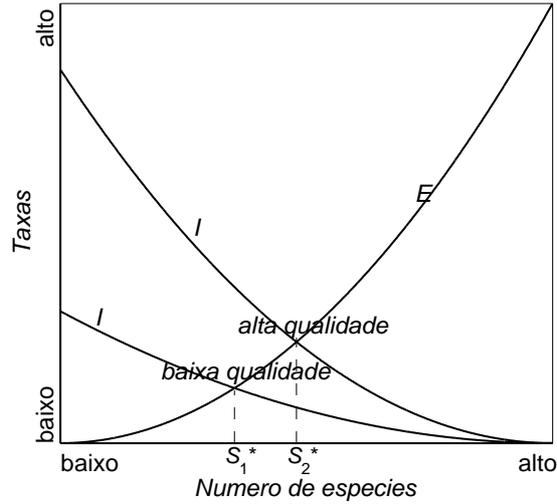


FIGURA 4.3: Gráfico esquemático no qual uma relação qualidade da matriz e número de espécies é construída de forma análoga à relação distância e número de espécies. Modificação da Figura 4.2 para incluir a qualidade da matriz. O número de espécies no equilíbrio em ilhas imersas uma matriz de alta qualidade é superior àquele correspondente à ilhas imersas em uma matriz de baixa qualidade.

colonização quando a qualidade da matriz decresce.

Expandindo o modelo de Levins (4.2) para a forma logística:

$$\frac{dp}{dt} = (a - e)p \left( 1 - \frac{p}{1 - \frac{e}{a}} \right), \quad (4.3)$$

onde no equilíbrio

$$p^* = 1 - \frac{e}{a} \quad (4.4)$$

Substituindo a expressão de  $a$  em (4.4), a metapopulação de equilíbrio será

$$p^* = 1 - \frac{e}{a_0 + bm}.$$

Para a metapopulação ser viável, i.e.,  $p^* > 0$ ,

$$a_0 + bm > e. \tag{4.5}$$

No modelo de Levins (Equação (4.2)), a metapopulação é irrealizável (extinção regional) se a intensidade de colonização  $a$  (Equação (4.3)) for menor do que a intensidade de extinção  $e$ . Incluir a qualidade da matriz da forma apresentada acima, permite uma metapopulação com a intensidade de colonização menor que a de extinção seja viável, desde que a expressão (4.5) seja satisfeita.

Dentro deste contexto simples, a expressão (4.5) provê uma forma de calcular o quanto o habitat da matriz deve ser melhorado para que a metapopulação persista. Conversamente, ela provê também o quanto de habitat degradado dentro da matriz pode ser tolerado antes que haja uma extinção global da metapopulação. Certamente, essa versão simplificada - característica de modelos estratégicos - não se aplica diretamente a nenhuma situação real, mas explora os resultados gerais da inclusão da qualidade da matriz em modelos básicos de metapopulação.

## 4.4 A dinâmica do processo de dispersão

O modelo apresentado na seção anterior provê uma forma para explorar as consequências de um aumento ou de uma diminuição na qualidade da matriz. A qualidade da matriz pode ser vista como um dos principais fatores determinantes do processo de dispersão, uma vez que influencia a sobrevivência dos indivíduos migrantes, e por conseguinte, a persistência da metapopulação. Desse modo, a dinâmica do processo de dispersão passa a ser tão importante quanto a dinâmica das manchas, e, com base nessa suposição, um modelo que trata a dinâmica dos dois tipos de habitat (matriz e manchas) pode ser construído. Ou seja, a heterogeneidade espacial (matriz e manchas) pode ser modelada a fim de se descrever o efeito da qualidade da matriz sobre a sobrevivência da população de migrantes.

Relaxando o pressuposto de uma matriz essencialmente inabitável do modelo

clássico de Levins, suponha que o habitat esteja dividido em partes adequadas (manchas) e “inadequadas” (matriz). Considere também que o processo de migração de uma mancha para outra ocorre somente através da passagem pela matriz e, dado que um indivíduo esteja na matriz, o evento migratório será sempre para uma mancha adequada, e nunca para uma mancha inadequada. Deste modo, um indivíduo na matriz ou morre ou coloniza um habitat adequado. Assim, partindo da mesma lógica que gerou o modelo metapopulacional clássico de Levins, monta-se o sistema de equações (4.6), no qual a dinâmica do processo de dispersão é tratada em uma equação acoplada à formulação clássica do modelo de Levins:

$$\frac{dx}{dt} = ay(1 - x) - m_1x \quad (4.6)$$

$$\frac{dy}{dt} = bx(1 - y) - m_2y$$

$x$  é a proporção de manchas ocupadas e  $y$  é a proporção ocupada da matriz.

O modelo (4.6) descreve a dinâmica da matriz e a dinâmica das manchas explicitando os parâmetros de migração e extinção em função do tipo de habitat.  $a$  é a intensidade de migração da matriz para a mancha,  $b$  é a intensidade de migração da mancha para a matriz;  $m_1$  é a intensidade de extinção na mancha;  $m_2$  é a intensidade de extinção na matriz, supondo-se que  $m_2 \gg m_1$ . No equilíbrio

$$x^* = \frac{(ab - m_1m_2)}{ab + bm_1}, \quad (4.7)$$

$$y^* = \frac{(ab - m_1m_2)}{ab + am_2}$$

existirá um ponto de equilíbrio positivo, i.e., a metapopulação persiste se  $ab > m_1m_2$ .

Para avaliar a sensibilidade do número de manchas ocupadas no equilíbrio em relação a uma pequena perturbação na intensidade de extinção na matriz, diferencia-se a expressão (4.7) com relação à  $m_2$ , e avalia-se o sinal da expressão resultante:

$$\frac{dx^*}{dm_2} = -\frac{m_1}{ab + bm_1} \quad (4.8)$$

Esse resultado sugere que o número de manchas ocupadas do equilíbrio será menor se houver um aumento da taxa de extinção na matriz.

A análise de sensibilidade do número de manchas ocupadas no equilíbrio em relação a uma pequena perturbação na intensidade de emigração nas manchas, é dada pela derivada da expressão de  $x^*$  do equilíbrio das manchas em (4.7) com relação à intensidade de emigração  $b$ , observando-se novamente o sinal da expressão resultante:

$$\frac{dx^*}{db} = \frac{m_1 m_2}{b^2(m_1 + a)}. \quad (4.9)$$

Um aumento na tendência à emigração  $b$  resulta em um aumento no número de manchas ocupadas no equilíbrio. Esse resultado não é necessariamente intuitivo, porque uma melhora na persistência da metapopulação deveria ser dada por um aumento da qualidade da matriz, causado, por exemplo, por uma diminuição da mortalidade de dispersão, o que por fim resultaria em um aumento na tendência de emigração.

Esse resultado não é um resultado geral, mas uma consequência da formulação do modelo. Em um modelo mais realista, um aumento na taxa de colonização só deveria melhorar a persistência da população nos casos em que a mortalidade de dispersão fosse baixa.

## 4.5 Discussão

Os modelos apresentados apontam para a importância da qualidade da matriz na persistência da metapopulação. Em analogia ao modelo de Biogeografia de Ilhas, onde a taxa de colonização é representada como uma função da distância do continente, um modelo de dinâmica de habitats ilhados foi idealizado supondo a taxa de colonização como uma função da qualidade da matriz. Neste contexto, uma boa qualidade de matriz favorece a colonização, uma vez que os indivíduos migrantes precisam atravessar o espaço entre fragmentos, ao passo que uma baixa qualidade da matriz compromete a colonização.

Expandindo a modificação do modelo de Biogeografia de Ilhas para o modelo de Levins, a intensidade de colonização passou a ser uma função da qualidade da matriz. O resultado da análise do modelo mostrou que, ao contrário do que ocorre no modelo de Levins, a persistência da metapopulação pode ser garantida quando a intensidade de colonização for menor do que a intensidade de extinção ao aumentar a qualidade da matriz. Esse resultado possibilita o cálculo do quanto a matriz deve ser melhorada para que uma metapopulação se torne viável, ou, de modo contrário, avaliar a quantidade de degradação de habitat (na matriz) uma metapopulação pode tolerar antes de ir à extinção.

O segundo modelo é um modelo mais mecanístico do efeito de mudanças na qualidade da matriz sobre a taxa de migração e sobrevivência da metapopulação. Ele foi construído por meio do acoplamento da dinâmica do processo de dispersão à formulação clássica de Levins. Um resultado importante diz respeito ao favorecimento da persistência da metapopulação pelo aumento da intensidade de colonização, não obstante os riscos de mortalidade inerentes à passagem obrigatória pela matriz no processo de migração. Porém, como a migração sempre incorre em riscos associados à passagem pela matriz, modelos mais realistas deveriam gerar resultados dependentes da mortalidade na matriz.

# Capítulo 5

## Processos biológicos e dinâmica metapopulacional

### 5.1 Introdução

Como foi discutido no Capítulo 2, o modelo proposto por Levins (1969) para o estudo de metapopulações supõe um sistema composto de  $T$  manchas de habitat idênticas, classificadas cada uma como ocupada ou vazia. As manchas ocupadas enviam emigrantes bem sucedidos a uma intensidade constante, esses por sua vez colonizam manchas vazias. Dado que os emigrantes partem de manchas ocupadas, a taxa com que as manchas vazias se tornam colonizadas aumenta com o número de manchas ocupadas. É suposto também que a chegada de um migrante em uma mancha vazia sempre resulta em uma mancha ocupada. Por sua vez, manchas ocupadas se extinguem a uma taxa constante, e a taxa de extinção da metapopulação cresce linearmente com o aumento dos fragmentos ocupados. Quando esses dois processos de colonização e extinção se igualam, há um equilíbrio no número de manchas ocupadas.

Entretanto, as definições de extinção e colonização de Levins não incorporam processos biológicos importantes que operam no nível metapopulacional. Para tratar a dinâmica metapopulacional de uma forma mais realista, é importante considerar que diferentes processos biológicos podem dar origem a funções de extinção e colonização diferentes daquelas do modelo de Levins, podendo ocorrer diferentes tipos de dependências entre o processo de migração e as taxas de extinção e colonização.

Por exemplo, o influxo de migrantes pode afetar a taxa de extinção das subpopulações exercendo uma influência positiva quando há uma contribuição demográfica interna de imigrantes para as pequenas populações, como é o caso do efeito *rescue*; ou exercendo uma influência negativa quando ocorre um aumento na taxa de extinção devido a um aumento na taxa de imigração, como é o caso do efeito *antirescue* que pode ser causado, por exemplo, pela introdução de doenças letais trazidas por imigrantes portadores de genes deletérios. O efeito Allee e efeitos de migração diferenciada são dois exemplos bem conhecidos de dependências entre a taxa de colonização e o processo de migração.

Neste capítulo, a partir do modelo de Levins, constrói-se um modelo mais flexível que permite incorporar uma gama maior de processos de colonização e extinção que ocorrem no nível da metapopulação.

## 5.2 Um modelo metapopulacional generalizado

Harding & Mcnamara (2002) propõem uma modificação no modelo de Levins para criar um modelo de metapopulação mais flexível, que possa ser usado para a análise dos diferentes tipos de forças que atuam sobre os processos de extinção e colonização. A robustez do modelo proposto se deve ao fato das taxas de colonização e extinção por mancha não possuírem funções específicas.

Como na estrutura de Levins, o ambiente é composto por  $T$  manchas de habitat discretas e idênticas que podem assumir apenas os estados ocupado ou vazio. Em um dado ponto no tempo, há  $N$  manchas ocupadas e cada mancha ocupada envia emigrantes a uma taxa  $m$ . Contudo, as taxas de colonização e extinção por mancha são funções da taxa de imigração e a taxa de imigração é função do número de manchas ocupadas ( $N$ ). São definidas duas taxa de imigração, denotadas por  $\alpha$  e  $\beta$ , onde  $\alpha$  é a taxa de chegada de imigrantes em uma mancha vazia e  $\beta$  é a taxa de chegada de imigrantes em uma mancha ocupada.

A taxa com a qual as manchas vazias são colonizadas, ou taxa de colonização regional é dada por:

$$C = C_{patch} (\alpha(N)) (T - N)$$

onde  $N$  é o número de manchas ocupadas e  $C_{patch}$  é a taxa de colonização por mancha vazia.

O modelo dá a possibilidade da taxa de extinção por mancha ocupada  $E_{patch}$  ser influenciada pela taxa de chegada de imigrantes em uma mancha ocupada,  $\beta(N)$ . A taxa com a qual manchas ocupadas se tornam vazias, ou taxa de extinção regional é dada por:

$$E = E_{patch} (\beta(N)) N$$

Portanto a estrutura do modelo é da forma:

$$\frac{dN}{dt} = C_{patch} (\alpha(N)) (T - N) - E_{patch} (\beta(N)) N \quad (5.1)$$

De posse do modelo (5.1), constróem-se modelos com diferentes termos para descrever os processos de colonização e extinção.

### 5.3 Transição do modelo de Harding & McNamara para o modelo de Levins

Supondo que as taxas de imigração,  $\alpha$  e  $\beta$ , são iguais e que os migrantes se estabelecem ao acaso, i.e.,

$$\alpha(N) = \beta(N) = \frac{mN}{T}$$

os migrantes se distribuem igualmente sobre as manchas ocupadas ou vazias.

No modelo de Levins a chegada de um imigrante em uma mancha vazia muda o estado dessa mancha para ocupado, de modo que a taxa de colonização da mancha

irá depender da proporção de imigrantes que efetivamente colonizam uma dada mancha vazia, denotada por  $k$ .

$$C_{patch}(\alpha(N)) = k\alpha = k\frac{mN}{T},$$

O modelo de Levins supõe que a taxa de extinção por mancha ocupada é constante, logo:

$$E_{patch}(\beta(N)) = e.$$

O modelo de Levins também supõe que todo migrante que alcança uma mancha vazia coloniza com sucesso, portanto  $k = 1$ . Assim tem-se a estrutura proposta por Levins (1969):

$$\frac{dN}{dt} = C_{patch}(\alpha(N))(T - N) - E_{patch}(\beta(N))N$$

$$\frac{dN}{dt} = kmN \left(1 - \frac{N}{T}\right) - eN$$

Para  $k = 1$

$$\frac{dN}{dt} = mN \left(1 - \frac{N}{T}\right) - eN \tag{5.2}$$

## 5.4 Efeito resgate

A contribuição demográfica de migrantes de grandes subpopulações pode reduzir o risco de extinção de pequenas subpopulações – o chamado efeito resgate. No contexto metapopulacional, onde todas as subpopulações são do mesmo tamanho, o efeito resgate tem uma definição mais ampla, na qual a taxa de extinção decresce com o aumento da taxa de chegada de migrantes  $\beta$ , independente do mecanismo que rege essas relação. Por exemplo, a imigração pode reduzir a taxa de extinção por

meio da redução do risco de endogamia.

De forma similar à seção anterior

$$\alpha(N) = \beta(N) = \frac{mN}{T}$$

e

$$C_{patch}(\alpha(N)) = \frac{kmN}{T}$$

Supondo que a taxa de extinção por mancha ocupada seja dada por

$$E_{patch}(\beta(N)) = \frac{e}{1 + W\beta(N)} \quad (5.3)$$

onde  $W > 0$ , observa-se que esta taxa permanece próxima do seu valor máximo para baixos valores de  $\beta$  ( o modelo de Levins é resgatado quando  $W = 0$ ). O modelo de dinâmica metapopulacional com efeito resgate é dado por:

$$\frac{dN}{dt} = kmN \left(1 - \frac{N}{T}\right) - \left(\frac{e}{1 + W\frac{mN}{T}}\right) N.$$

A Figura 5.1 mostra as curvas de colonização e extinção regional com suas interseções que determinam as metapopulações de equilíbrio. Para níveis iniciais de ocupação abaixo de  $A$ , ocorre a extinção regional; para níveis iniciais entre  $A$  e  $B$ , a metapopulação persiste em  $B$ . Observar que na Figura 5.1  $km < e$ , e mesmo nestas condições a metapopulação pode persistir, ao contrário do que ocorre no modelo de Levins (Equação (5.2)), onde a extinção regional é inevitável sob as mesmas condições. Observar a existência, neste caso, de dois ou três pontos de equilíbrio dependendo do valor da intensidade de migração  $m$  (ver Figura 5.1)

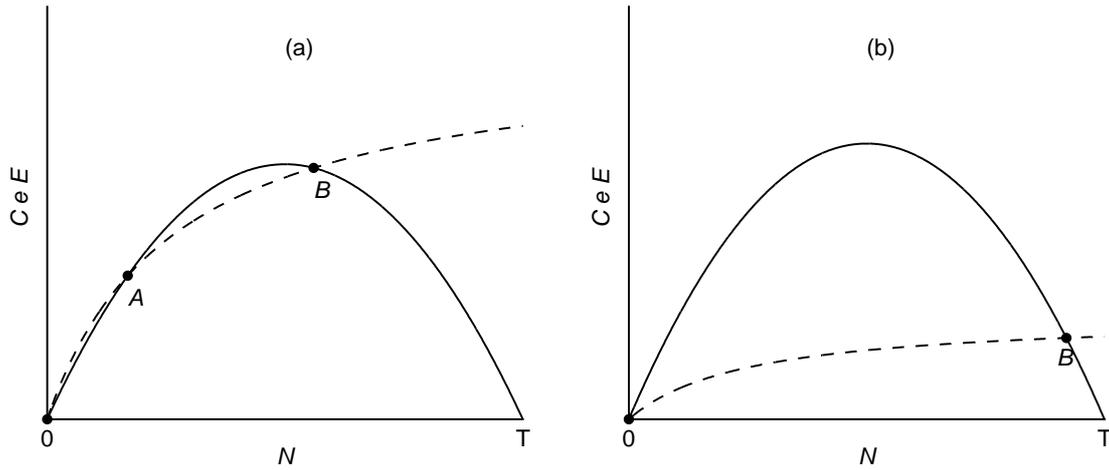


FIGURA 5.1: Metapopulação com efeito resgate com  $E_{patch}$  dado por (5.3). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. 0 e B - localmente estável; A - instável. Em (a)  $km < e$  e os valores dos parâmetros são  $m = 0,37$ ;  $e = 0,5$ ;  $W = 10$ ;  $k = 1$ . Em (b)  $km > e$  e  $m = 0,4$ ;  $e = 0,15$ ;  $W = 10$ ;  $k = 1$ .

É interessante notar que se  $E_{patch}$  for linear em  $\beta$ ,

$$E_{patch}(\beta(N)) = e - W\beta(N) = e - W\frac{mN}{T},$$

recai-se nos casos de efeito resgate apresentados no Capítulo 2.

## 5.5 Efeito resgate com limiar

A dinâmica da metapopulação depende de forma crucial da relação entre a taxa de imigração  $\beta(N)$  e a taxa de extinção por mancha ocupada  $E_{patch}$ . Em certos casos a taxa de extinção local,  $E_{patch}$ , é pouco afetada por baixas taxas de imigração, mas decresce abruptamente para um valor alto de  $\beta(N)$ . Considerando os mesmos  $\alpha(N)$ ,  $\beta(N)$ ,  $C_{patch}(\alpha(N))$  da seção anterior, supõe-se a seguinte estrutura para  $E_{patch}$ :

$$E_{patch}(\beta(N)) = \frac{e}{1 + W(\beta(N))^4} \tag{5.4}$$

e assim,

$$\frac{dN}{dt} = kmN \left(1 - \frac{N}{T}\right) - \frac{e}{1 + W \left(\frac{mN}{T}\right)^4} N. \quad (5.5)$$

A Figura 5.2 (a) mostra o resultado de um efeito resgate fraco no qual o equilíbrio se dá a baixos valores de ocupação. Neste caso o modelo (5.5) é similar ao de Levins, existindo, portanto, um único ponto de equilíbrio estável (ver ponto *A* na Figura 5.2 (a)).

Dependendo dos valores de  $e$  e  $m$  a metapopulação pode ter quatro valores de equilíbrio (ver Figura 5.2 (b)). Dois são estáveis (*A* e *C*), separados por um instável (*B*). Para condições iniciais entre 0 e *A* e entre *A* e *B* (baixo nível de ocupação), o efeito resgate é fraco e a metapopulação se estabelece em *A*; para condições iniciais entre *B* e *C* e acima de *C* (alto nível de ocupação), o efeito resgate é forte e a metapopulação se estabelece em *C*. Essa estrutura de efeito resgate com limiar não permite a ocorrência de extinção regional, porque a origem é um ponto de equilíbrio instável.

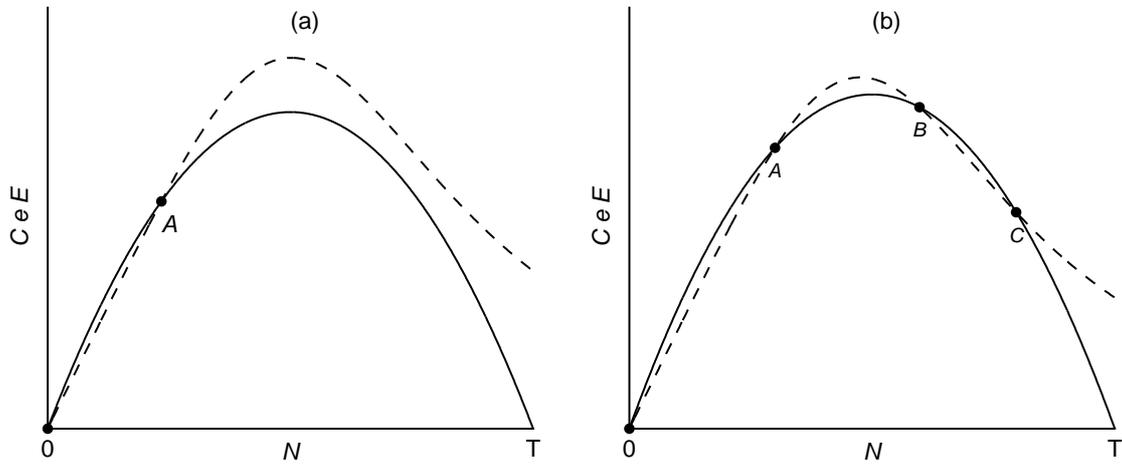


FIGURA 5.2: Metapopulação com efeito resgate com limiar.  $E_{patch}$  é dado por (5.4). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. Em (a): 0 - instável; *A* - estável. A persistência da metapopulação se estabelece em *A* para qualquer condição inicial. Valores dos parâmetros:  $m = 0,9$ ;  $e = 0,7$ ;  $A = 8$ ;  $k = 1$ . Em (b): 0 e *B* - instáveis; *A* e *C* - localmente estáveis. Valores dos parâmetros:  $m = 0,95$ ;  $e = 0,7$ ;  $T = 5$ ;  $A = 8$ ;  $k = 1$ . Quando  $N$  está acima de um dado valor de ocupação (limiar de ocupação) o efeito resgate domina e a taxa de extinção cai abaixo da taxa de colonização.

## 5.6 Efeito anti-resgate

A imigração pode causar efeitos prejudiciais para a metapopulação em razão de causas epidemiológicas e genéticas. Um aumento da taxa de extinção local pode ocorrer devido a um aumento na taxa de imigração – o efeito anti-resgate – em decorrência de imigrantes carregando parasitas ou doenças, ou fluxo gênico reduzindo a adaptação local. Além disso, altas taxas de migração podem causar sincronismo na dinâmica de populações locais, aumentando assim o risco de extinção regional. O modelo proposto (Equação (5.6)) não descreve esses processos de forma explícita, mas captura o efeito principal no nível metapopulacional, ao permitir que a taxa de extinção por mancha ocupada aumente com a taxa de imigração.

Supondo que  $E_{patch}$  cresça com  $\beta(N)$ , onde  $\beta(N) = \frac{mN}{T}$ , um candidato pode ser dado por:

$$E_{patch}(\beta(N)) = e [1 + \beta^2(N)] \quad (5.6)$$

Considerando  $\alpha(N)$  e  $C_{patch}(\alpha(N))$  como no caso de Levins, o modelo de dinâmica metapopulacional com efeito anti-resgate é dado por:

$$\frac{dN}{dt} = kmN \left(1 - \frac{N}{T}\right) - e \left[1 + \left(\frac{mN}{T}\right)^2\right] N.$$

Uma consequência do efeito anti-resgate, em oposição ao efeito resgate, é que um aumento na taxa de migração nem sempre leva a um maior número de manchas ocupadas no equilíbrio (ver Figura 5.3). Em particular, ocorre uma diminuição no número de manchas ocupadas com o aumento da migração para altos valores de  $m$  devido ao fato de que  $E_{patch}(\beta)/\beta$  ser crescente para grandes valores de  $\beta$ . Isso pode ter consequências biológicas importantes: por exemplo, esforços de conservação tais quais o aumento de conectividade entre fragmentos ou a colonização artificial de fragmentos vazios numa metapopulação ameaçada de extinção pode ser nocivo, se o efeito anti-resgate for significativo.

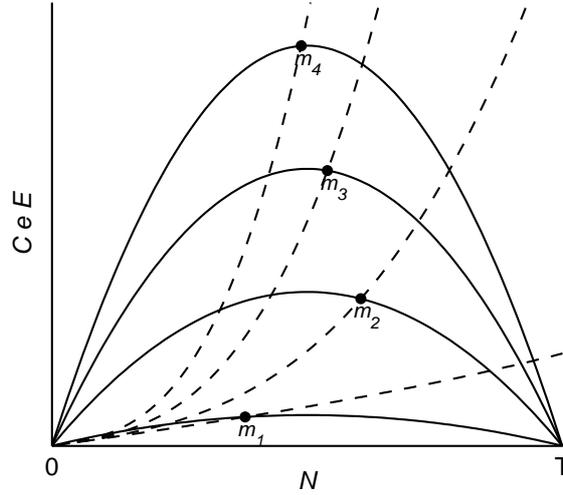


FIGURA 5.3: Metapopulação com efeito anti-resgate com  $E_{patch}$  dado por (5.6). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. Observar que para alguns valores crescentes de  $m$ , o número de manchas ocupadas decresce ( $m_1 < m_2 < m_3 < m_4$ ). Valores dos parâmetros:  $e = 0,3$ ;  $T = 5$ ;  $k = 1$ ;  $m_1 = 0.5$ ;  $m_2 = 2.5$ ;  $m_3 = 4.5$ ;  $m_4 = 6.5$ .

## 5.7 Efeito Allee

No modelo de Levins, a chegada de um imigrante em um fragmento vazio muda este fragmento para um fragmento ocupado, e a taxa de colonização é suposta linearmente proporcional à taxa de imigração  $\alpha$ , como foi suposto também nas seções anteriores. Entretanto, a curva de colonização não necessita ser linear. Por exemplo, em baixos níveis de ocupação, pode haver inicialmente dificuldades no estabelecimento de subpopulações em virtude de complicações demográficas, aleatórias (ambientais), ou genéticas. Tal condição, denominada efeito Allee, pode ser descrita da seguinte forma.

Considerar novamente,

$$\alpha(N) = \beta(N) = \frac{mN}{T}$$

A fim de descrever os efeitos detrimenais de baixos níveis de ocupação (efeito Allee) no processo de colonização, supor que a taxa de colonização por mancha vazia

tenha uma forma sigmoideal dada pela Equação (5.7).

$$C_{patch}(\alpha(N)) = k \frac{\alpha^2}{\alpha^2 + y^2} = k \frac{\left(\frac{mN}{T}\right)^2}{\left(\frac{mN}{T}\right)^2 + y^2}. \quad (5.7)$$

Considerando a taxa de extinção local como em Levins

$$E_{patch}(\beta(N)) = e,$$

tem-se o seguinte modelo de dinâmica metapopulacional com efeito Allee

$$\frac{dN}{dt} = k \frac{\left(\frac{mN}{T}\right)^2}{\left(\frac{mN}{T}\right)^2 + y^2} (T - N) - eN$$

No nível metapopulacional, a consequência mais importante dessa mudança na função de colonização por mancha vazia diz respeito aos dois possíveis estados de equilíbrio da metapopulação. Se o nível inicial de ocupação de manchas estiver abaixo de  $N_L$  (ver Figura 5.4), a taxa de extinção excede a taxa de colonização e a metapopulação se extingue. Estando a condição inicial acima de  $N_L$  e abaixo de  $N_H$ , a relação entre as magnitudes das taxas se reverte, levando à persistência da metapopulação no nível de ocupação  $N_H$ . Caso a condição inicial esteja acima de  $N_H$ , o número de manchas ocupadas diminuirá até alcançar  $N_H$ , e se estabilizará nesse ponto.

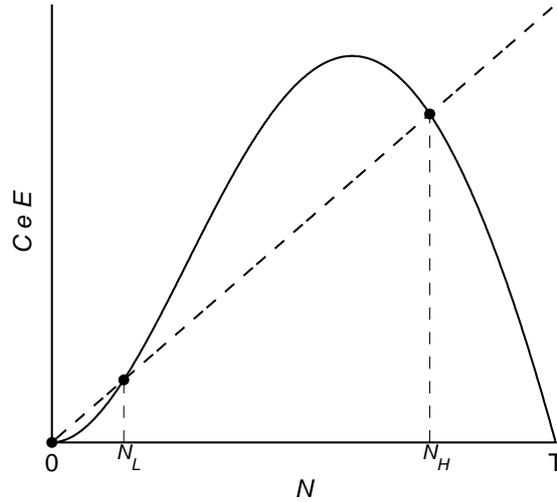


FIGURA 5.4: Metapopulação com efeito Allee com  $C_{patch}$  dado por (5.7). Linha cheia: taxa de colonização regional; linha tracejada: taxa de extinção regional. • Pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros:  $e = 0,12$ ;  $T = 5$ ;  $m = 0,6$ ;  $y = 0,6$ .

## 5.8 Efeitos da migração diferenciada

Até o momento foi suposto que os indivíduos migrantes se estabelecem ao acaso sobre as manchas vazias. Todavia, migrantes podem evitar seu estabelecimento em manchas ocupadas a fim de diminuir ou anular a competição por território ou alimento. Alternadamente, migrantes na fase de acasalamento, ou sob alto risco de predação quando em baixas densidades, preferem se estabelecer em manchas ocupadas.

Quando ocorre essa migração diferenciada, a taxa de chegada de potenciais colonizadores nas manchas vazias não é mais homoganeamente distribuída como suposto até agora, i.e.

$$\alpha(N) = \frac{mN}{T}.$$

Supor o caso em que os migrantes evitam manchas ocupadas e se estabelecem somente em manchas vazias escolhidas ao acaso. A taxa com a qual os migrantes

alcançam as manchas vazias será dada por:

$$\alpha(N) = \frac{mN}{T - N},$$

ou seja, maior que no caso de chegada ao acaso em qualquer dos dois tipos de manchas (ocupada ou vazia).

Fazendo

$$C_{patch}(\alpha(N)) = k\alpha(N)$$

e

$$E_{patch}(\beta(N)) = e,$$

tem-se,

$$\frac{dN}{dt} = \frac{kmN}{T - N} (T - N) - eN$$

$$\frac{dN}{dt} = kmN - eN.$$

Se  $km < e$  a metapopulação se extingue; caso contrário todas as manchas tornam-se ocupadas ( $N = T$ ). Na realidade, esta migração diferenciada pode não ser tão extrema assim, uma vez que nem todos migrantes serão capazes de encontrar uma mancha vazia quando estas são raras. Diferentes graus desse comportamento repulsor produzirão diferentes funções de colonização.

Outro caso concerne àqueles migrantes que procuram por manchas ocupadas. No caso extremo em que não existem migrantes para uma mancha vazia, não existe colonização, e portanto,

$$C_{patch}(\alpha(N)) = 0,$$

uma vez que  $C_{patch}$  atua sobre as manchas vazias. Neste caso, a extinção regional da metapopulação é inevitável.

## 5.9 Discussão

O conceito de metapopulação introduzido por Levins considera o fato de que a persistência de uma metapopulação é dependente do número de manchas vazias colonizadas comparadas com o número de manchas ocupadas que se extinguem, concentrando-se somente nas taxas de colonização e extinção. Entretanto, Levins supôs uma forma fixa para a função de colonização por mancha vazia, e uma taxa de extinção por mancha ocupada constante. Esta especificação torna o modelo de Levins uma ferramenta incapaz de expressar vários dos processos biológicos que afetam a dinâmica da metapopulação.

Muitos dos fatores que influenciam a dinâmica de uma metapopulação têm a sua origem em processos que são inerentes às subpopulações (dinâmica populacional) e estão ligados de alguma forma ao processo de migração. Os exemplos aqui citados estão relacionados aos processos de adaptação genética, endogamia, contribuição demográfica e epidemia. Todos atuam na escala local, são mediados por migração e podem ter um impacto significativo na metapopulação (persistência ou extinção regional).

Exemplos empíricos evidenciam a influência esperada da migração na persistência da metapopulação, e o efeito dessa dinâmica pode ser muito diferente entre metapopulações de espécies diferentes. Para suprir este tipo de informação, a estrutura de modelo apresentada permite qualquer relação funcional entre migração e taxas de colonização e entre migração e taxas de extinção. Portanto, embora a estrutura do modelo apresentado não descreva explicitamente os processos operantes na escala da subpopulação, ela captura os seus efeitos no nível metapopulacional. Com a escala apropriada de funções de colonização e extinção local, a estrutura apresentada neste capítulo pode ser utilizada na construção de modelos fenomenológicos (estratégicos) no estudo de aspectos gerais que contribuem para a estrutura de uma metapopulação.

# Capítulo 6

## Dinâmica de metacomunidades

### 6.1 Introdução

As propriedades estruturais fundamentais de uma comunidade local são o número e as abundâncias relativas de suas espécies, e o padrão de suas interações dinâmicas. Questões que tratam da relação entre a biodiversidade e a heterogeneidade ambiental bem como da ocorrência de interações diretas e indiretas e suas implicações para a estrutura de comunidades, têm sido descritas como um dos fatores determinantes da coexistência de espécies interativas tanto na escala local quanto na regional. Estas questões formam um subconjunto de tópicos perenes do estudo de dinâmica de comunidades.

A dinâmica e a diversidade de uma comunidade não depende unicamente das interações entre as espécies da vizinhança, mas também da dispersão dos organismos dentro da vizinhança. Por exemplo, uma espécie pode estar ausente em uma localidade como consequência do fracasso de seus propágulos em alcançar aquele local (Tilman, 1994), ao invés de razões oriundas de interações bióticas locais.

A visão de que colonização local (por meio de movimentos migratórios) e extinção determinam a estrutura local de comunidades foi articulada na década de 60 do século passado pela teoria de Biogeografia de Ilhas. Uma consideração de movimentos migratórios sobre a dinâmica espacial de comunidades e a sua relação com os temas mencionados acima pode proporcionar novas perspectivas em ecologia de comunidades.

Após Levins (1969) ter expandido as idéias de MacArthur e Wilson para ilhas

continentais, seu modelo tem sido estendido para sistemas de metapopulações de  $n$  espécies interativas (Bascompte e Solé, 1998b). Nesses modelos, os dois estados de presença e ausência de Levins são substituídos pelos  $2^s$  estados de possíveis combinações de presença-ausência para as  $s$  espécies sob consideração, também denominados biotas locais. A variável de estado dos modelos de metacomunidades são as proporções de manchas ocupadas pelas combinações das espécies presentes no sistema (em Levins, a variável de estado é a proporção de manchas ocupadas pela única espécie).

Recorrendo-se à definição original de que uma metapopulação é um conjunto de populações locais unidas pela dispersão de seus indivíduos, uma metacomunidade pode ser definida como um conjunto de comunidades locais unidas pela dispersão de um ou mais de seus membros constituintes.

Existe um grande número de demonstrações teóricas de que a heterogeneidade natural do ambiente pode permitir que duas espécies interagindo, seja em um sistema predador-presa, competitivo ou cooperativo, coexistam de forma estável como metapopulações (Tilman 1994, Nee et al 1997, May 1994, Holt 1997, Levins e Culver 1971, Slatkin 1974).

Os modelos a serem apresentados neste capítulo admitem novas suposições além dos pressupostos básicos de Levins. As manchas de habitat são agrupadas com relação ao seu estado de ocupação, de modo que em um dado passo no tempo as manchas de habitat podem estar vazias ou ocupadas por uma ou mais espécies. A taxa de colonização regional de uma dada espécie é função da fração de habitat adequado para a sobrevivência da mesma, ao passo que a taxa de extinção regional é influenciada pela presença ou ausência das outras espécies na mancha de habitat. Além disso, as intensidades de colonização e as taxas de extinção local podem ou não ser descritas em função da heterogeneidade espacial proveniente das interações tróficas dependendo de a metapopulação ser considerada heterogênea ou homogênea, respectivamente.

Dentro deste contexto, este capítulo analisa alguns modelos de dinâmica de metacomunidade com e sem heterogeneidade espacial, com intuito de avaliar a importância deste fator na persistência regional de espécies interativas.

As análises dos modelos a serem apresentados neste capítulo se concentrarão em grande parte nas condições que causam a extinção regional da metapopulação.

Apresenta-se primeiro um modelo metapopulacional para um espécie contendo heterogeneidade espacial. Em seguida esse modelo com heterogeneidade é modificado para modelar metacomunidades predador-presa. Por fim, modelos de metacomunidades competitivas (com e sem heterogeneidade) e mutualista sem heterogeneidade espacial são analisados.

## 6.2 Metapopulações heterogêneas

Holt (1997) incluiu a heterogeneidade de manchas em um modelo metapopulacional de uma espécie. O seu modelo supõe uma paisagem composta por dois tipos de habitat e que uma dada espécie pode ocupar ambos tipos de habitat. A estrutura do modelo é dada a seguir:

$$\frac{dp_1}{dt} = (c_{11}p_1 + c_{12}p_2)(h_1 - p_1) - e_1p_1 \quad (6.1)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = (c_{21}p_1 + c_{22}p_2)(h_2 - p_2) - e_2p_2.$$

A ocupação do habitat 1 e 2 pela espécie é dada por  $p_1$  e  $p_2$ , respectivamente.  $h_i$  representa a proporção de manchas adequadas de habitat do tipo  $i$  e  $c_{ij}$  é a intensidade de colonização das manchas do tipo  $i$  por imigrantes vindos de manchas do tipo  $j$ .  $e_i$  é a intensidade de extinção por mancha ocupada do tipo  $i$ .

Os termos cruzados de colonização do habitat no modelo (6.1) significam que a incidência de uma espécie em um tipo de habitat pode ser realçada pela presença da mesma espécie em um segundo tipo de habitat, uma vez que este poderá contribuir com colonizadores para o primeiro tipo de habitat. Seguindo esse raciocínio, se uma espécie é capaz de colonizar mais de um tipo de habitat, a sua persistência pode ser favorecida quando inserida em uma paisagem heterogênea.

Em uma metapopulação com manchas homogêneas ( $p_1 = p_2 = p$ ), os termos de colonização e extinção são independentes do tipo de mancha, e portanto,

$$c_{ij} = c,$$

$$e_i = e \tag{6.2}$$

e

$$h_1 = h_2 = h.$$

Desta o forma o modelo (6.4) reduz-se a:

$$\frac{dp}{dt} = cp(h - p) - ep, \tag{6.3}$$

que é o modelo proposto originalmente por Levins.

### 6.3 Modelo predador-presa

Em sistemas naturais, as funções de colonização e extinção são fortemente influenciadas por interações com outras espécies (Holt, 1997). Baseado na estrutura de heterogeneidade espacial dada pelo modelo (6.1), Holt propôs um modelo de meta-comunidade predador-presa, explicitando os parâmetros de colonização e extinção em função da heterogeneidade espacial.

O modelo pode ser descrito por:

$$\frac{dp_1}{dt} = (c_{01}p_1 + c'_{01}p_2)(h - p_1 - p_2) - c_{12}p_2p_1 - e_{10}p_1 + e_{21}p_2 \tag{6.4}$$

$$\frac{dp_2}{dt} = c_{12}p_2p_1 - e_{20}p_2 - e_{21}p_2.$$

onde  $p_1$  é a proporção de manchas ocupadas apenas pela presa e  $p_2$  é a proporção

de manchas ocupadas por presa e predador. De uma forma geral,  $c_{ij}$  denota a intensidade de colonização de manchas adequadas que promove a passagem do estado  $i$  para o estado  $j$ ; de forma similar,  $e_{ij}$  denota a intensidade de extinção por mancha do tipo  $i$ , que promove a passagem do estado  $i$  para o estado  $j$ ;  $h$  é a quantidade de habitat disponível. O modelo (6.4) permite a ocorrência de pelo menos duas transições interessantes nos estados das manchas (Figura 6.1):

1. transição do estado 2 para o estado 1 devida à extinção apenas dos predadores em manchas do tipo presa e predador, criando manchas do tipo presa ( $e_{21}$ )
2. transição do estado vazio para o estado 1 dada pela colonização de manchas vazias por presas oriundas de fragmentos com presas e predadores ( $c'_{01}$ ).

Este último tipo de colonização envolve uma heterogeneidade análoga ao modelo (6.1), embora esta heterogeneidade não tenha a sua origem em uma característica fixa da paisagem, mas sim nas características dinâmicas das interações tróficas.

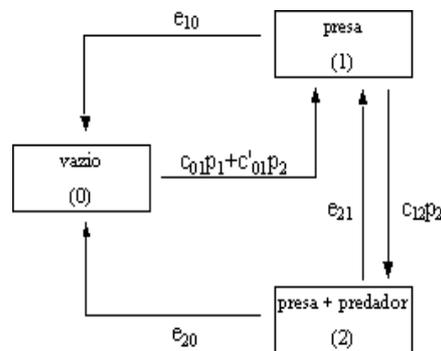


FIGURA 6.1: Diagrama de transição dos estados de ocupação das manchas de acordo com o modelo 6.4. O estado 1 representa a proporção de manchas ocupadas apenas pela presa e o estado 2 é a proporção de manchas ocupadas por presa e predador. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias e disponíveis para a metapopulação,  $h$ . A passagem do estado 0 para o estado 1 se dá por meio da colonização das manchas vazias pelas presas oriundas tanto de manchas do estado 1 quanto das manchas do estado 2. O modelo também permite a transição do estado 2 para o estado 1 devido à extinção dos predadores em manchas do tipo presa e predador.

### 6.3.1 Um modelo de metapopulação predador-presa sem heterogeneidade espacial

Considerar que o predador se extingue apenas na ocorrência da extinção da presa em manchas do tipo presa e predador, ( $e_{21} = 0$ ) como uma consequência da superexploração das presas pelo predador considerado especialista. Além disso considerar também que presas coexistindo com predadores não podem migrar para colonizar uma mancha vazia ( $c'_{01} = 0$ ), o que torna a estrutura do modelo espacialmente homogênea. Reescrevendo o modelo (6.4), tem-se:

$$\frac{dp_1}{dt} = c_{01}p_1(h - p_1 - p_2) - c_{12}p_1p_2 - e_{10}p_1 \quad (6.5)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = c_{12}p_1p_2 - e_{20}p_2.$$

O modelo (6.5) foi proposto por May (1994) para descrever a dinâmica de uma metapopulação predador-presa. Ele segue a estrutura de um modelo predador-presa com resposta funcional tipo I, portanto a metapopulação de equilíbrio não-trivial é estável, e a origem (extinção regional) é instável. Uma análise da solução analítica do modelo (6.5) para seus valores de equilíbrio, permite verificar qual o comportamento da metacomunidade face à destruição de habitat. As metapopulações de equilíbrio ( $p_1^*$  e  $p_2^*$ ), são dadas por:

$$p_1^* = \frac{e_{20}}{c_{12}} \quad (6.6)$$

$$p_2^* = \left( h - \left( \frac{e_{20}}{c_{12}} + \frac{e_{10}}{c_{01}} \right) \right) \left( \frac{c_{01}}{c_{12} + c_{01}} \right)$$

Somente a metapopulação de predador no equilíbrio ( $p_2^*$ ) decresce com a destruição de habitat, permanecendo viável até um valor crítico de habitat remanescente,  $h_{cr}$ , dado por

$$h_{cr} = \left( \frac{e_{20}}{c_{12}} + \frac{e_{10}}{c_{01}} \right), \quad (6.7)$$

ao passo que a metapopulação de presas permanece constante. Para valores de  $h \leq h_{cr}$  apenas a metapopulação da presa persiste e a dinâmica do sistema passa a ser representada pela equação da taxa de variação na proporção de habitat ocupado pela presa (ao substituir  $p_2 = 0$  no modelo (6.5)). A extinção regional da metapopulação da presa ocorrerá quando a destruição de habitat for tal que

$$h \leq \frac{e_{10}}{c_{01}} \tag{6.8}$$

que é o mesmo critério de extinção de Levins (modelo (6.3)).

### 6.3.2 Um modelo de metapopulação predador-presa com heterogeneidade espacial

Retomando o modelo geral predador-presa (6.4), na Figura 6.2 desenham-se as isóclinas das manchas do tipo presa (uma parábola) e das manchas do tipo predador (uma linha reta vertical) para valores arbitrários de parâmetros. Desta estrutura, constata-se a existência de duas metacomunidades de equilíbrio para a mesma metapopulação de presas  $\left(p_1^* = \frac{e_{20} + e_{21}}{c_{12}}\right)$ . A extinção regional da metapopulação  $(0, 0)$  também é um ponto de equilíbrio. Uma questão importante para ser analisada é qual o nível de destruição de habitat que poderia eventualmente causar a extinção regional da metacomunidade, ou, em qual condição a origem é localmente estável. Uma forma de se obter a resposta para essa pergunta é calcular os autovalores da matriz Jacobiana referente à origem no modelo 6.4, obtendo-se:

$$\lambda_1 = c_{01}h - e_{10} \tag{6.9}$$

$$\lambda_2 = -e_{21} - e_{20}.$$

Observa-se que a origem será localmente estável quando  $c_{01}h - e_{10} < 0$ , isto é,  $h < \frac{e_{10}}{c_{01}}$ . Este resultado, embora idêntico ao do modelo (6.5), não garante a

extinção regional para qualquer nível inicial, como visto na simulação mostrada na Figura 6.2. Ou seja, a heterogeneidade dada pelo modelo (6.4) pode garantir para certas condições iniciais, uma persistência da metacomunidade para um nível maior de destruição de habitat. Um resultado decorrente da multiplicidade de pontos de equilíbrio expressa pelo modelo.

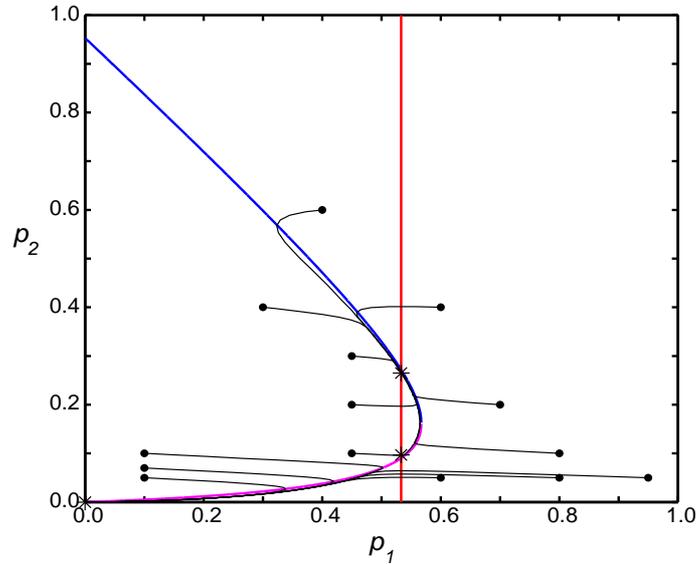


FIGURA 6.2: Isóclina das presas (parábola) e isóclina dos predadores (reta vertical) do modelo predador-presa (6.4) junto com algumas trajetórias no plano de fase  $p_2 \times p_1$ , indicando tanto a persistência da metacomunidade bem como a extinção regional da metacomunidade para  $e_{10} > c_{01}$ . • Condições iniciais. \* Pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros:  $c_{01} = 0,001$ ;  $c'_{01} = 0,01$ ;  $c_{12} = 0,01$ ;  $e_{10} = 0,005$ ;  $e_{20} = 0,005$ ;  $e_{21} = 0,00033$ ;  $h = 0,95$ .

Notar que se  $e_{10} > c_{01}$  (como na Figura 6.2), implica que  $\frac{e_{10}}{c_{01}} > h$ . Isto significa que mesmo havendo uma intensidade de extinção de manchas do tipo presa maior que a intensidade de colonização de manchas vazias, a persistência da metacomunidade ainda é possível para certas condições iniciais. A extinção regional da metacomunidade se dará quando a destruição de habitat for tal que não haja mais interseção entre as isóclinas dos dois estados de manchas ocupadas (presa e presa e predador – parábola e reta vertical respectivamente). Desta forma, a única metacomunidade em equilíbrio será  $(0, 0)$ .

### 6.3.3 Casos específicos da estrutura predador-presa

No modelo (6.4) proposto por Holt, o predador especialista pode exercer dois tipos de efeitos sobre a dinâmica da presa:

- alterar a taxa de extinção da presa ( $e_{20}$ ) e/ou
- mudar a taxa de colonização das mesmas ( $c'_{01}p_2$ )

Estes efeitos são inerentes à interação predador-presa e sua magnitude depende do cenário sob consideração.

1. **Controle pelo doador** Alguns predadores possuem um efeito desprezível na dinâmica local das presas e portanto, são incapazes de alterar as taxas de extinção e colonização das presas. Neste caso  $e_{10} = e_{20}$  e  $c_{01} = c'_{01}$ . Em um contexto espacial, a dinâmica da presa pode restringir a distribuição do predador sem a ocorrência de um efeito recíproco do predador sobre a presa.
2. **Aumento da taxa de extinção da presa** Predadores podem reduzir drasticamente a população de presas de forma que ambas as populações tornem-se mais propensas à extinção. Por exemplo, o predador pode aumentar o risco de extinção da presa em situações de perturbações de grande intensidade, estoque reduzido de presas, ou eventos climáticos extremos. Esses fatores, dentre outros, contribuem para que  $e_{10} < e_{20}$ .
3. **Diminuição da taxa de extinção da presa** Em muitos casos, a presença de predadores podem reduzir significativamente a magnitude de oscilações na abundância de presas (Rosenzweig, 1973) ou aumentar a abundância média das presas (Abrams, 1992). Por exemplo, se as presas respondem comportamentalmente aos predadores diminuindo a taxa de exploração de seus próprios recursos, a superexploração desses recursos torna-se pouco provável na presença de predadores. Sih et al (1985) documentou um número surpreendente de casos em que a remoção de predadores levou a uma redução local na abundância da presa focal. Nestes casos, em que o predador realça a abundância média das presas, é razoável considerar  $e_{10} > e_{20}$ .

4. **Diminuição da taxa de colonização da presa.** Se a densidade local da presa é significativamente reduzida pela predação, o fluxo de dispersores disponíveis para a colonização de manchas vazias provavelmente será também reduzido, fazendo com que  $c_{01} > c'_{01}$ .
5. **Aumento da taxa de colonização da presa** Se os predadores aumentam a abundância local da presa como mencionado no item 3, então os predadores podem indiretamente facilitar a colonização de manchas vazias por presas. Alternadamente, se as presas se dispersam em resposta a um aumento no risco local de predação, as taxas de emigração de presas em manchas ocupadas por predadores podem ser maiores do que as taxas de emigração de presas de manchas sem predadores. Neste caso, é esperado que  $c_{01} < c'_{01}$ .

## 6.4 Um modelo de metacomunidade mutualista

Considerar duas espécies, uma das quais é capaz de sobreviver por algum tempo em uma mancha de habitat, mas que requer a presença de uma segunda espécie para migrar para novas manchas; em contrapartida, essa outra espécie também depende da presença da primeira para a sua sobrevivência e reprodução. Um exemplo de um sistema deste tipo é a relação entre uma espécie de planta e o seu dispersor especialista, cujo modelo, de acordo com Nee *et al* (1997), é dado por:

$$\frac{dp_1}{dt} = c_{01}p_2(h - p_1 - p_2) - c_{12}p_2p_1 - e_{10}p_1 \quad (6.10)$$

$$\frac{dp_2}{dt} = c_{12}p_2p_1 - e_{20}p_2$$

onde  $p_1$  é a proporção de manchas ocupadas apenas pela planta,  $p_2$  é a proporção de manchas ocupadas pela planta e seu dispersor. O dispersor promove a colonização das manchas vazias ( $h - p_1 - p_2$ ) pela planta através do processo de dispersão de sementes ( $c_{01}p_1$ ). A extinção do dispersor em manchas do tipo planta e dispersor acarreta a desocupação da mancha ( $e_{20}$ ). O estabelecimento do dispersor em

manchas do tipo planta cria manchas contendo ambas espécies ( $c_{12}p_2$ ) (ver Figura 6.3).

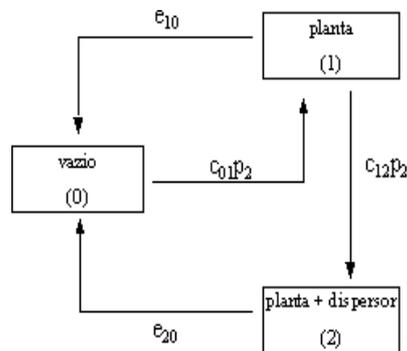


FIGURA 6.3: Diagrama de transição de estados para uma metacomunidade mutualista, de acordo com o modelo (6.10). O estado 1 representa a proporção de manchas ocupadas apenas pela planta, e o estado 2 a proporção de manchas ocupadas pela planta e seu dispersor. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias, disponíveis para a metapopulação,  $h$ .

Para valores arbitrários dos parâmetros do modelo, as isóclinas de plantas (uma parábola) e dispersores (uma linha reta vertical) são mostrados na Figura 6.4. De forma similar ao modelo de predação existem duas metapopulações de equilíbrio para a metapopulação de planta, dada pela mesma expressão  $\left(p_1^* = \frac{e_{20}}{c_{12}}\right)$ . A extinção regional da metapopulação  $(0, 0)$  é um ponto de equilíbrio localmente estável (ver Figura 6.4).

Os autovalores da matriz Jacobiana do modelo (6.10), referente ao equilíbrio trivial, são expressos por:

$$\lambda_1 = -e_{10} \tag{6.11}$$

$$\lambda_2 = -e_{20}$$

Observa-se que a origem será sempre localmente estável para qualquer nível de habitat disponível,  $h$ . Isto significa que a extinção regional é um resultado dinâmico dependente apenas das condições iniciais do modelo (níveis de ocupação dos tipos de manchas do sistema).

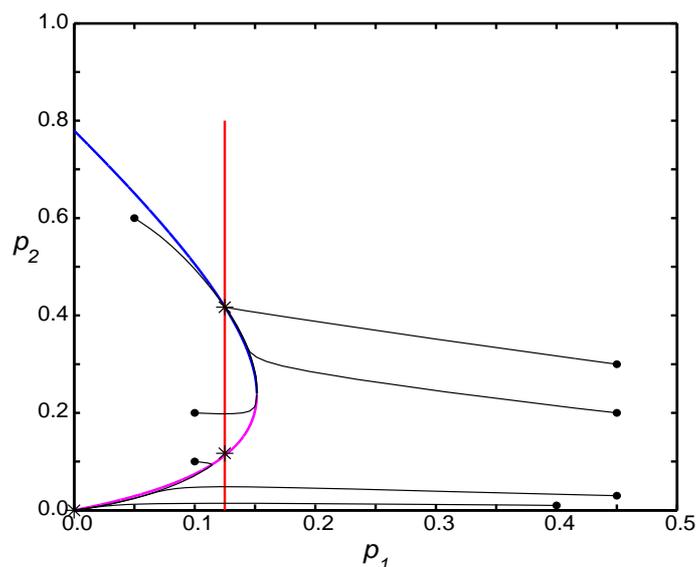


FIGURA 6.4: Isóclina das plantas (parábola) e isóclina dos dispersores (reta vertical) do modeo de mutualismo (6.10) junto com algumas trajetórias no plano de fase  $p_2 - p_1$ , indicando tanto a persistência da metacomunidade bem como a extinção regional da metacomunidade. • Condições iniciais. \* Pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros:  $c_{01} = 4$ ;  $c_{12} = 4$ ;  $e_{10} = 1,5$ ;  $e_{20} = 0,5$ ;  $h = 0,78$ .

## 6.5 Um modelo de metacomunidade competitiva

A competição interespecífica pode ser incorporada em modelos de metacomunidades, como mostrado a seguir. Suponha um sistema ocupado por duas espécies competitivas, espécie 1 e espécie 2, sendo que a espécie 1 é competitivamente superior à espécie 2. Considerar também a ocorrência de exclusão competitiva local, i. e., o competidor superior exclui o competidor inferior na ocasião da sua colonização de manchas ocupadas pelo competidor inferior. Isto significa que as espécies não coexistem localmente. Portanto, a espécie 1 atua como se todas as áreas lhe fossem disponíveis, não sofrendo nenhuma influência competitiva da espécie 2. A espécie 2 consegue colonizar apenas manchas vazias. As possíveis transições dos estados de ocupação das manchas são mostradas na Figura 6.5.

Como a espécie 1 é competitivamente superior à espécie 2, a taxa de variação da proporção de manchas ocupadas pela espécie 1 será dada por:

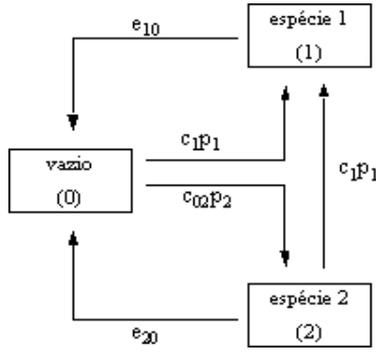


FIGURA 6.5: Diagrama de transição dos estados de ocupação das manchas para uma metapopulação de duas espécies competitivas onde uma espécie é competitivamente superior à outra. O estado 1 representa a proporção de manchas ocupadas pela espécie 1. O estado 2 representa a proporção de manchas ocupadas pela espécie 2. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias e disponíveis para a metapopulação, i.e.,  $h$ , em um modelo com destruição de habitat. A espécie 1 coloniza qualquer mancha que não contenha a própria espécie, ao passo que a espécie 2 só coloniza as manchas vazias.

$$\frac{dp_1}{dt} = c_1 p_1 (h - p_1) - e_{10} p_1, \quad (6.12)$$

Uma vez que a espécie 2 não influencia a dinâmica da espécie 1, a espécie 1 pode colonizar toda a fração  $(h - p_1)$  que representa a proporção de manchas vazias mais a proporção de manchas ocupadas pela espécie 2. A dinâmica da espécie 1 mostra que a taxa de variação das áreas ocupadas pela espécie 1 é dada, como em Levins, pela taxa de colonização da espécie 1 menos a sua taxa de extinção. A taxa de colonização regional é proporcional ao produto da fração de manchas já ocupadas pela espécie 1,  $(p_1)$ , pela fração de manchas adequadas para a colonização da espécie 1,  $(h - p_1)$ . A taxa de extinção regional é simplesmente proporcional a fração de manchas ocupadas pela espécie 1  $(e_{10} p_1)$ .

A espécie 2, por sua vez, é competitivamente inferior, e não pode colonizar uma área ocupada pela espécie 1. Deste modo, a fração de áreas disponíveis para colonização pela espécie 2 é dada por  $(h - p_1 - p_2)$ . A Equação (6.13) expressa a taxa de variação da proporção de manchas ocupadas pela espécie 2.

$$\frac{dp_2}{dt} = c_{02}p_2(h - p_1 - p_2) - c_1p_1p_2 - e_{20}p_2 \quad (6.13)$$

O termo  $c_1p_1p_2$  na Equação (6.13) representa a competição por manchas (espaço) entre as espécies que resulta na exclusão local do competidor inferior pelo competidor superior na ocasião da sua colonização de manchas ocupadas pelo competidor inferior.

### 6.5.1 Efeitos da destruição de habitat

Em posse do modelo de dinâmica de metacomunidade competitiva (Equações 6.12 e 6.13), avalia-se a influência que a destruição de habitat exerce sobre a persistência de cada uma das espécies competitivas. Supor que uma fração do habitat original tenha sido destruída, restando portanto, uma fração  $h$  de habitat disponível para a metapopulação (de acordo com a Seção 2.9 do Capítulo 1). A metapopulação de equilíbrio da espécie 1 é dada por

$$p_1^* = h - \frac{e_{10}}{c_1} \quad (6.14)$$

e a da espécie 2 por

$$p_2^* = \frac{e_{10}}{c_1} - \frac{e_{20} + c_1h - e_{10}}{c_{02}}. \quad (6.15)$$

Tilman (1994) mostrou que a biodiversidade de comunidades competitivas pode ser explicada pela existência de uma troca entre habilidade de estabelecimento e capacidade de dispersão das espécies competitivas. Neste caso, os competidores superiores são impedidos de ocupar a paisagem inteira devido a sua baixa capacidade de dispersão. Esse fato favorece a existência de manchas nas quais as espécies de competidores inferiores podem persistir.

Supor, então, que a habilidade de colonização da espécie competitivamente inferior seja maior do que a da espécie competitivamente superior, i.e.,  $c_{02} > c_1$ . Supor

também, por simplicidade de exposição, que as intensidades de extinção sejam iguais, i.e.,  $e_{10} = e_{20} = e$ . As metapopulações de equilíbrio serão dadas por:

$$p_1^* = h - \frac{e}{c_1} \quad (6.16)$$

e

$$p_2^* = \frac{e}{c_1} - \frac{c_1 h}{c_{02}}. \quad (6.17)$$

Das expressões (6.16) e (6.17) emergem duas características deste modelo no regime permanente:

1. Na destruição gradual do habitat (diminuição de  $h$ ) a extinção da espécie competitivamente superior ocorre quando  $h = \frac{e}{c_1}$ . Entretanto, para este nível de habitat disponível, o competidor inferior (espécie 2) tem como equilíbrio

$$p_2^* = \frac{e}{c_1} - \frac{e}{c_{02}} > 0,$$

uma vez que  $c_{02} > c_1$ . Ou seja, sob essas condições a espécie competitivamente inferior sobrevive melhor ao processo de destruição de habitat (ver Figura 6.6).

2. Espécies com diferentes níveis de competição e mesma intensidade de extinção podem coexistir ( $p_1^*, p_2^* > 0$ ), se a intensidade de colonização da espécie competitivamente inferior for maior do que a intensidade de colonização da espécie competitivamente superior  $\left(\frac{c_{02}}{c_1} > 1\right)$ . Esta troca obrigatória “*trade-off*” entre habilidade competitiva e habilidade de colonização é uma hipótese comumente levantada para explicar a coexistência de espécies competitivas que compartilham o mesmo nicho.

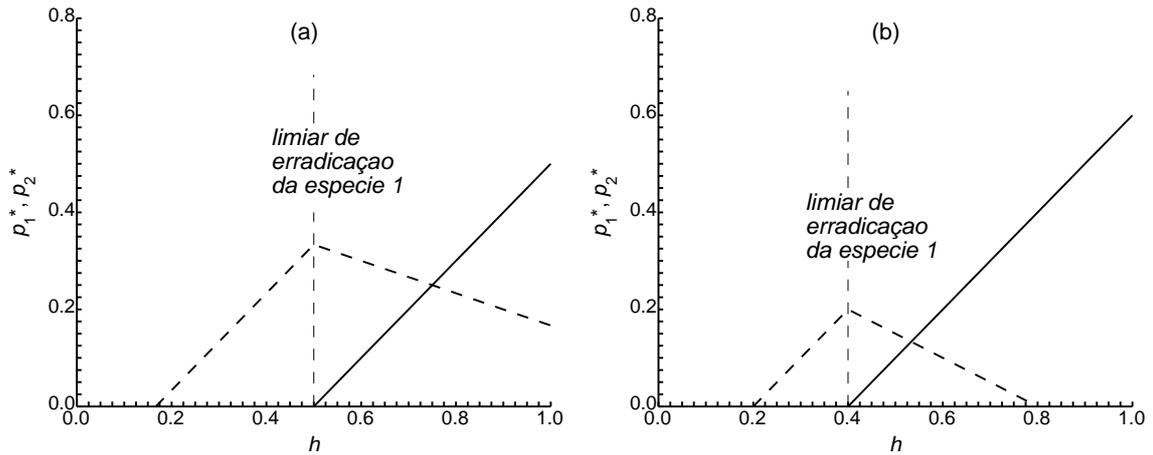


FIGURA 6.6: Proporção de manchas ocupadas no equilíbrio pelas espécies 1 e 2 ( $p_1^*$  e  $p_2^*$ ) em função da proporção de habitat disponível para a metapopulação,  $h$ . Linha cheia:  $p_1^*$  (equação (6.16)) em função de  $h$ . Linha tracejada:  $p_2^*$  (equação (6.17)) em função de  $h$ . Em (a)  $c_1 = 0.2$ ;  $c_{02} = 0,6$ ;  $e = 0,1$ . A coexistência das espécies já ocorre no habitat original ( $h = 1$ ). Em (b)  $c_1 = 0.5$ ;  $c_{02} = 1,0$ ;  $e = 0,2$ . Notar que em (b) embora o sucesso de colonização da espécie 2 seja superior ao da espécie 1, seu estabelecimento no ambiente (e por conseguinte, a coexistência das espécies) se dá apenas depois de um certo nível de destruição de habitat.

## 6.6 Um modelo de metacomunidade competitiva com heterogeneidade espacial

Uma modificação simples do modelo de Levins para incorporar interação competitiva em um modelo metapopulacional de duas espécies foi proposta por Slatkin (1974). Seu modelo, diferente do modelo de Tilman, que permite somente a coexistência regional das espécies competidoras, permite também a coexistência local ao explicitar a dinâmica de um terceiro estado de ocupação representado pela fração de habitat ocupado por ambas espécies competidoras. O modelo é dado por:

$$\begin{aligned}
\frac{dp_0}{dt} &= -(c_1 Y_1 + c_2 Y_2)p_0 + e_1 p_1 + e_2 p_2 \\
\frac{dp_1}{dt} &= c_1 Y_1 p_0 - (e_1 + (c_2 - \mu_2) Y_2) p_1 + (e_2 + \varepsilon_2) p_3 \\
\frac{dp_2}{dt} &= c_2 Y_2 p_0 - (e_2 + (c_1 - \mu_1) Y_1) p_2 + (e_1 + \varepsilon_1) p_3 \\
\frac{dp_3}{dt} &= (c_1 - \mu_1) Y_1 p_2 + (c_2 - \mu_2) Y_2 p_1 - (e_1 + \varepsilon_1 + e_2 + \varepsilon_2) p_3
\end{aligned} \tag{6.18}$$

$p_0$  é a proporção de manchas vazias  $p_1$  e  $p_2$  correspondem à proporção de manchas ocupadas pelas espécies 1 e 2, respectivamente;  $p_3$  é a proporção de manchas ocupadas por ambas espécies competidoras.  $Y_i = p_i + p_3$  e denota a fração de manchas ocupadas pela espécie  $i$ .  $c_i$  é a intensidade de colonização de manchas vazias pela espécie  $i$ , que é reduzida de  $\mu_i$  se a outra espécie já estiver presente sobre a mancha a ser colonizada.  $e_i$  é a taxa de extinção da espécie  $i$  em manchas ocupadas apenas pela espécie  $i$ , a qual é acrescida de  $\varepsilon_i$  em manchas ocupadas por ambas espécies competidoras.  $\mu_i$  e  $\varepsilon_i$  são denominados parâmetros de interações interespecíficas e determinam um decréscimo na taxa de colonização e um aumento na taxa de extinção, respectivamente, que são causados pela presença da espécie competidora.

Diferenças nas taxas de colonização e extinção das espécies em manchas com diferentes estados de ocupação são uma consequência da heterogeneidade espacial e são explicitados em modelos de metapopulações heterogêneas (Holt 1997). O diagrama de transição de estados de acordo com o modelo (6.18) é mostrado na Figura 6.7.

Um passo chave para o entendimento do modelo (6.18) seria determinar o equilíbrio interior do sistema (condição de coexistência local) dado por qualquer um dos seguintes casos:  $(p_3^* > 0 \text{ e } p_1^* > 0)$  ou  $(p_3^* > 0 \text{ e } p_2^* > 0)$  ou  $(p_3^* > 0 \text{ e } p_1^* = 0 \text{ e } p_2^* = 0)$  ou ainda,  $(p_3^* > 0 \text{ e } p_2^* > 0 \text{ e } p_1^* > 0)$ . Entretanto, o cálculo dos valores de equilíbrio interiores do modelo (6.18) é de difícil tratamento analítico devido ao número de equações e ao grande número de parâmetros envolvidos.

Por outro lado, os equilíbrios de fronteira são calculáveis analiticamente e corres-

pondem aos casos em que uma das metapopulações desaparece do sistema. Nestes casos, a persistência de qualquer uma das duas espécies é garantida, como nos exemplos anteriores, desde que  $ei/ci < 1$  (condição de persistência de Levins):

**caso 1 :**  $p_1^* = 1 - \frac{e_1}{c_1}$ ,  $p_0^* = \frac{e_1}{c_1}$ ,  $p_2^* = p_3^* = 0$

**caso 2 :**  $p_2^* = 1 - \frac{e_2}{c_2}$ ,  $p_0^* = \frac{e_2}{c_2}$ ,  $p_1^* = p_3^* = 0$

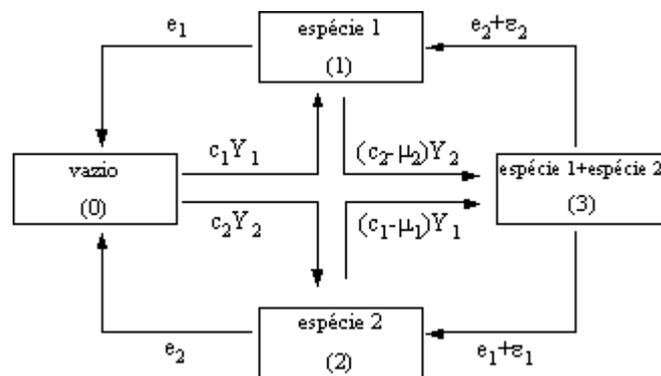


FIGURA 6.7: Rotas de transição para o modelo de competição de Slatkin (1974). Nesse modelo nenhuma das espécies competidoras é capaz de deslocar a outra durante o processo de colonização. O estado 1 e 2 correspondem à proporção de manchas ocupadas pelas espécies 1 e 2, respectivamente; O estado 3 é a proporção de manchas ocupadas por ambas espécies competidoras. O estado 0 representa a proporção de manchas vazias e disponíveis para a metapopulação, i.e.,  $h$ . Quando uma das espécies coloniza um habitat ocupado pela outra espécie competidora existe uma probabilidade de ocorrer a coexistência local, representada no diagrama pela passagem dos estados 1 ou 2 para o estado 3. O risco de extinção de ambas espécies é maior quando na presença da outra espécie (passagens do estado 3 para os estados 1 ou 2).

## 6.7 Formulação de Bascompte e Solé (1998) para um modelo de metapopulação predador-presa

Bascompte & Solé (1998) alteraram a estrutura do modelo de May (Equação 6.5) para tratar a dinâmica de toda a proporção de habitat ocupado pela presa (manchas contendo somente presa e manchas contendo presa e predador), separada da

dinâmica da proporção de habitat ocupado pelo predador (manchas contendo presa e predador). O modelo proposto é dado por:

$$\frac{dx}{dt} = c_x x (h - x) - (e_x (x - y) + (e_x + \mu) y) \quad (6.19)$$

$$\frac{dy}{dt} = c_y y (x - y) - e_y y.$$

$x$  é a proporção de manchas ocupadas pela presa (manchas do tipo presa mais manchas do tipo presa e predador), ao passo que  $y$  é a fração de manchas ocupadas pelo predador. Portanto  $y$  é um subconjunto de  $x$ .  $c_y$  é a intensidade de colonização dos predadores,  $c_x$  é a intensidade de colonização das presas, e  $e_y$  é a taxa de extinção de predadores. Observar que os predadores colonizam a fração  $(x - y)$ , que representa a fração de habitat contendo apenas presas. Populações de presas se extinguem com taxas que variam de acordo com a heterogeneidade das manchas, sendo  $e_x$  a taxa intrínseca de extinção de presas. As populações de presas se extinguem com a taxa  $e_x$  em manchas contendo apenas presas e essa taxa de extinção intrínseca de presas é acrescida do parâmetro  $\mu$  em manchas onde ambas espécies co-ocorrem. O parâmetro  $\mu$  traduz o efeito da predação sobre a taxa de extinção das presas (notar a suposição tácita de que uma extinção induzida pela predação é adicionada à extinção intrínseca das presas; qual seja, a presa está sujeita a duas formas de extinção quando compartilha uma mancha com seu predador. Essa é uma das possíveis suposições do modelo predador-presa (6.4) de Holt analisado na Seção 3.2 deste Capítulo. A simulação do modelo (6.19) para algumas condições iniciais é mostrada na Figura 6.8.

Duas observações importantes devem ser ressaltadas a respeito do modelo (6.19). Note que na Figura 6.8 que para uma condição inicial  $x = y = 0.5$  (ponto  $A$  na Figura), a respectiva trajetória (assinalada com uma linha curva mais grossa) do sistema adentra a região onde  $y > x$ . Segundo a formulação do modelo, isso contradiz a suposição de que  $y$  é um subconjunto de  $x$ .

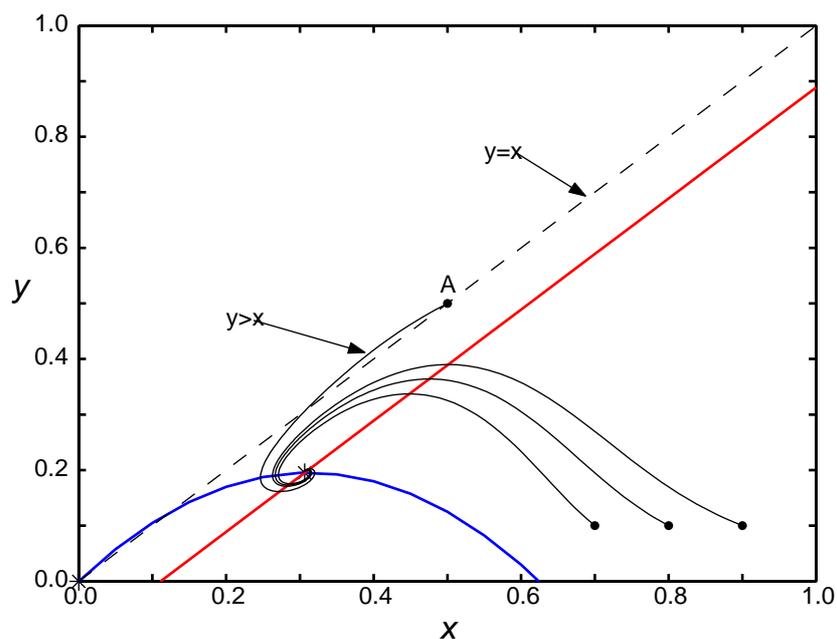


FIGURA 6.8: Isóclinas de presas (parábola) e de predadores (linha inclinada) do modelo predador-presa (6.19) junto com trajetórias no plano de fase  $y - x$  para algumas condições iniciais. Observar a trajetória partindo de  $A$  que adentra a região  $y > x$ . Valores dos parâmetros:  $c_y = 0,9$ ;  $\mu = 0,2$ ;  $e_x = 0,15$ ;  $e_y = 0,1$ ;  $h = 1$ .

Considerando agora as manchas vazias  $v = h - x$ , tem-se

$$\frac{dv}{dt} = \frac{d(h-x)}{dt} = -\frac{dx}{dt} = -c_x x (h-x) + e_x x + \mu y \quad (6.20)$$

$$\frac{dy}{dt} = c_y y (x-y) - e_y y.$$

De acordo com a formulação (6.20), as manchas vazias recebem a contribuição apenas da taxa de extinção das presas nos dois tipos de habitat ocupado ( $e_x x + \mu y$ ). Uma explicação razoável para isso pode ser encontrada nos pressupostos do modelo de May, onde a extinção dos predadores, sendo eles especialistas, é tratada como uma consequência da extinção das presas (May, 1994). Dessa forma, a taxa de extinção dos predadores, representada por  $(e_y y)$  no modelo (6.19), poderia ser reescrita como tendo a mesma magnitude da taxa de extinção de presas em ambientes onde ambas espécies coocorrem,  $(e_x + \mu) y$ . De fato, o modelo de Bascompte & Solé (1998) segue

os pressupostos de May para um predador especialista, porém, com uma suposição adicional sobre a topologia do sistema, onde manchas do tipo presa mais predador ( $y$ ) são consideradas um subconjunto de manchas do tipo presa ( $x$ ) (Bascompte & Solé, 1998), além da inclusão da heterogeneidade espacial nos parâmetros de extinção. Entretanto, a representação da taxa de extinção dos predadores com um símbolo diferente daquele usado para representar a taxa de extinção das presas em ambientes presa e predador induz à idéia de que esses dois termos podem assumir valores muito diferentes.

Vale lembrar que a formulação usual de modelos metapopulacionais ou de meta-comunidades guarda a seguinte relação

$$\sum_{i=1}^n p_i + v = h, \quad (6.21)$$

onde  $p_i$  representa a proporção de manchas ocupadas pela espécie  $i$  ou a proporção de manchas do tipo  $i$  ( $i = 1, \dots, n$ , com  $n$  sendo o número de biotas locais). Portanto,

$$\frac{d \left( \sum_{i=1}^n p_i + v \right)}{dt} = 0.$$

Na realidade, a expressão (6.21) evidencia uma conservação das taxas de entrada e saída de cada estado dentro do sistema (troca de componentes entre os compartimentos). No sistema proposto por Bascompte e Solé (Equação (6.19))  $y$  é um subconjunto de  $x$ , de modo que seria redundante incluir  $y$  no somatório de  $p_i$ , logo, a soma da proporção de manchas ocupadas pela presa  $x$  com a proporção de manchas vazias  $v$  é igual a  $h$ , totalizando todo o habitat disponível para a metapopulação. Entretanto, uma inspeção do modelo (6.20) mostra que o termo da taxa de extinção  $(e_x + \mu) y$  que representa a passagem do estado  $y$  para o estado  $v$  não é subtraído na dinâmica de  $y$ .

## 6.8 Discussão

Neste capítulo foram estudados alguns modelos de dinâmica de metacomunidades. O modelo de Holt (1997) para espécies não interativas foi construído com o objetivo de testar a hipótese de que a riqueza local de espécies pode ser realçada se existir, no nível da paisagem, heterogeneidade ambiental que promova a existência de manchas de habitat que garantam a sobrevivência, em uma larga escala de tempo, de cada uma das espécies presentes no sistema.

No caso apresentado de metacomunidade predador-presa com heterogeneidade espacial oriunda de interações tróficas, a persistência da metacomunidade foi garantida para uma gama maior de parâmetros, comparada ao mesmo modelo sem a heterogeneidade espacial.

No caso de metacomunidade mutualista planta-dispersor, a extinção regional é sempre possível para qualquer nível de habitat disponível.

O caso de uma metacomunidade com duas espécies competitivas compartilhando o mesmo nicho em cada fragmento possibilita a coexistência dessas duas espécies quando a intensidade de colonização da espécie competitivamente superior é menor que aquela da espécie competitivamente inferior, assumindo que as suas intensidades de extinção sejam similares. Essa troca (“*trade-off*”) entre habilidade competitiva e capacidade de dispersão permite a coexistência regional de espécies competitivas.

A inclusão de um terceiro biota local no modelo de metapopulações competitivas com heterogeneidade espacial, de acordo com a estrutura proposta por Slatkin, permite a análise da ocorrência de coexistência local, mas torna a solução analítica do modelo complicada algebricamente, como uma consequência do aumento no número de equações e de parâmetros do modelo, o que leva a uma inevitável perda na generalidade dos resultados.

Uma vantagem da formulação proposta por Bascompte e Solé foi a redução do número de equações do modelo (ver Swihart et al (2001) para um exemplo da forma como um sistema de três equações pode ser reduzido para um sistema de duas equações, seguindo a formulação proposta por Bascompte e Solé (1998)). Slatkin (1974) discute as consequências que essa redução no número de equações pode trazer para os resultados do modelo de acordo com o método proposto por Levins e Culver (1971).

Em todos os casos foi analisada a relação entre a destruição de habitat e a extinção regional. É importante salientar a analogia entre esta análise e a análise de resposta de redes tróficas à produtividade primária, uma vez que a destruição de habitat corresponde ao empobrecimento (enriquecimento ao reverso) de nutriente em uma rede trófica. Como as análises de enriquecimento de nutriente em redes tróficas mostram que existe uma grande variedade de dinâmicas estáveis e instáveis, é provável que o mesmo ocorra na dinâmica de metacomunidades, tendo em vista que algumas não-linearidades são acrescentadas aos modelos, pelo menos no que diz respeito à taxa de colonização de manchas vazias. Na presença de dinâmicas instáveis, a variável de interesse se torna o número médio das manchas ocupadas ao invés de seu valor no equilíbrio. Tal característica pode possuir um comportamento bem diferente do comportamento do número das manchas ocupadas no equilíbrio na destruição de habitat, como demonstrado em Abrams e Roth (1994a, 1994b) na análise de redes tróficas instáveis sob a influência de enriquecimento de nutriente (Melián e Bascompte (2002) analisaram somente pontos de equilíbrio estáveis nos modelos de rede trófica).

Por fim, foi mostrado a inconsistência no tocante à proporção de manchas ocupadas por presas e predadores encontrada no modelo de metacomunidade predador-presa proposto por Bascompte & Solé. É importante verificar essa inconsistência, uma vez que vários trabalhos posteriores se baseiam nesta formulação (Swihart *et al* 2001, Surin e Alen 2001, Melián e Bascompte 2002, Fortuna e Bascompte 2006).

# Capítulo 7

## Conclusão

Os processos ecológicos descritos em muitos modelos de dinâmica populacional e de comunidades não consideram a posição espacial dos indivíduos nem características de paisagens reais. Entretanto, os padrões descritos por ecologistas e biólogos são baseados em considerações espaciais e detalhes da paisagem. Um desses padrões consiste na existência de populações de espécies (interativas ou não) dispersas na paisagem conectadas entre si por migração - as populações ou comunidades abertas.

Um dos atuais desafios em ecologia teórica consiste em unir os modelos de dinâmica populacional e de comunidades a fatores inerentes ao espaço, como o exemplo citado acima. No passar das duas últimas décadas, a ecologia teórica tem voltado grande parte da sua atenção para o estudo do papel do espaço na formação de padrões e na definição dos processos biológicos. Desde então, a literatura sobre metapopulações tem crescido exponencialmente (Hanski e Simberloff, 1997).

O presente trabalho se concentrou nos modelos de dinâmica metapopulacional espacialmente implícitos - calcados principalmente no balanço entre colonização e extinção de populações locais - que por sua vez se encaixam no contexto de modelos estratégicos (fenomenológicos). Este tipo de modelo sacrifica a precisão descritiva (mecanística) em prol de uma descrição mais geral do fenômeno, tentando obter resultados que se apliquem a um maior número de casos.

Uma característica dos modelos metapopulacionais espacialmente implícitos está relacionada à sua semelhança com a estrutura dos modelos populacionais não espaciais, e por essa razão, carregam a mesma propensão à persistência e à coexistência das espécies.

Tendo isso em vista, partiu-se do modelo de Levins, cujo resultado principal afirma que a extinção regional de uma metapopulação pode ocorrer antes da destruição total do habitat disponível. Qual seja, o modelo sugere um nível crítico de habitat disponível para que a metapopulação persista. Interessante salientar que este mesmo princípio se estende a modelos de cunho mais tático, portanto mais mecanísticos, como os modelos espacialmente explícitos e espacialmente realistas.

Todavia, mesmo dentro do contexto estratégico, o modelo de Levins sofre críticas quanto a algumas de suas premissas, consideradas restritivas do ponto de vista da dinâmica de metapopulações reais.

Tendo em vista o grau de realismo limitado do modelo de Levins, algumas alterações foram feitas no modelo com o intuito de tornar as suas premissas mais abrangentes. Neste trabalho, as alterações consistiram em: inclusão do efeito resgate, colonização externa; efeito Allee, qualidade da matriz, incorporação de processos que afetam as taxas de extinção e colonização no nível metapopulacional, e dinâmica de metacomunidades com as seguintes interações: predador-presa, mutualismo e competição.

# Referências Bibliográficas

- Abrams, P. A., 1992. Predators that benefit prey and prey that harm predators: Unusual effects of interacting foraging adaptations. *American Naturalist*. 140 (4), 573–600.
- Abrams, P. A., Roth, J. D., 1994a. The responses of unstable food chains to enrichment. *Evolutionary Ecology*. 8 (2), 150–171.
- Abrams, P. A., Roth, J. D., 1994b. The effects of enrichment of three-species food chain with nonlinear functional responses. *Ecology*. 75, 1118–1130.
- Amarasekare, P., 1998. Allee effects in metapopulation dynamics. *The American Naturalist*. 152 (2), 298–302.
- Bascompte, J., 1998. Spatiotemporal patterns in nature. *Trends in Ecology and Evolution*. 13 (5), 173–174.
- Bascompte, J., Solé, R. V., 1996. Habitat fragmentation and extinction threshold in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*. 65, 465–473.
- Bascompte, J., Solé, R. V., 1998a. Effects of habitat destruction in a prey-predator metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*. 195, 383–393.
- Bascompte, J., Solé, R. V., 1998b. Models of habitat fragmentation. In: Bascompte, J., Solé, R. V. (Eds.), *Modeling Spatiotemporal Dynamics in Ecology*. Springer - Verlag and Landes Bioscience, pp. 127–149.
- Brown, J. H., Kodric-Brown, A., 1977. Turnover rates in insular biogeography effect of immigration on extinction. *Ecology*. 58, 445–449.
- Czárán, T., 1998. Spatially implicit patch models: Metapopulation and aggregated interactions. In: *Spatiotemporal Models of Population and Community Dynamics*. Chapman & Hall, pp. 111–152.
- Fortuna, M. A., Bascompte, J., 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters*. 9, 281–286.
- Gotelli, N. J., 1991. Metapopulation models: the rescue effect, the propagule rain, and the core-satellite hypothesis. *The American Naturalist*. 138 (3), 768–776.
- Gotelli, N. J., Kelley, W. G., 1993. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos*. 68, 36–44.
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature*. 396, 41–49.

- Hanski, I., Moilanen, A., Gyllenberg, M., 1996. Minimum viable metapopulation size. *The American Naturalist*. 147 (4), 527–541.
- Hanski, I., Simberloff, D., 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: Hanski, I., Gilpin, M. E. (Eds.), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, pp. 5–26.
- Harding, K. C., McNamara, J. M., 2002. A unifying framework for metapopulation dynamics. *The American Naturalist*. 160 (2), 173–185.
- Holt, R., 1997. From metapopulation dynamics to community structure: Some consequences of spatial heterogeneity. In: Hanski, I., Gilpin, M. E. (Eds.), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, pp. 149–164.
- Inouye, R., 1980. Stabilization of a predator-prey equilibrium by the addition of a second "keystone" victim. *The American Naturalist*. 115, 300–305.
- Lande, R., 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *The American Naturalist*. 130 (4), 624–635.
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America*. 15, 237–240.
- Levins, R., Culver, D., 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS)*. 68 (6), 1246–1248.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton Univ. Press.
- Maron, J. L., Harrison, S., 1997. Spatial pattern formation in an insect host-parasitoid system. *Science*. 278, 300–305.
- May, R. M., 1994. The effects of spatial scale on ecological questions and answers. In: Edwards, P. J., May, R. M., Webb, N. R. (Eds.), *Large-Scale Ecology and Conservation Biology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 1–17.
- Melián, C. J., Bascompte, J., 2002. Food web structure and habitat loss. *Ecology Letters*. 5, 37–46.
- Nee, S., May, R. M., Hassell, M. P., 1997. Two-species metapopulation models. In: Hanski, I., Gilpin, M. E. (Eds.), *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*. Academic Press, pp. 123–147.
- Noss, R. F., Csuti, B., 1994. Habitat fragmentation. In: Meffe, G. K., Carroll, C. R. (Eds.), *Principle of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 237–264.
- Rosenzweig, M. L., 1973. Exploitation in three trophic levels. *American Naturalist*. 107 (954), 275–294.

- Shurin, J. B., Allen, E. G., 2001. Effects of competition, predation, and dispersal on species richness at local and regional scales. *The American Naturalist*. 158 (6), 624–637.
- Sih, A., Crowley, P., McPeeke, M., Petranka, J., Strohmeier, K., 1985. Predation, competition and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review Ecology System*. 16, 269–311.
- Slatkin, M., 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology*. 55, 128–134.
- Swihart, R. K., Feng, Z., Slade, N. A., Mason, D., Gehring, T. M., 2001. Effects of habitat destruction and resource supplementation in a predator-prey metapopulation model. *Journal of Theoretical Biology*. 210, 287–303.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*. 75 (1), 2–16.
- Vandermeer, J., Carvajal, R., 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist*. 158 (3), 211–220.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)