

Generalization of the stochastic logistic model to interspecific competition

Danilo Pereira Mori, Laboratório de Ecologia Teórica (IBUSP)

2022-08-20

Introdução

O modelo de crescimento exponencial incorpora o princípio fundamental de que a vida provém de outra e assim examina o comportamento de uma população que pode crescer sem limitação alguma. Ao incluir a influência que o aumento na densidade populacional pode ter na limitação do crescimento, o modelo logístico incorpora outro princípio fundamental que é o da perda de excedente de indivíduos esperado por um crescimento ilimitado. Caso uma população crescesse de forma exponencial todo o universo conhecido poderia estar colonizado por um único tipo de vida. Outro componente essencial da modulação dos eventos demográficos é a interação com outras espécies, como competição interespecífica.

Os modelos de competição de populações em denso dependência do arcabouço de reações de difusão (estocásticos) diferem dos modelos baseados em taxas constantes (determinísticos), pois os eventos demográficos são representados como eventos probabilísticos que podem ou não ocorrer em intervalos de tempo muito pequenos. Dessa forma, os modelos estocásticos possibilitam eventos de extinção de populações que poderiam permanecer indefinidamente no predito determinístico; ou flutuações nos tamanhos populacionais, propriedade ausente nos modelos determinísticos de denso dependência linear. Os modelos estocásticos podem ser descritos por uma equação mestra, um conjunto de equações diferenciais de primeira ordem que descrevem como a probabilidade de todos os possíveis estados do sistema varia no tempo contínuo. A partir da equação mestra é possível calcular a equação diferencial do primeiro momento da distribuição de probabilidades do sistema. Usando a aproximação de campo médio, onde é pressuposto variância zero, a equação diferencial do primeiro momento converge para a solução determinística. Alternativamente à descrição de todos os estados do sistema, é possível simular trajetórias individuais no sistema com o algoritmo de Gillespie [1], onde podemos acompanhar a trajetória da abundância de cada espécie até a extinção.

Aqui vamos explorar a competição de 2 populações em crescimento denso dependente, N e M , em cenários de invasão da espécie M no sistema dominado por N que se encontra em sua capacidade de suporte. Usando modelos estocásticos e a aproximação de campo médio, explorei cenários de assimetria competitiva e de tamanho inicial da espécie invasora. Me pergunto a) Como a probabilidade de substituição da espécie residente pela invasora varia com o tamanho populacional inicial da invasora e da assimetria competitiva? e b) Como a presença da espécie residente reduz o tempo de extinção da espécie invasora?

Métodos

Reações Vamos modelar a mudança de estado do sistema, descrito por (n,m) , onde n e m são a abundância de N e M , respectivamente. O modelo considera possíveis mudanças discretas de 1 indivíduo no sistema em um intervalo de tempo muito pequeno dt . As oito reações consideradas estão disponíveis na tabela 1, elas constituem um modelo de denso dependência em que a competição interespecífica é modelada de forma similar à da competição intraespecífica: pela probabilidade de exclusão de um dos dois indivíduos por evento de colisão de dois indivíduos. O modelo pressupõe que não é possível distinguir entre indivíduos de uma mesma espécie, assim, o parâmetro γ descreve a probabilidade de qualquer um dos dois indivíduos ser excluído, por isso ele está dividido por 2.

Tabela 1. Possíveis reações no modelo estocástico de competição de duas espécies sob denso dependência

reações	descrição	taxa	unidade do parâmetro
$n \rightarrow n + n$	reprod. assex. de N	βn	$P(nasc. de N)/ind. de N dt$
$n \rightarrow 0$	morte de N	δn	$P(mortede N)/ind. de N dt$
$n + n \rightarrow n$	comp. intraesp. de N	$\gamma n(n-1)2^{-1}$	$P(exclusão de N)/colisão N dt$
$n + m \rightarrow m$	exclusão de N por M	$C_n n m$	$P(exclusão de N)/colisão N M dt$
$m \rightarrow m + m$	reprod. assex. de M	βm	$P(nasc. de M)/ind. de M dt$
$m \rightarrow 0$	morte de M	δm	$P(mortede M)/ind. de M dt$
$m + m \rightarrow m$	comp. intraesp. de M	$\gamma m(m-1)2^{-1}$	$P(exclusão de M)/colisão M dt$
$m + n \rightarrow n$	exclusão de M por N	$C_m m n$	$P(exclusão de M)/colisão M N dt$

The master equation and the mean-field approximation A partir das reações é possível desenvolver uma equação mestra que descreve a taxa de mudança da probabilidade de um determinado estado $[\frac{\partial P(n,m,t)}{\partial t}]$ pela diferença na taxa da probabilidade de entrada e saída deste estado (equação 1). Na primeira linha depois da igualdade, há a soma das taxa com que N pode perder um indivíduo, indo do estado $(n+1,m)$ para o estado (n,m) . Na segunda linha a taxa com que N pode ganhar um indivíduo, indo do estado $(n-1,m)$ para o estado (n,m) . Nas linhas 3 e 4 a mesma lógica para M. Na quinta linha há a taxa de saída do estado (n,m) . Para detalhes veja tabela 1.

$$\begin{aligned} \frac{\partial P(n,m,t)}{\partial t} = & P(n+1,m)(n+1)(\delta_n + n\gamma_n/2 + mC_n) + \\ & P(n-1,m)(n-1)\beta_n + \\ & P(n,m+1)(m+1)(\delta_m + m\gamma_m/2 + nC_m) + \\ & P(n,m-1)(m-1)\beta_m + \\ & -P(n,m)[n(\beta_n + \delta_n + (n-1)\gamma_n/2 + mC_n) + m(\beta_m + \delta_m + (m-1)\gamma_m/2 + nC_m)] \end{aligned}$$

Na aproximação de campo médio buscamos obter o primeiro momento da distribuição de probabilidade marginal de N, $E[N] = \langle n \rangle$, e de M, $E[M] = \langle m \rangle$. Para isso é necessário estabelecer algumas definições: $\langle n \rangle = \sum_{n=0}^{\infty} nP(n,m,t)$; $\langle n^2 \rangle = \sum_{n=0}^{\infty} n^2 P(n,m,t)$; $\langle m \rangle = \sum_{m=0}^{\infty} mP(n,m,t)$; $\langle m^2 \rangle = \sum_{m=0}^{\infty} m^2 P(n,m,t)$; $\langle nm \rangle = \sum_{n=0}^{\infty} \sum_{m=0}^{\infty} nmP(n,m,t)$. Para obter o primeiro momento marginal de N ou M basta multiplicar a equação mestra por n ou m e realizar o somatório (apêndice 1), e então é possível obter as equações 2a e 2b:

$$\begin{aligned} \frac{d \langle n \rangle}{dt} &= \langle n \rangle (\beta_n - \delta_n + \gamma_n 2^{-1}) - \langle n^2 \rangle \gamma_n 2^{-1} - \langle nm \rangle C_n \\ \frac{d \langle m \rangle}{dt} &= \langle m \rangle (\beta_m - \delta_m + \gamma_m 2^{-1}) - \langle m^2 \rangle \gamma_m 2^{-1} - \langle mn \rangle C_m \end{aligned}$$

A aproximação de campo médio pressupõe que $\langle n \rangle^2 = \langle n^2 \rangle$, $\langle m \rangle^2 = \langle m^2 \rangle$, $\langle nm \rangle = \langle n \rangle \langle m \rangle$. Esse pressuposto implica que a variância da dinâmica populacional denso dependente é zero e que as populações são independentes. Outro pressuposto possível para simplificar a aproximação é de que β ou $\delta \gg \gamma$, assim γ pode ser omitido como fator do primeiro momento. Essa aproximação é útil pois permite a convergência das equações acima com o modelo determinístico de competição interespecífica de duas populações com crescimento denso dependente (eq. 3a e 3b).

$$\begin{aligned} \frac{d \langle n \rangle}{dt} &= \langle n \rangle (\beta_n - \delta_n) - \langle n \rangle^2 \gamma_n 2^{-1} - \langle n \rangle \langle m \rangle C_n \\ \frac{d \langle m \rangle}{dt} &= \langle m \rangle (\beta_m - \delta_m) - \langle m \rangle^2 \gamma_m 2^{-1} - \langle m \rangle \langle n \rangle C_m \end{aligned}$$

A investigação desse modelo determinístico no equilíbrio mostra o quê poderíamos esperar no longo prazo caso não houvesse nenhuma flutuação devido à estocástica dos eventos demográficos. No espaço de fase definido

pela abundância da espécie residente, no eixo x, e da invasora, eixo y, a isolinha descreve as combinações de tamanhos populacionais onde o crescimento populacional da espécie focal é zero. Para explorar os cenários determinísticos no equilíbrio é possível expressar as duas isolinhas em função da abundância da invasora (eq. 4a e 4b e figura 1).

$$\begin{aligned} \langle m \rangle &= \frac{\beta_n - \delta_n}{C_n} - \frac{\langle n' \rangle \gamma_n}{2C_n} \\ \langle m' \rangle &= \frac{2(\beta_m - \delta_m)}{\gamma_m} - \frac{2C_m \langle n \rangle}{\gamma_m} \end{aligned}$$

The computational model

A ideia do algoritmo de Gillespie [1] se baseia no fato de que a distribuição de tempos entre mudanças de estados pode ser descrita por uma distribuição exponencial, então computamos separadamente as mudanças de estado e o tempo entre mudanças, reduzindo o tempo de simulação. O tempo entre mudança de estados pode ser obtido pela divisão do log de uma amostra de distribuição uniforme padrão pela soma das taxas de saída do estado (janela de código 1). Existem 4 possíveis transições de estado: cada uma das duas espécies pode ganhar ou perder um indivíduo por evento demográfico no intervalo de tempo dt . A taxa de ganho de um indivíduo de N (n_p) é $n_p = \beta n$. A taxa de perda de um indivíduo de N (n_m) é $n_m = n[\delta + (n-1)\gamma 2^{-1} + mC_n]$. A mesma lógica se aplica para as taxas de ganho e perda da espécie M (eq. 1 e janela de código 1). Após o sorteio do tempo do próximo evento demográfico, é feito um sorteio da mudança de estado com probabilidade dada pela contribuição relativa de cada taxa de saída (janela de código 1), então o sistema é atualizado. Nossa simulação termina quando a espécie invasora atinge a abundância zero.

janela de código 1

```
f_2sppSLV <- function(N0,beta_n,delta_n,gamma_n,C_n,
                      M0,beta_m,delta_m,gamma_m,C_m,
                      replicas,path_csv){
  df_ab <- data.frame(n=N0,m=M0,t=0)
  df_t <- data.frame(n=c(1,-1,0,0), # 4 possible transitions:
                    m=c(0,0,1,-1)) # n + 1, n - 1, m + 1, m - 1
  f_loop <- function(){
    while(df_ab[nrow(df_ab),"m"] !=0){
      v_rates <- c(
        n_p = df_ab[nrow(df_ab),"n"] * beta_n,      # n+1
        n_m = df_ab[nrow(df_ab),"n"] * (delta_n + # n-1
                                           (df_ab[nrow(df_ab),"n"]-1) * gamma_n/2 +
                                           C_n * df_ab[nrow(df_ab),"m"])),
        m_p = df_ab[nrow(df_ab),"m"] * beta_m,      # m+1
        m_m = df_ab[nrow(df_ab),"m"] * (delta_m + # m-1
                                           (df_ab[nrow(df_ab),"m"]-1) * gamma_m/2 +
                                           C_m * df_ab[nrow(df_ab),"n"])))
      v_Srates <- sum(v_rates)
      # update
      df_ab[nrow(df_ab)+1,] <- c(df_ab[nrow(df_ab),1:2] + df_t[sample(1:4,size = 1,prob=v_rates/v_Srates),],
                                df_ab[nrow(df_ab),"t"] + log(runif(1))/v_Srates)
    }
    return(df_ab)
  }
  df_dinamica <- plyr::rdply(.n = replicas,f_loop())
  readr::write_csv(df_dinamica,file = path_csv)
}
```

Cenários de assimetria competitiva e tamanho inicial da invasora Apenas o parâmetro que descreve a probabilidade de exclusão de uma espécie pela outra por colisão (parâmetros C_n e C_m , tabela 1) variou entre simulações. Os demais parâmetros populacionais foram iguais: $\beta = 1.916\text{e-}03$, $\delta = 1.889\text{e-}03$, $\gamma = 1.095\text{e-}06$. Os parâmetros de competição interespecífica (C_n e C_m) variam entre $\gamma/4$ e $\gamma/2$, tal que a

assimetria competitiva, definido por $2(C_n - C_m)/\gamma$, variou entre -0.5 e 0.5 (figura 1). O tamanho inicial da espécie invasora variou entre 1% e 100% da capacidade de suporte $K = 50$ indivíduos (Figura 1a). Foram simulados 11 cenários de tamanho inicial da invasora e 11 cenários de assimetria competitiva, totalizando 121 cenários, cada um com 100 réplicas. Quando a assimetria é nula então o sistema é indeterminado; se ela for maior do que zero então, dado tempo suficiente, a espécie invasora irá dominar o sistema; se a assimetria é negativa, então a residente dominará o sistema (Figura 1b)

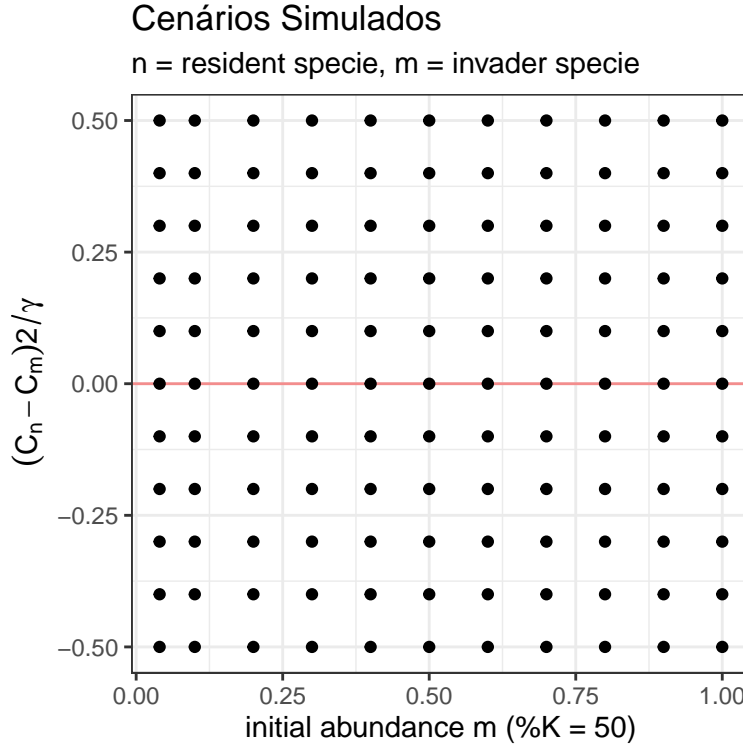


Figura 1 Cenários simulados de competição interespecífica. Eixo y: assimetria competitiva - a diferença no parâmetro C da espécie residente pela invasora, dividido pelo parâmetro γ . Eixo x: tamanhos iniciais da espécie invasora de 4% até 100%.

Análise dos dados Probabilidade de substituição da residente pela invasora

Para avaliar a probabilidade de substituição da espécie residente pela invasora, considerei a identidade da espécie que permanece após a primeira extinção. Se a espécie que permanece é a invasora então ocorreu um evento de substituição. Para descrever a probabilidade de substituição na simulação das trajetórias individuais usei um GLM binomial logito com o tamanho inicial da invasora e a assimetria competitiva como variáveis preditoras (detalhes no apêndice). Usei uma abordagem baseada em modelo médio [2], em que a partir de um modelo cheio é ajustado todos os possíveis submodelos e então a predição de cada modelo é ponderada pelo peso de evidência do submodelo. O GLM binomial cheio considerou a interação do polinômio de segundo grau de cada preditora; o tamanho populacional inicial da invasora pode ser usado na escala log.

Tempo de extinção da Invasora na presença e ausência da residente

Descrevi o tempo de extinção da espécie invasora em duas situações: considerando o tempo junto com a residente e o tempo parcial sem a residente, nas simulações em que houve substituição da residente. Na primeira situação é considerado a distribuição de tempos de extinção da invasora na presença da competidora, ou seja, os tempos totais até a espécie invasora se extinguir, seja ela a primeira ou última a se extinguir. Na segunda situação considerei apenas o tempo parcial de extinção na ausência da residente, ou seja, considerei que o tempo é zerado no momento do evento de substituição. Uma possível família de distribuição de

probabilidades para descrever esses dados é a distribuição Gamma, pois essa distribuição expressa valores positivos cuja média e variância podem aumentar juntas. A distribuição Gamma possui dois parâmetros: de forma e de taxa [3]. O parâmetro da taxa pode ser reescrito como a razão entre o parâmetro da forma e a média (primeiro momento) e a média pode ser definida como o exponencial do descritor linear em um GLM Gamma com função de ligação log [4]. Além disso, quando o parâmetro da forma é igual a 1 então a distribuição Gamma converge para uma distribuição exponencial [3]. Para descrever o tempo de extinção na primeira situação, considerando a presença da residente, o mais adequado seria considerar um GLMM Gamma log (Apêndice), agrupando os valores das réplicas para uma mesma combinação única de parâmetros, porém isso dificultaria a estimativa do parâmetro da forma e da predição pelo modelo médio. Assim, escolhi usar o GLM Gamma log para obter a predição do modelo média para essa situação em tempo suficiente para elaborar o artigo completo. No GLM Gamma log usei as mesmas preditoras usadas no GLM Binomial logito.

Trabalho Computacional Todo o trabalho computacional foi feito no ambiente de programação R [5] usando os pacotes básicos e os pacotes adicionais trackdown [6], kableExtra [7], bbmle [8], MuMIn [9], AICcmodavg [10] lme4 [11], gridExtra [12], doMC [13], plyr [14] e tidyverse [15].

Resultados

Como a probabilidade de substituição varia com o tamanho inicial da invasora e a assimetria competitiva? Uma expectativa era que quanto menor o tamanho populacional da espécie invasora menor a probabilidade de substituição, pois a chance de flutuações estocásticas extinguiam a espécie é maior quando a abundância está próxima de zero, mesmo em situações favoráveis. Outra expectativa é baseada nos cenários determinísticos da aproximação de campo médio. Exceto pelo cenário de equivalência das espécies (assimetria competitiva zero) que depende das condições iniciais e do regime de perturbações, dado tempo suficiente, a invasão resultará na substituição ou não da espécie residente, independente do tamanho inicial da espécie invasora. Os parâmetros de competição interespecífica variaram de tal forma que a exclusão da residente ocorreria quando a assimetria competitiva fosse positiva e a exclusão da invasora quando a assimetria competitiva fosse negativa (Figura 1b). Portanto, a expectativa era que a probabilidade de substituição iria aumentar com o tamanho populacional inicial da invasora e da assimetria competitiva.

A expectativa foi observada, na figura 2 há a probabilidade de substituição predita pelo modelo médio em função do tamanho inicial da invasora (eixo $x = M_0$) e da assimetria competitiva (eixo $y = C_{nm}$), no painel principal a probabilidade média, nos dois de baixo o intervalo de confiança assintoticamente normal na escala da função de ligação logito [10]. O predito pelo modelo médio mostra que o efeito da assimetria competitiva só se torna relevante quanto maior o tamanho populacional inicial da invasora: apenas a partir de $M_0 = 20$ nota-se aumento da probabilidade de substituição com o aumento de C_{nm} (Figura 1). o GLM Binomial logito cheio selecionado considerou os efeitos do polinômio de segundo grau da assimetria competitiva e do log do tamanho inicial da espécie invasora sem o efeito da interação dos polinômios. Esse modelo cheio apresentou bom ajuste; e de fato, apesar das proporções observadas apresentarem grande variação (Figura A1), o predito se assemelha ao observado (Figura A2 e A3). A grande variação nas proporções observadas sugere que a capacidade de suporte é pequena, resultando em populações com flutuações elevadas.

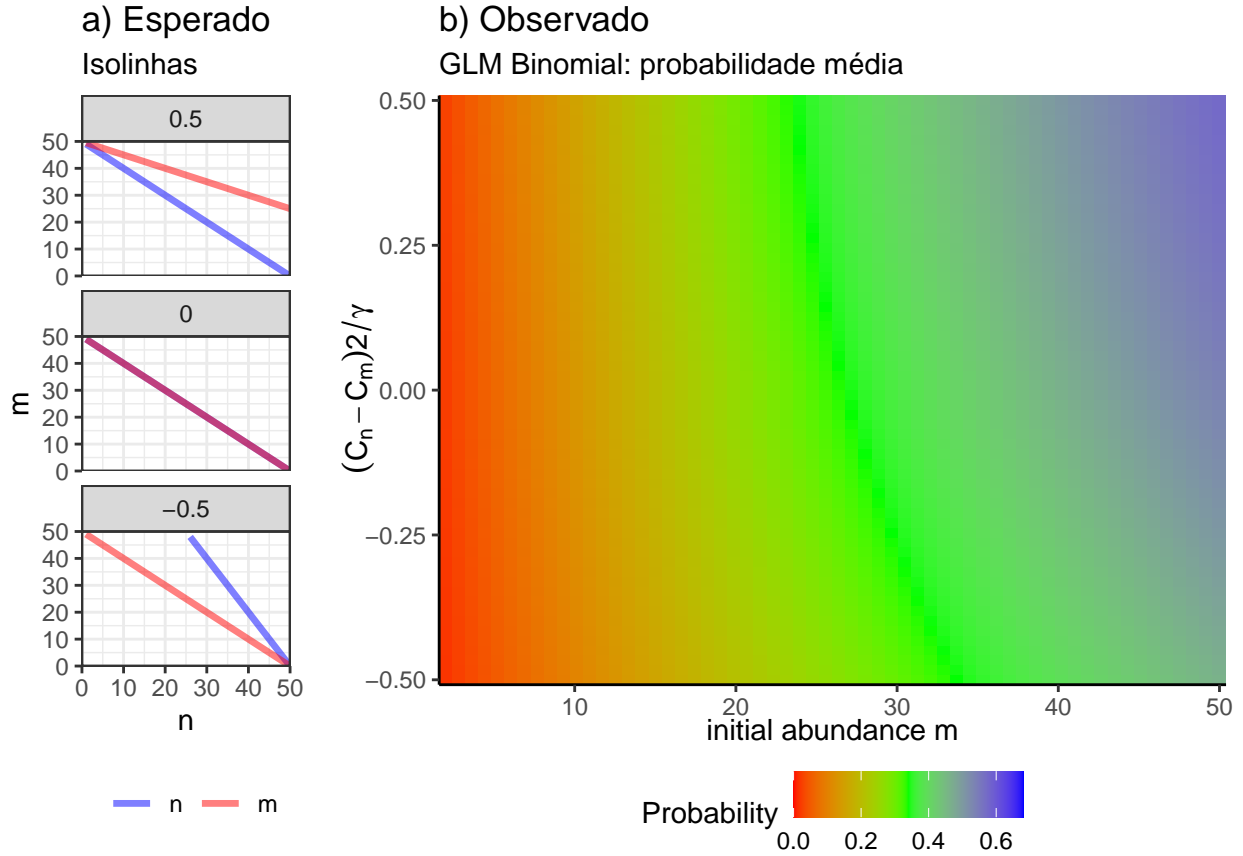


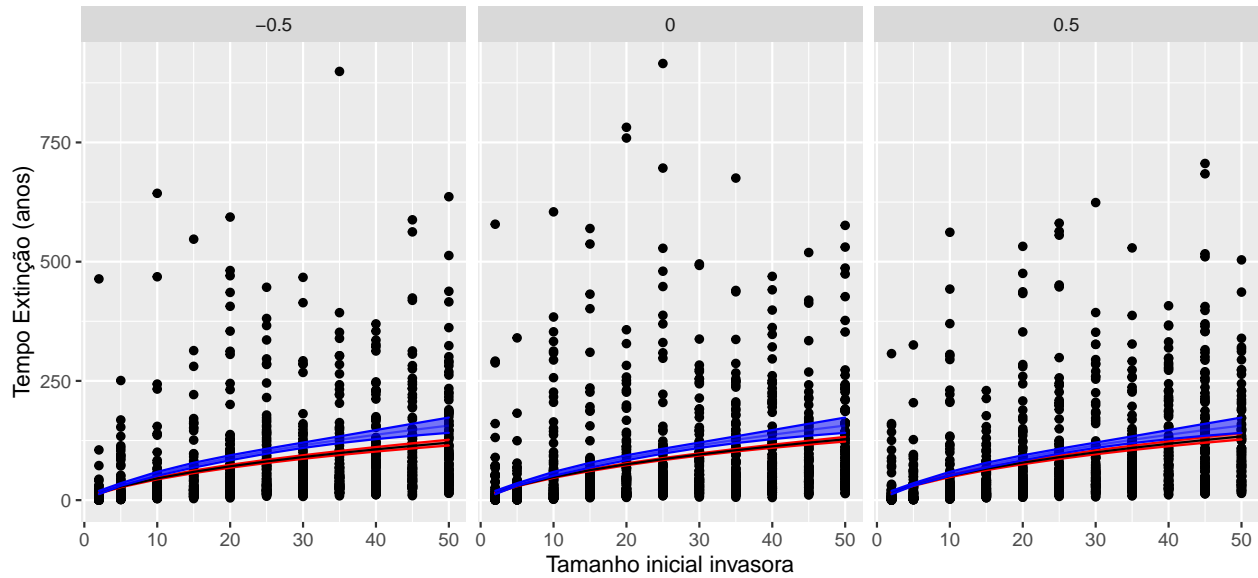
Figura 2 Cenários esperados (a) e situações observadas (b). a) O plano de fase é definido pelas possíveis abundâncias da espécie residente (eixo x, n) e da espécie invasora (eixo y, m). As isolinhas representam os tamanhos populacionais onde o crescimento populacional da espécie é nulo. b) Probabilidade de substituição da espécie residente pela invasora. Eixo x = tamanho inicial da espécie invasora, M_0 . Eixo y = assimetria competitiva, definida como $(C_n - C_m)2/\gamma$, C_n e C_m variaram entre $\gamma/2$ e $\gamma/4$. No painel principal há a probabilidade média prevista pelo modelo médio e em anexo os painéis intervalo de confiança de 5% e 95% assintoticamente normal na escala da função de ligação logito.

Como a presença da residente reduz o tempo de extinção da invasora? Uma expectativa era que na presença da competidora, qualquer espécie sofreria alguma redução no tamanho populacional. Em um sistema estocástico, quanto menor o tamanho populacional maior as chances de extinção devido a estocasticidade demográfica, assim a presença da competidora implicaria em redução do tempo médio de extinção. Outra expectativa é que quanto maior a assimetria competitiva menor deve ser a influência da residente na invasora, enquanto a influência per capita da invasora deve ser similar à influência da residente nela mesma. Portanto, a expectativa era de que a redução no tempo de extinção deveria ser menor quanto maior a assimetria competitiva.

A expectativa foi observada principalmente quando o tamanho inicial da invasora foi próximo da capacidade de suporte (Figura 3a). Na figura 3a há os pontos observados de tempo de extinção da espécie invasora considerando os tempos totais; em vermelho o predito para os tempos totais, essa predição varia entre os painéis em função da assimetria competitiva; em azul o predito pelo modelo médio para o conjunto de tempos parciais, em que o tempo da invasora com a residente foi desconsiderado, essa predição é igual nos três painéis. Para obter a predição para o conjunto de tempos parciais desconsidere as simulações onde o tamanho da invasora no momento da substituição foi maior do que 50 ou menor do que 2. Os tempos de extinção nas duas situações são marcados pela variabilidade no conjunto de dados (Figura A4, A6 e A9) e o GLM Gamma log não apresentou um excelente ajuste (Figura A5 e A11). O parâmetro da forma estimado

pelo GLM Gamma log para os tempos de extinção parciais foi 0.933 (Erro Padrão da estimativa = 0.023, tabela A6) e para os tempos de extinção totais foi 0.929 (Erro Padrão da estimativa = 0.010, tabela A9), indicando que os GLM Gamma log ajustados pressupõem que a distribuição de valores se assemelhava a uma distribuição exponencial. Esse pressuposto pode ser uma boa aproximação para tamanhos iniciais pequenos, mas piora quanto maior o tamanho inicial da invasora, onde a moda se desloca do zero, principalmente quanto maior a assimetria competitiva ou na situação de ausência da residente (Figura 3b).

a) Tempo para Extinção da inv. na presença da residente e as previsões



b) Distr. de Tempos para Extinção da invasora

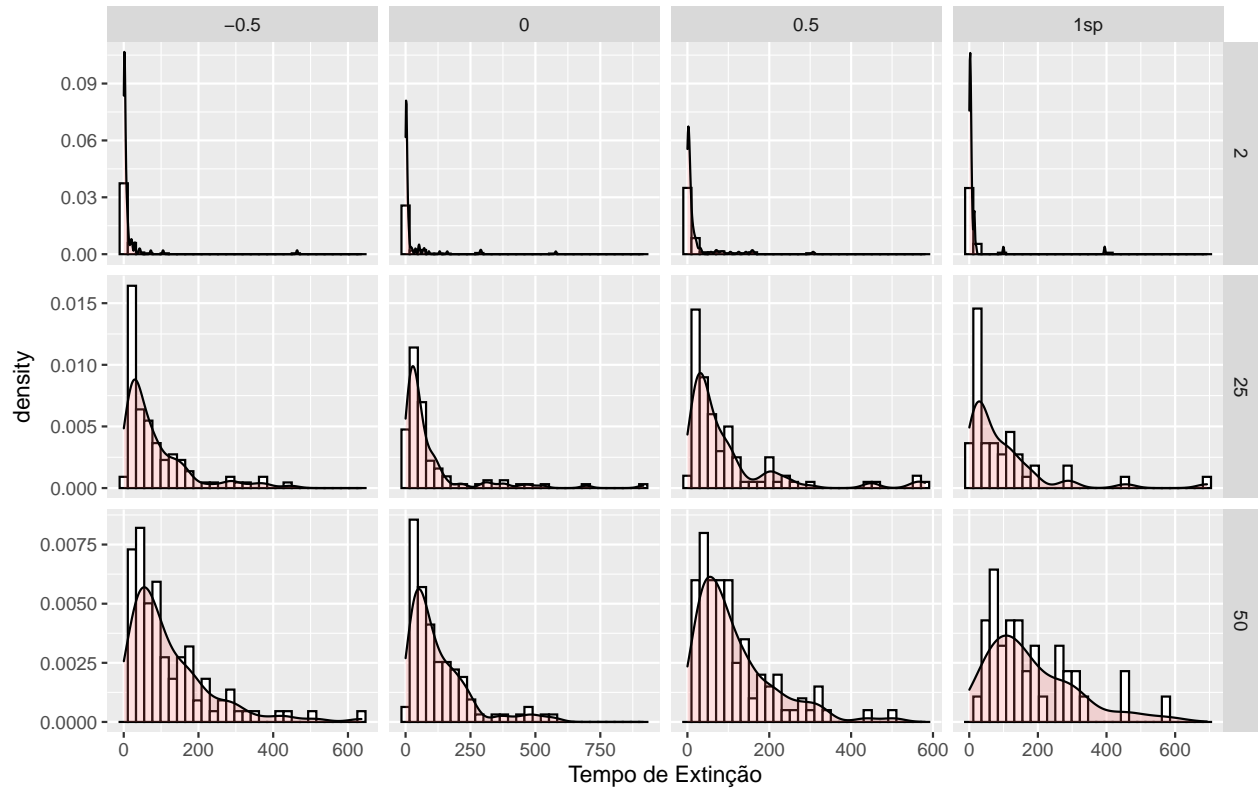


Figura 3 Tempo de Extinção da espécie invasora. a) Tempos de Extinção observado na presença da residente (pontos) e predito (vermelho) e o predito para o tempo de extinção na ausência da residente (azul). Eixo x = tamanho inicial da espécie invasora (indivíduos), M_0 . Eixo y = Tempo de Extinção da invasora (anos), TE. No título dos painéis a assimetria competitiva. b) Gráficos descritivos da distribuição de tempos de extinção nos cenários simulados de assimetria competitiva ou de ausência de residente (título superior dos painéis) e para o tamanho inicial da espécie invasora (título lateral dos painéis).

Discussão

Quanto maior o tamanho populacional da invasora maior a probabilidade de observar o esperado pela aproximação de campo médio para os eventos de substituição (Figura 1). Mesmo em tamanhos populacionais iniciais elevados, a estocasticidade demográfica previne cerca de 40% dos casos esperados nos cenários de assimetria competitiva mais extremos (Figura 1). Segundo o esperado pela aproximação de campo médio nos cenários de assimetria mais extremos, a competidora inferior poderia invadir ou persistir o sistema caso a capacidade de suporte $(2(\beta - \delta)/\gamma)$ fosse maior ou igual ao dobro da simulada. Esses resultados sugerem que o sistema é muito influenciado pela estocasticidade demográfica. E de fato, nas ocasiões em que a invasora foi a primeira a se extinguir os tamanhos populacionais da residente podem ultrapassar o dobro da capacidade de suporte (Figura 4), indicando que as flutuações do sistema podem ser na ordem necessária para a competidora inferior fazer grande pressão na competidora superior.

Outra evidência que mostra que os cenários de assimetria competitiva foram extremos é a aproximação do intervalo de confiança inferior do tempo de extinção médio da invasora na presença da residente com o intervalo de confiança superior na ausência da residente (Figura 3). Me pergunto o quanto é necessário reduzir o coeficiente de competição interespecífica da invasora para que o tempo de extinção médio estimado seja indistinguível com o tempo médio estimado na ausência da residente. Porém, quando se considera a distribuição como um todo (Figura 3b), a presença da competidora parece levar ao aumento da ocorrências da moda (relacionado com o parâmetro da forma na distribuição Gamma), enquanto na ausência dela os tempos de extinção são mais dispersos entre si (relacionado com o parâmetro da escala na distribuição Gamma). Esses resultados sugerem que uma possível abordagem melhor é descrever os parâmetros da forma e da escala da distribuição Gamma em função das preditoras assimetria competitiva e tamanho inicial da invasora, ao invés de ter apenas a média da distribuição em função das preditoras.

Nos 3 conjuntos de dados descritos estatisticamente (Figuras 2 e 3) o modelo cheio selecionado não considerava a interação entre as preditoras, assimetria competitiva ($C_{nm}=2(C_n - C_m)/\gamma$) e tamanho inicial da espécie invasora (M_0). Me pergunto se nos cenários de assimetria competitiva houvesse coexistência instável ou estável os modelos estatísticos cheios selecionados não teriam a interação entre as preditoras C_{nm} e M_0 . Nos cenários de coexistência instável o predito pela aproximação de campo médio é de que exista uma separatriz de tamanhos iniciais das populações em competição que iria determinar qual das duas espécies seria excluída. A posição da separatriz depende da relação das isolinhas; se a partir do caso de assimetria competitiva nula aumentássemos ambos os coeficientes de competição (C_n e C_m) poderíamos criar uma situação de coexistência instável. Me pergunto o quanto a estocasticidade demográfica poderia prevenir a realização destes cenários. Se caso ambos os coeficientes de competição fossem reduzidos, então poderíamos criar uma situação de coexistência estável. Uma expectativa do cenário de coexistência estável nas simulações estocásticas é que a espécie com menor tamanho populacional no equilíbrio tenha maior chance de se extinguir.

Conclusão

Em sistemas estocásticos o tamanho populacional inicial da invasora é um dos principais preditores de realização do esperado pelos cenários determinísticos da aproximação de campo médio, mostrando a importância da pressão inicial de propágulos no resultado da invasão. Porém aqui explorei pouco os efeitos da invasão na espécie residente, por exemplo, quando é possível observar influência da invasão na abundância da residente quando não ocorre evento de substituição (Figura 4)?

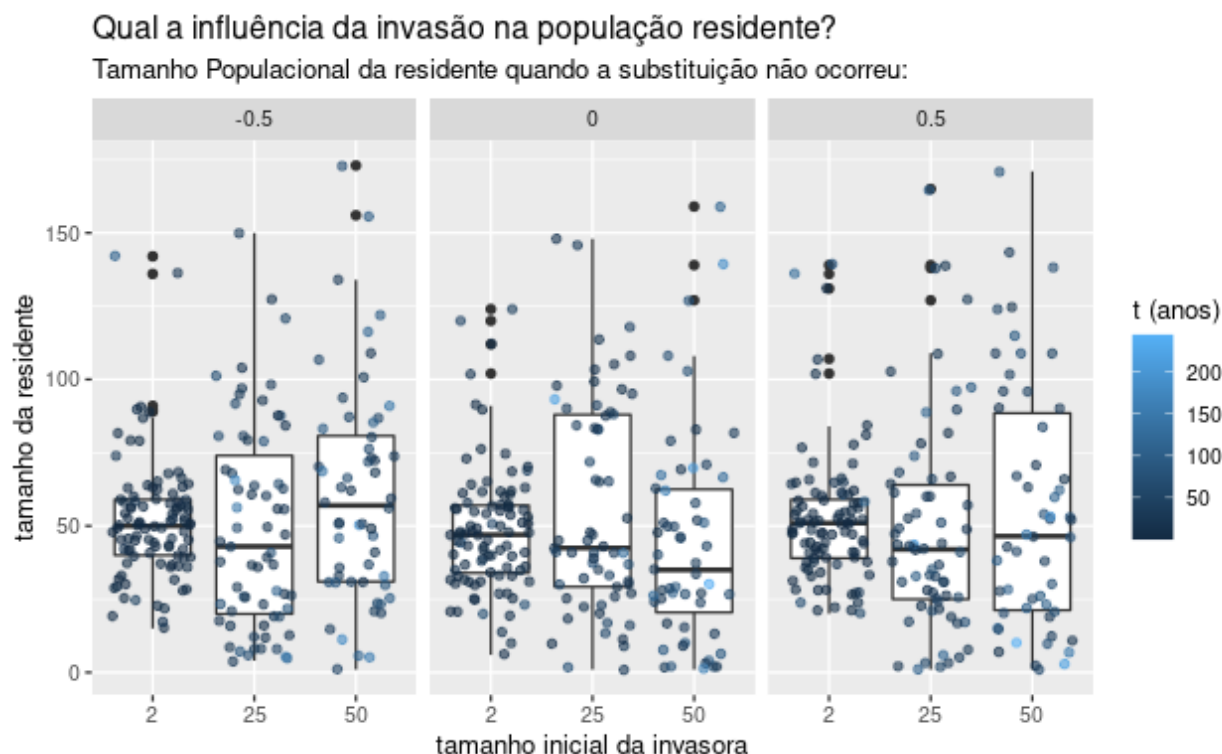


Figura 4 Qual a influência da invasão na população residente? Em alguns casos a população residente permanece abaixo da capacidade de suporte mesmo em situações favoráveis.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer muito pelas conversas com o professor Paulo Inácio Prado, que me auxiliaram a clarear algumas ideias e me ajudou a ter outras que talvez não tenha conseguido desenvolver totalmente nesse documento. Gostaria de agradecer também ao professor Ricardo Martinez-Garcia pela excelente disciplina e pela disposição em conversar sobre esse trabalho, tirar dúvidas, aprendi muito. E também gostaria de agradecer @s colegas de disciplina pelo aprendizado compartilhado, em especial ao Gabriel com quem discuti o trabalho e me ajudou com o acesso a literatura.

Referências

1. Gillespie DT. Exact stochastic simulation of coupled chemical reactions. *The Journal of Physical Chemistry*. 1977;81: 2340–2361. doi:10.1021/j100540a008
2. Dormann CF, Calabrese JM, Guíllera-Arroita G, Matechou E, Bahn V, Bartoń K, et al. Model averaging in ecology: A review of bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecological Monographs*. 2018;88: 485–504. doi:10.1002/ecm.1309
3. Bolker BM. *Ecological models and data in r*. Ecological models and data in r. Princeton University Press; 2008.
4. Bossio MC, Cuervo EC. Gamma regression models with the gammareg r package. *Comunicaciones en Estadística*. 2015;8: 211–223.
5. R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2022. Available: <https://www.R-project.org/>
6. Kothe E, Callegher CZ, Gambarota F, Linkersdörfer J, Ling M. Trackdown: Collaborative writing and editing of r markdown (or sweave) documents in google drive. 2021. doi:10.5281/zenodo.5167319

7. Zhu H. kableExtra: Construct complex table with 'kable' and pipe syntax. 2021. Available: <https://CRAN.R-project.org/package=kableExtra>
8. Bolker B, R Development Core Team. Bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. 2021. Available: <https://CRAN.R-project.org/package=bbmle>
9. Bartoń K. MuMIn: Multi-model inference. 2022. Available: <https://CRAN.R-project.org/package=MuumIn>
10. Mazerolle MJ. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (q)AIC(c). 2020. Available: <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
11. Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*. 2015;67: 1–48. doi:10.18637/jss.v067.i01
12. Auguie B. gridExtra: Miscellaneous functions for "grid" graphics. 2017. Available: <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>
13. Analytics R, Weston S. doMC: Foreach parallel adaptor for 'parallel'. 2022. Available: <https://CRAN.R-project.org/package=doMC>
14. Wickham H. The split-apply-combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software*. 2011;40: 1–29. Available: <https://www.jstatsoft.org/v40/i01/>
15. Wickham H, Averick M, Bryan J, Chang W, McGowan LD, François R, et al. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*. 2019;4: 1686. doi:10.21105/joss.01686