

Modelagem Comparativa de Competição e Invasão Ecológica Relatório Final de Iniciação Científica

Matheus Franco Ribeiro

Editais 2019-2020

*Orientadora: Prof.^a Dr.^a Sabrina Borges Lino Araujo
Departamento de Física - UFPR*

Agosto 2020

1 Resumo

A modelagem matemática tem sido recorrentemente utilizada a fim de se entender os processos biológicos, entretanto o nível de detalhe empregado e a abordagem utilizada podem levar a resultados divergentes. Neste trabalho, estudamos inicialmente um sistema de duas espécies em competição interespecífica (competição pura). Posteriormente consideramos a competição interespecífica com ação da pressão de propágulo. Propomos duas modelagens matemáticas distintas para ambos os sistemas: a abordagem de Campo Médio, em que o espaço é tornado implícito e a dinâmica pode ser descrita analiticamente, e a abordagem do Autômato Celular, em que o espaço é explícito e a dinâmica ocorre de forma probabilística. Observamos que nos casos de competição pura, os dois modelos divergem entre si em suas previsões numéricas mas apresentam comportamento qualitativo semelhante para cenários específicos, sendo que a evolução do sistema ocorre fora do equilíbrio. Já nos casos em que há a ação da pressão de propágulo, observamos diferenças significativas nas previsões de cada modelo e as divergências se tornam mais acentuadas, tendendo a dinâmica a atingir o equilíbrio mais rapidamente. Concluímos que a invasão é um processo essencialmente espacial e direcional, em que se observa uma grande dependência temporal e estrutural nos eventos de soltura e que reduz a estocasticidade da dinâmica de competição pura.

Palavras chave: *Pressão de Propágulo, Invasão, Competição Intraespecífica.*

2 Pesquisa Bibliográfica

O uso de modelos matemáticos em Ecologia se tornou padrão nas últimas décadas ao possibilitar um maior controle sobre a quantidade de variáveis envolvidas em uma interação ecológica, assim como uma maior objetividade ao descrever estas interações através de dependências formalizadas e conexões lógicas entre estas variáveis. Também fornecem uma abordagem mais facilmente replicável e que pode ser de forma relativamente direta escalonada, desde que se disponha de capacidade computacional suficiente para tal (GERTSEV; GERTSEVA, 2004). Dentre os fenômenos ecológicos que vem ganhando notoriedade pela sua complexidade estão os processos de invasão, que apesar de estudados há muito (com contribuições até mesmo de Darwin), tem se mostrado de difícil análise pois se inserem nos chamados sistemas complexos, podendo muitas vezes apresentar comportamentos caóticos e sincronizações espaço-temporais (SHERRATT; LEWIS; FOWLER, 1995)(SHERRATT; SMITH; RADEMACHER, 2009).

A introdução de espécies invasoras depende, entre outros fatores, da quantidade de eventos de soltura (frequência) e do número de indivíduos em cada evento (intensidade). Estes fatores conjuntamente formam um parâmetro de análise chamado pressão de propágulo, que tem se mostrado útil para explicar a variabilidade no sucesso de processos de invasão (LOCKWOOD; CASSEY; BLACKBURN, 2005). A incorporação deste conceito em modelos preditivos porém ainda é escassa e, considerando a importância destas previsões para controle e preservação ecológicas, que por sua vez tem reflexos ambientais e também econômicos, faz-se de grande interesse e tem atraído maior atenção nas últimas décadas (COLAUTTI; GRIGOROVICH; MACISAAC, 2006), (RIBEIRO; FABRICANTE; ALBUQUERQUE, 2014).

Neste projeto propomos uma modelagem baseada nos estudos anteriores desenvolvidos por Araujo (ARAÚJO, 2010) para o caso de predação e competição entre 3 espécies. Adaptamos este estudo para o caso de duas espécies em competição com a possibilidade de ação da pressão de propágulo.

3 Metodologia

Consideramos uma rede formada por $L \times L$ sítios, em que cada sítio pode assumir três estados distintos $\{x, y, 0\}$, em que x representa um sítio ocupado pela espécie x , denominada nativa, y ocupado pela espécie y , denominada invasora, e 0 um sítio desocupado. Cada sítio pode ser atualizado de acordo com a regra descrita na figura 1, em que h_x e h_y representam as probabilidades das espécies ocuparem um sítio vazio ao seu entorno, chamadas probabilidades de colonização (natalidade), d_x e d_y as probabilidades de um sítio ocupado se tornar vazio (mortalidade) e i_y a probabilidade de invasão, que faz o papel da pressão de propágulo, representando a probabilidade da

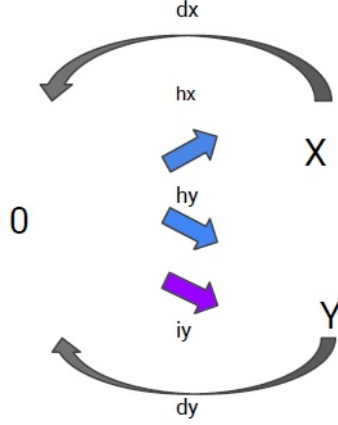


Figura 1: Um sítio desocupado pode ser colonizado pelas espécies nativa ou invasora através das respectivas probabilidades de colonização h_x e h_y , assim como pode ser invadido pela espécie invasora através da probabilidade de invasão i_y . Os sítios ocupados pelas espécies podem se tornar vazios novamente através das respectivas probabilidades de mortalidade d_x e d_y .

espécie y colonizar um sítio qualquer da rede.

A dinâmica ocorre durante N gerações, que consistem em $N \times L \times L$ iterações, isto é, cada geração corresponde a $L \times L$ iterações, o número mínimo de passos necessários para que todos os sítios da rede tenham a possibilidade de serem atualizados. A rede está sujeita a condições periódicas de contorno, de modo que os sítios nas extremidades tem como vizinhos aqueles nas extremidades opostas. A interação se dá entre os quatro primeiros vizinhos da vizinhança de von Neumann, conforme ilustrado na figura 2.

Para analisarmos a influência da pressão de propágulo na dinâmica do sistema, inicialmente simulamos uma competição pura (i.e. $i_y = 0$) entre

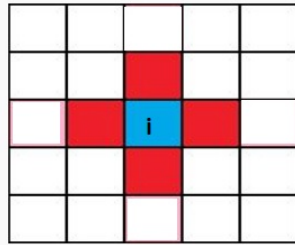


Figura 2: As interações ocorrem entre os vizinhos em vermelho do sítio i , conhecidos como os quatro primeiros da vizinhança de von Neumann.

as espécies X e Y para diversas combinações de parâmetros. Em sequência repetimos as simulações, porém considerando agora o fator de invasão não-nulo.

As regras de atualizações podem ser descritas analiticamente, de modo a descrever o comportamento da rede como um todo analisando as probabilidades de evolução entre os estados de cada sítio i da rede (que formam um estado global), obtendo-se ao final dessa análise uma equação conhecida como **Equação Mestra**:

$$P(\rho, n+1) = P(\rho, n) + \sum_w \sum_{i=1} N^2 [P(\rho_n^i) P(\rho_w^i \rightarrow \rho) - P(\rho, n) P(\rho \rightarrow^i \rho_w)] \quad (1)$$

A interpretação desta equação se dá da seguinte forma: a probabilidade P de se encontrar a rede no estado global ρ no tempo futuro $n+1$ é igual à probabilidade da rede já estar neste estado no tempo presente n , somada à probabilidade de cada um dos $N \times N$ sítios estar em um estado local w e evoluir para um estado que componha ρ , menos a probabilidade de já estarem em um estado que componha ρ e evoluir para outro estado. Esta equação porém é difícil de se trabalhar devido à grande quantidade de estados ρ possíveis, então são necessárias algumas aproximações facilitem a análise. Uma primeira aproximação possível é a conhecida como Campo Médio, na qual as interações individuais sítio-sítio são substituídas por uma interação global média, o que torna o espaço implícito no nosso modelo. O desenvolvimento dos cálculos segue o proposto por Araújo e resulta nas seguintes equações, adaptadas para o **caso de competição entre duas espécies sem invasão** (ARAÚJO, 2010):

$$\begin{aligned} X_{n+1} &= (1 - d_x)X_n + (1 - X_n - Y_n)[1 - (1 - h_x X_n)^4] \\ Y_{n+1} &= (1 - d_y)Y_n + (1 - X_n - Y_n)[1 - (1 - h_y Y_n)^4] \\ P_{0,n+1} &= 1 - X_{n+1} - Y_{n+1} \end{aligned} \quad (2)$$

Nestas equações temos que as densidades populacionais das espécies nativa e invasora no tempo futuro, X_{n+1} e Y_{n+1} respectivamente, são iguais à porcentagem de sítios que já estavam ocupados e cujos ocupantes não morreram $(1 - d_i)$ somadas à porcentagem de sítios vazios $(1 - X_n - Y_n)$ que terão a chance de serem colonizados por 4 vizinhos. A densidade de espaços vazios no tempo futuro $P_{0,n+1}$ será naturalmente a parcela da rede que não foi ocupada nem pela espécie X, nem pela espécie Y. Estas equações foram derivadas analiticamente através da aproximação imposta à equação 1, porém não consideram a possibilidade de invasão. Para modificá-las precisamos levar em conta que as densidades devem ser sempre ≤ 1 , condição que não é satisfeita caso simplesmente adicionemos um termo proporcional ao fator de invasão i_y . Para manter esta condição válida, foi necessário considerar uma

atualização "em etapas" da rede, representada nas equações abaixo, para o **caso de competição entre duas espécies com invasão**:

$$\begin{aligned}
A &= (1 - d_x)X_n + (1 - X_n - Y_n)[1 - (1 - h_x X_n)^4] \\
B &= (1 - d_y)Y_n + (1 - X_n - Y_n)[1 - (1 - h_y Y_n)^4] \\
X_{n+1} &= A \\
Y_{n+1} &= B + (1 - A - B)i_y \\
P_{0,n+1} &= 1 - X_{n+1} - Y_{n+1}
\end{aligned} \tag{3}$$

Neste sistema de equações, A e B representam a quantidade da espécie X e Y respectivamente que não morreu no tempo presente, somada à quantidade de espaços vazios que terão a chance de serem colonizados também no presente, mediados por 4 vizinhos. A população X no tempo futuro será exatamente essa grandeza A, enquanto que a população Y no tempo futuro será a quantidade B somada a uma porcentagem dos espaços não colonizados, correspondente à pressão de propágulo i_y . Ao fazermos $i_y = 0$ chegamos às equações 3, isto é, uma competição pura entre as espécies.

A outra modelagem utilizada é a chamada de Autômato Celular, em que substituímos os sistemas de equações por um modelo discreto de sítios, em que cada um destes está sujeito diretamente às regras de atualização apresentadas na figura 1, de modo que cada parâmetro se torna diretamente uma probabilidade, isto é, uma descrição não analítica e sim estatística do mesmo problema.

Em cada iteração no Autômato, um sítio é sorteado aleatoriamente e pode sofrer atualizações na seguinte ordem: (i) caso o sítio esteja ocupado, a espécie ocupante tem a chance de morrer e portanto torná-lo vago, mediado pela probabilidade de mortalidade d de cada espécie; (ii) se o sítio estiver vazio irá sofrer tentativas de colonização individualmente por parte de cada um dos quatro primeiros vizinhos, mediadas pelas probabilidades de colonização h de cada espécie, e caso a colonização não tenha sucesso e o sítio continuar vago, (iii) o sítio terá a chance de ser invadido, mediado pela probabilidade de invasão i_y . Caso em uma destas etapas haja sucesso a iteração acaba e uma nova é iniciada, de modo que apenas um sítio é atualizado em cada iteração. Realizadas 3600 destas iterações ($L \times L$) temos 1 geração. Ao final da 60ª geração são calculadas as densidades de cada espécie considerando-se uma média dos valores das últimos 10% das iterações, afim de diminuir as flutuações estatísticas inerentes ao modelo.

Por fim, analisamos também as concordâncias entre as abordagens espacialmente explícita do Autômato e a implícita do Campo Médio para determinar em que grau esta aproximação é boa e também a possibilidade da existência de efeitos de estruturação espacial, que naturalmente não são levados em conta no segundo caso.

4 Resultados

Para todas as simulações consideramos uma rede com $L = 60$ e $N = 60$. O efeito dos demais parâmetros (h_x , h_y , d_x , d_y e i_y) foram avaliados e são detalhados a seguir.

Consideramos três cenários distintos: **(i)** as espécies equivalentes, isto é, com mesmas probabilidades de natalidade e mortalidade. Para tanto, impomos $d_x = d_y = 0.2$ e estudamos a dinâmica para $0 \leq h_x = h_y \leq 1$. Posteriormente fixamos $h_x = h_y = 0.2$ e variamos $0 \leq d_x = d_y \leq 1$; **(ii)** a espécie invasora mais bem adaptada que a nativa, com metade da probabilidade de mortalidade ou o dobro da probabilidade de natalidade. Para tanto, impomos $d_x = 0.2$ e $d_y = 0.1$ e estudamos a dinâmica para $0 \leq h_x = h_y \leq 1$. Posteriormente fixamos $h_x = 0.1$ e $h_y = 0.2$ e fazemos $0 \leq d_x = d_y \leq 1$; **(iii)** espécie invasora menos adaptada que a nativa, com metade da probabilidade de natalidade ou o dobro da probabilidade de mortalidade. Para tanto, impomos inicialmente $d_x = 0.1$ e $d_y = 0.2$ e variamos $0 \leq h_x = h_y \leq 1$, para em sequência fixarmos $h_x = 0.2$ e $h_y = 0.1$ e variarmos $0 \leq d_x = d_y \leq 1$. Chamaremos de densidades (X_n , Y_n e $P_{0,n}$) a porcentagem da rede ocupada pelas espécies ou vazia, sendo considerada uma média entre as últimas iterações de cada geração.

Nas simulações da abordagem do Campo Médio, consideramos uma população inicial de $X_0 = Y_0 = 0.3$ e realizamos 2000 iterações, o que se mostrou suficiente para a dinâmica atingir o ponto de equilíbrio (estável, em todos os casos analisados). Já para as simulações do autômato, $N=60$ (constituindo então 216000 iterações) não foi suficiente para a dinâmica se mostrar independente da condição inicial. Consideramos então nas simulações da abordagem do Autômato Celular os pontos fixos do Campo Médio para cada conjunto de parâmetros como condição inicial para melhor convergência.

4.1 Sem Pressão de Propágulo

Observamos que as modelagens concordam bem para os casos em que as duas espécies são equivalentes, como mostra a figura 3, porém quando consideramos uma espécie em vantagem com relação a outra, como nas figuras 4 e 5 podemos observar que ocorre uma maior discrepância para altos valores de taxas de natalidade (4.a e 5.a) ou baixas taxas de mortalidade (4.b e 5.b). Isso indica que possivelmente nestas situações ocorrem fenômenos estruturais que se tornam relevantes. Tal discrepância ocorreu inclusive na tendência da variação da densidade com os parâmetros: na figura 5.c, em que analisamos a dependência com a mortalidade quando a espécie nativa tem vantagem sobre a invasora, observamos que a densidade populacional decai monotonamente no modelo de Campo Médio, enquanto o Autômato apresenta um máximo local.

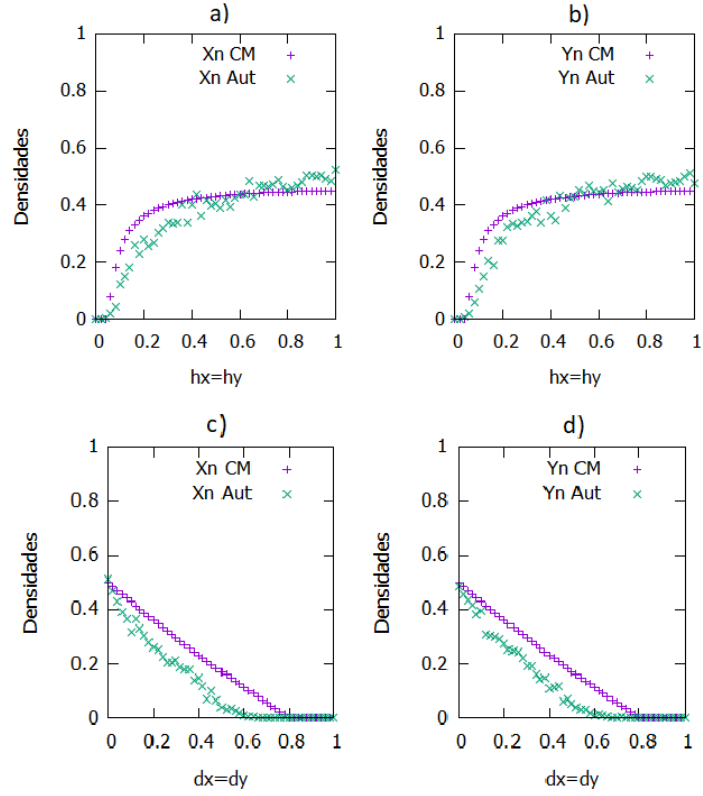


Figura 3: Cenário (i): Densidades das espécies previstas pelo Campo Médio (CM), em roxo, comparadas com aquelas previstas pelo Autômato (Aut), em verde, para espécies equivalentes ; nos gráficos (a) e (b) temos respectivamente as densidades das espécies nativa e invasora em função da taxa de natalidade, considerando $d_x = d_y = 0.2$, enquanto que nos gráficos (c) e (d) temos as densidades em função da taxa de mortalidade, considerando $h_x = h_y = 0.2$.

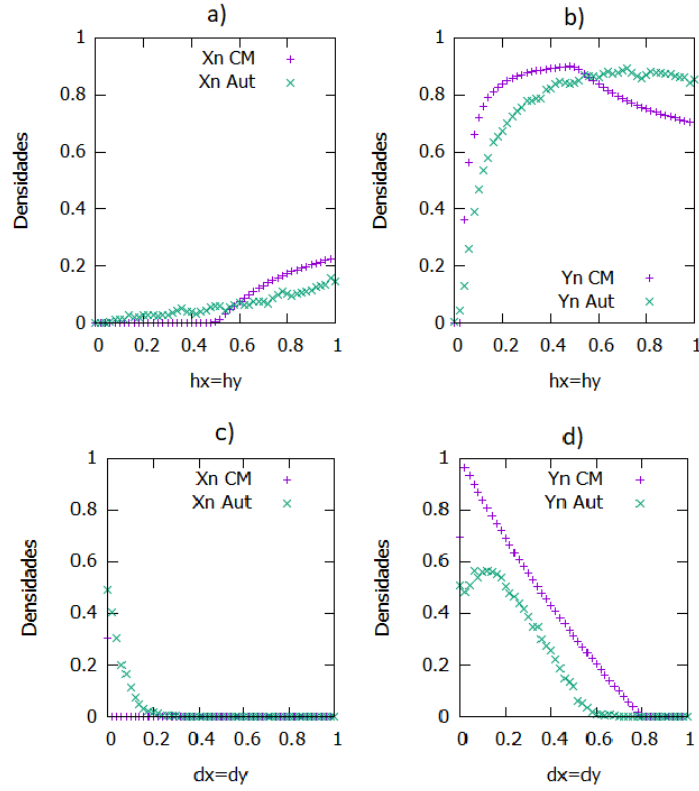


Figura 4: **Cenário (ii):** Densidades das espécies previstas pelo **Campo Médio (CM)**, em roxo, comparadas com aquelas previstas pelo **Autômato (Aut)**, em verde, para o caso em que a espécie invasora é mais bem adaptada que a nativa; nos gráficos (a) e (b) temos respectivamente as densidades das espécies nativa e invasora em função da taxa de natalidade, considerando $d_x = 0.2$ e $d_y = 0.1$, enquanto que nos gráficos (c) e (d) temos as densidades em função da taxa de mortalidade, considerando $h_x = 0.1$ e $h_y = 0.2$.

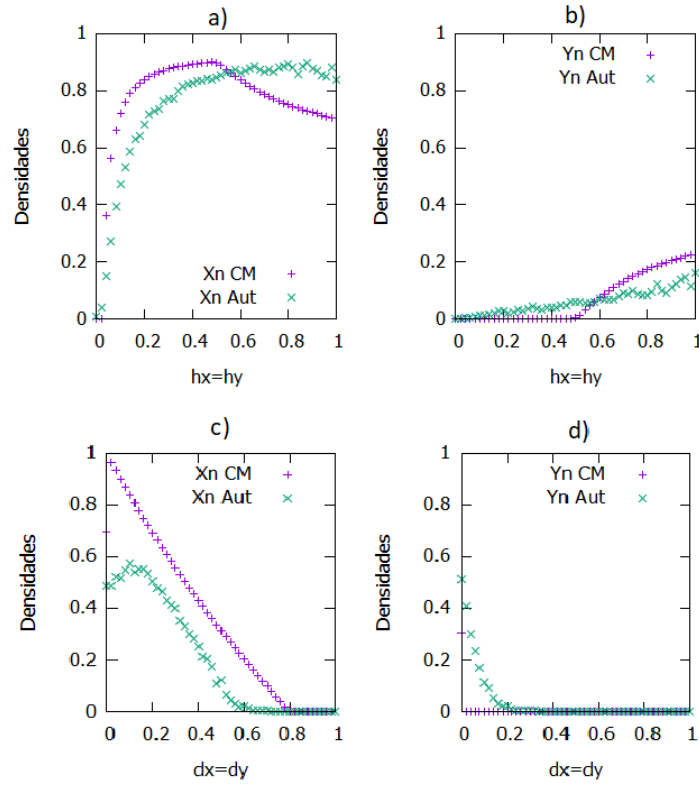


Figura 5: **Cenário (iii):** Comparação das densidades das espécies previstas pelo Campo Médio (CM), em roxo, comparada com aquelas previstas pelo Autômato (Aut), em verde, para o caso em que a espécie invasora é menos adaptada que a nativa; nos gráficos (a) e (b) temos respectivamente as densidades das espécies nativa e invasora em função da taxa de natalidade, considerando $d_x = 0.1$ e $d_y = 0.2$, enquanto que nos gráficos (c) e (d) temos as densidades em função da taxa de mortalidade, considerando $h_x = 0.2$ e $h_y = 0.1$.

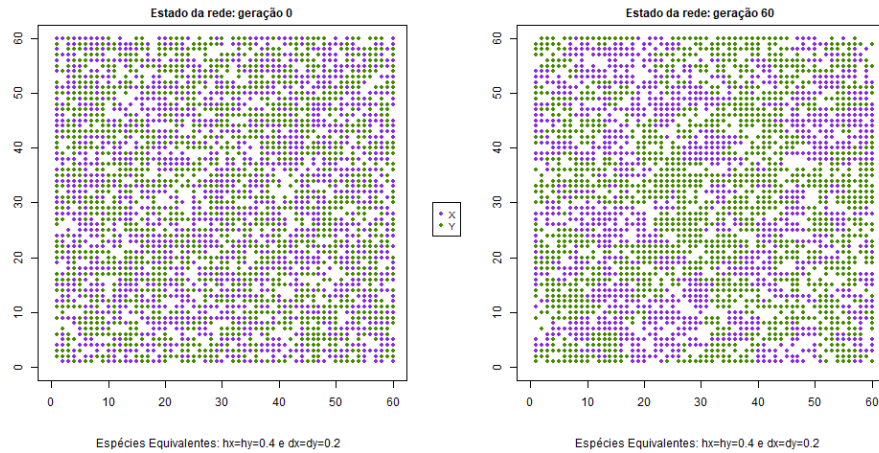


Figura 6: Configuração espacial inicial da rede para o caso em que as espécies são equivalentes para um conjunto de parâmetros exemplo; observe a formação de grupos (clusters) em que uma espécie predomina sobre a outra em uma vizinhança, evidenciando um padrão espacial emergente e não previsto pelo Campo Médio. Este comportamento persiste durante a dinâmica e ocorre mesmo para o caso em que há pressão de propágulo, evidenciando uma característica própria da modelagem espacialmente explícita do Autômato Celular e não prevista pela modelagem de Campo Médio.

Além disso, uma inspeção mais cuidadosa das densidades próximas a zero revela que o Autômato não prevê que uma espécie se extinga, apenas que sua densidade fique bastante reduzida, enquanto que o Campo Médio prevê de fato que uma espécie possa se extinguir, isto é, que sua densidade seja exatamente igual a zero.

A fim de investigarmos o feito da disposição espacial das populações, consideramos fotografias da rede a cada geração, fornecidas apenas pelo modelo do Autômato Celular e dispostas na figura 6 para um conjunto de parâmetros exemplo. Observe o surgimento de um padrão espacial ordenado, em que as espécies tendem a se organizar em vizinhanças (clusters) nas quais há uma certa hegemonia da população e esse comportamento persiste durante a dinâmica. Observe também que as espécies não conseguem ocupar toda a rede. Verifica-se que esse comportamento de agrupamento é característico do Autômato Celular mesmo para os casos em que a pressão de propágulo não é nula e mantém-se para uma grande gama de parâmetros analisados, constituindo uma diferença marcante em relação à abordagem do Campo Médio.

Quando ampliamos muito o número de gerações, observamos que o Campo Médio converge rapidamente para um ponto fixo estável uma vez que a invasão se inicia, enquanto que o Autômato pode apresentar uma falta de con-

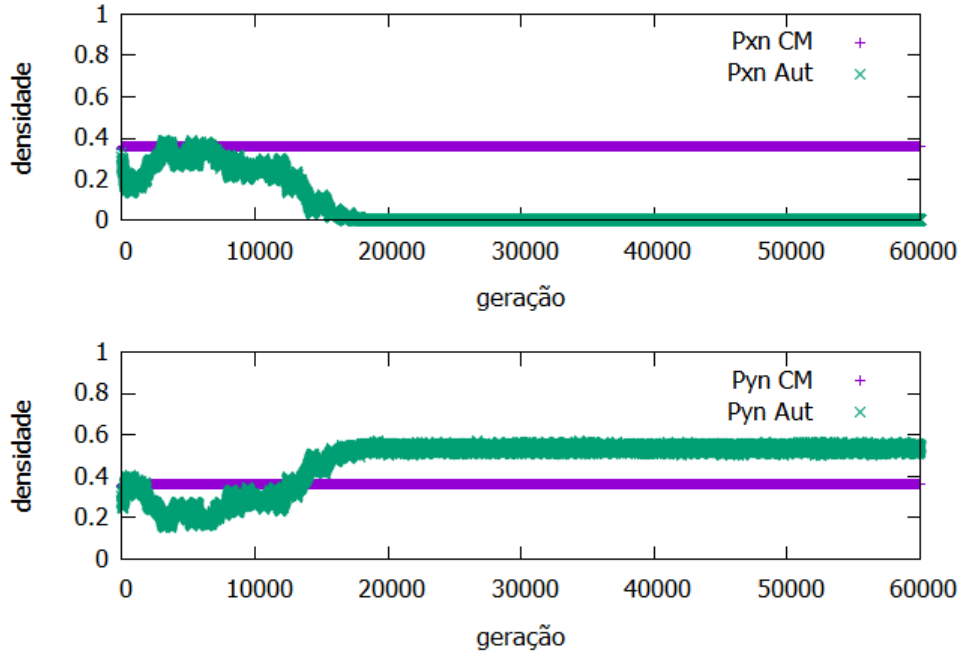


Figura 7: **Série Temporal para o caso de espécies equivalentes para um número de gerações muito grande.** Observe que os resultados analisados anteriormente fazem parte de um transiente, em que o sistema ainda não atingiu uma estabilidade. Esta estabilidade ocorre apenas a partir do momento em que a espécie nativa se extingue, por volta da 15000^a geração, o que configura uma escala de tempo evolutiva e não mais de invasão tão somente, não sendo portanto objetivo deste estudo. O sistema converge para pontos fixos assintóticos, no caso do Autômatocom uma pequena variação em torno de uma média devido à natureza estatística do modelo

vergência até mesmo para um número muito grande de gerações enquanto as espécies coexistirem. A estabilidade do Autômato é atingida rapidamente apenas após uma das espécies se extinguir, o que indica que o sistema converge para uma situação estável para uma espécie sozinha, sendo a competição um fator que dificulta esta convergência. Na figura 12 observamos o segundo caso, em que a extinção da espécie nativa faz com que o sistema atinja uma situação de equilíbrio estável apenas após um longo transiente, período no qual o sistema apresenta grande variação.

4.2 Com Pressão de Propágulo

A fim de analisar especificamente a influência da pressão de propágulo na dinâmica (i_y), fixamos as probabilidades de colonização em $h_x = h_y = 0.2$ consideramos novamente os **três cenários** descritos anteriormente, porém

agora variamos apenas o parâmetro i_y , de modo que temos: **(i)**: espécies equivalentes, isto é, com as mesmas probabilidades de natalidade e mortalidade, ou seja $h_x = h_y = 0.2$ e $d_x = d_y = 0.2$; **(ii)**: espécie invasora mais bem adaptada do que a nativa, com a metade da probabilidade de mortalidade $d_x = 0.2$ e $d_y = 0.1$; **(iii)**: espécie invasora menos bem adaptada que a nativa, com o dobro da probabilidade de mortalidade, ou seja $d_x = 0.1$ e $d_y = 0.2$.

No cenário (i), temos duas espécies que naturalmente coexistem e tendem a ocupar as mesmas proporções do espaço disponível, porém devido a um agente externo uma destas se põe em vantagem sobre a outra; no cenário (ii) temos uma espécie invasora que apesar de menos adaptada ao ambiente recebe uma ajuda externa para se estabelecer, sendo a pressão de propágulo um modo de fornecer seu estabelecimento no sistema, e por fim no cenário (iii) temos uma espécie invasora que tende a suplantear a nativa naturalmente porém cujo estabelecimento é acelerado por um agente externo. Consideramos ainda um **quarto cenário (iv)**, em que fixamos as probabilidades de colonização em $h_x = h_y = 0.01 \ll 1$ e $d_x = d_y = 0.2$, de modo a termos espécies equivalentes porém com baixas probabilidades de colonização, representando espécies que se reproduzem muito pouco ou muito lentamente, de modo que a invasão se torna a principal fonte de povoamento da rede, portanto que não apresenta equivalente no caso sem pressão de propágulo.

A invasão não apresenta um viés espacial, isto é, ela pode ocorrer em qualquer sítio da rede e não tem um direcionamento definido, como por exemplo ocorrer primeiro nos sítios mais à esquerda e ir se propagando para a rede. Para os dois modelos, consideramos que a espécie nativa se estabelece no espaço inicialmente sozinha e apenas após determinado tempo (600 iterações para o modelo de Campo Médio, 60 gerações para o Autômato) ocorrem os eventos de invasão, o que se aproxima mais aos casos reais ao assumir que uma população, dita nativa, já está bem estabelecida no local que será invadido, formando um obstáculo através de competição por recursos e território ao estabelecimento da nova espécie.

Consideramos também o caso em que as duas espécies começam a dinâmica juntas na rede, simulando a situação de duas espécies já estabelecidas com a influência da pressão de propágulo, que representa uma ajuda adicional para estabelecimento na rede para uma destas. Este caso está tratado no **Apêndice**, pois não representa de fato um cenário de invasão e sim de competição interespecífica com influência externa. A invasão por sua vez é entendida como o processo global em que uma espécie não-nativa coloniza partes do espaço disponível, até que consiga estabelecer uma população autossustentada, momento em que dizemos que a espécie se estabeleceu.

O cenário (i) está representado na figura 8. Percebemos que as duas modelagens possuem previsões similares apenas para valores baixos da probabilidade de invasão i_y e esta concordância rapidamente diminui conforme incrementamos o valor do parâmetro, evidenciada na presença de um valor

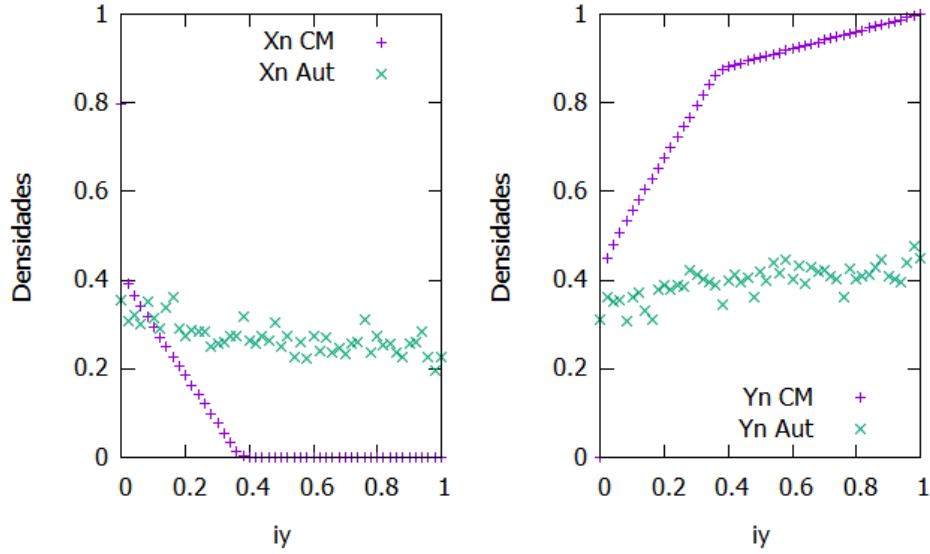


Figura 8: **Cenário (i): Comparação entre as densidades previstas pelo Campo Médio (CM), em roxo, e pelo Autômato(Aut), em verde, para o caso de espécies equivalentes.** Observe que para ambas as espécies as previsões divergem rapidamente entre si conforme o fator de invasão i_y aumenta, de modo que enquanto o Campo Médio prevê extinção da espécie nativa e total ocupação da rede da espécie invasora para o caso limite $i_y = 1$, o Autômato Celular se mostra pouco sensível ao parâmetro.

crítico $i_y \approx 0.38$ a partir do qual o Campo Médio prevê extinção da espécie nativa, enquanto que para este valor o Autômato prevê que espécie nativa ainda ocupa cerca de um terço do espaço total da rede. A discordância também fica evidente quando consideramos o caso limite em que $i_y = 1$, ou seja, em que todo sítio sorteado cuja espécie ocupante não morreu ou que não foi colonizado será invadido, no qual observamos uma total ocupação da rede pela espécie invasora no modelo de Campo Médio, enquanto que segundo o Autômato esta ocupa apenas cerca de metade do espaço total da rede. É interessante notar também a intensidade da dependência de cada modelo em relação à probabilidade de invasão: enquanto que o Campo Médio apresenta uma dependência sensível com este parâmetro, fornecendo dinâmicas radicalmente diferentes como coexistência e extinção para valores distintos, o Autômato Celular se mostra pouco sensível à este parâmetro.

O cenário (ii) está representado na figura 9. Em contraste com o cenário anterior, aqui observamos que para nenhuma faixa de valores da probabilidade de invasão (inclusive $i_y = 0$) a espécie nativa consegue sobreviver à competição com a invasora, sendo sempre extinta nos dois modelos, porém estes divergem novamente nas estimativas das densidades da espécie inva-

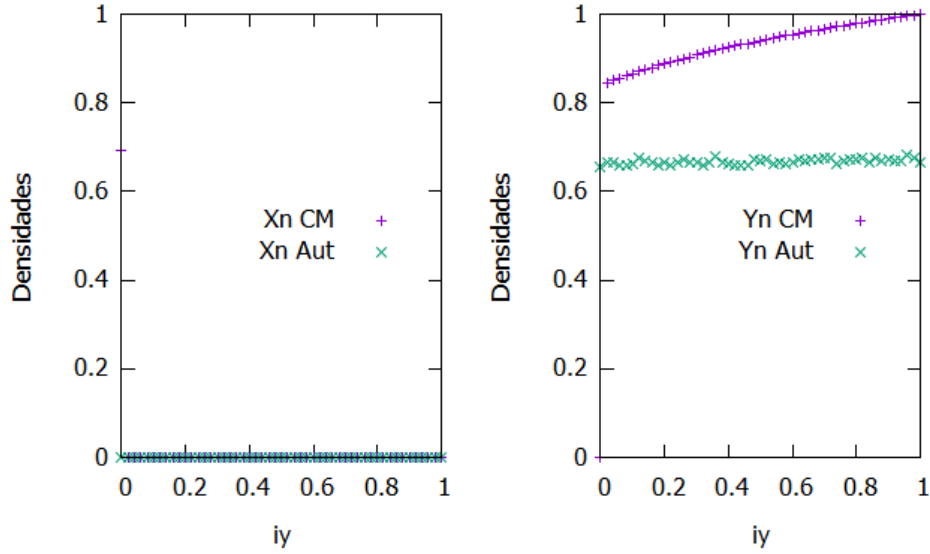


Figura 9: **Cenário (ii): Comparação entre as densidades previstas pelo Campo Médio (CM), em roxo, e pelo Autômato(Aut), em verde, para o caso em que a espécie invasora é mais bem adaptada ao ambiente do que a nativa.** Observe que para este cenário a espécie nativa é sempre extinta nas duas abordagens, porém as densidades previstas da espécie invasora são discrepantes. No Campo Médio, a densidade de Y cresce quase que linearmente com i_y , até que a espécie ocupe a totalidade da rede no caso limite $i_y = 1$, enquanto que o Autômato é basicamente indiferente a este parâmetro.

sora, ainda mais rapidamente do que anteriormente. Observe que o modelo de Campo Médio prevê um crescimento constante da densidade da espécie invasora com i_y , até o ponto em que esta espécie ocupa toda a rede, porém o automato quase não mostra dependência com este parâmetro.

O cenário (iii) pode ser observado na figura 10. As previsões para este cenário nos dois modelos mostram curvas que concordam em comportamento, isto é, são ambas decrescentes para a espécie x e ambas crescentes para a espécie y, porém com valores muito diferentes de densidades para probabilidades de invasão $i_y > 0.2$, e esta diferença é a mais acentuada entre os três cenários analisados. Novamente observamos que o Campo Médio prevê extinção da espécie nativa porém para uma probabilidade de invasão maior do que no cenário (i), em torno de $i_y \approx 0.5$, ponto a partir do qual a taxa de variação da densidade da espécie nativa (inclinação da curva) diminui consideravelmente, até que toda a rede seja ocupada no caso limite $i_y = 1$.

O cenário (iv) na figura 11 também prevê em ambos os modelos que a espécie nativa sofra extinção, mas fornece um comportamento qualitativo

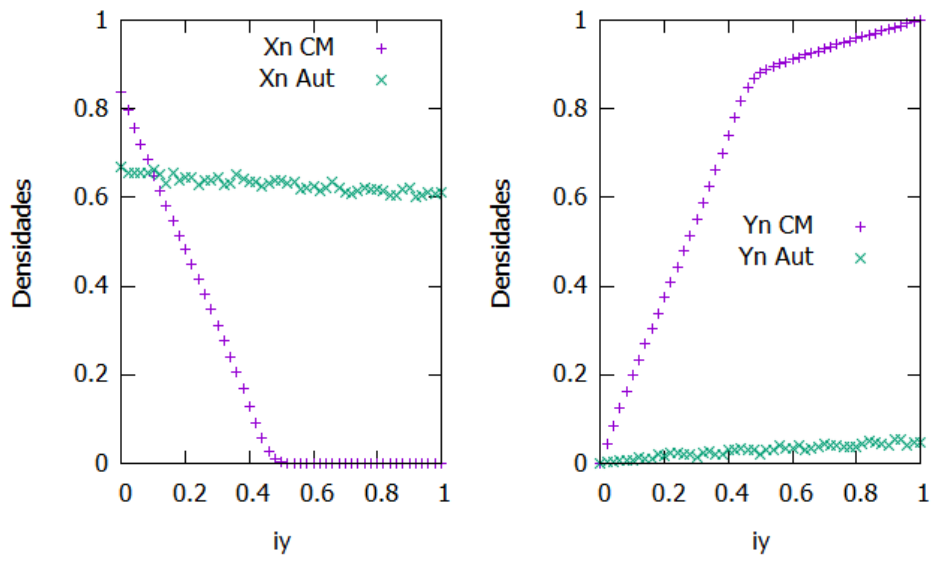


Figura 10: **Cenário (iii): Comparação entre as densidades previstas pelo Campo Médio (CM), em roxo, e pelo Autômato(Aut), em verde, para o caso em que a espécie invasora é menos bem adaptada ao ambiente do que a nativa.** Para este cenário, as previsões divergem entre si ainda mais rapidamente com o aumento do parâmetro e observamos novamente para o Campo Médio combinações de parâmetros que causam extinção da nativa e total ocupação da rede pela espécie invasora, e para o Autômatouma

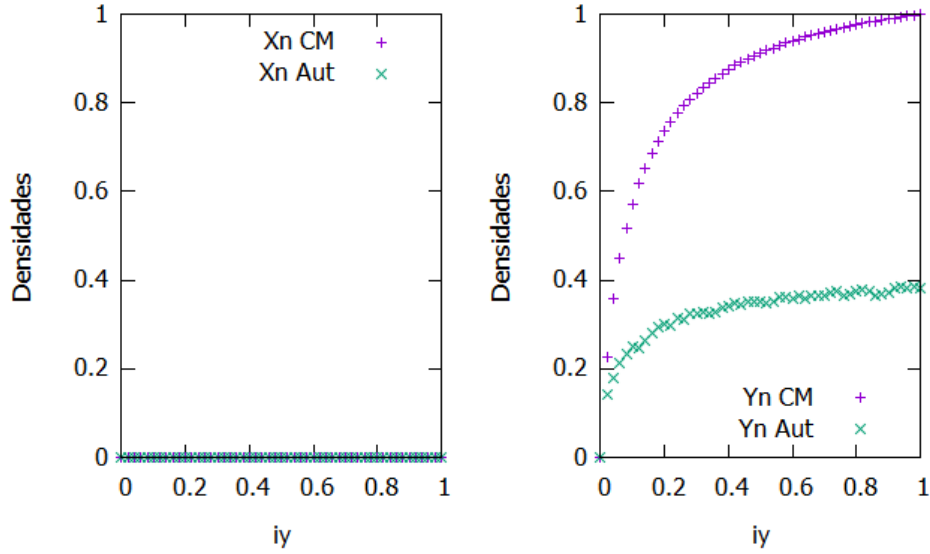


Figura 11: **Comparação entre as densidades previstas pelo Campo Médio (CM), em roxo, e pelo Autômato(Aut), em verde, para o caso de espécies equivalentes para probabilidades de colonização muito baixas ($h_x = h_y = 0.01 \ll 1$)** Observe que para este caso a espécie nativa sempre se extingue e a dependência da densidade da espécie invasora com o parâmetro i_y se torna bem mais pronunciada.

distinto dos cenários anteriores para as densidades da espécie invasora, em que fica mais claro a existência de um comportamento não linear desta em relação à probabilidade de invasão i_y . As previsões são semelhantes novamente apenas para os casos em que i_y é baixa, concordando exatamente para o caso $i_y = 0$, em que a espécie invasora também se extingue. O caso limite $i_y = 1$ prevê, como anteriormente, uma ocupação total da rede segundo a abordagem de Campo Médio, enquanto que o automato prevê uma ocupação de cerca de um quarto desta.

Observamos então através da análise dos quatro cenários que a presença da pressão de propágulo introduz discordâncias entre os modelos quanto mais alta for a probabilidade de invasão i_y . O modelo de Campo Médio se mostra mais extremo, no sentido de prever extinção para uma grande gama de valores deste parâmetro para todos os cenários, enquanto que o modelo do Autômato Celular apresenta grande nível de estruturação espacial, como visto na figura 6, o que "suaviza" a dinâmica e possibilita coexistência das duas espécies para uma grande faixa de valores em vários cenários diferentes. A figura 11 também revela que o Autômato Celular é mais sensível às características intrínsecas das espécies, isto é, as probabilidades de colonização h e de mortalidade d , do que à probabilidade de invasão i_y , de modo que

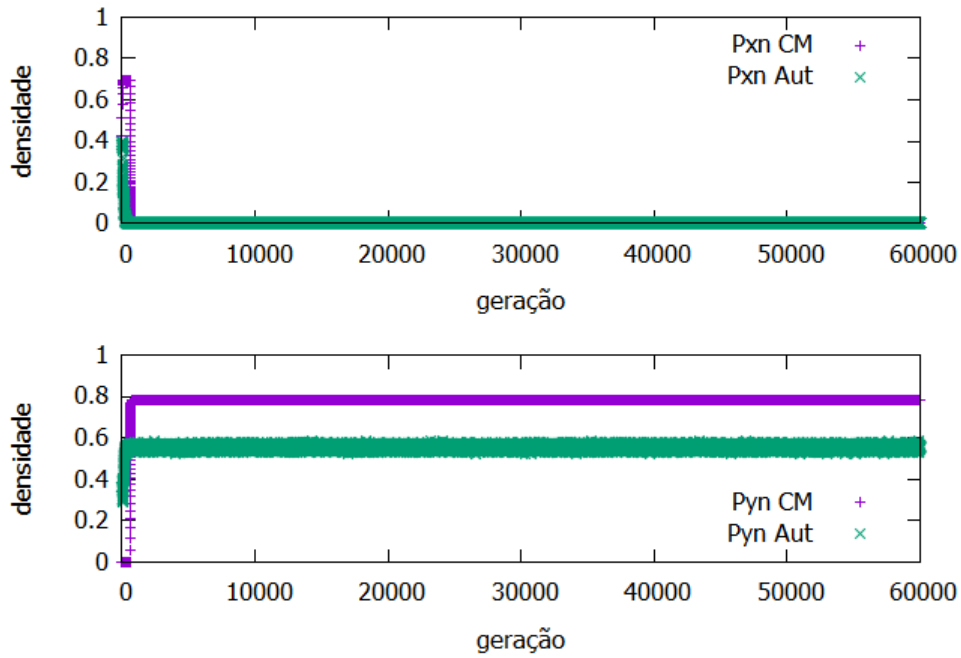


Figura 12: **Série Temporal para o caso de espécies equivalentes, em que o número de gerações é muito grande, com pressão de propágulo.** Observamos que a duração do período transiente é curta e o sistema rapidamente atinge uma estabilidade. A convergência é atingida no momento em que a espécie nativa se extingue, o que ocorre logo após a invasão ocorrer nos dois modelos, de modo que obtemos pontos fixos estáveis, com uma pequena variação em torno da média no Autômatodevido a sua natureza estatística.

observamos uma dependência mais acentuada com este parâmetro quanto menor forem as taxas de colonização, de modo que a invasão torna-se o principal mecanismo de povoamento do espaço.

Na figura 12, analisamos a evolução do sistema para o caso de espécies equivalentes considerando um número de gerações muito superior do que o considerado anteriormente, procurando investigar a estabilidade das previsões de cada sistema assim como feito no caso sem pressão de propágulo. Percebemos que o sistema atinge pontos fixos assintóticos muito mais rapidamente do que no caso em que não há pressão de propágulo, de modo que as análises feitas nesta seção já se encontram em estabilidade.

5 Conclusão

Analizamos a influência do espaço na descrição da dinâmica entre duas espécies nos casos em que há pressão de propágulo, isto é, os sítios da rede podem sofrer invasão, e nos casos em que essa não está presente através de duas modelagens diferentes, a de Campo Médio e a de Autômato Celular. A modelagem de Campo Médio deriva diretamente da descrição analítica das regras de atualização possíveis para cada sítio, resultando na Equação Mestra (1), que por sua vez foi aproximada para tornarmos o espaço implícito no modelo ao substituir as interações locais sítio-sítio por uma interação média global, resultando nos sistemas de equações (2) e (3). A modelagem do Autômato Celular foi feita considerando-se a interação de cada sítio com seus vizinhos diretamente ao associarmos probabilidades às atualizações de estados possíveis, conforme dispostas na figura 1, de modo que obtemos uma descrição estatística e não analítica para a dinâmica entre as espécies. É importante notar que de fato o Autômato Celular não é uma aproximação da Equação Mestra e sim o contrário, a Equação Mestra é a expressão analítica para a dinâmica probabilística do Autômato, então espera-se que as previsões desse modelo sejam mais próximas da prevista pela Equação Mestra sem aproximações, considerando-se as flutuações em torno dos valores médios.

Quando não há pressão de propágulo sobre o sistema, verificamos que as modelagens de Campo Médio e Autômato Celular apresentam bom grau de concordância entre si. Podemos concluir que a competição pura entre duas espécies em uma rede não apresenta grande dependência com a disposição espacial destas, podendo ser tratada de forma satisfatória a curto prazo por uma modelagem espacialmente implícita. Por outro lado, observamos que a dinâmica ocorre fora do equilíbrio, de modo que para uma janela maior de tempo analisada, as previsões podem se tornar radicalmente diferentes entre si, sendo essa instabilidade presente apenas em uma descrição espacialmente explícita. Ou seja, a competição tem forte comportamento estocástico quando consideramos o espaço na dinâmica, chegando à estabilidade apenas quando essa estocasticidade causa em um período de tempo muito grande a extinção de uma das espécies, ponto a partir do qual o sistema evolui até uma densidade média constante.

A presença da pressão de propágulo faz com que as previsões das modelagens discordem tanto mais entre si quanto maior for a intensidade desta, o que indica que os processos de invasão dependem fortemente do caráter espacial da dinâmica. Observamos que as previsões do Campo Médio são mais extremas do que as do Autômato para o mesmo cenário considerado, prevendo com maior frequência extinção de uma das espécies ou densidades muito baixas (usualmente associadas à nativa), enquanto que também possibilita uma ocupação total da rede para o caso em que a probabilidade de invasão é máxima. Concluimos então que o espaço suaviza a dinâmica, pos-

sibilitando para um maior número de casos coexistência entre as espécies, conforme previsto pelo autômato. É surpreendente notar também que, para a modelagem espacialmente explícita, a probabilidade de invasão possui um efeito menor sobre a dinâmica do que as características intrínsecas de cada espécie, isto é, variações nas probabilidades de colonização (associada à natalidade) e mortalidade causam maiores variações nas densidades finais previstas, ocorrendo casos em que a dinâmica se mostra quase indiferente à probabilidade de invasão. Este efeito porém pode ser devido à forma como o programa foi escrito, de modo que é preciso cautela ao afirmar que esta seria uma característica geral dos processos de invasão.

Com ou sem a ação da pressão de propágulo, verificamos que a modelagem espacialmente explícita do Autômato Celular também possibilita o surgimento de uma estruturação espacial emergente entre as espécies, conforme descrito na figura 6, em que ocorre o surgimento de vizinhanças na rede dentro das quais há certa homogeneidade na ocupação dos sítios. Esses agrupamentos de semelhantes são os responsáveis por diminuir as chances de extinção e suavizar a dinâmica, pois mostram-se bastante resistentes a modificações em seus sítios mais internos, sendo que estas ocorrem primariamente das bordas para o interior destes agrupamentos. Essa tendência das populações se aglutinarem em grupos de mesma espécie, é conhecida na literatura ((ARAÚJO, 2006), (ARAÚJO; AGUIAR, 2012)), e é teorizada como uma estratégia evolutiva em que os indivíduos mais internos de cada grupo aumentam suas chances de sobrevivência no caso de predação ao interpor entre si e predadores um terceiro indivíduo, comportamento observado em renas (*Rangifer tarandus*) e pombos (*Columba palumbus*), ou por suporte mútuo através da formação de estruturas de "falange" de difícil penetração, como no caso de ciprestes do gênero *Cupressus* (BEGON et al., 1986).

6 Referências

Referências

- ARAÚJO, S. B. L. *Caos e formação de padrões espaciais em cadeias alimentares de duas e três espécies*. Dissertação (Mestrado) — UNICAMP - Instituto de Física Gleb Wataghin, 2006.
- ARAÚJO, S. B. L. *Dinâmica adaptativa em populações de predadores e presas*. Tese (Doutorado) — UNICAMP, Instituto de Física Gleb Wataghin, 2010.
- ARAÚJO, S. B. L.; AGUIAR, M. A. M. de. O papel do espaço em modelos ecológicos. *Oecologia Australis*, v. 16, n. 1, p. 117–126, 2012.

BEGON, M. et al. *Ecology. Individuals, populations and communities*. [S.l.]: Blackwell scientific publications, 1986. 167-170 p.

COLAUTTI, R. I.; GRIGOROVICH, I. A.; MACISAAC, H. J. Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions*, Springer, v. 8, n. 5, p. 1023–1037, 2006.

GERTSEV, V. I.; GERTSEVA, V. Classification of mathematical models in ecology. *Ecological Modelling*, Elsevier, v. 178, n. 3-4, p. 329–334, 2004.

LOCKWOOD, J. L.; CASSEY, P.; BLACKBURN, T. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in ecology & evolution*, Elsevier, v. 20, n. 5, p. 223–228, 2005.

RIBEIRO, D. B. C.; FABRICANTE, J. R.; ALBUQUERQUE, M. B. d. Bioinvasion of *Tradescantia zebrina* Heynh. (commelinaceae) in uplands, state of Paraíba, Brazil. *Brazilian Journal of Biological Sciences*, v. 1, n. 1, p. 1–10, 2014.

SHERRATT, J. A.; LEWIS, M. A.; FOWLER, A. C. Ecological chaos in the wake of invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 92, n. 7, p. 2524–2528, 1995.

SHERRATT, J. A.; SMITH, M. J.; RADEMACHER, J. D. Locating the transition from periodic oscillations to spatiotemporal chaos in the wake of invasion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 106, n. 27, p. 10890–10895, 2009.

7 Apêndice

7.1 Invasão Simultânea

O momento em que a invasão ocorre se mostrou decisivo na evolução do sistema, sendo observada uma alta dependência com a condição inicial para o modelo de Autômato Celular. Chamaremos de invasão tardia o cenário estudado até agora, em que a espécie nativa é deixada evoluir inicialmente de forma isolada na rede até se estabelecer e só a partir de certo tempo a pressão de propágulo começa a agir sobre o sistema. A espécie invasora começa a povoar a rede inicialmente unicamente através dos eventos de invasão, até que esta consiga se estabelecer, o que se aproxima mais das definições correntes de invasão ecológica. Em contraponto, analisamos também o caso que chamaremos de "invasão" simultânea, em que as duas espécies já começam a dinâmica estabelecidas na rede, atuando então a pressão de propágulo desde início, representando um cenário de competição entre duas espécies já estabelecidas em determinado espaço, porém acentuada pela ação de um agente externo. Um comparativo possível com um cenário real é o caso

da erva conhecida como zebrina (*Tradescantia zebrina*), nativa da América Central e que é utilizada de forma ornamental em larga escala pelo Brasil, constituído espécie invasora, cuja dispersão está muito ligada a motivos econômicos (RIBEIRO; FABRICANTE; ALBUQUERQUE, 2014).

Na figura 13 observamos as diferentes previsões do Autômato Celular para cada um destes cenários, considerando espécies equivalentes com probabilidades de colonização $h_x = h_y = 0.1$ e de mortalidade $d_x = d_y = 0.1$. Observe que a dinâmica de invasão simultânea é radicalmente diferente daquela dita tardia, pois já para valores baixos do fator de invasão (i_y) a espécie invasora y tende a ocupar uma porcentagem maior do espaço do que a nativa x , de modo que a pressão de propágulo atua como uma vantagem para o estabelecimento na rede, enquanto que no caso tardio esta atua como uma compensação, afinal observamos que mesmo para o valor limite $i_y = 1$ a espécie nativa ainda se sobressai (compare esta figura com a figura 8). Quando as duas espécies começam a dinâmica juntas, a estruturação espacial discutida na figura 6 ainda não teve a chance de se formar, de modo que é mais fácil ocorrerem modificações nas dispersões espaciais das espécies até que esse padrão estrutural ocorra, então para o caso de duas espécies equivalentes em que uma recebe uma ajuda externa para ocupar a rede (invasora), torna-se natural esperarmos que esta domine uma parcela maior do espaço do que a espécie que não a recebe (nativa). Quando a pressão de propágulo atua sobre uma espécie já estabelecida no espaço, torna-se difícil até mesmo para valores altos desse fator de invasão que a espécie invasora ganhe terreno em relação à nativa, pois esta já se organizou espacialmente em estruturas que aumentam as suas chances de sobrevivência.

Para o modelo de Campo Médio (figura 14) observamos que não há dependência com o momento de invasão, desde que haja tempo suficiente para que o sistema convirja novamente para seu ponto fixo, que verificamos ser independente da condição inicial. O motivo para esta falta de dependência é a ausência da estruturação espacial neste modelo, que é espacialmente implícito, reforçando a tese de que os processos de invasão tem forte dependência temporal e espacial e justificando a utilização do conceito de pressão de propágulo como mais adequado para estudar-los, assim como de um modelo espacialmente explícito como o autômato.

A fim de compararmos estes diferentes cenários do Autômato Celular com as previsões do Campo Médio para os mesmos conjuntos de parâmetros, consideramos as figuras 15 e 16. Na figura 15 estão plotadas as densidades previstas por cada abordagem para uma situação em que as probabilidades de colonização de cada espécie são baixas, sendo a invasão é a principal fonte de população invasora, enquanto que na figura 16 temos uma situação em que essas probabilidades são mais elevadas. Observamos novamente a baixa sensibilidade do Autômato Celular com o fator de invasão i_y para a segunda situação, em que as probabilidades intrínsecas de cada espécie dominam a dinâmica tanto para o caso de invasão simultânea quanto para

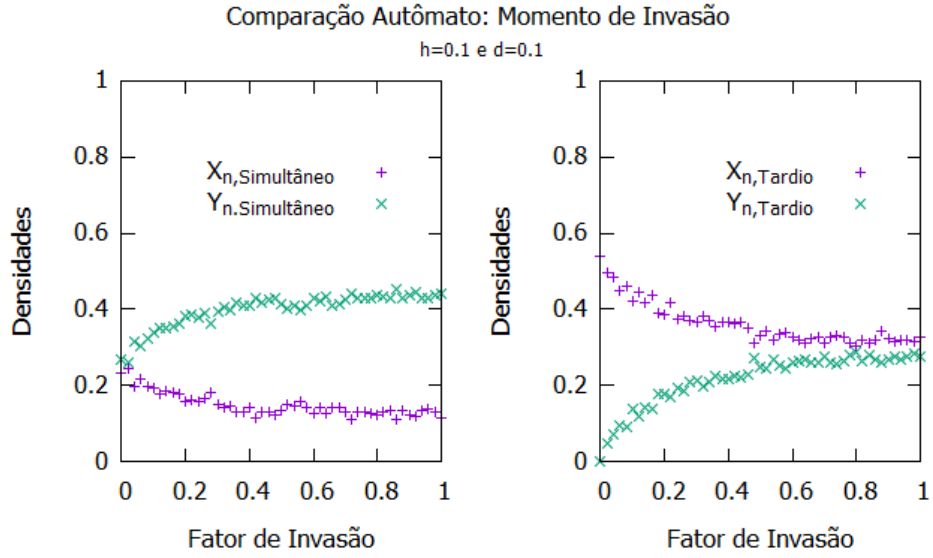


Figura 13: Dependência do Autômato com o momento de invasão

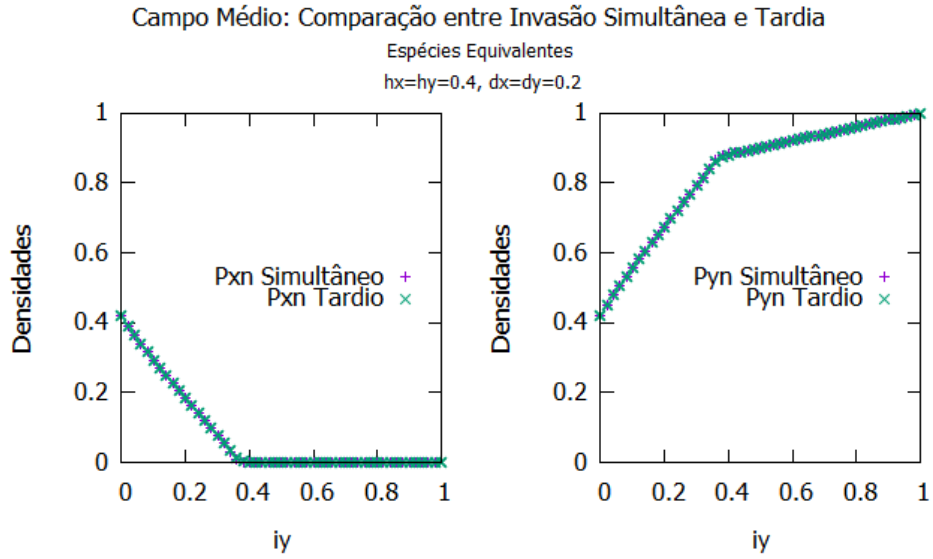


Figura 14: Comparação entre as previsões do modelo de Campo Médio para diferentes momentos de invasão. Observe que para o Campo Médio não importa em que momento ocorre a invasão, desde que haja tempo suficiente para o sistema convergir novamente à situação de equilíbrio, que independe deste.

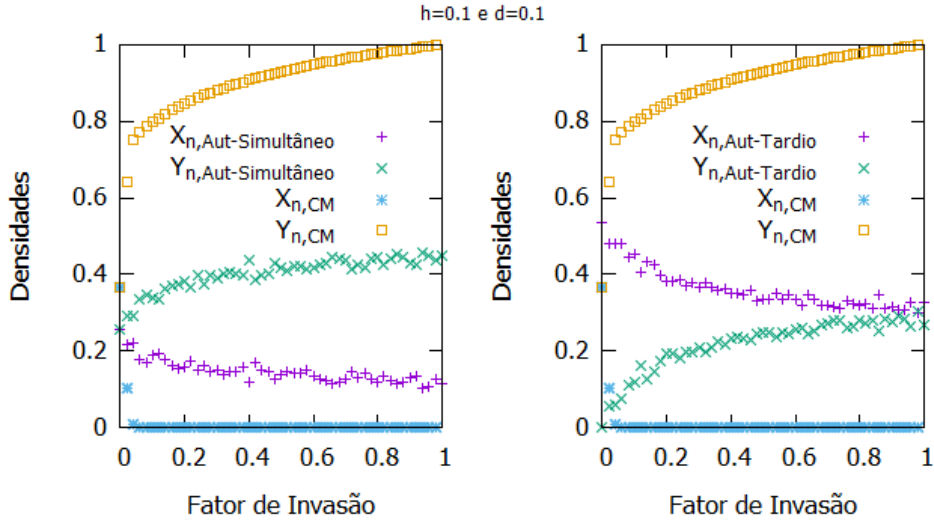


Figura 15: **Comparação das previsões entre as duas modelagens para espécies equivalentes com probabilidades de colonização baixas.** Nos dois gráficos estão plotados as mesmas curvas da modelagem de Campo Médio. Observe a discrepância entre as modelagens espacialmente explícita do Autômato Celular e implícita do Campo Médio, que só apresentam uma concordância razoável para o caso em que o fator de invasão i_y é nulo, divergindo rapidamente em suas previsões

o caso tardio, assim como uma concordância maior entre os modelos apenas quando as probabilidades de colonização das espécies são mais altas e o fator de invasão baixo, que se apresenta como um cenário de predominância de uma dinâmica de competição e portanto sem uma dependência espacial tão expressiva, conforme visto anteriormente. Em suma, a “invasão” simultânea, que é na verdade uma competição intraespecífica em sua essência, oferece à espécie invasora uma vantagem clara sobre a espécie nativa no caso de espécies equivalentes, o que a leva a ocupar de forma geral uma parcela maior do espaço, quando suas características próprias são de baixa reprodução (h baixo), ou uma parcela equivalente (h mais elevado), porém possibilita mais facilmente a coexistência entre as espécies, de modo que constitui também essencialmente uma dinâmica fora de equilíbrio.

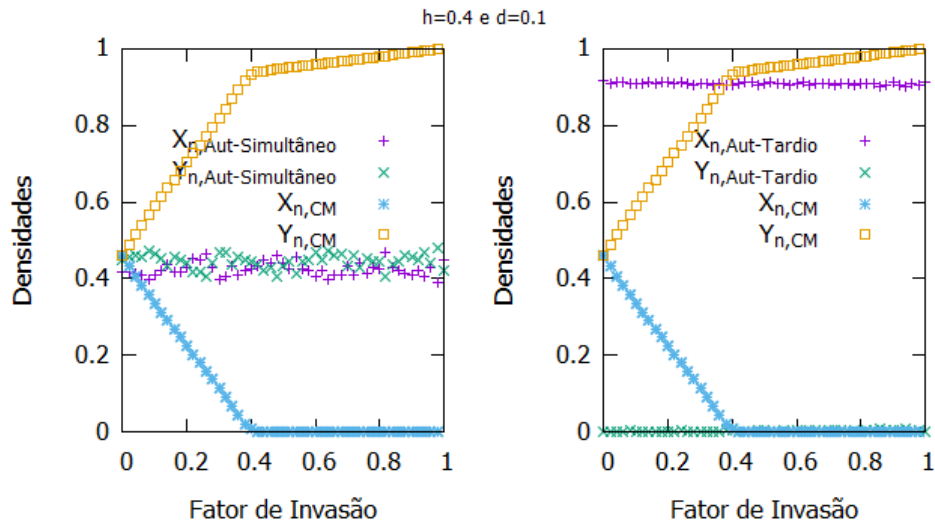


Figura 16: **Comparação das previsões entre as duas modelagens para espécies equivalentes.** Ao aumentarmos os valores das probabilidades de colonização de cada espécie, observamos novamente uma baixíssima sensibilidade do Autômato Celular ao fator de invasão, tanto no caso de invasão simultânea como de invasão tardia. Observamos também que os modelos só apresentam boa concordância para o caso de invasão simultânea e com baixo fator de invasão, justamente por que nesta situação os efeitos de estruturação espacial não causam grande dificuldade ao estabelecimento da espécie invasora e temos uma predominância da dinâmica de competição, que como analisamos não apresenta grande dependência espacial.