

4.1 Descrição do modelo

Desenvolvemos um Modelo Baseado em Indivíduo (*IBM - Individual Based Model*) não espacializado utilizando o software R, com o qual foram simuladas comunidades cujos indivíduos compõem uma dinâmica de soma-zero. Cada simulação gerada pelo modelo corresponde a uma comunidade, cujos parâmetros consistem em sua riqueza inicial, abundância inicial das espécies, número de ciclos rodados (contagem de tempo discreto), número de gametas femininos produzidos por indivíduo a cada ciclo, número máximo de gametas femininos por ciclo que um indivíduo pode produzir, taxa de mutação, identificação dos ciclos em que ocorrem eventos de distúrbio, intensidade dos eventos de distúrbio e o intervalo, em número de ciclos, entre os quais a situação da comunidade é salva (i.e., é registrada a identificação da espécie e do número de gametas femininos produzidos por ciclo de cada indivíduo).

A probabilidade que um indivíduo tem de morrer a cada contagem de tempo discreto é calculada pela razão entre o número de gametas femininos produzidos pelo indivíduo por ciclo e o número total de gametas femininos que o indivíduo produz no decorrer dos ciclos. O valor total de gametas femininos produzidos na simulação é igual e invariável para todos os indivíduos da comunidade, o que delimita uma demanda conflitante (trade-off) entre a probabilidade de morte (longevidade) e o número de gametas produzidos por ciclo (fecundidade). Assim, a probabilidade de morte de um indivíduo a cada ciclo e o número de gametas femininos produzidos por ele no ciclo, diretamente proporcionais, configuram a estratégia de vida deste indivíduo, um atributo que é definido antes do primeiro ciclo se iniciar e que é mantido com o mesmo valor para cada indivíduo ao longo do tempo.

A cada ciclo, todos os indivíduos produzem o número de gametas femininos que lhes é característico e um número de gametas masculinos que é igual para todos os indivíduos independente de suas estratégias, compondo dois bancos de gametas que são viáveis apenas para aquele ciclo. Então, são sorteados quais indivíduos morrerão, a partir de uma distribuição binomial em que a probabilidade de sorteio de cada indivíduo é equivalente à sua probabilidade de morte. Posteriormente, caso haja um evento de distúrbio programado para aquele ciclo, é feito o cálculo de quantos indivíduos morrerão com o evento (dado pelo produto de sua intensidade - porcentagem de indivíduos da comunidade que serão mortos - e do número de indivíduos da comunidade) e são sorteados quais indivíduos morrerão a partir de uma distribuição uniforme (todos os indivíduos tem chances iguais de morrer por meio de distúrbio).

Em seguida, os gametas femininos e masculinos que irão formar os indivíduos novos são sorteados dos bancos, em número equivalente ao de indivíduos que morreram. Um par composto por um gameta feminino e um gameta masculino gera um indivíduo novo, cujo número de gametas femininos que lhe é característico (i.e., o número de gametas femininos que este indivíduo novo irá produzir por ciclo ao longo de sua vida) é determinado a partir do sorteio de uma distribuição gaussiana cuja esperança é equivalente à média do número de gametas femininos produzido pelos indivíduos parentais (i.e., aqueles que geraram os gametas femininos e masculinos sorteados na formação do par) e cujo desvio padrão é atribuído por outro parâmetro do modelo, chamado de taxa de mutação. Dessa forma, quanto maior a taxa de mutação, maior a probabilidade de o indivíduo novo divergir da estratégia de vida média dos parentais. Por fim, os indivíduos novos repõem os locais vagos pelos indivíduos que morreram e dá-se início ao próximo ciclo.

4.2 Descrição das simulações

A fim de gerarmos valores de entrada para simulações, sortecemos valores de parte dos parâmetros por meio do método do Hipercubo Latino e mantivemos invariáveis os valores de outros parâmetros¹. Realizamos 3 000 simulações (a partir de 3 000 conjuntos de valores sorteados pelo Hipercubo Latino), divididas em três grupos de mesmo tamanho. Em termos gerais, o primeiro grupo apresentou apenas uma espécie e taxa de mutação positiva; o segundo grupo apresentou mais de uma espécie (entre cinco e 500) e taxa de mutação nula; e o terceiro, por sua vez, apresentou mais de uma espécie (entre cinco e 500) e taxa de mutação positiva. Todas as simulações apresentaram cerca de 5 000 indivíduos, o número total de gametas femininos produzidos pelos indivíduos foi estabelecido em 20 000 e o número de ciclos rodados foi de 300 000, tempo suficiente para que houvesse mudança na abundância relativa das espécies e na estratégia de vida média das comunidades. Delimitamos os valores de riqueza e o número de indivíduos total das comunidades com base em dados empíricos de riqueza e abundância em florestas tropicais. Em Barro Colorado, em uma área de 10 hectares, há 4 510 árvores com DAP (diâmetro à altura do peito) maior ou igual a 10 cm pertencentes a 170 espécies diferentes (Oksanen et al., 2016). Em áreas do mesmo tamanho na Mata Atlântica, a abundância de árvores com DAP maior ou igual a 10 cm variou de 4 817 a 4 920 e a riqueza variou de 108 a 325 (de Lima et al., 2015). Dessa forma, escolhemos fixar a abundância total em 5 000 e variar a riqueza de cinco a 500, a fim de gerar

¹ A técnica do hipercubo latino consiste em uma amostragem sistemática das distribuições de probabilidade dos parâmetros de um modelo, dividindo-as em regiões equiprováveis e sorteando um valor de cada região (Chalom & Prado, 2012). Os valores sorteados são combinados entre si e utilizados como entrada no modelo (o conjunto com um valor de cada um dos parâmetros constitui uma amostra do espaço paramétrico).

simulações com padrões de diversidade realistas e que pudessem se aproximar tanto de florestas tropicais quanto de florestas temperadas. O valor utilizado para parametrizar o número máximo de gametas femininos produzidos por ciclo foi estimado a partir de dados da produção de frutos de uma espécie de árvore da Amazônia, *Bertholletia excelsa*. Dado que todos os gametas femininos do modelo são virtualmente fecundados, podemos considerá-los como propágulos para estimar a ordem de grandeza de sua produção. Uma árvore de *B. excelsa* produz de 0 a 750 frutos por ciclo reprodutivo (Rockwell et al., 2015). Como cada fruto possui de 10 a 25 sementes (Peres et al., 2003), tem-se que a produção de sementes por ciclo reprodutivo varia de 0 a 18 750. Dessa forma, escolhemos fixar em 20 000 o valor máximo de produção de gametas femininos por ciclo. Para fazer deste valor um dos extremos do gradiente delimitado pela demanda conflitante entre o número de gametas femininos produzidos por ciclo e a probabilidade de morte do indivíduo a cada ciclo, determinamos que o número total de propágulos que os indivíduos produziram no decorrer de todos os ciclos também seria 20 000.

O primeiro grupo de simulações, além de ter o parâmetro da riqueza fixado em um, apresentou taxa de mutação de 500. Escolhemos este valor após verificar que ele possibilitou a formação de novas variantes de estratégia de vida no intervalo de ciclos rodados (Apêndice 1). Neste grupo, as simulações apresentaram exatamente 5 000 indivíduos. O número de gametas femininos que os indivíduos produziram por ciclo variou de um a 20 000 entre as simulações - o valor específico em cada uma delas foi sorteado com o Hipercubo Latino a partir de uma distribuição uniforme com mínimo 1 e máximo 20 000. No segundo grupo de simulações, o valor da riqueza, que variou de cinco a 500 entre as mil simulações, também foi sorteado pelo Hipercubo Latino a partir de uma distribuição uniforme. A partir do valor da riqueza sorteado para uma dada simulação, foi calculada a abundância inicial das espécies tendo como ponto de partida o valor hipotético de 5 000 indivíduos no total da comunidade. O quociente arredondado da razão entre 5 000 e o valor da riqueza foi considerado como a abundância inicial das espécies (assim, a real abundância total da comunidade foi dada pelo produto do quociente arredondado e da riqueza sorteada). Neste grupo, a taxa de mutação foi fixada em zero. Definimos que o número inicial de gametas femininos produzidos por ciclo seria igual para indivíduos da mesma espécie e, a partir da riqueza sorteada para cada simulação, foi atribuído um valor para cada espécie de forma que o gradiente de 1 a 20 000 gametas fosse ocupado com intervalos regulares. No último grupo, o valor da riqueza das simulações também foi sorteado do intervalo entre cinco e 500, utilizando-se o Hipercubo Latino, e a abundância inicial das espécies e o número de gametas femininos produzidos por ciclo pelos indivíduos foram determinados da mesma forma que no grupo anterior. A diferença foi o valor da taxa de mutação, que neste grupo foi fixado em 500, como no primeiro grupo. Nos três grupos de simulações, o número de ciclos em que ocorreu eventos de distúrbio foi sorteado do intervalo entre 0 e 300 000 por meio do Hipercubo Latino (i.e., foi possível que não houvesse evento

de distúrbio em ciclo algum e também que ocorresse em todos) e a identificação exata dos ciclos em que ocorreram os eventos foi feita de forma que a distribuição temporal do distúrbio fosse regular. A intensidade dos eventos de distúrbio foi sorteada, também com o Hipercubo Latino, do intervalo de 0 a 1, valor referente à proporção de indivíduos da comunidade mortos com o evento.

4.3 Descrição das variáveis operacionais

Implementamos uma transformação linear do número de gametas femininos produzidos por ciclo, que potencialmente variou de um a 20 000, em um índice de zero a um, a que chamaremos a partir de agora de índice de estratégia de vida. A probabilidade de morte dos indivíduos também é informada pelo índice: valores de índice que tendem a zero equivalem à probabilidade de morte que tende a zero e a número de gametas femininos por ciclo próximo de 1; valores de índice que tendem a um equivalem à probabilidade de morte que tende a um e a número de gametas femininos por ciclo próximo de 20 000. Operacionalizamos a evolução e a diversidade de estratégias de vida por três variáveis contínuas: (i) média geral do índice de estratégia de vida, (ii) variância total do índice de estratégia de vida e (iii) variância interespecífica do índice de estratégia de vida. A primeira variável-resposta refere-se à estratégia de vida média da comunidade; a segunda, à diversidade total de estratégias de vida presentes na comunidade; e a terceira, à diferença entre as espécies da comunidade em relação às suas estratégias de vida.

A variável teórica que se refere ao distúrbio tem correspondência em duas variáveis: o número de eventos de distúrbio que ocorre na comunidade no decorrer dos ciclos e a intensidade destes eventos. Por meio do produto dessas duas variáveis, criamos um índice contínuo de distúrbio que vai de 1 a 300 000, usado como variável operacional (Apêndice 2). Este índice pode ser entendido como o número de vezes que todos os indivíduos da comunidade são repostos em função das mortes por distúrbio. Por fim, operacionalizamos a adaptação das espécies pela taxa de mutação, que é a única fonte de variação intraespecífica nas comunidades, e a exclusão competitiva das espécies pela riqueza inicial. Tanto a taxa de mutação quanto a riqueza inicial foram tratadas como variáveis categóricas com dois níveis cada: taxa de mutação nula ou positiva e riqueza inicial 1 ou maior que 1. Quando a taxa de mutação é positiva e a riqueza inicial é igual a 1, temos um cenário frequentemente estudado na Biologia Evolutiva, em que a evolução pode ocorrer por adaptação das espécies. Quando a taxa de mutação é nula e a riqueza inicial é maior que 1, a mudança na frequência das estratégias de vida pode se dar por exclusão competitiva de espécies, como é estudado na Ecologia. Por sua vez, quando a taxa de mutação é positiva e a riqueza inicial é maior que 1, tanto adaptação quanto exclusão de espécies podem acontecer. O processo de deriva ocorre em todos os cenários descritos.

Coletamos os valores das três variáveis-resposta (média, variância total e variância interespecífica da estratégia de vida de todas as comunidades) após decorridas duas mil gerações em cada comunidade (Apêndice 3). Consideramos uma geração como o tempo levado para que ocorresse um número de mortes equivalente à abundância total da comunidade. Como as comunidades simuladas tinham cerca de cinco mil indivíduos cada, uma geração corresponde ao tempo levado para a ocorrência acumulada de dez milhões de mortes.

4.4 Descrição da análise dos dados

Utilizamos uma abordagem de seleção de modelos a fim de investigar diferentes formas possíveis para a relação entre o índice de distúrbio e a média, a variância total e a variância interespecífica da estratégia de vida nas comunidades sob os distintos cenários (adaptação, exclusão competitiva de linhagens ou ambos). Para cada cenário, ajustamos modelos lineares e não lineares através da estimativa de máxima verossimilhança de seus parâmetros. As distribuições de erro utilizadas foram a normal e a gama². Para a média da estratégia de vida, os modelos candidatos apresentaram as funções linear, Michaelis-Menten, potência, logística e exponencial, além do modelo nulo (Tabela 1). Estas funções abarcam diferentes formas de crescimento ou decrescimento monotônico da esperança da variável-resposta em função da variável preditora. Para a variância total e a variância interespecífica, além das funções utilizadas na modelagem da média, ajustamos modelos com as funções gaussiana, quadrática, Ricker e Holling, que abrangem relações não-monotônicas entre as variáveis (Tabela 1). Para a variância interespecífica do índice de estratégia de vida, que apresentou maior variação nos dados quando o índice de distúrbio foi intermediário [REFERÊNCIA À FIGURA DOS RESULTADOS PODE?], foram ainda ajustados modelos em que a variância (em contraposição à esperança) da distribuição é função Ricker ou gaussiana do índice de distúrbio. Para cada grupo de simulações, selecionamos os modelos mais plausíveis por meio do critério de informação de Akaike (AIC). [Para avaliar a semelhança entre os três cenários, realizamos, para cada variável-resposta, uma abordagem de seleção semelhante à descrita acima, mas, em vez de separar os dados entre os três cenários, separamos entre aqueles com taxa de mutação nula e os com taxa de mutação positiva (e, separados dessa forma, fizemos uma seleção dos modelos candidatos e somamos o AIC do modelo selecionado em cada subconjunto); em

² A média, a variância total e a variância interespecífica do índice de estratégia de vida são variáveis contínuas, positivas e **assimétricas**. A variação intraespecífica no índice de estratégia de vida, como explicitado na seção 4.1, é dada a partir do sorteio de uma distribuição gaussiana, no momento de determinação do índice de estratégia dos indivíduos novos da comunidade. Considerando essas características, as distribuições de probabilidade mais adequadas para potencialmente explicar a variação nos dados são a normal e a gama.

outra seção, separamos entre aqueles com riqueza inicial igual a um e com riqueza inicial maior que um, novamente fizemos uma seleção de modelos e somamos o AIC do modelo selecionado para cada subconjunto; por fim, ajustamos modelos que incluíram todos os dados, independentemente da taxa de mutação e da riqueza inicial, e fizemos a seleção dos modelos candidatos. Ao final, comparamos o valor do AIC dos 4 modelos resultantes (o que separa os dados por cenário, o que separa os dados por taxa de mutação, o que separa os dados por riqueza inicial e o que não separa os dados)].

Tabela 1: Fórmulas das funções determinísticas usadas nos modelos estatísticos, que relacionam a distribuição das variáveis-resposta (média, variância total e variância interespecífica do índice de estratégia de vida), representadas por $f(x)$, ao índice de distúrbio, representado por x .

Função	Fórmula
Exponencial	$f(x) = e^{ax+b}$
Gaussiana	$f(x) = ae^{-\frac{(x-b)^2}{2c^2}}$
Holling	$f(x) = \frac{ax^2}{b+cx+x^2} + d$
Linear	$f(x) = ax + b$
Logística	$f(x) = \frac{a}{1 + e^{-b(x-c)}}$
Michaelis-Menten	$f(x) = \frac{ax}{b+x} + c$
Nulo	$f(x) \perp x$
Potência	$f(x) = ax^b + c$
Quadrática	$f(x) = ax^2 + bx + c$
Ricker	$f(x) = axe^{-bx} + c$