

PROJETO DE PESQUISA

solicitação de bolsa de Pós-Doutorado

submetido à FAPESP

Candidato: Renato Mendes Coutinho

Supervisor: Paulo Inácio de Knecht López de Prado

Instituição: Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo

Nível: Pós-Doutorado

Início: 1º de março de 2015

Projeto: Dinâmica de metacomunidades em ambientes heterogêneos

Palavras-chave: dispersão, metacomunidade, heterogeneidade espacial, dinâmica de populações, modelos matemáticos

RESUMO

Este projeto estuda a dinâmica de metacomunidades, isto é, comunidades ecológicas conectadas por dispersão, em contextos em que a heterogeneidade espacial exerce papel importante tanto na dinâmica local quanto na dinâmica regional.

O projeto proposto pretende explorar e estender o quadro teórico desses sistemas, incorporando métodos e resultados provenientes da teoria de metapopulações do estudo de módulos de interação da ecologia de comunidades e à dinâmica de metacomunidades. Para isso, deve-se desenvolver e analisar novos modelos matemáticos, usando ferramentas de sistemas dinâmicos, como sistemas de equações diferenciais.

ABSTRACT

[TODO: atualizar tradução]

This project studies the dynamics of metacommunities, i.e. ecological communities connected by dispersal, in situations in which spatial heterogeneity plays an important role in both local and regional dynamics.

The proposed project aims to explore and extend the theoretical framework of such systems by integrating results from the study of ecological modules, as well as from landscape ecology, to the dynamics of metacommunities.

1 Introdução

Metacomunidades são conjuntos de comunidades distribuídas no espaço e conectadas por dispersão (Hanski and Gilpin, 1991; Holyoak et al., 2005). Assim como no contexto de metapopulações, a dinâmica de comunidades ecológicas locais é acoplada à dinâmica espacial. Comunidades, por sua vez, são conjuntos de espécies que habitam um mesmo lugar e potencialmente interagem entre si. De um ponto de vista prático, pode ser difícil definir as fronteiras de uma comunidade, uma vez que diferentes espécies atuam em diferentes escalas de espaço e de tempo; assim, muitas vezes define-se a comunidade com base em fronteiras naturais, como lagos, ou no tipo de paisagem (tipicamente a vegetação predominante).

Embora o termo “metacomunidade” seja relativamente recente, ganhando grande aceitação nas últimas duas décadas, na década de 60 Robert MacArthur e Edward Wilson já propunham a teoria de biogeografia de ilhas, que demonstra como o número de espécies em uma comunidade pode estabilizar-se pelo balanço entre colonização e extinção local (MacArthur, 1967). É da mesma época a teoria clássica de metapopulações (Levins, 1969; Levins and Culver, 1971), que mostra como a proporção de manchas ocupadas por uma espécie pode também estabilizar-se pelo balanço entre colonização e extinção. A concepção de que padrões de riqueza e ocupação em sistemas de manchas pode ser influenciada, ou até determinada, pelo contexto regional por meio do trânsito de indivíduos é uma das ideias centrais da ecologia de comunidades moderna, que atualmente é desenvolvida pelo conceito de metacomunidade.

Na última década, o estudo tanto teórico quanto empírico de metacomunidades (Logue et al., 2011) avançou com o desenvolvimento de um quadro conceitual unificado. Leibold et al. (2004) enquadraram as diversas abordagens de estudos de metacomunidades em quatro perspectivas, que não são mutuamente exclusivas. A primeira delas é a de dinâmica de manchas (*patches*), conceitualmente muito próxima à teoria clássica de metapopulações de Levins (Levins, 1969; Levins and

Culver, 1971). Na perspectiva chamada de *species sorting*, os tipos de recursos determinam a composição local da comunidade, de modo que diferenças de nicho são mais importantes que a dinâmica espacial, e esta serve, no caso extremo, apenas para manter a composição da comunidade em cada mancha em sincronia com suas características quando há alterações ambientais. Já na perspectiva de efeitos de massa (*mass effects*), efeitos de densidade sobre as taxas de colonização, como, por exemplo, o efeito resgate (*rescue effect*), são fundamentais. As relações entre imigração, emigração e densidades nas manchas são importantes para descrever a dinâmica da metacomunidade, como no caso de fontes e sorvedouros (*source-sink dynamics*). Na perspectiva neutra a riqueza se estabiliza e a composição deriva pelo balanço entre extinções estocásticas e colonizações no nível local e especiação no nível regional (Hubbell, 2001).

Só é possível que o critério de persistência de comunidades no nível da metacomunidade se distinga do critério de persistência local (com espaço homogêneo) quando há assincronia temporal entre as comunidades locais, o que requer que a dispersão das populações seja fraca o suficiente (Chesson, 1981; Amarasekare, 2003). Por outro lado, eventos de dispersão muito raros não permitiriam que efeitos de massa ocorressem, e tornaria muito lento o processo de *species sorting*. Dessa maneira, vemos que as diferentes perspectivas estão, em geral, associadas a certas escalas de tempo dos processos de dispersão e da dinâmica de metacomunidades.

Apesar do enorme esforço de pesquisa da última década, ainda há muitas questões inexploradas na teoria de metacomunidades. Este plano de trabalho aborda o caso de espaço explícito heterogêneo, em que há grande variabilidade entre as manchas em características tais como tamanho, produtividade e conectividade. O quadro teórico mais amplo para a compreensão da dinâmica e estabilidade desses sistemas foi formulado por Peter Chesson, e consiste na aplicação do conceito de transição de escalas (Chesson, 1981, 1998; Chesson et al., 2005), que expõe de maneira clara o papel da covariância entre densidade populacional e não-linearidade da resposta (por exemplo, em termos do *fitness*) à variação

espacial. Essa teoria é de grande abrangência porque é válida para regimes em que colonização e extinção locais podem ou não ser importantes para a dinâmica local. Apesar disso, é interessante abordar modelos específicos, em que os mecanismos de crescimento populacional são explícitos e é possível uma conexão clara com características da paisagem.

É importante ressaltar que os modelos desenvolvidos na ecologia, como na ciência em geral, podem servir a diversas finalidades. Eles formalizam e dão forma concreta a ideias que, de outra maneira, permaneceriam vagas, servindo assim para facilitar a comunicação e esclarecer o raciocínio; dessa forma, permitem a exploração de cenários compatíveis com as hipóteses aventadas. Podem ainda ter capacidade de previsão em cenários específicos, permitindo o monitoramento e controle de sistemas, o que os torna importantes para aplicações. Finalmente, podem unificar conceitos e hipóteses aparentemente díspares, mostrando que, muitas vezes, processos biológicos distintos atuam pelos mesmos mecanismos. Modelos em ecologia e evolução em geral não podem atender a estes três objetivos igualmente bem, havendo uma demanda conflitante entre generalidade, realismo e precisão (Levins, 1966). Esta proposta concentra-se no desenvolvimento de modelos gerais e com realismo biológico que contribuam para o avanço da teoria de metacomunidades.

Abordagens matemáticas

Há uma imensa variedade de abordagens matemáticas usadas na modelagem de metacomunidades. As principais escolhas referem-se à descrição do espaço e das variáveis de estado. A estrutura espacial pode ser representada explicitamente, ou como uma rede de manchas conectadas (incluindo aí o caso mais simples de apenas duas manchas), ou ainda pode permanecer implícita, caso em que apenas as taxas (ou probabilidades) de ocupação do total de manchas são modeladas. Já as variáveis de estado podem ser densidades populacionais, contínuas, ou números de indivíduos em cada mancha, ou ainda probabilidades (ou taxas) de ocupação de cada mancha. Essas escolhas são fortemente ligadas às escalas

subjacentes e prioridades da modelagem. Por exemplo, um modelo clássico (tipo Levins) para duas espécies competindo é definido como (Slatkin, 1974):

$$\begin{aligned}\frac{dp_1}{dt} &= m_1(p_1 + p_3)p_0 - [e_1 + (m_2 - \mu_2)(p_2 + p_3)]p_1 + (e_2 + \epsilon_2)p_3 \\ \frac{dp_2}{dt} &= m_2(p_2 + p_3)p_0 - [e_2 + (m_1 - \mu_1)(p_1 + p_3)]p_2 + (e_1 + \epsilon_1)p_3 \\ \frac{dp_3}{dt} &= [(m_1 - \mu_1)(p_1 + p_3) + (m_2 - \mu_2)(p_2 + p_3)]p_2 - (e_1 + \epsilon_1 + e_2 + \epsilon_2)p_3 ,\end{aligned}\quad (1)$$

onde os p_i são as proporções de manchas ocupadas, com $p_0 = 1 - (p_1 + p_2 + p_3)$, e portanto o espaço é implícito. A escala de tempo é tal que detalhes da dinâmica local de cada mancha são irrelevantes; ao mesmo tempo, assume-se que a dispersão não é suficiente para sincronizar a dinâmica de toda a região; assume-se ainda que o ambiente é homogêneo – no sentido de que todas as manchas são equivalentes – e que há extinção estocástica recorrente das populações.

Dadas as premissas acima, a formulação desse modelo não permite qualquer conclusão sobre fenômenos que envolvam efeitos de massa ou *species sorting*. Amarasekare and Nisbet (2001) analisam um modelo simples de duas manchas que incorpora esses dois efeitos:

$$\begin{aligned}\frac{dX_i}{dt} &= r_x X_i \left(1 - \frac{X_i}{K_{x,i}} - \phi_{x,i} \frac{Y_i}{K_{x,i}} \right) + d_x (X_j - X_i), \\ \frac{dY_i}{dt} &= r_y Y_i \left(1 - \frac{Y_i}{K_{y,i}} - \phi_{y,i} \frac{X_i}{K_{y,i}} \right) + d_y (Y_j - Y_i), \\ i, j &= 1, 2, \quad i \neq j ,\end{aligned}\quad (2)$$

onde X_i e Y_i são as abundâncias de cada espécie na mancha i . Neste caso, as densidades são contínuas e a dinâmica populacional é acompanhada numa escala de tempo mais curta (“local”). Além disso, pode-se introduzir heterogeneidade espacial escolhendo parâmetros distintos para as manchas 1 e 2. Por outro lado, perde-se a dinâmica de colonização e extinção estocásticas (embora ainda haja extinção determinística) e a estrutura espacial da região é reduzida a apenas duas

manchas.

Apesar de sua elegância, modelos simples de equações diferenciais como os apresentados não capturam algumas complexidades da dinâmica espacial que podem ser de grande importância. Uma das formas de abordar problemas espacialmente complexos é por meio de equações de reação–difusão (Murray, 2002):

$$\begin{aligned}\frac{\partial N}{\partial t} &= \nabla^2 [D(\vec{x})N] + f(N, P) \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= \nabla^2 [D(\vec{x})P] + g(N, P),\end{aligned}\tag{3}$$

onde t representa o tempo, \vec{x} a posição no espaço, N e P as densidades de duas populações, e ∇ é o operador espacial responsável pela redistribuição espacial da população. Em ambientes heterogêneos, é essencial analisar cuidadosamente as condições de fronteira, por exemplo, entre mancha e matriz (Turchin, 1998; Ovaskainen and Cornell, 2003). Essa abordagem tem a vantagem de que o operador ∇ permite a descrição mecanicista da componente espacial do problema.

Naturalmente, outras formas de introdução do espaço podem ser mais vantajosas, de acordo com a questão explorada. Por exemplo, Law and Dieckmann (2000) desenvolveram um modelo espacial, estocástico e baseado em indivíduos, para comunidades de plantas e, por meio de uma aproximação, conseguiram reduzi-lo a um sistema mais fácil de tratar. Com isso, eles demonstraram que espécies competitivamente inferiores podem coexistir, e até mesmo excluir, espécies com maior habilidade competitiva que têm dispersão limitada. Isso é possível quando a espécie superior é mais aglomerada espacialmente, aumentando sua competição intra-específica com relação à inter-específica, enquanto que a espécie competitivamente inferior não sofre o mesmo efeito.



2 Objetivos específicos

Modelos espacialmente estruturados de metacomunidades: generalizando o conceito de capacidade metapopulacional

Embora o conceito de metacomunidades seja derivado do de metapopulações, muitos dos métodos e ideias deste nunca foram adequadamente traduzidos e aplicados ao estudo de metacomunidades. Uma das grandes conquistas da teoria moderna de metapopulações foi a formulação de modelos que são de grande generalidade, mas também admitem parametrização a partir de dados específicos de cada paisagem (Hanski and Ovaskainen, 2000), o que tem grande valor em aplicações, especialmente em biologia de conservação.

Baseando-nos em formulações gerais da teoria de metacomunidades (Pillai et al., 2010), visamos estender o modelo desenvolvido por Ovaskainen and Hanski (2001) para metapopulações, que consiste em introduzir taxas de colonização e extinção dependentes da mancha. Isto é conveniente para estudar paisagens específicas, em que as aproximações do modelo de Levins, de infinitas manchas iguais, não são satisfatórias. Assim, buscamos ampliar o quadro teórico de metacomunidades a fim de obter maior capacidade preditiva e permitir contato mais próximo com medidas observacionais e experimentais.

Estados alternativos e heterogeneidade espacial promovem coexistência de metacomunidades: o caso da predação intraguilda

Heterogeneidade espacial é um dos principais fatores capazes de promover a coexistência de espécies (Amarasekare, 2003), sobretudo devido ao mecanismo de *species sorting*, em que as hierarquias competitivas variam entre manchas, devido a diferenças nas condições e recursos das manchas. Propomos explorar essa ideia para compreender melhor como a variação entre manchas de *habitat* promove a estabilidade de redes tróficas simples.

Em particular, pretendemos estudar o caso da predação intraguilda, um módulo de grande importância de um ponto de vista fundamental, já que faz parte

de qualquer rede trófica, e pode provocar grande variação no comprimento e na produtividade de cadeias tróficas, além de ter um papel importante na manutenção da diversidade de espécies em largas escalas de espaço (McCann, 2011). Num sistema com predação intraguilda, o resultado da dinâmica (ou seja, a persistência ou não das espécies) depende da produtividade de recursos: sob baixa produtividade, apenas a presa intraguilda persiste, enquanto que em altas produtividades o predador intraguilda é capaz de excluí-la, e há coexistência estável apenas em produtividades intermediárias (Holt and Polis, 1997). Essa conclusão é problemática na ecologia de populações tradicional, já que a predação intraguilda é ubíqua, mas, de acordo com a teoria, ela persistiria apenas para uma faixa de parâmetros muito restrita.

Aqui, tomamos como objetivo desenvolver modelos que incorporem explicitamente paisagens contendo manchas de diferentes produtividades, e explorar em que condições se observa coexistência estável.

Qual o efeito de características de paisagem sobre a dinâmica de metacomunidades?

Finalmente, buscamos explorar como fatores físicos e comportamentais, como tamanho de manchas e a reação de organismos à borda da mancha com a matriz, pode ter consequências para a distribuição espacial dessas espécies em diferentes escalas espaciais. A princípio, isto deve ser explorado em um contexto mais simples, de metapopulações (Ovaskainen and Hanski, 2004) (ou “metacomunidades” sem interações entre espécies), que deve fornecer uma base sólida para estender essa abordagem para sistemas com interações entre as espécies.



3 Procedimentos

Os métodos tradicionais para a análise de modelos matemáticos como os mencionamos se dividem em duas categorias: técnicas analíticas e técnicas compu-

tacionais. As primeiras consistem basicamente na aplicação da chamada análise qualitativa de sistemas de equações diferenciais, em que se busca as soluções estacionárias do problema e sua estabilidade, e a partir disso pode-se compreender a dinâmica do sistema como um todo (Murray, 2002). Em problemas espacialmente explícitos, tais métodos são de difícil implementação, mas existem métodos de homogeneização que, por vezes, oferecem boas aproximações (Cobbold and Lutscher, 2014). Embora usualmente essas técnicas se contraponham às técnicas computacionais, várias etapas dos cálculos analíticos, tais como encontrar soluções de equações algébricas e autovalores, podem se beneficiar de ferramentas computacionais (por exemplo, a biblioteca SymPy (SymPy Development Team, 2014)).

Já os métodos computacionais consistem, no mais das vezes, na simulação das equações, empregando ferramentas do cálculo numérico (Iserles, 2009). Já temos ampla experiência no uso de bibliotecas de *software* livres em Python, como o SciPy (Jones et al., 2001–), que provê rotinas muito robustas para integração numérica de sistemas de equações diferenciais.

4 Cronograma de trabalho

Atividades\ Bimestre	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
revisão da literatura												
modelo predação intraguildd												
modelos espacialmente estruturados												
modelos de paisagens para metacom.												
exploração conexão entre modelos												
escrita dos resultados												



5 Considerações finais

O candidato desenvolve desde sua graduação pesquisa em sistemas dinâmicos em biologia, buscando ativamente colaboração com pesquisadores da ecologia. Entre os resultados há artigos em periódicos de alto impacto da área (Coutinho et al., 2012; Laporta et al., 2013; Assaneo et al., 2013; Fonseca et al., 2013; Amarasekare and Coutinho, 2013; Moretti et al., 2013; Azevedo et al., 2014; Amarasekare and Coutinho, 2014) e participação como professor assistente nas *Southern Summer Schools on Mathematical Biology* (Kraenkel et al., 2012, 2013, 2014), que promovem a interação entre estudantes das ciências exatas e biológicas. O supervisor da proposta é hoje um dos colaboradores principais do candidato e busca, igualmente, impulsionar o diálogo com pesquisadores das ciências exatas para avanço da teoria. A presente proposta tem o objetivo de estreitar esta colaboração e consolidar a formação do candidato na área de ecologia teórica, com benefícios de parte a parte.

Este projeto fará uso de diversas técnicas provenientes da teoria de sistemas dinâmicos para avançar a compreensão de metacomunidades. Assim, a formação interdisciplinar do candidato é uma grande oportunidade, já que a familiaridade com modelos em ecologia permite navegar nessa área, que apresenta uma vasta gama de abordagens teóricas e de argumentos e hipóteses cuja tradução matemática pode ser sutil.

Referências

- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6:1109–1122.
- Amarasekare, P., and R. M. Coutinho. 2013. The intrinsic growth rate as a predictor of population viability under climate warming. *Journal of Animal Ecology* 82:1240–1253.

- . 2014. Effects of temperature on intraspecific competition in ectotherms. *The American Naturalist* page E000.
- Amarasekare, P., and R. M. Nisbet. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist* 158:572–584.
- Assaneo, F., R. M. Coutinho, Y. Lin, C. Mantilla, and F. Lutscher. 2013. Dynamics and coexistence in a system with intraguild mutualism. *Ecological Complexity* 14:64–74.
- Azevedo, F., R. M. Coutinho, and R. A. Kraenkel. 2014. Spatial dynamics of a population with stage-dependent diffusion. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation* .
- Chesson, P. 1998. Making sense of spatial models in ecology. *Modeling spatio-temporal dynamics in ecology* pages 151–166.
- Chesson, P., M. J. Donahue, B. A. Melbourne, and A. L. Sears. 2005. Scale transition theory for understanding mechanisms in metacommunities. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities* pages 279–306.
- Chesson, P. L. 1981. Models for spatially distributed populations: the effect of within-patch variability. *Theoretical Population Biology* 19:288–325.
- Cobbold, C. A., and F. Lutscher. 2014. Mean occupancy time: linking mechanistic movement models, population dynamics and landscape ecology to population persistence. *Journal of mathematical biology* 68:549–579.
- Coutinho, R. M., W. A. C. Godoy, and R. A. Kraenkel. 2012. Integrodifference model for blowfly invasion. *Theoretical Ecology* 5:363–371.
- Fonseca, C. R., R. M. Coutinho, F. Azevedo, J. M. Berbert, G. Corso, and R. A. Kraenkel. 2013. Modeling habitat split: landscape and life history traits determine amphibian extinction thresholds. *PLOS ONE* 8:e66806.

- Hanski, I., and M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society* 42:3–16.
- Hanski, I., and O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404:755–758.
- Holt, R. D., and G. A. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist* pages 745–764.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, and R. D. Holt, eds. 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. The University of Chicago Press Chicago.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography* (MPB-32), vol. 32. Princeton University Press.
- Iserles, A. 2009. *A first course in the numerical analysis of differential equations*. 44. Cambridge University Press.
- Jones, E., T. Oliphant, P. Peterson, et al. 2001–. *SciPy: Open source scientific tools for Python*. <http://www.scipy.org/>. [Online; accessed 2014-09-10].
- Kraenkel, R. A., P. I. K. L. de Prado, and M. Clerc. 2012. Southern-summer school on mathematical biology. http://www.ictp-saifr.org/?page_id=1073. Acessado em: 2014-08-21.
- . 2013. Southern-summer school on mathematical biology ii. http://www.ictp-saifr.org/?page_id=2363. Acessado em: 2014-08-21.
- . 2014. Southern-summer school on mathematical biology iii. http://www.ictp-saifr.org/?page_id=4634. Acessado em: 2014-08-21.
- Laporta, G. Z., P. I. K. L. de Prado, R. A. Kraenkel, R. M. Coutinho, and M. A. M. Sallum. 2013. Biodiversity can help prevent malaria outbreaks in tropical forests. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 7:e2139.

- Law, R., and U. Dieckmann. 2000. A dynamical system for neighborhoods in plant communities. *Ecology* 81:2137–2148.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. Chase, M. Hoopes, R. Holt, J. Shurin, R. Law, D. Tilman, et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology letters* 7:601–613.
- Levins, R. 1966. The strategy of model building in population biology. *American scientist* pages 421–431.
- . 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the ESA* 15:237–240.
- Levins, R., and D. Culver. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 68:1246–1248.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, and H. Hillebrand. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution* 26:482–491.
- McCann, K. S. 2011. *Food webs (MPB-50)*. Princeton University Press.
- Moretti, T., R. Coutinho, R. Moral, C. Ferreira, and W. Godoy. 2013. Quantitative and qualitative dynamics of exotic and native blowflies (diptera: Calliphoridae) with migrations among municipalities. *Community Ecology* 14:249–257.
- Murray, J. D. 2002. *Mathematical Biology I: An Introduction*. vol. 17 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*, 3rd ed. Springer, New York, NY, USA,.
- Ovaskainen, O., and S. J. Cornell. 2003. Biased movement at a boundary and conditional occupancy times for diffusion processes. *Journal of Applied Probability* pages 557–580.

- Ovaskainen, O., and I. Hanski. 2001. Spatially structured metapopulation models: global and local assessment of metapopulation capacity. *Theoretical population biology* 60:281–302.
- . 2004. From individual behavior to metapopulation dynamics: unifying the patchy population and classic metapopulation models. *The American Naturalist* 164:364–377.
- Pillai, P., M. Loreau, and A. Gonzalez. 2010. A patch-dynamic framework for food web metacommunities. *Theoretical Ecology* 3:223–237.
- Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* pages 128–134.
- SymPy Development Team. 2014. SymPy: Python library for symbolic mathematics.
- Turchin, P. 1998. Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants, vol. 1. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA.

São Paulo, 24 de outubro de 2014

Paulo Inácio de Knegt López de Prado

Renato Mendes Coutinho