

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 e do estudo de módulos de interação da ecologia de comunidades 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

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. In order to achieve that, we shall develop and analyze new mathematical models, using tools from the study of dynamical systems such as differential equations.

1 Introdução

Metacomunidades são conjuntos de comunidades distribuídas no espaço e conectadas por dispersão (Hanski e 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 e Culver, 1971), que mostra como a proporção de manchas ocupadas por uma espécie pode também estabilizar-se pelo balanço entre colonização e extinção. Essas teorias foram construídas independentemente dos estudos de Skellam (1951), que as precederam em mais de uma década, sobre a dispersão de populações por meio de equações de reação–difusão. 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 e 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*) (Mouquet e Loreau, 2002; Amarasekare e Nisbet, 2001). 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, em um cenário em que as espécies têm as mesmas taxas demográficas (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 estabi-

lidade 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 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):

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

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 e Nisbet (2001) analisam um modelo simples de duas manchas que incorpora esses dois efeitos:

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

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 (Skellam, 1951; 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 e 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 e 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 e 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 e 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 e 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 e 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 Metodologia

Neste projeto, estamos interessados no comportamento de sistemas teóricos no nível populacional, isto é, buscamos condensar a expressão de processos que ocorrem na escala de indivíduos em efeitos que ocorrem no nível de populações (Turchin, 2003) ou no nível acima, de metapopulações e metacomunidades. Isso nos leva a considerar modelos dinâmicos cujas variáveis são propriedades das populações, representadas mais naturalmente por suas taxas de variação em equações diferenciais ou a diferenças. Com esses modelos matemáticos, as previsões são obtidas usando técnicas analíticas e aproximações numéricas provenientes da teoria de sistemas dinâmicos, em contraste com modelos computacionais, em que o comportamento de cada indivíduo é modelado, e a partir disso simula-se o sistema.

A elaboração de cada modelo é um processo iterativo, que parte em geral de modelos simples com propriedades bem conhecidas. Diversos procedimentos de análise são então usados para desenvolver mudanças no modelo para alcançar um certo objetivo, e também para avaliar as consequências destas mudanças no comportamento do modelo. Buscamos a construção de conteúdos teóricos novos, mas que pode ser caracterizada de maneira geral da seguinte forma:

1 Formulação

Levando em conta os objetivos, escolhemos o nível de descrição adequado, isto é, como são descritas as variáveis independentes (tempo e espaço) e o estado do sistema (populações). Por exemplo, se estamos interessados em fazer previsões sobre paisagens específicas, incluindo o papel de tamanho e conectividade de cada mancha, é necessário que o espaço figure explicitamente no modelo.

Precisamos ainda especificar quais processos serão levados em conta. Neste projeto, especificamente, consideramos processos como migração, colonização e extinção, bem como interações entre espécies – competição e predação. Em modelos de equações diferenciais, a cada processo corresponde um termo que

representa sua contribuição instantânea ao estado do sistema. É importante que as escalas de tempo e espaço desses termos sejam compatíveis com a descrição determinada previamente. Quando modelamos extinção estocástica, por exemplo, numa descrição em que o espaço está implícito, podemos simplesmente acrescentar uma taxa constante por mancha – “determinística” –, como no modelo de metapopulações de Levins (Levins, 1969); já numa situação em que acompanhamos as densidades populacionais em cada mancha e em escala de tempo curta, esse mesmo processo deve ser modelado usando um termo estocástico. Esta etapa é, ao mesmo tempo, a mais simples e a mais complicada pois, embora a expressão de um sistema de equações seja sucinta, a intuição de quais opções serão mais produtivas e parcimoniosas exige experiência prévia com uma gama de modelos e abordagens.

2 Análise

Dado o modelo matemático que desejamos estudar, empregamos métodos analíticos e aproximações numéricas apropriadas para sua análise, isto é, para determinar o comportamento dinâmico e o estado de longo prazo do sistema em função de detalhes específicos a cada situação – os parâmetros do modelo.

O método mais tradicional de análise consiste na chamada análise qualitativa de sistemas de equações diferenciais, em que se calculam as soluções estacionárias do problema e sua estabilidade, e a partir disso pode-se compreender a dinâmica do sistema como um todo (Murray, 2002; Gurney e Nisbet, 1998). Em problemas espacialmente explícitos, tais métodos são de difícil implementação, mas existem métodos de homogeneização que, por vezes, oferecem boas aproximações (Cobbold e Lutscher, 2014). Em muitos casos, alguns cálculos envolvidos, tais como encontrar soluções para sistemas de equações algébricas ou os autovalores de matrizes, existem mas são intratáveis na prática, ou tomariam muito tempo. Hoje dispomos de rotinas computacionais de matemática simbólica que realizam este trabalho de maneira mais rápida e confiável, como a poderosa biblioteca SymPy (SymPy Development Team, 2014), que usaremos.

Muitas vezes, lançamos mão de métodos de aproximação numérica das soluções, especialmente quando precisamos determinar a variação com o tempo das soluções (em contraste com o caso em que buscamos apenas saber o estado final). Usamos ferramentas do cálculo numérico (Iserles, 2009), em geral já implementadas em ferramentas computacionais como o SciPy (Jones et al., 2001–), em Python, que provê rotinas muito robustas para a integração numérica de sistemas de equações diferenciais. Em sistemas de equações sem espaço, escrevemos funções que correspondem às equações do sistema estudado, fornecemos os parâmetros e o estado inicial, e invocamos uma função da biblioteca que efetua a integração numérica e retorna a solução em função do tempo. Já em sistemas em que a representação do espaço é contínua, o procedimento é mais complexo, e devemos aproximar a distribuição espacial por um número finito, porém grande, de segmentos no espaço, e determinar equações aproximadas para o estado de cada um deles (Iserles, 2009), que serão então integradas usando o mesmo método de antes.

3 Interpretação e síntese

Esta última etapa consiste em extrair das análises e hipóteses do modelo o máximo de informação de interesse biológico, com vistas a estender nossa compreensão dos processos e mecanismos envolvidos, assim como nossa capacidade de prever cenários e delinear novos testes da teoria. Para tanto, é necessário clareza na relação entre os processos introduzidos e os parâmetros do modelo.

Um aspecto básico a ser considerado é delimitar os diferentes regimes previstos, que correspondem, na linguagem de sistemas dinâmicos, em identificar a quais valores de parâmetros correspondem a estabilidade de pontos de equilíbrio do sistema (e.g. a estabilidade da solução trivial, com população zero, equivale à extinção) ou características da solução (e.g. ciclos populacionais). As transições entre regimes ocorrem quando limiares são ultrapassados, e muitos êxitos da teoria ecológica residem em determinar quais características influenciam esses limiares (e.g. Hanski e Ovaskainen (2000); Fussmann et al. (2000)).

Essa análise do chamado espaço de parâmetros também é importante para avaliar a generalidade de um certo resultado: a expectativa é que regimes que existem apenas sob condições ou parâmetros muito restritos sejam raros na natureza. Por exemplo, um dos problemas da teoria tradicional de predação intraguilda, desenvolvida por Holt e Polis (1997), é o fato de a coexistência entre presa e predador intraguilda ocorrer apenas para uma faixa de produtividade ambiental muito pequena, o que contradiz ampla evidência experimental (Arim e Marquet, 2004) e induziu muitos trabalhos teóricos que buscam encontrar os processos que promovem coexistência porém são negligenciados pelos modelos mais simples (e.g. Holt e Huxel (2007); Amarasekare (2008)).

Por vezes, o modelo esclarece o mecanismo que leva as hipóteses assumidas no início às conclusões obtidas. Em seu artigo seminal, Skellam (1951) mostra como uma região de *habitat* cercada por uma matriz completamente inóspita só é capaz de suportar uma população que cresce e se difunde se for maior que uma área mínima. Sua conclusão vai além do modelo específico empregado, e mostra que isso se deve aos processos de dispersão de indivíduos para a matriz (relacionado ao perímetro da região e à difusividade da espécie), e de crescimento populacional (relacionado à área e à taxa de crescimento), e portanto o limiar de persistência da população é determinado por relações entre perímetro e área da mancha e entre difusividade e taxa de crescimento intrínseco da população.

4 Cronograma de trabalho

[illegible]



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 e Coutinho, 2013; Moretti et al., 2013; Azevedo et al., 2014; Amarasekare e 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, e ainda está por desenvolver-se Leibold (2011).



Referências

Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6:1109–1122.

- . 2008. Coexistence of intraguild predators and prey in resource-rich environments. *Ecology* 89:2786–2797.
- Amarasekare, P., e 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* 184:E50–E65.
- Amarasekare, P., e R. M. Nisbet. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and the local coexistence of competing species. *The American Naturalist* 158:572–584.
- Arim, M., e P. A. Marquet. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7:557–564.
- Assaneo, F., R. M. Coutinho, Y. Lin, C. Mantilla, e F. Lutscher. 2013. Dynamics and coexistence in a system with intraguild mutualism. *Ecological Complexity* 14:64–74.
- Azevedo, F., R. M. Coutinho, e 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. Páginas 151–166 *em* J. Bascompte e R. V. Solé, eds. *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*. Springer New York.
- Chesson, P., M. J. Donahue, B. A. Melbourne, e A. L. Sears. 2005. Scale transition theory for understanding mechanisms in metacommunities. Páginas 279–306 *em* M. Holyoak, M. A. Leibold, e R. D. Holt, eds. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. The University of Chicago Press Chicago.

- Chesson, P. L. 1981. Models for spatially distributed populations: the effect of within-patch variability. *Theoretical Population Biology* 19:288–325.
- Cobbold, C. A., e 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, e 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, e R. A. Kraenkel. 2013. Modeling habitat split: landscape and life history traits determine amphibian extinction thresholds. *PLOS ONE* 8:e66806.
- Fussmann, G. F., S. P. Ellner, K. W. Shertzer, e N. G. Hairston Jr. 2000. Crossing the hopf bifurcation in a live predator-prey system. *Science* 290:1358–1360.
- Gurney, W., e R. M. Nisbet. 1998. *Ecological dynamics*. Oxford University Press, Oxford.
- Hanski, I., e M. Gilpin. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological journal of the Linnean Society* 42:3–16.
- Hanski, I., e O. Ovaskainen. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature* 404:755–758.
- Holt, R. D., e G. R. Huxel. 2007. Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology* 88:2706–2712.
- Holt, R. D., e G. A. Polis. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist* 149:745–764.
- Holyoak, M., M. A. Leibold, e 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, e 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, e M. A. M. Salum. 2013. Biodiversity can help prevent malaria outbreaks in tropical forests. *PLoS Neglected Tropical Diseases* 7:e2139.
- Law, R., e U. Dieckmann. 2000. A dynamical system for neighborhoods in plant communities. *Ecology* 81:2137–2148.
- Leibold, M. A. 2011. The metacommunity concept and its theoretical underpinnings. *Em* S. M. Scheiner e W. M. R, eds., *The Theory of Ecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- 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* 54:421–431.
- . 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the ESA* 15:237–240.
- Levins, R., e 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, e 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, e W. Godoy. 2013. Quantitative and qualitative dynamics of exotic and native blowflies (diptera: Calliphoridae) with migrations among municipalities. *Community Ecology* 14:249–257.
- Mouquet, N., e M. Loreau. 2002. Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist* 159:420–426.
- Murray, J. D. 2002. *Mathematical Biology I: An Introduction*. vol. 17 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*, 3rd ed. Springer, New York, NY, USA,.
- Ovaskainen, O., e S. J. Cornell. 2003. Biased movement at a boundary and conditional occupancy times for diffusion processes. *Journal of Applied Probability* 40:557–580.
- Ovaskainen, O., e 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, e A. Gonzalez. 2010. A patch-dynamic framework for food web metacommunities. *Theoretical Ecology* 3:223–237.
- Skellam, J. 1951. Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38:196–218.
- Slatkin, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology* 55:128–134.
- 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.
- . 2003. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis, vol. 35. Princeton University Press.

São Paulo, 3 de novembro de 2014
Paulo Inácio de Knegt López de Prado
Renato Mendes Coutinho