CAMILA YUMI MANDAI

**Simulações computacionais em ecologia de
comunidades: uma interface intuitiva
entre modelos verbais e matemáticos**

**Computer simulation in ecology: an intuitive
interface between verbal and mathematical
models**

São Paulo
2015

CAMILA YUMI MANDAI

**Simulações computacionais em ecologia de
comunidades: uma interface intuitiva
entre modelos verbais e matemáticos**

**Computer simulation in ecology: an intuitive
interface between verbal and mathematical
models**

Tese de doutorado apresentada ao
Instituto de Biociências da Univer-
sidade de São Paulo para obtenção
do título de Doutor em Ciências, na
área de Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Paulo Inácio
de Knecht López de Prado

Co-orientadora: Dr. Cristina Ca-
margo Banks-Leite

São Paulo
2015

Mandai, C.Y.

Simulações computacionais em ecologia de comunidades: uma interface intuitiva entre modelos verbais e matemáticos

Número de páginas: 97 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo - Departamento de Ecologia.

1. Modelos computacionais 2. Processos ecológicos 3. Deriva 4. Competição 5. Dispersão 6. IDH 7. Perturbação 8. Perda de habitat I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr.

Prof. Dr. Paulo Inácio de Knegt
López de Prado

Apenas por um dia em sua vida, troque sua TV e todo seu conteúdo programático por uma fogueira ou lareira. Troque sua casa confortável, por um camping selvagem. Apenas por um dia prepare sua comida em um fogo de acampamento. Apenas por um dia conte histórias, dance e cante à luz de uma fogueira com seus amigos e parentes. Apenas por um dia acorde de madrugada e veja o céu estrelado e o nascer do sol.
(Eduardo Sanhudo)

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à minha família por todo o apoio e compreensão antes e durante meu doutorado. À minha mãe Eliza, que nunca se cansa de me apoiar, me amar e me aguentar, minha irmã Karina, por ser meu ponto de equilíbrio sempre, meu irmão por ser meu ponto de desequilíbrio sempre, minha cunhada Cris por sua calma em lidar com todos dessa família maluca e meus sobrinhos pela alegria incondicional que só vocês sabem dar.

Ao meu orientador Paulo Inácio por ser uma fonte inesgotável (e incansável!) de estímulo, incentivo e inspiração, me guiando desde meus primeiros passos na vida acadêmica. Obrigada por ser uma verdadeira referência de cientista e pessoa para mim!

À minha co-orientadora Cristina Banks por ser o referencial de realismo (e pragmatismo) nesse mundo de simulações e por ter me acolhido em seu laboratório (e em sua casa) na Imperial College. Obrigada por todas as oportunidades de ensino, aprendizado e interações que eu tive em Silwood. To Rob Ewers for all the support you gave me before and during my staying in Silwood, and in England.

Aos outros donos do morro, Miúdo e Glauco por terem idealizado e criado um ambiente de pesquisa e trocas de ideias tão estimulante que é a Lage.

Ao IB e ao departamento de Ecologia por ter me dado a oportunidade de desenvolver este trabalho. Agradeço, em especial à Vera, secretária da pós-graduação da ecologia, por todo seu equilíbrio, eficiência, paciência infinita e principalmente por sua vocação para resolver problemas insolúveis.

À Imperial College London pela disponibilização da infra-estrutura durante meu estágio em Silwood Park.

À Capes pela bolsa de doutorado e doutorado-sanduíche.

Aos membros da minha banca de qualificação, Alexandre Adalardo de Oliveira, Paulo Guimarães e Liz Nichols pelas críticas e sugestões no trabalho de IDH.

Aos membros e ex-membros da LAGE (também conhecidos como nova e velha guarda) por terem feito da sala 243 (e do “puxadinho”) uma verdadeira máquina de estímulos, trocas de idéias, aprendizado, e claro, muitas risadas e café (e chima, né, Ruli?). Em especial quero agradecer a Ayana que me ajudou nos últimos e emocionantes momentos da tese solucionando e reduzindo os infinitos erros de compilação do arquivo em Latex, sua obstinação me inspira! Neste sentido também agradeço a Chalom por ter me disponibilizado o template da tese e por me acalmar em um momento “don’t panic”. Também quero agradecer a Ruli que me ajudou nos últimos e primeiros momentos da tese sempre com discussões super produtivas, instrutivas, e, divertidas! Obrigada pelo café da manhã hoje!

Aos membros e ex-membros do LET que fizeram do meu doutorado (e mestrado) muito mais que uma experiência acadêmica. Sei que vocês não acreditam, mas foi um enorme privilégio ter convivido e aprendido tanto com todos vocês.

To all my lab mates in Silwood: Jack, Edicson, Greet and Michelle. It was great to share the office and my thoughts (and whining!) with you.

To all the Silwodians I’ve met during my staying there, specially the Bankslab and Beelab members and the brazilians (of course!) who made my lunch times much more fun and coffee time a lot stronger!

To my housemates in Reading, Hayley and Laurance (and Max and Lola) for being so lovely housemates and for revealing some of the particularities of the british culture to me!

Ao Eduardo, meu companheiro de todas as horas (independente do meu humor), por seu amor, apoio, alegria e muito mais! Espero um dia poder retribuir metade de tudo isso que você me dá.

A todos meus amigos que tornam minha vida muito mais feliz e que portanto colaboraram direta ou indiretamente com o desenvolvimento dessa tese.

Resumo

Hipóteses e sistemas ecológicos podem ser descritos pelos mais variados tipos de modelos teóricos. Modelos teóricos por sua vez descrevem sistemas idealizados e podem ser construídos sob diferentes abordagens. A ecologia foi profundamente influenciada por modelos ou hipóteses verbais construídos em uma abordagem predominantemente indutiva. Apesar de inspiradoras, tais hipóteses podem apresentar previsões que são logicamente falhas, uma vez que sistemas ecológicos são altamente complexos cujas trajetórias são difíceis de se prever intuitivamente. Neste sentido modelos teóricos quantitativos podem ser usados como ferramentas para traduzir hipóteses e deduzir previsões que podem ser confrontadas com dados reais. Modelos matemáticos são a forma mais tradicional e aceita de abordagem quantitativa. Apesar das vantagens analíticas da aplicação de modelos matemáticos, eles apresentam limitações para tratar de sistemas mais complexos e em escalas mais basais. Além disso, eles podem se tornar rapidamente complicados não só em termos de tratamento matemático mas também de entendimento por parte de um público mais biológico e empírico. Essa dificuldade de entendimento pode estar impedindo que estudos empíricos sejam fortemente embasados em teoria. Neste sentido, modelos computacionais pode ser uma solução promissora. Modelos computacionais podem ser criados para descrever sistemas virtuais que além de ser mais fáceis de serem desenvolvidos e entendidos por biólogos, permitem a inclusão de vários processos, variáveis e interações. Neste trabalho desenvolvemos um modelo baseado em indivíduos (IBM) para descrever comunidades com estocasticidade demográfica, interações intra e inter-específicas e dispersão. Com essa composição de modelo é possível combinar de diferentes maneiras três dos quatro processos presentes em hipóteses e teorias em ecologia, a saber: deriva, seleção e dispersão. No primeiro capítulo descrevemos os detalhes do modelo e como foi sua concepção e implementação. Ainda no neste capítulo simulamos o modelo explorando um espaço de parâmetros arbitrário, i.e. sem especificar um grupo ou sistema de estudo e analisamos o comportamento do modelo em relação à proporção de espécies persistentes ao fim da simulação e comparamos com a previsão do modelo determinístico de competição sem dispersão. No segundo capítulo aplicamos o modelo em uma versão não espacializada para avaliar dentro das premissas do modelo a consistência lógica das previsões da Hipótese da perturbação intermediária (IDH). No terceiro capítulo simulamos o modelo explorando um espaço de parâmetros baseados em dados empíricos de aves e avaliamos quais características das espécies as tornavam mais ou menos suscetíveis à extinção em paisagens com destruição de habitat. Por fim, discutimos brevemente sobre como o modelo apresentado o modelo apresentado e explorado aqui pode ser usado para diferentes propósitos e responder diferentes perguntas dentro dos contextos teóricos de cada capítulo da tese. E concluímos com algumas considerações finais sobre quais foram as contribuições de se desenvolver um modelo computacional e aplicá-lo a diferentes contextos nesta tese para a formação da doutoranda.

Palavras-chave: processos ecológicos, modelos de simulação computacional, deriva, competição, dispersão, IDH, perturbação, perda de habitat

Abstract

Ecological systems and hypothesis can be described by many different kinds of theoretical models. Theoretical models, on the other hand, are idealized descriptions of real systems that can be constructed under different approaches. Ecology was deeply influenced by verbal models or hypothesis under a inductive approach. Although inspiring, such hypothesis can be logically flawed, since ecological systems are highly complex which trajectories are difficult to predict by intuition. Accordingly quantitative theoretical models can be used as tools to translate hypotheses and deduce predictions that can be confronted with empirical data. Mathematical models are most traditional and well-accepted quantitative approach. Despite of the analytical advantages of using mathematical models, they have limitations to address the complexity of biological systems in lower scales. Furthermore, they become rapidly complicated not only in terms of mathematical treatment but also in terms of comprehension by a biological and empirical audience. This difficulties might prevent that theoretical studies predictions play its role of ground empirical studies. In this sense, computer simulation models can be a promising solution. Computer simulation models are more flexible to include various processes, variables and interaction than mathematical models. Furthermore, they create virtual systems that are easier to be developed and understood by biologists. Here, we developed an individual based model (IBM) to describe communities with stochastic demography, intra and inter-specific interactions and dispersion. With this configuration we can build models combining of different manners three of the four processes present in hypotheses and theories in ecology: drift, selection and dispersal. In the first chapter we describe the model details of implementation and conceptions. We also simulated the model to explore a broad parameter space of competing systems, without specifying a group or system of study; we then analyze the model behavior regarding the proportion of persistent species in the end of the simulation and compared the results with the predictions of deterministic model with competition, without dispersion. In the second chapter we apply the model in a non spatialized version of it to assess the logical consistency of the predictions of the Intermediate disturbance hypothesis (IDH). In the third chapter we used the model to describe fragmented landscapes. We explored a parameter parameters based on empirical data of birds and we evaluate which characteristics of the species made them more or less susceptible to extinction in landscapes with habitat destruction. Finally, we discussed briefly how the model can be used for different purposes and some of the future directions within the theoretical contexts of each chapter of the thesis. We conclude the thesis with a reflexion on how the development and exploration of computer model in this thesis contributed to the student ecological background.

Keywords: ecological process, computer simulation models, drift, competition, dispersal, IDH, disturbance, habitat loss

Sumário

1	Introdução	1
1.1	Introdução	2
1.2	Modelos teóricos em ecologia de comunidades	3
1.3	Modelos de simulação computacional	7
1.4	A presente tese	9
2	Modelos de de populações interagentes sob dispersão: o que a comparação entre modelos determinísticos e estocásticos nos ensina?	14
2.1	Processos em Ecologia de Comunidades	16
2.2	Motivação e embasamento teórico do trabalho	17
2.3	Algoritmo de Gillespie	20
2.4	Modelo de simulação TwoLife	20
2.5	Amostragem do Hipercubo Latino	23
2.6	Respostas do modelo	25
2.7	Análises de incerteza e sensibilidade	26
2.8	Análise de Incerteza	27
2.9	Análise de sensibilidade	28
2.10	Efeito dos parâmetros sobre as diferenças entre modelos determinísticos e estocásticos	31
2.11	Para que serve este modelo?	34
3	The intermediate disturbance hypothesis does not hold under demographic stochasticity	38
3.1	Introduction	40
3.1.1	What is the IDH	40
3.1.2	IDH: a brief history	40
3.1.3	Theoretical Developments in IDH	43
3.1.4	Why disturbance models should take ecological drift into account?	45
3.1.5	The present chapter	45
3.2	Methods	46
3.2.1	Deterministic Model	47
3.2.2	Stochastic model	48
3.3	Results	49
3.3.1	The classical IDH pattern	50

3.4	Discussion	53
3.4.1	Disturbance as a coexistence mechanism	53
3.4.2	Disturbance and Ecological drift	54
3.4.3	The predicted curve	56
3.4.4	Conclusion	56
4	Which species are more prone to be extinct in fragmented landscapes?	61
4.1	Introduction	63
4.2	Methods	65
4.2.1	Parameter space	67
4.2.2	Statistical analyses	69
4.3	Results	71
4.4	Discussion	72
4.4.1	Size regulation vs. persistence	73
4.4.2	Dispersal vs. persistence	74
4.4.3	Conclusions	77
5	Discussão Geral	86
5.0.4	Considerações Finais	89
A	Perturbing competitive systems	92

Capítulo 1

Introdução

1.1 Introdução

A contribuição de modelos teóricos para os estudos em ecologia é ainda assunto de debate entre ecólogos[1, 2]. E estudos empíricos parecem ser guiados predominantemente por outros estudos empíricos sem uma referência teórica direta [3]. Porém, apesar dos modelos teóricos nem sempre terem suas previsões testadas em campo ou em laboratório, ainda sim eles têm cumprido um papel importante nos estudos em ecologia. Entre modelos que buscam unificar teorias e sintetizar possíveis leis gerais da ecologia, e modelos que descrevem sistemas de estudo em particular, podemos identificar quais têm sido as contribuições mais citadas desse tipo de abordagem para o avanço da ecologia. Sem entrar em particularidades de categorias de modelos teóricos em ecologia em termos de abordagem (e.g. mecanicista ou fenomenológico) ou método (e.g. matemático, computacional, estatístico), as contribuições seriam de: organização de idéias[1, 4], validação lógica de hipóteses verbais[5, 4] e descrição de sistemas com fins de aplicação[6]. O primeiro ponto se refere ao uso dos modelos como ferramentas para entender os tipos de mecanismos que podem estar atuando nos sistemas biológicos e de que forma eles podem definir o comportamento do sistema[1].

Esse ponto é particularmente importante uma vez que em ecologia as hipóteses costumam se originar como explicações de padrões observacionais e não necessariamente de primeiros princípios[7], o que torna os modelos muitas vezes descritores de padrões em uma abordagem puramente fenomenológica. Além disso, explicitar os processos em modelos teóricos tornam as premissas mais fáceis de identificar facilitando o mapeamento de suas consequências[4]. O segundo ponto, validação lógica de hipóteses verbais, se refere à tradição de elaborações de hipóteses em ecologia seguirem um método mais indutivo com previsões baseadas em argumentos verbais. Apesar do avanço que esse tipo de argumentação trouxe à ecologia e por essa abordagem ser responsável pelos principais conceitos (e.g. nicho) e hipóteses (e.g. hipótese do distúrbio intermediário) na disciplina, ela está sujeita a falhas lógicas. Isso porque a ecologia é demarcada pela complexidade dos seus sistemas de estudo cujas partes e processos interagem e ocorrem em escalas temporais e espaciais diversas – sob influência de fatores bióticos e abióticos com forte componentes estocásticos – tornando-se imprevisíveis intuitivamente. Assim, explicitar as premissas de uma hipótese verbal em forma de um modelo teórico (e.g. matemático, computacional ou estatístico) pode evitar ou ao menos reduzir erros lógicos que conduzem às previsões que podem ser testadas em campo. Diferenças entre previsões de uma hipótese verbal e o modelo teórico correspondente indicam que a hipótese é logicamente falha ou que o modelo não traduziu fielmente as premissas verbais. Um dos exemplos mais marcantes de tradução de uma teoria verbal para um modelo teórico é a hipótese de Elton de que a sistemas mais complexos são mais estáveis[5]. Essa hipótese foi descartada por May em seu estudo clássico sobre a relação entre estabilidade e complexidade para o modelo de Lotka-Volterra [8]. Além de testar a validade lógica da proposição de Elton, ao matematizar a hipótese, May também teve que definir os conceitos de complexidade e estabilidade, o que Elton não fez [9].

Além da validação lógica, a tradução de hipóteses verbais em modelos teóricos

permite obter previsões não só qualitativas como também quantitativas. E a informação qualitativa e quantitativa leva ao terceiro ponto levantado, que é o uso de modelos para fins de aplicação. Por terem um componente qualitativo e/ou quantitativo, modelos em geral fazem algum tipo de previsão que são comparados a dados empíricos que validam ou rejeitam as premissas do modelo [10, 11]. Porém, as previsões dos modelos podem ser usadas também para fins de aplicação, como por exemplo modelos epidemiológicos na previsão e controle de epidemias [12]. Um exemplo de modelos aplicados que têm ganhado destaque em ecologia são os modelos que fazem projeções de perda ou mudança na biodiversidade em função de mudanças globais (e.g. uso do solo, mudanças climáticas) [6]. A utilização desses modelos para fins de projeções em geral envolvem diversas áreas além da ecologia como biogeografia, genética, climatologia e ciências sociais e econômicas. Neste caso, os modelos são em geral descritivos sem necessariamente ter fins explicativos ou de entendimento dos sistemas ecológicos. As previsões desses modelos são então usadas para guiar tomadas de decisões políticas e econômicas no âmbito tanto local ou global e não necessariamente para serem testadas em campo ou em experimentações controladas. Porém, por serem desenvolvido por razões não relacionadas à teoria, alguns modelos puramente preditivos têm sido criticados por descreverem padrões antes mesmo que eles sejam entendidos, o que dificulta a comunicação do modelo e a interpretação de seus resultados [6]. Na próxima seção introduziremos resumidamente alguns dos principais modelos que compõem o arcabouço teórico em ecologia de comunidades e de que forma eles descrevem os processos ecológicos dentro da disciplina. Depois descrevemos brevemente uma classe de modelos computacionais – os modelos baseados em indivíduos – e finalizamos com a descrição de cada capítulo da tese.

1.2 Modelos teóricos em ecologia de comunidades

Talvez o modelo teórico mais antigo a ser aplicado na ecologia seja o modelo populacional de crescimento exponencial (popularizado em 1798 por Malthus [13] para descrever a variação nos tamanhos populacionais de humanos com fins políticos). Apesar de usar uma equação muito simples o modelo Malthusiano descreve um dos fenômenos mais básicos de sistemas biológicos: indivíduos são gerados por indivíduos que se reproduzem e formam outros indivíduos, que irão gerar outros indivíduos e assim por diante, fazendo com que a velocidade de crescimento de uma população sob condições constantes seja proporcional a seu tamanho [14].

A taxa de crescimento intrínseco do modelo exponencial, portanto, pode ser interpretada como a taxa líquida de reprodução (nascimentos menos mortes) em um certo intervalo de tempo. Podemos observar o crescimento descrito pela exponencial em fases iniciais do crescimento de populações. Uma das maneiras mais fáceis de capturar esse crescimento é observar o crescimento populacional de organismos unicelulares *in vitro*, tais como protozoários. Indivíduos de populações de *Paramecium*, em geral, se reproduzem uma vez ao dia, ao final de cada dia, portanto, é possível observar o dobro de indivíduos em relação ao dia anterior, caso não haja nenhuma morte no intervalo de um dia. Considerando populações que perduram

no tempo (i.e. que têm taxas positivas e não se extinguiram) é fácil perceber que a taxa de crescimento intrínseca não pode ser sempre constante e positiva, afinal de contas sabemos que não nadamos em um mar de protozoários. Dados demográficos apontam então que essa taxa na verdade não é uma constante e sim ela mesma uma função que sobe ou desce dependendo do tamanho da população. Assumindo o caso mais simples em que essa taxa de reprodução líquida é afetada linearmente pelo número de indivíduos na população temos então que essa taxa de crescimento *per capita* é uma função igual a $a - bN$, com a equivalente à taxa de crescimento intrínseca original da exponencial. Voltando para equação inteira, a função deixa de ser uma exponencial e ganha um termo quadrático, tornando-se a equação logística. Assim, a curva passa a ter uma assíntota que equivale a $\frac{a}{b}$, que foi interpretado como capacidade de suporte do sistema e é usualmente representado pela letra K . Assim como a exponencial, a equação logística veio de observações de que apesar dos indivíduos terem o potencial de se reproduzirem a uma taxa constante indefinidamente (seguindo precisamente uma exponencial), eles não o fazem. Ao assumir a função linear para modelar a relação da taxa de crescimento com o tamanho populacional, o termo de relação (i.e. inclinação, b) torna-se novamente uma taxa. Nesse caso qual seria o mecanismo responsável por essa taxa? Por ser uma relação em que o efeito de aumento no tamanho populacional sobre a reprodução é negativo, a esse mecanismo ou conjunto de mecanismos foi denominado de competição. Como o modelo é de apenas uma população, o termo representa a competição intra-específica. A exponencial e a logística são os modelos básicos para descrever o crescimento de uma população fechada. É possível ainda estender esses modelos de modo a incluir a dispersão com espaço explícito. Os modelos matemáticos mais simples que descrevem essa relação são chamados modelos de reação-difusão, que descrevem o comportamento difusivo de substâncias interagentes [15, e.g.]. A parte de reação do modelo é composta por uma equação de crescimento, que no caso pode ser, por exemplo, a exponencial ou a logística, e a parte difusiva do modelo assume que os indivíduos movem-se em caminhada aleatória, que em escalas de tempo extensas se aproxima de um comportamento difusivo.

Saindo agora dos modelos que descrevem apenas uma população isolada, existem também os modelos que descrevem dinâmicas de populações acopladas por interações inter-específicas. O modelo mais simples que descreve esse tipo de relação é do tipo Lotka-Volterra. Assim como ocorreu a transição da equação exponencial para a logística para incluir a interação intra-específica, podemos fazer modificações da logística ou da exponencial para incluir interações inter-específicas. No modelo de competição de Lotka-Volterra o efeito da competição na taxa de crescimento *per capita* das populações continua linear, mas agora é preciso considerar que as dinâmicas das populações de espécies interagentes são acopladas, e o que era então apenas uma equação passa a ser tantas equações quanto o número de espécies que interagem, e o que era um coeficiente de competição passam a ser tantos quanto o número de espécies interagentes elevado ao quadrado, melhor representado por uma matriz (para mais detalhes sugerimos ver [16] e o apêndice que acompanha a tese, de autoria de Renato Coutinho). Para o sistema de duas espécies o modelo de Lotka-Volterra prevê que em um sistema fechado e constante diferenças mínimas de habilidades competitivas entre espécies levam à monodominância da espécie supe-

rior. Tal previsão foi validada empiricamente [17] e recebeu o nome de princípio de exclusão competitiva ou lei de Gause, em homenagem ao pesquisador responsável pela validação experimental. O princípio de exclusão competitiva deu origem a uma das perguntas mais intrigantes da ecologia: como espécies competidoras coexistem? E a busca por uma resposta a essa pergunta, por sua vez, deu origem a uma das vertentes teóricas mais tradicionais da ecologia, a teoria de nicho. Para os propósitos dessa tese o nicho é genericamente definido como a combinação de fatores bióticos e abióticos que permitem que populações se mantenham no tempo [18] (para ver outras definições de nicho, e um histórico de sua evolução e relações veja [19]). Segundo a teoria de nicho a coexistência de espécies competidoras em um mesmo local é possível se elas apresentam nichos diferenciados de modo que a competição seja reduzida [20]. A partir dessa lógica alguns modelos teóricos foram propostos para explicar como a divisão do nicho entre as espécies ocorria, tomando como premissa de que o tamanho do nicho de uma espécie era proporcional à sua abundância [21, 22, e.g.]. Da perspectiva do modelo de competição de Lotka-Volterra a diferenciação de nicho pode ser interpretada como a diminuição dos coeficientes de interação inter-específicos em relação aos coeficientes de competição intra-específicos. A interpretação que se dá a essa condição para coexistência é de que a pressão competitiva que uma espécie exerce sobre a outra deve ser menor daquela que ela exerce sobre si mesma [23]. Em todos os modelos descritos até agora a dinâmica das populações e comunidades dependiam apenas de processos que ocorriam localmente. Em meados dos anos 80, com a influência da Teoria de Biogeografia de Ilhas de MacArthur e Wilson (1967), as comunidades locais passaram a ser reconhecidas como dependentes também de processos em escala regional [24]. A Teoria de Biogeografia de Ilhas colocou a colonização (i.e. dispersão), a partir de fontes externas, como processo-chave na determinação da diversidade das ilhas. Assim, apesar de ter demorado quase 25 anos desde a apresentação da teoria, foi incorporada a dispersão como processo determinante na estruturação das comunidades dentro das hipóteses em ecologia de comunidades [24]. A partir da inclusão da dispersão, surgiram muitas vertentes considerando padrões e processos em escalas amplas [24], entre elas: teorias de metapopulações [25] e metacomunidades [26], a ecologia da paisagem [27], a macroecologia [28] e teorias neutras [29, 30].

Ao considerar apenas a dispersão como processo determinante na manutenção da diversidade de ilhas, a Teoria de Biogeografias de Ilhas é considerada uma teoria neutra, uma vez que nela não estão contempladas diferenças de capacidade dispersiva ou de aptidão entre indivíduos de diferentes espécies [30]. Foi com essa dinâmica de dispersão adicionada ao processo de nascimentos e mortes estocástico que Caswell [29] propôs seu modelo neutro, com o objetivo de apresentar um modelo nulo para os testes dos modelos de nicho. Apesar de ter desconsiderado a interação entre espécies, este autor incluiu processos que para ele eram indispensáveis para uma mínima correspondência com a realidade, que eram os processos de nascimentos e mortes estocásticos, e dispersão. O argumento foi de que independente de haver ou não interação entre as espécies a demografia é inerentemente estocástica, e que sob estocasticidade demográfica as comunidades seriam extintas, dado tempo suficiente. Para contrabalançar as extinções seria necessário incorporar algum processo de reposição, e a solução proposta foi a dispersão.

Apesar de Caswell ter incluído o efeito da estocasticidade demográfica na estruturação das comunidades foi na proposta do modelo neutro de [30] que ganhou repercussão. O objetivo de Hubbell com seu modelo era propor uma teoria da diversidade o mais simples possível, que na visão do autor só poderia ser obtida de uma perspectiva de dinâmica neutra. Embora o autor admitisse que há interações entre as espécies e que essas interações levam a diferenças de aptidão dos indivíduos dependendo da espécie, ele propôs –um tanto provocativamente – que não há necessidade de incluí-las para chegar ao padrão de abundância das espécies observado em comunidades que é o predomínio de espécies raras nas comunidades [31]. Essa visão é parcialmente compartilhada anteriormente por Caswell que afirmou que a concordância entre o observado e o esperado pelo modelo neutro não indica que ele esteja correto, apenas que o padrão não demanda mecanismos mais complicados que aqueles incorporados no modelo neutro. Hubbell considerou seu modelo como uma complementação da teoria de biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson [32], em que além da dispersão incluiu deriva e especiação. Na sua teoria Hubbell propõe que sistema pode ser descrito como composto por duas unidades: a comunidade e a metacomunidade, onde indivíduos de diferentes espécies apresentam a mesma aptidão. Nesse sistema, a metacomunidade é explícita e definida como um repositório finito mas muito grande de indivíduos que podem migrar para a comunidade local, com uma probabilidade de especiação e uma de dispersão. Embora finita, a metacomunidade seria grande o suficiente para que a perda de espécies ocorresse a uma velocidade lenta o suficiente para que pudesse ser repostada pelo surgimento de novas espécies. Assim, neste modelo sob o processo de deriva, a reposição de espécies perdidas por extinções estocásticas nas comunidades é pela imigração, e na metacomunidade, pela especiação. Após a proposta de Hubbell, a dinâmica neutra ganhou destaque e muitos estudos empíricos e teóricos foram realizados para testar as previsões do modelo ou para propor modelos que relaxassem algumas premissas e inserissem outros processos [33, 34]. O consenso atual é de que tanto a dinâmica neutra quanto a de nicho atuam nas comunidades, seja em estágios distintos ou simultaneamente [35, 36].

Como forma de organizar as diferentes propostas teóricas em ecologia de comunidades, Vellend [7] propõe classificar as diferentes vertentes teóricas em termos dos processos ecológicos que elas contemplam. Essa seria uma forma de mapear os modelos e hipóteses dentro de contextos específicos, sem que cada pequena diferença entre propostas não as coloquem como opostas, se os mecanismos ecológicos são os mesmos. Esse modo de classificação é particularmente importante para organizar modelos que descrevem sistemas complexos e marcados por contingências como os sistemas ecológicos. Mas quais seriam os processos ecológicos que estariam agrupando as teorias e hipóteses em ecologia de comunidades? Segundo ele, são apenas quatro os processos ecológicos fundamentais: seleção, deriva, especiação e dispersão. O processo de seleção, na definição de Vellend engloba todas as “interações determinísticas entre espécie e entre espécies e seus ambientes”. Essas interações levariam à variações de fitness entre indivíduos de diferentes espécies. Nessa categoria de processos estariam os estudos dentro do contexto de diferenciação de nicho por interações entre espécies (e.g. competição) e tolerâncias a filtros ambientais. Em termos dos modelos teóricos, os modelos de interações do tipo Lotka-Volterra

são exemplos clássicos descritores de seleção. Já o processo de deriva seria relativo aos efeitos da estocasticidade demográfica. Apesar de modelos matemáticos como exponencial e logístico descreverem bem muitos dos padrões de crescimento de populações isoladas em alguns casos eles não o fazem, ainda que as condições iniciais sejam as mesmas. Em culturas de bactérias por exemplo, ao se iniciar com uma única bactéria e bastante recurso o crescimento inicial pode seguir uma exponencial, porém muitas vezes as populações se extinguem ainda que as taxas médias de nascimentos sejam mais altas que as de morte. A deriva então seria o processo de flutuações estocásticas das abundâncias de populações que podem levá-las à extinção. Como exemplo de modelo teórico que contempla o processo de deriva é o modelo neutro de Hubbell. O modelo neutro de Hubbell é um exemplo também de modelo que inclui a especiação e dispersão. A especiação é o processo de criação de novas espécies, e a dispersão é o processo que define a movimentação de organismos no espaço no qual se inclui, por exemplo, movimentação diária para forrageamento, dispersão de sementes e imigração. Segundo ele, as diferentes vertentes teóricas em ecologia de comunidades são teorias e hipóteses que combinam de diferentes maneiras esses quatro processos ecológicos. A maneira como esses processos são descritos e combinados em hipóteses em ecologia pode ser na forma verbal ou em forma de modelo teóricos como os modelos apresentados nesta seção. Na próxima seção introduzimos brevemente uma classe de modelos teóricos que lidam com algumas das limitações das hipóteses verbais e modelos analíticos.

1.3 Modelos de simulação computacional

Apesar da contribuição teórica dos modelos matemáticos em ecologia tanto para descrever teorias e hipóteses quanto para inspirar a derivação de outras hipóteses, eles muitas vezes são considerados demasiadamente simplificados [37, 2] e/ou de difícil entendimento por ecólogos[3]. Modelos baseados em equações diferenciais, por exemplo, tornam-se rapidamente intratáveis matematicamente com o aumento no número de variáveis e interações. Além disso, muitos dos modelos em ecologia são oriundos de outras áreas da ciência como a Física ou a Química (e.g. modelo de Lotka-Volterra e modelo de reação-difusão, abordados na sessão anterior), que além de serem limitados na representação da complexidade dos sistemas ecológicos podem rapidamente tornarem-se incompreensíveis a um ecólogo empiricista sem uma formação quantitativa mais avançada. Em alguns casos, essa limitação de ecólogos com o ferramental mais quantitativo é apontado como uma deficiência(e.g.[37, 38]). Porém, é preciso lembrar que mesmo os modelos mais simples de equações diferenciais, ou de diferença, quando não lineares se tornam rapidamente complicados (e.g.[39]). Derivações de sistemas simples como, por exemplo, o relaxamento de algumas premissas nas equações de Lotka-Volterra são muitas vezes utilizadas como exemplos de aplicação de técnicas matemáticas mais avançadas, cujas previsões são expressadas em uma linguagem de difícil entendimento por um ecólogo, e por vezes vezes publicadas em periódicos especializados fora do contexto ecológico (e.g. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*) e portanto raramente consultada por ecólogos empiricistas. Fawcett & Higginson [3], avaliando o impacto da inclusão de

equações matemáticas difíceis em artigos em ecologia, concluíram que trabalhos com adensamento de equações pesadas no texto principal se tornavam menos citados posteriormente. Os autores discutem que entre outros impactos negativos, como a omissão de trabalhos importantes que são ignorados por deficiência na comunicação, a falta de entendimento dos trabalhos matematizados poderiam estar entre as causas do porquê em ecologia previsões de modelos teóricos são raramente utilizados para embasar estudos empíricos.

Como solução a esses problemas, uma classe de modelos que têm se destacado em ecologia são os modelos de simulação estocástica computacionais. Os modelos de simulação computacionais, em especial os modelos baseados em indivíduos, além de possibilitarem modelar sistemas complexos com maior detalhamento, são mais intuitivos para ecólogos. Esses modelos são baseados em algoritmos que são uma linguagem muito mais próxima da verbal, tornando mais direta a tradução de hipóteses verbais em modelos teóricos. Nesta classe de modelos é possível criar mundos virtuais que podem ser vistos como verdadeiros sistemas experimentais ou “sistemas ecológicos *in silico*” [40, 41]. A ideia é que o modelador tenha total controle no nível mais basal de organização, para acessar as propriedades emergentes que são observados nos sistemas reais[2].

Existem diversas maneiras de se fazer modelagem baseada em indivíduos[42], assim como existem diversas definições diferentes do que seriam modelos baseados em indivíduos [43]. Aqui consideramos como modelos baseados em indivíduos qualquer abordagem de simulação que descreva populações ou sistemas de populações formadas por entidades discretas que represente organismos individuais ou grupos de organismos similares. Nesta definição portanto entrariam todas as classes de modelos baseados em agente ou o que [44] separaram em modelos baseados em indivíduos e modelos orientados por indivíduos. Em relação às diferentes maneiras de se modelar a dinâmica dos indivíduos ou agentes, a diversidade é bastante grande[44, 2], mas é possível separar grosseiramente algumas classes de tipo de implementação de IBMs. Apesar de menos comuns, existem IBMs não espacializados [45, e.g.]. Já os modelos espacializados, podem ser classificados de acordo com o tipo de variável que representa o espaço e o tempo, que podem ser discretos ou contínuos[42]. Assim, existem IBMs com (1) tempo e espaço discreto, (2) tempo e espaço contínuo, (3) tempo contínuo e espaço discreto ou (4) tempo discreto e espaço contínuo. Em modelos com tempo discreto, os eventos podem ser (1) sincronizados, em que são sorteadas as ações (incluindo inatividade) para todos os agentes do sistema, e (2) dessincronizados, em que a cada passo ou instante de tempo ocorre apenas uma ação para um único agente, ou então todas as possíveis ações são sorteadas para um único agente (que pode ser um grupo de indivíduos dentro de uma célula ou um único indivíduo).

Apesar da vantagens dos modelos baseados em indivíduos, e modelos baseados em algoritmo em geral, raramente são explorados exhaustivamente no que se refere aos possíveis resultados que eles podem reproduzir e os possíveis cenários que eles podem descrever[44]. Isso porque muitas vezes eles são desenvolvidos para responder perguntas particulares sem uma contextualização teórica mais geral [46], ao contrário da expectativa inicial de que os IBMs poderiam ser utilizados para unificar as teorias em ecologia[47]. Assim, após 10 anos de aplicação desses modelos,

[46] considerou que os frutos dessa abordagem não corresponderam às expectativas em relação principalmente aos avanços teóricos prometidos. Porém, essa é uma visão que se baseia no argumento de que modelos baseados em indivíduos não são só uma técnica de modelagem, mas sim uma nova disciplina ou abordagem teórica dentro de ecologia[48], o que é considerado controverso, uma vez que ela é utilizada para descrever os mesmos sistemas que os modelos analíticos [49] e hipóteses verbais investigam. Assim, se passarmos a ver IBMs apenas como uma técnica de modelagem, não faz tanto sentido perguntar se ela cumpriu ou não o esperado, pois em caso negativo o problema deve estar nos modelos e não exatamente na técnica. Ninguém, por exemplo, discute se a abordagem matemática para fazer modelos em ecologia cumpriu ou não as expectativas teóricas, pois o que em geral é criticado são os modelos ou as limitações analíticas da técnica. Uma das críticas ao uso dos modelos baseados em indivíduos por exemplo, é que seria uma técnica de força bruta, em que vão se adicionando variáveis e parâmetros aos modelos de modo a detectar o comportamento completo dos sistemas[2]. Essa prática vai de encontro com a ideia de modelo como representações simplificadas de sistemas reais[50] o que tornam os resultados gerados pelos modelos difíceis de serem interpretados em termos de teorias gerais[46]. Porém, essa maneira de se construir modelos computacionais é um erro relacionado à concepção de modelos por parte do modelador e não necessariamente da técnica. Essa crítica, portanto, caberia a qualquer tipo de modelagem se fosse possível, no entanto apenas modelos computacionais parecem ser flexíveis e tratáveis o suficiente para isso ou modeladores dentro desta abordagem tenderiam a fazer mais isso.

1.4 A presente tese

Dentro do contexto de que modelos teóricos trazem contribuições em ecologia principalmente para a organização de idéias e validação lógica de hipóteses verbais, na presente tese desenvolvemos um modelo baseado em indivíduos com processos que são descritos separadamente na literatura – por diferentes modelos quantitativos – e o aplicamos para descrever uma formulação teórica estocástica da hipótese do distúrbio intermediário e também para descrever um caso mais específico, da persistência de populações interagentes de aves em paisagens fragmentadas. Considerando que modelos baseados em indivíduos são criticados por não apresentarem o mesmo rigor analítico de modelos matemáticos baseados em equações, aqui modelamos os processos de acordo com suas formulações matemáticas correspondentes e fizemos uma análise exploratória do comportamento do modelo e uma comparação entre os resultados previstos por um dos modelos matemáticos e os resultados das simulações. No primeiro capítulo da presente tese, apresento o desenvolvimento de um modelo de simulação estocástica baseado em indivíduos em que agrupamos três dos quatro processos nomeados por Vellend (deriva, dispersão e seleção), e apresento uma análise geral do comportamento do modelo. No segundo capítulo, utilizo o modelo em uma versão não espacializada (portanto sem dispersão e sem interações locais) para descrever a Hipótese do Distúrbio Intermediário e avaliar a validade lógica de suas previsões. No terceiro capítulo da tese, exploro o modelo de

modo que ele descrevesse comunidades de aves em paisagens fragmentadas com diferentes porcentagens de cobertura vegetal e avaliei quais características das espécies as tornam mais ou menos suscetíveis à extinção com a redução de habitat. Por fim, concluo a tese com uma discussão geral em que retomo os principais resultados de cada capítulo e direções futuras dentro de cada um deles. Além disso, discorro brevemente sobre como o processo de desenvolvimento e análise de um modelo teórico para a tese contribuiu para a minha formação acadêmica.

Referências Bibliográficas

- [1] Cooper GJ (2003) The science of the struggle for existence: on the foundations of ecology. Cambridge University press. URL http://books.google.nl/books?hl=en&lr=&id=qzf-WpEdmXIC&oi=fnd&pg=PP1&dq=sustainability+and+the+struggle+for+existence&ots=SSJH9_oj80&sig=hbCtGj90mAkRxhQBsMXTLYi6Gco.
- [2] Peck SL (2008) The hermeneutics of ecological simulation. *Biology and Philosophy* 23: 383–402.
- [3] Fawcett TW, Higginson aD (2012) Heavy use of equations impedes communication among biologists. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 11735–11739.
- [4] Kokko H (2007) *Modelling for Field Biologists and Other Interesting People*. Cambridge University press.
- [5] Caswell H (1988) Theory and models in ecology: A different perspective. *Ecological Modelling* 43: 33–44.
- [6] Mouquet N, Lagadeuc Y, Devictor V, Doyen L, Duputié A, et al. (2015) Predictive Ecology In A Changing World. *Journal of Applied Ecology* : n/a–n/a.
- [7] Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
- [8] May RM (1973) Stability and complexity in model ecosystems., volume 6. Princeton University Press, 1–235 pp. doi:10.1109/TSMC.1978.4309856.
- [9] Pimm SL (1984). The complexity and stability of ecosystems. doi:10.1038/315635c0.
- [10] Hilborn R, Mangel M (1997) *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton University Press.
- [11] Scheiner S, Willig MR (2011) *The theory of ecology*. University of Chicago Press.
- [12] Nowak M, May R (2000) *Virus dynamics/Mathematical principles and virology*. Oxford University press.

- [13] Malthus T (1798) An essay on the principle of population, as it affects the future improvement of society. *Contemporary Sociology* 2: 340.
- [14] Turchin P (2003) Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis, volume 35. Princeton University Press.
- [15] Skellam JG (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196–218.
- [16] Pielou EC (1969) An introduction to mathematical ecology. Wiley.
- [17] Gause G (1934) The struggle for existence. Baltimore: The Williams & Wilkins company.
- [18] Hutchinson GE (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol* 22: 145–159.
- [19] Chase JM, Leibold MA (2003) Ecological Niches - Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
- [20] MacArthur R, Levins R (1964) Competition, Habitat Selection, and Character Displacement in a Patchy Environment. *The American naturalist* 101: 377–385.
- [21] MacArthur R (1957) On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 43: 293–295.
- [22] Tokeshi M (1990) Niche apportionment or random assortment: species abundance patterns revisited. *Journal of Animal Ecology* 59.
- [23] MacArthur R (1970) Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology* 1: 1–11.
- [24] Ricklefs RE (2008) Disintegration of the ecological community. *The American naturalist* 172: 741–750.
- [25] Hanski I (1998) Metapopulation dynamics: Does it help to have more of the same? *Nature* 396: 41–49.
- [26] Holyoak M, Leibold MA, Holt R (2005) Metacommunities. *Spatial Dynamics and ecological communities*. The university of Chicago press.
- [27] Turner MG (1989) Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171–197.
- [28] Brown J (1995) Macroecology. The university of Chicago Press.
- [29] Caswell H (1976) Community structure: A neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46: 327–354.
- [30] Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.

- [31] McGill BJ, Etienne RS, Gray JS, Alonso D, Anderson MJ, et al. (2007) Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters* 10: 995–1015.
- [32] MacArthur R, Wilson E (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- [33] Alonso D, McKane AJ (2004) Sampling hubbell’s neutral theory of biodiversity. *Ecology Letters* 7.
- [34] Etienne R, Alonso D (2006) Neutral community theory: how stochasticity and dispersal-limitation can explain species coexistence. *J Stat Phys* 128.
- [35] Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854–61.
- [36] Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- [37] May RM (2004) Uses and abuses of mathematics in biology. *Science* (New York, NY) 303: 790–793.
- [38] Chitnis N, Smith Ta (2012) Mathematical illiteracy impedes progress in biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 3055.
- [39] May R (1976) Simple models with complicated dynamics. *Nature* 261: 459–467.
- [40] Winsberg E (2003) Simulated Experiments: Methodology for a Virtual World. *Philosophy of Science* 70: 105–125.
- [41] Di Ventura B, Lemerle C, Michalodimitrakis K, Serrano L (2006) From in vivo to in silico biology and back. *Nature* 443: 527–533.
- [42] Berec L (2002) Techniques of spatially explicit individual-based models: Construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling* 150: 55–81.
- [43] Roughgarden J (2012) Individual based models in ecology: An evaluation, or how not to ruin a good thing. In: *Philosophy of Science Association Biennial Meeting, San Diego, 2012*. p. 11. URL <http://philsci-archive.pitt.edu/9434/>.
- [44] Grimm V, Railsback SF (2005) *Individual-based modeling in ecology*. Princeton University press.
- [45] Pm Grist E, Des Clers S (1999) Seasonal and genotypic influences on life cycle synchronisation: Further insights from annual squid. *Ecological Modelling* 115: 149–163.

- [46] Grimm V (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: What have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129–148.
- [47] Huston M, DeAngelis D, Post W (1988) New Computer Models Unify Ecological Theory. *BioScience* 38: 682–691.
- [48] Uchmański J, Grimm V (1996) Individual-based modelling in ecology: what makes the difference? *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* 11: 437–441.
- [49] Bolker B, Deutschman D, Hartvigsen G, Smith D (1997) Individual-based modelling: what is the difference? *Trends in ecology & ...* 12: 111.
- [50] Vincenot CE, Giannino F, Rietkerk M, Moriya K, Mazzoleni S (2010) Theoretical considerations on the combined use of System Dynamics and individual-based modeling in ecology. *Ecological Modelling* 222: 210–218.

Capítulo 2

Modelos de de populações
interagentes sob dispersão: o que
a comparação entre modelos
determinísticos e estocásticos nos
ensina?

Resumo

Neste capítulo apresentamos um modelo baseado em indivíduos (IBM) para descrever comunidades com estocasticidade demográfica, interação inter-específica do tipo Lotka-Volterra e dispersão por movimentação do tipo caminhada aleatória. Com essa composição de modelo descrevemos três dos quatro processos presentes em hipóteses e teorias em ecologia, a saber: deriva, seleção e dispersão. Como forma de analisar o comportamento geral do modelo em relação à coexistência entre espécies, simulamos o modelo com competição explorando um espaço de parâmetros abrangente sem referenciar nenhum grupo ou sistema de estudo específico, dando foco na variação dos parâmetros relativos à competição e taxas de nascimentos e mortes. Após as simulações, analisamos a variação da proporção de espécies que persistiram ao final da simulação nas comunidades em função da capacidade dos parâmetros variados e comparamos os efeitos com os efeitos para o modelo de Lotka-Volterra determinístico. Para o espaço de parâmetros explorado encontramos que a proporção de espécies persistentes nas comunidades simuladas dependeu positivamente da capacidade de suporte média das espécies e negativamente da taxa de mortalidade e força de competição. Já para o modelo determinístico apenas a força de interação afetou a persistência das espécies. E quando comparamos quais parâmetros eram mais importantes para que os resultados das simulações estocásticas se diferenciassem dos previstos pelo modelo determinístico, além dos parâmetros de capacidade de suporte e taxa de morte, que estão relacionados ao efeito de deriva, a força de competição também afetaram os resultados.

2.1 Processos em Ecologia de Comunidades

Os processos ecológicos envolvidos na estruturação de comunidades propostos em teoria em ecologia podem ser agrupados em quatro grandes grupos: deriva, dispersão, seleção e especiação [1]. Como processo mais básico atuando em sistemas biológicos, a deriva está relacionada com o componente estocástico associados aos eventos de nascimentos e mortes. Mudanças nos tamanhos em populações finitas são controladas por um processo estocástico Markoviano em que as transições possíveis são nascimentos e mortes, de acordo com as probabilidades correspondentes. Na ausência de migração, a extinção passa a ser condição absorviva com probabilidade maior que zero. Por esse motivo, a deriva é um processo que leva à redução de riqueza na escala da comunidade. Apesar da deriva ser um processo associado a uma característica inerente a sistemas biológicos (i.e. estocasticidade demográfica) e há muito tempo investigada em estudos teóricos em ecologia, na última década ela ganhou maior destaque com o ressurgimento de teorias neutras alavancado pela proposta da teoria de [2]. Nesses modelos neutros, como solução para a perda de espécies por deriva em geral é adicionada uma taxa de entrada de novas espécies [3, 2, e.g.], que no caso do modelo original [2] é interpretada como uma taxa de imigração (i.e dispersão) na escala da comunidade e especiação na escala do que ele define como metacomunidade. A metacomunidade no modelo de Hubbell não é o conjunto de comunidades, como definida usualmente [4, e.g.] mas sim um repositório finito de indivíduos, grande o suficiente para que a perda de espécies ocorra a uma taxa menor que a de surgimento de novas espécies por especiação. Inicialmente a especiação foi incluída no modelo neutro de Hubbell como adições instantâneas de novas espécies e não como resultantes de mecanismos explícitos no modelo. Mais recentemente o processo de especiação foi modificado no modelo de modo que o acréscimo de novas espécies ocorra de maneira gradual e não instantânea [5]. Porém, a abordagem continua sendo fenomenológica. Por conta disso, a especiação que fora tradicionalmente ignorada em estudos ecológicos tem sido foco de trabalhos teóricos recentes que avaliam como diferentes mecanismos de especiação, baseados em modelos de genética de populações em comunidades com dinâmicas neutras, podem alterar as previsões geradas pela teoria neutra de Hubbell [6, 7, e.g.].

O processo mais tradicionalmente investigado em ecologia de comunidades como principal estruturador das comunidades é o processo de seleção. A nomenclatura adotada aqui segue a proposta de Vellend [1] que define seleção como “diferenças determinísticas de performance – *fitness* – entre indivíduos de diferentes espécies”. Em seleção, portanto estariam incluídos todos os processos relacionados com o que se costumou-se denominar de “teoria da nicho” ou “processos de diferenciação de nicho”. Dentre esses processos, aquele que foi por mais tempo considerado o estruturador das comunidades foi a competição. Provavelmente o modelo teórico mais estudado em ecologia de comunidades é o modelo de competição de Lotka-Volterra, ao mesmo tempo em que o experimento mais citado em ecologia de populações é o experimento de Gause [8] que demonstra empiricamente uma das previsões mais intrigantes do modelo de Lotka-Volterra, a exclusão competitiva. Essa previsão com validação empírica ficou mais conhecida na ecologia como o Princípio da exclusão

competitiva[9] ou lei de Gause. Por conta do princípio da exclusão competitiva e também da deriva, muitos pesquisadores passaram a investigar quais seriam os processos mantenedores da diversidade em comunidades, e atualmente tem se investigado o papel da dispersão. Dentre os modelos que consideram dispersão, os mais simples são os modelos com espaço implícito como os modelos de metacomunidades. Metacomunidade, diferentemente daquela considerada na teoria neutra de Hubbell, é classicamente definida como o conjunto de comunidades cujas dinâmicas locais são separadas no espaço porém acopladas por dispersão[10]. Com dinâmicas não sincronizadas, as comunidades locais atuam como fonte de espécies para outras comunidades locais. Assim, espécies que são extintas localmente (por seleção ou deriva) podem ser repostas por imigrantes de outras comunidades. Ao incluir a dispersão, percebe-se, então, que há uma transição de perspectiva espacial, em que processos regionais passam a atuar sobre a dinâmica local [11]. O balanço entre processos em diferentes escalas acaba por definir a manutenção ou a redução da diversidade local [12].

Em sistemas com seleção, em particular competição, para que a dispersão seja um processo de manutenção da diversidade é preciso, em geral, que exista uma demanda conflitante *–trade-off–* entre as características das espécies (e.g. competição-dispersão, [13]) ou então heterogeneidade entre manchas, nas quais as hierarquias competitivas se alternam e a dispersão seja intermediária, nunca acima de um certo limiar [14, 15]. Do contrário, a dispersão deixa de ser um processo que repõe espécies extintas para ser aquele que insere espécies que podem excluir as demais (e.g. espécies exóticas invasoras). O efeito da dispersão como mantenedora da diversidade, portanto, está tanto em modelos com seleção (e.g. *species-sorting view*, [10]) quanto em modelos neutros [2, e.g.] em que a diversidade é determinada entre outros processos pela dispersão que pode ter diferentes níveis de limitação.

Considerando os quatro processos então, é possível conceber modelos teóricos que os combinem de forma que descrevam teorias e hipóteses de diferentes vertentes teóricas dentro de ecologia de comunidades[1]. Atualmente existe um consenso de que a estruturação das comunidades se dá por um balanço da importância de cada processo. Assim, construir um modelo teórico que leve em conta os quatro processos ecológicos de maneira dinâmica (i.e. que possam ser combinados de diferentes maneiras) pode ser promissor para a construção de teorias que expliquem em que contexto cada processo é mais importante para a estruturação das comunidades.

2.2 Motivação e embasamento teórico do trabalho

O presente capítulo teve como motivação inicial o desenvolvimento de um modelo teórico de dinâmica de comunidades que apresentasse três dos quatro processos ecológicos descritos acima: deriva, dispersão e seleção. A proposta é então descrever os três processos simultaneamente e também dispersão e seleção isolados ¹. Para incluir inicialmente a deriva optamos por um modelo estocástico com demo-

¹por definir os eventos de nascimentos e mortes a deriva está presente em qualquer combinação de processos que o modelo pudesse descrever

grafia explícita, cujas variações nas abundâncias das espécies seriam determinadas por eventos de nascimentos e mortes discretos, ou seja nascimentos e mortes de indivíduos. As probabilidades de nascimento e morte dos indivíduos, são em última instância, portanto, o que definem os tamanhos das populações e suas propensões a persistir ou se extinguir no nível da comunidade. Assim, os tamanhos populacionais e o número de espécies na comunidades seriam propriedades emergentes dos processos de nascimentos e mortes que ocorrem no nível do indivíduo.

Analizando a ocorrência de nascimentos e mortes, em forma de taxas médias então, podemos dizer que elas em geral são definidas por fatores internos e externos aos indivíduos, esses últimos podendo ser bióticos ou abióticos. No caso dos fatores internos e externos abióticos, eles estariam relacionados à fisiologia dos organismos no ambiente em que ele se encontra. Esse componente define a quantidade máxima de descendentes que cada indivíduo é capaz de ter em um certo período de tempo e a expectativa média de vida. No caso de humanos, por exemplo, supondo que em geral as mulheres são capazes de gerar apenas um filho a cada nove meses, podemos calcular que a taxa média de reprodução anual máxima das mulheres é de aproximadamente 1.3 filhos por ano dentro do seu período reprodutivo. Já a expectativa de vida é definida pelo tempo máximo que os indivíduos conseguem viver em média; uma vez que a expectativa de vida é o tempo até o indivíduo morrer, o inverso da longevidade é a taxa de mortalidade. As duas taxas então definem o potencial reprodutivo intrínseco. Em um modelo de crescimento exponencial a variação no tamanho populacional só depende desta taxa, mas como dito antes, a taxa reprodutiva e/ou taxa de morte (que juntos definirão a variação do tamanho populacional) intrínseca depende também de fatores externos bióticos.

No modelo que usaremos nesta tese os fatores bióticos externos são incluídos na forma de interações intra e inter-específicas do tipo Lotka-Volterra, em que o efeito de um indivíduo sobre o outro afeta linearmente as taxas de nascimento e/ou de morte efetiva. No modelo essa interação pode ser global ou local. Quando a interação é global, o modelo se comporta como um modelo de campo médio – no caso um modelo estocástico de Lotka-Volterra generalizado (i.e. múltiplas espécies)– cujas taxas intrínsecas não levam em conta variações individuais como a localização no espaço. Simulando o modelo várias vezes, portanto, sempre com os mesmos valores de parâmetros, a média das abundâncias das espécies ao final será a mesma ou muito próxima da prevista pelo modelo determinístico com os mesmos valores de parâmetros; a previsão do modelo determinístico é portanto a média teórica do modelo estocástico. Já quando a interação é local, variações individuais –localizações dos indivíduos– passam a afetar as taxas demográficas, uma vez que a vizinhança de cada indivíduo é que determina sua taxa de nascimento e/ou taxa de mortalidade. Neste caso, apenas os indivíduos vizinhos, localizados a uma certa distância, afetam o indivíduo focal. Além das possibilidades de interações locais e globais, o nosso modelo pode também descrever comunidades em que há dispersão ou não dos indivíduos. A parte de dispersão do modelo foi baseado no modelo matemático de reação-difusão de Skellam, que descreve dinâmicas populacionais com espaço explícito e heterogêneo. O modelo de Skellam é uma extensão de modelos de reação-difusão desenvolvidos na Física para descrever o comportamento macroscópico de partículas que se movimentam no espaço. Nesta categoria de modelos assume-se

que a movimentação dos indivíduos é do tipo caminhada aleatória, que em uma escala de tempo grande pode ser aproximada por um modelo de difusão. Além da difusão, outros processos podem influenciar na organização espacial das substâncias ou aqui no caso, indivíduos de diferentes espécies.

No caso do estudo feito por Skellam, ele considerou os dois tipos de relações mais popularmente usadas para descrever o crescimento de populações: exponencial e logístico. Skellam e outros autores que propuseram extensões do modelo derivaram várias predições analíticas relacionadas tanto aos padrões de movimentação (e.g. velocidade, Fisher-Kolmogorov) quanto populacionais (e.g. extinção em manchas, [16]). Porém soluções analíticas (ou numéricas) para cenários mais realistas (e.g. interação local e estocasticidade demográfica) e com múltiplas espécies passam a ser mais difíceis de se tratar matematicamente. Optamos por basear a simulação de todos os processos baseados em modelos teóricos bem estudados de forma que pudessemos ter um modelo que contemplasse as formulações teóricas tradicionais e portanto bem estudadas em ecologia. Muitos dos modelos matemáticos clássicos embora mais raramente testados empiricamente, orientaram muitas das perguntas empíricas em ecologia [17] dando origem à algumas vertentes teóricas dentro da disciplina. Além disso, por terem sido desenvolvidos com linguagem matemática há soluções analíticas que podem ser confrontadas com os resultados das simulações. Isso não só nos permite analisar os efeitos de estocasticidade demográfica e espaço explícito com interações locais em comparação com as soluções analíticas de campo médio mas também elaborar um protocolo de testes para avaliar o próprio código computacional e identificar possíveis erros de programação. Porém é preciso lembrar que mesmo que busquem manter as relações matemáticas descritas por modelos teóricos analíticos, modelos computacionais são antes de tudo modelos baseados em algoritmo, cuja descrição está muito mais próxima de um modelo verbal. Para fazer a equivalência entre modelos, utilizamos o algoritmo de Gillespie [18] explicado na próxima seção. Utilizando esse algoritmo é possível simular em tempo contínuo versões estocásticas de modelos determinísticos, sem a necessidade de termos a descrição matemática completa dele. Dessa forma é possível comparar os resultados simulados da dinâmica estocástica com as previsões do modelo determinístico, se elas apresentarem soluções analíticas ou numéricas, para avaliar, por exemplo, qual é o efeito da estocasticidade sobre as variáveis resposta de interesse. Com o tempo contínuo também evitamos problemas comuns a implementações de modelos computacionais de simulação estocástica em tempo discreto, em especial de IBMs [19]. Um dos algoritmos computacionais possíveis para simular uma dinâmica de crescimento populacional do tipo logístico em tempo discreto, por exemplo, é sortear a morte, que tem um probabilidade de ocorrer ou não, e caso não ocorra e o indivíduo sobreviva, sorteia-se o nascimento. Ao fazer isso, as probabilidades passam a ser condicionais e ao comparar o resultado do crescimento das populações com o previsto pelo modelo, as populações ficam um pouco abaixo da capacidade de suporte [20].

2.3 Algoritmo de Gillespie

O algoritmo de Gillespie [18] foi inicialmente desenvolvido para simular versões estocásticas de sistemas de equações diferenciais ordinárias que descreviam reações químicas com baixa concentração de reagentes. Sistemas estocásticos são tradicionalmente descritos na forma matemática de “master equations”, que descrevem a variação das probabilidades de todos os possíveis estados do sistema no tempo. A partir dessas equações de probabilidades é possível derivar soluções analíticas ou numéricas sem a necessidade de simular o modelo inúmeras vezes. Apesar da evidente vantagem desse tipo de abordagem, as master-equations se tornam rapidamente intratáveis quanto maior é o número de parâmetros e entidades reagentes. O algoritmo de Gillespie foi então proposto como uma alternativa às *master equations* sem as dificuldades oferecidas pela abordagem matemática tradicional. As simulações utilizando o algoritmo de Gillespie geram resultados equivalentes aos da solução analíticas ou numéricas de *master equations*, sendo uma simulação exata de dinâmica estocástica em tempo contínuo[18]. Em ambas as abordagens, a média prevista por uma master equation ou a média do resultados de inumeras simulações utilizando o algoritmo de Gillespie devem convergir a uma média teórica que é a previsão do modelo determinístico correspondente (para saber mais detalhes sobre convergência de simulações e sobre o algoritmo de Gillespie, ver [20]). Embora inicialmente proposto para descrever a dinâmica estocástica de reações químicas, o algoritmo de Gillespie pode ser generalizado para qualquer processo Markoviano em tempo contínuo. Aplicando o algoritmo para descrever uma dinâmica estocástica de nascimentos e mortes de indivíduos em uma população, por exemplo, as transições do sistema portanto são o acréscimo de um indivíduo ou a remoção de um indivíduo. Apenas uma das transições é possível uma vez que em tempo contínuo, o intervalo entre eventos é o tempo mínimo para que apenas um evento ocorra por vez.

No algoritmo de Gillespie a cada iteração sorteia-se não só o evento a acontecer, mas também o tempo desde a ocorrência do último evento. O intervalo de tempo sorteado é o menor para que ocorra uma mudança de estado do sistema, ou seja, que algo ocorra. Considerando que um tipo de evento ocorre a uma certa taxa é possível representar os intervalos de tempo por uma distribuição exponencial, que descreve o tempo de ocorrência de um evento dada a taxa em que ele ocorre. Já os eventos são sorteados pelo programa transformando as taxas associadas a cada evento em probabilidades: taxa do evento/ total das taxas. Por exemplo, se os únicos eventos possíveis forem nascimentos e mortes e a taxa de nascimentos é o dobro da de mortes, sorteia-se se o que ocorrerá em seguida é uma morte com probabilidade $1/3$ contra $2/3$ de que seja um nascimento. E o tempo que levou para isso acontecer é sorteado de uma exponencial com uma taxa que é a soma das taxas de ocorrências dos eventos possíveis. O algoritmo de Gillespie então especifica quando e qual evento será o próximo a ocorrer.

2.4 Modelo de simulação TwoLife

O projeto de simulação TWoLife é um modelo baseado em agentes em que os indivíduos podem realizar as seguintes ações: ter um filhote, morrer e movimentar-

se (para mais detalhes do código e implementação, é possível consultar o programa na versão para populações no repositório do GitHub [21]). A ocorrência média *per capita* de cada evento é dada pelas seguintes taxas: (1) taxa de natalidade, λ ; taxa de mortalidade, μ ; e taxa de movimentação ω . Enquanto a taxa de movimentação é constante por indivíduo, as taxas de natalidade e de mortalidade variam de acordo com a densidade populacional pelas seguintes funções:

$$\lambda = \begin{cases} \lambda_{0i} - \sum \alpha_{ij} \frac{N_j}{A}, & \text{se } \lambda_{0i} > \sum \alpha_{ij} \frac{N_j}{A}, \\ 0, & \text{se } \lambda_{0i} \leq \sum \alpha_{ij} \frac{N_j}{A}. \end{cases} \quad (2.1)$$

$$\mu = \mu_{0i} + \sum \beta_{ij} \frac{N_j}{A}$$

,em que λ_{0i} e μ_{0i} são as taxas de natalidade máxima e mortalidade mínima da espécie i , respectivamente, α_{ij} e β_{ij} os efeito *per capita* da espécie j sobre as taxas de natalidade e mortalidade da espécie i , N_j é o número de indivíduos da espécie j e A é o tamanho da área que contém os indivíduos interagentes. Quando todos os α 's e β 's são iguais a zero, as dinâmicas das populações são independentes e seguem uma função exponencial. Quando os α 's e/ou β 's são maiores que zero, o crescimento das populações passam a ser descrito por uma relação do tipo Lotka-Volterra. Vale lembrar também que se os α_{ij} 's e β_{ij} 's inter-específicos ($j \neq i$) forem iguais a zero e os intra-específicos ($j = i$) forem maiores que zero, o crescimento das populações segue uma logística cujo parâmetro interpretado como capacidade de suporte (K) é igual a $K_i = \frac{\lambda_{0i} - \mu_{0i}}{\alpha_i + \beta_i}$. A densidade que afeta as taxas de natalidade e mortalidade do indivíduo de acordo com os coeficientes de competição pode ser contabilizada globalmente ou localmente. Na densidade global, soma-se os α_{ij} e β_{ij} de todos os indivíduos contidos no sistema e divide-se pela área total do espaço de simulação. Já quando a densidade é local, cada indivíduo tem um raio (r) que define uma área circular com ele no centro. A contabilização da densidade neste caso é dada pelo total de α e β dos indivíduos contidos na área circular dividida pelo tamanho dessa mesma área. Ambos os tipos de densidade são chamados neste trabalho de densidade de vizinhos.

Os parâmetros do modelo de simulação para sistemas com áreas quadradas e paisagem contínua são:

1. **tamanho:** comprimento do lado da área quadrada onde os indivíduos do sistema estão localizados;
2. **S:** Número de espécies na comunidade;
3. **N:** vetor contendo os tamanhos iniciais das populações;
4. **Initial_Pos:** Distribuição espacial inicial dos indivíduos. Pode ser (1) aleatória, em que as coordenadas iniciais de cada indivíduo é sorteado de uniformes com limites dentro da área do sistema e (2) na origem, com todos os indivíduos localizados inicialmente no meio do da área do sistema;
5. **move:** vetor de tamanho S contendo as taxas de movimentação per-capita de cada espécie. espécie;

6. **passo:** vetor contendo os tamanhos de um passo de movimentação per-capita de cada espécie na mesma unidade de medida do parâmetro *tamanho*;
7. **ang_visada:** ângulo de visada da movimentação, em graus. A cada evento de movimentação o indivíduo se move em caminhada aleatória dentro dos limites do valor ângulo de visada. Se o ângulo de visada é 90, por exemplo, um valor entre -45 e 45 é sorteado e o indivíduo dará um passo na direção do ângulo sorteado. A caminhada portanto será correlacionada, o indivíduo sempre andará para cima. Já um ângulo de visada de 360 portanto corresponde a um comportamento de movimentação de caminhada aleatória;
8. **raio:** vetor de tamanho S contendo o valor dos raios per-capita de vizinhança de cada espécie. Esse raio deve estar na mesma unidade de medida que o parâmetro *tamanho*;
9. **taxa_basal:** vetor de tamanho S contendo as taxas de natalidade máxima per-capita das espécies (λ_0 's na equação 2.1);
10. **morte:** vetor de tamanho S contendo as taxas de mortalidade mínima per-capita das espécies (μ_0 's na equação 2.1);
11. **incl_birth:** vetor de tamanho S contendo os coeficientes de interação intra-específicos das espécies (α_{ii} 's na equação 2.1) na equação das taxas de nascimento;
12. **incl_death:** vetor de tamanho S contendo os coeficientes de interação intra-específicos das espécies (β_{ii} 's na equação 2.1) na equação das taxas de mortalidade;
13. **inter_vector:** matriz de dimensão SXS contendo os efeitos per-capita entre espécies, como o efeito intra-específico é contabilizado pelos parâmetros *incl_birth* e *incl_death*, a diagonal da matriz é igual a um.
14. **dens_type:** tipo de cálculo da densidade a ser computada na equação 2.1, pode ser local ou global.

Para o presente capítulo exploramos o efeito da variação apenas das taxas de nascimento máxima, morte mínima, movimentação das espécies e os coeficientes de interação. As interações foram restritas a apenas do tipo competição (i.e. coeficientes negativos) e afetavam apenas a taxa de natalidade ($\alpha_{ij} < 0$), sendo a mortalidade constante ($\beta_{ij} = 0$). No caso de apenas uma espécie, o modelo segue uma função logística estocástica. Os valores dos parâmetros para cada simulação foram sorteados de distribuições estatísticas definidas de acordo com a tabela 2.1. Já o espaço de parâmetros dessas distribuições estatística foram amostrados pelo método do Hipercubo Latino (mais detalhes na próxima seção). Assim, em cada comunidade simulada, os valores de parâmetros das espécies eram sorteados de distribuições estatísticas, cujos parâmetros variavam entre comunidades. Para as taxas de natalidade intrínsecas das espécies, por exemplo, cuja distribuição no nível da comunidade era lognormal, seguia-se o seguintes passos: (1) sorteio dos valores de

parâmetros log-média e log-desvio da Lognormal pelo método do Hipercubo Latino; (2) sorteio de S valores da Lognormal definida pelo hipercubo, sendo S igual ao número de espécies na comunidade. No modelo todos os indivíduos da mesma espécie têm os mesmos valores de parâmetros, à exceção das coordenadas de localização. Para as simulações realizadas neste capítulo as áreas onde se localizam os indivíduos são quadrados de lado igual a 10000 unidades de medida. A condição de contorno utilizada no presente capítulo foi absorviva, a localização inicial dos indivíduos foi aleatória, o número inicial de indivíduos de cada espécie foi o valor da capacidade de suporte da espécie e a tipo de cálculo de densidade da vizinhança foi local.

Uma vez inicializado o sistema em tempo zero, a dinâmica da comunidade evolui no tempo a cada iteração de acordo com os seguintes passos:

- As densidades de vizinhos são calculadas para cada indivíduo contido no sistema;
- As taxas de natalidade e mortalidade de cada indivíduo são recalculadas de acordo com as equações 2.1;
- Cada indivíduo tem um valor sorteado de uma distribuição exponencial, que representa o tempo que esse indivíduo levaria para realizar a próxima ação, com taxa igual a soma das taxas do indivíduo: taxas de natalidade, mortalidade e movimentação;
- O indivíduo cujo valor sorteado da exponencial foi o menor entre todos os valores sorteados é selecionado para realizar uma única ação das três possíveis: ter um filho, morrer ou movimentar-se;
- A ação que o indivíduo escolhido realiza é sorteada, com probabilidades proporcionais às suas taxas de natalidade, mortalidade e movimentação;
- Se a ação sorteada é um nascimento, uma cópia do indivíduo escolhido (incluindo a localização) é adicionado ao sistema;
- Se a ação sorteada é morte, o indivíduo escolhido é removido do sistema;
- Se a ação sorteada é movimentação, o indivíduo dá um passo de comprimento σ em uma direção angular sorteada de uma distribuição uniforme entre 0 e 360 graus de círculo centrado no indivíduo.
- Por fim, o valor de tempo de ocorrência do indivíduo escolhido é somado ao tempo total decorrido até a presente iteração.

2.5 Amostragem do Hipercubo Latino

Assim como muitos modelos baseados em indivíduos, o modelo desenvolvido neste capítulo apresenta um número elevado de parâmetros e por ser estocástico teria que ser modelado matematicamente com *master equations*. Embora, *master equations* sejam consideradas em geral fáceis de serem descritas, se tornam rapidamente

insolúveis, analiticamente ou numericamente, com o acréscimo de variáveis independentes (i.e parâmetros). A impossibilidade de chegar a soluções analíticas, porém, não impede que o modelo seja analisado sistematicamente de forma a detectar correlações entre os parâmetros de entrada (i.e. *input*) e os resultados de saída (i.e. *output*) do modelo. É possível com isso analisar (1) a importância relativa de cada parâmetro do modelo para os resultados e forma com que cada parâmetro afeta as simulações e (2) a probabilidade de um certo resultado dado o universo de valores de parâmetros que foi amostrado. Tais abordagens de análises compõem ferramentas de análises quantitativas referentes a análises de sensibilidade e incerteza, respectivamente [22]. Em casos de modelos que não possam ser expressos por funções analíticas é preciso simular o modelo variando os valores de cada parâmetro e comparar os resultados do modelo com valores de parâmetros diferentes. A solução mais óbvia para variar os valores dos parâmetros seria simular o modelo com todas as possíveis combinações de parâmetros. No caso de parâmetros discretos, essa solução consiste em fixar um valor de um dos parâmetros e variar todos os outros repetindo esse mesmo procedimento para todos os valores que o parâmetro em questão e depois fazer o mesmo para os demais parâmetros do modelo, ou pelo menos aqueles que se supõe a priori influenciarem mais importantemente o modelo. Não é difícil perceber que esse tipo de abordagem se torna impraticável para modelos com um número elevado de parâmetros em que se tem interesse no efeito de todos eles. Uma solução para esse problema é amostrar o espaço de parâmetros do modelo e simulá-lo com essas amostras. A técnica de amostragem por hipercubo latino é um método de amostragem sem reposição em que as amostras retiradas nunca apresentam um mesmo valor para um determinado parâmetro de modo que o espaço de parâmetros seja mais amplamente representado. O poder de inferência sobre o efeito de cada parâmetro será maior quanto maior for o número de amostras (para mais detalhes sobre a técnica de amostragem por hipercubo latino e exploração de espaços de parâmetros, ver [22]). Dado um número razoável de amostras é possível então avaliar o efeito de cada parâmetro utilizando ferramentas estatísticas padrão. Como neste capítulo estamos interessados no comportamento das comunidades simuladas, no hipercubo sorteamos os valores de parâmetros das distribuições dos parâmetros populacionais (tabela 2.1). Posteriormente, calculamos a esperança (média teórica) de cada distribuição sorteada no hipercubo e analisamos o efeito dessas médias sobre os resultados das simulações. As amostragens por hipercubo dos parâmetros das distribuições dos parâmetros do modelo de simulação e as análises de incerteza e dos resultados foram realizadas em linguagem R [23] com o pacote “pse” [24].

Tabela 2.1: Parâmetros das simulações estocásticas de nascimentos, mortes e movimentação, usadas neste capítulo com o modelo TWoLife. Da primeira à terceira coluna estão os nomes dos parâmetros, símbolos correspondentes e distribuição estatística (PDF) dos valores de cada parâmetro no nível da comunidade. Na quarta coluna estão os parâmetros a serem sorteados no hipercubo que definem a forma da distribuição dos parâmetros do modelo de simulação

Parâmetro	Símbolo	PDF dos parâmetros nas comunidades	Parâmetros amostrados pelo hipercubo e PDF correspondentes
Taxa de nascimento máxima	λ_{0i}	Lognormal	log-média=uniforme[0.01,1] e log-desvio=uniforme[0.1,0.5]
Taxa de morte/ Taxa de nascimento	$\gamma = \frac{\mu_{0i}}{\lambda_{0i}}$	Equivalente entre espécies	uniforme[0.5,1]
Taxa de movimentação	ω	Binomial Negativa	média=uniforme[5,50], size=uniforme[1,5]
Capacidade de suporte	K	Binomial Negativa	média=uniforme[10,100], size=uniforme[1,5]
Raio de percepção	r	Equivalente entre espécies	uniforme[100,1000]
Coefficiente de Difusão	D	Lognormal	log-média=uniforme[5,7.5], log-desvio=uniforme[0.5,0.9]

2.6 Respostas do modelo

Embora seja baseado em indivíduos, o modelo foi desenvolvido para avaliar propriedades em escala mais ampla: populações e comunidades. O modelo foi desenvolvido e testado em equipe – a saber, André Chalom, Camila Mandai, Marcelo Awade e Paulo Prado, todos membros do Laboratório de Ecologia Teórica (LET)– e foi realizado em duas etapas. Primeiro foi desenvolvido o modelo populacional com apenas uma espécie. O modelo foi implementado em linguagem C++ e convertido em uma biblioteca dinâmica para uso em ambiente R. Após a implementação, inicialmente avaliou-se as congruências e discrepâncias dos resultados do modelo com previsões analíticas do modelo de reação-difusão com crescimento exponencial e logístico: velocidade da frente da onda, velocidade de crescimento e tamanho populacional no equilíbrio. Toda essa avaliação, bem como a apresentação dos resultados e discussão foi executado por Marcelo Awade e compõem parte do projeto de doutorado dele, que é um dos membros da equipe de desenvolvimento do modelo cujo projeto de doutorado se desenvolve no mesmo laboratório em que se realiza a presente tese. Após essa primeira etapa, cujos testes continuam em andamento, o modelo foi estendido para comunidades, para incluir indivíduos de espécies diferentes. No presente capítulo, estamos interessados em avaliar o comportamento geral do modelo em relação aos parâmetros no nível da comunidade. Considerando que riqueza seja a

medida de diversidade mais direta e amplamente utilizada em estudos empíricos e teóricos como resposta a diferentes efeitos de interesse, aqui decidimos analisar também a riqueza. Como variamos o tamanho da comunidade em termos de número inicial de espécies (riqueza total), o resultado do modelo que analisamos aqui é a proporção da riqueza final em relação à riqueza total. Chamamos essa variável aqui de proporção de espécies persistentes.

2.7 Análises de incerteza e sensibilidade

Existe uma infinidade de possibilidades de se analisar e explorar o modelo TWoLife de múltiplas espécies em relação à proporção de espécies persistentes. Aqui partimos de um modelo com apenas o processo de seleção, portanto determinístico (i.e. Lotka-Volterra), formulado no nível da população e o transpomos para um modelo baseado em indivíduos (*sensu* [25]) que se dispersam no espaço e interagem localmente. A primeira mudança evidente que ocorre com a transposição para o modelo de IBM é a inclusão do processo de deriva, uma vez que modelo baseado em indivíduos são por definição modelos de simulações estocásticas em termos demográficos. Além disso, ao considerar as interações ocorrendo localmente o modelo deixa de ser um modelo de campo médio ². Assim uma pergunta interessante seria o que pode acontecer quando as localizações dos indivíduos determinam quem são seus competidores? Outra mudança importante dessa transição de modelos é a movimentação dos indivíduos que passa a incluir o processo de dispersão na dinâmica de competição.

Neste capítulo quisemos analisar quantitativamente o comportamento de cada tipo de modelo, determinístico e estocástico, a fim de explorar o efeito de cada uma das mudanças descritas acima. Para tanto realizamos análises de incerteza e sensibilidade para cada tipo de modelo –Lotka-Volterra determinístico e o TWoLife utilizando algumas ferramentas de análise de incertezas e sensibilidade presentes no pacote “pse” [24]. Para a análise de incerteza construímos os gráficos de distribuição dos resultados de cada tipo de modelo utilizando a função de distribuição cumulativa empírica (ecdf). Essa função calcula as proporções acumuladas de cada resultado que pode ser interpretada como a distribuição de probabilidades acumuladas de cada resultado. Para as análises de sensibilidade construímos gráficos da relação entre a proporção de espécies persistentes e a média teórica de cada parâmetro da comunidade sorteado no hipercubo. Gráficos desses tipos ilustram o quanto a resposta do modelo depende da variação de cada parâmetro. Porém, é preciso lembrar que pelo método do hipercubo ao variar o valor de um parâmetro, os demais variam também, aleatoriamente. Para avaliarmos portanto o efeito relativo de cada parâmetro sobre o modelo calculamos os coeficientes parciais de correlação linear entre a esperança de cada parâmetro da comunidade sorteado no hipercubo sobre a proporção de espécies persistentes. Desta maneira, a correlação calculada para cada

²Em modelos de campo médio todos os componentes do sistema estão sujeitos às mesmas condições[26], e o espaço com possíveis variações individuais associadas a ele não são consideradas[19]. Uma das premissas de modelos de campo médio descrevendo interações, por exemplo, é que todos os indivíduos do sistema são percebidos uns pelos outros e portanto todos se afetam ao mesmo tempo.

parâmetro desconta o efeito dos demais parâmetros. Os intervalos de confiança dos coeficientes de correlação foram gerados por bootstrapping com 300 iterações. Uma vez que o modelo determinístico não apresenta dispersão e nem interações locais, os parâmetros relativos a esses efeitos (i.e. raio e parâmetros de movimentação) não foram considerados na análise de sensibilidade deste modelo.

A proporção de espécies persistentes para as simulações do TWoLife foram calculadas considerando que espécies persistentes eram aquelas cujas abundâncias eram maiores ou iguais a um ao final do tempo de simulação, que foi de 50 vezes o tempo de geração máximo da espécie mais longeva. Para as previsões do modelo determinístico, consideramos que as espécies persistiam quando suas abundâncias de equilíbrio em relação à capacidade de suporte eram superiores a $1/K_i$, que equivaleria a um número maior ou igual a um indivíduo no sistema todo.

Além da proporção de espécies persistentes nas simulações determinísticas e estocásticas, avaliamos também a diferença nesta proporções entre os dois tipos de modelos. Isso foi possível porque pareamos os dois tipos de simulação: para cada simulação estocástica com uma certa combinação de valores de parâmetros houve uma simulação determinística correspondente, com os mesmos valores do parâmetros correspondentes. Assim, definimos uma diferença relativa entre estes pares na proporção do número inicial de espécies que persistiram que denominamos ΔS : $\frac{p1-p2}{p1}$, com $p1$ igual à proporção de espécies persistente no modelo estocástico e $p2$ igual à proporção de espécies persistente no modelo determinístico. Como as simulações estocásticas incluem estocasticidade demográfica, competição local e movimentação dos indivíduos, o ΔS permite avaliar o efeito desses fatores sobre incerteza da resposta dos modelos e sua sensibilidade a cada parâmetro. Assim, realizamos as mesmas análises indicadas acima para a resposta ΔS .

2.8 Análise de Incerteza

Em ambos os modelos a maior parte das comunidades tiveram parte das espécies extintas. As proporções de persistência de espécies foram sempre menores nas simulações do modelo estocástico do que o previsto pelo modelo determinístico. Pelo gráfico da ecdf (figura 2.1) é possível observar que a proporção dos resultados se acumula rapidamente em proporções de persistência baixa (entre menos de 10 a 50% de persistência) para as simulações do modelo estocástico. As comunidades estocásticas apresentam uma chance de aproximadamente 80% de perder mais da metade das espécies iniciais. Enquanto que o modelo determinístico essa chance foi de aproximadamente 10%. Considerando que o modelo determinístico prevê perda de espécies exclusivamente por exclusão competitiva, além da competição outro(s) processo(s) (i.e. deriva, dispersão e/ou interações locais) incluídos no TWoLife estão diminuindo a probabilidade de persistência das espécies no espaço de parâmetros explorado.

Figura 2.1: **Proporção de espécies persistentes ao final da simulação do modelo estocástico (linha preta) e previsto pelo modelo determinístico (linha cinza).** Para o modelo estocástico é possível perceber que as probabilidades se acumulam rapidamente em valores baixos de proporção de espécies persistentes quando comparado à mesma curva para o modelo determinístico.

2.9 Análise de sensibilidade

A conectância da matriz e o desvio dos valores de coeficientes de competição podem ser chamados juntos de força de competição, uma vez que o primeiro indica a proporção média de espécies que competem e o segundo, a intensidade do efeito de competição (desvio do zero). Como já deduzido para o modelo determinístico de Lotka-Volterra, esses dois parâmetros de força de competição reduzem a probabilidade de coexistência [27]. Para o espaço de parâmetros explorado aqui não foi diferente e a força de competição esteve correlacionada negativamente com a proporção de espécies persistentes (figuras 2.3 e 2.4). Essa correlação se manteve no modelo estocástico (figuras 2.2 e 2.4). Em ambos os tipos de modelo, determinístico e estocástico, a correlação dos resultados com a força de competição é forte o suficiente para ficar evidente mesmo nos gráficos em que todos os parâmetros estão variando juntos (figuras 2.3 e 2.2). E se reflete nos valores dos coeficientes de correlação parcial, quando o efeito dos demais parâmetros são descontados (figura 2.4).

Figura 2.2: **Proporção de espécies persistentes em função da esperança de cada parâmetro nas comunidades simuladas pelo modelo estocástico TwoLife, λ igual à taxa de natalidade intrínseca, $\gamma = \frac{\mu}{\lambda}$, com μ igual à taxa de morte intrínseca, K igual a capacidade de suporte médio das espécies, r igual ao raio de vizinhança médio dos indivíduos, D igual ao coeficiente de difusão médio das espécies, ω igual a taxa de movimentação média das espécies, e, SDCompetição e Conectância como o desvio-padrão dos coeficientes de competição e a proporção média de coeficientes maior que zero, respectivamente**

No modelo estocástico, além da competição, dois dos parâmetros relacionados com o efeito de deriva tiveram correlação com os resultados das simulações: a capacidade de suporte média das espécies das comunidades e a mortalidade média. As capacidades de suporte nas simulações determinavam não apenas as densidades de suporte das espécies nas comunidades como também serviam como abundâncias de inicialização nas simulações. Assim, nas simulações quanto maiores eram os capacidade de suporte das espécies, menos sujeitas estão as espécies a sofrer extinção por deriva. Esse resultado reforça então a previsão de que a deriva se torna mais relevante em populações pequenas. No caso das taxas médias de mortalidade, representado aqui como uma fração da taxa de natalidade máxima dos indivíduos, houve uma correlação negativa com a proporção de espécies persistentes. Do ponto de vista da contribuição da taxa de mortalidade para o efeito de deriva, quanto mais próximos são os valores da taxa de mortalidade e natalidade –portanto, menor a taxa de crescimento intrínseca– mais suscetível uma população está de se extinguir. A dispersão parece não afetar os resultados do modelo estocástico uma vez que nenhum dos parâmetros relacionados à movimentação apresentaram correlação com a proporção de espécies persistentes quando o efeito das demais variáveis foi descontado. Esse resultado foi contrário ao que era esperado para o efeito da dis-

Figura 2.3: **Proporção de espécies persistentes em função da média teórica de cada parâmetro nas comunidades previsto pelo modelo determinístico de competição de Lotka-Volterra, $\gamma = \frac{\mu}{\lambda}$, com μ igual à taxa de morte intrínseca e λ igual à taxa de natalidade intrínseca, K igual a capacidade de suporte médio das espécies, e, $SDCompetição$ e $Conectância$ como o desvio-padrão dos coeficientes de competição e a proporção média de coeficientes maior que zero, respectivamente. A linha preta é o previsto pelo modelo de regressão linear**

persão que costuma estar associado à mecanismos de manutenção da diversidade na escala regional (e.g. modelos de metacomunidade,[10]) ou então imigração como um mecanismo que aumenta a riqueza na escala local (e.g. teoria de biogeografia de Ilhas, [28]). No caso de modelos que prevêm a dispersão como mantenedor da diversidade regional, assume-se uma demanda conflitante entre as habilidade dispersivas e competitivas das espécies. Aqui, nós não estabelecemos nenhuma correlação entre os parâmetros das espécies, assim, a ausência de um efeito positivo da dispersão pode ter sido em função de que os indivíduos que dispersavam mais não obtivessem vantagens pois não necessariamente estariam “fugindo” de competidores superiores. Cabe lembrar que é possível simular o modelo TWoLife considerando esse aspectos da dispersão ao estabelecermos correlações entre os parâmetros de movimentação e competição. Em relação ao efeito da imigração como resultante do processo de dispersão, no modelo simulado aqui assumimos que a comunidade era fechada a indivíduos de fora, e portanto a imigração não tinha como afetar a dinâmica local do sistema e contribuir para o número de espécies persistentes.

Figura 2.4: Coeficientes de correlações parciais entre a proporção de espécies persistentes e a esperança de cada parâmetro nas comunidades simuladas pelo modelo determinístico (acima) e estocástico (abaixo). No modelo determinístico, os parâmetros relativos à competição (SDCompetição e Conectância) afetam negativamente a persistência das espécies nas comunidades. Já no modelo estocástico, além da competição, a taxa de morte ($\gamma = \frac{\mu}{\lambda}$, com μ = taxa de morte intrínseca e λ = taxa de natalidade intrínseca) também afeta negativamente a peristência das espécies, enquanto a capacidade de suporte média (K) afeta positivamente a persistência

2.10 Efeito dos parâmetros sobre as diferenças entre modelos determinísticos e estocásticos

Nas análises de incerteza e sensibilidade descritas nas seções anteriores pudemos perceber que existe uma diferença marcante entre os resultados dos modelos estocástico

e determinístico. O modelo estocástico apresentou para todas as comunidades simuladas menos espécies persistentes que o previsto pelo modelo determinístico. Em ambos os modelos a competição afeta negativamente a persistência e no modelo estocástico a deriva também contribui com a diminuição da probabilidade de persistência das espécies. Assim, os resultados anteriores indicam que pelo menos a deriva parece contribuir para a diferença das proporção de espécies coexistentes entre os dois modelos, uma vez que o modelo estocástico apresenta proporções de persistência consistentemente mais baixas que o previsto pelo modelo determinístico que já contempla a redução do número de espécies por exclusão competitiva. Porém, não é possível avaliar apenas com as análises independentes se a competição também contribui para as discrepâncias entre os resultados dos modelos, uma vez que as interações no modelo estocástico passam a ser locais. Como a dispersão parece não afetar a proporção de espécies persistentes no modelo estocástico em geral, esperamos que ela também não contribua para diminuir ou aumentar as discrepâncias entre os resultados dos dois modelos. Como já indicado pelas análises discutidas nas seções anteriores, o ΔS está negativamente correlacionado com o valor da capacidade de suporte médio das espécies na comunidade e positivamente correlacionado com as taxas de morte. Considerando que todos os ΔS tiveram valores negativos, uma correlação negativa indica que a diferença entre os resultados do modelo estocástico ficaram mais próximos da previsão determinística e uma correlação positiva indica que as discrepâncias aumentaram. O efeito positivo da capacidade de suporte média das espécies e negativo da taxa de mortalidade, portanto, novamente indicam que o efeito de deriva é mais importante quanto menor forem os sistemas e menor as amplitude de variação das abundâncias.

Em relação ao efeito da competição, a força de competição se correlacionou positivamente com ΔS . Assim nossos resultados parecem indicar que extinções por exclusão competitiva ocorrem mais frequentemente em sistemas estocásticos com interações locais e que de alguma forma a seleção reforça o efeito negativo do processo de deriva sobre a diversidade. Uma possível explicação é que com o aumento da força de competição as abundâncias de equilíbrio das espécies passam a ser mais baixas. Então, parte das espécies são extintas por competição e parte por deriva que mesmo após a eliminação das espécies mais fracas continuarão em um ambiente de alta competitividade. Continuando em um ambiente competitivo as baixas abundâncias de equilíbrio ainda serão baixas tornando as populações mais suscetíveis à extinção por deriva.

Todos os demais parâmetros do modelo parecem não afetar o ΔS . Apesar dos parâmetros relacionados com a movimentação dos indivíduos e interação local não terem afetado ΔS não significam que a inclusão da dispersão e espaço explícito não afetem a diversidade das comunidades. Além da ausência de demandas conflitantes e a premissa de sistema fechado, neste capítulo decidimos investigar mais profundamente os efeitos da estocasticidade demográfica em um sistema de competição e portanto exploramos uma parte mais restrita do espaço dos parâmetros relacionados à movimentação e tamanho do raio de interação. A ausência de efeito sobre o viés portanto pode ter sido também em função de não termos variados os parâmetros suficientemente. Outra maneira de termos avaliado o efeito de estocasticidade demográfica era ter considerado a competição na escala global (contabilizando todos

Figura 2.5: ΔS em função das médias teóricas dos parâmetros das espécies no nível da comunidade. As proporções de espécies persistentes na simulação se divergem menos das previsões do modelo determinístico em comunidades cujas espécies, em média, apresentam maior capacidade de suporte (K). Porém as divergências aumentam quanto menor a taxa intrínseca das espécies (com morte maior ($\gamma = \frac{\mu}{\lambda}$, com μ = taxa de morte intrínseca e λ = taxa de natalidade intrínseca), mais parecido ele é da taxa de nascimento e portanto mais próximo de zero é a taxa de crescimento intrínseca) e maior é a força de competição (Conectância e desvio padrão dos coeficientes de competição, $SD_{Competição}$). Já r , igual ao raio de vizinhança médio dos indivíduos, D , igual ao coeficiente de difusão médio das espécies e ω , igual a taxa de movimentação média das espécies não afetaram as divergências entre os resultados das simulações e as previsões do modelo determinístico

os indivíduos do sistema no cálculo da densidade de vizinhos), como fizemos em testes do código de maneira não sistematizada. Porém, a decisão de manter a movimentação e as interações locais nas simulações para as análises deste capítulo foi uma maneira de avaliar o modelo na sua versão mais realista. Mas no espaço de parâmetros explorado aqui, a movimentação provavelmente teve um papel mais de homogeneizar os indivíduos no espaço para que as interações pudessem ocorrer. Um caminho promissor a se seguir para avaliar o efeito de dispersão e interação com espaço explícito é aumentar os limites do espaço de parâmetros do tamanho do raio de interações e dos parâmetros ligados à movimentação em rodadas de simulações independentes. A movimentação e o tamanho do raio podem ter um efeito parecido com o efeito da temperatura nas reações químicas que aumentam a movimentação e portanto o choque de partículas tornando as reações mais rápidas. No caso do TwoLife, enquanto a movimentação pode aumentar o contato entre indivíduos, o

Figura 2.6: Coeficiente de correlação parciais entre ΔS e as médias teóricas dos valores de parâmetros das espécies por comunidade com λ igual à taxa de natalidade intrínseca, $\gamma = \frac{\mu}{\lambda}$, com μ igual à taxa de morte intrínseca, K igual a capacidade de suporte médio das espécies, r igual ao raio de vizinhança médio dos indivíduos, D igual ao coeficiente de difusão médio das espécies, ω igual a taxa de movimentação média das espécies, e, SDCompetição e Conectância como o desvio-padrão dos coeficientes de competição e a proporção média de coeficientes maior que zero, respectivamente. As correlações indicam que a proporção de espécies persistentes nas simulações são mais parecidos com a prevista pelo modelo determinístico quanto maior é a capacidade de suporte das espécies nas comunidades (K). Já quando o aumento da força de competição (Conectância e desvio padrão dos coeficientes de competição) e as taxa de mortes aumentam os desvios entre os resultados dos modelos estocástico e determinístico

tamanho do raio pode definir o que seria análogo ao choque entre partículas nas reações químicas em que ambos afetam a intensidade de interações ocorrendo no sistema.

2.11 Para que serve este modelo?

Uma das dificuldades apontadas por Grim & Railsback em se tratar modelo baseados em agentes está na dificuldade em se analisar resultados com a ausência de uma linguagem comum para comunicar o modelo e os resultados. Além disso eles apontam também como dificuldade a necessidade de muitos dados para a parametrização dos modelos. Aqui contornamos ambos os problemas ao (1) escolhermos parrear o modelo de simulação a modelos teóricos já bem estudados em ecologia e (2) ao explo-

ramos o espaço de parâmetros possível com o método de amostragem do hipercubo latino. Ao fazer o pareamento, os processos ecológicos puderam ser explicitados na forma de equações cuja descrição, portanto, é bastante objetiva. Além disso, mantivemos o modelo com parâmetros já bem conhecidos e explorados em estudos em ecologia para os quais tem disponível dados o suficiente para serem estimados para grupos mais bem estudados. Vale ressaltar também que ter como base modelos matemáticos, já bastante estudados na ecologia, auxiliou na organização na fase de programação e os testes para a implementação, nos quais tínhamos previsões analíticas para algumas das variáveis de saída do programa quando o modelo era simulado com interação global. E ao simularmos o modelos com amostras do espaço de parâmetros podemos analisar quantitativamente e qualitativamente o comportamento do modelo que método de amostragem pelo hipercubo latino obtemos inferência estatisticamente válidas das do comportamento do modelo em todo espaço de parâmetros [22]. Dessa forma transformamos as simulações em verdadeiros experimentos virtuais em que pudemos aplicar as mesmas ferramentas analíticas utilizadas em experimentações reais tornando a descrição e interpretação dos resultados mais fáceis.

Neste capítulo analisamos o comportamento do modelo em termos da variação nas proporções de espécies persistentes nas simulações em relação aos parâmetros do modelo e também os desvios da proporção de espécies persistentes no sistema em relação ao modelo determinístico de competição sem espaço e dispersão. Apesar de simples e de caráter por ora exclusivamente exploratório, consideramos essa etapa de exploração de espaço de parâmetros e a sensibilidade do modelo a eles fundamental para a aplicação de modelos teóricos tanto para questões teóricas quanto aplicadas. Modelos matemáticos em geral já seguem esse tipo de ferramentário analítico com explorações exaustivas das equações, mas modelos de simulação ainda carecem desse tipo de rigor. Adicionalmente, modelos baseados em indivíduos em especial vêm sendo duramente criticados por serem elaborados como descrições de sistemas particulares e explorados para uma gama muito restrita de contextos. A combinação de falta de rigor analítico e a restrição descritiva dos modelos baseados em indivíduos tem levado muitos autores a concluir que a classe de modelos IBM tem contribuído pouco para a teoria e aplicação em ecologia.

Aqui tentamos desenvolver um modelo dentro de um protocolo rigoroso de implementação e tradução do modelo em códigos programação e fizemos aqui uma primeira análise para explorar o comportamento geral do modelo, tomando como base o comportamento do modelo matemático determinístico análogo. Alguns trabalhos fazem o caminho oposto e primeiro desenvolvem o modelo de simulação estocástica e depois tentam traduzí-lo em forma de equações matemáticas. Uma das dificuldades relacionadas com essa via de desenvolvimento é que em muitos casos os modelos não convergem para um mesmo argumento verbal, uma vez que em geral o modelo matemático é desenvolvido baseado mais nos padrões produzidos pelas simulações do modelo estocástico do que nos processos que ele descreve. Considerando que o desenvolvimento de modelos de simulação estocástica tem como um dos objetivos ser mais realista que um modelo matemático, as premissas em cada tipo de abordagem são distintas e podem levar a resultados diferentes, como vimos neste capítulo, ainda que estejam descrevendo os processos descritos pelas mesmas

relações. Entretanto o TwoLife está longe de ter sido exaustivamente analisado e pode ser explorado para responder muitas questões teóricas mais específicas. Além de comparações do tipo que fizemos aqui entre resultados das simulações com previsões analíticas em um tipo de avaliação de premissas, outras questões teóricas relacionadas com o papel das interações na manutenção da diversidade de comunidades (e.g. nicho vs. neutro) também podem ser investigadas. O modelo pode ser usado também para organizar e testar a consistência lógica de hipóteses verbais (veja capítulo 2 da presente tese) e para responder questões mais específicas de cunho aplicado desde que parametrizado de forma que reflita o sistema de estudo.

Referências Bibliográficas

- [1] Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
- [2] Hubbell SP (2001) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- [3] Caswell H (1976) Community structure: A neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46: 327–354.
- [4] Holyoak M, Leibold MA, Holt R (2005) *Metacommunities. Spatial Dynamics and ecological communities*. The university of Chicago press.
- [5] Rosindell J, Cornell SJ, Hubbell SP, Etienne RS (2010) Protracted speciation revitalizes the neutral theory of biodiversity. *Ecology letters* 13: 716–27.
- [6] Kopp M (2010) Speciation and the neutral theory of biodiversity. *BioEssays* 32: 564–570.
- [7] Desjardins-Proulx P, Gravel D (2012) How likely is speciation in neutral ecology? *The American Naturalist* 179: 137–144.
- [8] Gause G (1934) *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins company.
- [9] Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *science* 131: 1292–1297.
- [10] Leibold Ma, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, et al. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- [11] Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science (New York, NY)* 235: 167–171.
- [12] Amarasekare P (2000) The geometry of coexistence. *Biological Journal of the Linnean Society* 71: 1–31.
- [13] Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.

- [14] Loreau M, Mouquet N (1999) Immigration and the Maintenance of Local Species Diversity. *The American Naturalist* 154: 427–440.
- [15] Mouquet N, Loreau M (2003) Community patterns in source-sink metacommunities. *The American naturalist* 162: 544–557.
- [16] Skellam JG (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196–218.
- [17] Scheiner SM (2013) The ecological literature, an idea-free distribution. *Ecology Letters* 16: 1421–1423.
- [18] Gillespie DT (1976) A general method for numerically simulating the stochastic time evolution of coupled chemical reactions. *Journal of Computational Physics* 22: 403–434.
- [19] Berec L (2002) Techniques of spatially explicit individual-based models: Construction, simulation, and mean-field analysis. *Ecological Modelling* 150: 55–81.
- [20] Renshaw E (1993) *Modelling Biological Populations in Space and Time*. Cambridge University Press.
- [21] URL <https://github.com/piLaboratory/TwoLife>.
- [22] Chalom A, de Prado P (2012) Parameter space exploration of ecological models. arXiv preprint arXiv:12106278 : 1–37.
- [23] R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- [24] Chalom A, de Prado PIKL (2014) pse: Parameter space exploration with Latin Hypercubes. URL <http://CRAN.R-project.org/package=pse>. R package version 0.4.0.
- [25] Black AJ, McKane AJ (2012) Stochastic formulation of ecological models and their applications. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 337–345.
- [26] Stacey BC, Gros A, Bar-Yam Y (2011) Eco-Evolutionary Feedback in Host–Pathogen Spatial Dynamics : 1–37.
- [27] May RM (2001) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, 1–235 pp. doi:10.1109/TSMC.1978.4309856.
- [28] MacArthur R, Wilson E (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Capítulo 3

The intermediate disturbance hypothesis does not hold under demographic stochasticity

Resumo

A Hipótese da Perturbação Intermediária (IDH) é uma das idéias mais populares em ecologia para explicar a coexistência de espécies competitivas. Segundo a hipótese, eventos discretos de mortalidade ou remoção de biomassa seriam capazes de evitar que o sistema atinja o equilíbrio (i.e. exclusão competitiva). Porém, essa perturbação não pode ser tão intensa ou frequente a ponto dela ser uma promotora de extinções e nem muito amena ou pouco frequente tornando-se incapaz de impedir que o sistema chegue ao equilíbrio determinístico. A perturbação, portanto, deve ser intermediária. Apesar da hipótese ter surgido para explicar a ausência de validação empírica na natureza das previsões de um modelo matemático (Lotka-Volterra), sua lógica é originalmente baseada em argumentos verbais cujas previsões são resultado de indução. Por esse motivo, a IDH é motivo de controvérsia entre ecólogos que argumentam que suas previsões são logicamente falhas, no sentido de que elas não decorrem dos mecanismos propostos ou que seu efeito é meramente aumentar a mortalidade média o que a longo prazo levaria o sistema fatidicamente ao equilíbrio determinístico. Porém, assim como muitas ideias inspiradas em ecologia, a IDH é proposta bastante genérica que pode ser traduzida nos mais variados modelos teóricos. Aqui, nós decidimos avaliar as previsões da IDH assumindo um modelo de competição de Lotka-Volterra determinístico e estocástico (nascimentos e mortes estocásticos), em que a perturbação poderia ser definida como eventos discretos de mortalidade ou então um aumento na mortalidade média. O que encontramos é que para o modelos determinístico, a perturbação, seja em eventos discretos ou como um aumento da mortalidade, pode sim modificar a condição de equilíbrio do sistema em que mais espécies podem coexistir. Porém, a curva é mais assimétrica que a ilustração da previsão da IDH, e a perturbação só promove coexistência em níveis ligeiramente mais altos do que o seu valor mínimo. Em valores mais altas, a perturbação rapidamente leva ao aumento no número de extinções. Além disso, nossos resultados indicam que essa curva assimétrica, similar a da IDH, ocorre com maior frequência quando existe uma correlação entre as taxas de crescimento intrínseca das espécies e suas habilidades competitivas. Essas correlações aumentando a probabilidade de ser produzir a curva da IDH pode ser comparada com a necessidade da demanda conflitante presente na hipótese original. Assim, para o modelo determinístico, as previsões do IDH parecem ser razoáveis, porém, quando se transpõe esse modelo para a versão estocástica, as previsões da IDH não se mantêm. Em sistemas finitos, a perturbação em qualquer nível parece sempre diminuir a diversidade. Isso se deve provavelmente porque a perturbação ao diminuir os tamanhos populacionais tornam as espécies mais suscetíveis a extinção por deriva.

3.1 Introduction

3.1.1 What is the IDH

The Intermediate Disturbance Hypothesis (IDH) is one of the leading ideas to explain the maintenance of diversity in biological communities. It was proposed within the context that simple models of species competition, such as the Lotka-Volterra model, predict that the best competitors will exclude all other species in the equilibrium. The IDH proposes that disturbance is a mechanism which prevents the exclusions by competition, promoting coexistence and the maintenance of diversity.

IDH's prediction can be graphically described by the unimodal (rise and fall) relation between disturbance and diversity, with disturbance on the x-axis and diversity on the y-axis. It predicts, then, a peak of diversity in an intermediate level of disturbance. In order to test the hypothesis, it is first necessary to define diversity and disturbance. Several measures of diversity are applied to test the IDH [1], but richness is the only one with clear theoretical explanations on its relation with disturbance [2, 1]. Disturbance, on the other hand, can be of many different types (e.g. fire, hurricanes and flood) and varies in frequency, intensity and duration [3, 4]. Nevertheless disturbances can be generally defined as events that result on mortality of individuals or modules [5]. The events are independent of density and species and can be represented simplistically by population [6] or by biomass [7] reductions in the entire community. However, disturbance can also be seen as "an event which alters the niche opportunities available to the species in a system" [4]. Here we consider disturbance as discrete (instantaneous) events of removal of individuals occurring in a certain frequency (events/time) and intensity (fraction of individuals removed), and diversity as gauged by richness. Most of the theoretical proposals or discussion of IDH include clear predictions for the relation of at least these three variables (richness and frequency/intensity of disturbance). Although the prediction of the IDH is broadly known, ecologists have not reached a consensus regarding its mechanisms [5, 6, 7, 8], with many alternative explanations describing this same expected prediction.

3.1.2 IDH: a brief history

Competition as the main regulator of diversity in a community is the most traditional view in ecology [9, 10, 11, 12]; it was first formalized in mathematical models in two independent papers of Lotka and Volterra, who both concluded that distinct populations, using the same resources in the same way, might not coexist in the equilibrium. Later on, experimental data [13] validated this prediction and showed that the competitive equilibrium will be the exclusion of the weaker species by the strongest one. Such competitive equilibrium, predicted by the theoretical model and tested experimentally, gave rise to what is now known as the competitive exclusion principle [11, 14]. Since then, ecologists have been trying to find which processes can overcome the effects of competition in order to explain biological diversity. Amongst the frequent proposed mechanisms are disturbance and predation [5, 15, 16, 2], both associated to an increase in mortality rates.

Box 1. The Intermediate Disturbance Hypothesis and the Compensatory Mortality Hypothesis

Disturbance and predation are associated with an increased mortality rate. Predation, in a system of competition, is a density dependent mortality. It allows the size of the populations of competing species to increase when they are low and to decrease when they are high, since the predator will consume preferentially individuals of the species with higher abundance. This effect of predation is proposed under the compensatory mortality hypothesis with predation as a stabilizing mechanism. Disturbance, on the other hand, is much of the opposite. IDH is originally proposed as a non-equilibrium hypothesis with disturbance as a mechanism that could prevent or slow down the rate of approach to the competitive equilibrium, by means of of an additional density independent mortality.

Besides the efforts to integrate the compensatory mortality hypothesis and the IDH — in a simplification, it's possible to consider the effect of predation also as a constant additive mortality— the mechanisms originally proposed were distinct. Both mechanisms, predation and disturbance, could indeed have the same effect but only on richness regarding other diversity measures (e.g. diversity index, evenness or composition) the predictions changed [5]. Regarding composition, for instance, the IDH predicts it changes through time, while for the compensatory mortality hypothesis it remains constant.

The IDH, then, was proposed to explain the coexistence of species in systems driven by competition. Hutchinson [17, 18] was the first to be broadly noticed for linking disturbance with species coexistence. For him, disturbance should be considered more in terms of environmental fluctuations rather than mortality events; such variations would be able to disrupt equilibrium or invert the competitive strength among species, enabling them to coexist. Although Hutchinson did not explore the whole range of environmental variation on diversity, and did not predict the relation between these two variables, he introduced some of the fundamental concepts that later gave rise to the recent concept of IDH.

The origin of the IDH itself is not precise but some elements of it can be seen since 1947 with Eggeling [19] and later with Odum [20] in 1963, where he claims "the greatest diversity occurs in the moderate or middle range of a physical gradient", with physical gradient meaning the gradient of environmental stress. Later, some of the underlying mechanisms of the IDH were developed by Osman [21] and especially by Grime [12] in which he states: "...under conditions of low environmental stress productivity is high and species of high CI (competitive index) attain maximum vigour and species density is low owing to competitive exclusion. Under conditions of increased environmental stress, the competitive species decline in vigour and species of lower competitive ability are able to survive. With further reductions in productivity species density falls as conditions of extreme environmental stress are reached and species density is limited by scarcity of species tolerant of the specific conditions limiting productivity". However, it was Horn's idea [22] that Connell amplified in his paper of 1978 and book chapter an year after, which later became

the classical and most cited references to the IDH.

The logic behind Connell's idea places disturbance as a process that prevents the system to reach the competitive equilibrium; it is, then, a non-equilibrium hypothesis of a successional dynamics. Ecological succession describes the origin of a biological community by the colonization of an empty area by individuals of different species. In the beginning the resources are abundant, the number of individuals is small and competition is irrelevant; diversity, then, is defined by the individuals of fast growing rates, the first to effectively colonize the area. After that stage, the number of species and of individuals increase, while the amount of resources remains constant but still sufficient for the populations to increase. That is the stage of maximum diversity. With the increase in the number of individuals, competition starts to get stronger, which leads to sequential extinctions by competitive exclusion towards the climax stage: the equilibrium. The IDH proposes that disturbance is able to reset the dynamic to the previous stage just before the extinctions start to happen. But the level of disturbance might be intermediate. Low levels of disturbance are insufficient to prevent best competitors to increase in abundance and suppress all other species. On the other hand, high levels of disturbance makes the community to remain in earlier stages, with only the fast growing species. According to the IDH, at intermediate intensities or frequencies of disturbance, the eventual removal of individuals would force the community to remain in intermediate stages: before the competitively weak species are excluded and after the earlier stages of colonization.

Besides Connell describing the mechanisms by which disturbance would act, this description is exclusively verbal. The weakness of a verbal proposal relies on the lack of a formal function relating the mechanisms to the predictions, e.g. mathematical functions. This makes the hypothesis blurred when one tries to enumerate its assumptions, or check the logical consistency regarding the ability of the proposed mechanism to generate the predictions. Connell's approach is particularly confusing because, although he proposes a verbal hypothesis without a mathematical function, he presents the prediction in a graphical form. The effect of disturbance on richness assumed by Connell then – the IDH curve – is based on an intuitive expectation [23] instead of an outcome of a proper mathematical function that relates the two variables: disturbance and richness. Because of that, hypothesis testing of the IDH is usually based on the comparison between the data and some function that resembles the IDH curve (e.g. by quadratic polynomial regression, [24]) in a fenomenological approach. However, deviances from this kind of function do not imply a straight hypothesis rejection; it could mean that the curve described by the fenomenological model does not represent precisely the outcome produced by the mechanism proposed. Likewise, the fit of the data on the function is equally a dubious result to fully accept the hypothesis.

Since then, ecologists and mathematicians have tried to find the mechanisms by which disturbance promotes coexistence (see next section). [6] was the first to attempt a more theoretical approach. He demonstrated that disturbance in intermediate levels could indeed slow down the competitive equilibrium: "Computer simulations of the dynamic behavior of these equations confirm intuitive expectation. Competitive equilibrium may be prevented by periodic population reduction

and certain types of predation”, with intermediacy relative to the productivity of the system [6, 25]. After Connell’s and Huston’s papers, the IDH became very popular among theoreticians (the next section) and also among empiricists, with at least 116 observational and experimental studies directly testing the IDH to species richness between the years of 1985 and 1996 [24]. Despite its popularity, the IDH has been the object of a vigorous debate. In part because it lacks the robust empirical results validating the expected pattern [24, 4], but mainly because disturbance might not be a mechanism on its own right, being unable to maintain diversity in long-term [7, 26].

3.1.3 Theoretical Developments in IDH

As most inspiring ideas the Intermediate Disturbance Hypothesis is a rather general set of propositions, that can be translated in many different models. However all the models in the IDH context must share at least three characteristics [4]: (1) disturbance of some kind; (2) competition; (3) known successional stages, when disturbance is absence, with competitive exclusion in the equilibrium. The first theoretical approach to the IDH was Huston’s 1979 paper. He simulated periodic disturbance in a deterministic Lotka-Volterra competition dynamic with two species. This allowed him to find that disturbance prolongs the transient period towards competitive exclusion, allowing species to coexist for longer periods of time. He concludes that disturbance, as an additional mortality, could slow down the system by reducing the growth rate of populations. Huston named his proposal Dynamic Equilibrium Model (DEM); according to him, the average abundances of species remained constant in time, whilst abundances oscillated with the periodic reductions by disturbance. Later, Bartha *et al.* [27] and Kondoh [25] extended Huston’s approach and tried to define what would be ”intermediate disturbance” [27] and its direct relation with productivity [25], making it easier to measure in nature [27].

Besides Huston’s conclusion on his Dynamic Equilibrium Model, Chesson and Huntly (1997) affirm that a Lotka Volterra model in which disturbance is added as an additive effect (box 1) fails to promote a ”true coexistence, showing only a slowing down of the rate of competitive exclusion at intermediate disturbance frequencies” in which in long term would result in the same scenario stated by the competitive exclusion principle. However, analytical developments (e.g. Holt 1985) of two competing species in a Lotka-Volterra system with density-independent mortality (box 2) has shown that this mortality could prevent competitive exclusion until equilibrium, depending on the competitive strength and growth rate of the species. But for that solution [7] concludes that the conditions for coexistence to happen in this system are too restricted, with no general prediction to disturbance and diversity relation, since coexistence would be only one of a variety of possible scenarios. Since then the Lotka-Volterra system was no longer used to investigate the effect of disturbance on diversity, even though the competitive exclusion predicted by it was the inspiring factor of the IDH itself. Because of that we know that disturbance, as an additive mortality, can promote coexistence in a Lotka-Volterra system, but it remains unknown if it happens according to the IDH predictions: at an intermediate level.

Later on, other prominent studies investigated the effect of disturbance on diversity in which the IDH pattern was one of the possible outcomes; some of them were purely or primarily theoretical works proposing mechanisms by which disturbance could affect diversity and then make some predictions about the possible outcomes to be found in nature. Meanwhile, other works, besides having a theoretical approach involved, aimed mainly to propose a model that could better describe their own data (e.g [28]). Although there are a variety of models describing the IDH as one of the possible scenarios, surprisingly no model has investigated directly the effect of ecological drift [29]. Drift becomes more relevant as the number of individuals in a community decreases, and can play an important role in promoting coexistence along with niche differences [30].

Box 2. Lotka-Volterra Model with periodic disturbance

The Lotka-Volterra model can be easily modified to include a density-independent mortality that reduces the intrinsic growth rate of each population by a same proportional amount D . The equation of each population i becomes:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - N_i - \sum_{j \neq i} a'_{ij} N_j \right) - D N_i \quad (3.1)$$

, where $\frac{dN_i}{dt}$ is the rate of change in abundance for species i , r_i the intrinsic growth rate of species i , d , $a_{ij} \geq 0$ the per-capita effect of species j on species i with $a_{ii} = \frac{1}{K_i}$, being K_i the carrying capacity of species i . That is the way Holt [16] and others incorporate an approximate effect of predation on the LV system, in which predator affects each "community member".

However, disturbance is usually associated with discrete events that happen in a certain frequency and remove a certain quantity of the total individuals (or biomass). Disturbance, then, presents at least two aspects: intensity and periodicity. Being conservative [6] we can define intensity as I , the fraction of the population to be removed in each event of disturbance and periodicity, τ , as the time between disturbances, tau. Averaging, then, the mortality caused by the reduction of a proportion I of each population at every period of time tau (and approximating it to continuous time), we have the effect of disturbance as:

$$D = -\frac{\log(1 - m)}{\tau} \quad (3.2)$$

and we rewrite a continuous time differential equation including the discrete perturbation as a continuous mortality, where d is the equivalent of D in equation 1 (more details on this in Appendix A). Keeping the system with the same form of equation 1, we have:

$$r' = r_i - D \quad (3.3)$$

$$\frac{1}{1 - \frac{D}{r_i}} a_{ij} \quad (3.4)$$

as the effective intrinsic growth rate of species i and the effective intrinsic competition effect of species j on species i with the system presents an additive mortality D .

If this model supports IDH, there should be combinations of parameters that ensure more species in equilibrium when there is disturbance than in the absence of disturbance. Given a set of candidate parameters, such condition can be easily checked with numerical integration of a system of equations (see Appendix A.1.1) with $d > 0$ and $d = 0$.

3.1.4 Why disturbance models should take ecological drift into account?

Birth and death depends on a variety of different ecological and evolutionary processes. Those process are in general difficult to be identified or measured in nature. Birth and death, then, do not occur in an unique and deterministic fashion; if one would be able to track two communities within the same kind of environment at the same time, they would probably find different trajectories to each community at the end of the observation. For that reason, they are commonly considered as inherently stochastic processes [29] with the realization of each event of birth or death better described by a stochastic model with occurrence associated to probabilities. For birth and death to have this stochastic component, in which at any moment a new individual can be added by birth or lost by death with defined probabilities, the population size performs a random walk. And that random walk of species abundances is the ecological drift [31, 29]. For allowing sequential events of death and births, ecological drifts promotes fluctuations in species abundances that can lead it to extinction. If a population is isolated and in a closed system with constant probabilities for individuals to give birth and die, the probability of the species to became extinct is a function of the initial size of population and the birth and death rates [32, 33]. Thus, if populations are submitted to disturbance that decrease population sizes, maybe the effect of drift become more and more important in higher levels of disturbance.

3.1.5 The present chapter

The present chapter focuses on the role of disturbance in a Lotka-Volterra competition system. Analyses of additive mortality on competition systems concluded that, given certain conditions, additive mortality prolongates the time before the competitive exclusion [6] or it may even prevent competitive exclusion in the equilibrium [16]. However, different perspectives and interpretations of the LV [7, 34] with disturbance shed doubts on how consistent and reliable is the logic behind the Intermediate Disturbance Hypothesis [26] and made the IDH one of the most controversial hypothesis in ecology, with the LV model used both to support and dismiss the hypothesis [23].

We believe that the controversy around IDH also results from the fact that the IDH was originally proposed as a graphical prediction other than a model that describes the prediction. Thus, theoretical translation of the hypothesis is not unique – there is room for more than one type of model describing the disturbance vs. richness relationship — and when a model is not able to show the IDH curve, or the IDH curve is only one of the possible scenarios, it is imprecise to judge whether the IDH is logically flawed or if it is only a matter of fine adjustments in the model.

We know by the Lotka-Volterra competition model that adding disturbance as an additive mortality can promote coexistence in the equilibrium (see Appendix 1). However the specific conditions in which disturbance most likely promotes coexistence remains unavailable. By specific conditions we mean: level of disturbance and parameters combination of the Lotka-Volterra equations, i.e. intrinsic rates,

carrying capacities and competition coefficients. Regarding disturbance, the IDH predicts that it is at intermediate levels that disturbance is able to promote coexistence, and regarding the species intrinsic parameters, according to Connell [5] there would be a trade-off between species traits, more specific in the abilities to colonize and compete. In ecological succession the first to effectively colonize an empty area are individuals of fast growing species, which in the course of succession are excluded by the stronger competitor. In the LV system, therefore, the colonization and competition abilities are associated with the parameters of the intrinsic growth and competing coefficient of the species.

Besides the LV model with additive mortality gathering all the elements stated in the IDH, it lacks a process that is inherent to all biological system and that is particularly relevant concerning disturbed systems given its effect on diversity. This process is the ecological drift. The importance of ecological drift in this context relies on: (1) the possibility that disturbance might decrease the abundance of populations in equilibrium, so that demographic stochasticity becomes relevant in terms of extinction liability and (2) disturbance as discrete events of mortality reduces populations instantaneously, and its effect might not be a mere increase of the average mortality rate; plus, under demographic stochasticity such reduction of a population might turn it more prone to extinction if its size was already small before the disturbance.

If some of the critics to the LV is its being oversimplification, particularly in the IDH context [8], for the same reason we find it ideal to make the model the natural starting point for describing the effect of disturbance on competition systems, and then derive the IDH curve. It is also relevant to analyse this system because LV was used both to dismiss and support the IDH. The LV is also simple enough to allow assessing the IDH in a equilibrium situation, although it is a non-equilibrium hypothesis. Currently, there are an extensive set of different models of disturbance vs. richness, but the LV with additive disturbance was not exhaustively analyzed under the IDH context.

Here we use a deterministic model and a simulation model with stochastic birth and death to ask the following questions: (1) both deterministic and stochastic model are able to describe the IDH curve? If so, in which conditions in terms of species traits the IDH curve is most likely to happen? Is the colonization-competition trade-off necessary for disturbance in intermediate level to promote coexistence? (2) Does stochasticity have an effect on the disturbance-richness relationship when compared with the deterministic situation? If so, the results from the stochastic version of the model are able to describe the IDH curve? (3) the effect of disturbance is the same when it is discrete events of mortality and when it is an additive continuous mortality with the same average effect? Is there any difference when the model is deterministic or stochastic regarding the type of disturbance?

3.2 Methods

We used the method of Latin Hypercube Sampling [35] to take uncorrelated parameters values for a system of ten Lotka-Volterra equations of competing species.

The parameters sampled and their ranges were defined according to the table 3.1.

Tabela 3.1: **Parameters of the simulation models and matrix of coefficients of inter – specific competition**

Symbol	Meaning	Value
n_0	Initial population size, equal for all the species	$n_0 = K$
K_i	Carrying capacity of species i . To each simulation this value was the same for all species	$K \in [10, 300]$
$b_{i_{\max}}$	Maximum per-capita birth rate of species. It is the rate which each individual is born, by unity of time, at maximum; it is the intrinsic birth rate in absence of competitors. The realized intrinsic birth rate, b , decreases linearly with the effect of competitors at the community (equation 3.2.2)	$b_{\max}$ was defined by taking the absolute value from a Normal distribution with mean = 1 and sd = 0.2
d_i	Per-capita death rate of each species; the rate at each individual of a species dies by unity of time. At the model it is a proportion of the mean $b_{i_{\max}}$ in order to guarantee an intrinsic increase rate positive in absence of competitors	d was taken from Uniform distributions from 0.1 to 0.8
m	Proportion of individuals of the community to be removed at each event of disturbance	m values were a sequence of 100 numbers from 0.01 to 0.99 by 0.01
τ	Time interval between events of disturbance. Combined with m , according to equation $d = -\frac{\log(1-m)}{\tau}$, they define D the average mortality rate	τ values were taken from a Lognormal distribution with parameters log-mean=0.3 and log-sd=2, excluding values larger than 20
a_{ij}	Coefficients of competition among species	a_{ij} were the absolute values taken from a Normal distribution with mean=0 and sd=0.3, for $i \neq j$ and $a_{ij}=-1$ for $i = j$

3.2.1 Deterministic Model

We use the equations of each population scalonated by their respective carrying capacity, so that populations sizes were standardized between 0 and 1. The competitive coefficients were scalonated by the intra-specific competitive coefficients in a way that the effect of one species on another is always relative to the effect on itself. Thus, the intra-specific competition coefficients are all equal to one. To get the parameter of intrinsic growth rates of species, r , we calculated the difference between the intrinsic birth rate and the intrinsic death rate both selected by the Latin Hypercube Sampling.

From each combination of parameters and disturbance, then, we calculated the fixed stable points with disturbance (Appendix A). Knowing the number of persisting species in each stable system, we picked 100 parameters combinations that ensued the coexistence of all species in the presence of disturbance. The disturbance parameter used at this stage is the one as an additive mortality D . To calculate D we used the parameters m and τ – fraction of individuals removed by disturbance and time between disturbances, respectively – according to the equation 3.2. With these combinations, we run the numerical simulation of the LV models varying disturbance D from low to high levels (controlling the values of intensity and period according to table 3.1) until an equilibrium is reached, in order to have the time the systems take to reach equilibrium. In this second stage we consider disturbance both as an additive average mortality D and also as a remotion of a fraction m of the entire community in each period τ . We consider a species persists in the system when its abundance (scaloned by the carrying capacity) is bigger than 0.00001 at the end of the numerical simulation. We then calculated the average richness to each level of disturbance to have a predicted average curve, i.e. the expected deterministic curve, to be compared to the results from the simulation model.

To assess if colonization-competition trade-offs are necessary for disturbance to promote coexistence, we calculated the Spearman coefficient correlation between abundance of the species (standardized by the carrying capacity) in the equilibrium in absence of disturbance and the intrinsic growth of the species. We then compared the distribution of the correlations coefficients of all combinations with the one that ensures more species coexisting with disturbance.

All the analysis related to the deterministic model and the definition of the parameters combination were run in R environment, version 3.0.2 [36]. We used the packages: `deSolve` [37] for the numerical integration, `rootSolve` [38] for runs-steady integration functions and `pse` [39] for the building of the uncorrelated latin hypercube and then the definition of the parameter combinations.

3.2.2 Stochastic model

We used the algorithm of Gillespie [40], which is a solution to simulate stochastic models with a coupled differential equations model. The algorithm of Gillespie simulates stochastic dynamics in continuous time in an approximation to the time in deterministic models. The time between events depends on the total rate of occurrence of each action in the model, with only one event happening at a certain time. The interval between events then represents the shortest time that any action would take to occur, according to their rates. So if the sum of rates of each action in the model is high, the interval between events is going to be short. One of the premises of this algorithm is that the events are independent, and the time of occurrence of events follows an exponential distribution. In the case of the present model the possible actions were: birth of a single individual, death of a single individual. Disturbance events happen periodically at regular time intervals τ . An event of disturbance was simulated by removing a proportion of the individuals present at the current time of simulation, m . We also assessed, in this model, if disturbance as a discrete event had the same effect of adding a continuous per-capita

average mortality d to the intrinsic death rate.

In the deterministic model we eliminated the carrying capacity of species by standardizing the competition coefficient and the abundance of species by the carrying capacity itself, with a_{ii} equal to $1/K_i$. But for the stochastic model we need the carrying capacity to explicitly shape the per-capita birth rate. As the carrying capacity of species relate to the maximum size of communities, in the stochastic model with drift, the carrying capacity is a parameter with an important effect, since it is related to the probability of extinctions. In order to assess later the effect of the carrying capacity of species, we run the simulation model varying the carrying capacity of species from 10 to 400 individuals for each parameter combination. In each of these scenarios, the carrying capacities were the same among species. We also performed simulations by drafting the carrying capacity of the species from a normal and poisson distribution, but we only discuss the results of the previous scenario. Accordingly, in the stochastic simulations a_{ij} are non-standardized competition coefficients.

The effect of competition was implemented by keeping the mortality rate constant and the birth rate decreasing linearly with the sum of the effect of competitors:

$$b_i = \begin{cases} b0_i - \frac{(b0_i - d_i)}{K_i} \sum_i^S a_{ij} N_j & \text{if } b_i > 0 \\ 0 & \text{if } b_i \leq 0 \end{cases}$$

All the simulations were performed for the same amount of time the correspondent numerical simulation of the deterministic model took to reach equilibrium. In the simulations, a species was considered extinct when the last individual of its population died. That is different from the definition of extinction on the numerical simulation of the deterministic model in which we chose an arbitrary low value (see Deterministic model section).

Afterwards, we calculated the average number of species persisting in the end of the simulation considering all parameter combinations to each level of disturbance. We then compared the difference of the simulated scenarios changing the carrying capacities of the species and the expected deterministic curve by plotting the average richness against disturbance.

The stochastic model was implemented in C++ and the plots were run in R environment, version 3.0.2 [36].

3.3 Results

The deterministic model produced the IDH curve in the numerical simulations for all combinations of parameters values, with the coexistence of all species in the system being checked beforehand by the calculation of the fixed points of the equations with the intrinsic growth rate and competition coefficient scalonated by disturbance (equations 3.3,3.4). When used to run the models, the majority of sets of parameters values able to produce the IDH pattern presented negative values of Spearman coefficient correlation between the potential intrinsic rates of the species and the abundance in the absence of disturbance; the distribution of values of Spearman correlation of the parameters that produce the IDH curve is translocated to the

negative part of the x-axis (mean and most part of the values) when compared to the parameters that were not able to produce the IDH (figure 3.1). Regarding how disturbance was represented – as a continuous average mortality or as discrete events of mortality of a fixed proportion of the entire community– in the deterministic model, both kinds of disturbances have the same effect. In the stochastic model, on the other hand, disturbance as discrete events made the peak of diversity to be lower with the increasing part of the curve shorter than the predicted by the deterministic model, and the decreasing part starting sooner (figure 3.2); when disturbance was continuous, the peak of diversity happens after the one predicted by the deterministic model and the slope turns into negative later (figure 3.2). Besides the difference between the response to each kind of disturbance, the main distinction between the deterministic and stochastic model is the sensitivity to the carrying capacity of species. The deterministic model is independent of the carrying capacity of species with the competition coefficient scalonated by it, being a_{jj} as $1/K_j$, but with the drift in the stochastic model being the smaller the carrying capacity of species, the stronger was the negative effect of disturbance. When the carrying capacity per species was lower than 400 individuals, the effect of disturbance was only negative, with no peak of diversity in any level.

3.3.1 The classical IDH pattern

The classical shape of the expected IDH pattern (the humped-shape curve) is found in the deterministic model as an asymmetrical curve. Disturbance has a brief positive effect on richness in the beginning (left stage of the curve) and a longer negative effect on the upper limit of disturbance (right stage of the curve)(figure 3.2). The right part of the curve, therefore, does match the IDH pattern, but in the left part the positive effect of disturbance is not as pronounced as the IDH predicts. The scenarios in which disturbance prevents competition exclusion show an average low competition strength. Then, the difference between the number of coexistence species without disturbance is not so low when compared with the initial number of species present (the maximum richness) or with the number that remains when disturbance is high which might make the curve asymmetric.

The immediate effect of stochastic birth and death is to change the expected deterministic rise and fall curve into a strict decreasing monotonic curve. But the stochastic model curve approaches the deterministic prediction as the carrying capacity of species increases (figure 3.2). It indicates that disturbance magnifies the effect of ecological drift, since it reduces populations sizes, making them more prone to be extinct due to the random fluctuations of abundances provided by the stochasticity of birth and death processes.

Figura 3.1: Values of Spearman coefficient correlation between species abundance in equilibrium in absence of disturbance and the correspondent intrinsic growth rate. The dark gray distribution corresponds to the correlation of the parameters of the combinations unable to produce the IDH curve; and the light gray distribution refers to the combinations that are able to produce the IDH curve when used to run the Lotka-Volterra competition system with additive disturbance

Figura 3.2: Average number of species remaining after the stochastic simulation model reaches the time to a steady state (according to the deterministic model) to each level of disturbance (combination of time between events of disturbance and the intensity of disturbance) and varying the carrying capacity of the species (color gradient). The dashed line is the predicted line by the deterministic model produced by numerical simulations using the same combinations of parameters of the stochastic simulation model.

3.4 Discussion

We show that the most traditional model of competition can produce a general IDH curve (with rise and fall), under certain parameter combinations, when disturbance is an additive mortality. Most of the parameter combinations that produce the IDH curve present trade-offs between competition and colonization habities – with great competitors growing more slowly when alone than weak competitors. However, stochastic birth and death can change qualitatively the predicted disturbance-richness correlation when a community is small. Furthermore, the approximation of disturbance to a average mortality is only valid in a deterministic model. When the system is stochastic, the effect of disturbance is no longer equivalent to a mere decrease in the intrinsic growth rate.

3.4.1 Disturbance as a coexistence mechanism

Disturbance affect both intrinsic rates and competition coefficient of species. In high levels, disturbance turns the intrinsic growth rates of some populations into negative making them going extinct regardless of their competition strength (also noticed by [6]). When disturbance is low, competition remains as the main mechanism in the system, and competitive exclusion takes its regular course. Finally, when disturbance is intermediate (between low and high) it changes the effective intrinsic growth rates and competition coefficients in a way that stabilizing and equalizing forces (*sensu* [34]) combine in a coexistence balance. In the multi-species Lotka-Volterra model, species can coexist only if inter-specific coefficients are smaller than intra-specific ones, which means that coexistence can only happen when species affect themselves more than they affect the others. Any mechanism able to change that balance in a way that interspecific competition goes down or/and intraspecific competition goes up is a *stabilizing* mechanism. A *Stabilizing* mechanism, on the other hand, depends on equalizing mechanisms to produce stable coexistence [34]. The effect of equalizing mechanisms can be measured by the difference or the ratio between intrinsic growth rates of species: the fitness equivalence (see correlation between mechanisms in [30]), the bigger the difference the smaller the stable coexistence. When intrinsic growth rates and competition coefficients are reescalated by disturbance (see box 1), the balance of both *stabilizing* and *equalizing* forces is changed. That new balance leads to coexistence when disturbance is at intermediate levels combined with the presence of the trade-off between competition and growth.

When analyzing the case of two species, the species that would originally be excluded without disturbance can only persist with disturbance if its has a higher intrinsic growth rate. Regarding the *stabilizing* effect, with the trade-off, intermediate disturbance makes the stronger competitor to have a smaller effect on the weaker competitor species – potentially turning the inter-specific competition coefficient smaller than the intra-specific one – at the same time that it starts to suffer a stronger effect from the weaker competitor. In this case, disturbance can have a *stabilizing* effect. However, while disturbance enhance the strength of stabilization, it also decreases the fitness equivalence. But the combination of trade-off, intermediate disturbance and original weak competition strength can push the system

from a competitive exclusion equilibrium to a stable coexistence one.

Chesson and Huntly [7] argues that the only way for different species to coexist under disturbance is by differentiating themselves in some way that results in a spatio-temporal variability, i.e. to exhibit spatio-temporal niche differentiation. Both are related to differentiation on responses to disturbances – (1) the storage-effect for the temporal differentiation strategy and (2) relative non-linearity to the temporal differentiation– described by the same mechanistic model [41].

Although [7] have included disturbance via a non-additive-non-linear relationship in the model, and discard additive linear disturbance as a proper mechanism, we can still trace the similarities between the trade-off signature we identified with their propositions. As [42] associates the differentiation aspect of [7] proposal with the *r* and *K* strategies differences in space –most intensely disturbed areas present poor richness because *r* species germinates and establishes; least disturbed areas present low richness because *K* species competitively excludes *r* species, while in mid-disturbed areas both *r* and *K* species could be found, resulting in maximal richness– we can associate this idea with the trade-off we found. In the trade-off of our results, the fast-growing species are the *r*-species and the best competitor the *K*-species, but unlike Roxburgh and colleagues' conclusion, we found that disturbance in intermediate levels can promote coexistence in the absence of a spatial or temporal (i.e. non-linearity) variation in species response to disturbance. This result is particularly important because that supposed requirement of a spatial or temporal variation (i.e. a trade-off) is used to disregard disturbance as a proper ecological mechanism on its own right [42, 7, 26]. But the trade-off we found is not exactly the same they assumed to be the necessary one; we did not include it explicitly in the model with each species responding differently to disturbance, it was only one of the conditions, if we may say so, to have coexistence under disturbance. We can, then, ask ourselves whether the trade-off we found also dismisses the role of disturbance as a mechanism promoting coexistence. But we can also ask if the presence of a trade-off or, as they say, the need of a set of different mechanism is reason enough to invalidate the logic of the IDH, since the predicted IDH curve is still met in the model. If no model can describe the IDH prediction, then, we should ask about its logical validation, but if at least one model, respecting all the assumptions, can describe the pattern, is not it enough reasoning to make the prediction valid?

3.4.2 Disturbance and Ecological drift

When it comes to the stochastic model, beyond the conditions just mentioned (i.e. trade-off), the model demands the communities to be big in order to produce the IDH pattern. The size of the communities are defined by the value of the carrying capacities of the species. As we increase the carrying capacity, the richness vs. disturbance curve approaches the IDH relationship predicted by the deterministic model. Apart from that, disturbance only made richness to decrease, changing the effect of disturbance from a positive followed by a negative part to a strict monotonically negative relationship. The stochasticity in birth and death processes makes populations to fluctuate randomly with a general negative effect on diversity (i.e.

drift effect) which magnitude is dependent of the populations sizes. When we include disturbance in this stochastic system, the effect of disturbance ends up having only a negative effect (the right end of the curve in the IDH pattern). If we only look at the graphical (visual) aspect of the IDH pattern it was as if we had truncated the IDH curve in some point after its peak; with the increase of potential size of populations, the full effect of disturbance could be better revealed. However, the effect of the drift is not exactly a reinforcement of the negative effect of disturbance. This because it is not making the intrinsic growth rate of populations even smaller (< 0), in fact it is quite the contrary: it is disturbance which turns the negative effect of drift on diversity to be more prone whenever it reduces populations. This effect is even clearer when disturbance are discrete events of mortality. With stochastic birth and death, even with a positive growth rate, sequential events of death can happen (just like sequential events of birth) and in small populations sequential deaths is more problematic; that is one of the reasons why small populations are more prone to extinction by drift. And when disturbance are discrete events of deaths it has the same effect of the sequential deaths by drift with magnitudes depending on the intensity of disturbance by event. And on contrary to the deterministic model, where discrete disturbance can never lead a population straight to extinction – it removes a proportion always less than one from each population –, in the stochastic model this proportion was from the entire community and the individuals were removed randomly. This means that even if in average each population had the same proportion of individuals removed, the remotion of all the individual of a particular population could happen. In a spatial explicit model, with disturbance creating gaps of a certain size and frequency, the magnified effect of drift by disturbance could be stronger depending on how aggregated individuals of a same species are distributed in space. We have then two random effects in the stochastic model and both decrease diversity: (1) the stochastic birth and death magnified by disturbance, especially when it is discrete and (2) disturbance itself, although it happens periodically it kills individuals randomly.

If we consider, then, that anthropic effect almost always has the immediate effect of reducing the amount of habitat and then the size of communities (e.g. deforestation), such system probably becomes vulnerable to any level of future disturbance, making its diversity much less resilient. According to the results of the meta-analysis performed by [24] the peaked pattern predicted by the IDH is more feasible to be found when disturbance is natural rather than anthropic with probability 371% higher. If we consider anthropic disturbance such as deforestation, the immediate effect is habitat loss with direct mortality of individuals making communities smaller than original. Such altered communities become more prone to suffer extinctions by drift in the stochastic scenario, higher levels of disturbance only make communities even smaller, increasing, then, the extinction rate by drift and turning the relation between disturbance and diversity into a restricted negative one.

3.4.3 The predicted curve

Analyses of the IDH curve usually compare the data with a model that describes a curve that resembles Connell's drawings which predicts a symmetrical curve [5]. Here we found that this curve might not be as symmetrical as the ones used to test the IDH. The peak of diversity occurs at lower levels of disturbance, just after the number of species starts to go up. After the peak, diversity quickly goes down with higher levels of disturbance. The right part of the curve, then, is quite similar to the prediction of the IDH and disturbance has only a negative effect. As indicated by Huston [6] high levels of disturbance makes the average intrinsic growth rates of some species drop to negative values, therefore, no matter how weak or strong those species are as competitors, extinction will inevitably reach them [7]. The left part of the curve, on the other hand, with the positive effect of disturbance, is not as extended as the declining part, since even in the absence of disturbance the number of coexistent species is not so small compared with the total that the system could have (the peak). In those scenarios disturbance in intermediate levels in fact decrease the competition strength making more species to coexist, but the number of species that would coexist in the absence of disturbance is not much bigger. Competition can not be so strong even in the absence of disturbance.

Most of empirical data used to analyze disturbance-diversity relationships lacks any significant correlation between the two variables[24]. It is intriguing because disturbance should at least affect richness negatively, since in extremely high level disturbance will reduce the number of individuals to a total abundance that is less than the initial number of species, if the whole range of disturbance is sampled; the lack of correlation then could be because the relationship presents an asymmetry that is not described by any of the alternative models tested, including the one representing the IDH. Besides the lack of significant correlations between disturbance and richness, many different shapes of relationships, other than the IDH curve, are found, among them it is the positive and negative relationship as the most significant correlation found in empirical data [24]. In the case of positive and negative correlation, we could presume that the data comprise only the beginning and the end of the curve we present, specially because the range of disturbance measured was one of the factors that influences the probability to find significative correlations. Exclusive negative correlation results could also be due to small sizes of the communities studied which due to the effect of ecological drift would make disturbance affect richness only negatively as predicted by the stochastic model analyzed here.

3.4.4 Conclusion

Disturbance is able to promote coexistence in intermediate levels as predicted by the Intermediate Disturbance Hypothesis. However, it lacks a "general effect on diversity" [7] with the IDH model as a special case occurring when the community is big enough in terms of number of individuals – to buffer the effect of ecological drift – at the same time it presents fast-growing species as the weakest competitors and slow-growing species as the best competitors. When these conditions are met, disturbance in intermediate levels prevents the community to reach the competitive

equilibrium by reducing the intrinsic growth of species and the effective competition among species, effects that end up changing the equilibrium state itself: from one in which the best competitors eliminated the weakest ones to another in which this does not happen. In high levels, disturbance increases the extinction rate by diminishing excessively the intrinsic growth rates of species to negative values and also by increasing the negative effect of ecological drift on diversity in the stochastic model.

Besides the IDH logic being possibly described by several different theoretical models, we chose here the one we consider the minimum model to represent the IDH. Even with the Lotka-Volterra assumptions being very restricted, when we add disturbance, the model presents the three conditions pointed by [5] to produce the pattern when he first advocated the idea: (1) competition; (2) disturbance and (3) trade-off among species. Disturbance in this case acts in two different ways, slowing down the speed towards equilibrium [6] and changing the equilibrium situation itself from one with competitive exclusion to another with more species coexisting. But based on the more realistic model with stochastic birth and death, we add one more condition for the IDH pattern to be minimally feasible to be encountered in nature, the community has to be big enough to buffer the effects of the ecological drift, otherwise richness will only decrease with disturbance. If the assumptions of the LV model are respected and the enumerated conditions are met, the IDH predictions can be found. Furthermore, the effect of disturbance is not a mere increase in the average mortality as advocated by Fox [26], it also affects the effective competition strength and the equilibrium state of the system and, if demographic stochasticity is important in the system, disturbance defined as discrete events of remotion of individuals does not have the same effect of an increased mortality. Thus, disturbance defined as catastrophic events is a mechanism different from others that also increase average mortality of species (e.g. environmental fluctuation).

Referências Bibliográficas

- [1] Svensson JR, Lindegarth M, Jonsson PR, Pavia H (2012) Disturbance-diversity models: what do they really predict and how are they tested? *Proceedings Biological sciences / The Royal Society* 279: 2163–70.
- [2] Petraitis P, Latham R, Niesenbaum R (1989) The maintenance of species diversity by disturbance. *Quarterly Review of Biology* 64: 393–418.
- [3] Sousa WP (1984) The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391.
- [4] Shea K, Roxburgh S, Rauschert E (2004) Moving from pattern to process: coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7: 491–508.
- [5] Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs: High diversity of trees and corals is maintained. *Science* 199: 1302–1310.

- [6] Huston M (1979) A general hypothesis of species diversity. *American naturalist* 113: 81–101.
- [7] Chesson P, Huntly N (1997) The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist* 150: 519–553.
- [8] Miller AD, Roxburgh SH, Shea K (2011) How frequency and intensity shape diversity–disturbance relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 5643–5648.
- [9] Hutchinson G (1959) Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145–159.
- [10] Macarthur R, Levins R (1964) Competition, Habitat Selection, and Character Displacement in a Patchy Environment. *The American naturalist* 101: 377–385.
- [11] Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *science* 131: 1292–1297.
- [12] Grime J (1973) Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344–347.
- [13] Gause G (1934) *The struggle for existence*. Baltimore: The Williams & Wilkins company.
- [14] Armstrong Ra, McGehee R (1980) Competitive exclusion. *The American Naturalist* 115: 151–170.
- [15] Burham K, Anderson D (1984) Tests of compensatory vs. Additive Hypotheses of Mortality in Mallards. *Ecology* 65: 105–112.
- [16] Holt R (1985) Density-independent mortality, non-linear competitive interactions, and species coexistence. *Journal of Theoretical Biology* 116: 479–493.
- [17] Hutchinson G (1953) The concept of pattern in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Philadelphia* 105: 1–12.
- [18] Hutchinson G (1961) The paradox of the plankton. *The American Naturalist* 95: 137–145.
- [19] Eggeling W (2004) Observations on the ecology of the budongo rain forest. *Journal of Ecology* 34: 20–87.
- [20] Odum E (1963) *Ecology*. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- [21] Osman R (1977) Establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecological Monographs* 47: 37–63.
- [22] Horn H (1975) *Ecology and Evolution of Communities*, Cambridge: Belknap press, chapter Markovian properties of forest sucession.

- [23] Huston M (2014) Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism versus logic in ecological theory. *Ecology* 95: 2382–2396.
- [24] Mackey RL, Currie DJ (2001) The Diversity-Disturbance Relationship: Is It Generally Strong and Peaked? *Ecology* 82: 3479–3492.
- [25] Kondoh M (2001) Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268: 269–271.
- [26] Fox JW (2013) The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in ecology & evolution* 28: 86–92.
- [27] Bartha S, Czárán T, Sheuring I (1997) Spatialtemporal Scales of Non-equilibrium Community Dynamics: a Methodological Challenge. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 199–206.
- [28] Dial R, Roughgarden J (1998) Theory of marine communities: the intermediate disturbance hypothesis. *Ecology* 79: 1412–1424.
- [29] Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
- [30] Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- [31] Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- [32] Renshaw E (1993) Modelling Biological Populations in Space and Time. Cambridge University Press.
- [33] Haegeman B, Loreau M (2010) A mathematical synthesis of niche and neutral theories in communityecology. *Journal of theoretical biology* 269: 150–165.
- [34] Chesson P (2000) mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–66.
- [35] McKay MD, Beckman RJ, Conover WJ (1979) Comparison of three methods for selecting values of input variables in the analysis of output from a computer code. *Technometrics* 21: 239–245.
- [36] R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- [37] Soetaert K, Petzoldt T, Setzer RW (2010) Solving differential equations in r: Package desolve. *Journal of Statistical Software* 33: 1–25.
- [38] K S, Herman P (2009) A Practical Guide to Ecological Modelling. Using R as a Simulation Platform. Springer, 372 pp.

- [39] Chalom A, de Prado PIKL (2014) pse: Parameter space exploration with Latin Hypercubes. URL <http://CRAN.R-project.org/package=pse>. R package version 0.4.0.
- [40] Gillespie DT (1976) A general method for numerically simulating the stochastic time evolution of coupled chemical reactions. *Journal of Computational Physics* 22: 403–434.
- [41] Roxburgh S, Shea K, Wilson J (2004) The Intermediate Disturbance Hypothesis: Patch Dynamics and Mechanisms of Species Coexistence. *Ecology* 85: 359–371.
- [42] Roxburgh S, Shea K, Wilson J (2004) The Intermediate Disturbance Hypothesis: Patch Dynamics and Mechanisms of Species Coexistence. *Ecology* 85: 359–371.

Capítulo 4

Which species are more prone to be extinct in fragmented landscapes?

Resumo

Identificar quais características das espécies as tornam mais ou menos suscetíveis à perda de habitat é crucial para entender como esse processo afeta a diversidade. Entretanto, pouco é sabido sobre quais características das espécies afetam diretamente suas demografias especificamente em paisagens fragmentadas com habitat reduzido. Em geral, características indiretas e mais fáceis de se medir em campo são analisadas para esses fins, na qual assume-se correlações com os atributos diretos das espécies (e.g. tamanho corporal, tamanho de asas e posição trófica). Aqui utilizamos um modelo baseado em indivíduos para investigar como características das espécies relacionadas ao quão rápido os seus indivíduos se reproduzem e dispersam e o quão tolerantes eles são à competição os tornam mais ou menos persistentes em paisagens fragmentadas com reduzida quantidade de habitat. Nossos resultados indicam que em paisagens cuja matriz impede a reprodução, espécies que dispersam mais são mais suscetíveis à extinção quando a quantidade de habitat é reduzida. Assim, a redução de habitat (ou o aumento da quantidade de matriz) parece estar diminuindo as taxas de crescimento efetivas de espécies que dispersam muito tornando-as provalmente mais suscetíveis à se extinguir por deriva. Já as habilidades de reproduzir-se (em habitat na ausência de competidores) e de competir tornam-se menos importante quanto mais reduzida é a quantidade de habitat. Isso porque com a redução do habitat há uma diminuição na área total disponível para reprodução e para competição.

4.1 Introduction

At least half of the world's territory was modified by human action [1]. Habitat loss and fragmentation are among the major types of modifications and caused profound impacts on biodiversity in terrestrial ecosystems, becoming a central issue in conservation biology studies [2]. As a consequence, predictions about how habitat change affects diversity became crucial to plan strategies for conservation and management of local biodiversity [3]. Based on the predictions of the theory of island biogeography [4], the first studies of habitat loss and fragmentation investigated richness as the main response variable, representing diversity, and average size of fragments and isolation as a measures of habitat loss and fragmentation per se, respectively. The empirical and theoretical work done since then could not establish a general pattern to describe the relationship between community richness and the habitat loss and fragmentation metrics [5, 6, 7]. One of the causes for this might be that species vary in their tolerance to habitat loss, which could lead to contradictory responses of richness to fragmentation [3, 8]. That difference in species response seems to be mediated by differences in species traits making them more or less prone to persist or to be extinct when the habitat is reduced [9, 8].

Species become locally extinct by factors acting on their populations sizes, and hence the key to understand species extinction are demographic processes; as such they control birth and death rates that will make the population to grow or decrease to extinction. But how individuals behave in fragmented landscapes and which specific traits affect populations demographics in fragmented landscapes? Modern community ecology focus on four processes affecting the dynamics and patterns of species diversity : ecological drift, dispersal, selection and speciation [10]. Ecological drift is a process associated to diversity reduction by stochastic extinctions, in which smaller populations of high birth rates and low death rates are more prone to drift to extinction (see more about demographic stochasticity in [11] and the first chapter of this thesis). Considering, then, that the usual direct effect of habitat loss is to decrease populations sizes [12], ecological drift then becomes particularly important in studies of fragmented landscapes. As we have seen in the second chapter of this thesis, in small systems with ecological drift, when disturbance is an instantaneous reduction of community size it can only promote extinctions. Selection is determined by the strength and the kind of inter-specific interaction, in which species coexistence depends on size, strength, conectance [13] and type of interaction in the interaction network [14]. In plant-pollinator systems, for instance, the sensitivity of plant species to the loss of pollinators seems to depend mainly on the strength of the interaction, in terms of how generalist they are, along with the ability of the plant to disperse [15]. Finally, dispersal is determined by the movement behavior of individuals. It can be associated to foraging daily movement [16] or to the act of leaving the place of birth [17, 18, 19]. It is dispersal, then, that determines where individuals will be in space. And the place an individual is in space determines its surroundings, defining its chance to reproduce, to die, and with whom it is interacting in the moment. Further, some authors [20, 21, 22] suggest that local factors and processes are more important to species persistence, with the major effects at individual level, and local scale presented in the conditions at their vicinities. The

size of the vicinities, on the other hand, depends, among other things, on how they disperse [23]. The ability to disperse, then, can define how individuals perceive fragmentation, determining how the other two processes (selection and drift) will affect the fate of both individuals and populations. Here we assume the effects of habitat loss and fragmentation run in ecological time and, for now, we disregard the effects of speciation in the responses of communities to fragmented landscapes.

Concerning then the three processes described above that define populations demographies, the way species are affected by fragmentation might depend on the traits of species related to their ability to grow (fast or slow) and to survive, disperse and/or to compete. These traits should define, then, the amount of habitat an individual of a certain species requires to survive, which determines if the species are able to occur or not in the landscape [3]. Measuring species traits directly related to demography, however, is not an easy task. They are intrinsic parameters that demand demographic information through time, along with location information in case of mobile organisms. Consequently, most of the studies investigating the role of species traits on species persistence end up measuring indirect traits such as wing length of birds as a proxy to natal dispersal, or body mass [24] which are usually correlated to species longevity, growing and dispersal ability (e.g. [25, 26, 27]). However, the correlations assumed between indicator traits and the effective traits are neither guaranteed to happen or strong enough to reveal the real effect [28]. There are also many issues related to these studies' design and, in many cases, it is impossible to isolate the real effects [29, 24]. Considering then the amount of effort to measure the traits in the field, it would be important to have a theoretical hypothesis on how and which traits affect species vulnerability in fragmented landscapes. A previous theoretical description of the system could then guide experimental designs regarding how to measure the traits and in which time and spatial scale the study can be performed.

In the present chapter we aim to investigate the following question: Regarding life history traits of species in terms of how far they disperse, how fast they grow and how good they are as competitors; how, then, do these traits turn these species more or less persistent in fragmented landscapes? To answer this question we developed an individual based model (IBM) with the three out of the four processes included in community ecology studies and fragmentation theory (ecological drift, selection and dispersion) and parameters with intuitive biological meanings. The model we use here has an explicit demography, with individuals as discrete entities dying and giving birth, and it is spatially explicit, in which the way individuals interact with the landscape and other individuals depends on their location. Considering fragmentation seems to affect individuals by changing the condition at local scale, the use of IBM is a promising approach. IBMs model the mechanisms in the actual scales and levels of biological organization as it happens in nature – local and individual, respectively– on contrary to models at the landscape scale and implicit space such as presence-absence metacommunities and metapopulation, models in which local dynamics is not taken into account [30, e.g.]. Besides all the processes being modeled at the individual scales, in IBM models we are interested in the emergent macroscopic patterns (e.g. population abundance, community diversity and landscape dynamics).

Since the parametrization of the model is the primary element to validate and calibrate the model [31], linking the model predictions to observed patterns and phenomena, and then, as important as the model building,

we used parameter values based on empirical data of birds. Then, the model, under the defined ecological processes, should reflect realistic scenarios in order to respond both theoretical and practical inquiries.

We believe that using such a model to understand which and how species traits affect extinctions proneness is the first and viable step to improve and make more accurate predictions of species loss, which has both theoretical and practical importance. This approach can help not only to provide general propositions on how habitat loss can affect diversity [8] but also to give directions on the requirements of species to persist in fragmented landscapes, a primary information to recover and protect species populations in a certain area [32, 3] and thus essential to guide conservation strategies and policies[3].

4.2 Methods

To assess which traits of species are important for their persistence in fragmented landscapes we used an individual based model (IBM) in continuous time and space. Individuals in the model are able to give birth, die or move, with rates that depend on the species the individual belongs to. For births and movement rates, they also depend on the place the individual is located in the landscape. The landscape is heterogeneous and it consists of two types of backgrounds: habitat and non-habitat. When the individual is in non-habitat it is no longer able to reproduce, and its birth rate drops to zero. Another factor affecting individual birth rate is the number and species of neighbors within a certain area of influence. This area is circular with a radius that varies among species. Individual's reproduction probability depends linearly on the number of neighbors inside this circle in a Lotka-Volterra relation. Each individual, then, has a maximum birth rate, which is the rate in the absence of other competitors, and the birth decreases linearly until zero according to a competing coefficient of the species of the individuals inside the area of influence, as follows:

$$\lambda_i = \lambda_{i_0} - \sum a_{ij}N_j \quad (4.1)$$

,where λ_{i_0} is the maximum intrinsic birth rate of the of species i , N_j , the number of species of the individuals inside the territory, a_{ij} the interspecific competition coefficient of species j on species i . If the sum of the inter-specific competition coefficients ($\sum a_{ij}$) is bigger than the maximum rate (λ_{i_0}), the birth rate, λ_i is set to zero. The intrinsic death rate is constant in time and space but varies among species. Since all the rates are the inverse of the average time between events related to that rate, the intrinsic death rate is the inverse of expected life time. The movement of the individuals follows a random walk defined by two parameters: rate of movement and step size of each movement. Random walk movement can be macroscopically described by the diffusion equations with analytical solution to predict the mean displacement given the time elapsed and a diffusion coefficient,

which is defined by the two parameters of movement (i.e. rate and step size), as following:

$$\text{mean displacement} = \sqrt{Dt\pi} \quad (4.2)$$

with D as the diffusion coefficient which in a random walk system can be defined as $D = \text{step size}^2 \times \text{movement rate}/4$

To simulate the events and the time, we used the algorithm of Gillespie [33] which simulates stochastic dynamics in continuous time in an exact approximation to the time in deterministic models. It is an exact solution to simulate stochastic dynamics equivalent to the correspondent mathematical description (i.e. master equations). Each event has a specific rate to happen and, assuming they are independent events, the inter-event time of follows an exponential distribution (see [34] for more details). The model has a total of 22 parameters (see the first chapter to more details on the parameters of the model) but for our purpose we varied the values of only eight of them to analyze their effect on species persistence. The intrinsic parameters of interest were all species-specific, and they are:

1. λ_i , intrinsic birth rate, the specific birth rate of species i in the absence of competitors and when it is within habitat, it is the intercept of the equation 4.1;
2. μ_i , the intrinsic death rate, equivalent to the inverse of longevity;
3. δ , the rate of movement, which is the inverse of the average time between events of movement to each individual;
4. s_i , the distance travelled by the individual in each event of movement;
5. R_i the ray in kilometers of the circular territory of the individual;
6. $\alpha_{ij}^{\vec{}}$, a vector of competition coefficients. The other two parameters of interest were the amount of forest cover in the landscape scale and K , the carrying capacity of the species.

We ran the model within square landscapes of side measuring 10 units of length, divided into 700 smaller quadrats, which scaling by the movement parameters, the model simulates landscapes of 10000 hectares with a resolution of about 14.3 meters for the minimal unit of habita/non-habitat. We varied the percentage of forest cover with the following values: 10,20, 30, 40,50, 60,70, 80, 90 and 100%. We ran the model 500 times for each percentage of forest cover. For each run the landscape was created by randomization using an algorithm that simulates a continuous landscape from which habitat is removed in squares with side equal the resolution set to the simulations until the amount of habitat remaining is equal a certain value. The removal of squares of habitat is correlated. To choose the values of the intrinsic rates and the carrying capacity of the species we used empirical data on birds, using the Latin Hypercube method to define the parameter space and draw the values (see next section).

For the initial conditions, we assumed that the communities should be in equilibrium before fragmentation. We, then, initiated the population with their equilibrium abundance predicted by the deterministic Lotka-Volterra model for each parameter combination. The runtime was set to five times the time that the deterministic Lotka-Volterra predicts for the system to stabilize in terms of species abundance. The algorithm of simulation was implemented in C++. We used the randomization functions implemented in R, base package [35] and we used the Rcpp package from R to run the R function in the C++ program. All the simulations were run with the C++ program under the R environment [35].

4.2.1 Parameter space

To identify the effect of each of the parameter in species persistence we explored the parameter space by the Latin hypercube sampling technique (see chapter 1 for more details). We set the range of the parameter space by defining the probability density function (pdf) of the parameters and the correlation among them. To define the pdf of the parameter and the correlations, we have searched life history data of birds species from the literature and online databases, including birdwatchers database. We compiled fecundity (approximated number of eggs produced per year per individual) and longevity (length of generation in years) information based on the species sampled in six Atlantic Forest landscapes of continuous and fragmented forest (see [36] for more details on the study area and the experimental design). From the 143 species catalogued in the area, we found information of fecundity for 18 species and longevity for 130 species. Fecundity and longevity were all gathered from online databases [37, 38]. Since the compiled longevity was usually the one recorded in nature, it is probably related to how old individuals can be considering all the biotic and non-biotic interactions. However, for the model we need the potential longevity of the species for the parameter of intrinsic death rate μ — death rate is the inverse of longevity. To correct longevity to something approximated to the potential longevity we multiplied all compiled values by a constant. This constant is the average ratio between the longevity recorded in captivity and the one recorded in nature for 17 species of birds from a different and independent database; we calculated that individuals in captivity lives in average ~ 1.53 times more than individuals in nature. For the parameter of carrying capacity, K , we used population size from 25 birds species from Panamá estimated by [27]. Finally, for species dispersal power, we used natal dispersal records compiled by [26] for 45 species of birds from all parts of the globe. The natal dispersal is usually the distance that individuals move during the period of their lives. To some of the records, the authors considered natal dispersal as the distance that individuals moved until the time of the first breeding, which in most cases is the maximum distance they will make in life since they usually settle down after the first breeding. The parameter of movement rate δ is then calculated from the natal dispersal according to the equation 4.2, where mean displacement is the natal dispersal and t is the longevity of the species ($1/\mu$); with this, we have the value of D from which we can calculate the rate of movement δ once we have the value of the step size s which value definition is explained later in this section. After analyzing the empirical distributions of

quantities above we defined the probability distribution functions (pdf) each trait according as follows:

	Trait	pdf	pdf parameters	unit
Max.	Birth rate	lognormal	$\mu = 1.26, \sigma = 0.44$	eggs/year
	Longevity	lognormal	$\mu = 1.89, \sigma = 0.21$	years
	K	lognormal	$\mu = 3.24, \sigma = 0.86$	individuals
	Natal Dispersal	lognormal	$\mu = 1.31, \sigma = 1.92$	km

The fitting of the distributions to the data can be visualized in figure 4.1.

In the Latin Hypercube we can impose linear correlations (Pearson) between the sampled values of parameters that we consider that reflect the real parameter space of our system. To impose the correlation we built a matrix with the defined Pearson correlation values to each pair of parameters. Since life history traits are usually correlated with body mass, they can consequently present some level of correlation between them. We decided to use the correlation between parameters presented in our database and when it was not possible we used the correlations recorded in the literature. We, then, calculated the linear coefficient correlation (pearson) between longevity and fecundity of our database based on the birds from the Atlantic Forest. For the correlation between K and these two parameters, we used the data of estimated population size, longevity and recruitment for the birds from Panama, the same dataset we used to define the distribution of K. All the variables were log-transformed to calculate the correlation. For dispersal, we used the correlation between mean natal dispersal and broods per year, adult survival (proportional to longevity) and population size, all log-transformed, calculated by [27] to 75 birds species from the United Kingdom; they calculated the correlation discounting phylogenetic effects. They also calculated the correlation between mean natal dispersal and clutch size (number of eggs per brood) but, researching our database for the birds from Atlantic Forest, we noticed that it is the number of broods that mainly define fecundity rates, since the number of eggs per brood almost does not vary among species (2-3 eggs per brood). Our correlations matrix using Pearson correlation, for log-transformed variables, was finally defined as following:

Traits/Traits	Longevity	Fecundity	K	Natal dispersal
Longevity	1	-0.11	0.3	-0.254
Fecundity	-0.11	1	0	-0.18
K	0.3	0	1	-0.79
Natal Dispersal	-0.254	-0.18	-0.79	1

In the model we also need two more parameters to run the simulations: step size s and radius R . Both parameters had their parameter spaces defined by the parameter K and the size of the landscape. The parameter R (radius of the individual circular territory) was calculated based on the maximum number of individuals each species can have in the whole landscape (K), which is equivalent to the maximum number of non-overlapping territories that can be fit in the landscape for each species. Based on that we calculated the radius of this territory and defined the parameter

R for that species. And, since the movement of the individuals in the model are associated with dispersal and not daily movement, dispersal is defined as the act of an individual to leave its former territory. We then decided to set the parameter step size, s , as twice the R , in which each event of movement is associated with the individual changing its territory for an adjacent place but without overlapping with the former one.

The number of species in the simulations varied from 7 to 108 species. That range was set based on feeding items consumed by bird species from the dataset of the Atlantic Forest. We counted the number of species that use the same items in an approximation to guild sizes based exclusively in food items. For the competition matrix, the competition coefficients followed a normal distribution with mean equal to zero. The standard deviation of the normal distribution varied, it was 0.3 when the number of species was less or equal to ten, 0.21 when the number of species was bigger than 10 and less or equal to 30 and 0.09 when the number of species was higher than 30. The connectance, which was the proportion of competition coefficient different from a null value, was 0.8 when the number of species was less or equal to ten; 0.64 when the number of species was bigger than 10 and less or equal to 30 and 0.24 when the number of species was higher than 30. We decided to vary the standard deviation of the coefficient and the connectance of the interaction matrix because we noticed from the dataset that in larger “guilds” the competition should be smaller or more absent between species, because they tend to be more generalist species, consuming more than one or two types of food, and foraging in more than one stratum without overlap with other species. Meanwhile smaller “guilds” tends to be comprised by food specialists that forage in the same stratum. The decision to vary the standard deviation and connectance was based not only on ecological premises but also on the stabilization of competing system [13]. If we wanted to have bigger communities we should decrease the connectance of interaction matrix or the level of competition in order to have coexistence. We, then, decided to vary both in order to meet a balance of coexistence. Coexistence was checked by the analytical solution from the deterministic Lotka-Volterra model to avoid simulating communities with competitive exclusion even in continuous forest (details on coexistence conditions in Appendix 1 of this thesis). The Latin hypercube sampling was done under the R environment [35] using the R package *pse* [39].

4.2.2 Statistical analyses

To analyze which parameters were related to species persistence in different levels of habitat cover, we performed generalized linear models with mixed-effects and binomial errors. The response variable was species persistence, measured by the presence and absence of the species at the end of the simulations. As persistence could be affected by the combination of interacting species present and the landscape configuration, we included each combination of parameters and landscape as a random effect (henceforth “community effect”). The fixed-effect variables were: (1) intrinsic growth rate, *bmax-morte*, that indicates how fast the populations of each species can grow; (2) natal dispersion; (3) competition ability, which is the

equilibrium size of the population in relation to the carrying capacity of the species predicted by the Lotka-Volterra model. All the predictor variables were standardized to have mean equal zero and variance equal one [40].

Since our aim was to identify which traits are related to species persistence and to habitat loss, in our analysis we focused on the interaction of each trait and the percentage of habitat cover. We had then the following hypothesis: (1) sensibility to fragmentation and habitat loss does not vary among species, with the effect of species traits on species persistence being the same in all landscapes; (2) sensitivity to fragmentation and habitat varies among species and it is defined by their traits in which each trait, or combination of traits, has a different effect on species persistence depending on the level of habitat reduction. Those hypothesis were translated into eight different statistical models (table 4.1).

Tabela 4.1: Description of the generalized linear models with mixed-effects fixed and random and binomial response variable used to analyze the effect of the species traits on species persistence in fragmented landscapes. In all the models with interaction, the continuous landscape is the reference level

Model	Fixed-effects	Random-effect
Mod0	$r + N^* + D + FC$	Community
Mod1	$r + N^* + D + FC + r:FC$	Community
Mod2	$r + N^* + D + FC + N^*:FC$	Community
Mod3	$r + N^* + D + FC + D:FC$	Community
Mod4	$r + N^* + D + FC + r:FC + N^*:FC$	Community
Mod5	$r + N^* + D + FC + r:FC + D:FC$	Community
Mod6	$r + N^* + D + FC + N^*:FC + D:FC$	Community
Mod7	$r + N^* + D + FC + r:FC + N^*:FC + D:FC$	Community

r = intrinsic birth rate - intrinsic death rate; N^* = proportion of the carrying capacity that the species can reach when competition is present, predicted by a deterministic Lotka-Volterra model; D = Natal dispersal; FC = class of percentage of habitat loss at the landscape level with range of 0 to 90 by 10.

The models were compared using model selection by Akaike criterion (AIC). Afterwards we build graphics of the predictions of selected model per by categories of species abilities. We created the categories dividing the values of parameters in low values and high values and calculated the average of the predictions within each category and the correspondent standard deviation within. We considered slow growing species those with intrinsic growth rates smaller than 6.038662 and fast growing species the ones with higher intrinsic growth rates. Bad dispersers are the species which natal dispersal is less than 2.454106 and good dispersers are all the other species that disperse more than that. Finally, bad competitors are the species that reach less than 75% of its carrying capacity in a deterministic system without dispersion (deterministic Lotka-Volterra), all the other species that were predicted to reach more than 75% of their carrying capacity were considered good competitors. All graphics and statistical analyses were performed in R [35]. For

the statistical analysis we used the lme4 R package [41].

4.3 Results

We analyzed the effect of three species traits on species persistence in ten levels of habitat loss at the landscape level and assessed if their effect change among landscapes with different amount of habitat. The model that best described persistence in the simulations was the model in which the effect of intrinsic growth rate (birth rate minus death rate), competition ability and dispersal interact with the effect of percentage of habitat (table 4.2, mod7).

Tabela 4.2: Akaike Information Criteria (AIC), difference between each model and the model with lowest AIC (dAIC), degrees of freedom (df) and weight. The selected model (mod6, lowest AIC) includes the effect of intrinsic growth-rate, natal dispersal, competition ability, amount of habitat and the interactions of natal dispersal and competition ability with the amount of habitat on species persistence

Model	AIC	dAIC	df	weight
mod0	136112.9	2800.3	6	<0.001
mod1	136114.3	2801.7	7	<0.001
mod2	135656.0	2343.4	7	<0.001
mod3	133486.9	174.3	7	<0.001
mod4	135657.9	2345.4	8	<0.001
mod5	133481.1	168.5	8	<0.001
mod6	133320.3	7.7	8	0.021
mod7	133312.6	0	9	0.979

The intrinsic growth rate has a positive effect in species persistence, but its effect is slightly weaker when the amount of habitat is reduced. Dispersal has a general negative effect on persistence in all landscapes; its negative effect increases with the reduction of percentage of habitat (table 4.3). In our simulation species with higher dispersion ability, then, have a higher probability to get extinct when the amount of habitat is lower. Competition ability has a positive effect on species persistence in all landscapes, however this effect is weaker when the amount of habitat is reduced (table 4.3).

Species that have a higher competitive ability (high N^*) and are good dispersers (high natal dispersal) had the highest increase in extinction risk when the amount of habitat was reduced (figure 4.2). That effect is more evident for the species with lower intrinsic growth rates (i.e. slow growing species). All the other combinations of traits confer high or low persistence in general and their effect on species persistence did not strongly interact with the amount of habitat. Thus, good dispersers that are bad competitors have low persistence no matter the amount of habitat at the landscape. Bad dispersers but good competitors, on the other hand, have always a high probability to persist in all the landscapes (figure 4.2). Finally, as

Tabela 4.3: **Estimative of the effect of each predictor variable (standardized) on species persistence and correspondent standard error for the selected model**

Predictor	Estimate	Std. Error	z value	Pr($\leq z $)
(Intercept)	1.328055	0.012419	106.94	< 2e-16 ***
r	0.145523	0.007630	19.07	< 2e-16 ***
RankCompeticao	0.764833	0.011504	66.48	< 2e-16 ***
Dispersao	-2.308891	0.012764	-180.88	< 2e-16 ***
CF	-0.665483	0.012387	-53.72	< 2e-16 ***
r:CF	-0.023690	0.007593	-3.12	0.00181 **
RankCompeticao:CF	-0.151761	0.011384	-13.33	< 2e-16 ***
Dispersao:CF	-0.571230	0.011818	-48.34	< 2e-16 ***

expected, the mean proportion of persisting species decreased with the reduction of amount of habitat (figure 4.3).

4.4 Discussion

The model revealed that all analyzed traits affect species persistence in fragmented and continuous landscapes. That result was already expected since the model is stochastic, in which traits related to the regulation of population size – i.e competition effects and intrinsic growth rate – mediate the fluctuation of size of the populations along time and then the drifts of abundances. Also, since we defined the boundary of the landscapes as absorptive without immigration, we knew that movement defined as a random-walk would affect persistence in all landscapes, with species with higher dispersal being more prone to be lost to the absorptive boundary. However, in this chapter we were interested if the effects of traits on species persistence are affected by habitat loss. The question was then: which traits are related to species persistence when the habitat is lost and fragmented? We found that the most vulnerable species are those with higher dispersion rates, in particular the good competitors. Because they travel more, individuals of good disperser species are able to broadly explore the landscape space. Consequently they get exposed to the matrix much more often than bad dispersers, truly sampling (“experiencing”) the habitat loss and fragmentation process. Meanwhile individuals of bad disperser species probably only notice the matrix if they start in non-habitat, in the beginning of the simulation, or if there is non-habitat area around its near vicinity. That is why the negative effect of dispersal is stronger when the amount of habitat is reduced. However, that sensitivity was stronger for the good dispersers that are also good competitors. Bad competitors that are good dispersers have a low persistence in all kinds of landscapes; since they travel more, they get exposed to superior competitors, when the amount of habitat is high, and to the matrix, when the habitat is reduced. Thus, their persistences do not change among landscapes with different percentage of habitat.

In the next two sections, we discuss with more details how the results were produced by the model and how they relate to the prediction of other theoretical

models and verbal hypothesis. Finally we finish this chapter with a conclusion section to discuss the approach we used here to develop and explore the model and to recapitulate the main results of the simulations to infer which ecological process seems to be more important to restructure communities with habitat loss.

4.4.1 Size regulation vs. persistence

The parameters directly related to the traits that regulate populations sizes in the model are: (1) intrinsic growth-rate – the difference between the intrinsic birth and death rates – that defines how fast a population can grow in the absence of inter or intra-specific competition and (2) competition coefficients, which affect the effective species birth rate as vicinity become crowded. Assuming that habitat loss and fragmentation, as other kinds of environmental disturbance, reduce populations sizes, populations become more prone to extinction after the habitat loss by ecological drift [12]. That effect could be less dramatic for species with high intrinsic growth-rates, since that would enable the populations to grow fast after a disturbance recovering its original size [42, 24, 43]. In our model, nevertheless, the intrinsic growth-rate does not become more important to persistence when the amount of habitat is reduced (compared to its importance in continuous landscapes). On contrary, its effect seems to be less important to persistence in fragmented landscapes. That is because habitat reduction in our model, on contrary to studies of general disturbance (e.g.[43]), is a permanent disturbance in which former areas of habitat turn into areas where individuals are unable to reproduce. Solutions for estimates of mean time of extinction for single population with logistic growth with environmental noise predict that the time to extinction is shorter with longer adverse conditions when compared with brief environmental fluctuations (see more details in [44]).

Habitat loss might not be a disturbance as permanent as it is in our model, since the habitat can regenerate, but it can be considered a long term one. Habitat loss, then, would decrease not only the populations sizes but also the effective carrying capacity of the species in this new environment, since it reduces the amount of resources. Besides, habitat loss and fragmentation does not necessarily reduce species abundances instantaneously. For mobile organism, for instance, such birds, habitat loss is not always an event of drastic mortality and instantaneous reduction of populations, since they can fly away from the local area where habitat was just removed. Thus, if populations are not dramatically reduced and their effective carrying capacities have been decreased, the populations will not be in their way to recover their former size; they will be probably decreasing to a lower carrying capacity. A high intrinsic growth-rate, then, will not ensure any additional advantage for species to persist in scenarios where the reproduction of all individuals, regardless of the species, is set to zero in the matrix with competition remaining only in the habitat patches as simulated by our model.

Regarding the competition ability, it is predicted that a high competition ability can both increase [45] or decrease [30] the chances of a species to persist in fragmented landscapes with reduced amount of habitat. Both predictions are based in metacommunity models with competition[46], in which species can only co-

lonize the fragments free from their own species and other species competitively superior[30, 45]. Inferior competitors, then, would have less patches available to colonize. The difference between the two kinds of prediction relies on the assumption of a competition-dispersal trade-off and the kind of habitat destruction, random or not. Since in both cases it is predicted that dispersal has a positive effect on persistence, when the trade-off is assumed, good competitor becomes bad disperser and then more prone to exist. And, when the trade-off is absent, the positive effect of competition flourishes and individuals of superior competitor species are able to invade fragments more easily, since they will find most of the times weaker competitors when reaching new fragments and will also resist the invasion of competitors when already inside a fragment of habitat [45].

In our model we found that when habitat is removed competitive ability actually becomes less important to species persistence than when the habitat is continuous. That happens because when the habitat is destroyed, areas lacking competition among species are created: non-habitat, or the matrix. In our model, when the amount of habitat is reduced, if two competitors are close enough to compete, but are located in a matrix area, they will both have their birth rate set to zero, regardless of the competition differences. That prevention of reproduction by the matrix might be a realistic scenario, considering that most terrestrial mobile organisms that hatch eggs needs specific habitats to nest. We found, then, that competition is less important in fragmented landscapes, but that does not mean that fragmentation improves coexistence, it improves only another trait to start becoming important for the persistence of those species, dispersal ability (details in the next section).

If we consider the amount of habitat reduction as a factor of stress, since the birth rate is null in the matrix, we can make a link with stress gradient hypothesis[47]. Although this hypothesis has been guiding facilitation studies since it was originally proposed in 1994 [48], it makes predictions regarding the role of competition along a stress gradient. In the upper extreme of the gradient competition would lose its structuring force where only species that can handle the conditions – presenting adaptations or establishing positive interaction with other species – persist. And that is what happened with the individuals in our model. Habitat reduction promotes areas without inter-intra-specific interaction, where being a superior or inferior competitor will not make any difference to coexistence.

4.4.2 Dispersal vs. persistence

Predictions based on metapopulation and metacommunity [49] models, in general establish a positive relationship between dispersal ability and species persistence [30]. Mathematical spatially explicit dispersal models of landscapes with different types of patches, in which individuals have smaller movement rate in favorable patches than in unfavorable ones, also predict a positive effect of dispersal on species persistence [50]. But empirical data seems not to strongly support those predictions, with most of datasets presenting no effect or a negative effect of dispersal on persistence (eg. [51, 52, 53]). The hypothesis to explain the lack of empirical support are generally related to the interaction of dispersal with other specific traits and also the way dispersal is modeled. In metacommunity models (e.g.[30]), for instance,

dispersal only refers to the rate of successful dispersal assuming that individuals would be able to stop once a suitable patch is reached. There is no explicit cost to dispersal, then. However, in models of single patch immersed in a deadly matrix, when dispersal is in terms of travel distance, and patches are gradually reduced, dispersal starts to affect negatively the persistence, since individuals start to fall into the inhospitable matrix [54, 55].

Here we found that dispersion by random walk had a negative effect on persistence in fragmented landscapes. Similarly to the reaction-diffusion model in patches merged in deadly matrix [54], in our model the presence of the matrix might decrease the effective growth-rate of population, however it is due to a decrease in birth-rate and not an increase in death rate. Part of the negative effect might also be due to the negative correlation between dispersal and carrying capacity. Previous individual-based models of populations predicted that if a negative correlation between population size (or carrying capacity) and dispersal power is assumed, the predicted positive effect of dispersal can be buffered or turned into negative [24]. Such correlation is trying to describe a commonly observed trade-off, in which species with higher dispersal power are the ones which need larger life areas per individual [23]. That demand of area makes the population smaller and then more prone to stochastic extinction when the amount of habitat is reduced. In our model we assumed the negative correlation between dispersal and carrying capacity; good dispersers, then, would be more susceptible to extinction by drift and part of the result we found, dispersal negatively affecting persistence, might be due to this relation. But the major factor that might be contributing to this negative effect particularly in fragmented landscapes is probably the higher exposition to the matrix by the individuals with higher dispersal. Once in non-habitat any individual was unable to give birth. Thus, when habitat was reduced, individuals dispersing in random-walk start to have a higher probability to fall in non-habitat in every event of dispersal. That probability should be even higher when the amount of habitat decreases and the dispersal power increases. At the same time, when a individual is in non-habitat, the chances for it to remain in the matrix is still high if the amount of habitat is too low. The cost to disperse, then, gets higher. A study with dispersal behavior of birds in the Amazon forest found that individuals of species that disperse less after the event of habitat loss were the most persistence in the fragments [53]. The study, however, did not investigate the mechanism behind the correlation, but speculated that it could be related to effects on reproduction or survival outside the fragments. In the case of our model, being a good disperser might imply in high risks to reproduction.

Although the negative effect of dispersal is not due to a deadly matrix as imposed by previous diffusion models (e.g [54]), in both cases the matrix affects negatively the intrinsic growth rate of the populations (birth rate minus death rate); in one case it increases the death rates and in another the birth rates. In our model, then, populations of better dispersers might have individuals that give birth only eventually – when they fall in a few patches of habitat and before leaving it to the next event of dispersal – with low chances to increase the population, making it prone to get extinct by drift. Maybe that is why the proportion of the total species that persist in landscapes with less than 40% of habitat reduces so drastically,

as the cost for dispersion gets higher and higher in terms of reproduction. Its worth to remind that in the model the changes of position in space are due to dispersal and not to daily movements. Thus, individuals have only a few chances to disperse during life, in which each event of dispersal presents a high consumption of energy, and if an individual falls into the matrix, it will take a while until it is able to leave again. And when the amount of habitat is reduced, it gets harder to fall in habitat again. That kind of prediction reinforces the idea of the existence of a threshold regarding how fragmentation and habitat loss affect the ecological processes and then diversity at the fragment and landscape scales. Percolation models (e.g. [56]), for instance, predict a threshold on richness when the amount of habitat is lower than 30%-40%. In those models the thresholds is not directly related to the balance of costs and benefits of dispersal, depending on how high or low is the probability of dispersing individuals to fall in non-habitat; it is due to the premise that an individual only moves through habitat and, when the amount of habitat is too low, corridors of habitat disappear, preventing dispersal. In our model, when the amount of habitat is so reduced that the cost of dispersal to reproduction is too high, the effect is analogous: population will also be prevented to reach distant patches because their individuals will probably die while dispersing, without having the chance to reproduce and be replaced by another dispersive individual to keep moving. In our model, then, dispersal success decreases with the reduction of amount of habitat at the landscape scale. With the decrease of functional connectivity, individuals of populations would be trapped inside small patches of habitat susceptible to extinction by drift. Mathematical spatially explicit dispersal models of landscapes with different types of patches, in which individuals have smaller step size when in favorable patches than in unfavorable ones or move slower in the patches where they tend to enter less, also predict a negative effect of dispersal (diffusion) on persistence when the size of the unfavorable patch is higher [50]. A verbal model predicting thresholds also assume that dispersion gets harder, for several reasons, when the amount of habitat is reduced above a certain level making the population to be reduced in small and isolated patches of habitat [57].

Besides this negative effect of random-walk dispersion in fragmented landscapes, it is worth noticing that it happens only for good competitors, since bad competitors have always a low persistence even in continuous landscapes. Thus, any other combinations of dispersal and competition ability do not affect persistence more or less than they already do in general in the model, being the landscape continuous or fragmented. Good competitors always have a high probability to persist in continuous landscapes, no matter how high is their dispersal ability, since dispersal in this case will cause them to have a higher encounter rate with competitors, which in this case will be weaker competitors. However, in fragmented scenarios with reduced amount of habitat and increasing amount of matrix, good competitors that are also good dispersers will have a high chance of encountering an opponent that will always beat them: the matrix. The encounter rate with the matrix in this case will be higher as the amount of habitat is reduced. Bad competitors, on the other hand, will always have a low persistence if they are good dispersers; when in continuous habitat the encounter rate with superior competitors will be high and when in fragmented landscapes the encounter rate with the matrix will also be

high. Finally, good competitors that are also bad dispersers will always have a high persistence in both continuous and fragmented landscapes. When in continuous landscapes, they eventually disperse and, if they encounter competitors, they will be able to beat them, and when in fragmented landscape they have more chances to stay in surrounding areas, decreasing their chances to fall in matrix when located in habitat.

4.4.3 Conclusions

Here we build a model including ecological processes present in community ecology and landscape ecology hypothesis – drift, dispersal and inter-specific interactions – which affect species demography. The processes were based on well studied theoretical models from community and population ecology – stochastic birth and death in continuous time, diffusive movement of individuals and Lotka-Volterra competition – with explicit and heterogeneous space (i.e. habitat and non-habitat). Many questions regarding the effects of fragmentation could be investigated with these models, but here we decided to investigate how species with different traits, but equivalent tolerance to the matrix, persist in heterogeneous space. The model was explored to describe communities of birds in fragmented landscapes. We did that by defining the parameter space based on empirical data using the Latin Hypercube Sampling. Using that technique we could build several different communities with traits' values following the distributions and correlations (or trade-offs) presented in the empirical data. We could, then, be able to explore a broader spectrum of types of bird communities instead of using fixed parameter values representing one single kind of community. The use of the LHS in simulation studies is more commonly applied to compare model predictions and empirical data (e.g. [58, 59]). However we believe that using the LHS also to explore the behavior of the model, and check for the effect of each parameter on the response variable, can be a fruitful approach that points to the premises of the model that might need adjustment. It can also help to better explain the fitness or deviances between data and model when trying to validate it empirically.

After exploring the model for this chapter we have identified the main limitations of the model in terms of oversimplification that could change the output of the simulations regarding the range of possible results. One of the simplifications is the description of dispersal by random-walk movement. We considered the random-walk movement as an approximation to the dispersive behavior of forest species, that aside from not being able to reproduce in the matrix, might also be unable to change their behavior when in the matrix. Because of that, dispersal had a strictly negative effect on persistence in fragmented landscapes. Besides the prediction matches with most of the empirical data so far available [24], we know that individuals can have different behaviors of dispersion when habitat is reduced[53]. If individuals could change in some way their dispersive behavior when in matrix, that effect could have been different. In simple reaction-diffusion models, for instance, in which individuals have different movement behaviors depending on the quality of the patch they are located [50], the effects of dispersion on persistence can be positive when the size of the unfavorable patch (analogous to the matrix) is small, and negative when

it is big. Making dispersal be different when individuals are in the matrix, then, could have made our model to produce a more varied spectrum of outputs making the model more general. However, we tried not to force any hypothesized “matrix-effect” that could guarantee a “fragmentation effect”. Our endeavor was to assess if the habitat loss and fragmentation effect on species persistence could emerge only by reducing the amount of area of reproduction and to analyze how species’ traits could overcome that. Besides that, we know that including more parameters in the model would also mean a higher cost of simulation running time and effort for parametrization.

Summing up our results have shown that species growth rates seems not to directly affect species persistence in landscapes with reduced amount of habitat. It does not mean that drift is not important to species loss in fragmented landscapes, since drift is a statistical property of small systems with reduced growth rates. It means that the effect of drift might be mediated by other traits of species traits that contribute to population and growth-rate reductions in fragmented landscapes.

In this context, dispersal seems to play an important role in that. If dispersal makes individuals to fall into the matrix, it is reducing populations growth rates, and this effect is stronger in species with a higher dispersing ability. Our results have shown that negative effect of dispersal ability is particularly important in species with a high ability for overcoming competition. We conclude, then, that both dispersal and species interaction are important ecological processes determining how species can be affected by habitat loss. However, most of the current theoretical models describing fragmented landscapes have been considering single populations (e.g.[60, 61]) assuming species neutrality in terms of dispersal[62, e.g.] and/or interaction [63, e.g.] for the sake of simplification. And since in our model habitat loss apparently reduced the importance of species interactions, it seems promising to investigate particularly the role of species interaction in fragmented landscapes. It could improve not only the understanding of the dynamics of fragmented landscapes but could also provide valuable insights regarding the role of species interactions in structuring or re-structuring communities in a gradient of stress.

Referências Bibliográficas

- [1] (2005) Millennium ecosystem assessment. ecosystems and human well-being: Synthesis. Technical report, World Resources Institute.
- [2] Fazey I, Fischer J, Lindenmayer DB (2005) What do conservation biologists publish? *Biological Conservation* 124: 63–73.
- [3] Fahrig L (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487–515.
- [4] MacArthur R, Wilson E (1967) *The theory of island biogeography*. Princenton University Press.
- [5] Connor EF, Courtney AC, Yoder JM (2000) Individulas-area relationships:

- The relationship between animal population density and area. *Ecology* 81: 734–748.
- [6] Prugh LR, Hodges KE, Sinclair ARE, Brashares JS (2008) Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 20770–20775.
 - [7] Banks-Leite C, Ewers RM, Metzger JP (2013) The confounded effects of habitat disturbance at the local, patch and landscape scale on understorey birds of the Atlantic Forest: Implications for the development of landscape-based indicators. *Ecological Indicators* 31: 82–88.
 - [8] Ewers RM, Didham RK (2006) Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81: 117–142.
 - [9] Fischer J, Lindenmayer DB, Barry S, Flowers E (2005) Lizard distribution patterns in the Tumut fragmentation "Natural Experiment" in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 123: 301–315.
 - [10] Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
 - [11] Pielou EC (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley.
 - [12] C W, T S, S Z (1994) Minimum viable populations. In: H R, editor, *Modelling extinction and survival of small populations*, Springer. p. 67–103.
 - [13] May RM (2001) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, 1–235 pp. doi:10.1109/TSMC.1978.4309856.
 - [14] Allesina S, Tang S (2011) Stability Criteria for Complex Ecosystems. *Nature* 483: 205–208.
 - [15] Astegiano J, Massol F, Vidal MM, Cheptou PO, Guimarães PR (2015) The Robustness of Plant-Pollinator Assemblages: Linking Plant Interaction Patterns and Sensitivity to Pollinator Loss. *Plos One* 10: e0117243.
 - [16] Fagan WF, Lewis Ma, Auger-Méthé M, Avgar T, Benhamou S, et al. (2013) Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters* 16: 1316–1329.
 - [17] Dingle H, Drake VA (2007) What Is Migration? *BioScience* 57: 113–121.
 - [18] Bonte D, Van Dyck H, Bullock JM, Coulon A, Delgado M, et al. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews* 87: 290–312.
 - [19] Bauer S, Klaassen M (2013) Mechanistic models of animal migration behaviour. *Journal of animal ecology* 82: 498–508.
 - [20] Cushman Sa, Mcgarigal K (2004) Hierarchical Analysis of Forest Bird Species-Environment Relationships in the Oregon Coast Range. *Ecological Applications* 14: 1090–1105.

- [21] Boscolo D, Metzger JP (2009) Is bird incidence in Atlantic forest fragments influenced by landscape patterns at multiple scales? *Landscape Ecology* 24: 907–918.
- [22] Betts MG, Fahrig L, Hadley AS, Halstead KE, Bowman J, et al. (2014) A species-centered approach for uncovering generalities in organism responses to habitat loss and fragmentation. *Ecography* 37: 517–527.
- [23] Mühlenberg M, Hovestadt T, Röser J (1991) Are there minimal areas for animal populations? In: Seitz A, Loeschke V, editors, *Species Conservation: A Population-Biological Approach*, Birkhäuser Basel, *Advances in Life Sciences*. pp. 227–264. doi:10.1007/978-3-0348-6426-8_16. URL http://dx.doi.org/10.1007/978-3-0348-6426-8_16.
- [24] Henle K, Davies KF, Kleyer M, Margules C, Settele J (2004) Predictors of Species Sensitivity to Fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13: 207–251.
- [25] Gaston KJ, Blackburn TM (1996) Conservation implications of geographic range size-body size relationships. *Conservation Biology* 10: pp. 638–646.
- [26] Sutherland GD, Harestad AS, Price K, Lertzman KP (2000) Scaling of natal dispersal distances in terrestrial birds and mammals. *Conservation Ecology* 4: 16.
- [27] Brawn JD, Karr JR, Nichols JD (1995) Demography of Birds in a Neotropical Forest : Effects of Allometry , Taxonomy , and Ecology. *Ecology* 76: 41–51.
- [28] Blackburn TM, Gaston KJ (1997) A critical assessment of the form of the interspecific relationship between abundance and body size in animals. *Journal of Animal Ecology* 66: pp. 233–249.
- [29] Lawton J (1995) Population dynamic principles. In: Lawton J, May R, editors, *Extinction rates*, Oxford, UK: University Press. pp. 147–163.
- [30] Tilman D, May RM, Lehman CL, Nowak Ma (1994) Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- [31] Chalom A, de Prado PIDKL (2015) Uncertainty analysis and composite hypothesis under the likelihood paradigm : 1–25.
- [32] Fahrig L (2001) How much habitat is enough? *Biological Conservation* 100: 65–74.
- [33] Gillespie DT (1976) A general method for numerically simulating the stochastic time evolution of coupled chemical reactions. *Journal of Computational Physics* 22: 403–434.
- [34] Renshaw E (1993) *Modelling Biological Populations in Space and Time*. Cambridge University Press.

- [35] R Core Team (2014) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- [36] Banks-Leite C, Ewers RM, Kapos V, Martensen AC, Metzger JP (2011) Comparing species and measures of landscape structure as indicators of conservation importance. *Journal of Applied Ecology* 48: 706–714.
- [37] International B (2015). Iucn red list for birds. URL <http://www.birdlife.org>.
- [38] WikiAves (2015). A enciclopédia das aves do brasil. URL <http://www.wikiaves.com.br>.
- [39] Chalom A, de Prado PIKL (2014) pse: Parameter space exploration with Latin Hypercubes. URL <http://CRAN.R-project.org/package=pse>. R package version 0.4.0.
- [40] Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer-Verlag New York, 574 pp.
- [41] Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- [42] Noon BR, McKelvey KS (1996) A common framework for conservation planning: linking individual and metapopulation models. In: McCullough DR, editor, *Metapopulations and wildlife conservation*, Washington, DC: Island Press. pp. 139–165.
- [43] Haddad NM, Holyoak M, Mata TM, Davies KF, Melbourne Ba, et al. (2008) Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. *Ecology Letters* 11: 348–356.
- [44] Ovaskainen O, Meerson B (2010) Stochastic models of population extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 25: 643–652.
- [45] McCarthy Ma, Lindenmayer DB, Drechsler M (1997) Extinction debts and risks faced by abundant species. *Conservation Biology* 11: 221–226.
- [46] Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75: 2–16.
- [47] Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ (2009) Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199–205.
- [48] Bertness MD, Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution* 9: 191–193.
- [49] Hanski I (1998) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press.

- [50] Maciel GA, Lutscher F (2013) How individual movement response to habitat edges affects population persistence and spatial spread. *The American naturalist* 182: 42–52.
- [51] Warburton NH (1997) Structure and conservation of forest avifauna in isolated rainforest remnants in tropical australia. In: WF L, RO B, editors, *Tropical Forest Remnants*, Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- [52] Bahl A, Pfenninger M, Bamberger H, Frye M, Streit B (1996) Survival of snails in fragmented landscapes. In: Settele J, Margules C, Poschlod P, Henle K, editors, *Species Survival in Fragmented Landscapes*, Springer Netherlands, volume 35 of *The GeoJournal Library*. pp. 329–343. doi:10.1007/978-94-009-0343-2_40. URL http://dx.doi.org/10.1007/978-94-009-0343-2_40.
- [53] Van Houtan KS, Pimm SL, Halley JM, Bierregaard RO, Lovejoy TE (2007) Dispersal of Amazonian birds in continuous and fragmented forest. *Ecology Letters* 10: 219–229.
- [54] Skellam JG (1951) Random dispersal in theoretical populations. *Biometrika* 38: 196–218.
- [55] Okubo A (1980) *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models*. Springer–Verlag.
- [56] With Ka, Crist TO (1995) Critical Thresholds in Species ' Responses to Landscape Structure. *Ecology* 76: 2446–2459.
- [57] Pardini R, de Bueno AA, Gardner Ta, Prado PI, Metzger JP (2010) Beyond the fragmentation threshold hypothesis: Regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS ONE* 5.
- [58] Hartig F, Calabrese JM, Reineking B, Wiegand T, Huth A (2011) Statistical inference for stochastic simulation models - theory and application. *Ecology Letters* 14: 816–827.
- [59] Lagarrigues G, Jabot F, Lafond V, Courbaud B (2015) Approximate Bayesian computation to recalibrate individual-based models with population data: Illustration with a forest simulation model. *Ecological Modelling* 306: 278–286.
- [60] Fahrig L (1998) When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling* 105: 273–292.
- [61] Kanagaraj R, Wiegand T, Kramer-Schadt S, Goyal SP (2013) Using individual-based movement models to assess inter-patch connectivity for large carnivores in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 167: 298–309.
- [62] Solé RV, Alonso D, Saldaña J (2004) Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities. *Ecological Complexity* 1: 65–75.
- [63] Campos PRa, Neto EDC, de Oliveira VM, Gomes MaF (2012) Neutral communities in fragmented landscapes. *Oikos* 121: 1737–1748.

Figura 4.1: Frequency distributions of life history parameters in the original and log-transformed scales, compiled from published surveys. The curves are log-normal and normal distributions fitted to untransformed and and log-transformed data. The fitted distributions were used to define the parameter space from which values were sampled to be used in the stochastic simulations of community dynamics in fragmented landscapes.

Figure 4.2: Predicted average and correspondent standard deviation of the proportion of persistent species in each percentage of amount of habitat according to the prediction of the selected model. We considered slow growing species those with intrinsic growth rates smaller than 6.038662 (90% of all species) and fast growing species the ones with higher intrinsic growth rates. Bad dispersers are the species which natal dispersal is less than 2.454106 (60% of all species) and good dispersers are all the other species that disperse more than that. Finally, bad competitors are the species that reach less than 75% of its carrying capacity in a deterministic system without dispersion (deterministic Lotka-Volterra), all the other species that were predicted to reach more than 75% of their carrying capacity were considered good competitors.

Figura 4.3: Boxplot of the number of species in each percentage of amount of habitat at the landscape scale. The mean richness decreases with the reduction of habitat, that reduction is more pronounced with amount of habitat lower than 40%. In the landscape with 100%, extinctions still happen due mainly to the stochastic effects, drift.

Capítulo 5

Discussão Geral

A gama de opções de exploração do modelo TWoLife dentro do contexto de cada capítulo da tese é bastante extensa. Afinal, o contexto teórico específico de cada capítulo abrange áreas de estudo inteiras da ecologia. Assim em cada capítulo poderíamos ter explorado diferentes perguntas utilizando, por exemplo, diferentes variáveis-resposta, uma vez que o modelo está implementado no nível do indivíduo mas pode ser explorado até o nível de comunidades, ou então considerando diferentes dinâmicas para responder as mesmas perguntas, uma vez que o modelo é flexível o suficiente para descrever sistemas com diferentes premissas (e.g. espaço explícito ou ausente, interação local ou global) e diferentes combinações de processos ecológicos (e.g. deriva, deriva+competição, deriva+facilitação, deriva+dispersão). Porém, aqui optamos por abordar apenas uma pergunta por assunto, de modo a explorar a abrangência do domínio de aplicação do modelo de simulação. Assim, exploramos o modelo de modo que ele assumisse diferentes premissas e descrevesse diferentes modelos teóricos e sistemas de estudo.

No primeiro capítulo decidimos explorar o modelo em sua forma mais completa, com espaço explícito e interações locais e com todos os processos implementados: deriva, seleção (competição) e dispersão. Definimos um espaço de parâmetros arbitrário, no sentido de abrangência sem referência com um grupo específico, para explorar o modelo priorizando a variação dos coeficientes de competição e taxas de reprodução e morte. e avaliar o efeito da estocasticidade demográfica sobre o sistema de competição de Lotka-Volterra. Concluimos que para o modelo e o espaço de parâmetros definido a estocasticidade demográfica tem um efeito forte o suficiente para reduzir o número de espécies persistentes quando comparado com o previsto pelo modelo determinístico. Os parâmetros relacionados com a dispersão e a interação local não afetaram o número de espécies persistentes. Porém é preciso lembrar que nós exploramos o espaço de parâmetros priorizando a variação de valores de parâmetros em si e não fazendo correspondência com nenhum sistema biológico em particular. Assim, não assumimos nenhuma correlação entre parâmetros de modo a refletir demandas conflitantes entre diferentes características das espécies que podem afetar o comportamento do modelo. Além disso, não acompanhamos a trajetória de cada espécie nas simulações, não sabemos quais espécies estão mais suscetíveis a extinção no modelo de simulação quando comparado à dinâmica determinística. Então não sabemos se entre as espécies que se extinguíram na dinâmica estocástica estavam todas as espécies previstas para serem excluídas por competição no modelo determinístico. Assim, não pudemos determinar, por exemplo, se a estocasticidade demográfica e a dispersão de alguma forma afetaram positivamente a persistência de espécies que estavam fadadas a serem excluídas na dinâmica determinística sem dispersão. A análise do comportamento do modelo TwoLife de múltiplas espécies portanto não foi feita à exaustão. Entre as próximas etapas adicionais de análise do modelo estão a análise de simulações assumindo diferentes combinações de processos, considerando ora interações locais e ora globais. Além disso, pretendo investigar o papel de demandas conflitantes – correlações entre parâmetros no modelo – sobre a importância relativa de cada processo ecológico sobre a diversidade das comunidades simuladas.

Tendo avaliado o efeito da deriva para a coexistência das espécies, no segundo capítulo, decidimos testar a validade lógica das previsões da Hipótese do Distúrbio

Intermediário, desconsiderando o espaço e considerando que sistemas biológicos apresentam estocasticidade demográfica. Concluimos que o distúrbio pode promover coexistência em um sistema de competição de Lotka-Volterra sem espaço, porém, em níveis aparentemente mais baixos do que o previsto pela hipótese original. Além disso, concluimos, que apesar das previsões da IDH poderem ser geradas elas ocorrem apenas em sistemas muito grandes, em que o efeito de deriva se torne irrelevante. Apesar de termos resultados novos que ampliam a discussão sobre a hipótese ainda existe uma gama de possibilidades de se explorar o efeito de distúrbio com o modelo desenvolvido. Algumas perguntas interessantes que poderiam ser exploradas seriam questões relacionadas à espacialização do modelo, em termos de como o distúrbio se localiza no espaço. Em um caso simples o distúrbio poderia ser definido como a retirada de indivíduos de uma certa área em que sua intensidade seria medida pelo tamanho da área afetada. Modelando o distúrbio dessa maneira outra pergunta interessante é como a dispersão dos indivíduos pode afetar o efeito do distúrbio sobre a coexistência das espécies. Assim, poderíamos sair do contexto do IDH para explorar questões gerais sobre distúrbio e coexistência de espécies interagentes.

Finalmente, no terceiro capítulo exploramos o modelo de forma que ele descrevesse paisagens afetadas por perda e fragmentação de habitat. Novamente nos restringimos a uma única pergunta dentro do contexto de estudos de efeito de perda e fragmentação de habitat e investigamos quais características das espécies afetavam sua vulnerabilidade à extinção em paisagens fragmentadas com habitat reduzido. Exploramos uma parte do espaço de parâmetros de modo que o modelo refletisse os padrões de comunidades de aves em paisagens fragmentadas. Para a construção do espaço de parâmetros a ser explorado então compilamos dados de taxas demográficas e de dispersão de aves da Mata Atlântica (quando não possível de aves tropicais de todo o mundo) e as correlações correspondentes entre parâmetros. Consideramos que as espécies interagem por competição e para os coeficientes de competição sorteamos valores que garantissem a coexistência de todas as espécies em paisagens de habitat contínuo, com interações globais, sem dispersão e sem estocasticidade demográfica. Concluimos que a redução e fragmentação do habitat reduz o número de espécies no nível da paisagem ao afetar as espécies que são boas dispersoras e boas competidoras. As boas competidoras e más dispersoras não sofrem com a perda de habitat, quase sempre persistindo independente das condições da paisagem. As más competidoras, sejam elas boas ou más dispersoras, também não são afetadas pela perda de habitat; elas apresentam baixa probabilidade de persistência independente da quantidade de habitat na paisagem. Como direções futuras a serem exploradas dentro do contexto teórico desse capítulo estão questões relacionadas às taxas de extinção e de que forma elas são afetadas pela perda de habitat e as características das espécies serão exploradas futuramente.

Além das questões adicionais que poderiam ser exploradas dentro do contexto teórico de cada capítulo com o modelo TwoLife de múltiplas espécies, do ponto de vista do processo de modelagem que poderia ser desenvolvido são as possíveis *master equations* do modelo considerando todas as combinações de processos e premissas que ele pode descrever, e.g. com ou sem seleção e com ou sem dispersão. Ainda que essas *master equations* possam ser insolúveis analiticamente, elas servem

para explicitar as relações entre processos o que facilitaria a comunicação do modelo em trabalhos futuros com perguntas específicas. Isso seria particularmente interessante uma vez que a ausência de uma linguagem comum para descrever modelos baseados em indivíduos e seus resultados é uma das dificuldades mais frequentemente apontadas por críticos e adeptos da abordagem[1]. Essa ausência de uma linguagem comum, dificultaria o entendimento do modelo e por consequência a sua reimplementação[2, 3].

Outra crítica que é levantada aos modelos baseados em indivíduos é que eles têm trazido pouca contribuição teórica à ecologia, e que os maiores beneficiários dessa abordagem são os próprios desenvolvedores dos modelos que passam a ter mais clareza sobre o sistema[1]. Apesar da crítica ter sido colocada como um aspecto negativo da abordagem, aqui como conclusão adicional da presente tese, considero que a construção de um modelo teórico pode ser uma ferramenta fundamental na formação teórica (e talvez experimental) de estudantes de ecologia. E, modelos baseados em indivíduos, em particular, podem ser interessantes neste aspecto pois permitem a modelagem de sistemas complexos com maior flexibilidade. No caso do modelo utilizado para a minha tese, decidimos por fazer um modelo genérico para que ele pudesse descrever diferentes sistemas ecológicos apenas modificando suas premissas ou o conjunto de valores de parâmetros. Mas um modelador pode, por exemplo, descrever seu sistema de estudo em particular. Modelos deste tipo talvez não contribuam para o avanço de teorias gerais [1, 4], porém o desenvolvimento e estudos de modelos teóricos em geral permitem que os modeladores explorem uma variedade de “mundos possíveis”, provocando insights pouco intuitivos que podem contribuir para a organização de pensamento e raciocínio [5], habilidades essenciais no exercício da ciência. Ao meu ver, ao explorar esse “mundo virtual” o modelador pode não só melhorar o seu conhecimento sobre o próprio sistema de estudo como também identificar lacunas de conhecimento sobre o sistema. Isso porque, esses sistemas criados se tornam experimentos virtuais que podem ser manipulados de maneiras que seriam impossíveis na prática, seja pelos custos associados ou por motivos éticos[6].

5.0.4 Considerações Finais

Considero que a minha experiência de ter participado da concepção e desenvolvimento do modelo TWoLife me permitiu não só responder às perguntas investigadas nesta tese como também me fez entender melhor os modelos matemáticos utilizados (considerados clássicos em ecologia) e o modo como a teoria em geral é construída e utilizada na disciplina. No caso da minha tese, a proposta era desenvolver um modelo que organizasse e descrevesse os quatro processos nomeados por [7] em uma única abordagem, no caso sob uma única implementação. Simultaneamente ao projeto da minha tese foi também idealizado o projeto de tese de outro doutorando do laboratório, Marcelo Awade, que envolve investigações no nível da população (a ser submetido alguns meses após a minha tese). Por termos questões parecidas em relação ao quanto uma abordagem de simulações computacionais poderia ser frutífera para atacar perguntas em ecologia, decidimos, junto ao nosso orientador Paulo Prado, implementar o projeto TWoLife em equipe. Além de nós três, também

contamos com André Chalom, outro orientado do laboratório, na época aluno de mestrado, que tem experiência em programação orientada a objetos e linguagem de programação C++, além de familiaridade com os modelos matemáticos em ecologia.

Logo no início decidimos que os modelos deveriam ter estocasticidade demográfica, serem espacializados e baseados em indivíduos e que nos basearíamos em modelos matemáticos que apresentassem algumas soluções analíticas que pudessem ser confrontadas com os resultados das nossas simulações. Essa comparação permitiria avaliarmos, por exemplo, o efeito da estocasticidade e da espacialização nas dinâmicas. Além disso os previstos analíticos também serviriam como valores de referência para checar possíveis erros de programação no caso de simulações sem interações locais e considerando apenas um processo por vez. Para que os resultados fossem comparáveis decidimos por implementar o modelo utilizando o algoritmo de Gillespie em C++. Para isto foi decisiva a disciplina *BIE5707 – Modelagem Computacional de Sistemas Complexos* ministrada pelo professor José Vivas Garcia Miranda (UFBA), que se prontificou a ministrar a disciplina no IB-USP. A disciplina foi fundamental para a minha compreensão da linguagem de programação C++, programação orientada à objeto e sobre a abordagem de modelagem de simulação computacional e baseados em agentes. Vale reforçar que neste sentido a didática e orientação do professor Garcia foi fundamental para implementação do modelo TWoLife, cuja primeira versão foi desenvolvida durante a sua disciplina de duas semanas.

Além da implementação computacional do modelo ao fazer a transposição de modelos matemáticos determinísticos para modelos computacionais estocásticos tive como desafio revisar os modelos matemáticos que descreviam cada processo e identificar quais premissas estavam sendo modificadas. Considero que esse exercício foi essencial para que eu pudesse compreender melhor os modelos matemáticos que para mim são muito mais abstratos que modelos baseados em algoritmos, em especial em modelagens de processos no nível do indivíduo. Nesta etapa foi fundamental a colaboração com Dr. Renato Coutinho que forneceu e me explicou as deduções analíticas de coexistência e estabilidade do modelo de Lotka-Volterra com perturbação para o capítulo dois da presente tese, cujo produto se encontra em anexo. Renato também me apontou soluções para a comparação entre os modelos de simulação e o determinístico. Foi também muito pertinente nesta etapa as observações do ecólogo Robert Holt, com quem tive a oportunidade de conversar e tirar dúvidas durante meu estágio na *Imperial College*, na Inglaterra. Dr. Robert me atentou para alguns possíveis problemas em relação à transposição do modelo de Lotka-Volterra determinístico para as simulações (e.g. diferenças de se assumir denso-dependência na taxa de natalidade ou mortalidade ou ambos e possíveis soluções para contornar o problema de ter taxas de natalidade negativa quando a densidade de vizinhos é muito alta) e também me indicou algumas referências pertinentes sobre deduções de coexistência no modelo de Lotka-Volterra, como o seu próprio trabalho de 1985 [8]. Considero, por fim, que o exercício da modelagem contribuiu consideravelmente para a minha formação teórica não apenas em termos de aprimoramento no uso de ferramentas como também de que forma a teoria pode ser de fato utilizada em ecologia. Concluo, por fim que tanto o desenvolvimento e entendimento de modelos teóricos pode ser tão crítico ao estudo da ecologia quanto a habilidade de se planejar delineamentos experimentais adequados para responder

uma certa questão; sendo ambas as experiências complementares e provavelmente essenciais para a atividade de pesquisa em ecologia.

Referências Bibliográficas

- [1] Grimm V (1999) Ten years of individual-based modelling in ecology: What have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115: 129–148.
- [2] Grimm V, Berger U, Bastiansen F, Eliassen S, Ginot V, et al. (2006) A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecol Model* 198.
- [3] Grimm V, Berger U, DeAngelis D, Polhill JG, Giske J, et al. (2010) The odd protocol: A review and first update. *Ecological Modelling* 221: 2760–2768.
- [4] Grimm V, Railsback SF (2005) Individual-based modeling in ecology. Princeton University press.
- [5] May RM (2004) Uses and abuses of mathematics in biology. *Science* (New York, NY) 303: 790–793.
- [6] Winsberg E (2003) Simulated Experiments: Methodology for a Virtual World. *Philosophy of Science* 70: 105–125.
- [7] Vellend M (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85: 183–206.
- [8] Holt R (1985) Density-independent mortality, non-linear competitive interactions, and species coexistence. *Journal of Theoretical Biology* 116: 479–493.

Appendix A

Perturbing competitive systems

Este documento é de autoria de Renato Coutinho que deduziu e descreveu as soluções de coexistência para o sistema de competição de Lotka-Volterra com e sem perturbação.

A.1 Perturbing competitive systems

A.1.1 Conditions for coexistence point in a multi-species Lotka-Volterra model

It is straightforward to generalize the classic competition Lotka-Volterra equations to treat multiple species:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - \sum_j a_{ij} N_j \right)$$

where $a_{ij} \geq 0$ is the effect of species j on species i , and $a_{ii} = \frac{1}{K_i}$. A fixed point has to satisfy:

$$\sum_j a_{ij} N_j = 1, \forall i$$

In particular, in order for it to be positive, we must have:

$$N_i = 1 - \frac{1}{a_{ii}} \sum_{j \neq i} a_{ij} N_j > 0, \forall i$$

Each population, in isolation, reaches at maximum its carrying capacity ($N_j^* \leq 1/a_{jj}$). Then a sufficient (but not necessary) condition for mutual invasibility - which guarantees the existence of such a fixed point - is:

$$\frac{1}{a_{ii}} \sum_{j \neq i} a_{ij} N_j \leq \frac{1}{a_{ii}} \sum_{j \neq i} \frac{a_{ij}}{a_{jj}} < 1, \forall i$$

Expressing a as a matrix, this means that, in every column, its entries divided by the diagonal entry of each line sums up to at most the diagonal term of the column. we can make this simpler by rescaling all populations by their carrying capacities, so that $N'_i = a_{ii} N_i$, and $b_{ij} = a_{ij}/a_{jj}$ (in particular, $b_{ii} = 1$), so the differential equations read (after dropping the primes):

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - N_i - \sum_{j \neq i} b_{ij} N_j \right)$$

and the condition above is simply:

$$\boxed{\sum_{j \neq i} b_{ij} < 1, \forall i} \tag{A.1}$$

which says that the sum over all non-diagonal entries of each column must be smaller than 1. Approaching the problem using matrix algebra, the solution is

$N^* = B^{-1}[1]$, or without reescaloning, $N^* = A^{-1}[1]$, where N^* is the vector of populations, B (A) is the matrix composed by the b_{ij} (a_{ij}), and $[1]$ is a column whose entries are 1. We can also find the fixed point by iteration, yielding:

$$N^* = \left(\sum_{i=0}^{\infty} (-1)^i B^i \right) [1]$$

Stability criteria

Assuming that a positive fixed point exists, the Jacobian calculated at that point is

$$J_{ij} = r_i N_i^* B_{ij}$$

and the stability is determined by the real part of its largest eigenvalue. One *necessary* condition for stability is

$$(-1)^S \det(B) > 0$$

where S is the number of species. The same criterion applies without reescaloning, that is, $(-1)^S \det(A) > 0$.

Summary

We have two *necessary* conditions for existence of a stable fixed point:

- $N^* = B^{-1}[1]$ yields positive values only for the populations N_i .
- $(-1)^S \det(B) > 0$

Both of those are also valid without changing the population scales, that is, for the matrix A .

We have a *sufficient* condition for mutual invasibility, that guarantees that the solution is positive:

$$\sum_{j \neq i} b_{ij} < 1, \forall i$$

That, rewritten in terms of non-rescaled parameters, reads:

$$\frac{1}{a_{ii}} \sum_{j \neq i} \frac{a_{ij}}{a_{jj}} < 1, \forall i$$

We can establish through simulations that the first two necessary conditions are not sufficient, by exhibiting systems that satisfy them but whose simulated solution leads to exclusion of some populations. The same information could be obtained by calculating the eigenvalue around the coexistence fixed point.

A.1.2 Recurrent perturbation as an average extra mortality

Suppose that at every period τ the system suffers a perturbation that causes a fraction m of the populations to die. The way this happens is a key assumption for what we do next: if perturbation occurs via depletion of resources, or by reduction of the available area, we would expect competition, both intra- and inter-specific, to be altered in some way. By assuming that this perturbation leads directly to death, we avoid such complications (which could be interesting nonetheless, but more complex).

We will look at a single population, but later we will see that the same result should apply to any number of populations. The single species case reduces to the logistic equation, with a periodic impulse (this is a so-called *impulsive differential equation*):

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) & \text{for } t \neq k\tau \\ N(t^+) &= (1 - m)N(t^-) & \text{at } t = k\tau, k \in \mathbb{N} \end{aligned}$$

We average the mortality in the following way: the solution of the recurrence relation, ignoring the dynamics in the continuous interval, would be $N(t_k) = (1 - m)^k N(t_0) = N(t_0) e^{k \log(1-m)}$. Approximating this solution in continuous time, it would become $N(t) = N(0) e^{\frac{t}{\tau} \log(1-m)}$. This is the same solution that would be obtained from a differential equation that read

$$\frac{dN}{dt} = \frac{\log(1-m)}{\tau} N = -dN$$

Therefore we set $d = -\frac{\log(1-m)}{\tau}$ and rewrite a continuous time differential equation including the discrete perturbation as a continuous mortality:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - dN$$

Inverting the expression for d , we have that $m = 1 - e^{-d\tau}$. We compare the solutions of the impulsive and the ordinary (continuous) differential equations below.

A.1.3 Coexistence under a constant mortality

Now let us suppose that there is a recurrent perturbation, that can be approximated by a constant mortality rate, d , that inflicts all the populations equally. We assume that this mortality is smaller than the maximum growth rate of every population ($d < r_i$). So the equations are now:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left(1 - N_i - \sum_{j \neq i} b_{ij} N_j \right) - d N_i$$

This can be rearranged as

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_i - d) N_i \left(1 - \frac{r_i}{r_i - d} N_i - \frac{r_i}{r_i - d} \sum_{j \neq i} b_{ij} N_j \right)$$

that can be rescalanated by $N'_i = \frac{r_i}{r_i - d} N_i$, leading to (dropping primes):

$$\frac{dN_i}{dt} = (r_i - d) N_i \left(1 - N_i - \frac{r_i}{r_i - d} \sum_{j \neq i} b_{ij} N_j \frac{r_j - d}{r_j} \right)$$

Now the condition for existence of the fixed point becomes

$$\frac{r_i}{r_i - d} \sum_{j \neq i} \left(1 - \frac{d}{r_j} \right) b_{ij} = \frac{1}{c_i} \sum_{j \neq i} c_j b_{ij} < 1, \forall i$$

where $c_i \equiv \left(1 - \frac{d}{r_i} \right) \leq 1$ always increases with r_i .

The net effect of mortality

We define C_i as:

$$C_i(d, \vec{r}, B) \equiv \frac{1}{c_i} \sum_{j \neq i} c_j b_{ij}$$

so that the coexistence condition is just $C_i < 1$. We can assess the effect of the perturbations by calculating $\frac{dC_i}{dd}$:

$$\frac{dC_i}{dd} = \frac{1}{r_i - d} \left(C_i - r_i \sum_{j \neq i} \frac{1}{r_j} b_{ij} \right) = \frac{r_i}{(r_i - d)^2} \sum_{j \neq i} \left(\frac{r_j - r_i}{r_j} b_{ij} \right)$$

We thus see that **perturbation facilitates the persistence of fast-growing species** ($r_i > r_j$ for every j leads to $dC/dd < 0$).

A.1.4 The 2-species case

The analysis is considerably simpler if we have only 2 species. In this case, we can compute the fixed point directly as well. First, the conditions for the C_i are:

$$C_1 = \frac{c_2}{c_1} b_{12} < 1 \quad C_2 = \frac{c_1}{c_2} b_{21} < 1$$

We can see that $C_1 C_2 = b_{12} b_{21}$, so if we start with b 's such that this product is greater than 1, it is impossible to have both C 's smaller than 1, no matter the value of the c_i 's (that is, d and the r_i 's).

So much for sufficient conditions. The fixed points can be found explicitly (assuming no perturbation):

$$N_1^* = \frac{1 - b_{12}}{1 - b_{21} b_{12}} \quad N_2^* = \frac{1 - b_{21}}{1 - b_{21} b_{12}}$$

and the Jacobian at this fixed point is:

$$J = \begin{pmatrix} -r_1 N_1^* & -b_{12} r_1 N_1^* \\ -b_{21} r_2 N_2^* & -r_2 N_2^* \end{pmatrix}$$

So the necessary and sufficient conditions for stable coexistence are $b_{12} b_{21} < 1$ and $b_{12}, b_{21} < 1$. Under perturbation, the first condition ($b_{12} b_{21} < 1$) remains the same, while the second reads $b_{12} c_2 / c_1, b_{21} c_1 / c_2 < 1$. Thus, if in the absence of perturbation one species is excluded but the first condition is met, there will be a value for the perturbation d that leads to coexistence if the initially excluded species has a higher r .