

# O Ecossistema

## *Uma Síntese Formal*

Luís Soares Barreto





# O Ecossistema

## Uma Síntese Formal

---

---

---

**Luís Soares Barreto**

Professor Catedrático Jubilado  
do Instituto Superior de Agronomia,  
Universidade de Lisboa

© Luís Soares Barreto, 2019

## O Ecosystema.Uma Síntese Formal

Edição do autor

Prof. Doutor Luís Soares Barreto  
Av. do Movimento das Forças Armadas, 41 – 3D  
2825-372 Costa de Caparica  
Portugal

**Este “e-book” é freeware, mas não é do domínio público. Pode ser divulgado livremente, respeitada a sua autoria e direitos conexos, desde que o seja na sua totalidade, mas não pode ser comercializado. Quem o utilizar fá-lo totalmente por sua conta e risco, e não me pode ser imputada nenhuma responsabilidade, de nenhuma natureza e a qualquer título, por pretensos inconvenientes resultantes da sua utilização.**

*Com os melhores cumprimentos*

**Para as lusófonas e os lusófonos  
que de qualquer modo  
atuem no âmbito da Ecologia**



## ***O autor***

Luís Soares Barreto nasceu em 1935, no Chinde, uma localidade situada no delta do rio Zambeze, em Moçambique. Neste país africano, de 1962 a 1974, realizou investigação florestal e docência na Universidade de Lourenço Marques (atual Universidade Eduardo Mondlane, Maputo), onde iniciou o ensino superior florestal. Enquanto docente desta universidade, de 1967 a 1970, foi aluno na Graduate School of Forestry, da Duke University, Durham, NC, U.S.A.. Aqui, obteve o grau de Mestre em ecologia florestal (M.F., 1968) e o de Doutor em investigação operacional aplicada à silvicultura (Ph. D., 1970). De 1975 a 2005, foi docente do Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa. É o único português que estabeleceu uma teoria científica, e foi o primeiro português a obter um grau formal em ecologia. Estabeleceu a relação entre o espaço físico e as variáveis biológicas e ecológicas, e as relações espaciais entre estas, que são o fundamento das relações alométricas. Foi o primeiro europeu a elaborar o plano de estudo de impacte ambiental de um grande projeto, Cabora Bassa, 1973, que foi aceite pela UNESCO, então sede da agência ambiental das Nações Unidas. Começou por criar uma teoria, de carácter sintático, dedutivo-matemático, abrangendo de forma unificada povoamentos florestais puros e mistos, tanto regulares como irregulares, sendo a única disponível, com esta abrangência, neste domínio. Em 2005, apresentou uma construção do mesmo tipo no âmbito da ecologia teórica, de que a primeira passou a ser um caso particular. Como contribuição pessoal para o Ano Internacional da Floresta • 2011, neste ano, apresentou uma versão melhorada da sua teoria para os povoamentos florestais. Em 2013, 2014 e 2016, ao longo de três livros, apresentou uma versão mais abrangente da sua teoria ecológica de 2005, de que disponibilizou uma explanação em inglês no ano seguinte. Elaborou um método de análise para os sistemas complexos, SBCANAL, que abre uma via para um novo paradigma para o estudo destes sistemas. Propôs uma estrutura, DAL, para a explanação de teorias científicas. É sócio honorário da Associação Portuguesa de Engenheiros do Ambiente por ter concebido, instalado, e consolidado a primeira licenciatura em engenharia do ambiente, em Portugal, na Faculdade de Ciências e Tecnologia, da Universidade Nova de Lisboa, em 1977, onde prestou colaboração graciosa durante cerca de oito anos. A sua lista de textos didáticos, científicos, técnicos e de comunicações a várias reuniões científicas ultrapassa as duas centenas. Exerceu atividade de consultoria no âmbito da ecologia e das engenharias do ambiente e florestal. Atualmente é professor catedrático jubilado do Instituto Superior de Agronomia, da Universidade de Lisboa.





## Outros livros do autor

***Pinhais Mansos. Ecologia e Gestão.*** Estação Florestal Nacional, Lisboa, 2000. Atual Instituto Nacional de Investigação Agrária e Veterinária ( [www.inia.v.pt](http://www.inia.v.pt) )

***Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão.*** E-book, Lisboa, 2005. <http://hdl.handle.net/10400.5/14258>

***Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica.*** E-book, Costa de Caparica, 2010. <http://hdl.handle.net/10400.5/14229>

***From Trees to Forests. A Unified Theory.*** E-book, Costa de Caparica, 2011. <http://hdl.handle.net/10400.5/14230>

***Iniciação ao Scilab.*** Second edition. E-book, Costa de Caparica, 2011. <http://hdl.handle.net/10400.5/14259>

***Ecologia Teórica. Uma Outra Explicação. I - Populações Isoladas.*** E-book, Costa de Caparica, 2013. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

***Ecologia Teórica. Uma Outra Explicação. II - Interações entre Populações.*** E-book, Costa de Caparica, 2014. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

***Ecologia Teórica. Uma Outra Explicação. III – Comunidade e Ecossistema.*** E-book, Costa de Caparica, 2016. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

***Theoretical Ecology. A Unified Approach.*** Second edition. E-book, Costa de Caparica, 2017. <http://hdl.handle.net/10400.5/14175>

***The Analysis of complex Adaptive Systems. Method SBCANAL.*** Second edition. E-book, Costa de Caparica, 2019. <http://hdl.handle.net/10400.5/15100>

***The Explanation of Scientific Theories. Structure DAL.*** E-book, Costa de Caparica, 2019. <http://hdl.handle.net/10400.5/18275> .

Uma tabela com todos os meus textos disponíveis, na biblioteca do Instituto Superior de Agronomia, pode ser obtida usando a seguinte URL:

<https://www.repository.utl.pt/handle/10400.5/196/simple-search?filterquery=Barreto%2C+Lu%C3%ADs+Soares&filtername=author&filtertype>equals>

## Índice

### Índice

O Ecossistem.....	1
© Luís Soares Barreto, 20xx.....	4
<i>O autor</i> .....	7
Outros livros do autor.....	9
Índice.....	10
Introdução.....	13
<b>1 Introdução.....</b>	<b>14</b>
1.1 O Propósito deste Livro.....	14
1.2 O Sistema Ecológico Complexo e Adaptativo.....	14
1.3 Os Pressupostos Básicos Subjacentes à Teoria.....	18
1.4 Sinopse da Teoria.....	19
1.5 O Livro.....	20
1.4 Bibliografia.....	20
<b>POPULAÇÕES ISOLADAS.....</b>	<b>21</b>
<b>2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos.....</b>	<b>22</b>
2.1 Introdução.....	22
2.2 Uma Breve Incursão pela Análise dimensional.....	22
2.3 As Variáveis de Estado dos Organismos e das Populações.....	23
2.4 Bibliografia.....	27
<b>3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida.....</b>	<b>28</b>
3.1 Introdução.....	28
3.2 Equações Alométricas.....	29
3.3 Auto Semelhança.....	34
3.4 Bibliografia.....	37
<b>4 A Equação de Gompertz.....</b>	<b>39</b>
4.1 Introdução.....	39
4.2 Um Padrão Único para o Crescimento Biológico.....	39
6.2 Pressupostos da EGZ.....	41
4.3 Modelo Contínuo.....	41
4.5 Modelos Discretos.....	44
4.6 Propriedades das Variáveis Gompertzianas.....	45
4.7 O Ajustamento da EGZ.....	45
4.8 Bibliografia Citada e Relacionada.....	45

<b>5 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas.....</b>	<b>48</b>
5.1 Introdução.....	48
5.2 As Leis Básicas.....	48
5.3 A Simetria Tempo-Espaço entre uma Coorte e uma População com Estrutura Etária.....	50
5.4 A Auto-Semelhança do Crescimento das Populações.....	51
5.5 A Produção Total de uma Coorte.....	52
5.6 Bibliografia Citada e Relacionada.....	53
<b>6 Populações Estruturadas: Abordagem Gompertziana.....</b>	<b>54</b>
6.1 Introdução.....	54
6.2 Demografia Gompertziana.....	54
6.3 Estimar as Taxas Permanência, Transição e Mortalidade.....	59
6.4 Bibliografia Citada e Relacionada.....	66
<b>PART II.....</b>	<b>68</b>
<b>INTERAÇÕES ENTRE POPULAÇÕES.....</b>	<b>68</b>
<b>7 Introdução à Parte II.....</b>	<b>69</b>
7.1 Explanação.....	69
7.2 Bibliografia.....	72
<b>8 Modelos para Predação.....</b>	<b>73</b>
8.1 Introdução.....	73
8.2 O Modelo Gompertzeano SBPRED.....	73
8.3 O Modelo Discreto SBPRED11-de.....	74
8.4 O Modelo sbparasit-p.....	74
8.5 Bibliografia Citada e Relacionada.....	75
<b>9 Modelos para Amensalismo, Comensalismo e Detritofagia.....</b>	<b>77</b>
9.1 Introdução.....	77
9.2 Amensalismo.....	77
9.3 Comensalismo.....	78
9.4 Detritofagia.....	79
9.5 Bibliografia Citada e Relacionada.....	81
<b>10 Modelos não Preditivos para a Competição.....</b>	<b>82</b>
10.1 Introdução.....	82
10.2 Modelo SB-BACO3.....	83
10.3 Modelo Discreto SB-BACO4.....	85
10. 4 Bibliografia Citada e Relacionada.....	85
<b>11 Modelos Preditivos para a Competição SB-BACO2 e SB-BACO6.....</b>	<b>87</b>

11.1 Introdução.....	87
11.2 O Modelo SB-BACO2.....	87
11.3 O Modelo SB-BACO5.....	90
11.4 Bibliografia Citada e Relacionada.....	91
<b>12 Modelação do Mutualismo.....</b>	<b>93</b>
12.1 Introdução.....	93
12.2 Um Modelo Gompertzeano para o Mutualismo Facultativo.....	94
12.3 Um Modelo Gompertzeano para o Mutualismo Obrigatório.....	95
12.4 Um Modelo Gompertzeano para o Mutualismo Facultativo e Obrigatório.....	96
12.5 Bibliografia Citada e Relacionada.....	96
<b>13 Pantofagia.....</b>	<b>98</b>
13.1 Introdução.....	98
13.2 Pantofagia com Três Níveis Tróficos – PANT3.....	99
13.3 Omnivoridade com Seleção de Dieta.....	108
13.4 Pantofagia com Quatro Níveis Tróficos – PANT4.....	109
13.7 Pantofagia com Quatro Níveis Tróficos – PANT4b.....	111
13.10 Bibliografia Citada e Relacionada.....	112
<b>PARTE III.....</b>	<b>114</b>
<b>14 Modelação, Simulação e Análise do Ecosistema.....</b>	<b>115</b>
14.1 Introdução.....	115
14.2 A Estrutura do Ecosistema a Modelar e Simular.....	115
14.3 A Simulação do Ecosistema Proposto.....	121
14.4 O Funcionamento do Ecosistema.....	135
14.5 Comentários Conclusivos.....	144
14.6 Bibliografia Citada e Relacionada.....	145
<b>PARTE IV.....</b>	<b>147</b>
<b>15 Identificação de Espécies Angulares e Componentes Controladoras no Ecosistema.....</b>	<b>148</b>
15.1 Introdução.....	148
15.2 O Método Proposto.....	148
15.3 A Identificação de Espécies Angulares.....	149
15.3 A Identificação de Fatores Controladores do Ecosistema.....	152
15.4 Comentários Conclusivos.....	153
15.5 Bibliografia Citada e Relacionada.....	154
<b>PARTE V.....</b>	<b>156</b>
<b>Avaliação da Teoria.....</b>	<b>156</b>

<b>16 Avaliação da Teoria.....</b>	<b>157</b>
16.1 Introdução.....	157
16.2 A Unidade Semântica.....	157
16.3 Avaliação.....	157
16.4 Bibliografia Citada e Relacionada.....	159

## 1 Introdução

### 1.1 O Propósito deste Livro

Nos anos 2013, 2014 e 2016 (Barreto, 2014, 2014, 2016) apresentei um texto vasto e abrangente, em três volumes, de ecologia teórica, ao longo dos quais, a par das contribuições dos outros autores, fui inserindo os modelos da minha teoria ecológica gompertziana. Posteriormente, divulguei em inglês (Barreto, 2017) a minha teoria ecológica.

Barreto (2013), Barreto (2014) e Barreto (2016) serão daqui em diante referidos por **B13**, **B14 e B16**, respetivamente

Na atual situação, não se dispõe de um texto em português, exclusivamente dedicado à teoria ecológica que estabeleci. Assim, o leitor desta língua, só interessado na minha elaboração, tem de a isolar ao longo de um texto que, na sua totalidade, tem pouco mais de duas mil páginas.

Nesta situação, resolvi disponibilizar este texto que é simultaneamente uma súmula da minha teoria, e um roteiro para uma leitura mais aprofundada e seletiva dos três volumes mencionados.

Na realidade, o que existe são ecossistemas. As comunidades e as populações são abstrações nossas que não têm existência fora dos ecossistemas. Por isso escolhi para título do livro *O Ecossistema*.

O texto que se apresenta é uma síntese porque abordarei os temas de maneira sucinta, acessível a qualquer leitor com uma preparação mínima, remetendo para as provas e ilustrações constantes em B13, B14 e B16. É também formal na medida em que a teoria é matematizada e a matemática é um formalismo.

Dada a sua importância basilar, alguns capítulos são reproduzidos na íntegra da B13.

Sobre os benefícios da matematização das ciências e da ecologia em particular, ver a secção 1.1 em B13. Nesta mesma secção, situa-se o texto apresentado no atual contexto da quantificação da ecologia.

Para um completo benefício deste, e das referências atinentes sediadas em B13, B14 e B16, será vantajoso que as leitoras estejam familiarizadas com a ecologia geral, álgebra linear, cálculo diferencial e integral, estatística. Uma introdução breve à modelação matemática e simulação insere-se no capítulo 1 de Barreto (2013).

O ecossistema é fundamentalmente um sistema complexo e adaptativo ou homeostático (SCA), sendo também aberto e estocástico. Justifica-se pois que apresentemos o arquétipo de SCA, de que o ecossistema é uma reificação. Recorremos a Barreto (2019).

### 1.2 O Sistema Ecológico Complexo e Adaptativo

Como qualquer sistema o SCA é formado por componentes que estabelecem interações entre si. Estas interações dependem das propriedades das componentes e são condicionadas pelas **leis atuantes** da natureza (por exemplo, físicas, químicas, alométricas). As interações são indispensáveis para a existência de sistemas, causalidade, identidade e unidade. Estão onnipresentes em todas as ciências, da física teórica às ciências sociais.

São as interações que dão origem aos **efeitos diretos** entre dois componentes. Como as componentes do sistema não estão ligadas aos pares, mas podem estar ligadas a mais de uma componente, os efeitos diretos entre duas componentes podem ser alterados pelas interações que tenham com outras componentes, dando origem aos **efeitos indiretos**. Dito de outro modo,

os efeitos diretos são alterados pela **conectividade global** do sistema. O **efeito total ou líquido** de uma componente A sobre a componente B é a soma dos efeitos diretos e indiretos sobre a componente B. Isto é, podemos escrever:

**Efeito total de A sobre B ( $e_{ba}$ ) = efeito direto sobre B + efeito indireto sobre B**

Qualquer efeito pode ser positivo, negativo ou nulo (=0).

Insiram os um exemplo. Um herbívoro que come uma planta tem com ela uma **relação direta** de recurso-consumidor. Se o herbívoro é comido por um omnívoro, ocorre outra relação direta recurso-consumidor. No entanto, na situação de um herbívoro claramente mais voraz que o omnívoro, a diminuição da população dos herbívoros pelo predador pode ter como consequência menor consumo de plantas, ou seja um benefício para a planta. Neste último caso, o omnívoro tem um efeito direto negativo sobre a planta, mas um efeito total positivo sobre a planta. Uma ilustração numérica desta situação pode ser encontrada na subsecção 13.2.3.

Os efeitos totais que emergem determinam as interações responsáveis pela dinâmica dos sistema, e a causalidade atuante é uma teia dinâmica de interdependências.

As características da matriz quadrada de efeitos totais  $E=[e_{ij}]$  determinam as propriedades do sistema como um todo, tais como ser auto organizado e tender para um comportamento assintótico, estável ou não.

A questão que agora se põe é calcular a matriz dos efeitos totais (**MTE**). A seu tempo este assunto será abordado.

Como veremos adiante, a MTE é indispensável para estabelecermos a sensibilidade do comportamento do sistema relativamente a cada um dos seus componentes.

Outras propriedades emergentes importantes do ecossistema, como se sabe, são o fluxo de energia e os ciclos biogeoquímicos.

A inserção do ecossistema neste arquétipo ilustra-se na figura 1.1.

Uma controvérsia que perdura no âmbito das ciências, quando explicitam o recurso ao enquadramento sistémico, é aquela entre o reducionismo e o holismo.

Sucintamente, esclareçamos estes conceitos. O reducionismo defende que para estudar um sistema devemos decompô-lo nas suas partes fundamentais, analisá-las e daí reconstituir as características do sistema e a sua dinâmica. O holismo defende que os sistemas devem ser estudados como um todo integrado e não decomponível.

Vejamos como a figura 1.1 nos pode ajudar neste disputa.

A cadeia **componentes --> interações --> efeitos diretos** é reducionista, mas a cadeia **efeitos diretos --> conectividade global --> efeitos indiretos** é holista. Assim para estudar os sistemas, temos de adotar simultaneamente as duas perspetivas: reducionista e holista.

Na MTE as componentes enquanto colunas atuam como causa e nas linhas da matriz como efeito. Isto é, **as componentes do sistema atuam simultaneamente como causa e efeito.**

Estes resultados (texto com fundo amarelo) foram discernidos por Blaise Pascal, já no século XVII (Barreto, 2019).

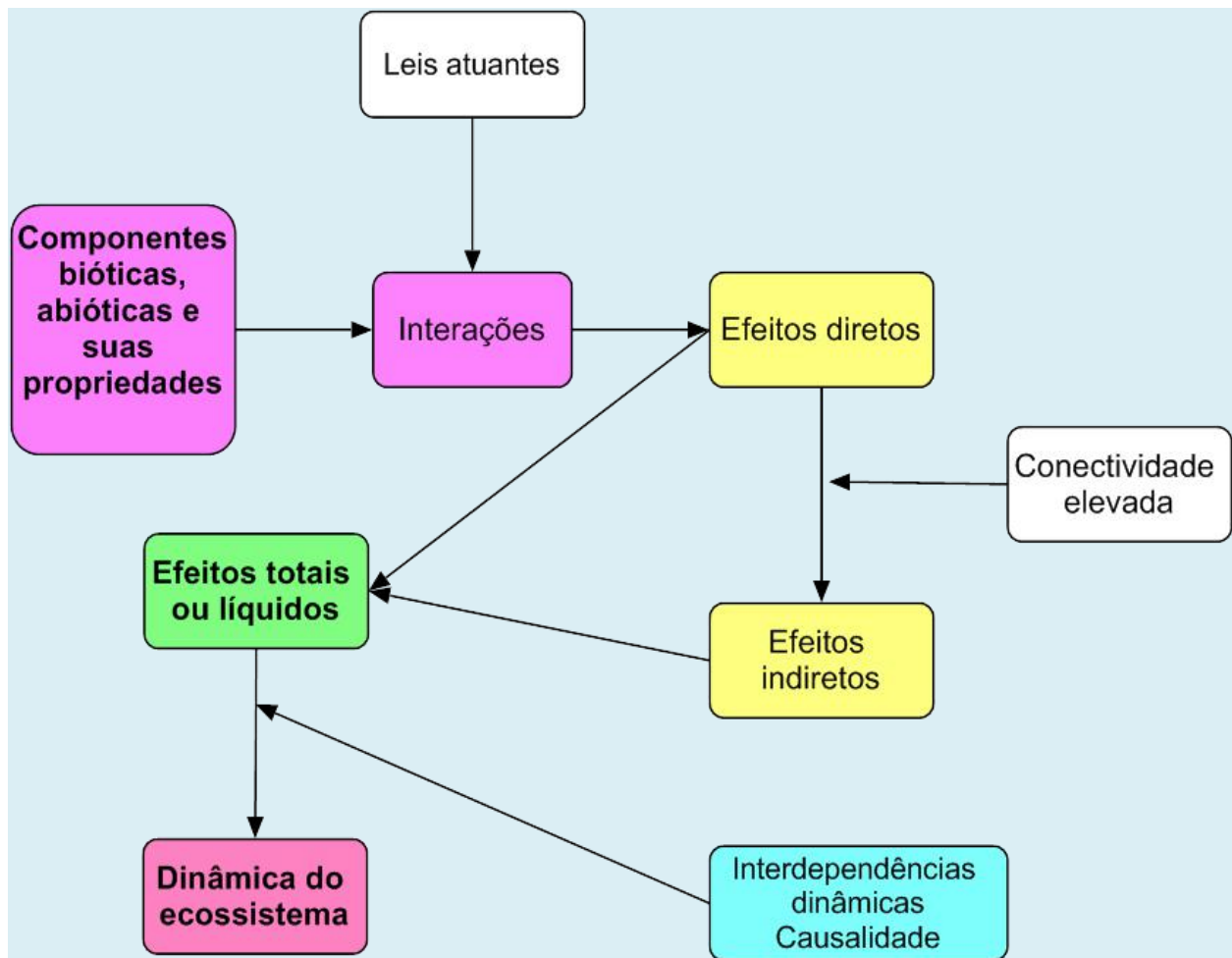


Figura 1.1. Representação esquemática do ecossistema como um sistema complexo adaptativo

Antes de ontem, 2019/09/27, houve manifestações em inúmeras cidades, por todo o mundo, a propósito das alterações climáticas. Uma das vertentes da controvérsia sobre este assunto, reside no nível de previsibilidade dos modelos da circulação geral da atmosfera ou modelos globais do clima. A necessidade destes modelos tem origem na nossa incapacidade mental para prever o resultado de interações múltiplas entre várias entidades. A falta de previsibilidade é atribuída ao conhecimento insuficiente sobre o funcionamento da atmosfera e por isso à falta de realismo dos modelos.

Daqui tiram-se duas conclusões:

- Sem apoio a recursos formais e tecnológicos (modelos matemáticos e computadores) se queremos analisar e fazer previsões, sobre o mundo que nos rodeia, temos que recorrer a um pequeno número de entidades que abstraímos da realidade, e que formam um sistema mental (constructo);
- O número de entidades abstraídas e o rigor das previsões dependem do conhecimento disponível sobre o sistema real abstraído.

Deste tempos imemoriais, que o homem, para sobreviver na natureza e viver nas sociedades, isola, do grande sistema de toda a realidade circundante, sistemas restritos e pensa sobre eles.

O reconhecimento explícito mais antigo que encontrei da existência de sistemas remonta a mais de dois mil anos. Foi no seio do estoicismo (doutrina panteísta e materialista que começou no fim do século IV a. C. e se desenvolveu até ao fim século III a. C.) que se explicitou o conceito de sistema.



Delattre (1992:229) apoiando-se em Goldschmidt (1969:738) escreve:

“... a noção de sistema, que os estoicos são os primeiros a utilizar para todas as coisas nas quais os componentes estão *em estado de conspiração e de acordo*”

Desde meados do século passado, que vemos surgir vários esforços no sentido de se ultrapassar o estudo especializado que as várias ciências empreendem dos sistemas de que se ocupam (por exemplo, a física, a biologia) para se procurar discernir o que todos estes sistemas têm mais fundamentalmente de comum. São exemplo destes esforços primevos a cibernética e a teoria geral dos sistemas. Hoje, falamos na ciência dos sistemas ou sistematologia.

Numa perspectiva histórica, este fenómeno representa um percurso inverso ao que o conhecimento tem vindo a percorrer, como ilustro na figura 1.2.

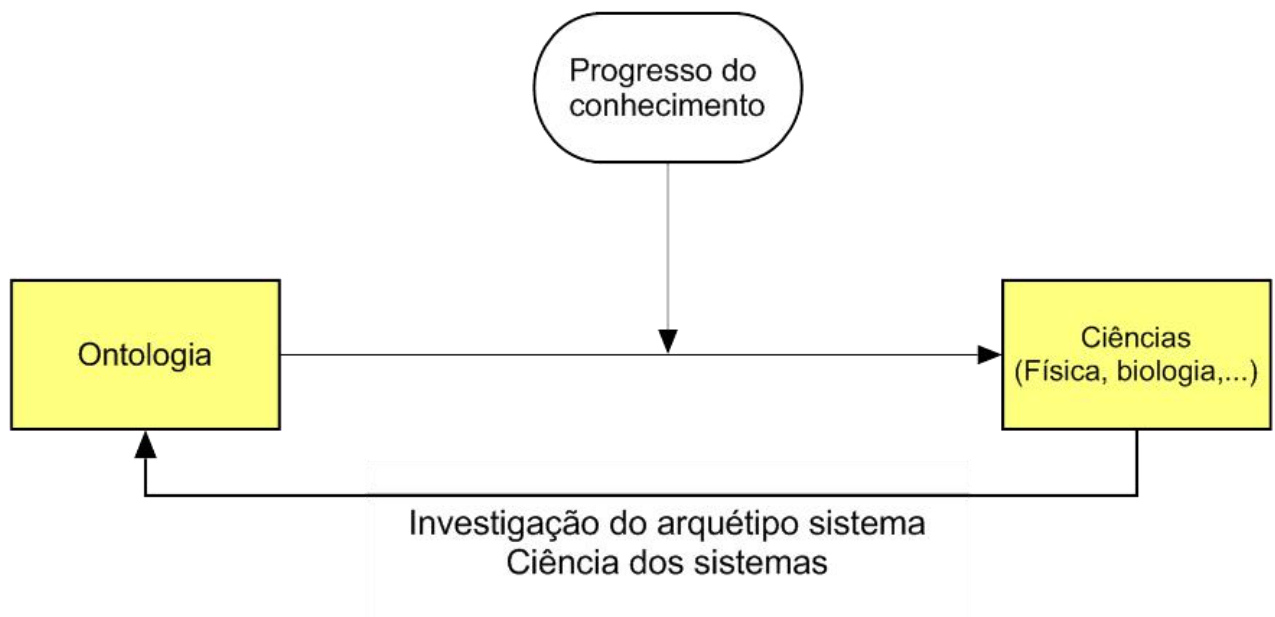


Figura 1.2. Perspetivação histórica da emergência da ciência dos sistemas

Esta involução é perfeitamente legítima, e encontra justificação, por exemplo, no texto que cito e traduzo de Mahner e Bunge (1997:4):

‘Se a ontologia é ciência geral, então as ciências específicas factuais, ou ciências da realidade, são metafísicas especiais ou ontologias regionais. Em nossa opinião, tanto a ciência como a ontologia inquiram sobre a natureza das coisas, mas, enquanto as ciências o fazem com detalhe produzindo teorias abertas à verificação empírica, a ontologia é extremamente geral e só pode ser avaliada pela sua coerência com a ciência. Consequentemente não há lacuna, digamos mesmo abismo, entre ciência e ontologia.’

Podemos agora propor duas definições.

Um sistema  $s$  é formado por:

$C$  = conjunto das componentes do sistema e fatores externos que sobre ele atuam

$P$  = propriedades dos elementos de  $C$  que determinam a conectividade interna e externa do sistema

$L$  = conjunto das leis atuantes

**E** = matriz dos efeitos totais emergentes

Podemos assim representar o sistema por uma tétrade:

$$S=[C,P,L,E]$$

Avancemos agora com a definição de sistema complexo.

Um sistema é complexo se:

- Tem pelo menos três componentes;
- A sua matriz de efeitos totais **E** tem todos elementos diferentes de zero.

A teoria que apresentamos é matematizada, por isso envolve um elevado nível de abstração. As componentes são representadas por variáveis de estado (do sistema), os tipos funcionais das componentes (produtores primários, herbívoros, etc) pela forma da equação que relaciona cada um dos tipos com os outros tipos. Os tipos funcionais representam propriedades das componentes (variáveis) e evidenciam os tipos de interação que se estabelecem entre elas. A interação entre indivíduos da mesma espécie - competição intra-específica - é modelada pela equação de Gompertz, padrão da dinâmica de populações isoladas que se adota (capítulo 4).

O exposto nesta secção, que está no nível ontológico, explana o que os ecossistemas mais fundamentalmente são. Passemos agora para instâncias mais próximas da epistemologia.

### 1.3 Os Pressupostos Básicos Subjacentes à Teoria

A ciência e a investigação científica têm implícita a aceitação de algumas assumções sobre a realidade que convém deixar claras e passo a enumerar (por exemplo, Bunge, 2005: secção 5.9; Psillos, 1999):

- A realidade externa à minha subjectividade existe de facto.
- O mundo real está organizado numa estrutura sistémica de níveis múltiplos, cada um caracterizado pelas suas próprias leis e propriedades. O leitor lembra-se certamente dos níveis mencionados na introdução dos textos de ecologia (por exemplo, Odum e Barrett (2005:6):

Átomos → moléculas → células → tecidos → órgãos → sistemas de órgãos → organismos → populações → comunidades → ecossistemas → paisagens → biomas → ecoesfera.

- O mundo real não é caótico e ininteligível mas possui determinismo no sentido mais lato do termo (determinismo ontológico).
- O mundo externo pode ser conhecido com objectividade variável (determinismo epistemológico de conhecimento limitado).
- A lógica e a matemática são formalismos autónomos.

Foi pois neste quadro que procurei **reconstruir os padrões objectivos** dos ecossistemas, suas populações e comunidade, em **leis** e formar com elas um sistema coerente, isto é, uma teoria para a estrutura e dinâmica das populações e comunidades biológicas.

Para apresentar uma teoria integrada, a minha inquirição visa estabelecer relações matemáticas entre os descritores dos níveis **indivíduo→populações isoladas→populações interagindo entre si**.

A um nível menos geral, aceitam-se também outras conjecturas com carácter axiomático, a detalhar adiante. Assim, citamos como suposições fundamentais, que permeiam e unificam toda a teorização que se apresenta, as seguintes:

- A relação existente entre o expoente da dimensão linear do espaço físico e das variáveis ecológicas, e entre estas;
- As relações alométricas;
- Um padrão único de crescimento biológico e ecológico: a equação de Gompertz (**EGZ**);
- As interações entre populações são modeladas por EGZ modificadas.

## 1.4 Sinopse da Teoria

A teoria que aqui será explanada pode ser concisamente descrita pelas proposições seguintes:

### Organismo

- As variáveis que descrevem o organismo na sua totalidade observam a EGZ e estão alometricamente relacionadas
- O crescimento dos órgãos do corpo observam a EGZ

### Populações isoladas

- As variáveis que descrevem a dinâmica de uma coorte (número e biomassa) observam a EGZ
- Os valores médios de descritores de uma população (por exemplo, altura dos indivíduos) seguem a EGZ
- Todas as variáveis estão alometricamente relacionadas

### Comunidade

- As interações entre as populações são modeladas por EGZ modificadas
- As comunidades são sistemas estocásticos dinâmicos modeláveis por modelos multivariados auto-regressivos de primeira ordem (**MAR(1)**)

### Ecosistema

- Os ecossistemas são também sistemas estocásticos dinâmicos modeláveis por MAR(1)

A teoria apresentada, como qualquer teoria científica, é **parcial** (a abstração a que recorre deixa muito pormenor da realidade ignorado) e **aproximada**, dada a abstração a que recorre e à impossibilidade de a isentar de erros.

Na explanação da teoria, apresento uma hierarquia de modelos, em que o modelo do nível  $n+1$  é uma expansão do modelo do nível  $n$ , sem discontinuidades conceituais e formais.

Os modelos de interação entre espécies têm a capacidade para acomodar, simultaneamente, mais de um tipo de interação.

A maneira como a minha teoria é construída, dada a sua sistematicidade e deducibilidade, a validação empírica do nível  $n+1$  implica a validação de todos os níveis de hierarquia inferior. Deste modo, basta verificar que os ecossistemas são modeláveis por MAR(1) para validar a teoria..

Resumindo, o meu objetivo é estabelecer uma reconstrução conceitual e formal da realidade da estrutura e dinâmica dos ecossistemas.

Em B16, ver secção 29.5.

## 1.5 O Livro

Geralmente, no domínio da ecologia, o sub-sistema de hierarquia mais inferior que se considera é a população.

É por este sub-sistema (populações isoladas) que iniciaremos a explanação da teoria, matéria que coligiremos na **Parte I** do livro. Nesta parte, apresentamos as características fundamentais das variáveis (componentes do ecossistema) e para isso recorreremos à abstração de elas poderem existir isoladas. É um artifício metodológico que é útil e fecundo.

A **Parte II** dedica-se às interações entre populações. Apresentamos modelos, na maioria de duas equações diferenciais ordinárias, representando cada modelo um tipo de interação, mas no entanto cada equação diferencial pode ser modificada de modo a representar simultaneamente mais de um tipo de interação.

Na **Parte III** integramos os resultados anteriormente alcançados e expostos de modo a obter modelos globais da comunidade e do ecossistema.

Na **Parte IV** inserimos a aplicação da teoria na solução de dois problemas da maior relevância: a identificação das espécies angulares e dos fatores controladores do ecossistema.

Na **Parte V** apresentamos a avaliação da teoria.

**As partes do livro têm uma folha de rosto com uma descrição do que contém.**

Vale a pena enfatizar que as partes I e II revelam um elevadíssimo grau de abstração, porque além da inerente à matematização de um assunto, na natureza não existem populações isoladas e as espécies não se inter-relacionam aos pares. Por exemplo, no ecossistema real, espécies competidoras também são consumidoras e eventualmente presas.

## 1.4 Bibliografia

- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2019. *The Analysis of Complex Adaptive Systems. Method SBCANAL*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/15100>
- Dellatre, P., 1992. Teoria/Modelo. Em F. Gil, editor, *Enciclopédia Einaudi. Método-Teoria/Modelo*. Imprensa Nacional-Casa da Moeda, páginas 223-287.
- Goldschmidt, V., 1969. L'ancien stoïcisme. Em B. Parain, editor, *Histoire de la Philosophie. I. Orient . Antiquité, Moyen âge. Encyclopédie de la Pléiade*. Vol. XXVI. Gallimard, Paris, páginas 724-751.
- Mahner, M. e M. Bunge, 1997. *Foundations of Biophylosophy*. Springer.

## POPULAÇÕES ISOLADAS

Nesta parte do livro vamos apresentar diversos assuntos relativos a populações biológicas:

- Identificação das variáveis biológicas a modelar
- As propriedades da dinâmica destas variáveis: auto semelhança (alometria)
- Modelos do seu crescimento e seleção de um paradigma do crescimento biológico tanto para indivíduos como populações
- As leis que regem a dinâmica das populações isoladas
- Modelação de populações estruturadas
- Atributos demográficos

## 2 Descritores das Populações e Outros Conceitos Básicos

### 2.1 Introdução

A construção teórica que vamos propor tem um nível de refinamento que requer uma caracterização precisa das variáveis de estado dos sistemas populacionais (VESP), incluindo as do subsistema indivíduo ou organismo. Esta tipificação vai permitir:

- Estabelecer a relação entre as dinâmicas das VESP do mesmo subsistema (indivíduo e população)
  - Estabelecer a relação entre as dinâmicas das VESP dos subsistemas indivíduo e população
  - Aplicar de modo imediato a análise dimensional às relações entre as VESP
  - Destacar a auto semelhança da geometria destes subsistemas, estabelecendo as relações alométricas pertinentes
- A dinâmica das VESP surgirá assim harmonizada e integrada.

### 2.2 Uma Breve Incursão pela Análise dimensional

Na situação de o leitor não estar familiarizado com a análise dimensional (AD), vou apresentar aqui alguns conceitos básicos que nos serão úteis.

A AD assume:

- As leis físicas serem independentes das unidades utilizadas.
- A definição de quantidades primárias, ou grandezas fundamentais, como o tempo (T), a massa (M) e o comprimento (L). As grandezas do Sistema Internacional de Unidades (SI) podem ser encontradas, por exemplo, em Almeida (1997).
- A possibilidade de relacionar as grandezas físicas derivadas (por exemplo, os conceitos de força, trabalho) com as grandezas fundamentais. A dimensão de uma grandeza física é assim sua expressão recorrendo às grandezas fundamentais, como ilustraremos abaixo.

O suporte teórico da AD é o teorema  $\pi$  de Buckingham. A análise dimensional pode ser entendida como o processo de eliminação de informação espúria, de modo a obter grupos dimensionais, sendo usada em física e engenharia para planejar experiências e estabelecer equações.

No contexto deste livro, a perspectiva que mais nos interessa é a associada ao princípio da **homogeneidade dimensional**: numa equação física correta os seus dois membros devem ter a mesma dimensão ou a equação ser dimensionalmente homogênea. A razão entre os dois membros é assim adimensional, de dimensão zero ou sem dimensão.

Vejamos alguns exemplos, usando uma notação que será formalizada adiante.

A dimensão do comprimento (extensão linear) de um organismo é representada pelo símbolo da variável  $y_1$ , entre parêntesis retos:

$$[y_1] = L^1 = L \quad (2.1)$$

em que L representa a dimensão linear.

Um quadrado de lado  $y$  tem a área  $A = y \times y = y^2$ . A dimensão da área vem:

$$[A] = L^1 \times L^1 = L^{1+1} = L^2 \quad (2.2)$$

O volume de um cubo de aresta  $y$ ,  $V$ , virá:

$$[V]=L \times L \times L = L^3 \quad (2.3)$$

O volume por unidade de área,  $VA$ , tem a dimensão:

$$[VA]=L^3 / L^2 = L^{3-2} = L \quad (2.4)$$

Variáveis com expoente igual a dois, como a área foliar de uma planta, referidas à unidade de área, o chamado índice área foliar,  $IAF$ , serão constantes, pois são adimensionais:

$$[IAF]= L^2 / L^2 = L^{2-2} = L^0 \quad (2.5)$$

Se consideramos o número de indivíduos ( $N$ ) adimensional, a dimensão da densidade, número de organismos por unidade de área, será:

$$[Densidade]= L^0 L^{-2} = L^{-2} \quad (2.6)$$

Semelhantemente, a concentração ou o número de organismos por unidade de volume terá a dimensão  $L^{-3}$  ( $[Concentração]= L^0 L^{-3} = L^{-3}$ ).

A velocidade com que um animal se desloca é dada pelo espaço percorrido dividido pelo tempo gasto a percorrê-lo:

$$[Velocidade]=\text{espaço tempo}^{-1} = L T^{-1} \quad (2.7)$$

A AD ser-nos-á útil para estabelecer relações alométricas e outras afins.

Existe uma aplicação para AD para o Matlab (Brückner, 2002) de uso académico gratuito. O único software gratuito para AD que conheço é o *Dimensions* da autoria do Dr. John Kummilil (2009), e a biblioteca *dimension.mac*, no software Maxima.

Sobre o tema desta secção e do capítulo seguinte, ver Pennycuick (1992). Em Burton (2001), pode ser encontrado um tratamento introdutório da análise dimensional, assim como abordagens quantitativas do mesmo nível a várias questões biológicas e ecológicas, numa exposição clara e acessível.

Hastings(1997: 94) lamenta o facto de em ecologia frequentemente se ignorar o espectro dimensional das variáveis e constantes utilizadas.

## 2.3 As Variáveis de Estado dos Organismos e das Populações

Quando a vida apareceu na Terra, já se verificava a vigência de leis físicas e químicas. Existe pois um contínuo da física para a vida, através da química, exibindo cada um destes níveis de organização da matéria propriedades emergentes próprias e leis específicas (figura 2.1).

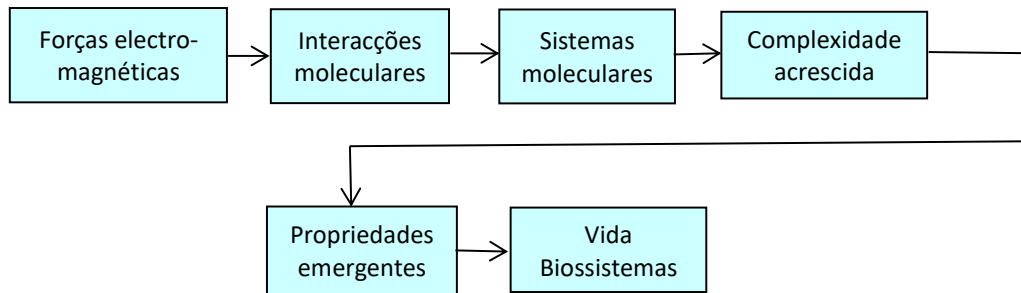


Figura 2.1. Representação esquemática do contínuo físico-químico-biológico

Os organismos estão intimamente relacionados com as dimensões físicas do espaço e do tempo. A ecologia tem prestado pouca atenção às relações físicas básicas dos seres vivos com o espaço-tempo. Na minha conceção da ecologia, elas são muito importantes e tento introduzi-las através das VESP. Para este desiderato, vou considerar o expoente da dimensão linear (EL) das VESP associadas aos indivíduos e às populações. Como já mencionei, esta formulação facilita o uso da análise dimensional e da alometria (figura 2.2)

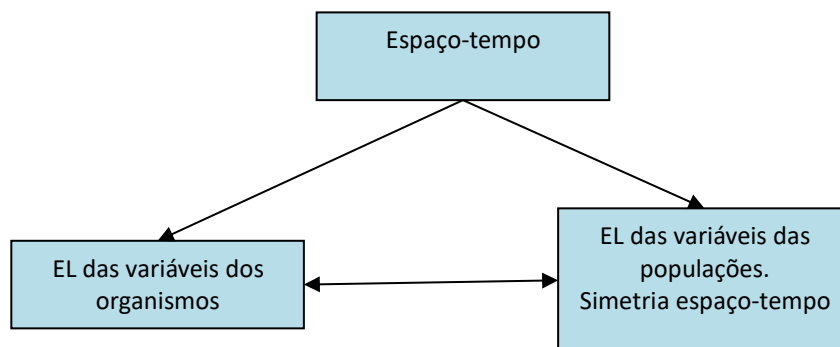


Figura 2.2. O triângulo básico da presença e crescimento dos organismos e populações no espaço físico

Para descrever a dinâmica das populações temos que recorrer a conceitos métricos que os caracterizem e descrevam. Neste contexto, além de outros, os principais conceitos de que nos serviremos são as VESP. Estas dizem respeito quer só aos indivíduos, quer às suas populações. Vou considerar as VESP classificadas de acordo com o expoente da dimensão linear que lhe está associado. Uma VESP será genericamente representada pela notação:

$$Y_{i,j,t}$$

**i = expoente da dimensão linear**

**j = identifica a variável entre todas com a mesma dimensão linear**

**t = idade a que se reporta o valor da variável. Quando não necessário pode ser omissa.**

Identifiquemos os valores possíveis de **i**. na Caixa 2.1.



## Caixa 2.1. Expoentes da dimensão linear das variáveis de estado dos sistemas populacionais

$i=-3$ . Associado a uma população que ocupa o espaço a três dimensões (concentração). Por exemplo, fitoplâncton.

$i=-2$ . Associado a organismos que ocupa o espaço a duas dimensões (densidade). Por exemplo, organismos sésseis

$i=0$ . Associado a variáveis que não variam no tempo. Já mencionámos a área foliar por unidade de área.

$i=0,666666....$ . Relacionada à biomassa ou volume total por unidade de área de uma população sésil. Por exemplo, plantas ( $2,666666+(-2)=0,666666$ ).

$i=1$ . Associada a variáveis de dimensão linear como comprimentos, diâmetros e alturas.

$i=2$ . Associada ao crescimento do número de organismos que utilizam os recursos de um espaço bidimensional e à biomassa das componentes da copa das árvores. Variáveis de organismos cujas magnitudes são constantes quando referidas à unidade de área ( $2-2=0$ ).

$i=2,666666....$ . Refere a biomassas ou volumes totais de organismos. Indica geometria fractal.

$i=3$ . Associada ao crescimento do número de organismos que utilizam os recursos de um espaço tridimensional. Variáveis de organismos cujas magnitudes são constantes quando referidas à unidade de volume ( $3-3=0$ ).

$i=4,666666....$ . Relacionada com a biomassa ou volume total de uma população com mobilidade, por unidade de área. E.g., animais terrestres. ( $2,666666+2=4,666666$ ).

$i=5,666666....$ . Relacionada com a biomassa ou volume total de uma população com mobilidade, por unidade de volume. E.g., peixes. ( $2,666666+3=5,666666$ ).

A título ilustrativo, nos quadros 2.1 e 2.2 insiro as variáveis descritoras da árvore e da floresta, agrupadas de acordo com este critério.

Além destes conceitos métricos, recorreremos a conceitos ecológicos puramente descritivos e comparativos, que sempre que possível nos esforçamos por quantificar, numa busca de rigor.

Como o leitor verifica, o valor de  $i$  de uma VESP referida ao povoamento é igual ao correspondente à árvore menos 2. Genericamente,

$$i_{\text{povoamento}} = i_{\text{árvore}} - 2,$$

como se mostrou na secção anterior.

O expoente associado à raiz é a minha melhor estimativa no atual momento, requer confirmação, mas supomos que é a correta. A estimativa da biomassa da raiz é uma tarefa difícil e sujeita a erros por defeito.

Quadro 2.1. Variáveis florestais descritoras da árvore.

i=1		i=2		i=2,6666		i=3	
j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável
1	Diâmetro à altura do peito (dap)	1	Biomassa das folhas ou agulhas	1	Biomassa total da árvore	1	Volume do tronco
2	Altura	2	Biomassa dos ramos vivos			2	Biomassa da madeira do tronco
3	Altura dominante	3	Biomassa dos ramos mortos			3	Biomassa da casca do tronco
		4	Biomassa total da copa			4	Biomassa total do tronco
		5	Área foliar			5	Biomassa total da raiz
		6	Área basal				
		7	Área ocupada pela árvore				

Quadro 2.2. Variáveis descritoras do povoamento. Hectare=ha, ignorando valores médios de variáveis do organismo

i=-2		i=0		i=0,6666		i=1	
j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável	j	Nome da variável
1	Densidade, árvores ha <sup>-1</sup>	1	Biomassa das folhas ou agulhas ha <sup>-1</sup>	1	Biomassa total da árvore ha <sup>-1</sup>	3	Volume do tronco ha <sup>-1</sup>
		2	Biomassa dos ramos vivos ha <sup>-1</sup>	2	Biomassa total do auto-desbaste anual	4	Biomassa da madeira do tronco ha <sup>-1</sup>
		3	Biomassa dos ramos mortos ha <sup>-1</sup>			5	Biomassa da casca do tronco ha <sup>-1</sup>
		4	Biomassa total da copa ha <sup>-1</sup>			6	Biomassa total do tronco ha <sup>-1</sup>
		5	Área foliar ha <sup>-1</sup>			7	Biomassa da raiz ha <sup>-1</sup>
		6	Área basal ha <sup>-1</sup>			8	Espaçamento entre as árvores
						9	Volume do auto-desbaste anual
						10	Altura dominante

Os valores fracionários de  $i$  (0,6666, 2,6666) permitem presumir que as árvores e as florestas têm geometria fractal.

Esta conclusão permite conjecturar as florestas como estruturas revelando auto similitude e formadas por módulos. Estes são entendidos como o menor conjunto de árvores em que se verificam todas as leis a que obedece a dinâmica do tipo de floresta em questão. Para as populações de plantas em geral, assumo que a densidade final de um módulo é uma planta, no nosso caso uma árvore. Em Barreto (1995), apresento equações para calcular o número de árvores em cada módulo, área de cada módulo e número de módulos por hectare, em florestas tanto regulares como etariamente estruturadas.

Duas questões podem aqui ser formuladas agora:

**Questão 1.** No seu crescimento as VESP seguem um padrão básico?

**Questão 2.** Como estão as dinâmicas das diversas VESP relacionadas durante o crescimento da população?

A resposta a estas questões é a minha teoria, inserida na Parte I do livro. As suas implicações nas interações entre populações diferentes permeiam a Parte II.

Ao longo deste livro, recorrerei várias vezes a exemplos envolvendo populações de árvores. Isto não se deve exclusivamenete ao facto de eu ser um florestal, pois as árvores são fáceis de contar, de medir, não mudam de lugar e as suas populações estão sujeitas a intensíssima competição intra e interespecífica, pelo que em vários livros de ecologia servem para ilustrar relações alométricas (e.g., Begon, Townsend e Harper, 2006), e não só, como também há quem recorra a populações arbóreas para criar teorias sobre a colonização de espaços por espécies e a biodiversidade das comunidades (Hubbell, 2001). As árvores são um exelente universo para indagação ecológica.

## 2.4 Bibliografia

- Almeida, G. de, 1997. *Sistema Internacional de Unidades (SI). Grandezas e Unidades Físicas. Terminologia, Símbolos e Recomendações*. Segunda edição. Plátano Editora, S. A., Lisboa.
- Barreto, L. S., 1995. The fractal nature of the geometry of self-thinned pure stands. *Silva Lusitana*, 3(1):37-52.
- Barreto, L. S., 2003. *A Unified Theory for Self-Thinned Pure Stands. A Synoptic Presentation*. Research Paper SB-03/03. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Begon, M., C. R. Townsend e J. Harper, 2006. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Fourth edition. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Brückner, S., 2002. *Dimensional Analysis Toolbox for Matlab*, Version 1.01, <http://www.sbrs.net/>
- Burton, R. F., 2001. *A Biologia Através dos Números. Um Encorajamento ao Pensamento Quantitativo*. Editora Replicação, Lda., Lisboa.
- Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Natural Theory of Biodiversity end Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, E.U.A.
- Kummailil, J., 2009. *Dimensions*. Disponível na internet, por exemplo, em [www.baixaqui.com.br](http://www.baixaqui.com.br).
- Pennycuik, C. J., 1992. *Newton Rules Biology. A Physical Approach to Biological Problems*. Oxford University Press, Oxford.

### 3 Alometria: As Leis Matemáticas Universais da Vida

#### 3.1 Introdução

Atendendo tanto ao importante papel que a alometria desempenha na minha construção teórica como à importância crescente que vem ganhando na teorização ecológica (Brown, West e Enquist, 2000; Anderson-Teixeira, Savage, Allen e Gillooly, 2009), destaco-a dedicando-lhe um capítulo, [onde também avaliarei a correção da informação da Caixa 2.1](#).

Ao caminharmos na rua, por vezes, algumas pessoas chamam a nossa atenção pela falta do que entendemos ser a proporcionalidade que afeta uma ou outra parte do seu corpo. Por exemplo, ou têm as pernas curtas para o tamanho do tronco, ou uma cabeça grande demais relativamente ao tamanho do tronco. De facto, durante o crescimento dos seres vivos, as partes do seu corpo seguem um padrão de dimensões relativas, que é a emergência da acção simultânea de restrições de natureza física, química e biológica.

A [alometria](#) estabelece relações entre:

- Os tamanhos de componentes do corpo
- Entre funções fisiológicas e tamanho de componentes do corpo
- Entre tamanhos da componente do corpo e atributos da população em que os organismos estão inseridos.

As equações alométricas têm uma longa história em biologia. Já no século XIX, Rubner (1883) detetou que a taxa de metabolismo dos organismos variava com o tamanho do corpo. Na primeira metade do século XX, vários autores se ocuparam de relações alométricas (para referências ver *Savege et al.*, 2004). Destaca-se aqui a contribuição em 1917 de D'Arcy Thompson (Thompson, 1994), que recorreu ao princípio da *semelhança geométrica*. Este princípio justifica-se pelo facto da maioria dos [organismos serem incompressíveis](#), e a sua massa por unidade de volume ser aproximadamente a da água do mar. Isto permite, [nesta particular situação](#), usar indistintamente a biomassa ou o volume do corpo, ou duma sua parte, nas equações alométricas.

Nos anos oitenta do século passado, McMahon e Bonner (1983), Petters (1983), Calder (1984), Schmidt-Nielsen (1984) publicaram quatro obras sobre as relações alométricas onde acumulam imenso material sobre o assunto, que tiveram grande impacto na teoria e investigação em biologia, senso lato. Por exemplo, o livro de Petters, nos apêndices, descreve cerca de um milhar de equações alométricas, respigadas de cerca de meio milhar de referências bibliográficas. Posteriormente, a obra coletiva *Scaling in Biology* (Brown e West, 2000) contribuiu para reforçar o interesse pela alometria no âmbito da biologia e ecologia.

Durante anos, a alometria foi considerada pouco mais do que uma curiosidade numérica, de pouco valor teórico e explicativo, mas desde a última década do século passado, que se tem vindo a verificar um interesse crescente e constante pelas relações alométricas e prevalência da geometria fractal em biologia e ecologia. Hoje, admite-se que as relações alométricas permitem aprofundar o conhecimento em diversos ramos da biologia, e estabelecer sínteses frutuosas e unificadoras entre elas.

As relações alométricas (West, Brown, e Enquist, 2000:91):

- Permitem pôr em evidência uma simplicidade sistemática no mais complexo de todos os sistemas – os seres vivos.
- Constituem as poucas leis quantitativas de carácter universal disponíveis, e têm subjacente a existência de um conjunto de princípios fundamentais para toda a forma de vida.

- As suas clarificações e interpretações abrem um campo vasto e fecundo à investigação em biologia e ecologia.
- Equações alométricas têm papel relevante também no contexto de outras ciências como a física, hidráulica, geologia e economia.

O leitor interessado no aprofundamento deste tema (alometria), e à sua exploração em vários domínios da biologia, pode recorrer à obra colectiva organizada por Brown e West (2000). Em Niklas (1994), além de aspetos teóricos, pode encontrar-se uma vasta compilação sobre informação empírica relativa à alometria das plantas. Ginzburg e Colyvan (2004:cap. 2) apresentam várias relações alométricas do domínio das populações animais, a que atribuem o estatuto de candidatas a leis ecológicas. Brose (2010) mostra que as relações alométricas são fundamentais no esclarecimento da estrutura e dinâmica das teias alimentares.

A alometria insere-se no domínio mais vasto dos modelos de escala (*scaling*; e.g., Barenblatt, 2003).

### 3.2 Equações Alométricas

A equação alométrica mais simples assume a forma:

$$y_{a,j} = \beta_0 y_{b,h}^{\beta_1} \quad (3.1)$$

que pode ser linearizada do seguinte modo:

$$\log(y_{a,j}) = \log(\beta_0) + \beta_1 \log(y_{b,h}) \quad (3.2)$$

Alguns autores designam  $\beta_0$  de *coeficiente alométrico* e  $\beta_1$  de *expoente alométrico*.

A maneira como a variação de  $y_{aj}$  é afetada pela variação de  $y_{bj}$  é determinada pelo valor de  $\beta_1$ . Consideremos 4 situações:

1.  $\beta_1 < 0 \rightarrow y_{aj}$  diminui à medida que  $y_{bj}$  aumenta
2.  $0 < \beta_1 < 1 \rightarrow y_{aj}$  aumenta à medida que  $y_{bj}$  aumenta, mas mais devagar que  $y_{bj}$
3.  $\beta_1 = 1 \rightarrow y_{aj}$  é proporcional a  $y_{bj}$  (isometria)
4.  $\beta_1 > 1 \rightarrow y_{aj}$  aumenta à medida que  $y_{bj}$  aumenta, mas mais rapidamente que  $y_{bj}$

Estas situações ilustram-se na figura 3.1.

Para a eq. (3.1) ter *homogeneidade dimensional*, é preciso que o expoente da dimensão linear associada ao primeiro membro da igualdade seja igual ao do segundo, isto é,  $a = \beta_1 b$ , do que resulta:

$$\beta_1 = a/b \quad (3.3)$$

Esta relação permite estabelecer as equações alométricas que desejarmos. Vou introduzir algumas ilustrações recorrendo a duas quaisquer variáveis dos quadros 2.1 e 2.2.

Uma relação alométrica muito famosa é a chamada *lei dos 3/2* (figura 3.1), que relaciona as dinâmicas do crescimento do volume ou biomassa médios do tronco com a densidade. Escreve-se:

$$y_{31} = \beta_0 y_{21}^{-3/2} \quad (3.4)$$

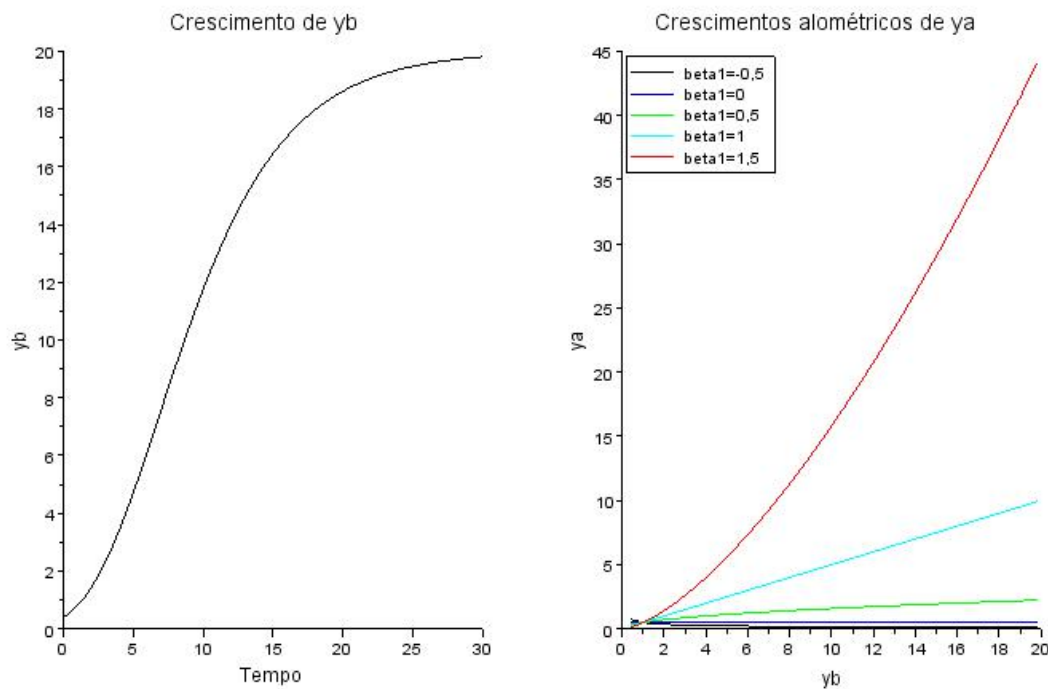


Figura 3.1. Ilustrações de variações alométricas dadas pela equação (3.1).  $\beta_0=0,5$

O expoente de valor absoluto maior de que 1 ( $3/2=1,5>1$ ) assegura que o volume do povoamento cresce com a idade, por o crescimento da árvore sobre compensar a perda de volume provocado pelo auto desbaste. Se o mesmo valor fosse igual a 1, o volume seria constante. Decresceria se fosse inferior a 1.

As equações alométricas podem ser escritas sinteticamente, recorrendo ao símbolo de proporcionalidade. Desta forma a eq. (3.4) pode escrever-se:

$$y_3 \propto y_{-2}^{-3/2} \quad (3.5)$$

Introduzamos ainda mais duas equações alométricas, recorrendo à análise dimensional, a saber:

$$y_{2.7} \propto y_{11}^{2.7} \quad (3.6)$$

$$y_2 \propto y_{11}^2 \quad (3.7)$$

Estas equações são um exemplo de restrições de natureza física sobre o crescimento das árvores, pois podem ser provadas recorrendo a conceitos da engenharia (e.g., Niklas e Enquist, 2001:2926), o que prova a correção da forma como definimos as variáveis dos quadros 2.1 e 2.2.

Uma equação alométrica que tem sido objeto de intensa investigação, e controvérsia, é a que estabelece a relação entre o número de indivíduos de uma espécie ( $N$ ) e a biomassa média dos seus indivíduos ( $W$ , de *weight*, peso em inglês):

$$N \propto W^{\beta_1} \quad (3.8)$$

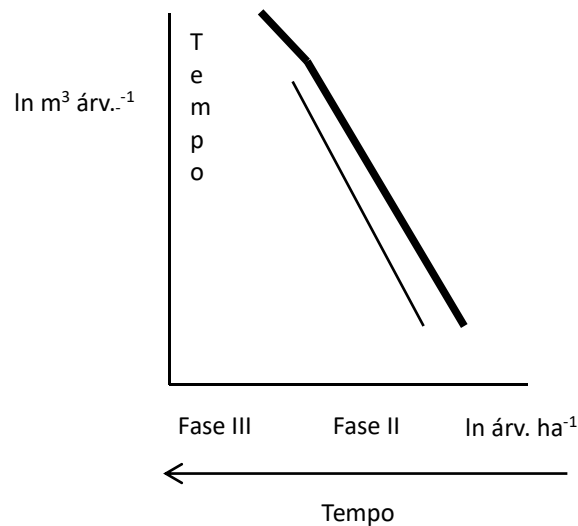


Figura 3.2. A linha contínua representa graficamente a forma logarítmica da lei da potência dos 3/2 (eq. (3.4)). Durante o seu crescimento, a floresta pura auto-desbastada e regular (FPAR) não está sempre sobre a linha dos 3/2, mas move-se no espaço entre ela e a recta a tracejado (amplitude). A FPAR move-se da direita para a esquerda (das maiores densidades e menores árvores para as menores densidades e maiores árvores). A fase II corresponde às idades em que a competição entre as árvores é mais intensa. A fase III é de decrepitude e senilidade dos indivíduos. Na fase I, omissa, as árvores de pequeno porte competem também com a outra vegetação

Como esta equação está escrita, dado o facto de termos considerado  $N$  adimensional, a análise dimensional não nos pode ajudar a estimar o valor de  $\beta_1$ . Temos duas alternativas para escrever esta equação, recorrendo aos conceitos de densidade e concentração (Caixa 2.1):

$$y_{-2} \propto y_{2.7}^{-2/2.7} \quad (3.9)$$

Nesta equação o expoente pode ser aproximado por  $-3/4$  ( $-2/2.66667$ ), valor defendido por muitos autores e que no nosso entender só é aplicável a plantas e animais explorando o espaço a duas dimensões. Esta relação alométrica é conhecida por **alometria ou lei de Damuth** (1987).

No caso de uma espécie ocupando um volume virá:

$$y_{-3} \propto y_{2.7}^{-3/2.7} \quad (3.10)$$

Nesta equação o expoente pode ser escrito **-1,125** ( $-3/2.66667$ ).

Mencionemos algum suporte empírico para as equações (3.9) e (3.10).

A equação (3.9) foi primeiro proposta por John Damuth (Damuth, 1981, 1987, 1991) cujo estudo incidiu sobretudo sobre populações de mamíferos. Outra corroboração pode-se encontrar em Dobson, Bertram e Silva (2003), por exemplo.

Cyr (2000) analisou 240 populações de fitoplâncton, zooplâncton e peixes de comunidades de 18 lagos bem estudados, naturais e artificiais, e obteve um valor global de  $\beta_1 = 0,93 \pm 0,02$ . Só para as populações de algas encontrou  $\beta_1 = 0,95 \pm 0,10$  e para as de peixes ajustou  $\beta_1 = 1,24 \pm 0,20$ . Em meu entender, os ajustamentos deviam ter sido feitos para cada comunidade, para não obliterar os efeitos das suas histórias. Valores entre  $-0,97$  e  $-1,29$  foram encontrados para fitoplâncton de águas tropicais e subtropicais do oceano Atlântico (Huete-Ortega, Cermeño, Calvo-Díaz e Maraño, 2011). Este exemplo ilustra uma relação alométrica entre um atributo do organismo e um parâmetro da população.

Anderson-Teixeira, Savage, Allen e Gillooly (2009) propõem relações alométricas, relacionadas com o tamanho do corpo dos organismos, não só aos níveis de indivíduo e população, mas também da comunidade e ecossistema.

As relações alométricas teóricas aqui estabelecidas referem-se à dinâmica de uma população isolada. Interações com outras populações (e.g., competição, predação) alteram em grau variável os valores de  $\beta_1$ , como já foi detetado empiricamente em inúmeros estudos (e.g., Cyr, 2000), e será ilustrado para o caso de misturas de populações de árvores. Os desvios de  $\beta_1$ , relativamente ao valor teórico, serão menores nas comunidades de espécies que já tenham passado por um longo processo de coevolução.

A equação (3.3) e os valores dos quadros 2.1 e 2.2 conduzem a relações alométricas para as quais se dispõem de corroboração empírica. Por exemplo, Sprugel (1984) em FPAR de *Abies balsamea* verificou a constância da área basal e referindo-nos à equação alométrica  $y_{ij} = \beta_0 y_{-21}^b$  verificou  $b = -1,04$  para a biomassa da folhagem da árvore média (teoricamente  $b = -1$ ), o que sustenta  $i = 2$  para as biomassas da copa. Para a biomassa do fuste obteve  $b = -1,43$  e para toda a biomassa aérea da árvore  $b = -1,24$ , valores que não levam à rejeição do quadro 2.1. Osawa e Allen (1993) em florestas puras auto-desbastadas e regulares (FPAR) de *Pinus densiflora* e *Nothofagus solandri* verificaram a constância da biomassa da folhagem.

A verificação da equação (3.6) nos animais é dificultada pela singela razão de que os animais podem emagrecer temporariamente e voltara a engordar em ciclos que se podem repetir ou não, sem afetarem o seu comprimento ou altura, conforme a variação de fatores abióticos e bióticos do meio. Nós engordamos e emagrecemos sem nos tornarmos simultaneamente mais altos ou mais baixos. Todos já vimos, na televisão, os efeitos da seca na vegetação e a magreza dos herbívoros que vagueiam na paisagem. Mesmo sem se chegar a estas situações extremas, por exemplo, verificam-se em ecossistemas terrestres variações sazonais da quantidade e da qualidade alimentar da vegetação que afetam o peso dos herbívoros (e.g., Owen-Smith, 2007:cap. 12).

Na ecologia das pescas, a equação que relaciona o peso de um peixe com o seu comprimento total (equação (3.6)) é muito estudada e está estabelecida para as principais espécies piscícolas de inúmeros países. É utilizada para vários fins, onde se destacam: a) estimar expeditamente a biomassa a partir do comprimento do peixe; b) avaliar o fator do estado da população; c) comparar o comportamento da mesma espécie em locais diferentes (e.g., Binohlan e Pauly, 2000). Os valores de  $\beta_1$  ajustados variam bastante. Por exemplo, Karachle e Stergiou (2012) referem um estudo em que para 3929 ajustamentos da equação, referentes a 1773 espécies foram encontrados valores entre 1,96 e 3,94, situando-se 90% no intervalo 2,7-3,4. Na situação em análise,  $\beta_0$  reflete a forma do peixe.

Este desvio do valor teórico é justificado por três razões principais:

- a) A alometria das espécies é alterada quando em coexistência com outras, como já foi mencionado.
- b) Os valores não são estabelecidos a partir de uma série temporal de uma só coorte, mas sim de uma mistura de coortes amostradas simultaneamente.
- c) O expoente  $\beta_1$  variar ao longo ano para uma mesma população, no mesmo local (e.g., Lima-Junior, Cardone e Goitein, 2002). Estes autores, para uma espécie do rio Corumbataí (São Paulo, Brasil), encontraram os seguintes valores de  $\beta_1$ : 3,040 (outono), 2,653 (inverno), 2,596 (primavera) e 2,515 (verão). O valor do expoente que se estabeleça é condicionado pela estação do ano da amostragem.

Em condições tidas como normais do meio físico, à luz da teoria exposta,  $\beta_1 < 2,6667$



significa que a população é prejudicada no seu crescimento normal pela presença das outras espécies;  $\beta_1=2,6667$  sugere a população comportar-se como teoricamente fosse uma coorte isolada ou a existir numa comunidade onde o processo coevolutivo tivesse minimizado as interações negativas;  $\beta_1>2,6667$  a população beneficia da presença das outras espécies ou de um meio que lhe é particularmente favorável.

Karachle e Stergiou (2012: figura 1), ajustaram a equação (3.6) a 60 espécies de peixes do norte do Mar Egeu, e agruparam-nas segundo três critérios (grandeza do expoente, funcionalidade trófica e tipo de habitat) , o que levou ao ajustamento de 11 equações alométricas. Encontraram três valores de  $\beta_1 < 2$ , um igual a 2,307, seis valores entre 2,592 e 2,743 e um valor igual a 3,034.

Estes mesmos dois autores, na esteira de outros que mencionam, verificaram que as equações alométricas são os melhores modelos para descrever a morfometria dos peixes.

Ainda mais um exemplo: um caso de alometria entre partes do corpo de um organismo, estudado por Huxley (1932).

Nos machos do caranguejo cava-terra (*Uca pugnax*) uma das suas pinças (quelíceras) não cresce proporcionalmente ao corpo, mas mais rapidamente, chegando a atingir tamanho semelhante. A equação alométrica estabelecida para esta dinâmica é a seguinte:

$$\text{Massa da quelícera} = 0,007 [\text{massa do resto do corpo}]^{1,626} \quad (3.11)$$

O expoente alométrico maior do que 1 implica que o pequeno tamanho inicial da quelícera, com a idade, venha a atingir tamanho comparável ao do resto do corpo.

Uma relação alométrica de grande destaque é a chamada lei de Kleiber (estabelece a proporcionalidade entre a taxa de metabolismo basal dos animais e  $y_{2.7}^{3/4}$ ). Em B13, ver o capítulo 12.

Outra equação alométrica relevante, situa-se no âmbito da ecologia das comunidades e relaciona o número de espécies presentes (S), de um determinado grupo taxonómico, com a área ocupada pela comunidade (A) :

$$S = cA^z \quad (3.12)$$

A constante c varia com o grupo taxonómico considerado, mas o valor do expoente z geralmente situa-se no intervalo 0,2 a 0,3 (May, Crawley, Sugihara, 2007:125).

Além da equação (3.9) e da lei de Kleiber, Ginzburg e Colyvan (2004:cap. 2) conferem o estatuto (discutível) de lei ecológica a outras relações alométricas, a saber:

- A que relaciona o tempo de maturação sexual (idade do início da capacidade reprodutiva) com  $y_{2.7}^{1/4}$ . Várias periodicidades fisiológicas e da vida dos organismos, como ritmo cardíaco, longevidade, revelam a mesma proporcionalidade.
- A chamada alometria de Fenchel que estabelece ser a taxa de reprodução proporcional a  $y_{2.7}^{-1/4}$ . Várias taxas da dinâmica de processos biológicos evidenciam a mesma proporcionalidade.
- A relação alométrica proposta por Calder em que relaciona o período dos ciclos da variação do tamanho de uma população com  $y_{2.7}^{1/4}$ .

Nos seus livros, já mencionados, McMahon e Bonner (1983), Calder (1984), Schmidt-Nielsen (1984) compilam e analisam inúmeras equações alométricas de expoente múltiplo de 1/4.

A encerrar esta secção anoto ser possível concluir que a informação da Caixa 2.1 sustenta as seguintes asserções:

- As relações alométricas entre as variáveis de cada nível ecológico (organismo ou população) garantem que os seus crescimentos obedecem a um padrão, não sendo desordenados ou caóticos.
- As relações alométricas entre as variáveis do subsistema organismo e do subsistema população trazem harmonização às dinâmicas destes dois níveis, a aprofundar adiante.

A alometria permitiu-nos responder afirmativamente à Questão II, formulada no capítulo

2. A Questão I terá resposta ao abordarmos a escolha de uma equação ou modelo para o crescimento biológico.

Numa perspetiva teórica, apresentámos equações alométricas gerais ou médias. Os aspetos numéricos destes conceitos básicos podem ser refinados para situações particulares, discriminando grupos de espécies caracterizadas pelo tipo de habitat (terrestre ou aquático), grupo taxonómico, tipo de alimentação (e.g., ver figura 3.5 em Ginzburg e Colyvan, 2004) e influência de outras espécies da comunidade.

### 3.3 Auto Semelhança

No contexto do tema principal deste capítulo, vou explicar o conceito de similitude ou semelhança geométrica.

No estudo de uma coorte de árvores ou FPAR, um conceito importante é o grau em que a população arbórea está a aproveitar os recursos localmente disponíveis.

Para esclarecer este assunto precisamos de uma avaliação dos recursos disponíveis ou fertilidade do local para a espécie arbórea em questão. Como indicador pode-se tomar a altura média das 200 árvores de maior diâmetro á altura do peito (dap), a chamada altura dominante ( $y_{1,3}$ , quadro 2.1). Esta variável é pouco sensível à densidade da floresta, geralmente expressa pelo número de árvores por hectare ( $y_{-2}$ ).

Podemos agora estabelecer um índice de densidade relativa à fertilidade do local, para as árvores da floresta. Vamos supor que o espaçamento das árvores é o quadrado. O índice pretendido é o chamado facto de Wilson (Fw) que é a razão entre o espaçamento entre as árvores ( $y_{1,8}$ ) e a altura dominante ( $y_{1,3}$ ) reportando-nos aos quadros 2.1 e 2.2.

$$Fw = \frac{y_{1,8}}{y_{1,3}} \quad (3.13)$$

ou

$$y_{1,8} = Fw \ y_{1,3} \quad (3.14)$$

que é formalmente análoga à proposição "o espaçamento mede Fw alturas dominantes", ou ainda a:

$$\text{Altura dominante} = 20 \text{ metros} \quad (3.15)$$

A diferença reside no facto da minha unidade métrica  $y_{1,3}$  variar com o tempo - cresce com a idade. Mas, concomitantemente, devido ao auto-desbaste, a variável medida  $y_{1,8}$  também cresce de modo a manter o tamanho constante e igual a Fw. Por isso dizemos que a semelhança geométrica é mantida.

Genericamente, escrevemos:

$$y_{a,j} = k_{a,j,h} y_{a,h} \quad (3.16)$$

Esta relação diz-se isométrica pois as duas VESP têm o mesmo EL(=a), sendo por isso  $\beta_1=1$ . Nesta notação, a relação isométrica do Fw escrever-se-á:

$$k_{1,8,3} = \frac{y_{1,8}}{y_{1,3}} \quad (3.17)$$

Na relação alométrica da eq. (3.1), façamos  $y_{b,h}^{\beta_1} = z$ , podendo-se agora escrever a mesma equação com a forma:

$$y_{aj} = \beta_0 z \quad (3.18)$$

Ao longo do tempo, o tamanho da  $y_{aj}$  é constante quando medido com a métrica variável  $z$ . Esta constância traduz-se na similitude geométrica, relativamente às duas variáveis usadas.  $\beta_0$  é designado por **factor de escala**.

Os resultados apresentados até agora podem ser resumidos da forma que se passa a descrever. Entre dois elementos de cada subconjunto  $Y_i$  existe uma relação binária de isometria. Dados dois conjuntos  $Y_a$  e  $Y_b$  (exemplo, colunas dos quadros 2.1 e 2.2) e dois elementos pertencentes a cada um dos subconjuntos, entre eles existe uma relação binária de alometria. As relações de alometria no interior de cada conjunto  $Y_a$  e  $Y_b$  asseguram a semelhança geométrica da árvore e do povoamento, ao longo dos seus crescimentos. As relações de alometria entre elementos de cada conjunto  $Y_a$  e  $Y_b$  garantem que as dinâmicas das variáveis da árvore e do povoamento estão intimamente ligadas. **As implicações destas inter-relações alométricas são a estrutura nomológica das suas dinâmicas.** Senão vejamos.

Considerem-se duas idades T1 e T2. Na idade T1 mediram-se as variáveis  $y_{a,j,T1}$  e  $y_{b,j,T1}$ . Na idade T2 mediu-se a variável  $y_{b,j,T2}$ . A equação alométrica permite escrever:

$$\frac{y_{a,j,T2}}{y_{a,j,T1}} = \left( \frac{y_{b,j,T2}}{y_{b,j,T1}} \right)^{\frac{a}{b}} \quad (3.19)$$

donde:

$$y_{a,j,T2} = \left( \frac{y_{b,j,T2}}{y_{b,j,T1}} \right)^{\frac{a}{b}} y_{a,j,T1} \quad (3.20)$$

Se tomarmos  $y_{b,j,T1}$  como a densidade, e na idade T1 medirmos todas as variáveis genericamente designadas por  $y_{a,j,T1}$  que nos interessem, em qualquer outra idade do FPAR só precisamos de contar as árvores na unidade de área usada, avaliar a densidade, e aplicar a equação seguinte:

$$y_{a,j,T2} = \left( \frac{y_{-2,j,T2}}{y_{-2,j,T1}} \right)^{-\frac{a}{2}} y_{a,j,T1} \quad (3.21)$$

para obtermos uma estimativa de uma qualquer outra variável anteriormente medida. Isto na conjectura, inicialmente admitida, de estarmos a tratar só de florestas auto-desbastadas puras regulares e determinísticas.

As populações isoladas são pois geometricamente semelhantes no tempo e no espaço, dada a simetria tempo-espaço. Populações interagindo com outras já não revelam auto-semelhança ou isomorfismo. Adiante, voltaremos com mais pormenor a esta temática.

A relação que existe ao longo do tempo, entre as estruturas de uma população é a mesma que ocorre entre um protótipo de um automóvel e os seus modelos em escala reduzida que são feitos para submeter a certos ensaios, cujos resultados depois são transpostos para o tamanho real do protótipo, usando equações de escala.

O corpo da maioria das espécies também revela isomorfismo, conservando assim a mesma forma durante o crescimento.

Em suporte da tese que tenho estado a defender, permito-me citar o eminente académico Gregory I. Barenblatt (*Profwssor-in-Residence at the University of California at Berkeley, and Lawrence Berkeley National Laboratory, Emeritus G. I. Taylor Professor of Fluid Mechanics at the University of Cambridge, Adviser, Institute of Oceanology, Russian Academy of Science, Honorary Fellow, Gonville and Caius College, Cambridge*):

“One may ask, why is that scaling laws are of such distinguished importance? The answer is that *scaling laws never appear by accident*. They always manifest a property of a phenomenon of basic importance, “self-similar” intermediate asymptotic behaviour: the phenomenon, so to speak, repeats itself on changing scales. This behaviour should be discovered if it exists, and its absence should also be recognized. The discovered of scaling laws very often allows an increase, sometimes even a drastic change, in the understanding of not only a single phenomenon but a wide branch of science. The history of science of the last two centuries knows many such examples”.

(Barenblatt, 2003:xiii; texto em itálico existente no original).

Resumindo e enfatizando as principais asserções do Professor Barenblatt:

- Na natureza, os modelos matemáticos de escala (alometria) são importantes e a sua prevalência deve ser escrutada.
- Indiciam a existência de auto-semelhança.
- Nos últimos dois séculos da história da Ciência, os modelos de escala têm tido um papel relevante nos processos de descoberta e renovação científica, em vários domínios do saber.

A escalabilidade (“scalability”), passe o neologismo, é pois uma característica muito relevante de fenómenos e entidades naturais.

Um tratamento a nível introdutório e mais pormenorizado da alometria pode ser encontrado em Schneider (1994: caps. 13 e 14). Os modelos de escala são hoje um tópico recorrente em artigos inseridos nas mais importantes revistas da área biológica e ecológica e tema de livros, como os já citados de Barenblatt (2003) e Brown e West (2000).

A descrição de um procedimento geral para estabelecer modelos de escala pode ser encontrada em Barenblatt (2003:91-93)

Ritchie (2010), recorrendo a um conceito afim de módulo (secção 2.4), que designa por *cluster*, e à alometria, apresentou uma abordagem integrada da heterogeneidade, estrutura, organização e diversidade biológica das comunidades ecológicas.

Encerro este capítulo com um destaque.

### Caixa 3.1. A alometria, a auto-semelhança e o padrão de crescimento dos seres vivos

Brajzer (1999) mostrou que a auto semelhança e a alometria são características de dinâmicas de Gompertz. Isto é, se aceitarmos a alometria e a auto semelhança dos sistemas vivos, coerentemente, temos de acolher a possibilidade do seu crescimento se realizar de acordo com a equação de Gompertz, a introduzir no capítulo 4.

## 3.4 Bibliografia

- Anderson-Teixeira, K. J., V. M. Savage, A. P. Allen e J. F. Gillooly, (dezembro de 2009) Allometry and Metabolic Scaling in Ecology. Em *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester. DOI: 10.1002/9780470015902.a002122
- Bajzer, Z., 1999. Gompertzian Growth as a Self-Similar and Allometric Process. *Growth Dev Aging*, 63:3-11.
- Barenblatt, G. I., 2003. *Scaling*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barreto, L. S., 2007. The Changing Geometry of Self-Thinned Mixed Stands. A Simulative Quest. *Silva Lusitana*, 15(1):119-132.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Binohlan, C. & Pauly, D. (2000). The length-weight table, In: Fishbase 2000: Concepts, design and data sources, Froese R. & D. Pauly, (Eds), 121-123, ICLARM, ISBN 971-8709-99-1, Manila, Philippines.
- Brose, U. (2010). Body-Mass Constraints on Foraging Behaviour Determine Population and Food Web Dynamics. *Functional Ecology*, 24:28-34.
- Brown, J. H., G. B. West, (Compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown, J. H., G. B. West e B. J. Enquist, 2000. Scaling in Biology: Patterns, Processes, Causes and Consequences. Em J. H. Brown, and G. B. West, (compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 1-24.
- Burton, R. F., 2001. *A Biologia Através dos Números. Um Encorajamento ao Pensamento Quantitativo*. Editora Replicação, Lda., Lisboa.
- Calder, W.A., 1984. *Size, Function, and Life History*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- McMahon, T. A. e J. T. Bonner, 1983. *On Size and Life*. Scientific American Library, New York.
- Cyr, H., 2000. Individual Energy Use and the Allometry of Population Density. Em J. H. Brown e G. B. West, (compiladores), *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 267-295.
- Damuth, J., 1981. Population Density and Body Size in Mammals. *Nature* 290, 699-700.
- Damuth, J., 1987. Interspecific Allometry of Population Density in Mammals and other Animals: the Independence of Body Mass and Population Energy Use. *Biol. J. Linn. Soc.* 31, 193-246.
- Damuth, J., 1991. Of Size and Abundance. *Nature* 351, 268-269.
- Dobson, F. S., Z. Bertram e M. Silva, 2003. Testing Models of Biological Scaling with Mammalian Populations Densities. *Canadian Journal of Zoology* 81(5):844-851.
- Ginzburg, L. e M. Colyvan, 2004. *Ecological Orbits. How Planets Move and Populations Grow*. Oxford University Press, Oxford.
- Huete-Ortega, P. Cermeño, A. Calvo-Díaz e E. Marañón, 2011. Isometric Size-scaling of Metabolic Rate and the Size Abundance Distribution of Phytoplankton. <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/early/2011/12/08/rspb.2011.2257.full>
- Huxley, J. S., 1932. *Problems of Relative Growth*. Methuen, London. Por citação em Burton (2001).
- Karachle, P. K. e K. I. Stergiou, 2012. Morphometrics and Allometry in Fishes, Morphometrics, Prof. Christina Wahl (Ed.), ISBN: 978-953-51-0172-7, InTech.
- Disponível em: <http://www.intechopen.com/books/morphometrics/morphometrics-and-allometry-in-fishes>

- Lima-Junior, S.E., I. Braz Cardone e R. Goitein, 2002. Determination of a Method for Calculation of Allometric Condition Factor of Fish. *Acta Scientiarum*, 24(2):397-400.
- May, R. M., M. J. Crawley e G. Sugihara, 2007. Communities:Patterns. Em R. May e A. McLean, (compiladores), *Theoretical Ecology. Principles and Applications*, Oxford University Press. Páginas 111-131.
- Niklas, K. j., 1994. *Plant Allometry. The Scaling of Form and Process*. The University of Chicago Press.
- Niklas K. J., B. J. Enquist, (2001) Invariant Scaling Relationships for Interspecific Plant Biomass Production Rates and Body Size. *Proc Nat Acad Sci U S A* 98: 2922–2927.
- Owen-Smith, N., 2007. *Introduction to Modeling Wildlife and Resource Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Osawa, A. e R. B. Allen, 1993. Allometric Theory Explains Self-thinning Relationships of Mountain Beech and Red Pine. *Ecology*, 74(4):1020-1032.
- Peters, R. H., 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K..
- Ritchie, M. E., 2010. *Scale, Heterogeneity, and the Structure and the Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.
- Rubner, M., 1883. Ueber den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff-und Kraftwechsel. *Zeitschrift für Biologie* 19, 535–562. Referência obtida em Savage *et al.* (2004).
- Savage, V.M., Gillooly, J.F., Woodruff, W.H., West, G.B., Allen, A.P., Enquist, B.J. & Brown, J.H., 2004. The predominance of quarter-power scaling in biology. *Functional Ecology*, 18, 257–282.
- Schmidt-Nielsen, K., 1984. *Scaling: Why Is Animal Size So Important?* Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Sprugel, D. G., 1984. Density, Biomass Productivity, and Nutrient Cycling Changes During Stand Development in Wave Regenerated Balsam Fir Forests. *Ecological Monographs*, 54(2):165-186.
- Anderson-Teixeira, K. J., V. M. Savage, A. P. Allen e J. F. Gillooly, (Dezembro de 2009) Allometry and Metabolic Scaling in Ecology. Em *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester.  
DOI: 10.1002/9780470015902.a0021222
- Thompson, D. A. W., 1994. *Forme et Croissance*. Éditions du Seuil/Éditions du CNRS. Tradução francesa do texto em língua inglesa.
- Schneider, D. C., 1994. *Quantitative Ecology. Spatial and Temporal Scaling*. Academic Press.
- West, G. B., J. H. Brown,., and B. J. Enquist, 2000. The Origin of Universal Scaling Laws in Biology. Em J. H. Brown, and G. B. West, (compiladores), 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Páginas 87-112.
- West, G.B., e J.H. Brown. 2004. Life's Universal Scaling Laws. *Physics Today* 57:36-42.

## 4 A Equação de Gompertz

### 4.1 Introdução



Neste capítulo abordamos a equação de Gompertz (EGZ). Antes de prosseguir, dada a vasta utilização que é feita desta equação, justifica-se enquadrá-la adequadamente, mesmo em termos sucintos.

Benjamin Gompertz (1779-1865) era um britânico especialista em cálculo atuarial (conexo à atividade seguradora), preocupado com a sobrevivência das pessoas. O seu estudo dos dados demográficos da Inglaterra e outros países europeus conduziram-no a estabelecer uma equação que se aceita ser não só um notável melhoramento relativamente às equações afins então existentes, mas também marcar o início de uma nova era para o estudo das tabelas de vida

(Gompertz, 1825).

Gompertz não era um bom comunicador nem um divulgador acessível dos seus resultados, por isso o impacto imediato deles foi restrito, sendo a sua relevância só reconhecida pelos mais notáveis matemáticos seus contemporâneos (Hooker, 1965). Nesta referência, os mais interessados podem encontrar um esboço biográfico de qualidade, sobre Gompertz, e a lista dos seus trabalhos.

Só a partir dos anos trinta do século passado, a EGZ passou a ser utilizada com crescente êxito para reproduzir a dinâmica de sistemas em várias áreas de estudo, (astrofísica, biologia, biomedicina, cosmologia, ecologia, economia) a ponto de em alguma literatura ser simplesmente nomeada como “lei da natureza” (Lauro, Martino, Siena e Giorno, 2010). A sua larga aplicabilidade e a ubiquidade da estrutura logarítmica que lhe está subjacente levaram vários autores a procurar justificações e provas, sob várias perspectivas, de cariz mais básico e larga generalidade (sinergismo e sistemas saturados, senescência em hierarquias biológicas, cinética celular, entropia), para a dinâmica gompertziana, que é caracterizada por uma evolução auto-controlada, condicionada pela variação da densidade. Uma panorâmica destes esforços, e referências bibliográficas atinentes, podem ser encontradas em Bajzer, Vuk-Pavlovic e Huzak (1997). Uma interessante perspectiva da EGZ, elaborada por quatro matemáticos italianos pode ser encontrada em B13, secção 6.1.

Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010), atendendo à vasta aplicabilidade da EGZ e à estocacidade inerente aos fenómenos naturais e sociais, conjecturaram que isto só seria possível se a EGZ fosse um descritor adequado do comportamento médio destes sistemas estocásticos, o que provam neste seu artigo.

Gravura de Benjamin Gompertz obtida na internet.

Neste capítulo, as referências a equações, figuras, caixas e secções com o início 5. referem-se ao capítulo 5 de B13.

### 4.2 Um Padrão Único para o Crescimento Biológico

Na Introdução a este capítulo, mencionámos que é aceite representar a EGZ um padrão de dinâmica com generalizada ocorrência na natureza e este é um argumento forte para adotarmos a EGZ como curva geral de crescimento biológico e ecológico, para além dos outros domínios em



que é aplicada com sucesso. Vamos apresentar alguns argumentos que sustentem ser a EGZ o modelo mais adequado para representar as variações de variáveis biológicas e ecológicas.

Os organismos que hoje ocupam o planeta representam o resultado de um processo evolutivo de muitas centenas de milhares de anos. Todas as espécies têm algo de comum por o seu crescimento ter de obedecer às mesmas leis de natureza física e química. Isto levam-nos a elaborar duas conjecturas:

1. O padrão de crescimento é o mesmo para todos os seres vivos e suas populações.
2. Este padrão é conforme a equação de Gompertz.

Neste contexto, a escolha da EGZ, é reforçada pelo seguinte:

1. Como já se mencionou, vários autores deduziram formalmente que o crescimento biológico é conforme a EGZ.
2. Vários autores verificaram que a EGZ é a mais adequada no âmbito da biologia. Por exemplo, Zullinger et al. (1984) ajustaram as curvas logística, de von Bertalanffy e de Gompertz a 331 espécies de mamíferos em 19 ordens. Os melhores ajustamentos, em 49 espécies, foram evidenciados pelas equações de von Bertalanffy e de Gompertz. Veja-se ainda, Caution e Vénus (1981), entre outros.
3. Pradhan e Chaudhuri (1998), no âmbito da modelação de pesqueiros e da sua exploração, mostraram a superioridade da EGZ sobre as outras alternativas, de forma convincente, e são vários os autores que a passaram a usar para este propósito (e.g., Peng, 2008).
4. Sibly *et al.* (2005) analisaram 1780 séries temporais de dados de populações de mamíferos, aves, peixes e insetos e verificaram a melhor adequação da EGZ à taxa de crescimento per capita das séries.

Verifica-se também o seguinte:

1. Ser a EGZ suficientemente flexível para reproduzir dados empíricos de várias proveniências e aparentemente com padrões diferentes.
2. Ser a EGZ consistente com o crescimento alométrico temporal e espacial.
3. Ser a EGZ capaz de gerar padrões de crescimento que refletem as estratégias bionómicas ou da história de vida das espécies, o que não é possível fazer com uma equação rígida como a logística.
4. Proporcionar a EGZ resultados consistentes sobre o crescimento dos mesmos organismos e populações, em escalas de tempo diferentes (e.g., anos, meses, semanas, ...).
5. Os organismos, na generalidade, revelam crescimento alométrico. Como já afirmámos, Bajzer (1999) mostrou que a auto semelhança e a alometria são características de dinâmicas de Gompertz.
6. Permitir a EGZ estabelecer modelos, para as interações entre espécies, capazes de reproduzir a dinâmica das populações com maior rigor, resolvendo problemas até então em suspenso, como se verá no segundo volume.

Registo ainda a seguinte relevante justificação para a adoção da EGZ. A ecologia é caracterizada por uma grande falta de unidade e por isso é teoricamente pouco estruturada. Praticamente, existe uma abordagem independente para cada nível de complexidade: indivíduo, população, comunidade e ecossistema. **A vantagem da utilização da EGZ é permitir articular integradamente o crescimento dos organismos (e suas componentes) com o da dinâmica das sua a população e das outras espécies como mostrarei adiante.**

Dois exemplos finais. A EGZ reproduz o crescimento de órgãos em regeneração, como a substituição da cauda perdida, em lagartos. Baranowitz, Maderson e Connely (1979) ajustaram a EGZ ao comprimento da cauda regenerada do lagarto *Lacerta lepida*, e do tritão *Notophthalmus viridescens*.



Kritzinger (2011), tendo como material de estudo avestruzes (*Struthio camelus* var. *domesticus*), verificou que não só as variáveis referentes a todo o corpo do animal tinham dinâmicas de Gompertz, mas também a sua composição, e as biomassas das componentes do corpo (penas, pele, outros tecidos, órgãos e ossos) e que as dinâmicas ajustadas eram consistentes com relações alométricas.

A adoção da EGZ, como equação do crescimento biológico, tem implicações em outros domínios da biologia que adotam a logística e a usam para deduzir equações, como a genética.

## 6.2 Pressupostos da EGZ

Dado o exposto na Introdução, os pressupostos apresentados são circunscritos exclusivamente à modelação de populações. Começamos por ignorar os resultados do artigo de Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010) e de outros autores, sustentando a adequação da EGZ para simular o crescimento biológico. Esta posição permite-nos escrever:

- A1.** Não existe migração, por isso a variação da população é só devida a nascimentos e mortes de indivíduos que são todos idênticos.
- A2.** Os recursos de que as populações carecem para se manterem e crescerem são limitados pelo que população é afetada pela sua densidade. O efeito da densidade traduz-se em as [taxas de mortalidade e natalidade variarem com o logaritmo da densidade](#).
- A3.** A resposta da natalidade e mortalidade à densidade da população é instantânea.
- A4.** A probabilidade de acasalamento não depende da densidade.
- A3.** O crescimento é contínuo.
- A5.** A distribuição etária é estável.
- A6.** O ambiente é constante.

É nesta perspetiva que apresentamos as deduções da secção 4.3.

No entanto, se aceitarmos os resultados de Lauro, Martino, Siena e Giorno (2010), podemos estabelecer as duas seguintes premissas:

- P1.** O estudo dos sistemas naturais, em vários domínios científicos, evidencia que são estocásticos, e revelam dinâmicas com distribuição lognormal.
- P2.** Com é possível provar, a dinâmica de Gompertz reflete deterministicamente o comportamento da mediana destes processos estocásticos.

Para concluir:

**C.** Sendo organismos e populações sistemas naturais estocásticos, é altamente provável que a sua dinâmica possa ser modelada corretamente pela EGZ.

No capítulo 6 de B13, a EGZ é tratada com detalhe. Nele apresentamos uma dedução da EGZ sobre a perspetiva da dinâmica das populações (subsecção 6.3.1) e do crescimento do organismo (subsecção 6.3.2).

## 4.3 Modelo Contínuo

$R$  e  $c$  são números reais positivos, constantes para cada espécie, e  $y_f$  representa o valor final ou assintótico da variável. Em Barreto (2013) na secção 6.4.2 prova-se que  $y_f$  é um equilíbrio [estável](#). Representamos o valor inicial da variável por  $y_0$ . Tem-se  $R = y_0/y_f$ .

Forma diferencial da EGZ:

$$\frac{dy}{dt} = cy(\ln y_f - \ln y) \quad (4.1)$$

Desta equação obtém-se a forma explícita seguinte:

$$y = y_f R^{\exp(-ct)} \quad (4.2)$$

como  $R = y_0/y_f$ ,  $y_f = y_0 R^{-1}$ , pelo que também podemos escrever:

$$y = y_0 R^{(\exp(-ct)-1)} \quad (4.3)$$

onde *exp* refere-se à função exponencial ( $\exp(x) = e^x$ ).

Se fizermos  $a = -\ln R$  e  $b = e^{-c}$  obtêm-se uma forma contínua alternativa da EGP:

$$y_t = y_f \exp(-a b^t) \quad (4.4)$$

Lembremos a definição de variáveis introduzida no capítulo 2.  $EL=0$  implica  $R=1$ ;  $EL<0$  implica  $R>1$  (a variável decresce com a idade);  $EL>0$  implica  $R<1$  (a VESP cresce com a idade). Em todos os ajustamentos que fizemos de dados biológicos e encontramos na literatura verificámos  $0 < c < 1$ . Em certos contextos, em que se abordam variáveis específicas, é pois mais conveniente escrever:

$$y_{i,j} = y_{i,j,f} R_i^{\exp(-ct)} \quad (4.5)$$

$$y_{i,j} = y_{i,j,0} R_i^{(\exp(-ct)-1)} \quad (4.6)$$

Nas exponenciais das equações assume-se que os primeiros dados correspondem à idade zero ( $t_0=0$ ). Se por exemplo, os primeiros dados corresponderem à idade  $t_0=n$ , a exponencial destas equações deverá ser escrita  $\exp(-c(t-n))$ . Isto é, ter-se-á:

$$y_t = y_f R^{\exp(-c(t-n))}$$

Se quisermos empregar a forma das equações acima mencionadas, teremos de usar como valor de  $R$  corrigido de acordo com

$$R_{\text{corrigido}} = R^{\exp(cn)}$$

#### 4.4 O Comportamento da EGP

A idade do ponto de inflexão  $t^*$  é dada por:

$$t^* = \frac{1}{c} \ln\left(\frac{R_0}{c}\right) \quad (4.7)$$

$$t^* = \frac{1}{c} \ln(-\ln R) \quad (4.8)$$

Sendo o valor de  $y$  na idade  $t^*$ ,  $y^*$ :

$$y^* = y_f \exp(-1) \quad (4.9)$$

$$y^* = 0,368 y_f \quad (4.10)$$

A taxa relativa de variação (TRV) ou crescimento per capita é definida como:

$$TRV = \frac{1}{y} \frac{dy}{dt} \quad (4.11)$$

que no caso da EGZ assume as formas:

$$TRV = c (\ln y_f - \ln y) \quad (4.12)$$

$$TRV = -c \ln R \exp(-c t) \quad (4.13)$$

O máximo acréscimo (MA) que ocorre na idade  $t^*$  é dado por:

$$MA = c y^* \quad (4.14)$$

Na figura 4.1, ilustramos a ‘anatomia’ da EGZ.

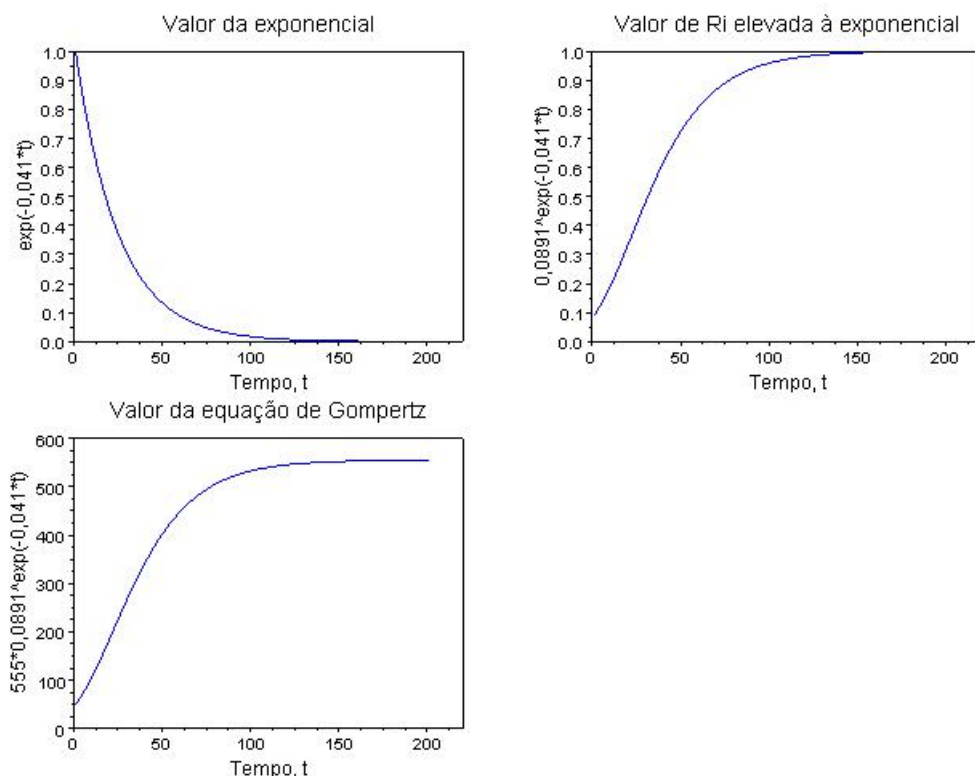


Figura 4.1. “Anatomia” da equação  $y = 555 \times 0,0891 \exp(-0,041 t)$

Na secção 6.4 de B13 mostra-se que  $y_f$  é um equilíbrio **estável**.

## 4.5 Modelos Discretos

A EGZ tem as seguintes formas recursivas:

$$y_{t+1} = y_t \left( \frac{y_f}{y_t} \right)^c \quad (4.15)$$

$$y_{t+1} = y_t \exp(c \ln y_f - c \ln y_t) \quad (4.16)$$

$$y_{t+1} = y_t + y_t c \ln(y_f/y_t) \quad (4.17)$$

Se fizermos  $\lambda = y_f^c$  e  $\theta = 1 - c$  obtemos a forma recursiva:

$$y_{t+1} = \lambda y_t^\theta \quad (4.18)$$

Satoh (2000) propôs uma equação discreta para a EGZ que tem solução exata. A equação escreve-se:

$$y_t = y_t \left( \frac{y_t}{y_f} \right)^{\delta \ln b} \quad (4.19)$$

que tem a seguinte solução exata (só função do tempo):

$$y_t = y_f a^{(1 + \delta \ln b)^t} \quad (4.20)$$

Nesta equação verifica-se ser  $1 + \delta \ln b = e^{-c}$ .

Sobre a influência da variação de  $c$  sobre o comportamento do equilíbrio da equação (4.17) detetámos o seguinte:

$c < 2$	Equilíbrio estável
$2 \leq c < 2,395$	Ocorrem ciclos de 2 períodos
$2,395 \leq c < 2,479$	Ciclos de 4 períodos
$2,479 \leq c < 2,487$	Ciclos de 8 períodos
$2,487 \leq c < 2,4899$	Ciclo de 16 períodos
$2,4899 \leq c < 2,4903$	Ciclo de 32 períodos
.....	
$c \geq 2,490501$	Caos
$c = 2,5$	Janela periódica com ciclos de 12 períodos
$c = 2,6$	Janela periódica de ciclos de 7 períodos
$c > 2,71845$	Verifica-se $y = 0$ (extinção)

Estas sensibilidades são ilustradas na figura 6.17 de B13.

Em B13, secção 6.6, analisamos a EGZ com desfasamento mas o interesse desta análise é limitado pois dada a flexibilidade da EGZ, aos dados gerados por uma EGZ com desfasamento é possível ajustar uma EGZ sem desfasamento.

Admite-se que os parâmetros  $R_i$  e  $c$  são constantes para uma dada espécie e definem a sua estratégia bionómica (secção 6.8 de B13).

## 4.6 Propriedades das Variáveis Gompertzianas

As variáveis cuja dinâmica segue a EGZ revelam algumas propriedades, de prova trivial, que importa assinalar:

- A média de valores de uma variável gompertziana tem também dinâmica de Gompertz.
- Se duas variáveis seguem a EGZ, o seu produto também segue a EGZ.
- A potência de uma variável gompertziana também segue a EGZ.

## 4.7 O Ajustamento da EGZ

Se só lhe interessa ajustar expedita e genericamente uma EGZ, então aplique o método descrito no Apêndice I, do capítulo 6 de B13.

Nas secções 6.10 a 6.13 de B13, apresentamos ajustamentos da EGZ, tanto contínua como discreta, recorrendo a softwares diferentes.

Em B13, secção 6.14, descreve-se um método geral para caracterizar a dinâmica de uma espécie.

## 4.8 Bibliografia Citada e Relacionada

- Bajzer, Z., 1999. Gompertzian Growth as a Self-Similar and Allometric Process. *Growth Dev Aging*, 63:3-11.
- Bajzer, T., S. Vuk-Pavlović e M. Huzak, 1997. Mathematical modelling of tumor growth kinetics. Em J. A. Adam and N. Bellomo (compiladores) *A Survey of Models for Tumor-Immune System Dynamics*, Birkhauser, Boston, pp. 89-132.
- Bajzer, Z. e S. Vuk-Pavlovic, 2000. New dimensions in Gompertzian growth. *J. Theor. Med.* 2, 307-315.
- Banks, R. B., 1994. *Growth and Diffusion Phenomena. Mathematical Frameworks and Applications*. Springer-Verlag, New York.
- Baranowitz, S. A., P. F. A. Maderson e T. G. Connely, 1979. Lizard and Newt Tail Regeneration: A Quantitative Study. *J. Exp. Zool.* 210: 17-38.
- Barreto, L.S., 1989. The 3/2 power law: a comment on the specific constancy of K. *Ecological Modelling*, 45:237-242.
- Barreto, L. S., 1991. SPESS - a simulator for pure even-aged self-thinned stands. *Ecological Modelling*, 54:127-132.
- Barreto, L. S., 1994. The clarification of the 3/2 power law using simulators SANDRIS and PINASTER. *Silva Lusitana*, 2(1):17-30.
- Barreto, L. S., 1995. *Povoamentos Jardinados. Instrumentos para a sua Gestão*. Publicações Ciência e Via, Lda., Lisboa.
- Barreto, L. S., 2000. *Pinhais Mansos. Ecologia e Gestão*. Estação Florestal Nacional, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2004. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. "e-book". Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. "e-book". Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Bartlett, S. E., 1960. *Stochastic Population Models in Ecology and Epidemiology*. Methuen and Company, Ltd, London.
- Bauer, F. e C. Castillo-Chávez, 2001. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. Springer, New York.
- Bertalanffy, L. von, 1973. *Teoria Geral dos Sistemas*. Editora Vozes, Petrópolis, Brasil.
- Causton, D. R. e J. C. Venus, 1981. *The Biometry of Plant Growth*. Edward Arnold, London.
- Deléage, J-P., 1993. *História da Ecologia. Uma Ciência do Homem e da Natureza*. Publicações Dom Quixote, Lisboa.
- France, J. e J. H. M. Thornley, 1984. *Mathematical models in agriculture*. Butherworths, London.

- Gentle, J. E., 1998. *Random Number Generation and Monte Carlo Methods*. Springer, New York.
- Gillespie, D. T., 1977. Exact Stochastic Simulation of Coupled Chemical Reactions. *Journal of Physical Chemistry*, 81, 2340–2360.
- Gompertz, B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new method of determining the value of life contingencies. *Philos. Trans. R. Soc.*, 36, 513–585. Disponível na internet.
- Hamilton, G. C., and J. M. Christie, 1971. *Forest Management Tables (Metric)*. Forest Commission Booklet Nº 34, Her Majesty's Stationery Office, London.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Hooker, P. F., 1965. Benjamin Gompertz. *Journal of the Institute of Actuaries*, 91:203-312.
- Hutchison, G. E., 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Karkach, A. S., 2006. Trajectories and models of individual growth. *Demographic Research*, 15:347-400.
- Kingsland, S. E., 1985. *Modeling Nature. Episodes in the History of Population Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Khilmi, . G. F., 1962. *Theoretical Forest Biogeophysics*. National Science Foundation, Washington, D. C.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kritzinger, W. J., 2011. *Allometric Description of Ostrich (Struthio camelus var. domesticus) Growth and Development*. Department of Animal Sciences, Faculty of AgriScience, Stellenbosch University. Tese de Mestrado.
- Lauro, E. De, S. De Martino, S. De Siena, e V. Giorno, 2010. Stochastic origin of Gompertzian growths. <http://arxiv.org/abs/1012.4978v1> [q-bio.QM] 22 Dec 2010.
- Li, Y., 2011. Stability and bifurcation analysis of a discrete Gompertz model with time delay. *World Academy of Science, Engineering and Technology* 80 : 1441-1444.
- Martinez-Vilalta, J., Lopez, B.C., Adell, N., Badiella, L. and Ninyerola, M. 2008. Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology* 14: 2868-2881.
- Medawar, P. B., 1940. Growth, growth energy, and ageing of the chicken's heart. *Proc. Roy. Soc. B. London* 129:332-355.
- Michaelis, L. e M. Menten, 1913. Die kinetic der invertinwirkung. *Biochemische Zeitung*, 49:333-369.
- Medin, D. E., Anderson, A. E., 1979. *Modelling the Dynamics of a Colorado Mule Deer Population*. Wildlife Monographs Nº 68. The Wildlife Society, Inc.
- Monod, J., 1958. *Recherches sur la Croissance des Cultures Bacteriennes*. Herman, Paris.
- Morris, W. F. e D. F. Doak, 2002. *Quantitative Conservation Biology. Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, MA.
- Peng, T., 2008. A Bioeconomic Model of Continuous Harvesting for a Single Species Fishery. *International Journal of Pure and Applied Mathematics*, 48(1): 21-31.
- Pineda-Krch, M., 2012. *GillespieSSA: Gillespie's Stochastic Simulation Algorithm (SSA)*. R package version 0.5-2, URL <http://CRAN.R-project.org/package=GillespieSSA>.
- Pineda-Krch, M., 2008. GillespieSSA: Implementing the Stochastic Simulation Algorithm in R. *Journal of Statistical Software*, 25(12):1-18. <http://www.jstatsoft.org/>
- Poole, R. W., 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York.
- T. Pradhan e K.S. Chaudhuri, 1998. Bioeconomic Modeling of a Single-species Fishery with Gompertz Law of Growth. *J. Biol. Syst.*, 6:393-409.
- Pütter, A. (1920). Studien über physiologische ähnlichkeit. VI. Wachstumsähnlichkeiten. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 180:298–340.
- Ricker, W. E., 1975. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 382 pp.
- Roughgarden, J., 1998. *A Primer of Theoretical Ecology*. Prentice Hall.
- Satoh, D., 2000. A discrete Gompertz equation and a software reliability growth model, *IEICE Trans.*, E83-D-7: 1508–1513.
- Scudo, F. M. e J. R. Ziegler, 1978. *The Golden Age of Theoretical Ecology, 1923-1940*. Springer-Verlag, Berlin.
- Soetaert, K. e P. M. J. Herman, 2009. *A Practical Guide to Ecological Modelling Using R as a Simulation Platform*. Springer, Berlin.
- Sibly, R. M., D. Barker, M. C. Denham, J. Hone e M. Pagel, 2005. On the regulation of populations of mammals, birds, fish, and insects. *Science*, 309:607–610.
- Venables, W. N. e B. D. Ripley, 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth edition. Springer, New York.
- von Bertalanffy, L., 1973. *Teoria Geral dos Sistemas*. Editora Vozes Ltda., Petrópolis, Brazil.
- Waring, R. H. and Schlesinger, W. H., 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, Orlando.
- Winsor, C. P., 1932. The Gompertz curve as growth curve. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 1-8. Por citação.

- Yoda, K.. *et al.*, 1963. Self-thinning in overcrowded pure stands cultivated and natural conditions. (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Biol. Osaka City Univ.*, 14:107-126. Por citação.
- Zullinger, E. M., Ricklefs, R. E., Redford, K. H., and Mace, G. M. (1984). Fitting sigmoidal equations to mammalian growth rates. *J. Mamm.*, 65 (4):607–636. Como descrito em Karkach (2006).

## 5 As Leis que Governam a Estrutura e Dinâmica das Populações Isoladas

### 5.1 Introdução

Neste capítulo, vamos procurar as consequências, para a dinâmica dos organismos e populações, do facto de termos aceite o seguinte:

1. Um enquadramento determinístico da dinâmica dos organismos e populações.
2. As variáveis biológicas e ecológicas estarem relacionadas por relações alométricas.
3. A dinâmica das variáveis ser conforme a EGZ.
4. A constância de  $R_i$  e  $c$  para uma dada espécie.
5. A simetria espaço-tempo das populações.
6. A natureza fratal dos indivíduos ( $i=2,66667$ ) e das populações ( $i=0,66667, 4,66667, 5,77777$ )

Acrescentamos ainda mais duas condições iniciais:

7. Os indivíduos de uma população estão aleatoriamente misturados espaço.
8. O ambiente físico ocupado pela população é homogéneo, não se verificando diferenças de micro habitat.

Como os indivíduos de todas as espécies têm o mesmo padrão básico de crescimento, a EGZ, as implicações dele a nível da população, são as mesmas para todas as espécies e as variáveis das suas populações isoladas também têm crescimento gompertziano. A ligação entre o nível organismo e o nível população faz-se através das implicações da alometria (capítulo 3) nos valores de  $R_i$  e das respectivas taxas relativas de variação ( $TRV_i$ ).

### 5.2 As Leis Básicas

Vamos aqui justificar a última proposição da secção anterior. A TRV das variáveis com  $EL=i$  será designada por  $TRV_i$ .

Para uma dada espécie, seja  $Y$  o conjunto de todas as variáveis relativas ao indivíduo e à população.

Aceitando que os elementos do conjunto  $Y$  seguem a EGP, tomemos dele duas variáveis  $y_a$  e  $y_b$ , em que  $a/b=m$ . Estas variáveis satisfazem a equação alométrica seguinte:

$$y_a = k_{ab} y_b^m \quad (5.1)$$

A relação entre as taxas relativas de variação destas duas variáveis é dada por:

$$TRV_a = m TRV_b \quad (5.2)$$

como se prova na secção 7.2 de B13.

Dadas duas TRV,  $TRV_a$  e  $TRV_b$ , verifica-se  $TRV_a > TRV_b$  se  $a > b$ .

A  $TRV_i$ ,  $i=-2, -3$ , é também designada taxa relativa de mortalidade (de auto-desbaste, no caso de florestas puras e equiâneas). É negativa o que confirma a perda de indivíduos de uma coorte de organismos, pois verifica-se:

$$y_{ijt+1} = y_{ijt} + y_{ijt} TRV_{it} \quad (5.3)$$



Quando conveniente, para mais fácil apreensão por parte do leitor/a, qualquer constante  $R_a$  poderá ser substituída pela constante  $R_1^a$ .

Na Caixa 5.1, insiro as principais características da dinâmica, conectividade intra e inter níveis dos sistemas organismo e população.

Caixa 5.1. Resumo das principais características das dinâmicas dos organismos e populações

$$\begin{aligned}
 Y &\subset \mathfrak{R}^+ \\
 c, R &\in \mathfrak{R}^+ \\
 y_a &= k_{ab} y_b^{a/b} \\
 E &= \exp(-c(t-t_0)) \\
 R &= \frac{y_0}{y_f} \\
 y_t &= y_f R^E \\
 \frac{dy_b}{dt} &= -c y_b \ln R_b E \\
 \frac{1}{y_b} \frac{dy_b}{dt} &= TRV_b \\
 R_a &= R_b^{a/b} \\
 TRV_a &= \frac{a}{b} TRV_b
 \end{aligned}$$

São estas equações que garantem a dinâmica harmonizada dos indivíduos, as relações alométricas do seu corpo, e a coerência entre a dinâmica do indivíduo e da respetiva população.

Para qualquer espécie, para qualquer variável  $y_i$ , considerando as idades  $t$  e  $t+n$ , a razão  $y_{it+n}/y_{it}$  é constante e igual a  $R_i^{\exp(-c((t-t_0)+n)) - \exp(-c(t-t_0))}$ . Por exemplo, em todas as florestas de pinhal bravo, auto-desbastadas e regulares, a razão entre o volume em pé aos 40 e 10 anos é  $R_1^B = 0,4076^B$ , sendo  $B = e^{-0.05*(40-10)} - e^{-0.05*(10-10)}$ , pelo que  $R_1^B = 2$ . Isto é, aos 40 anos, a floresta duplica o volume em pé, e as árvores **duplicam** a altura e o diâmetro que tinham aos 10 anos. E o que se passa com a densidade ( $y_{-2}$ )? É imediato:  $2^{-2} = 0,25$ , isto é, o auto-desbaste, dos 10 aos 40 anos, reduz o número de árvores para um quarto ( **$1/4 = 0,25$** ) das inicialmente existentes.

Ilustrações numéricas adicionais sobre este assunto, inserem-se na secção 7.2 de B13.

### 5.3 A Simetria Tempo-Espaço entre uma Coorte e uma População com Estrutura Etária

Todos nós já estivemos em florestas e sabemos que há dois tipos fundamentais de arvoredos de uma só espécie (puro):

- Arvoredos em que as árvores têm tamanhos quase iguais e por isso também idades praticamente idênticas (**povoamentos florestais regulares ou equiâneos**).
- Arvoredos em que há árvores dos mais diversos tamanhos e de todas as idades da longevidade da espécie, quando com estrutura etária estável. São os **povoamentos irregulares, jardinados ou disetâneos**.

Verificamos que mesmo que não cortemos e extraíamos árvores, o número de árvores nos arvoredos mais jovens é maior que nos de maior idade, porque devido à competição por espaço para poderem obter recursos para crescer, ocorre um processo de auto-desbaste, a mortalidade natural. O número de árvores é regulado por  $R_{-2}$ .

Assumimos que se verifica **uma simetria espaço-tempo** entre a dinâmica do número de árvores de uma população inicial só submetida à mortalidade natural (coorte) e o número de árvores de cada idade de uma população com estrutura etária estável.

Vou começar por introduzir uma ilustração com povoamentos florestais puros auto-desbastados e regulares (PPAR) e povoamentos auto-desbastados puros irregulares (PAPI).

A hipótese formulada, implica que o que se passa no tempo num hectare de um PPAR passa-se no espaço num PAPI. Suponhamos um PPAR de 90 hectares de uma espécie florestal que tem a longevidade de 100 anos sendo  $t_0=10$  anos, isto é, a sua dinâmica gompertziana começa aos 10 anos, antes disto as árvores não estavam a competir só entre si. Então o seu PAPI simétrico é a mistura de 90 PPAR de 1 ha com idades dos 10 aos 100 anos. No seu conjunto, o número de árvores de cada idade no PAPI de 90 ha segue a EGP. As árvores de idade inferior a 10 anos vivem sob o coberto das mais idosas. Isto esquematiza-se na figura 5.1.

Esta simetria não se confina só a  $y_{-21}$ , mas estende-se também às outras variáveis da população de árvores.

Agora o caso de uma população animal. Suponhamos que acompanhamos uma coorte inicial de 1000 lince ibéricos que acabaram de nascer.

Para esta espécie verifica-se  $c=0,392$  e  $R_{-2}=9,773$  (Barreto, 2009). A dinâmica desta coorte dos 0 anos aos 13 anos é dada por

$$y_{-2}=1000*9,773^{(\exp(-0,392*t)-1)} \quad t=0,1,...,13$$

onde \*=multiplicação, obtendo-se os valores inseridos no Quadro 5.1.

Quadro 5.1. Variação do número de lince ibéricos ( $y_{-2}$ ) de uma coorte que se inicia com 1000 animais

Idade	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
$y_{-2}$	1000	477	290	207	164	141	127	118	113	109	107	105	104	103

Uma população etariamente estruturada, ocupando uma área treze vezes maior, não sujeita a qualquer restrição na reprodução terá os mesmos números de indivíduos de cada idade que os exibidos no quadro 5.1.

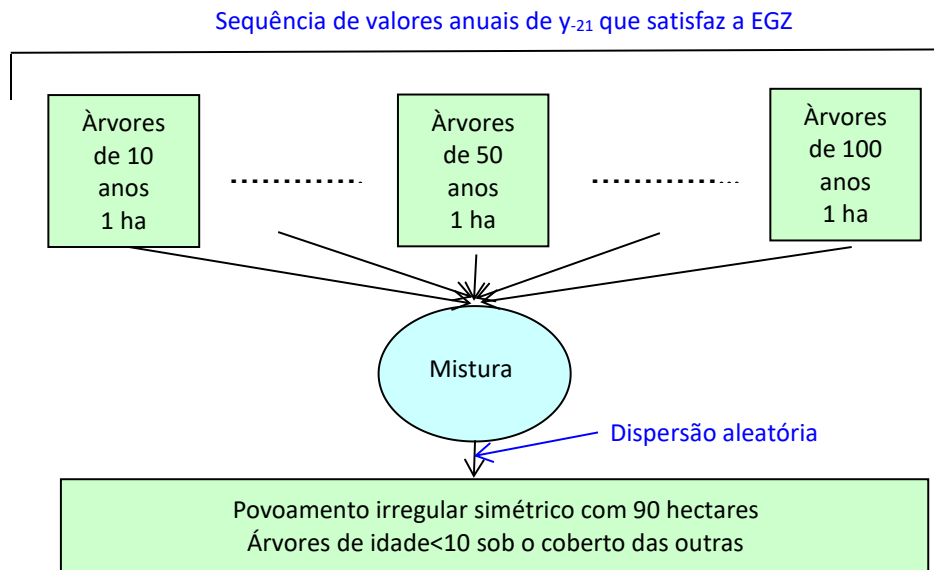


Figura 5.1. Ilustração da simetria tempo-espaço entre *povoamentos puros auto-desbastados regulares* e *povoamentos puros auto-desbastados irregulares*

Esta assunção da simetria espaço-tempo será explorada no capítulo 6, em benefício da modelação das populações estruturadas.

#### 5.4 A Auto-Semelhança do Crescimento das Populações

A geometria fractal do organismos e das populações, mencionada na introdução a este capítulo e a simetria tempo-espaço abordada na secção anterior, conduzem-me à seguinte hipótese: *No contínuo temporal, o crescimento das variáveis biológicas é auto-semelhante. Isto é, o crescimento utilizando uma unidade de tempo mais curta está inserido no crescimento gompertziano estabelecido usando uma unidade de tempo maior. Assim, é possível usar a mesma EGZ em todas as escalas temporais, para simular a variação gompertziana de uma dada variável biológica e populacional.*

Admitamos como unidade de tempo o ano.

Para lidarmos com a conjectura anterior, introduz-se o modelo KHRONOSKHABA (MK) que se baseia na TRV e se escreve:

$$y_{ijt+d} = y_{ijt} (1 + TRV_f) \quad (5.4)$$

Onde  $d=1/(\text{número de unidades de tempo no ano})$  e a taxa relativa de variação referida a uma unidade de tempo inferior ao ano  $TRV_f$  é dada por :

$$TRV_f = f(-c_t \ln R_i \exp(-c_t(t-t_0))) \quad (5.5)$$

$f=1/(\text{número de unidade de tempo na estação de crescimento})$

$c_t$  é o valor de  $c$  em cada nova unidade de tempo, durante um ano.

A correção desta hipótese é mostrada através de simulações com o modelo KHRONOSKHABA na secção 7.4 de B13. Nesta mesma referência, nas secções 7.5 e 7.6 apresentam-se confirmações empíricas.

## 5.5 A Produção Total de uma Coorte

Esta secção recorre a informação obtida de Barreto (2009).

Consideremos uma coorte de lince ibéricos que se iniciava com 1000 animais nascidos todos no mesmo instante, no início do ano 13 tinha 103 animais que iriam morrer por terem atingido o limite da longevidade, antes de completarem mais um ano de idade.

A dinâmica do número de indivíduos desta coorte é apresentada no quadro 5.1.

Quadro 5.1. Variação do número de lince ibéricos ( $y_{-2}$ ) de uma coorte que se inicia com 1000 animais

Idade	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
$y_{-2}$	1000	477	290	207	164	141	127	118	113	109	107	105	104	103

Admitindo que a biomassa média dos animais é de 12 kg indivíduo<sup>-1</sup>, a biomassa total final da coorte é de 1236 kg (12\*103). Mas esta não é toda a produção de biomassa, pois ignora os pesos dos animais das idades 0 a 13 que foram morrendo, ao longo da vida da coorte. A **produção total da coorte (PT)** será:

PT=Biomassa da mortalidade (BM) + Biomassa final (BF)

Suponhamos que em cada ano a biomassa média dos indivíduos que morrem é igual à biomassa média individual antes de a mortalidade atuar (mortalidade neutra). Neste caso, num dado instante, a biomassa da mortalidade torna-se igual à taxa de mortalidade vezes a biomassa total dos animais vivos:

$$BM_t = TRM_{-2t} y_{4,6667t} \quad (5.6)$$

A biomassa total da mortalidade da idade zero a treze, supondo o tempo contínuo será:

$$BM = \int_0^{13} BM_t dt \quad (5.7)$$

No caso do lince ibérico, a TRM é dada por:

$$TRM_{-2} = -0,392 * \ln 9,773 * \exp(-0,392 * t) \quad (5.8)$$

e o crescimento da biomassa total é dado por:

$$y_{4,7} = y_{4,7f} * 0,0049 \exp(-0,392 * t) \quad (5.9)$$

pelo que a biomassa da mortalidade tem a seguinte expressão:

$$BM = -0,392 \ln 9,773 y_{4,7f} \int_0^{13} 0,0049 \exp(-0,392t) e^{-0,392t} dt \quad (5.10)$$

O valor de  $y_{4,7f}$  vimos atrás que é 1236 kg. Pelo que podemos escrever:

$$BM = 1104,505 \int_0^{13} 0,0049^{\exp(-0,392t)} e^{-0,392t} dt \quad (5.11)$$

$$BM=1104,505 * 0,462=510,281 \text{ kg}$$

A produção total da coorte descrita no quadro 7.1 será:

$$PT=510,281+1236=1746,281 \text{ kg}$$

Este procedimento aplica-se a qualquer coorte, quer de animais quer de plantas.

## 5.6 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barreto, L. S., 2004a. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. “e-book”. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2004b. *SB-KHRONOSKHABA. A Gompertzian Model for the Seasonal Growth of Forest Trees and Stands An Application to Pinus pinaster Ait.* Research Paper SB-05/04. Departamento the Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardina*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Barreto, L. S., 2010a. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2010b. Simulação do Carbono Retido no Pinhal Bravo e da sua Acreção. *Silva Lusitana*, 18(1):47-58.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 382 pp.

## 6 Populações Estruturadas: Abordagem Gompertziana

### 6.1 Introdução

Começamos este capítulo com a figura (6.1) que exhibe os três tipos clássicos de curvas de sobrevivência.

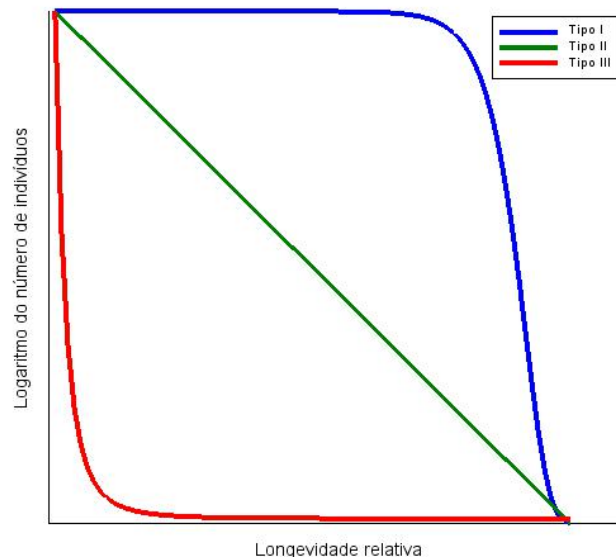


Figura 6.1. Tipos de curvas de sobrevivência. Longevidade relativa=idade/idade máxima da espécie; varia entre 0 e 1. A escala logarítmica faz com que as taxas de variação sejam independentes do número de indivíduos que tenham morrido e permite comparar facilmente a mortalidade de coortes com números de indivíduos diferentes

Admitimos que a curva de sobrevivência do tipo III, a mais comum, é a curva padrão de espécies em situações de coevolução estabilizada, em ecossistemas maduros, que atingiram uma fase de evolução em que as principais causas de alteração são devidas às variações do meio físico, dentro de limites que não alteram a estrutura e composição da comunidade. Em B13, secção 9.1, apresentamos argumentos que sustentam esta conjectura.

### 6.2 Demografia Gompertziana

Assumimos que os nascimentos ocorrem no início da unidade de tempo adotada (ano, mês, semana, ...). Clarificamos esta escolha na figura 6.2.

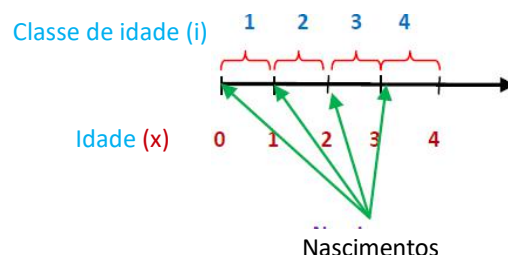


Figura 6.2. Convenção temporal relativa a idade, classes de idade e nascimentos

A curva de sobrevivência é útil para introduzir alguns conceitos básicos.

Genericamente, utiliza-se a variável  $S_x$  para designar o número de sobreviventes com a idade  $x$ . Conforme o meio em que a espécie em estudo ocupa, corresponde a  $y_{-2}$  ou  $y_{-3}$ .

O número de sobreviventes na idade  $x$  referidos como fração do número inicial representa-se por  $l_x$ . Isto é, temos:

$$l_x = \frac{S_x}{S_0} \quad (6.1)$$

$l_x$  estima a probabilidade de um indivíduo sobreviver do nascimento até à idade  $x$ .

A probabilidade de um indivíduo sobreviver da idade  $x$  até à idade  $x+1$ ,  $g(x)$ , é dada por:

$$g_x = \frac{l_{x+1}}{l_x} = \frac{S_{x+1}}{S_x} \quad (6.2)$$

$S_{x+1}/S_x$  é também referida como  $s_x$ , por alguns autores.

$S_{15}$  é assim igual a  $g_{14} * S_{14}$ , pelo que  $g_x$  ou  $s_x$  podem ser entendidas também como a taxa relativa de sobrevivência ou taxa de sobrevivência per capita, na idade  $x$ .

O número de mortos  $d_x$  na idade  $x$  é dado por

$$d_x = S_x - S_{x+1} \quad (6.3)$$

A letra  $d$ , de uso consagrado, vem de *death* (morte em inglês). Como todos os indivíduos de uma coorte acabam por morrer, a soma de todos os valores de  $d_x$  é igual a 1. O que permite escrever  $l_x = 1 - \sum_{j=0}^{x-1} d_j$ . A fração ainda viva dos nascidos é igual a 1 menos a soma das frações que morreram nas idades anteriores.

Se sobrevivem 30% é porque morrem 70%. Podemos então introduzir o conceito de taxa relativa de mortalidade ou taxa de mortalidade per capita,  $q_x$

$$q_x = 1 - g_x = 1 - s_x \quad (6.4)$$

Agora,  $S_{x+1}$  será dado pelo número de vivos na idade  $x$  menos aqueles que entre eles morrem, isto é, temos

$$S_{x+1} = S_x - q_x S_x = S_x(1 - q_x) \quad (6.5)$$

Agora, vamos substituir os valores de  $l_x$ , nas equações relativas aos atributos das populações, pela EGZ. Vamos considerar a demografia na situação de tempo discreto e contínuo. Mais genericamente, substituiremos a longevidade máxima por infinito, como se encontra nalguns textos de demografia.

Na abordagem discreta, a equação da EGZ,

$$y_{t+1} = y_t \left( \frac{y_f}{y_t} \right)^c$$

introduzida no capítulo 4, será agora escrita sob a forma  $l_{x+1} = l_x l_x^{-c} y_f^c$ . Desta equação, recursivamente e por substituição, chegamos à equação geral:

$$l_x = l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c} \quad (6.1)$$

### 6.2.1 Demografia Discreta

Assumamos  $l_0=1$ . A taxa de sobrevivência será:

$$s_x = l_{x+1}/l_x = l_f^c l_x^{-c} \quad (6.2)$$

Teremos então para a taxa de mortalidade

$$d_x = 1 - l_f^c l_x^{-c} \quad (6.3)$$

A taxa líquida de reprodução será agora escrita da seguinte forma:

$$R(0) = \sum_{x=0}^{\infty} l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c} b_x \quad (6.4)$$

Deste modo, o tempo de duração de uma geração é dado por:

$$T = 1/R(0) \sum_{x=0}^{\infty} l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c} b_x x \quad (6.5)$$

No nascimento, a esperança de vida estima-se do seguinte modo:

$$E_0 = \sum_{x=0}^{\infty} L_x \quad (6.6)$$

$$L_x = (l_0 l_f^{cx} (l_0 l_1 \dots l_x)^{-c} + l_0 l_f^{c(x-1)} (l_0 l_1 \dots l_{x-1})^{-c})/2 \quad (6.7)$$

### 6.2.2 Demografia Contínua

Continuemos a assumir  $l_0=1$ . Subtilizaremos a forma contínua, já introduzida da EGZ seguinte:

$$l_x = y_{ix} = R_i^{(\exp(-cx)-1)} \quad i=-2, -3 \quad (6.8)$$

A taxa de sobrevivência vem como:

$$s_x = 1 - c \ln(R_i) e^{-cx} \quad (6.9)$$

Assim a taxa de mortalidade será:

$$d_x = -c \ln(R_i) e^{-cx} \quad (6.10)$$

Neste contexto a taxa líquida de reprodução é:

$$R(0) = \int_0^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} b_x dx \quad (6.11)$$

A duração de uma geração passa a ter a equação:



$$T = \frac{1}{R(0)} \int_0^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} b_x x dx \quad (6.12)$$

A esperança de vida ao nascimento é dada por:

$$E_0 = \int_0^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} dx \quad (6.13)$$

Sendo, na idade x, a esperança de vida igual a:

$$E_x = \frac{\int_x^{\infty} R_i^{(\exp(-cx)-1)} dx}{R_i^{(\exp(-cx)-1)}} \quad (6.14)$$

### 6.2.3 Tabela de Vida

No contexto gompertziano, a sobrevivência de uma coorte é facilmente calculada com a seguinte equação:

$$l_x = y_{i,x} = y_{i,0} R_i^{(\exp(-ct)-1)} \quad i=-2, -3 \quad (6.15)$$

Como o modelo é contínuo, podemos calcular taxas instantâneas de mortalidade no início de cada idade e valores médios para cada espaço de um ano. Na caixa 9.2, insiro uma listagem para o Scilab que calcula a taxa líquida de reprodução (Ro), a duração média de uma geração (T), a tabela de vida e faz dois gráficos, uma da coorte outro da esperança de vida das idades. O valor  $l_0$  foi feito igual a 100.

Os acrónimos dos títulos das colunas da tabela têm o seguinte significado:

tiMia -> taxa instantânea de mortalidade no início do ano

nummort -> número de mortes durante o ano

tmS -> taxa média de sobrevivência do ano

tmM -> taxa média de mortalidade do ano

E(x) -> esperança de vida do ano

Caixa6.1. Listagem em Scilab para estabelecer a tabela de vida do lince ibérico

```

//tabela de vida do L. pardina
//tiMia=taxa instantânea de mortalidade no início do ano
//dx=número de mortos durante o ano
//tmS=taxa média de sobrevivência do ano
//tmM=taxa média de mortalidade do ano
clear
r=9.7719828;c=0.392;a=[];t1=[];E=[];z=1;k=[];
bx=[0 0 2 2 2 2 2 2 2 0 0 0 0 0];
t=[0:1:13]';t5=[1:1:14];
//calculo de lx e dx
slx='100*r^(exp(-c*t)-1)';lx=[eval(slx)]';
slx2='100*r^(exp(-c*t5)-1)';lx2=[eval(slx2)]';
dx=[lx]'-[lx2];mrt='-c*log(r)*exp(-c*t)';
tiMia=eval(mrt);
// Cálculo de Ro
slx3='r^(exp(-c*t)-1)';lx4=[eval(slx3)];
s1=lx4'./bx;
Ro=intsplin([t],s1);ro=string(Ro);
//Duração de uma geração, T
To=t'./s1;iRo=1/Ro;
T1=intsplin([t],To);T=T1*iRo;tt=string(T);
//Calculo de E
for i=0:13
x=i;[t1]=[x:15];j=t1;s3=r^(exp(-c*j)-1);
s2=intsplin([j],s3);
E=s2/(r^(exp(-c*i)-1));
a(z,1)=E;
z=z+1;
end
uns=ones(14,1);
tms=lx2./lx';tmm=[uns]-[tms];
a(14,1)=0;
disp(["Ro=" ro "fêmeas/fêmea/longevidade"])
disp(["T=" tt "anos"])
disp(["Idade    l(x)    tiMia    nummort    tmS    tmM    E(x)"])
M=[t lx' tiMia dx tms tmm a];
disp(M)
clf
subplot(1,2,1)
plot2d(t,lx)
xtitle('Sobrevivência, lx','Idade, anos','lx')
subplot(1,2,2)
plot2d(t,a)
xtitle('Esperança de vida','Idade, anos', 'Esperança, anos')

```

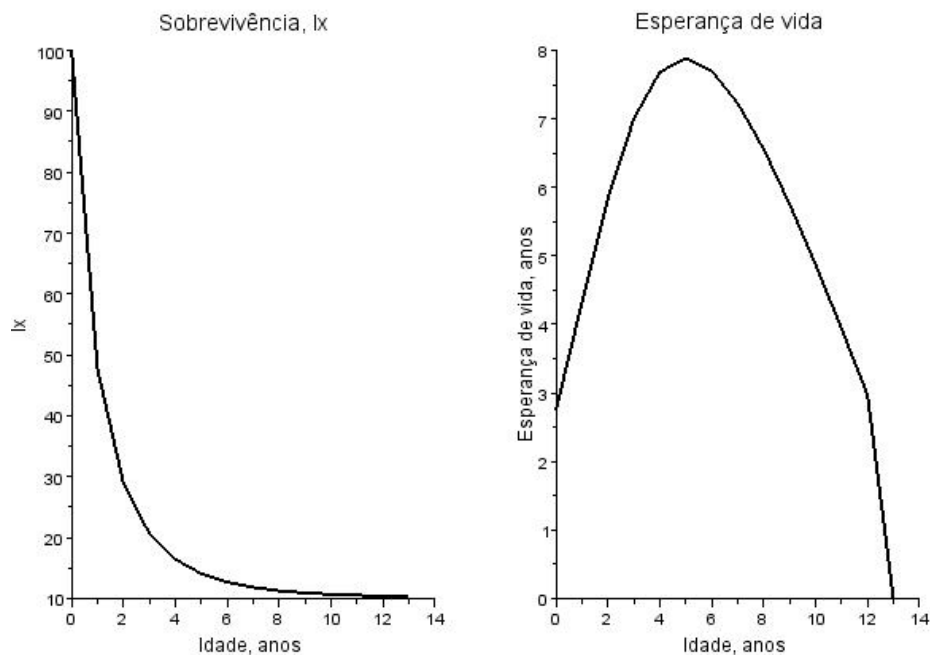


Figura 6.3. Gráficos da sobrevivência e esperança de vida, calculadas para o lince ibérico, pela listagem da caixa 9.2

A saída é a seguinte:

!Ro= 2.2437203 fêmeas/fêmea/longevidade !

!T= 4.4522078 anos !

Idade	l(x)	tiMia	nummort	tmS	tmM	E(x)
0.	100.	- 0.8935716	52.252275	0.4774773	0.5225227	2.7582533
1.	47.747725	- 0.6037900	18.772975	0.6068300	0.3931700	4.3195558
2.	28.97475	- 0.4079834	8.3001467	0.7135386	0.2864614	5.8382659
3.	20.674603	- 0.2756761	4.2160833	0.7960743	0.2039257	7.0043596
4.	16.45852	- 0.1862754	2.3505439	0.8571838	0.1428162	7.6832286
5.	14.107976	- 0.1258671	1.3951385	0.9011099	0.0988901	7.8873866
6.	12.712837	- 0.0850489	0.8637295	0.9320585	0.0679415	7.7025312
7.	11.849108	- 0.0574679	0.5501531	0.9535701	0.0464299	7.2303118
8.	11.298955	- 0.0388313	0.3572057	0.9683859	0.0316141	6.5597729
9.	10.941749	- 0.0262385	0.2349500	0.9785272	0.0214728	5.7587407
10.	10.706799	- 0.0177294	0.1558938	0.9854397	0.0145603	4.8748876
11.	10.550905	- 0.0119799	0.1040510	0.9901382	0.0098618	3.940023
12.	10.446854	- 0.0080948	0.0697261	0.9933256	0.0066744	2.9746207
13.	10.377128	- 0.0054697	0.0468506	0.9954852	0.0045148	0.

### 6.3 Estimar as Taxas Permanência, Transição e Mortalidade

O conceito de simetria espaço-tempo (secção 5.3 e figura 5.1) e a taxa relativa de mortalidade que relembramos:

$$TRM = \frac{dy_i}{dt} = -c \ln R_i e^{-ct} \quad i=-2, -3 \quad (6.16)$$

são o esteio da nossa primeira construção de modelos para as populações estruturadas, numa perspectiva gompertziana.

Numa dada classe, os indivíduos nela presentes, na unidade de tempo adotada, ou **morrem** (**M**), ou **permanecem** nela (**P**), ou ainda **transitam** para a classe seguinte (**T**). Ver a figura 6.4.

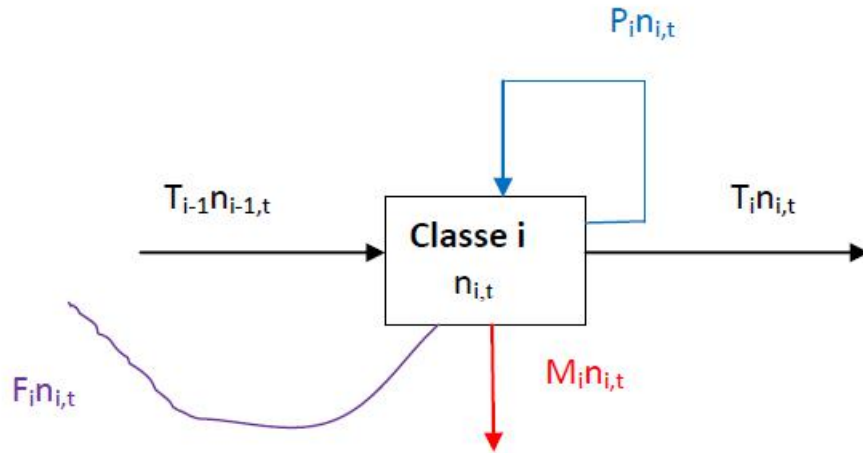


Figura 6.4. Destino dos indivíduos da classe  $i$ , com  $n_{i,t}$ , no início do período  $t$ .  $F_i n_{i,t}$  representa o número de nascimentos a que os indivíduos da classe  $i$  deram origem, e vão para a classe de idade 0 a 1.  $T_{i-1}$  é a taxa de transição dos indivíduos da classe  $i-1$  para a classe  $i$ ;  $T_i$  é a taxa de transição dos indivíduos da classe  $i$  para a classe  $i+1$ ;  $M_i$  é a taxa de mortalidade da classe  $i$ ;  $P_i$  é a taxa de permanência da classe  $i$

Vamos introduzir um procedimento para o estabelecimento das taxas **P**, **T** e **M** baseado na EGZ ( $y_i = y_0 R_i^{\exp(-ct)-1}$ ,  $i = -2, -3$ ) e na equação (6.16). Lembremos que para uma dada idade ou classe de idades ou estágios se verifica **T+P+M=1**.

Consideremos o cálculo de um ano para o seguinte (periodicidade de projeção igual a 1).

A taxa de mortalidade da classe  $j$ , com indivíduos de idades de  $j$  a  $j+n$  é igual a média geométrica das taxas de mortalidade nessas idades:

$$M_{j a j+n} = \left( \prod_{x=j}^{j+n} T R M_x \right)^{1/n} \quad (6.17)$$

A taxa de transição da **classe j** para a **classe j+1** é igual ao número de indivíduos da primeira idade da classe seguinte,  $j+1$ , a dividir pelo número total de indivíduos da classe  $j$ . A primeira idade da classe  $j+1$  é  $j+n+1$  e o seu número é:

$$y_{j+n+1} = y_0 R_i^{\exp(-c(j+n+1))-1}, \quad i = -2, -3 \quad (6.18)$$

pelo que

$$T_j = \frac{y_{j+n+1}}{\sum_{x=j}^{j+n} y_x} \quad (6.19)$$

Finalmente, para a taxa de permanência da classe  $j$  temos:

$$P_j = 1 - M_j - T_j$$

(6.20)

Por comodidade de leitura, omitimos o índice  $i$  da variável  $y$ , nas equações (6.18) e (6.19).

Vou agora apresentar um exemplo de aplicação das equações anteriores e estabelecer os valores de  $P$ ,  $T$  e  $M$  para uma população de lince ibérico, recorrendo ao Scilab.

Recapitulemos da secção 8.7. A matriz de estádios tem quatro classes: classe 1: Fêmeas recém-nascidas até à idade de 1 ano; classe 2: Fêmeas de idade de 1 a 2 anos; classe 3: Fêmeas reprodutoras, com idades de 2 a 9 anos; classe 4: Fêmeas na fase pós-reprodutora. A periodicidade das projeções é anual.

Depois de limpar a memória, começamos por introduzir a informação indispensável.

```
clear
//Parâmetros da dinâmica do lince
r=9.773;c=0.392;
//Periodicidade da projeção
h=1;
//Longevidade da espécie
w=13;

//número inicial de indivíduos para fins de simulação
n0= 1000/w;
//Valor final da densidade
f=n0/r;
```

Passamos a definir as idades em cada classe.

```
//Idades em cada classe
t1=(0:0.1:0.9);
t2=(1:0.1:1.9);
t3=(2:0.1:8.9);
t4=(9:0.1:12.9);
a1=size(t1);a1=a1(2);n1=1/a1;
a2=size(t2);a2=a2(2);n2=1/a2;
a3=size(t3);a3=a3(2);n3=1/a3;
a4=size(t4);a4=a4(2);n4=1/a4;
```

Vamos aplicar a equação (6.17).

```
//mortalidades médias para periodicidade 1 ano
m1=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t1)))^n1;m2=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t2)))^n2;
m3=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t3)))^n3;m4=h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t4)))^n4;

M=[m1,m2,m3,m4];
```

Vamos criar uma população hipotética para poder aplicar a equação (6.19). Exibimos os números de indivíduos, em cada classe, na população criada.

```
//frequências das classes é igual a soma dos indivíduos com as idades das classes
f1=sum(f*r^exp(-c*t1));f2=sum(f*r^exp(-c*t2));f3=sum(f*r^exp(-c*t3));
f4=sum(f*r^exp(-c*t4));

//obter valores inteiros
```

```
F=floor([f1,f2,f3,f4]/10);
disp(F)
```

```
55. 29. 82. 32.
```

Saída do Scilab

Aplicamos a equação (6.19), e exibimos as taxas de transição das classes.

```
//frequências da primeira idade da classe seguinte/f*h=fração transita
t21=t2(1);t31=t3(1);t41=t4(1);t51=13;
ft1=h*(f*r^exp(-c*t21))/F(1);ft2=h*(f*r^exp(-c*t31))/F(2);ft3=h*(f*r^exp(-c*t41))/F(3);
ft4=h*(f*r^exp(-c*t51))/F(4);
//nas classes 1 e 2 como só têm 1 ano, T+M=1
T=[1-m1,1-m2,ft3,ft4];
disp(T)
```

```
0.2509003 0.4938302 0.1026327 0.2494244
```

Saída do Scilab

É altura de aplicar a equação (6.20), e exibimos as taxas de permanência das classes, e exibí-las.

```
//Fração que permanece na classe
p1=0;p2=0;p3=1-m3-ft3;p4=1-m4-ft4;

P=[p1,p2,p3,p4];
disp(P)
```

```
0. 0. 0.7918503 0.7383581
```

Saída do Scilab

Reunimos os cálculos feitos numa tabela , cujas colunas, da esquerda para direita são: identificação da classe, frequência ou número de indivíduos na classe, taxas de permanência, transição e mortalidade, idade inicial de cada classe.

```
//idin=ano inicial da classe
Cl=1:4;idin=[0,1,2,9];
resumo=[Cl;F;P;T;M;idin];
disp([' Cl F      P      T      M      idin'])
disp(resumo')
```

	Cl	F	P	T	M	idin
1.	55.	0.	0.2509003	0.7490997	0.	
2.	29.	0.	0.4938302	0.5061698	1.	
3.	82.	0.7918503	0.1026327	0.1055170	2.	
4.	32.	0.7383581	0.2494244	0.0122175	9.	

Saída do Scilab

Dispondo desta informação vamos construir a matriz de projeção (secção 8.9 de B13) e exibí-la. O valor de  $f_3$  é estabelecido de modo a obter-se  $\lambda_1=1$ .

```
//Construir a matriz de projeção com lamdda1=1
//a que corresponde F3=1,68
a=[0 0 1.68 0;T(1) 0 0 0;0 T(2) P(3) 0;0 0 T(3) P(4)];
disp('Matriz de Leslie')
disp(a)
```

Matriz de Leslie

```

0.      0.      1.68      0.
0.2509003 0.      0.      0.
0.      0.4938302 0.7918503 0.
0.      0.      0.1026327 0.7383581

```

Saída do Scilab

Podemos agora fazer a análise da matriz e por fim mostrá-la.

```

valpr=spec(a);
[ab,x,bs]=bdiag(a,1/%eps);
[ic,ir]=find(ab'==max(ab'));
w=conj(inv(x));
v1=x(:,ic);
w1=real(w(ic,:));
s=w1*v1';
VR=w1*1/w1(1,1);
eee=v1/sum(v1);
h=gsort(spec(a));
el=s.*a/h(1,1);
disp("Valores próprios")
disp(h)
disp("Valor reprodutivo")
disp(VR)
disp("Distribuição etária estável")
disp(eee)
disp("Sensibilidade do valor próprio dominante")
disp(s)
disp("Elasticidade do valor próprio dominante")
disp(el)

```

Valores próprios

```

1.0000042  ←  $\lambda_1$ 
0.7383581
- 0.1040769 + 0.4442102i
- 0.1040769 - 0.4442102i

```

Valor reprodutivo

```

1.
3.985664
8.0709532
0.

```

Distribuição etária estável

```

0.4808554
0.1206462
0.2862246
0.1122738

```

Sensibilidade do valor próprio dominante

```

0.1469689 0.0368744 0.0874819 0.0343154
0.5857688 0.1469689 0.3486734 0.1367698
1.1861794 0.2976115 0.7060621 0.2769583
0.      0.      0.      0.

```

Elasticidade do valor próprio dominante

0	0	0.1469689	0
0.1469689	0	0	0
0	0.1469689	0.5590932	0
0	0	0	0

Façamos uma projeção, por 50 anos, da população inicial do lince, utilizando a matriz estabelecida. Depois, fazemos o gráfico da projeção das classes.

```
//Fazer uma projeção com a matriz de Leslie
//População inicial
p=[10 30 60 12];
//vetor para guardar as projeções
P=[p'];
for i=1:50
    p=a*p';
    p=p';
    P=[P p'];
end
xset('window',1)
clf
plot(P')
xset('window',1)
clf
plot(P')
xtitle(' ','Anos','Frequências das classes')
legend(['Nascidos','Juvenis','Adultos','Senis'])
```

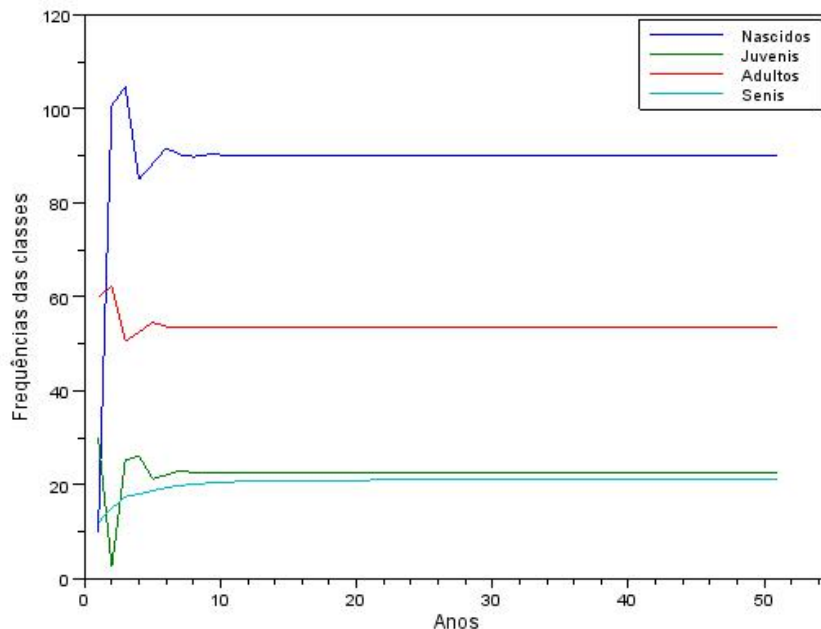


Figura 6.5. Projeção da população de lince ibérico com a matriz estabelecida. Para mais pormenores ver o texto

Uso a notação dos vetores criados no programa. A fecundidade dos adultos férteis ( $f(3)$ ) pode ser estimada do seguinte modo. Os indivíduos que estão na classe II,  $F(2)$ , são os que



transitaram da classe I. Isto é,  $F(2)=F(1) \times T(1)$ . Mas  $F(1)$ =taxa de fecundidade de  $F(3)$ ,  $f(3) \times F(3)$ . Pelo que se obtém:

$$f(3) = F(2)/(F(3) \times T(1)) \quad (6.21)$$

Dado todo o processamento numérico que conduziu aos vetores P, T e M, o valor não é rigorosamente exato, e pelo que apurei através de vários exercícios simulatórios, o erro mais frequente é por defeito. Para complemento desta explanação, ver o apêndice no fim do capítulo 9 de B13, onde, de dados estocásticos de uma coorte de lince ibérico, se extrai deles uma EGZ, a matriz de Leslie e caracteriza a matriz, recorrendo ao Scilab

Uma listagem para obter os valores de T, P e M, para uma população de carvalho comum (*Quercus robur*) é a seguinte:

```
>#© L. S. Barreto, 2013
> # Parâmetros da dinâmica do carvalho roble
> #a<-número de anos em cada classe
> #h<-periodicidade de projecção;
> #longevidade da espécie assumida
> #Parâmetros da eq. de Gompertz
> #10 anos de idade escalonada para os 0 anos
> #para simplificar a escrita das equações
> #árvore mais idosa tem 199 anos (189=199-10)
>
> r<-125.9635;c<-0.041
> a<-25;b<-a-1;h<-5;w<-189
> #número inicial de indivíduos para fins de simulação
> n0<- 10000/w;
> #Valor final da densidade
> f<-n0/r;
> #anos em cada classe
> t1<-10:14;t2<-15:39;t3<-40:64;t4<-65:89;t5<-90:114;t6<-115:139;t7<-140:164;t8<-165:189
> #mortalidades médias para periodicidade a
> m1<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t1)))^(1/a);m2<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t2)))^(1/a)
> m3<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t3)))^(1/a);m4<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t4)))^(1/a)
> m5<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t5)))^(1/a);m6<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t6)))^(1/a)
> m7<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t7)))^(1/a);m8<-h*(prod(c*log(r)*exp(-c*t8)))^(1/a)
> M<-c(m1,m2,m3,m4,m5,m6,m7,m8)
> M
[1] 0.9133291180 0.3276992593 0.1175773359 0.0421863325 0.0151363070
[6] 0.0054308535 0.0019485710 0.0006991404
>
> #frequências das classes
> f1<-sum(f*r^exp(-c*t1));f2<-sum(f*r^exp(-c*t2));f3<-sum(f*r^exp(-c*t3))
> f4<-sum(f*r^exp(-c*t4));f5<-sum(f*r^exp(-c*t5));f6<-sum(f*r^exp(-c*t6))
> f7<-sum(f*r^exp(-c*t7));f8<-sum(f*r^exp(-c*t8))
> F<-floor(c(f1,f2,f3,f4,f5,f6,f7,f8))
> F
[1] 2725 63 19 13 11 10 10 10
>
> #frequências da primeira idade da classe seguinte/f*h=fração transita
> t21<-t2[1];t31<-t3[1];t41<-t4[1];t51<-t5[1];t61<-t6[1];t71<-t7[1];t81<-t8[1];t9<-70
> ft1<-h*(f*r^exp(-c*t21))/f1;ft2<-h*(f*r^exp(-c*t31))/f2;ft3<-h*(f*r^exp(-c*t41))/f3
> ft4<-h*(f*r^exp(-c*t51))/f4;ft5<-h*(f*r^exp(-c*t61))/f5;ft6<-h*(f*r^exp(-c*t71))/f6
> ft7<-h*(f*r^exp(-c*t81))/f7;ft8<-h*(f*r^exp(-c*t9))/f8
> T<-c(ft1,ft2,ft3,ft4,ft5,ft6,ft7,ft8)
```

```

> T
[1] 0.01052847 0.08506790 0.15145282 0.18166871 0.19330824 0.19758443 0.19913143
[8] 0.26215893
>
> #Fração que permanece na classe
> p1<-1-m1-ft1;p2<-1-m2-ft2;p3<-1-m3-ft3;p4<-1-m4-ft4;p5<-1-m5-ft5
> p6<-1-m6-ft6;p7<-1-m7-ft7;p8<-1-m8-ft8
> P<-c(p1,p2,p3,p4,p5,p6,p7,p8)
> P
[1] 0.07614242 0.58723284 0.73096984 0.77614496 0.79155546 0.79698472 0.79892000
[8] 0.73714193
>
> Cl<-floor(c(1:8));idin<-c(0,25,50,75,100,125,150,175)
> resumo<-cbind(Cl,F,P,T,M,idin)
> resumo
  Cl F      P      T      M idin
[1,] 1 2725 0.07614242 0.01052847 0.9133291180 0
[2,] 2 63 0.58723284 0.08506790 0.3276992593 25
[3,] 3 19 0.73096984 0.15145282 0.1175773359 50
[4,] 4 13 0.77614496 0.18166871 0.0421863325 75
[5,] 5 11 0.79155546 0.19330824 0.0151363070 100
[6,] 6 10 0.79698472 0.19758443 0.0054308535 125
[7,] 7 10 0.79892000 0.19913143 0.0019485710 150
[8,] 8 10 0.73714193 0.26215893 0.0006991404 175

```

A Informação atrás gerada também nos permite estabelecer um modelo de equações diferenciais para a dinâmica das classes de uma população estruturada. Sobre este tópico ver a secção 9.4 em B13. Também podemos usar a biomassa em vez do número de indivíduos e simular a variação intra-anual de uma população, como se explana, respetivamente, nas secções 9.5 e 9.6 de B13. Na secção 9.7 desta mesma referência, inserimos o algoritmo SB-PRISM que desvenda a estrutura encoberta da EGZ.

## 6.4 Bibliografia Citada e Relacionada

- Banks, R. B., 1994. *Growth and Diffusion Phenomena. Mathematical Frameworks and Applications*. Springer-Verlag.
- Barreto, L. S., 1979. *Modelos Matriciais em Ecologia*. Série Estudos, n.º 10, Direcção Geral do Fomento Florestal, Lisboa.
- Barreto, L. S., 1991. SPESS - A simulator for pure even aged self-thinned stands. *Ecoll. Modelling*, 54:127-132.
- Barreto, L. S., 1995a. *Povoamentos Jardinados. Instrumentos para a sua Gestão*. Publicações Ciência e Vida, Lda., Lisboa.
- Barreto, L. S., 1995b. The fractal nature of the geometry of self-thinned pure stands. *Silva Lusitana*, 3(1):37-52.
- Barreto, L. S., 1996. Modelling and managing uneven-aged pure forests of Corsican pine and beech. *Silva Lusitana*, 4(2):185-198.
- Barreto, L. S., 2000. *Pinhais Mansos. Ecologia e Gestão*. Estação Florestal Nacional, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2002. *Uneven-aged Stands of Pinus pinaster Ait. for Protection*. Research Paper SB-01/02. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2003. *A Unified Theory for Self-Thinned Pure Stands. A Synoptic Presentation*. Research Paper SB-03/03. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2004. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Burel, A., 1888. *Étude sur la Constitution Normal des Forêts Jardinées*. Paris. Referido por Patronne (1944).
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models. Construction, Analysis, and Interpretation*. Second edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Hubbell, S P, 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E., 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press.
- Murray, J. D., 2002. *Mathematical Biology. I. An Introduction*. Third edition. Springer, New York.
- Oliveira, A. C., 1985. *Tabela de produção geral para o pinheiro bravo nas regiões montanas e submontanas*. Direcção Geral das Florestas/Centro de Estudos Florestais, Lisboa.
- Owen-Smith, N., 2007. *Modeling in Wildlife and Resource Conservation*. Blackwell Publishing, Oxford, United Kingdom.
- Patronne, G., 1944. *Lezioni de Assestamento Florestale*. Tipografia Mariano Rici, Firenze.
- Perona, V., 1885. Di alcuni metodi per determinar ela ripresa dei boschi de taglio saltuario. *Ecco dei Campi e dei Boschi*, pp. 5 e seguintes. Referido por Patronne (1944).
- Puton, A., 1890. *Traité d'Économie Forestière (Aménagement)*. Paris, páginas 201 e seguintes. Referido por Patronne (1944).

## INTERAÇÕES ENTRE POPULAÇÕES

Nesta segunda parte do livro explanaremos modelos, a quase totalidade de duas equações diferenciais ordinárias (EDO) ou discretas, de interações entre populações.

Abordaremos as seguintes situações típicas de **interações diretas**:

- Amensalismo
- Comensalismo
- Competição
- Detritofagia\*
- Epidemiologia
- Herbivoria, fitofagia ou pastejo
- Mutualismo
- Pantofagia\*\*
- Parasitismo e parasitoidismo
- Predação ou zoofagia

\***Detritofagia**, que não consta do Dicionário Houaiss, mas faz falta no vocabulário português atido à ecologia, é usado como significando a interação de consumo entre os detritívoros e o seu alimento. Por analogia com herbívoro e herbivoria, vocábulos presentes no mesmo dicionário, será de considerar **detritivoria**?

\*\***Pantofagia** (consta do dicionário referido) é aqui usado para significar a situação em que um consumidor se alimenta de organismos situados em **mais de um nível trófico**. Um exemplo é o de um animal que come tanto plantas como os herbívoros que se alimentam delas. Um consumidor que tenha este comportamento alimentar será dominado **pantófago**. A palavra omnívoro (omnivoridade) é utilizada para designar animais que se alimentam, tanto de plantas como de animais, mas não abrange a situação de um carnívoro de topo que consuma predadores do nível trófico inferior e herbívoros, sem consumir plantas. Um pantófago não tem nenhuma restrição alimentar e por isso pode abranger esta situação. Assim, utilizaremos a palavra pantofagia, passando a ser a omnivoridade um caso particular desta. Um dos níveis tróficos explorados por um pantófago pode ser o seu, ocorrendo então **predação intratrófica** a par de **predação intertrófica**.

Os vocábulos amensalismo, comensalismo, fitofagia e zoofagia constam do Dicionário Houaiss, referindo-se às interações ecológicas aqui abordadas.

Em B14 ocorre um lapso, corrigido em B16. Chama-se à matriz E matriz dos efeitos indiretos quando é dos efeitos totais. Este lapso continua ao referir os elementos da matriz.

## 7 Introdução à Parte II

### 7.1 Explicação

O tratamento das interações entre duas espécies aqui apresentado difere do generalizadamente aceite, e encontrado nos livros sobre o assunto. As principais diferenças são as seguintes:

- Apresentamos um maior número de interações;
- Impomos a positividade das variáveis ( $y \geq 0$ );
- Esta positividade permite utilizar processos de análise mais simples, dos sistemas de duas EDO.

No quadro 7.1., começamos por sumariar as interações entre populações, de forma convencional.

Quadro 7.1. Caracterização simbólica das interações clássicas e diretas entre populações.

Designação	Interação (A B)	Descrição
Amensalismo	0 -	A espécie A não é afetada A espécie B é prejudicada
Comensalismo	0 +	A espécie A não é afetada A espécie B é beneficiada
Detritofagia	0 +	O recurso não é afetado A espécie B é beneficiada
Competição simétrica	- -	Ambas as espécies são prejudicadas
Mutualismo	+ +	Ambas as espécies são beneficiadas
Competição assimétrica Herbivoria, Parasitismo Parasitoidismo, Predação	- +	A espécie A é prejudicada A espécie B é beneficiada
Neutralismo	0 0	Nenhuma espécie é afetada pela presença da outra

Na generalidade das interações abordadas, consideraremos duas variáveis de estado,  $y_1$ ,  $y_2$ , e um sistema de duas EDO:

$$y'_1 = f_1(y_1, y_2) \quad (7.1a)$$

$$y'_2 = f_2(y_1, y_2) \quad (7.1b)$$

A positividade das variáveis biológicas, ecológicas e dos sistemas químicos permite recorrer aos conceitos de **sistemas cooperativos e competitivos**.

**Modelos matemáticos, para sistemas biológicos e ecológicos que geram valores negativos para variáveis com positividade, devem ser rejeitados pois impõem aos sistemas reais propriedades que eles na natureza não têm.**

Um sistema de duas EDO denomina-se **cooperativo** se se verifica o seguinte:

$$\frac{\delta f_1}{\delta y_2} \geq 0 \quad \text{e} \quad \frac{\delta f_2}{\delta y_1} \geq 0 \quad (7.2)$$

Um sistema de duas EDO designa-se **competitivo** se se verifica:

$$\frac{\delta f_1}{\delta y_2} \leq 0 \quad \text{e} \quad \frac{\delta f_2}{\delta y_1} \leq 0 \quad (7.3)$$

Nos modelos de interações entre populações apresentados nos capítulos seguintes, os seus parâmetros são **números positivos**, salvo indicação em contrário.

Vejam agora o que acontece com as soluções dos sistemas cooperativos e competitivos:

- A interação **mutualismo** satisfaz a equação (7.2). As soluções dos sistemas cooperativos são nós estáveis sem a ocorrência de soluções periódicas.
- A interação **competição simétrica** (- -) satisfaz a equação (7.3). Um sistema competitivo pode ser convertido num sistema cooperativo e tem solução idêntica (Smith, 2012, e referências aqui presentes).
- A matriz jacobiana dum sistema cooperativo é irreduzível pelo que as trajetórias de quase todos os valores iniciais convergem para um único equilíbrio.

As soluções de um sistema cooperativo são monótonas. Assim, se para os valores iniciais do sistema se verificar  $y_1 > y_2$ , esta relação nunca será invertida. Ver a figura 7.1.

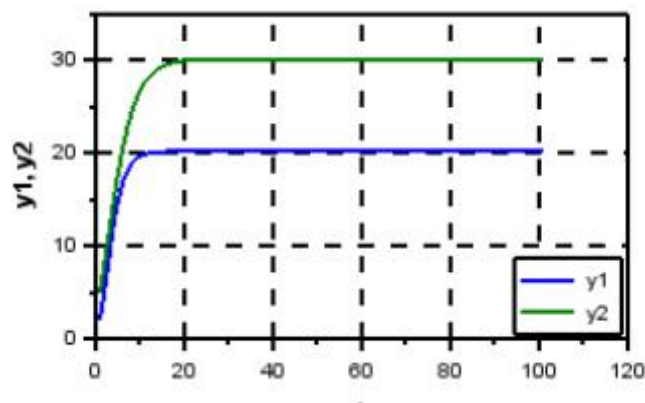


Figura 7.1. A dinâmica de um sistema monótono de mutualismo facultativo. Verifica-se sempre  $y_1 < y_2$

As soluções da interação [- +] pode ser um nó estável, um equilíbrio neutro ou centro, ou ainda um ciclo limite. O caos nunca ocorre.

Resumimos as soluções dos sistemas do nosso interesse nas figuras 7.2 e 7.3.

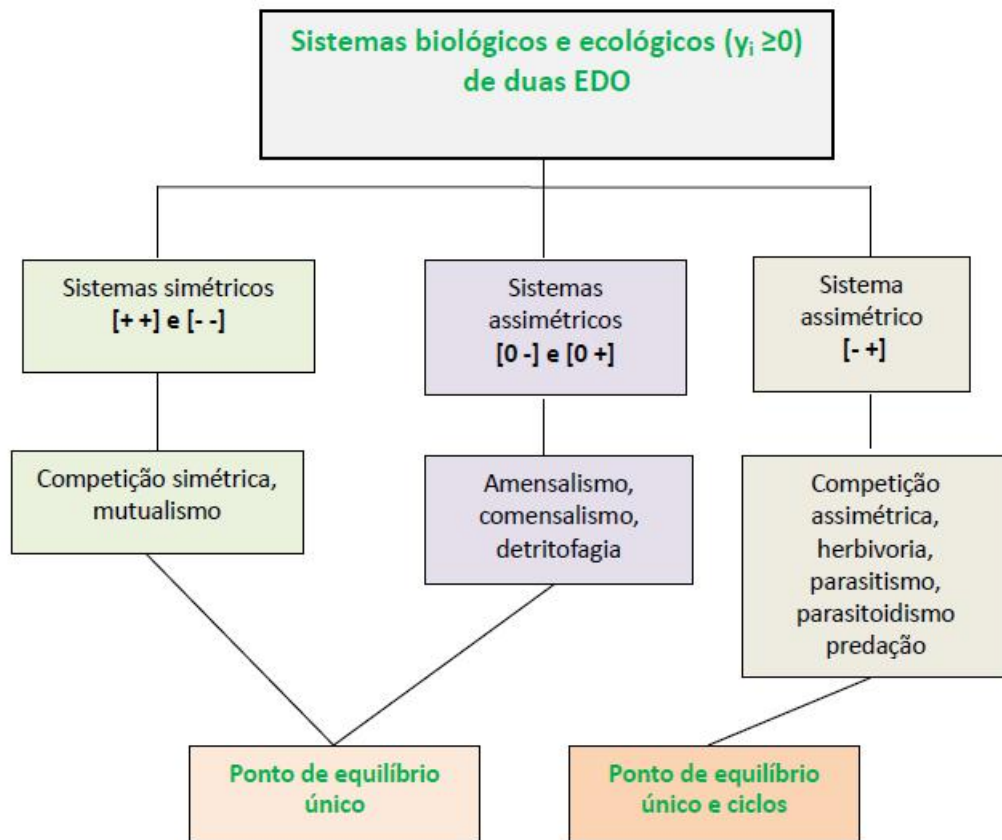
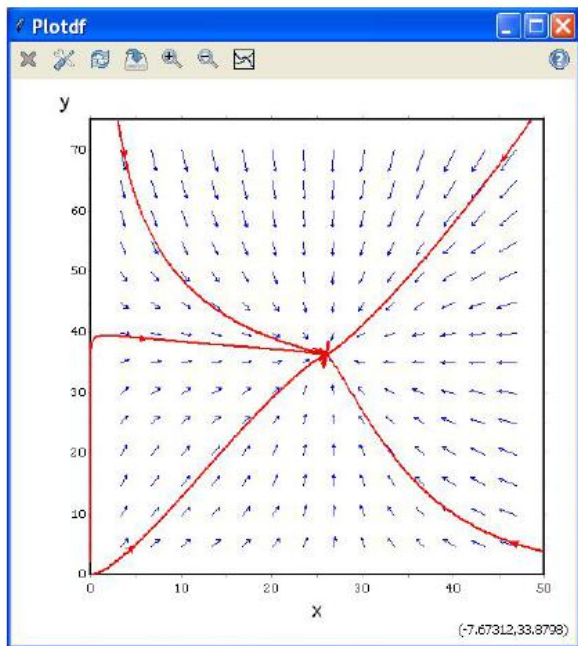
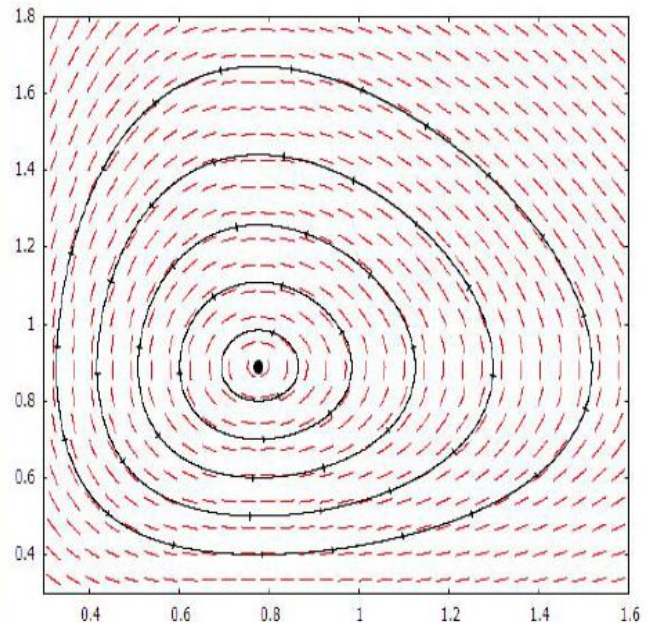


Figure 7.2. Caracterização prévia dos sistemas de interação de duas EDO

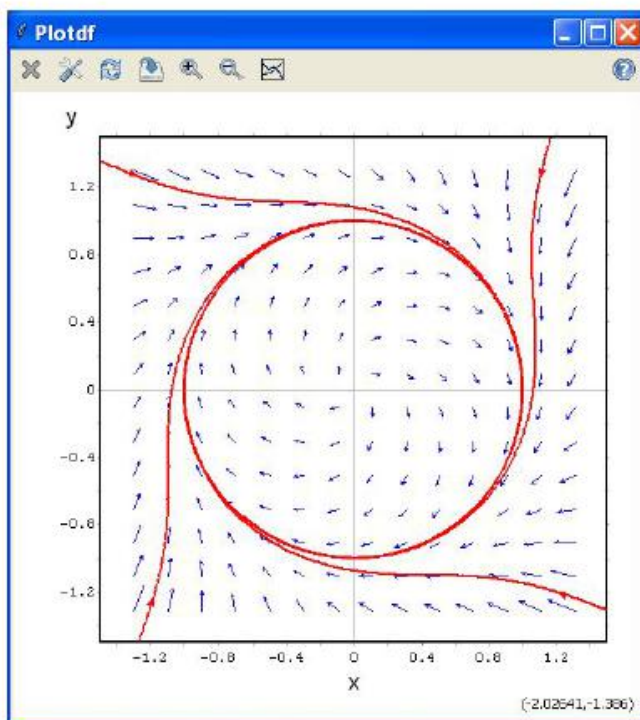




A. Diagrama de fase de um nó estável



B. Diagrama de fase de um equilíbrio neutro



C. Diagrama de fase de um ciclo limite

Figure 7.3. Diagramas de fase das soluções dos sistemas de duas EDO a abordar adiante. Usamos a expressão equivalente nó estável para designar ponto de equilíbrio único e, semelhantemente, equilíbrio neutro para designar ciclos

## 7.2 Bibliografia

Smith. H., 2012. *Dynamical Systems in Biology*. School of Mathematical and Statistical Sciences. Arizona State University, Tempe. <http://math.la.asu.edu/~halsmith/MDS-2012.pdf>



## 8 Modelos para Predação

### 8.1 Introdução

Os modelos presa-predador existentes revelam três sérias insuficiências (e.g., Murdoch, Briggs e Nisbet, 2003:11,71; Turchin, 2003:96,133-136):

- As ocorrências de instabilidade que são propensos a criar são raras na natureza
- São incapazes de criar situações estáveis em que a presa é mantida a níveis baixos, de ocorrência frequente na natureza
- Ao contrário do que se passa na natureza, não permitem a existência de cadeias alimentares lineares estáveis, com mais de dois níveis tróficos

Justifica-se, pois, que se procurem modelos que não revelem estas características e por isso sejam mais corretos.

Por outro lado, na secção 6.7 de B13, menciona-se que a EGZ tem-se revelado adequada para reproduzir a dinâmica de dados de inúmeras séries temporais dos tamanhos de populações reais. Ora estas populações medidas estão inseridas em comunidades naturais, e são protagonistas não só em interações de predação (tanto como presa como predador) mas também de outros tipos, como por exemplo mutualismo e competição. Esta facticidade legitima a seguinte conclusão:

É altamente provável que os dois intervenientes numa interação de predação tenham ambos uma dinâmica gompertzeana.

Para tentar ultrapassar esta situação, em Barreto (2005:123-133) introduzi o modelo SBPRED, que passo a abordar, e que é acompanhado pelos modelos SBPRED11-de e sbparasit-p.

### 8.2 O Modelo Gompertzeano SBPRED

#### 8.2.1 Pressupostos

O modelo SBPRED (**MSP**) assente nos seguintes pressupostos:

- Tanto a presa como o predador têm dinâmica de Gompertz (EGZ)
- A resposta funciona é do Tipo 2 (subsecção 17.4.2 de B14), mas pode ser alterada para o Tipo 3, conforme a situação de predação a modelar
- A capacidade de sustentação do predador é igual ao número de presas existentes multiplicadas por um parâmetro **b** que avalia a contribuição de cada presa para a capacidade de sustentação do predador. É um valor sincrético que depende dos parâmetros da resposta funcional e da taxa de conversão das vítimas consumidas em crescimento do predador.

Introduzamos agora o modelo.

#### 8.2.2 O Modelo

Na sua versão para dois níveis tróficos o modelo em causa (SBPRED(1,1); **MSP11**) compreende o seguinte sistema de duas EDO:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln K - \ln y_1) - \frac{a y_1 y_2}{1 + a h y_1} \quad (8.1)$$

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln (b y_1) - \ln y_2) \quad (8.2)$$

Os símbolos utilizados já estão esclarecidos, mas lembramos  $K=y_f$ . Em Barreto (2005:123-

133) pode ser encontrada formulação que estende o modelo a mais de duas espécies.

Já se sabe que este modelo tem como soluções um ponto de equilíbrio único e ciclos (figuras 7.2 e 7.3)

Não é possível encontrar uma forma explícita do ponto de equilíbrio, o que condicionará a análise subsequente que é apresentada na subsecção 18.4.3 de B14.

Na subsecção 18.4.4 de B14, mostra-se que este modelo não enferma das insuficiências mencionadas na introdução a este capítulo.

### 8.3 O Modelo Discreto SBPRED11-de

#### 8.3.1 Pressupostos

No capítulo 4, introduzimos uma forma discreta da EGZ que envolvia uma exponencial ( $y_{t+1} = y_t \exp(c \ln K - c \ln y_t)$ ). Vamos estender esta formulação de modo a obter um sistema de duas equações discretas contendo uma exponencial, a que chamaremos modelo **SBPRED11-de (MSP11-de)**.

A formulação deste modelo pressupõe as seguintes conjecturas:

- As populações tem uma dinâmica melhor expressa por um modelo discreto.
- Os parâmetros característicos das espécies,  $c_1$ ,  $c_2$  e a capacidade de sustentação da presa ( $y_1=K$ ) são as mesmas, quer as duas populações estejam isoladas ou envolvidas na interação de predação.
- A equação  $y_{t+1} = y_t \exp(c \ln K - c \ln y_t)$  pressupõe a população isolada, mas é admissível que a predação, como altera o número de indivíduos associados à mortalidade natural, afete as condições de competição intra-específica da presa.

#### 8.3.2 O Modelo

Podemos agora escrever o MSP11-de:

$$y_{1,t+1} = y_{1,t} \exp(c_1 \ln K - a_1 \ln y_{1,t} + m_1 \ln y_{2,t}) \quad (8.3)$$

$$y_{2,t+1} = y_{2,t} \exp(c_2 a_2 + m_2 \ln y_{1,t} + c_2 \ln y_{2,t}) \quad (8.4)$$

Comparando com a equação anteriormente mencionada, na equação (8.3) escreve-se  $-a_1 \ln y_{1,t}$ , em vez de  $-c_1 \ln y_{1,t}$ , para introduzirmos a alteração da competição intra-específica pela predação.

Já se sabe que este modelo tem como soluções um ponto de equilíbrio único e ciclos (figuras 7.2 e 7.3), sendo a sua análise detalhada na subsecção 18.5.3 de B14.

### 8.4 O Modelo sbparasit-p

#### 8.4.1 Pressupostos

O modelo **sbparasit-p** aceita todos os pressupostos seguintes:

- Cada intervalo de tempo corresponde a uma geração
- Os hospedeiros estão uniformemente distribuídos no espaço que é homogéneo, no que respeita a características favoráveis à vida do hospedeiro

- Os parasitoides procuram os hospedeiros de forma aleatória
- Independentemente do número de ovos que tenha recebido, de cada hospedeiro só é originado um novo parasitoide, o que faz corresponder o tamanho da população de parasitoides no período seguinte ao número de hospedeiros parasitados no período anterior
- O número de ovos produzido por parasitoide é ilimitado
- A área de descoberta ou procura do parasitoide é independente da densidade dos hospedeiros
- Cada parasitoide encontra uma fração constante dos hospedeiros que ocorrem na sua área de procura

Estes pressupostos são os mesmos que os do modelo Nicholson-Bailey, salvo quando isolada, a população dos hospedeiros não ter crescimento em progressão geométrica, mas de acordo com o padrão gompertzeano. Esta alteração, como é de esperar, estabiliza este modelo.

#### 8.4.2 O Modelo

O modelo **sbparasit-p** compreende as duas seguintes equações:

$$H_{t+1} = H_t * \exp(c1 * (\log(K_H) - \log(H_t)) - a * P_t) \quad (8.5)$$

$$P_{t+1} = H_t * (1 - \exp(-a * P_t)) \quad (8.6)$$

Igualmente se sabe que este modelo tem como soluções um ponto de equilíbrio único e ciclos (figuras 7.2 e 7.3), sendo a sua análise detalhada na subsecção 18.8.3 de B14.

Estes modelos podem ser aplicados à interação hospedeiro-parasita.

Os modelos tratados neste capítulo, com alterações mais ou menos ligeiras, podem ser estendidos à herbivoria, pois admitem-se como aceitáveis as seguintes generalizações:

- Os herbívoros que comem sementes do ponto de vista funcional são **predadores**
- Dependendo da extensão do dano provocado, os herbívoros que se alimentam de folhas funcionalmente podem ser vistos tanto como **predadores** como **parasitas**
- Funcionalmente são **parasitas** os herbívoros cujas larvas se alimentam de tecidos da planta, tais como raízes, folhas e flores

Por exemplo, os modelos hospedeiro-parasitoide podem ser estendidos à interação entre insetos fitófagos e a folhagem das árvores que consomem, depois de esta atingir o seu máximo desenvolvimento.

Esta generalização potencial, faz com que vários textos de dinâmica das populações se limitem a registar a capacidade de extensão dos modelos para a predação e parasitismo à herbivoria, sem qualquer comentário adicional e que noutros seja completamente ignorada.

**No entanto, em B14, nós dedicamos o capítulo 19 exclusivamente à herbivoria.**

## 8.5 Bibliografia Citada e Relacionada

Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Lisbon, Portugal.

Barreto, L. S., 2011. Modelling and Simulating Omnivory. *Silva lusitana*, 19(1):47-58.

<http://www.inrb.pt/inia/silva-lusitana>

Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrônico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrônico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Beddington, J. R., C. A. Free e J. H. Lawton, 1976. Dynamic Complexity in Predator-prey Models Framed in Simple Difference Equations. *Nature*, 255:58-60.
- Begon, M., C. R. Townsend e J. Harper, 2006. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Fourth edition. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Case, T. J., 2000. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, Oxford, U. K.
- DeAngelis, D. L., 2012. The Case for Ratio Dependence in Trophic Ecology. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012>
- Edelstein-Keshet, L., 2005. *Mathematical Models in Biology*. Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, E.U.A.
- Gillman, M. e R. Hails, 1997. *An Introduction to Ecological Modelling. Putting Practice into Theory*. Blackwell Science, Oxford, U. K.
- Hassel, M. P., 1981. Arthropod Predator-Prey Systems. Em R.M. May, compilador, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 2nd edition. Blackwell Scientific, Oxford. Páginas 105–131.
- Hastings, A., 1984. Delays in Recruitment at Different Trophic Levels: Effects on Stability. *Journal of Mathematical Biology*, 21:35-44.
- Kang, Y., D. Armbruster e Y. Kuang, 2008. Dynamics of a Plant–Herbivore Model. *Journal of Biological Dynamics*, 2(2): 89–101.
- May, R.M., 1978. Host-parasitoid systems in patchy environments: A phenomenological model. *Journal of Animal Ecology*, 47:833–844.
- May, R.M., 1981. Models for two interacting populations. Em R.M. May, compilador, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 2nd edition. Blackwell Scientific, Oxford. Páginas 78–104.
- Moon, D. C., J. Moon e A. Keagy, 2010. Direct and Indirect Interactions. *Nature Education Knowledge* 3(10):50. [www.nature.com/scitable/knowledge/library/direct-and-indirect-interactions-15650000](http://www.nature.com/scitable/knowledge/library/direct-and-indirect-interactions-15650000)
- Murdoch, W. W., C. J. Briggs e R. M. Nisbet, 2003. *Consumer-Resource Dynamics*. Princeton University Press, Princeton.
- Nicholson, A.J. e V.A. Bailey, 1935. The balance of animal populations - Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London*, páginas 551–598.
- Pielou, E. C., 1969. *Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Rockwood, L. L., 2006. *Introduction to Population Ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Rosenzweig, M. L. e R. H. MacArthur, 1963. Graphical Representation and Stability Conditions of Predator–Prey Interactions. *American Naturalist*, 97: 209–223.
- Thompson, W. R., 1924. La Théorie Mathématique de l'Action des Parasites Entomophages et le Facteur du Hasard. *Annls. Fac. Sci. Marseille*, 2 :69-89.
- Turchin, P., 2003. *Complex Population Dynamics: A Theoretical/Empirical Synthesis*. Princeton University Press, Princeton.
- Varley, G. C., G. R. Gradwell e M. P. Hassel, 1973. *Insect Population Ecology. An Analytical Approach*. University of California Press, Berkeley, U.S.A..

## 9 Modelos para Amensalismo, Comensalismo e Detritofagia

### 9.1 Introdução

À semelhança do que se passa com os modelos de herbivoria, os modelos para o amensalismo, comensalismo e detritofagia não são abordados na generalidade dos livros dedicados à ecologia teórica, mau grado a relevância destas interações para o funcionamento das comunidades. Em nosso entender a sua inclusão nesta síntese é justificada.

Já verificámos, no capítulo 7, figura 7.2., que os sistemas de duas EDO das interações amensalismo, comensalismo e mutualismo não revelam soluções periódicas. Existe o critério Bendixson-Dulac que permite verificar se a sua existência ocorre ou não, e que aplicamos no capítulo 20 de B14. Ele será aqui ignorado podendo leitor encontrá-lo nesta referência.

### 9.2 Amensalismo

#### 9.2.1 Pressupostos

Não conheço nenhum modelo para esta interação, que é simbolicamente caracterizada por (0,-).

O modelo que proponho assenta nos seguintes pressupostos:

- As duas populações têm dinâmicas gompertzeanas
- A população da espécie prejudicada vê a sua capacidade de sustentação diminuída pela outra espécie

Um benefício que se pode tirar do software de uso gratuito **PowerPlay** é desenhar facilmente gráficos de interações entre populações. Na subsecção 18.4.4 de B14, o leitor encontra informação sobre este software. Na figura 9.1, inserimos o gráfico da interação de amensalismo obtida neste programa.

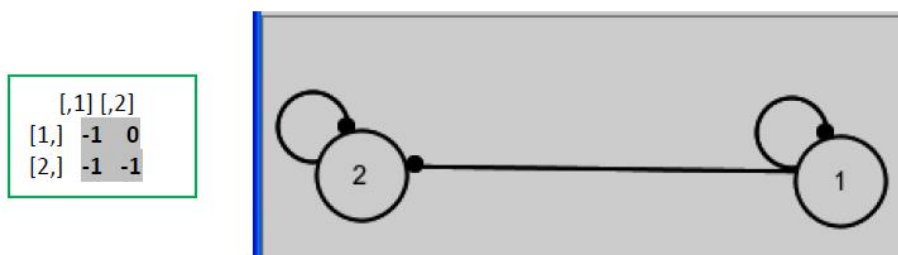


Figura 9.1. Matriz qualitativa da de interação e diagrama do amensalismo, sendo este obtido no software PowerPlay, que usa a simbologia da análise qualitativa (subsecção 18.4.4 de B14). O amensalista é a espécie 2

#### 9.2.2 O Modelo

Dados os pressupostos apresentados, o modelo para o amensalismo compreende as duas seguintes equações:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln y_{1f} - \ln y_1)$$

(9.1)

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln(y_{2f} - b y_1) - \ln y_2)$$

(9.2)

A formulação da diminuição da capacidade de sustentação de  $y_2$  é a mais simples que pode estabelecer. Certamente que  $b$  pode ser uma função de  $y_1$  e  $y_2$  e mesmo de outros fatores que afetem a interação entre as duas populações.

Desigo o parâmetro  $b$  por **coeficiente de amensalismo**.

A análise do modelo e a sua simulação está disponível nas secção 20.3.3 de B14.

## 9.3 Comensalismo

### 9.3.1 Pressupostos

Igualmente, para esta interação, simbolicamente caracterizada por (0,+), não conheço nenhum modelo para ela.

O modelo que proponho assenta nos seguintes pressupostos:

- As duas populações têm dinâmicas gompertzeanas
- Duas alternativas de comensalismo podem ser consideradas:
  - O comensal ( $y_2$ ) recebe um serviço (por exemplo, abrigo) indispensável para a sua sobrevivência. **O comensalismo é obrigatório**. A presença da outra espécie afeta a sua taxa de crescimento per capita (esta taxa é zero na ausência de  $y_1$ ), mas não aumenta a sua capacidade de sustentação, que é preponderantemente dependente de outros fatores abióticos e bióticos do meio em que vive.
  - A espécie comensal ( $y_2$ ) pode persistir sem a relação ocorrer. Chamemos a esta interação **comensalismo facultativo**. A outra espécie não afeta taxa de crescimento per capita do comensal, mas aumenta a sua capacidade de sustentação

Na figura 9.3, insere-se uma representação do comensalismo homóloga à exibida na figura 9.1.

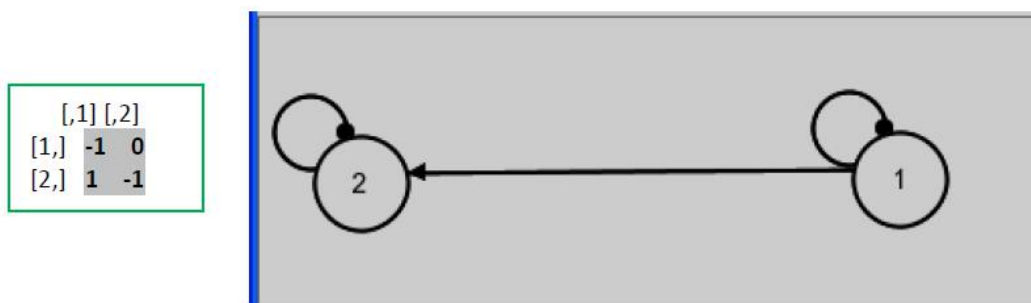


Figura 9.2. Matriz qualitativa da de interação e diagrama do comensalismo, sendo este obtido no software PowerPlay, que usa a simbologia da análise qualitativa (subsecção 18.4.4 de B14). O comensalista é a espécie 2

### 9.3.2 O Modelo

Dados os pressupostos apresentados, o modelo para o comensalismo compreende as seguintes equações:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln y_{1f} - \ln y_1) \quad (9.3)$$

Para o comensal facultativo, a sua equação será:

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln(y_{2f} + b y_1) - \ln y_2) \quad (9.4)$$

A equação do comensal obrigatório é a seguinte:

$$y_2' = c_2 y_2 b y_1 (\ln(y_{2f}) - \ln y_2) \quad (9.5)$$

É fácil verificar que as equações (9.7) e (9.8) são coerentes com os pressupostos, respetivos, atrás enunciados.

O parâmetro **b** é entendido como o **coeficiente de comensalismo**.

A análise do modelo e a sua simulação está disponível nas secção 20.4.3 de B14.

## 9.4 Detritofagia

### 9.4.1 Pressupostos

Numa primeira aproximação, a **detritofagia** pode ser entendida como um caso de **comensalismo obrigatório**. Os detritos são o único recurso que a população ativa consome (Begon, Towsend e Harper, 2006:capítulo 11).

Antes de prosseguirmos façamos um exercício simples de simulação. Criamos quatro EGZ, somamos os seus valores e verificamos se é possível ajustar à soma uma EGZ. Isto é feito no R do seguinte modo:

```
> #Criar quatro equações de Gompertz da
> #forma f(i)*r(i)^exp(-c(i)*t
>
> #Vetores dos parâmetros
> t=0:500;
> r=c(0.2, 0.02, 0.002, 0.0002)
> k=c(0.0002, 0.002, 0.02, 0.2)
> f=c(5, 50, 500, 5000)
> #Calcular os valores das 4 EGZ
> g1=f[1]*r[1]^exp(-k[1]*t)
>
> g2=f[2]*r[2]^exp(-k[2]*t)
>
> g3=f[3]*r[3]^exp(-k[3]*t)
>
> g4=f[4]*r[4]^exp(-k[4]*t);
>
> #Somar as quatro séries temporais de dados
> G=g1+g2+g3+g4;
>
> #Ajustar a EGZ usando o método inserido
> #no Apêndice I do capítulo 6
>
> x<-log(G[-501])
> y<-log(G[-1])
>
> model0<-lm(y~x)
> summary(model0)
```

Call:

lm(formula = y ~ x)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.36377	-0.00207	0.00127	0.00168	0.13669

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	1.233136	0.012848	95.98	<2e-16 ***
x	0.856651	0.001507	568.36	<2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.02085 on 498 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9985, Adjusted R-squared: 0.9985

F-statistic: 3.23e+05 on 1 and 498 DF, p-value: < 2.2e-16

>

> #Fazer gráfico dos logaritmos dos dados e valores ajustados

> plot(x,y)

> cf<-coef(model0)

>

> a<- cf[1]

> b<-cf[2]

> yv<-a+b\*x

> lines(x,yv)

O gráfico que obtemos insere-se na figura 9.6. Dada a qualidade do ajustamento exibida pelo seu sumário e o gráfico da figura 9.4, aceitamos a hipótese de que à soma de variáveis gompertzeans podemos ajustar uma EGZ.

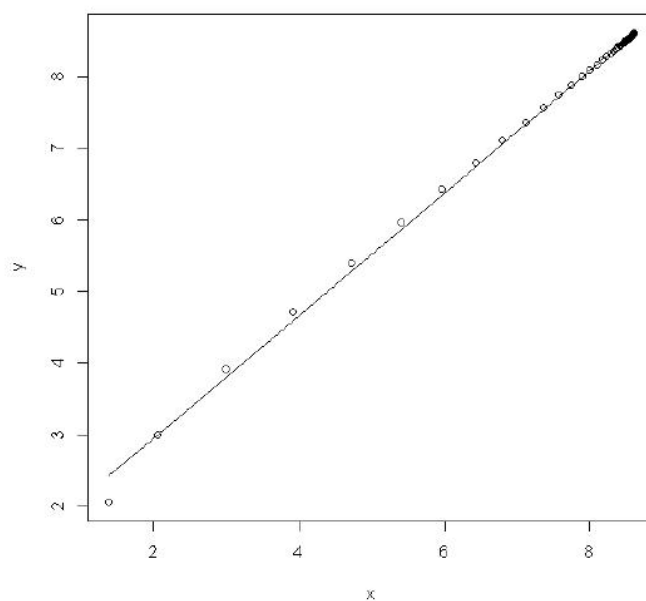


Figura 9.3. Dados (círculos) e valores ajustados (linha) da EGZ ajustada à soma de quatro EGZ



Aqui chegados, formulemos as nossas conjecturas, para a modelação da detritofagia:

- A biomassa de cada população da comunidade tem crescimento gompertzeano
- A soma das biomassas das populações (a **biomassa total**) pode ser aproximada por uma EGZ
- A biomassa **final** de um determinado **tipo de detrito** é uma fração constante da **biomassa total final** da comunidade, pois todas as populações perdem biomassa para os detritos

#### 9.4.2 O Modelo

Dados os pressupostos apresentados, o modelo para a detritofagia compreende as seguintes equações, em que  $y_1$  é a biomassa total da comunidade:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln y_{1f} - \ln y_1) \quad (9.6)$$

A equação do detritofago é a seguinte:

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln(b y_{1f}) - \ln y_2) \quad (9.7)$$

onde **b** é um parâmetro sincrético que representa simultaneamente tanto a fração final do tipo de detrito consumido pela população de detritofago, relativamente à biomassa total da comunidade, como também a contribuição dessa biomassa para o crescimento da população consumidora.

A análise do modelo e a sua simulação está disponível nas secção 20.5.3 de B14.

A encerrar o capítulo deixo anotado que à semelhança do que aconteceu com os modelos da predação é possível ajustar, aos dados simulados pelos modelos apresentados neste capítulo, modelos MAR(1) de elevada aderência aos dados.

#### 9.5 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Lisbon, Portugal. Livro eletrónico.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Begon, M., C. R. Townsend e J. Harper, 2006. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Fourth edition. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Vandermeer, J. H. e D. E. Goldberg, 2003. *Population Ecology. First Principles*. Princeton University Press, Princeton.

## 10 Modelos não Preditivos para a Competição

### 10.1 Introdução

A abordagem da modelação da competição estender-se-á por mais de um capítulo, e abordaremos modelos contínuos, discretos, tanto não preditivos como preditivos.

Neste capítulo, explanaremos modelos para a competição entre duas espécies que não permitem antecipar à priori a dinâmica da interação entre duas espécies, e a sua adequação é avaliada pelo seu melhor ou pior ajustamento a dados empíricos, obtidos tanto em laboratório como em medições de sistemas naturais.

A matriz conceptual que perpassa os modelos exhibe-se diagramaticamente na figura 10.1. A sua reificação será explanada ao longo do capítulo.

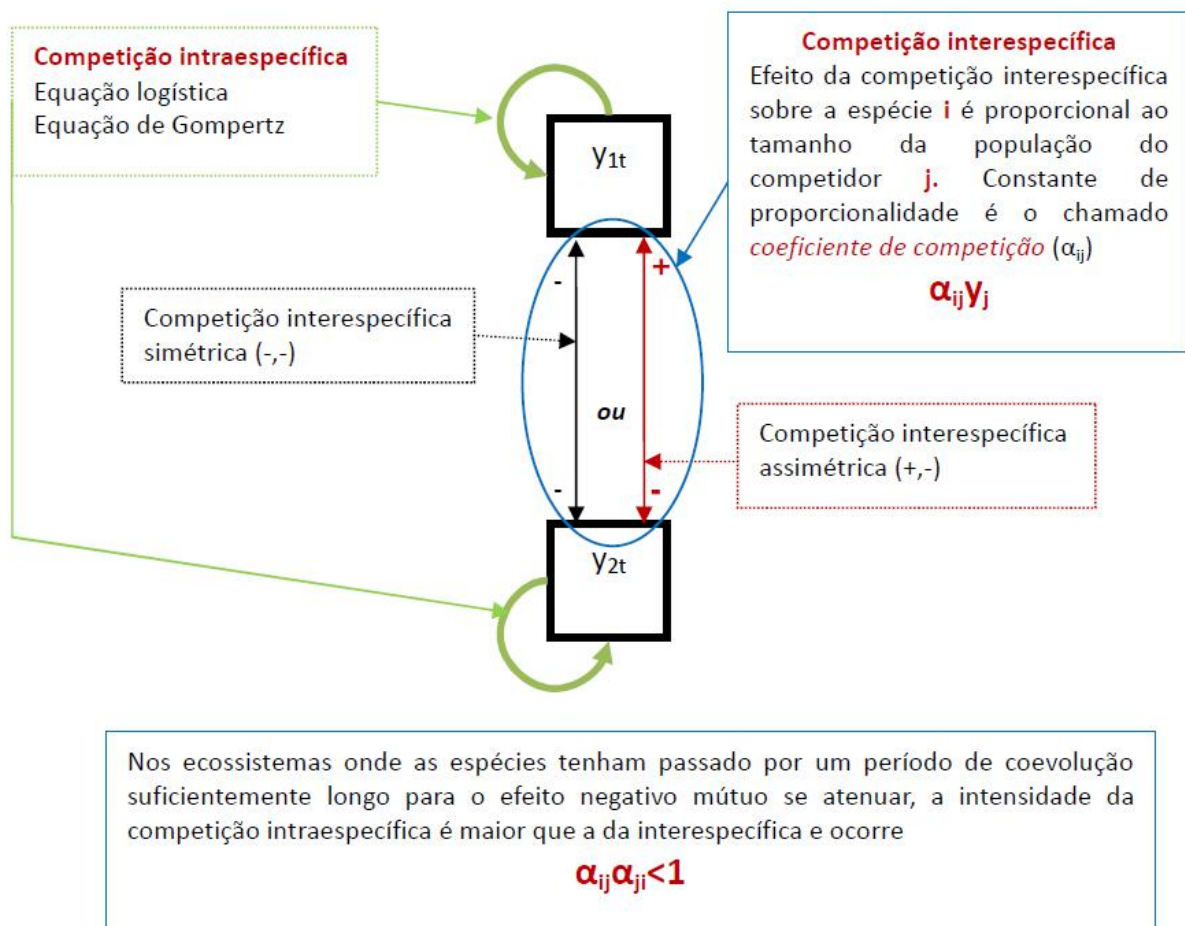


Figura 10.1. Conceptualização básica simplificada, expressa graficamente, da estrutura dos modelos para a competição entre duas espécies, que se estabelecerão neste capítulo. Na caixa de texto do canto superior esquerdo deve ler-se 'intra-específica'

Neste capítulo apresentaremos os modelos SB-BACO3 e SB-BACO4.

## 10.2 Modelo SB-BAC03

### 10.2.1. Pressupostos

O modelo SB-BAC03 (Barreto, 1997a,b, 1999, 2001, 2003, 2004) para a competição (**MSB3**) tem os mesmos pressupostos que o conhecido modelo de Lotka-Volterra para a competição, a saber:

- A dinâmica das populações em competição é um processo contínuo
- Os competidores quando isolados crescem conforme a equação de Gompertz (equação (6.10))
- A competição tanto pode ser simétrica (-,-) como assimétrica (+,-)
- No crescimento das populações, os efeitos das competições intra-específica e interespecífica são formalmente iguais, por isso o que temos que fazer é converter os competidores da outra espécie em indivíduos equivalentes aos da espécie afetada, usando um fator de conversão denominado **coeficiente de competição interespecífica**. Nós representaremos o coeficiente de competição interespecífica (**coefc**) por  **$a_{ij}$**  sendo  **$i$**  a espécie que sofre o efeito competitivo da espécie  **$j$** . Os indivíduos da espécie  **$j$**  são transformados em indivíduos da espécie  **$i$**  multiplicando o seu número (ou biomassa) pelo **coefc**, isto é, o seu efeito competitivo deprimente exercido sobre a espécie  **$i$**  é medido por  **$a_{ij}y_j$**
- Os coeficientes de competição tanto podem ser constantes como variáveis. Nesta secção assume-se a constância

### 10.2.2. Modelo

Lembremos a EDO da EGZ:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln y_1 - \ln y) \quad (10.1)$$

Numa formulação genérica, abrangendo competição simétrica e assimétrica, o MSB3 escrever-se-á:

$$y_1' = y_1 c_1 (\ln y_1 - \ln y_1 + a_{12} \ln y_2) \quad (10.2)$$

$$y_2' = y_2 c_2 (\ln y_2 - \ln y_2 + a_{21} \ln y_1) \quad (10.3)$$

sendo  $a_{12} < 0$  e  $a_{21} < 0$  (competição simétrica) ou  $a_{12} > 0$  (competição assimétrica).

Nesta análise, começamos por assumir que a competição é simétrica e os coeficientes de competição são constantes. Então, escrevo assim o MSB3:

$$y_1' = y_1 c_1 (\ln y_1 - c_1 \ln y_1 + a_{12} \ln y_2) \quad (10.4)$$

$$y_2' = y_2 c_2 (\ln y_2 - a_{21} \ln y_1 - c_2 \ln y_2) \quad (10.5)$$

Todos os parâmetros das equações (10.4) e (10.5) são pois positivos, como já anteriormente se exarou.

### 10.2.3 Análise do Modelo

No MSB3, como o logaritmo de zero é uma singularidade, nos Casos 2 e 3, do quadro 10.1, acontece, respetivamente,  $y_2$  e  $y_1$  convergirem assintoticamente para zero, isto é, tem-se:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} y_2 = 0 \text{ e } \lim_{t \rightarrow \infty} y_1 = 0$$

Se pedir as soluções no Maple, ele só me dá o ponto fixo de cruzamento das duas linhas de crescimento zero (**LCZ**), que só têm de diferente em relação às do conhecido modelo para a competição de Lotka-Volterra (**MLVC**) o facto de não serem retas, pois nelas entram os logaritmos das variáveis e das capacidades de sustentação. A análise gráfica paralela, para este modelo, não será elaborada.

No MSB3, basta as expressões dentro dos parênteses serem iguais a zero para se verificar  $y_i' = 0$ ,  $i=1,2$ .

Vamos reduzir as duas expressões dentro de parênteses a um sistema linear de duas equações, recorrendo a simples substituições de variáveis, e depois achando as exponenciais da solução assim obtida.

Façamos  $M = c_1 \ln y_{1f}$ ,  $x = \ln y_1$ ,  $N = c_2 \ln y_{2f}$  e  $y = y_2$  obtendo o sistema :

$$M - x - a_{12}y = 0$$

$$N - a_{21}x - y = 0$$

A solução dos sistema obtida no Maxima, permite escrever a expressão do ponto fixo como:

$$y_1^* = \exp((a_{12} \ln y_{2f} - \ln y_{1f}) / (a_{12}a_{21} - 1)) \quad (10.6)$$

$$y_2^* = \exp((a_{21} \ln y_{1f} - \ln y_{2f}) / (a_{12}a_{21} - 1)) \quad (10.7)$$

Quadro 10.1. Resumo da análise da estabilidade do MSB3. Faz-se  $\ln$ =logaritmo natural

Caso	Resultado	Condições equivalentes		
		A	B	C
1	Coexistência estável das duas espécies	$\ln K_1 < \ln K_2 / a_{21}$ $\ln K_2 < \ln K_1 / a_{12}$	$a_{21} < \ln K_2 / \ln K_1$ $a_{12} < \ln K_1 / \ln K_2$	$1/a_{21} > \ln K_1 / \ln K_2$ $K_2 > a_{12}$
2	Espécie 1 persiste, a espécie 2 tende para zero	$\ln K_1 > \ln K_2 / a_{21}$ $\ln K_2 < \ln K_1 / a_{12}$	$a_{21} > \ln K_2 / \ln K_1$ $a_{12} < \ln K_1 / \ln K_2$	$1/a_{21} < \ln K_1 / \ln K_2$ $K_2 > a_{12}$
3	Espécie 2 persiste, a espécie 1 tende para zero	$\ln K_1 < \ln K_2 / a_{21}$ $\ln K_2 > \ln K_1 / a_{12}$	$a_{21} < \ln K_2 / \ln K_1$ $a_{12} > \ln K_1 / \ln K_2$	$1/a_{21} > \ln K_1 / \ln K_2$ $K_2 < a_{12}$
4	Ponto em sela	$\ln K_1 > \ln K_2 / a_{21}$ $\ln K_2 > \ln K_1 / a_{12}$	$a_{21} > \ln K_2 / \ln K_1$ $a_{12} > \ln K_1 / \ln K_2$	$1/a_{21} < \ln K_1 / \ln K_2$ $K_2 < a_{12}$

Na subsecção 21.3.3 de B14, confirma-se a inexistência de soluções periódicas, aplicando o critério de Bendixson-Dulac ao sistema das equações do modelo e exibem-se quatro conjuntos de gráficos que ilustram as quatro situações de estabilidade do quadro 10.1.

### 10.3 Modelo Discreto SB-BACO4

#### 10.3.1 Pressupostos

O modelo discreto para a competição SB-BACO4 (MSB4; Barreto, 2003) assume todos os pressupostos do modelo MSB3, salvo o da continuidade do processo, e por isso quando isoladas, as populações observam a equação que se lembra:

$$y_{t+1} = y_t \exp(c \ln y_f - c \ln y_t) \quad (10.8)$$

#### 10.3.2 O Modelo

O MSB4 escreve-se pois:

$$y_{1,t+1} = y_{1,t} \exp(a_{10} - a_{11} \ln y_{1,t} + a_{12} \ln y_{2,t}) \quad (10.9)$$

$$y_{2,t+1} = y_{2,t} \exp(a_{20} + a_{21} \ln y_{1,t} - a_{22} \ln y_{2,t}) \quad (10.10)$$

Onde

$$a_{10} = c_1 \ln y_{1f}, \quad a_{11} = c_1,$$

$$a_{20} = c_2 \ln y_{2f}, \quad a_{22} = c_2$$

#### 10.3.3 Análise do Modelo

O valores das variáveis no equilíbrio são:

$$y_1^* = \exp\left(\frac{c_2(c_1 \ln y_{1f} - a_{12} \ln y_{2f})}{c_1 c_2 - a_{12} a_{21}}\right) \quad (10.11)$$

$$y_2^* = \exp\left(\frac{c_1(c_2 \ln y_{2f} - a_{21} \ln y_{1f})}{c_1 c_2 - a_{12} a_{21}}\right) \quad (10.12)$$

As condições de equilíbrio são as mesmas do quadro 10.1, para o MSB3.

Na subsecção 21.5.3 de B14, ajusta-se o MSB4 a uma simulação feita com o MSB3, para mostrar a sua compatibilidade e coerente equivalência.

Na secção 21.6 de B14 aborda-se o efeito simultâneo da competição e variação estocástica do meio.

No capítulo seguinte, introduzo os modelos SB-BACO2 e SB-BACO6, que tanto quanto posso observar são os únicos modelos preditivos existentes para a competição. Embora não seja preditivo, no capítulo 11, também explano o modelo SB-BACO5 que revela um elevado nível de síntese.

Na secção 21.7 de B14 apresento uma generalização do modelo SB-BACO3

## 10.4 Bibliografia Citada e Relacionada

Barreto, L. S., 1997a. *A Quasi Lotka-Volterra Model for Tree Competition*. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.

Barreto, L. S., 1997b. Coexistence and Competitive Ability of Tree Species. Elaborations on Grime's Theory. *Silva Lusitana*, 5(1):79-93.

- Barreto, L. S., 1999. A Tentative Typification of the Patterns of Interaction with Models BACO2 and BACO3. *Silva Lusitana*, 7(1):117-125.
- Barreto, L. S., 2001. *O Modelo BACO3 para a Competição entre Plantas*. Research Paper SB-02/01. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2003. SB-BACO 4. A Gompertzian Discrete Model for Tree Competition. *Silva Lusitana* 11(1):77-89.
- Barreto, L. S., 2004. *Tree Competition: Concepts, Models, and Patterns*. Research Paper SB-01/04. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia.
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. Livro eletrónico. Costa de Caparica, Portugal.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Leslie, P. H. e J. C. Gower, 1958. The Properties of a Stochastic Model for Two Competing Species. *Biometrika*, 45: 316–330.

## 11 Modelos Preditivos para a Competição SB-BACO2 e SB-BACO6

### 11.1 Introdução

Os modelos preditivos SB-BACO2 e SB-BACO6 estão coerentemente relacionado com os capítulos 10 (índices de crescimento) e 11 (estratégias bionómicas) de B13. No capítulo 11 de B13, associamos os índices de crescimento, regeneração e sobrevivência às estratégias bionómicas, caracterizadas na secção 11.3. Na secção 11.7, verificamos que às diferentes estratégias bionómicas se associam padrões de crescimento distintos. Chegados aqui, é lícito presumir que a capacidade competitiva de uma espécie esteja associada aos parâmetros característicos da sua dinâmica (secção 4.5), mais especificamente às suas taxas relativas de mortalidade ou crescimento (**TRV**; equações (4.11) a (4.13)). Existe evidência empírica desta asserção, que designo por hipótese de Grime (Grime, 1977, 1979; Radosevich e Roush, 1990).

O modelo SB-BACO5 é incluído neste capítulo porque se destaca pelo seu elevado grau de generalização e plasticidade, como se constatará.

### 11.2 O Modelo SB-BACO2

#### 11.2.1 Pressupostos

Se o crescimento de uma população numa situação de competição é diferente do que tem quando isolada, é porque a sua TRV da biomassa total ou da mortalidade é alterada pela presença da outra espécie. Então a TRV em competição (**<sup>c</sup>TRV**) é igual à taxa relativa de competição quando isolada (TRV) mais ou menos uma fração **f** da TRV. Isto é, temos:

$$\textbf{<sup>c</sup>TRV} = \textbf{TRV} + \textbf{f TRV} \quad (11.1)$$

Da definição da TRV, temos a variação da população em competição no intervalo de tempo adotado virá:

$$\Delta y = y \textbf{<sup>c</sup>TRV} \quad (11.2)$$

A questão reside agora estimar o valor de **f**. É disso que nos vamos ocupar, depois de estabelecer conjecturas preliminares sobre a natureza da competição interespecífica.

Antes de prosseguir, lembremos a equação:

$$\textbf{TRV} = -c \ln (y_0/y_f) \exp(-ct) \quad (11.3)$$

Eis os pressupostos básicos do modelo SB-BACO2 (**MSB2**):

- A competição intra e interespecífica são fenómenos semelhantes
- A competição interespecífica é predominantemente assimétrica. Existe evidência empírica desta situação na vegetação em geral (Keddy, 2007: capítulo 5) e nas florestas (e.g., Stadt *et al.*, 2007).
- Os coeficientes de competição podem variar com a idade dos competidores, como acontece com as TRV
- Os dois principais fatores que condicionam a competição interespecífica são as TRV das espécies em competição e a densidade de cada competidor, expressa como fração da densidade total (proporção de indivíduos de cada espécie)

- Como resultado disto, o processo de competição é sensível às condições iniciais (efeito de borboleta determinístico)
- A coevolução de espécies em competição conduz a TRV próximas ou/e a alternâncias da dominância ou hierarquia competitiva
- Consideremos as espécies *i* e *j* em competição e as suas TRV (da biomassa total ou da densidade), respetivamente,  $TRV_i$  e  $TRV_j$ . Se  $TRV_i > TRV_j$ , a espécie *i* é dominante, beneficia da interação (+) e a espécie *j* é dominada e por isso o seu crescimento é prejudicado pela interação (-). A interação descreve-se pelo duplete (+,-).

### 11.2.2 O Modelo

Na equação (11.1) a expressão para  $f$  da espécie  $y_i$  (número de indivíduos ou biomassa) escreve-se:

$$f_i = \frac{y_j}{y_i + y_j} \ln \left( \frac{TRV_j}{TRV_i} \right)$$

↑ proporção      ↑ razão das TRV

(11.4)

pelo que o modelo contínuo MSB2 vem:

$$y'_1 = y_1 TRV_1 \left( 1 + \frac{y_2}{y_1 + y_2} \ln \left( \frac{TRV_2}{TRV_1} \right) \right)$$

(11.5)

$$y'_2 = y_2 TRV_2 \left( 1 + \frac{y_1}{y_1 + y_2} \ln \left( \frac{TRV_1}{TRV_2} \right) \right)$$

(11.6)

tendo TRV a expressão da equação (11.3).

Para o/a leitor/a não se sentir menos confortável, vou inserir um exemplo numérico, respigado de Barreto (2010).

Seja um povoamento auto-desbastado misto regular, isto é, com todas as árvores da mesma idade (PAMR) de pinheiro bravo (*Pinus pinaster*) e de carvalho comum (*Quercus robur*). Os parâmetros característicos da dinâmica das duas espécies, assumindo  $t_0=10$ , são (capítulo 4):

Pinheiro bravo:  $c=0,05$ ,  $R_2=6.019$

Carvalho comum:  $c=0,041$ ,  $R_2=125, 9635$

$t_0=10$ .

O PARM tem 40 years e existem 800 pinheiros bravos (espécie 1) e 500 carvalhos comuns (espécie 2). O pinheiro bravo é um estratega r-3 e o carvalho K-1 (capítulo 11 de B13). É presumível que o carvalho tenha maior capacidade competitiva e seja por isso dominante, ocorrendo competição assimétrica (-,+). Começemos por calcular as taxas relativas de mortalidade das populações em povoamento puro (sem competição interespecífica), recorrendo à equação (11.3):

Pinheiro bravo:  $TRV_1 = -0.05 * \log(6.019) * \exp(-0.05 * (40-10)) = -0,0200251$

Carvalho comum:  $TRV_2 = -0.041 * \log(125.9635) * \exp(-0.041 * 30) = -0,0579545$

Como a taxa relativa de mortalidade fornece o número de árvores a subtrair às existentes,



ela é negativa, sendo o auto desbaste maior no carvalho (maior valor absoluto).

Vejamos as mesmas populações no PAMR. Temos  $y_1/(y_1+y_2)=f_1=800/(800+500)=0,6153846$  e  $y_2/(y_1+y_2)=f_2=500/(800+500)=0,3846154$ . Substituindo os valores de que já dispomos na eq. (11.4) obtemos:

Pinheiro bravo:

$$\begin{aligned} \text{TRV}_1 &= \text{TRV}_1(1+f_2 \ln(\text{TRV}_2/\text{TRV}_1))= \\ &= -0,0200251*(1+0,3846154*\ln(-0,0579545/-0,0200251))=-0,0282097 \end{aligned}$$

O valor absoluto da taxa relativa de mortalidade é maior em valor absoluto na situação de competição com o carvalho, do que em povoamento puro. **O auto desbaste é mais intenso.**

Carvalho comum:

$$\begin{aligned} \text{TRV}_2 &= \text{TRV}_2(1+f_1 \ln(\text{TRV}_1/\text{TRV}_2))= \\ &= -0,0579545*(1+0,6153846*\ln(-0,0200251/-0,0579545))=-0,0200550 \end{aligned}$$

O valor absoluto da taxa relativa de mortalidade é menor em valor absoluto na situação de competição com o pinheiro bravo, do que em povoamento puro. **O auto desbaste é menos intenso.**

A espécie dominante, o carvalho, transfere parte da sua mortalidade para o pinheiro bravo. Quanto mais pinheiro bravos houver, melhor para as duas espécies pois os competidores mais mortíferos, digamos assim, são menos abundantes. Se aos 40 anos, 80% (em vez de 61%) das árvores fossem pinheiros bravos e 20% carvalhos comuns, a mortalidade dos pinheiros diminuiria de **-0,0282097** para **-0,0242811**, e a do carvalho comum decresceria de **-0,0200550** para **-0,0086852**.

No capítulo 22 de B14, na caixa 22.1, insere-se um simulador para PARM de pinheiro bravo e carvalho comum, em que aos 10 years, cada espécie tem 3000 árvores por unidade de área (ua) e 50 Mg ua<sup>-1</sup> de biomassa total das árvores. Estes valores iniciais podem ser mudados na listagem do simulador.

Uma maneira de detetar a hierarquia competitiva entre a espécie i e a espécie j é estabelecer a razão (independente da variável considerada):

$$R_{TRV} = \frac{TRV_i}{TRV_j} \quad (11.7)$$

Se  $R_{TRV} > 1$  a espécie i é dominante

Se  $R_{TRV} < 1$  a espécie j é dominante

Se  $R_{TRV} = 1$  as espécies as espécies têm a mesma capacidade competitiva

Representemos a dominância competitiva por '>'. **Espécie i > espécie j** implica  $R_{TRV} > 1$

Consideremos três pinheiros mediterrânicos. Os povoamentos mistos de pinheiro bravo (*Pinus pinaster*), de Alepo (*P. halepensis*) e pinheiro manso (*P. pinea*) exibem as seguintes alternâncias de dominância:

Até aos 25 years: manso > Alepo > bravo

Dos 25 aos 30 years: manso > bravo > Alepo

Dos 30 aos 38 years: bravo > manso > Alepo

Depois dos 38 years: bravo > Alepo > manso

Estas alternâncias são detetáveis na figura 11.2 e são comuns em misturas naturais de espécies que coevoluíram. As espécies que coevoluíram, além de alternância da dominância podem apresentar  $R_{TRV}$  pouco diferindo 1. é o caso das espécies norte-americanas *Picea sitchensis*, *Pseudotsuga manziesii* e *Thsuga hetrophylla* (Barreto, 2010a: subsecção 15.2.2).

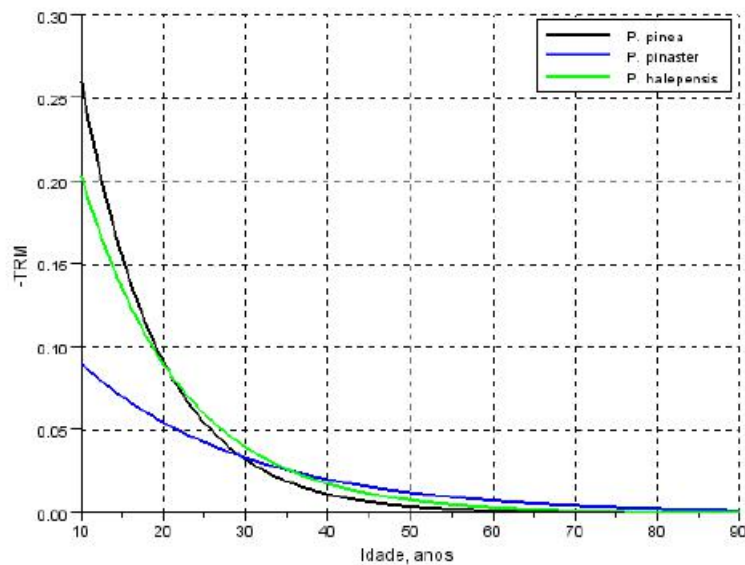


Figura 11.2. Valores absolutos das taxas relativas de mortalidade (**-TRM**) dos pinheiros manso (*P. pinea*), bravo (*P. pinaster*) e de Alepo (*P. halepensis*)

A  $R_{TRV}$  geralmente é variável mas existem casos de muito pouca variação e de constância que se ilustram na figura 22.3 de B14.

O MSB2 é **não autónomo**, ao contrário dos outros apresentados, porque a variável tempo **t** está presente no segundo membro das EDO. A isto correspondem coeficientes de competição não constantes, pelo que não é possível fazer análise do modelo como fizemos para os apresentados anteriormente.

Na subsecção 22.2.3 de B14 insere-se a avaliação do MSB2.

Na subsecção 22.2.4 de B14 inserem-se as expressões dos coeficientes de competição e a listagem de um simulador para o modelo, na caixa 22.2.

### 11.3 O Modelo SB-BACO5

O modelo SB-BACO5 (**MSB5**) pretende ser um modelo geral, de formulação explícita, para a competição. Este modelo escreve-se:

$$y_{i,t} = AB \quad (11.10)$$

em que:

- **A** é a dinâmica gompertziana da variável em população isolada (densidade ou biomassa), por exemplo dada pela eq. (6.11)
- **B** representa o efeito dos competidores presentes e assume a forma:

$$B = e^{\sum_{j=1}^n a_{ij} \ln y_{jt}} \quad j \neq i \quad (11.11)$$

As simulações com os modelos MSB2 e MSB5 dão resultados coincidentes.

Na secção 22.4 de B14, apresento um modelo mais detalhado que os anteriores, a que chamo **SB-BACO6 (MSB6)**. Agora o modelo incorpora não só as variáveis da biomassa das populações,  $y_1$  e  $y_2$ , mas também o peso do nutriente limitante assimilável, **k**, que é extraído do solo pelas plantas, de acordo com a eficiência no seu uso permite a criação de biomassa, e é reciclado em sistema fechado no ecossistema simplificado que estamos a considerar. **Temos pois três variáveis de estado,  $y_1$ ,  $y_2$  e k.**

Antes de prosseguir convém destacar o seguinte:

Os MSB3, MSB4 e MSB5 podem ser ajustados aos dados gerados pelo MSB2, com elevado grau de aderência, como ilustro em Barreto (2011b:secção 16.5).  
As espécies que tenham coevoluído, quando em competição, às trajetórias das suas populações, podem ser ajustadas EGZ, com elevado grau de aderência.

Na secção 22.6 de B14, simulo os efeitos totais em herbivoria seletiva de duas plantas em competição.

No capítulo 23 de B14, simulo as experiências clássicas de Gause, com paramécias em competição.

## 11.4 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barreto, L. S., 2004a. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. “e-book”. Departamento de Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Tapada da Ajuda, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2004b. *SB-KHRONOSKHABA. A Gompertzian Model for the Seasonal Growth of Forest Trees and Stands An Application to Pinus pinaster Ait.* Research Paper SB-05/04. Departamento the Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2005a. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. “e-book”. Edição do autor, Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2005b. *Gause’s Competition Experiments with Paramecium sps. Revisited*. Research Paper SB-01/05. Departamento the Engenharia Florestal, Instituto Superior de Agronomia, Lisboa. Versão revista submetida à revista *Silva Lusitana*.
- Barreto, L. S., 2010a. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica. **No CD.**
- Barreto, L. S., 2010b. Simulação do Carbono Retido no Pinhal Bravo e da sua Acreção. *Silva Lusitana*, 18(1):47-58.
- Barreto, L.S., 2011a. Modelling and Simulating Omnivory. *Silva Lusitana*, 19(1):67-83, 2011.
- Barreto, L. S., 2011b. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. Livro eletrónico. Edição do autor. Costa de Caparica. **No CD.**
- Barreto, L. S., 2012. The Global Yield and Allometry of Self-Thinned Mixed Forests. A Theoretical and Simulative Inquiry. *Silva Lusitana*, 20(1/2):83-103.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2013b. The Total Biomass of Self-Thinned Mixed Forests. A Theoretical and Simulative Inquiry. *Silva Lusitana*, 21(2):179-203.
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Chapin III, F. S., P. A. Matson e H. A. Mooney, 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.

- Cole, D. W., e M. Rapp, 1981. Elemental Cycling in Forest Ecosystems. Em D. E. Reichle, Compilador, *Dynamic Properties of Forest Ecosystems*. International Biological Programme 23. Cambridge University Press, páginas 341-409.
- Ejrnæs, R., H. H. Bruun e B. J. Graae, 2006. Community Assembly in Experimental Grasslands: Suitable Environment or Timely Arrival?? *Ecology* 87:1225–1233.
- Fryxell, J. M. e P. Lunberg, 1997. *Individual Behaviour and Community Dynamics*. Chapman & Hall, London.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and its Relevance to Ecological and Evolutionary Ecology. *Am. Nat.* 111:1169-1194.
- Grime, J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Academic Press, London.
- Hubbell, S. P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Keddy, P. A., 2007. *Plants and Vegetation. Origins, Processes, Consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Radosevich, S. R. e M. L. Roush, 1990. The Role of Competition in Agriculture. Em J. B. Grace e D. Tilman, *Perspectives on Plant Competition*. Academic Press, San Diego, California. Páginas 341-363.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191: 382 pp.
- Stadt, K. J., C. Huston, K. D. Coates, Z. Feng, M. R. T. Dale, V. J. Lieffers, 2007. Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. *Ann. For. Sci.* 64:477–490.
- Vandermeer, J. H., 1969. The Competitive Structure of Communities. An Experimental Approach with Protozoa. *Ecology* 50:362-371.
- Vila, M., J. Vayreda, L. Comas, J. Ibáñez, T. Mata, and B. Obón, 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, (2007) 10: 241–250.
- Waring, R. H. e Schlesinger, W. H., 1985. *Forest Ecosystems. Concepts and Management*. Academic Press, Orlando.

## 12 Modelação do Mutualismo

### 12.1 Introdução

As interações de mutualismo fascinaram os naturalistas dos séculos 18 e 19 que delas apresentaram inúmeras descrições. No entanto, já em 1569 o missionário português João dos Santos, a viver em Sofala (Moçambique) registou uma relação de mutualismo facultativo entre as populações locais e uma ave (*Indicator indicator*) que lhes indicava a localização das colmeias donde extraíam o mel e deixavam a cera e insetos mortos para alimentação da ave (Friedmann, 1955; Craig, Bonnevie e Hulley, 2011). Porém, com o estabelecimento da ecologia, as interações negativas da predação, sentido geral, e competição hegemonizaram a investigação ecológica. A este facto não deve ser alheia a difusão que os modelos de Lotka-Volterra obtiveram. Só depois dos anos 70 do século passado, o mutualismo emergiu na cena ecológica como assunto de relevante interesse para os investigadores. A importância desta interação não pode ser ignorada. Por exemplo, a existência de alguns ecossistemas terrestres assenta nas relações mutualistas que asseguram a polinização e dispersão das sementes. Uma perspetiva histórica do estudo do mutualismo na ecologia pode ser encontrada em Bascompte e Jordano (2014:capítulo 1).

Neste capítulo, vamos abordar o **mutualismo direto**, em que só duas populações estão envolvidas, sem a ocorrência de qualquer relação de intermediação por uma terceira população. Consideramos também que o efeito do mutualismo se faz **sentir ao nível da população**, podendo afetar tanto a magnitude da capacidade de sustentação de cada espécie, como a rapidez com que esta é atingida.

Abarcaremos três situações básicas:

- O mutualismo **facultativo**, quando as populações beneficiam da interação, mas ela **não é** indispensável para as suas sobrevivências
- O mutualismo **obrigatório** em que a interação **é** indispensável para as suas sobrevivências
- O mutualismo é **facultativo** para uma espécie e **obrigatório** para a outra

O mutualismo envolve sempre custos e benefícios para a espécies envolvidas e a aplicação do conceito de mutualismo (+,+) requer que o resultado líquido seja positivo para cada interveniente (benefícios > custos). Por exemplo, uma planta que tem o pólen disperso por insetos vê parte do pólen que produziu consumido pelo inseto que promoverá a polinização. Uma população que tem as suas sementes dispersas por aves frutívoras fornece frutos e sementes às aves. Em ambas situações, assume-se que a atividade quer dispersante quer transportadora traga às plantas maiores benefícios que a herbivoria a que se submetem.

As relações mutualistas do ponto de vista funcional podem ser agrupadas em três tipos: a) **troca de recursos** (por exemplo, planta-micorriza); b) **troca de recurso por serviço** (planta-polinizador); c) **troca de serviços** (proteção-proteção, serviço-proteção). Isto levanta a questão de criar uma representação geral para poder introduzir o efeito da interação numa equação. Uma via, em modelos fenomenológicos, é criar um **coeficiente de mutualismo ( $a_{ij}$ )** que estime o **benefício líquido** de uma espécie no crescimento da outra. O impacto pode ser sobre a rapidez de crescimento ou a capacidades de sustentação ( $c$  ou  $y_f$ , na EGZ).

Respetivamente nas secções 24.6, 24.7 e 24.8 de B14, numa interface com as redes mutualistas, introduzimos os seguintes modelos de três mutualistas:

- Uma espécie tem uma relação mutualista obrigatória com outra espécie e uma interação facultativa com uma terceira espécie
- Uma espécie tem uma relação de mutualismo facultativo com outras duas espécies
- Uma espécie tem uma relação de mutualismo obrigatório com outras duas espécies

A fechar esta introdução ao capítulo, recorrendo ao software PowerPlay, apresentemos um diagrama da interação do mutualismo, na figura 12.1, em que as espécies sofrem competição intra-específica (crescimento de Gompertz).

Desde a figura 7.2 e texto anexo sabemos que os modelos de dois mutualistas têm um ponto de equilíbrio único e estável.

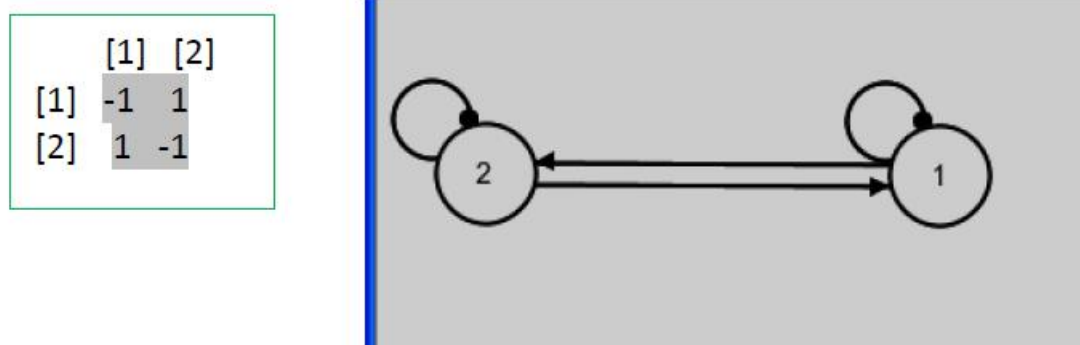


Figura 12.1. Matriz qualitativa da de interação e diagrama do mutualismo, sendo este obtido no software PowerPlay, que usa a simbologia da análise qualitativa (subsecção 18.4.4 em B14). Não é possível distinguir entre mutualismo facultativo e obrigatório

Um texto de leitura obrigatória sobre esta interação continua a ser Boucher (1985). Um texto recente sobre redes ou teias mutualísticas é o de Bascompte e Jordano (2014), já citado.

## 12.2 Um Modelo Gompertzeano para o Mutualismo Facultativo

### 12.2.1 Pressupostos

As assunções básicas do modelo para o mutualismo facultativo são as seguintes:

- As espécies isoladas têm crescimento gompertzeano
- O crescimento de cada mutualista é acelerado pela presença do outro
- No caso de dois mutualistas, a espécie  $i$  sozinha atinge o equilíbrio  $y_{if}$ . Na presença da espécie  $j$ , o seu tamanho final passa a ser  $y_{if} + e$ , sendo  $e$  o benefício que recebe da interação mutualista

### 12.2.2 O Modelo

A formulação do modelo para a interação de dois mutualistas é a seguinte:

$$y'_1 = c_1 y_1 (\ln y_{1f} (2 - \exp(-a_{12} y_2)) - \ln y_1) \quad (12.1)$$

$$y'_2 = c_2 y_2 (\ln y_{2f} (2 - \exp(-a_{21} y_1)) - \ln y_2) \quad (12.2)$$

Na equação do mutualista  $i$ , quando o mutualista  $j$  está ausente ( $y_j=0$ ), a expressão  $\exp(-a_{ij} y_j)$  torna-se igual a 1 e ficamos com  $c_i y_i (\ln y_{if} - \ln y_i)$  que é a forma da EDO da EGZ. A presença do algarismo 2 não têm significado biológico direto, e trata-se de um artifício de

formulação para obter este comportamento do modelo. Este número é igual ao número de espécies envolvidas no segundo membro da equação. Genericamente, para um sistema em que a espécie 1 mantém relações de mutualismo com  $n$  espécies, escrever-se-á:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln y_{1f} (n + 1 - \sum_{j=2}^n \exp(-a_{1j} y_j)) - \ln y_1) \quad (12.3)$$

Já sabemos do capítulo 7 que as soluções deste modelo são nós estáveis. No entanto a sua análise e simulação aborda-se na subsecção 23.3.3 de B14. A estratégia da análise dos modelos deste capítulo é mostrar que os sistemas são cooperativos.

## 12.3 Um Modelo Gompertzeano para o Mutualismo Obrigatório

### 12.3.1 Pressupostos

Os pressupostos básicos deste modelo são os seguintes:

- As populações têm dinâmica de Gompertz
- A presença da espécie  $y_2$  é indispensável para o crescimento  $y_1$ , e vice-versa
- O tamanho de equilíbrio da espécie  $y_i$  na ausência da espécie  $y_j$  é assim zero, e na sua presença  $y_{if}$

### 12.4.2 O Modelo

De acordo com as suposições acabadas de expor, o modelo para o mutualismo obrigatório escreve-se:

$$y_1' = c_1 (a_{12} y_2 - z) y_1 (\ln y_{1f} - \ln y_1) \quad (12.4)$$

$$y_2' = c_2 (a_{21} y_1 - z) y_2 (\ln y_{2f} - \ln y_2) \quad (12.5)$$

Nestas equações,  $z$  é uma constante que controla a rapidez com que uma espécie se extingue na ausência da outra.

A espécie  $i$ , na ausência da espécie  $j$ , para tamanhos inferiores a  $y_{if}$ , passa a ter:

$$y_1' = -cz (\ln y_{if} - \ln y_i) < 0 \quad (12.6)$$

e decresce monotonamente.

Para valores iguais a  $y_{if}$ . A população mantém-se constante, o que é um comportamento formalmente irreal, mas como na natureza as populações raramente estão exatamente com a dimensão da capacidade de sustentação e por outro lado não se mantêm invariáveis dada a sua estocacidade, este aspeto não deve, de facto, afetar a aderência do modelo à realidade, de modo a torná-lo totalmente inaceitável. Uma situação destas só pode ocorrer se o mutualista  $i$  tenha estado a viver na presença do mutualista  $j$  e por qualquer motivo ele se extinga.

Para um sistema em que a espécie 1 mantém relações de mutualismo obrigatório com  $n$  espécies, escrever-se-á:



$$y_1' = c_1(\sum_{j=2}^n a_{1j}y_j - z)y_1(\ln y_{1f} - \ln y_1) \quad (12.7)$$

Já sabemos do capítulo 7 que as soluções deste modelo são nós estáveis. No entanto a sua análise e simulação aborda-se na subsecção 23.4.3 de B14.

## 12.4 Um Modelo Gompertzeano para o Mutualismo Facultativo e Obrigatório

### 12.4.1 Pressupostos

Os pressupostos deste modelo associam os dos dois modelos anteriores. Temos pois:

- As populações têm dinâmica de Gompertz
- O crescimento do mutualista  $y_1$  é acelerado pela presença do mutualista  $y_2$
- A espécie 1 sozinha atinge o equilíbrio  $y_{1f}$ . Na presença da espécie 2, o seu tamanho final passa a ser  $y_{1f}+e$ , sendo  $e$  o benefício que recebe da interação mutualista
- A presença da espécie  $y_1$  é indispensável para o crescimento  $y_2$
- O tamanho de equilíbrio da espécie  $y_2$  na ausência da espécie  $y_1$  é assim zero, e na sua presença  $y_{2f}$

### 12.4.2 O Modelo

O modelo associa as equações (12.7) e (12.11), escrevendo-se:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln y_{1f} (2 - \exp(-a_{12} y_2)) - \ln y_1) \quad (12.8)$$

$$y_2' = c_2 (a_{21} y_1 - z) y_2 (\ln y_{2f} - \ln y_2) \quad (12.9)$$

A análise e simulação deste modelo é apresentada na subsecção 23.5.3 de B14.

## 12.5 Bibliografia Citada e Relacionada

Barreto, L. S., 2005. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. “e-book”. Edição do autor, Costa de Caparica. No CD.

Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. III. Comunidade e Ecosystema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>

Bascompte, J. e P. Jordano, 2014. *Mutualistic Networks*. Princeton University Press, Princeton.

Bezerra, E.L.S., I.C.S. Machado e M.A.R. Mello, 2009. Pollination networks of oil-flowers: atiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*, 78:1096–1101.

Boucher, D. H., 1985. *The Biology of Mutualism. Ecology and Evolution*. Oxford University Press, New York.

Brauer, F. e C. Castillo-Chávez, 2001. *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology*. Springer, New York.

Butts, Carter T., 2013. *sna: Tools for Social Network Analysis*. R package version 2.3-1.

<http://CRAN.R-project.org/package=sna>

Craig A. J. F. K. , B. T. Bonnevie e P. E. Hulley, 2011. Honeyguide puzzles. *Afring News* 40:16-18 .



[http://safring.adu.org.za/afring\\_news\\_current.php](http://safring.adu.org.za/afring_news_current.php)

Dean, A. M., 1982. A Simple Model of Mutualism. *The American Naturalist*, 121:409-317.

Friedmann, H., 1955. The Honeyguides. *United States National Museum Bulletin*, 208: 1-292.

Holland, J. N. e D. L. DeAngelis, 2010. Consumer-Resource Approach to the Density-dependent Population Dynamics of Mutualism. *Ecology*, 91:1286-1295 .

May, R.M., 1981. Models for two interacting populations. Em R.M. May, compilador, *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. 2nd edition. Blackwell Scientific, Oxford. Páginas 78–104.

## 13 Pantofagia

### 13.1 Introdução

A omnivoridade, no sentido restrito, e a pantofagia em geral, eram tidas como uma interação de ocorrência rara, provavelmente porque, segundo alguns autores (e.g., Morin, 1999:172) os modelos usados para a representar revelavam instabilidade. Vários estudos, empreendidos a partir dos anos oitenta do século passado, sustentam a ubiquidade desta interação (e.g., Eubank, 2005; Polis, 1991; Polis e Strong, 1996; Sprules e Bowerman, 1988). Por outro lado, o estabelecimento de modelos de dinâmica estável (e.g. Begon, Townsend, Harper, 2006:598), a par de outra evidência, conduziram à aceitação da pantofagia como um fator de estabilidade, por favorecer a existência de interações tróficas pouco intensas, ao promover mais de uma via para as transferências intertróficas (e.g., Post, Connors, Goldberg, 2000).

Neste capítulo abordarei três situações de pantofagia graficamente representadas na figura 13.1. O esteio dos modelos a apresentar são o modelo para a predação SBPRED (secção 8.2 18) e as equações (22.14) a (22.17) de B14, para a seleção das presas.

Este capítulo beneficia de Barreto (2011).

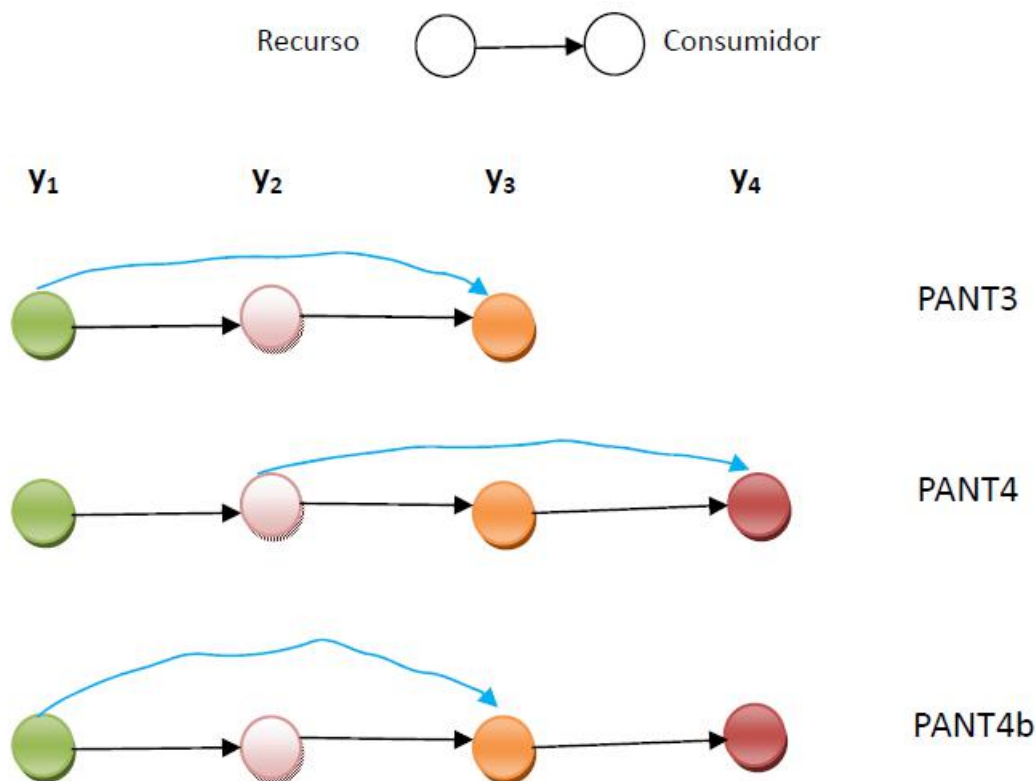


Figura 13.1. Representação diagramática das situações de pantofagia a analisar e respetivos acrónimos, enfatizando o fluxo de material ou energia na relação trófica

A pantofagia em cadeias de quatro níveis tróficos foi estudada tanto em comunidades aquáticas como terrestres (Begon, Townsend, Harper, 2006:581-582).

## 13.2 Pantofagia com Três Níveis Tróficos – PANT3

### 13.2.1 Pressupostos

Começemos por abordar a situação de pantofagia PANT3, referente à omnivoridade propriamente dita.

Os seus pressupostos são os seguintes:

- Existe uma **espécie basal** ( $y_1$ ; planta) que atua só como recurso consumido pelas outras duas populações
- Existe uma **espécie média** ( $y_2$ ; herbívoro) que tem o duplo papel de consumidor da espécie basal e de presa da **espécie de topo** ( $y_3$ ; predador)
- A espécie de topo é omnívora e consome tanto a planta como a espécie média
- As interações obedecem ao modelo SBPRED

Estas assunções conduzem a interações diretas, entre as três populações, que se ilustram no PowerPlay conforme a figura 13.2.

$$\begin{array}{c} \text{1} \\ \text{2} \\ \text{3} \end{array} \begin{array}{ccc} \text{1} & \text{2} & \text{3} \\ \left[ \begin{array}{ccc} -1 & -1 & -1 \\ 1 & -1 & -1 \\ 1 & 1 & -1 \end{array} \right] \end{array}$$

Representa uma situação de pantofagia com três níveis tróficos, em que o predador de topo consome recursos dos dois níveis que tróficos que lhe são inferiores. Se a espécie basal ( $y_1$ ) for uma planta, a espécie média será um herbívoro, ocorrendo omnivoridade no sentido restrito.

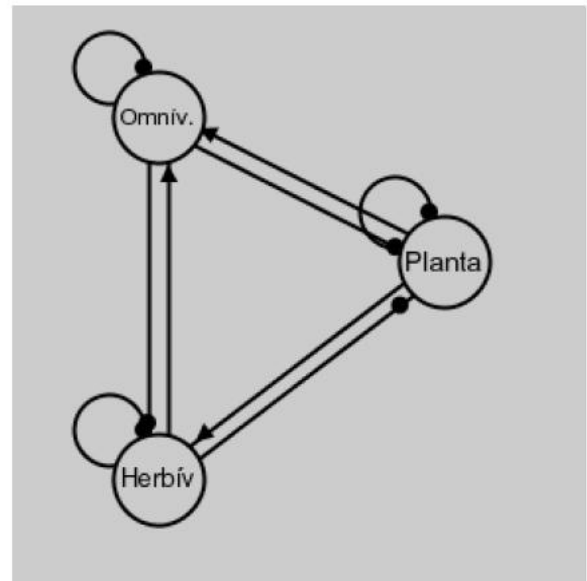


Figura 13.2. Interações diretas de uma situação de omnivoridade

### 13.2.2 O Modelo

Apresentemos as equações do modelo:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln K - \ln y_1) - \frac{a_1 y_1 y_2}{1 + a_1 h_1 y_1} - \frac{a_2 y_1 y_3}{1 + a_2 h_2 y_1 + a_3 h_3 y_2} \quad (13.1)$$

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln(b_1 y_1) - \ln y_2) - \frac{a_3 y_2 y_3}{1 + a_2 h_2 y_1 + a_3 h_3 y_2} \quad (13.2)$$

$$y_3' = c_3 y_3 (\ln(b_2 y_1 + b_3 y_2) - \ln y_3) \quad (13.3)$$

Se as espécies basal e média têm tamanhos comparáveis, as áreas de descoberta para o omnívoro relativas às duas populações serão idênticas ( $a_2=a_3$ ), se os tamanhos forem muito diferentes pode ocorrer  $a_2 \neq a_3$ .

Para comodidade de nomeação, passo a designar o modelo das equações (13.1) a (13.3) simplesmente por PANT3.

### 13.2.3 Análise do Modelo

Não é possível encontrar solução explícita para o modelo PANT3, pelo que só é possível empreender a análise numérica, caso a caso, o que se realiza na secção 25.2.3 de B14.

Nós aqui concentrar-nos-emos na análise duas situações de herbivorismo existentes, a do herbívoro e a do omnívoro. Serve-nos para ilustrar o procedimento para o cálculo da matriz **E** dos efeitos totais, e para apreciar a correção dos resultados que o método produz.

Vou concentrar-me em ilustrar a asserção que na situação de um herbívoro muito voraz, o efeito total do omnívoro sobre a planta pode tornar-se positivo, por diminuir a população do herbívoro. Recorramos a um caso numérico, no R. Começemos por ilustrar a dinâmica do modelo e estimar os consumos da planta por parte dos dois consumidores. Eis a listagem e os resultados:

```
rm(list=ls(all=TRUE))
> ##OMNIVORY3
> rm(list=ls(all=TRUE))
>
> ##### Parâmetros
> c1=0.05; k1=80; a1=1; h1=1; a2=.8; h2=1; c2=0.1
> b1=.4; a3=0.6; h3=0.7; c3=0.15; b2=.3; b3=.2
> ##### para obter comensalismo presa-omniv subir a1 de 1 para 8
>
> ##### Modelo e solução
> pant3<-function(times,y,parms) {
+   n<-y
+
+
+
+   dn1.dt<- c1*n[1]*(log(k1)-log(n[1]))-a1*n[1]*n[2]/(1+a1*h1*n[1])-a2*n[1]*n[3]/(1+a2*h2*n[1]+a3*h3*n[2])
+   dn2.dt<- c2*n[2]*(log(b1*n[1])-log(n[2]))-a3*n[2]*n[3]/(1+a2*h2*n[1]+a3*h3*n[2])
+   dn3.dt<- c3*n[3]*(log(b2*n[1]+b3*n[2])-log(n[3]))
+   return(list(c(dn1.dt,dn2.dt,dn3.dt)))
+ }
>
>
>
> initialn<-c(2, 0.5, 0.8)
> t.s<- seq(1,300, by=0.1)
>
> library(deSolve)
> out<- ode(y=initialn, times=t.s, pant3, parms=parms)
>
>
> matplot(out[,1], out[, -1], type="l", col=3:1, xlab="Tempo", ylab="Biomassa",ylim=c(0,3))
> title("Pantofagia - PANT3")
> r<-c('Planta','Herbívoro','Omnívoro')
> legend('topright',paste(rev(r)),lty=3:1,col=1:3, bty='n')
>
```

```

> #####
>
> library(rootSolve)
> y<-initialn
> ST2 <- runsteady(y=y,func=pant3,parms=parms,times=c(0,5000))
> ye<-ST2$y
> ye
[1] 1.0750756 0.1435188 0.3512265  → Populações no equilíbrio
>
>
> #####
>
> h<-out[,-1]
>
> g<-seq(1,2991,10)
> dat0<-matrix(c(h[g,]),300,3)
>
> library(MASS)
>
> N1<-dat0[,1]
> N2<-dat0[,2]
> N3<-dat0[,3]
> #####
>
> ## Consumos da vegetação
>
> rf1=a1*N1*N2/(1+a1*h1*N1)
> rf2=a2*N1*N2/(1+a2*h2*N1+a3*h3*N2)
> rf=matrix(c(rf1,rf2),nrow=300, ncol=2)
>
> windows()
> matplot(rf, type="l", col=1:2, xlab="Tempo", ylab="Biomassa",ylim=c(0,0.5))
>
> title("Consumos da planta")
> r<-c('Pelo herbívoro','Pelo omnívoro')
> legend('topright',paste(r),lty=1,col=1:2, bty='n')
>
> rf[300,]
[1] 0.07435567 0.06427769 → Consumos da planta no equilíbrio

```

Obtemos também os gráficos das figuras 13.3 e 13.4.

Os consumos da vegetação, no equilíbrio, pelo herbívoro e omnívoro, são, respetivamente, 0,074 e 0,064 unidades de biomassa. A razão entre estes dois consumos é 1,156.

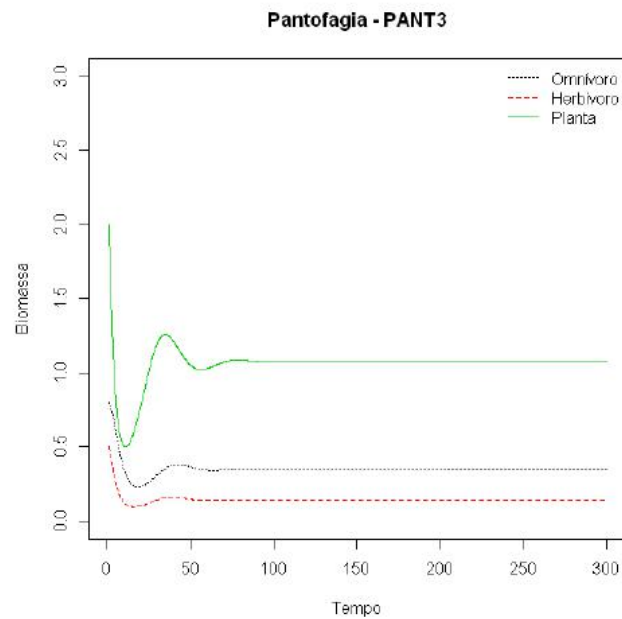


Figura 13.3. Dinâmica simulada das populações no modelo PANT3

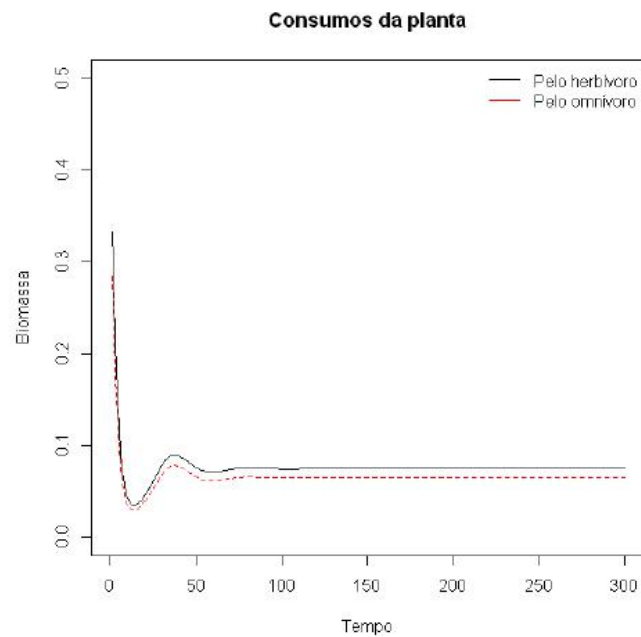


Figura 13.4. Dinâmica dos consumos da planta pelo herbívoro e omívoro, no modelo PANT3

Vamos estabelecer o modelo MAR(1) e dele extrair a matriz dos coeficientes das variáveis, denominada **matriz da comunidade A**. Da matriz **A** obtemos a **matriz dos efeitos totais E**, que é igual à inversa da matriz **A** com os seus elementos multiplicados por -1, isto é,  **$E = -A^{-1}$** . Este procedimento é de aplicação geral, tanto a dados de sistemas reais como simulados.

A dedução da matriz **E** pode ser encontrada na secção 2.2 de Barreto (2019).

Eis a listagem e os resultados:

```
##### Modelo linear
```

```
>
> m<-c(dim(dat0))
> N1a<-N1[-1]
> N1b<-N1[-m[1]]
> N2a<-N2[-1]
> N2b<-N2[-m[1]]
> N3a<-N3[-1]
> N3b<-N3[-m[1]]
>
> fit1<-lm(N1a ~ N1b+N2b+N3b)
> fit2<-lm(N2a ~ N1b+N2b+N3b)
> fit3<-lm(N3a ~ N1b+N2b+N3b)
> summary(fit1)
```

Call:

```
lm(formula = N1a ~ N1b + N2b + N3b)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.0187033	-0.0005764	-0.0005748	-0.0005692	0.0176170

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	0.147109	0.002704	54.398	< 2e-16 ***
N1b	1.031816	0.002032	507.672	< 2e-16 ***
N2b	-0.984843	0.024103	-40.859	< 2e-16 ***
N3b	-0.112166	0.013577	-8.261	4.93e-15 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.003742 on 295 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.999, Adjusted R-squared: 0.999

F-statistic: 1.025e+05 on 3 and 295 DF, p-value: < 2.2e-16

```
> summary(fit2)
```

Call:

```
lm(formula = N2a ~ N1b + N2b + N3b)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.0030700	0.0000033	0.0000037	0.0000049	0.0040778

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	0.0113767	0.0003498	32.53	<2e-16 ***
N1b	0.0283827	0.0002629	107.98	<2e-16 ***
N2b	0.7648236	0.0031173	245.35	<2e-16 ***
N3b	-0.0231806	0.0017560	-13.20	<2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0004839 on 295 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9997, Adjusted R-squared: 0.9997

F-statistic: 3.044e+05 on 3 and 295 DF, p-value: < 2.2e-16

```
> summary(fit3)
```

Call:

```
lm(formula = N3a ~ N1b + N2b + N3b)
```

Residuals:

```
      Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.0041753  0.0001649  0.0001662  0.0001670  0.0023129
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  0.0020775  0.0006634   3.131  0.00191 **
N1b          0.0563517  0.0004986 113.016 < 2e-16 ***
N2b         -0.0001651  0.0059132  -0.028  0.97775
N3b          0.8211913  0.0033309 246.535 < 2e-16 ***
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0009179 on 295 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9997, Adjusted R-squared: 0.9997

F-statistic: 2.95e+05 on 3 and 295 DF, p-value: < 2.2e-16

Os ajustamentos são claramente aceitáveis, por isso continuamos a análise.

```
>
> G=data.frame(c(coef(fit1), coef(fit2), coef(fit3)))
>
> ##### Matriz de efeitos
>
> A=matrix(c( G[2,1] , G[3,1], G[4,1], G[6,1], G[7,1], G[8,1], G[10,1], G[11,1], G[12,1]), nrow=3, byrow=T)
> A
      [,1]      [,2]      [,3]
[1,] 1.03181611 -0.9848425491 -0.11216580
[2,] 0.02838268  0.7648236499 -0.02318058
[3,] 0.05635174 -0.0001650524  0.82119130
> E=-ginv(A)
> E
      [,1]      [,2]      [,3]
[1,] -0.92754899 -1.19441415 -0.16040902
[2,]  0.03635079 -1.26068963 -0.03062162
[3,]  0.06365752  0.08170963 -1.20674163
>
> eigen(A)$values
[1] 0.8708778+0.1203088i 0.8708778-0.1203088i 0.8760755+0.0000000i
> eigen(E)$values
[1] -1.141454+0.000000i -1.126763+0.155658i -1.126763-0.155658i
>
```

O valor próprio dominante da matriz **A** próximo de 1 (0,876) reflete a estacionaridade atingida pelo sistema e os valores negativos da parte real dos auto valores da matriz **E** indicam-nos que o equilíbrio é estável.

Na figura 13.5, inserem-se os valores gerados pelo modelo linear e os inicialmente obtidos com o modelo PANT3, a cor vermelha.



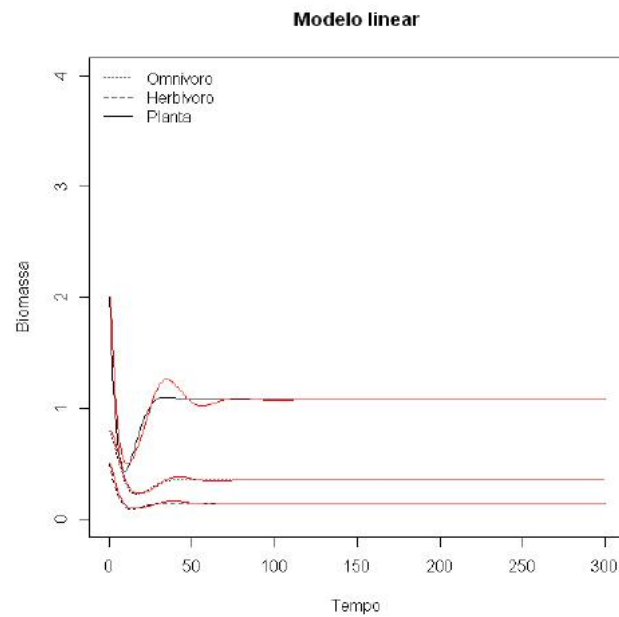


Figura 13.5. Dinâmica ds populações simulada com o modelo linear e com o sistema de EDO do modelo PANT3, a vermelho

Vamos inserir outra simulação, agora com um herbívoro muito mais voraz. Isto é conseguido se em vez de usarmos  $a_1=1$ , fizermos  $a_1=8$ .

A dinâmica das populações ilustra-se na figura 13.7 e dos consumos da planta na figura 13.6.

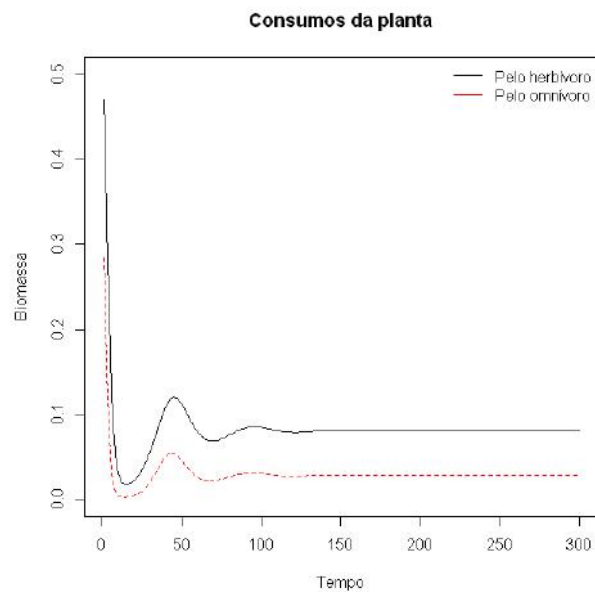


Figura 13.6. Dinâmica dos consumos da planta pelo herbívoro e omnívoro, no modelo PANT3, quando  $a_1=8$

No equilíbrio:

- Os tamanhos das populações são 0,5121 (planta), 0,0999 (herbívoro) e 0,1736 (omnívoro) unidades de biomassa. Na simulação anterior vimos que eram 1,0751, 0,1435 e 0,3512. A voracidade do herbívoro comprimiu os tamanhos estacionários das três populações. Esta consequência depende dos valores dos outros parâmetros do sistema
- Os valores estacionários do consumo da planta são 0,0803 (pelo herbívoro) 0,0282 (pelo omnívoro). A razão destes consumos é igual a 2,8475. Verifica-se que o consumo do herbívoro aumentou cerca de 8%, o do omnívoro diminuiu cerca de 56%. A razão calculada aumentou cerca de 46%

Do R, copiamos e colamos o resto da análise:

```
> ##### Modelo linear
```

```
>
> m<-c(dim(dat0))
> N1a<-N1[-1]
> N1b<-N1[-m[1]]
> N2a<-N2[-1]
> N2b<-N2[-m[1]]
> N3a<-N3[-1]
> N3b<-N3[-m[1]]
>
> fit1<-lm(N1a ~ N1b+N2b+N3b)
> fit2<-lm(N2a ~ N1b+N2b+N3b)
> fit3<-lm(N3a ~ N1b+N2b+N3b)
> summary(fit1)
```

Call:

```
lm(formula = N1a ~ N1b + N2b + N3b)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.024246	0.001699	0.002793	0.002802	0.010458

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	0.090965	0.001304	69.78	<2e-16 ***
N1b	1.169723	0.005263	222.26	<2e-16 ***
N2b	-2.649369	0.065823	-40.25	<2e-16 ***
N3b	0.484461	0.027421	17.67	<2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.006589 on 295 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9978, Adjusted R-squared: 0.9978

F-statistic: 4.537e+04 on 3 and 295 DF, p-value: < 2.2e-16

```
> summary(fit2)
```

Call:

```
lm(formula = N2a ~ N1b + N2b + N3b)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.0060863	0.0005158	0.0006022	0.0006062	0.0017694

Coefficients:

```

      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.0109681 0.0003296 33.277 < 2e-16 ***
N1b         0.0391508 0.0013306 29.424 < 2e-16 ***
N2b         0.7286820 0.0166420 43.786 < 2e-16 ***
N3b        -0.0259349 0.0069328 -3.741 0.00022 ***

```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.001666 on 295 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9974, Adjusted R-squared: 0.9974

F-statistic: 3.75e+04 on 3 and 295 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit3)

Call:

lm(formula = N3a ~ N1b + N2b + N3b)

Residuals:

```

      Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.0086424 0.0003678 0.0004858 0.0005037 0.0048664

```

Coefficients:

```

      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept) 0.0028355 0.0004298 6.598 1.93e-10 ***
N1b         0.0506236 0.0017349 29.180 < 2e-16 ***
N2b         0.2389646 0.0216985 11.013 < 2e-16 ***
N3b         0.6939946 0.0090393 76.775 < 2e-16 ***

```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.002172 on 295 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.999, Adjusted R-squared: 0.999

F-statistic: 1.004e+05 on 3 and 295 DF, p-value: < 2.2e-16

>

> G=data.frame(c(coef(fit1), coef(fit2), coef(fit3)))

>

> ##### Matriz de efeitos

>

> A=matrix(c( G[2,1] , G[3,1], G[4,1], G[6,1], G[7,1], G[8,1], G[10,1], G[11,1], G[12,1]), nrow=3, byrow=T)

> A

```

      [,1]      [,2]      [,3]
[1,] 1.16972321 -2.6493694 0.48446100
[2,] 0.03915076 0.7286820 -0.02593494
[3,] 0.05062359 0.2389646 0.69399462

```

> E=-ginv(A)

> E

```

      [,1]      [,2]      [,3]
[1,] -0.77454315 -2.9571862 0.43017840
[2,] 0.04309751 -1.1911807 -0.07460039
[3,] 0.04165936 0.6258743 -1.44662551

```

>

> eigen(A)\$values

```

[1] 0.9666615+0.0000000i 0.8128692+0.1514645i 0.8128692-0.1514645i

```

Efeito total positivo do omnívoro sobre a planta

```
> eigen(E)$values
[1] -1.188931+0.221537i -1.188931-0.221537i -1.034488+0.000000i
>
```

Como se tinha deduzido, agora o omnívoro tem um **efeito total positivo** sobre a planta por exterminar um herbívoro muito voraz. O modelo das EDO e o procedimento analítico subsequente exibido têm sensibilidade e coerência suficiente para detetar esta alteração qualitativa e quantitativa da interação entre as populações.

O valor próprio dominante da matriz da comunidade **A** é próximo da unidade (0,967) e a parte real dos valores próprios da matriz **E** são negativos, espelhando a existência de um nó estável.

Na figura 13.7, comparam-se as simulações com o modelo linear e o sistema de EDO.

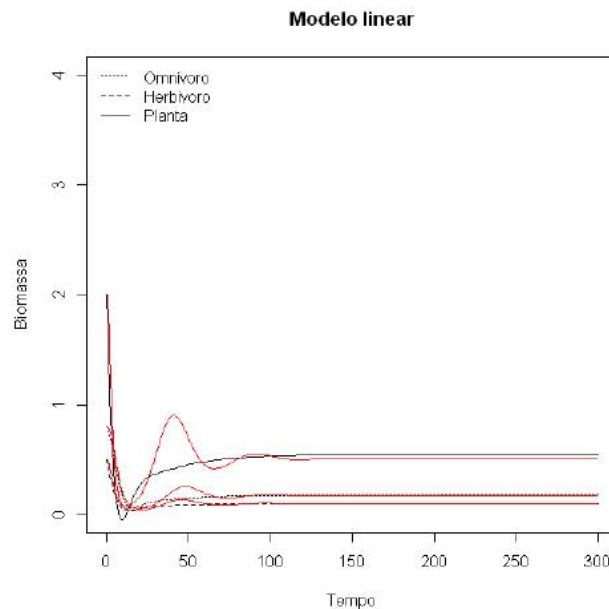


Figura 13.7. Dinâmica ds populações simulada com o modelo linear e com o sistema de EDO do modelo PANT3, a vermelho. Tem-se  $a_1=8$

### 13.3 Omnivoridade com Seleção de Dieta

A diversificação do tipo de alimento trás várias vantagens para o omnívoro, e para os pantófagos em geral, como descreve Eubanks (2005). Este autor menciona várias experiências em que a oferta de material vegetal faz diminuir o consumo da presa. Verifica-se também que este comportamento é afetado por vários fatores inerentes à interação entre as populações envolvidas (Eubanks, 2005:9). Em resumo, existe evidência empírica que nos permite concluir que os omnívoros não consomem indiscriminadamente os recursos da sua dieta, pelo que se justifica apresentar um modelo para a omnivoridade que inclua a procura de uma dieta equilibrada, como se fez na secção 22.6 de B14.

#### 13.3.1 Pressupostos

Os pressupostos do modelo são os enunciados na subsecção 13.2.1, a que se acrescenta o facto do omnívoro procurar estabelecer um dieta equilibrada, nos termos descritos na secção 22.6 de

B14.

### 13.3.2 O Modelo

Apresentemos as equações do modelo de omnivoridade com seleção de dieta:

$$y'_1 = c_1 y_1 (\ln K - \ln y_1) - \frac{a_1 y_1 y_2}{1 + a_1 h_1 y_1} - rfm y_3 \quad (13.4)$$

$$y'_2 = c_2 y_2 (\ln(b_1 y_1) - \ln y_2) - rfn y_3 \quad (13.5)$$

$$y'_3 = c_3 y_3 (\ln(b_2 y_1 + b_3 y_2) - \ln y_3) \quad (13.6)$$

sendo *rfm* e *rfn* dado pelas equações (22.14) a (22.17) de B14. Recomendamos que a leitora consulte a secção 22.6 de B14.

Novamente, não é possível encontrar solução explícita para o presente modelo. Na secção 25.3.3 de B14 mencionam-se simulações com várias combinações de parâmetros do modelo que exibiram nós estáveis. Nesta mesma secção de B14 mostra-se que não só os parâmetros do modelo (na realidade os atributos ou características das espécies envolvidas) mas também os **tamanhos iniciais das populações** podem afetar a teia de efeitos totais que as ligam.

Na secção 25.4 de B14 analisamos o efeito da variação da seleção da dieta, e na secção 25.5 a questão relativa ao controlo da cadeia de omnivoridade.

## 13.4 Pantofagia com Quatro Níveis Tróficos – PANT4

Este modelo é abordado na secção 25.6 de B14.

Nesta e na secção seguinte, vou incentivar uma atitude mais participativa e empreendedora do/a leitor/a, na análise simulatória dos modelos. Insiro um simulador em R, uma base de referência para os valores dos parâmetros, uma simulação recorrendo a eles e propor que altere o simulador e o utilize numa linha de exploração semelhante à feita com o modelo PANT3. Eis algumas questões que poderá tentar esclarecer: o paradoxo do enriquecimento continua a ocorrer? Como é possível obter soluções periódicas (ciclos)? Quais são os níveis tróficos que depois podem estabilizar a dinâmica?

Seja imaginativa/o, curiosa/o, recreie-se criativamente e aprofunde o seu conhecimento sobre a pantofagia com quatro níveis tróficos.

### 13.4.1 Pressupostos

Os pressupostos da situação de pantofagia PANT4 (figura 13.1) são os seguintes:

- Existe uma **espécie basal** ( $y_1$ ) que atua só como recurso consumido pela espécie do nível trófico seguinte ( $y_2$ )
- Existe uma espécie '**predador 1**' ( $y_2$ ) que tem o duplo papel de consumidor da espécie basal e de presa da espécie '**predador 2**' ( $y_3$ ) e do **pantófago** ( $y_4$ )
- Existe uma espécie '**predador 2**' ( $y_3$ ) que tem o duplo papel de consumidor da espécie **predador 1** e de presa da espécie **pantófago** ( $y_4$ )
- A espécie de topo ( $y_4$ ) é o **pantófago** e consome tanto o **predador 1** como o **predador 2**
- As interações obedecem ao modelo SBPRED

Estas suposições conduzem a interações diretas, entre as quatro populações, que se

ilustram no PowerPlay conforme a figura 13.8.

### 13.6.2 O Modelo

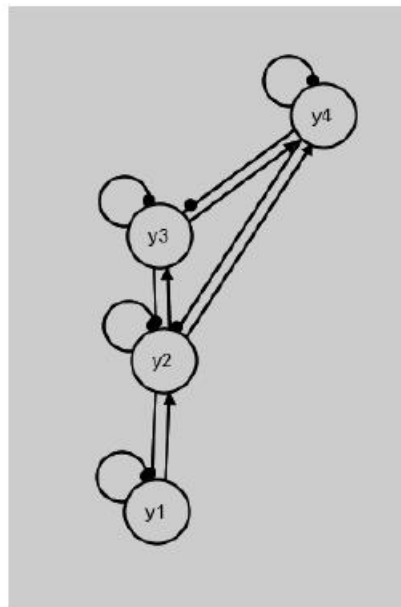
Apresentemos as equações do modelo:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln K - \ln y_1) - \frac{a_1 y_1 y_2}{1 + a_1 h_1 y_1} \quad (13.7)$$

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln(b_1 y_1) - \ln y_2) - \frac{a_2 y_2 y_3}{1 + a_2 h_2 y_2} - \frac{a_3 y_2 y_4}{1 + a_3 h_3 y_2 + a_4 h_4 y_3} \quad (13.8)$$

$$y_3' = c_3 y_3 (\ln(b_2 y_2) - \ln y_3) - \frac{a_4 y_3 y_4}{1 + a_3 h_3 y_2 + a_4 h_4 y_3} \quad (13.9)$$

$$y_4' = c_4 y_4 (\ln(b_3 y_2 + b_4 y_3) - \ln y_4) \quad (13.10)$$



$$\begin{matrix} & \begin{matrix} 1 & 2 & 3 & 4 \end{matrix} \\ \begin{matrix} 1 \\ 2 \\ 3 \\ 4 \end{matrix} & \begin{pmatrix} -1 & -1 & 0 & 0 \\ 1 & -1 & -1 & -1 \\ 0 & 1 & -1 & -1 \\ 0 & 1 & 1 & -1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Representa uma situação de pantofagia com quatro níveis tróficos, em que o predador de topo consome recursos dos dois níveis tróficos que lhe são imediatamente inferiores, sendo por isso exclusivamente carnívoro.

Figura 13.8. Interações diretas da situação de pantofagia PANT4

Na secção 25.6 de B14 apresenta-se uma formulação do modelo que inclui a seleção de dieta.

Na subsecção 25.6.3 de B14 apresenta-se a análise numérica do modelo.

### 13.7 Pantofagia com Quatro Níveis Tróficos – PANT4b

#### 13.7.1 Pressupostos

Os pressupostos da situação de pantofagia PANT4b (figura 13.1) são os seguintes:

- Existe uma **espécie basal** ( $y_1$ ) que tem o duplo papel de presa da espécie '**predador 1**' ( $y_2$ ) e do '**pantófago**' ( $y_3$ )
- Existe uma espécie '**predador 1**' ( $y_2$ ) que tem o duplo papel de consumidor da espécie basal e de presa do '**pantófago**' ( $y_3$ )
- Existe uma espécie '**pantófago**' ( $y_3$ ) que tem o duplo papel de consumidor das espécies **basal** e '**predador 1**' e de presa da espécie '**predador 2**' ( $y_4$ )
- A espécie de topo ( $y_4$ ) é o '**predador 2**' que consome o '**pantófago**' ( $y_3$ )
- As interações obedecem ao modelo SBPRED

Estas assunções conduzem a interações diretas, entre as quatro populações, que se ilustram no PowerPlay conforme a figura 13. 13.

#### 13.7.2 O Modelo

Apresentemos as equações do modelo:

$$y_1' = c_1 y_1 (\ln K - \ln y_1) - \frac{a_1 y_1 y_2}{1 + a_1 h_1 y_1} - \frac{a_2 y_1 y_3}{1 + a_2 h_2 y_1 + a_3 h_3 y_2} \quad (13.20)$$

$$y_2' = c_2 y_2 (\ln(b_1 y_1) - \ln y_2) - \frac{a_3 y_2 y_3}{1 + a_2 h_2 y_1 + a_3 h_3 y_2} \quad (13.21)$$

$$y_3' = c_3 y_3 (\ln(b_2 y_1 + b_3 y_2) - \ln y_3) - \frac{a_4 y_3 y_4}{1 + a_4 h_4 y_3} \quad (13.22)$$

$$y_4' = c_4 y_4 (\ln(b_4 y_3) - \ln y_4) \quad (13.23)$$

Na subsecção 25.7.2 de B14 apresenta-se uma variante do modelo com seleção de dieta.

	1	2	3	4
1	-1	-1	-1	0
2	1	-1	-1	0
3	1	1	-1	-1
4	0	0	1	-1

Representa uma situação de pantofagia com quatro níveis tróficos, em que o predador de topo, carnívoro, consome recursos do nível trófico que lhe é imediatamente inferior. O pantófago é a espécie média 2 ( $y_3$ ). Se a espécie basal ( $y_1$ ) for uma planta, a espécie média 1 ( $y_2$ ) será um herbívoro, e a espécie média 2 ( $y_3$ ) será um omnívoro no sentido restrito do termo.

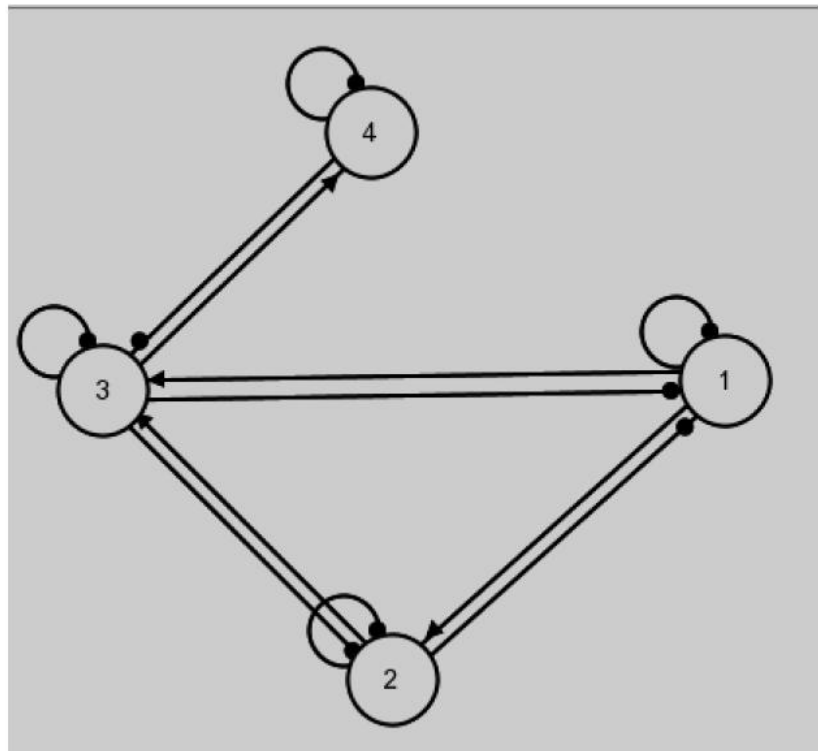


Figura 13.13. Interações diretas da situação de pantofagia PANT4b

Na subsecção 25.7.3 de B14, apresenta-se a análise numérica deste modelo.

Na secção 25.8 de B14, apresentamos a modelação da omnivoridade quando ocorre a variação intra-anual da qualidade da vegetação.

Na secção 25.9 de B14, aborda-se a modelação estocástica da omnivoridade.

No capítulo 26 de B14, aborda-se o sincronismo espaço-temporal da predação e omnivoridade.

### 13.10 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barbosa, P., and I. Castellyears, Eds., 2005. *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Barreto, L. S., 2011. Modelling and Simulating Omnivory. *Silva lusitana*, 19(1):67-83.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explanação. III. Comunidade e Ecosistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2019. *The Analysis of complex Adaptive Systems. Method SBCANAL*. Second edition. E-book, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/15100>
- Bascompte J, C. J. Melian and E. Sala, 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc Natl Acad Sci USA* 102 (15):5443–7.
- Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper, 2006. *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. Fourth Edition. Blackwell Publishing, Oxford.
- Diggle, P. J. 1990. *Time Series – A Biostatistical Introduction*. Oxford University Press, New York.



- Eubanks, M. D., 2005. Predacious Herbivores and Herbivores Predators. The Biology of Omnivores and the Ecology of Omnivore-Prey Interactions. In P. Barbosa, and I. Castellyears, Eds. *Ecology of Predator-Prey Interactions*. Oxford University Press, Oxford, pages 3-16.
- Fagan WF. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *Am Nat* 150:554–67.
- Fox, G. A., M. Scheiner e M. R. Willig, 2011. Ecological Gradient Theory.. Em S. M. Scheiner e M. R. Willig, Compiladores, *The Theory of Ecology*. The University of Chicago Press, Chicago, páginas 283-307.
- Fryxell, J. M., and P. Lundberg, 1998. *Individual Behaviour and Community Dynamics*. Chapman & Hall, London.
- Gillespie, D. T. ,1977. Exact Stochastic Simulation of Coupled Chemical Reactions. *Journal of Physical Chemistry*, 81, 2340–2360.
- Kot, M., 2001. *Elements of Mathematical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Legendre, P. e L. Legendre, 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science B. V., Amesterdam.
- McCann K, and A. Hastings, 1997. Re-evaluating the omnivory stability relationship in food webs. *Proc R Soc Lond B* 264:1249–54.
- Owen-Smith, N., 2007. *Introduction to Modeling in Wildlife and Resource Conservation*. Blackwell Publishing, Malden, U. S. A.
- Pascual, M. and J. A. Dunne, Eds., 2006. *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*, Oxford University Press, Oxford.
- Pastor, J., 2008. *Mathematical Ecology of Populations and Ecosystems*. Wiley-Blackwell, Chicester. U. K.
- Petchey, O.L., Beckerman, A.P., Riede, J.O. & Warren, P.H. (2008) Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 4191–4196.
- Pimm, S.L., 2002. *Food Webs*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Pineda-Krch, M., 2008. GillespieSSA: Implementing the Stochastic Simulation Algorithm in R. *Journal of Statistical Software*, 25(12):1-18. <http://www.jstatsoft.org/>
- Polis G. A., 1991 Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. *Am. Nat.*, 138:123–155.
- Polis G. A., Strong D. R., 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.*, 147:813–846.
- Post DM, M. Connors and D.S. Goldberg., 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology* 81:8–14.
- Roy, S. e J. C. Hattopadhyay, 2007. The stability of ecosystems: A brief overview of the paradox of enrichment. *J. Biosci.*, 32 421–428. <http://www.ias.ac.in/jbiosci>
- Sprules W. G., Bowerman J. E., 1988. Omnivory and food chain length in zooplankton food webs. *Ecology*, 69:418–426.
- Vandermeer, J., 2006. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of Theoretical Biology* 238: 497-504.

## PARTE III

### Comunidade e Ecossistema

Lawton (1999)<sup>1</sup> afirmou que a ecologia da comunidade é uma trapalhada ('mess'), dada a sua falta de unidade e ser constituída, predominantemente, por um rosário de descrições de observações e resultados simulados de baixo grau de generalidade, quase singulares. Este diagnóstico é confirmado pela baixa coerência lógica da organização dos livros dedicados ao assunto (Vellend, 2010:186)<sup>2</sup>.

Por outro lado, a comunidade isolada é uma abstração a que recorremos por conveniência metodológica e de análise do ecossistema. Qualquer modelo do ecossistema tem de conter um sub-modelo da comunidade, de menor ou maior pormenor. Dada esta situação, só apresentaremos um modelo do ecossistema onde o da comunidade está inserida. O modelo do ecossistema integra os conceitos e modelos apresentados nas partes I e II.

Um procedimento para alcançar a integração concetual e teórica dos sistemas ecológicos e os seus correspondentes modelos matemáticos, é estabelecer uma **hierarquia de modelos homóloga da hierarquia ontológica dos bio níveis**. As duas hierarquias sintetizam-se no esquema diagramático da figura 29.6 de B16.

Foi a partir desta hierarquia de modelos que nós chegámos à conceptualização das comunidades e ecossistemas como sistemas modeláveis por modelos MAR(1).

Se o leitor desejar obter informação mais detalhada sobre a comunidade, deve consultar os capítulos 28, 29 e 30 de B16, e a bibliografia neles mencionada.

No capítulo 30 de B16, inserimos uma ilustração simulatória da **asserção que afirma serem as comunidades modeláveis por modelos MAR (1). A comunidade modelada neste capítulo de B16 é a inserida no modelo do ecossistema que apresentamos a seguir, no capítulo 14.**

A terminologia adotada em todo este livro é a do *Glossário Inglês-Português de Estatística*, publicado conjuntamente pelas Associação Brasileira de Estatística e Sociedade Portuguesa de Estatística (Paulino, Pestana, Branco, Singer, Barroso e Bussab, 2011)<sup>3</sup>.

<sup>1</sup>Lawton, J. H., 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84(2):177–192.

<sup>2</sup>Vellend, M., 2010. Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 85(2):183-206

<sup>3</sup>Paulino, C. D., D. Pestana, J. Branco, J. Singer, L. Barroso e W. Bussab, 2011. *Glossário Inglês-Português de Estatística*. 2ª ed. Sociedade Portuguesa de Estatística e Associação Brasileira de Estatística.

## 14 Modelação, Simulação e Análise do Ecossistema

### 14.1 Introdução

Neste capítulo vamos apresentar um modelo para um ecossistema e interpretar os resultados da sua simulação.

Um texto recente e de qualidade sobre a ecologia do ecossistema é o de Weathers, Strayer e Likens (2013). Sobre a modelação de ecossistemas, assinalamos o livro compilado por Canham, Cole e Lauenroth (2003).

Se compilarmos numa síntese vários conceitos expressos ao longo do livro, diremos que os ecossistemas são entidades: abertas, ricas em subsistemas, com elevada conectividade, organizadas hierarquicamente e com desenvolvimento auto-organizado, autocontrolado e direccionado (sucessão ecológica). Estas características promovem a ocorrência de insuspeitadas propriedades emergentes que favorecem respostas complexas e dificilmente previsíveis, a perturbações a que os ecossistemas sejam sujeitos. Para aprofundamento do conceito de ecossistema ver Jørgensen *et al.* (2007).

### 14.2 A Estrutura do Ecossistema a Modelar e Simular

O hipotético ecossistema é assim caracterizado:

- A comunidade tem nove populações;
- Existe um nutriente que atua como fator limitante;
- O ciclo do nutriente é fechado. Nos ecossistemas terrestres isto pode ser aceite sem relutância. Por exemplo, ver Chapin III, Matson, and Mooney (2002:220-222). Assim, na perspectiva de modelação adotada, pode ser modelado como um sistema fechado. Por exemplo, continua aberto à entrada de energia solar captada na fotossíntese.
- As interações presentes na comunidade são:
  - Herbivoria;
  - Competição;
  - Mutualismo facultativo;
  - Mutualismo obrigatório;
  - Predação;
  - Omnivoria.

Uma representação gráfica do ecossistema exhibe-se na figura 14.1. Desta figura infere-se o seguinte:

- A variável  $y_1$  refere-se ao nutriente;
- A variável  $y_2$  refere-se à vegetação;
- As espécies  $y_3$  a  $y_7$  são herbívoros;
- A variável  $y_{10}$  é um predador de topo (também pode ser um parasita);
- A espécie  $y_8$  é um omnívoro e revela predação intra-trófica, porque consome  $y_9$ ;
- Há mutualismo obrigatório entre as espécies  $y_3$  e  $y_4$ ;
- Há mutualismo facultativo entre as espécies  $y_6$  e  $y_7$ ;
- Os tamanhos das populações são expressos em unidade arbitrária de biomassa B.

Há mais interações competitivas que as representadas na figura 14.1. Foram suprimidas

para evitar que a figura se mantivesse legível. A informação complementar sobre a competição existente é a seguinte:

- Tendo as espécies dinâmica de Gompertz estão submetidas a competição intra-específica;
- A competição interespecífica entre os herbívoros é assimétrica
- As espécies de cada interação mutualista não competem entre si;
- A espécie  $y_3$  beneficia da presença das espécies  $y_5, y_6, y_7$ ;
- A espécie  $y_4$  beneficia da presença das espécies  $y_5, y_6, y_7$ ;
- A espécie  $y_5$  beneficia da presença das espécies  $y_6, y_7$  mas é deprimida pelas espécies  $y_3, y_4$ ;
- A espécie  $y_6$  é deprimida pelas espécies  $y_3, y_4, y_5$ ;
- A espécie  $y_7$  é deprimida pelas espécies  $y_3, y_4, y_5$ .

Também é assumido o seguinte:

- Na unidade arbitrária de tempo adotada na simulação, todas as espécies perdem 1% da sua biomassa para o solo;
- Cada unidade de nutriente assimilada pela planta produz 1000 unidades de biomassa da planta ;
- A Capacidade de sustentação da planta é igual a  $y_1$  vezes 1000;
- Os teores de nutriente nas biomassas são: planta: 0,001; herbívoros: 0.01; omnívoro e predador  $y_9$ : 0,1; predador de topo: 0,3;
- A EDO do nutriente é igual aos conteúdos da biomassa caída menos o absorvido pela planta;
- O absorvido pela planta é dado por  $y_2 * y_1 / (50 + 0.4 * y_1)$ .

O modelo é formado pelo sistema das seguintes dez EDO:

$$\frac{dy_1}{dt} = \sum_{i=1}^{10} T e_i 0.01 y_i - \frac{y_1 y_2}{(50 + 0.4 y_1)} \quad (14.1)$$

$$Te = [0.001 \ 0.01 \ 0.01 \ 0.01 \ 0.01 \ 0.01 \ 0.1 \ 0.1 \ 0.3]$$

$$\frac{dy_2}{dt} = y_2 r_1 (\ln(1000 y_1 - \ln y_2)) - ex - 0.01 y_2 \quad (14.2)$$

$$r_1 = 0.05$$

$$ex = y_2 * y_3 / (70 + 0.2 * y_4) + y_4 * y_2 / (90 + 0.3 * y_2) + y_5 * y_2 / (90 + 0.3 * y_2) + y_6 * y_2 / (80 + 0.3 * y_2) + y_7 * y_2 / (75 + 0.3 * y_2) + y_8 * y_2 / (83 + 0.3 * y_2)$$

$$\frac{dy_3}{dt} = r_2 y_3 (8 y_4 - 10^{-10}) (\ln(b_2 y_2) - \ln(y_3 + comp_2)) - prey7[1] - 0.01 y_3 \quad (14.3)$$

$$r_2 = 0.069, b_2 = 0.2$$

$$comp_2 = 0 + 0 + 0.02 * \ln y_5 + 0.03 * \ln y_6 + 0.04 * \ln y_7$$

$$prey7[1] = y_3 * y_3 / (50 + 0.2 * y_3)$$

$$\frac{dy_4}{dt} = r_3 y_4 (9 y_3 - 10^{-10}) (\ln(b_3 y_2) - \ln(y_4 + comp_3)) - prey7[2] - 0.01 y_4 \quad (14.4)$$

$$r_3 = 0.061, b_3 = 0.21$$

$$\text{comp}_3 = 0 + 0 + 0.01 \ln y_5 + 0.02 \ln y_6 + 0.03 \ln y_7$$

$$\text{prey7}[2] = y_8 * y_4 / (60 + 0.3 * y_4)$$

$$\frac{dy_5}{dt} = r_4 y_5 (\ln(b_4 y_2) - \ln y_5 + \text{comp}_4) - \text{prey8}[1] - 0.01 y_5 \quad (14.5)$$

$$r_4 = 0.057, b_4 = 0.28$$

$$\text{comp}_4 = -0.04 \ln y_3 - 0.03 y_4 + 0 + 0.01 \ln y_6 + 0.02 \ln y_7$$

$$\text{prey8}[1] = y_9 * y_5 / (50 + 0.21 * y_5)$$

$$\frac{dy_6}{dt} = r_5 y_6 (\ln(b_5 y_2 (2 - e^{-0.003 y_7})) - \ln y_6 + \text{comp}_5) - \text{prey8}[2] - 0.01 y_6 \quad (14.6)$$

$$r_5 = 0.055, b_5 = 0.29$$

$$\text{comp}_5 = -0.04 y_3 - 0.03 y_4 - 0.02 y_5 + 0 + 0$$

$$\text{prey8}[2] = y_9 * y_6 / (60 + 0.3 * y_6)$$

$$\frac{dy_7}{dt} = r_6 y_7 (\ln(b_6 y_2 (2 - e^{-0.03 y_7}))) - \ln(y_7 + \text{comp}_6) - \text{prey8}[3] - 0.01 y_7 \quad (14.7)$$

$$r_6 = 0.05, b_6 = 0.27$$

$$\text{comp}_6 = -0.04 y_3 - 0.03 y_4 - 0.02 y_5 + 0 + 0$$

$$\text{prey8}[3] = y_9 * y_7 / (70 + 0.3 * y_7)$$

$$\frac{dy_8}{dt} = r_7 y_8 (\ln k_7 - \ln y_8) - \text{prey9}[1] - 0.01 y_8 \quad (14.8)$$

$$r_7 = 0.06, k_7 = 6.667 y_2 + 0.0667 y_3 + 0.070 y_4$$

$$\text{prey9}[1] = y_{10} * y_8 / (30 + 0.2 * y_8)$$

$$\frac{dy_9}{dt} = r_8 y_9 (\ln k_8 - \ln y_9) - \text{prey9}[2] - \text{prey7}[3] - 0.01 y_9 \quad (14.9)$$

$$r_8 = 0.035, k_8 = 0.112 y_5 + 0.116 y_6 + 0.108 y_7$$

$$\text{prey9}[2] = y_{10} * y_9 / (40 + 0.3 * y_9)$$

$$\text{prey7}[3] = y_8 y_9 (45 + 0.23 * y_9)$$

$$\frac{dy_{10}}{dt} = r_9 y_{10} (\ln k_9 - \ln y_{10}) - 0.01 y_{10} \quad (14.10)$$

$$r_9 = 0.02, k_9 = 0.4535 y_8 + 0.028 y_9$$

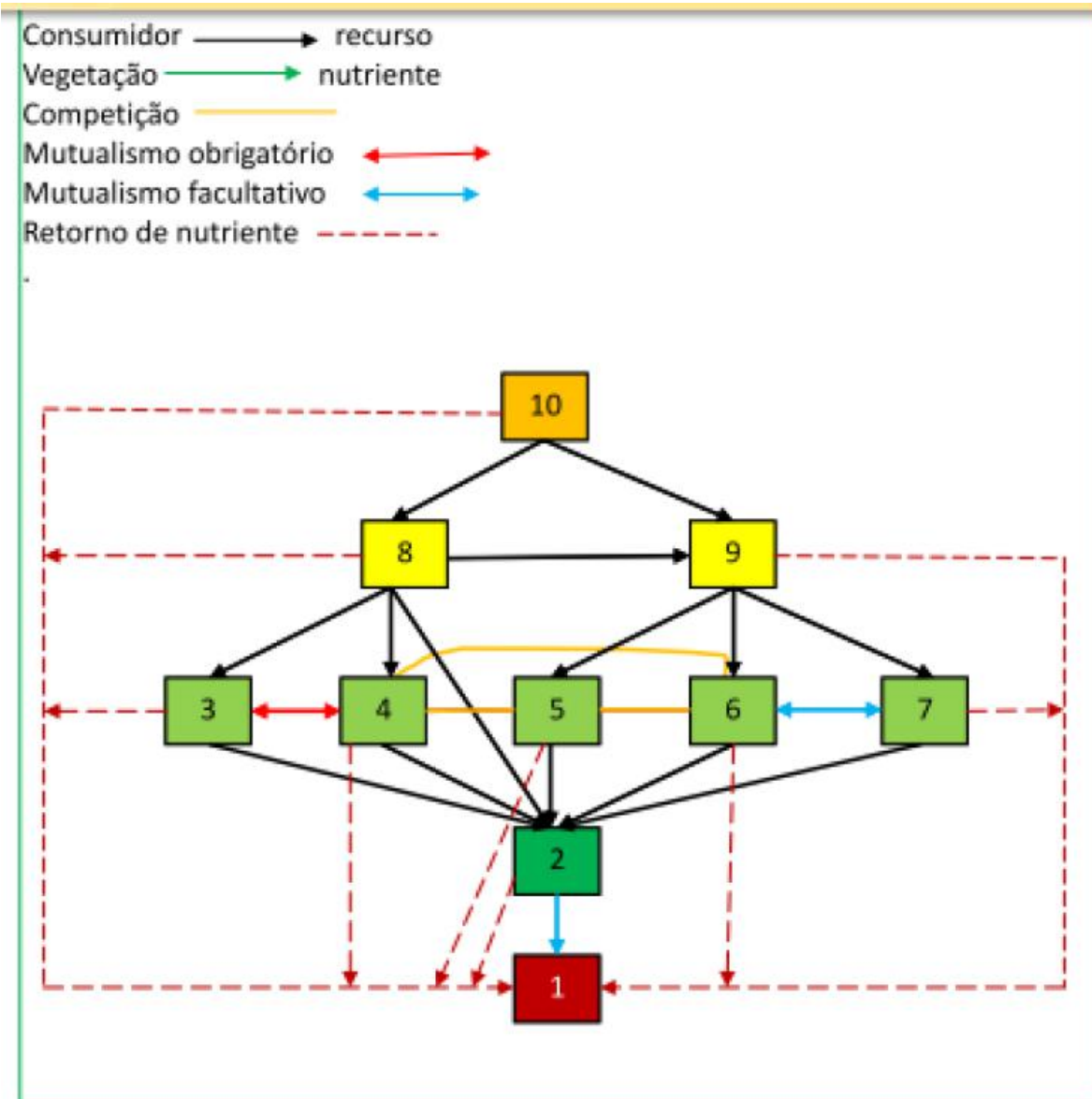


Figura 14.1. Fluxograma do ecossistema simulado

No R, podemos destacar a rede de transferência de materiais (nutriente e predação) num gráfico feito com a biblioteca **igraph** (Csárdi e Nepusz, 2006; Kolaczyk e Csárdi, 2014). Criamos uma matriz, dita a **matriz de adjacência ou da conectividade (MA; adjacency matrix)**, em que as linhas representam os compartimentos dadores e as colunas os compartimentos recetores ( $i \rightarrow j$ ). As transferências são assinaladas por **1** e a sua ausência por **0**. Eis a listagem:

```
#igraph_mod_FW
>
> library(igraph)
> #matriz i(linha) --> j (coluna)
> #transferência igual a 1
> mod.adjacency=matrix(c(0,1,0,0,0,0,0,0,0,0, 1,0,1,1,1,1,1,1,0,0,
+ 1,0,0,0,0,0,0,0,1,0,0, 1,0,0,0,0,0,0,0,1,0,0,
```

```

+ 1,0,0,0,0,0,0,0,1,0, 1,0,0,0,0,0,0,0,1,0,
+ 1,0,0,0,0,0,0,0,1,0, 1,0,0,0,0,0,0,0,0,1,
+ 1,0,0,0,0,0,0,1,0,1, 1,0,0,0,0,0,0,0,0,0), nrow=10, byrow=TRUE)
> mod.adjacency Matriz de adjacência
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7] [,8] [,9] [,10]
[1,] 0    1    0    0    0    0    0    0    0    0
[2,] 1    0    1    1    1    1    1    1    1    0
[3,] 1    0    0    0    0    0    0    0    1    0
[4,] 1    0    0    0    0    0    0    0    1    0
[5,] 1    0    0    0    0    0    0    0    0    1
[6,] 1    0    0    0    0    0    0    0    0    1
[7,] 1    0    0    0    0    0    0    0    0    1
[8,] 1    0    0    0    0    0    0    0    0    1
[9,] 1    0    0    0    0    0    0    0    1    0
[10,] 1    0    0    0    0    0    0    0    0    0
> adjm= graph.adjacency(mod.adjacency) Gerar um grafo a partir da matriz de
adjacência
> V(adjm)$name <- c("y1", "y2", "y3", "y4", "y5", "y6", "y7", "y8", "y9", "y10")
Nomes dos vértices
> plot(adjm) Fazer a imagem do grafo ou rede

```

Obtemos o gráfico de rede, grafo ou simplesmente rede da figura 14.2.

Algun software requiere que na MA sejam as columnas a enviar para as linhas.

Outra alternativa para descrever uma rede é mencionar o conjunto dos pares de ligação. A rede descrita pela matriz de adjacências pode também ser descrita pelo seguinte conjunto de pares, de vértices (dador, recetor):

{(1,2), (2,1),(2,3),(2,4),(2,5),(2,6),(2,7),(2,8), (3,1),(3,8), (4,1),(4,8), (5,1),(5,9), (6,1),(6,9), (7,1),(7,9), (8,1),(8,10), (9,1),(9,8), (9,10), (10,1)}



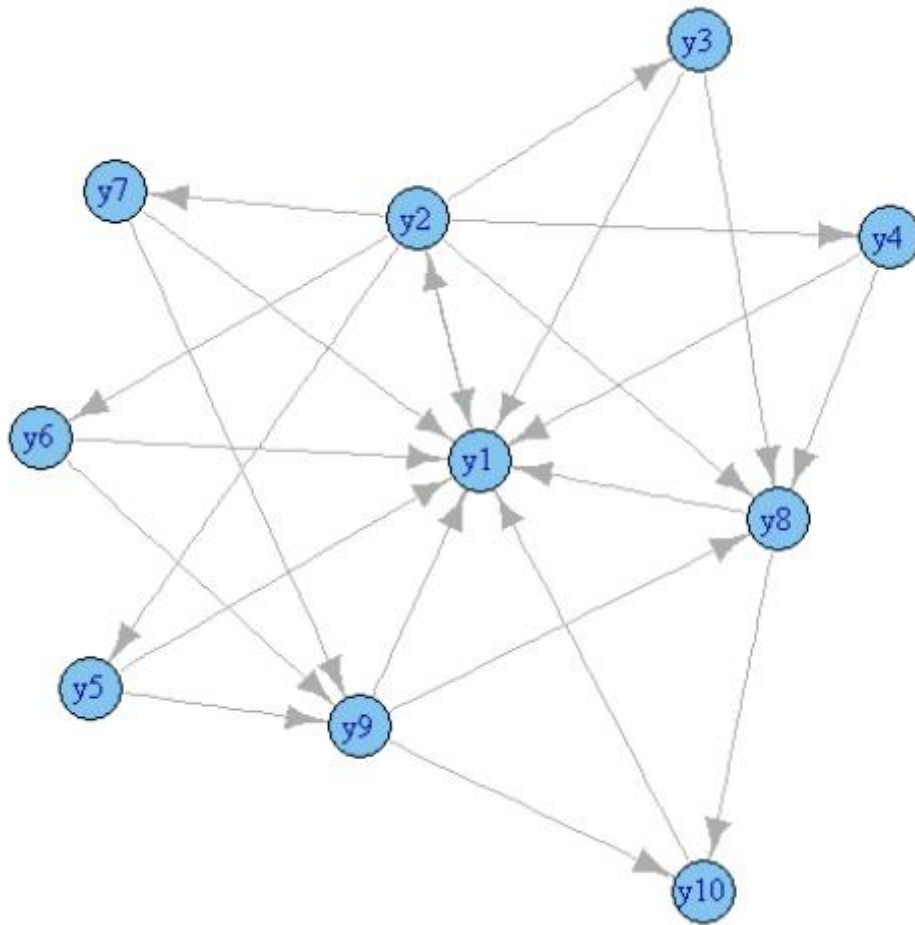


Figura 14.2. Rede das transferências de materiais (nutrientes e biomassa) no ecossistema proposto. Todos os arcos ou arestas da rede são **direcionados**. As arestas são direcionadas do dador para o recetor. A aresta da ligação entre o nutriente e a planta é **bidirecionada**, pois a planta absorve nutriente e devolve nutriente ao solo com a perda de material. Temos assim uma **rede ou grafo direcionado**



### 14.3 A Simulação do Ecossistema Proposto

As EDO das variáveis de  $y_2$  a  $y_{10}$  são as mesmas do modelo da comunidade exibido na listagem do capítulo 30 de B16, a que se subtraiu a perda de biomassa morta para o solo. Esta é igual a 1% da biomassa existente, em todas as 9 espécies consideradas ( $0,01*y$ ). A capacidade de sustentação da planta é igual ao peso do nutriente assimilável ( $y_1$ ) vezes a eficiência do uso do nutriente, igual a 1000. Isto significa que por cada unidade de peso de nutriente assimilada, são produzidas 1000 unidades de biomassa da planta.

A EDO do nutriente é igual às biomassas caídas no solo, multiplicadas pelos respectivos teores em nutrientes, menos o nutriente extraído pela planta. Os teores são os seguintes: Planta: 0,001; herbívoros: 0,01; omnívoro e predador  $y_9$ : 0,1; predador de topo: 0,3.

Simulemos então o ecossistema modelado, no R:

```
> #semomissões_2
> #y(1) nutriente
> #y(2) planta
> #y(3 a 7) herbivoros
> #y(3,4) mutualismo obrigatório
> #y(6,7) mutualismo facultativo
> #não há competição entre mutualistas
> #y(8-->2 a 4 predação e omnivoridade
> #y(9-->4 a 7) predação
> #y(10-->8,9) predador de topo
> #omniv present
>
> rm(list=ls(all=TRUE))
>
> library(deSolve)
Warning message:
package 'deSolve' was built under R version 3.0.3
> library(MASS)
Warning message:
package 'MASS' was built under R version 3.0.3
> library(rootSolve)
Warning message:
package 'rootSolve' was built under R version 3.0.3
> library(vegan)
Loading required package: permute
Loading required package: lattice
This is vegan 2.2-0
Warning messages:
1: package 'vegan' was built under R version 3.0.3
2: package 'permute' was built under R version 3.0.3
3: package 'lattice' was built under R version 3.0.3
>
> modul<-function(times,y,parms) {
+   n<-y
+
+   r<-c(0.05, 0.09, 0.071, 0.057, 0.055, 0.07, 0.06, 0.035, 0.02)
+   b<-c(20, 0.2, 0.21, 0.28, 0.29, 0.27)
+   b7<-c(b[1], b[2], b[3])/3
+   b8<-c(b[4], b[5], b[6])/2.5
+   bm7<-mean(b7)/5
+   bm8<-mean(b8)/4
```

```

+ b9<-c(bm7, bm8)
+
+
+ #planta:consumo total dos herbívoros e e omnívoro
+ #herb & omniv
+ ex<-sum( y[2]*y[3]/(70+0.2*y[2]), y[4]*y[2]/(90+0.3*y[2]),
y[5]*y[2]/(90+0.3*y[2]), y[6]*y[2]/(80+0.3*y[2]), y[7]*y[2]/(75+0.3*y[2]),
y[8]*y[2]/(83+0.3*y[2]))
+
+ #competição e predação dos herbívoros
+ #inicial/final<-iniciais/(bi*resouce)
+
+ aln<-c(0, 0, 0.02, 0.03, 0.04)
+ yln<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a2n<-c(0, 0, 0.01, 0.02, 0.03)
+ y2n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a3n<-c(-0.04, -0.03, 0, 0.01, 0.02)
+ y3n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a4n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+ y4n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a5n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+ y5n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+
+ #efeitos da competição
+ comp2<-sum(aln*yln)
+ comp3<-sum(a2n*y2n)
+ comp4<-sum(a3n*y3n)
+ comp5<-sum(a4n*y4n)
+ comp6<-sum(a5n*y5n)
+
+ #consumos dos predadores y[8], y[9] e y[10]
+ prey7<-y[8]*c(y[3]/(50+0.2*y[3]), y[4]/(60+0.3*y[4]),
y[9]/(45+0.23*y[9]))
+ prey8<-y[9]*c(y[5]/(50+0.21*y[5]), y[6]/(60+0.3*y[6]),
y[7]/(70+0.3*y[7]))
+ prey9<-c(y[10]*y[8]/(30+0.2*y[8]), y[10]*y[9]/(40+0.3*y[9]))
+ #comp. oblig mutual prey
+
+ #capacidade de sustentação do predador e omnívoroy[8]
+ k7<-sum(b7*c(y[2], y[3], y[4]));
+
+ #capacidade de sustentação do predador y[9]
+ k8<-sum(b8*c(y[5], y[6], y[7]))
+ #capacidade de sustentação do predador y[10]
+ k9<-sum(b9*c(y[8], y[9]))
+ #fração da biomassa caída
+ fr=0.01
+ biom=c(y[2:10])
+ m=fr*biom # biomassa caída
+ #teor de nutriente nas biomassas
+ te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
+
+ #Equações diferenciais do nutriente e das espécies
+ dy1.dt<-sum(te*m)-y[2]*y[1]/(50+0.4*y[1])
+ dy2.dt<-y[2]*r[1]*(log(1000*y[1]) -log(y[2]))-ex-m[1]
+ dy3.dt<-y[3]*r[2]*(8*y[4]-10^(-10))*(log(b[2]*y[2]) -log(y[3])+comp2) -
prey7[1]-m[2]
+ dy4.dt<-y[4]*r[3]*(9*y[3]-10^(-10))*(log(b[3]*y[2]) -log(y[4])+comp3) -
prey7[2]-m[3]
+ dy5.dt<-y[5]*r[4]*(log(b[4]*y[2]) -log(y[5])+comp4) -prey8[1]-m[4]

```

```

+     dy6.dt<-y[6]*r[5]*(log(b[5]*y[2]*(2-exp(-0.003*y[7])))-
log(y[6])+comp5)-prey8[2]-m[5]
+     dy7.dt<-y[7]*r[6]*(log(b[6]*y[2]*(2-exp(-0.03*y[7])))-log(y[7])+comp6)-
prey8[3]-m[6]
+     dy8.dt<-y[8]*r[7]*(log(k7)-log(y[8]))-prey9[1]-m[7]
+     dy9.dt<-y[9]*r[8]*(log(k8)-log(y[9]))-prey9[2]-prey7[3]-m[8]
+     dy10.dt<-y[10]*r[9]*(log(k9)-log(y[10]))-m[9]
+
+ return(list(c(dy1.dt,dy2.dt,dy3.dt, dy4.dt, dy5.dt, dy6.dt,dy7.dt,dy8.dt,
dy9.dt, dy10.dt)))
+ }
>
> #parms<-c(r, b, k)
> initials<-c(40, 400, 36, 36, 36, 36, 12, 12, 4)
> t.s<- seq(1, 300, by=0.1)
>
>
> out<- ode(y=initials, times=t.s, modul)
> #matplot(out[,1], out[,-1], type="l", xlab="Tempo", ylab="N")
>
> split.screen(figs=c(2,2))
[1] 1 2 3 4
>
> screen(1)
> matplot(out[,2], type='l',xlab="Tempo", ylab="Peso")
> title("Peso do nutriente no solo")
>
>
> screen(2)
> matplot(out[,3], type='l',xlab="Tempo", ylab="Biomassa")
> title("Biomassa da planta")
>
> ys<-cbind(out[,4],out[,5],out[,6],out[,7],out[,8])
> screen(3)
> matplot(ys, type='l',xlab="Tempo", ylab="Biomassa")
> title("Biomassa dos herbívoros")
> r<-c('y3','y4','y5','y6','y7')
> legend('topright',paste(r),lty=1,col=1:5, bty='n')
>
> ys2<-cbind(out[,9],out[,10],out[,11])
> screen(4)
> matplot(ys2, type='l',xlab="Tempo", ylab="Biomassa")
> title("Biomassa dos carnívoros")
> r<-c('y8','y9','y10')
> legend('topright',paste(r),lty=1,col=1:5, bty='n')
>
> #####
>
>
> y<-initials
> ST2 <- runsteady(y=y,func=modul,parms=parms,times=c(0,500))
> ye<-ST2$y
> H=diversity(ye[-1]) # índice da diversidade de Shannon-Weaver
[1] 0.1590 5.0091 0.7431 0.7773 1.2074 1.2347 1.2341 8.4034 0.0003
2.3117 1.6917

```

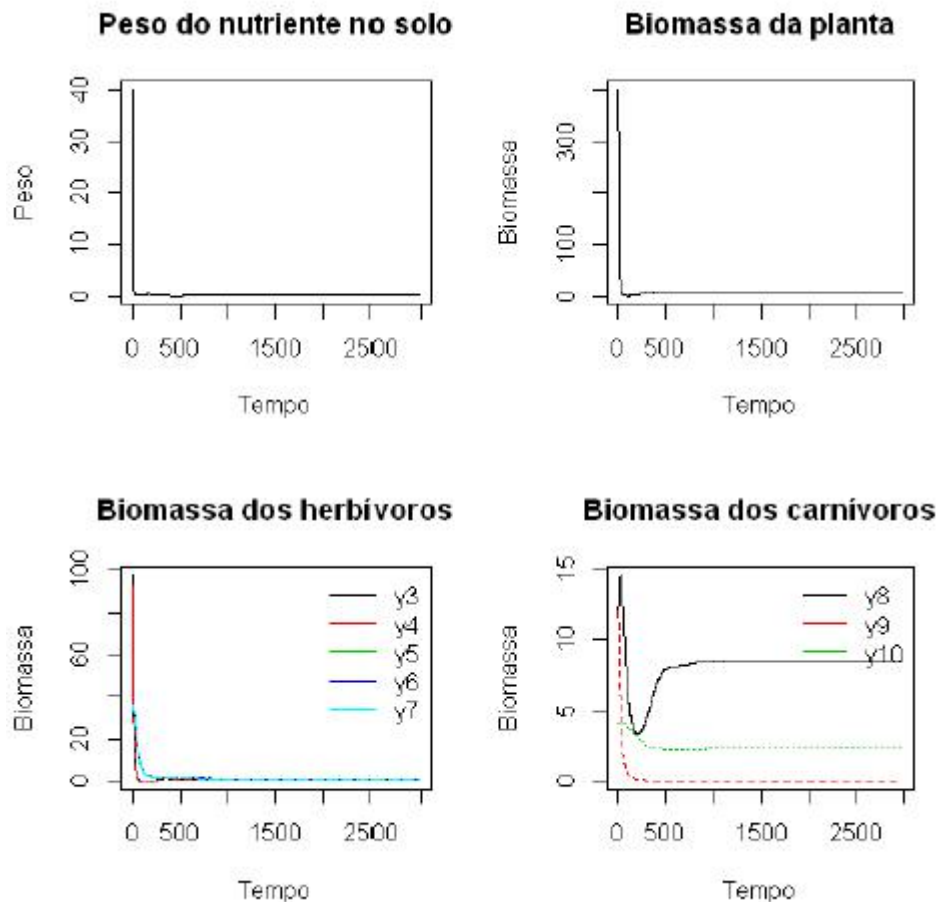


Figura 14.3. Dinâmica do nutriente e das populações no ecossistema simulado

O omnívoro ( $y_8$ ) e a planta ( $y_2$ ) são as espécies com maior biomassa (espécies dominantes). Para comparações futuras também estimámos o [índice de diversidade de Shannon-Weaver](#) (Shannon ou Shannon-Wiener;  $H=1,6917$ ), recorrendo à biblioteca **vegan**.

Estabeleçamos as equações do modelo MAR(1):

```
> dat0<-out[,-1]
>
> N1<-dat0[,1]
> N2<-dat0[,2]
> N3<-dat0[,3]
> N4=dat0[,4]
> N5<-dat0[,5]
> N6<-dat0[,6]
> N7<-dat0[,7]
> N8=dat0[,8]
> N9<-dat0[,9]
> N10=dat0[,10]
>
> #####
> ##### Modelo linear
>
```

```

> m<-c(dim(dat0))
> N1a<-N1[-1]
> N1b<-N1[-m[1]]
> N2a<-N2[-1]
> N2b<-N2[-m[1]]
> N3a<-N3[-1]
> N3b<-N3[-m[1]]
> N4a<-N4[-1]
> N4b<-N4[-m[1]]
> N5a<-N5[-1]
> N5b<-N5[-m[1]]
> N6a<-N6[-1]
> N6b<-N6[-m[1]]
> N7a<-N7[-1]
> N7b<-N7[-m[1]]
> N8a<-N8[-1]
> N8b<-N8[-m[1]]
> N9a<-N9[-1]
> N9b<-N9[-m[1]]
> N10a<-N10[-1]
> N10b<-N10[-m[1]]
>
> #####
> fit1<-lm(N1a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit2=lm(N2a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit3=lm(N3a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit4=lm(N4a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit5<-lm(N5a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit6=lm(N6a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit7=lm(N7a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit8=lm(N8a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit9=lm(N9a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
> fit10=lm(N10a ~ N1b+N2b+N3b+N4b+N5b+N6b+N7b+N8b+N9b+N10b)
>
> #####
>
> summary(fit1)

```

Call:

```
lm(formula = N1a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +
    N8b + N9b + N10b)
```

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.059674	-0.001439	-0.001266	0.001736	0.059674

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	-9.499e-02	7.308e-03	-12.997	<2e-16 ***
N1b	5.051e-01	4.892e-04	1033.337	<2e-16 ***
N2b	7.487e-03	9.798e-05	76.416	<2e-16 ***
N3b	3.837e-01	8.410e-03	45.622	<2e-16 ***
N4b	-4.182e-01	9.182e-03	-45.544	<2e-16 ***
N5b	-3.406e-01	3.295e-02	-10.335	<2e-16 ***
N6b	2.588e-01	3.029e-02	8.544	<2e-16 ***
N7b	3.887e-02	1.886e-03	20.607	<2e-16 ***
N8b	-2.025e-03	2.132e-04	-9.497	<2e-16 ***
N9b	9.079e-02	9.228e-03	9.838	<2e-16 ***
N10b	1.031e-01	2.634e-03	39.133	<2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.004137 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 0.9999, Adjusted R-squared: 0.9999  
F-statistic: 4.207e+06 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit2)

Call:

lm(formula = N2a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.36789	-0.01503	0.01269	0.01432	0.43543

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	3.1866200	0.0649722	49.046	<2e-16 ***
N1b	-0.1024583	0.0043494	-23.557	<2e-16 ***
N2b	0.8743037	0.0008711	1003.717	<2e-16 ***
N3b	-2.9374267	0.0747658	-39.288	<2e-16 ***
N4b	3.0520083	0.0816295	37.389	<2e-16 ***
N5b	-4.6896779	0.2929494	-16.008	<2e-16 ***
N6b	4.2036121	0.2692864	15.610	<2e-16 ***
N7b	0.0258388	0.0167692	1.541	0.123
N8b	-0.0513006	0.0018958	-27.060	<2e-16 ***
N9b	1.3576618	0.0820440	16.548	<2e-16 ***
N10b	-0.8104718	0.0234155	-34.613	<2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.03678 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 3.212e+07 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit3)

Call:

lm(formula = N3a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.118762	-0.007156	-0.006751	0.005254	0.153243

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	-1.9676227	0.0374541	-52.534	< 2e-16 ***
N1b	0.1111215	0.0025073	44.319	< 2e-16 ***
N2b	0.1952469	0.0005021	388.831	< 2e-16 ***
N3b	-3.3137053	0.0430998	-76.884	< 2e-16 ***
N4b	3.6092920	0.0470565	76.701	< 2e-16 ***
N5b	2.7902754	0.1688748	16.523	< 2e-16 ***
N6b	-2.2790007	0.1552339	-14.681	< 2e-16 ***
N7b	-0.2697391	0.0096669	-27.904	< 2e-16 ***
N8b	0.0274701	0.0010929	25.136	< 2e-16 ***
N9b	-0.3325372	0.0472954	-7.031	2.53e-12 ***
N10b	0.4004792	0.0134982	29.669	< 2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0212 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 7.969e+06 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit4)

Call:

lm(formula = N4a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.088779	-0.006291	-0.005939	0.004657	0.143016

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	-1.7586985	0.0335835	-52.368	< 2e-16 ***
N1b	0.1106741	0.0022482	49.228	< 2e-16 ***
N2b	0.1769040	0.0004502	392.905	< 2e-16 ***
N3b	-3.9624245	0.0386457	-102.532	< 2e-16 ***
N4b	4.3200856	0.0421935	102.387	< 2e-16 ***
N5b	2.5298535	0.1514227	16.707	< 2e-16 ***
N6b	-2.0601206	0.1391915	-14.801	< 2e-16 ***
N7b	-0.2506296	0.0086678	-28.915	< 2e-16 ***
N8b	0.0245042	0.0009799	25.006	< 2e-16 ***
N9b	-0.2951938	0.0424077	-6.961	4.14e-12 ***
N10b	0.3535318	0.0121032	29.210	< 2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.01901 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 8.872e+06 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit5)

Call:

lm(formula = N5a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.0040913	-0.0000909	-0.0000702	0.0000813	0.0047706

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	4.886e-02	9.273e-04	52.690	< 2e-16 ***
N1b	3.010e-03	6.208e-05	48.484	< 2e-16 ***
N2b	-1.054e-03	1.243e-05	-84.807	< 2e-16 ***
N3b	-5.353e-02	1.067e-03	-50.169	< 2e-16 ***
N4b	5.897e-02	1.165e-03	50.620	< 2e-16 ***
N5b	1.100e+00	4.181e-03	263.179	< 2e-16 ***
N6b	-1.120e-01	3.843e-03	-29.152	< 2e-16 ***
N7b	2.209e-04	2.393e-04	0.923	0.356
N8b	-3.242e-03	2.706e-05	-119.822	< 2e-16 ***
N9b	-5.764e-03	1.171e-03	-4.922	9.01e-07 ***
N10b	-2.542e-03	3.342e-04	-7.606	3.78e-14 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0005249 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 1.061e+10 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit6)

Call:

lm(formula = N6a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.0043204	-0.0001039	-0.0000785	0.0000947	0.0050766

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	5.242e-02	9.760e-04	53.708	< 2e-16 ***
N1b	3.170e-03	6.534e-05	48.510	< 2e-16 ***
N2b	-1.108e-03	1.309e-05	-84.641	< 2e-16 ***
N3b	-5.503e-02	1.123e-03	-48.994	< 2e-16 ***
N4b	6.064e-02	1.226e-03	49.452	< 2e-16 ***
N5b	1.340e-01	4.401e-03	30.460	< 2e-16 ***
N6b	8.552e-01	4.045e-03	211.395	< 2e-16 ***
N7b	-4.138e-04	2.519e-04	-1.643	0.100544
N8b	-3.521e-03	2.848e-05	-123.616	< 2e-16 ***
N9b	4.249e-03	1.232e-03	3.447	0.000574 ***
N10b	-2.788e-03	3.518e-04	-7.925	3.2e-15 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0005524 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 1.05e+10 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit7)

Call:

lm(formula = N7a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.0052462	-0.0000027	0.0000028	0.0000574	0.0054945

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	6.091e-02	1.341e-03	45.43	<2e-16 ***
N1b	4.058e-03	8.976e-05	45.21	<2e-16 ***
N2b	-1.588e-03	1.798e-05	-88.35	<2e-16 ***
N3b	-8.679e-02	1.543e-03	-56.25	<2e-16 ***
N4b	9.543e-02	1.685e-03	56.65	<2e-16 ***
N5b	1.507e-01	6.046e-03	24.92	<2e-16 ***
N6b	-1.406e-01	5.557e-03	-25.30	<2e-16 ***
N7b	9.717e-01	3.461e-04	2807.79	<2e-16 ***
N8b	-2.907e-03	3.912e-05	-74.29	<2e-16 ***
N9b	4.566e-02	1.693e-03	26.97	<2e-16 ***
N10b	-5.309e-03	4.832e-04	-10.99	<2e-16 ***

---



Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0007589 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 5.969e+09 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit8)

Call:

lm(formula = N8a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.0048604	-0.0000710	-0.0000563	0.0001245	0.0046492

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	1.659e-01	1.641e-03	101.080	< 2e-16	***
N1b	4.872e-03	1.099e-04	44.347	< 2e-16	***
N2b	-2.195e-03	2.200e-05	-99.737	< 2e-16	***
N3b	-1.727e-01	1.889e-03	-91.455	< 2e-16	***
N4b	1.894e-01	2.062e-03	91.840	< 2e-16	***
N5b	5.391e-02	7.400e-03	7.286	4.08e-13	***
N6b	-9.842e-02	6.802e-03	-14.468	< 2e-16	***
N7b	3.691e-02	4.236e-04	87.139	< 2e-16	***
N8b	9.893e-01	4.789e-05	20657.834	< 2e-16	***
N9b	5.611e-02	2.072e-03	27.073	< 2e-16	***
N10b	-3.185e-02	5.915e-04	-53.841	< 2e-16	***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.000929 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 7.149e+08 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

> summary(fit9)

Call:

lm(formula = N9a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
N8b + N9b + N10b)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.695e-03	-5.260e-06	-4.430e-06	2.092e-05	1.411e-03

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	-1.207e-02	2.428e-04	-49.720	< 2e-16	***
N1b	-1.066e-03	1.625e-05	-65.608	< 2e-16	***
N2b	3.777e-04	3.255e-06	116.047	< 2e-16	***
N3b	9.268e-03	2.793e-04	33.178	< 2e-16	***
N4b	-1.032e-02	3.050e-04	-33.852	< 2e-16	***
N5b	3.531e-03	1.095e-03	3.226	0.00127	**
N6b	4.260e-03	1.006e-03	4.234	2.36e-05	***
N7b	-6.205e-03	6.265e-05	-99.041	< 2e-16	***
N8b	2.781e-04	7.083e-06	39.261	< 2e-16	***
N9b	9.542e-01	3.065e-04	3112.736	< 2e-16	***
N10b	3.159e-03	8.749e-05	36.105	< 2e-16	***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.0001374 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 9.484e+09 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

```
> summary(fit10)
```

Call:

```
lm(formula = N10a ~ N1b + N2b + N3b + N4b + N5b + N6b + N7b +  
    N8b + N9b + N10b)
```

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-5.493e-04	-7.089e-05	3.633e-05	4.550e-05	8.031e-04

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	3.504e-03	1.693e-04	20.706	< 2e-16	***
N1b	-1.246e-04	1.133e-05	-10.998	< 2e-16	***
N2b	-9.697e-06	2.269e-06	-4.273	1.99e-05	***
N3b	-5.773e-03	1.948e-04	-29.640	< 2e-16	***
N4b	6.260e-03	2.126e-04	29.441	< 2e-16	***
N5b	-9.577e-03	7.631e-04	-12.550	< 2e-16	***
N6b	1.028e-02	7.015e-04	14.654	< 2e-16	***
N7b	-1.403e-03	4.368e-05	-33.116	< 2e-16	***
N8b	8.914e-04	4.939e-06	180.497	< 2e-16	***
N9b	1.698e-03	2.137e-04	7.944	2.75e-15	***
N10b	9.953e-01	6.100e-05	16316.559	< 2e-16	***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 9.58e-05 on 2979 degrees of freedom  
Multiple R-squared: 1, Adjusted R-squared: 1  
F-statistic: 4.296e+09 on 10 and 2979 DF, p-value: < 2.2e-16

É claramente confirmado que os ecossistemas podem ser modelados com modelos MAR(1), à semelhança da comunidade.

Concluimos assim que os ecossistemas, à semelhança das comunidades, são sistemas lineares estocásticos dinâmicos, modeláveis por modelos MAR (1). Estas conjecturas legitimam não só a aplicação, neste contexto, da análise do espaço de estados, como também a análise ecológica de redes (*ecological network analysis – ENA*), abordada no capítulo 34 de B16. Estas três vertentes do estudo dos ecossistemas ganham assim coerência e unidade.

Dada esta conclusão, estabelecemos a matriz da comunidade e a MET.

```
> c1=coef(fit1);c1=c1[-1]
> c2=coef(fit2);c2=c2[-1]
> c3=coef(fit3);c3=c3[-1]
> c4=coef(fit4);c4=c4[-1]
> c5=coef(fit5);c5=c5[-1]
> c6=coef(fit6);c6=c6[-1]
> c7=coef(fit7);c7=c7[-1]
> c8=coef(fit8);c8=c8[-1]
> c9=coef(fit9);c9=c9[-1]
> c10=coef(fit10);c10=c10[-1]
>
>
```

```

> A=matrix(c( c1 , c2, c3,  c4,   c5,  c6, c7, c8, c9, c10), nrow=10, byrow=T)
> round(A,4)
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7] [,8] [,9] [,10]
[1,] 0.5051 0.0075 0.3837 -0.4182 -0.3406 0.2588 0.0389 -0.0020 0.0908 0.1031
[2,] -0.1025 0.8743 -2.9374 3.0520 -4.6897 4.2036 0.0258 -0.0513 1.3577 -0.8105
[3,] 0.1111 0.1952 -3.3137 3.6093 2.7903 -2.2790 -0.2697 0.0275 -0.3325 0.4005
[4,] 0.1107 0.1769 -3.9624 4.3201 2.5299 -2.0601 -0.2506 0.0245 -0.2952 0.3535
[5,] 0.0030 -0.0011 -0.0535 0.0590 1.1003 -0.1120 0.0002 -0.0032 -0.0058 -0.0025
[6,] 0.0032 -0.0011 -0.0550 0.0606 0.1340 0.8552 -0.0004 -0.0035 0.0042 -0.0028
[7,] 0.0041 -0.0016 -0.0868 0.0954 0.1507 -0.1406 0.9717 -0.0029 0.0457 -0.0053
[8,] 0.0049 -0.0022 -0.1727 0.1894 0.0539 -0.0984 0.0369 0.9893 0.0561 -0.0318
[9,] -0.0011 0.0004 0.0093 -0.0103 0.0035 0.0043 -0.0062 0.0003 0.9542 0.0032
[10,] -0.0001 0.0000 -0.0058 0.0063 -0.0096 0.0103 -0.0014 0.0009 0.0017 0.9953
> E=-ginv(A)
> round(E,4)
      [,1] [,2] [,3] [,4] [,5] [,6] [,7] [,8] [,9] [,10]
[1,] -2.0145 -0.0423 1.7016 -1.5848 -1.6582 1.3377 0.1490 -0.0147 0.3323 0.0512
[2,] 1.5338 0.8191 -34.6237 28.4615 29.7026 -24.6980 -2.4027 0.3017 -4.1940 4.3471
[3,] 10.9411 11.7613 -189.9071 151.1247 211.6051 -177.8383 -14.8698 2.1607 -34.6076 31.3205
[4,] 10.0240 10.7552 -172.8092 137.2551 193.5143 -162.6278 -13.6048 1.9755 -31.6428 28.6308
[5,] 0.0023 -0.0037 -0.0173 0.0313 -0.9435 -0.0761 0.0036 -0.0038 0.0035 0.0102
[6,] 0.0023 -0.0041 -0.0151 0.0302 0.0865 -1.1060 0.0034 -0.0042 0.0152 -0.0113
[7,] 0.0038 -0.0043 -0.0542 0.0717 0.1085 -0.1065 -1.0253 -0.0035 0.0595 -0.0134
[8,] 0.0047 -0.0035 -0.1604 0.1812 0.0300 -0.0808 0.0408 -1.0111 0.0627 -0.0356
[9,] -0.0007 0.0018 -0.0098 0.0043 0.0287 -0.0165 -0.0084 0.0006 -1.0519 0.0072
[10,] 0.0002 0.0006 -0.0146 0.0132 0.0003 0.0020 -0.0021 0.0010 0.0000 -1.0031
>
> round(eigen(A)$values,4)
[1] 0.9946+0.0069i 0.9946-0.0069i 0.9942+0.0000i 0.9740+0.0019i 0.9740-
0.0019i 0.9607+0.0138i 0.9607-0.0138i
[8] 0.8620+0.0000i 0.5166+0.0000i 0.0201+0.0000i
> round(eigen(E)$values,4)
[1] -49.7413+0.000i -1.9358+0.000i -1.1601+0.000i -1.0407+0.015i -
1.0407-0.015i -1.0267+0.002i -1.0267-0.002i -1.0058+0.000i -
1.0053+0.007i -1.0053-0.007i
> ##### Efeitor inflingidos
> Einf=c(sum(E[,1]),sum(E[,2]), sum(E[,3]), sum(E[,4]), sum(E[,5]),
+ sum(E[,6]), sum(E[,7]),sum(E[,8]),sum(E[,9]), sum(E[,10]))
>
> ##### Efeitos recebidos
> Erec=c(sum(E[1,]),sum(E[2,]), sum(E[3,]), sum(E[4,]), sum(E[5,]),
+ sum(E[6,]), sum(E[7,]),sum(E[8,]),sum(E[9,]), sum(E[10,]))
> EFT=matrix(c(Einf,Erec),nrow=2,byrow=T)
> round(EFT,4)
      [,1] [,2] [,3] [,4]
[5,]
[1,] 20.4970 23.2800 -395.9095 315.5883 433.4742 -365.2103 -31.7161
3.4022 -71.0231 63.2833
[2,] -1.7428 -0.7526 1.6906 1.4704 -1.0139 -1.0030 -0.9637 -0.9718
-1.0446 -1.0025
> EFT=t(EFT)

```

Matriz cromática correspondente à MET insere-se na figura 14.4.

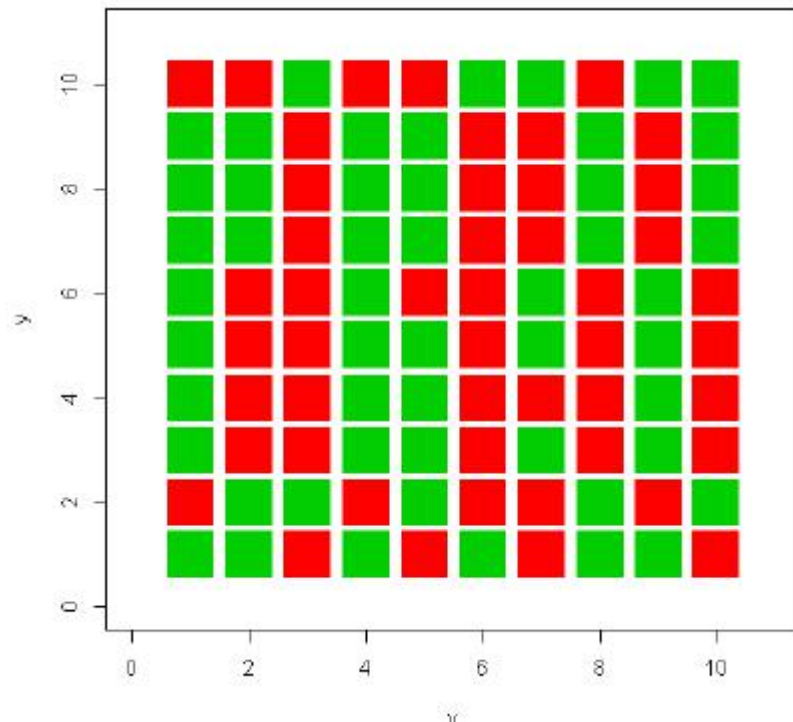


Figura 14.4. Matriz cromática correspondente à MET. Os efeitos positivos correspondem a células verdes e os negativos a células vermelhas

Façamos gráficos da MET e dos efeitos totais globais (figuras 31.4 e 31.5):

```
> windows()
> nu=1:1:10
> matplot(nu,E,type='l',lw=2,xlab="Nutriente e espécies", ylab="ET")
> title("Colunas da MET")
> r<-c('y1','y2','y3','y4','y5','y6','y7','y8','y9','y10')
> legend('topright',paste(r),lty=1,col=1:10, bty='n')
>
> windows()
> matplot(nu,EFT,type='l',lw=2 ,xlab="Nutriente e espécies", ylab="ETGI e
EGTR")
> title("ETGI e ETGR")
> r<-c('ETGI','ETGR')
> legend('topright',paste(r),lty=1,col=1:2, bty='n')
>
```

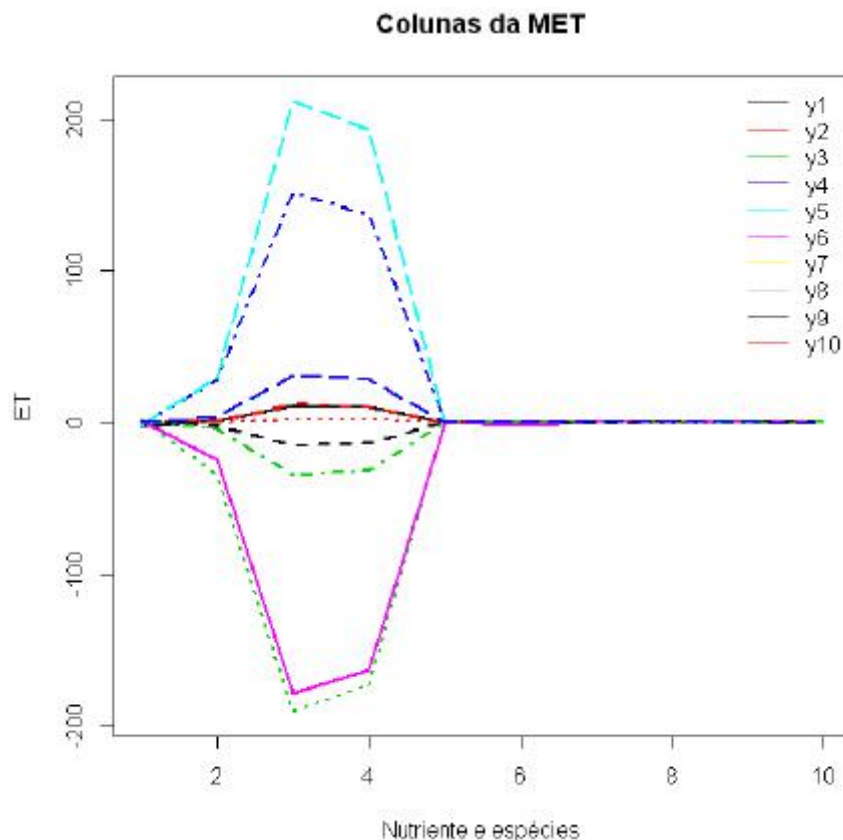


Figura 14.5. Gráficos das colunas da MET. Representam o efeito do nutriente e de cada espécie sobre os outros compartimentos do sistema. Use a saída da MET se tiver dificuldade em ler o gráfico

As trajetórias das linhas dos ET de cada espécie, na figura 14.5, exibem também alguma simetria, como se o efeito total positivo de umas fosse contrabalançado pelo negativo de outras. [Será este padrão característico de sistemas que exibem como solução nós estáveis?](#) De facto, na figura 31.3, a soma dos valores positivos dos ETGI é igual a **858.525**, e dos negativos a **-863.859**. Este equilíbrio reflete-se na estabilidade da solução do sistema das EDO. Por outro lado, embora os ETGI pelo nutriente e pelas espécies tenham bastante variação, os ETGR, comparativamente, têm muito menor variação. São estes últimos que determinam o comportamento de cada variável de estado. As espécies  $y_3$  e  $y_4$  (mutualistas obrigatórios) são as que sofrem os maiores ET tanto positivos como negativos. Comparativamente, os ET nas outras espécies são praticamente residuais.

As espécies com maior impacto positivo são  $y_4$  (**ETGI<sub>4</sub>=315,5883**) e  $y_5$  (**ETGI<sub>5</sub>=432,4742**), e as que exercem maior impacto depressivo são as espécies  $y_3$  (**ETGI<sub>3</sub>=-395.9095**) e  $y_6$  (**ETGI<sub>6</sub>=-365.2103**).

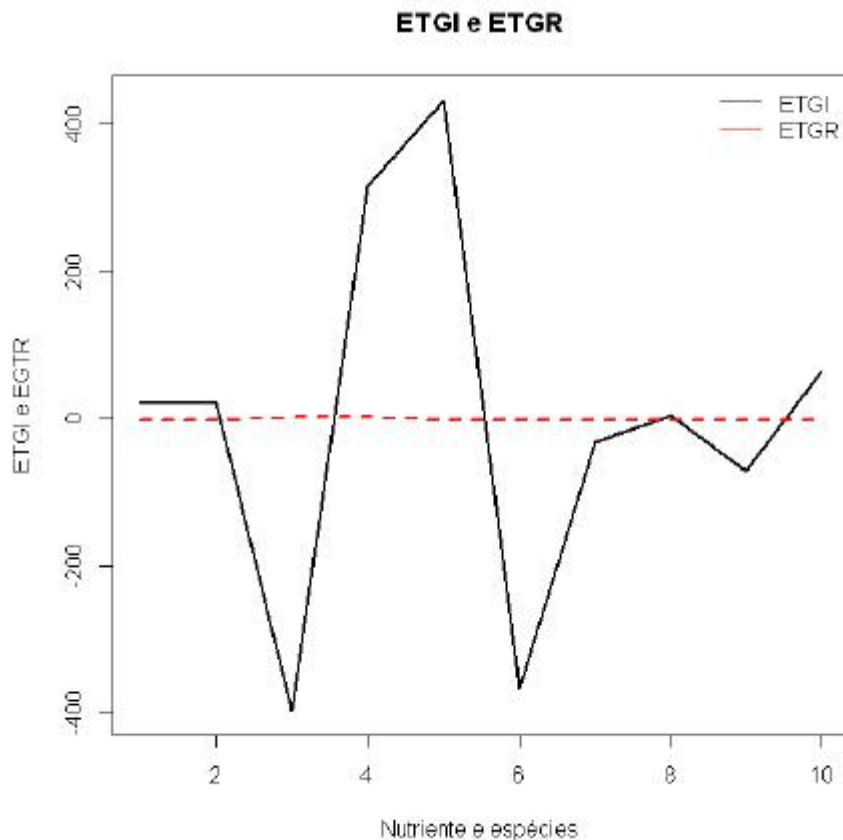


Figura 14.5. Gráficos dos efeitos totais globais inflingidos e recebidos pelo nutriente e as espécies do ecossistema

No sistema simulado, verifica-se que a eliminação do predador de topo ( $y_{10}$ ) leva ao colapso do sistema. Isto é, o predador de topo é uma espécie angular.

Este resultado é condicionado pela topologia da rede de interações criada e pela parametrização do seu modelo, não podendo por isso ser acriticamente extendido a situações diferentes.

Na caixa 31.1 de B16, inserimos a listagem do simulador que temos usado.

Recuperemos e enfatizemos a conclusão atrás exarada:

Concluimos que os ecossistemas, à semelhança das comunidades, são sistemas lineares estocásticos dinâmicos, modeláveis por **MMAR (1)**. Estas conjecturas legitimam não só a aplicação, neste contexto, da análise do espaço de estados, como também da **análise ecológica de redes** (*ecological network analysis – ENA*), a abordar no capítulo 34. **Estas três vertentes do estudo dos ecossistemas ganham assim coerência e unidade.**

Na secção 31.4 de B16, estudamos o efeito da omissão dos tipos de interação, sendo a conclusão mais importante encontrada o facto de a **omissão do mutualismo** é a que tem maior impacto no equilíbrio do ecossistema. Esta verificação é coerente com a revelância do conceito de **autocatálise**, pois esta é uma forma de mutualismo generalizado, a ocorrer ao nível dos efeitos totais.

## 14.4 O Funcionamento do Ecosistema

Basicamente, os ecossistemas consomem energia e transformam materiais. Assim, os ET são a expressão sintética dos fluxos e ciclos de energia e materiais que ocorrem no ecossistema, e dão realização física às diversas interações que nele ocorrem. Importa assim aprofundarmos a análise do ecossistema, vermos como ele funciona, e não nos cingirmos ao epifenómeno dos ET. Isto pode ser feito a partir do modelo do ecossistema introduzido. Vamo-nos cingir ao fluxo de materiais (biomassa e nutriente) e ciclo do nutriente.

Se o/a leitor/a se preocupa com o controlo do seu peso, o que é saudável, e lê a informação das embalagens dos alimentos, sabe que a um determinado peso de material biológico corresponde um certo teor energético, pelo que o fluxo da biomassa pode ser facilmente convertido em fluxo de energia, conhecidos os teores enérgicos dos materiais envolvidos.

### 14.4.1 O Fluxo de Materiais

O fluxo de materiais de uma espécie é o que sai e entra no seu respetivo compartimento:

- Entra o que ela consome, associado às respostas funcionais em que a espécie é o consumidor
- Sai o que dela é consumido, associado às respostas funcionais dos seus predadores em que ela surge como recurso
- O que ela perde para o solo (1% da sua biomassa)

No compartimento do nutriente, entra a biomassa das quedas de detritos dos compartimentos das espécies, o nutriente nelas contido e sai o nutriente absorvido pela planta.

Estes valores são calculados na listagem introduzida na secção anterior e só temos que extrai-los dela. É o que vamos fazer para os fluxos de biomassa e nutriente absorvido pela planta. No R, vamos proceder do seguinte modo:

- Repetir o modelo
- Usar a biblioteca *rootSolve* para achar o equilíbrio do sistema
- Usar o vetor dos tamanhos da variáveis de estado no equilíbrio para calcular a absorção de nutriente da planta e os consumos das várias espécies
- Simplificar o modelo agregando num só compartimento todos os herbívoros ( $y_3$  a  $y_7$ )
- Considerar um compartimento para o omnívoro ( $y_8$ ) e outro para o predador  $y_9$
- Usar a seguinte notação **N**=nutriente,  $y_1$ , **V**=planta ( $y_2$ ), **H**=herbívoros ( $y_3+y_4+y_5+y_6+y_7$ ), **O**=omnívoro ( $y_8$ ), **P1**= predador  $y_9$ , **P2**= predador de topo  $y_{10}$
- Criar uma matriz F com as transferências de materiais, em que os compartimentos das linhas transferem para os das colunas

Eis a listagem do R que executa este procedimento:

```
> #redes_2
>
> # Introduzir o sistema
>
> rm(list=ls(all=TRUE))
>
> library(rootSolve)
>
> modul<-function(times,y,parms) {
+   n<-y
```

```

+
+ r<-c(0.05, 0.09, 0.071, 0.057, 0.055, 0.07, 0.06, 0.035, 0.02)
+ b<-c(20, 0.2, 0.21, 0.28, 0.29, 0.27)
+ b7<-c(b[1], b[2], b[3])/3
+ b8<-c(b[4], b[5], b[6])/2.5
+ bm7<-mean(b7)/5
+ bm8<-mean(b8)/4
+ b9<-c(bm7, bm8)
+
+ #planta:consumo total dos herbívoros e e omnívoro
+ #herb & omniv
+ ex<-sum( y[2]*y[3]/(70+0.2*y[2]), y[4]*y[2]/(90+0.3*y[2]),
y[5]*y[2]/(90+0.3*y[2]), y[6]*y[2]/(80+0.3*y[2]), y[7]*y[2]/(75+0.3*y[2]),
y[8]*y[2]/(83+0.3*y[2]))
+
+ #competição e predação dos herbívoros
+ #inicial/final<-iniciais/(bi*resouce)
+
+ aln<-c(0, 0, 0.02, 0.03, 0.04)
+ y1n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a2n<-c(0, 0, 0.01, 0.02, 0.03)
+ y2n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a3n<-c(-0.04, -0.03, 0, 0.01, 0.02)
+ y3n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a4n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+ y4n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+ a5n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+ y5n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+
+ #efeitos da competição
+ comp2<-sum(aln*y1n)
+ comp3<-sum(a2n*y2n)
+ comp4<-sum(a3n*y3n)
+ comp5<-sum(a4n*y4n)
+ comp6<-sum(a5n*y5n)
+
+ #consumos dos predadores y[8], y[9] e y[10]
+ prey7<-y[8]*c(y[3]/(50+0.2*y[3]), y[4]/(60+0.3*y[4]),
y[9]/(45+0.23*y[9]))
+ prey8<-y[9]*c(y[5]/(50+0.21*y[5]), y[6]/(60+0.3*y[6]),
y[7]/(70+0.3*y[7]))
+ prey9<-c(y[10]*y[8]/(30+0.2*y[8]), y[10]*y[9]/(40+0.3*y[9]))
+ #comp. oblig mutual prey
+
+ #capacidade de sustentação do predador e omnívoroy[8]
+ k7<-sum(b7*c(y[2], y[3], y[4]));
+
+ #capacidade de sustentação do predador y[9]
+ k8<-sum(b8*c(y[5], y[6], y[7]))
+ #capacidade de sustentação do predador y[10]
+ k9<-sum(b9*c(y[8], y[9]))
+ #fração caída
+ fr=0.01
+ biom=c(y[2:10])
+ m=fr*biom
+ #teor
+ te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
+ return=te*m
+ #Equações diferenciais do nutriente e das espécies
+ dy1.dt<-sum(return)-y[2]*y[1]/(50+0.4*y[1])

```



```

+      dy2.dt<-y[2]*r[1]*(log(1000*y[1])-log(y[2]))-ex-m[1]
+      dy3.dt<-y[3]*r[2]*(8*y[4]-10^(-10))*(log(b[2]*y[2])-log(y[3])+comp2)-
prey7[1]-m[2]
+      dy4.dt<-y[4]*r[3]*(9*y[3]-10^(-10))*(log(b[3]*y[2])-log(y[4])+comp3)-
prey7[2]-m[3]
+      dy5.dt<-y[5]*r[4]*(log(b[4]*y[2])-log(y[5])+comp4)-prey8[1]-m[4]
+      dy6.dt<-y[6]*r[5]*(log(b[5]*y[2]*(2-exp(-0.003*y[7])))-
log(y[6])+comp5)-prey8[2]-m[5]
+      dy7.dt<-y[7]*r[6]*(log(b[6]*y[2]*(2-exp(-0.03*y[7])))-log(y[7])+comp6)-
prey8[3]-m[6]
+      dy8.dt<-y[8]*r[7]*(log(k7)-log(y[8]))-prey9[1]-m[7]
+      dy9.dt<-y[9]*r[8]*(log(k8)-log(y[9]))-prey9[2]-prey7[3]-m[8]
+      dy10.dt<-y[10]*r[9]*(log(k9)-log(y[10]))-m[9]
+
+      return(list(c(dy1.dt,dy2.dt,dy3.dt, dy4.dt, dy5.dt, dy6.dt,dy7.dt,dy8.dt,
dy9.dt, dy10.dt)))
+    }
>
> #parms<-c(r, b, k)
> initials<-c(40, 400, 36, 36, 36, 36, 36, 12, 12, 4)
>
> ##### Ecossistema no equilíbrio
>
> y<-initials
> ST2 <- runsteady(y=y,func=modul,parms=parms,times=c(0,500))
> y<-ST2$y
> y
[1] 0.1590013091 5.0090621641 0.7430847673 0.7773484198 1.2074297620
[6] 1.2346934021 1.2341296936 8.4034232056 0.0002859149 2.3117477578
>
> #####
> # Fluxo de materiais
> #####
>
> ## nutriente absorvido
> nabs=y[2]*y[1]/(50+0.4*y[1])
>
> ## consumos dos herbivoros
>
> ex<-c( y[3]*y[2]/(70+0.2*y[2]), y[4]*y[2]/(90+0.3*y[2]),
y[5]*y[2]/(90+0.3*y[2]), y[6]*y[2]/(80+0.3*y[2]), y[7]*y[2]/(75+0.3*y[2]))
>
> #### Consumos de y8
>
> con8=y[8]*c(y[2]/(83+0.3*y[2]), y[3]/(50+0.2*y[3]), y[4]/(60+0.3*y[4]),
y[9]/(45+0.23*y[9]) )
>
> ###consumo de y9
>
> con9=y[9]*c(y[5]/(50+0.21*y[5]), y[6]/(60+0.3*y[6]), y[7]/(70+0.3*y[7]))
>
> # consumo de y10
>
> con10<-c(y[10]*y[8]/(30+0.2*y[8]), y[10]*y[9]/(40+0.3*y[9]))
>
> #ecossistema simplificado
> N=y[1]
> V=y[2]
> H=sum(y[3:7])
> O=y[8]

```

```

> P1=y[9]
> P2=y[10]
>
> fr=0.01 #fração da biomassa perdida para o solo
> biom=c(y[2:10]) # biomassas das espécies
> m=fr*biom # biomassas perdidas pelas espécies
> te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
> r=te*m
> #matrix das transferencia de materiais linha-->coluna
> F=matrix(c(0,nabs,0,0,0,0, r[1],0, sum(ex),con8[1],0,0,
+ sum(r[2:6]),0,0,sum(con8[2:3]), sum(con9),0, r[7],0,0,0,0,con10[1],
+ r[8],0,0,con8[4],0,con10[2], r[9],0,0,0,0,0), nrow=6, byrow=T)
> rownames(F)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> colnames(F)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> # Exibir a matriz F
> round(F,6)

```

	N	V	H	O	P1	P2
N	0.000000	0.015909	0.000000	0.000000	0.0e+00	0.000000
V	0.000050	0.000000	0.317763	0.498129	0.0e+00	0.000000
H	0.000520	0.000000	0.000000	0.232971	1.8e-05	0.000000
O	0.008403	0.000000	0.000000	0.000000	0.0e+00	0.613200
P1	0.000000	0.000000	0.000000	0.000053	0.0e+00	0.000017
P2	0.006935	0.000000	0.000000	0.000000	0.0e+00	0.000000

```

>
>

```

A matriz **F** pode ser representada graficamente no fluxograma do ecossistema em equilíbrio, o que se faz na figura 14.6.

Nesta figura, os números nas caixas são os valores das variáveis no equilíbrio. Os números associados às setas são as transferências de material no equilíbrio.

A análise da matriz **F** é um assunto a abordar adiante, antes vamos estabelecer a matriz do ciclo de nutrientes.

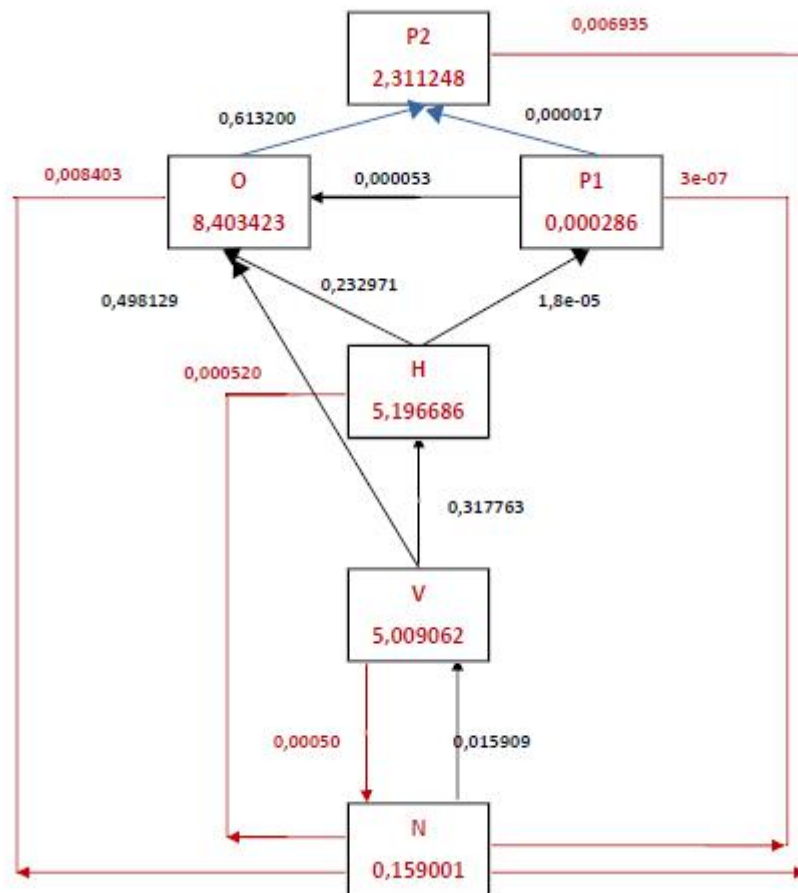


Figura 14.6. Fluxograma do ecossistema, com a matriz **F** inserida. Ver o texto destacado

#### 14.4.2 O Fluxo do Nutriente

Para obter a matriz das transferências do nutriente **Fn**, so temos que multiplicar os elementos da matriz das transferências de biomassa pelos respectivos teores em nutriente. É o que vamos fazer:

```

> # nutriente para o solo
> #teor de nutrient na biomassa dos compartimentos
> te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
> #biomassa que cai multiplivada pelo seu teor de nutriente
> r=te*m
>
> #matrix das transferencia de nutriente linha-->coluna
> Fn=matrix(c(0,nabs,0,0,0,0, r[1],0,te[1]*F[2,3],te[1]*F[2,4],0,0,
+ sum(r[2:6]),0,0,te[2]*F[3,4],te[2]*F[3,5],0, r[7],0,0,0,0,te[7]*F[4,6],
+ r[8],0,0,te[8]*F[5,4],0,te[8]*F[5,6], r[9],0,0,0,0,0), nrow=6, byrow=T)
> rownames(Fn)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> colnames(Fn)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> round(Fn,7)

```

	N	V	H	O	P1	P2
N	0.0000000	0.0159087	0.0000000	0.0000000	0e+00	0.0000000
V	0.0000501	0.0000000	0.0003178	0.0004981	0e+00	0.0000000

```

H      0.0005197    0.0000000    0.0000000    0.0023297    2e-07    0.0000000
O      0.0084034    0.0000000    0.0000000    0.0000000    0e+00    0.0613200
P1     0.0000003    0.0000000    0.0000000    0.0000053    0e+00    0.0000017
P2     0.0069352    0.0000000    0.0000000    0.0000000    0e+00    0.0000000
>
> # nutriente nos compartimentos
> round(y[-1]*te,5)
[1] 0.00501 0.00743 0.00777 0.01207 0.01235 0.01234 0.84034 0.00003 0.69352

```

Na figura 14.7 apresenta-se o fluxograma da matriz **F<sub>n</sub>**.

Chegados aqui, interessa verificar se nos compartimentos do ecossistema em equilíbrio as entradas de matéria são iguais às saídas. Isto acontece se a soma dos elementos da linha **i** for igual à soma da coluna **i**. Eis o resultado:

```

> #####
> #balanço dos compartimentos. Biomassas e nutriente
> #biomassa
> c(sum(F[1,])-sum(F[,1]), sum(F[2,])-sum(F[,2]),sum(F[3,])-sum(F[,3]),
+ sum(F[4,])-sum(F[,4]), sum(F[5,])-sum(F[,5]), sum(F[6,])-sum(F[,6]))
[1] 1.155404e-09 8.000334e-01 -8.425479e-02 -1.095498e-01 5.247101e-05
[6] -6.062812e-01
>
> #balanço dos compartimentos. Nutriente
> c(sum(Fn[1,])-sum(Fn[,1]), sum(Fn[2,])-sum(Fn[,2]),sum(Fn[3,])-sum(Fn[,3]),
+ sum(Fn[4,])-sum(Fn[,4]), sum(Fn[5,])-sum(Fn[,5]), sum(Fn[6,])-sum(Fn[,6]))
[1] 1.155404e-09 -1.504273e-02 2.531789e-03 6.689025e-02 7.100252e-06
[6] -5.438641e-02

```

Se atendermos às inexactidões associadas aos processos numéricos das simulações em computador, podemos admitir que os compartimentos estão equilibrados. As diferenças entre as saídas e entradas são todas inferiores a uma unidade quer de biomassa, quer de nutriente.

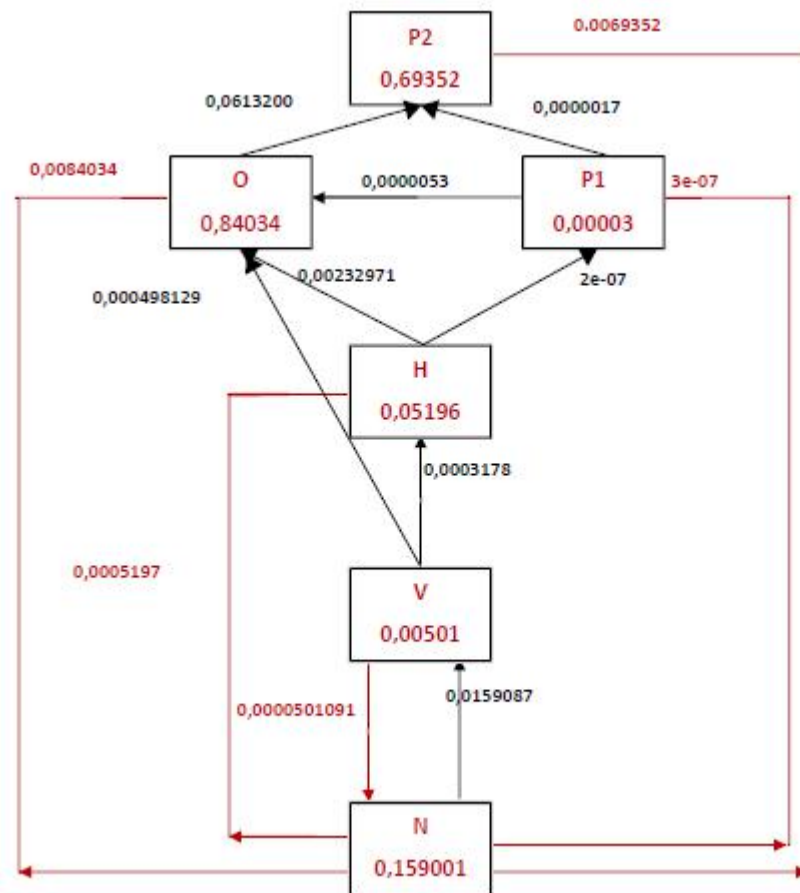


Figura 14.7. Fluxograma do ecossistema, com a matriz **F<sub>n</sub>** inserida. Todos os valores se referem a peso de nutriente

As matrizes **F** e **F<sub>n</sub>** e os fluxogramas associados das figuras 14.6 e 14.7 (podiam ser de energia ou de fluxos de informação) expressam o resultado da ação conjunta de todas interações consideradas (predação, competição e mutualismo), da **MET** que se estabelece e dão-nos um quadro de informação global, holística e sintética do funcionamento de todo ecossistema. Esta informação final foi obtida por via simulatória, **mas pode ser medida em ecossistemas reais** e submetida a análise, para aprofundarmos o nosso conhecimento sobre o ecossistema em causa. Um método de análise para este efeito é o método que estabelecemos denominado SBCANAL, a introduzir na Parte IV do livro.

Vamos repetir o mesmo exercício só para a existência da teia alimentar (as outras interações são eliminadas), a situação quase exclusivamente considerada na literatura. Eis o resultado:

```
> #redes_soal
>
> # Introduzir o sistema
> rm(list=ls(all=TRUE))
>
> library(rootSolve)
>
> modul<-function(times,y,parms) {
+   n<-y
+
+   r<-c(0.05, 0.09, 0.071, 0.057, 0.055, 0.07, 0.06, 0.035, 0.02)
+   b<-c(20, 0.2, 0.21, 0.28, 0.29, 0.27)
+   b7<-c(b[1], b[2], b[3])/3
+   b8<-c(b[4], b[5], b[6])/2.5
+   bm7<-mean(b7)/5
+   bm8<-mean(b8)/4
+   b9<-c(bm7, bm8)
+
+   #planta:consumo total dos herbívoros e e omnívoro
+   #herb & omniv
+   ex<-sum( y[2]*y[3]/(70+0.2*y[2]), y[4]*y[2]/(90+0.3*y[2]),
+ y[5]*y[2]/(90+0.3*y[2]), y[6]*y[2]/(80+0.3*y[2]), y[7]*y[2]/(75+0.3*y[2]),
+ y[8]*y[2]/(83+0.3*y[2]))
+
+   #consumos dos predadores y[8], y[9] e y[10]
+   prey7<-y[8]*c(y[3]/(50+0.2*y[3]), y[4]/(60+0.3*y[4]),
+ y[9]/(45+0.23*y[9]))
+   prey8<-y[9]*c(y[5]/(50+0.21*y[5]), y[6]/(60+0.3*y[6]),
+ y[7]/(70+0.3*y[7]))
+   prey9<-c(y[10]*y[8]/(30+0.2*y[8]), y[10]*y[9]/(40+0.3*y[9]))
+   #comp. oblig mutual prey
+
+   #capacidade de sustentação do predador e omnívoroy[8]
+   k7<-sum(b7*c(y[2], y[3], y[4]));
+
+   #capacidade de sustentação do predador y[9]
+   k8<-sum(b8*c(y[5], y[6], y[7]))
+   #capacidade de sustentação do predador y[10]
+   k9<-sum(b9*c(y[8], y[9]))
+   #fração caída
+   fr=0.01
+   biom=c(y[2:10])
+   m=fr*biom
+   #teor
+   te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
+   return=te*m
+
+   #Equações diferenciais do nutriente e das espécies
+   dy1.dt<-sum(te*m)-y[2]*y[1]/(50+0.4*y[1])
+   dy2.dt<-y[2]*r[1]*(log(1000*y[1])-log(y[2]))-ex-m[1]
+   dy3.dt<-y[3]*r[2]*(log(b[2]*y[2])-log(y[3]))-prey7[1]-m[2]
+   dy4.dt<-y[4]*r[3]*(log(b[3]*y[2])-log(y[4]))-prey7[2]-m[3]
+   dy5.dt<-y[5]*r[4]*(log(b[4]*y[2])-log(y[5]))-prey8[1]-m[4]
+   dy6.dt<-y[6]*r[5]*(log(b[5]*y[2])-log(y[6]))-prey8[2]-m[5]
+   dy7.dt<-y[7]*r[6]*(log(b[6]*y[2])-log(y[7]))-prey8[3]-m[6]
+   dy8.dt<-y[8]*r[7]*(log(k7)-log(y[8]))-prey9[1]-m[7]
+   dy9.dt<-y[9]*r[8]*(log(k8)-log(y[9]))-prey9[2]-m[8]
```

```

+       dy10.dt<-y[10]*r[9]*(log(k9)-log(y[10]))-m[9]
+
+   return(list(c(dy1.dt,dy2.dt,dy3.dt, dy4.dt, dy5.dt, dy6.dt,dy7.dt,dy8.dt,
dy9.dt, dy10.dt)))
+ }
>
> #parms<-c(r, b, k)
> initials<-c(40, 400, 36, 36, 36, 36, 36, 12, 12, 4)
>
> ##### Ecossistema no equilíbrio
>
> y<-initials
> ST2 <- runsteady(y=y,func=modul,parms=parms,times=c(0,5000))
> y<-ST2$y
> y
[1] 0.14932934 5.56989245 0.14085792 0.12860277 1.28237133 1.32340360
[7] 1.28840203 8.81069761 0.05805348 2.42476807
>
> #####
> # Fluxo de materiais
> #####
>
> ## nutriente absorvido
> nabs=y[2]*y[1]/(50+0.4*y[1])
>
> ## consumos dos herbivoros
>
> ex<-c( y[3]*y[2]/(70+0.2*y[2]), y[4]*y[2]/(90+0.3*y[2]),
y[5]*y[2]/(90+0.3*y[2]), y[6]*y[2]/(80+0.3*y[2]), y[7]*y[2]/(75+0.3*y[2]))
>
> ##### Consumos de y8
>
> con8=y[8]*c(y[2]/(83+0.3*y[2]), y[3]/(50+0.2*y[3]), y[4]/(60+0.3*y[4]),
y[9]/(45+0.23*y[9]))
>
> ###consumo de y9
>
> con9=y[9]*c(y[5]/(50+0.21*y[5]), y[6]/(60+0.3*y[6]), y[7]/(70+0.3*y[7]))
>
> # consumo de y10
>
> con10<-c(y[10]*y[8]/(30+0.2*y[8]), y[10]*y[9]/(40+0.3*y[9]))
>
> #ecossistema simplificado
> N=y[1]
> V=y[2]
> H=sum(y[3:7])
> O=y[8]
> P1=y[9]
> P2=y[10]
>
> fr=0.01 #fração da biomassa perdida para o solo
> biom=c(y[2:10]) # biomassas das espécies
> m=fr*biom # biomassas perdidas pelas espécies
> te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
> r=te*m
> #matrix das transferencia de materiais linha-->coluna
> F=matrix(c(0,nabs,0,0,0,0, r[1],0, sum(ex),con8[1],0,0,
+ sum(r[2:6]),0,0,sum(con8[2:3]), sum(con9),0, r[7],0,0,0,0,con10[1],

```

```

+   r[8],0,0,con8[4],0,con10[2],   r[9],0,0,0,0,0), nrow=6, byrow=T)
> rownames(F)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> colnames(F)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> # Exibir a matriz F
> round(F,6)

```

	N	V	H	O
P1	0.000000	0.016615	0.000000	0.000000
P2	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
N	0.000000	0.016615	0.000000	0.000000
V	0.000056	0.000000	0.280616	0.579592
H	0.000416	0.000000	0.000000	0.043680
O	0.008811	0.000000	0.000000	0.000000
P1	0.000058	0.000000	0.000000	0.011363
P2	0.007274	0.000000	0.000000	0.000000

```

>
> # nutriente para o solo
> #teor de nutrient na biomassa dos compartimentos
>
> #biomassa que cai multiplivada pelo seu teor de nutriente
>
> Fn=matrix(c(0,nabs,0,0,0,0,   r[1],0,te[1]*F[2,3],te[1]*F[2,4],0,0,
+   sum(r[2:6]),0,0,te[2]*F[3,4],te[2]*F[3,5],0,   r[7],0,0,0,0,0,te[7]*F[4,6],
+   r[8],0,0,te[8]*F[5,4],0,te[8]*F[5,6],   r[9],0,0,0,0,0), nrow=6, byrow=T)
> rownames(Fn)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> colnames(Fn)=c('N','V','H','O','P1','P2')
> round(Fn,7)

```

	N	V	H	O	P1	P2
N	0.0000000	0.0166151	0.0000000	0.0000000	0.00e+00	0.0000000
V	0.0000557	0.0000000	0.0002806	0.0005796	0.00e+00	0.0000000
H	0.0004164	0.0000000	0.0000000	0.0004368	3.82e-05	0.0000000
O	0.0088107	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00e+00	0.0672622
P1	0.0000581	0.0000000	0.0000000	0.0011363	0.00e+00	0.0003518
P2	0.0072743	0.0000000	0.0000000	0.0000000	0.00e+00	0.0000000

```

> # nutriente nos compartimentos
> round(y[-1]*te,5)
[1] 0.00557 0.00141 0.00129 0.01282 0.01323 0.01288 0.88107 0.00581 0.72743
> #####
> #balanço dos compartimentos. Biomassas e nutriente
>
> c(sum(F[1,])-sum(F[,1]), sum(F[2,])-sum(F[,2]),sum(F[3,])-sum(F[,3]),
+ sum(F[4,])-sum(F[,4]), sum(F[5,])-sum(F[,5]), sum(F[6,])-sum(F[,6]))
[1] 2.547397e-10 8.436487e-01 -2.327042e-01 4.679714e-02 1.112314e-02
[6] -6.688648e-01
>
> #balanço dos compartimentos. Nutriente
> c(sum(Fn[1,])-sum(Fn[,1]), sum(Fn[2,])-sum(Fn[,2]),sum(Fn[3,])-sum(Fn[,3]),
+ sum(Fn[4,])-sum(Fn[,4]), sum(Fn[5,])-sum(Fn[,5]), sum(Fn[6,])-sum(Fn[,6]))
[1] 2.547397e-10 -1.569921e-02 6.107012e-04 7.392015e-02 1.507970e-03
[6] -6.033961e-02

```

Na secção 31.6 de B16 ilustramos a simulação de um ecossistema estocástico.

Na secção 31.7 de B16 analisamos o aproveitamento das populações do ecossistema.

## 14.5 Comentários Conclusivos

Acerca do que apresentámos neste capítulo anotamos o seguinte:

- Sem hiatos de conceptualização e modelação, de forma integrada, é possível desenvolver uma sequência de modelos que começa na população isolada e culmina no ecossistema ;



- É possível considerar a modelação simultânea de mais de um tipo de interação;
- É altamente provável que os ecossistemas possam ser modelados como modelos MAR (1);
- As secções 14.3 e 14.4 mostram que é possível abordar de forma integrada a dinâmica do ecossistema e as redes ecológicas conexas, que caracterizam a topologia da sua estrutura;
- Mesmo num sistema simples como o que foi construído, usado com propósito didático, a complexidade das interações diretas e indiretas, entre as componentes, torna muito difícil fazer predições sobre a resposta do sistema a perturbações;
- O procedimento apresentado tem outra vantagem sobre a abordagem isolada de cada tipo de rede ecológica, pois tem capacidade preditiva, o que nenhuma rede ecológica possui;
- As sugestões de melhoramento inseridas na caixa 30.2 de B16 certamente que podem ser estendidas ao estudo do ecossistema;
- A abordagem proposta ainda carece de exaustiva confirmação empírica, o que não é fácil de obter. Esta é uma característica do estado atual do estudo da comunidade e do ecossistema que se tem concentrado mais na abordagem teórica, sendo relativamente mais parca em dados empíricos, o que felizmente vem sendo corrigido;
- A possibilidade de podermos formular modelos de ecossistemas, integrando simultaneamente qualquer tipo de interação, abre um novo campo para a pesquisa sobre a sua estrutura e o seu funcionamento. Por exemplo, inquirir sobre as relações entre as biodiversidades taxonómica e funcional e o funcionamento do ecossistema.

Propusemos assim um procedimento para ultrapassar duas das mais frequentemente anotadas insuficiências do atual da análise das comunidades e ecossistemas (e.g., Ings, T. C. *et al.*, 2009).

Nos capítulos 32 a 41 de B16, introduzimos vários tópicos de ecologia da comunidade e do ecossistema, tais como atributos da comunidade, a modelação da sucessão ecológica, análise de redes ecológicas e ecologia numérica.

## 14.6 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barreto, L. S., 2011. Modelling and Simulating Omnivory. *Silva Lusitana*, 19(1):47-58.  
<http://www.inrb.pt/inia/silva-lusitana>
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Canham, C.D., J.J. Cole e W.K. Lauenroth, Compiladores, 2003. *Models in Ecosystem Science*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Chapin III, F. S., P. A. Matson, and H. A. Mooney, 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York.
- Csárdi, G. e T. Nepusz, 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695. <http://igraph.org>
- Fontaine, C., *et al.*, 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*, 14: 1170–1181. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01688.x
- Hampton, S. E. *et al.*, 2013. Quantifying effects of abiotic and biotic drivers on community dynamics with multivariate autoregressive (MAR) models. *Ecology*, 94(12): 2663–2669.
- Holmes, E. E., E. J. Ward e K. Wills, 2012. MARSS: Multivariate Autoregressive State-space Models for Analyzing Time-series Data. *The R Journal*, 4(1):11-19.

- Holmes, E., E. Ward e K. Wills, 2013. *MARSS: Multivariate Autoregressive State-Space Modeling*. R package version 3.9.
- Ings, T. C. *et al.*, 2009. Ecological networks – beyond food webs. *J. Anim. Ecol.*, 78: 253–269.
- Jørgensen, S. E., 2009, Compilador. *Ecosystem Ecology*. Elsevier B.V.
- Jørgensen, S. E. *et al.*, 2007, Compiladores. *A New Ecology. Systems Perspective*. Elsevier B.V.
- Kolaczyk, E. D. G. Csárdi, 2014. *Statistical Analysis of Network Data with R*. Springer, Berlin.
- Scheef L., 2013. *MAR1: Multivariate Autoregressive Modeling for Analysis of Community Time-Series Data*. R package version 1.0.
- Weathers, K. C., D. L. Strayer e G. E. Likens, 2013. *Fundamentals of Ecosystem Science*. Academic Press/Elsevier, Waltham, MA , USA.

## PARTE IV

“In other words, we are not simply looking for truth, we are after interesting and enlightening truth, after theories which offer solution to interesting *problems*.”  
Karl Popper – *Objective Knowledge*

### Aplicações

Nesta parte do livro, explanamos um procedimento para identificar espécies angulares e fatores controladores do ecossistema

## 15 Identificação de Espécies Angulares e Componentes Controladoras no Ecossistema

### 15.1 Introdução

Se a leitora não está familiarizada com a análise de redes sugiro que consulte o capítulo 34 de B16. Um índice que utilizaremos aqui é o **coeficiente de agregação** (*clustering coefficient*) ou a **transitividade** (*transitivity*) que se explana na secção 34.7 de B16. Sugiro também a consulta das secções 37.6 e 37.7 de B16.

O crescente efeito disruptivo da humanidade na biosfera, torna a detecção das espécies angulares e dos fatores controladores do ecossistema quase um imperativo ético, para os ecologistas. Assim, não surpreende que este assunto já tenha sido abordado por outros autores, tais como Libralato, Christensenc, and Pauly (2006), Smith et al. (2014), and Zhao et al. (2016).

Apoiando-nos na secção 37.8 de B16, vamos, pois, estabelecer um método para identificação das espécies angulares e das componentes controladoras da estrutura e dinâmica do ecossistema. Aplicaremos o método a dados de um sistema simulado e de um sistema real.

A plataforma R será usada, apoiando-nos ainda nas suas seguintes bibliotecas (*packages*): **IMARSS** (Holmes, Ward, and Wills, 2012), para obter dados de um ecossistema real; **mAr** (Barbosa, 2012) para ajustar o modelo MAR(1); **igraph** (Csárdi e Nepusz, 2006; Kolaczyk, and Csárdi, 2014) para a análise de redes.

### 15.2 O Método Proposto

O procedimento integra os conceitos e modelos seguintes:

- Os ecossistemas são modeláveis por MAR(1)(Parte III).
- O conceito de autocatálise (secção 37.6 de B16).
- O conceito de efeitos totais positivos (secção 1.2).
- O conceito de **coeficiente de agregação** ou **transitividade** (secção 34.7 de B16).

O procedimento é sustentado pela seguinte conjectura:

*As espécies correspondentes a vértices com elevado coeficiente de agregação ou transitividade, nas redes ou grafos associados à matriz dos efeitos totais positivos (METP), devem contribuir fortemente para o processo de autocatálise e por isso têm elevada probabilidade de serem espécies angulares ou fatores controladores do ecossistema.*

Dispondo-se de dados simulados ou de ecossistemas reais (séries temporais multivariadas) efetuar o seguinte:

1. Ajustar um MAR(1) aos dados (biblioteca **mAr**);
2. Da matriz da comunidade extrair a matriz dos efeitos totais positivos (subsecção 13.2.3);
3. Usar esta matriz como matriz ponderada de adjacência e obter a correspondente rede (biblioteca **igraph**);
4. Calcular os coeficientes de agregação dos nós (biblioteca **igraph**);
5. Selecionar os nós (componentes) com coeficientes elevados como candidatos a espécies angulares ou fatores controladores do ecossistema.

O fluxograma do processo exhibe-se na figura 15.1.

Designamos este procedimento por método **SBCANAL**, sendo aplicável, na generalidade, aos sistemas complexos de qualquer natureza, como por exemplo, sistemas macro-económicos (Barreto, 2019).



Figura 15.1. Fluxograma do procedimento para detetar espécies angulares e fatores controladores do ecossistema

### 15.3 A Identificação de Espécies Angulares

No ecossistema apresentado no capítulo 14 assinalámos ser o predador de topo  $y_{10}$  um espécie angular. Vamos simular novamente o mesmo ecossistema e aplicar o método SBCANAL à série multivariada da sua saída, no R. Eis o procedimento completo, copiado do R e aqui colado:

```

> library(deSolve)
> library(rootSolve)
> library(mAr)
Warning message:
package 'rootSolve' was built under R version 3.3.2
>
> modul<-function(times,y,parms) {

```

```

+   n<-y
+
+   r<-c(0.05, 0.09, 0.071, 0.057, 0.055, 0.07, 0.06, 0.035, 0.02)
+   b<-c(20, 0.2, 0.21, 0.28, 0.29, 0.27)
+   b7<-c(b[1], b[2], b[3])/3
+   b8<-c(b[4], b[5], b[6])/2.5
+   bm7<-mean(b7)/5
+   bm8<-mean(b8)/4
+   b9<-c(bm7, bm8)
+
+
+   #plant:consumption of the plant
+   #herb & omniv
+   ex<-sum( y[2]*y[3]/(70+0.2*y[2]), y[4]*y[2]/(90+0.3*y[2]),
+           y[5]*y[2]/(90+0.3*y[2]), y[6]*y[2]/(80+0.3*y[2]),
+   y[7]*y[2]/(75+0.3*y[2]),
+   + y[8]*y[2]/(83+0.3*y[2]))
+
+   #competition and predation of the herbivores
+   #inicial/final<-iniciais/(bi*resouce)
+
+   a1n<-c(0, 0, 0.02, 0.03, 0.04)
+   y1n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+   #####
+
+   a2n<-c(0, 0, 0.01, 0.02, 0.03)
+   y2n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+   a3n<-c(-0.04, -0.03, 0, 0.01, 0.02)
+   y3n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+   a4n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+   y4n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+   a5n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+   y5n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+
+   #effects of competition
+   comp2<-sum(a1n*y1n)
+   comp3<-sum(a2n*y2n)
+   comp4<-sum(a3n*y3n)
+   a5n<-c(-0.04, -0.03, -0.02, 0, 0)
+   y5n<-log(c(y[3], y[4], y[5], y[6], y[7]))
+   comp5<-sum(a4n*y4n)
+   comp6<-sum(a5n*y5n)
+
+   #consumption of predators y[8], y[9] & y[10]
+   prey7<-y[8]*c(y[3]/(50+0.2*y[3]), y[4]/(60+0.3*y[4]), y[9]/(45+0.23*y[9]))
+   prey8<-y[9]*c(y[5]/(50+0.21*y[5]), y[6]/(60+0.3*y[6]), y[7]/(70+0.3*y[7]))
+
+   prey9<-c(y[10]*y[8]/(30+0.2*y[8]), y[10]*y[9]/(40+0.3*y[9]))
+   #comp. oblig mutual prey
+
+   #carrying capacity of y8
+   k7<-sum(b7*c(y[2], y[3], y[4]));
+
+   #carrying capacity of y9
+   k8<-sum(b8*c(y[5], y[6], y[7]))
+   #carrying capacity of y10
+   k9<-sum(b9*c(y[8], y[9]))
+   #fraction of biomass that falls
+   fr=0.01
+   biom=c(y[2:10])
+   m=fr*biom # fallen biomass

```

```

+ #nutrient in the biomasses
+ te=c(0.001,rep(0.01,5),rep(0.1,2),0.3)
+
+ #ODE
+ dy1.dt<-sum(te*m)-y[2]*y[1]/(50+0.4*y[1])
+ dy2.dt<-y[2]*r[1]*(log(1000*y[1])-log(y[2]))-ex-m[1]
+ dy3.dt<-y[3]*r[2]*(8*y[4]-10^(-10))*(log(b[2]*y[2])-
log(y[3])+comp2)-
+ prey7[1]-m[2]
+ dy4.dt<-y[4]*r[3]*(9*y[3]-10^(-10))*(log(b[3]*y[2])-
log(y[4])+comp3)-
+ prey7[2]-m[3]
+ dy5.dt<-y[5]*r[4]*(log(b[4]*y[2])-log(y[5])+comp4)-prey8[1]-m[4]
+ dy6.dt<-y[6]*r[5]*(log(b[5]*y[2]*(2-exp(-0.003*y[7])))-
log(y[6])
+ +comp5)-prey8[2]-m[5]
+ dy7.dt<-y[7]*r[6]*(log(b[6]*y[2]*(2-exp(-0.03*y[7])))-
log(y[7])+comp6)-
+ prey8[3]-m[6]
+ dy8.dt<-y[8]*r[7]*(log(k7)-log(y[8]))-prey9[1]-m[7]
+ dy9.dt<-y[9]*r[8]*(log(k8)-log(y[9]))-prey9[2]-prey7[3]-m[8]
+ dy10.dt<-y[10]*r[9]*(log(k9)-log(y[10]))-m[9]
+
+
+ return(list(c(dy1.dt,dy2.dt,dy3.dt,          dy4.dt,          dy5.dt,
dy6.dt,dy7.dt,dy8.dt,
+ dy9.dt, dy10.dt)))
+
+ ####
+
+ }
>
> #parms<-c(r, b, k)
> initials<-c(40, 400, 36, 36, 36, 36, 36, 12, 12, 4)
> t.s<- seq(1, 300, by=0.1)
>
> out<- ode(y=initials, times=t.s, modul)
> #matplot(out[,1], out[,-1], type="l", xlab="Tempo", ylab="N")
>
>
> y<-initials
> ST2 <- runsteady(y=y,func=modul,parms=parms,times=c(0,5000))
> ye<-ST2$y
> ye # ponto fixo
[1] 0.1590013091 5.0090621641 0.7430847673 0.7773484198 1.2074297620
[6] 1.2346934021 1.2341296936 8.4034232056 0.0002859149 2.3117477578
>
> h=out[,-1]
>
> g<-seq(1,2991,10)
>
> M=h[g,]
>
> y=mAr.est(M,1,1)
>
> # matriz dos efeitos totais
> E=-ginv(y$AHat)
> # METP
> AS=E

```

```

> n=1:10
> for (i in n) {
+   for (j in n) {
+     if (AS[i,j]<0) {AS[i,j]=0}
+   }
+ }
> rownames(AS)=c('N','V','H1','H2','H3','H4','H5','O','P1','P2')
> colnames(AS)=rownames(AS) # AS is the matrix of total positive effects
> library(igraph)

```

Attaching package: 'igraph'

The following objects are masked from 'package:stats':

decompose, spectrum

The following object is masked from 'package:base':

union

```

>
> #Análise de redes
> net.adjacency=AS
> net= graph.adjacency(net.adjacency)
>
> #Transitividade desejada
> TR=transitivity(net, type="weighted")
> round(TR,3)
[1] 0.333 0.700 0.571 0.476 0.600 0.667 0.900 0.600 0.667 1.000
>

```

Nesta saída última, vemos que o coeficiente de agregação da variável  $y_{10}$ , destacado a vermelho, é o maior de todos eles, sendo igual a 1.

O método produziu um resultado correto, confirmando o predador de topo como uma espécie angular.

### 15.3 A Identificação de Fatores Controladores do Ecossistema

Nesta secção uso dados do conhecido projeto Isle Royale ([www.isleroyalewolf.org](http://www.isleroyalewolf.org); Nelson, Peterson, and Vucetich, 2008). Este projeto é o mais longo e ininterrupto estudo da relação predador-presa existente.

As colunas dos dados, da esquerda para a direita, são: o número de lobos (**W**), o número de alces (**M**), média das temperaturas de janeiro e fevereiro (**wtemp**), média da precipitação de janeiro e fevereiro (**wprecip**) e média das temperaturas de julho e setembro (**stemp**).

A aplicação do método aos dados do projeto, no R:

```

> library(MARSS)#onde está o ficheiro dos dados
> library(mAr)
> library(igraph)
> #Data isleRoyal
> royale.dat=(isleRoyal[1:53,c(2,3,4,10,6)])
>
> #Ajustar MAR(1)
> y=mAr.est(royale.dat,1,1)
>
> #A matriz dos coeficientes é a matriz y$AHat

```



```

> E=-ginv(y$AHat) # Matriz dos efeitos totais
>
> #Extrair a matriz dos efeitos totais positivos
> AS=E
> n=1:5
> for (i in n) {
+ for (j in n) {
+   if (AS[i,j]<0) {AS[i,j]=0}
+ }
+ }
> rownames(AS)=c('W', 'M', 'wtemp ', 'wprecip', 'stemp')
> colnames(AS)=rownames(AS)
>
> #Análise da rede
> net.adjacency=AS
> net= graph.adjacency(net.adjacency)
>
> #Obter os coeficientes de agregação
> TR=transitivity(net, type="weighted")
> round(TR,3)
[1] 0.667    NaN 0.667 1.000 1.000 Coeficientes de agregação dos nós

```

O output obtido insere-se no quadro 15.1.

Quadro15.1. Os coeficientes de agregação das componentes dos dados de Isle Royale

W	M	wtemp	wprecip	stemp
0.667	NaN	0.667	1.000	1.000

Para avaliar os valores exibidos no quadro 15.1, uso a apreciação do projeto explanada em Nelson, Peterson, and Vucetich (2008). Na página 108 deste artigo afirma-se o seguinte (texto traduzido):

- ‘Os lobos parece terem relativamente pouco impacte na abundância dos alces’, e são o fator menos importante nas flutuações a curto prazo da abundância do alce.
- ‘Os fatores climáticos (tais como o calor de verão e o rigor do inverno) são muito mais importantes’.

No quadro 15.1, só dois fatores climáticos têm coeficientes de agregação igual a 1. Um parâmetro é medido no verão (temperatura, **stemp**) e o outro no inverno (precipitação, **wprecip**). Verificamos que os resultados do quadro 15.1 são corroborados pela evidência empírica detetada por Nelson, Peterson, and Vucetich (2008:108).

O facto de o sistema ser muito sensível às componentes de elevado coeficiente de agregação, como se mostrou, faz suspeitar que os valores dos coeficientes de agregação sejam um indicador da sensibilidade do sistema às variações de cada uma das suas componentes, uma a uma. Esta suspeita é confirmada, ilustrada e detalhada no capítulo 18 de Barreto (2017).

#### 14.4 Comentários Conclusivos

Os resultados obtidos nas secções 15.2 e 15.3 sustentam a aplicação do método SBCANAL na identificação de espécies angulares e fatores controladores do ecossistema.

A descoberta da relação entre a autocatálise (uma forma generalizada de mutualismo) e os efeitos totais positivos é concetual e teoricamente relevante. A relevância da autocatálise para a estrutura e dinâmica dos sistemas complexos é aqui corroborada e reforçada.

O método requer séries temporais longas de dados, o que nos convida a repensar as políticas de financiamento dos projetos de ecologia, que geralmente têm a duração de 3 a 5 anos.

Voltaremos a este assunto na Parte V do livro, dedicada à avaliação global da teoria explanada ao longo deste livro.

## 15.5 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barbosa, S. M., 2012. mAr: Multivariate AutoRegressive analysis. R package version 1.1-2. <https://CRAN.R-project.org/package=mAr>
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. E-book. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica. Uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. E-book. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2017. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Second edition. E-book, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/15100>
- Barreto, L. S., 2019. *The Analysis of Complex Adaptive Systems. Method SBCANAL*. E-book, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/15100>
- Barreto, L. S., in press. A Procedure to Identify Keystone Species, and Controlling Components in Ecosystem. Submitted to *Silva Lusitana* in April, 2017.
- Csárdi, G., and T. Nepusz, 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695. <http://igraph.org>
- Holmes, E., E. J. Ward, and K. Wills, 2012. MARSS: Multivariate Auto-Regressive State-Space Models for Analyzing Time Series. *The R Journal*, 4(1):11-19.
- Jain, S., and S. Krishna, 2001. Crashes, Recoveries, and 'Core-Shifts' in a Model of Evolving Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98:543-547.
- Jain, S., and S. Krishna, 2002. Large Extinctions in an Evolutionary Model: The Role of Innovation and Keystone Species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 99:2055-2060.
- Jordán, F., 2009. Keystone species and food webs. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.*, 364(1524): 1733–1741. doi: [10.1098/rstb.2008.0335](https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0335)
- Jørgensen, S. E., (Main editor), 2009a. *Ecosystem Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Kolaczyk, E. D., and G. Csárdi, 2014. *Statistical Analysis of Network Data with R*. Springer, Berlin.
- Libalatoa, S., V. Christensenc, and D. Paulyc, 2006. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling*, 195:153–171.
- Nelson, M. P., Rolf O. Peterson, and John A. Vucetich, 2008. The Isle Royale Wolf–Moose Project: Fifty Years of Challenge and Insight. *The George Wright Forum*, 25(2):98-113.
- Ramsey, D., and C. Veltman, 2005. Predicting the effects of perturbations on ecological communities: what can qualitative models offer?. *Journal of Animal Ecology*, 74: 905–916. doi: [10.1111/j.1365-2656.2005.00986.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.00986.x)
- Salas, A. K., and S. R. Borrett, 2011. Evidence for the dominance of indirect effects in 50 trophic ecosystem networks. *Ecological Modelling*, 222 (2011): 1192–1204.
- Scharler, U. M., 2009. *Ecological Network Analysis, Ascendency*. Em S. E. Jørgensen, Compilador principal, *Ecosystem Ecology*. Elsevier, Amsterdam. Páginas 57-64.
- Smith, C. et al, 2014. *Report on identification of keystone species and processes across regional seas*. Deliverable 6.1, DEVOTES Project. 105 pp + 1, Annex.
- Tanner, J. E., T. P. Hughes, and J. H. Connell, 1994. Species coexistence, keystone species, and succession: a sensitivity analysis. *Ecology*, 75(8):2204-2219.
- Ulanowicz, R.E., 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *J. theor. Biol.*, 85: 223–245.
- Ulanowicz, R.E., 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry*, 28:321 – 339.

- Ulanowicz, R.E., 2009. Autocatalysis. Em S. E. Jørgensen, (Main editor), *Ecosystem Ecology*. Elsevier, Amsterdam. Pages 41-43.
- Zhao, L. et al., 2016. Weighting and indirect effects of identify keystone species in food webs. *Ecology Letters*, 19:1033-1040.

## PARTE V

### **Avaliação da Teoria**

## 16 Avaliação da Teoria

### 16.1 Introdução

A caracterização geral da teoria foi apresentada no capítulo 1. O seu aspeto mais conspícuo é a existência de uma **hierarquia interligada de modelos correspondente à hierarquia dos biosistemas**.

Nos capítulos 2 a 14 a teoria foi explada com o nível de pormenor pré definido.

Importa agora avaliar a teoria elaborada e exposta.

A avaliação aqui apresentada beneficia de Bunge (2005:432-468; 2009:388-400), Godfrey-Smith (2003), Mahner, and Bunge (1997:128-133).

Este capítulo beneficia largamente do capítulo 19 de Barreto (2017).

### 16.2 A Unidade Semântica

Uma teoria deve ser exposta de forma clara, devendo os conceitos usados ter um significado sem ambiguidades, por isso preciso, e aceite pela comunidade científica conexas à ciência da teoria. Isto é, a teoria deve ter **unidade semântica**.

A estrutura hierárquica da teoria confere-lhe **unidade concetual** e as assunções básicas explicitadas na secção 1.3 proporcionam consistência, homogeneidade, limitação semântica, conectividade concetual, de uma maneira formal e lógica. É também verificado:

- Como se deseja, a interpretação dos conceitos a que a teoria recorre é isenta de ambiguidade e de uso corrente em ciência.
- Admitimos ser a exposição coerente, lógica e clara.
- A matematização da teoria permite o controlo da sua coerência interna, assegura a sua deducibilidade e a sua verificação empírica sem ambiguidade.

### 16.3 Avaliação

Vou avaliar a teoria à luz dos seguintes critérios:

- C1. Evidência empírica
- C2. Coerência interna
- C3. Coerência externa
- C4. Capacidade unificadora
- C5. Profundidade
- C6. Fecundidade

Os resultados apresentados no capítulo 15 validam a conjectura de serem os ecossistemas modeláveis por MAR(1) como se ilustrou tanto na parte II, como na parte III. Dada a estrutura hierárquica e construção integrada da teoria, as suas sistematicidade e deducibilidade, a consequência que emerge desta corroboração é a validação empírica de toda a teoria (secção 1.4).

A unidade semântica da teoria, a sua matematização e deducibilidade formal sustentam a sua coerência interna. Os diversos resultados derivados da teoria (incluídos em B14 e B16) são isentos de contradição. A teoria revela um elevado grau de integração e fornece um modelo adequado do ecossistema. Em B13, B14 e B16 são evidenciadas as ligações internas existentes e

referências cruzadas entre os diversos temas abordados nestes três livros.

A evidência empírica mencionada confere à teoria, em nosso entender, **um aceitável grau de aproximação ou verosimilhança**.

Como não detetei nenhuma incompatibilidade entre a teoria e outros domínios do conhecimento admito ter um grau de aceitável de **coerência externa**. A teoria favorece a utilização de diversos instrumentos de análise utilizados no âmbito do estudo dos sistemas complexos, como se ilustra no capítulo 15.

Abordemos agora o **poder unificador**. Tanto quanto podemos verificar, pela primeira vez, a teoria apresenta integradamente uma concetualização, e modelização de organismos, populações, comunidades e ecossistemas. No contexto da sua teorização integra diversas áreas do conhecimento, tais como evolução, ecologia, matemática, conservação biológica e análise de redes.

A **profundidade** exibida pela teoria é a da hierarquia dos bioníveis da ecologia.

A **fecundidade** atual da teoria é representada no diagrama da figura 16.1.

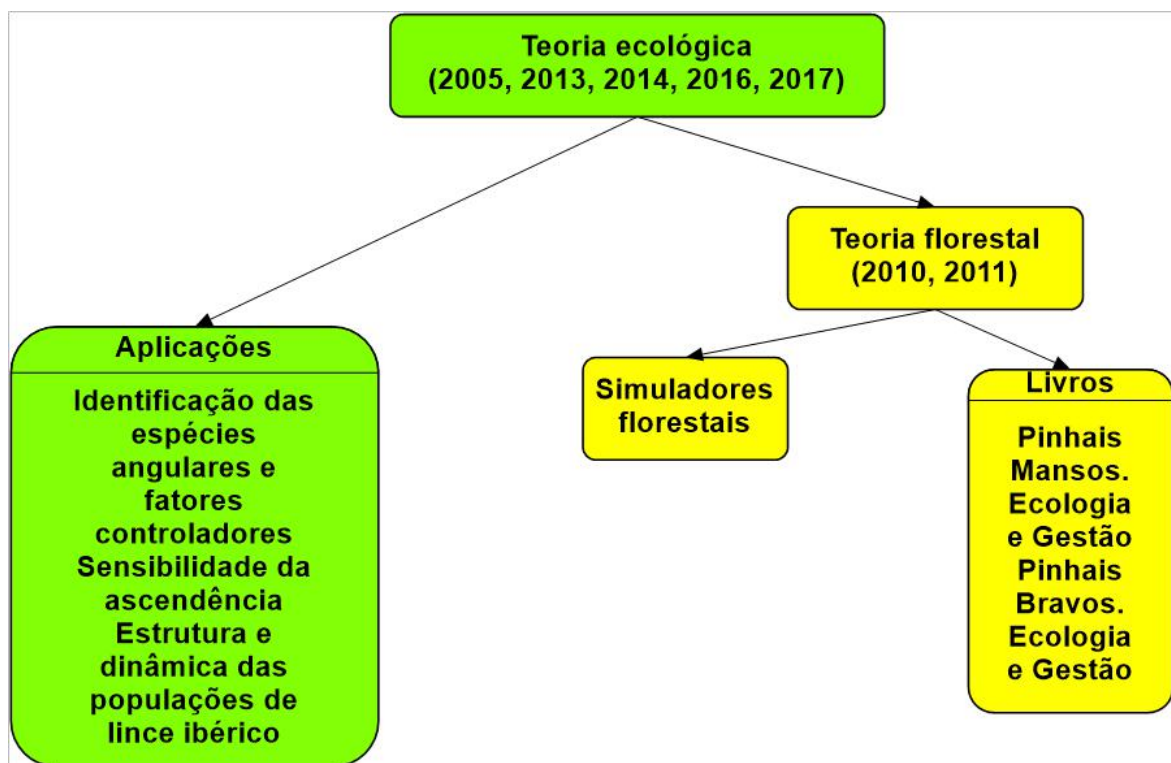


Figura 16.1. Representação diagramática da fecundidade realizada da teoria. As referências bibliográficas conexas a esta figura podem ser facilmente identificadas na bibliografia do capítulo

A teoria permitiu-nos abordar, com sucesso, problemas ecológicos importantes como a identificação das espécies angulares e dos fatores controladores do ecossistema, e assim estabelecer um procedimento aplicável à generalidade dos sistemas complexos.

Em Barreto (2010, 2011), apresento a teoria florestal que estabeleci, que é um caso particular da teoria, ecológica aqui exposta. A teoria florestal permitiu valorizar e aproveitar dados de utilidade até então reduzida, criando uma oportunidade para elaboração de diversos simuladores florestais (e.g., Barreto, 2010a, 2010b), e para a clarificação de alguns problemas que aguardavam solução no seio da ciência florestal.

Em Barreto ( 2010a) apresento um simulador para florestas de *Pinus pinaster*, o pinheiro bravo, que dá informação sobre o crescimento da biomassa e a acreção de CO<sub>2</sub> nela retido. Em Barreto ( 2010b) apresento um simulador para povoamentos puros auto-desbastados e regulares de *Quercus robur*, o carvalho comum, que dá informação sobre a biomassa das componentes da floresta e da árvore média; a densidade do povoamento, dap médio, altura média; produtividade primária líquida; os ciclos de C, N, P, K, Ca, Mg. Outros simuladores florestais, escritos em Visual Basic 6 e Scilab, representam povoamentos puros e mistos de espécies arbóreas europeias e norte-americanas.

Em nosso entendimento, a teoria tem potencialidade para ser instrumento útil **na gestão ecologicamente correta dos recursos naturais, e influenciar o planeamento da investigação ecológica.**

Concluimos aqui a síntese que queríamos divulgar, da teoria ecológica que estabelecemos, na esperança de termos disponibilizado um material de estudo revestido de um mínimo de qualide e utilidade aceitáveis.

## 16.4 Bibliografia Citada e Relacionada

- Barreto, L. S., 2000. *Pinhais Mansos. Ecologia e Gestão*. Estação Florestal Nacional, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2005. *Pinhais Bravos. Ecologia e Gestão*. E-book. Instituto Superior de Agronomia, Departamento de Engenharia Florestal, Lisboa.
- Barreto, L. S., 2009. Caracterização da Estrutura e Dinâmica das Populações de Lince Ibérico (*Lynx pardinus*). Uma Digressão Exploratória. *Silva Lusitana*, 17(2):193-209.
- Barreto, L. S., 2010. *Árvores e Arvoredos. Geometria e Dinâmica*. E-book, Costa de Caparica, Portugal.
- Barreto, L. S., 2010a. Simulação do Carbono Retido no Pinhal Bravo e da sua Acreção. *Silva Lusitana*, 18(1):47-58.
- Barreto, L. S., 2010b. *Simulator SB-IberiQu*. Simulator for pure, even-aged, self-thinned stands of *Quercus robur*, written in Scilab. Submitted to *Silva Lusitana*. **Include in the CD**
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. E-book, Costa de Caparica, Portugal. **Include in the CD**
- Barreto, L. S., 2011. *From Trees to Forests. A Unified Theory*. E-book. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2013. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. I. Populações isoladas*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2014. *Ecologia Teórica uma outra Explicação. II. Interações entre Populações*. Livro eletrónico. Edição do autor, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/14231>
- Barreto, L. S., 2016. *Ecologia Teórica. Uma outra Explicação. III. Comunidade e Ecossistema*. E-book. Costa de Caparica.
- Barreto, L. S., 2017. *Theoretical Ecology. A Unified Approach*. Second edition. E-book, Costa de Caparica. <http://hdl.handle.net/10400.5/15100>
- Bunge, M. , 2009. *Philosophy of Science. From Explanation to Justification*. Volume II. Revised Edition. Transaction Publishers, New Brunswick, U. S. A.
- Godfrey-Smith, P., 2003. *Theory and Reality. An Introduction to the Philosophy of Science*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Jørgensen, S. E., 2009, (Editor). *Ecosystem Ecology*. Elsevier B.V.
- Mahner, M., and M. Bunge, 1997. *Foundations of Biophilosophy*. Springer, Berlin.