

**A VULNERABILIDADE DA ICTIOFAUNA À INVASÃO
POR ESPÉCIES DE PEIXES: UM MODELO BASEADO
NO INDIVÍDUO**

HENRIQUE CORRÊA GIACOMINI

Orientador: Prof. Dr. MIGUEL PETRERE JÚNIOR

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de concentração: Zoologia)

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Março de 2006**

ÍNDICE

	Páginas
RESUMO.....	i
ABSTRACT.....	iii
1. INTRODUÇÃO E REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	1
1.1. <i>O problema: invasões de espécies</i>	1
1.2. <i>Modelos clássicos de comunidades e invasões</i>	5
1.3. <i>Modelagem baseada no indivíduo</i>	10
1.4. <i>Modelos de nicho trófico</i>	19
1.5. <i>Tamanho corporal e alometria</i>	23
1.6. <i>Tradeoffs ecológicos</i>	27
2. OBJETIVOS.....	31
3. METODOLOGIA.....	32
3.1. <i>Estrutura do modelo</i>	32
3.1.1. <i>O ambiente</i>	33
3.1.2. <i>O indivíduo</i>	34
3.1.2.1. <i>Crescimento</i>	35
3.1.2.2. <i>Dieta</i>	40
3.1.2.3. <i>Reprodução</i>	45
3.1.2.4. <i>Super-indivíduos</i>	49
3.1.3. <i>A dinâmica de interações tróficas</i>	50
3.1.3.1. <i>Assimetria de competição</i>	51
3.1.3.2. <i>O princípio da “ordenação de consumo”</i>	52
3.1.4. <i>Movimentação</i>	59
3.1.5. <i>Mortalidade</i>	61
3.2. <i>Implementação do MBI e dos experimentos de assembléia</i>	62
3.2.1. <i>Execução dos módulos durante uma simulação</i>	63
3.2.2. <i>Mecanismo de assembléia para a construção das comunidades</i>	64
3.2.3. <i>Procedimento adotado para os experimentos</i>	65
3.2.4. <i>Análise dos dados das simulações</i>	69
3.2.5. <i>Parametrização</i>	70
3.2.5.1. <i>Definição temporal</i>	70
3.2.5.2. <i>Parâmetros bionômicos</i>	72
3.2.5.3. <i>Longevidade</i>	76
3.2.5.4. <i>Parâmetros de crescimento corporal</i>	77
3.2.5.5. <i>Invasões planejadas</i>	80
3.2.5.6. <i>Condições iniciais</i>	83
4. RESULTADOS.....	84
4.1. <i>Formação das assembléias e viabilidade das espécies</i>	84
4.2. <i>Invasões planejadas</i>	91
4.2.1. <i>Permanência do invasor</i>	91
4.2.2. <i>Extinções de nativos</i>	93
4.2.3. <i>Distância euclidiana (grau de perturbação da comunidade)</i>	100
5. DISCUSSÃO.....	101
5.1. <i>O processo de assembléia</i>	101
5.1.1. <i>Acúmulo de invasões e persistência das comunidades</i>	101
5.1.2. <i>Viabilidade das espécies modeladas</i>	106
5.2. <i>Invasões planejadas</i>	108
5.2.1. <i>Permanência do invasor</i>	108
5.2.2. <i>Efeitos sobre as comunidades nativas</i>	111
5.3. <i>Considerações sobre o modelo</i>	115
6. CONCLUSÕES.....	125
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	125
ANEXOS.....	144

Agradecimentos

Devo, antes de tudo, agradecer à UNESP e aos departamentos de Zoologia e Ecologia pelo apoio, pela estrutura e por depositar a confiança num projeto pouco convencional. Agradeço ao CNPq pela bolsa concedida, que foi indispensável para a realização deste trabalho.

Ao meu orientador, prof. Dr. Miguel Petrere Jr, um agradecimento especial. Sou profundamente grato pelos ensinamentos, pela ótima convivência e por minha formação como e pessoa e profissional. O que aprendi com você, Miguel, vai muito além de Estatística e Ecologia. A admiração pela Ciência, e pelas pessoas que a constroem, a humildade, a importância do esforço e do temperamento, todos foram aprimorados durante esses dois anos de convívio. Graças à sua visão ética, sábia e honesta, hoje dou o devido valor a toda a educação que o país me concedeu, ao longo de minha vida de estudante, e tenho melhor consciência das grandes responsabilidades que tenho pela frente. Mais do que um orientador, foi um grande amigo. Nunca vou esquecer das boas conversas, das muitas risadas, e dos encontros na UNESP e em sua casa (e, claro, dos deliciosos almoços). Sinto-me honrado de ter conhecido essa pessoa que tanto admiro e respeito.

Outra pessoa importantíssima para minha formação foi (e continua sendo) o prof. Dr. Paulo De Marco Jr. Seu fascínio pela ciência, sua dedicação ao trabalho e sua paixão pela educação e conservação são exemplares. Sempre que nos encontramos, me benefico de sua empolgação, que lhe é característica. E, claro, sua ajuda foi fundamental para a concepção e realização deste trabalho. Além de compartilhar idéias, me ofereceu apoio intelectual e toda a estrutura do Laboratório de Ecologia Quantitativa, da Universidade Federal de Viçosa. Já aproveito para agradecer também à UFV, por este apoio institucional e pela boa formação que me ofereceu durante minha graduação em Biologia.

Agradeço aos professores e funcionários do Departamento de Ecologia da UNESP de Rio Claro, pela convivência amigável ao longo dos dois últimos anos. Agradeço

também ao prof. Bryan Manly pelos ensinamentos em sua disciplina e pela atenção nas conversas que tivemos. À prof. Dra. Maria Aparecida P. Abuabara, do Departamento de Matemática da UNESP, pelas conversas sobre modelos matemáticos e pelo apoio nesta empreitada. Ao prof. Dr. Carlos Edwar (e, de novo, ao Miguel) por ter me dado a oportunidade de viajar para a Amazônia, e conhecer Manaus, a UFAM e o INPA, instituições que respeito muito.

Todas as minhas conquistas serão eternamente dedicadas à minha família. Sem a educação e os princípios que me foram ensinados, e sem a estrutura privilegiada que tive, não teria chances de chegar onde agora estou. Agradeço ao meu pai, Fredolino, e à minha mãe, Ana, não apenas por criarem este ser humano aqui escreve, mas pelos 25 anos vividos juntos, compartilhando comigo os nossos melhores e piores momentos, me incentivando incondicionalmente e me dando liberdade para escolher os rumos de minha vida (e também orientando nessa complicada tarefa). Aos meus irmãos Giovani (Perô...), Fernanda (B) e Marcelo (Cabeção, Calango, Lobisomen, Churrasco, Ernesto, Bruce, Pé de lã, ...) agradeço igualmente pelos vários momentos felizes que tivemos morando sob o mesmo teto. Vocês são sensacionais. Agradeço também aos tios, tias, primos, primas, avôs e avós, pelo prazer de viver entre pessoas legais (e numerosas).

Figuras essenciais na vida de qualquer pessoa normal, e claro, eu não sou exceção, são os amigos. Primeiramente gostaria de mencionar as grandes amizades que fiz na cidade de Viçosa. Gaga, Pedrim, Brenão, Lucão, Charlim, Panz, Angelão, Guta, Dani, Paleta, Markside, Du, Cuião, Té, Sarda, Pulista, Karininha, Carol, Flavim, Mijas, Nelson, enfim, todos os PORECAS. Tenho orgulho de ser amigo dessa galera 100%. O Louco aqui será sempre grato a vocês. Nunca me canso de lembrar os momentos mágicos e hilários que passamos juntos. Festinhas fantásticas. Sitiozinho. Campestre. Leão. Nelson's cup. Castelhanos. São vários...

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Quantitativa ,deixo também um grande abraço. Tigrão (De Andrade), Paulo Enrique, Raquel, Anderson, Dani, Zé Ricardo, Zé Mateus, Lorena, Dilermando (Diléésss...), Chico, Flávia, Flavinha, Karina, Rubana, Natália, Joana, Miriam, ufa! O Paulo realmente tem um coração grande... Como é bom trabalhar com essa turma! Agradeço a todos também por terem cedido espaço para eu utilizar os

preciosos computadores do lab, e peço desculpas pelo incômodo. O resultado saiu, e está pronto para quem quiser se aventurar a ler...

Dentre os amigos, um merece consideração especial: o Fadiga, também conhecido como Fadinha, Safadini, Fads (ui!), Fadini, Digão, Pêxe. Amigão do peito! Ele já estava em Rio Claro quando cheguei, perdido e desamparado. Recebeu-me e me apresentou à vida rio-clarense. Curtimos várias festas, batemos altos papos e demos muita risada. É isso aí, meu pêxe! Sabuga, Digão! Um grande abraço! A gente ainda vai se ver por aí...

Durante o tempo em que estive em Rio Claro, conheci pessoas fantásticas. Morcego (também conhecido como Fábio), Cachorrão (idem), Úrsula (Ur), Dani, Alberto, Gil, Cris, Lu (Jão), Silvana (Loirão, Sirr...), Mirela, Dunha (Dudinha), Pablo, Kaiser, Jundiaí (Rodrigão), Michele, Carlão, Carol, Ariane, Julieta, Eliana, os colegas de sala Yzel, Esther, Ana Laura, Silvia, Tati, Janice, Getúlio, Cristina e Gonzalo. Considero todos como grandes amigos. Convenhamos, alguns deles tiveram até a coragem de assistir à minha qualificação. Agradeço muito ao Morcegão. Gente finíssima, cara tranquilo, dividiu comigo nossa singela casa durante todo o tempo em que estive em Rio Claro. E ainda me ajudou a resolver vários pepinos. Terei sempre boas lembranças. Das gargalhadas e conversas frente à TV, aos bombásticos churrascos no fundo de casa, que curtimos com toda a galera.

Não posso deixar de agradecer a uma outra pessoa de Rio Claro: Dona Ilza. Lavou e passou minhas roupas por um preço mais que acessível. Sem ela, não sei o que seria de mim durante o mestrado.

Incluo neste agradecimento algumas personalidades ilustres, que por seu talento se tornaram fonte de inspiração eterna: Roger Waters, David Gilmour, Nick Mason e Rick Wright; Ângelo Liparini, Gustavo Moura, Marcos Side e... Paiêta; Sir Eric Clapton; Francisco Buarque de Hollanda; Thom Yorke, Ed O'Brien, Jonny Greenwood, Colin Greenwood e Phil Selway; e finalmente Bono, Larry, Adam e Edge. Os últimos ainda me propiciaram momentos de puro êxtase, ao vivo e a cores, que certamente guardarei na memória como um dos eventos mais marcantes da minha vida.

Enfim, serei sempre grato a uma pessoa maravilhosa, minha grande paixão, que mudou minha vida e me torna melhor a cada dia. Dana, mesmo estando longe durante todo esse tempo, penso sempre em você. Sinto-me realizado ao seu lado, e tenho prazer em fazer de tudo para retribuir todo o amor e dedicação que tem por mim. Além de tudo, você me fez ganhar uma nova e grande família, de pessoas que me receberam de braços abertos. Dentre elas, não posso deixar de agradecer à Maria (Marie, Mary) e à Jana (Janinha), pela amizade e pelas estadias hospitaleiras e estratégicas...

Resumo

A introdução e a disseminação de espécies não-nativas, embora responsável por gerar empregos e lucros, é uma das maiores ameaças à biodiversidade mundial, e também uma causa de sérios prejuízos sócio-econômicos. Sabe-se que apenas uma pequena parcela das espécies introduzidas chega a causar problemas detectáveis. O maior desafio da Ecologia de bioinvasões é determinar que características bionômicas tornam algumas espécies mais propensas a se tornarem invasoras e a causarem danos, bem como as características que tornam algumas comunidades mais susceptíveis aos seus efeitos. A modelagem tem sido sugerida como uma das ferramentas para este fim. Modelos de simulação podem ajudar a entender mecanismos gerais, a desenvolver idéias e hipóteses, bem como direcionar a tomada de decisões. Seguindo esta linha, o presente trabalho teve por objetivo a construção de um modelo baseado no indivíduo (MBI), estocástico e espacialmente explícito, para a simulação da dinâmica de comunidades ecológicas e invasões de espécies. O modelo está voltado para espécies de peixes, mas é geral o bastante para se aplicar a uma série de outros organismos heterotróficos. Cada indivíduo de uma espécie consumidora (peixe) é acompanhado ao longo de todo o seu ciclo de vida, possuindo uma série de características bionômicas que determinam sua estratégia reprodutiva, a potencialidade de interações com outros indivíduos e com recursos basais, que apresentam aumento de biomassa segundo o modelo logístico. O tamanho corporal é utilizado como eixo de nicho trófico, determinando as interações de predação, e também influencia fortemente as características de história de vida por meio de relações alométricas. Experimentos de invasões foram simulados para verificar a relação de algumas características das espécies e das comunidades receptoras com o sucesso das invasões e com os efeitos destas sobre as comunidades. As comunidades receptoras foram construídas por meio de processos de assembleia, no qual espécies criadas aleatoriamente eram introduzidas sequencialmente no sistema, em intervalos regulares de tempo. Em seguida foram promovidas invasões planejadas, seguindo um delineamento fatorial, em que os invasores se diferenciavam apenas por dois parâmetros da janela de predação (amplitude de tamanhos de presas), e as comunidades, pela riqueza de espécies e pelo número de introduções de espécies que precederam a sua criação. Os resultados gerados até o momento indicam que o tempo de permanência do invasor depende apenas de suas

características intrínsecas, enquanto que o comportamento das comunidades receptoras, no que diz respeito às variações nas biomassas e nas proporções de extinção, dependeu somente de suas próprias características. Não se pode afirmar que a resposta das comunidades foi um efeito das invasões, uma vez que os invasores escolhidos obtiveram um sucesso de colonização relativamente baixo. Resultados mais conclusivos requerem a continuidade das simulações. A análise de sensibilidade do modelo aos seus parâmetros e regras é sugerida como medida prioritária, antes que se possa usar o modelo para a comparação com dados de campo, e futuramente para o desenvolvimento de idéias teóricas e aplicações práticas.

Abstract

The introduction and spreading of alien species worldwide represent a major threat to global biodiversity, besides promoting serious economic and social impacts. Despite of this, it is well known that only a minor proportion of these introductions can lead to detectable damages. The main concern of the ecology of biological invasions is to find out which features of species enable them to become successful invaders and promoting negative impacts on the invaded ecosystems, as well as which kind of communities are most prone to be victims of these impacts. Modelling has been suggested as a promising tool to accomplish this task. Simulation models can help us to understand general mechanisms, giving rise to new ideas and hypotheses, and also advising decision making process. The main goal of the present dissertation was to elaborate a stochastic and spatially explicit individual-based model (IBM), to simulate community dynamics and species invasions. At its present state, the model is oriented towards fish species, but it can be used to represent a variety of other heterotrophic organisms. In the simulations, every individual of a consumer species (fish) is followed along their entire life cycle. Each one has some key biometric features that determine its reproductive strategies and the potential for interactions with other individuals and with basal resources, the last growing according to the logistic model. Among all features used, the body size is far the most important. Because it was framed as the determinant trophic niche axis, the body size drives the patterns of predation within communities. By means of allometric relationships, it has also strong influence on the life history of model fish. Using the present model, invasion experiments were simulated to investigate how some individual and community-level features are related to the invader success and to its effects over the resident species. The baseline communities were set up by a standard assembly process, in which randomly selected species were introduced in the model system at regularly spaced time intervals. Later on, a factorial designed experiment of invasions was carried out, differing planned invader species by only two parameters of the predation window (the size range that characterizes susceptible preys and resources), and differing resident communities by species richness and the number of preceding invasions during assembly. The results point out that the time invaders remained in the communities until extinction depended only from their intrinsic characteristics (that related to predation window), whereas the response of resident

communities, measured as changes in species biomass and as percentage extinctions, depended only from their own features (species richness and assembly history). It is not possible yet to say whether the responses of communities were really influenced by the invaders, as none of these were able to survive the entire simulation time (50 years), and most of them went extinct in less than five years of simulation. So, their net effects over the resident species should be presumably minimal. More conclusive results require the continuity of simulation experiments. A sensitivity analysis is suggested as a priority effort, before the model can be tested against data, and be applied for theoretical or practical purposes.

1. Introdução e revisão bibliográfica

1.1. O problema: invasões de espécies

A introdução e a integração de espécies não-nativas em comunidades naturais representa um problema ecológico de proporções globais e produz efeitos algumas vezes catastróficos (MACK *et al.*, 2000). O impacto provocado por invasões biológicas é cientificamente reconhecido há muito tempo (ELTON, 1958). Sua ocorrência foi responsável por cerca de 38% de todas as extinções de animais historicamente registradas de 1600 a 1980 (FLATHER *et al.*, 1994 in BROWN & LOMOLINO, 1998) e tem provocado enormes prejuízos econômicos (PIMENTEL *et al.*, 2000). É oficialmente reconhecida como a segunda maior causa de extinções no mundo (WILCOVE *et al.*, 1998; IUCN, 2003). Embora esta posição seja alvo de controvérsias (GUREVITCH & PADILLA, 2004) a seriedade dos impactos gerados é indiscutível. Uma espécie invasora, ao se integrar na comunidade nativa, pode perturbá-la de quatro formas principais: i) promovendo a modificação do habitat original e degradando um ambiente antes favorável a algumas espécies; ii) promovendo, através da hibridização, a degradação genética de populações nativas; iii) introduzindo doenças e parasitas; e iv) desestruturando a comunidade nativa, por meio das interações tróficas com suas espécies (WELCOMME, 1988; SIMBERLOFF, 1995).

As introduções de peixes em larga escala é um fenômeno comparativamente recente. Embora algumas transferências na Europa tenham sido datadas da Idade Média, a grande maioria das introduções ocorreram à partir do final do século XIX (WELCOMME, 1988). Este autor relata a ocorrência de 1354 introduções de 237 espécies em 140 países somente até 1985. Esses números devem subestimar em muito o número total de introduções, pois não levam em consideração a transferência de espécies dentro de cada país. Dentre os motivos relatados para as introduções constam: i) a melhora de estoques pesqueiros; ii) a ornamentação; iii) o controle de organismos; iv) a pesca esportiva; e v) a aquicultura, sendo os dois últimos os principais. Muitos casos ocorrem por acidente, e dentre estes, a introdução de parasitas ou patógenos se destaca pelos grandes prejuízos e pela enorme dificuldade na detecção inicial e conseqüentemente na contenção da chegada destes em novos ambientes.

Ambientes aquáticos continentais são reconhecidamente vulneráveis aos efeitos de invasões, assim como ilhas oceânicas, muito provavelmente devido ao seu relativo isolamento e pequena área (SIMBERLOFF, 1995). O declínio das populações de peixes nativos é um evento observado freqüentemente nos casos de invasões bem sucedidas nestes ambientes (ROSS, 1991). Embora a maior parte das introduções já relatadas não tenha provocado efeitos significativos (colapso de populações ou extinções locais), alguns exemplos drásticos de perturbações têm sido observados após a introdução de espécies piscívoras de peixes (FERNANDO, 1991; MOYLE & LIGHT, 1996).

A predação é reconhecida como um dos fatores mais importantes na estruturação de comunidades aquáticas (BROOKS & DODSON, 1965; ZARET, 1972; GILINSKY, 1984; THORP & COTHRAN, 1984; SIH *et al.*, 1985; THORP, 1986; JACKSON *et al.*, 2001). Assim, no lago Gatun, Panamá, a introdução do tucunaré *Cichla ocellaris* promoveu a desestruturação da comunidade nativa e levou à drástica diminuição da abundância e talvez a extinção de espécies nativas (ZARET & PAINE, 1973; ZARET, 1975). A introdução da perca do Nilo *Lates niloticus* no lago Vitória, na África, causou o declínio populacional e desaparecimento temporário de centenas de espécies endêmicas de ciclídeos (KITCHELL *et al.*, 1997). Na região do vale do médio Rio Doce, Minas Gerais, as espécies introduzidas *Cichla* sp. e a piranha vermelha *Pygocentrus nattereri* estão sendo responsáveis pela redução da diversidade da ictiofauna do complexo lacustre (LATINI & PETRERE, JR., 2004) e provocaram a extinção de quase metade das espécies nativas de peixes do lago Dom Helvécio, localizado no Parque Estadual do Rio Doce-MG (GODINHO & FORMAGIO, 1992; GODINHO, 1994). Pode-se argumentar que tais espécies, ou foram realmente extintas, ou são atualmente tão raras que detectá-las é extremamente difícil.

A despeito da magnitude desse problema, o atual estado de conhecimento científico sobre o assunto encontra-se muito aquém do desejável. A grande dificuldade de se fazer estudos preditivos sobre invasões, reside na enorme complexidade de interações envolvendo as comunidades ecológicas e na imprevisibilidade das relações entre espécies invasoras e comunidades invadidas. Os efeitos de uma invasão, principalmente indiretos, são muitos complicados de se identificar e de quantificar na natureza (SIMBERLOFF, 1995). Até mesmo tentativas de erradicação de invasores têm provocado efeitos indiretos inesperados sobre comunidades nativas (SIMBERLOFF,

2001; ZAVALETA *et al.*, 2001). A imprevisibilidade nos resultados, os altos custos de planejamento e implementação e a ineficiência no extermínio de invasores têm acompanhado os planos de erradicação, tornando estes uma alternativa muito pouco viável para a mitigação dos danos causados pelas invasões biológicas. Outros dois complicadores são: i) a existência de interações positivas entre espécies invasoras, que podem agir de forma sinérgica e provocar efeitos desproporcionalmente grandes nas comunidades (SIMBERLOFF & HOLLE, 1999); e ii) interações indiretas entre membros de uma comunidade, que podem promover resultados muitas vezes inesperados sobre a dinâmica populacional das espécies envolvidas (MILLER & TRAVIS, 1996; BROWN *et al.*, 2001). Além disso, o desconhecimento da estrutura genética de invasores contribui para a falta de compreensão dos processos de invasão. A diversidade genética pode determinar o sucesso de um invasor (SAKAI *et al.* 2001; LEE, 2002). Muitas vezes, a seleção sobre características genéticas se sobressai à plasticidade fenotípica como elemento facilitador de uma invasão (LEE, 2002), e mudanças evolutivas rápidas podem ocorrer durante o processo. A ocorrência de mudanças evolutivas em eventos contemporâneos é poucas vezes levada em conta. Sua existência, entretanto, pode fazer com que os resultados de introduções e exclusões de espécies sejam inesperados e nada triviais (ABRAMS, 1996).

A realização de estudos preditivos sobre bioinvasões, principalmente em ambientes aquáticos, tem caráter de urgência dados três motivos: i) os prejuízos ecológicos potencialmente altos provocados por invasões de espécies nestes ambientes; ii) a atual facilidade de translocação de espécies de uma região para outra; e iii) a pressão econômica e turística sobre a pesca e a aqüicultura que levam agentes da sociedade a promover tais translocações quando não existe fiscalização dos órgãos ambientais.

Em vista da enorme dificuldade ou mesmo impossibilidade de erradicação de invasores já estabelecidos, a prevenção de novos eventos de invasão torna-se a alternativa mais viável para a conservação de ecossistemas aquáticos em seu estado nativo. As medidas de prevenção devem contemplar a fiscalização de locais fornecedores de propágulos e possíveis locais receptores. Em virtude da escassez de recursos financeiros e humanos para abranger com tais medidas todos os ecossistemas aquáticos continentais, a priorização torna-se necessária.

Duas questões principais precisam ser respondidas antes de se delegar prioridades: i) que características de uma comunidade aumentam sua vulnerabilidade a uma invasão? ii) quais características de um invasor determinam sua capacidade de colonizar e desestruturar uma comunidade?(BYERS *et al.*, 2002). Uma vez conhecidas essas características, é possível direcionar de forma mais confiável os esforços para controlar a saída de espécies potencialmente danosas de seus locais de cultivo e para conter a chegada de espécies em locais potencialmente vulneráveis.

Embora existam exemplos dramáticos de problemas ecológicos causados por algumas espécies, estima-se que cerca de 80% a 90% das introduções tenham efeitos minimamente detectáveis (WILLIAMSON & FITTER, 1996). Mesmo assim, existe pouca informação quantitativa documentada sobre os efeitos de espécies invasoras e sobre casos de invasões mal sucedidas. Adicionalmente, pelo fato de resultados de invasões bem sucedidas possuírem maior chance de publicação, a informação na literatura científica deve ser tendenciosa em superestimar a proporção de impactos provocados por invasões (SIMBERLOFF, 1981). A escolha de prioridades nesse campo tem se baseado muito mais em informações superficiais e levantamentos subjetivos do que em informações científicas consistentes (PARKER *et al.*, 1999).

O levantamento de dados de campo é uma parte necessária para a melhora no conhecimento dos processos de bioinvasões. A dependência destes dados, no entanto, traz consigo sérias dificuldades: i) são necessários estudos em larga escala espacial, que englobem um mínimo de amostras de ecossistemas que permitam a verificação de padrões consistentes e a possibilidade de generalizações; ii) a verificação de muitos dos possíveis efeitos de uma invasão requer um intervalo de tempo relativamente grande, até desconhecido em um início de investigação; iii) a pesquisa só pode ser efetuada utilizando exemplos reais de introduções, e novas introduções não são, de forma alguma, recomendáveis; iv) as áreas já alteradas e sem maior valor para a conservação da biodiversidade podem não ser bons locais para estudos de introduções, pois sua situação ecológica pode não refletir as situações existentes em ambientes selvagens, para os quais os resultados devem ser prioritariamente dirigidos.

Tudo isso inviabiliza a obtenção de resultados satisfatórios a curto prazo, o que torna a utilização de modelos de simulação uma opção recomendável (PARKER *et al.*, 1999). Os modelos podem servir para se entender situações dificilmente verificáveis em

estudo de campo. Eles não o substituem, mas ajudam a compreender processos mais gerais, a integrar informações e a direcionar a tomada de decisões. Além disso, é por meio de modelos que nos tornamos capazes de fazer generalizações, extrapolações ou previsões, componentes essenciais de qualquer disciplina científica, de qualquer teoria. A Ecologia de Bioinvasões encontra-se num estágio inicial de desenvolvimento, ainda precário do ponto de vista científico, devido ao baixo poder de predição e de generalização. O uso de modelos é necessário para delimitar possibilidades, e evitar que conclusões como “tudo depende de tudo” ou “cada caso é um caso” continuem constantes em sua rotina de pesquisa. Antes de tudo, os modelos podem nos mostrar que tipo de relações lógicas e generalizações devemos esperar, ou até mesmo se o sistema em questão é passível de qualquer generalização ou predição.

O conhecimento dos mecanismos e efeitos ligados às invasões de espécies pode se beneficiar de uma grande variedade de teorias, originadas de disciplinas tão diferentes quanto Economia e Biologia Evolutiva. Todas as etapas num processo de invasão, desde as razões que determinam a saída de propágulos do local de origem, até o estabelecimento e disseminação em outras regiões, requerem abordagens distintas e integradas. De fundamental importância nesse processo, é a compreensão dos mecanismos de interações entre espécies e de dinâmica populacional (SAKAI *et al.*, 2001), pois estes determinam como o invasor se portará após sua introdução e como o ambiente será, por ele, afetado. É neles que se deve focar quando a etapa de interesse é o estabelecimento do invasor numa comunidade receptora. E é dentro deste âmbito que o presente trabalho pretende contribuir, apoiando-se na extensa bagagem teórica fornecida pela Ecologia de Comunidades (SHEA & CHESSON, 2002).

1.2. Modelos clássicos de comunidades e invasões

Os modelos teóricos são representações simplificadas da natureza. A simplificação não deve ser encarada somente como um resultado de nossa capacidade limitada, de nossa imperfeição ao descrever sistemas de interesse. A simplificação é também uma necessidade prática. Imagine que seja possível descrever um dado sistema (a comunidade de organismos em um lago, por exemplo) com completa exatidão através de um modelo matemático. Para chegar a tal ponto, ou o sistema deve ser demasiadamente simples, ou o modelo deve ser excessivamente complicado, o que

refletiria mais adequadamente a realidade das comunidades ecológicas. Para ser útil, um modelo deve incluir apenas fatores que se julgam essenciais para a compreensão de um fenômeno. Do contrário, ele seria tão difícil de compreender quanto sua contraparte real. Por este aspecto, um modelo pode ser pensado como um experimento controlado (embora abstrato). Em ambos, procura-se eliminar os efeitos de variáveis que não aquelas consideradas importantes pelo investigador. Perde-se com isso boa parte da variabilidade característica de ambientes naturais, mas se ganha em capacidade de compreensão dos mecanismos causadores dos fenômenos observados. Mesmo lidando com sistemas altamente complexos, os ecólogos teóricos demonstraram historicamente a preferência por modelos simples, isolando mecanismos de interesse e aprofundando ao máximo na compreensão do comportamento de tais modelos.

Boa parte dos trabalhos teóricos em Ecologia foi desenvolvida com base nos modelos de Lotka-Volterra, que expressam as taxas de crescimento de populações interagentes. Eles podem ser escritos, em sua forma geral, como abaixo:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \cdot \left(b_i + \sum_{j=1}^S a_{ij} \cdot N_j \right) \quad \text{para } i = 1, 2, \dots, S \quad (1)$$

onde N_i é a densidade da “i-ésima” espécie na comunidade, b_i , a sua taxa intrínseca de crescimento, N_j , a densidade da espécie “j”, a_{ij} , o efeito *per capita* da espécie “j” sobre a espécie “i” e n , o número total de espécies na comunidade.

Cada espécie possui sua taxa intrínseca de crescimento, e cada par de espécies (i,j) possui dois termos que definem a natureza e intensidade de interação, a_{ij} e a_{ji} . A natureza da interação, seja ela predação, competição, mutualismo, ou qualquer outra, depende dos sinais destes termos, se negativos e/ou positivos (MAY, 1973a; PIMM, 1991). O sistema modelado é passível de atingir um equilíbrio, estado em que as taxas de crescimento de todas as espécies se tornam nulas e as densidades, constantes. O maior interesse está, entretanto, em outra propriedade: a estabilidade, que consiste basicamente na capacidade do sistema de retornar ao seu estado de equilíbrio após uma perturbação (MAY, 1973b; VANDERMEER, 1981; GOTELLI, 1998).

Junto com os modelos de Lotka-Volterra, desenvolveu-se uma enorme família de modelos matemáticos de comunidades, que têm como pontos em comum o tratamento bastante simplificado das relações entre espécies, utilizando parâmetros

muito abstratos, e a representação das populações e do tempo como variáveis contínuas, utilizando para este fim sistemas de equações diferenciais (MACARTHUR, 1970; TILMAN, 1982; HOLT, 1984, 1985; ABRAMS, 1994,1999; HOLT *et al.*, 1994). Do ponto de vista analítico, o fato de se usar sistemas de equações diferenciais como modelo é bastante conveniente, pois permite aos ecólogos se apoiarem na extensa bagagem teórica fornecida pela disciplina do Cálculo. Muito do que se fez e ainda se faz em trabalhos teóricos sobre dinâmica de comunidades consiste na exploração a fundo das propriedades matemáticas destes modelos. Seu aproveitamento ajudou a fundamentar questões centrais em Ecologia, como a relação entre diversidade e estrutura trófica com a estabilidade (MAY 1973b; PIMM & LAWTON, 1977; PIMM, 1984, 1991), o princípio da exclusão competitiva (VOLTERRA, 1926; HARDIN, 1960; LEVIN, 1970; ARMSTRONG & MCGEHEE, 1980) e o do limite à similaridade (MACARTHUR & LEVINS, 1964, 1967; ABRAMS 1975, 1983), e a evolução e co-evolução das interações ecológicas (MACARTHUR & LEVINS, 1967; ABRAMS 1992a, 2000).

De particular importância para a Ecologia de Bioinvasões, é relação entre diversidade e invasibilidade (LODGE, 1993; WILLIAMSON & FITTER, 1996; LEVINE, 2000). Em comunidades teóricas, a invasibilidade é medida pela capacidade de uma ou mais espécies crescerem a partir de baixas densidades, em um meio cujas espécies residentes encontram-se em suas densidades de equilíbrio (LEVIN 1970; MACARTHUR, 1970; LEVINS, 1979; ARMSTRONG & MCGEHEE, 1980; CHESSON, 2000b). A hipótese de que comunidades mais ricas em espécies são mais resistentes a invasões é bem antiga (ELTON, 1958), sendo alvo de uma ampla investigação teórica e experimental. ELTON (1958) já propunha que comunidades mais ricas possuem uma rede de relações tróficas mais bem firmadas, resultado de um crescente ajuste durante seu processo de desenvolvimento. Nelas, a chance de um invasor encontrar inimigos naturais deve ser maior e a disponibilidade de recursos, menor. Embora a hipótese tenha apelo intuitivo, é ainda alvo de sérias controvérsias. Enquanto alguns estudos a reforçam (TILMAN, 1997; STACHOWICZ, 1999), outros apontam para direções contrárias (KITCHELL, *et al.* 1997; LONSDALE, 1999; LEVINE & D'ANTONIO, 1999; STOHLGREN *et al.*, 1999).

No que resulta dos modelos teóricos de comunidades, a hipótese de Elton encontra um suporte adicional. Os modelos clássicos que lidam com a questão da dinâmica de invasões são conhecidos como modelos de assembleia (POST & PIMM, 1983; DRAKE, 1991; HEWITT & HUXEL, 2002). Nestes modelos, as comunidades são formadas pelo acúmulo de invasões bem sucedidas. Tais comunidades são basicamente grupos locais de espécies co-ocorrentes, que dependem de um *pool* (grupo, fonte) regional de espécies para se manter. A dinâmica nessas comunidades é dada não somente pelos processos internos de interações, nascimento e morte, mas também pelo saldo entre colonizações e extinções sequenciais. Os modelos incluem implicitamente o espaço, ao distinguir entre um agrupamento local de espécies co-ocorrentes, e uma fonte maior de espécies da qual o agrupamento local depende.

POST & PIMM(1983) e DRAKE(1990a, 1990b, 1991) foram pioneiros na construção de modelos de assembleia para o estudo teórico de comunidades. Utilizando sistemas de equações de Lotka-Volterra, eles simularam processos de assembleia nos quais os imigrantes eram tirados ao acaso, um por vez, de um pool finito e fixo de espécies. Particularmente, três conclusões importantes derivaram destes trabalhos: i) seqüências sucessivas de colonizações levam as comunidades a atingirem estados de crescente resistência a invasões (POST & PIMM, 1983); ii), em modelos com *pool* finito de espécies, as comunidades normalmente atingem um estado persistente, a partir do qual nenhum novo imigrante consegue se estabelecer (DRAKE, 1990b); e iii) a composição e riqueza de uma comunidade persistente depende da ordem de chegada dos imigrantes (DRAKE 1990a, 1991). Isso ajudou a chamar a atenção para a importância do contexto espacial e temporal no qual estão inseridas as comunidades. Hoje em dia, principalmente, a ameaça de invasões por espécies vindas de inúmeras regiões do planeta constitui um problema que pode ser muito bem abordado pela estrutura teórica fornecida pelos modelos de assembleia.

CASE(1990) demonstrou que a probabilidade de invasões bem sucedidas diminui em comunidades mais ricas e com interações mais fortes. Ele utilizou comunidades regidas por modelos de competição de Lotka-Volterra, que diferiam no número de espécies residentes e na média e variância dos coeficientes de interação e então promoveu invasões por espécies construídas ao acaso a partir da mesma distribuição de probabilidade usada para os residentes. Neste caso, as invasões

baseavam-se num pool infinito de espécies. O autor também demonstrou que a variação nas características das comunidades receptoras era bem mais importante do que a variação nas características dos invasores na determinação do sucesso de invasão. As características dos invasores se restringiam à capacidade suporte e ao conjunto dos coeficientes de interação com cada espécie residente.

HEWITT & HUXEL (2002) criticam os trabalhos anteriores, argumentando que seus resultados dependem de pressupostos derivados de sistemas insulares ou semelhantes, nos quais as invasões ocorrem em baixas frequências e abundâncias (MACARTHUR & WILSON, 1967; MACARTHUR, 1972; DIAMOND, 1975). Eles excluem as possibilidades de introduções múltiplas, em grupos multiespecíficos e/ou com altas densidades de propágulos, como pode acontecer em muitos casos reais (CARLTON & GELLER, 1993). Quando tais pressupostos são relaxados, os mesmos modelos, baseados em equações de Lotka-Volterra, resultam em assembléias muito mais volúveis, que não mais atingem um estado resistente a invasões.

Embora os modelos clássicos de assembléias tenham sido úteis no desenvolvimento de uma teoria sobre invasões biológicas, eles são bastante restritos a processos no nível da comunidade, não permitindo uma análise mais aprofundada da influência das características bionômicas dos invasores sobre o sucesso e os efeitos das invasões. Os parâmetros dos modelos de Lotka-Volterra são demasiadamente abstratos. Além disso, os coeficientes de interação são pré-definidos entre os pares de espécies, o que não ajuda muito na predição de invasores potenciais e na prevenção de invasões, pois nestes casos tratam-se de espécies que jamais tiveram contato na natureza. Seria bastante válido se os modelos pudessem nos ajudar a entender como as características bionômicas influenciam o sucesso de uma invasão. Já seria um grande avanço simplesmente verificarmos se os sistemas estudados (comunidades) são passíveis de qualquer tipo de predição, demonstrando padrões, ou se a sua natureza complexa os torna de fato imprevisíveis, uma coleção de idiosincrasias. Na tarefa de avaliar características bionômicas mais apuradas, modelos mais complexos e realistas devem ser utilizados. Neste sentido, os Modelos Baseados no Indivíduo são uma alternativa promissora.

1.3. Modelagem baseada no indivíduo

As duas últimas décadas têm sido marcadas por uma nova abordagem para a modelagem de sistemas ecológicos. Embora utilizados ocasionalmente desde a década de setenta (KAISER, 1979 *apud* GRIMM, 1999), os Modelos Baseados no Indivíduo (MBI) passaram a ser amplamente reconhecidos apenas no final dos anos 80, principalmente após a publicação da influente revisão de HUSTON *et al.* (1988). Desde então, os MBI têm encontrado crescente aplicação (DEANGELIS & GROSS, 1992; JUDSON, 1994; UCHMANSKI & GRIMM, 1996; GRIMM, 1999; RAILSBACK, 2001). Sua importância é promissora dentro de diversas áreas na Ecologia e também fora dela. Durante esses anos de existência e amadurecimento, a modelagem baseada no indivíduo já apresentou implicações teóricas importantes e mostrou ser uma ferramenta conceitualmente poderosa para fazer frente a algumas dificuldades presentes na teoria ecológica clássica. Além de tudo, os MBI apresentam crescente importância prática, em estudos de conservação, usados como Modelos de Viabilidade Populacional de espécies ameaçadas, e no manejo e exploração de populações naturais (DE MARCO, 1999; SHIN & CURY, 2001; VAN NES *et al.*, 2002).

A característica primordial de um MBI é a utilização do indivíduo como unidade básica. Uma população não é mais representada por uma variável contínua, ou variável de estado, como é comumente denominada na literatura (JORGENSEN, 1994). O nível de detalhamento em modelos clássicos, representados por variáveis de estado, depende da quantidade de compartimentos, ou variáveis, que ele contém. Caso se queira levar em conta diferenças de tamanho corporal dentro de uma espécie, o que normalmente se faz é criar compartimentos que representem classes de tamanho, e relacioná-los através de equações, de acordo com regras desejadas. Esse seria um modelo estruturado por tamanho. Mais comuns são os modelos estruturados por idade, como aqueles baseados na matriz de Leslie para transição populacional (CASWELL, 1989). No último caso, os compartimentos representam diferentes classes de idade. É interessante notar que essa forma de construção do modelo usa uma lógica de representação de certa maneira invertida: a população é definida por uma quantidade contínua; já uma característica

individual naturalmente contínua, como o tamanho corporal, é definida por meio de entidades discretas (Figura-1, a).

No caso de um MBI, uma população é exatamente o conjunto das entidades discretas das quais é composta: os indivíduos. O detalhamento em um MBI depende geralmente da quantidade de características associadas ao indivíduo. A dinâmica de natalidade, crescimento e mortalidade é resultado de um conjunto de regras que associam as características individuais à forma como os indivíduos interagem entre si e com o meio. Por meio desses processos, na escala elementar do indivíduo, emergem naturalmente os padrões observáveis em níveis maiores de organização: populacional, comunitário ou até ecossistêmico (DEANGELIS & GROSS, 1992). Devido a essa qualidade, a modelagem baseada no indivíduo permite não só a visualização de padrões mais próximos à realidade, mas também uma investigação profunda sobre os mecanismos responsáveis por tais padrões. Não foi sem motivo que HUSTON *et al.* (1988) chegaram vislumbrar essa abordagem como uma possibilidade de unificação da teoria ecológica. Além disso, ela apresenta uma lógica de representação mais natural e intuitiva: a população é de fato uma coleção de entidades discretas, ou indivíduos; e características individuais geralmente contínuas, como tamanho corporal, podem ser modeladas como tal (Figura-1, b).

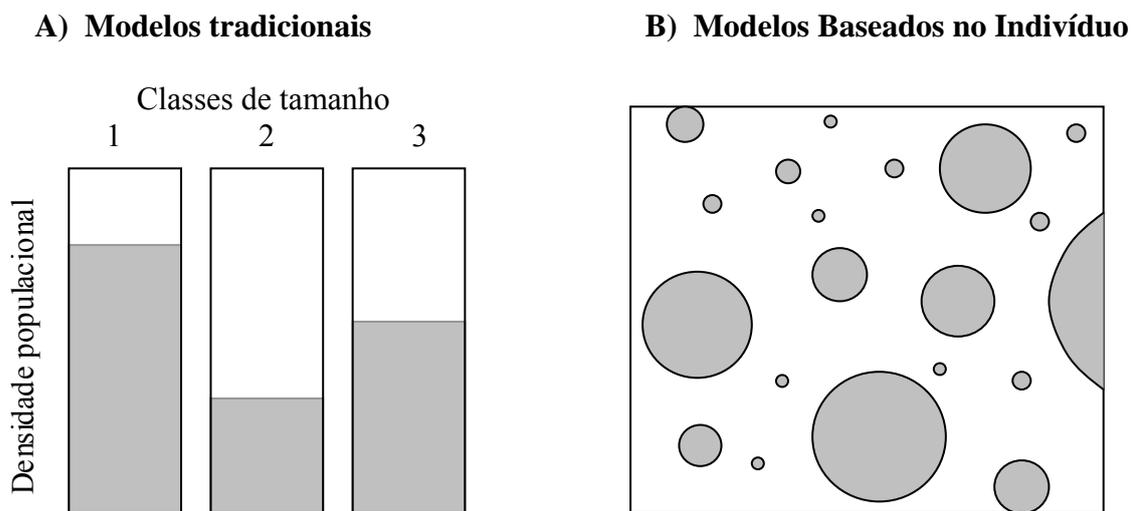


Figura 1. Ilustração de como as variáveis “tamanho populacional” e “tamanho corporal” são diferentemente representadas por modelos tradicionais (A) e modelos baseados no indivíduo (B). Em modelos tradicionais, o tamanho populacional é representado por uma variável contínua, que “preenche” cada classe de tamanho conforme regras estabelecidas. Em modelos baseados no indivíduo, cada indivíduo é representado separadamente (círculos), e o peso corporal aumenta continuamente (círculos de diferentes tamanhos). A população é nada mais que a soma dos objetos, ou indivíduos, representados.

A modelagem baseada no indivíduo pode ser encarada como a aplicação da lógica reducionista na Ecologia (LOMNICKI, 1992). Por trás de seu funcionamento existe o princípio de que os fenômenos observados em níveis maiores resultam da interação entre os componentes do sistema (RAILSBACK, 2001). Tal abordagem permite a inclusão de uma série de aspectos mais realistas dos sistemas ecológicos, que não são adequadamente contemplados ou são simplesmente ignorados pelos modelos tradicionais mais holísticos:

Entidades discretas: Modelos clássicos, baseados em variáveis de estado, modelam apenas densidades populacionais. Como características individuais, são usados valores que representem um indivíduo “médio” da população. Esta aproximação só é válida quando o tamanho populacional é muito grande, os indivíduos estão perfeitamente misturados e não apresentam diferenças marcantes. SHNERB *et al.* (2000) demonstraram, através de um modelo bem geral, que levar em conta o comportamento discreto e localizado de componentes microscópicos de um sistema é essencial para entender o seu comportamento macroscópico. Um sistema, quando examinado pelas propriedades macroscópicas, pode ser considerado inviável, quando na verdade, ele se torna viável pelo comportamento adaptativo de suas partículas, que formam núcleos localizados e proliferativos. Esse resultado pode ser generalizado para sistemas biológicos, químicos, econômicos e sociais (SHNERB *et al.*, 2000). Em termos ecológicos, significaria dizer que mesmo uma população com taxa geral de crescimento negativa, aparentemente a caminho da extinção, pode apresentar subpopulações prósperas, que acabam por sustentar sua persistência. Essa situação pode ser ainda mais pronunciada quando a seleção natural é o fator evolutivo preponderante. É importante notar que uma situação contrária à descrita acima pode também acontecer. Ou seja, modelos contínuos podem prever a persistência de uma população, quando na verdade, por eventos fortuitos, indivíduos em pequeno número podem falhar em gerar descendentes viáveis.

Interações localizadas: A ação de um organismo é restrita ao seu entorno. Os indivíduos interagem apenas localmente, limitados por sua

capacidade de dispersão. Em conjunto, os resultados dos MBI espacialmente explícitos mostram que a limitação na mobilidade e a localização das interações diminuem a magnitude das oscilações populacionais (WILSON, 1996; CUDDINGTON & YODZIS, 2000; BEREC, 2002). A importância da localização é evidente para organismos sésseis, como plantas. Para estes, a competição por luz tem um papel crucial. Normalmente indivíduos de maior altura são os que saem ganhando na disputa por luz, pois ao recebê-la no alto, acabam tornando-a indisponível para indivíduos mais baixos. O grau com que a luz é monopolizada por algumas plantas depende das relações de vizinhança existentes na população, uma vez que a competição ocorre apenas entre indivíduos próximos. O resultado final das interações numa população depende, portanto, da forma como os indivíduos se distribuem no espaço (HUSTON & DE ANGELIS, 1987), bem como das diferenças iniciais nas alturas de indivíduos vizinhos entre si (PACALA & SILANDER, 1985). Se a variação na altura de árvores adjacentes for muito pequena, tais árvores deverão se desenvolver em velocidades parecidas, e a distribuição de tamanhos deverá se modificar pouco e lentamente. Entretanto, se existirem diferenças maiores nos tamanhos iniciais, os indivíduos maiores terão acesso a uma quantidade maior de luz e por isso crescerão mais rápido, aumentando ainda mais a diferença prévia de tamanho. Nessa situação, a distribuição de tamanhos terá mudado drasticamente no decorrer do tempo. A população terá poucos indivíduos muito grandes, e uma grande quantidade de indivíduos marginalizados com tamanhos bem menores. Tal variação será exacerbada quanto mais agregada for a população.

Feedbacks positivos: A situação explicitada acima é um exemplo de como *feedbacks* positivos podem afetar a estrutura interna das populações. Tal fenômeno é impossível de ser incorporado em modelos tradicionais, em que as características dos indivíduos são agregadas num valor médio, e a população é representada por uma única variável de estado. Esse é um dos principais motivos pelos quais HUSTON *et al* (1988) defenderam o uso de uma abordagem baseada no indivíduo. Dependendo do conjunto inicial de indivíduos, as dinâmicas resultantes podem adquirir rumos bastante diferentes. Tal

sensibilidade às condições iniciais é bem exemplificada no trabalho de DE ANGELIS *et al.* (1979). Os autores realizaram um experimento para estudar distribuições de frequência de tamanhos corporais em uma espécie de peixe, resultantes de interações principalmente de canibalismo. Em resumo, foram montados 50 aquários, cada um com cerca de 250 indivíduos, retirados ao acaso de um grupo maior de peixes. Os peixes foram alimentados e podiam também comer uns aos outros. Ao final do período experimental, aquários diferentes apresentaram distribuições de frequência bastante distintas. A causa para esta diversidade de resultados é atribuída ao fato de que pequenas diferenças individuais nos tamanhos corporais podem desencadear seqüências díspares de interações canibais, o que ao longo do tempo pode se traduzir em frequências de tamanhos completamente diferentes. Utilizando um MBI, os autores simularam situações similares nas quais os poucos indivíduos maiores apresentavam pequenas diferenças de tamanho inicial. Os resultados encontrados se ajustaram muito bem à variedade observada experimentalmente. Tal nuance, de um sistema aparentemente simples, não poderia ser analisada em modelos de distribuição contínua (DE ANGELIS & ROSE, 1992).

Diferenças individuais: O reconhecimento do papel das diferenças individuais na regulação das populações é talvez, hoje, o resultado teórico mais importante da aplicação dos MBI. UCHMANSKI (1999, 2000), por meio de um MBI simples e geral, mostrou que a variabilidade individual pode ser crucial para a regulação de uma população. A condição para uma população persistir, segundo os moldes do modelo, é que alguns indivíduos sejam capazes de reproduzir mesmo sobre pressão competitiva intensa, deixando marginalizados aqueles menos aptos. Pode-se concluir, por esta relação, que a assimetria na competição e a monopolização de recursos são fatores-chave para a persistência populacional em condições severas de suprimento. É claro que, na natureza, as populações não são limitadas apenas por recursos, mas também por diversos outros fatores, como predação, doenças e distúrbios ambientais (HUTCHINSON, 1959, 1961; PAINE, 1966; CONNELL, 1975; HUSTON, 1979; MORIN, 1984b; SIH *et al.*, 1985; BEGON *et al.*, 1996; LEVIN *et al.*, 1999). Mesmo desconsiderando tais complexidades, os resultados alcançados

servem para mostrar a importância do uso de MBIs, pois eles explicitam propriedades das populações que não são aparentes em modelos clássicos. Ao lidarem com valores médios, os modelos populacionais clássicos permitem que a densidade populacional seja representada por números reais, e, portanto contínuos. Nesta situação, é possível a existência de um valor de densidade em equilíbrio, que ocorre quando as taxas de mortalidade e natalidade, também contínuas, se igualam. A visão do equilíbrio e da estabilidade em torno dele, é de grande importância na história da Ecologia teórica. Grande parte do que é feito por teóricos na Ecologia está confinado ao estado de equilíbrio dos sistemas modelados (UCHMANSKI & GRIMM, 1996). Tal visão, entretanto, está presa à pressuposição de que os modelos populacionais clássicos são representações fiéis de sistemas ecológicos. Sabe-se que, na realidade, as populações são compostas por indivíduos, em quantias discretas. Simplesmente por esta propriedade, elas jamais podem alcançar um valor de equilíbrio. Os MBI mostraram que, ao assumir a natureza discreta das populações, a regulação e persistência populacional não são possíveis sem a existência de variabilidade individual (UCHMANSKI 1999, 2000).

Evolução: O progresso da Ecologia Evolutiva teve um papel importante na concepção de uma visão mais orientada ao indivíduo (LOMNICKI, 1999) Durante as primeiras décadas do desenvolvimento teórico da Ecologia, não existia ainda uma percepção concisa das implicações da teoria evolutiva da seleção natural. As populações eram vistas como unidades auto-reguladoras, e as adaptações biológicas, como características desenvolvidas para o bem geral da espécie (LOMNICKI, 1999). Hoje esta visão não encontra mais suporte, sendo reconhecido o papel crucial do indivíduo como unidade de seleção (para uma visão alternativa, veja DAWKINS, 1989). De certa forma, pode-se dizer que modelos populacionais também utilizam características individuais como parâmetros. A taxa intrínseca de crescimento, no modelo logístico, ou a taxa de ataque do predador num modelo de Lotka-Volterra, são exemplos de parâmetros que traduzem performance individual. A mudança no valor médio destes parâmetros pode então servir como um fator para se modelar tendências evolutivas. De fato, modelos populacionais, como os de Lotka-Volterra, são

extensivamente utilizados para investigar a evolução de interações ecológicas por alguns autores, destacando-se Peter Abrams (1986, 1992b, 1993, 1994, 1999, 2000). Seus resultados, no entanto, não podem ser encarados como suficientes, pois possuem pressupostos demasiadamente simplistas. Uma aproximação de situações mais naturais, nas quais a herança e a evolução de traços biológicos se dão numa base individual, e não por valores médios, pode ser feita por meio de MBIs. Esse parece ser um caminho apropriado entre as aproximações teóricas iniciais e aquilo que se pode verificar em situações de campo. FIELDING (2004) é um exemplo recente de como um MBI pode ser usado para a compreensão de mudanças evolutivas e seu contexto ecológico. Ele construiu um MBI para simular o efeito da competição intraespecífica (exploração e/ou interferência) e da distribuição espacial de recursos sobre características de história de vida de gafanhotos. Tamanho do ovo, idade e tamanho de maturação foram modeladas como características herdáveis e variáveis dentro das populações virtuais. Cada indivíduo herdava características idênticas às do progenitor e as transmitia para seus filhotes, com uma taxa de mutação (modificação nos valores de algumas características) incluída no processo. Ao longo das simulações, aquelas linhagens de indivíduos com as características mais adequadas ao cenário simulado eventualmente tomavam conta da população. Por meio de tais simulações, foi possível estabelecer uma relação previsível entre a história de vida dos gafanhotos e os fatores investigados. A variação, por exemplo, no tamanho de maturação foi fortemente afetada pelo tipo de competição (exploração ou interferência), e pelo padrão de distribuição espacial do recurso alimentar, mas apenas sob competição por exploração (o que mostra uma interação entre os dois fatores). O MBI mostra como padrões ecológicos e evolutivos surgem como resultado de interações localizadas entre indivíduos, sem a necessidade de quaisquer outras pressuposições forçadas no nível populacional. Outros MBIs dedicam-se também à análise de processos evolutivos de forma similar (JAGER 2001; WARREN & TOPPING, 2001). Vale ressaltar, ao final, que a relação entre Biologia Evolutiva e Modelagem Baseada no Indivíduo vai além da simulação de processos evolutivos. A Biologia Evolutiva propiciou uma base teórica

importante para o uso dos MBIs. Sem esta base, não existiriam regras bem delimitadas para modelar o comportamento dos indivíduos, o que, por sua parte, é essencial para o funcionamento de um MBI. Como ressaltou LOMNICKI (1999): “*Sem uma teoria geral de comportamento animal, nenhuma teoria ecológica geral baseada nas propriedades comportamentais pode ser desenvolvida. Agora, quando modelos ecológicos contêm propriedades comportamentais, o comportamento não pode entrar em conflito com a teoria da seleção natural*”. Embora a citação se refira ao comportamento animal, é válida também para outros organismos. Basta que o conceito de comportamento seja ampliado, ao olhar da modelagem, de modo a incluir qualquer regra que delimite o funcionamento de um organismo, desde sua fisiologia, história de vida, até o modo como interage com outros indivíduos e com o meio.

Vários MBI têm sido programados para simular a dinâmica de comunidades. Alguns trabalham com comunidades muito simples, focando na interação entre predador-presa (WILSON, 1996; HOLYOAK *et al.*, 2000; KEELING *et al.*, 2000; BASSET *et al.*, 2002). Outros já incluem três níveis tróficos (SPENCER, 1997; ROSE *et al.*, 1999), e alguns chegam a simular comunidades com um número grande de espécies (VAN NES *et al.*, 2002; MAMEDOV & UDALOV, 2002; PARROTT & KOK, 2002). Entretanto, até hoje este tipo de modelagem não tem sido empregada para testar padrões mais gerais relacionados a invasões de espécies. Os MBIs podem ser de grande utilidade nessa área, por utilizarem características biológicas de mais fácil interpretação e mensuração. Eles têm a chance de representar, portanto, uma ponte entre a pesquisa teórica e aquilo que deve ser feito no campo para a criação de planos preventivos e de manejo sobre espécies invasoras.

Dentre os organismos utilizados como objetos de interesse para a modelagem baseada no indivíduo, os peixes constituem um dos grupos de maior destaque (GRIMM, 1999, VAN NES *et al.*, 2002). Ao se modelar interações entre as espécies de peixes e organismos aquáticos em geral, é importante se levar em conta a complexidade das relações tróficas dentro deste grupo. Um peixe normalmente apresenta dieta bastante flexível e oportunista (WOOTON, 1992). Além disso, podem ocorrer mudanças bruscas de dieta conforme o indivíduo cresce, o que caracteriza a chamada “mudança

ontogenética de nicho”, que pode ainda estar associada a uma mudança de habitat (WERNER & HALL, 1974; WERNER & GILLIAM, 1984; DE ROOS *et al.*, 2002). Um fator de grande importância na determinação das interações entre indivíduos é o tamanho corporal (JEFFRIES & LAWTON, 1985; PETERS, 1983; EBENMAN & PERSSON, 1988; SHINE, 1991). Em grande parte, a escolha de presas por um peixe depende da relação entre seus tamanhos, e muito menos de suas identidades taxonômicas (MITTELBAACH & PERSSON, 1998; ROSE *et al.*, 1999; SHIN & CURY, 2001; CLAESSEN *et al.*, 2002). De fato, classificar de forma fixa uma espécie como predadora ou como presa não reflete a variabilidade de situações a que os indivíduos estão sujeitos na natureza. Tal classificação é válida apenas para o indivíduo num limitado contexto, dependendo de seu estado (tamanho, preferências alimentares) e de sua situação perante outros indivíduos circundantes. Interações determinadas por regras tão flexíveis e circunstanciais são de difícil incorporação em modelos clássicos de comunidades, que representam espécies, ou grupos de espécies, como compartimentos ligados por fluxos com direção e intensidade pré-estabelecidos. Os MBI, além de permitirem o uso de características biológicas mais refinadas, apresentam grande flexibilidade para a implementação de regras mais complicadas de interações, pois neles os indivíduos podem ser acompanhados ao longo de seu ciclo de vida, e as informações acerca de seu estado, incluindo condições externas e presença de outros indivíduos, utilizadas forma conveniente.

É claro que a inclusão de um grande número de parâmetros e regras de interações pode gerar complicações. Modelos muito complexos são muito difíceis de se compreender, e além de tudo, acabam perdendo em generalidade (LEVINS, 1968). Quanto mais regras e parâmetros se incluem num modelo, mais refinadas devem ser as informações necessárias para pô-lo em prática. Corre-se o risco de se perder numa quantidade infundável de parâmetros, sem que se saiba ao certo que regras utilizar para relacioná-los de forma adequada. Como determinar, por exemplo, toda uma rede de interações tróficas em uma comunidade de muitas espécies, quando se tem à mão uma enorme quantidade de características bionômicas, mas poucas informações sobre como as preferências alimentares se relacionam a tais características? A modelagem se torna mais praticável e útil quando existem alguns princípios organizadores identificáveis na natureza, que delimitam possibilidades e em conjunto reduzem a dimensionalidade de

um problema. No geral, a identificação de princípios organizadores, geradores de padrões, é facilitada quando a investigação ocorre em larga escala, tanto em nível taxonômico quanto geográfico (BROWN, 1995). Um modelo centrado em padrões gerais sobre invasão de espécies, que deve considerar uma grande amplitude de situações relacionada ao fenômeno, pode se beneficiar de tais princípios organizadores. O presente trabalho buscou incorporar estes princípios, se inspirando em três tópicos principais: i) modelos de nicho trófico; ii) tamanho corporal e alometria e iii) *tradeoffs* ecológicos; que serão abordados a seguir.

1.4. Modelos de nicho trófico

Poucos são os MBI que lidam com mais do que duas espécies de peixes (MCDERMOTT & ROSE, 2000; SHIN & CURY, 2001; VAN NES *et al.*, 2002). Sabe-se que assembléias de peixes contêm normalmente um número muito maior de espécies, e que suas redes de interações são complexas (LOWE-MCCONNELL, 1987; GERKING, 1994; MATTHEWS, 1998) Ao se construir um modelo com o propósito de entender processos gerais de invasões de espécies, é necessário incluir toda essa complexidade, inerente à grande maioria de comunidades candidatas a receberem invasores. É preciso estabelecer regras que determinem como devem ser as relações entre as espécies, que contemplem o grau de complexidade existente e que resultem em teias tróficas semelhantes àquelas observadas na natureza.

Ao longo de muitos anos, uma grande linha de pesquisa buscou conhecer algumas propriedades básicas das teias tróficas e a relação de sua estrutura com o funcionamento das comunidades ecológicas (HAIRSTON *et al.*, 1960; PAINE, 1966; MAY, 1973b; PIMM & LAWTON, 1977; PIMM, 1980, 1991; BRIAND & COHEN, 1984; SCHOENER, 1989). Alguns padrões aparentes, que mostravam que certas propriedades eram constantes em uma grande proporção de teias conhecidas, foram emergindo da quantidade crescente de dados.

Por exemplo, as proporções de espécies basais, intermediárias e de topo variavam muito pouco entre diversas teias tróficas, mesmo com diferentes riquezas (BRIAND & COHEN, 1984) e o número de ligações tróficas (interações tróficas entre pares de espécies), L , era proporcional à riqueza, S , o que significa que o número médio de ligações por espécie é aproximadamente o mesmo, não importando o tamanho da

comunidade (BRIAND, 1983; COHEN & BRIAND, 1984). A última propriedade, expressa matematicamente:

$$\bar{L} = c \cdot S \quad (2)$$

onde \bar{L} é o número total médio de ligações tróficas, S é a riqueza e “ c ” é uma constante de proporcionalidade, que representa o número médio de ligações por espécie.

Juntamente com os padrões, surgiram também modelos para explicá-los. COHEN & NEWMAN (1985) apresentaram uma seqüência de modelos, hipóteses simples sobre como as ligações tróficas poderiam ser atribuídas às espécies de uma comunidade. A seqüência apresentava uma gradação em sua estruturação biológica, desde a forma puramente aleatória, livre de restrições biológicas, até a forma hierarquizada, que produziu os melhores ajustes aos dados disponíveis.

O modelo mais simples foi denominado “anárquico”, sendo hoje mais conhecido como modelo aleatório (embora todos os modelos apresentados contenham aleatoriedade, diferindo em algumas restrições). Para compreendê-lo melhor, e também o modelo posterior, convém esclarecer que uma teia trófica pode ser representada por sua matriz de adjacências, A , como abaixo:

$$A = \begin{matrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} & \cdots & a_{1S} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & \cdots & a_{2S} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} & \cdots & a_{3S} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{S1} & a_{S2} & a_{S3} & \cdots & a_{SS} \end{matrix} \quad \text{onde } S = \text{riqueza de espécies} \quad (3)$$

Nela, cada termo a_{ij} representa a ligação entre o predador potencial “ j ” e a presa potencial “ i ”, valendo 1 (um) caso a ligação se realize, e 0 (zero), caso não se realize. O número de termos realizados, segundo Cohen & Briand (1984) é uma proporção constante de S . No modelo aleatório, qualquer um dos termos possui a mesma probabilidade, $p = c/S$, de assumir o valor 1. O modelo assume que a matriz A é uma coleção de ligações que são variáveis Bernoulli identicamente distribuídas, que assumem valor 1 com probabilidade p , e zero com probabilidade $(1-p)$. Como existe um total de S^2 possíveis ligações, o número esperado de ligações realizadas é:

$$E(L) = p \cdot S^2 = \frac{c}{S} \cdot S^2 = c \cdot S = \bar{L} \quad (4)$$

A probabilidade p é também igual à conectância direta, C , que é medida pelo número de ligações realizadas dividido pelo número possível de ligações: $C = L/S^2$ (PIMM, 1982; YODZIS, 1993).

No modelo aleatório, existe apenas uma restrição: o valor de p é escolhido de tal forma a preservar o número médio de ligações tróficas, conforme expresso em (3) e (4). Fora isso, não existe nenhuma estruturação biológica. Qualquer espécie pode se alimentar de qualquer outra espécie, com livre ocorrência de canibalismo. Como esperado, a estrutura das teias tróficas resultantes do modelo aleatório não se adequava aos padrões quantificados daquelas observadas na natureza.

No modelo hierárquico (*cascade model*), as ligações tróficas realizadas se restringem ao triângulo superior da matriz de adjacências A . O triângulo superior consiste no conjunto de todos os elementos acima da diagonal principal. Ou seja, todos os termos a_{ij} , nos quais $i \geq j$, assumem o valor zero com probabilidade igual a 1, e todos os termos acima da diagonal principal, nos quais $i < j$, são variáveis Bernoulli identicamente distribuídas com probabilidade $p = c/S$ de assumir o valor 1, e probabilidade $(1 - p)$ de assumir o valor 0. Neste modelo de matriz triangular, a espécie arbitrariamente rotulada como a primeira, pode ser presa potencial de qualquer outra espécie diferente dela mesma ($j > 1$), mas não pode ser predadora de nenhuma. A espécie 2 pode ser predadora apenas da espécie 1, e ser presa da espécie 3 em diante. A última espécie da lista poderá se alimentar de qualquer outra espécie, mas não pode ser comida por nenhuma. Dessa forma, o modelo produz uma estrutura trófica hierarquizada, que se aproximava razoavelmente bem dos padrões observados nos dados quando o modelo foi originalmente formulado (COHEN & NEWMAN, 1985).

Ao longo dos anos, aumentou a necessidade de dados empíricos de teias tróficas, levantados com a finalidade de compreendê-las mais profundamente (COHEN *et al.*, 1993a). Alguns estudos acabaram por questionar a pretensa regularidade inferida pelos trabalhos anteriores, demonstrando que as teias tróficas são muito mais complexas e diversificadas do que se imaginava (SCHOENER, 1989; HALL & RAFFAELLI, 1991; MARTINEZ, 1991; POLIS, 1991; BROWN *et al.*, 2001; WOODWARD & HILDREW,

2001). Com o objetivo de explicar as propriedades estruturais presentes nas mais complexas teias tróficas publicadas, WILLIAMS & MARTINEZ (2000) elaboraram um modelo simples, o qual denominaram modelo de nicho. Neste modelo (Figura 2), cada espécie possui um valor de “nicho” atribuído aleatoriamente dentro de um intervalo. As presas de uma espécie estão contidas dentro de um subintervalo, cuja amplitude e centro são parâmetros da espécie, sendo também determinados ao acaso. O modelo de nicho alivia um pouco a hierarquia do modelo *cascade*, ao permitir que predadores consumam espécies com valores de nicho maiores. Outra diferença: no modelo de nicho, o intervalo contíguo (r_i) define, com probabilidade igual a 1, que as espécies nele contidas serão presas, e aquelas fora dele não serão; enquanto que no modelo *cascade*, todas as espécies com valor de nicho abaixo de n_i *podem* ser presas, cada uma com uma probabilidade idêntica $p = 2CS/(S-1)$ (WILLIAMS & MARTINEZ, 2000). Uma das conseqüências é que, no modelo de nicho, espécies com valores de nicho mais próximos terão mais chances de compartilhar predadores do que presas, devido à contigüidade do intervalo (r_i) do predador e à indefinição da posição (c_i) onde serão localizados seus intervalos de dieta.

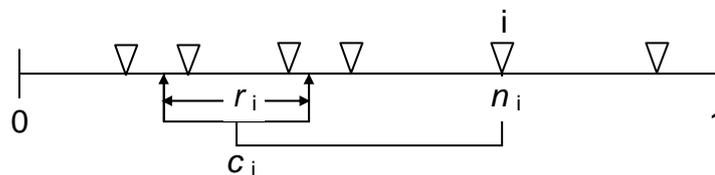


Figura 2. Esquema do modelo de nicho. A cada espécie, representada por um triângulo invertido, é atribuído um valor de nicho (n_i) dentro de uma distribuição uniforme que representa o espectro do nicho trófico, delimitado pelo intervalo $[0,1]$. A espécie “i” pode se alimentar de todas as espécies contidas dentro do intervalo (r_i), cujo centro (c_i) é localizado ao acaso dentro do intervalo uniformemente distribuído $[r_i/2, n_i]$. O tamanho de r_i é determinado por uma distribuição de probabilidade beta, de tal forma a preservar o valor determinado de conectância (C). O modelo torna possível o canibalismo, permitindo que até a metade superior do intervalo r_i inclua valores maiores que n_i . Reproduzido do original em WILLIAMS & MARTINEZ (2000).

Os autores compararam os modelos aleatório, hierárquico (*cascade*) e o de nicho com base em dados quantitativos de sete das mais bem estudadas teias tróficas, sendo três de ambientes de água doce, duas de estuários e duas de ambientes terrestres. O modelo de nicho produziu teias tróficas com estruturas muito mais semelhantes àquelas

das teias empíricas, reproduzindo com acurácia e precisão as doze propriedades utilizadas para descrevê-las. O modelo hierárquico demonstrou um ajuste uma ordem de magnitude pior, e o aleatório se comportou de forma ainda pior.

O referido trabalho se inspira no conceito clássico de HUTCHINSON (1957) para o nicho ecológico como sendo um hipervolume, contido num espaço multidimensional composto por inúmeras características ecológicas e ambientais. Dentre as dimensões que compõem o nicho, incluem-se aquelas relacionadas à dieta, que restringem os recursos alimentares a itens cujas propriedades se assemelham e se encerram dentro de um espaço de nicho contíguo que caracteriza a espécie consumidora. O modelo apresentado por WILLIAMS & MARTINEZ (2000) demonstrou que o espaço do nicho relacionado à estrutura trófica pode ser reduzido a uma única dimensão. Teias tróficas geradas com base em um nicho trófico unidimensional possuem a mesma estrutura daquelas observadas na natureza. O significado de tal dimensão está por ser explorado. Certamente ela deve ser uma combinação de variáveis comportamentais, fisiológicas e morfológicas. Se existe alguma dessas variáveis que sozinha explica quase toda a variação no nicho trófico, a candidata mais óbvia é o tamanho corporal (WOODWARD *et al.*, 2005).

1.5. Tamanho corporal e alometria

Uma das características mais marcantes de qualquer organismo vivo é o seu tamanho corporal. Uma grande quantidade de características biológicas importantes se correlaciona de forma previsível com o tamanho: i) características de história de vida, como longevidade, idade de maturação e taxa de desenvolvimento (Calder 1984); ii) tamanhos de presas e predadores (COHEN *et al.*, 1993b; SINCLAIR *et al.*, 2003), o que indiretamente determina a vulnerabilidade e a generalidade de dieta; iii) posição trófica (JENNINGS *et al.*, 2001; WOODWARD & HILDREW, 2002); iv) taxa metabólica (PETERS, 1983; BROWN, 2004) e de ingestão (PETERS, 1983; JOBLING, 1994); v) traços de performance como capacidade locomotora (CALDER, 1984; VIDELER, 1993); vi) características ecológicas como produtividade, densidade populacional, área de vida, mortalidade e taxa de crescimento populacional (FENCHEL, 1974; PETERS, 1983; DAMUTH, 1991; BROWN, 1995; SCHMID *et al.*, 2000). As relações entre essas

diversas características e o tamanho corporal são universalmente representadas pela função potência (BROWN, 2004; WOODWARD *et al.*, 2005):

$$Y = Y_0 \cdot M^b \quad (5)$$

onde Y representa qualquer variável dependente, M é o peso corporal, Y_0 é uma constante de proporcionalidade e b é o expoente, que determina o formato gráfico da relação. Sempre quando b for diferente de 1, a relação é dita alométrica. Nesse caso, a função é curvilínea quando plotada em escala aritmética, tornando-se uma reta quando tomados os logaritmos da ambos os lados da equação (5) (Figura 3).

Relações alométricas são ubíquas na natureza, sendo verificadas em diversas escalas de investigação. Relações morfológicas, incluindo a bem conhecida relação peso-comprimento, são normalmente alométricas (GOULD, 1966; SOMERS, 1989). O mesmo acontece com taxas fisiológicas em geral (GOULD, 1966; WEST *et al.*, 1997; BROWN, 2004). BROWN (2004) argumenta a favor de uma “teoria metabólica da Ecologia”, na qual os principais fatores, tamanho corporal e temperatura, por determinarem a demanda metabólica dos organismos, influenciam de forma previsível os processos ecológicos nos níveis individual, populacional, comunitário e até ecossistêmico. O próprio Brown, em seu clássico livro *Macroecology* (BROWN, 1995), já havia demonstrado o quão previsíveis podem ser alguns atributos ecológicos de larga escala, como área de distribuição geográfica e densidade populacional, quando examinados por meio de relações alométricas com o tamanho corporal. Como pode ser atestado neste e em muitos outros trabalhos, a alometria fornece um poder preditivo pouco comum em disciplinas da Ecologia (PETERS, 1991).

O tamanho corporal exerce influência crucial sobre as relações tróficas. Em média, predadores maiores se alimentam de presas maiores (COHEN *et al.*, 1993b). Além disso, a amplitude de tamanhos das presas também aumenta consideravelmente, existindo uma forte correlação entre o tamanho máximo das presas e o do predador, embora o tamanho mínimo possa apresentar baixa ou nenhuma correlação (COHEN *et al.*, 1993b; WOODWARD & HILDREW, 2002; SINCLAIR *et al.*, 2003; RADLOFF & DU TOIT, 2004). Dessa forma, na medida em que o tamanho dos predadores aumenta, a adição de presas maiores à dieta ocorre num ritmo mais rápido do que a perda das menores. Isso acaba formando uma hierarquia de nichos tróficos, na qual a dieta de um

predador é normalmente um subconjunto da dieta daqueles localizados em níveis tróficos superiores (WOODWARD *et al.*, 2005). Tal hierarquia constitui a essência dos modelos *cascade* e de nicho apresentados na sessão anterior (COHEN *et al.*, 1993b; WILLIAMS & MARTINEZ, 2000; WOODWARD *et al.*, 2005). O caráter unidimensional do nicho trófico, determinado predominantemente pelo tamanho corporal, é ressaltado empiricamente por JENNINGS *et al.* (2001). Este trabalho demonstrou que o tamanho corporal é responsável por mais de 90% da variação no nível trófico entre 15 comunidades marinhas de peixes.

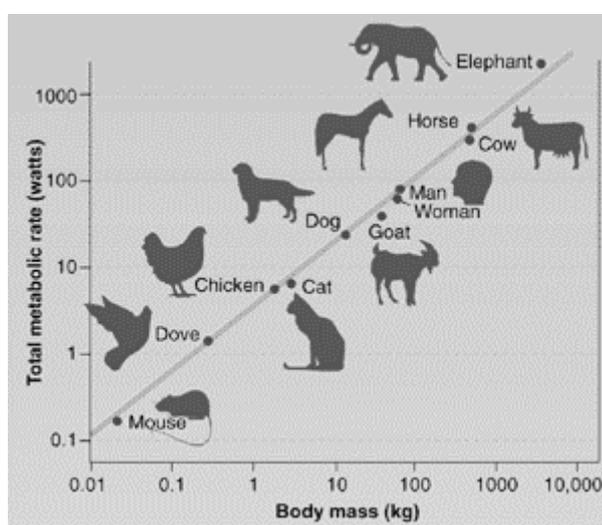


Figura 3. Relação alométrica entre taxa metabólica (*Total metabolic rate*) e peso (*Body mass*), plotados em escala logarítmica para mamíferos e aves de vários tamanhos. O coeficiente de inclinação da reta, que é o valor do expoente “b” da função alométrica, é cerca de $\frac{3}{4}$. Além desta, uma série de outras relações alométricas apresentam expoente múltiplo de $\frac{1}{4}$. Uma explicação para esta regra geral pode ser encontrada em West.... A figura foi retirada da página do grupo de pesquisa de James H. Brown: <http://biology.unm.edu/jhbrown/IndexPage/IndexFrame03.htm>.

Como uma das predições da hierarquia trófica, espera-se que a predação constitua um fator de limitação crescente para espécies de níveis tróficos cada vez mais baixos. Tal relação possui defensores antigos (MENGE & SUTHERLAND, 1976), e de fato tem sido corroborada por vários trabalhos (SCHOENER, 1989), inclusive por estudos de longa duração sobre mamíferos africanos (SINCLAIR *et al.*, 2003; RADLOFF & DU TOIT, 2004). Uma outra predição é a de que a intensidade de interação, medida pelo efeito *per capita* do predador sobre a presa, entre espécies de níveis tróficos adjacentes, deve diminuir na medida em que se sobe na cadeia trófica, o

que ocorre devido à diminuição das razões entre os tamanhos de predadores e de presas. Tal efeito demonstrou-se um potencial estabilizador das dinâmicas populacionais em comunidades (JONSSON & EBENMAN, 1998; EMMERSON & RAFFAELLI, 2004).

O tamanho corporal é também um dos grandes responsáveis pela mudança ontogenética de nicho (EBENMAN & PERSSON, 1988; SHIN & CURY, 2001; VAN NES *et al.*, 2002). A influência do crescimento sobre a mudança de dieta se deve às restrições entre predador e presa acima mencionadas e a uma regra simples e óbvia: qualquer indivíduo só atinge tamanhos grandes passando por um contínuo de tamanhos menores. Por exemplo, espécies de peixes consideradas piscívoras normalmente atravessam um período de alimentação baseada em invertebrados. Apenas quando atingem um determinado tamanho é que passam a se alimentar de peixes, e o tamanho de suas presas tende ainda a aumentar ao longo do crescimento (MITTELBAACH & PERSSON, 1998). Além disso, ao crescerem, os peixes tornam-se menos vulnerável à predação. A mudança de nicho não se restringe apenas à dieta, podendo incluir também o uso do habitat. Em alguns casos, notavelmente em peixes, os locais de forrageamento mudam ao longo do crescimento dos indivíduos, o que se deve em parte à segregação espacial dos recursos alimentares e em parte à diminuição da vulnerabilidade aos predadores, já que muitas vezes um ambiente rico em predadores é também rico em recursos (DE ROOS *et al.*, 2002).

Em suma, por meio do tamanho corporal somos capazes de prever com razoável confiança um grande número de características ecológicas. Isto é extremamente útil na construção de modelos e no desenvolvimento de teorias. Por meio de regras simples e bem conhecidas, é possível modelar um grande número de processos ecológicos de variada complexidade, sem a necessidade de utilizar um número infundável de parâmetros biológicos. Exemplos de modelos que se utilizam desta vantagem de forma elegante, podem ser encontrados em DINIZ-FILHO (2004) e DE MARCO (1999). Ambos utilizaram uma abordagem macroecológica para ganhar em consistência e generalidade. No primeiro, o autor simulou um provável cenário da caça exercida sobre a megafauna extinta no continente americano durante o Pleistoceno. Para isso, utilizou um modelo de crescimento logístico, estimando os parâmetros populacionais das espécies por meio de relações alométricas bem conhecidas (BROWN, 1995) que por se ajustarem bem às espécies atuais, foram extrapoladas para espécies

não mais existentes. O modelo acertou, com razoável sucesso, quais espécies deveriam ter sido extintas à época. O segundo trabalho construiu um MBI para analisar a viabilidade de meta-populações de mamíferos. Utilizou também relações alométricas, mas nesse caso para determinar características mais refinadas de história de vida, como compete a um modelo baseado no indivíduo. O autor sugere o uso do tamanho corporal como característica-chave para estudos de viabilidade populacional de espécies ameaçadas. Uma vez que estudos desse tipo demandam um grande número de informações biológicas sobre as espécies, e que tais informações são escassas ou inexistentes, o uso de um preditor eficiente como o tamanho corporal é também de grande importância prática para a conservação da vida silvestre.

1.6. Tradeoffs ecológicos

Dentre os inúmeros atributos biológicos de um organismo, alguns são prontamente reconhecidos como vantajosos. O corpo esguio, altamente hidrodinâmico de algumas espécies de peixes; o enorme número ovos produzidos por outras; a posse de defesas, como espinhos ou armaduras, ou ainda a presença de camuflagem, que sozinhas ou em conjunto ajudam a evitar predadores; a espantosa habilidade de algumas espécies em resistir à escassez de recursos e a adversidades nas condições do meio; são todos exemplos de características que, se julga, foram moldadas por seleção natural e por isso são ditas adaptações (HARVEY & PAGEL, 1991). Contudo, nenhuma dessas características é absolutamente vantajosa. Elas dependem do contexto em que os organismos se inserem. Aquilo que se considera vantagem em uma dada situação, pode representar desvantagem em outra. Em outras palavras, todos atributos vêm acompanhados de custos.

A cada habilidade, pode-se normalmente associar uma outra, oposta, que se correlaciona negativamente à primeira. Tal situação caracteriza um conflito funcional, ou *tradeoff*. Um exemplo bem conhecido consiste no *tradeoff* entre tamanho e número de ovos (BEGON *et al.*, 1996). Uma fêmea, ao se reproduzir, possui uma quantidade de energia e materiais limitada para essa finalidade. Toda essa quantidade deve ser dividida entre os produtos finais, os ovos. Se eles evoluem no sentido de aumentar de tamanho, acabam diminuindo em número, pois toda a quantia extra de energia alocada na produção de um ovo maior torna-se indisponível para a produção de ovos adicionais.

Num senso amplo, pode-se falar de um *tradeoff* entre quantidade e qualidade de filhotes. Filhotes nascidos de ovos maiores têm maiores chances de sobrevivência até atingirem a maturidade, o que pode ser vantajoso em situações de competição e/ou predação severa (PIANKA, 1970; BEGON *et al.*, 1996). A ligação entre tamanho do filhote e sobrevivência é também reforçada pelo cuidado parental. Em peixes, o cuidado parental e o tamanho dos ovos geralmente apresentam correlação positiva (SARGENT *et al.*, 1987). Por outro lado, um número grande de filhotes pode ser vantajoso em ambientes de alta imprevisibilidade e com grandes flutuações nas condições e nos recursos (MACARTHUR, 1962; MACARTHUR & WILSON, 1967; PIANKA, 1970). Espécies com grande fecundidade se aproveitam melhor de momentos com alta disponibilidade de recursos, pois se proliferam com maior velocidade.

Os *tradeoffs* permeiam todas as outras características de história de vida (ROFF, 1992). Indivíduos que investem muito em um evento reprodutivo diminuem as chances e/ou a qualidade de eventos reprodutivos futuros. O investimento reprodutivo também prejudica o crescimento somático. Neste sentido, existe um conflito entre reproduzir cedo, o que encurta o tempo entre gerações, e reproduzir tardiamente, com maior tamanho e fecundidade (REZNICK *et al.*, 1990; BEGON *et al.*, 1996). A existência de *tradeoffs* entre estes atributos se deve ao fato de que cada um apresenta um custo explícito: a energia investida em um deles torna-se automaticamente indisponível para outros. A reprodução pode afetar também a performance em alguns casos. Por exemplo, GHALAMBOR *et al.* (2004) demonstraram experimentalmente que fêmeas grávidas de *Poecilia reticulada*, uma espécie vivípara de peixe, apresentam pior desempenho na natação, essencialmente no que se refere a momentos de fuga, que necessitam de rápidos deslocamentos. Tal conflito restringe a evolução de populações em locais com alta pressão de predação, onde ocorre seleção conflitante tanto por um aumento na performance natatória quanto por um aumento no investimento reprodutivo.

Conflitos funcionais menos óbvios podem surgir indiretamente de interações tróficas. Dois componentes fundamentais ao valor adaptativo de um organismo são a aquisição de recursos e a defesa contra predação. Geralmente os dois entram em conflito, por uma série de fatores. O comportamento pode ser o mediador deste *tradeoff*, principalmente em ambientes nos quais os predadores dominantes são orientados por visão (WERNER & ANHOLT, 1993; WELLBORN *et al.*, 1996). Os indivíduos

precisam se movimentar para adquirir alimento, o que os torna mais vulneráveis à detecção por predadores. Diversos experimentos com organismos aquáticos, principalmente anuros, demonstram que o grau de atividade está positivamente correlacionado à aquisição de alimento e à taxa de crescimento (SKELLY, 1992; WELLBORN *et al.*, 1996). Por outro lado, indivíduos mais ativos são predados com maior frequência (WERNER, 1984; MCPPEEK, 1990; SKELLY, 1994; MCPPEEK *et al.*, 1996). A situação se torna um pouco mais complexa quando consideramos espécies de comportamento mais flexível. Nestes casos, o comportamento é muito influenciado pela disponibilidade de recursos (LIMA & DILL, 1990), e pela existência de refúgios contra predadores (DE ROOS *et al.*, 2002; BYSTRÖM *et al.*, 2004). Modelos de forrageamento ótimo predizem que, quando a disponibilidade é baixa, e sob o risco de morte por desnutrição, os indivíduos devem se tornar mais ativos, e quando a disponibilidade é alta, os indivíduos devem se poupar, tornando-se menos ativos e correndo menos risco de predação (SIH, 1984; ABRAMS & ROWE, 1996). Mesmo nestes casos, o *tradeoff* existe, e uma correlação entre taxa de crescimento e mortalidade pode ser observada na natureza, inclusive em espécies de peixes (BIRO *et al.*, 2003).

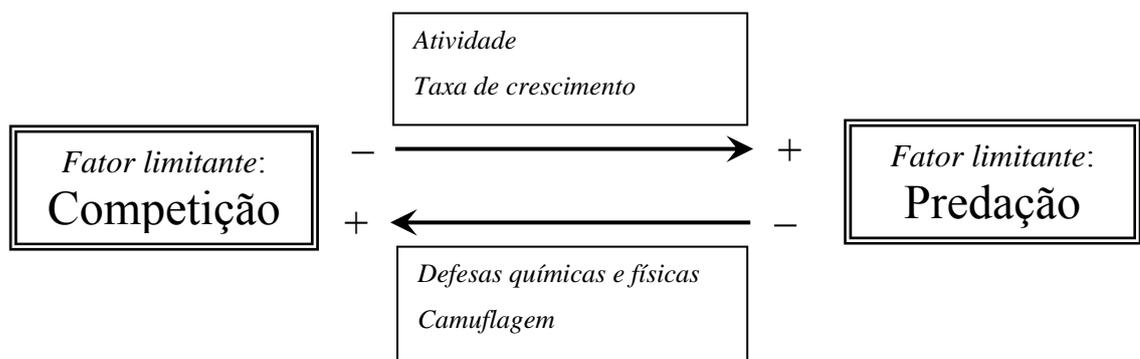


Figura 4. Gradiente de atributos que determinam um *tradeoff* entre tolerância à competição e tolerância à predação. Espécies mais ativas, com maiores taxas de crescimento e com menos atributos de defesa tendem a ser competitivamente superiores. Entretanto, elas são vulneráveis, sendo fortemente limitadas por predadores, podendo ser excluídas de locais onde estes estão presentes (WELLBORN *et al.* 1996). Do outro lado do gradiente estão espécies mais tolerantes à presença de predadores, mas que podem ser excluídas de ambientes onde a competição é o fator preponderante. Em ambientes com predadores, espécies mais competitivas podem coexistir com espécies mais defensivas, desde que cada grupo seja limitado por um fator distinto (LEVIN 1970; HOLT *et al.* 1994; MCPPEEK 1996).

De forma semelhante, se o investimento em defesas químicas ou morfológicas tem um custo energético, é de se esperar que espécies com maiores defesas apresentem

menores taxas de crescimento e/ou menor investimento reprodutivo (BEGON *et al.*, 1996). Em alguns casos, espécies que crescem mais, e que possuem vantagens na competição por interferência, correm um risco extra de serem predadas: alguns predadores selecionam presas de maior tamanho corporal, o que pode inverter as relações de dominância em ambientes aquáticos (MORIN, 1984a,1984b). No geral, existe uma gradação inversa entre limitação por competição e limitação por predação (Figura 4). Espécies mais hábeis em lidar com predadores são mais afetadas pela competição, e vice-versa. A existência de *tradeoffs* pode facilitar a coexistência local de espécies em posições opostas do gradiente competição-predação (MCPEEK, 1996). A coexistência de competidores mediada por predação é bem reconhecida na literatura (TOKESHI, 1999). O fenômeno é demonstrado por experimentos importantes (PAINE, 1966; LUBCHENCO, 1978) e previsto por trabalhos teóricos (ARMSTRONG, 1979; HOLT *et al.*, 1994; LEIBOLD, 1996).

Uma relação importante de conflito se configura também entre especialistas e generalistas. Embora estes conceitos só tenham sentido comparativo, e seja difícil defini-los para algumas espécies, existem ainda situações em que eles se aplicam. Um exemplo claro de especialização é retratado pelas assembleias de peixes da família Cichlidae nos grandes lagos africanos (LOWE-MCCONNELL, 1987). Nestes lagos existem centenas de espécies endêmicas de ciclídeos, que apresentam as mais variadas especializações tróficas. Para cada dieta, uma morfologia e aparato bucal apropriado: por exemplo, existem espécies que se alimentam de escamas de outros peixes, outras que se alimentam de moluscos, outras de plâncton a até espécies que se especializaram em comer olhos (FRYER, 1959 *apud* LOWE-MCCONNELL, 1987). O tambaqui *Colossoma macropomum*, um Caraciforme da bacia amazônica, é outro exemplo conhecido com dieta especializada: alimenta-se de frutos que caem nos rios, possuindo para isso aparato bucal e mandibular adequado para quebrar sementes duras (LIMA & GOULDING, 1998).

A teoria ecológica e evolutiva sustenta que a competição em ambientes estáveis promove a evolução de uma crescente divergência e especialização ecológica (DARWIN, 1859; BROWN & WILSON, 1956; MACARTHUR & LEVINS, 1967; MACARTHUR, 1970). Uma vez que a seleção natural é o mecanismo por trás deste processo, é razoável afirmar que organismos especializados em determinados itens são

mais eficientes na exploração destes itens do que organismos mais generalistas. Estes, por sua vez, são mais flexíveis a mudanças no ambiente, podendo se ajustar a diversas condições, conforme estas se alternam no tempo. A especialização está, dessa forma, sujeita a um *tradeoff* entre eficiência e flexibilidade. Nenhuma das estratégias é absolutamente superior: especialistas são favorecidos em ambientes estáveis, ao passo que generalistas são favorecidos em ambientes mais variáveis.

Em conjunto, os *tradeoffs* nos mostram que as características dos indivíduos não podem ser consideradas isoladamente. Elas estão correlacionadas por restrições biológicas, e tais correlações devem ser levadas em conta, principalmente quando a performance das espécies é o foco de análise. No estudo de invasões biológicas, esta questão é de importância crucial: invasores bem sucedidos são definidos por determinadas combinações de características, que se aplicam a um conjunto limitado de situações. Os *tradeoffs*, ao restringirem a performance das espécies, evitam o surgimento de superespécies, capazes de invadir qualquer tipo de ambiente (salvo exceções potenciais como *Homo sapiens*, cujos efeitos são distribuídos por quase toda a biosfera). Em suma, eles são fatores essenciais na geração e manutenção de diversidade biológica (TILMAN, 1982; RICKLEFS & SCHLUTER, 1993; ROSENZWEIG, 1995; CHESSON, 2000b).

2. Objetivos

O presente trabalho tem como objetivos:

- Construir um modelo baseado no indivíduo para a simulação da dinâmica de comunidades de peixes e invasões de espécies.
- Avaliar a influência de algumas características individuais e das comunidades sobre o sucesso dos invasores e os efeitos sobre as espécies residentes.

Devido à escassez de dados que demonstrem como as muitas características de invasores e comunidades invadidas podem influenciar os resultados de invasões, o modelo tem como aspiração futura indicar o grau de prioridade relativo a algumas dessas características, no que diz respeito a sua relevância na produção de efeitos em processos de invasão. O modelo será construído com base em parâmetros biológicos individuais, populacionais e comunitários. Estes parâmetros são universais para as espécies incluídas e de potencial importância para as dinâmicas. Ao contrário deste,

poucos trabalhos feitos com modelagem têm levado em consideração as interações entre as espécies invasoras e as espécies nativas (BYERS, 2000; BYERS & GOLDWASSER, 2001).

3. Metodologia

O modelo desenvolvido neste trabalho tem uma orientação essencialmente trófica. Ele está voltado apenas para questões relacionadas à dinâmica de predação e de competição em comunidades ecológicas. Os peixes são o grupo de organismos para os quais as regras foram referenciadas, embora o modelo seja suficientemente geral para se aplicar a uma série de outros grupos. Por ter vocação mais generalista, é mais simples do que muitos dos MBI que lidam com dinâmica de comunidades. Como desvantagem, ele não é adequado para situações muito específicas. Por exemplo, ele não poderia ser usado para prever a dinâmica das populações na represa de Itaipu, ou qualquer outro local em questão, nem para fazer Análise de Viabilidade Populacional de uma ou outra espécie de interesse. Ele foi concebido para lidar apenas com alguns aspectos essenciais da dinâmica de interações entre espécies e do processo de invasões em comunidades, quaisquer que sejam. Toda a modelagem foi executada dentro da plataforma Matlab®. Os esquemas gerais dos módulos que constituem o modelo estão nos Anexos desta dissertação.

3.1. Estrutura do modelo

O sistema representado pelo modelo consiste em uma assembléia de espécies consumidoras (peixes), cujos indivíduos são representados explicitamente, e recursos basais, representados por quantias contínuas de biomassa. O ambiente é fechado, ou seja, ao longo de uma simulação os indivíduos só entram ou saem do sistema através do nascimento ou da morte. As regras que regem a dinâmica de interações e desenvolvimento dos indivíduos são fortemente ditadas pelo tamanho corporal, tal como é normalmente observado em muitas espécies na natureza, notoriamente em peixes (EBENMAN & PERSSON, 1988; MITTELBAACH & PERSSON, 1998). O uso do tamanho, como elemento norteador, torna a dinâmica de interações mais flexível e complexa, pois cada indivíduo deve se comportar de forma diferente na medida em que cresce. Como conseqüência, as relações mútuas entre diferentes espécies passam a ser dependentes dos estados individuais, e das circunstâncias em que os indivíduos se

encontram. Essas relações são, portanto, resultado da dinâmica temporal da comunidade, podendo mudar conforme o seu prosseguimento, ao contrário do que ocorre em modelos clássicos de comunidade, no qual os efeitos mútuos intra e interespecíficos são previamente impostos (MAY, 1973b).

A maioria das regras utilizadas neste modelo levam em conta a noção de “conflitos funcionais” (*tradeoffs*). Como explorado anteriormente, elas partem do pressuposto de que toda vantagem vem sempre acompanhada de um custo. Do contrário, a resposta para uma das perguntas básicas deste trabalho, e da Ecologia de Bioinvasões, seria algo absolutamente trivial: a espécie com maior chance de se tornar invasora é aquela com maior fecundidade, menor tamanho, de crescimento mais rápido, que apresenta a dieta mais generalista e a maior eficiência em obter recursos, além de ser invulnerável a predação. Tal superespécie não existe. Portanto, levando-se em conta as relações de conflito entre diferentes características bionômicas, seria mais interessante verificar quais combinações dessas características tendem a aumentar as chances de uma espécie se tornar uma boa invasora, e é dentro desta possibilidade que o presente modelo foi proposto.

O modelo é espacialmente explícito, onde o espaço é dividido em unidades discretas; de tempo discreto, correndo em intervalos de duração definida; e estocástico, ou seja, que inclui variação aleatória. A estocasticidade está incluída em três processos, como será visto mais à frente: i) na criação de espécies; ii) no posicionamento espacial e movimentação dos indivíduos e iii) na ordenação da predação.

Antes de seguir na descrição do modelo, uma observação: os símbolos de variáveis e parâmetros utilizados abaixo não têm correspondência com aqueles apresentados na Introdução, a menos quando for feita uma referência explícita. Na Introdução, escolheu-se utilizar a mesma simbologia apresentada nos trabalhos originais citados, que às vezes entra em conflito com outros trabalhos utilizados como base para o presente modelo.

3.1.1. O ambiente

O sistema modelado, por ser fechado e comportar um número relativamente pequeno de indivíduos, se adequa melhor a ambientes lacustres de pequeno porte. O meio externo vivenciado pelo indivíduo é definido pela presença de outros indivíduos e de recursos basais. Os recursos basais representam recursos alimentares que não peixes.

Um número ilimitado de recursos basais pode ser utilizado, conforme o interesse. Cada recurso basal possui atributos que determinam seu crescimento em biomassa e sua susceptibilidade ao consumo. O crescimento segue o modelo logístico discreto:

$$B_{t+1} = B_t \cdot \left[1 + R \cdot \left(1 - \frac{B_t}{K} \right) \right] - C_t \quad (6)$$

onde B_t é a biomassa num tempo t ; R é a taxa de aumento de biomassa; K é a capacidade suporte do recurso e C_t é a quantidade de recurso consumida no intervalo de tempo, o que depende da demanda dos consumidores. O espaço é representado explicitamente, na forma de um “grid” retangular dividido em quadrados. As interações e o crescimento de indivíduos e recursos são restritos localmente, estando limitados ao quadrado em que estes se encontrarem.

A susceptibilidade ao consumo é determinada pelo “tamanho particulado” do recurso. O tamanho particulado representa a amplitude de comprimentos que as partículas constituintes do recurso podem adquirir, sendo seus determinantes os parâmetros r_1 e r_2 , o tamanho inferior e o tamanho superior respectivamente. Embora o recurso aumente e seja consumido em quantias contínuas, ele se apresenta a um possível consumidor como um conjunto de partículas de tamanhos definidos. Na natureza, os recursos consumidos por peixes apresentam uma grande variedade e amplitudes de tamanho. Plâncton, algas, invertebrados e muitos outros se constituem de elementos de tamanhos diferenciados. As diferenças de tamanho são importantes para determinar as aptidões dos consumidores pelos diferentes recursos (DE ANGELIS *et al.*, 1979; EBENMAN & PERSSON, 1988; COHEN *et al.*, 1993b; PERSSON *et al.*, 1998; CLAESSEN *et al.*, 2002), o que motivou a incorporação dos referidos atributos no presente modelo. Os recursos nunca se extinguem. Se algum deles for completamente consumido numa dada ocasião, ocorre a re-colonização no tempo seguinte por uma quantia arbitrária de biomassa (B_{col}).

3.1.2. O indivíduo

Cada indivíduo carrega consigo uma série de informações durante o tempo em que permanece na comunidade. Tais informações podem ser divididas em dois grupos de características: i) características de estado e ii) características bionômicas ou inatas. As características de estado informam sobre a condição em que se encontra o indivíduo,

podendo mudar de valor ao longo do tempo conforme o histórico do indivíduo. São elas:

1. *Idade,*
2. *Estágio de desenvolvimento(juvenil-adulto),*
3. *Tempo decorrido após o início do período reprodutivo,*
4. *Peso irreversível ,*
5. *Peso reversível,*
6. *Posição espacial (coordenadas x,y),*
7. *Número de indivíduos (para o caso de super-indivíduos)*

As características bionômicas são aquelas herdadas pelo indivíduo em sua concepção, sendo representadas por atributos como, por exemplo, o peso máximo, o tamanho do ovo, o grau de generalidade de dieta, dentre outras. Elas não mudam com o tempo e influenciam o desenvolvimento, as aptidões tróficas e táticas reprodutivas do indivíduo. Elas estão descritas na Tabela D e explicadas ao longo do texto seguinte.

3.1.2.1. Crescimento

O peso total do indivíduo é dividido em duas variáveis: o peso irreversível (X) e o peso reversível (Y) (PERSSON *et al.*, 1998; CLAESSEN *et al.*, 2002). O peso reversível representa o material de reserva, como gordura ou tecido muscular, que pode ser utilizado quando as exigências metabólicas ultrapassam a quantidade ingerida. Quando ocorre desova, é do peso reversível que vem o material para a produção de filhotes. O peso irreversível se constitui de material permanente, que pode apenas crescer ou permanecer constante no tempo. Ele representa, por exemplo, uma grande proporção de tecidos como o ósseo, o nervoso e de toda a estrutura dos órgãos que garante as funções vitais do organismo, e que por isso não podem ser alocadas para repor perdas energéticas.

O crescimento de um indivíduo, em um dado intervalo de tempo, é determinado por uma equação fisiológica elementar (JOBLING, 1994):

$$\text{Crescimento} = \text{Ingestão} - \text{Gasto} \quad (7)$$

A ingestão representa a quantidade, em peso, consumida pelo indivíduo naquele intervalo. O gasto é usado aqui de forma ampla, representando toda a energia, em forma de peso, metabolizada ou não aproveitada pelo peixe no intervalo.

A ingestão e o gasto, assim como muitos outros processos biológicos, são normalmente funções alométricas do peso (PETERS, 1983; JOBLING, 1994; BROWN, 2004). O uso de funções-potência é adequado para representá-los:

$$\text{Crescimento} = a \cdot (\text{Peso})^b - c \cdot (\text{Peso})^d \quad (a > c ; b < d) \quad (8)$$

Os parâmetros “a”, “b”, “c” e “d” são os parâmetros de crescimento corporal potencial. Cada espécie deve possuir diferentes valores destes parâmetros. O gasto é fixo para um dado tamanho, mas a ingestão realizada pode não ser igual àquela especificada pela função potência, pois depende também da disponibilidade de alimento. Os parâmetros “a” e “b”, portanto, determinam a capacidade máxima de ingestão pela espécie, num dado tempo e para um dado tamanho.

Essa abordagem de balanceamento entre duas funções potência para promover o crescimento já foi utilizada por outros MBI, como aqueles em UCHMANSKI (1999, 2000). Sua grande vantagem é a de permitir o uso explícito do saldo energético como determinante não só do crescimento, mas da mortalidade por desnutrição e do investimento reprodutivo. Essa potencialidade não existiria caso fossem utilizadas apenas curvas como as de von Bertalanffy ou Gompertz para ajustar o crescimento. Entretanto, existe uma restrição para que a curva de crescimento resultante da junção entre as duas funções potência promova o crescimento corporal de forma plausível e dentro do padrão comumente observado na natureza: o parâmetro “a” da função de consumo deve ser maior do que “c”, da função de gasto, e o contrário deve ocorrer com os outros dois parâmetros, “b” sendo menor do que “d”. Em outras palavras, a curva da função de consumo deve iniciar (para valores de peso próximos de zero) acima da curva de gasto, e as curvas têm que se cruzar em algum ponto. O peso máximo (P_{max}) é aquele no qual as curvas de ingestão e gasto se cruzam. Ele pode ser calculado pela fórmula (UCHMANSKI, 1999):

$$P_{max} = \left(\frac{a}{c} \right)^{\left(\frac{1}{d-b} \right)} \quad (9)$$

A ingestão e o gasto são funções do peso total, ou seja, da soma do peso reversível com o peso irreversível. O saldo de alimento ingerido é dividido, sem perda, entre os pesos reversível e irreversível. Nenhuma medida explícita de eficiência na assimilação é utilizada. Normalmente a eficiência na assimilação dos alimentos é baixa, podendo variar de 20 a 80% (BEGON *et al.*, 1996). Entretanto, considera-se aqui que toda a quantia não aproveitada de alimento está implicitamente embutida na função de gasto. Em vista dos objetivos deste trabalho, que estão ligados à comparação de espécies genéricas e não propriamente à predição de situações particulares na natureza, tais simplificações são razoáveis.

O material ingerido por um indivíduo é primeiramente destinado ao gasto. Caso o saldo seja negativo, a diferença é subtraída do peso reversível. Se o peso reversível não for suficiente, o indivíduo morre por desnutrição. Caso o saldo seja positivo, ele será alocado em diferentes proporções para os pesos reversível e irreversível, dependendo da relação entre os dois componentes. Essas proporções são determinadas de forma a manter o indivíduo o mais próximo possível de sua condição máxima (qj ou qa , se juvenil ou adulto). A condição é dada pela razão entre o peso reversível e o peso irreversível. Se a condição do indivíduo for baixa, uma proporção maior do saldo ingerido deverá ser destinada ao peso reversível, de forma a restaurar sua melhor condição. Isso será feito às custas do crescimento em peso irreversível.

Sendo S o saldo entre ingestão e gasto, X e Y os pesos irreversível e reversível, q a condição máxima (representando qj ou qa) e pi a proporção de S que deve ser destinada ao peso irreversível, obedecendo a regra de que a condição máxima (q) deve ser estabelecida após o crescimento, temos:

$$\frac{Y + (1 - pi) \cdot S}{X + pi \cdot S} = q \quad (10)$$

Arranjando algebricamente a expressão (10), temos a fórmula para pi :

$$pi = \frac{S + Y - q \cdot X}{S \cdot (1 + q)} \quad (11)$$

Ela é válida desde que pi nunca seja menor que zero (o que é matematicamente possível nos casos em que o termo qX é maior do que $S+Y$). Caso seu cálculo seja

negativo, o valor é automaticamente corrigido para zero, o que previne o decréscimo do peso irreversível. A fórmula aqui utilizada difere daquela em CLAESSEN *et al.* (2002). Naquele caso, a condição máxima q é atingida apenas assintoticamente, e não completamente como abordado aqui. Sua fórmula para pi , no entanto, é válida somente para os casos em que o saldo S é bem menor do que o próprio peso do indivíduo. Isso ocorre de fato, quando o indivíduo tem crescimento lento e/ou quando os passos de tempo (“*time steps*”) numa simulação são curtos. Como o presente modelo está aberto para simular passos mais largos de tempo, pode acontecer que o saldo ingerido por um indivíduo chegue inclusive a exceder o seu próprio peso. Neste caso, se a condição anterior do indivíduo for muito baixa, uma enorme proporção do saldo seria destinado ao peso reversível pela fórmula original, o que poderia fazer com que ele ultrapassasse a condição máxima q . A modificação aqui proposta, evita este tipo de situação, sendo portanto mais adequada para modelos discretos com forte efeito de atrasos temporais.

Abaixo, na Figura 4, encontram-se ilustrados as curvas de gasto e ingestão potencial para um indivíduo com os parâmetros $a = 1.6$, $b = 0.75$, $c = 1$, $d = 0.86$:

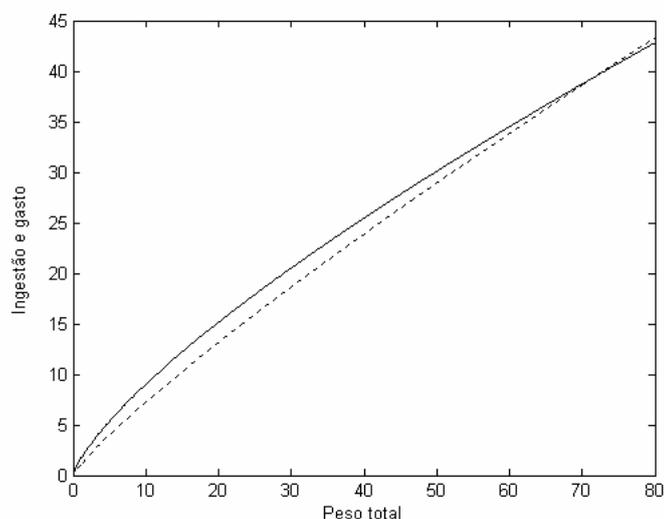


Figura 4. Curvas das funções de ingestão (linha contínua) e gasto (linha pontilhada).

Simulando o crescimento de um indivíduo que se alimenta conforme o máximo esperado, de acordo com os parâmetros usados para gerar as curvas da Figura 4, utilizando valores de $qj= 0.6$ e $qa=0.8$, peso inicial (P_0) de 0.16 e com a maturação ocorrendo em 60% do peso total ($Pmat = 0.6$), obtemos a seguinte curva de crescimento:

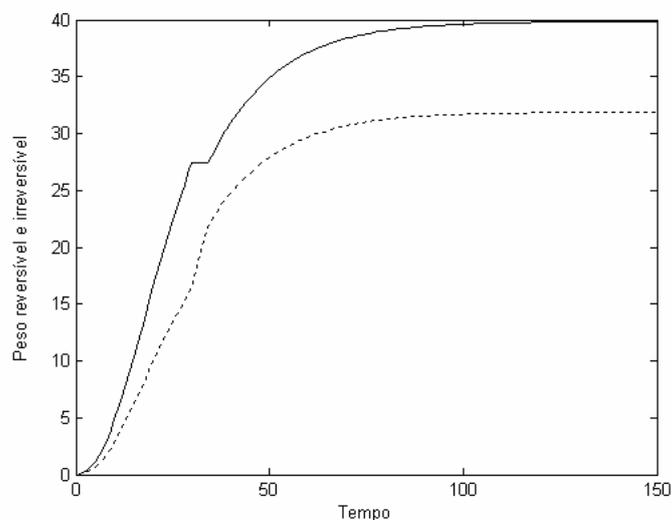


Figura 5. Curva de crescimento em peso irreversível (linha contínua) e reversível (linha pontilhada) resultante da diferença entre a curva de ingestão e a curva de gasto apresentadas na Figura 4.

Na passagem de juvenil para adulto, ocorre aumento na condição máxima, o que aumenta o crescimento em peso reversível, em detrimento do peso irreversível. Note também que o peso irreversível máximo, de aproximadamente 40, somado ao peso reversível, de cerca de 32, dá o mesmo valor (72) em que as curvas de consumo e gasto se cruzam na Figura 4. Como existe competição, o crescimento pode chegar a ser prejudicado, e como consequência, a curva do crescimento realizado se localizaria abaixo da curva potencial. Como exemplo, a Figura 6 mostra o resultado de uma simulação para um indivíduo com os mesmos parâmetros, mas a cada 20 intervalos de tempo, o peso reversível sofre uma perda de 50%.

Observe que as sucessivas perdas de peso reversível prejudicam o crescimento no peso irreversível. Numa situação como esta, o indivíduo cresce mais devagar, e sequer chegará a atingir o seu tamanho potencial máximo. Ao longo do tempo, sua chance de morrer por desnutrição é maior. Tal situação pode representar bem o efeito negativo da produção de filhotes sobre o crescimento posterior (o que será exemplificado novamente na parte de reprodução). De fato, esta relação de conflito entre os dois fatores é algo bem conhecido (ROFF, 1992). Indivíduos que sofrem efeito da competição, que acabam ingerindo pouco e tendo que utilizar frequentemente o peso reversível, sofrem do mesmo tipo de problema. Ainda que o efeito demonstrado seja negativo, ele não chega a ser devastador por causa do crescimento compensatório, presente no modelo e observado comumente em peixes (JOBBLING, 1994;

BROEKHUIZEN *et al.*, 1994). Isso acontece porque, em muitas situações, a perda de peso total leva o indivíduo a apresentar maior diferença entre as funções de ingestão e gasto (observe, na Figura 4, que o saldo decresce com o peso na maior parte do intervalo).

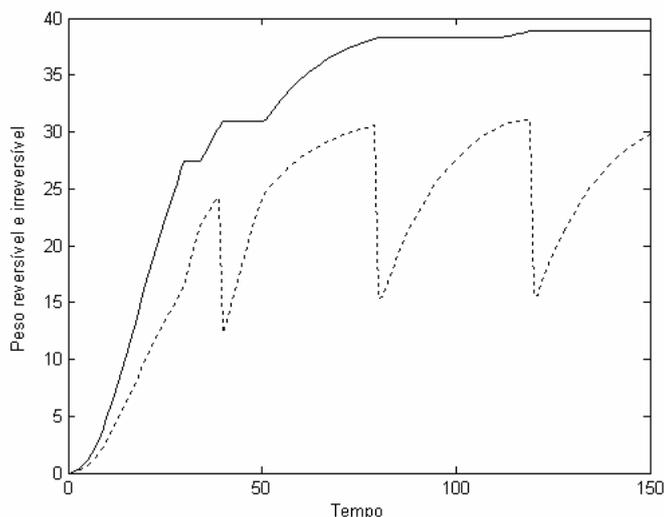


Figura 6. Curva de crescimento em peso irreversível (linha contínua) e reversível (linha pontilhada), com perdas de 50% do peso reversível a cada período de 20 unidades de tempo.

3.1.2.2. Dieta

Um conceito importante utilizado no modelo é o da “janela de predação”, que é a amplitude de tamanho do alimento que podem ser ingeridos pelo indivíduo (CLAESSEN *et al.*, 2002). A janela de predação pode ter consequências importantes na dinâmica de interações de uma ou mais populações, pois influencia as taxas de crescimento de predadores e de mortalidade das presas, de acordo com as distribuições de tamanhos de ambos, bem como o grau de competição e de canibalismo (CLAESSEN *et al.*, 2000; CLAESSEN *et al.*, 2002). A mudança ontogenética do nicho é em boa parte resultado do aumento dos limites inferior e superior da janela, que acompanham o crescimento corporal (MITTELBAACH & PERSSON, 1998).

Neste modelo, o limite inferior (JI) e o superior (JS) da janela de predação são uma proporção constante do comprimento do indivíduo. Estes limites, portanto, são funções lineares do comprimento, com inclinações determinadas por coeficientes (L_i e L_s) que são parâmetros da espécie:

$$\begin{aligned} JI &= L_i \cdot \text{Comprimento} \\ JS &= L_s \cdot \text{Comprimento} \end{aligned} \tag{12}$$

Como resultado dessas relações lineares, a própria largura da janela de predação é também uma proporção constante do comprimento. O comprimento é usado ao invés do peso porque normalmente as restrições nos tamanhos das presas ingeridas estão ligadas às suas dimensões lineares (CLAESSEN *et al.* 2000). São estas medidas que determinam, por exemplo, se um peixe ou invertebrado pode ser capturado e engolido por um peixe com determinado aparato bucal e digestivo. Portanto, todas as relações de aptidão e susceptibilidade alimentar entre os indivíduos no modelo dependem das relações entre seus comprimentos. O comprimento depende apenas do peso irreversível, e seu valor é obtido pela bem conhecida relação peso-comprimento, que é uma função potência:

$$Peso = e \cdot (Comprimento)^f \quad (13)$$

Para ilustrar a janela de predação, vejamos o caso de um indivíduo com $L_i = 0.1$ e $L_s = 0.3$, com os mesmos parâmetros de crescimento dos exemplos anteriores, e com “e” = 1 e “f” = 1/3:

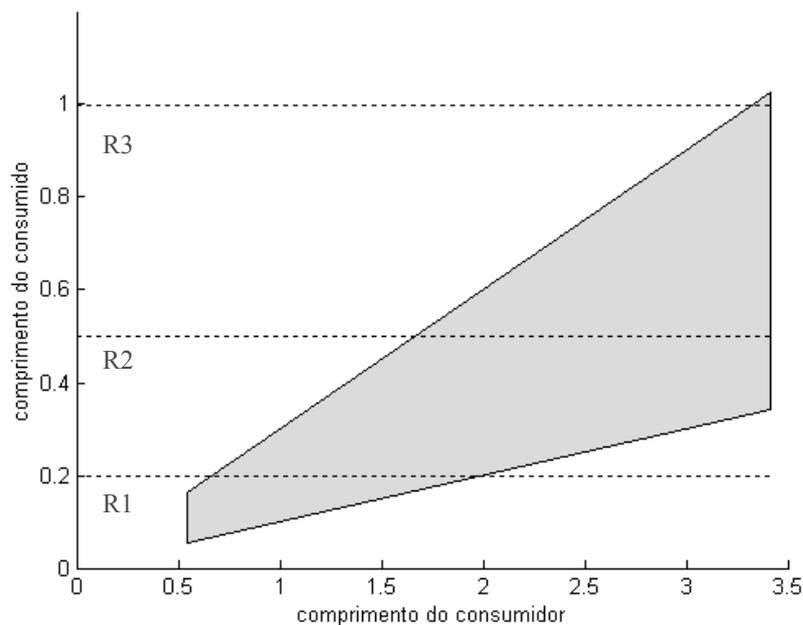


Figura 7. Progressão da janela de predação (em cinza) com o aumento do comprimento do consumidor. Os parâmetros estão listados no texto. As retas que delimitam a parte inferior e superior da janela possuem inclinações iguais a L_i e L_s respectivamente. São representados 3 recursos (R1, R2 e R3) que preenchem um contínuo de tamanhos particulados de 0 a 1. As linhas tracejadas mostram os limites de tamanho entre eles.

Na Figura 7 os três recursos ocupam amplitudes contíguas de tamanhos. É de interesse que não existam lacunas de tamanhos de recursos, de forma que sempre haja a chance de que o consumidor seja apto a consumir pelo menos um recurso. Pela Figura 7 é possível observar a mudança de dieta conforme o crescimento. Em seu comprimento inicial (pouco mais de 0.5), o consumidor é capaz de ingerir apenas o recurso R1, pois sua janela de predação está completamente contida dentro do espectro deste recurso. Por volta do comprimento 0.7, já é possível a ingestão do recurso R2, que permanece na dieta até o final do crescimento (o comprimento máximo está perto de 3.5). O recurso R3 só pode ser consumido após ter sido atingido um comprimento maior que 1.6. Num comprimento perto de 2, R1 já não pode mais fazer parte da dieta do consumidor. Em suma, um recurso só pode fazer parte da dieta de um indivíduo se existir uma interseção não-nula entre a janela de predação deste e o espectro de tamanho daquele. Expresso de outra forma, um recurso não poderá fazer parte da dieta de um indivíduo apenas quando a seguinte condição for satisfeita:

$$r_1 > JS \text{ ou } r_2 < JI$$

No caso do consumo de peixes, a regra é mais simples: basta que o comprimento da presa esteja contido dentro da janela do predador.

Determinar a janela de predação como uma proporção fixa do tamanho é de fato uma regra bem simplista. Entretanto, os efeitos resultantes estão de acordo com padrões normalmente observados: i) a amplitude de tamanhos das presas aumenta com o tamanho do predador; ii) o tamanho máximo da presa também aumenta com o do predador e iii) o tamanho mínimo da presa, quando se altera, aumenta de forma menos pronunciada do que o tamanho máximo (COHEN *et al.*, 1993b). A largura da janela de predação é um indicativo do quão generalista é o indivíduo. Descontando o efeito do tamanho, a diferença entre L_s e L_i nos dá a medida relativa do grau de generalidade de dieta (G) de uma espécie. Esta medida de generalidade será usada como uma característica das espécies simuladas, e será tratada novamente na seção de interações tróficas.

O comprimento corporal, que é uma função do peso, representa um eixo de nicho trófico nos moldes do modelo de WILLIAMS & MARTINEZ (2000). Entretanto, as regras do presente modelo são um pouco diferentes (Figura 8): i) o modelo de nicho,

como apresentado pelos referidos autores, se aplica aqui ao indivíduo num determinado intervalo de tempo, e não à espécie como um todo; ii) a posição e a amplitude do intervalo de nicho, dentro do qual o consumo é permitido, são definidas como proporções fixas do valor de nicho do consumidor.

A dieta é determinada também pelas preferências alimentares. Essas preferências são expressas na forma de uma matriz, que estabelece a ordem de preferência dos recursos por cada espécie. Por exemplo, no caso de três espécies de peixes e três recursos basais (R1, R2 e R3), a matriz de preferência pode se apresentar como mostrado na Tabela 1:

Tabela 1 – Matriz de preferências alimentares, exemplificada para três espécies consumidores e três recursos basais (R1, R2 e R3), não-peixes. Os números indicam ordem de preferência pelo recurso.

Recursos/Espécies	Espécie A	Espécie B	Espécie C
R1	2	3	3
R2	1	4	2
R3	4	2	1
peixes	3	1	4

Por exemplo, a espécie A prefere como alimento o recurso R2, seguido por R1, e assim por diante. A espécie B, por exemplo, é preferencialmente piscívora. Entretanto, ela somente será, de fato, piscívora quando sua janela de predação se adequar ao tamanho de outros peixes. O mesmo vale para os recursos basais. Ou seja, embora exista uma ordem de preferência imposta à espécie, a dieta deve respeitar a janela de predação. Durante a seqüência de predação, os recursos que se encaixam na janela de predação de um indivíduo serão ordenados para o consumo. O indivíduo irá iniciar seu consumo a partir daquele recurso que estiver na primeira posição. Só passará a se alimentar do segundo se o primeiro for completamente esgotado, e assim por diante. Portanto, a generalidade potencial de dieta só contribuirá para uma alimentação variada se os recursos preferenciais estiverem em níveis baixos. Do contrário, o indivíduo poderá apresentar um único item na dieta, mesmo que possua uma ampla janela de predação e a conseqüente capacidade de consumir grande variedade de recursos.

Em suma, a dieta de um indivíduo é determinada por um eixo de nicho explícito, que é o tamanho corporal, e por um número indefinido de outros eixos implícitos, que determinam a ordem de preferência por cada tipo de recurso. Os eixos implícitos respondem por uma série de características não incluídas no modelo, como por exemplo, a composição nutricional, toxicidade, consistência, dentre outras que não o tamanho. Pouco pode se afirmar a respeito do número de eixos implícitos. Apenas pode-se ter uma idéia a partir da configuração das preferências para um dado conjunto de espécies. Quanto menos congruentes forem as seqüências de preferências, maior deve ser o número mínimo de eixos explícitos necessários para explicá-las.

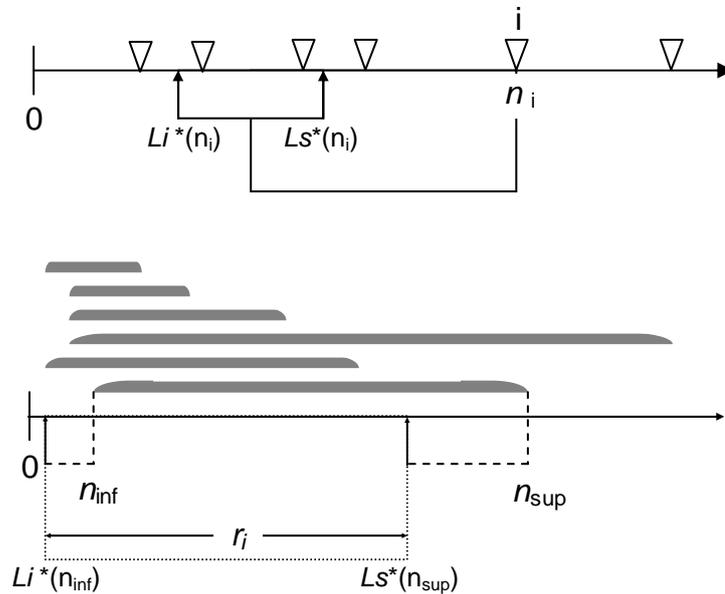


Figura 8. Modelo de nicho trófico utilizado neste trabalho. É uma modificação daquele em WILLIAMS & MARTINEZ (2000) (veja Figura 2). O eixo de nicho representado em ambos os casos é o comprimento corporal. Repare que, diferente da Figura 2, ele não possui um limite superior óbvio. Em cima, um esquema similar ao apresentado na Figura 2, só que válido para o indivíduo (i) ao invés da espécie. No modelo da Figura 2, o intervalo de nicho que determina as presas é definido pela amplitude r_i e pela posição central c_i . No caso do presente trabalho, tal intervalo é definido por proporções fixas de n_i (comprimento do indivíduo), Li e Ls , que determinam o limite inferior e superior do intervalo respectivamente. Embaixo, um esquema de como funciona o modelo de nicho no nível da espécie. O comprimento de uma espécie não é mais representado como um ponto, mas como um intervalo (representado em cinza), que incorpora toda a amplitude de comprimentos pelos quais a espécie pode passar. Tal intervalo é delimitado na parte inferior pelo parâmetro n_{inf} , e na parte superior por n_{sup} . Neste trabalho, n_{inf} e n_{sup} são determinados respectivamente pelos pesos irreversíveis mínimo e máximo ($P_0/[1+qj]$ e $P_{max}/[1+qa]$) corrigidos para comprimento pela equação (13). O intervalo que determina as presas é dado, no limite inferior, por $n_{inf} * Li$, e no limite superior, por $n_{sup} * Ls$, que definem os limites mínimo e máximo das janelas de predação que a espécie pode ter. A amplitude “ r_i ” deste intervalo é determinada secundariamente pela diferença entre os referidos limites. Qualquer espécie que possua amplitude de nicho (n_{inf} a n_{sup}) que interceda o intervalo de consumo da espécie considerada, pode ser uma presa potencial. Na figura, todas as cinco espécies de cima podem ser consumidas pela espécie de baixo.

As preferências alimentares têm pouca importância quando comparadas ao eixo de tamanho corporal. Em última instância, um indivíduo pode se alimentar de qualquer recurso que esteja contido em sua janela de predação (fora indivíduos co-específicos no caso de espécies não canibais). As preferências apenas indicam a ordem em que os recursos serão consumidos. Tal ordem pode provocar um impacto diferencial sobre os recursos em determinados momentos, mas nos casos de escassez, apenas o eixo de tamanho corporal é que define as relações de competição e de partição de nicho.

3.1.2.3. Reprodução

Neste trabalho, estão sendo modeladas apenas as fêmeas. Particularidades relacionadas ao comportamento sexual não são levadas em conta. Sua exclusão não implica que não tenham importância. Ao contrário, o comportamento reprodutivo de peixes é o mais variado dentre os vertebrados, e tem grande importância em sua ecologia (POUGH *et al.*, 1989; Wooton, 1992; Vazzoler, 1996). Entretanto, a adição de complicações reprodutivas resultaria num aumento indesejável da complexidade, pouco adequado para um modelo interessado essencialmente em interações tróficas, como é o caso. Apenas os aspectos mais básicos relacionados à produção de filhotes serão abordados.

O indivíduo se torna adulto e, portanto apto para se reproduzir, quando atinge uma determinada proporção (P_{mat}) do seu peso máximo (P_{max}). Neste modelo, portanto, o peso é o determinante da maturação, assim como ocorre com muitos organismos (ROFF, 1992). A idade de maturação é um resultado do histórico nutricional do indivíduo. O tempo, entretanto, é usado diretamente para definir os intervalos mínimos entre eventos reprodutivos (IR). Cada espécie possui um valor de IR característico. Nas simulações, os eventos reprodutivos de uma espécie podem ou não ser forçados à sincronização, bastando indicar períodos de simulação onde a reprodução deva ocorrer ou então deixar que as desovas ocorram livremente em qualquer época. Na natureza, a sincronização reprodutiva ocorre geralmente porque as condições comumente boas para os filhotes se concentram em alguns períodos do ano, principalmente em ambientes com forte sazonalidade (VAZZOLER, 1996). No atual modelo, não foi incluída a variação temporal nas condições do ambiente. Não existe sazonalidade no suprimento de recursos basais e por isso não há motivo externo que

force diferentes espécies a se reproduzir simultaneamente em épocas bem marcadas. Os eventos reprodutivos não foram, portanto, forçados à sincronização. Se esta ocorrer, será meramente por ajuste seletivo das coortes ao longo do processo de interação entre as espécies. A existência de um intervalo definido entre desovas tem como função permitir ao indivíduo recuperar (completa ou parcialmente) o peso perdido pela última desova.

Um outro parâmetro, TD , determina a duração do tempo em que ocorrerá a desova. Este parâmetro é uma proporção do intervalo total IR , podendo variar de zero a um. Para entender melhor, consideremos o exemplo da Figura 9, onde $IR = 7$ e $TD = 0.5$ (50%):

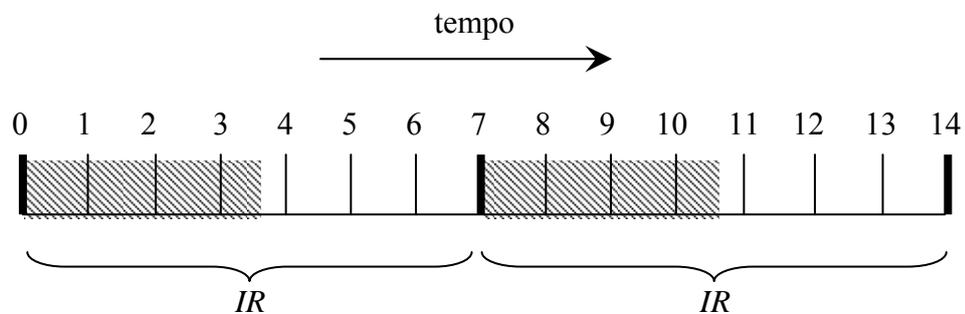


Figura 9. Esquema da desova de uma determinada espécie com $IR = 7$ e $TD = 0.5$. IR é o intervalo reprodutivo e TD é a proporção deste intervalo em que ocorre a desova. Estão representadas 14 unidades de tempo. O início de cada período de desova está marcado com um traço em negrito. A área tracejada demarca o período ao longo do qual o indivíduo deverá desovar ($TD * IR$). Ele termina 3.5 unidades de tempo depois do início do intervalo de desova.

Embora o período de desova possa ser um valor contínuo, na prática ele será sempre um valor inteiro. Isso ocorre porque no modelo o tempo corre em intervalos discretos. No exemplo da Figura 9, o indivíduo cessará o primeiro período de desova apenas após deixar o intervalo de número 3 e passar para o de número 4. O modelo apenas reconhece o intervalo como sendo de 3 a 4, não importando em que ponto intermediário o final da desova hipoteticamente se localize.

Nos casos em que o período reprodutivo se resume a apenas uma unidade de tempo, a desova é total, ou seja, todo o peso disponível para a produção de filhotes é liberado naquele intervalo. Nos casos em que o período se estende por mais do que uma unidade de tempo, o indivíduo desova em cada intervalo uma determinada fração do total disponível. A quantia parcial a ser desovada é calculada de tal forma que, no final

do período reprodutivo, todo o conteúdo restante tenha sido despejado. A Figura 10 ilustra o processo.

O peso disponível para a produção de gônadas depende da quantidade de peso reversível. Uma vez adulto, o indivíduo passa a apresentar a condição máxima igual a “ qa ” (condição máxima do adulto). A diferença entre qa e qj dá a condição gonadal máxima, razão entre o peso máximo destinado à produção de ovos e o peso irreversível (PERSSON *et al.*, 1998). Quanto maior for esta diferença, maior tende a ser o investimento reprodutivo. Todo o peso reversível que exceder a condição juvenil máxima (qj), estará disponível para uma eventual produção de filhotes.

Como resultado das regras acima, a quantidade desovada de filhotes, em peso, é calculada da seguinte forma:

$$PD = \frac{(Y - qj \cdot X)}{(TD \cdot IR - tt)} \quad (14)$$

onde PD é o peso desovado num dado intervalo de tempo, Y e X são os pesos reversível e irreversível naquele intervalo; e tt é o tempo transcorrido após o início do período de desova.

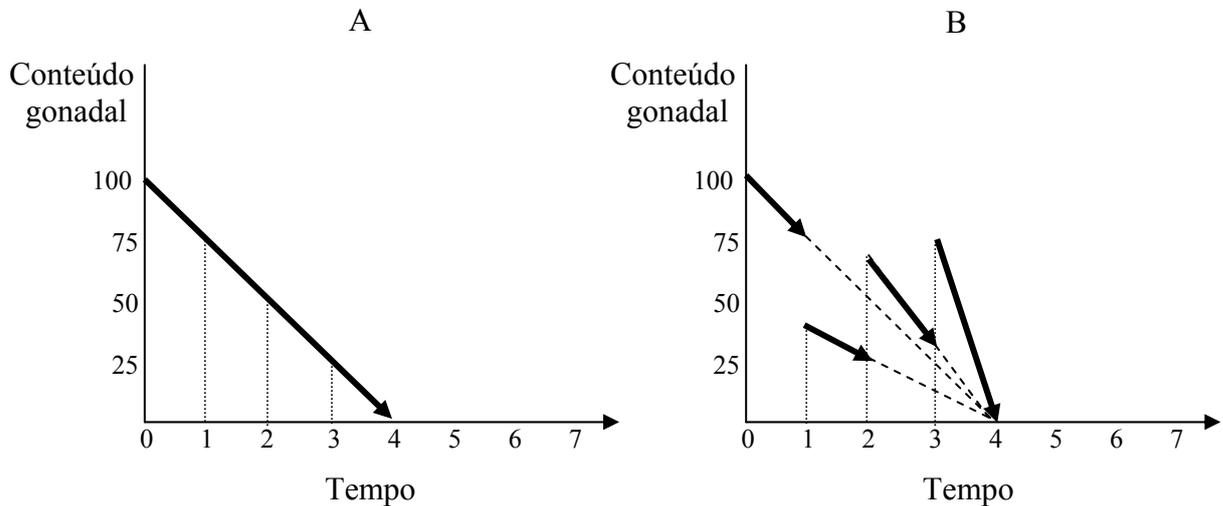


Figura 10. Esquema da desova de um indivíduo cujas gônadas têm um peso total igual a 100 no início do período reprodutivo. Tal período tem duração de 4 unidades de tempo, configurando uma situação igual à ilustrada na Figura T. A) Caso em que a única mudança no peso das gônadas é resultado da desova. Em cada unidade de tempo, o indivíduo desova uma quantia fixa igual a $100/4 = 25$, até liberar todo o material da gônada ao fim do período reprodutivo. B) Além da desova, outros fatores, como desnutrição ou crescimento corporal, promovem mudança no peso gonadal. Generalizando, a quantia a ser desovada é sempre igual ao peso gonadal restante dividido pelo tempo que resta para terminar o período de desova. Ao seu final, todo o material destinado à produção de filhotes terá sido liberado.

No momento da desova, o peso reversível do indivíduo reprodutor é subtraído na quantidade exata de PD . Os filhotes produzidos terão um peso conjunto igual a $PD*w$, onde w é a eficiência de conversão do peso reversível em filhotes. O valor de w está entre zero e um, levando-se em conta que os machos não contribuem para a produção de ovos (eles não são representados explicitamente no modelo) e devido às perdas na conversão de material somático para tecido gonadal (PERSSON *et al.*, 1998). Os filhotes já nascem capazes de se alimentar e se movimentar, sendo portanto juvenis com peso mínimo determinado (P_0). As fases de ovo e larva são, portanto, ignoradas. Caso o modelo futuramente se volte para uma definição temporal bem mais refinada (passos de tempo mais curtos), será necessário considerar essas fases com mais detalhe.

A fecundidade não é um parâmetro fixo da espécie. Ela é um resultado conjunto do peso reversível, de q_j , q_a , e também do peso característico do filhote P_0 . Cada um destes fatores tem um custo explícito. Se uma espécie investe muito em peso reversível, ela cresce mais lentamente em peso irreversível. O próprio crescimento implica em riscos, como será visto mais à frente. Valores altos de q_j e q_a desfavorecem o crescimento em peso irreversível, e conseqüentemente em comprimento. Indivíduos com comprimentos menores têm maiores chances de possuírem predadores compatíveis. Filhotes com P_0 maior atingem mais rapidamente tamanhos maiores, portando ficando menos tempo susceptíveis à predação e atingindo mais cedo o tamanho de maturação. Contudo, a produção de filhotes maiores se faz às custas de menor número de filhotes produzidos. Além disso, um alto investimento em um dado evento reprodutivo prejudica futuras desovas, o que de fato ocorre na natureza (ROFF, 1992; BEGON *et al.*, 1996). De modo geral, a estrutura do modelo, baseada em transferências explícitas de pesos, torna mais fácil a incorporação de todos estes conflitos funcionais, ou *trade-offs*, tão conhecidos em estudos de história de vida e Ecologia.

A Figura 11 ilustra o efeito de alguns dos parâmetros reprodutivos sobre o crescimento corporal e a produção de filhotes. Repare como o crescimento é afetado pelo investimento reprodutivo, chegando inclusive a cessar bruscamente em um dos casos (letra c). Embora não explicitado na figura, o peso de maturação também está associado a um custo. A espécie que apresentar menor tamanho de maturação (menor P_{mat}), deverá ser capaz de reproduzir mais cedo, o que é uma vantagem. Entretanto,

após o início da reprodução o peso se manterá em níveis mais baixos e conseqüentemente a produção de filhotes será permanentemente menor.

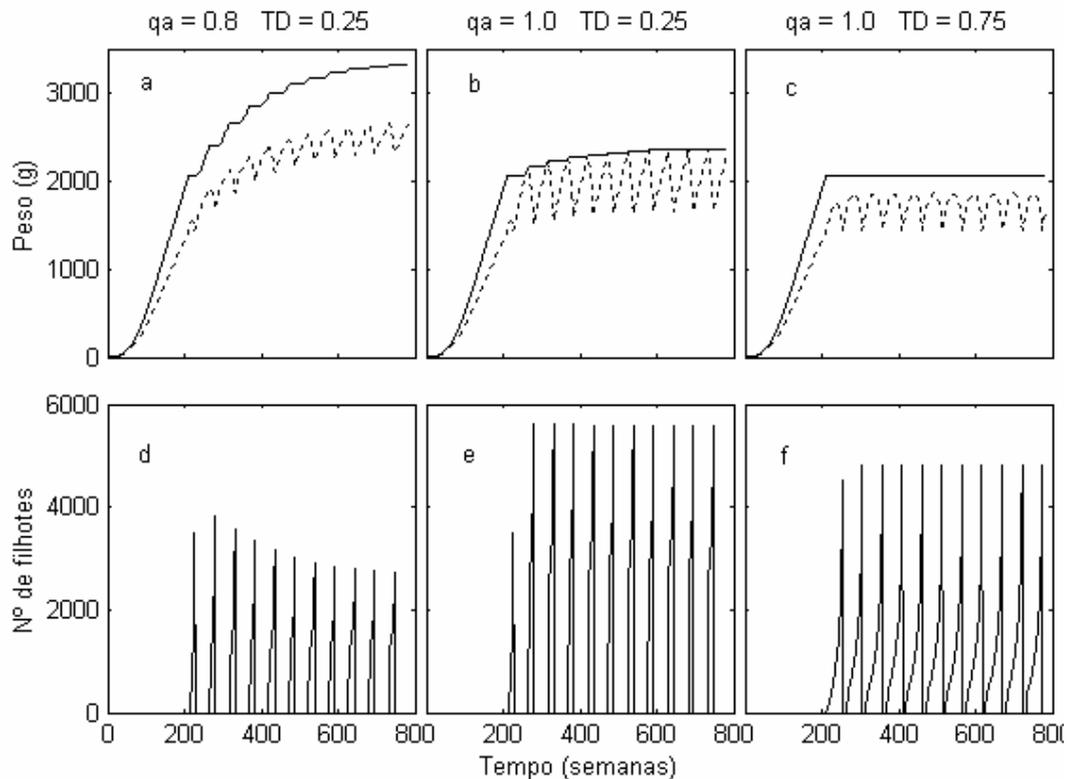


Figura 11. Crescimento corporal (a-c) e produção de filhotes (d-f) de três indivíduos com os seguintes parâmetros em comum: $P_{max} = 7000g$; $P_{mat} = 0.5$; $q_j = 0.7$; $P_0 = 0.01g$; $IR = 52$ semanas. Mudam apenas os valores de q_a e TD . Nos gráficos de crescimento, a curva tracejada representa o peso irreversível, e a linha contínua, o peso reversível. Quanto maior o investimento reprodutivo, mais o crescimento é prejudicado. Observe também a diferença entre a produção de filhotes no gráfico “e” e o “f”. Embora o primeiro apresente picos mais altos, no segundo a produção em cada intervalo se estende por períodos mais prolongados, e no total o número de filhotes acaba sendo maior. O indivíduo representado em “a” e “d” apresenta maior crescimento corporal, mas em compensação produz quantidades bem menores de filhotes. Em todos os gráficos não existe efeito de competição.

3.1.2.4. Super-indivíduos

Uma das grandes limitações da modelagem baseada no indivíduo é o tempo gasto para a realização de simulações quando o número de indivíduos é muito grande. Uma saída promissora foi proposta por SCHEFFER *et al.* (1995), ao introduzirem o conceito de super-indivíduo, que nada mais é do que uma coleção de indivíduos, agrupados numa única entidade conforme um determinado critério. Cada entidade modelada passa a ter uma variável extra, que é o número de indivíduos “reais” que ela

de fato representa. Indivíduos com características muito parecidas ou idênticas são os melhores candidatos a serem agrupados em um super-indivíduo. Este por sua vez, terá atributos que representem um indivíduo “médio”, dentro do grupo de seus constituintes. Parte-se do pressuposto de que indivíduos muito parecidos, por não diferirem em suas ações e efeitos no sistema, não necessitam ser modelados separadamente. Além disso, o agrupamento de organismos em super-indivíduos funciona de forma análoga aos cardumes, tão comuns em peixes (SHIN & CURY, 2001).

Neste modelo, um super-indivíduo é criado quando cada (super) fêmea desova. O grupo de filhotes é então acompanhado como uma única entidade. Ao longo do tempo, o número de constituintes de um super-indivíduo só pode diminuir ou se manter constante. Todos os constituintes de um super-indivíduo são considerados idênticos. Na medida em que eles adquirem peso, podem ser dissociados conforme desejável. O modelo permite estabelecer um tamanho limite, S_{max} , a partir do qual ocorrerá a dissociação dos elementos dos super-indivíduos, que passariam a agir separadamente. Ocorre dissociação quando o peso irreversível de qualquer super-indivíduo ultrapassar S_{max} , e esse valor é padrão para todas as espécies. Essa medida permite que a variabilidade existente entre indivíduos de maior porte apareça de forma mais realista. Além disso, a própria mortalidade se encarrega de fazer com que super-indivíduos com maior peso corporal possuam menos constituintes. Ou seja, indivíduos de maior tamanho corporal serão sempre representados em menor número, tendo uma quantidade menor de elementos forçadamente idênticos. As regras para lidar com os super-indivíduos no modelo serão apresentadas ao longo do texto, nas próximas seções.

3.1.3. A dinâmica de interações tróficas

A assembléia de peixes é, em última instância, limitada pela produtividade dos recursos basais. A capacidade suporte destes recursos, em conjunto, é o que determina o “tamanho” do ambiente. A dinâmica de interações ocorre por meio de transferências explícitas de peso entre os componentes do sistema. Ela depende das distribuições de tamanhos de consumidores e recursos, bem como de seus parâmetros e atributos de estado. Quando não existe alimento suficiente para suprir toda a demanda potencial dos consumidores, está caracterizada a competição. No caso deste modelo, a competição é

assimétrica. Para entender o por quê, vejamos como ocorre a seqüência de consumo na comunidade.

3.1.3.1. Assimetria de competição

Na natureza, em caso de disputa por uma quantidade limitada de recurso alimentar, é esperado que alguns indivíduos se sobressaiam. As diferenças de consumo podem ser consistentes entre diferentes tipos de indivíduos, caso apresentem habilidades competitivas diferentes, ou pode se dar puramente ao acaso se não diferirem. Se em média, os indivíduos de uma espécie são consistentemente mais competitivos que os de outra espécie, diz-se que a competição entre as espécies, caso ocorra, será assimétrica (RICKLEFS, 1990; BEGON *et al.*, 1996). Quando se trata de indivíduos, entretanto, a assimetria na competição pode ocorrer mesmo que não existam diferenças consistentes entre as espécies. O que define, nesse caso, se a competição será assimétrica, é a maneira como os efeitos da competição serão distribuídos entre os indivíduos. Imagine, por exemplo, um caso em que a oferta de alimento represente 50% da demanda somada dos consumidores. Tal demanda não poderá ser totalmente suprida, e a distribuição do alimento existente pode se dar de duas formas: i) cada indivíduo consome o equivalente a 50% de sua demanda ou ii) alguns indivíduos consomem mais do que 50% de sua demanda, e outros menos. No primeiro caso, a competição é perfeitamente simétrica. No segundo, e mais provável caso, a competição é, em determinado grau, assimétrica. Ela será completamente assimétrica quando os indivíduos que tiverem melhor acesso ao recurso puderem consumir conforme sua demanda total, até a exaustão do recurso, tornando-o indisponível para outros.

Em um modelo simples, contendo apenas uma população consumidora e um recurso, medir a competição é uma tarefa fácil. Basta acessar a relação entre demanda e oferta, assim como foi exemplificado acima. Com essa informação, pode-se modelar a distribuição de recursos conforme o grau de assimetria desejado, num contínuo desde a completa simetria até a completa assimetria. Primeiramente, basta definir a ordem em que os indivíduos terão acesso ao recurso. Se for definida competição simétrica, cada indivíduo consumirá o recurso em uma proporção de sua demanda igual à razão entre a oferta e a demanda somada de todos indivíduos. Caso exista assimetria, os indivíduos ordenados primeiramente terão acesso a um adicional com relação à referida proporção.

Este adicional define o quanto a competição será assimétrica. Neste caso, os que estiverem situados no final da seqüência consumirão em menores proporções, ou ainda, sequer chegarão a consumir algo. Este tipo de abordagem foi utilizado na construção da versão populacional prévia do modelo atual (GIACOMINI, 2005).

No presente modelo, entretanto, não existe uma forma inequívoca de se medir a competição antes que toda a seqüência de consumo tenha ocorrido. Esta dificuldade técnica existe por causa da indefinição *a priori* das exatas quantias que cada indivíduo consumirá de cada recurso. Tudo dependerá da ordem em que eles deverão ter acesso ao consumo. Como a dieta depende de relações complexas entre os tamanhos de consumidores e dos vários recursos, das preferências, demandas e da oferta, torna-se impraticável definir até mesmo quando deverá ou não ocorrer competição, e principalmente quais indivíduos deverão sofrer seus efeitos. Em vista desta dificuldade, não é possível determinar as quantias de recursos que deveriam ser destinadas a cada indivíduo de modo a caracterizar a competição simétrica. Por isso, apenas a competição completamente assimétrica foi incluída no modelo.

3.1.3.2 O princípio da “ordenação de consumo”

Em vista da forte assimetria na competição, a definição da ordem em que os indivíduos terão acesso ao consumo é de grande importância. Vale ressaltar que a ordenação aqui empregada não implica em ordem cronológica de acontecimentos. O fato de um indivíduo ser escolhido primeiro apenas significa que ele tinha mais chances de suprir sua demanda, e fez jus a tal.

A ordenação dos indivíduos poderia se dar, por exemplo, completamente ao acaso. Entretanto, não faz muito sentido que alguns indivíduos se satisfaçam completamente, e deixem, por obra do acaso, outros competitivamente idênticos sem qualquer acesso ao alimento. Se tal ordenação promove diferenciação no consumo, via competição, então é mais razoável considerar que os primeiros a ter acesso ao alimento sejam, por algum motivo, competitivamente superiores.

Um grande número de características e circunstâncias podem levar um indivíduo a se tornar competitivamente superior. O modelo, em sua atual concepção, não leva em conta explicitamente tais características e suas funções específicas. Ele apenas assume duas relações: i) que um indivíduo com alta demanda energética deve apresentar maior

atividade de forrageamento, se comparado a outro com baixa demanda, por agir de acordo com suas motivações fisiológicas (PITCHER, 1993) e ii) que o grau da eficiência de predação (na obtenção de alimentos) é inversamente proporcional à generalidade.

É razoável supor, dentro do contexto de simplificações do modelo, que a atividade de forrageamento seja diretamente proporcional à curva de ingestão, pois esta representa a demanda potencial por alimento de um indivíduo num dado intervalo de tempo. Tal “intensidade de forrageamento” (IF), embora seja uma medida bastante abstrata, serve para representar o empenho de um indivíduo em obter recurso, sendo expressa da seguinte forma:

$$IF = \beta \cdot (a \cdot P^b) \quad (15)$$

onde P é o peso total, “ a ” e “ b ”, os parâmetros da curva de ingestão potencial, e β , um coeficiente de proporcionalidade, que pode se diferenciar de espécie para espécie. Pelo princípio de ordenação utilizado aqui, a chance de um indivíduo ter acesso ao alimento e suprir sua demanda é positivamente relacionada a IF . O pressuposto crucial por trás desta regra é que a motivação fisiológica contribui positivamente à performance na obtenção de recursos.

Indiretamente, assume-se que indivíduos de maior tamanho corporal têm vantagens na obtenção de alimento (IF é uma função crescente do peso). Tal pressuposto está de acordo com a frequente observação de que organismos maiores são competitivamente superiores (SCHOENER, 1983; PERSSON, 1985). Organismos maiores possuem maior habilidade na captura e manipulação do alimento e maiores taxas de ingestão, o que os confere uma vantagem no efeito *per capita* que exercem sobre aqueles de menor tamanho (uma vantagem “ α ”, em referência ao coeficiente de competição do modelo de competição de Lotka-Volterra)(SCHOENER, 1971). Por outro lado, organismos menores possuem menores requerimentos, o que os confere uma maior capacidade suporte (uma vantagem “ K ”, em consideração ao referido parâmetro do modelo de Lotka-Volterra). PERSSON (1985) argumenta que a vantagem normalmente observada nos organismos de maior tamanho se deve à competição por interferência, e não por exploração. Esta última favoreceria os menores, devido à sua vantagem “ K ”. O processo de ordenação de consumo proposto no presente modelo

incorpora um mecanismo mais facilmente comparável à interferência, no qual os indivíduos apresentam uma hierarquia de acesso ao recurso, podendo torná-lo completamente indisponível para os que sobram nas últimas posições. Dessa forma, preferiu-se adotar uma regra que privilegiasse indivíduos maiores, de forma proporcional às suas exigências, incluindo implicitamente a competição por interferência como mecanismo determinante. A interferência é observada comumente em peixes, sendo a responsável por alguns dos casos relatados de partição de recursos (alimento e habitat) e dominância competitiva (GERKING, 1994).

Outro fator utilizado como determinante na competitividade é a medida do grau de “eficiência de predação”. Este fator foi incluído no modelo com o objetivo de oferecer uma vantagem para aquelas espécies menos generalistas, se opondo à desvantagem de uma dieta mais restrita. Como dito anteriormente, o grau de generalidade é dado pela diferença entre L_s e L_i , que é uma medida relativa da largura da janela de predação. Seguindo a lógica de *tradeoffs* proposta pelo modelo, a eficiência (E) é calculada como o inverso dessa diferença:

$$E = \frac{\delta}{L_s - L_i} = \frac{\delta}{G} \quad (16)$$

onde δ é um coeficiente de proporcionalidade. A escolha da função acima não é totalmente arbitrária, mas deriva de uma abordagem simples para se conceber *tradeoffs*. Nela, as características ou funções que por si representam benefícios, mas que são conflitantes, podem ser imaginadas como compondo uma quantia fixa. Esta quantia pode ser um plano, um volume, ou ainda um hiper-volume. O conflito entre tamanho e número de ovos é o exemplo mais clássico. Um volume físico, a quantidade de material disponível nas gônadas, constitui o total repartido entre os ovos. Se o tamanho do ovo aumenta, o número de ovos deve diminuir. Estes dois fatores são delimitados pela relação: (gônada) = (número de ovos)*(tamanho do ovo). Seguindo a lógica acima, o modelo postula que a generalidade e a eficiência, ambos vantajosos, devem compor uma plano de área fixa, conforme ilustrado na Figura 12.

No modelo, a área composta pela eficiência e pela generalidade é igual a δ , ou seja, o produto das duas é sempre δ , para todas as espécies. Para as simulações neste trabalho, o valor de δ é igual a 1. Qualquer outra constante poderia ser usada no lugar

de 1. A escolha da constante teria a função de acertar as escalas de medida das duas variáveis. Entretanto, a medida da eficiência é muito abstrata, tendo apenas valor para comparação entre espécies genéricas. Nesse caso, não existe nenhuma regra biológica que determine o valor exato da constante. O valor 1 foi escolhido por questão de simplicidade.

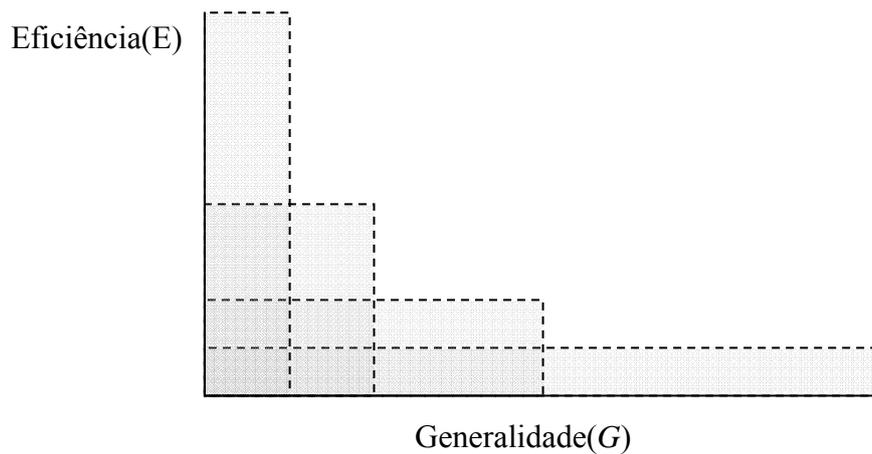


Figura 12. Relação entre eficiência de predação e o grau de generalidade de dieta (dado pela largura relativa da janela de predação). Os quatro planos representados têm a mesma área. A cada diminuição pela metade na largura da janela, dobra-se a eficiência.

As funções que determinam E e IF têm apenas valor heurístico, não devendo necessariamente expressar as verdadeiras relações ocorrentes na natureza (se é que tais relações realmente existem). Uma vez que as exatas relações não são ainda conhecidas, o presente trabalho optou por aquelas mais simples, que expressem a essência das idéias gerais do modelo.

Com $\delta = 1$, a medida final para a ordenação do consumo (ω) é dada pelo produto simples:

$$\omega = IF \cdot E = \frac{IF}{G} \quad (17)$$

O valor resultante não tem significado biológico claro, não pode ser mensurado, mas tem valor comparativo. A Figura 13 ilustra a relação entre o fator de ordenação (ω) e seus determinantes IF e a generalidade (G).

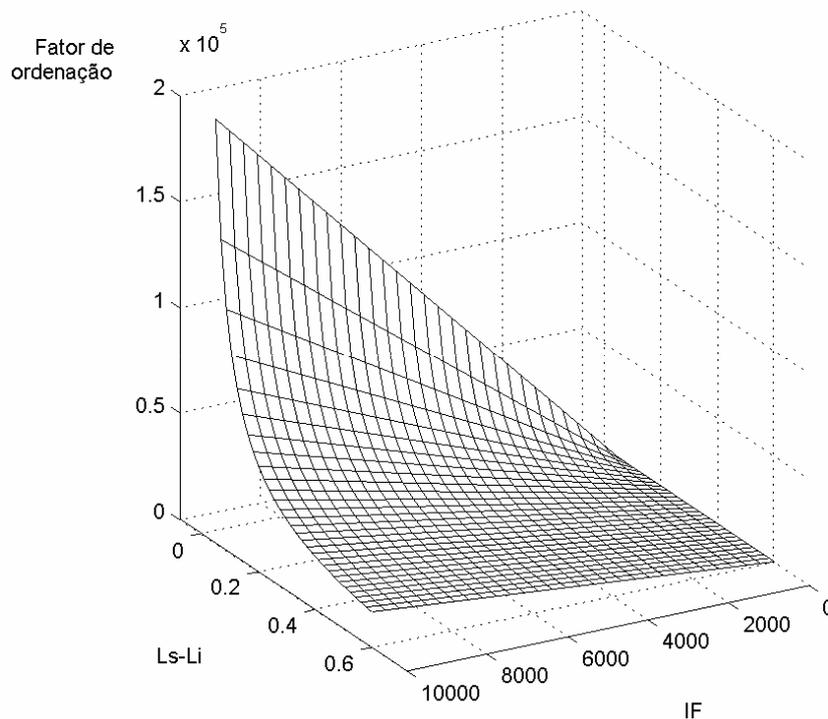


Figura 13. Relação entre a generalidade ($G = Ls-Li$), a intensidade de forrageamento (IF) e o fator de ordenação (ω). O fator de ordenação é uma função linear de IF , com inclinação igual a $1/(G)$. IF tem seu efeito exacerbado pela especialização na dieta (diminuição de G) e vice-versa.

Num dado intervalo de tempo, quando o módulo de interações é iniciado, ocorre a seguinte seqüência de acontecimentos:

- i) ocorre o sorteio do primeiro indivíduo (ou super-indivíduo) consumidor. A chance de um (super) indivíduo ser sorteado é proporcional ao seu valor de ω . No caso de um super-indivíduo, o valor de IF é aquele do indivíduo médio que o representa. Suas chances de consumo não são portanto influenciadas pelo número de indivíduos que o constituem. É assumido aqui que não existem relações sinérgicas entre os constituintes de um super-indivíduo. Tal regra pode ser, no entanto, modificada de modo a tratar um super-indivíduo não apenas como uma coleção de indivíduos idênticos, mas como um “super-organismo”, que poderia simular algo próximo do que seria a ação conjunta de alguns peixes em cardumes.

- ii) São indicados, com base na janela de predação do (super) indivíduo, quais recursos basais e outros indivíduos podem fazer parte da sua dieta. Estes itens susceptíveis são depois ordenados de acordo com a matriz de preferência alimentar da espécie da qual o consumidor faz parte. Os peixes indicados como parte da possível dieta são também ordenados (mas o recurso “peixe” mantém-se na mesma posição com relação aos outros recursos). A ordenação da susceptibilidade dos peixes faz uso dos valores de IF . Assim como ocorre na escolha do consumidor, as possíveis presas são também ordenadas por sorteio, uma após a outra, com chances proporcionais aos valores de IF . Esse procedimento inclui explicitamente um *tradeoff* entre a competitividade e a susceptibilidade à predação: indivíduos com maior IF tendem a ter maior chance de suprir sua demanda, mas têm também maior chance de serem predados. De fato, o empenho em conseguir alimento vem normalmente acompanhado do risco de predação (WERNER & ANHOLT, 1993). É de se esperar que os indivíduos que apresentem maior atividade sejam aqueles de mais fácil detecção por predadores (WELLBORN *et al.*, 1996). A predação pode ocorrer entre membros de uma mesma espécie. O canibalismo pode ser importante para algumas espécies invasoras, como é o caso do tucunaré, cuja dieta nos ambientes invadidos chega a apresentar predominância de indivíduos de sua mesma espécie ou gênero (GOMIERO & BRAGA, 2004). Para controlar o canibalismo, o parâmetro Can , que varia de zero a um, foi incluído no modelo. Antes que ocorra a ordenação das presas potenciais, este parâmetro é multiplicado ao IF dos indivíduos da mesma espécie do consumidor sorteado. Espécies com Can mais baixo têm menos chances de sofrer canibalismo, pois seus indivíduos serão normalmente colocados nas últimas posições da ordenação do consumo. Em espécies com Can igual a um, o consumidor se alimenta de co-específicos de maneira indiscriminada. Nos casos em que Can é igual a zero, o consumidor fica proibido de se alimentar de co-específicos.
- iii) O consumidor se alimenta seqüencialmente, comendo os itens na ordem em que estes foram previamente indicados pela matriz de preferências e pelos valores de $IF*Can$. A ingestão de alimento ocorrerá até que o (super)

indivíduo satisfaça sua demanda ou até que os recursos susceptíveis se esgotem. No primeiro caso, o último item a ser acessado poderá ter sido parcialmente consumido, podendo ser um recurso basal ou um (super)indivíduo. Se for um recurso basal, a quantia parcial consumida é simplesmente subtraída de sua biomassa. Já um indivíduo unitário parcialmente consumido é considerado morto, e todo o seu peso restante é perdido do sistema. O consumo parcial de um super-indivíduo tem como efeito a diminuição do número de seus constituintes. O número resultante é calculado da seguinte forma:

$$N = \mathbf{floor}\left(\frac{B_{ini} - B_{par}}{X + Y}\right) \quad (18)$$

onde B_{ini} é a biomassa inicial do super-indivíduo antes dele sofrer predação, B_{par} é a parte consumida da biomassa inicial, X e Y são o peso irreversível e reversível do indivíduo médio, e “floor”, na sintaxe de função do Matlab, significa o menor inteiro mais próximo do resultado da operação.

Todos os itens (recursos basais e/ou peixes) anteriores àquele parcialmente consumido têm sua biomassa automaticamente esgotada.

- iv) Após ter ingerido tudo o que podia, o (super) indivíduo entra no módulo de crescimento. O estado do indivíduo é então atualizado. Ele pode morrer por desnutrição ou se manter vivo. No segundo caso, ele pode manter o peso (no caso da ingestão se igualar ao gasto metabólico), perder peso reversível (quando a ingestão é ainda menor) ou crescer. Após ser atualizado, o indivíduo estará ainda disponível para ser predado futuramente. A atualização dos consumidores concomitante à seqüência de interações permite que a biomassa consumida e processada por um indivíduo esteja disponível para transferência até níveis tróficos superiores. No caso de um super-indivíduo que tenha consumido menos do que sua demanda total, é estabelecida uma competição assimétrica entre seus constituintes. O alimento ingerido é distribuído para alguns dos constituintes, que terão sua demanda completamente suprida, e os outros, sem alimento serão dados

como mortos e excluídos do sistema. O número resultante de constituintes é calculado como abaixo:

$$N = \mathbf{floor} \left(\frac{Ing}{a \cdot X^b} \right) \quad (19)$$

onde *Ing* é a quantidade (em peso) de alimento ingerido por todo o super-indivíduo e a expressão $a \cdot X^b$ é a equação de ingestão máxima do indivíduo médio. Uma vez que *Ing* é sempre menor ou igual à ingestão máxima multiplicada pelo número inicial de constituintes, o número final destes (N) poderá apenas diminuir ou manter-se constante.

Portanto, sobram apenas constituintes que puderam satisfazer completamente sua demanda. Os que restam, então, crescem conforme o potencial. Embora seja possível modelar a competição simétrica dentro de um super-indivíduo, a competição assimétrica foi escolhida por seguir o padrão geral do modelo.

- v) Um novo (super) indivíduo é sorteado, dando início a uma nova seqüência de consumo. Um mesmo indivíduo nunca é sorteado duas vezes como consumidor. O procedimento é repetido até que todos os (super) indivíduos tenham sido sorteados.

3.1.4. Movimentação

Na mudança de um intervalo temporal para outro, os indivíduos podem se deslocar de modo aleatório entre as células do grid espacial. Cada super-indivíduo se move como uma unidade, não ocorrendo separação espacial de seus constituintes durante a movimentação. Para cada (super)indivíduo, é determinada primeiramente a direção que ele deverá tomar, caso se movimente. Ele pode se deslocar em direção a qualquer uma das quatro células vizinhas, com iguais chances. Após ser sorteada a direção, o indivíduo pode atravessar uma determinada quantidade de células, também conforme o acaso. O parâmetro “n” determina o número máximo de células pelas quais ele pode passar. Por exemplo, se para o indivíduo o valor de “n” for 6, então ele terá 6 chances de se deslocar de uma célula a outra, sempre na mesma direção. Em cada uma dessas chances, existe uma probabilidade “p”, de que ele de fato se desloque. Os dois parâmetros, “p” e “n”, configuram uma distribuição binomial de probabilidade ao

número de células percorridas. Dessa forma, o número esperado de células percorridas é igual a $n \cdot p$. Caso o indivíduo se encontre na borda do espaço, e seja determinado que se mova para “fora”, seu sentido de movimentação é invertido. As bordas do espaço são, por isso, reflexivas (BEREC, 2002).

Os valores de “p” e de “n” não são parâmetros fixos das espécies. Neste modelo eles variam conforme o tamanho corporal, ou mais especificamente, conforme IF . Seguindo a lógica da motivação fisiológica, é esperado que indivíduos com maior demanda por alimento devam apresentar maior capacidade de dispersão. Indiretamente, a locomoção acaba sendo determinada também pelo tamanho corporal (IF é uma função do peso), o que geralmente é observado na natureza (CALDER, 1984; VIDELER, 1993). No modelo, o número esperado de células percorridas é uma função linear de IF :

$$\mu = \gamma \cdot IF \quad (20)$$

onde μ é o número esperado e γ é uma constante de proporcionalidade. Uma vez definido o valor esperado, “n” e “p” podem ser calculados. O valor de “n” será o inteiro logo acima de μ . À partir dele, “p” é calculado pela fórmula característica da binomial positiva: $\mu = n \cdot p$, que pode ser arranjada em $p = \mu/n$. A Figura 14 mostra como “p” e “n” se comportam conforme a mudança em μ .

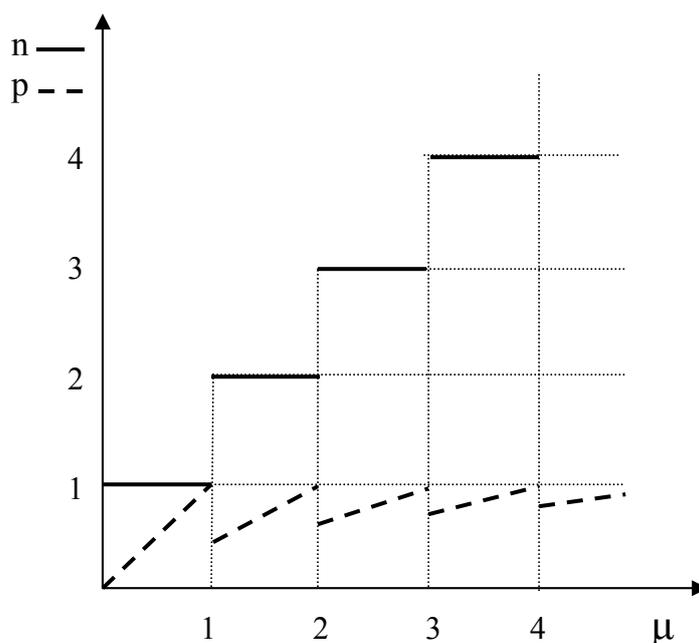


Figura 14. Relação entre os parâmetros n e p (parâmetros da distribuição binomial) com μ , o número esperado de células percorridas no espaço por um indivíduo em um intervalo de tempo.

Grupos de indivíduos com maior capacidade de dispersão acabam se misturando no espaço com maior facilidade. Como efeito, apresentam menor autocorrelação espacial na depleção dos recursos, tendo menores chances de se manter nos arredores de uma região já explorada. Sendo menos limitados por difusão, tais indivíduos apresentam maior eficiência predatória (CUDDINGTON & YODZIS, 2000), o que está de acordo com motivações fisiológicas de maior demanda por alimento (maior *IF*).

3.1.5. Mortalidade

Dentro do módulo de predação, a morte de um super(indivíduo) é caracterizada quando seu número de constituintes assume o valor zero. Quando isso acontece, ele torna-se indisponível para posteriores interações com outros (super)indivíduos. Apenas depois de processadas todas as possíveis interações, é que os indivíduos “marcados” como mortos são deletados da comunidade. Todo o peso morto é automaticamente perdido do sistema, ou seja, não existe um balanceamento de massas. A reciclagem de nutrientes está implícita no aumento logístico dos recursos basais, embora não exista nenhuma ligação entre a ocorrência de mortes e as taxas de crescimento dos recursos basais.

As causas ecológicas de mortalidade no modelo são apenas a predação e a desnutrição, que é um efeito da competição. Originalmente, não foi pensado em se definir uma longevidade para as espécies, pois se imaginava que os indivíduos mais velhos, por já não apresentarem saldo entre ingestão e gasto suficiente, acabariam morrendo por desnutrição. Mas a redução de peso provocada pela reprodução acabou promovendo um mecanismo compensatório de crescimento. Como mostrado na Figura 11, em muitas situações os indivíduos se mantêm num peso bem mais baixo que o peso máximo, jamais alcançando seu potencial teórico. Desse jeito, alguns indivíduos “imortais” acabavam surgindo nas simulações. A longevidade foi então incluída no modelo, de forma a evitar o aparecimento de “imortais”, colocando um limite na idade das espécies.

A longevidade é normalmente uma função alométrica do peso. No modelo, a referência de tamanho como parâmetro de uma espécie é o peso máximo (*Pmax*). Os dois se relacionam conforme uma função potência, o que já foi comprovado para outros

grupos de vertebrados, notavelmente mamíferos e aves (CALDER, 1984; PETERS, 1983):

$$T_{max} = l \cdot (P_{max})^c \quad (21)$$

Assim como P_{max} , o parâmetro “ T_{max} ” é característico de cada espécie. Sempre que a idade de um indivíduo ultrapassar a longevidade indicada, ele é automaticamente “deletado” da comunidade.

3.2. Implementação do MBI e dos experimentos de assembléia

O Matlab® foi escolhido para a implementação do modelo pela facilidade que oferece na programação e na manipulação de matrizes. Num MBI, todas as informações sobre os indivíduos, a dinâmica e os resultados são guardados e manipulados na forma de matrizes. Neste MBI, o espaço é representado por uma matriz retangular REC, com três dimensões, duas delas sendo as coordenadas espaciais, e a terceira representando os diferentes recursos basais. Por exemplo, a célula REC(2,4,5) informa sobre a biomassa do recurso de número 5, na posição espacial de coordenada $(i,j) = (2,4)$, com “i” representando a linha e “j”, a coluna da matriz espacial. A biomassa nesta célula cresce conforme a equação logística, utilizando como capacidade suporte e taxa de crescimento os valores das células K(2,4,5) e R(2,4,5), sendo K e R matrizes de tamanho correspondente a REC. A comunidade de consumidores, aqui referidos como peixes, é também uma matriz, IND. Cada linha nesta matriz é um (super)indivíduo e cada coluna, uma informação a seu respeito. A matriz é também tridimensional. Em sua primeira página (como é referida cada unidade na terceira dimensão), constam informações sobre o estado do indivíduo, como por exemplo, a qual espécie ele pertence, as coordenadas espaciais, o peso reversível, o irreversível, a idade, o número de constituintes e assim por diante. A segunda página traz as características bionômicas dos indivíduos, que não variam no tempo. A dinâmica populacional consiste basicamente na adição e exclusão de linhas desta matriz, conforme as regras determinem o nascimento ou morte, respectivamente, de (super)indivíduos. Embora o modelo possibilite a existência de variação intraespecífica nos parâmetros bionômicos, ela não foi incluída nos experimentos de assembléia. Cada espécie é definida por uma combinação única de valores dos parâmetros, válida para todos os seus indivíduos.

3.2.1. Execução dos módulos durante uma simulação

O ordenamento dos processos, dentro de um intervalo de tempo numa simulação, pode apresentar grande influência nos resultados de um modelo de tempo discreto (BEREC, 2002), e por isso é adequado que seja explicitamente apresentado. Os processos principais, que regem a dinâmica das populações no atual modelo, ocorrem na seguinte seqüência: 1) aumento dos recursos; 2) movimentação; 3) interações tróficas e crescimento corporal; 4) mortalidade por predação e desnutrição; 5) reprodução; 6) atualização das idades e situação reprodutiva e 7) inclusão dos recém nascidos (idade zero) na matriz dos indivíduos.

No início de cada intervalo de simulação, é feito o manejo dos super-indivíduos, dissociando-se aqueles que ultrapassaram o peso irreversível crítico S_{max} . Logo depois, o crescimento logístico é aplicado à matriz espacial de recursos. Em seguida, os (super)indivíduos são postos a se movimentar. A função de movimentação é aplicada a cada um independentemente. Após a movimentação, o simulador começa a conferir cada célula espacial isoladamente. Nelas, o módulo de predação e crescimento é acionado. Após passar por todas as células, o simulador efetua a mortalidade, deletando da matriz todos os indivíduos com número e peso iguais a zero, ou seja, aqueles “condenados” durante o processo de interações tróficas. Os (super)indivíduos restantes, adultos e que se encontram em período de desova, reproduzem, tendo seu peso reversível atualizado. Os filhotes produzidos são armazenados em uma matriz temporária OVOS, de formato correspondente à matriz da comunidade IND. Depois, a idade de cada indivíduo é aumentada em uma unidade de tempo, e também é atualizada sua situação reprodutiva: aqueles que ultrapassaram o peso mínimo de maturação tornam-se adultos; e o tempo decorrido desde o início do intervalo reprodutivo é aumentado em uma unidade de tempo. Após a atualização das idades e situação reprodutiva, os indivíduos que ultrapassaram a longevidade são deletados da matriz. Por fim, a matriz OVOS é incorporada na matriz IND.

Terminada toda essa seqüência de processos, a simulação passa para o próximo intervalo temporal. O procedimento se repete durante um número máximo estipulado de unidades temporais. Dentro de cada intervalo, são armazenadas as informações de interesse, como por exemplo, a biomassa da população de cada espécie.

3.2.2. Mecanismo de assembléia para a construção das comunidades

Seguindo a lógica dos modelos clássicos de assembléia (POST & PIMM, 1983; DRAKE, 1990b), uma comunidade pode ser construída neste MBI da seguinte forma:

- i) Define-se o grid espacial, o número de recursos basais, seus atributos e biomassas iniciais em cada célula do espaço. Em suma, estrutura-se inicialmente o ambiente receptor.
- ii) Uma espécie é gerada e introduzida no sistema. Os valores dos seus parâmetros são números gerados ao acaso dentro de uma distribuição de probabilidade pré-estabelecida. O número de propágulos, bem como seus estados iniciais, são definidos e valem como padrão também para as espécies posteriores. Simula-se a dinâmica da comunidade resultante por um intervalo definido de tempo. O intervalo deve ser longo o suficiente para que a dinâmica assuma um comportamento razoavelmente regular no tempo. Nenhum equilíbrio estável, nos moldes dos modelos clássicos de equações diferenciais, é atingível. Isso ocorre, em primeiro lugar, porque o modelo é estocástico. Em segundo lugar, as populações modeladas são coleções de indivíduos, sendo medidas por números discretos. Um equilíbrio só é possível quando a população é medida em densidades contínuas, como ocorre nos modelos de equações diferenciais (UCHMANSKI & GRIMM, 1996).
- iii) Após o intervalo determinado, outra espécie é gerada pelo mesmo processo e introduzida na comunidade resultante. Repete-se o processo, intervalo após intervalo, para um número definido de espécies. Em cada introdução, armazenam-se as informações sobre as características do invasor, das comunidades receptoras e das variáveis-resposta de interesse. As variáveis-resposta são aquelas que medem o sucesso do invasor e aquelas que medem o seu impacto na comunidade. O termo invasor será usado para se referir sempre à última espécie a ser introduzida na comunidade. Após a introdução de uma nova espécie, a anterior deixa de ser considerada invasora, passando a ser um membro da comunidade receptora. A escolha do intervalo temporal entre invasões é

importante nesse ponto porque o sucesso e o impacto de cada invasão pode ser avaliado apenas neste intervalo, até que um invasor posterior passe a influenciar o sistema. O tempo escolhido é idealmente aquele suficiente para que todos os efeitos possam ser verificados, mas não pode ser longo demais a ponto de tornar as simulações impraticáveis. É necessário lembrar que um MBI é custoso em termos de tempo para as simulações.

Sendo possível um número enorme de simulações, a repetição do processo acima poderia fornecer informações suficientes para determinar se existe alguma relação entre os parâmetros bionômicos dos invasores, as características das comunidades receptoras e as variáveis-resposta das invasões, além de quais parâmetros são mais importantes e como eles interagem. Entretanto, simulações preliminares mostraram que não existia tempo hábil para a realização de tal objetivo, que, para analisar o efeito de 10 parâmetros, demandaria um número mínimo de 10000 simulações de invasões (B.J.F.Manly, comunicação pessoal). Por isso, este trabalho focará apenas nos parâmetros da janela de predação, que compõem o cerne do modelo de nicho trófico adotado, e no histórico de assembléia e riqueza de espécies como características das comunidades receptoras, optando por uma avaliação mais aprofundada destes fatores e deixando os outros para uma análise futura. As simulações preliminares também mostraram uma baixa persistência populacional dos invasores nos longos intervalos de tempo simulados. Utilizando um intervalo entre invasões igual a 100 anos, a riqueza da comunidade sequer ultrapassava 2 espécies, mesmo após seqüências de 50 invasões. Por causa deste problema, o processo de assembléia foi modificado.

3.2.3. Procedimento adotado para os experimentos

O experimento de simulação foi desenhado para avaliar os efeitos de 3 fatores, sendo eles: 1) a amplitude relativa da janela de predação, ou generalidade (G); 2) o coeficiente do limite inferior da janela de predação (Li) e 3) o número de invasões que precederam a comunidade receptora, ou extensão do processo de assembléia (A). A generalidade tem importância óbvia para o modelo. Ela influencia na quantidade de recursos disponível para uma dada espécie, sendo determinante em situações de

competição. Além disso, a relação inversa entre generalidade e eficiência de predação torna imprevisível o efeito de G sobre o sucesso de uma espécie, e por isso o grande interesse em incluir esse parâmetro nos experimentos de invasão. O coeficiente L_i posiciona a janela de predação em diferentes alturas, e ajuda a entender se os efeitos observados são de fato resultado da amplitude da janela, ou se são meramente um efeito do coeficiente superior L_s . Ele também pode ter grande influência na dinâmica das interações entre espécies, na viabilidade populacional e na estrutura de tamanhos dentro das populações, principalmente daquelas que exibem forte canibalismo (CLAESSEN *et al.*, 2002).

No presente modelo, as espécies são criadas por meio de um processo puramente estocástico. Não existe nenhuma seleção de parâmetros de tal maneira a favorecer a persistência e o ajuste de um grupo de espécies. Na natureza, as espécies co-ocorrentes devem apresentar um mínimo de ajuste, moldado por longos anos de evolução. O processo evolutivo não pode ser simulado no presente modelo. Nele, o ajuste adequado entre membros de uma assembléia é questão de sorte, resultado de constantes tentativas. Neste caso, espera-se que quanto mais longo for o processo de assembléia, sendo maior o número candidatas a invasoras, mais bem ajustadas deverão ser as espécies da comunidade resultante, e mais resistente será esta comunidade a futuros eventos de invasão. Tal efeito da “maturidade” da comunidade sobre sua persistência foi demonstrado pelo modelo de assembléia de POST & PIMM (1983). Por este motivo, a extensão do processo de assembléia (A) constitui um fator cujo efeito será avaliado neste trabalho.

O experimento foi programado para rodar na seguinte seqüência:

- i) Um processo de assembléia é iniciado. Duas espécies são produzidas e entram simultaneamente no sistema, o que corresponde a um evento de assembléia ($A = 1$). Passado um intervalo de cerca de um ano (52 semanas), outras duas espécies são adicionadas no sistema. Prossegue-se a introdução de duas espécies novas até que se tenham completado 20 eventos de assembléia ($A = 20$). A comunidade resultante é posta a rodar por um intervalo de cerca de 50 anos (2607 semanas).
- ii) A comunidade resultante é usada como receptora para invasões mais planejadas. São, ao todo, 27 invasões: 9 combinações dos 3 níveis de

generalidade de dieta e 3 níveis de Li , vezes 3 réplicas de cada combinação (Tabela 2). A condição da comunidade receptora é idêntica para todas as invasões, mudando-se apenas as características do invasor. Em cada invasão, a dinâmica é simulada por mais 2607 semanas, e as variáveis-resposta são armazenadas.

- iii) Novos processos de assembléia são feitos, mas também com número de eventos $A = 60$ e $A = 100$. Cada processo dará origem a uma comunidade receptora distinta, sobre a qual os procedimentos de invasão acima são repetidos. Ao todo, são 7 repetições de assembléias para cada nível de A , dando um total de 21 comunidades receptoras construídas. Ao todo são $21 \times 3 \times 3 \times 3 = 567$ simulações de invasões planejadas. A Tabela 2 resume o delineamento adotado.

Em cada simulação de 50 anos, foram armazenadas as seguintes variáveis-resposta:

1. Estabelecimento do invasor (bem sucedido-1; mal sucedido-0)
2. Tempo de permanência do invasor na comunidade
3. Número de nativos extintos
4. Distância euclidiana entre a comunidade no início e no fim da simulação (medida em biomassa)

O estabelecimento do invasor é considerado bem sucedido se a sua população não se extingue até o fim da simulação. A permanência será usada aqui para se referir ao tempo de cada espécie dentro da comunidade, desde o momento da sua introdução. Ela se difere da persistência, que é uma medida de estabilidade da comunidade, conforme a terminologia em (PIMM, 1991). A persistência mede a capacidade de uma comunidade manter sua composição de espécies inalterada no tempo. A distância euclidiana é uma medida multivariada, calculada pela a distância linear entre as coordenadas de cada comunidade (inicial e final) num sistema de eixos cartesianos. Cada eixo (dimensão) é a medida de biomassa de uma espécie. A Figura 15 ilustra a distância euclidiana para o caso de uma comunidade com duas espécies.

Tabela 2. Esquema do delineamento para os experimentos de invasão. O fator A é o número de eventos de invasão para a construção de uma comunidade receptora. G é a amplitude relativa da janela de predação, aqui também referida como generalidade de dieta. Li é o coeficiente da parte inferior da janela de predação. Para cada combinação dos fatores (27 no total) são feitas três réplicas de invasões, com intervalos de tempo de 2067 semanas cada uma. Todo o experimento mostrado acima é repetido 7 vezes, dando um total de 21 comunidades receptoras (7 repetições vezes 3 níveis de A). No total são 567 simulações de invasões planejadas.

Experimento repetido 7 vezes																		
Fatores	Níveis																	
A	20				60				100									
G	0.1			0.3			0.5			0.1			0.3			0.5		
Li	0	0.05	0.1	0	0.05	0.1	0	0.05	0.1	0	0.05	0.1	0	0.05	0.1	0	0.05	0.1
Réplicas	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3

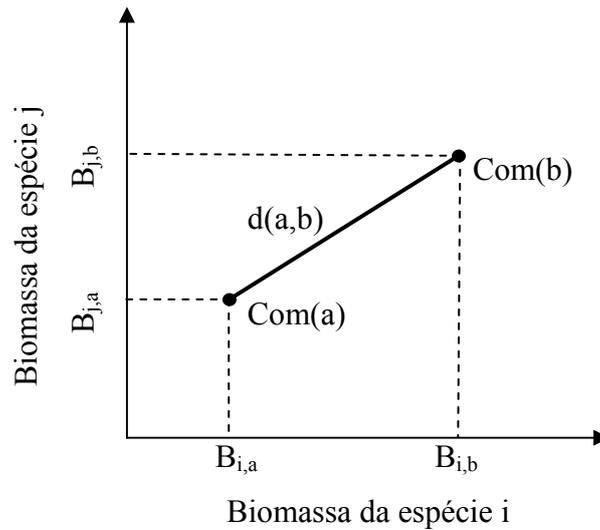


Figura 15. Representação da distância euclidiana, $d(a,b)$, entre a comunidade no estado “a”, “Com(a)”, e a comunidade no estado “b”, “Com(b)”. Cada um destes estados é representado por uma coordenada com os valores de biomassa (B) das espécies “i” e “j”. Com(b) pode ser pensada como o estado final da comunidade após uma invasão, e Com(a), o estado anterior à invasão.

A distância representada na Figura 15 é dada pela seguinte relação, derivada do teorema de Pitágoras:

$$d(a,b) = \sqrt{(B_{i,b} - B_{i,a})^2 + (B_{j,b} - B_{j,a})^2} \quad (22)$$

Generalizando para uma quantidade igual a “k” de dimensões (no caso, espécies), a distância pode ser expressa da seguinte forma:

$$d(a,b) = \sqrt{(B_{1,b} - B_{1,a})^2 + (B_{2,b} - B_{2,a})^2 + \dots + (B_{k,b} - B_{k,a})^2} \quad (23)$$

Tal variável fornece uma medida da mudança conjunta nas biomassas das espécies de uma comunidade pré-invasão (comunidade “a”) para aquela pós-invasão (comunidade “b”). Ela quantifica o grau de perturbação sobre a comunidade durante o período de tempo considerado, sendo recomendada como medida quantitativa de impacto por vários autores especialistas em invasões de espécies (PARKER *et al.*, 1999).

3.2.4. Análise dos dados das simulações

Em todas as análises estatísticas, buscou-se testar os efeitos das variáveis explanatórias L_i , G e A (todas categóricas) sobre cada uma das variáveis-resposta

descritas acima. A variável “estabelecimento do invasor”, por ser categórica, deveria ser analisada por um modelo log-linear. Como será visto nos Resultados, a análise não pôde ser feita por causa da baixa permanência dos invasores. O tempo de permanência dos invasores, como variável quantitativa, poderia *a priori* ser analisado por meio de uma análise de variância. Entretanto, a distribuição dos seus valores, com alto desvio de normalidade e alta heterogeneidade de variâncias não permitiu tal análise. Seus valores foram categorizados e utilizados num modelo log-linear. A mesma análise foi usada para a variável “número de nativos extintos”, que, por apresentar pequena variação, foi também categorizada. Maiores detalhes serão melhor abordados nos Resultados.

A única variável passível de uma análise de variância foi a distância euclidiana. Ainda assim seus valores tiveram que ser transformados em logaritmos naturais, para homogeneizar as variâncias dos grupos. Os efeitos das três variáveis categóricas foram analisados por meio de um delineamento fatorial completo. Além disso, a riqueza de espécies foi incluída como um cofator no modelo. Isso foi feito porque a distância euclidiana aumenta com o número de dimensões utilizadas para calculá-la. O número de dimensões, no caso, é a riqueza de espécies em cada comunidade. Caso isso não fosse feito, a análise poderia acusar um efeito espúrio da variável A sobre a distância, simplesmente pelo fato dela estar relacionada com a riqueza. Portanto, incluiu-se a riqueza como cofator apenas para controlar este efeito.

3.2.5. Parametrização

3.2.5.1. Definição temporal

O modelo é de tempo discreto, e por isso a escolha da unidade de tempo é o passo inicial para a parametrização. Três fatores devem ser levados em conta para guiar a escolha: i) a assimetria de competição, na forma como o consumo é ordenado entre os indivíduos no modelo; ii) o refinamento das regras utilizadas e das informações disponíveis e iii) o tempo (real) disponível para efetuar as simulações.

De acordo com o primeiro fator, a unidade de tempo ideal seria a menor possível. Isso porque, durante a ordenação dos indivíduos para a realização do consumo, cada um que é sorteado na seqüência alimenta-se de toda a quantidade a que tem direito, ou toda a quantidade disponível de recursos (incluindo peixes). Se a unidade de tempo for muito larga, as diferenças competitivas são exacerbadas, com alguns indivíduos

comendo enormes quantidades e outros, quando em situação de escassez, sequer um grama de alimento. A mortalidade por desnutrição nesses casos é muito maior porque os gastos metabólicos previstos para um intervalo largo de tempo são altos quando comparados às reservas de peso reversível. Um largo intervalo também ocasionaria um forte efeito de atraso temporal, o que tornaria as relações com o peso pouco realistas: não é esperado que somente o peso no início de um intervalo determine o metabolismo, a ingestão e as interações que deverão ocorrer ao longo de um ano inteiro (ou qualquer outro intervalo largo de tempo). Na natureza, o crescimento ocorre concomitantemente ao consumo de alimento, e todas as funções relacionadas ao peso são ajustadas de acordo.

Para contemplar o segundo fator, deve-se primeiro definir a escala espaço-temporal relevante para o funcionamento das regras, o que depende do nível das diferenças que se quer impor aos indivíduos no modelo. Por exemplo, se for do interesse do investigador contemplar diferentes táticas de forrageamento (tocaia versus ativa), ou diferentes níveis de atividade entre as espécies, as unidades de tempo e de espaço devem ser curtas. Se a unidade de tempo for de um ano, e o espaço como um todo for de apenas um hectare, é de se esperar que todos os indivíduos tenham capacidade de se mover por todo o espaço durante o dito intervalo. Com isso, quaisquer diferenças nos níveis de atividade são perdidas, pois só se fazem sentir em escalas menores. Vale lembrar que, no presente modelo, é assumido que dentro de cada unidade espacial os indivíduos estão perfeitamente misturados, cada um podendo interagir com quaisquer outros co-ocorrentes. Se a unidade de tempo for encurtada, a unidade espacial deve ser encurtada de acordo. Espaço e tempo são interdependentes, estando relacionados conforme as diferenças de movimentação que se queira impor aos indivíduos. Tal interdependência traz consigo outro problema: um alto refinamento espacial requer um tratamento também mais refinado da heterogeneidade na escala considerada. Nesse caso, o pressuposto de um ambiente uniforme, no qual as condições em todas as unidades do espaço são idênticas, pode não ser mais aceitável. Um problema semelhante acomete a definição do ciclo de vida dos indivíduos: detalhes do desenvolvimento e mudanças de fase não podem mais ser ignorados em uma escala muito refinada de tempo. O presente modelo ignora a existência das fases de ovo e

larval dos peixes. Por isso, escolher uma unidade de tempo muito curta, como hora ou dia, aumentaria os problemas quanto a esse pressuposto.

O terceiro fator tem um sentido prático. Simular milhares de indivíduos por um número grande de intervalos de tempo é tarefa difícil, mesmo para os atuais processadores. Se por um lado unidades de tempo curtas são vantajosas para o funcionamento interno do modelo (pelas razões relacionadas ao primeiro fator), simular um período total de tempo que compreenda um grande número de gerações das espécies pode ser vantajoso por permitir inferências de maior alcance sobre efeitos das invasões. Uma vez que o tempo (real) é limitante, as duas vantagens acabam entrando em conflito. Seria impraticável no nosso caso escolher, por exemplo, uma unidade de tempo de uma hora e um período total de simulação de duzentos anos. Cada simulação compreenderia um total de $200 \times 365 \times 24 = 1752000$ intervalos de tempo. Além disso, são necessárias várias simulações para completar os experimentos programados, pois o modelo é complexo e estocástico.

Ao ponderar os fatores acima explicitados, a unidade de tempo escolhida foi a semana. Todos os parâmetros abaixo que são medidos por taxas foram estimados seguindo-se esta base temporal. O período de 2607 semanas (cerca de 50 anos) usado para as simulações planejadas de invasão foi escolhido por causa da limitação de tempo (real). A idéia inicial era usar um período de cem anos, o que se mostrou pouco prático durante as simulações preliminares.

3.2.5.2. Parâmetros bionômicos

No processo de criação de uma espécie, durante um evento de assembléia, o valor de cada parâmetro é tirado ao acaso de uma distribuição de probabilidade uniforme restrita a um determinado intervalo. A distribuição uniforme foi escolhida como padrão para todos os parâmetros por questão de simplicidade, e devido à ausência de um conhecimento aprofundado sobre o aspecto real das distribuições destes parâmetros na natureza. Os intervalos foram escolhidos de forma a abarcar uma ampla variação nas características bionômicas, que permitisse a criação dos mais variados tipos de espécies. Diferente dos modelos de assembléia de DRAKE (1990b, 1991), o pool de espécies utilizado no presente modelo é infinito, por dois motivos: i) as espécies aqui criadas não são fruto de um processo de seleção natural, mas apenas representam

um contínuo de possibilidades biológicas (mesmo que elas não sejam viáveis no mundo real), daí o motivo de se usar uma distribuição contínua, como a uniforme; ii) a escala biogeográfica de interesse é a biosfera e não uma região ou local específico, pois não existem praticamente limites para a translocação de espécies no mundo de hoje, e por isso uma espécie invasora pode se originar de qualquer região do planeta. A Tabela 3 fornece uma descrição dos parâmetros usados no modelo e mostra os intervalos usados para cada um no processo estocástico de assembléia.

Os logaritmos dos limites de P_{max} e P_0 , ao invés dos valores brutos, foram usados para determinar os intervalos de distribuições uniformes a partir dos quais os dados das espécies foram gerados. Os valores retirados ao acaso destes intervalos eram então convertidos para peso, tomando-se o antilog. Esta medida tem como consequência concentrar a frequência das espécies em valores pequenos de peso corporal. Ela foi adotada por saber-se que a distribuição de pesos na natureza é acentuadamente assimétrica, em muitos casos seguindo o modelo de distribuição lognormal (MATTHEWS, 1998; KELT & BROWN, 1998).

Em sua maioria, os intervalos escolhidos são extrapolações. Não foram reproduzidos de trabalhos específicos e nem extraídos de bancos de dados, com a exceção de alguns que foram ajustados com amostras de dados do site Fish Base (FROESE & PAULY, 2005). Existiu uma dificuldade de se encontrar fontes de informações tão generalistas quanto ao que se propunha neste trabalho. Algumas características mais abstratas, como L_s e L_i , são de difícil mensuração e por isso não foi possível encontrar informações que dessem uma amplitude razoável de seus valores. Quanto a outras características, como tamanho do ovo, foi mais fácil encontrar algum trabalho que pelo menos indique a variação encontrada dentro do grupo dos peixes como um todo. A Tabela 3 mostra as referências usadas como base alguns parâmetros. No geral, a escolha dos valores segue o intuito de gerar uma grande variabilidade nas características, tomando-se o cuidado para evitar situações biologicamente absurdas.

O valor de γ foi escolhido conforme a seguinte regra: o número esperado de quadrados (μ) percorridos pelo indivíduo com maior IF possível (peso = 50000, $c = 1$) é igual à metade da lateral do grid espacial, o que corresponde a uma distância de dez quadrados. O valor de β igual a 1 foi escolhido por simplicidade, em vista da mensurabilidade ainda indefinida de IF , e da ausência de dados que apontem uma

relação concisa entre a capacidade de ingestão e o grau de atividade ou intensidade de forrageamento.

Tabela 3. Parâmetros e constantes utilizados no modelo. As referências são aquelas que forneceram informações sobre os referidos parâmetros, e também aquelas que serviram de base para as estimativas dos seus valores (embora alguns dos valores apresentados não sejam fiéis aos retirados dos trabalhos originais. Quando feitas, as modificações ou extrapolações são explicadas e justificadas no texto).

Símbolo	Valores	Unidade	Descrição	Referências
<i>Indivíduos</i>				
Pmax	10 - 50000	g	Peso máximo potencial	
a	Função de Pmax	$g^{(1-b)}$ /semana	Constante da função de ingestão máxima	
b	Função de Pmax	No. puro	Expoente da função de ingestão máxima	
c	0.2 - 1	$g^{(1-d)}$ /semana	Constante metabólica	(ROSE <i>et al.</i> 1999)
d	0.86	No. puro	Expoente metabólico	(JOBILING 1994)
e	0.01	g/cm^f	Fator de condição da relação peso/comprimento	Fish Base (valor próximo da mediana dos dados retirados do site)
f	3	No. puro	Expoente da relação peso/comprimento	Fish Base (idem)
P ₀	0.001 – 0.065	g	Peso do filhote no nascimento	(KAMLER 1992)
qj	0.7	No. puro	Condição máxima do juvenil, razão entre peso reversível e peso irreversível	(PERSSON <i>et al.</i> 1998)
qa	0.8 – 1.5	No. puro	Condição máxima do adulto, razão entre peso reversível (incluindo gônadas) e peso irreversível	(PERSSON <i>et al.</i> 1998)
Li	0 – 0.1	No. puro	Coefficiente de inclinação da relação linear entre o comprimento e o limite inferior da janela de predação	
Ls	0.05 – 0.6	No. puro	Coefficiente de inclinação da relação linear entre o comprimento e o limite superior da janela de predação	
Pmat	0.1 – 0.8	No. puro	Proporção de Pmax em que o indivíduo se torna adulto	
IR	4 - 52	semana	Intervalo reprodutivo, entre o início de um período reprodutivo e o próximo	
TD	0 - 1	No. puro	Tempo de desova, em proporção de IR, determina o período em	

			que ocorrerá a desova	
Can	0 -1	No. puro	Fator extra de ordenação de indivíduos da mesma espécie de um predador, que determina a susceptibilidade ao canibalismo	
Smax	1000	g	Peso irreversível crítico, acima do qual os super-indivíduos são dissociados	
h	0.2	No. puro	Constante da função do saldo cumulativo de crescimento	Fish Base
u	1.5	No. puro	Expoente da função do saldo cumulativo de crescimento	Fish Base
w	0.5	No. puro	Proporção do peso reversível desovado que se torna filhotes	(PERSSON <i>et al.</i> 1998)
Tmax	Função de Pmax	ano	Longevidade	
l	1.8347*1.5	semana/g ^z	Coefficiente da função de longevidade	Fish Base
z	0.2405	No. puro	Expoente da função de longevidade	Fish Base
γ		No. puro	Constante da função de movimentação vs IF(intensidade de forrageamento)	
β	1	No. puro	Constante da função de IF vs ingestão potencial	
δ	1	No. puro	Constante da função de E(eficiência) vs generalidade (G)	
<i>Espaço</i>				
i(max)	20		Número de linhas da matriz espacial	
j(max)	20		Número de colunas da matriz espacial	
nrec	20		Número de recursos basais	
<i>Recursos</i>				
R	Ver Tabela 5	1/semana	Taxa intrínseca de crescimento em biomassa do recurso	
K	5000000	g	Capacidade suporte do recurso	
r ₁ e r ₂	Ver Tabela 5	cm	Limites inferior e superior do tamanho de um recurso	
Bcol	1	g	Biomassa de recolonização do recurso numa célula espacial exaurida	

3.2.5.3. Longevidade

Para determinar a relação entre longevidade e peso máximo, foi feita uma regressão com uma amostra de dados retirados do *site* Fish Base. Nele, existem informações sobre peso, comprimento e/ou idade máxima observados. Como muitas das espécies não tinham informações suficientes, uma amostragem puramente aleatória ficou inviável. O procedimento adotado, embora arbitrário, não selecionava as espécies de acordo com idéias preconcebidas de peso ou idade. No *site*, no tópico de crescimento, as espécies foram ordenadas de acordo com as famílias. Algumas famílias mais representativas foram escolhidas. Dentro de cada uma, as espécies eram acessadas seguindo a ordem apresentada na página. Na maioria dos casos em que existiam informações sobre tamanho máximo, ele era medido em comprimento. Nestes casos, era necessária também a relação peso-comprimento. No final, a proporção de espécies com todas as informações necessárias acabou sendo pequena. A amostragem se encerrou com um total de 56 espécies, de 49 famílias de Osteichthyes.

Como a função potência pode ser linearizada por meio de logaritmos, foi feita uma regressão linear com os logaritmos das variáveis Peso Máximo (P_{max}) e Longevidade (T_{max}). O resultado está mostrado na Figura 16. Embora o ajuste não seja muito bom (R^2 baixo), é visível a existência de uma relação positiva entre as variáveis. A função potência resultante das estimativas é a seguinte:

$$T_{max} = 1.8347 \cdot (P_{max})^{0.2405} \quad (24)$$

O coeficiente 1.8347 é igual a $e^{0.6069}$, sendo 0.6069 o intercepto da regressão linear. O expoente 0.2405 está bem próximo do que é observado em aves e mamíferos, que está em torno de 0.2 (CALDER, 1984; PETERS, 1983). Uma vez que os valores de idade máxima encontrados certamente subestimam a longevidade das espécies, foi decidido multiplicar a função acima por 1.5 (aumentando a longevidade em 50%). A função resultante foi então utilizada para determinar a longevidade das espécies a partir dos seus valores de peso máximo.

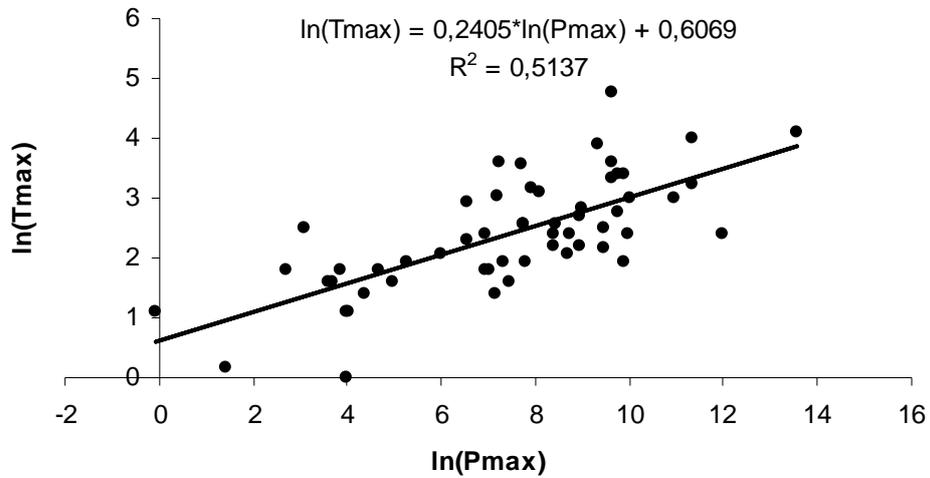


Figura 16. Ajuste da regressão entre os logaritmos de Peso Máximo (P_{max}) e Idade Máxima (T_{max}). Os dados foram tirados do site Fish Base, no mês de dezembro de 2005.

3.5.2.4. Parâmetros de crescimento corporal

O modelo, na forma como foi programado, permite a livre variação nos parâmetros de crescimento. Entretanto, sua concepção foi sustentada pela lógica dos conflitos funcionais, os *tradeoffs*, e com o crescimento corporal não poderia ter sido diferente. É fato conhecido, notavelmente em peixes, que as espécies com maiores taxas de crescimento são normalmente aquelas que atingem os menores tamanhos finais (CURY & PAULY, 2000). Este conflito entre “crescer pouco, mas rápido” e “crescer muito, mas lentamente” pode ser incorporado no modelo por meio de restrições nos parâmetros de crescimento adotados. Para entender como, vejamos a Figura 17.

Fixando-se a área do saldo cumulativo, que aqui denotaremos por “C”, é possível determinar como os parâmetros de crescimentos devem se relacionar de modo a manter a condição de área fixa. Tal área nada mais é do que a diferença das integrais das funções de ingestão e gasto, definidas entre zero e P_{max} , ou seja:

$$C = \int_0^{P_{max}} a \cdot (Peso)^b dPeso - \int_0^{P_{max}} c \cdot (Peso)^d dPeso \quad (a > c ; b < d)$$

$$C = \frac{a \cdot (P_{max})^{b+1}}{b+1} - \frac{c \cdot (P_{max})^{d+1}}{d+1} \quad (25)$$

A equação (25), em conjunto com a equação (9), pode ser arranjada em função dos parâmetros “a” e “b”:

$$\begin{cases} b = \frac{c \cdot d \cdot P_{\max}^{d+1} - C \cdot (d+1)}{c \cdot P_{\max}^{d+1} + C \cdot (d+1)} \\ a = c \cdot P_{\max}^{d-b} \end{cases} \quad (26)$$

Mantendo-se fixo o valor de C para todas as espécies, “a” e “b” podem ser calculados pelo sistema de equações (26) de forma a garantir a existência de um *tradeoff* entre taxa de crescimento e peso máximo. O valor de “d” também foi mantido o mesmo para todas as espécies (0.86). Os parâmetros “c” e *Pmax* variam conforme o processo de criação de espécies descrito anteriormente, dentro dos intervalos mostrados na Tabela 3.

Fixar o valor de C é uma medida bastante drástica para garantir um *tradeoff*. Certamente as espécies reais de peixes com maior tamanho corporal devem possuir também maior valor de C, embora não se possa afirmar em qual proporção. Além disso, simulações preliminares mostraram uma grande limitação de se usar um valor fixo de C: espécies de tamanho corporal maior levam um tempo absurdamente grande para atingirem seu tamanho potencial, mesmo quando a reprodução não é incluída. Esta limitação entra em completo conflito com os valores de longevidade. Por exemplo, uma espécie com *Pmax* igual a 10000g, em condições ideais de recursos, ultrapassaria a longevidade tendo ainda menos de 10g.

Ao invés de fixo, C pode ser uma função do tamanho corporal. Tornando C diretamente proporcional a *Pmax*, observou-se que o tempo que cada espécie leva para alcançar o peso máximo é diretamente proporcional a este. Se C for uma função do quadrado de *Pmax*, o tempo passa a ser igual para todas espécies, não importa o tamanho. As duas situações são casos particulares de uma relação mais geral, em que C pode ser pensado como uma função potência de *Pmax*:

$$C = h \cdot P_{\max}^u \quad (27)$$

Por meio de um número grande de simulações observou-se como regra geral que o tempo que um indivíduo leva para alcançar o tamanho máximo (ou uma proporção definida deste, como 95%) está relacionado à equação (27) da seguinte forma:

$$T = \lambda \cdot P_{\max}^{2-u} \quad (28)$$

onde T é o referido tempo e λ , uma constante de proporcionalidade. Para lembrar, foi visto que o expoente “ z ” da equação de longevidade (24) é aproximadamente 0,24. Caso se deseje que a longevidade seja correspondente a T , a diferença $2-u$ na equação (28) deve ser igual a 0.24, e portanto o valor do expoente u deve ser igual a 1.76. Atendendo a esta condição, todas as espécies passar a ter a mesma chance de atingir seu peso potencial, sendo igualmente afetadas pela longevidade.

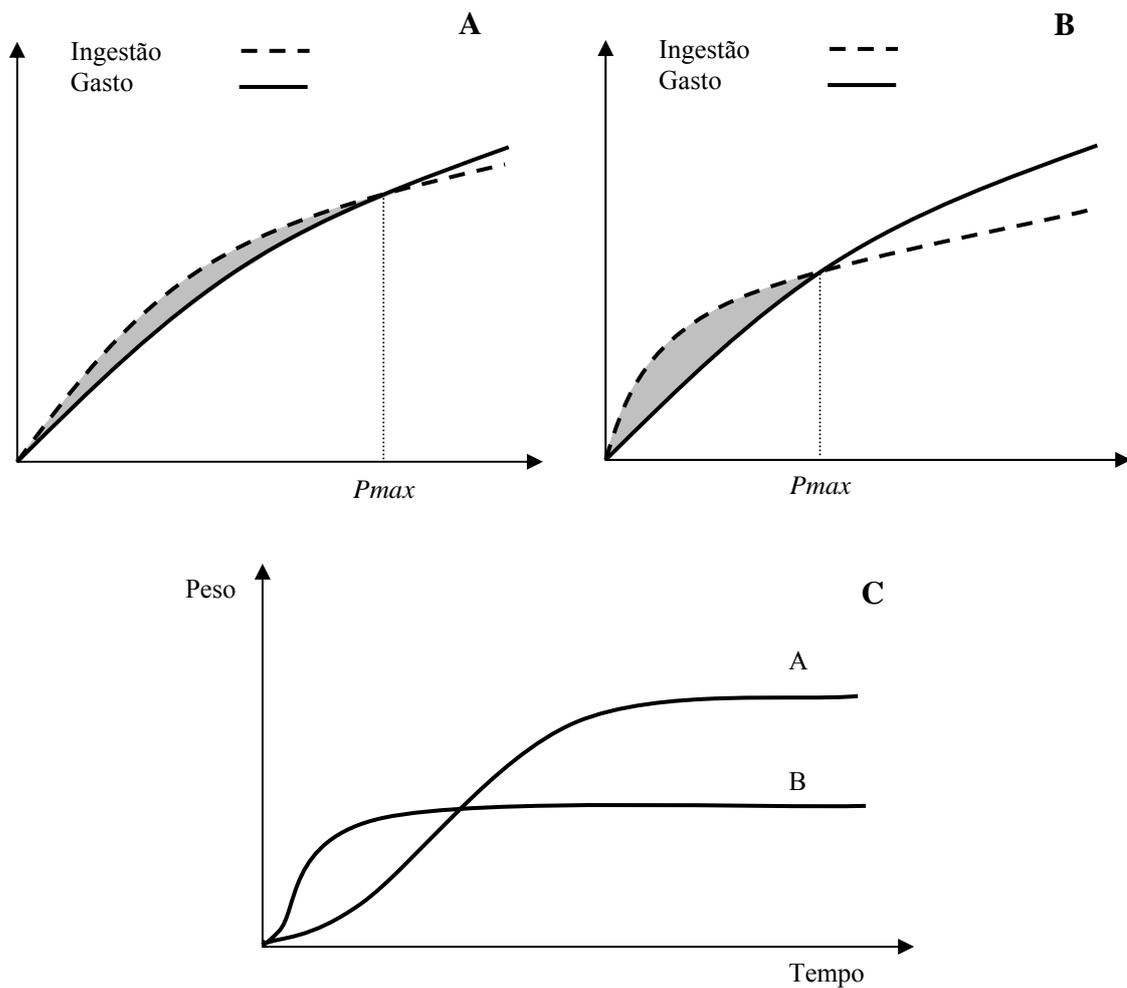


Figura 17. Ilustração da restrição do saldo cumulativo (superfícies representadas em cinza) e seu efeito sobre o crescimento. Em A e B, a abscissa representa o peso e a ordenada, a ingestão potencial e o gasto. As superfícies em cinza representam áreas de mesmo tamanho, mudando apenas seu formato. Em ambos os gráficos, a curva de gasto é a mesma, mudando apenas as curvas de ingestão potencial. De A para B, ocorre um aumento no coeficiente “ a ” da função de ingestão, e uma diminuição correspondente no expoente “ b ”, mantendo a área fixa. Como consequência, temos curvas diferenciadas de crescimento, representadas no gráfico em C. A manutenção de uma área fixa promove um *tradeoff* entre a taxa inicial de crescimento e o tamanho máximo (P_{max}).

Um valor de “u” igual a 1.76 resolveria o conflito relativo à longevidade, mas eliminaria o efeito de *tradeoff* mostrado na Figura 17. Diferente do que está apresentado no gráfico (C), as curvas de crescimento das espécies maiores se localizariam sempre acima daquelas das espécies menores. Ou seja, espécies com P_{max} maior apresentariam também maiores taxas iniciais de crescimento. Para resolver mais esse conflito, preferiu-se adotar um valor de “u” um pouco menor que 1.76, permitindo ainda que as espécies de menor tamanho crescessem mais rápido nas fases iniciais de vida. Por fim, valor 1.5 foi o escolhido.

Um exemplo real foi utilizado como base para a estimativa do valor da constante h (equação 27). Foram amostrados dados de crescimento da tilápia do Nilo (*Oreochromis niloticus*), uma espécie bem conhecida, no site Fish Base. Os dados são de parâmetros da curva de crescimento de Von Bertalanffy: $W_{\infty} = 377\text{g}$ e $k = 0.173\text{semana}^{-1}$. No site, o valor de k amostrado foi de 0.9ano^{-1} , sendo convertido de forma simplista para uma escala semanal multiplicando-se o valor original por $7/365$. A curva resultante foi usada como base de comparação para o acerto dos parâmetros a,b,c,d e C, por meio de aproximações empíricas. Uma das curvas que se aproximava bastante da original foi parametrizada por $a = 0.5709$, $b = 0.6832$, $c = 0.2$ e $d = 0.86$, que resultam num C de aproximadamente 700. Entretanto, com este valor os indivíduos de todas as espécies não chegavam a crescer o bastante antes de morrerem por efeito da longevidade. Por isso o valor de C foi dobrado, resultando em curvas de crescimento mais satisfatórias para o tempo de vida das espécies. Com $C = 1400$, $u = 1,5$ e $P_{max} = 377$ o valor de h foi estimado em 0.2. Os valores de “u” e “h” são padrão para todas as espécies, mudando-se apenas P_{max} e C de acordo com a equação (27).

3.5.2.5. Invasões planejadas

Cada comunidade receptora serviu como base para a realização de invasões planejadas, isto é, por espécies previamente escolhidas, com uma série de parâmetros fixos e outros modificados planejadamente. Nessas invasões, as únicas características que diferenciavam os invasores eram a generalidade de dieta (G) e o coeficiente inferior da janela de predação (Li). Seus valores estão na Tabela 4. Os outros parâmetros foram arbitrariamente escolhidos dentro dos intervalos contidos na Tabela 3. A Tabela 5 mostra os atributos dos recursos basais e a ordem de preferência de cada um pelo

invasor. A Figura 18 mostra as janelas de predação para cada combinação de valores de L_i e G .

Tabela 4. Parâmetros fixos para os invasores no experimento de invasões planejadas. P_{max} é o peso máximo da espécie, P_0 o peso ao nascimento, q_j a condição máxima do juvenil, q_a a condição máxima do adulto, P_{mat} o peso de maturação em proporção do peso máximo, IR o intervalo reprodutivo, TD o tempo de desova em proporção de IR e Can o índice de canibalismo.

P_{max}	P_0	q_j	q_a	P_{mat}	IR	TD	Can
7000	0.01	0.7	1	0.5	52	0.25	0.5

Tabela 5. Atributos dos recursos basais e ordem de preferência pelo invasor. Os atributos dos recursos aqui mostrados foram usados em todas as simulações, tanto nos processos de assembléia quanto nos experimentos de invasões planejadas. r_1 e r_2 são o limite de tamanho particulado inferior e superior respectivamente, R é a taxa intrínseca de crescimento do recurso e K é a sua capacidade suporte.

Recursos	r_1	r_2	R	K	Preferências (invasor)
R1	0	0.3351	0.03269	5000000	21
R2	0.3351	0.7826	0.02347	5000000	20
R3	0.7826	1.3800	0.01957	5000000	19
R4	1.3800	2.1777	0.01707	5000000	18
R5	2.1777	3.2426	0.01520	5000000	17
R6	3.2426	4.6645	0.01370	5000000	16
R7	4.6645	6.5629	0.01244	5000000	15
R8	6.5629	9.0976	0.01136	5000000	14
R9	9.0976	12.4817	0.01040	5000000	13
R10	12.4817	17.0000	0.00954	5000000	12
R11	0	0.3351	0.03269	5000000	11
R12	0.3351	0.7826	0.02347	5000000	10
R13	0.7826	1.3800	0.01957	5000000	9
R14	1.3800	2.1777	0.01707	5000000	8
R15	2.1777	3.2426	0.01520	5000000	7
R16	3.2426	4.6645	0.01370	5000000	6
R17	4.6645	6.5629	0.01244	5000000	5
R18	6.5629	9.0976	0.01136	5000000	4
R19	9.0976	12.4817	0.01040	5000000	3
R20	12.4817	17.0000	0.00954	5000000	2
Peixes	-	-	-	-	1

Existem dois grupos idênticos de recursos basais (R1-R10 e R11-R20). Ou seja, existem dez tipos de recursos, cada tipo representado por dois recursos basais com crescimento independente. Em cada grupo, a amplitude total de tamanhos vai de zero a 17cm. Os recursos possuem tamanhos contíguos, ou seja, o limite superior de um coincide com o limite superior daquele logo acima na escala de tamanho. A divisão dos tamanhos foi feita de maneira uniforme, entre os logaritmos dos limites zero e 17. Dessa

forma, um número maior de recursos se concentra na parte inferior da escala de tamanhos. Tal distribuição foi concebida com base no pressuposto plausível de que existe uma maior disponibilidade de biomassa em recursos de menor tamanho particulado. Além disso, a amplitude nos tamanhos (diferença entre r_1 e r_2) aumenta proporcionalmente ao tamanho médio, como mostrado na Figura 18.

A taxa intrínseca de crescimento pode ser expressa como uma função potência do tamanho, cujo expoente -0.275 é razoavelmente constante entre diversos grupos de seres vivos (FENCHEL, 1974). Os valores de R utilizando a função abaixo:

$$R = 0.02 \cdot \left(\frac{r_2 - r_1}{2} \right)^{-0.275} \quad (29)$$

onde $(r_2 - r_1)/2$ é o ponto médio da amplitude de tamanhos de um recurso. Os valores de K apresentados na Tabela se referem à capacidade suporte no espaço como um todo. Como o espaço é dividido em 400 células, a capacidade suporte de cada recurso em cada célula é $5000000/400 = 12500g$.

O invasor escolhido possui porte médio e é preferencialmente um predador piscívoro. Muitos invasores que provocaram grandes prejuízos são também preferencialmente piscívoros (ZARET & PAINE, 1973; KITCHELL *et al.*, 1997). Apresenta canibalismo, embora prefira presas de outras espécies. Sua escala de preferência dentro de cada grupo de recursos segue positivamente o tamanho destes. Dessa forma, os eixos de nicho implícitos se confundem com o eixo de tamanho, só se diferenciando deste ao separarem os recursos em dois grupos na escala de preferência, como pode ser notado na Tabela 5. O ciclo reprodutivo do invasor se completa em cerca de um ano (52 semanas), e a desova ocorre ao longo de um quarto deste período, o que equivale a uma estação anual. As curvas de crescimento e de produção de filhotes características dessa espécie estão mostradas na Figura 11, na coluna do meio.

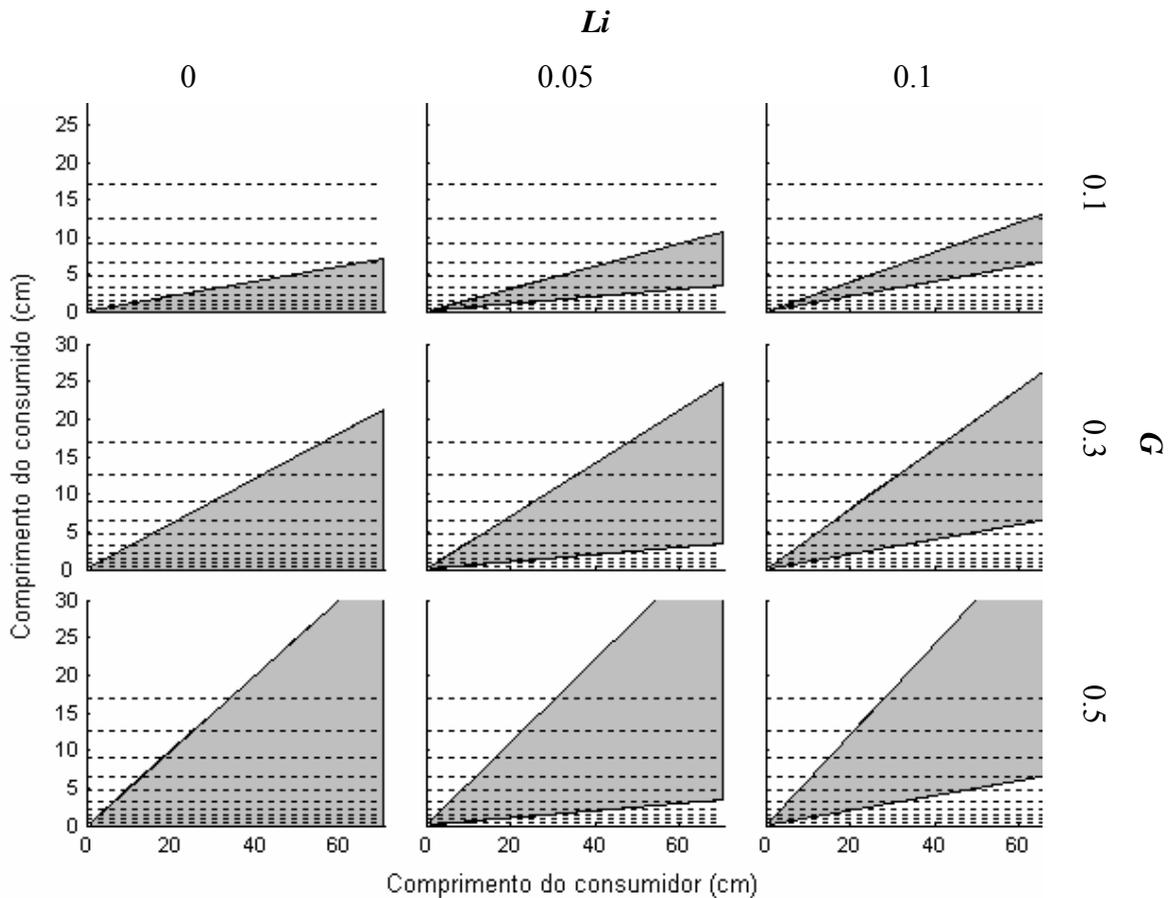


Figura 18. Projeção da janela de predação para as 9 combinações de valores de L_i (coeficiente inferior da janela de predação) e G (generalidade de dieta). As linhas horizontais tracejadas são as delimitações dos intervalos de tamanhos dos recursos basais (dez categorias de tamanhos, com dois recursos idênticos cada uma, conforme consta na Tabela 5). Os tamanhos dos recursos variam numa escala contígua de zero a 17cm. A parte superior das três janelas de predação com $G = 0.5$ não aparecem na figura por causa da escala de valores no eixo Y (que é a mesma para todos os gráficos).

3.5.2.6. Condições iniciais

No início de todos os processos de assembléia, a biomassa de todos os recursos começava em sua capacidade suporte. Todos os invasores eram introduzidos no sistema com um número de dez propágulos, em idêntica condição:

$$\begin{aligned} (X + Y) &= P_{mat} \cdot P_{max}; \\ \frac{Y}{X} &= q_j \end{aligned} \tag{30}$$

Ou seja, os propágulos são indivíduos prestes a se tornarem adultos e que se encontram em condição juvenil ótima. Eles são distribuídos ao acaso no espaço, com iguais chances entre as células do grid. Sua idade inicial é zero, embora já tenham tamanho de

adultos. Por isso, acabam apresentando potencial reprodutivo maior do que o padrão das espécies que representam. A idade zero foi utilizada para evitar algumas dificuldades práticas. Para se determinar as idades esperadas a partir dos tamanhos, não existe uma saída analítica. Seriam necessárias simulações só para este fim, feitas para cada espécie invasora antes de sua introdução, o que poderia aumentar ainda mais o tempo necessário para finalizar o trabalho. Assume-se que tal incorreção não interfere negativamente nos resultados gerais.

Nos experimentos de invasões planejadas, as comunidades receptoras iniciam exatamente nas condições em que se encontravam ao fim do processo de assembléia que a originou. Iniciam nestas mesmas condições em todas as simulações em que recebem invasores. Isto torna as invasões mais comparáveis, minimizando os efeitos das condições iniciais na variabilidade dos resultados.

4. Resultados

4.1. Formação das assembléias e viabilidade das espécies

A Figura 19 mostra a progressão da riqueza de espécies nas assembléias ao longo das invasões sucessivas. O crescimento inicial de riqueza (primeiros 20 anos) é praticamente idêntico para todos os 21 processos de assembléia simulados. Mesmo após vários anos, as curvas de riqueza ainda demonstram pouca divergência. Existe uma tendência visível à estabilização, mas que pode ser percebida apenas nos casos em que $A = 60$ ou 100 . A riqueza raramente chegou a exceder 50 espécies, ainda que o número total de invasores pudesse chegar a 200 (casos em que $A = 100$). Após a interrupção das invasões, segue-se um período de rápido decréscimo, o que mostra que a imigração de espécies novas (duas por ano) era essencial na manutenção dos patamares anteriormente observados. Passados alguns anos, as extinções cessaram e as riquezas se estabilizaram por cerca de dez anos até o fim do período de simulação. Assembléias compostas por apenas 20 eventos de invasão produziram riquezas finais visivelmente menores, o que foi verificado por um teste de Kruskal-Wallis (graus de liberdade = 20; $X^2 = 15.316$; $p < 0.001$). Os processos com 100 eventos de invasão produziram

assembléias finais ligeiramente mais ricas do que aquelas geradas por 60 eventos, embora a diferença não tenha sido significativa.

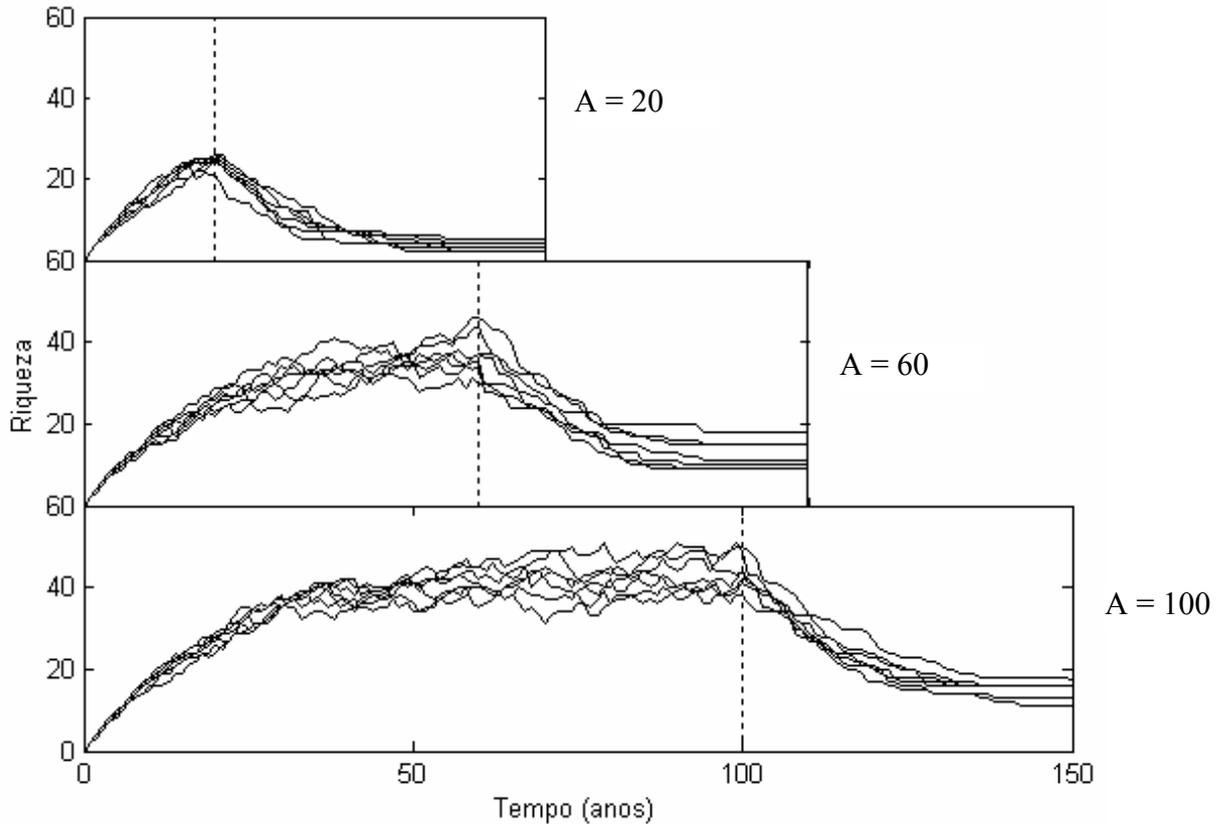


Figura 19. Progressão temporal da riqueza de espécies nos processos de assembléia. Para cada nível do fator A (número total de eventos de assembléia, ou invasões), foram criados 7 processos independentes, cujas curvas de riqueza são mostradas de forma sobreposta. Duas espécies eram adicionadas a cada ano em cada assembléia, até o ponto demarcado pela linha pontilhada (20, 60 e 100 anos para A igual a 20, 60 e 100 respectivamente). A partir desse ponto, as simulações se desenrolaram por mais 50 anos. As comunidades resultantes ao final deste período foram usadas como residentes para os experimentos de invasões planejadas.

Dada a variedade de características bionômicas e estratégias reprodutivas das espécies criadas, suas dinâmicas populacionais acabam apresentando também diferenças marcantes. A Figura 20 ilustra a dinâmica em uma das assembléias resultantes de um processo de 60 eventos de invasão. Dentre as doze espécies representadas, algumas apresentam grandes oscilações na biomassa, sendo estas as que mantêm as maiores médias. Outras espécies são muito mais estáveis ao longo do tempo, apresentando pequenas oscilações, em escalas menores de tempo. Tais diferenças são muito provavelmente causadas pelos parâmetros reprodutivos IR e TD , que definem os

padrões temporais de desova, e P_{max} , que define grande parte dos padrões de crescimento corporal. Uma análise mais aprofundada sobre essas relações não foi incluída no presente trabalho. Ela, entretanto, tem importância para o entendimento do modelo, e por isso fica como uma possibilidade futura.

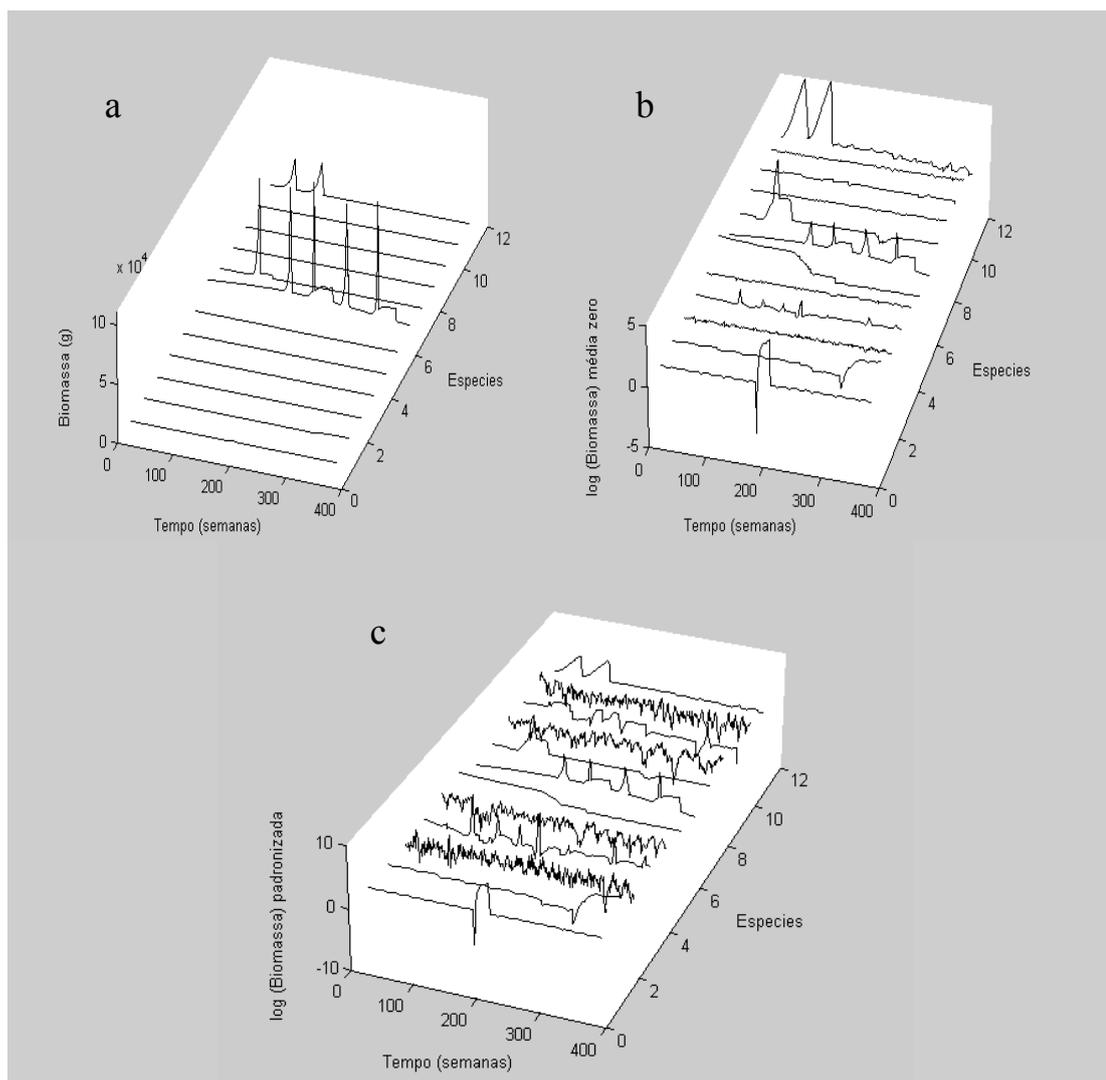


Figura 20. Exemplo da variação da biomassa numa comunidade de 12 espécies durante cerca de sete anos. A comunidade escolhida é uma das que foram utilizadas como residentes para os experimentos de invasões planejadas, só que sem a adição de um invasor. Em “a”, a biomassa é mostrada em escala bruta. As diferenças nas amplitudes de oscilações são tão grandes que a maioria das espécies parece não oscilar, quando comparadas com aquelas que apresentam picos altos de biomassa. Os padrões de oscilação podem ser melhor visualizados nos outros gráficos. Em cima, à direita, em logaritmos, padronizados de forma a igualar todas as médias a zero. Abaixo, além de padronizadas pela média, as seqüências possuem também o mesmo desvio-padrão igual a um.

As assembléias resultantes mostraram-se bastante persistentes. Suas espécies, após terem permanecido nas comunidades por pelo menos 50 anos, passaram por várias outras simulações com 50 anos adicionais (as de invasões planejadas), nas quais a frequência de extinções foi bastante baixa, como será visto mais à frente. Considerando todas as 2520 espécies criadas, o tempo de permanência apresentou uma distribuição altamente assimétrica de frequência (Figura 21), com a maior parte dos casos concentrados em valores baixos de permanência. A mediana da distribuição é de 806.5 semanas, ou 15.5 anos, maior do que a mediana dos valores de longevidade, de 13.6 anos. Isso quer dizer que a maioria das espécies conseguiu produzir pelo menos uma geração de filhotes, que estenderam a permanência de suas espécies para além do tempo em que os propágulos invasores eram capazes de sobreviver.

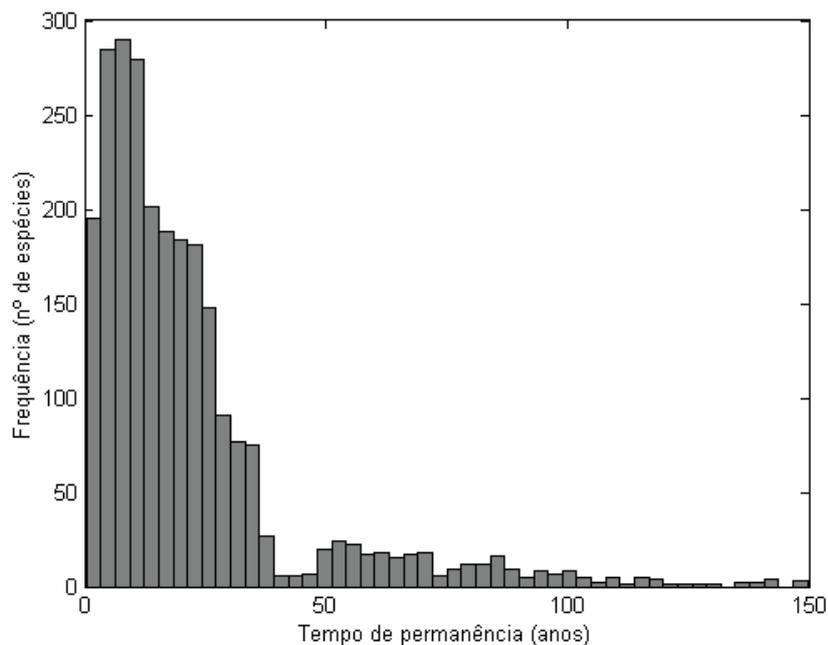


Figura 21. Distribuição de frequências do tempo de permanência para todas as 2520 espécies criadas durante os processos de assembléia. O histograma está dividido em 50 classes.

A Figura 22 mostra a progressão do tempo de permanência médio das espécies em cada comunidade, apenas nos casos com “A” igual a 100. No momento em que uma espécie é introduzida, o seu tempo de permanência é zero. A partir desse ponto, ele acompanha a passagem do tempo, até que a espécie se extinga. O tempo de permanência médio, a que se refere a Figura 22, é a média aritmética dos tempos de permanência das espécies presentes em cada comunidade, em cada momento no tempo

(abscissa). Pode-se notar um padrão crescente ao longo de todo o período. A ocorrência de quedas nas médias significa que espécies bem antigas foram extintas e substituídas por mais novas (como ocorreu, por volta dos anos 90, com a assembléia de menor média final). Mesmo com algumas quedas substanciais, a tendência crescente se sobressai, inclusive na segunda metade do período, na qual as riquezas de espécies tendem a se estabilizar (Figura 19). A Figura 23 mostra o crescimento subsequente, após cessarem as invasões. O rápido aumento nos tempos médios de permanência se deve principalmente à ausência da entrada de espécies com “idade” zero, que anteriormente mantinham as médias em níveis mais baixos. Podemos notar também que a onda de extinções que se seguiu ao fim das invasões (compare com a Figura 19) é composta principalmente por invasores mais recentes. Pode-se tirar tal conclusão porque a inclinação das curvas durante o período de extinções é maior do que aquela no período final, sem extinções e com assembléias de composição fixa. Esta diferença só pode ocorrer por causa da eliminação de espécies com idades menores, o que propiciaria um aumento nas médias maior do que o esperado somente pelo “envelhecimento” das espécies presentes.

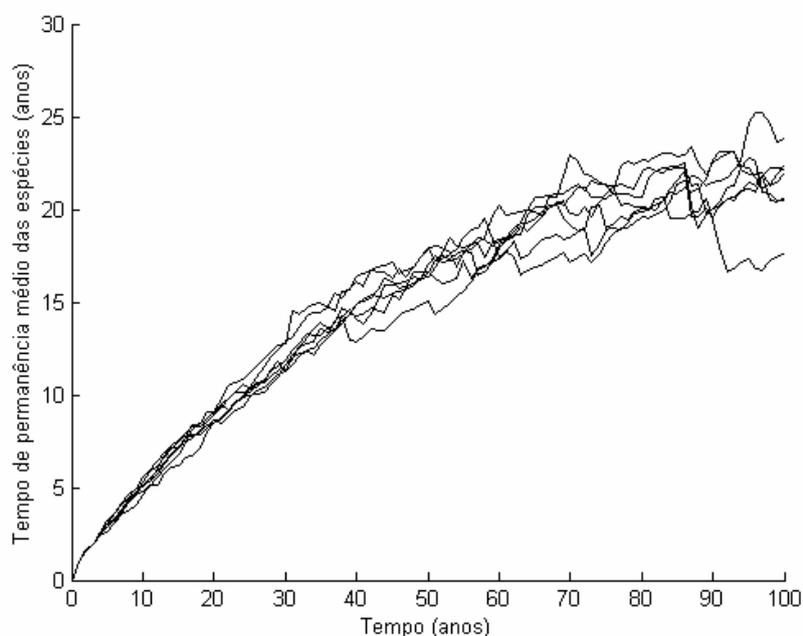


Figura 22. Progressão do tempo de permanência médio das espécies nas comunidades. São mostradas as curvas sobrepostas dos sete processos de assembléia gerados com “A” = 100. Em cada ano (na abscissa), duas espécies novas eram introduzidas em cada uma das assembléias. Cada espécie possui tempo de permanência, ou “idade”, igual a zero no momento em que é introduzida, e progride em idade na medida em que o tempo passa e ela permanece na comunidade. Os valores mostrados na ordenada são as médias destas idades em cada comunidade, em cada momento no tempo.

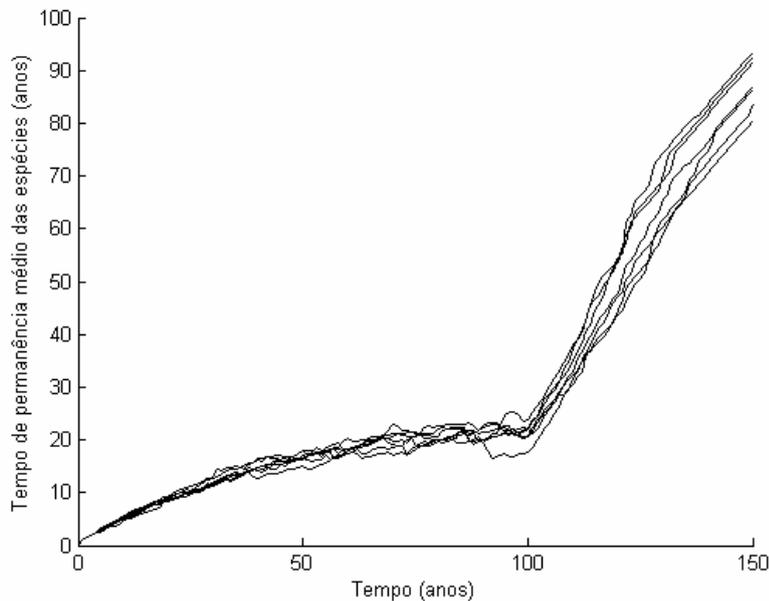


Figura 23. Progressão do tempo de permanência médio das espécies nas comunidades. As curvas até os cem anos são as mesmas mostradas na Figura 22. Diferente dela, é mostrada a progressão nos períodos que se seguem após o fim das invasões.

A permanência, em muitos casos, teve uma relação muito forte com a longevidade, como pode ser visto na Figura 24. Boa parte dos casos se concentra nos arredores das retas em que a permanência iguala ou é o dobro da longevidade. No primeiro caso, encontram-se espécies que se extinguiram logo que os propágulos iniciais terminaram seu ciclo de vida, sem deixar descendentes viáveis. No segundo caso, uma segunda geração conseguiu completar seu ciclo, extinguindo-se logo em seguida. Abaixo da primeira linha, encontram-se espécies que não chegaram a completar sequer o ciclo de vida de um indivíduo. Descontando-se o efeito da duração dos ciclos de vida (cada espécie tem o seu T_{max} característico), a permanência aparenta ter uma relação negativa com a longevidade. Isso provavelmente não é um efeito da longevidade, por si só, mas depende indiretamente do peso máximo (P_{max}), ao qual a longevidade é diretamente relacionada. A Figura 25 ilustra essa relação. Se o tempo for medido em número de gerações, as espécies de menor tamanho saem em vantagem.

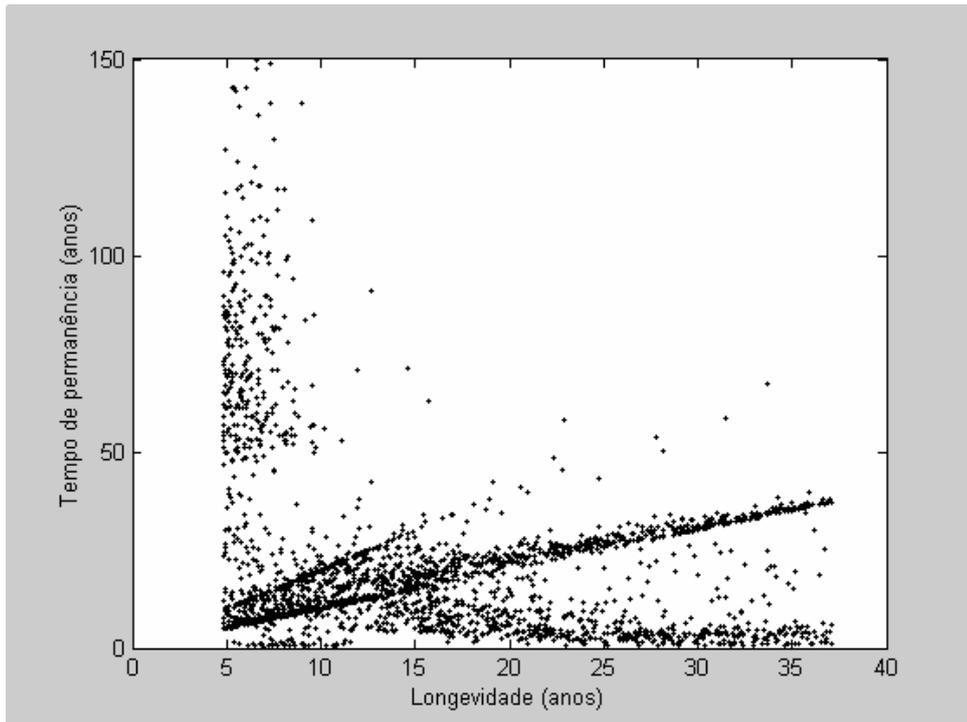


Figura 24. Dados de permanência populacional e longevidade de todas as 2520 espécies. Repare na concentração de pontos ao longo de duas linhas crescentes, que representam as relações em que a permanência é igual a uma ou duas vezes a longevidade (na de baixo e na de cima respectivamente).

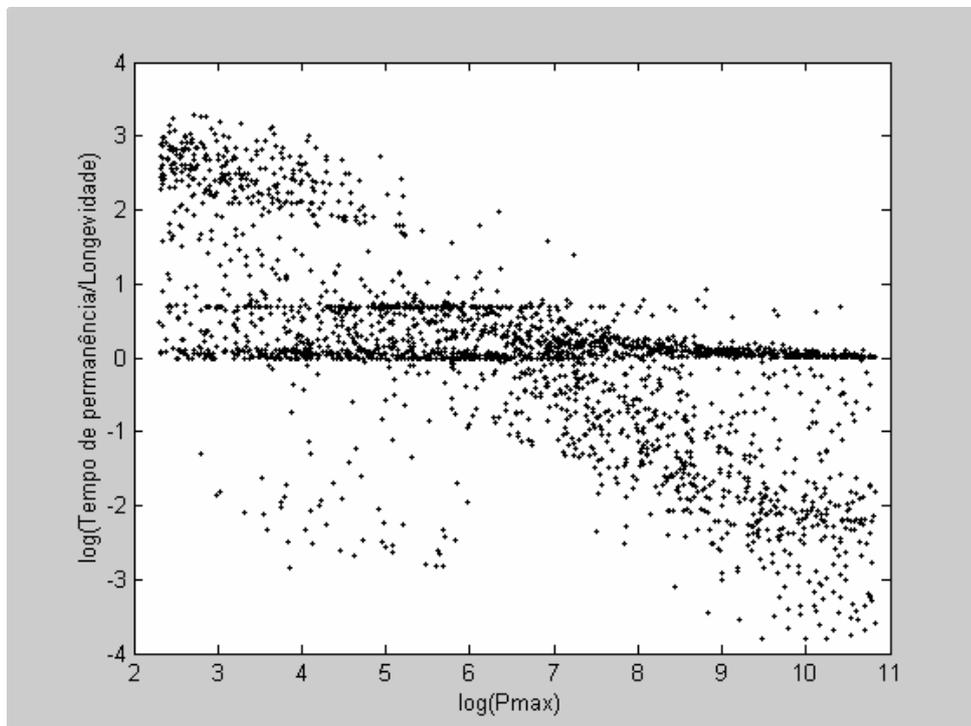


Figura 25. Logaritmo natural dos dados de permanência populacional (medida em número de gerações) versus o logaritmo natural dos valores de P_{max} (peso máximo) para as espécies criadas nas assembléias. concentração de pontos nas duas retas representa os casos em que a extinção ocorreu logo que a espécie ultrapassou uma (reta de baixo) ou duas vezes (reta de cima) o tempo de longevidade característico.

4.2. Invasões planejadas

4.2.1. Permanência do invasor

Em nenhuma das invasões planejadas, os invasores conseguiram persistir por todo o período de 50 anos simulado. Por isso, não foi possível analisar a variável-resposta “estabelecimento do invasor”. A distribuição de frequências do tempo de permanência mostrou-se fortemente bimodal, conforme pode ser observado na Figura 26. O padrão bimodal é um resultado da duração do ciclo de vida do invasor escolhido, da mesma forma como ocorreu com as espécies criadas para as assembléias (imagine as frequências da Figura 26 como concentrações de pontos ao longo de uma secção na Figura 24, transversal ao eixo da longevidade e passando pelo ponto onde a longevidade é de cerca de 23 anos). De fato, a diferença entre os picos da distribuição de frequências da Figura 26, é de cerca de 23 anos, sendo a longevidade do invasor padrão igual a 23.14 anos. Pode-se notar que a maioria dos invasores se extingue em poucos anos de simulação, não chegando a passar dos 5 anos. Muitos outros casos de extinção se concentram em torno dos 25 anos. Esses casos se constituem normalmente de espécies que conseguem produzir, nos primeiros anos, uma descendência viável que passa a constituir uma coorte dominante ao longo dos próximos 23 anos. Após esse tempo, os indivíduos da coorte ultrapassam a longevidade e morrem. Em pouquíssimos casos uma segunda ou terceira geração viável de filhotes é produzida. Esta estrutura de coortes dominantes, embora não examinada em profundidade neste trabalho, foi observada em muitos casos durante as simulações preliminares. Como era esperado, observou-se que ela é bastante dependente do tamanho dos intervalos reprodutivos (IR). Espécies com IR maior, normalmente apresentavam pouca sobreposição de gerações. Tal estrutura populacional não é uma imposição das regras do modelo, mas um resultado da dinâmica de interações. Tal fenômeno certamente merece melhor atenção no futuro.

Em vista da influência da duração do ciclo de vida no padrão de extinções observado, o tempo de permanência dos invasores foi categorizado em dois grupos: i) o de invasores que duraram um tempo menor ou igual ao da longevidade e ii) o de invasores que persistiram por um tempo maior do que a longevidade. A variável categórica resultante foi incluída como medida de permanência no modelo log-linear juntamente com Li , G e A . O resultado é mostrado na Tabela 6.

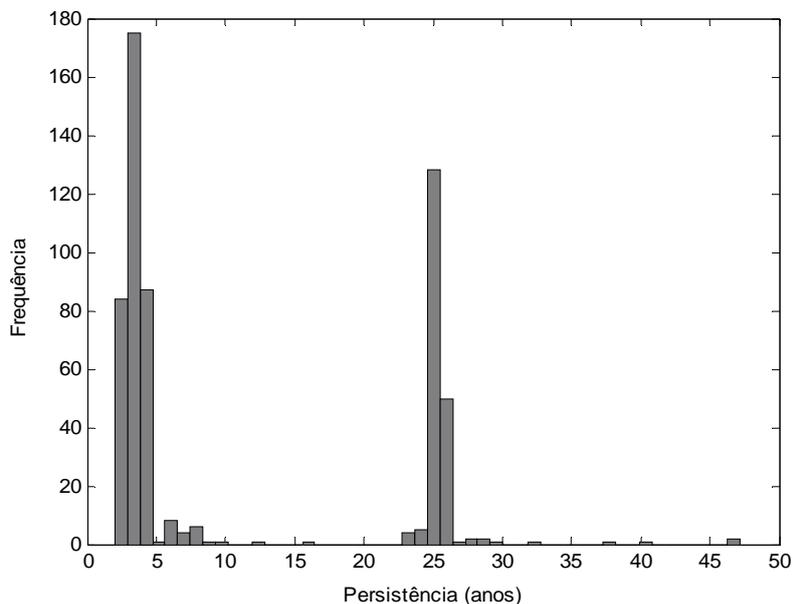


Figura 26. Distribuição de frequências do tempo de permanência dos invasores.

Tabela 6. Resultado da análise do modelo loglinear das variáveis *A*, *Li*, *G* e Permanência, com a finalidade de avaliar o efeito das três primeiras sobre a última. Os termos retirados se referem às interações retiradas do modelo (que tinham a ver com a permanência), uma a uma, para poder se avaliar o seu efeito sobre o ajuste do modelo. O valor de X^2 mede o desvio das frequências observadas com relação aos valores esperados segundo o modelo com a ausência do referido termo. GL é o grau de liberdade associado a cada teste, e *p*, o nível de significância. Sempre que a retirada de um termo não provoca um efeito significativo ($p > 0,05$), o modelo é mantido sem ele, passando para a retirada do próximo termo. A interação tripla *Li*G*Permanência* foi altamente significativa, e por isso foi mantida no modelo para se testar a interação *A*Permanência*. As outras interações duplas *Li*Permanência* e *G*Permanência* não foram testadas separadamente por já estarem embutidas na interação tripla significativa.

Termo retirado	X^2 (Pearson)	GL	<i>p</i>
<i>A*Li*Permanência</i>	11.971	12	0.448
<i>A*G*Permanência</i>	13.88	16	0.608
<i>Li*G*Permanência</i>	260.75	20	< 0.001
<i>A*Permanência</i>	14.222	18	0.714

A análise mostra um único termo significativo: a interação tripla *Li*G*Permanência*. Para entendê-la, vejamos a Tabela 7, com as frequências residuais relacionadas a essas variáveis. Com a generalidade igual a 0.1, os resultados se concentram desproporcionalmente no grupo de mais baixa permanência, não

importando os valores de Li . Com $G = 0.3$, a associação com a permanência passa a ser dependente de Li . Com $Li = 0$, os resultados ainda se concentram em baixa permanência. Aumentando-se o valor de Li , aumenta-se a frequência de casos com maior permanência, invertendo-se a situação. Uma situação parecida ocorre com $G = 0.5$. Pode-se concluir que a permanência tende a ser maior nos casos em que o invasor apresenta maior generalidade e maior coeficiente inferior da janela de predação.

Tabela 7. Frequências residuais (em cinza), que são dadas pela diferença entre as frequências observadas e as frequências esperadas. As frequências esperadas são calculadas sob o pressuposto de que não existe nenhuma interação, sendo proporcionais aos totais marginais das linhas e das colunas. Os resíduos positivos, ressaltados em negrito, indicam onde os dados mais se concentram. Quanto maior for a magnitude dos resíduos, maior é o efeito das interações. Permanência = 0 corresponde ao grupo de casos em que o invasor persistiu um tempo menor ou igual a sua longevidade, e Permanência = 1, os casos em que a permanência ultrapassou a longevidade.

G	Li	Permanência	Permanência
		0	1
0.1	0	21	-21
0.1	0.05	19	-19
0.1	0.1	19	-19
0.3	0	18	-18
0.3	0.05	-27	27
0.3	0.1	-41	41
0.5	0	22	-22
0.5	0.05	10	-10
0.5	0.1	-41	41

4.2.2. Extinções de nativos

A frequência de extinções de espécies residentes (“nativas”) foi consideravelmente baixa (Figura 27). De um total de 567 simulações, em 73.2% nenhuma espécie residente foi extinta. Podemos fazer uma avaliação mais adequada da viabilidade das espécies residentes se considerarmos que cada espécie, em uma dada comunidade, foi testada por 27 simulações de cinquenta anos cada. O número somado de espécies é 215, configurando um total de $27 \times 215 = 5805$ vezes em que as espécies foram colocadas em teste. Deste total, apenas em $1 \times 108 + 2 \times 36 + 3 \times 8 = 204$ ocorreu falha,

ou extinção. Ou seja, em 96.5% dos casos as espécies conseguiram persistir por todo o período simulado.

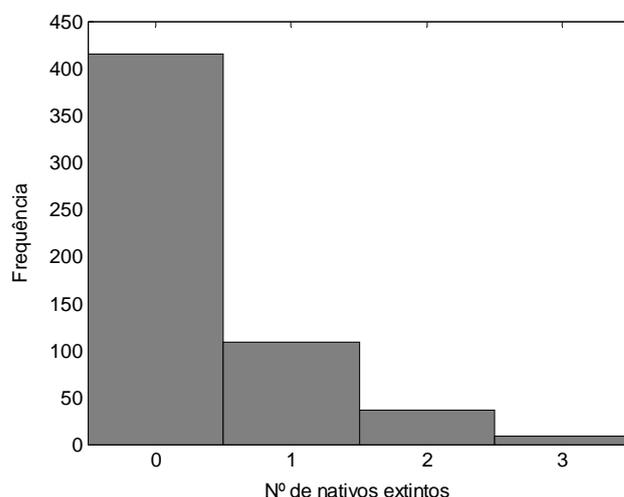


Figura 27. Distribuição de frequências do número de espécies nativas extintas em cada simulação de invasão.

Dado o pequeno número de extinções, esta variável foi categorizada em dois grupos, um deles contendo as simulações com nenhuma extinção (Extinções = 0) e o outro com as simulações em que ocorreu extinção, em qualquer quantidade (Extinções = 1). O resultado da análise do modelo log-linear encontra-se na Tabela 8. Apenas a interação A*Extinções foi significativa, o que quer dizer que apenas a variável A exerceu influência detectável sobre a ocorrência de extinções de espécies residentes.

Tabela 8. Resultado da análise do modelo loglinear das variáveis A, Li, G e Extinções de nativos, com a finalidade de avaliar o efeito das três primeiras sobre a última.

Termo retirado	X² (Pearson)	GL	p
A*Li*Extinções	5.672	12	0.932
A*G* Extinções	9.312	16	0.900
Li*G* Extinções	10.942	20	0.948
A* Extinções	58.389	22	<0.001
Li*Extinções	11.691	22	0.963
G* Extinções	12.358	24	0.976

Tabela 9. Frequências residuais (em cinza), das variáveis A e Extinções (=0, nos casos em que ocorreu nenhuma extinção; = 1, nos casos em que ocorreu pelo menos uma extinção).

A	Extinções 0	Extinções 1
20	35.67	-35.67
60	-22.33	22.33
100	-13.33	13.33

Pela Tabela 9, com as frequências residuais, percebe-se que a ocorrência de extinções no caso de $A = 20$ é bem menor que nos casos em que $A = 60$ ou $A = 100$. Entretanto, isso pode ser simplesmente um efeito do maior número de espécies em comunidades com A igual a 60 e 100. Não implica necessariamente que nestas exista um fator intrínseco que aumente as chances de extinção. Por exemplo, seja “ p ” a chance de uma espécie genérica se extinguir num período de 50 anos. Considere que o valor de p é o mesmo para todas as espécies, não importando em que comunidade ela se encontra. Se p for igual a 0.2, a chance de que pelo menos uma extinção ocorra numa comunidade de duas espécies é:

$$P(EXT > 0) = 1 - P(EXT = 0) = 1 - \left[\binom{2}{0} \cdot 0.2^2 \right] = 0.96 \quad (31)$$

onde EXT é a variável número de extinções de nativos, com distribuição de probabilidade binomial positiva, de parâmetros “ n ”, igual ao número total de espécies na comunidade e “ p ”, como referido anteriormente. Já no caso de uma comunidade com 10 espécies, a chance de que ocorra pelo menos uma extinção se torna:

$$P(EXT > 0) = 1 - \left[\binom{5}{0} \cdot 0.2^5 \right] = 0.9997 \quad (32)$$

Embora a diferença não seja muito grande, ela existe, mesmo que as espécies em ambas as comunidades tenham a mesma chance de se extinguir ($p=0.2$). Tal probabilidade é uma medida mais apropriada para avaliar a chance de extinções de nativos em diferentes comunidades. Uma estimativa dos valores de p para cada

simulação é dada pela proporção de espécies extintas com relação ao número total de espécies na comunidade. Pela lei dos grandes números, uma grande quantidade de réplicas asseguraria que o valor médio destas proporções igualasse ou se aproximasse do valor real de p . Portanto, a proporção do número de espécies extintas em cada comunidade foi usada como variável-resposta na análise do padrão de extinções de nativos, tendo como fator explanatório a variável A . A Figura 28 mostra um *box-plot* das proporções de extinções em cada nível da variável explanatória.

Embora as comunidades com A igual a 20 apresentem um valor máximo maior da variável-resposta, existe uma concentração maior de valores maiores que zero nos casos com A igual a 60 e 100, o que faz com que a média destes, principalmente a de 60, seja maior (média das proporções são 0.023; 0.041 e 0.028 para A igual a 20, 60 e 100 respectivamente).

Os valores calculados das proporções apresentaram enormes desvios de normalidade e heterogeneidade de variância entre os grupos analisados. Assim, uma análise de variância apresentaria resultados suspeitos. Uma análise não paramétrica de Kruskal-Wallis chegou a ser feita, apresentando resultado altamente significativo. Entretanto, nesse caso, tal análise é ainda menos confiável, pois a repetição de proporções iguais a zero foi muito grande, o que torna o teste de Kruskal-Wallis inapropriado. Além disso, é de se esperar que, em comunidades com menos espécies, a quantidade de zeros seja desproporcionalmente maior. Este vício tende a aumentar quanto menor for a média das proporções de extinções. Imagine uma comunidade de duas espécies, com p de apenas 1%. Nesse caso, as proporções de extinções observadas podem ser somente 0%(nenhuma espécie extinta), 50% (uma espécie extinta) ou 100%(duas espécies extintas). Estes dois últimos valores são comparativamente altos, devendo aparecer numa frequência muito baixa para que, em média, o valor das proporções se aproxime de 1%. Ou seja, a quantidade de zeros deve ser bem grande, maior do que a esperada em comunidades mais ricas.

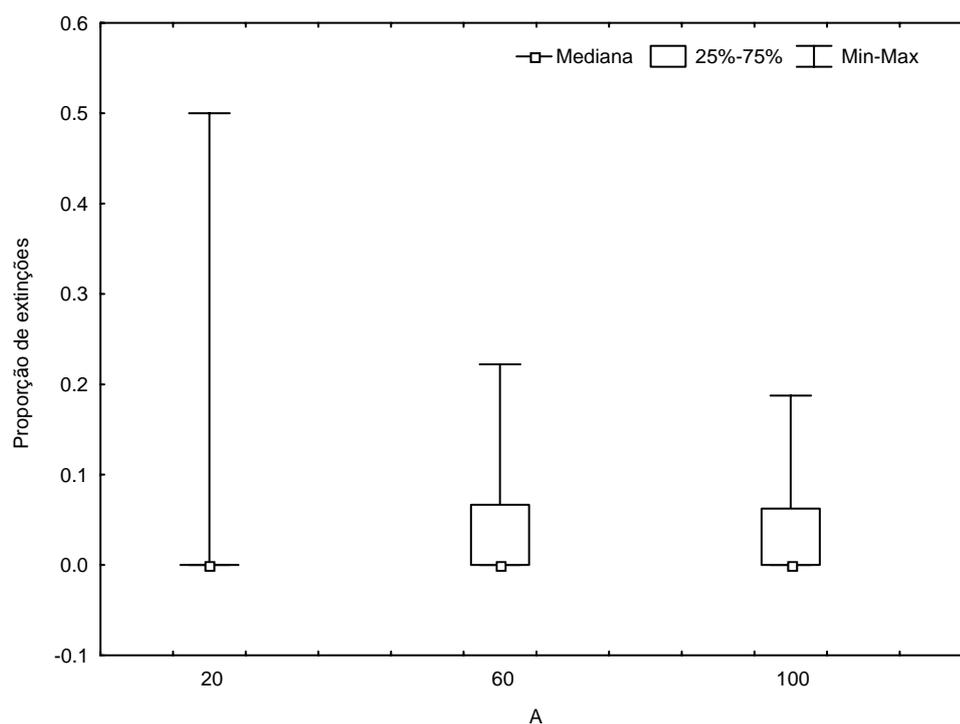


Figura 28. Box-plot dos valores de proporção de extinções em cada grupo da variável A (20, 60 e 100).

Para resolver esse problema, e tentar eliminar o vício nas proporções de zeros em diferentes comunidades, foi elaborada uma análise de Monte Carlo (MANLY, 1997). Ela consiste num método estatístico computacionalmente intensivo, que gera uma grande quantidade de réplicas aleatórias de dados com a mesma estrutura dos originais, mas seguindo o pressuposto de que não existe nenhum efeito dos tratamentos analisados. Em cada réplica, é calculado um índice, ou estatística do teste, que mede o efeito de interesse. O índice calculado dos dados originais (estatística observada) é então comparado com a distribuição dos índices gerados pelo processo aleatório de Monte Carlo. O nível de significância do teste é estimado pela proporção de valores nesta distribuição tão ou mais extremos que a estatística observada.

No modelo de Monte Carlo elaborado, o pressuposto da não existência de um efeito de A sobre a proporção de extinções é atendido utilizando-se o mesmo valor de p para todas as comunidades simuladas. A partir daí, o número simulado de extinções em cada uma foi gerado segundo uma distribuição binomial com parâmetro p comum a todas, e n igual à riqueza de espécies naquela comunidade. Idênticos aos dados originais são apenas os valores de A (tratamento) e de riqueza. O valor comum de p foi escolhido

de forma a preservar a média do número somado de extinções. Nos dados originais, a soma dá 204 extinções. Nos dados criados, a soma esperada do número e extinções (sEXT) é dada por:

$$E(sEXT) = \sum_{i=1}^{567} p \cdot S_i \quad (33)$$

onde 567 é o número total de simulações nos dados originais e S_i , a riqueza de espécies da comunidade na simulação “i”. Sendo sEXT = 204 nos dados originais, segue-se desta expressão que:

$$204 = \sum_{i=1}^{567} p \cdot S_i = p \cdot \sum_{i=1}^{567} S_i \quad \text{logo,}$$

$$p = \frac{204}{\sum_{i=1}^{567} S_i} = \frac{204}{5805} = 0.0351 \quad (34)$$

Ao todo, foram gerados 19999 conjuntos de dados segundo o modelo de Monte Carlo, utilizando-se p igual a 0.0351. Como esperado, a média das somas de extinções nos dados simulados foi próxima da observada: 204.138. Em cada conjunto de dados, foram calculadas as proporções de “extinções” e utilizado, como estatística do teste, o valor de F resultante da análise de variância. O valor de F dá uma medida relativa da variabilidade devida aos tratamentos com respeito àquela não explicada por estes. Quanto maior for o efeito, maior será o valor de F. Ao final das simulações, o valor observado de F foi incluído na distribuição gerada por Monte Carlo (ele é considerado, segundo a hipótese nula de nenhum efeito, como sendo parte da distribuição aleatória modelada). A Figura 29 mostra a distribuição de frequência dos valores simulados de F e a posição do valor observado.

O valor observado foi 4.323 e a média dos valores simulados, 1.037. A proporção de Fs maiores ou iguais ao observado (nível de significância) foi de apenas 0.028. Conclui-se, com isso, que existe um efeito significativo dos tratamentos (variável A) sobre a proporção de extinções de espécies nativas. Vale ressaltar que este resultado não é mais um efeito do vício gerado por diferentes riquezas sobre as proporções de extinção, uma vez que os dados simulados por Monte Carlo sofrem do mesmo tipo de vício. A análise de Monte Carlo tem por objetivo produzir dados aleatórios que se diferenciam dos originais apenas por estarem completamente livres do efeito a ser

testado. No caso da presente análise, o efeito de A foi eliminado ao se designar um mesmo valor de p para todos os conjuntos de espécies.

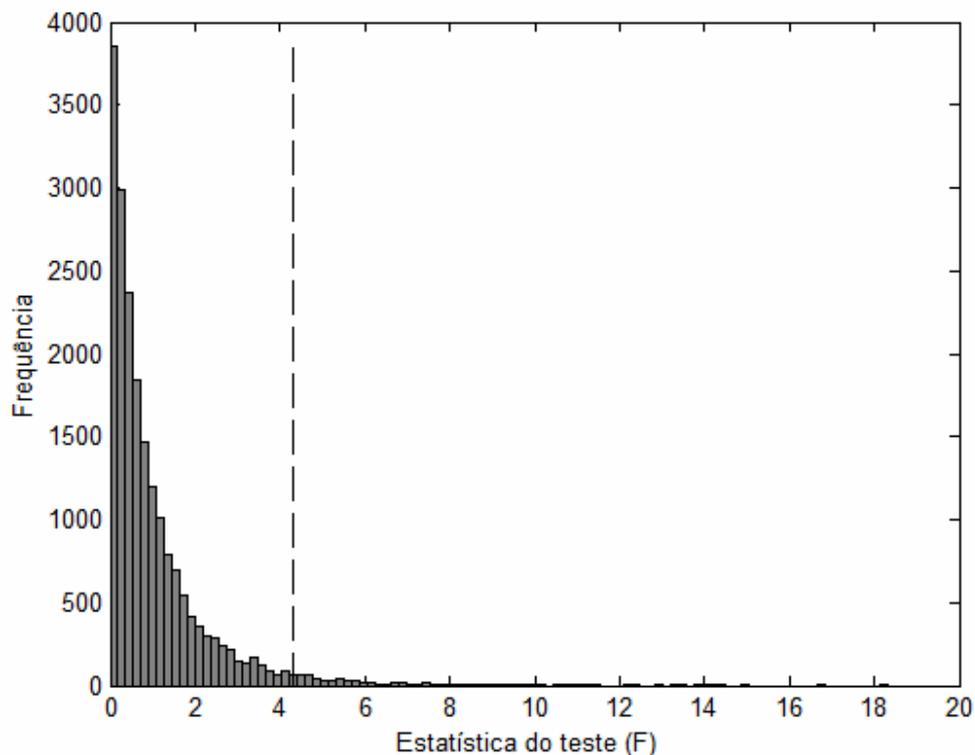


Figura 29. Distribuição de frequências dos valores de F resultantes dos dados simulados conforme o modelo de Monte Carlo. A linha tracejada indica a posição do F observado (dos dados originais).

Posteriormente a mesma análise foi aplicada para testar a diferença entre $A=20$ e $A=100$ e também entre $A=100$ e $A=60$. A primeira diferença não foi significativa (nível de significância = 0.4687). A segunda, entretanto, foi significativa (nível de significância = 0.0113). Portanto, podemos afirmar que a chance de extinção é significativamente maior para as espécies nas comunidades com $A=60$, comparativamente àquelas com $A=20$ e $A=100$, que não apresentam diferença entre si.

Como curiosidade, o desempenho da análise de Kruskal-Wallis para os dados de extinção foi avaliado durante as simulações de Monte Carlo. A análise foi feita com cada conjunto de dados simulados. Ao final, 99.96% dos seus resultados foram significativos, mesmo com dados gerados ao acaso com um mesmo valor de p (o valor esperado de resultados significativos era 5%, igual ao valor crítico adotado).

4.2.3. Distância euclidiana (grau de perturbação da comunidade)

Os dados de distância euclidiana foram transformados em logaritmos para homogeneizar as variâncias entre as combinações de tratamentos. Os dados para algumas destas combinações se desviaram significativamente da normalidade, conforme constatado por testes de Lilliefors. Entretanto, a análise de variância é bastante robusta contra desvios de normalidade, principalmente em experimentos balanceados, como é o caso. Mais importante é a homogeneidade de variâncias, que foi confirmada pelo teste de Levene ($p > 0.14$). A Tabela 10 mostra os resultados da análise de variância.

Tabela 10. Resultados da análise de variância. A variável-resposta é o logaritmo natural da distância euclidiana entre as comunidades pré e pós invasão. SQ é a soma dos quadrados dos desvios; GL, os graus de liberdade; QM, o quadrado médio, ou as variâncias propriamente ditas; F, a razão entre a variância dos termos testados e a variância do resíduo; p, o nível de significância.

Efeito	SQ	GL	QM	F	p
Intercepto	488.818	1	488.818	182.497	<0.001
A	71.532	2	35.766	13.353	<0.001
Li	2.047	2	1.023	0.382	0.683
G	5.825	2	2.912	1.087	0.338
A*Li	3.618	4	0.905	0.338	0.853
A*G	1.826	4	0.457	0.170	0.953
Li*G	2.223	4	0.556	0.207	0.934
A*Li*G	6.177	8	0.772	0.288	0.970
Riqueza	233.962	1	233.962	87.348	<0.001
Resíduo	1443.714	539	2.679		

Como esperado, a riqueza apresentou efeito significativo. A variável A foi o único fator categórico que também apresentou efeito, mostrado na Figura 30. Há uma relação negativa entre a distância euclidiana (DistB) e o valor de A. Tal padrão só se tornou aparente por causa da inclusão da riqueza como cofator no modelo. Do contrário, a relação seria positiva, uma vez que a distância euclidiana cresce com a adição de dimensões (espécies). Ou seja, existe um decréscimo na distância euclidiana com o valor de A, descontando-se o efeito da riqueza de espécies. Por meio de contrastes ortogonais, verificou-se que a média de A=20 é significativamente maior do que as médias de A=60 e A=100 ($F=6813.18$; $p < 0.001$), e estas formam um grupo sem diferenças significativas.

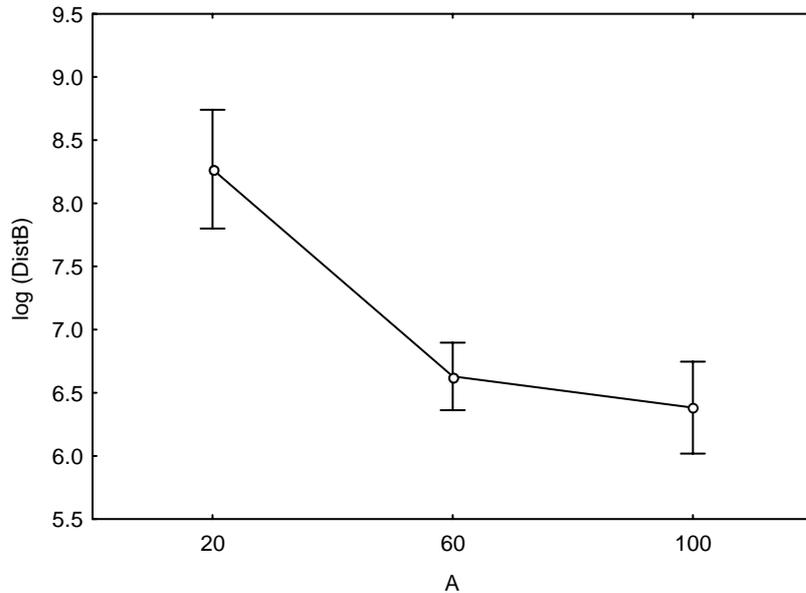


Figura 30. Médias ajustadas do logaritmo natural da distância euclidiana, $\log(\text{DistB})$, com relação ao número de eventos de assembléia (A) usados para criar as comunidades, descontado o efeito da covariável riqueza. As médias mostradas (círculos ligados pelas linhas oblíquas) são aquelas estimadas pelo método dos mínimos quadrados no modelo da ANOVA.

5. Discussão

5.1. O processo de assembléia

5.1.1. Acúmulo de invasões e persistência das comunidades

O padrão de acúmulo de espécies, observado na Figura 19, é similar àquele resultante dos modelos de assembléia em POST & PIMM (1983). Um período de rápido aumento na riqueza é seguido por uma relativa estabilização, em que nenhuma tendência é observada. Nessa última fase, a adição de imigrantes é contrabalanceada, em média, pela perda de espécies, o que mantém a relativa constância da riqueza a longo prazo. Apesar dessas semelhanças, algumas peculiaridades do presente modelo precisam ser levadas em conta. Primeiro, ele não é baseado em estados de equilíbrio, diferente dos modelos clássicos de assembléias. Nestes, as invasões ocorriam sobre comunidades em equilíbrio, que permaneceriam constantes na ausência de qualquer perturbação. Após cada invasão, era determinado um novo estado de equilíbrio (a comunidade resultante). Dessa forma, era possível afirmar com certeza que os efeitos sobre a comunidade receptora eram devidos à invasão precedente. Ou seja, existia uma associação clara entre causa e efeito. Tal conveniência não é possível num MBI como o

utilizado neste trabalho. Nele, não se pode tirar conclusões incisivas como em POST & PIMM (1983), DRAKE (1990b, 1991) e CASE (1990).

Em segundo lugar, as invasões ocorreram em intervalos de apenas um ano, com duas espécies por vez. Isso dificulta ainda mais a investigação dos mecanismos por trás das extinções e da resistência às invasões. Uma das conclusões mais importantes em POST & PIMM (1983) é a de que a chance de invasões bem sucedidas diminui ao longo do processo de assembléia. Ou seja, comunidades mais “maduras” tendem a ser mais persistentes. Os autores usaram como medida de persistência o número de tentativas até a ocorrência de uma invasão bem sucedida. Neste caso, o tempo que se leva para um invasor se integrar à comunidade tem um significado apenas implícito, representando todo o intervalo necessário para que a comunidade atinja um novo estado de equilíbrio (embora não seja preciso simular este intervalo para determinar tal estado). No caso do presente modelo, não existe um critério inequívoco para se definir uma invasão como bem sucedida. A grande maioria das espécies introduzidas apresentou permanência maior do que um ano, intervalo adotado entre as invasões. Assim, não faria o mínimo sentido dizer que uma invasão foi bem sucedida quando uma ou outra espécie consegue persistir por todo este intervalo, que é muito curto quando comparado à duração de qualquer ciclo de vida. Definir um intervalo maior de tempo, de dez anos por exemplo, como critério para determinar invasões bem sucedidas também não resolveria o problema: ao longo deste intervalo uma série de outras espécies já teriam invadido o sistema, e assim não seria possível relacionar inequivocadamente o sucesso da invasão com o estado da comunidade receptora no momento em que aquela ocorreu. Uma espécie poderia ter se mantido na comunidade simplesmente por causa da ajuda de um ou mais invasores posteriores.

A aparente estabilização da riqueza de espécies, mostrada na Figura 19, página 82, não representa evidência de que as comunidades se tornam mais persistentes com o passar dos anos e com o acúmulo de introduções. Níveis estáveis de riqueza podem ser mantidos por substituições constantes de espécies. Com taxas tão altas de introduções (duas por ano), é claro que tais substituições devam ocorrer. Até o momento em que as invasões cessam, uma grande parcela da riqueza nas assembléias modeladas é mantida pelas constantes imigrações. Isso é típico de uma dinâmica *source-sink* (DIAS, 1996), na qual a riqueza de determinados ambientes, pouco produtivos, (sumidouros, ou *sinks*)

é mantida em níveis mais altos do que o esperado graças à entrada de imigrantes vindos de imediações mais propícias (áreas-fonte, ou *sources*). No caso do presente modelo, a fonte seria o gerador aleatório de espécies. Tal dinâmica pode ser inferida diretamente pela Figura 19: um decréscimo proeminente na riqueza de espécies ocorre logo que as introduções cessam, resultando, ao final de cinquenta anos, em assembléias com menos da metade daquela riqueza no início do período.

A questão crucial é se existe uma parcela crescente de espécies que, ao longo dos anos, torna-se permanente na comunidade, ou se as substituições podem ocorrer indiscriminadamente com qualquer espécie, independente da duração do processo de assembléia. No primeiro caso, que reforçaria a hipótese de que assembléias mais maduras são mais persistentes, as substituições passariam a ocorrer apenas entre aquelas espécies mais recentes, incapazes de se manter numa comunidade já bem estruturada. Nesta situação, o tempo de permanência das espécies permanentes deverá aumentar com o tempo, o que não ocorrerá com o grupo de espécies marginalizadas: estas serão constantemente substituídas por novas invasoras, com “idade” zero. Portanto, uma das formas de averiguar se a comunidade adquire persistência ao longo do processo de assembléia consiste em medir o tempo de permanência médio de suas espécies. É esperado que ele aumente na medida em que uma fração crescente de espécies passe a se tornar permanente. Tal predição é indicada pelas Figuras 22 e 23, nos Resultados.

Se as substituições ocorressem indiscriminadamente, ou seja, se as espécies mais velhas e as mais novas tivessem as mesmas chances de se extinguir, as curvas dos tempos de permanência deveriam se estabilizar rapidamente, principalmente após a estabilização das riquezas. O padrão apresentado na Figura 22 é um indício de que, com o acúmulo de invasões e com o passar do tempo, as assembléias apresentam espécies cada vez mais persistentes. O indício não chega a ser muito forte, uma vez que as curvas apresentam uma leve concavidade para baixo, o que sugere uma tendência à estabilização das médias a longo prazo. Uma verificação mais contundente só poderia ser feita se o período de invasões fosse prolongado para além de cem anos. Ainda assim, como mostrado na Figura 23, as inclinações das curvas no período pós-invasões nos dão uma boa sugestão de que, ao final dos processos de assembléia, as espécies que se extinguem são justamente aquelas recém introduzidas, e que as comunidades já são dominadas por um grupo de espécies mais antigas e permanentes.

Os motivos pelos quais uma comunidade mais madura tende a ser mais persistente são vários. No que diz respeito aos invasores, um número maior de tentativas de introduções aumenta as chances de que espécies com características adequadas de fisiologia e história de vida alcancem a comunidade. Embora no presente modelo seja assumido que as espécies já apresentem adaptações fisiológicas ao ambiente invadido, é possível que algumas combinações de parâmetros as tornem muito susceptíveis às variações nos níveis de recursos e à estocasticidade do meio. Por exemplo, propágulos de espécies com reprodução muito tardia podem se extinguir sem que sequer uma segunda geração tenha sido produzida. Altos níveis de canibalismo podem também prejudicar determinadas espécies, já que os filhotes se iniciam na mesma unidade espacial dos progenitores. Se estes forem preferencialmente piscívoros, altamente canibais, e apresentarem baixa mobilidade (baixo *IF*), existem boas chances de que os filhotes sejam sempre dizimados.

Uma outra forma de explicar o aumento na persistência tem a ver com o ajuste entre as espécies. Sob esse ponto de vista, a avaliação do quão adequados são os parâmetros de um potencial invasor deve ser colocada no contexto da comunidade. Podemos imaginar dois padrões de acúmulo de espécies ao longo de introduções sucessivas: i) os nichos tróficos vão se sobrepondo, um a um, de tal forma que as comunidades mais maduras se constituem de teias tróficas com mais conexões (maior número de ligações tróficas por espécie); e ii) nichos tróficos com muita sobreposição se repelem, e o processo de assembléia, mediado pela competição, se encarrega de selecionar espécies com nichos cada vez mais estreitos. Em ambos os casos, é esperada uma crescente persistência, o que implica em invasibilidade decrescente.

Comunidades com maior riqueza e conectância tendem a oferecer maior persistência frente a invasores (ROBINSON & VALENTINE, 1979; PIMM, 1991). Nelas, um potencial invasor terá que compartilhar seus recursos alimentares com um grande número de outros consumidores. Neste sentido, é grande a chance de que a competição o elimine do sistema. Além de compartilhar recursos, é provável também que compartilhe um número maior de predadores. Nesse caso, é maior a chance de que a *competição aparente* (*sensu* HOLT, 1977) provoque a eliminação da espécie introduzida. A competição aparente foi assim denominada por produzir efeitos semelhantes aos da competição por exploração. Ela ocorre quando duas ou mais

espécies compartilham um (ou mais) inimigo natural em comum. Uma presa mais produtiva é capaz de manter a população dos predadores em níveis mais altos do que uma presa alternativa, menos produtiva, seria capaz de suportar. Dessa forma, a última acaba sendo eliminada indiretamente pela presença da primeira. A competição aparente pode ser pensada como um componente simétrico à competição por exploração, mudando-se apenas a posição trófica dos elementos compartilhados pelas espécies em questão (HOLT, 1984; HOLT *et al.*, 1994). Ela tem o potencial de produzir padrões de distribuição espacial, uso de habitat e diferenciação fenotípica semelhantes àqueles resultantes da competição por exploração (HOLT, 1984).

No segundo caso, em que comunidades mais maduras tendem a apresentar espécies cada vez mais compactadas no espaço de nicho, a competição é o maior componente de resistência a novas invasões. Tal possibilidade estaria de acordo com algumas das teorias mais clássicas sobre a evolução de comunidades por meio da competição (HUTCHINSON, 1957, 1959; HUTCHINSON, 1959; MACARTHUR 1969, 1970; VANDERMEER, 1972). Enquanto os trabalhos citados tratam de mudanças nos fenótipos das espécies, por meio de seleção natural, o presente trabalho incorpora a seleção apenas no processo de inclusão das espécies nas assembléias. No modelo aqui formulado, a janela de predação é que determina, em última instância, o grau de compartilhamento de recursos entre os consumidores. Como apontado na descrição do modelo, espécies com menor largura relativa da janela de predação (G), são beneficiadas quando na disputa por algum recurso (assume-se que a especialização vem acompanhada de maior eficiência). Dessa forma, uma comunidade com nichos tróficos altamente compactados deve possuir espécies altamente competitivas, o que diminui as chances de invasões posteriores.

As duas alternativas exploradas nos três últimos parágrafos não são necessariamente excludentes. A partição de nicho é defendida por alguns como condição essencial para a coexistência estável de espécies (CHESSON, 1991). Por outro lado, o nicho não se limita às características tróficas das espécies, podendo incluir uma série de atributos fisiológicos e de história de vida que influenciam na forma como as espécies respondem e se aproveitam das variações no ambiente (LEVINS, 1979; CHESSON & HUNTLY, 1997; CHESSON, 2000a, 2000b). Diferenças nas épocas e modos de reprodução podem contribuir para a coexistência, mesmo daquelas espécies que se sobrepõem muito no

nicho alimentar, ou até mesmo espécies com dietas idênticas (MCCANN, 1998). Além disso, teias tróficas complexas, com alta conectância e com alto grau de onivoria têm sido ultimamente observadas na natureza (WOODWARD & HILDREW, 2001), contrariando algumas das predições dos modelos mais clássicos (MAY, 1973b; PIMM & LAWTON, 1977, 1978). Assim, o ajuste das espécies numa comunidade deve resultar de um arranjo complexo entre características tróficas e de história de vida. Dessa forma, a partição de nicho *trófico* não parece ser uma condição necessária para a construção de comunidades bem ajustadas e persistentes, o que não significa também que a partição não deva ocorrer. É possível que o aumento na riqueza, observado em comunidades mais maduras, permita um aumento simultâneo no número médio de ligações tróficas e no estreitamento dos nichos tróficos. Tal possibilidade pode ser verificada por meio do presente modelo: através das posições e larguras das janelas de predação pode-se verificar se o grau de especialização e/ou o grau de sobreposição das janelas nas comunidades mais maduras é maior do que o esperado pelo acaso, comparando-se com grupos de espécies selecionados aleatoriamente. Isto é algo que certamente merece uma investigação futura.

5.1.2. Viabilidade das espécies modeladas

O tempo de permanência das espécies apresentou forte relação com a duração do ciclo de vida dos indivíduos (Figura 24). Na maioria dos casos, as espécies se extinguiram pouco depois de ultrapassar o tempo equivalente a sua longevidade. Um outro grupo, menos freqüente, se extinguiu logo após ultrapassar o dobro desse valor. A repetição deste padrão sugere que a maioria das espécies desenvolveu, durante o curso de sua existência, coortes bem definidas. Seria muito improvável que um número grande de populações, com indivíduos das mais variadas idades, se extinguisse num tempo coincidente com seu ciclo de vida. A competição e o canibalismo podem ser responsáveis por ciclos de coortes bem definidas (CLAESSEN *et al.*, 2000; CLAESSEN *et al.*, 2002).

Durante o processo de assembléia, as espécies eram introduzidas nas comunidades a partir de um número pequeno de propágulos, com condição ideal e em início de vida adulta. Muito provavelmente, a primeira geração de filhotes por eles produzidos dominava as subseqüentes, por possuir vantagem competitiva (maiores valores de *IF*). Além disso, os filhotes produzidos por esta geração poderiam ter sido canibalizados. O

canibalismo é facilitado pelo fato dos filhotes serem desovados na mesma unidade espacial dos pais, o que promove um efeito de autocorrelação espacial entre eles. O fato de ocorrer uma outra concentração de extinções num tempo igual ao dobro da longevidade das espécies, reflete o efeito negativo que coortes mais velhas tem sobre as mais novas: a segunda geração de tais espécies constitui-se de filhotes produzidos ao fim do ciclo de vida da primeira coorte, e que certamente se beneficiaram da subsequente morte de seus progenitores para conseguir completar seu ciclo de vida (após o qual nenhuma outra geração foi produzida com sucesso). Os mecanismos propostos são apenas especulativos, uma vez que dados detalhados de estrutura populacional não foram armazenados durante as simulações. Existem ainda complicadores, relacionados à complexidade da estrutura trófica construída: i) a competição é difusa (DIAMOND, 1975), não ocorrendo apenas entre coortes de uma mesma espécie; e ii) devido à abertura de algumas das janelas de predação, determinados predadores podem agir também como competidores, o que caracteriza uma situação de predação intra-guilda (POLIS & HOLT, 1992), que dificulta separar os efeitos dos dois tipos de interação ecológica.

Descontando-se o efeito da longevidade, o tempo de permanência das espécies demonstrou uma relação negativa com o peso máximo (P_{max}). Espécies menores tenderam a persistir por um número maior de gerações (Figura 25). Três fatores complementares podem ter sido responsáveis por esse padrão: i) espécies menores se reproduzem mais cedo, apresentando ciclos mais rápidos e populações mais resilientes (PIMM, 1991); ii) elas têm maior chance de alcançarem a vida adulta ainda num tamanho em que sua janela de predação se sobrepõe aos recursos de menor tamanho, que em conjunto apresentam maior capacidade suporte e produtividade; iii) apresentam maiores taxas de crescimento no início da vida, quando comparadas a espécies com P_{max} alto. Tais vantagens são contrapostas por determinadas desvantagens: indivíduos de espécies maiores, quando adultos, normalmente têm vantagens na competição (caso ela ocorra), são menos predados e apresentam, em média, maior fecundidade (possuem maiores reservas de peso reversível). Uma vez que as espécies menores acabaram se dando melhor, é esperado que pelo menos uma das vantagens citadas tenha predominado sobre as desvantagens acima.

A primeira das vantagens permite que as populações se recuperem mais rapidamente após períodos de escassez de recursos. Desta forma, elas se mantêm por menos tempo em baixas densidades, tornam-se menos vulneráveis à extinção estocástica. A segunda vantagem vale-se da forma como foram distribuídos os atributos dos recursos basais. Os valores médios e as amplitudes dos tamanhos particulados dos recursos estão numa escala exponencial (Figura 18 e Tabela 5). Dessa forma, existe um maior número de recursos basais, com maiores produtividades, na parte inferior da escala de tamanhos. Como consequência, existe uma biomassa maior disponível para indivíduos cuja janela de predação se sobrepõe a esta parte. Além disso, de acordo com a terceira vantagem, espera-se que indivíduos com menor P_{max} levem vantagem pelo menos nos períodos iniciais de vida: eles crescem mais rapidamente, possuindo maiores valores de IF quando comparados a outros de mesma idade. O crescimento mais rápido no início é uma consequência da regra de *tradeoff* adotado entre taxa de crescimento e tamanho máximo. É claro que tais vantagens são dependentes da forma como os tamanhos dos recursos foram distribuídos e da referida regra de *tradeoff*. Seria interessante verificar, posteriormente, o quão sensível é a relação entre P_{max} e permanência à escolha dos atributos dos recursos e da forma como o crescimento se relaciona ao peso máximo.

5.2. Invasões planejadas

5.2.1. Permanência do invasor

O tempo de permanência do invasor, nos experimentos planejados de invasão, foi dependente apenas de características intrínsecas da espécie introduzida. No geral, invasores com maior generalidade e janelas de predação mais elevadas (com maiores inclinações) obtiveram melhor performance populacional. A relação com a generalidade é uma evidência de que a disponibilidade de recursos foi um fator mais importante para a permanência do que a eficiência de predação (E), calculada como o inverso da generalidade e que contribuía na determinação das relações de dominância competitiva. Por sua vez, maiores valores de L_i propiciam uma mudança mais rápida de dieta ao longo do crescimento dos indivíduos (Figura 18). Desta forma, espécies com L_i mais altos podem se dar melhor por dois motivos: i) menor competição entre adultos e juvenis; e ii) menores efeitos do canibalismo sobre os filhotes.

Observando-se a Figura 18, percebe-se que, quando se aumenta o valor de L_i , os recursos de menor tamanho desaparecem mais rapidamente da dieta dos indivíduos na

medida em que eles crescem. Nestes casos, os indivíduos menores terão sempre à sua disposição uma série de recursos exclusivos, não compartilhados com aqueles de maior tamanho. Tal possibilidade minimiza os efeitos assimétricos da competição dos adultos sobre juvenis, que, por isso, teriam maiores chances de completarem seu ciclo de vida. Além disso, maiores valores de Li minimizam os efeitos do canibalismo sobre filhotes recém nascidos. Isso ocorre porque os adultos passam a ter um limite inferior da janela de predação mais alto do que o tamanho dos filhotes. No extremo oposto, em que Li é igual a zero, indivíduos são capazes de comer filhotes desde uma parte da fase juvenil até o fim da vida.

CLAESSEN *et al.* (2002) utilizaram um MBI para avaliar os efeitos da janela de predação sobre a dinâmica populacional e a distribuição de tamanhos em populações de piscívoros que apresentam canibalismo e mudança onteogenética de dieta. Eles discutem duas “faces” do canibalismo, uma positiva e outra negativa. O efeito positivo se refere ao ganho energético pelos canibais, e o negativo, à mortalidade infligida sobre as vítimas. O limite superior da janela de predação (correspondente a Ls) e o limite inferior (correspondente a Li) contribuem de forma diferenciada para cada fator: um baixo Li contribui para a face negativa, ao promover alta mortalidade de filhotes, mas com pouco retorno energético para os consumidores; enquanto que um alto Ls contribui para a face positiva, ao permitir que os indivíduos possam se beneficiar mais cedo da piscivoria (que pode incluir peixes de outras espécies). O canibalismo só pode contribuir positivamente para uma população se o ganho energético pelos canibais não vier necessariamente acompanhado de uma alta mortalidade de filhotes. Ele é apenas vantajoso se os canibais selecionarem vítimas de maior tamanho.

No presente trabalho, o fato das espécies com maiores Li e G terem permanecido por mais tempo, está de acordo com a regra acima. Ela ainda nos permite inferir uma outra vantagem para maiores valores de G : quanto maior o valor de G , mais alto é o valor de Ls correspondente (G é dado pela diferença entre Ls e Li), e portanto mais cedo os indivíduos podem se alimentar de outros peixes. Talvez Ls seja até mais importante do que a própria generalidade. Tal interpretação é reforçada pelo fato de que Li e G apresentaram interação em seus efeitos sobre a permanência dos invasores (Tabelas 6 e 7). Valores mais altos de G só contribuíram para uma permanência maior quando combinados com valores altos de Li , o que sugere que a altura da parte superior da

janela de predação, e não somente a largura, tenha grande importância para a permanência.

O fato da performance dos invasores ter dependido apenas de suas características bionômicas não implica que a comunidade receptora não tenha alguma influência. Vale lembrar que nenhum invasor foi bem sucedido em completar todo o período simulado de cinquenta anos. Pode ser que, nas fases iniciais de integração do invasor, valores altos de G e Li tenham efeitos benéficos como indicado. Isso não quer dizer, necessariamente, que a integração a longo prazo na comunidade dependa apenas destes mesmos parâmetros, segundo a mesma relação. Outros parâmetros, não incluídos como fatores para a análise, devem ter importância crucial. A combinação fixa escolhida para eles (Tabela 4) talvez não tenha sido adequada para gerar bons invasores. É claro que, para se avaliar os efeitos de todos os parâmetros, da mesma forma como foi feito para Li e G , seria necessário um número absurdamente grande de simulações, o que não era possível devido ao prazo curto para a realização deste trabalho. De qualquer forma, o baixo sucesso das invasões nos indica que o efeito das comunidades residentes não pode ser deixado de lado. Novos experimentos, que resultem numa amplitude bem maior nos valores de permanência dos invasores, seriam necessários para se chegar a posições mais conclusivas.

O conceito do sucesso de uma invasão é dependente da escala de tempo considerada, diferente do que ocorre nos modelos baseados no equilíbrio, que oferecem um critério claro e direto para se determinar se um invasor foi bem sucedido. A escala aqui utilizada, de 50 anos, mostrou-se alta para o tipo de invasor escolhido. Entretanto, em vista de que a longevidade do invasor é de 23.14 anos (quase metade daquele tempo), optou-se por não encurtá-la. Dessa forma, existe a certeza de que, uma população que conseguisse persistir por 50 anos, teria produzido pelo menos uma terceira geração de filhotes. Isso não chega a representar muito tempo, quando comparado aos séculos de existência de espécies como a carpa *Cyprinus carpio* fora de sua região nativa (WELCOMME, 1988), embora represente um intervalo razoavelmente grande quando comparado a casos de introduções recentes, como ocorreu em uma série de reservatórios nas últimas décadas (PAIVA *et al.*, 1994; AGOSTINHO & JÚLIO, JR., 1996), e também em regiões relativamente preservadas como o complexo lacustre do Parque Estadual do Rio Doce, MG (LATINI & PETRERE, JR., 2004; LATINI *et al.*,

2004). Nestes últimos casos, qualquer pessoa familiarizada com o tema diria que espécies como o tucunaré *Cichla sp.*, a tilápia *Oreochromis niloticus* e a corvina *Plagioscion squamosissimus* já se integraram permanentemente às comunidades invadidas.

5.2.2. Efeitos sobre as comunidades nativas

Em oposição ao que foi constatado sobre a permanência dos invasores, as mudanças nas comunidades nativas, ao longo do tempo, dependeram somente de características intrínsecas destas. Pode-se argumentar que a permanência dos invasores foi, em média, tão baixa, que estes não chegaram a exercer efeitos perceptíveis sobre as comunidades invadidas. Por isso, a ocorrência de extinções e a mudança nas biomassas, ao longo de cinquenta anos nas simulações, devem ter sido influenciadas apenas por atributos próprios das comunidades. Tanto a distância euclidiana quanto a proporção de extinções foram afetadas pelo número de eventos de assembleia, A . Os resultados das duas variáveis, no entanto, não se relacionam de forma óbvia. A distância euclidiana, ajustada para a riqueza, demonstrou um padrão decrescente com os valores de A (Figura 30). Por sua vez, a proporção de extinções apresentou maiores médias no valor intermediário de A (60).

A explicação para o padrão encontrado com a distância euclidiana pode ter a ver com a relação entre variância e média temporal das biomassas, mediadas pela riqueza de espécies. Assumindo que a variância de cada espécie aumenta em função do valor médio (espécies mais abundantes apresentam maiores oscilações), e que as duas (variância e média) estão relacionadas segundo uma função potência, pode-se demonstrar que comunidades mais ricas tendem a apresentar menores variações em sua biomassa média e total (TILMAN, 1999). Em populações naturais, o expoente da referida função potência normalmente está entre 1 e 2 (ANDERSON *et al.*, 1982), o que quer dizer que um aumento nos valores médios de biomassa vem normalmente acompanhado de um aumento desproporcional nas variâncias. Tal fenômeno é um componente essencial do que é conhecido como “efeito portfólio” (DOAK *et al.*, 1998). Em comunidades mais ricas, a biomassa média das espécies tende a ser menor, por efeito da competição. Se o expoente da relação entre variância e média das biomassas for de fato maior do que 1, então é esperado que comunidades menos ricas possuam

espécies que variem desproporcionalmente mais, e que em conjunto levem a biomassa total a oscilar mais do que o esperado em comunidades mais ricas.

Embora a competição não tenha sido medida no presente trabalho, é intuitivo pensar que existam limites à quantidade total de biomassa nas comunidades, impostas por questões bioenergéticas (existe uma quantidade limitada de recursos, com capacidade suporte e produtividade fixa). Portanto, a biomassa total da comunidade deve aumentar em proporções cada vez menores ao aumento na riqueza, podendo inclusive se manter constante, a não ser que existam largas frações de recursos não utilizados (o que é improvável em comunidades que resultaram de invasões por dezenas ou até centenas de espécies diferentes). Por causa deste fator, e do efeito explorado no parágrafo acima, é esperado que, nas comunidades aqui produzidas, exista uma relação negativa entre a riqueza e a variabilidade temporal das biomassas. Quanto menor a variabilidade, menor deve ser a distância euclidiana medida entre quaisquer pontos no tempo. Portanto, pode-se argumentar que a distância euclidiana, corrigida pelo número de dimensões, apresentou uma relação decrescente com a variável explanatória “A”, simplesmente por causa da correlação positiva entre esta e a riqueza de espécies. Basta notar que a covariável “riqueza” produziu um efeito altamente significativo na variável-resposta (Tabela 10). Vale lembrar que a conclusão acima depende das relações assumidas nos parágrafos anteriores. Embora elas sejam altamente prováveis, infelizmente não puderam ser comprovadas pelos dados do presente trabalho, porque as medidas de flutuações populacionais não foram armazenadas ao longo das simulações.

Quanto à proporção de extinções, o padrão modal encontrado (um pico em A igual a 60) requer ao menos dois fatores para explicá-lo. Um deles baseia-se na mesma relação entre riqueza e abundância média descrita anteriormente (embora neste caso a abundância represente o número de indivíduos). O outro se vale do pressuposto de que o aumento no número de tentativas de introdução aumenta as chances de um ajuste adequado entre as espécies integrantes de uma assembléia. O primeiro fator poderia explicar a fase crescente da propensão à extinção, e o segundo, a fase decrescente (Figura 31).

Assembléias criadas por um número baixo de eventos de invasão tendem a apresentar menores riquezas (Figura 19). Tais assembléias deverão possuir espécies com abundâncias médias maiores, e por isso, com menores chances de extinção

estocástica (PIMM, 1991). Populações menos abundantes, embora oscilem menos, apresentam-se durante boa parte do tempo em níveis susceptíveis às imprevisibilidades do meio. No presente modelo, o acaso pode acometer uma população enquanto seus indivíduos se movimentam aleatoriamente entre as unidades espaciais. Se a população for pouco abundante, é maior a chance de que más condições de recursos e predadores nas unidades “escolhidas” leve todos os indivíduos à morte sem que estes produzam descendentes. Na natureza, este fator estocástico, em conjunto com outras peculiaridades demográficas, levam as populações menos abundantes a apresentarem geralmente maiores taxas de extinção (MACARTHUR & WILSON, 1967; PIMM, 1991; SCHOENER & SPILLER, 1992). Portanto, devido ao aumento no número de espécies, espera-se que, pelo menos no início, assembléias com um histórico mais extenso de invasões contenham espécies mais propensas à extinção.

Por que então as espécies passariam a ter menores chances de extinção a partir de um determinado número de eventos de assembléia? Uma provável resposta: porque eventos de invasões mais numerosos aumentam a chance de que as assembléias resultantes contenham espécies mais viáveis individualmente e mais bem ajustadas ecologicamente. Ao longo do processo de assembléia, a riqueza passa a se manter em níveis razoavelmente estáveis. A partir desse ponto, as mudanças de composição se devem basicamente à substituição de espécies. Se um invasor consegue se integrar à comunidade, extinguindo outra espécie, espera-se (assume-se) que o primeiro tenha menores chances de se extinguir posteriormente. A chance de entrada de espécies cada vez mais adequadas aumenta em assembléias formadas por um maior número de eventos de invasão (A). Dessa forma, a proporção de extinções começaria a diminuir na medida em que o aumento nos valores de A passasse a contribuir mais para a viabilidade e o ajuste das espécies do que para o aumento na riqueza.

As explicações acima são especulações que, embora não sejam necessariamente válidas, têm um valor intuitivo. Para testar a sua validade, é preciso, antes de tudo, verificar se a hipótese apresentada na Figura 31 é pertinente, simulando muitos outros processos de assembléia com os mais variados valores de A . Em segundo lugar, é necessário comprovar se as abundâncias médias em comunidades mais ricas são mais baixas e se abundâncias baixas estão associadas a um maior risco de extinção. Para isso, serão necessárias informações sobre as flutuações populacionais durante as simulações.

Por último, falta averiguar se as assembléias com histórico mais extenso de invasões (maior A) possuem espécies mais viáveis a bem ajustadas. Isso seria mais complicado, pois não existe uma medida de viabilidade ou ajuste das espécies que não seja a própria variável-resposta de interesse, a proporção de extinções. Poderíamos ter pelo menos um indício, se pudermos comparar comunidades com diferentes valores de A , mas com riquezas idênticas. Uma análise de covariância, utilizando a riqueza como covariável e A como fator, poderia também ser empregada para essa finalidade, mas necessitaria de uma quantidade de réplicas maior do que a existente até o momento.

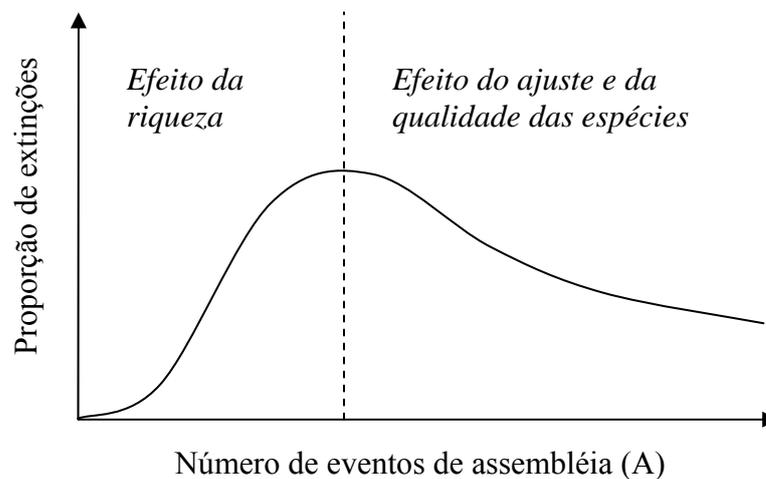


Figura 31. Esquema hipotético da relação média entre a proporção de extinções e o número de eventos de assembléia (A) que precedem a formação da comunidade. Em torno da curva, é esperada uma considerável variância, em vista da natureza estocástica da criação de espécies e da dinâmica de interações entre elas. A proporção de extinções é uma estimativa da probabilidade de cada espécie se extinguir num dado intervalo de tempo. Um aumento inicial no valor de A , até limites ainda baixos, pode promover o aumento no número de espécies sem que se diminua a abundância média das espécies. Isso deve ocorrer porque, no início, as espécies que se integrarem à comunidade têm maiores chances de explorar recursos ainda inutilizados pelo baixo número de espécies já residentes. Isso explicaria inclusive o rápido aumento na riqueza observado no início de todos os processos de assembléia na Figura 19. Por causa deste fenômeno, a proporção de extinções deve demorar a aumentar em valores mais baixos de A , o que justificaria a demora inicial para o aumento nas extinções. Na medida em que as espécies começam a preencher nichos tróficos, o aumento na riqueza passa a vir acompanhado de um aumento mais severo na competição, e por isso as espécies tornam-se menos abundantes e mais propensas a se extinguirem. Aumentos subseqüentes no valor de A podem aumentar as chances da entrada de espécies mais bem ajustadas, o que explicaria a fase decrescente da curva.

5.3. Considerações sobre o modelo

Comparado com outros MBI concebidos para simular a dinâmica de comunidades multi-específicas, o presente modelo é relativamente simples. Por exemplo, o sistema CENOCON (MAMEDOV & UDALOV, 2002), desenvolvido para simular comunidades com até 256 espécies de plantas e 256 espécies animais, contém pelo menos 70 atributos, dentre parâmetros que descrevem seu funcionamento e características de estado dos organismos. Outro (PARROTT & KOK, 2002) voltado para animais em ecossistemas terrestres apresenta 104 atributos. No último, uma série de informações muito detalhadas descreve o sistema e a vida dos organismos modelados: estes devem confrontar inclusive um balanço apropriado entre os compostos Carbono, Hidrogênio, Nitrogênio e Oxigênio. Além disso, a interação entre indivíduos é realizada na base de um encontro por vez, e cada célula espacial pode ser ocupada por apenas um indivíduo num dado tempo. Por causa disso, a sua resolução temporal é alta (intervalo de tempo na ordem de 10 minutos), e os processos fisiológicos, bem como o ciclo de vida dos organismos, são modelados detalhadamente de acordo com tal resolução. VAN NES *et al.* (2002) e SHIN & CURY (2001) apresentam modelos voltados para comunidades contendo peixes. O primeiro, denominado PISCATOR, apresenta cerca de 50 parâmetros, e inclui fatores como a temperatura, variação sazonal, pesca e mortalidade por aves piscívoras. O segundo é mais simples, com cerca de 30 atributos (dentre parâmetros e variáveis), também inclui efeitos da pesca, sendo semelhante ao presente modelo no que diz respeito ao oportunismo da dieta baseado no tamanho corporal, e na forma como as interações são localizadas no espaço.

O presente modelo é descrito por 31 parâmetros (Tabela 3) e mais 8 variáveis que informam o estado dos indivíduos e dos recursos. Ele tem uma orientação trófica, e foi concebido com a preocupação de economizar ao máximo nos detalhes. Para isso, se aproveitou de princípios gerais de alometria, *tradeoffs* e também daqueles derivados dos modelos recentes de nicho trófico. Seu intuito é o de simular comunidades bem genéricas, para a realização de experimentos semelhantes àqueles dos modelos clássicos de assembléia. Ele possui valor heurístico, ou seja, serve para guiar o desenvolvimento

de idéias e hipóteses acerca do sistema modelado. Espera-se que, com a realização de muitas simulações como as aqui descritas, representando as mais variadas situações, seja possível associar características individuais a padrões emergentes nas comunidades.

O que deve sempre ficar claro, em qualquer tipo de estudo teórico, é que os modelos dependem dos pressupostos sobre os quais são formulados. Os pressupostos, na maioria das vezes, têm a função de simplificar e facilitar o processo de construção e compreensão dos modelos. Por serem simplificações, podem ser considerados falsos por natureza, pois assumem que um grande número de processos e variáveis pode ser ignorado. O valor de um modelo, no entanto, não reside na questão dele ser verdadeiro ou falso, mas no quão útil ele pode ser, facilitando o entendimento de fenômenos, gerando idéias e permitindo previsões com determinados níveis de acurácia e precisão. Da mesma maneira, o que importa não é decidir se um pressuposto é falso, mas sim verificar se as implicações de sua falsidade podem invalidar os resultados do modelo e as conclusões que tiramos deles. Tal verificação deve passar inevitavelmente por dados de campo, sejam de experimentos ou estudos observacionais.

A presente dissertação é dependente de um grande número de pressupostos. Alguns deles, como por exemplo o de que a ingestão e o gasto energético são funções potência do peso, têm respaldo em diversos estudos teóricos e empíricos. Outros, por sua vez, são demasiadamente simplistas e duvidosos. Aqui, não será feita uma lista exaustiva de todos os pressupostos. Até mesmo porque não é possível listar todas as nuances dos ecossistemas naturais que foram deixadas de lado pelo modelo. Espera-se que a sua descrição tenha mostrado de forma clara e inequívoca que tipo de sistema ele representa, possibilitando ao leitor ter o discernimento à respeito de tudo aquilo que ele não foi capaz de representar. Abaixo serão abordados apenas alguns aspectos que merecem menção no atual momento.

1. ***Movimentação aleatória.*** No modelo, os indivíduos se movimentam aleatoriamente no espaço. Isso ignora o fato de que os organismos são capazes de selecionar ativamente os locais para os quais irão se deslocar, baseados em informações sobre a qualidade e/ou quantidade de recursos e a presença de inimigos naturais (GERKING, 1994). RAILSBACK (2001) argumenta que o uso de movimentação puramente aleatória, embora de mais fácil implementação, distorce a proposição principal dos

MBI, que é a de gerar padrões emergentes à partir da aplicação de regras válidas para o indivíduo. A movimentação aleatória, ao invés ser uma representação legítima do comportamento individual, seria a imposição de uma resposta no nível populacional. Ou seja, pelo fato de que o padrão de movimentação observado em muitas populações é aparentemente aleatório, assume-se que as ações dos indivíduos possam se dar de tal maneira, o que é um engano. Como um outro exemplo, alguns modelos utilizam as taxas populacionais de mortalidade como medidas de probabilidade de morte dos indivíduos: tal regra, da mesma maneira que a anterior, resulta de um procedimento forçado para se obter padrões populacionais similares aos observados na natureza (RAILSBACK, 2001). Nos modelos que incluem comportamentos mais realistas, a escolha de habitat (ou qualquer entidade espacial) é normalmente modelada utilizando-se os princípios de forrageamento ótimo (PYKE, 1984; Begon *et al.*, 1996), ou ainda índices que agregam informações sobre taxa de crescimento potencial e risco de predação (GILLIAM & FRASER, 1987; RAILSBACK *et al.*, 1999). Tal abordagem parte do pressuposto de que o comportamento dos animais, moldado por seleção natural, deve orientar o indivíduo no sentido de maximizar seu *fitness* (valor adaptativo). Em um MBI, podem ser usados vários indicadores de *fitness*, como por exemplo a razão entre disponibilidade de alimento e o risco de predação (GILLIAM & FRASER, 1987). Em cada intervalo de tempo, o animal deve se mover para a localidade que oferecer a melhor condição, conforme constava no intervalo anterior, e respeitando uma zona de alcance limitada (a cada indivíduo é dada a chance de avaliar apenas o espaço dentro de um determinado raio). Índices desenvolvidos por MANGEL & CLARK (1986) e RAILSBACK *et al.* (1999) estimam, como medida de qualidade dos locais, a probabilidade de sobrevivência ao longo de um horizonte de tempo especificado, sendo bastante adequados para a modelagem de comportamento adaptativo. A aplicação de tais índices no presente modelo é uma tarefa complicada, devido à indefinição do grau de

competição que um indivíduo pode experimentar num dado local (devido ao caráter condicional das seqüências de interações). Mesmo assim, a inclusão de comportamento adaptativo constitui um objetivo imediato para o aprimoramento do modelo.

2. ***Predação e a resposta funcional.*** Outro problema concerne à forma como o processo de alimentação foi implementado. Nele, o indivíduo só se alimenta de dois ou mais itens, num dado intervalo de tempo, se o item preferencial se esgotar. Este é um tipo de alimentação oportunista, mas um pouco exagerado, ocorrendo até com as espécies que possuem as mais largas janelas de predação, e que deveriam apresentar dieta mais variada. Normalmente, peixes considerados generalistas alimentam-se concomitantemente de uma série de itens (GERKING, 1994). Não foi encontrada até agora, uma maneira lógica de se corrigir o problema. Em tese, é possível forçar um indivíduo a se alimentar de diversos itens num mesmo intervalo de tempo. O problema é que não existe uma regra, *a priori*, que determine as quantias de cada item que deverão ser consumidas por cada tipo de indivíduo em diferentes situações. Pelo fato dos indivíduos modelados serem capazes de se alimentar até saciar sua demanda máxima ou até esgotar os recursos, sua resposta funcional acaba sendo do tipo I, ou linear (HOLLING, 1959; BEGON *et al.*, 1996). Quase sempre, a resposta funcional do tipo II é utilizada para descrever as taxas de predação em diferentes densidades das presas (HOLYOAK *et al.*, 2000; VAN Nes *et al.*, 2002; BASSET *et al.* 2002), sendo a mais comumente observada em experimentos (BEGON *et al.*, 1996). Ao se assumir que a resposta funcional é linear, assume-se também que a procura, manipulação e ingestão de presas não toma tempo do predador (é este tempo, conhecido em inglês como *handling time*, que promove a curvatura para baixo característica da resposta tipo II). Além disso, as presas e os recursos susceptíveis à predação não têm nenhum tipo de refúgio direto. Eles estão protegidos apenas indiretamente pelo efeito da discretização do espaço e pela aleatoriedade na movimentação dos predadores, que por isto tornam-se limitados por difusão

(CUDDINGTON & YODZIS, 2000). Dentro de sua unidade espacial, os predadores têm uma eficiência de captura de 100%. Isto contribui para que os efeitos da predação sejam exacerbados na comunidade.

3. ***Eficiência de assimilação e estrutura trófica.*** No presente status do modelo, é razoável assumir que a eficiência (ou melhor, ineficiência) de assimilação dos alimentos pode estar embutida implicitamente na função dos gastos. No entanto, este pressuposto não leva em conta o fato de que existem diferenças consistentes na eficiência de assimilação entre diferentes organismos. Tais diferenças estão muito ligadas ao tipo de alimento: herbívoros e detritívoros apresentam normalmente baixa eficiência, entre 20-50%, e carnívoros, alta eficiência, em torno de 80% (BEGON *et al.*, 1996). No modelo, o peso de qualquer tipo de recurso basal ou de qualquer peixe tem sempre o mesmo valor em termos energéticos. Ou seja, 1g do recurso R1, produz o mesmo efeito de 1g de peixe. Ele deixa de incluir uma vantagem energética inerente a espécies de níveis tróficos mais altos, o que pode levar as comunidades resultantes a apresentarem uma estrutura fora dos padrões naturais. Agregar valores energéticos diferentes para cada tipo de recurso pode ser bem interessante, e necessitaria de uma série de regras e parâmetros adicionais. Com isso, os recursos basais deveriam apresentar atributos extras, como a classificação entre material animal (facilmente assimilável) e não-animal (como detritos e vegetais, de difícil assimilação). Além da questão da eficiência de assimilação, as posições tróficas dos recursos constituem também um assunto importante. No modelo, os recursos são chamados de basais exatamente porque não se alimentam explicitamente de nada. Eles são independentes uns dos outros, não estando ligados por relações tróficas. É claro que isto não reflete a realidade, visto que teias tróficas aquáticas, mesmo sem peixes, podem apresentar alta complexidade (WOODWARD & HILDREW, 2001, 2002). Estabelecer teias tróficas entre os recursos representaria de fato um grande aumento no realismo do modelo. Entretanto, criar teias tróficas dinamicamente estáveis já é, por si só, uma tarefa dispendiosa

(PIMM, 1991), o que é pouco recomendado dentro de um MBI para o qual o tempo é um dos fatores mais limitantes.

4. **Ordenação do consumo.** O processo de ordenação dos consumidores tem o efeito de gerar uma escala de superioridade competitiva. Um dos fatores que favorecem os indivíduos é o que foi chamado de intensidade de forrageamento (*IF*) que é proporcional à função de ingestão máxima. Seu significado é muito abstrato, e a relação estabelecida entre seu valor e a chance de um indivíduo suprir sua demanda é incerta. Por exemplo, tornar a referida chance proporcional à taxa específica de ingestão (ingestão por unidade de peso) seria uma alternativa não menos plausível. Feito isso, os indivíduos menores passariam a ter vantagens no processo de ordenação. Nesse caso, a competição por interferência deve ser descartada como possibilidade, ficando a cargo da competição por exploração a responsabilidade pelas relações de superioridade. A dominância competitiva por classes de menor tamanho é defendida por trabalhos como PERSSON *et al.* (1998), CLAESSEN *et al.* (2002) e de ROOS & PERSSON (2003), que argumentam que indivíduos menores têm maiores chances de suprirem seus requerimentos básicos por exigirem menos recursos. Mesmo reconhecendo que tal abordagem é válida, o presente trabalho preferiu se basear na interferência como norteadora da ordenação das interações. Junto com estas questões, não pode ser esquecido que as chances na ordenação dependem também da medida de eficiência de predação (*E*). Esta é também uma variável bastante abstrata, calculada como o inverso da generalidade (*G*). A multiplicação de *IF* por *E* dá a medida final para a chance nos sorteios. Números infundáveis de outras funções, que não a simples multiplicação, poderiam ser usadas. Na falta de conhecimentos mais detalhados, a escolha da multiplicação valeu-se da parcimônia: ela é a função mais simples que descreve a relação lógica desejada. Por isso, seu valor é apenas heurístico. Nada pode-se dizer ainda sobre o quanto o formato exato da relação entre a ordenação, *IF* e *E* pode influenciar no

comportamento do modelo. Uma análise de sensibilidade é a saída mais adequada para se dizer o quanto podemos confiar em tal relação.

5. **Tradeoffs.** As regras de *tradeoffs* utilizadas no modelo também primam pela simplicidade. Por exemplo, o valor de E é calculado simplesmente como o inverso da generalidade (G). Outras formas de tradeoffs são possíveis. Por exemplo, G e E podem ser relacionar conforme a expressão abaixo:

$$a_1 \cdot E^{(1/s)} + a_2 \cdot G^{(1/s)} = \xi \quad (35)$$

onde “ ξ ”, “ a_1 ” e “ a_2 ” representam constantes quaisquer. Dependendo do valor de “ s ” a curva que descreve a relação entre E e G pode adquirir diferentes formatos (Figura 32). O valor de “ s ” pode ser interpretado como uma medida de intensidade do *tradeoff*. Esta função foi utilizada por EGAS *et al.* (2004) para avaliar como a estrutura de tradeoffs pode influenciar na coexistência de especialistas e generalistas de habitat no tempo evolutivo. Seus resultados indicam que a intensidade dos *tradeoffs* tem importância crucial. Dado este indício, a avaliação da sensibilidade do presente modelo, ao formato dos tradeoffs empregados, torna-se relevante. Além desta avaliação, uma busca por relações entre parâmetros, não incluídas no modelo, podem ajudar a torná-lo mais adequado. Por exemplo, diversas características de história de vida, como frequência e duração das desovas, tamanho do ovo e tamanho de maturação estão relacionadas, produzindo estratégias reprodutivas típicas como as “periódicas”, as “oportunistas” e as de “equilíbrio” (WINEMILLER & ROSE, 1992; MATTHEWS, 1998). Seria interessante usar estes e outros padrões para restringir a variação nos parâmetros reprodutivos do modelo, e verificar se este procedimento tem efeito na viabilidade das espécies. Mais interessante ainda seria verificar se tais padrões surgem como resposta emergente do processo seletivo de invasões nas assembléias.

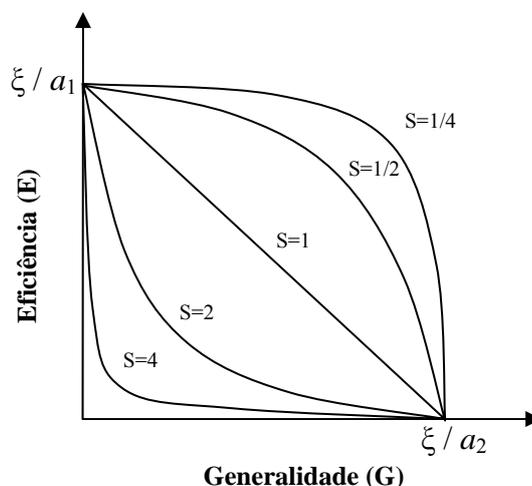


Figura 32. Relações de *tradeoff* possíveis entre a generalidade e a eficiência, resultantes da equação (35). O *tradeoff* é considerado intenso quando $s > 1$ e fraco quando $s < 1$. Adaptado de EGAS *et al.* (2004).

Reconhecer que os parâmetros biológicos das espécies não são independentes, estando relacionados por restrições funcionais ou evolutivas, já é um grande passo. Conhecer exatamente como são essas relações é, no entanto, muito difícil. Existem poucos dados contundentes à respeito. Na ausência de informações detalhadas, o modelo simplesmente assume que as características dos indivíduos devam se relacionar de uma determinada forma, e isso constitui uma de suas maiores fragilidades.

No que diz respeito à aplicação do modelo para o entendimento de bioinvasões, cabem aqui algumas observações. Em primeiro lugar, sabe-se que o invasor passa por uma série de etapas, desde a saída dos propágulos de sua região nativa até a sua integração e expansão populacional no ambiente invadido (SAKAI *et al.*, 2001; Kolar & Lodge, 2001). Cada uma destas etapas suscita questões científicas específicas, e impõe desafios diferentes ao invasor (SAKAI *et al.* 2001). Características bionômicas que são vantajosas em uma etapa, podem ser desvantajosas em outra, como já foi observado em alguns casos (KOLAR & LODGE, 2001). O modelo aqui desenvolvido está voltado apenas para a fase de estabelecimento, ou integração, do invasor numa comunidade. Por isso, seus resultados não podem, de forma alguma, ser aplicados sozinhos para entender todo o contexto das invasões.

Mesmo dentro âmbito da integração do invasor, o modelo deixa de lado alguns fatores importantes. Ele assume que o ambiente invadido é favorável fisiologicamente a

qualquer espécie introduzida. Espécies reais são viáveis apenas dentro de determinados intervalos de condições abióticas, não sendo capazes de colonizar qualquer região do planeta. A barreira abiótica é o limitante primário do sucesso das invasões, se impondo normalmente antes que qualquer tipo de barreira biótica surta efeito (MOYLE & LIGHT, 1996; ROSS *et al.*, 2001). Ainda assim, questões relacionadas às interações das espécies com os invasores não deixam de ser importantes, e podem ajudar a entender sobre os mecanismos que estruturam as comunidades ecológicas (ROSS, 1991).

Restam ainda algumas considerações. Admitindo que o modelo se presta a entender as interações ecológicas (tróficas), e como estas limitam o sucesso de um invasor, sua capacidade de generalização é ainda questionável mesmo dentro do seu âmbito. Fases iniciais do ciclo de vida, uso diferenciado de microhabitats, e peculiaridades reprodutivas, como o cuidado parental, são determinantes na viabilidade das espécies e foram ignoradas pelo modelo. Isso pode representar um problema na medida em que os parâmetros incluídos no modelo dependam destes fatores para produzir efeitos conjuntos sobre as espécies. Por exemplo, é bem possível que ovos de tamanho grande, por si só, não aumentem a probabilidade de sobrevivência dos filhotes. Espécies que colocam ovos maiores, em menor número, normalmente apresentam maior cuidado parental (SARGENT *et al.*, 1987; Matthews, 1998). Se esta relação não for levada em conta e se, porventura, o modelo mostrar que espécies com ovos maiores são, em média, menos viáveis, corre-se o risco de concluir erroneamente que possuir ovos maiores é uma característica desvantajosa para invasores.

Outro fator ignorado (especificamente nos experimentos de simulação aqui apresentados) diz respeito à pressão de propágulos. Um dos padrões mais encontrados em estudos de bioinvasões é o de que a chance de estabelecimento de uma espécie aumenta com o número de propágulos e com a frequência de introduções (PIMM, 1991; SAKAI *et al.*, 2001; Kolar & Lodge, 2001). Em muitos casos, as espécies só conseguem se estabelecer após múltiplas tentativas (MOYLE & LIGHT, 1996; SAX & BROWN, 2000). Dependendo de sua bionomia, algumas espécies podem se dar melhor com baixas pressões de propágulos, enquanto outras necessitariam de um grande número inicial de indivíduos e de muitas introduções para poder se estabelecer. É possível que as últimas possuam características potencialmente danosas para as comunidades receptoras, o que não seria percebido por meio de um modelo que utilizasse apenas um

número baixo de propágulos (como foi o caso), e privilegiasse sistematicamente o primeiro grupo de espécies. Embora as simulações realizadas até o momento tenham usado apenas 10 indivíduos iniciais em cada introdução, o modelo oferece a opção de se variar o número de propágulos conforme o desejável, o que fica como uma proposta futura.

Por fim, fica a questão da escala espacial. O modelo está voltado para interações locais, em sistemas de pequeno porte, uma vez que o espaço representado é homogêneo e os indivíduos estão razoavelmente misturados, com a capacidade de percorrer toda sua extensão em poucos intervalos de tempo. Nestes moldes, pode-se dizer que ele modela apenas um tipo de habitat. Se repetidas simulações demonstrassem que um determinado tipo de espécie foi melhor representado entre as invasões bem sucedidas, a conclusão, pouco cautelosa, seria a de que tal tipo configura um bom invasor. Entretanto, ao nos voltarmos para o mundo real, e repararmos na grande variedade de situações, veríamos que tal conclusão seria válida apenas para locais de pequeno porte, isolados espacialmente e com razoável homogeneidade espacial e temporal. Se mudássemos as condições do sistema modelado, é bem possível que as simulações indicassem outras combinações de características para os invasores mais bem sucedidos. Por exemplo, em ambientes com grandes flutuações e imprevisibilidade nos níveis dos recursos, é esperado que espécies com alta fecundidade e/ou rápido ciclo de vida se sobreponham às demais (MACARTHUR & WILSON, 1967). Em ambientes estáveis a situação mudaria, privilegiando espécies que investem mais no crescimento e sobrevivência dos filhotes. Em largas escalas, as diferenças entre habitats passam a ter grande importância. Neste contexto, mais abrangente, bons invasores são aqueles com potencial de se distribuir amplamente, sendo capazes de se estabelecer sob as mais diversas condições nos mais variados habitats. Os fatores que conferem uma alta generalidade de distribuição não se limitam a maiores tolerâncias fisiológicas. A generalidade de distribuição pode depender também da forma como a espécie se enquadra em diferentes regimes de interações locais, e como tais interações se configuram causando *tradeoffs* entre habitats (MCPEEK, 1996), fatores que têm a ver com o escopo do presente modelo. Fica claro, a partir daqui, que o modelo não poderá ajudar a indicar potenciais invasores se não puder simular ambientes com as mais variadas condições. O tempo, no

caso, passa a ser o maior limitante, visto que estamos lidando com um MBI bastante dispendioso temporalmente.

6. Conclusões

- O modelo foi bem sucedido na construção de comunidades. Estas, resultantes de um processo de assembléia conveniente, mostraram-se ao fim bastante persistentes.
- Nas simulações planejadas, a permanência do invasor foi baixa, e sua variação dependeu apenas de fatores intrínsecos do invasor. Por sua vez, as mudanças ocorridas nas comunidades receptoras (variação nas biomassas e ocorrência de extinções), dependeram apenas de características relativas às próprias comunidades.
- Tais resultados são apenas indicativos, não constituindo evidência. Foram gerados a partir de um número relativamente pequeno de simulações e por isso não podem ser generalizados para situações reais.
- Uma análise de sensibilidade aos parâmetros é recomendada como ação prioritária, antes que se deseje aplicar o modelo para detectar padrões ou testar hipóteses. A análise permitirá verificar se determinadas relações duvidosas, implementadas no modelo, apresentam ou não impacto pronunciado sobre seus resultados.

7. Referências bibliográficas

ABRAMS, P.; H. MATSUDA. Effects of adaptive predatory and anti-predator behaviour in a two-prey one-predator system. **Evolutionary Ecology**, v. 7, p.312-326, 1993.

ABRAMS, P. A. Limiting similarity and the form of the competition coefficients. **Theoretical Population Biology** v. 8, p. 356-375, 1975.

ABRAMS, P. A. The theory of limiting similarity. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 14, p.359-376, 1983.

ABRAMS, P. A. Character displacement and niche shift analysed using consumer-resource models of competition. **Theoretical Population Biology**, v. 29, p.107-160, 1986.

- ABRAMS, P. A. Adaptive foraging by predators as a cause of predator prey cycles. **Evolutionary Ecology** v. 6, p.56-72, 1992a.
- ABRAMS, P. A. Why don't predators have positive effects on prey populations. **Evolutionary Ecology** v. 6, p. 449-457, 1992b.
- ABRAMS, P. A. Should prey overestimate the risk of predation? **The American Naturalist** v. 144, p.317-328, 1994.
- ABRAMS, P. A. Evolution and the consequences of species introductions and deletions. **Ecology** v.77, p.1321-1328, 1996.
- ABRAMS, P. A. Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems? **Ecology** v. 80, p.608-621, 1999.
- ABRAMS, P. A. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. **Annual Review of Ecology and Systematics** v. 31, p.79-105, 2000.
- ABRAMS, P. A.; L. ROWE. The effects of predation on the age and size at maturity of prey. **Evolution** v. 50, p.1052-1061, 1996.
- AGOSTINHO, A. A.; H. F. JÚLIO, JR. Ameaça ecológica - peixes de outras águas. **Ciência Hoje**, v. 21, p. 36-44, 1996.
- ANDERSON, R. M., D. M. GORDON, M. J. CRAWLEY, M. P. HASSEL. Variability in the abundance of animal and plant species. **Nature** v. 296, p.248, 1982.
- ARMSTRONG, R. A. Prey species replacement along a gradient of nutrient enrichment: a graphical approach. **Ecology** v. 60, p. 76-84, 1979.
- ARMSTRONG, R. A., R. MCGEHEE. Competitive exclusion. **The American Naturalist** v.115, p.151-170, 1980.
- BASSET, A., M. FEDELE, D. L. DEANGELIS. Optimal exploitation of spatially distributed trophic resources and population stability. **Ecological modelling** v. 151, p. 245-260, 2002.
- BEGON M., J. L. HARPER, C. R. TOWNSEND. **Ecology: Individuals, Populations and Communities.**, 3rd edition. Blackwell Science, Oxford. 1996.
- BEREC, L. Techniques of spatially explicit individual-based models: construction, simulation, and mean-field analysis. **Ecological modelling** v. 150, p. 55-81, 2002.
- BIRO, P. A., J. R. POST, E. A. PARKINSON. From individuals to populations: prey fish risk-taking mediates mortality in whole-system experiments. **Ecology**, v. 84, p. 2419-2431, 2003.
- BRIAND, F. Environmental control of food web structure. **Ecology**, v. 64, p. 253-263, 1983.

BRIAND, F., J. E. COHEN. Community food webs have scale-invariant structure. **Nature** v. 307, p.264-267, 1984.

BROEKHUIZEN, N., W. S. C. GURNEY, A. JONES, A. D. BRYANT. Modelling compensatory growth. **Functional Ecology** v. 8, p. 770-782, 1994.

BROOKS, J. L., S. I. DODSON. Predation, body size, and composition of plankton. **Science** v. 150, p.28-35, 1965.

BROWN J. H. **Macroecology**. Chicago:University of Chicago Press. 1995.

BROWN, J. H. Toward a metabolic theory of Ecology. **Ecology** v.85, p.1771-1789, 2004.

BROWN J. H., M. V. LOMOLINO. **Biogeography**, 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA. 1998.

BROWN, J. H., T. G. WHITHAM, S. K. M. ERNEST, C. A. GEHRING. Complex species interactions and the Dynamics of ecological systems: long-term experiments. **Science** v.293, p.650, 2001.

BROWN, L. L., E. O. WILSON. Character displacement. **Systematic Zoology** 5:49-64, 1956.

BYERS, J. E. Competition between two estuarine snails: Implications for invasions of exotic species. **Ecology** v.81, p.1225-1239, 2000.

BYERS, J. E., L. GOLDWASSER. Exposing the mechanism and timing of impact of nonindigenous species on native species. **Ecology** v.82, p.1330-1343, 2001

BYERS, J. E., S. REICHARD, J. M. RANDALL, I. M. PARKER, C. S. SMITH, W. M. LONSDALE, I. A. E. ATKINSON, T. R. SEASTEDT, M. WILLIAMSON, E. CHORNESKY, D. HAYES. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. **Conservation Biology** v.16, p.630-640, 2002.

BYSTRÖM, P., J. ANDERSSON, L. PERSSON, A. M. DE ROOS. Size-dependent resource limitation and foraging-predation risk trade-offs: growth and habitat use in young arctic char. **Oikos** v.104, p.109-121, 2004.

CALDER W. A. **Size, Function and Life history**. Cambridge: Harvard University Press. 1984.

CARLTON, J. T., J. B. GELLER. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms. **Science** v.261, p.82, 1993.

CASE, T. J. Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. **Proceedings of National Academy of Sciences of USA** v. 87, p.9610-9614, 1990.

CASWELL H. **Matrix population models: construction, analysis, and interpretation.** Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland. 1989.

CHESSON, P. A need for niches? **Trends in Ecology & Evolution** v.6, p.26-28, 1991.

CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical Population Biology** v.58, p.211-237, 2000a.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.31, p.343-366, 2000b.

CHESSON, P., N. HUNTLY. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. **The American Naturalist** v.150, 521-553, 1997.

CLAESSEN, D., A. M. DE ROOS, L. PERSSON. Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. **The American Naturalist** v.155, p.219-237, 2000.

CLAESSEN, D., C. V. OSS, A. M. DE ROOS, L. PERSSON. The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. **Ecology** v.83, p.1660-1675, 2002.

COHEN, J. E., R. A. BEAVER, S. H. COUSINS, D. L. DE ANGELIS, L. GOLDWASSER, K. L. HEONG, R. D. HOLT, A. J. KOHN, J. H. LAWTON, N. MARTINEZ, R. O'MALLEY, L. M. PAGE, B. C. PATTEN, S. L. PIMM, G. A. POLIS, M. REJMÁNEK, T. W. SCHOENER, K. SCHOENLY, W. G. SPRULES, J. M. TEAL, R. E. ULANOWICZ, P. H. WARREN, H. M. WILBUR, P. YODZIS. Improving food webs. **Ecology** v.74, p.252-258, 1993a.

COHEN, J. E., F. BRIAND. Trophic links of community food webs. **Proceedings of National Academy of Sciences of USA** v.81, p.4105-4109, 1984.

COHEN, J. E., C. M. NEWMAN. A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. **Proceedings of the Royal Society of London B** v.224, p.421-448, 1985.

COHEN, J. E., S. L. PIMM, P. YODZIS, J. SALDANA. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. **Journal of Animal Ecology** v.62, p.67-78, 1993b.

CONNELL, J. H. Some mechanisms producing structure in natural communities. A model and evidence from field experiments. In: M. L. CODY, J. M. C. P. DIAMOND (ed). **Ecology and Evolution of Communities.** Harvard University Press VL -. 1975.

CUDDINGTON, K. M., P. YODZIS. Diffusion-limited predator-prey dynamics in Euclidian environments: an allometric individual-based model. **Theoretical Population Biology** v.58, p.259-278, 2000.

CURY, P., D. PAULY. Patterns and propensities in reproduction and growth of marine fishes. **Ecological Research** v.15, p.101-106, 2000.

DAMUTH, J. Of size and abundance. **Nature** v.351, p.268-269, 1991.

DARWIN C. R. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. London: Murray. 1859.

DAWKINS R. **O Gene Egoísta.**, 1st edition. Belo Horizonte: Editora Itatiaia. 1989.

DE ANGELIS, D. L., D. C. COX, C. C. COUTANT. Cannibalism and size dispersal in young-of-the-year largemouth bass: experiments and model. **Ecological modelling** v.8, p.133-148, 1979.

DE ANGELIS, D. L., K. A. ROSE. Which individual-based approach is most appropriate for a given problem? In: D. L. DE ANGELIS, L. J. GROSS (ed). **Individual-based models and approaches in Ecology: populations, communities and ecosystems**. New York: Chapman & Hall. 1992.

DE MARCO, P. JR. **Considerações sobre um mamífero esférico: modelos de simulação baseados no indivíduo aplicados à dinâmica de metapopulações**. Tese (Doutorado). Unicamp, Campinas-SP. 1999.

DE ROOS, A. M., K. LEONARDSSON, L. PERSSON, G. G. MITTELBACH. Ontogenetic niche shifts and flexible behavior in size-structured populations. **Ecological Monographs** v.72, p.271-292, 2002.

DE ROOS, A. M., L. PERSSON. Competition in size-structured populations: mechanisms inducing cohort formation and population cycles. **Theoretical Population Biology** v.63, p.1-16, 2003.

DEANGELIS D. L., L. J. GROSS (ed). **Individual-based models and approaches in ecology:populations,communities and ecosystems**. New York: Chapman & Hall. 1992.

DIAMOND, J. M. Assembly of Species Communities. In: M. L. CODY, J. M. C. P. DIAMOND (ed). **Ecology and Evolution in Communities**. Harvard University Press VL -1975.

DIAS, P. C. Sources and sinks in population biology. **Trends in Ecology & Evolution** v.11, p.326-330, 1996.

DINIZ-FILHO, J. A. F. Macroecological analysis support overkill scenario for late pleistocene extinctions. **Brazilian Journal of Biology** v.64, p.407-414, 2004.

DOAK, D. F., D. BIGGER, E. K. HARDING, M. A. MARVIER, R. E. O'MALLEY, D. THOMSON. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. **The American Naturalist** v.151, p.264-276, 1998.

DRAKE, J. A. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? **Trends in Ecology and Evolution** v.5, 159-164, 1990a.

- DRAKE, J. A. The mechanics of community assembly and succession. **Journal of Theoretical Biology** v.147, 213-233, 1990b.
- DRAKE, J. A. Community-Assembly Mechanics and the Structure of an Experimental Species Ensemble. **The American Naturalist** v.137, p.1-26, 1991.
- EBENMAN B., L. PERSSON. **Size-structured populations**. New York: Springer-Verlag. 1988.
- EGAS, M., U. DIECKMANN, M. W. SABELIS. Evolution restricts the coexistence of specialists and generalists: the role of trade-off structure. **The American Naturalist** v.163, p.518-531, 2004.
- ELTON C. S. **The ecology of invasions by animals and plants**. London: Methuen. 1958.
- EMMERSON, M. C., D. RAFFAELLI. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. **Journal of Animal Ecology** v.73, p.399-409, 2004.
- FENCHEL, T. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. **Oecologia (Berlin)** v.14, p.317-326, 1974.
- FERNANDO, C. H. Impacts of fish introductions in tropical Asia and America. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v.48, p.24-32, 1991.
- FIELDING, D. J. Intraspecific competition and spatial heterogeneity alter life history traits in an individual-based model of grasshoppers. **Ecological modelling** v.175, p.169-187, 2004.
- FROESE R. & PAULY D. **Fish Base. World Wide Web electronic publication.** www.fishbase.org . Electronic Citation. 2005.
- FRYER, G. The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of lake Nyasa. **Proceedings of the London Zoological Society** v.132, p.152-281, 1959.
- GERKING S. D. 1994. **Feeding ecology of fish**. San Diego USA : Academic Press.
- GHALAMBOR, C. K., D. N. REZNICK, J. A. WALKER. Constraints on adaptive evolution: the functional trade-off between reproduction and fast-start swimming performance in the trinidadian guppy. **The American Naturalist** v.164, p.38-50, 2004.
- GIACOMINI, H. C. **Interações localizadas e persistência populacional: resultados de um modelo baseado no indivíduo espacialmente explícito**. In VII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, MG. 2005.
- GILINSKY, E. The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. **Ecology** v.65, p.455-468, 1984.

- GILLIAM, J. F., D. F. FRASER. Habitat selection under predation hazard: test of a model with foraging minnows. **Ecology** v.68, p.1856-1862, 1987.
- GODINHO, A. L. The ecology of predator fish introductions: the case of Rio Doce valley lakes. In: R. M. PINTO-COELHO, A. GIANI, E. C. VON SPERLING (ed). **Ecology and human impact on lakes and reservoirs in Minas Gerais with special reference to future development and management strategies**. SEGRAC VL - EN -. 1994.
- GODINHO, A. L., P. S. FORMAGIO. Efeitos da Introdução de *Cichla ocellaris* e *Pygocentrus* sp sobre a Comunidade de Peixes da Lagoa Dom Helvécio. **Encontro Anual de Aquicultura de Minas Gerais** v.10, p.93-102, 1992.
- GOMIERO, L. M., F. M. S. BRAGA. Cannibalism as the main feeding behaviour of tucunares introduced in southeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology** v.64, p.625-632, 2004.
- GOTELLI N. J. **A primer of Ecology.**, 2nd edition. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. 1998.
- GOULD, S. J. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society** v.41, p.587-640, 1966.
- GRIMM, V. Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? **Ecological modelling** v.115, p.129-148, 1999.
- GUREVITCH, J., D. K. PADILLA. Are invasive species a major cause of extinctions? **Trends in Ecology and Evolution** v.19, p.470-474, 2004.
- HAIRSTON, N. G., F. E. SMITH, L. C. SLOBODKIN. Community structure, population control, and competition. **The American Naturalist** v.94, p.421-425, 1960.
- HALL, S. J., D. RAFFAELLI. Food-Web Patterns - Lessons from a Species-Rich Web. **Journal of Animal Ecology** v.60, p.823-842, 1991.
- HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science** v.131, p.1291-1297, 1960.
- HARVEY P. H., M. D. PAGEL. **The comparative method in evolutionary biology**. Oxford, UK: Oxford Univ. Press. 1991.
- HEWITT, C. L., G. R. HUXEL. Invasion success and community resistance in single and multiple species invasion models: do the models support the conclusions? **Biological Invasions** v.4, p.263-271, 2002.
- HOLLING, C. S. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. **The Canadian Entomologist** v.91, p.293-320, 1959.
- HOLT, R. D. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. **Theoretical Population Biology** v.12, p.197-229, 1977.

- HOLT, R. D. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. **The American Naturalist** v.124, 1984.377-406, 1984.
- HOLT, R. D. Density-independent mortality, non-linear competitive interactions, and species coexistence. **Journal of Theoretical Biology** v.116, p.479-493, 1985.
- HOLT, R. D., J. GROVER, D. TILMAN. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparente competition. **The American Naturalist** v.144, p.741-771, 1994.
- HOLYOAK, M., S. P. LAWLER, P. H. CROWLEY. Predicting extinction: progress with an individual-based model of protozoan predators and prey. **Ecology** v.81, p.3312-3329, 2000.
- HUSTON, M. A general hypothesis of species diversity. **The American Naturalist** v.113, p.81-101, 1979.
- HUSTON, M., D. DEANGELIS, W. POST. New computer models unify ecological theory. Computer simulations show that many ecological patterns can be explained by interactions among individual organisms. **Bioscience** v.38, p.682-691, 1988.
- HUSTON, M. A., D. L. DE ANGELIS. Size bimodality in monospecific plant populations: a critical review of potential mechanisms. **The American Naturalist** v.129, p.678-707, 1987.
- HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology** v.22, p.415-427, 1957.
- HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals. **The American Naturalist** v.93, p.145-159, 1959.
- HUTCHINSON, G. E. The paradox of the plankton. **The American Naturalist** v.95, p.137-145, 1961.
- IUCN. **IUCN Red list of threatened species**. International Union for Conservation of Nature and Natural Resource-The World Conservation Union, Species Survival Comission (<http://www.redlist.org>), 2003.
- JACKSON, D. A., P. R. PERES-NETO, J. D. OLDEN. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v.58, p.157-170, 2001.
- JAGER, H. I. Individual variation in the life history characteristics can influence extinction risk. **Ecological modelling** v.144, p.61-76, 2001.
- JEFFRIES, M. J., J. H. LAWTON. Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space. **Freshwater Biology** v.15, p.105-112, 1985.
- JENNINGS, S., J. K. PINNEGAR, N. V. C. POLUNIN, T. W. BOON. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size-based

trophic structuring in fish communities. **Journal of Animal Ecology** v.70, p.934-944, 2001.

JOBLING M. **Fish bioenergetics**. Chapman & Hall. 1994.

JONSSON, T., B. EBENMAN. Effects of predator-prey body size ratios on the stability of food chains. **Journal of Theoretical Biology** v.193, p.407-417, 1998.

JORGENSEN S. E. **Fundamentals of ecological modeling**, 2nd edition. Elsevier Science B. V. 1994.

JUDSON, O. P. The rise of the individual-based model in ecology. **Trends in Ecology & Evolution** v.9, p.9-14, 1994.

KAISER, H. The dynamics of populations as a result of the properties of individual animals. **Fortshr.Zool.** v.25, p.109-136, 1979.

KAMLER E. **Early life history of fish**. Chapman & Hall. 1992.

KEELING, M. J., H. B. WILSON, S. W. PACALA. Reinterpreting space, time lags, and functional responses in ecological models. **Science** v.290, p.1758-1761, 2000.

KELT, D. A., J. H. BROWN. Diversification of body sizes: patterns and processes in the assembly of terrestrial mammal faunas. In: M. L. MCKINNEY, AND J. A. DRAKE (ed). **Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa and communities**. New York: Columbia University Press. 1998.

Kitchell, J. F., D. E. Schindler, R. Ogutu-Ohwayo, P. N. Reinthal. The Nile perch in lake Victoria: interactions between predation and fisheries. **Ecological Applications** v.7, p.653-664, 1997.

KOLAR, C. S., D. M. LODGE. Progress in invasion biology: predicting invaders. **Trends in Ecology and Evolution** v.16, p.199-204, 2001.

LATINI, A. O., D. P. LIMA-JÚNIOR, H. C. GIACOMINI, R. O. LATINI, D. C. RESENDE, H. M. V. ESPÍRITO-SANTO, D. F. BARROS, T. L. PEREIRA. Alien fishes in lakes of the Doce river basin (Brazil): range, new occurrences and conservation of native communities. **Lundiana** v.5, p.135-142, 2004.

LATINI, A. O., M. PETRERE, JR. Reduction of a native fish fauna by alien species: an example from Brazilian freshwater tropical lakes. **Fisheries Management and Ecology** v.11, p.71-79, 2004.

LEE, C. E. Evolutionary genetics of invasive species. **Trends in Ecology and Evolution** v.17, p.386-391, 2002.

LEIBOLD, M. A. A graphical model of keystone predators in food webs: trophic regulation of abundance, incidence, and diversity patterns in communities. **The American Naturalist** v.147, p.784-812, 1996.

- LEVIN, B. R., M. LIPSITCH, S. BONHOEFFER. Evolution and disease - Population biology, evolution, and infectious disease: Convergence and synthesis. **Science** v.283, p.806-809, 1999.
- LEVIN, S. A. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. **The American Naturalist** v.104, p.413-423, 1970.
- LEVINE, J. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. **Science** v.288, p.852-854, 2000.
- LEVINE, J. M., C. M. D'ANTONIO. Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility. **Oikos** v.87, p.15-26, 1999.
- LEVINS R. **Evolution in Changing Environments - some theoretical explorations**, 1st edition. Princeton: Princeton University Press. 1968.
- LEVINS, R. Coexistence in a variable environment. **The American Naturalist** v.114, p.765-783, 1979.
- LIMA C. A., M. GOULDING. **Os frutos do tambaqui: ecologia, conservação e cultivo na Amazônia**. Brasília: Sociedade Civil Mamirauá. 1998.
- LIMA, S. L., L. M. DILL. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology** v.68, p.619-640, 1990.
- LODGE, D. M. Biological invasions - lessons for ecology. **Trends in Ecology & Evolution** v.8, p.133-137, 1993.
- LOMNICKI, A. Population ecology from the individual perspective. In: D. L. DEANGELIS, L. J. GROSS (ed). **Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems**. New York: Chapman & Hall. 1992.
- LOMNICKI, A. Individual-based models and the individual-based approach to population ecology. **Ecological Modelling** v.115, p.191-198, 1999.
- LONSDALE, W. M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. **Ecology** v.80, p.1522-1536, 1999.
- LOWE-MCCONNELL R. H. **Ecological studies in tropical fish communities**. Cambridge University Press. 1987.
- LUBCHENCO, J. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. **The American Naturalist** v.112, p.23-39, 1978.
- MACARTHUR, R., R. LEVINS. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. **Proceedings of National Academy of Sciences of USA** v.51, p.1207-1210, 1964.

MACARTHUR, R. H. Some generalized theorems of natural selection. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA** v.48, p.1893-1897, 1962.

MACARTHUR, R. H. Species packing, or what competition minimises. **Proceedings of National Academy of Sciences of USA** v.64, p.1369-1375, 1969.

MACARTHUR, R. H. Species packing and competitive equilibrium for many species. **Theoretical Population Biology** v.1, p.1-11, 1970.

MACARTHUR R. H. **Geographical Ecology**., 1st edition. New York: Harper & Row. 1972.

MACARTHUR, R. H., R. LEVINS. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **The American Naturalist** v.101, p.377-385, 1967.

MACARTHUR R. H., E. O. WILSON. **The Theory of Island Biogeography**., 1st edition. Princeton: Princeton University Press. 1967.

MACK, R. N., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT, F. A. BAZZAZ. Biotic invasions: cause, epidemiology, global consequences and control. **Ecological Applications** v.10, p.689-710, 2000.

MAMEDOV, A., S. UDALOV. A computer tool to develop individual-based model for simulation of population interactions. **Ecological modelling** v.147, p.53-68, 2002.

MANGEL, M., C. W. CLARK. Toward a unified foraging theory. **Ecology** v.67, p.1127-1138, 1986.

MANLY B. F. J. **Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in Biology**., 2nd edition. Chapman & Hall/CRC. 1997.

MARTINEZ, N. D. Artifacts or Attributes - Effects of Resolution on the Little Rock Lake Food Web. **Ecological Monographs** v.61, p.367-392, 1991.

MATTHEWS W. J. **Patterns in freshwater fish ecology**. Chapman & Hall. 1998.

MAY, R. M. Qualitative stability in model ecosystems. **Ecology** v.54, p.638-641, 1973a.

MAY R. M. **Stability and complexity in model ecosystems**. Princeton University Press. 1973b.

MCCANN, K. Density-dependent coexistence in fish communities. **Ecology** v.79, p.2957-2967, 1998.

MCDERMOTT, D., K. A. ROSE. An individual-based model of lake fish communities: Application to piscivory stock in Lake Mendota. **Ecological Modelling** v.125, p.67-102, 2000.

- MCPEEK, M. A. Behavioral differences between *Enallagma* species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. **Ecology** v.71, p.1714-1726, 1990.
- MCPEEK, M. A. Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. **The American Naturalist** v.148, p.124-138, 1996.
- MCPEEK, M. A., A. K. SCHROT, J. M. BROWN. Adaptation to predators in a new community: swimming performance and predator avoidance in damselflies. **Ecology** v.77, p.617-629, 1996.
- MENGE, B. A., J. P. SUTHERLAND. Species diversity gradients: synthesis of the role of predation, competition, and temporal heterogeneity. **The American Naturalist** v.110, p.351-369, 1976.
- MILLER, T. E., J. TRAVIS. The evolutionary role of indirect effects in communities. **Ecology** v.77, p.1329-1335, 1996.
- MITTELBACH, G. G., L. PERSSON. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v.55, p.1454-1465, 1998.
- MORIN, P. J. Odonate guild composition: experiments with colonization history and fish predation. **Ecology** v.65, p.1866-1873, 1984a.
- MORIN, P. J. The impact of fish exclusion on the abundance and species composition of larval odonates: results of short-term experiments in a North Carolina farm pond. **Ecology** v.65, p.53-60, 1984b.
- MOYLE, P. B., T. LIGHT. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory. **Biological Conservation** v.78, p.149-161, 1996.
- PACALA, S. W., J. A. SILANDER. Neighborhood models of plant populations dynamics. I. Single-species models of annuals. **The American Naturalist** v.125, p.385-411, 1985.
- PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **The American Naturalist** v.100, p.65-75, 1966.
- PAIVA, M. P., M. PETRERE, JR., A. J. PETENATE, F. H. NEPOMUCENO, E. A. DE VASCONCELOS. Relationship between the number of predatory fish species and fish yield in large north-eastern Brazilian reservoirs. In: I. G. C. P. COWX (ed). **Rehabilitation of freshwater fisheries**. Fishing News Books VL -. 1994.
- PARKER, I. M., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, K. GOODELL, M. WONHAM, P. M. KAREIVA, M. H. WILLIAMSON, B. V. HOLLE, P. B. MOYLE, J. E. BYERS, AND L. GOLDWASSER. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. **Biological Invasions** v.1, p.1-19, 1999.

PARROTT, L., R. KOK. A generic, individual-based approach to modelling higher trophic levels in simulation of terrestrial ecosystems. **Ecological modelling** v.154, p.151-178, 2002.

PERSSON, L. Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior? **The American Naturalist** v.126, p.261-266, 1985.

PERSSON, L., K. LEONARDSSON, A. M. DE ROOS, M. GYLLENBERG, B. CHRISTENSEN. Ontogenetic scaling of foraging rates and the dynamics of a size-structured consumer-resource model. **Theoretical Population Biology** v.54, p.270-293, 1998.

PETERS R. H. **The Ecological Implications of Body Size.**, 1st edition. Cambridge: Cambridge University Press.. 1983.

PETERS R. H. **A Critique for Ecology.** Cambridge: Cambridge University Press. 1991.

PIANKA, E. R. On r- and k-selection. **The American Naturalist** v.104, p.592-597, 1970.

PIMENTEL, D., L. LACH, R. ZUNIGA, D. MORRISON. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. **BioScience** v.50, p.53-65, 2000.

PIMM, S. L. Properties of food webs. **Ecology** v.61, p.219-225, 1980.

PIMM S. L. **Food Webs.** London: Chapman & Hall. 1982.

PIMM, S. L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature** v.307, p.321-326, 1984.

PIMM S. L. **The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities.** Chicago: University of Chicago Press, IL. 1991.

PIMM, S. L., J. H. LAWTON. Number of trophic levels in ecological communities. **Nature** v.268, p.329-331, 1977.

PIMM, S. L., J. H. LAWTON. On feeding on more than one trophic level. **Nature** v.275, p.542-544, 1978.

PITCHER T. J. **Behaviour of teleost fishes.**, 2 edition. Chapman & Hall. 1993.

POLIS, G. 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food web theory. **The American Naturalist** v.138, p.123-155.

POLIS, G. A., R. HOLT. Intraguild predation: the dynamics of complex thropic interactions. **Trends in Ecology & Evolution** v.7, p.151-154.

- POST, W. M., S. L. PIMM. 1983. Community assembly and food web stability. **Mathematical Biosciences** v.64, p.169-192, 1992.
- POUGH F. H., J. B. HEISER, W. N. MCFARLAND. **Vertebrate Life.**, 3rd edition. New York: Macmillan Publishing Company. 1989.
- PYKE, G. H. Optimal foraging theory: a critical review. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.15, p.553-575, 1984.
- RADLOFF, F. G., J. T. DU TOIT. Large predators and their prey in a southern African savanna: a predator's size determines its prey size range. **Journal of Animal Ecology** v.73, p.410-423, 2004.
- RAILSBACK, S. F. Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modelling. **Ecological modelling** v.139, p.47-62, 2001.
- RAILSBACK, S. F., R. H. RAILS LAMBERSON, B. C. HARVEY, W. E. DUFFY. Movement rules for individual-based models of stream fish. **Ecological modelling** v.123, p.73-89, 1999.
- REZNICK, D. N., H. BRYGA, J. A. ENDLER. Experimental induced life history evolution in a natural population. **Nature** v.346, p.357-359, 1990.
- RICKLEFS R. E. **Ecology.**, 3rd edition. New York: W. H. Freeman and Company. 1990.
- RICKLEFS, R. E., D. SCHLUTER. (ed). **Species Diversity in Ecological Communities.** The University of Chicago Press VL -. 1993.
- ROBINSON, J. V., W. D. VALENTINE. The concepts of elasticity, invulnerability and invadability. **Theoretical Population Biology** v.81, p.91-104, 1979.
- ROFF D. A. **The evolution of life histories: theory and analysis.** New York: Chapman and Hall. 1992.
- ROSE, K. A., E. S. RUTHERFORD, D. S. MCDERMOT, J. L. FORNEY, E. L. MILLS. Individual-based model of yellow perch and walleye populations in Oneida Lake. **Ecological Monographs** v.69, p.127-154, 1999.
- ROSENZWEIG M. L. **Species diversity in space and time.** Cambridge University Press. 1995.
- ROSS, R. M., W. A. LELLIS, R. M. BENNETT, C. S. JOHNSON. Landscape determinants of nonindigenous fish invasions. **Biological Invasions** v.3, p.347-361, 2001.
- ROSS, S. T. Mechanisms structuring stream fish assemblages: are there lessons from introduced species. **Environmental Biology of Fishes** v.30, p.359-368, 1991.

- SAKAI, A. K., F. W. ALLENDORF, J. S. HOLT, D. M. LODGE, J. MOLOFSKY, K. A. WITH, S. BAUGHMAN, R. J. CABIN, J. E. COHEN, N. C. ELLSTRAND, D. E. MCCAULEY, P. O'NEIL, I. M. PARKER, J. N. THOMPSON, S. G. WELLER. The population biology of invasive species. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.32, p.305-332, 2001.
- SARGENT, R. C., P. D. TAYLOR, M. R. GROSS. Parental care and the evolution of egg size in fishes. **The American Naturalist** v.129, p.32-46, 1987.
- SAX, D. F., J. H. BROWN. The paradox of invasion. **Global Ecology & Biogeography** v.9, p.363-371, 2000.
- SCHEFFER, M., J. M. BAVECO, D. L. DEANGELIS, K. A. ROSE, E. H. VAN NES. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. **Ecological modelling** v.80, p.161-170, 1995.
- SCHMID, P. E., M. TOKESHI, J. M. SCHMID-ARAYA. Relation between population density and body size in stream communities. **Science** v.289, p.1557-1560, 2000.
- SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.2, p.369-404, 1971.
- SCHOENER, T. W. Field experiments on interespecific competition. **The American Naturalist** v.122, p.240-285, 1983.
- SCHOENER, T. W. Food webs from the small to the large. **Ecology** v.70, p.1559-1589, 1989.
- SCHOENER, T. W., D. A. SPILLER. Is extinction rate related to temporal variability in population size? An empirical answer for orb spiders. **The American Naturalist** v.139, p.1176-1206, 1992.
- SHEA, K., P. CHESSON. Community Ecology theory as a framework for biological invasions. **Trends in Ecology and Evolution** v.17, p.170-176, 2002.
- SHIN, Y. J., P. CURY. Exploring fish community dynamics through size-dependent trophic interactions using a spatialized individual-based model. **Aquat.Living Resour.** v.14, p.65-80, 2001.
- SHINE, R. Why do larger snakes eat larger prey items? **Functional Ecology** v.5, p.493-502, 1991.
- SHNERB, N. M., Y. LOUZOUN, E. BETTELHEIM, S. SOLOMON. The importance of being discrete: life always wins on the surface. **Proceedings of National Academy of Sciences of USA** v.97, p.10322-10324, 2000.
- SIH, A. Optimal behaviour and density-dependent predation. **The American Naturalist** v.123, p.314-326, 1984.

- SIH, A., P. CROWLEY, M. MCPEEK, J. PETRANKA, K. STROHMEIER. Predation, Competition, and prey communities: A review of field experiments. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.16, p.269-311, 1985.
- SIMBERLOFF, D. Community effects of introduced species. In: M. H. NITECKI (ed). **Biotic crisis in ecological and evolutionary time**. New York: Academic Press. 1981.
- SIMBERLOFF, D. Introduced species. In: **Encyclopedia of Environmental Biology**. Academic Press, Inc. 1995.
- SIMBERLOFF, D. Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. **Trends in Ecology and Evolution** v.16, p.273-274, 2001.
- SIMBERLOFF, D., B. V. HOLLE. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? **Biological Invasions** v.1, p.21-32, 1999.
- SINCLAIR, A. R. E., S. MDUMA, J. S. BRASHARES. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. **Nature** v.425, p.288-290, 2003.
- SKELLY, D. K. Field evidence for a behavioral antipredator response in a larval amphibian. **Ecology** v.73, p.704-708, 1992.
- SKELLY, D. K. Activity level and the susceptibility of anuran larvae to predation. **Animal Behaviour** p.465-468, 1994.
- SOMERS, K. M. Allometry, isometry and shape in principal components analysis. **Systematic Zoology** v.38, p.169-173, 1989.
- SPENCER, M. The effects of habitat size and energy on food web structure: an individual-based cellular automata model. **Ecological modelling** v.94, p.299-316, 1997.
- STACHOWICZ, J. J. Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. **Science** v.286, p.1577-1579, 1999.
- STOHLGREN, T. J. BINKLEY, D. CHONG, G.W. KALKHAN, M.A. SCHELL, L.D. BULL, K.A. OTSUKI, Y. NEWMAN, G. BASHKIN, M. SON, Y. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. **Ecological Monographs** v.69, p.25-46, 1999.
- THORP, J. H. Two distinct roles for predators in freshwater assemblages. **Oikos** v.47, p.75-82, 1986.
- THORP, J. H., M. L. COTHRAN. Regulation of freshwater community structure at multiple intensities of dragonfly predation. **Ecology** v.65, p.1546-1555, 1984.
- TILMAN D. **Resource Competition and Community Structure**., 1st edition. Princeton: Princeton University Press, NJ. 1982.
- TILMAN, D. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. **Ecology** v.78, p.81-92, 1997.

TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. **Ecology** v.80, p.1455-1474, 1999.

TOKESHI M. **Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives**. Blackwell Science. 1999.

UCHMANSKI, J. What promotes persistence of a single population: an individual-based model. **Ecological modelling** v.115, p.227-241, 1999.

UCHMANSKI, J. Individual variability and population regulation: an individual-based model. **Oikos** v.90, p.539-548, 2000.

UCHMANSKI, J., V. GRIMM. Individual-based modelling in Ecology: what makes the difference? **Trends in Ecology and Evolution** v.11, p.437-441, 1996.

VAN NES, E. H., E. H. R. R. LAMMENS, M. SCHEFFER. PISCATOR, an individual-based model to analyze the dynamics of lake fish communities. **Ecological modelling** v.152, p.261-278, 2002.

VANDERMEER, J. H. Niche theory. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.3, p.107-132, 1972.

VANDERMEER J. H. **Elementary Mathematical Ecology**., 1st edition. New York: John Wiley and Sons. 1981.

VAZZOLER A. E. A. M. **Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá; São Paulo: EDUEM; SBI. 1996.

VIDELER J. J. **Fish swimming**. Chapman & Hall. 1993.

VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature** v.118, p.558-560, 1926.

WARREN, J., C. TOPPING. Trait evolution in an individual-based model of herbaceous vegetation. **Evolutionary Ecology** v.15, p.15-35, 2001.

WELCOMME, R. L. International introductions of inland aquatic species. **FAO Fisheries Technical Papers** v.294, p.1-318, 1988.

WELLBORN, G. A., D. K. SKELLY, E. E. WERNER. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.27, p.337-363, 1996.

WERNER, E. E. The Mechanisms of Species interactions and Community Organization in Fish. In: D. R. STRONG, JR., S. SIMBERLOFF, L. G. ABELE, A. B. C. P. THISTLE (ed). **Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence**. Princeton University Press VL -. 1984.

- WERNER, E. E., B. R. ANHOLT. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. **The American Naturalist** v.142, p.242-272, 1993.
- WERNER, E. E., J. F. GILLIAM. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. **Annual Review of Ecology and Systematics** v.15, p.393-425, 1984.
- WERNER, E. E., D. J. HALL. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). **Ecology** v.55, p.1042-1052, 1974.
- WEST, G. B., J. H. BROWN, B. J. ENQUIST. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. **Science** v.276, p.122-126, 1997.
- WILCOVE, D., D. ROTHSTEIN, J. DUBOW, A. PHILIPS, E. LOSOS. Quantifying threats to imperiled species in the United States. **BioScience** v.48, p.607-615, 1998.
- WILLIAMS, R. J., N. D. MARTINEZ. Simple rules yield complex food webs. **Nature** v.404, p.180-183, 2000.
- WILLIAMSON, M., A. FITTER. The varying success of invaders. **Ecology** v.77, p.1661-1665, 1996.
- WILSON, W. G. Lotka's game in predator-prey theory: linking populations to individuals. **Theoretical Population Biology** v.50, p.368-393, 1996.
- WINEMILLER, K. O., K. A. ROSE. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** v.49, p.2196-2218, 1992.
- WOODWARD, G., B. EBENMAN, M. C. EMMERSON, J. M. MONTOYA, J. M. OLESEN, A. VALIDO, P. H. WARREN. Body size in ecological networks. **Trends in Ecology and Evolution** v.20, p.402-409, 2005.
- WOODWARD, G., A. G. HILDREW. Invasion of a stream food web by a new top predator. **Journal of Animal Ecology** v.70, p.273-288, 2001.
- WOODWARD, G., A. G. HILDREW. Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. **Journal of Animal Ecology** v.71, p.1063-1074, 2002.
- WOOTON R. J. **Fish ecology**. New York: Blackie. 1992.
- YODZIS, P. Environment and Trophodiversity. In: R. E. RICKLEFS, D. C. SCHULUTER (ed). **Species Diversity in Ecological Communities**. The University of Chicago Press VL -. 1993.
- ZARET, T. M. Predator-prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem. **Ecology** v.53, p.248-257, 1972.

ZARET, T. M. The ecology of introductions: a case-study from a Central American lake. **Environmental Conservation** v.1, p.308-309, 1975.

ZARET, T. M., R. T. PAINE. Species introductions in a tropical lake. **Science** v.182, p.449-455, 1973.

ZAVALETA, E. S., R. J. HOBBS, A. MOONEY. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. **Trends in Ecology and Evolution** v.16, p.454-459, 2001.

ANEXOS

Anexo 1. Glossário dos símbolos utilizados para a descrição do modelo.

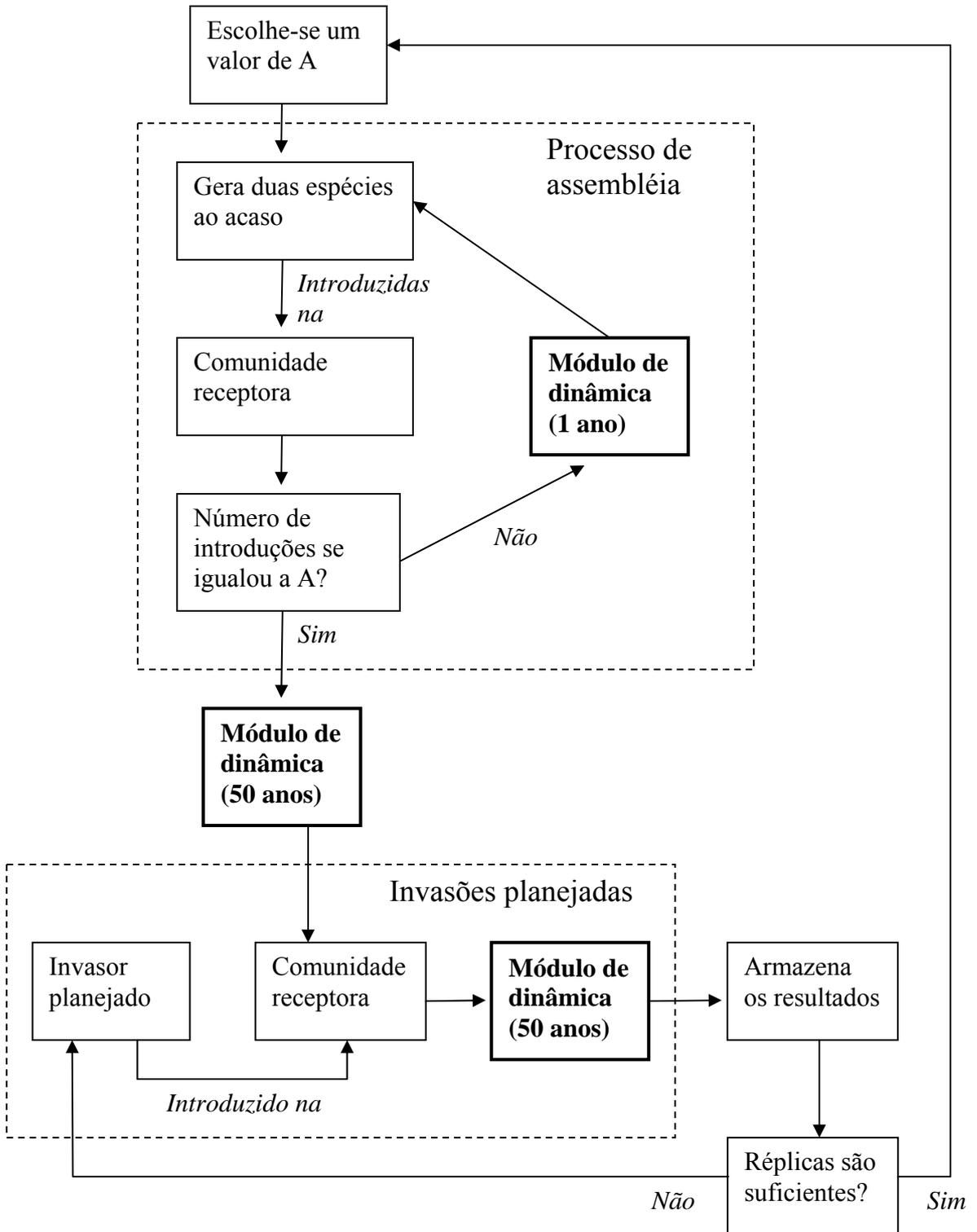
Símbolo	Unidade	Descrição
a	$g^{(1-b)}$ /semana	Constante da função de ingestão Máxima.
b	No. puro	Expoente da função de ingestão máxima
A		Número de eventos de assembléia, ou de introduções, que precederam a criação de uma comunidade
Bcol	g	Biomassa de recolonização do recurso numa célula espacial exaurida
Bini	g	Biomassa inicial do super-indivíduo, num dado intervalo de tempo, antes dele sofrer predação
Bpar	g/semana	Biomassa predada de um super-indivíduo, por semana
B _t	g	Biomassa (em gramas) de um recurso basal, num dado espaço, no intervalo de tempo t
c	$g^{(1-d)}$ /semana	Constante metabólica
d	No. puro	Expoente metabólico
C	g^2	Saldo cumulativo de peso. É calculado, através de uma integral definida entre zero e Pmax como a área entre as funções potência que definem a ingestão máxima e o gasto.
Can		Fator extra de ordenação de indivíduos da mesma espécie de um predador, que determina sua susceptibilidade ao canibalismo
C _t	g/semana	Biomassa de um recurso basal que foi predada num dado espaço, numa semana
e	g/cm^f	Fator de condição da relação peso/comprimento
f	No. puro	Expoente da relação peso/comprimento
E		Eficiência de predação. É calculada como uma função inversa da generalidade, δ/G
δ	No. puro	Constante da função de E(eficiência) vs generalidade (G)
h		Constante da função do saldo cumulativo de crescimento
u	No. puro	Expoente da função do saldo cumulativo de crescimento
i(max)		Número de linhas da matriz espacial
IF	g^b	Intensidade de forrageamento
IND		Matriz dos indivíduos. Cada linha representa um (super)indivíduo, e cada coluna, uma informação sobre seu estado ou sobre seus parâmetros bionômicos
Ing	g/semana	Biomassa (em gramas) ingerida por um super-indivíduo num dado intervalo de tempo
IR	semana	Intervalo reprodutivo, entre o início de um período reprodutivo e o próximo
j(max)		Número de colunas da matriz espacial
JI	cm	Limite inferior da janela de predação
JS	cm	Limite inferior da janela de predação
K	g	Capacidade suporte do recurso

L	semana/g ^z	Coefficiente da função de longevidade
z	No. puro	Expoente da função de longevidade
Li		Coefficiente de inclinação da relação linear entre o comprimento e o limite inferior da janela de predação
Ls		Coefficiente de inclinação da relação linear entre o comprimento e o limite superior da janela de predação
G	No. puro	Generalidade de dieta, resultante da diferença entre <i>Ls</i> e <i>Li</i>
N	indivíduo	Número de constituintes de um super-indivíduo
n		Parâmetro da distribuição binomial positiva. Representa o número máximo de tentativas que um dado (super)indivíduo terá para se movimentar no grid espacial.
nrec		Número de recursos basais
OVOS		Matriz temporária dos recém nascidos. Tem a mesma estrutura da matriz IND, sendo anexada a ela ao final do intervalo em que foi criada
p		Parâmetro da distribuição binomial positiva. Usado como a probabilidade de movimentação de um (super)indivíduo de uma unidade espacial para sua vizinha. Também é usado como a probabilidade de uma espécie se extinguir durante uma simulação nos experimentos de invasões planejadas.
P ₀	g	Peso do filhote ao nascer
PD	g/semana	Peso desovado por um dado (super)indivíduo numa semana
pi	No. puro	Proporção do saldo entre ingestão e gasto que é alocada para o crescimento em peso irreversível
Pmat	No. puro	Proporção de Pmax em que o indivíduo se torna adulto
Pmax	g	Peso máximo potencial
qa	No. puro	Condição máxima do adulto, razão entre peso reversível (incluindo gônadas) e peso irreversível
qj	No. puro	Condição máxima do juvenil, razão entre peso reversível e peso irreversível
q	No. puro	Representação genérica da condição máxima, podendo ser qj ou qa, se o indivíduo for juvenil ou adulto.
R	1/semana	Taxa intrínseca de crescimento em biomassa do recurso, por semana.
r ₁ e r ₂	cm	Limites inferior e superior do tamanho de um recurso
R1, R2, ...R20		Identificação dos recursos basais
REC		Matriz espacial com as biomassas dos recursos
S	g/semana	Saldo entre ingestão e gasto por semana
Smax	g	Peso irreversível crítico, acima do qual os super-indivíduos são dissociados
TD	No. puro	Tempo de desova, em proporção de IR, determina o período em que ocorrerá a desova
Tmax	ano	Longevidade
tt	semana	Tempo transcorrido após o início de um período de desova
w	No. puro	Proporção do peso reversível desovado que se torna filhotes
X	g	Peso irreversível

Y	g	Peso reversível
β	No. puro	Constante da função de IF vs ingestão potencial
γ	No. De quadrados percorridos/	Constante da função de movimentação vs IF(intensidade de forrageamento)
μ	No. De quadrados percorridos	Valor esperado de uma distribuição binomial. Representa o número médio de quadrados que um (super)indivíduo deverá atravessar num dado intervalo de tempo. Calculado como $p*n$
ω	No. puro	Fator usado na ordenação dos indivíduos para consumo. Calculado como $IF*E$

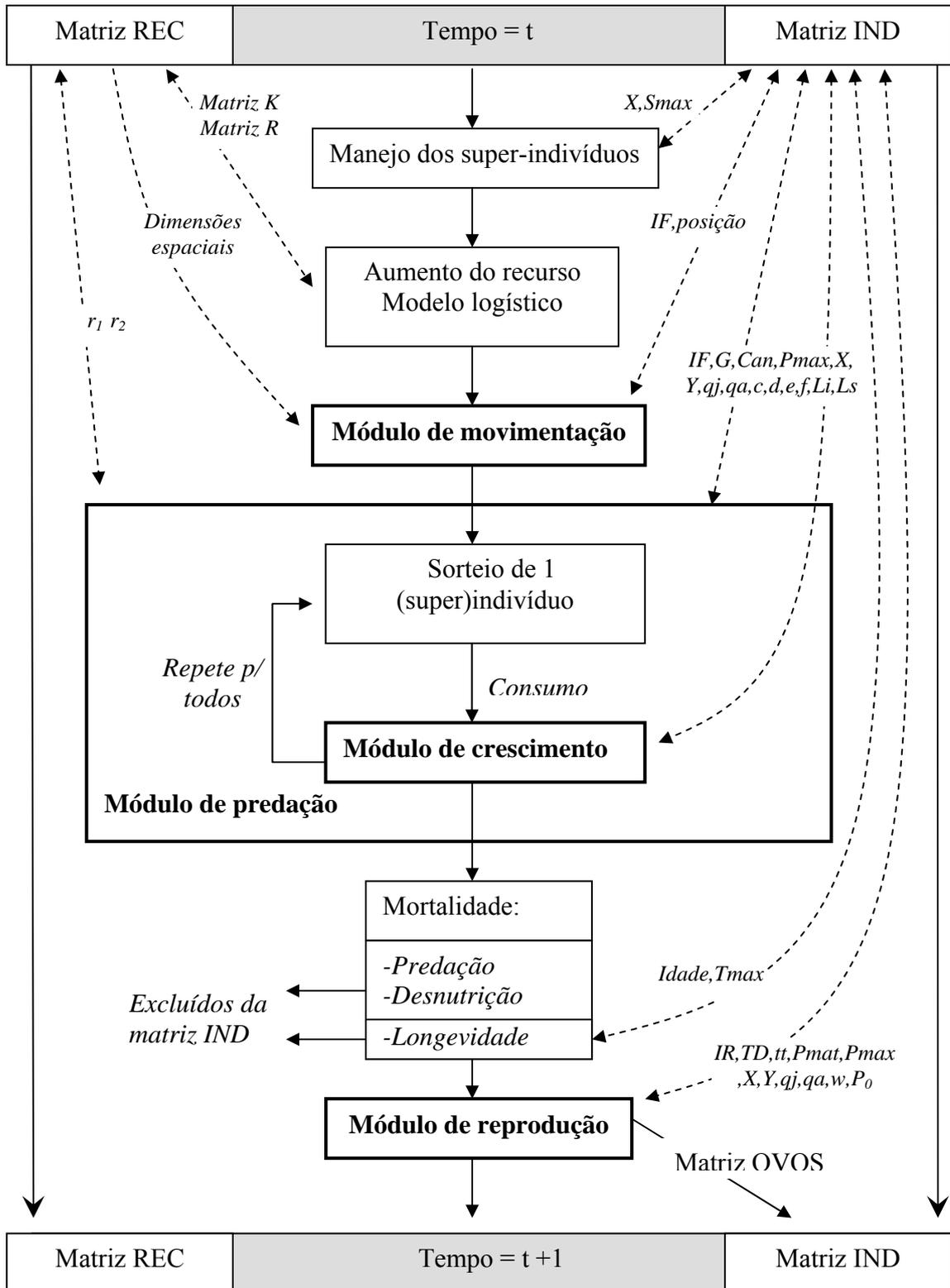
Anexo 2. Módulo dos experimentos de invasões

Esquema da organização das simulações para a construção das comunidades (processo de assembléia) e para os experimentos com invasões planejadas. O módulo de dinâmica está em negrito porque será explicado mais detalhadamente em outro esquema. Os símbolos estão explicados no Anexo 1.



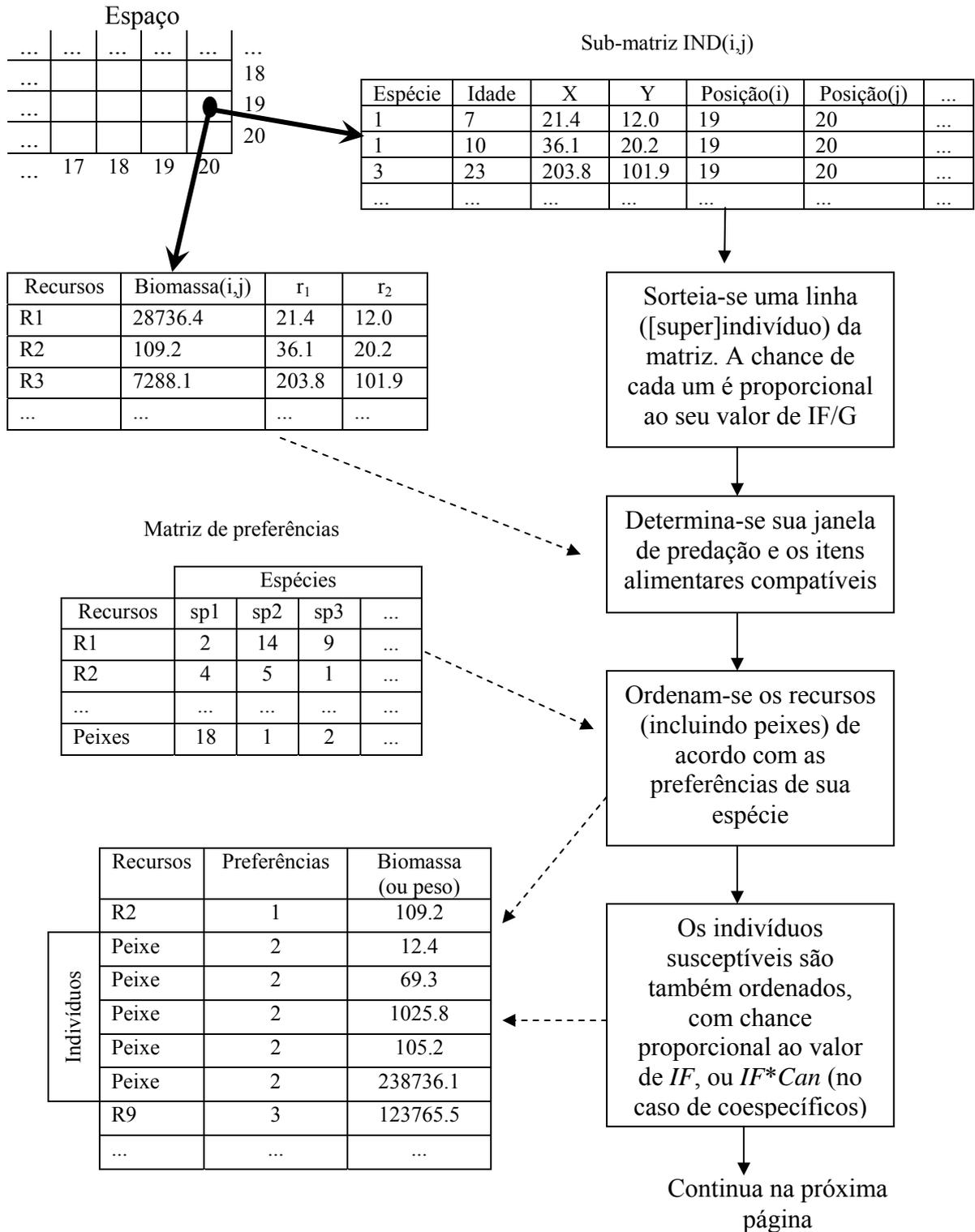
Anexo 3. Módulo de dinâmica

Esquema dos processos que promovem a dinâmica da comunidade (composta pela matriz espacial de recursos, REC, e a matriz dos indivíduos consumidores, IND), durante uma semana. As setas contínuas indicam a seqüência de execução dos módulos. As setas tracejadas indicam influências entre as matrizes e os módulos (setas duplas indicam influência mútua). Sobre cada uma estão mostrados os atributos dos indivíduos ou dos recursos que determinam o funcionamento de cada módulo. Os módulos marcados em negrito serão detalhados nos Anexos 4,5, 6 e 7. Os símbolos estão explicados no Anexo 1.



Anexo 4. Módulo de predação

Esquema das etapas dentro do módulo de predação, que promove toda a dinâmica de alimentação e crescimento corporal. O espaço é representado por uma matriz 20x20. As interações são localizadas, ocorrendo apenas entre indivíduos e recursos co-ocorrentes numa célula da referida matriz (no caso abaixo, a célula da linha 19, coluna 20). Cada linha da matriz IND representa um (super)indivíduo, e cada coluna, uma informação a seu respeito (espécie, idade, etc...). As setas contínuas indicam a seqüência de processos, e as tracejadas, influências entre matrizes e processos. Os símbolos estão explicados no Anexo1.





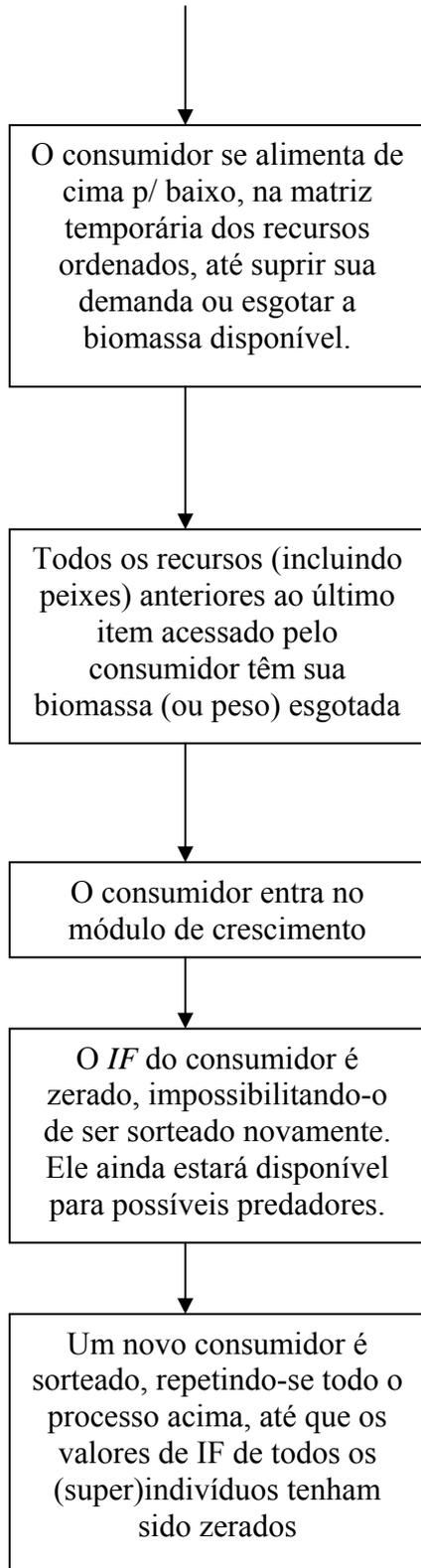
Recursos	Preferências	Biomassa (ou peso)
R2	1	109.2
Peixe	2	12.4
Peixe	2	69.3
Peixe	2	1025.8
Peixe	2	105.2
R9	3	123765.5
...

Recursos	Preferências	Biomassa (ou peso)
R2	1	0
Peixe	2	7.9
R9	3	123765.5
...



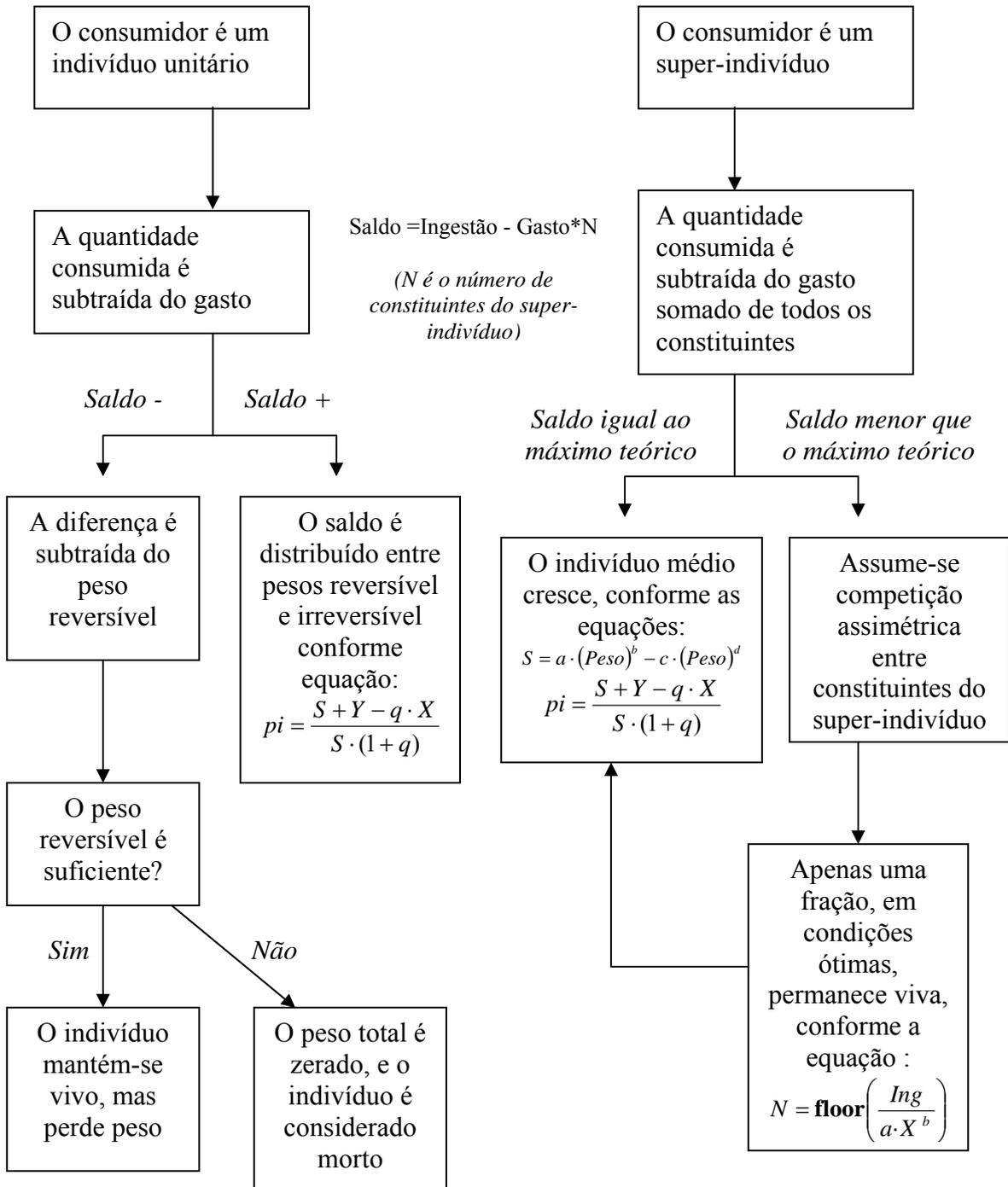
Se o último item consumido (indicado pela seta horizontal) for um indivíduo unitário, este terá seu peso zerado. Se for um super-indivíduo, o número de constituintes diminui, de acordo com a equação:

$$N = \text{floor} \left(\frac{B_{ini} - B_{par}}{X + Y} \right)$$



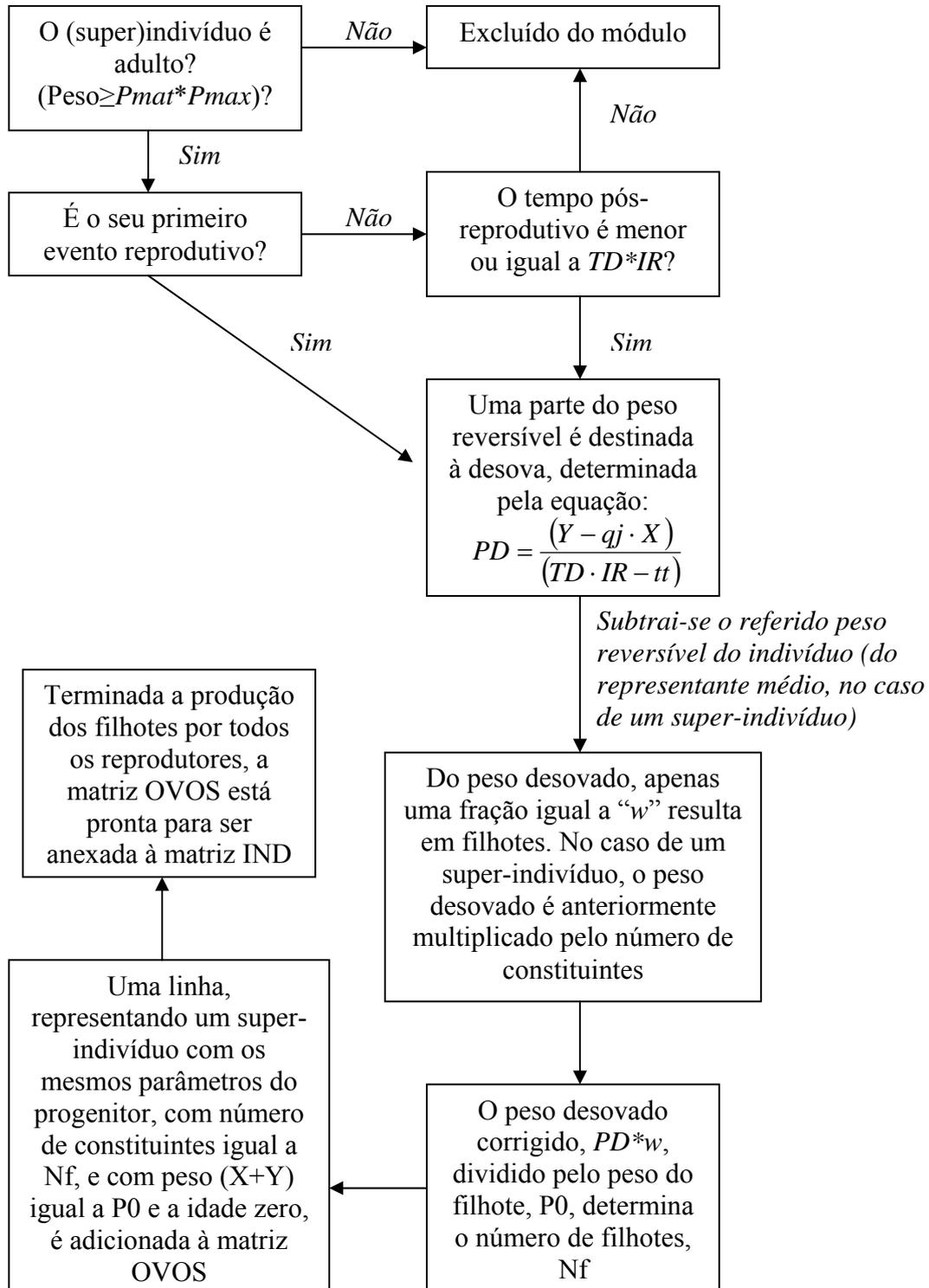
Anexo 5. Módulo de crescimento

A Ingestão, para um super-indivíduo, é referente ao peso total do alimento consumido por todos os constituintes. O gasto é fixo para um dado tamanho, e é referente à quantidade de peso perdida por apenas um indivíduo unitário ou o indivíduo médio do super-indivíduo.



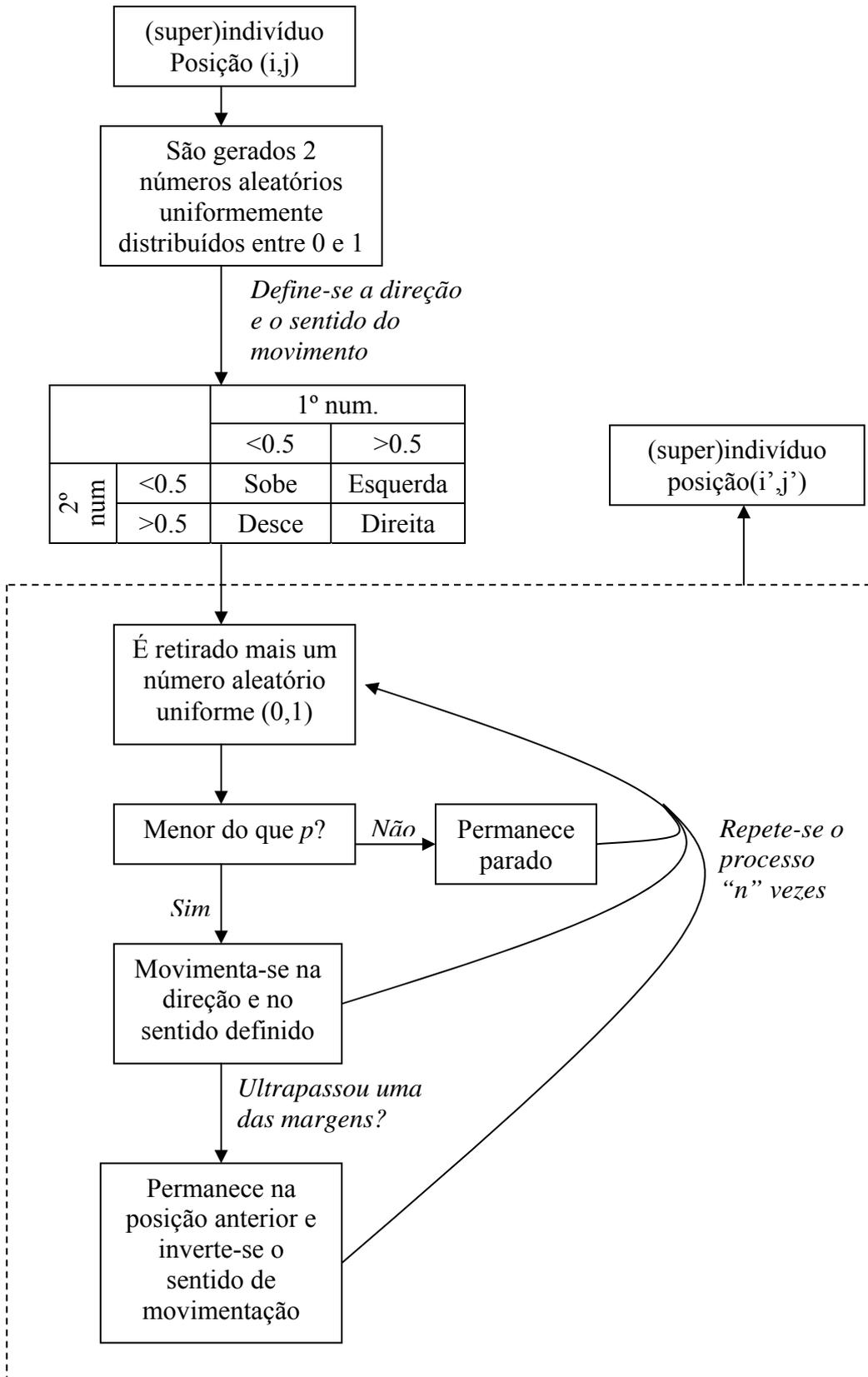
Anexo 6. Módulo de reprodução

Esquema das seqüências no módulo de reprodução, executadas para cada (super)indivíduo em cada intervalo de tempo.



Anexo 7. Módulo de movimentação

O módulo é executado independentemente para cada (super)indivíduo. p é o parâmetro que dá a chance de um (super)indivíduo se movimentar para um dos quadrados vizinhos, seguindo a direção e o sentido pré-estabelecidos. n é o parâmetro que define quantas chances o (super)indivíduo terá para se movimentar em uma semana. Ele define consequentemente o número máximo de quadrados que o (super)indivíduo poderá atravessar nesse período.



Anexo 8. Rotina programada no Matlab® para a implementação do modelo e execução dos experimentos

Módulo dos experimentos de invasão

```
S=2;
linha=0;
EXT=[];
PMED=[];
BION=[];
for A=[20 60 100];%numero de invasoes
    parametrosMBI
    MP=[];%matriz de preferencias (inclui na primeira linha a
        identificação das especies)
    for h=1:A*S
        MP(:,h)=[h randperm(nrec+1)]';
    end
    RIQUEZA=[];
    Ind=[]; %"limpa" a comunidade para um novo processo de assembleia
    Sfin=0;
    ext=[0 0];
    Ext=zeros(S*A,1); %tempo para extinção dos invasores
    Pmed=zeros(S*A,1); %taxa de predação por unidade de biomassa, para
        cada especie
    for a=1:A
        [Arivers,bion]=gInd(S,limites,[(a-1)*S+1:a*S]'...
            ...repmat(propag,S,1)],pdesv,ncol,esp,d,C);
        Ind=[Ind;Arivers];
        BION=[BION;bion];
        RIQUEZA=[RIQUEZA;Sfin]
        nui=[ext(ext(:,2)==tmax,:);[(a-1)*S+1:a*S]'...
            ...repmat(propag,S,1)]]; %nui eh importante para identificar
as
        especies
        %o invasor sempre esta no final da
        sequencia
        mp=MP(:,nui(:,1)'); %mp tem tantas colunas quantas forem as
            especies da comunidade

[Nmed,Bmed,Ndif,Bdif,DistB,DistR,Sat,Rdif,Sfin,Col,NatExt,ext,...
PrediB,Ind,rec]=MBI8funA(Ind,rec,arec,recol,R,K,mp,nui,tpm,gam,...
    ...tmax,dt,Smax,cf);

    Pmed(nui(:,1)')=(Ext(nui(:,1)')*.Pmed(nui(:,1)')+PrediB.*...
        ...ext(:,2))./(Ext(nui(:,1)')+ext(:,2));
        %Pmed eh uma media ponderada das taxas de predação ao longo de
        todo o processo de assembleia
    Ext(nui(:,1)')=Ext(nui(:,1)')+ext(:,2);
end
RIQUEZA=[RIQUEZA;Sfin]
nui=[ext(ext(:,2)==tmax
mp=MP(:,nui(:,1)')];%mp tem tantas colunas quantas forem as especies
da
        comunidade
tmax=round(50*365/7);
```

```

[Nmed,Bmed,Ndif,Bdif,DistB,DistR,Sat,Rdif,Sfin,Col,NatExt,ext,PrediB,IND,REC]=MBI8funA(Ind,rec,arec,recol,R,K,mp,nui,tpm,gam,tmax,dt,Smax,cf);

Pmed(nui(:,1))=(Ext(nui(:,1)).*Pmed(nui(:,1))+PrediB.*ext(:,2))./(Ext(nui(:,1))+ext(:,2)));
    %Pmed eh uma media ponderada das taxas de predação ao longo de todo o processo de assembleia
    Ext(nui(:,1))=Ext(nui(:,1))+ext(:,2);
    NUI=[ext(ext(:,2)==tmax,:)]';
    RIQUEZA=[RIQUEZA;Sfin]';
    EXT=[EXT;Ext]';
    PMED=[PMED;Pmed]';
    for rep=1:3
        for ui=[0 0.05 0.1]
            for us=[ui+0.1 ui+0.3 ui+0.5]
                rand('state',rep);
                linha=linha+1;
                pwin=us-ui;
                limites=[0 0 0.6 d 0.7 1 0.01 ui us 0...
                    ...7000 0.25 0.5 52 0 0 0.5;...
                    ...0 0 0.6 d 0.7 1 0.01 ui us 0
                    ...7000 0.25 0.5 52 0 0 0.5];
                Invasor=gInd(1,limites,[S*A+1 propag],pdesv,ncol,esp,d,C);
                Ind=[IND;Invasor]';
                nui=[NUI;[S*A+1 propag]]';
                MP(:,S*A+1)=[S*A+1;[21:1]]';
                mp=MP(:,nui(:,1))';
[Nmed,Bmed,Ndif,Bdif,DistB,DistR,Sat,Rdif,Sfin,Col,NatExt,ext,PrediB,IND,rec]=MBI8funA(Ind,REC,arec,recol,R,K,mp,nui,tpm,gam,tmax,dt,Smax,cf);

                RESULT(linha,1)=A;
                RESULT(linha,2)=RIQUEZA(end);
                RESULT(linha,3)=ui;
                RESULT(linha,4)=pwin;
                RESULT(linha,5)=Nmed(end,2);
                RESULT(linha,6)=Bmed(end,2);
                RESULT(linha,7)=Ndif(end,2);
                RESULT(linha,8)=Bdif(end,2);
                if size(Ndif,1)>1
                    RESULT(linha,9)=mean(Ndif(1:end-1,2));
                    RESULT(linha,10)=mean(Bdif(1:end-1,2));
                    RESULT(linha,11)=mean(Ndif(1:end-1,2)<0);
                    RESULT(linha,12)=mean(Bdif(1:end-1,2)<0);
                else
                    RESULT(linha,9)=NaN;
                    RESULT(linha,10)=NaN;
                    RESULT(linha,11)=NaN;
                    RESULT(linha,12)=NaN;
                end
                RESULT(linha,13)=Sat;
                RESULT(linha,14)=Col;
                RESULT(linha,15)=NatExt;
                RESULT(linha,16)=ext(end,2);
                RESULT(linha,17)=mean(Rdif);
                RESULT(linha,18)=DistB;
                RESULT(linha,19)=DistR;

```

```

        save RESULTADO RESULT EXT PMED BION IND REC
    end
end
end
end
end

```

Parâmetros para inicialização das dinâmicas

```

esp=[20 20];
Rlim=[exp(linspace(0,log(18),11))-1]';
arec=zeros(10,4); %atributos dos recursos
arec(:,1)=Rlim(1:end-1);
arec(:,2)=Rlim(2:end);
mR=sum(arec(:,[1 2]),2)/2;
arec(:,3)=0.02*mR.^-0.275;
arec(:,4)=5000000;
arec=[arec;arec];
recol=1;

d=0.86;
cmax=1;
C=0.2;
wlim=[10;50000]; %peso em gramas
tpm=1;
[alim,blim]=w_ab(wlim,cmax,d,C.*wlim.^1.5);
gam=(max(esp)/2)/constmax(alim(2),blim(2),wlim(2));
cf=0.5; %fator de conversao. Proporcao da massa reversivel convertida
em
    gametas
%      a b c  d qj  qa  p0  Li Ls Tmax Pmax td pmat ir p n can
limites=[0 0 0.2 d 0.7 0.8 0.001 0 0.05 0 wlim(1) 0 0.1 4 0 0 0;
        0 0 1 d 0.7 1.5 0.065 0.1 0.6 0 wlim(2) 1 0.8 52 0 0
1];
%ir eh medido em semanas.
propag=10;
pdesv=0;
tmax=round(1*365/7);
dt=7/365; %quantos anos tem uma semana (a unidade de tempo no MBI)
Smax=1000; %massa irreversivel maxima, a partir da qual os
    superindividuos se dissociam
ncol=17; %numero de colunas de Ind
nrec=size(arec,1);
R=repmat(reshape(arec(:,3),1,1,nrec),esp(1),esp(2));
K=repmat(reshape(arec(:,4)/(esp(1)*esp(2)),1,1,nrec),esp(1),esp(2));
rec=K; % inicializa a matriz tridimensional dos recursos
recol=1;

%      1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14
%Ind=[ind sp sexo idade X Y consumo gasto posi-i posi-j IF vi ni
tt]
%      1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17
%      [ a b c d qj qa w0 ui us longev pmax td pmat ir p n can];

```

Módulo de inicialização da matriz IND

```

function [Ind,bion]=gInd(S,limites,nui,pdesv,ncol,esp,d,C)

```

```

limites(:,[7 11])=log(limites(:,[7 11]));
ampli=abs(limites(2,:)-limites(1,:));
bion=rand(S,size(ampli,2)).*repmat(ampli,S,1)+repmat(limites(1,:),S,1)
;
bion(bion(:,8)>bion(:,9),[8 9])=fliplr(bion(bion(:,8)>bion(:,9),[8
9]));
%se o alguns valores de ui forem maiores que us, as posições sao
troçadas
bion(:,14)=round(bion(:,14));
limites(:,[7 11])=exp(limites(:,[7 11]));
bion(:,[7 11])=exp(bion(:,[7 11]));
[bion(:,1),bion(:,2)]=w_ab(bion(:,11),bion(:,3),d,C.*bion(:,11).^1.5);
%acerta a e b de acordo com wmax
bion(:,10)=1.5*1.835*bion(:,11).^0.2405;
%acerta a longevidade
%o intervalo reprodutivo eh medido em semanas. A idade e longevidade,
em anos.

Ind=[]; %futura matriz da comunidade
for m=nui(:,1)'
    f=nui(nui(:,1)==m,2); %usado para aumentar as linhas de acordo com
nui
    Ind(end+1:end+f,1:ncol,1:2)=zeros(f,ncol,2); % cria as linhas para
a
                                                especie
    Ind(end-f+1:end,2)=m; % identifica a especie
    %Ind(end-f+1:end-f/2+1,3)=1; % a primeira metade, macho
    %Ind(end-f/2+1:end,3)=2; %a segunda metade, femea
    for y=1:length(limites)
        Ind(end-
f+1:end,y,2)=randn(f,1)*pdesv*ampli(y)+bion(find(nui(:,1)==m),y);
        %gera os paramentos individuais

Ind(Ind(:,2,1)==m&(Ind(:,y,2)<limites(1,y)|Ind(:,y,2)>limites(2,y)),y,
2)=bion(find(nui(:,1)==m),y); %aqueles valores que ultrapassaram os
limites
                adquirem o valor da media (bion)
        Ind(:,14,2)=round(Ind(:,14,2));
end
    %Ind(Ind(:,8,2)>Ind(:,9,2),[8
9],2)=fliplr(Ind(Ind(:,8,2)>Ind(:,9,2),[8 9],2)); %se o alguns valores
de
                                                ui forem maiores
que
                                                us, as posições sao
troçadas
    Ind(end-f+1:end,12,2)=ceil(Ind(end-f+1:end,12,2).*Ind(end-
f+1:end,14,2));
    Ind(end-f+1:end,5)= Ind(end-f+1:end,11,2).*Ind(end-
f+1:end,13,2)./(1+Ind(end-f+1:end,5,2));%Ind(end-f+1:end,7,2);
    %inicializa massa-i como o tamanho para maturação (usando q=qj)
    Ind(end-f+1:end,6)=Ind(end-f+1:end,5).*Ind(end-f+1:end,5,2);
    %inicializa massa-r como m-mi
    Ind(end-f+1:end,13)=1;
    %inicializa ni=1 para todos
    Ind(end-f+1:end,[9 10])=[unidrnd(esp(1),f,1) unidrnd(esp(2),f,1)];
    %distribui individuos aleatoriamente no espaço
end

```

```
Ind(:,1)=[1:sum(nui(:,2))];
%numera os individuos
```

Módulo de dinâmica

```
%consumo potencial eh baseado no peso total
%parametros b & d sao fixos, a & c variam.
%produção de gonadas eh dada pela diferença entre o peso reversivel e
a condição juvenil
%proporção reprodutiva(pr) eh desconsiderada. No seu lugar entra o
parametro tempo reprodutivo(tr).
% o tempo reprodutivo, na matriz "limites" eh a proporção do
intervalo reprodutivo em que ocorrerá desova.
% na matriz Ind o tr eh convertido para unidades de tempo
(arredondado para cima).
```

function

```
[Nmed,Bmed,Ndif,Bdif,DistB,DistR,Sat,Rdif,Sfin,Col,NatExt,ext,PrediB,I
nd,rec,tsimul]=MBI8funA(Ind,rec,arec,recol,R,K,mp,nui,tpm,gam,tmax,dt,
Smax,cf)
```

```
tic
```

```
ntot=max(Ind(:,1)); %o numero total de individuos em toda a dinamica
gilmour=0;
```

```
for sp=nui(:,1)'
    gilmour=gilmour+1;
    waters(gilmour,1)=sum(Ind(Ind(:,2)==sp,13));
    wright(gilmour,1)=sum(sum(Ind(Ind(:,2)==sp,[5...
        ...6]),2).*Ind(Ind(:,2)==sp,13));
```

```
end
```

```
nrec=size(rec,3);
```

```
if size(rec,1)==1&size(rec,2)==1
```

```
    mason=reshape(rec,nrec,1,1);
```

```
elseif (size(rec,1)==1&size(rec,2)>1)|(size(rec,2)==1&size(rec,1)>1)
```

```
    mason=reshape(sum(rec),nrec,1,1);
```

```
else
```

```
    mason=reshape(sum(sum(rec)),nrec,1,1);
```

```
end
```

```
Ndif=[nui(:,1) waters];
```

```
Bdif=[nui(:,1) wright];
```

```
DistB=wright;
```

```
ext=[nui(:,1) zeros(size(nui(:,1)))];
```

```
Nmed=Ndif;
```

```
Bmed=Bdif;
```

```
R0=mason;
```

```
Rdif=mason;
```

```
DistR=mason;
```

```
Sat=sum(arec(:,4)-mason)/sum(arec(:,4));
```

```
PrediB=0;
```

```
for t=1:tmax
```

```
    % manejo de superindividuos
```

```
        IndS=Ind(Ind(:,5,1)>Smax&Ind(:,13,1)>1,,:);
```

```
        Ind=Ind(Ind(:,5,1)<Smax|Ind(:,13,1)==1,,:);
```

```

if size(IndS,1)>=1
    for n=1:size(IndS,1)
        ri=IndS(n,13,1);
        IndS(n,13,1)=1;
        Ind=[Ind;repmat(IndS(n,:,:),ri,1)];
    end
end
% recurso
    rec(rec==0)=recol;
    rec=rec.*(1+R.*(1-rec./K)); %crescimento logistico
% movimentação e forrageamento

[Ind(:,11),Ind(:,8)]=forrag3(Ind(:,5),Ind(:,6),Ind(:,1,2),Ind(:,2,2),.
..
                                Ind(:,3,2),Ind(:,4,2),1);
    Ind(:,[9 10])=movi3(rec(:, :, 1),Ind(:,[9 10]),gam*Ind(:,11));

    for i=1:size(rec,1) %corre a simulação por cada unidade espacial
        (linhas)
        for j=1:size(rec,2) %(colunas)
% predação
            indij1=Ind(Ind(:,9)==i&Ind(:,10)==j, :, 1);
            indij2=Ind(Ind(:,9)==i&Ind(:,10)==j, :, 2);
            if size(indij1,1)>=1

[indij1(:,5),indij1(:,6),indij1(:,7),indij1(:,13),rec(i,j,:),predi]=pr
edacao2(indij1(:,2),indij1(:,5),...

indij1(:,6),indij1(:,8),indij1(:,11),indij1(:,12),indij1(:,13),indij2(
:,1),indij2(:,2),...

indij2(:,5),indij2(:,6),indij2(:,8),indij2(:,9),indij2(:,17),rec(i,j,:
),arec(:,[1 2]),mp);
            wright(wright==0)=eps;
            PrediB=(PrediB.*(t-1)+sum(predi,2)./wright)/t;
            Ind(Ind(:,9)==i&Ind(:,10)==j, :, 1)=indij1;
            Ind(Ind(:,9)==i&Ind(:,10)==j, :, 2)=indij2;
        end
    end
end
% mortalidade
    Ind=Ind(Ind(:,13,1)>0, :, :); %somente individuos com n>0 sobrevivem
% reprodução
    [ovos,Ind,tr,gonada,desova]=parteno3(Ind,cf,ntot); %reproduz
% idade e situação reprodutiva
    Ind(:,4)=Ind(:,4)+dt; %Envelhece
    Ind(Ind(:,12)==1,14)=Ind(Ind(:,12)==1,14)+1; %aumenta o intervalo
reprodutivo

Ind(Ind(:,12)==0&(Ind(:,5)+Ind(:,6))>=(Ind(:,11,2).*Ind(:,13,2)),14)=.
..
    %individuos virgens e recém maduros

Ind(Ind(:,12)==0&(Ind(:,5)+Ind(:,6))>=(Ind(:,11,2).*Ind(:,13,2)),14,2)
-tpm; %tornam aptos(adquirem intervalo=ir)

Ind(Ind(:,12)==0&(Ind(:,5)+Ind(:,6))>=(Ind(:,11,2).*Ind(:,13,2)),12)=1
; %atualização da identificação dos maduros

```

```

        Ind=Ind(Ind(:,4)<Ind(:,10,2),:,:); %morrem todos individuos que
        ultrapassarem a longevidade
    if size(ovos,1)>0
        Ind=[Ind;ovos]; %os ovos sao incluidos na comunidade
    end
    %armazenamento de informacoes
    gilmour=0;
    for sp=nui(:,1)'
        gilmour=gilmour+1;
        waters(gilmour,1)=sum(Ind(Ind(:,2)==sp,13));
        wright(gilmour,1)=sum(sum(Ind(Ind(:,2)==sp,[5
6]),2).*Ind(Ind(:,2)==sp,13));
    end
    Nmed(:,2)=Nmed(:,2)+waters;
    Bmed(:,2)=Bmed(:,2)+wright;
    if size(rec,1)==1&size(rec,2)==1
        mason=reshape(rec,nrec,1,1);
    elseif
(size(rec,1)==1&size(rec,2)>1)|(size(rec,2)==1&size(rec,1)>1)
        mason=reshape(sum(rec),nrec,1,1);
    else
        mason=reshape(sum(sum(rec)),nrec,1,1);
    end
    ext(:,2)=ext(:,2)+(waters>0);
end
Ndif(:,2)=(waters-Ndif(:,2))./Ndif(:,2);
Bdif(:,2)=(wright-Bdif(:,2))./Bdif(:,2);
Nmed(:,2)=Nmed(:,2)/(tmax+1);
Bmed(:,2)=Bmed(:,2)/(tmax+1);
Rdif=(mason-Rdif)./Rdif;
Sfin=sum(waters>0);
Col=waters(end)>0;
NatExt=sum(waters(1:end-1)==0);
DistB(end)=0;
DistB=sqrt(sum((wright-DistB).^2));
DistR=sqrt(sum((mason-DistR).^2));
tsimul=toc; %tempo total de simulacao

```

Módulo de predação

```

%PREDACAO2 promove a transferencia de massas na comunidade
% function [vmi,vmr,consumo,vni,re]=predacao(vsp,vmi,vmr,...
%       vmet,vif,vi,vni,va,vb,vqj,vqa,vui,vus,re,ar,mp)
%vmi eh um vetor coluna com as massas irreversiveis.
%vmr eh o vetor com as massas reversiveis.
%consumo eh o vetor resposta com as quantias consumidas no total
% por (super)individuo.
%vni eh o vetor com as quantidades de individuos.
%re eh um vetor pagina com as massas dos recursos basais.
%vsp eh o vetor com as identificações das especies.
%vmet eh o vetor de metabolismo.
%vif eh o vetor com a intensidade de forrageamento(ou qq outro fator
ordenador).
%vi eh o vetor com indicação de estagio de desenvolvimento(0-juvenil,
1-adulto).
%va eh o vetor com o parametro "a" da curva de consumo maximo.
%vb contem o parametro "b" (expoente) da mesma.

```

```

%vqj contem os valores de condiçao corporal maxima para juvenis.
%vqa, o mesmo para adultos
%vui contem a proporçao do comprimento que representa o ponto inferior
da
% janela de predação.
%vus, proporção relativa ao ponto superior da janela.
%ar eh uma matriz com atributos dos recursos, de tamanho nrecX2, sendo
nrec
% o numero total de recursos basais. A primeira e segunda coluna
representam
% os comprimentos particulados inferior e superior respectivamente.
%mp eh a matriz de preferencia, (nrec+2)Xnsp, sendo nsp o numero de
especies
% consumidoras. A linha de baixo, por definição, representa sempre os
consumidores
% como recurso alimentar (por isso nrec+1). Em cada coluna, valores
de 1 a (nrec+1)
% definem a ordem de preferencia alimentar da especie em questao.
% A primeira linha identifica as especies de peixes
%
%A competiçao eh completamente assimetrica. Individuos unitarios
parcialmente
% consumidos sao eliminados. A ordem em que os individuos tem chance
de comer depende
% do fator ordenador vif. Aqueles com maior chance de comer tb tem
maiores chances de
% serem comidos, pois sao colocados em primeira ordem caso um predador
tenha chance de comer.
%No ultimo caso a ordenação dos individuos e proporcional ao valor de
vif*ve
%Super individuos que nao comem conforme potencial maximo sofrem queda
apenas no numero de
% componentes. Os que sobram comem conforme tal potencial.
%O crescimento corporal ocorre ao longo do processo de ordenamento das
interações. Apos
% se alimentar, um (super)indivíduo cresce, e a massa incorporada fica
disponivel
% para possiveis predadores. Em caso de alimentação insuficiente, o
indivíduo torna-se
% indisponivel para interações futuras.
%Os vetores de massa resultantes, bem como o de numeros de individuos
contem o valor
% zero para individuos mortos. Depois estes devem ser eliminados de
forma apropriada.
%O consumo potencial eh baseado no peso total (mi+mr)

function
[vmi,vmr,consumo,vni,re,predi]=predacao2(vsp,vmi,vmr,vmet,vif,vi,vni,v
a,vb,vqj,vqa,vui,vus,vcan,re,ar,mp)
%mp possui uma linha a mais, identificadora das especies
%função a partir daqui
res=reshape(re,size(re,3),1,1); %transforma vetor de recursos para
duas
                                dimensoes
consumo=zeros(size(vmi)); %inicializa o vetor de consumo
ji=vui.*(vmi/0.01).^(1/3); %calcula o ponto inferior da "janela"
js=vus.*(vmi/0.01).^(1/3); %calcula o ponto superior
ve=1./(vus-vui); %calcula a eficiencia de predação como o inverso da

```

```

                                janela proporcional
predi=zeros(size(mp,2));
while any(vif)==1
    cs=cumsum(vif.*ve); %soma cumulativa dos fatores ordenadores
    r=rand*cs(end); %a uniformly distributed random number from 0 to
                        sum(L)
    u=min(cs(cs>r)); %identifies the minimum number higher than r
    id=min(find(cs==u)); %index of this number
    is=vsp(id); %identifica a especie
    f=find(mp(1,:)==is);
    rtemp=[res mp(2:end-1,f)]; %matriz temporaria de recursos
        %vn1=vni;%usado para converter numero de individuos <1 para 1
        %vn1(vn1<1&vn1>0)=1;
    itemp=[(vmi+vmr).*vni repmat(mp(end,f),size(vmi,1),1)]; %idem p/
                                                individuos
    rimpo=ar(:,2)<=ji(id)|ar(:,1)>=js(id); %mostra quais nao podem ser
                                                consumidos
    iimpo=(vmi/0.01).^(1/3)<ji(id)|(vmi/0.01).^(1/3)>js(id); %idem
    iimpo(id)=1; %impossibilita o individuo comer ele mesmo
    mesma=vsp==vsp(id);
    difer=vsp~=vsp(id);
    if vcan(id)==0
        iimpo(logical(mesma))=1;
    end
    rtemp([rimpo],1)=0; %os itens impossiveis passam a ter peso zero
    itemp([iimpo],1)=0;

    vift=vif.*(vcan(id).*mesma+difer); %vetor temporario para o
                                                ordenamento dos individuos
    vift(vift==0)=eps; %evita problemas
    %ordena os individuos proporcionalmente ao valor inicial de vift
    for y=1:size(vift,1)
        csi=cumsum(vift);
        ri=rand*csi(end);
        ui=min(csi(csi>ri));
        idi=min(find(csi==ui));
        jind(y,1)=idi;
        vift(idi)=0;
    end
    %[o,jind]=sort(vif.*(vcan(id).*mesma+difer)); %vetor indice para
                                                ordenar individuos
    %jind=flipud(jind); %ordena daquele com maior if para o com menor
    itemp=itemp(jind,:); %indexa a matriz de individuos, ordenando-a
    temp=[rtemp;itemp]; %agrupa recurso e individuos
    [ol,jtemp]=sort(temp(:,2)); %indices de acordo com a ordem de
                                                preferencia
    temp=temp(jtemp,:); %ordena a matriz pelas preferencias
    cstemp=cumsum(temp(:,1)); %soma cumulativa das massas ordenadas
    cmax=consmx(va(id),vb(id),vmi(id)+vmr(id)).*vni(id);
        %consumo maximo para o (super)individuo id
    if cmax<=cstemp(end) %p/ o caso em que a oferta eh maior que a
                        demanda
        ic=min(find(cstemp==min(cstemp(cstemp>=cmax)))));
        %ic identifica a posicao do ultimo item consumido
        parcial=cstemp(ic)-cmax; %o quanto sobra do ultimo item comido
        consumo(id)=cmax; %o individuo conforme capacidade maxima
        %para super-individuos, o consumo se refere ao montante
        consumido por todos
        temp(ic,1)=parcial;

```

```

    if ic>1 %zera todos os itens comidos antes do ultimo
        temp(1:ic-1)=0;
    end
else %a demanda eh maior que a oferta
    consumo(id)=cstemp(end); %tudo eh consumido
    temp(:,1)=0; %todos os itens sao zerados
end
[o2,voltat]=sort(jtemp); %voltat contem indices para reordenar temp
temp=temp(voltat,:); %elementos de temp voltam a ordenação original
rtemp=temp(1:size(ar,1),:); %desmembra matriz de recursos de temp
itemp=temp(size(ar,1)+1:end,:); %o mesmo com a matriz de individuos
[o3,voltai]=sort(jind); %voltai contem indices para reordenar itemp
itemp=itemp(voltai,:); %elementos de itemp voltam a ordenação
    original
rrepoe=res.*rimpo; %usado para repor as massa de recursos
    inutilizados
    %(aqueles que estavam zerados para nao serem
    consumidos)
res=rtemp(:,1)+rrepoe; %atualiza res
repmi=vmi.*iimpo; %usados para repor as massas dos individuos
    inutilizados
repmr=vmr.*iimpo;
imi=itemp(:,1)>0; %identifica individuos susceptiveis, que podem ou
    nao ter sido parcialmente consumidos
vm2=itemp(:,1)-(vmr+vmi).*vni.*imi; %usado para comparar com massas
    iniciais
imi2=vm2<0; %identifica os individuos parcialmente consumidos
imi3=vni==1; %identifica individuos unitarios
imi4=vni>1; %identifica super-individuos
imi5=imi4.*(iimpo==0).*(vmi>0); %identifica super-individuos
    susceptiveis
consui=[iimpo==0].*(vmi+vmr).*vni-[iimpo==0].*itemp(:,1);
ufa=0;
for sps=mp(1,:)
    ufa=ufa+1;
    idcons(ufa,1)=sum(consui(logical(vsp==sps)));
end
predi(:,f)=predi(:,f)+idcons; %colunas-consumidor/linhas-consumido
%individuos unitarios
    %parcialmente consumidos
vmi(logical(imi2.*imi3))=0; %individuos parcialmente consumidos
    morrem, sendo zerados

vmr(logical(imi2.*imi3))=0;
vni(logical(imi2.*imi3))=0;
vif(logical(imi2.*imi3))=0; %e impossibilitados de serem escolhidos
    mais a frente
itemp(logical(imi2.*imi3),1)=0; %itemp eh zerado tb para recalculas
    as massas
    %recalcula as massas

    itemp=itemp(:,1); %para evitar problemas caso os indices abaixo
    (imi...) sejam todos nulos (problemas de dimens~oes diferentes nas
    contas)
    vmi(logical(imi3))=itemp(logical(imi3))-
vnr(logical(imi3)).*imi(logical(imi3))+repmi(logical(imi3));
    vmr(logical(imi3))=itemp(logical(imi3))-
vni(logical(imi3)).*imi(logical(imi3))+repmr(logical(imi3));
    %totalmente consumidos sao tambem zerados em numero
vni(logical(vmi==0))=0;

```

```

%super-individuos
vni(logical(imi5))=floor(itype(logical(imi5))./(vmi(logical(imi5))+vmr
(logical(imi5))));
    %recalcula o numero de individuos.
    imi6=vni>0; %identifica individuos vivos
    vmi(logical(imi4))=vmi(logical(imi4)).*imi6(logical(imi4));
%recalcula
                                                                    as

massas
    vmr(logical(imi4))=vmr(logical(imi4)).*imi6(logical(imi4));
    vif(logical(vmi==0))=0; %vale para individuos e super-individuos

%crescimento
[vmi(id),vmr(id),vni(id),consumo(id)]=crescimento1(vmi(id),vmr(id),vni
(id),consumo(id),...
    vmet(id),va(id),vb(id),vqj(id),vqa(id),vi(id));
    vif(id)=0; %o individuo id eh impossibilitado de ser escolhido
                            novamente
end
re=reshape(res,1,1,size(res,1));%reformula res para a terceira
dimensão

```

Módulo de crescimento

```

%CRESCIMENTO1 promove crescimento corporal
% function
[mi,mr,ni,consumo]=crescimento1(mi,mr,ni,consumo,met,a,b,qj,qa,vi)
%mi contem a massa irreversivel.
%mr contem a massa reversivel.
%ni contem a quantidade de individuos.
%consumo a quantidade consumida pelo(super)individuo./
%met contem o metabolismo.
%vi contem a indicação de estagio de desenvolvimento(0-juvenil, 1-
adulto).
%a eh o parametro "a" da curva de consumo maximo.
%b contem o parametro "b" (expoente) da mesma.
%qj ccontem a condição corporal maxima para juvenis.
%qa, o mesmo para adultos
%o consumo potencial e baseado no peso total

function
[mi,mr,ni,consumo]=crescimento1(mi,mr,ni,consumo,met,a,b,qj,qa,vi)

if ni==1 %para o caso de individuos unitarios
    glt=consumo-met; %ganho liquido
    if glt<0
        mr=mr+glt; %subtrai da massa reversivel o gasto extra
        if mr<0 %se a massa reversivel nao era sufuciente para cobrir
            gastos
                mr=0;
                mi=0; %tornando-se indisponivel para consumo
                ni=0;
        end
    elseif glt==0
        pi=0;
    else
        if vi==0 %caso juvenil

```

```

        pi=(glt+mr-qj.*mi)./(glt.*(1+qj));
        %pi=proporção do crescimento alocada para massa
        irreversivel(mi)
    else %caso adulto
        pi=(glt+mr-qa.*mi)./(glt.*(1+qa));
    end
    if pi<0
        pi=0;
    end
    gli=glt.*pi; %ganho liquido de massa irreversivel
    glr=glt.*(1-pi); % ...e reversivel
    mi=mi+gli; %cresce
    mr=mr+glr;
end
elseif ni>1 %super-individuos
    ncon=floor(consumo/consmax(a,b,mi+mr)); %numero de consumidores...
    ni=ncon; %...assume-se competição completamente assimétrica
        %sobrando somente aqueles individuos capazes de
consumir
        conforme potencial

    if ni>0 %caso tenha sobrado ainda algum individuo
        consumo=consmax(a,b,mi+mr).*ni; %os que sobraram comeram tudo
que
        podiam se algum comeu
        parcialmente, eh descartado e o
        consumo total corrigido

    glt=consmax(a,b,mi+mr)-met; %ganho liquido individual
    if vi==0 %juvenil
        pi=(glt+mr-qj.*mi)./(glt.*(1+qj));
    else %adulto
        pi=(glt+mr-qa.*mi)./(glt.*(1+qa));
    end
    if pi<0
        pi=0;
    end
    gli=glt.*pi;
    glr=glt.*(1-pi); %crescimento individual
    mi=mi+gli;
    mr=mr+glr;
    else %nao sobrou nenhum pra contar historia
        consumo=0;
        mi=0;
        mr=0;
    end
elseif ni==0
    erro=input('ni eh zero')
else
    erro=input('ni eh negativo')
end
end

```

Módulo de reprodução

```

%PARTENO3 promove a produção de filhotes e a
%
% atualização dos reprodutores, sem envolver
%
% reprodução sexuada.

```

```

%      A produção de gonadas eh dada pela diferença
%      entre o peso reversivel e a condição juvenil
%      A desova ocorre durante um periodo determinado
%      Este periodo eh um parametro individual, e varia
%      de uma unidade de tempo ate o completo intervalo
%      reprodutivo (nesse caso sempre ocorre desova)
%      function [ovos,ind]=partenol(ind,ntot)
%      ovos eh a futura matriz com os filhotes, possuindo a
%      mesma estrutura da matriz de individuos parentais. As
%      caracteristicas
%      bionomicas (incluindo a identificação de especie) dos filhotes sao
%      herdadas das maes, sendo identicas ahs destes.
%      ind eh a matriz de individuos (inteira).

function [ovos,ind,TR,gonada,desova]=parteno3(ind,cf,ntot)

ind(ind(:,14)==ind(:,14,2),14)=0; %zera o intervalo pos reprodutivo
TR=ind(:,14);
aptos=ind(:,14)<ind(:,12,2); %identifica individuos aptos a reproduzir
                        como aqueles que encontram-se
                        %no intervalo exato para reprodução (de
                        acordo com a bionomia da especie)

gonada=ind(logical(aptos),6)-
ind(logical(aptos),5,2).*ind(logical(aptos),5);
%massa gonadal eh dada pela diferença entre o peso reversivel e aquele
esperado pela condição juvenil maxima
gonada(gonada<0)=0;
desova=gonada./(ind(logical(aptos),12,2)-ind(logical(aptos),14));
no=round(cf*desova.*ind(logical(aptos),13)./ind(logical(aptos),7,2));
%numero de ovos por (super)individuo reprodutor = cf*gonada*ni/w0 (o
inteiro mais proximo).
ind(logical(aptos),6)=ind(logical(aptos),6)-desova;
%atualiza as masas reversiveis dos reprodutores
ovos=ind(logical(aptos),:,:); %a matriz ovos tem o mesmo tamanho
daquela
                        contendo soh reprodutores
ovos(:, [4 7 8 11 12 14],1)=0; %acerta os valores para alguns colunas
ovos(:,1)=[ntot+1:ntot+size(ovos,1)]'; %acerta as identificações dos
                        individuos
ovos(:,2)=ind(logical(aptos),2); %a identidade da especie eh a mesma
das
                        respectivas maes
ovos(:,3)=1; %apenas um sexo
ovos(:,5)=ind(logical(aptos),7,2)./(1+ind(logical(aptos),5,2));
%a massa irreversivel inicial depende de w0 e do qj da mae
ovos(:,6)=ind(logical(aptos),7,2)-ovos(:,5);
%a massa reversivel eh calculada de acordo. Os filhotes nascem com a
condição maxima qj.
ovos(:,13)=no; %o numero de cada novo super-individuo e igual ao
numero
                        de ovos produzidos por cada respectiva mae
ovos=ovos(ovos(:,13)>0,:,:); %deleta linhas que contenham zero
individuos

```

Módulo de movimentação

```

%função MOVI3: promove a movimentação de objetos dentro de uma matriz
espacial.
%
% function posi=movi3(esp,posi,np)
%   A entrada 'esp' eh a matriz que representa o espaço, podendo ser
qq matriz retangular.
%   A entrada 'posi' eh a matriz das posições iniciais dos objetos.
Essa matriz tera
%   tantas linhas quantos forem os objetos representados, e duas
colunas. As colunas
%   representam as coordenadas da matriz espacial, a primeira
representando a posição
%   nas linhas e a segunda, nas colunas.
%   Cada objeto pode se mover em apenas uma direção, independente de
n. Essa medida eh necessaria
%   para utilizar n como um fator de correção de escala. Esse fator
de correção permite que a probabilidade
%   de saída de um objeto de um quadrado seja a mesma daquela de um
quadrado n niveis acima na escala de definição espacial.
%   Sao quatro as possiveis direções:acima, abaixo, direita ou
esquerda.
%
function posi=movi3(esp,posi,np)

n=ceil(np);
p=np./n;

for c=1:size(posi,1) %corre a simulação por todas as linhas (de
'posi') que contem as posições

r=rand(1,3); %numeros aleatorios referentes a:r(1),prob.do objeto se
mover na vertical ou horizontal,
%r(2),prob.do objeto se mover para baixo ou para
cima,r(3),prob. de se mover p/ esquerda
%ou direita.

if r(1)<=0.5          %lr significa incremento horizontal. Se for for 1,
o Incremento eh p/ a direita
    lr=0;              % se for -1, p/ a esquerda.
    if r(2)<=0.5      %ud significa incremento vertical. Se for for 1, o
incremento eh p/ baixo
        ud=-1;        % se for -1, p/ cima (no sentido da matriz
espacial).
    else
        ud=1;
    end
else
    ud=0;
    if r(3)<=0.5
        lr=-1;
    else
        lr=1;
    end
end

for h=1:n(c) %numero de vezes em que sera dada a chance do objeto se
mover

if rand<=p

```

```

posi(c,[1 2])=posi(c,[1 2])+[ud lr]; %o objeto, se movendo,
                                     seguira
                                     sempre a mesma direçao
                                     %definida anteriormente
                                     por r([1 2 3]);
if posi(c,1)==0    %caso a posiçao no momento seja na linha ou
                   coluna espacial de num. 1,
    posi(c,1)=posi(c,1)+1; %entao o objeto nao poderah diminuir
                           seu num. de posiçao. Assume-se que
                           ele nao se move.

    ud=-ud;
end
if posi(c,1)==size(esp,1)+1
    posi(c,1)=posi(c,1)-1;
    ud=-ud;
end
if posi(c,2)==0    %caso a posiçao no momento seja na linha ou
                   coluna espacial de num. 1,
    posi(c,2)=posi(c,2)+1;
    lr=-lr;
end
if posi(c,2)==size(esp,2)+1
    posi(c,2)=posi(c,2)-1;
    lr=-lr;
end
end
end
end

```

Função de ingestão potencial

```

% CONSMAX função que determina o consumo
%          maximo esperado para um individuo
%          de determinado tamanho
% function cmax=consmax(a,b,tam)
% a e b sao parametros da função potencia
% que relaciona o consumo com o peso
% tam eh o tamanho do individuo (pode ser um
% vetor com tamanhos)

```

```
function cmax=consmax(a,b,tam)
```

```
    cmax=a.*tam.^b;
```

Função de gasto

```

% METABO função que determina o metabolismo
%          esperado para um individuo
%          de determinado tamanho
% function met=metabo(a,b,tam)
% a e b sao parametros da função potencia
% que relaciona o metabolismo com o peso
% tam eh o tamanho do individuo (pode ser um
% vetor com tamanhos)

```

```
function met=metabo(a,b,tam)
```

```
met=a.*tam.^b;
```

Função para calcular parâmetros a e b, a partir de Pmax e da restrição do saldo energético

```
%W_AB calcula "a" e "b" a partir de wmax e da condição de  
% de manutenção de area de ganho liquido.  
%"a" e "b" sao os parametros de consumo.  
%"c" e "c", do metabolismo.  
%C eh a area de ganho liquido disponivel para  
% crescimento (a diferença entre as integrais de consumo e  
% metabolismo definidas entre zero e wmax, que eh o peso maximo.
```

```
function [a,b]=w_ab(wmax,c,d,C)
```

```
b=(d.*c.*wmax.^(d+1)-C*(d+1))./(c.*wmax.^(d+1)+C*(d+1));  
a=c.*wmax.^(d-b);
```

Análise de Monte Carlo para a proporção de extinções

```
load RESULTADO
```

```
p=RESULTADO(:,15)./RESULTADO(:,2);  
Exto=sum(RESULTADO(:,15));  
[P ANOVATAB]=anoval(p,RESULTADO(:,1),'off');  
Fo=ANOVATAB{2,5};  
mp=mean(p);  
mp1=Exto/sum(RESULTADO(:,2));  
Fr=[];  
Extr=[];  
PRAND=[];  
PK=[];  
for sim=1:19999  
    BINOrand=binornd(RESULTADO(:,2),mp1);  
    Extr=[Extr;sum(BINOrand)];  
    prand=BINOrand./RESULTADO(:,2);  
    [Prand ANOVATABrand]=anoval(prand,RESULTADO(:,1),'off');  
    PRAND=[PRAND;Prand];  
    pk=kruskalwallis(prand,RESULTADO(:,1),'off');  
    PK=[PK;pk];  
    Fr=[Fr;ANOVATABrand{2,5}];  
    sim  
end  
Fr=[Fr;Fo];  
test=Fr>=Fo;  
ptest=mean(test);  
bins=100;  
figure(1)  
hist(Fr,bins)  
hold on  
h=hist(Fr,bins);  
plot(repmat(Fo,10,1),linspace(0,max(h),10),'--')  
figure(2)  
hist(Extr,bins)
```

```
hold on
he=hist(Extr, bins);
plot(repmat(Exto, 10, 1), linspace(0, max(he), 10), '--')
```