

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Igor Augusto Felipe

**Avaliação do impacto da alteração do regime de  
distúrbios no processo de invasão biológica  
através da modelagem matemática**

São Carlos - SP

2022

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Igor Augusto Felipe

**Avaliação do impacto da alteração do regime de distúrbios  
no processo de invasão biológica através da modelagem  
matemática**

Trabalho de conclusão de curso apresentado  
ao curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal de São Carlos,  
para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas

Orientadora: Prof. Dra. Carolina Reigada  
Montoya

São Carlos - SP

2022

# UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

## Folha de aprovação

Assinatura dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou o Trabalho de Conclusão de Curso do candidato Igor Augusto Felipe, realizada em 30/09/2022:

---

**Prof. Dra. Carolina Reigada Montoya**  
Universidade Federal de São Carlos

---

**Prof. Dr. Alberto Carvalho Peret**  
Universidade Federal de São Carlos

---

**Prof. Dr. Sérgio Henrique Vannucchi Leme de Mattos**  
Universidade Federal de São Carlos

# Agradecimentos

Agradeço a toda a minha família pelo apoio que foi essencial para que eu pudesse concluir essa graduação.

Agradeço aos professores que tive contato durante a graduação e que contribuíram para a minha formação. Em especial, agradeço à minha orientadora Prof. Dra. Carolina Reigada, pela mentoria e parceria durante todos esses anos.

Agradeço a todos os amigos que estiveram presente nessa etapa da minha vida, em especial ao Bruno, Yan, Julia, Maria Estrela e Samuel.

Agradeço a *Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo* (FAPESP, Processo 2019/06223-8) pela concessão da minha bolsa de Iniciação Científica, sendo esta monografia fruto da mesma.

Agradeço à banca examinadora por aceitarem o convite e pelas contribuições ao trabalho.

*“The greatest challenge today, not just in cell biology and ecology but in all of science, is the accurate and complete description of complex systems. Scientists have broken down many kinds of systems. They think they know most of the elements and forces. The next task is to reassemble them, at least in mathematical models that capture the key properties of the entire ensembles.”*  
*(WILSON, 1998, p. 93)*

# Resumo

A destruição e a fragmentação de habitats resultantes de distúrbios ambientais podem limitar o movimento dos organismos na paisagem e facilitar a introdução de espécies invasoras quando estas possuem alta capacidade competitiva. Como consequência, a invasão biológica pode causar a redução da diversidade de espécies nativas quando estas apresentam menor habilidade na exploração de *patches* remanescentes. Entretanto, a coexistência de espécies nativas e invasoras pode ser possível quando a resposta das espécies se dá de maneira diferente às variações da qualidade dos *patches* ao longo dos eventos de distúrbio/restauração de habitats na paisagem. Utilizando como ferramenta analítica a modelagem matemática, o presente estudo teve como objetivos: (i) avaliar o impacto de diferentes graus de fragmentação e padrões espaciais de ocorrência de distúrbios na paisagem sobre a probabilidade de estabelecimento de espécies invasoras, coexistência e/ou perda de espécie nativa; (ii) analisar a ocupação e distribuição das espécies ao longo da paisagem, dado diferentes tempos e intensidade de restauração de habitats após a ocorrência de distúrbios e (iii) avaliar o papel da dispersão no processo de invasão biológica, ou seja, na colonização e estabelecimento da espécie invasora.

**Palavras-chave:** fragmentação. invasão biológica. regime de distúrbios. modelo matemático.

# Abstract

The disturbance occurrences resulting in habitat destruction and fragmentation can limit the species' movement on the landscape and facilitate the introduction of invasive species with high competitive abilities. The biological invasion can reduce the native species diversity when native species present low fitness to explore different patch qualities on the post-disturbance landscape. However, the coexistence of native and invasive species can be possible when species respond differently to changes in patch qualities through to disturbs/restoration events on habitats of the landscape. Using mathematical modeling as an analytic tool, this present study has the following aims: *(i)* to evaluate the impact of different degrees of fragmentation and spatial patterns of disturbance occurrence on landscape on the probability of establishment of invasive species, coexistence or native species displacement; *(ii)* to evaluate the occupation and distribution of species across the landscape, given different times and intensity of habitat restoration after disturbances have occurred and *(iii)* to evaluate the role of dispersion in the biological invasion process, that is, in the colonization and establishment of the invasive species.

**Keywords:** fragmentation. biological invasion. regime of disturbance. mathematical model.

# Lista de ilustrações

Figura 1 – Exemplos de paisagens perturbadas a partir de diferentes graus de correlação entre os <i>patches</i> perturbados . . . . .	18
Figura 2 – Exemplos de vizinhanças com diferentes valores de $R$ . . . . .	21
Figura 3 – Proporção N/I das simulações do cenário 1 com padrão aleatório de distribuição dos distúrbios . . . . .	22
Figura 4 – Distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 1 com padrão aleatório de distribuição de distúrbios . . . . .	24
Figura 5 – Proporção N/I das simulações do cenário 1 com padrão agregado de distribuição de distúrbios . . . . .	25
Figura 6 – Distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 1 com padrão agregado de distribuição de distúrbios . . . . .	26
Figura 7 – Proporção N/I das simulações do cenário 2 com padrão aleatório de ocorrência de distúrbio . . . . .	27
Figura 8 – Restauração da paisagem e distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 2 com padrão aleatório de ocorrência de distúrbio . . . . .	28
Figura 9 – Proporção N/I das simulações do cenário 2 com padrão agregado de ocorrência de distúrbios . . . . .	30
Figura 10 – Restauração da paisagem e distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 2 com padrão agregado de ocorrência de distúrbio . . . . .	31

# Lista de tabelas

Tabela 1 – Definições dos principais parâmetros . . . . .	20
---	----

# Sumário

1	INTRODUÇÃO . . . . .	10
2	HIPÓTESES . . . . .	14
3	OBJETIVOS . . . . .	15
4	DESENVOLVIMENTO . . . . .	16
4.1	Definição da paisagem e a heterogeneidade espaço-temporal . . . . .	16
4.2	Dinâmica populacional . . . . .	19
4.3	Simulações computacionais . . . . .	20
5	RESULTADOS . . . . .	22
5.1	Cenário 1: Invasão biológica em paisagens pós-distúrbio . . . . .	22
5.2	Cenário 2: Adição de eventos de restauração . . . . .	26
6	DISCUSSÃO . . . . .	33
7	CONCLUSÃO . . . . .	37
	REFERÊNCIAS . . . . .	38

# 1 Introdução

A compreensão de padrões de persistência e distribuição de espécies em paisagens fragmentadas por atividades antropogênicas ou devido a estocasticidade ambiental é um desafio para estudos de ecologia de metapopulações e manejo da conservação (REIGADA *et al.*, 2015). A fragmentação da paisagem é consequência da ocorrência de distúrbios ecológicos, eventos discretos, naturais ou antropogênicos, que ocorrem ao longo do tempo. Esses eventos levam ao rompimento da estrutura de ecossistemas, comunidades e populações, bem como a mudanças na distribuição de recursos na paisagem, trazendo importantes consequências para a biodiversidade local (PICKETT; WHITE, 1985).

Distúrbios ecológicos podem representar eventos altamente destrutivos e catastróficos, tais como mudanças climáticas, queimadas e erupções vulcânicas, como também flutuações menos notáveis no ambiente natural, como a queda de árvores, introdução de animais pastadores ou alterações na composição do solo em uma área (PICKETT; WHITE, 1985). Quando a frequência da ocorrência de distúrbios é muito alta, a perturbação resultante pode levar ao aumento da fragmentação de habitats (ZIV; DAVIDOWITZ, 2019), levando a uma maior heterogeneidade da paisagem. A heterogeneidade espaço-temporal gerada pela ocorrência de distúrbios pode afetar a dinâmica das populações das espécies presentes na área, assim como a probabilidade de extinção das espécies na paisagem local, uma vez que a fragmentação aumenta o isolamento e diminui o tamanho dos *patches*, reduzindo os recursos disponíveis em *patches* menores (ZIV; DAVIDOWITZ, 2019). Em vista disso, a heterogeneidade da paisagem tem sido identificada como uma das maiores forças reguladoras dos padrões de diversidade de espécies na paisagem (DORNELAS; CONNOLLY; HUGHES, 2006).

Os distúrbios induzidos pela espécie humana muitas vezes são considerados extremos porque diferem na magnitude, duração ou frequência em relação aos distúrbios naturais que ocasionalmente afetam os sistemas (BYERS, 2002). Eles são eventos rápidos em relação às taxas de adaptações evolutivas e podem mudar o curso da seleção para condições diferentes daquelas em que as espécies nativas da paisagem evoluíram, comumente reduzindo seu *fitness* (ALBANO *et al.*, 2018). Além disso, estudos mostram que, após a ocorrência de distúrbios, a probabilidade de invasão biológica aumenta, podendo causar redução da diversidade de espécies nativas quando as espécies invasoras apresentam melhor habilidade na exploração de *patches* remanescentes e de qualidades inferiores na paisagem pós-distúrbio (ALBANO *et al.*, 2018; ALPERT; BONE; HOLZAPFEL, 2000; LOZON; MACISAAC, 1997). Essas perturbações aumentam o sucesso da invasão não apenas criando microhabitats ou diminuindo o número de populações da espécie nativa, mas também, enfraquecendo a capacidade *per capita* da biota nativa restante de resistir a invasores (BYERS, 2002). Isso

acontece porque os distúrbios antropogênicos extremos criam uma divergência entre as características da espécie nativa e seu ambiente, de modo que algumas espécies invasoras são tão bem, se não melhores, adaptadas ao ambiente perturbado e conseqüentemente, possuem uma vantagem competitiva (BYERS, 2002).

Segundo Alpert, Bone e Holzapfel (2000), os fatores que se acredita tornarem os habitats mais suscetíveis à invasão incluem baixas intensidades de competição, alteração do regime de distúrbios e alta disponibilidade de recursos. À medida que novas espécies invadem um habitat, elas geralmente reduzem a população de espécies nativas por meio de predação ou competição. No entanto, pode acontecer de algumas espécies aumentarem em abundância ou biomassa na presença de um invasor (RODRIGUEZ, 2006). A coexistência de espécies nativas e invasoras pode ser possível quando as espécies respondem de maneira diferente às variações da qualidade dos *patches*, ao longo da ocorrência de eventos de distúrbio/restauração de habitats na paisagem (REIGADA *et al.*, 2015). Interações facilitadoras entre espécies invasoras e nativas são relatadas em uma ampla variedade de habitats. Essas interações podem ter efeitos em cascata nos níveis tróficos, podem reestruturar comunidades e até levar a mudanças evolutivas (RODRIGUEZ, 2006). Neste caso, a invasão biológica pode contribuir para o aumento da diversidade, favorecendo o crescimento e a distribuição das espécies residentes.

A frequência e a intensidade dos distúrbios, bem como a sua distribuição espacial na paisagem, molda, em conjunto com a restauração dos habitats, a dinâmica espaço-temporal das paisagens, influenciando a proliferação da espécie invasora e o padrão de distribuição das espécies nativas e invasoras na paisagem (WITH, 2002). Os danos causados pelo distúrbio pode até mesmo influenciar uma posterior recuperação do ambiente. Em atividades de manejo de espécies invasoras, onde o objetivo é amenizar ou reverter os seus impactos nos sistemas ecológicos, a recuperação do ecossistema acaba sendo mais eficiente em áreas pouco afetadas por distúrbios antropogênicos (PRIOR *et al.*, 2018).

Neste trabalho, a dinâmica populacional das espécies na paisagem está sendo retratada sob uma perspectiva metapopulacional. A biologia metapopulacional representa uma maneira de colocar explicitamente a biologia populacional em um contexto espacial (HANSKI; GAGGIOTTI, 2004). A abordagem metapopulacional pode ser definida como:

Uma abordagem metapopulacional refere-se à pesquisa ou gestão que, de uma forma ou de outra, adota a visão de que as populações locais, nas quais as metapopulações consistem, são entidades discretas (ou relativamente discretas) no espaço e que essas populações locais se interagem via migração e fluxo gênico (HANSKI; GAGGIOTTI, 2004, p. 3, tradução nossa).

Quando pensamos em paisagens fragmentadas, os processos de metapopulação são centrais para a persistência das espécies. Além disso, a estrutura da metapopulação

também afeta a genética populacional, a taxa de evolução e a evolução das características relacionadas ao uso do habitat (VAN NOUHUYS, 2016). Johst, Brandl e Eber (2002) definiram quatro variáveis e, portanto, quatro diferentes escalas de tempo que determinam a persistência a longo prazo de uma metapopulação em uma paisagem dinâmica: as escalas de tempo da destruição dos *patches*, da regeneração dos *patches* após um distúrbio, do crescimento populacional local e da colonização de indivíduos (JOHST; BRANDL; EBER, 2002). Dessa forma, a persistência e extinção de metapopulações são influenciadas não só pela quantidade de habitat destruído, mas pela velocidade com que a paisagem muda, ou seja, a relação entre as diferentes escalas (FAHRIG, 1992; KEYMER *et al.*, 2000).

A força e modo de dispersão das espécies é um dos fatores que influencia o equilíbrio entre extinção local e recolonização e conseqüentemente desempenham um papel importante na sobrevivência das metapopulações (JOHST; BRANDL; EBER, 2002). Quando a paisagem pós-distúrbio se torna heterogênea em termos da qualidade dos *patches* que a compõe, a espécie com melhor habilidade para explorar os *patches* com diferentes qualidades pode conseguir produzir maior número de descendentes, aumentando sua taxa de dispersão e colonização. Quanto mais rápida a dispersão, mais rápido a espécie encontra *patches* susceptíveis e sua presença na paisagem torna-se mais abundante (REIGADA *et al.*, 2015). Dessa forma, a espécie pode deslocar as demais que exploram recursos similares devido à diminuição da quantidade e qualidade dos *patches* da paisagem. Isso explicaria o porquê organismos em habitats isolados, marginais ou fragmentados tendem a investir mais em dispersão (ZIV; DAVIDOWITZ, 2019).

Muitas vezes a análise do processo que resulta no sucesso da espécie invasora não pode ser avaliado devido à falta de dados de variação temporal das comunidades e da paisagem por longos períodos. Neste contexto, estudos teóricos através de modelos matemáticos podem ser importantes ferramentas analítica e preditiva para o planejamento de áreas de restauração e manejo de espécies invasoras. Na física, a matemática e a investigação experimental sempre caminharam juntas. Sob outra perspectiva, a biologia tem cada vez mais incorporado a matemática durante as últimas décadas, como na utilização da estatística no delineamento experimental, a busca de padrões em bioinformática e os modelos em evolução, ecologia e epidemiologia (MAY, 2004). Segundo Divya e Kavitha (2020) a modelagem matemática pode ser entendida como uma divisão da lógica matemática que nos ajuda a entender os problemas encontrados na vida real ao formulá-los nos modelos matemáticos e interpretar as soluções encontradas para o mundo real. Ganhos exponenciais em poder computacional, capacidade de armazenamento de dados e conectividade de rede, juntamente com o desenvolvimento de algoritmos, estão permitindo que os pesquisadores construam modelos cada vez mais complexos (GREEN *et al.*, 2005).

Os modelos matemáticos de metapopulações vêm se desenvolvendo nas últimas cinco décadas para explorar as características teóricas da dinâmica espacial da população,

---

além de servir como ferramentas práticas na tomada de decisões na gestão do uso da terra e nos estudos de epidemiologia de doenças (VAN NOUHUYS, 2016). Abordagens criativas na interface da ecologia, estatística, matemática, informática e ciência computacional são essenciais para melhorar nossa compreensão de sistemas ecológicos complexos, como é o caso das comunidades ecológicas: redes complexas de indivíduos interagindo uns com os outros e com seu ambiente (GREEN *et al.*, 2005).

## 2 Hipóteses

Diferentes níveis de (i) intensidade de distúrbio (grau de fragmentação), (ii) padrão espacial da fragmentação (grau de correlação entre os *patches* perturbados), (iii) padrão de restauração da paisagem (quantidade e intensidade de restaurações) e (iv) força de dispersão das espécies podem resultar em diferentes consequências a biodiversidade. Assim, considerando a interação entre estes fatores que afetam a dinâmica espaço-temporal das populações e da paisagem que habitam, esperamos que a baixa intensidade dos distúrbios não contribua para o sucesso da invasão biológica, garantindo a persistência da espécie nativa, enquanto altos níveis de fragmentação facilitem o estabelecimento da espécie invasora e levem a espécie nativa à extinção na paisagem. Acerca dos eventos de restauração, presumimos que eles contribuam para a persistência da espécie nativa, porém possivelmente em coexistência com a espécie invasora, propiciando um aumento da biodiversidade. Em relação à força de dispersão das espécies, imaginamos que quanto mais forte a dispersão, mais provável seja o estabelecimento da espécie na paisagem e por último, esperamos que o padrão espacial da fragmentação possa modificar todos esses possíveis resultados, se mostrando um ponto-chave para a dinâmica metapopulacional.

### 3 Objetivos

Utilizando como ferramenta analítica a modelagem matemática, o presente estudo teve como objetivos:

- a) avaliar o impacto de diferentes graus de fragmentação e padrões espaciais de ocorrência de distúrbios na paisagem sobre a probabilidade de estabelecimento de espécies invasoras, coexistência e/ou perda de espécie nativa;
- b) analisar a ocupação e distribuição das espécies ao longo da paisagem, dado diferentes tempos e intensidade de restauração de habitats (i.e. variações na qualidade dos *patches*) após a ocorrência de distúrbios;
- c) avaliar o papel da dispersão no processo de invasão biológica, ou seja, na colonização e estabelecimento da espécie invasora.

## 4 Desenvolvimento

Esse trabalho se baseia em um modelo matemático metapopulacional com estrutura espacial explícita. Ele foi desenvolvido na linguagem Python com a ajuda de algumas bibliotecas tanto para a própria construção do modelo matemático como para a visualização e interpretação dos dados (e.g. Numpy, Numba, Matplotlib). No modelo, a dinâmica populacional da espécie nativa e da espécie invasora foi modelada em tempo discreto, com a evolução do tempo sendo descrita por gerações. O tempo máximo estabelecido para as simulações foi de 1000 gerações ( $t$ ), começando em  $t = 0$  e terminando em  $t = 999$ . A dinâmica em cada *patch* foi definida por parâmetros demográficos, efeitos da competição interespecífica (espécie nativa  $\times$  invasora) quando as duas espécies estão presentes no mesmo *patch* e pelas taxas de dispersão dos indivíduos de cada espécie entre *patches*.

### 4.1 Definição da paisagem e a heterogeneidade espaço-temporal

A paisagem foi representada como um reticulado de tamanho  $50 \times 50$ , onde cada um dos sítios (*patches*) pode estar em um dos três estados: 0, 1 e 2, representando, respectivamente, *patches* com baixa, média e ótima qualidade. A qualidade dos *patches* não é estática, ela pode mudar como consequência de um distúrbio. *Patches* atingidos pelo distúrbio se tornam *patches* de baixa qualidade (0), independente do valor associado anteriormente ao distúrbio. Por outro lado, *patches* de baixa qualidade (0) também podem ser restaurados e se tornarem *patches* de média qualidade. Da mesma forma, *patches* de qualidade intermediária (1) podem ser restaurados novamente e se tornarem *patches* de boa qualidade (2).

Nesse modelo, podemos variar a intensidade do distúrbio ( $p$ ), além do grau de correlação entre os *patches* perturbados de uma vizinhança, resultando em diferentes padrões espaciais de fragmentação. A quantidade  $p$  de *patches* que sofrem distúrbio é definida no início das simulações e a localização destes *patches* na paisagem escolhida através de um “sorteio”. Há dois padrões espaciais de distribuição de distúrbios pela paisagem: (i) padrão agregado, no qual *patches* próximos a outros *patches* que sofreram distúrbios têm maior probabilidade de serem selecionados, recebendo o índice 0 (má qualidade) e (ii) padrão aleatório, onde todos os *patches* da paisagem têm a mesma probabilidade de sofrer distúrbio, independente da sua vizinhança.

O distúrbio agregado foi gerado com base no algoritmo de Hiebeler (2000). Inicialmente o algoritmo se baseia em dois tipos de habitat: perturbado (0) e não perturbado (2). A partir desses tipos de habitat, é possível observar na paisagem 4 tipos de blocos: [00], [02], [20] e [22]. Esses blocos “ $2 \times 1$ ” se referem a um *patch* da paisagem em conjunto com

seu vizinho. Devido à simetria espacial [02] e [20] são considerados equivalentes, o que nos deixa com as seguintes probabilidades:

$$p[00] + 2p[02] + p[22] = 1 \quad (4.1)$$

Para causar um distúrbio agregado, além da intensidade do distúrbio ( $p$ ) precisamos de outro parâmetro: o  $q_{00}$ . Esse parâmetro adicional define a probabilidade de um *patch* do tipo 0 possuir um vizinho que também seja do tipo 0, ou seja, o grau de correlação entre os distúrbios. Utilizaremos ele para medir o quão agregadas são as paisagens geradas. A partir desses dois parâmetros podemos calcular todas as probabilidades dos blocos  $2 \times 1$ :

$$p[00] = pq_{00} \quad (4.2)$$

$$p[02] = p - p[00], \quad (4.3)$$

$$p[22] = 1 - p[00] - 2p[02], \quad (4.4)$$

O próximo passo do algoritmo é causar um distúrbio na paisagem considerando a proporção de *patches* do tipo 0 ( $p$ ). Após esse distúrbio inicial, a proporção dos blocos  $2 \times 1$  da paisagem é calculada considerando cada *patch* e seus 4 vizinhos. A partir daqui, um *patch* aleatório da paisagem é selecionado. O tipo desse *patch* é temporariamente trocado: se antes era do tipo 0 se torna tipo 2 e vice-versa. Após essa troca, é efetuada uma nova contagem dos blocos ( $\hat{p}[00]$ ,  $\hat{p}[02]$  e  $\hat{p}[22]$ ). Caso essa troca faça com que a contagem dos blocos se torne mais próxima dos valores desejados (equações 4.2, 4.3 e 4.4), ela é feita permanentemente. Caso contrário, nada acontece. A diferença entre os blocos contados e os blocos desejados é dada pela equação:

$$D = |p[00] - \hat{p}[00]| + 2|p[02] - \hat{p}[02]| + |p[22] - \hat{p}[22]| \quad (4.5)$$

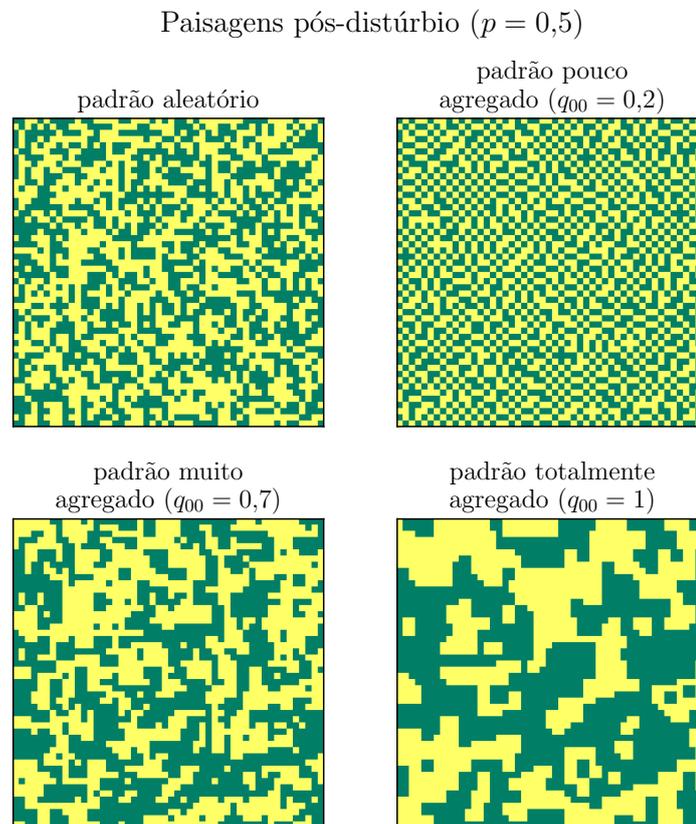
Depois, é escolhido outro *patch* aleatório e feito o mesmo processo. Esse processo continua em *loop* até alcançar 100.000 iterações. A figura 1 apresenta quatro paisagens que sofreram distúrbios, evidenciando os diferentes padrões espaciais causados pelo distúrbio inicial aleatório ou agregado. É importante lembrar que para satisfazer as equações do distúrbio agregado, há a seguinte restrição:

$$q_{00} \geq 2 - \frac{1}{p} \quad (4.6)$$

Para  $p < 0,5$  qualquer valor de  $q_{00}$  é aceitável, no entanto, quando  $p$  é muito grande não tem como  $q_{00}$  ser muito pequeno. Isso porque após um distúrbio de alta intensidade, a paisagem naturalmente se torna mais agregada. Em uma paisagem com muitos *patches*

que passaram por distúrbios, a chance de encontrar um *patch* perturbado isolado é bem menor.

Figura 1 – Exemplos de paisagens perturbadas a partir de diferentes graus de correlação entre os *patches* perturbados



Os pontos verde e amarelo representam, respectivamente, os *patches* de boa qualidade (2) e os *patches* de baixa qualidade (0). Fonte: Produzido pelo autor.

Definido o padrão de fragmentação da paisagem, eventos de restauração podem ocorrer ao longo do tempo. A cada evento de restauração a proporção de *patches* recuperados é determinada pelo esforço de restauração ( $p_R$ ). A restauração ocorre por toda a paisagem, porém ignorando os *patches* de boa qualidade (2). Dessa forma, todos os *patches* que não estão com a melhor qualidade possível podem passar por um processo de restauração. Quais passarão e quais não será decidido de forma aleatória através de um “sorteio”. Diferentemente do que foi estabelecido para os distúrbios, na restauração o estado dos *patches* vizinhos não tem nenhuma influência. O número total de restaurações ( $N_r$ ) possíveis pode ser 5, 10 ou 20. Definido a quantidade de restaurações, esses eventos serão distribuídos uniformemente entre as 1000 gerações.

## 4.2 Dinâmica populacional

No início das simulações ( $t = 0$ ), esteve presente na paisagem somente a espécie nativa, ocupando *patches* de boa qualidade (2) com 500 indivíduos em cada. Após a ocorrência do distúrbio inicial ( $t = 1$ ), 1000 indivíduos da espécie invasora, oriundos de fora da paisagem inicial, foram distribuídos na paisagem de maneira aleatória, de um em um, em *patches* de baixa qualidade (0). Durante essa distribuição, foi permitido um *patch* ser selecionado mais de uma vez. A qualidade dos *patches* foi estabelecida sob perspectiva das espécies pertencentes à paisagem inicial, portanto quando melhor a qualidade do *patch*, melhor o desempenho da espécie nativa, enquanto indivíduos de fora da paisagem possuem uma relação contrária. Dessa forma, a dinâmica, a interação e o “*fitness*” de cada espécie em cada tipo de qualidade de *patch* obedecem à seguinte regra de desempenho populacional:

- a) *Patches* de boa qualidade (2): espécie nativa  $>$  espécie invasora;
- b) *Patches* de qualidade intermediária (1): espécie nativa  $=$  espécie invasora;
- c) *Patches* de baixa qualidade (0): espécie nativa  $<$  espécie invasora.

A interação competitiva entre as espécies quando presentes em mesmo *patch* tem como base a equação de competição proposta por Lotka (1932) e Volterra (1926) em tempo discreto:

$$N_{i,t+1} = N_{i,t} \left( 1 + r_N \left( 1 - \left( \frac{N_{i,t} + \alpha_{i,t} I_{i,t}}{K_{N,i,t}} \right) \right) \right) \quad (4.7)$$

$$I_{i,t+1} = I_{i,t} \left( 1 + r_I \left( 1 - \left( \frac{I_{i,t} + \beta_{i,t} N_{i,t}}{K_{I,i,t}} \right) \right) \right) \quad (4.8)$$

onde  $N_{i,t}$  e  $I_{i,t}$  são os tamanhos populacionais no *patch*  $i$  no tempo  $t$  e  $r_N$  e  $r_I$  são as taxas de crescimento intrínsecas das espécies nativa e invasora, respectivamente. Os parâmetros  $\alpha_{i,t}$  e  $\beta_{i,t}$  representam os coeficientes de competição, ou seja,  $\alpha$  mede o efeito de um indivíduo da espécie  $I$  sobre um indivíduo da espécie  $N$  e  $\beta$  mede o efeito de um indivíduo da espécie  $N$  sobre um indivíduo da espécie  $I$ .  $K_N$  e  $K_I$  representam as capacidades de suporte das espécies nativa e invasora. Quando somente uma das espécies está presente em um *patch*, os valores de  $\alpha$  ou  $\beta$  assumem valor zero e a dinâmica é dada por crescimento logístico. Já quando não for o caso, ambos têm seus valores fixados em 0,8. Os principais parâmetros usados nas simulações e seus valores são dados na tabela 1. Dependendo da qualidade do *patch* em que se encontra as espécies, os parâmetros  $K_N$  e  $K_I$  variam a fim de cumprir a regra de desempenho populacional descrita anteriormente:

- a) Em *patches* de boa qualidade (2)  $K_N$  corresponde a 1000 indivíduos enquanto  $K_I$  é de apenas 500 indivíduos.

- b) Em *patches* de qualidade intermediária (1) a capacidade suporte de ambas as espécies ( $K_N$  e  $K_I$ ) é de 1000 indivíduos.
- c) Em *patches* de má qualidade (0)  $K_I$  é de 1000 indivíduos enquanto  $K_N$  é de apenas 500 indivíduos.

Tabela 1 – Definições dos principais parâmetros

Parâmetro	Definição	Valor
$t$	Número de gerações	1000
$L$	Largura da paisagem	50
$r_N$	Taxa de crescimento intrínseca da espécie nativa	1
$r_I$	Taxa de crescimento intrínseca da espécie invasora	1
$\alpha$	Coefficiente de competição da espécie nativa	0,8
$\beta$	Coefficiente de competição da espécie invasora	0,8
$K_N$	Capacidade suporte da espécie nativa em <i>patches</i> 2, 1 e 0	1000, 1000 e 500
$K_I$	Capacidade suporte da espécie invasora em <i>patches</i> 2, 1 e 0	500, 1000 e 1000
$R$	Raio de dispersão das espécies	3,0
$\mu_N$	Taxa de migração da espécie nativa	0,2; 0,5; 0,8
$\mu_I$	Taxa de migração da espécie invasora	0,2; 0,5; 0,8
$p$	Intensidade do distúrbio	$0,1 \leq p \leq 1,0$
$p_R$	Intensidade da restauração	$0,1 \leq p_R \leq 1,0$
$N_r$	Número de eventos de restauração	5, 10 ou 20
$q_{00}$	Nível de correlação entre os <i>patches</i> perturbados	$0 \text{ (aleatório)} \leq q_{00} \leq 1,0$

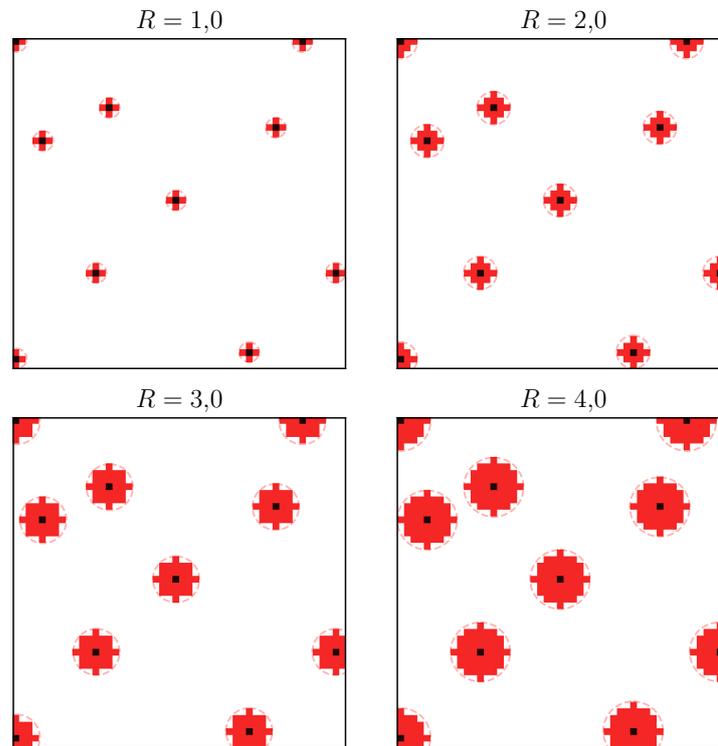
Fonte: Produzido pelo autor.

A paisagem foi representada por um reticulado de células com bordas reflexivas. Cada célula representa um *patch* para subpopulações com a dinâmica governada pelas equações 4.7 e 4.8. As subpopulações são acopladas por dispersão, sendo que a fração de dispersores das espécies nativa ( $\mu_N$ ) e invasora ( $\mu_I$ ) pode variar entre 20%, 50% e 80% da população atual do patch. A migração dos dispersores se dá de maneira aleatória entre os *patches* vizinhos, dentro de uma distância menor ou igual à 3,0 ( $R$ ). A vizinhança de um *patch* é composta por todos aqueles *patches* vizinhos que podem futuramente ser o destino de um dispersor. A figura 2 contém algumas vizinhanças com diferentes raios de dispersão ( $R$ ), evidenciando os possíveis destinos de um migrante. Somente foi permitido a migração quando o número de migrantes na população foi maior ou igual à 1, já que o processo de migrar acontece de um em um indivíduo.

### 4.3 Simulações computacionais

As simulações computacionais foram divididas em dois cenários, sendo que para cada cenário há dois tipos de distúrbio inicial (aleatório ou agregado):

- a) Cenário 1: Invasão biológica em paisagens pós-distúrbio. As simulações deste cenário se iniciam com o distúrbio em  $t = 1$ . Após o distúrbio inicial, indivíduos da espécie invasora foram introduzidos na paisagem em *patches* com estado 0.

Figura 2 – Exemplos de vizinhanças com diferentes valores de  $R$ 

Os *patches* vermelhos representam os possíveis destinos de um migrante do *patch* preto localizado no centro considerando o raio de dispersão ( $R$ ). Para esse modelo matemático utilizamos  $R \leq 3,0$ . Fonte: Produzido pelo autor.

Ao longo das simulações não foi permitida a restauração da paisagem, ou seja, após a ocorrência do distúrbio, não foi permitida a mudança dos estados dos *patches*, sendo a paisagem composta apenas por *patches* nos estados 0 e 2 (má e boa qualidade, respectivamente);

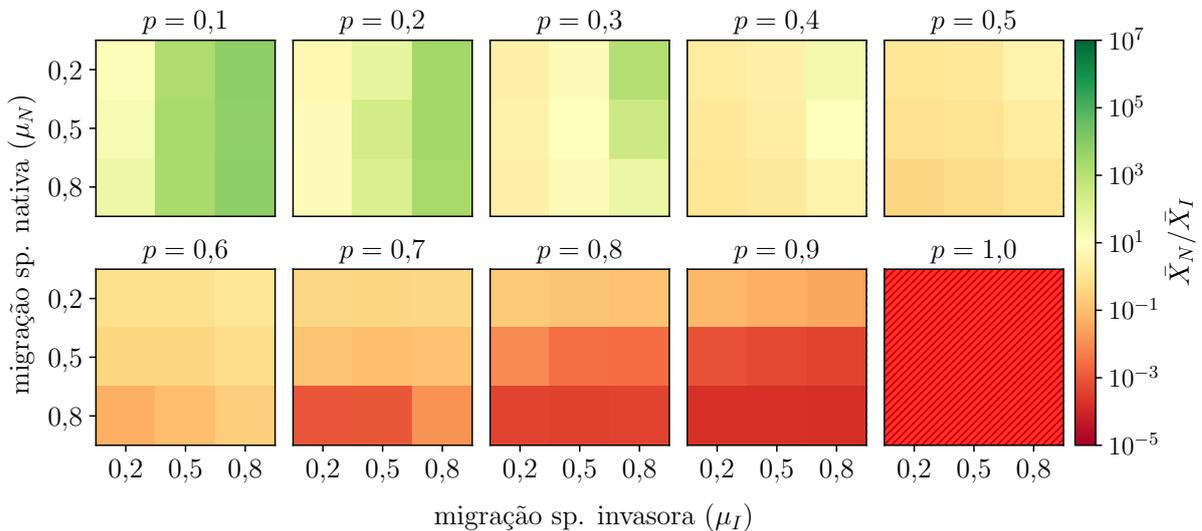
- b) Cenário 2: Adição de eventos de restauração. Neste cenário foi permitido a restauração da paisagem após a ocorrência do distúrbio. Dessa forma, a paisagem tornou-se dinâmica através da introdução de *patches* de qualidade intermediária, resultando em maior grau de heterogeneidade espacial.

## 5 Resultados

### 5.1 Cenário 1: Invasão biológica em paisagens pós-distúrbio

A persistência das espécies na paisagem no cenário 1 com padrão aleatório é representada na figura 3. As simulações deste cenário consideraram variações na intensidade do distúrbio ( $p$ ) e nas taxas de migração das espécies ( $\mu_N$  e  $\mu_I$ ). O padrão de cores utilizado nos gráficos de persistência das espécies varia conforme a proporção espécie nativa/espécie invasora. Essa proporção compara a média dos indivíduos da espécie nativa sobre a média dos indivíduos da espécie invasora considerando toda a paisagem ( $\bar{X}_N/\bar{X}_I$ ). Quanto mais verde for a coloração, maior a proporção N/I, ou seja, há mais indivíduos da espécie nativa na paisagem do que indivíduos da espécie invasora. Por outro lado, quanto mais vermelho for a coloração, menor a proporção N/I e conseqüentemente há mais indivíduos da espécie invasora na paisagem do que indivíduos da espécie nativa. Quando em uma simulação uma das espécies foi extinta ( $\bar{X} = 0$ ), a simulação foi representada pelo maior tom de verde/vermelho hachurado.

Figura 3 – Proporção N/I das simulações do cenário 1 com padrão aleatório de distribuição dos distúrbios



Resultados extraídos da última geração das populações ( $t = 999$ ). Fonte: Produzido pelo autor.

De modo geral, as simulações (figura 3) mostraram dominância da espécie nativa quando o valor de  $p$  foi baixo e dominância da espécie invasora quando o valor de  $p$  foi alto. Em valores intermediários de  $p$ , ambas as espécies coexistiram e por fim, quando

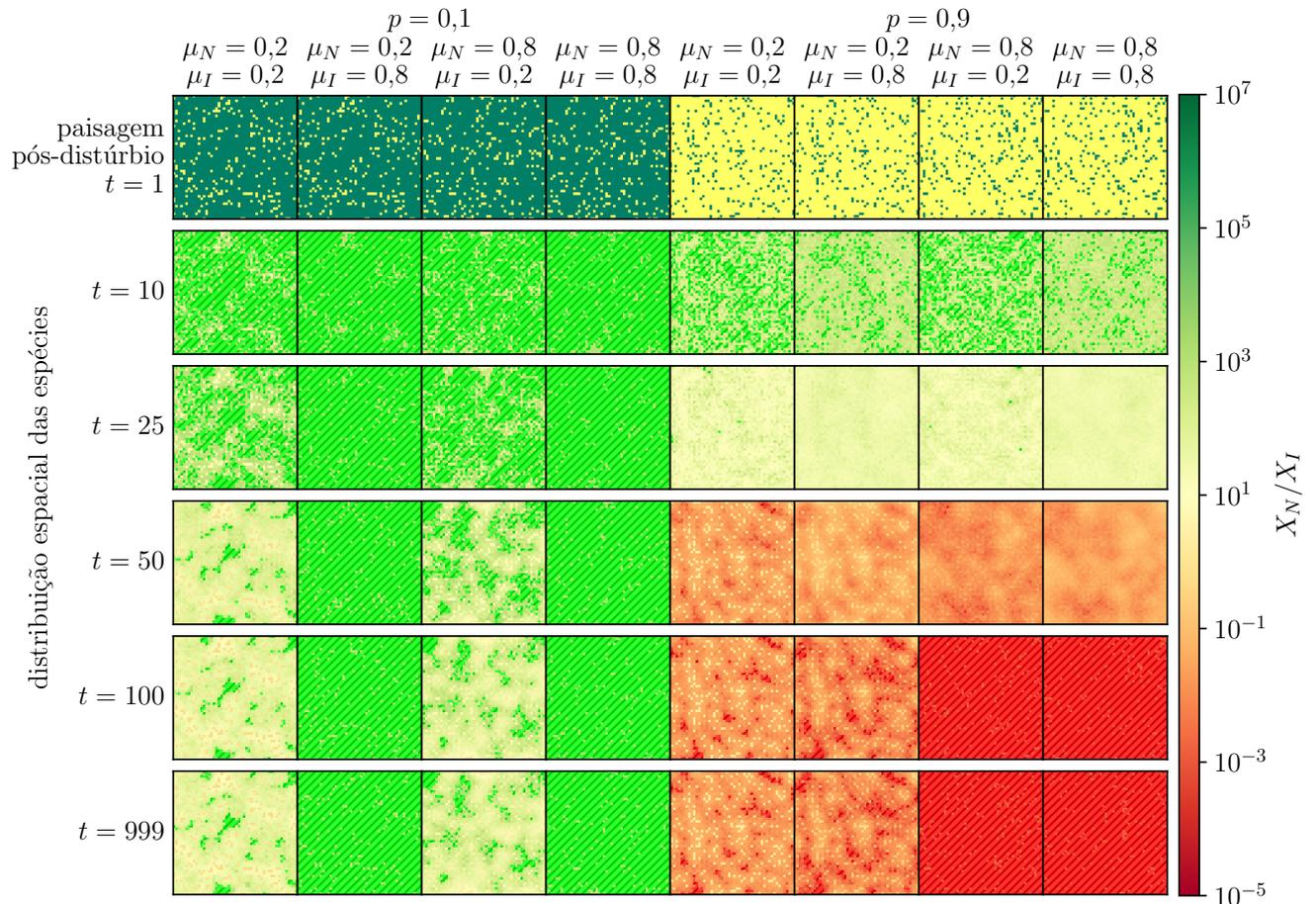
todos os *patches* sofreram distúrbio ( $p = 1,0$ ) a espécie nativa foi completamente extinta da paisagem. Além disso, observa-se na figura 3, a existência de três faixas de resultados em proporção da variação das taxas de migração, principalmente para valores altos e baixos de  $p$ . Nas simulações com baixos valores de  $p$ , a proporção N/I foi menor para  $\mu_I = 0,2$  e aumentou conforme o aumento de  $\mu_I$ . Já nas simulações com altos valores de  $p$ , a proporção N/I foi maior para  $\mu_N = 0,2$  e diminuiu conforme o aumento de  $\mu_N$ .

O papel da migração nos casos de baixo e alto valor de  $p$  também foi evidenciado na figura 4. Diferentemente das figuras de persistência das espécies, as figuras de distribuição espacial, como a figura 4, não mostram uma média da paisagem, pois todos os *patches* estão sendo mostrados. Dessa forma, o padrão de cores é semelhante, mas representa variáveis diferentes. Nessas figuras cada *patch* da paisagem foi representado por uma proporção N/I, portanto, quanto mais verde a coloração do *patch* maior a proporção N/I, ou seja, há mais indivíduos da espécie nativa do que da espécie invasora naquele *patch*. Por outro lado, quanto mais vermelho a coloração, menor a proporção N/I e conseqüentemente, há mais indivíduos da espécie invasora do que da espécie nativa naquele *patch*. Quando todos os indivíduos de uma espécie foram extintos do *patch*, o *patch* foi representado pelo maior tom de verde/vermelho hachurado.

Na figura 4 as taxas de migração variaram entre dois possíveis valores (0,2 e 0,8) e, de forma semelhante, nota-se a existência de uma relação entre a taxa de migração e a distribuição espacial das espécies. Nas simulações com baixo valor de  $p$ , a distribuição espacial das espécies foi influenciada pela taxa de migração da espécie invasora. Quando  $\mu_I = 0,2$ , *patches* que sofreram distúrbios foram totalmente ocupados pela espécie nativa e *patches* que sofreram distúrbios apresentaram menor proporção N/I. Essa distribuição espacial se manteve até o final das simulações. Em contrapartida, quando  $\mu_I = 0,8$ , os *patches* foram dominados pela espécie nativa, com poucas exceções. Essas exceções representaram *patches* pelo qual a espécie invasora estava transitando. Eles variavam bastante de posição, apesar de estarem sempre associados aos *patches* que sofreram distúrbios. Por outro lado, de forma semelhante, em simulações com alto valor de  $p$ , a taxa de migração da espécie nativa influenciou a distribuição espacial das espécies. Quando  $\mu_N = 0,2$ , os *patches* de boa qualidade que ainda restavam na paisagem apresentaram a maior proporção N/I observada, enquanto as áreas perturbadas foram tomadas pela espécie invasora. O restante dos *patches* apresentou uma proporção N/I intermediária em comparação aos outros dois tipos de áreas. Essa disposição espacial também se manteve durante o restante das gerações. Quando  $\mu_I = 0,8$ , a espécie invasora dominou a paisagem, com poucas exceções. As exceções representaram *patches* nos quais a espécie nativa estava presente.

A persistência das espécies na paisagem no cenário 1 com padrão agregado é retratada na figura 5. As simulações desse cenário foram feitas variando a intensidade

Figura 4 – Distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 1 com padrão aleatório de distribuição de distúrbios

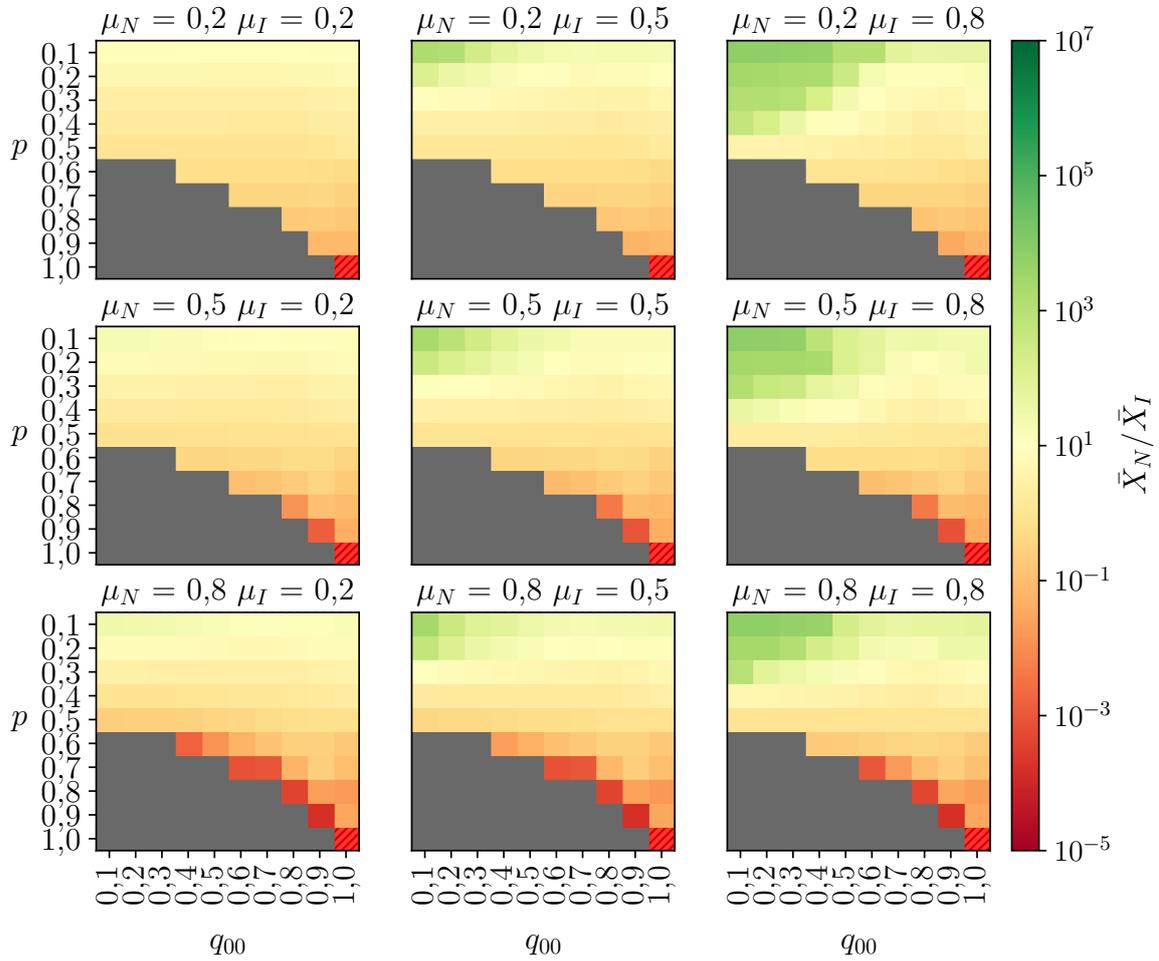


A primeira linha mostra a paisagem pós-distúrbio referente à cada simulação, onde a cor verde representa os *patches* de boa qualidade (2) e a cor amarela os *patches* que sofreram distúrbios (0). As demais linhas mostram a distribuição espacial das espécies na paisagem ao longo do tempo. Nestas linhas, a cor verde representa a espécie nativa e a vermelha a espécie invasora. Fonte: Produzido pelo autor.

do distúrbio ( $p$ ), as taxas de migração das espécies ( $\mu_N$  e  $\mu_I$ ) e o quão agregado foi o distúrbio inicial ( $q_{00}$ ). A figura 5 segue o mesmo padrão de cores obedecendo à proporção N/I. As simulações com distúrbio inicial do tipo agregado que não são possíveis por conta da restrição entre os parâmetros  $p$  e  $q_{00}$  (equação 4.6) são representadas pela cor cinza.

Na figura 5 encontramos os maiores valores de proporção N/I nas simulações com baixo valor de  $p$ , enquanto os menores valores de proporção N/I, e até mesmo a extinção da espécie nativa, foram obtidos nas simulações com altos valores de  $p$ . No entanto, a persistência final das espécies foi fortemente influenciada pelas taxas de migração em conjunto com  $q_{00}$ . Nos valores baixos de  $p$ , o aumento da taxa de migração da espécie

Figura 5 – Proporção N/I das simulações do cenário 1 com padrão agregado de distribuição de distúrbios



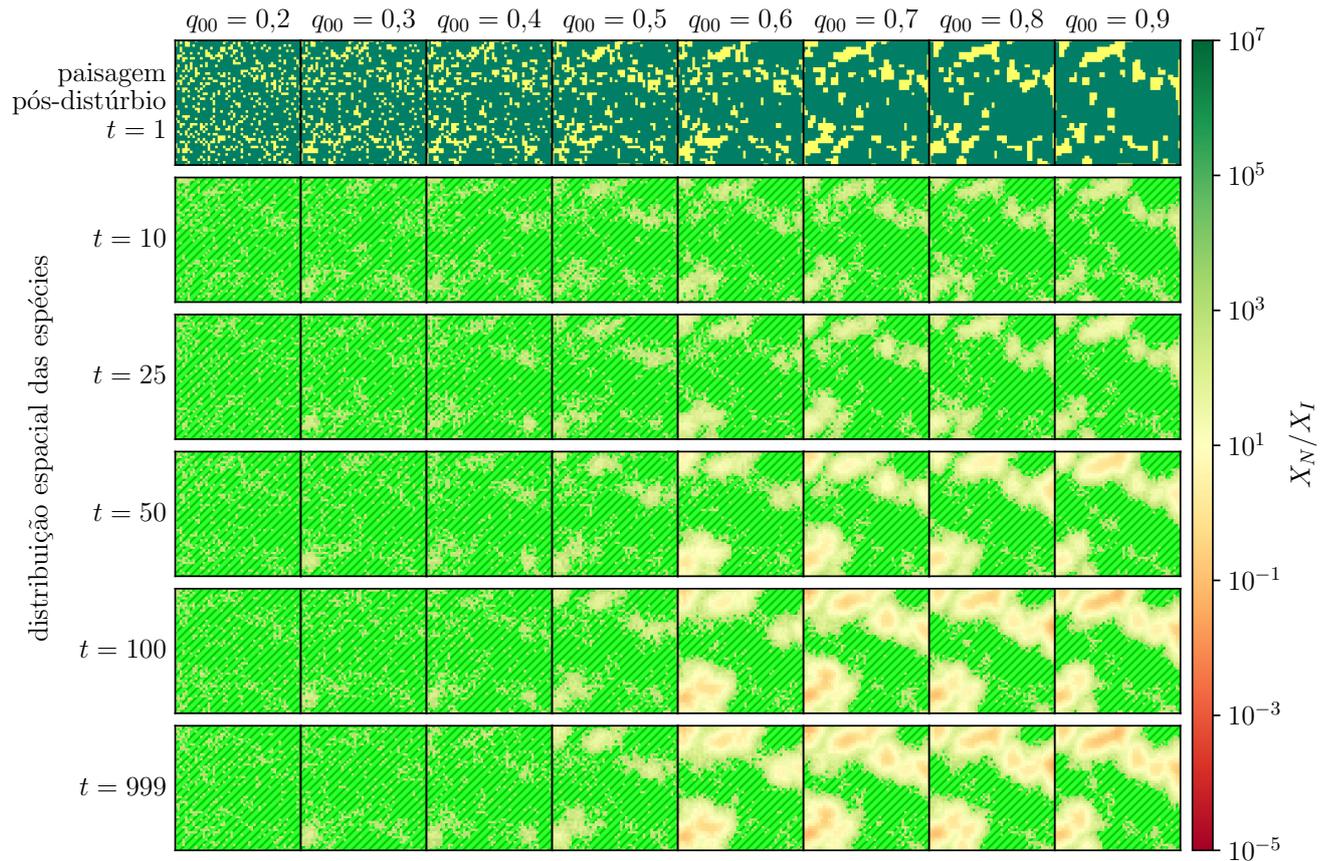
Resultados extraídos da última geração das populações ( $t = 999$ ). Fonte: Produzido pelo autor.

invasora causou não só um aumento da proporção N/I como também possibilitou que  $q_{00}$  tivesse um papel mais forte nessa proporção. Nesse caso, as simulações com distúrbios muito agregados apresentaram uma proporção N/I menor quando comparadas com simulações com baixos valores de  $q_{00}$ . Da mesma forma, para valores altos de  $p$ , o aumento da taxa de migração da espécie nativa causou não só um decréscimo da proporção N/I como também possibilitou que  $q_{00}$  tivesse um papel mais forte nessa proporção. Nesse caso, as simulações com distúrbios muito agregados possuem uma proporção N/I maior quando comparadas com simulações com baixos valores de  $q_{00}$ .

Para visualizar o efeito de  $q_{00}$  escolhemos uma simulação com baixo valor de  $p$  e alta taxa de migração da espécie invasora e variamos o quão agregado foi o distúrbio inicial. Os resultados obtidos podem ser visualizados na figura 6. Nessa figura percebemos que a disposição espacial do distúrbio influenciou fortemente a disposição espacial das espécies

na paisagem. Por conta disso, o que se observou nas simulações com distúrbios altamente agregados foi o agrupamento da espécie invasora em pequenas “ilhas” representadas por *patches* que sofreram distúrbios. Fora dessas “ilhas” a espécie invasora esteve pouco presente, ao contrário da espécie nativa.

Figura 6 – Distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 1 com padrão agregado de distribuição de distúrbios



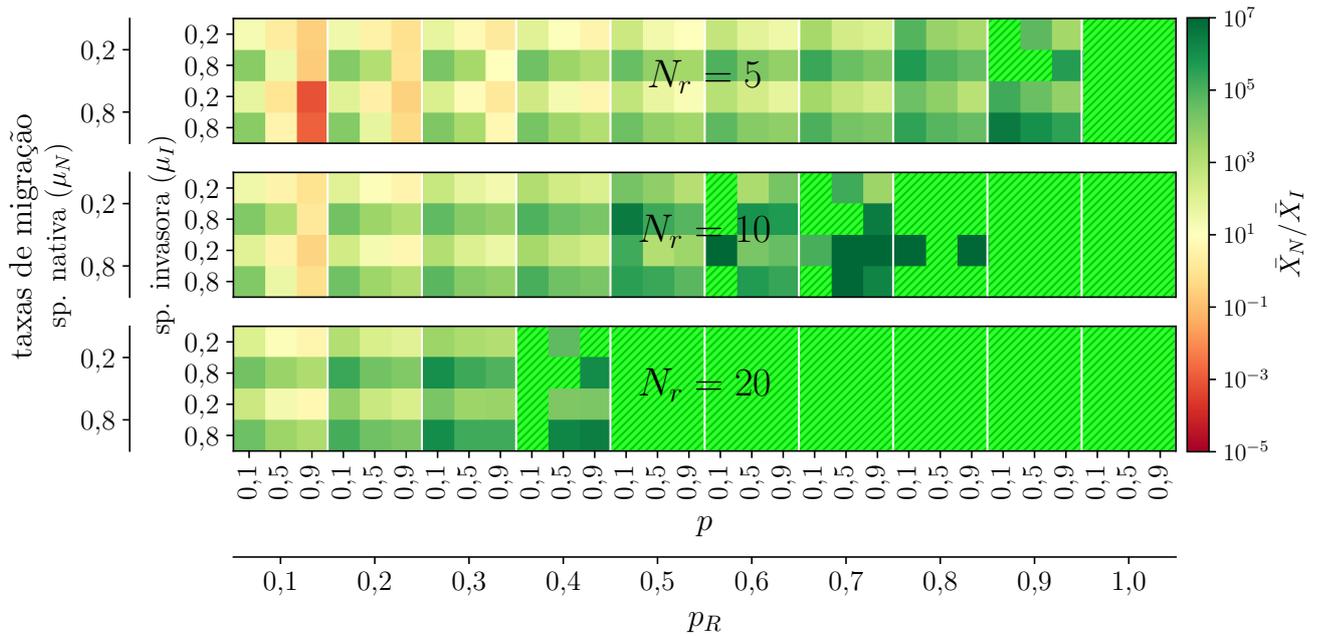
A primeira linha mostra a paisagem pós-distúrbio referente à cada simulação, onde a cor verde representa os *patches* de boa qualidade (2) e a cor amarela os *patches* perturbados (0). As demais linhas representam a distribuição espacial das espécies nativa (verde) e invasora (vermelha). Parâmetros fixos:  $p = 0,2$ ,  $\mu_N = 0,2$  e  $\mu_I = 0,8$ . Fonte: Produzido pelo autor.

## 5.2 Cenário 2: Adição de eventos de restauração

Os resultados de persistência das espécies na paisagem para o cenário 2 do tipo aleatório é mostrado na figura 7. Com a introdução dos eventos de restauração, o número de simulações possíveis aumentam significativamente por conta dos novos parâmetros referentes à intensidade ( $p_R$ ) e o número de restaurações ( $N_r$ ). Por essa razão, não utilizamos

todos os valores possíveis dos parâmetros  $p$ ,  $\mu_N$  e  $\mu_I$ . Assim, escolhemos valores específicos baseado nos principais resultados encontrados no cenário 1:  $p = \{0,1; 0,5; 0,9\}$ ,  $\mu_N$  e  $\mu_I = \{0,2; 0,8\}$ .

Figura 7 – Proporção N/I das simulações do cenário 2 com padrão aleatório de ocorrência de distúrbio

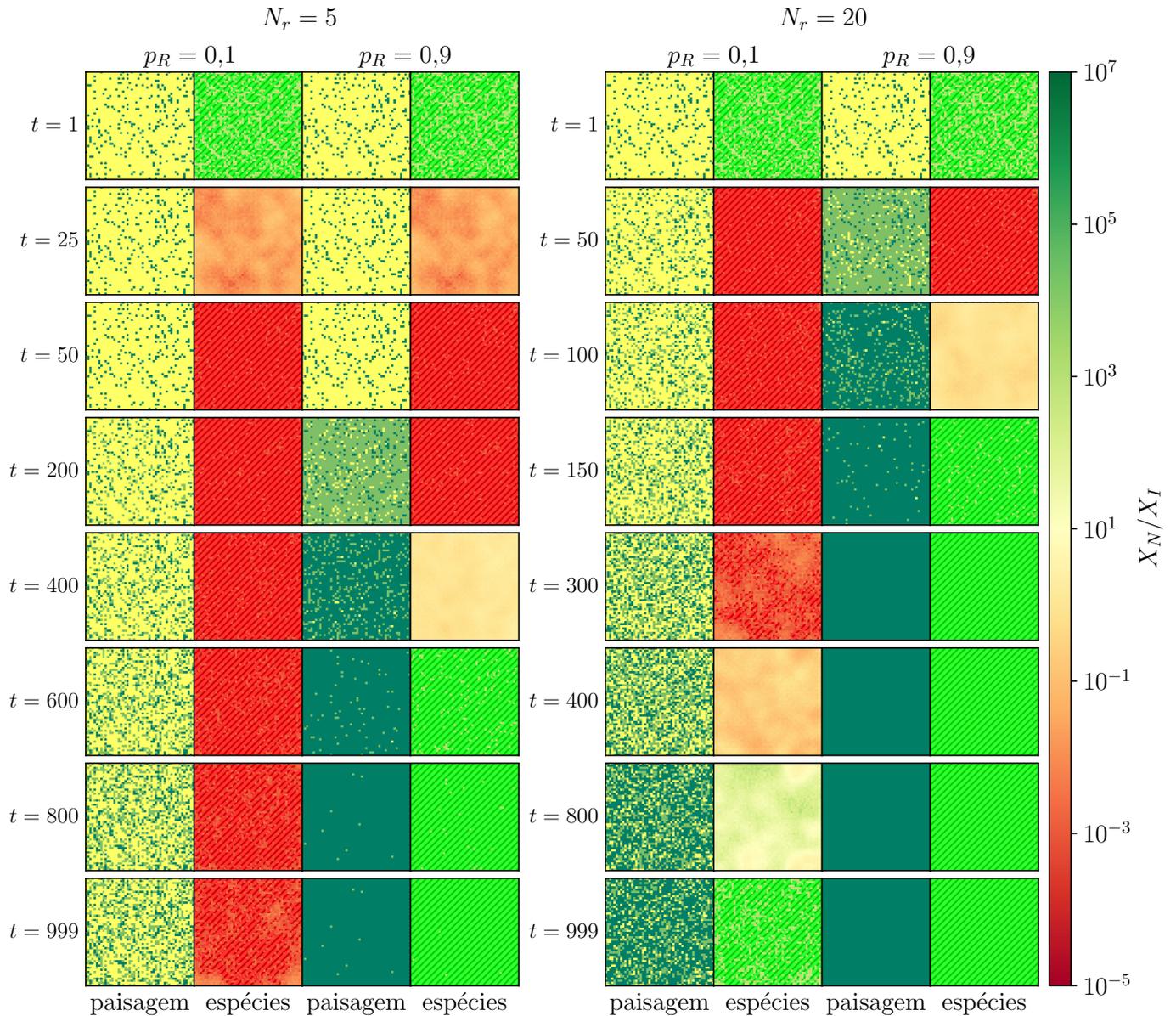


Resultados extraídos da última geração das populações ( $t = 999$ ). Fonte: Produzido pelo autor.

O que podemos observar na figura 7 é que, como esperado, a introdução dos eventos de restauração beneficiou a espécie nativa: simulações com maior número e/ou intensidade de restauração ajudou a aumentar a proporção N/I e até a expulsar a espécie invasora da paisagem. Para as simulações nas quais a espécie invasora não foi totalmente extinta, uma mudança na sua taxa de migração  $\mu_I$  teve um impacto na proporção N/I. Quando  $\mu_I = 0,2$ , a proporção N/I observada foi menor quando comparada às simulações com  $\mu_I = 0,8$ . Já a mudança da taxa de migração da espécie nativa não interferiu qualitativamente nos resultados. O que se observou foi que os resultados obtidos para  $\mu_N = 0,2$  praticamente se repetem quando  $\mu_N = 0,8$ . Os casos nos quais a proporção N/I foi menor e, conseqüentemente, mais favoráveis para a espécie invasora foram observados quando a intensidade de distúrbio foi alta ( $p = 0,9$ ), com poucas restaurações com baixa intensidade ( $N_r = 5$  e  $p_R = 0,1$ ) e uma grande quantidade de migrantes da espécie nativa ( $\mu_N = 0,8$ ) (figura 7).

O efeito da restauração da paisagem sobre a distribuição espacial das espécies nas simulações do cenário 2 do tipo aleatório está representado na figura 8. Nesse cenário

Figura 8 – Restauração da paisagem e distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 2 com padrão aleatório de ocorrência de distúrbio



Cada conjunto de simulações é representado por uma coluna referente à qualidade da paisagem na esquerda e uma coluna referente à distribuição espacial das espécies na direita. Nos gráficos de paisagem a cor verde representa os *patches* de boa qualidade (2) e a cor amarela os *patches* perturbados (0). Os *patches* de qualidade intermediária (1) são representados por um cor intermediária entre o verde e o amarelo. Parâmetros fixos:  $p = 0,9$ ,  $\mu_N = 0,8$  e  $\mu_I = 0,8$ . Fonte: Produzido pelo autor.

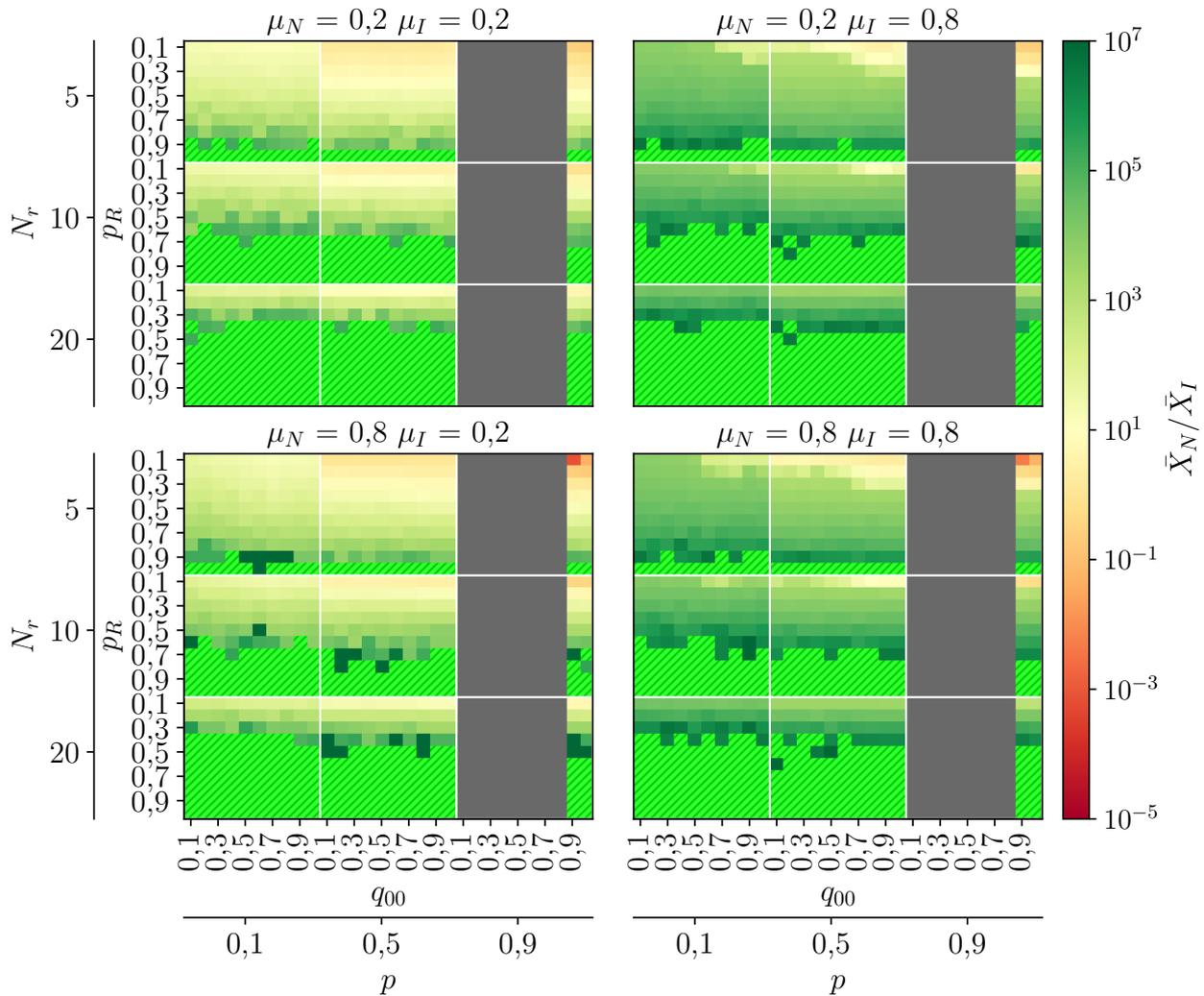
a qualidade dos *patches* da paisagem não é mais estática. Os resultados das simulações são representados por duas colunas: uma referente à qualidade da paisagem (esquerda) e uma referente à distribuição espacial das espécies (direita). Nessa figura representamos quatro diferentes simulações variando o número de restaurações em 5 e 20 e a intensidade da restauração em 0,1 e 0,9. Os outros parâmetros foram fixados ( $p = 0,9$ ,  $\mu_N = 0,8$  e  $\mu_E = 0,8$ ). No caso das simulações com 5 eventos de restauração ao longo do período estudado, a restauração ocorreu a cada 200 gerações. Por isso, antes de  $t = 200$  as duas simulações foram idênticas. Nesse período a espécie invasora se desenvolveu e dominou a paisagem, porém sem extinguir a espécie nativa. A partir de  $t = 200$ , a simulação com  $p_R = 0,9$  teve a sua paisagem rapidamente restaurada, enquanto a simulação com  $p_R = 0,1$  restaurou poucos *patches*. Como resultado, quando  $p_R = 0,9$ , a proporção N/I dos *patches* aumentou e a espécie nativa passou a dominar a paisagem. Por outro lado, quando  $p_R = 0,1$ , a espécie invasora continuou dominando a paisagem. Nesse caso, ao final das 1000 gerações, apenas alguns *patches* foram recuperados e apresentaram um aumento da proporção N/I. Essa simulação em específico é uma das duas únicas simulações que apresentaram uma baixa proporção N/I na figura 7.

Já nas simulações com 20 eventos de restauração, a restauração ocorreu a cada 50 gerações, acelerando o processo de restauração da paisagem. Assim como nas simulações com  $N_r = 5$ , a espécie invasora dominou a paisagem nas primeiras gerações, porém sem causar a extinção total da espécie nativa. Em  $t = 50$  ocorreu a primeira restauração. Nessa geração, para a simulação com  $p_R = 0,9$ , quase todos os *patches* que sofreram distúrbios passaram por restauração e foram caracterizados por qualidade intermediária. Com uma maior frequência de eventos de restauração, a paisagem já se encontrava totalmente restaurada em  $t = 300$ . Como resultado, a proporção N/I dos *patches* aumentou e a espécie invasora foi extinta da paisagem. Por outro lado, com  $p_R = 0,1$ , a restauração dos *patches* foi feita lentamente. No entanto, para  $N_r = 20$ , houve mais eventos de restauração na paisagem comparado com  $N_r = 5$ . Como resultado, a proporção N/I foi aumentando gradualmente e a paisagem passou da dominância da espécie invasora para a coexistência e, por fim, para uma paisagem com muitos *patches* totalmente ocupados pela espécie nativa. O restante dos *patches* apresentaram ambas as espécies coexistindo.

Para as simulações do cenário 2 do tipo agregado foi usado o mesmo conjunto de parâmetros do cenário 2 aleatório, com apenas a introdução dos valores de  $q_{00}$ . Os resultados obtidos podem ser conferidos na figura 9. Como esperado, eventos frequentes de restauração da paisagem beneficiaram a espécie nativa, de forma que um aumento na intensidade desses eventos de restauração ampliou sua dominância. No entanto, de forma geral, os resultados dessa figura não diferem qualitativamente dos resultados obtidos na figura 7, ou seja, o parâmetro  $q_{00}$  não teve grande impacto nessas simulações.

A restauração da paisagem e seu efeito na distribuição espacial das espécies em

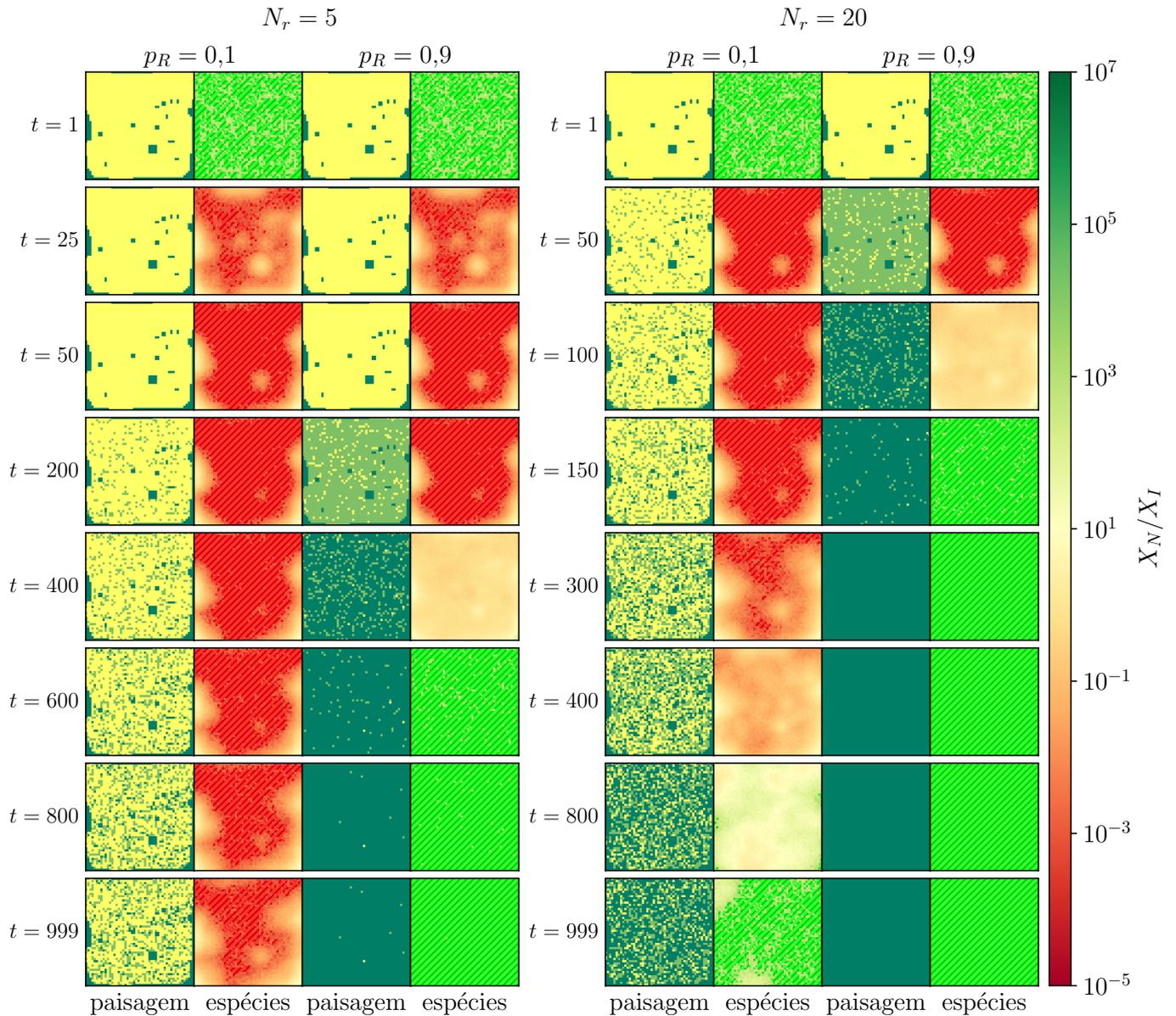
Figura 9 – Proporção N/I das simulações do cenário 2 com padrão agregado de ocorrência de distúrbios



Resultados extraídos da última geração das populações ( $t = 999$ ). Fonte: Produzido pelo autor.

simulações do cenário 2 do tipo agregado são dados na figura 10. De forma semelhante ao mostrado na figura 8, na figura 10 são mostradas quatro simulações variando o número de restaurações em 5 e 20 e a intensidade da restauração em 0,1 e 0,9. No entanto, além dos outros parâmetros fixados ( $p = 0,9$ ,  $\mu_N = 0,8$  e  $\mu_I = 0,8$ ), também fixamos  $q_{00}$  em 1,0. A dinâmica apresentada em ambas as figuras é semelhante. A restauração da paisagem, seja ela feita de forma lenta ou rápida devido à combinação do número e intensidade das restaurações, causou uma inversão na proporção N/I e também a expulsão da espécie invasora da paisagem. A principal diferença da figura 10 está nas primeiras gerações. A agregação dos distúrbios possibilitou a formação de “ilhas” nas quais as espécies se mantinham, ou seja, a agregação dos *patches* que sofreram distúrbios refletiu numa separação espacial entre as espécies. No entanto, com a ação das restaurações essa

Figura 10 – Restauração da paisagem e distribuição espacial das espécies em simulações do cenário 2 com padrão agregado de ocorrência de distúrbio



Cada conjunto de simulações é representado por uma coluna referente à qualidade da paisagem na esquerda e uma coluna referente à distribuição espacial das espécies na direita. Nos gráficos de paisagem a cor verde representa os *patches* de boa qualidade (2) e a cor amarela os *patches* que sofreram distúrbios (0). Os *patches* de qualidade intermediária (1) são representados por um cor intermediária entre o verde e o amarelo. Parâmetros fixos:  $p = 0,9$ ,  $q_{00} = 1,0$ ,  $\mu_N = 0,8$  e  $\mu_I = 0,8$ . Fonte: Produzido pelo autor.

disposição espacial é quebrada e nas últimas gerações tanto a qualidade da paisagem quanto a distribuição espacial das espécies foi semelhante às das simulações do cenário 2 com distúrbio de padrão aleatório.

## 6 Discussão

No início das simulações, apesar da população da espécie invasora introduzida estar em desvantagem numérica em relação à espécie nativa, o estabelecimento e persistência da mesma na paisagem foi possível dada as modificações da paisagem pela ocorrência do distúrbio. A distribuição da espécie nativa na paisagem reflete o resultado de anos de evolução da interação entre suas características e os fatores bióticos e abióticos do meio (HUI *et al.*, 2011). Neste estudo, essa adaptabilidade foi representada por uma maior capacidade suporte da espécie nativa na paisagem em seu estado natural, ou seja, composta por *patches* de boa qualidade. A modificação da qualidade de alguns *patches* e a maior habilidade em explorá-los permitiram que a espécie invasora aumentasse seu tamanho populacional e, conseqüentemente, migrasse para outros *patches*, ampliando sua distribuição e probabilidade de persistência na paisagem.

A intensidade do distúrbio afetou as abundâncias relativas das espécies e foi fator determinante para o domínio das espécies na paisagem. Percebe-se que o aumento da intensidade do distúrbio e a criação de *patches* no qual a espécie invasora é competidora superior, favorece a probabilidade de sucesso da invasão biológica. A heterogeneidade da paisagem pode facilitar a invasão biológica quando as modificações da paisagem permitem que a população da espécie invasora cresça e se disperse pela paisagem (DOWDALL; LEBLANC; LUTSCHER, 2018). Mesmo dispondo de poucos *patches* modificados, a espécie invasora conseguiu se estabelecer na paisagem, porém em menor número sob a dominância da espécie nativa. Em compensação, quando a intensidade do distúrbio foi grande a ponto de afetar toda a paisagem, o domínio da paisagem não só passa a ser da espécie invasora como há a extinção total da espécie nativa da paisagem. A ocorrência de distúrbios cria divergência entre as características da espécie nativa e o ambiente em que ela está inserida (BYERS, 2002). Em uma paisagem onde não há nenhum *patch* em que a espécie nativa possa manter o seu desempenho populacional, a sua capacidade de resistir aos invasores é diminuída e, à vista disso, as chances de seu desaparecimento são maiores. As diferentes respostas que as espécies apresentam face à mudança na qualidade dos *patches* remanescentes desempenham um importante papel na manutenção destas na paisagem. Conforme proposto pela hipótese do distúrbio intermediário, a maior diversidade é mantida em níveis intermediários de perturbação (CONNELL, 1978). Em concordância com esta hipótese, também observa-se em situações de distúrbios intermediários uma maior riqueza de espécies, onde ambas as espécies estão presentes na paisagem em uma proporção equilibrada.

As espécies podem ser classificadas de acordo com a quantidade de *patches* em que possuem vantagem competitiva. Em uma paisagem com muitos *patches* de boa qualidade,

a espécie nativa se encontra em vantagem em relação à espécie invasora. Em contrapartida, o contrário acontece em uma paisagem altamente perturbada. A posição de vantagem ou desvantagem tem relação com a força de dispersão das espécies e o crescimento populacional. A dispersão das espécies, é por si só, um fator-chave para manter as populações locais em uma dinâmica de metapopulação, uma vez que, quando positivo, o balanço entre colonização e extinção das populações locais permite a persistência global da espécie na paisagem (HANSSON, 1991). No cenário com apenas distúrbio inicial do tipo aleatório, o parâmetro que se mostrou de maior impacto com exceção da intensidade do distúrbio foi a taxa de migração da espécie em desvantagem, isto é, a taxa de migração da espécie invasora quando a intensidade do distúrbio foi baixa e a taxa de migração da espécie nativa quando a intensidade do distúrbio era alta. Reigada *et al.* (2015) mostraram que quanto mais as espécies investem em dispersão, mais rápido elas encontram *patches* susceptíveis e mais abundante se torna a sua presença na paisagem. No modelo matemático proposto e conforme os valores paramétricos utilizados, vimos que essa ideia não se aplica à espécie em desvantagem. Nessa situação, o aumento do número de migrantes causou um efeito contrário. Uma possível explicação envolveria o mesmo mecanismo pelo qual a espécie invasora reduz a população nativa no processo de invasão biológica: a competição. Podemos considerar um contexto no qual a espécie em desvantagem é a espécie invasora que acabou de ser introduzida após o distúrbio de alguns *patches* e que possui alta taxa de migração. A maioria dos seus migrantes têm como destino *patches* no qual a espécie nativa possui vantagem, seja em questão numérica ou em questão de vantagem competitiva, aumentando a chance desses indivíduos serem extintos. Como consequência, o número total de indivíduos da espécie invasora diminui e a espécie nativa aproveita para se sobressair.

A taxa de migrantes influencia a distribuição espacial das espécies que, por fim, reflete no crescimento populacional das mesmas. Espécies com alta taxa de migração que se encontram em posição de desvantagem, apesar de transitarem por toda a paisagem, não conseguem se estabelecer nos *patches*. Em compensação, quando há menos migrantes, os indivíduos das espécies conseguem se desenvolver em alguns dos *patches*, os quais eles possuem vantagem competitiva. Apesar da vantagem competitiva, esses *patches* ainda são divididos com indivíduos da outra espécie, pois a densidade populacional da espécie em vantagem, e conseqüentemente, o seu número de migrantes é maior. À vista disso, a melhor estratégia para a espécie que se encontra em desvantagem é reduzir o número de migrantes e tentar primeiro se estabelecer nos *patches* em que já está presente. O impacto da dispersão das espécies está ligado ao crescimento das subpopulações devido às interações entre a dinâmica dos *patches* e o número de potenciais dispersores (JOHST; BRANDL; EBER, 2002). Neste contexto, a habilidade de dispersão das espécies se torna fator-chave para entender importantes processos ecológicos tais como invasão, estabelecimento e persistência de populações em paisagens expostas a distúrbios.

A heterogeneidade espacial e os diferentes padrões das paisagens têm suas origens

em processos exógenos (por exemplo, clima, ocorrência de distúrbios), endógenos (por exemplo, competição interespecífica) e nos *feedbacks* destes processos que interagem espaço-temporalmente. Esta dinâmica e as interações com os componentes do sistema levam a variações graduais destes componentes, gerando agregação ou separação espacial das características da paisagem, tornando a heterogeneidade das paisagens evidentes no espaço (padrão da paisagem) ou no tempo (dinâmica da paisagem) (DOWDALL; LEBLANC; LUTSCHER, 2018). No cenário com apenas distúrbio do tipo agregado, observa-se a formação de “ilhas” de *patches* de mesma qualidade em resultado do padrão de distribuição do distúrbio. Nesta paisagem, há uma alta correspondência entre a qualidade da paisagem pós-distúrbio e o arranjo espacial das espécies enquanto que, em contrapartida, nas paisagens que sofreram distúrbios aleatórios a distribuição das espécies é uniforme em toda paisagem. As “ilhas” geradas neste cenário desempenham um papel no estabelecimento das espécies, pois causam uma segregação entre as espécies e podem evitar a competição. O maior impacto das “ilhas” se dá quando a espécie que se encontra em desvantagem possui alta taxa de migração. Pela forma que os *patches* de diferentes qualidades estão distribuídos, o destino dos migrantes tende a ser *patches* mais favoráveis a eles. Esse efeito é amplificado quando a paisagem é mais agregada e há um maior número de migrantes.

A introdução de múltiplos eventos de restauração exerce um importante papel na mudança da qualidade da paisagem e conseqüentemente na permanência das espécies. As restaurações da paisagem dificultam a invasão da espécie invasora e seu estabelecimento na paisagem e a rapidez desse processo depende não só do número de eventos de restauração, como do esforço despendido nas restaurações. O maior número e esforço de restauração recupera rapidamente os *patches* que sofreram distúrbios na paisagem, diminuindo a quantidade de locais nos quais a espécie invasora se mantinha, impedindo o crescimento populacional e conseqüente aumento do número de migrantes distribuídos na paisagem. A restauração ecológica não só pode conter a invasão biológica, reduzindo a propagação da espécie invasora, como também permitir que as espécies nativas se re-estabeleçam na paisagem após modificada (BAKKER; WILSON, 2004). Sob outra perspectiva, quando a restauração age sobre uma paisagem agregada, ela consegue quebrar a agregação dos *patches* de diferentes qualidades e, portanto, causar uma mudança na distribuição espacial das espécies. Esse processo também depende do número e esforço de restauração. Isto pode ter um grande impacto no crescimento populacional das espécies, pois a distribuição das espécies volta a ser uniforme por toda a paisagem, intensificando a competição interespecífica.

Paisagens que passam por perturbações como um distúrbio podem nunca mais retornar ao seu estado inicial, dependendo do potencial de resiliência das espécies presentes na paisagem. A adoção de diferentes estratégias de manejo podem ajudar a balancear os efeitos positivos e negativos da destruição ou recuperação dos *patches*. Além disso, a modificação dos *patches* e das áreas ao redor pode tornar os habitats mais ou menos hostis

---

para as espécies presentes e para espécies invasoras. Dessa forma, os resultados encontrados neste estudo podem contribuir para a compreensão e planejamento de possíveis estratégias de conservação para os diferentes tipos de cenário de paisagens pós-distúrbio explorados.

## 7 Conclusão

A partir deste trabalho pode-se concluir que a dinâmica de modificação da paisagem e a heterogeneidade da qualidade de *patches* gerada podem modular as interações interespecíficas presentes, levando a diferentes consequências para a biodiversidade:

- a) Os diferentes graus de fragmentação da paisagem exercem um importante papel nas abundâncias relativas das espécies e, conseqüentemente, interferem no sucesso da invasão biológica. A espécie invasora consegue se estabelecer na paisagem mesmo em casos com baixa fragmentação da paisagem, coexistindo com a espécie nativa que é dominante neste contexto. Por outro lado, altos níveis de fragmentação da paisagem invertem esse estado de dominância e pode até levar a espécie nativa à extinção.
- b) Ao nível de um *patch*, a presença de duas espécies que compartilham os mesmos recursos e o mesmo nicho ecológico, onde uma é competidora superior à outra, implica na exclusão por competição. Ao considerar toda a paisagem, a presença de *patches* com diferentes qualidades, devido aos diferentes regimes de distúrbio, proporciona diferentes nichos onde a resposta das espécies se dá de maneira diferente e dessa forma, possibilita a coexistência entre as espécies nativa e invasora.
- c) A distribuição e frequência dos eventos de restauração na paisagem exercem um importante papel na expansão territorial e distribuição das espécies na paisagem ao alterar as condições da qualidade dos *patches* e conseqüentemente modular os efeitos da competição interespecífica. A adição de eventos de restauração pode não só conter a expansão da espécie invasora como também expulsá-la da paisagem, enquanto promove o reestabelecimento da espécie nativa.
- d) O aumento da força de dispersão das espécies nem sempre se mostrou uma boa estratégia para seu estabelecimento na paisagem, principalmente quando consideramos espécies que se encontram em desvantagem na paisagem. Em paisagens nas quais a distribuição do distúrbio se dá de forma aleatória, a distribuição das espécies se torna mais homogênea na paisagem, o que leva ao aumento do efeito da competição entre as espécies nos *patches* e conseqüente redução de seus tamanhos populacionais médios. Já nas paisagens que passam por distúrbios que ocorrem de maneira agregada, a formação de “ilhas” de *patches* com diferentes qualidades ao longo da paisagem aumenta o grau de isolamento entre as diferentes espécies competidoras, resultando na suavização do efeito desta interação.

# Referências

- ALBANO, P. G. *et al.* Historical ecology of a biological invasion: The interplay of eutrophication and pollution determines time lags in establishment and detection. **Biological Invasions**, v. 20, n. 6, p. 1417–1430, jun. 2018. ISSN 1387-3547, 1573-1464.
- ALPERT, P.; BONE, E.; HOLZAPFEL, C. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 3, n. 1, p. 52–66, jan. 2000. ISSN 1433-8319.
- BAKKER, J. D.; WILSON, S. D. Using ecological restoration to constrain biological invasion: Restoration constrains invasion. **Journal of Applied Ecology**, v. 41, n. 6, p. 1058–1064, dez. 2004. ISSN 00218901.
- BYERS, J. E. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. **Oikos**, v. 97, n. 3, p. 449–458, jun. 2002. ISSN 00301299.
- CONNELL, J. H. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. **Science**, American Association for the Advancement of Science, v. 199, n. 4335, p. 1302–1310, mar. 1978.
- DIVYA, B.; KAVITHA, K. A review on mathematical modelling in biology and medicine. **Advances in Mathematics: Scientific Journal**, v. 9, n. 8, p. 5869–5879, ago. 2020. ISSN 18578365, 18578438.
- DORNELAS, M.; CONNOLLY, S. R.; HUGHES, T. P. Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. **Nature**, v. 440, n. 7080, p. 80–82, mar. 2006. ISSN 1476-4687.
- DOWDALL, J.; LEBLANC, V.; LUTSCHER, F. Invasion pinning in a periodically fragmented habitat. **Journal of Mathematical Biology**, Springer Science and Business Media LLC, v. 77, n. 1, p. 55–78, 2018. ISSN 0303-6812.
- FAHRIG, L. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. **Theoretical Population Biology**, v. 41, n. 3, p. 300–314, jun. 1992. ISSN 0040-5809.
- GREEN, J. L. *et al.* Complexity in Ecology and Conservation: Mathematical, Statistical, and Computational Challenges. **BioScience**, Oxford University Press (OUP), v. 55, n. 6, p. 501, 2005. ISSN 0006-3568.
- HANSKI, I.; GAGGIOTTI, O. 1 - Metapopulation Biology: Past, Present, and Future. In: HANSKI, I.; GAGGIOTTI, O. E. (Ed.). **Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations**. Burlington: Academic Press, 2004. p. 3–22. ISBN 978-0-12-323448-3.
- HANSSON, L. Dispersal and connectivity in metapopulations. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 42, n. 1-2, p. 89–103, jan. 1991. ISSN 00244066.
- HIEBELER, D. Populations on Fragmented Landscapes with Spatially Structured Heterogeneities: Landscape Generation and Local Dispersal. **Ecology**, v. 81, n. 6, p. 1629–1641, 2000. ISSN 0012-9658.

- HUI, C. *et al.* Macroecology meets invasion ecology: Linking the native distributions of Australian acacias to invasiveness: Linking geographical range size to invasiveness. **Diversity and Distributions**, v. 17, n. 5, p. 872–883, set. 2011. ISSN 13669516.
- JOHST, K.; BRANDL, R.; EBER, S. Metapopulation Persistence in Dynamic Landscapes: The Role of Dispersal Distance. **Oikos**, [Nordic Society Oikos, Wiley], v. 98, n. 2, p. 263–270, 2002. ISSN 00301299, 16000706.
- KEYMER, J. E. *et al.* Extinction Thresholds and Metapopulation Persistence in Dynamic Landscapes. **The American Naturalist**, The University of Chicago Press, v. 156, n. 5, p. 478–494, nov. 2000. ISSN 0003-0147.
- LOTKA, A. J. Contribution to the Mathematical Theory of Capture: I. Conditions for Capture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 18, n. 2, p. 172–178, fev. 1932. ISSN 0027-8424, 1091-6490.
- LOZON, J. D.; MACISAAC, H. J. Biological invasions: Are they dependent on disturbance? **Environmental Reviews**, NRC Research Press, v. 5, n. 2, p. 131–144, jun. 1997. ISSN 1181-8700.
- MAY, R. M. Uses and Abuses of Mathematics in Biology. **Science**, American Association for the Advancement of Science, v. 303, n. 5659, p. 790–793, fev. 2004.
- PICKETT, S. T.; WHITE, P. S. Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. In: PICKETT, S. T.; WHITE, P. S. (Ed.). **The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics**. Orlando: Academic Press, 1985. p. 3–13. ISBN 978-0-08-050495-7.
- PRIOR, K. M. *et al.* When does invasive species removal lead to ecological recovery? Implications for management success. **Biological Invasions**, v. 20, n. 2, p. 267–283, fev. 2018. ISSN 1387-3547, 1573-1464.
- REIGADA, C. *et al.* Metapopulation Dynamics on Ephemeral Patches. **The American Naturalist**, University of Chicago Press, v. 185, n. 2, p. 183–195, 2015. ISSN 0003-0147.
- RODRIGUEZ, L. F. Can Invasive Species Facilitate Native Species? Evidence of How, When, and Why These Impacts Occur. **Biological Invasions**, v. 8, n. 4, p. 927–939, jun. 2006. ISSN 1387-3547, 1573-1464.
- VAN NOUHUYS, S. Metapopulation ecology. In: **eLS**. [S.l.]: John Wiley & Sons, Ltd, 2016. p. 1–9. ISBN 978-0-470-01590-2.
- VOLTERRA, V. Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. **Nature**, v. 118, n. 2972, p. 558–560, out. 1926. ISSN 0028-0836, 1476-4687.
- WILSON, E. O. **Consilience: The Unity of Knowledge**. 1st ed. ed. New York: Knopf : Distributed by Random House, 1998. ISBN 978-0-679-45077-1.
- WITH, K. The Landscape Ecology of Invasive Spread. **Essays Conservation Biology Conservation Biology**, v. 16, p. 1192–1203, nov. 2002.
- ZIV, Y.; DAVIDOWITZ, G. When Landscape Ecology Meets Physiology: Effects of Habitat Fragmentation on Resource Allocation Trade-Offs. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 137, abr. 2019. ISSN 2296-701X.