

FORMALIZAÇÃO PROBABILÍSTICA, GENERALIZAÇÃO E CRÍTICA DE
ALGUNS MODELOS USUAIS DE DINÂMICA DE POPULAÇÕES
RELACIONADOS À QUESTÃO DA BIODIVERSIDADE,
COM SIMULAÇÃO E COMPUTAÇÃO GRÁFICA.

31 03 95
[Signature]

2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024, 2025, 2026, 2027, 2028, 2029, 2030, 2031, 2032, 2033, 2034, 2035, 2036, 2037, 2038, 2039, 2040, 2041, 2042, 2043, 2044, 2045, 2046, 2047, 2048, 2049, 2050, 2051, 2052, 2053, 2054, 2055, 2056, 2057, 2058, 2059, 2060, 2061, 2062, 2063, 2064, 2065, 2066, 2067, 2068, 2069, 2070, 2071, 2072, 2073, 2074, 2075, 2076, 2077, 2078, 2079, 2080, 2081, 2082, 2083, 2084, 2085, 2086, 2087, 2088, 2089, 2090, 2091, 2092, 2093, 2094, 2095, 2096, 2097, 2098, 2099, 2100, 2101, 2102, 2103, 2104, 2105, 2106, 2107, 2108, 2109, 2110, 2111, 2112, 2113, 2114, 2115, 2116, 2117, 2118, 2119, 2120, 2121, 2122, 2123, 2124, 2125, 2126, 2127, 2128, 2129, 2130, 2131, 2132, 2133, 2134, 2135, 2136, 2137, 2138, 2139, 2140, 2141, 2142, 2143, 2144, 2145, 2146, 2147, 2148, 2149, 2150, 2151, 2152, 2153, 2154, 2155, 2156, 2157, 2158, 2159, 2160, 2161, 2162, 2163, 2164, 2165, 2166, 2167, 2168, 2169, 2170, 2171, 2172, 2173, 2174, 2175, 2176, 2177, 2178, 2179, 2180, 2181, 2182, 2183, 2184, 2185, 2186, 2187, 2188, 2189, 2190, 2191, 2192, 2193, 2194, 2195, 2196, 2197, 2198, 2199, 2200, 2201, 2202, 2203, 2204, 2205, 2206, 2207, 2208, 2209, 2210, 2211, 2212, 2213, 2214, 2215, 2216, 2217, 2218, 2219, 2220, 2221, 2222, 2223, 2224, 2225, 2226, 2227, 2228, 2229, 2230, 2231, 2232, 2233, 2234, 2235, 2236, 2237, 2238, 2239, 2240, 2241, 2242, 2243, 2244, 2245, 2246, 2247, 2248, 2249, 2250, 2251, 2252, 2253, 2254, 2255, 2256, 2257, 2258, 2259, 2260, 2261, 2262, 2263, 2264, 2265, 2266, 2267, 2268, 2269, 2270, 2271, 2272, 2273, 2274, 2275, 2276, 2277, 2278, 2279, 2280, 2281, 2282, 2283, 2284, 2285, 2286, 2287, 2288, 2289, 2290, 2291, 2292, 2293, 2294, 2295, 2296, 2297, 2298, 2299, 2300, 2301, 2302, 2303, 2304, 2305, 2306, 2307, 2308, 2309, 2310, 2311, 2312, 2313, 2314, 2315, 2316, 2317, 2318, 2319, 2320, 2321, 2322, 2323, 2324, 2325, 2326, 2327, 2328, 2329, 2330, 2331, 2332, 2333, 2334, 2335, 2336, 2337, 2338, 2339, 2340, 2341, 2342, 2343, 2344, 2345, 2346, 2347, 2348, 2349, 2350, 2351, 2352, 2353, 2354, 2355, 2356, 2357, 2358, 2359, 2360, 2361, 2362, 2363, 2364, 2365, 2366, 2367, 2368, 2369, 2370, 2371, 2372, 2373, 2374, 2375, 2376, 2377, 2378, 2379, 2380, 2381, 2382, 2383, 2384, 2385, 2386, 2387, 2388, 2389, 2390, 2391, 2392, 2393, 2394, 2395, 2396, 2397, 2398, 2399, 2400, 2401, 2402, 2403, 2404, 2405, 2406, 2407, 2408, 2409, 2410, 2411, 2412, 2413, 2414, 2415, 2416, 2417, 2418, 2419, 2420, 2421, 2422, 2423, 2424, 2425, 2426, 2427, 2428, 2429, 2430, 2431, 2432, 2433, 2434, 2435, 2436, 2437, 2438, 2439, 2440, 2441, 2442, 2443, 2444, 2445, 2446, 2447, 2448, 2449, 2450, 2451, 2452, 2453, 2454, 2455, 2456, 2457, 2458, 2459, 2460, 2461, 2462, 2463, 2464, 2465, 2466, 2467, 2468, 2469, 2470, 2471, 2472, 2473, 2474, 2475, 2476, 2477, 2478, 2479, 2480, 2481, 2482, 2483, 2484, 2485, 2486, 2487, 2488, 2489, 2490, 2491, 2492, 2493, 2494, 2495, 2496, 2497, 2498, 2499, 2500, 2501, 2502, 2503, 2504, 2505, 2506, 2507, 2508, 2509, 2510, 2511, 2512, 2513, 2514, 2515, 2516, 2517, 2518, 2519, 2520, 2521, 2522, 2523, 2524, 2525, 2526, 2527, 2528, 2529, 2530, 2531, 2532, 2533, 2534, 2535, 2536, 2537, 2538, 2539, 2540, 2541, 2542, 2543, 2544, 2545, 2546, 2547, 2548, 2549, 2550, 2551, 2552, 2553, 2554, 2555, 2556, 2557, 2558, 2559, 2560, 2561, 2562, 2563, 2564, 2565, 2566, 2567, 2568, 2569, 2570, 2571, 2572, 2573, 2574, 2575, 2576, 2577, 2578, 2579, 2580, 2581, 2582, 2583, 2584, 2585, 2586, 2587, 2588, 2589, 2590, 2591, 2592, 2593, 2594, 2595, 2596, 2597, 2598, 2599, 2600, 2601, 2602, 2603, 2604, 2605, 2606, 2607, 2608, 2609, 2610, 2611, 2612, 2613, 2614, 2615, 2616, 2617, 2618, 2619, 2620, 2621, 2622, 2623, 2624, 2625, 2626, 2627, 2628, 2629, 2630, 2631, 2632, 2633, 2634, 2635, 2636, 2637, 2638, 2639, 2640, 2641, 2642, 2643, 2644, 2645, 2646, 2647, 2648, 2649, 2650, 2651, 2652, 2653, 2654, 2655, 2656, 2657, 2658, 2659, 2660, 2661, 2662, 2663, 2664, 2665, 2666, 2667, 2668, 2669, 2670, 2671, 2672, 2673, 2674, 2675, 2676, 2677, 2678, 2679, 2680, 2681, 2682, 2683, 26

RESUMO

A compreensão do fenômeno da biodiversidade em ecossistemas, o mecanismo pelo qual espécies distintas compartilham o mesmo espaço físico, de forma aparentemente harmônica, equilibrada e estável, tem despertado grande interesse científico nas últimas décadas. O enorme acúmulo de dados de campo detalhados tem estimulado o desenvolvimento de vários modelos que buscam interpretar os mecanismos internos que promovem e asseguram biodiversidade e fenômenos associados.

Infelizmente, observações empíricas apenas, não respaldadas por um suporte matemático e probabístico adequados, podem levar - e realmente têm levado - a interpretações equivocadas e conclusões errôneas. Observações confinadas a uma janela temporal estreita às vezes trazem a idéia de equilíbrio e harmonia a um sistema que é de fato governado por uma intensa e acirrada competição entre as espécies pela ocupação dos espaços, que continuamente promove profundas - mas para o padrão humano, extremamente lentas - mudanças na composição e distribuição geográfica das espécies envolvidas. Estas mudanças ocorrem ao longo dos séculos ou milênios e são, geralmente, imperceptíveis quando restritas a períodos de poucos anos.

Aqui introduzimos o conceito de ecossistema homogêneo e isolado. Neste ambiente, governado por leis estáveis de competição, testaremos os modelos de Chances Iguais (MCI) e Mortalidade Compensatória Generalizado (MMCG). Mostramos que, ao contrário do último, o primeiro modelo, por não incluir um mecanismo interno de compensação (MIC), levará mais cedo ou mais tarde à monodominância de espécie.

Introduzimos o Teorema da Ruína do Jogador (TRJ), que se mostrará muito útil no estudo de competição entre espécies. Duas ou mais espécies competindo, sujeitas ao MCI, estão na mesma situação dos jogadores no TRJ. Portanto, se o MCI prevalece, a monodominância de espécie ocorrerá mais cedo ou mais tarde. Por outro lado, se existe algum mecanismo compensatório - por exemplo um que automaticamente aumente as chances de um jogador que cai abaixo do seu capital inicial N_i - então o equilíbrio pode ser mantido indefinidamente. Este MIC pode ser bem calibrado para assegurar que nenhum jogador jamais ficará arruinado.

O conceito de MIC, relacionado à ocupação do espaço disponível em uma dada comunidade de várias espécies de árvores, pressupõe a existência de um Estado de Chances

Iguais (ECI), definido como a composição varietal, para o qual a lei de chances iguais prevalece: a próxima árvore a morrer, criando um espaço vazio, virá da espécie i com probabilidade igual à frequência relativa de i naquela comunidade; o mesmo aplica-se para a espécie que eventualmente colonizará aquele espaço. Neste contexto, chamamos MIC o mecanismo pelo qual as chances de uma dada espécie muda como uma função da saída de sua frequência relativa do ECI. Se o mecanismo de compensação ao redor de um certo ECI é suficientemente bem calibrado, então aquele estado é dito ser de equilíbrio e o sistema oscilará indefinidamente ao redor dele.

O MCI, proposto por Connell (1978) e Hubbell(1979), considera uma comunidade onde todos os estados são ECI. Mostraremos que esta comunidade não possui qualquer MIC e que nela a biodiversidade é, quando muito, um estado transiente, com a composição varietal convergindo, com probabilidade 1, para uma situação de monodominância de espécie, contanto que a morte de um indivíduo e sua substituição por um novo indivíduo de uma das espécies competidoras ocorra em um intervalo de comprimento aleatório, mas com valor esperado finito. O TRJ determina a probabilidade de cada espécie vencer ao final do jogo, como uma função da presente composição varietal.

A inevitabilidade de monodominância de espécie em sistemas governados por MCI's é uma consequência imediata do TRJ. Ilustraremos que a existência de um MIC bem calibrado estabiliza o sistema prevenindo a extinção de espécies e mantendo a biodiversidade. Por outro lado, ecossistemas homogêneos e fechados sem MIC's convergirão, com probabilidade 1, para um estado de monodominância de espécie, - exceto para a variabilidade, devido a mutações genéticas, desde que o tempo médio esperado entre as mortes seja finito.

O Modelo da Mortalidade Compensatória (MMC), devido a Janzen (1970) e Connell (1971), provê uma estrutura que explica a coexistência de um amplo número de espécies em um mesmo ecossistema. Este modelo é baseado na hipótese que predadores específicos tendem a se aglomerar na vizinhança da fonte de seus alimentos. Portanto, embora uma árvore tenda a lançar suas sementes com concentração decrescendo com a distância, maior concentração de predadores na sua vizinhança imediata impedirá um alto número de plântulas naquela área. Por outro lado, em uma distância maior da árvore mãe, a menor concentração de predadores é neutralizada por uma concentração também baixa de sementes, e novamente é pouco provável ocorrerem plântulas. Um compromisso entre uma concentração razoável de sementes e uma presença suficientemente baixa de seus predadores é alcançado em algum lugar, em uma distância moderada da árvore mãe.

Então, generalizamos o MMC, considerando um estado inicial com várias árvores mães, e uma família de funções de probabilidade para dispersões de sementes e suas probabilidades de sobrevivência. Uma vez que estas funções são estabelecidas, a Curva de Recrutamento Populacional (CRP) é determinada completamente através de desenvolvimento matemático e probabilístico. Também desenvolvemos um rigoroso tratamento probabilístico a partir de hipóteses genéricas com relação às distribuições de probabilidades envolvidas. Computação gráfica foi utilizada para simular todas estas situações e apresentar gráficos de dispersões tri-dimensionais, probabilidades de sobrevivência e CRP's.

Os computadores modernos são particularmente poderosos em simular modelos que são complicados demais para serem razoavelmente cobertos por alguns teoremas e fórmulas matemáticas bem conhecidas. Dedicamos uma substancial parte desta tese ao desenvolvimento e exploração de sistemas que simulem uma floresta a partir de diferentes modelos de dinâmica de população. Estes sistemas usam computação gráfica que permite acompanhar o andamento dos eventos em tempo real.

ABSTRACT

The understanding of the phenomenon of biodiversity in ecosystems, the mechanisms by which distinct species share the same physical space on an apparently harmonic, stable and well balanced way, is a challenge that has commanded strong scientific interest in the last decades. The enormous accumulation of detailed field data has stimulated the development of various models aimed at interpreting the internal mechanisms that lead to and assure biodiversity and its related phenomena.

Unfortunately, empirical data alone, without an adequate mathematical and probabilistic support can lead - and actually has been leading - to misinterpretations and mistaken conclusions. Observations confined to a narrow temporal window often convey the idea of harmony and equilibrium to a system which is in fact governed by intense, cutthroat competition for space among species, which continually promotes profound - but for human standards, extremely slow - changes in compositions and geographical distribution of the species involved. These changes occur on a span of centuries or millennia, and are generally imperceptible when restricted to a period of few years.

Here we introduce the technical concept of a homogeneous and isolated ecosystem. In this environment, governed by stable laws of competition, we will submit to test the Equal Chances (EC) and Generalized Compensatory Mortality (GCM) models. We show that, contrary to the later, the former model, for not including an internal feedback mechanism, will lead eventually to single-species dominance.

We bring in the Gambler's Ruin Theorem (GRT), which proves to be decisively useful in the study of competition among species. Two or more species competing under the EC model are on the same situation as the gamblers in the GRT. Therefore, if the EC model prevails, single-species dominance will come up sooner or later. On the other hand, if some compensatory mechanism exists - for example one that automatically improves the chances of a gambler who falls below his initial capital N_i - then equilibrium can be maintained indefinitely. This internal compensatory mechanism (ICM) can be well tuned as to assure that no gambler will ever be ruined.

The concept of ICM related to the occupation of the space available in a given community of several species of trees, presupposes the existence of a State of Equal Chances (SEC) defined as the variety composition for which the law of equal chances prevails. The next tree to die, creating an empty space, will come from species i with probability equal to the

relative frequency of i in that community; the same applies to the species that will eventually occupy that space. In this context we call internal compensation the mechanism by which the chances of a given species change as a function of departure of its relative frequency from that at the SEC. If the mechanism of compensation around a certain SEC is sufficiently well balanced then that state is said to be of equilibrium and the system will forever oscillate around it.

The EC model, proposed by Connell and Hubbell assumes a community where all sates are SEC. We showed that this community does not possess any ICM and that in it biodiversity is, at most, a transient state, with the variety composition converging, with probability one, to a situation of single-species dominance, as long as the death of an individual and its replacement by a new individual from one of the competing species occurs at intervals of random length, but with finite expected value. The GRT determines each species' probability of ultimately winning the game, as a function of the present variety composition.

The inevitability of single-species dominance in systems governed by the EC model is an immediate consequence of the GRT. We'll illustrate that the existence of a well calibrated ICM stabilizes the system preventing species extinction and maintaining biodiversity. On the other hand, isolated and homogeneous ecosystems without ICM's will converge, with probability one, to a state of single-species dominance, - except for the variability due to genetic mutations provided the mean expected time between deaths is finite.

The Compensatory Mortality Model (CMM) due to Janzen (1970) and Connell (1971) provides a framework which explains the stable coexistence of a large number of species in a same ecosystem. This model is based on the hypothesis that predators tend to bunch up in the neighborhood of the source of their foodstuff. Therefore, although a tree tends to shed its seeds with concentration decreasing with distance, higher concentration of seed predators in its close neighborhood will prevent a high number of seedlings in that area. On the other hand, at a large distance from the parent tree, the very low concentration of predators is offset by an also very low concentration of seeds, and seedling are again not much likely to occur. An optimum balance between an still reasonable concentration of seeds and sufficiently low presence of its predators is reached somewhere in between, at a moderate distance from the parent tree.

We then generalized CMM to consider an initial state with several parent trees, and any family of probability functions for seeds dispersion and their probability of survival. Once these function are established, the PRC is determined through purely mathematical and

probabilistic development. We also developed a rigorous probabilistic treatment under generic hypothesis concerning the probability distributions involved.

Modern computer machines are particularly powerfull at simulating models which are too complicated to be reasonably covered by any known set of theorems and mathematical formulas. We dedicated a substantial part of this thesis to developing and exploring systems that simulate a forest under several different models of population dynamics. These systems use computer graphics which allows the follow up of the sequence of events on real time .

DEDICO

Aos meus pais João Zorzatto e Sebastiana Suave Zorzatto, pelos exemplos diários de luta e determinação e pelo apoio moral.

À minha esposa Angela, pelo amor e companheirismo, pelos momentos de renúncia e compreensão.

Às minhas filhas Jéssica e Cristiane, pelo carinho e amor.

AGRADECIMENTOS

A meu orientador, Prof. Dr. Sebastião de Amorim (IMECC/UNICAMP), pela orientação segura e disciplinada, por ter aceito o desafio de explorar novas áreas, sempre buscando a minha autonomia em pesquisa.

A meu co-orientador, Prof. Dr. Jurandir F. R. Fernandes (DENSIS-FEE/UNICAMP) pela orientação, incentivo às publicações científicas e acompanhamento no decorrer do curso .

Aos professores do Departamento de Engenharia de Sistemas (DENSIS), da Faculdade de Engenharia Elétrica (FEE), da UNICAMP, pelo excelente curso e pelo ambiente profissional e amigo.

Aos professores Dr. George John Shepherd e Dr. Flávio Antonio M. dos Santos (Departamento de Botânica - UNICAMP), por fornecerem bibliografias, dados de campo e valiosas sugestões.

Ao Prof. Dr. Miguel Pedro Guerra (Núcleo de Pesquisas em Florestas Tropicais - UFSC) pela disposição de fornecer bibliografias e resultados associados ao Modelo da Mortalidade Compensatória.

Ao Prof. Dr. Paulo Kageyama (ESALQ - USP), pelas bibliografias, principalmente o artigo do Janzen (1970) que inspirou o desenvolvimento desta tese.

Ao Marcelo A. Leite e Sônia M. Matsumoto (Tecnométrica), pelas dicas de programação em Pascal e Computação Gráfica.

Ao Rogério e Maria Lúcia (Tecnométrica) pelas dicas de programas estatísticos e redator de textos.

A meu amigo Sérgio Augusto Zanotto (UNESP - Assis), pela contribuição nos estudos preliminares do projeto de tese.

A meu amigo João Bortolanza (CEUC - UFMS), pela contribuição na revisão ortográfica.

Aos colegas do curso de Pós-Graduação, pelos momentos de estudo em grupo, cooperação e amizade.

Aos funcionários da Tecnométrica, pelas inúmeras contribuições e pelo ambiente de amizade.

Aos colegas do Centro Universitário de Corumbá que contribuíram para o meu afastamento.

À Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, por investir em minha capacitação docente.

Ao PICD/CAPES, pelo apoio financeiro.

A todos que direta ou indiretamente colaboraram para viabilizar este trabalho.

Meus sinceros agradecimentos.

José Roberto Zorzatto

ÍNDICE

CAPÍTULO 1 - PESQUISAS EM ECOSSISTEMAS FLORESTAIS - A DEFINIÇÃO DO PROBLEMA **1-1**

1.1 - Introdução	1-1
1.2 - Conseqüências da Devastação Florestal	1-6
1.3 - Preservação, Reflorestamento e Silvicultura	1-10
1.4 - Alguns Caminhos das Pesquisas Científicas	1-14
1.5 - Modelos de Dinâmica de Florestas	1-19
1.6 - Simulação da Dinâmica de Crescimento Florestal	1-25
1.7 - Competição entre Espécies e Teoria dos Jogos	1-26

CAPÍTULO 2 - BIODIVERSIDADE: COMPETIÇÃO E MECANISMOS COMPENSATÓRIOS **2-1**

2.1 - Introdução	2-1
2.2 - O Problema da Ruína do Jogador	2-2
2.3 - Ecossistema Homogêneo e Fechado	2-10
2.4 - Mecanismos Internos de Compensação	2-10
2.5 - Lemas de Competitividade	2-25
2.5.1 - O Modelo das Chances Iguais	2-26
2.5.2 - A Hipótese de Diversificação de Nicho	2-29
2.5.3 - A Hipótese da Cadeia Circular	2-30
2.5.4 - A Hipótese de Perturbação Intermediária	2-31
2.5.5 - A Hipótese de Mudança Gradual	2-32
2.5.6 - A Hipótese de Mecanismo Compensatório	2-32
2.5.7 - A Hipótese da Mortalidade Compensatória	2-33
2.6 - Conclusões	2-33

CAPÍTULO 3 - O MODELO DA MORTALIDADE COMPENSATÓRIA GENERALIZADO **3-1**

3.1 - Introdução	3-1
------------------	-----

3.2 - O Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado	3-3
3.2.1 - Produção e Dispersão de Sementes	3-10
3.2.2 - Semente Viável e Predação	3-11
3.2.3 - O Efeito Aditivo na Predação de Sementes e Plântulas	3-11
3.2.4 - Probabilidade de Germinação (Sobrevivência) versus Distância Eficaz	3-13
3.2.5 - Densidade de Recrutamento Populacional	3-14
3.3 - O MCI Como um Caso Particular do MMCG	3-21
3.4 - O Modelo de Hubbell (1980)	3-23
3.5 - Dispersão das Plantas em 1 Ha da Mata Santa Genebra	3-25
3.6 - A Mortalidade Compensatória na Espécie <i>Euterpe edulis</i>	3-31

CAPÍTULO 4 - MODELOS ECOLÓGICOS: IMPLEMENTAÇÃO COMPUTACIONAL E SIMULAÇÃO

4-1

4.1 - Introdução	4-1
4.2 - O Simulador MCI-1 para o Modelo das Chances Iguais com 2 competidores	4-4
4.3 - O Simulador MCI-2 para o MCI com vários competidores	4-7
4.4 - O Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado	4-12
4.4.1 - O Simulador FlorTrop	4-15
4.4.2 - Tempo de Vida da Árvore	4-27
4.5 - Exemplos do MMC, MMCG e do FlorTrop	4-31
4.5.1 - Consequências da alteração de parâmetros	4-33
4.5.2 - Efeito Borda	4-36
4.6 - Conclusões	4-38

BIBLIOGRAFIAS

B-1

APÊNDICE

A1 - O Problema da Ruína do Jogador	A-1
A2 - O Método da Transformação Inversa	A-7
A3 - Os Simuladores Para o Modelo das Chances Iguais	A-8
A4 - Os Simuladores Para o Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado	A-9
A5 - Frequências das espécies, com DAP ≥ 3.8 cm, presentes na amostra de 1 ha da mata Santa Genebra - Município de Campinas.	A-11

CAPÍTULO I

PESQUISAS EM ECOSSISTEMAS FLORESTAIS - A DEFINIÇÃO DO PROBLEMA

1.1 - INTRODUÇÃO

O entendimento do fenômeno da biodiversidade em ecossistemas, dos mecanismos pelos quais espécies distintas compartilham o mesmo espaço físico de uma forma dinâmica, mas aparentemente harmônica e estável, é um desafio que tem comandado grande interesse científico nas últimas décadas.

O processo contínuo - e a cada ano mais intenso - de acumulação de dados de campo mais ou menos minuciosos, tem fomentado o desenvolvimento de modelos objetivando o entendimento dos mecanismos internos que induzem e mantêm a biodiversidade e seus fenômenos associados.

Infelizmente dados empíricos apenas, sem o suporte de ferramental matemático e probabilístico adequados, podem levar - e, como veremos, têm frequentemente levado - a interpretações equivocadas e conclusões errôneas. O problema é que observações cuidadosas, porém confinadas a uma janela temporal muito estreita, frequentemente sugerem a idéia de harmonia e equilíbrio a ecossistemas em que, de fato, imperam processos competitivos intensos e implacáveis entre as espécies, promovendo, de forma contínua, mudanças profundas de composição e distribuição geográfica das espécies envolvidas. Estas mudanças, contudo, ocorrendo no espaço de séculos ou milênios, são imperceptíveis ao observador confinado a uma janela temporal de uns poucos anos.

Por outro lado, o acúmulo de observações empíricas, sem o suporte do ferramental apropriado, não contribui para o estabelecimento de generalizações válidas, levando, na verdade, a um emaranhado de casos particulares e modelos específicos que se sobrepõem uns aos outros, numa situação semelhante aos modelos astronômicos antes das grandes generalizações elaboradas por Copérnico, Kepler e Newton, entre outros (Wiener, 1954).

Neste trabalho, procuraremos trazer para este ambiente alguns resultados gerais bastante poderosos da Teoria da Probabilidade e, mais particularmente, da Teoria dos Jogos. Como veremos, eles permitirão um aprofundamento da compreensão das forças em jogo nos processos competitivos reinantes em ecossistemas complexos.

À luz desses resultados, avaliaremos alguns conceitos bastante difundidos na literatura, revelando suas qualidades e limitações. Veremos que um dos modelos mais difundidos para explicar a biodiversidade leva, na verdade - dado o tempo suficiente - a uma situação de monodominância de espécie, inevitavelmente. Mostraremos que a existência de um bem calibrado mecanismo interno de compensação (realimentação) é condição necessária à manutenção estável da biodiversidade. Neste sentido o Modelo da Mortalidade Compensatória (MMC) de Janzen (1970) e Connell (1971) é analisado em detalhe. No Capítulo 3, generalizamos este modelo, dando-lhe uma roupagem probabilística formal completa, mostrando que, sob condições bastante gerais, ele provê os mecanismos internos de compensação que induzem e asseguram a estabilidade da biodiversidade. Este modelo, que denominamos Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado (MMCG), é em seguida explorado tanto matematicamente como através de simulações gráficas em computador, chegando-se a conclusões e entendimentos valiosos.

Em todos os casos, os poderosos recursos para a simulação gráfica de modelos complexos, disponíveis nos modernos microcomputadores, serão amplamente explorados. Neste trabalho, eles são empregados, quer para demonstrar resultados já previstos e explicados pelos teoremas da probabilidade já existentes, quer para o estudo de cenários e observação da evolução, no tempo, de modelos complexos demais para serem englobados por um conjunto tecnicamente tratável de teoremas conhecidos.

As modernas técnicas de filmagem têm permitido a expansão de nossas possibilidades visuais em diversas direções. Uma, muito interessante, consiste nas deformações do tempo natural, e nos permite observar fenômenos que ocorrem ou rápida ou vagarosamente demais para serem apreciados diretamente. Um exemplo particularmente impressionante consiste da observação, em tempo acelerado, de formações de cúmulo-nimbos. A olho nu elas se assemelham a magníficas estátuas de mármore, imponentes e estáticas. Em tempo acelerado, contudo, o seu caráter convulsivo e caótico é revelado de forma dramática, com uma sucessão interminável de movimentos convolutivos revolucionando, continuamente, a geometria básica da estrutura.

Fato semelhante ocorre a toda parte em nossa volta. A visão de um Universo em perfeita harmonia, decorrente da mecânica newtoniana, já há muito cedeu lugar a modelos que implicam num Universo explosivo, extraordinariamente convulsivo e enérgico. Mas aquela visão ainda não desapareceu por completo e ressurge, a todo instante, envolta agora numa camada espessa de pieguismo, em ambientes onde a Física é solenemente ignorada em favor de uma visão mística e intuitiva do mundo. De fato, a visão de uma "harmonia perfeita do

Universo" tem que ignorar pelo menos dois fatos inegáveis: primeiro, o Universo físico é, pela visão cosmológica vigente, uma explosão espantosa acontecendo; e, segundo e mais estreitamente, o universo político em que estamos inseridos tem muito mais de caótico do que de harmônico.

Neste trabalho, procuraremos, através do emprego de resultados da Teoria da Probabilidade e de simulações gráficas em computador, desvendar o caráter turbulento e caótico que se esconde por trás da aparência de placidez, equilíbrio e harmonia reinante em certos ecossistemas complexos.

Ao longo de todo este trabalho, estaremos sobretudo - embora não exclusivamente - interessados na questão da biodiversidade reinante em florestas tropicais úmidas. Nestes ambientes, a enorme variedade de espécies partilhando do espaço físico, de forma aparentemente equilibrada e estável, tem gerado uma visão romântica particularmente difundida de perfeição e harmonia, que sutilmente sugere um controle mágico e intencional. Expressões como *a Natureza é sábia* ignoram fatos corriqueiros, como a expansão espontânea e natural dos desertos, ou - nem tão corriqueiro - como numa escala temporal medida em eons, o destino de toda a "natureza viva" em nossa volta é, por todos os padrões humanos de valor, tão trágico quanto inevitável. De uma maneira mais genérica, esta visão romântica de harmonia e autocontrole se choca frontalmente com o fato de que, num sistema fechado, a desorganização - a entropia - sempre aumenta.

O crescente interesse científico pelas questões relativas à gênese e sustentação da biodiversidade provém, em parte, da acelerada exaustão dos recursos florestais, da percepção cada vez mais generalizada da necessidade da preservação dos ecossistemas naturais ainda restantes no planeta e, mais do que isto, da imperiosa necessidade de recuperação de meios ambientes devastados ou em processo acelerado de degradação.

Conforme tem sido observado, se, por um lado ecossistemas biodiversificados são estruturas extremamente frágeis e facilmente destrutíveis, sua restauração por meios artificiais se constitui em tarefa hoje tecnicamente impossível, dado o baixo nível de conhecimento sobre a complexa trama de forças e interações envolvidas. Fatos como este têm gerado uma linha de pensamento radicalmente não intervencionista, no qual a ação humana é vista como exclusivamente destrutiva.

Pelo contrário, orienta-nos neste trabalho a convicção de que, deixada por seu livre curso, a Natureza não é, necessariamente, benigna, e de que a ação humana, apoiada em

conhecimentos e propósitos adequados, pode ser amplamente eficaz como força restauradora, criadora e inibidora dos processos degenerativos naturais. De fato, se por um lado abundam os exemplos da ação devastadora do homem, por outro são também inúmeros os casos em que a intervenção humana teve impacto positivo no ambiente¹.

A regeneração do Deserto do Saara, por exemplo, trazendo-o aos níveis de riqueza e complexidade biológica das áreas de latitudes equivalentes nas Américas do Norte, Central e do Sul, não é certamente uma impossibilidade física, embora tal projeto envolvesse dificuldades técnicas e teóricas extraordinárias² e demandasse recursos econômicos e científicos ainda inalcançados e, provavelmente, um cronograma que se estenderia por vários séculos. Mas seria, sem nenhuma dúvida, uma ação concreta e enormemente positiva da Humanidade, em oposição a uma das manifestações especialmente malignas da Natureza.

Estamos convencidos de que a Ciência, a compreensão objetiva dos fenômenos naturais, é, senão a única, a mais poderosa arma da Humanidade, no seu esforço em se contrapor às tendências hostis ou degenerativas da Natureza.

A ocupação do espaço geográfico pelo homem moderno, é o fator determinante da paisagem vegetal atual. Na Europa resta muito pouco das antigas florestas que cobriam a maior parte do continente. No Brasil, embora as alterações artificiais na Natureza só tenham se intensificado a partir do século XVII, a cobertura vegetal existente na época do descobrimento já foi radicalmente alterada. De uma forma geral, quase toda a cobertura viva do planeta já sofreu de forma mais ou menos profunda a interferência humana

A existência de milhões de seres vivos, vegetais ou animais, no planeta Terra, é fortemente dependente das condições associadas ao meio ambiente. Assim a água, ar, solo, etc. desempenham um papel fundamental da fixação do ser vivo e determinam o seu ambiente ideal de sobrevivência. Além disso, existe o aspecto associado à trama de interdependência entre as espécies, e entre estas e o meio ambiente. Portanto, quando o meio ambiente é agredido de alguma forma, desencadeia-se uma sequência de perturbações à fauna e à flora, que ainda não se conseguem antecipar.

¹Dyson apresenta a este respeito argumentos muito interessantes em "From Eros to Gaia", pp. 238-242.

²O conseqüente resfriamento da atmosfera pela depressão dos níveis dos gases de estufa (CO_2 em particular), recrutados para a formação da biomassa, se constitui numa das enormes dificuldades a serem equacionadas. Fica aqui, porém, a sugestão de um desafio válido para a Humanidade no Terceiro Milênio.

No último século, o homem vem modificando profundamente, de forma acelerada e freqüentemente desordenada, o cenário da face da Terra. A alteração brutal da distribuição natural de animais e vegetais tem provocado a extinção de milhares de espécies. Hoje, com o meio ambiente profundamente danificado, a Humanidade, sentindo cada vez mais os efeitos desta profunda devastação, começa a tomar consciência da imperiosa necessidade de se empenhar num processo efetivo de recuperação e preservação ambiental e de se opor eficazmente aos processos degenerativos existentes, artificiais ou não.

Embora os mecanismos naturais freqüentemente se mostrem eficazes na produção e manutenção da biodiversidade, é certo que nem tudo deva ser deixado por sua conta. A interferência do homem é fundamental em várias situações. Por exemplo: o processo, natural ou artificialmente induzido, de desertificação em diversos pontos do Planeta precisa ser detectado, compreendido e estancado ou revertido. Raciocínio análogo aplica-se à recuperação de grandes áreas de florestas tropicais, que foram completamente devastadas, pois, deixando-se seguir o percurso de regeneração natural, tal processo poderia nunca se dar ou levar séculos. Não há impossibilidade teórica para a ação corretiva do homem sobre o meio ambiente. As limitações hoje existentes são de naturezas científica, tecnológica, econômica ou política.

Para que o homem possa interferir com sucesso nos reflorestamentos ou aproveitar os recursos naturais de forma sustentada, é necessário uma profunda compreensão deste complexo ecossistema³. Mais adiante neste capítulo, antes de estabelecer nossa linha de trabalho, introduzimos diversos conceitos e idéias correntes em Ecologia, que julgamos importantes na fundamentação e na motivação das idéias principais desta dissertação.

Na Seção 1.5, onde apresentamos vários modelos ecológicos da dinâmica de florestas, é imediato constatar que entre ecólogos persiste um nível geralmente inadequado de utilização dos princípios e ferramentas mais fundamentais da Probabilidade e da Estatística. Esta inadequação se fundamenta na insuficiente exposição destes cientistas ao raciocínio probabilístico. Veremos que alguns modelos e conceitos muito caros a este meio científico, sucumbem à luz de alguns teoremas não tão exóticos da Teoria da Probabilidade. A sensação de desperdício de esforço intelectual é inevitável.

³Em encontro patrocinado pela Universidade das Nações Unidas em S. José dos Campos em 1984, cientistas de todo o mundo se colocaram ante a seguinte indagação: "Como a intervenção humana nos ecossistemas naturais dos trópicos úmidos afeta a floresta, as regiões circunjacentes e todo o mundo?". Logo ficou evidente que, quaisquer que fossem suas disciplinas de procedência, os especialistas tinham pouco mais a oferecer que a admissão sincera de sua profunda ignorância. (Lovelock, Op.cit. pg 147).

Os problemas da abordagem determinística das questões da Ecologia se devem a uma realidade impiedosa: os fenômenos do mundo físico em geral, e da Ecologia em particular, são de natureza estocástica. No tópico 1.6, mostramos que as técnicas e modelagem estatísticas são adequadas para conduzir, de modo prático e especialmente organizado, o tratamento das incertezas e complexidades associadas ao ecossistema florestal. Os problemas de competição entre espécies, em particular, se caracterizam como um jogo, onde a habilidade competitiva de cada espécie e fatores de chance governam os movimentos. Como tal, são eficientemente tratáveis através do emprego de todo um arsenal de ferramentas probabilísticas muito poderosas, em particular aquelas pertencentes à Teoria dos Jogos, iniciada ainda na primeira metade da década de 40 (von Neuman, 1943), para orientar na definição de táticas e estratégias no Jogo da Guerra, muito em voga na época.

Vale alertar que o nome Teoria dos Jogos não deve sugerir de imediato o ambiente frívolo dos cassinos. Sua principal motivação reside no fato que todo o problema de competição, natural ou não, bem como todo o problema da Teoria da Decisão (e não há problema de decisão se não há incerteza - e conseqüentemente probabilidade - envolvida) possui a mesma estrutura probabilística de algum jogo de azar. A propósito, como não poderia deixar de ser, a teoria se aplica igualmente bem aos jogos de azar, embora ela demonstre que, quase sempre, nestes casos, a estratégia ótima é precisamente não entrar no jogo.

Ao longo de nosso trabalho, procuraremos sempre apresentar as idéias de forma clara e didática, de modo que o ajuste adequado entre o modelo probabilístico e o problema físico abordado se torne evidente e inquestionável. Para isto inúmeros exemplos serão apresentados, inclusive empregando simulações em computador.

1.2 - CONSEQUÊNCIAS DA DEVASTAÇÃO FLORESTAL

As florestas tropicais, localizadas nas regiões de clima quente e úmido da zona tropical, vêm sendo devastadas em um ritmo assustador nos últimos tempos. A extraordinária riqueza varietal deste tipo de floresta - que tende a crescer com a proximidade da linha do equador - tem despertado interesse em pesquisadores de todo o mundo.

A bacia do Rio Amazonas possui mais da metade das florestas tropicais que ainda restam no mundo, e a floresta Amazônica, representa a maior área incólume.

Os motivos para as derrubadas das florestas tropicais têm sido os mais diversos. Em termos gerais, a exploração segue uma sequência que tem início com a extração comercial seletiva de algumas espécies, conhecidas como madeira de lei, chegando à erradicação sumária para a instalação de lavouras ou de pastagens de gado de corte e, posteriormente, para abrigar a expansão demográfica. É também comum, após a retirada das espécies de valor comercial ou após pouco tempo de cultivo agrícola, o local ser abandonado, passando então a percorrer um processo penosamente lento de regeneração natural, ou descambar rapidamente em direção à degradação completa.

Quando uma grande área florestal é desmatada e abandonada, freqüentemente a força regeneradora da Natureza não é suficiente para assegurar a restauração das características originais. Isto se deve ao fato de que a própria natureza coloca em ação forças contraditórias, de regeneração e de desagregação. A erosão do solo é uma das forças desagregadoras mais poderosas a entrar em jogo. Além disso, pássaros e bichos responsáveis pela disseminação de várias espécies de sementes são afugentados da região, inviabilizando a chegada das mesmas ao local desmatado. Assim, muitas vezes, locais onde existia uma exuberante floresta, dão lugar a um emaranhado de bambus e cipós. O saldo desta prática destruidora pode ser o acúmulo de uma quantidade enorme de terra estéril, imprópria para a agricultura e até mesmo para o crescimento de pastagens.

Na maior parte das vezes, as limpezas de áreas são feitas utilizando-se grandes queimadas. Com essa prática, é possível que muitas espécies vegetais e animais tenham sido extintas antes mesmo de serem conhecidas pelo homem. As perdas irreversíveis em termos de acervo genético são fáceis de se imaginar.

Ao contrário do senso comum, o desmatamento não implica na obtenção de terras adequadas para atividades agrícolas ou pecuárias. O solo destas florestas, em sua maior parte, é pobre de nutrientes e, portanto, pouco adequado às culturas usuais.

Os índios e os caboclos usualmente abrem clareiras de um ou dois hectares no seio da floresta. As cinzas obtidas nas queimadas garantem um período de fertilidade do solo, embora não muito grande, e ali é praticada a agricultura até que o solo se torne improdutivo. As cinzas levadas pela chuva são absorvidas pela floresta circunvizinha. A clareira abandonada, por ser pequena e aproximadamente igual àquelas que surgem naturalmente com a queda de árvores, é preenchida com o tempo também de forma natural. Desta forma a biodiversidade é mantida.

As florestas também têm o papel fundamental de proteger o solo da erosão. Com o desmatamento, as imensas árvores deixam de absorver grande parte da água das chuvas, que são abundantes nesta região. A água não absorvida, em forma de enxurrada, ganha velocidade por não encontrar obstáculos nas raízes e escoar pela terra levando consigo grande quantidade da camada superior do solo, que por sua vez irá sedimentar-se no leito dos rios, causando assim o assoreamento. Com as fortes chuvas tropicais, o assoreamento provoca enchentes de grandes proporções.

As enchentes, devido ao assoreamento, foram verificadas também em diversas partes do território brasileiro. Na região Sul do País, onde predominavam as matas de araucárias, os rios vêm transbordando ano a ano e várias cidades são inundadas. No complexo do pantanal, a devastação das matas ribeirinhas, para implantação de pastagens, provocou o assoreamento no Rio Taquari. Uma das consequências imediatas foi a interferência direta no fenômeno da piracema, em que os peixes sobem em direção à nascente do rio no período de reprodução. Milhares de peixes de piracema, das mais variadas espécies, ficam encalhados e morrem na areia dos trechos mais rasos do rio. Recentemente, estudantes de todo o Estado de Mato do Grosso do Sul promoveram o plantio de 100 mil mudas de árvores nativas da região às margens do Rio Taquari. Esta foi a forma que eles encontraram para protestar e conscientizar as autoridades governamentais no sentido de proteger e socorrer o rio que está morrendo.

Na Amazônia, as áreas de férteis solos aluviais existentes nas regiões de várzea fluviais, permanecem inundadas durante vários meses do ano. No entanto, durante os períodos secos oferecem condições de cultivos temporários. O desmatamento nestas regiões provoca, além da erosão e conseqüente assoreamento dos rios, um grave problema no ciclo de vida dos peixes. O ecossistema terrestre da floresta Amazônica, a exemplo das matas ribeirinhas no complexo do pantanal, mantém uma relação fundamental e importante com o sistema aquático, visto que grande parte dos peixes ali encontrados dependem de vários alimentos oriundos das florestas. As matas de várzeas, também, são responsáveis pelo fornecimento de frutos, sementes e flores que caem das árvores sobre o leito dos rios, além de insetos e outros micro-organismos.

As florestas tropicais estão intimamente ligadas às condições do clima. O índice de precipitação anual é elevadíssimo: cerca de 2.000 a 2.250 mm, sendo distribuída ao longo do ano, geralmente com uma ou mais épocas relativamente "secas", (125 mm por mês ou menos). A variação na temperatura entre inverno e verão é menor do que a variação entre noite e dia (Odum, 1988). Da precipitação total, a metade tem origem no próprio ecossistema e o restante vem das núvens úmidas provenientes do oceano (Vesentini e Vlach, 1993). Como grande parte da água das chuvas que precipita é retida na floresta e em seguida é devolvida à

atmosfera no processo de evaporação e de transpiração⁴ - fenômeno conhecido como evapotranspiração - a destruição da floresta poderia romper este ciclo tendo como consequência a diminuição dos índices de umidade atmosférica e de precipitação.

Na Etiópia, há cerca de 40 anos, quase metade do território era coberto por florestas, fonte principal de água para a irrigação das lavouras. Hoje restam apenas 5 % das florestas etíopes. Como consequência, a enorme população do país tem sofrido os efeitos das secas e enchentes (Banks, 1989). No Brasil, menos que 5% da Mata Atlântica original sobrevive hoje, gerando uma perspectiva preocupante para questões como o abastecimento de água na Grande São Paulo nas próximas décadas.

Muito se tem discutido em relação ao efeito que a destruição das florestas tropicais poderia causar aos padrões climáticos em escala mundial. Uma das maiores preocupações, amplamente difundidas na última década pelos meios de comunicação, é que o desmatamento poderia implicar em um aquecimento generalizado da atmosfera. Isto porque o Carbono estocado nestas florestas voltaria mais cedo ou mais tarde à atmosfera na forma de gases de estufa (dióxido de carbono, metano, etc). Este fenômeno geraria o "efeito estufa" que, elevando a temperatura atmosférica média, provocaria o derretimento de parte das capas polares , com a conseqüente inundação das regiões baixas em diversos cantos do planeta .

No Brasil, o desmatamento seguiu o percurso ditado pela sua colonização e posteriormente o processo de construção e ampliação do espaço geográfico. Desta forma, a primeira floresta a ser devastada foi a Mata Atlântica, da qual restam menos que 5 % de sua área original. Com esta destruição, diversas espécies animais e vegetais já foram extintas ou se encontram em vias de extinção. Entre eles o mico-leão-dourado, que tem seu *habitat* na costa atlântica do Sudeste brasileiro, se tornou o símbolo da luta pela defesa da Mata Atlântica.

A colonização do Sul do País levou, de forma acelerada a partir da década de 50, à devastação da mata de araucária. A extração intensiva do pinheiro-do-paraná levou à sua quase extinção. Em seguida veio a exploração comercial das madeiras da região Centro-Oeste e por último chegou-se à região Norte. Atualmente a floresta Amazônica, embora num ritmo menos acelerado continua a ser destruída. A Tabela 1.1 ilustra a profundidade da devastação da cobertura florestal original para alguns estados, desde o descobrimento até hoje.

⁴Transpiração - Processo pelo qual as plantas perdem água sob a forma de vapor.

Tabela 1.1 - Extensão de florestas em alguns estados brasileiros em porcentagem da área total do estado.

	RJ	ES	PR	SP	SC	MS	AL	MG	RS	BA
1500	97	90	85	85	84	70	50	45	36	30
1990	13	2	3	6	4	8	1	3	2	1

Fonte: Moreira (1993).

Todos os fatos apresentados até aqui parecem reforçar a idéia de que a ação humana no meio ambiente é exclusivamente predatória e destrutiva, sugerindo então a ideologia do não intervencionismo. Procuraremos ao longo deste trabalho reforçar a idéia oposta, de que a ação humana cientificamente bem fundamentada, e orientada para propósitos corretos, é indispensável no reforço dos aspectos benignos e na neutralização das forças destrutivas da Natureza.

1.3 - PRESERVAÇÃO, REFLORESTAMENTO E SILVICULTURA

O movimento pela defesa do meio ambiente vem comandando interesse crescente em todo o mundo. A Conferência das Nações Unidas Sobre o Meio Ambiente e Desenvolvimento (ECO-92), realizada no Rio de Janeiro em 1992, reuniu autoridades governamentais e não governamentais de todo o mundo num evento que produziu excelente retórica e, até agora, pouquíssimos resultados práticos.

Na confrontação de interesses verificada na oportunidade, de um lado os países em desenvolvimento, que detêm a maioria das florestas tropicais, recebiam críticas severas dos países do primeiro mundo por estar devastando suas florestas. Do outro lado, os países desenvolvidos, que criticavam, mas que no processo de industrialização pelo qual passaram, sacrificaram grande parte do seu acervo natural em nome deste progresso.

Na ECO-92, os Estados Unidos da América, campeão mundial no processo de destruição da camada de ozônio, negou-se a assinar um acordo de redução na emissão de alguns poluentes específicos na atmosfera. Os países em desenvolvimento cobraram dos países desenvolvidos a responsabilidade de cooperação científica e tecnológica na tentativa de preservação ambiental, visto que estes detêm um grande avanço em áreas como Biologia, Silvicultura, Engenharia Florestal e outras áreas especializadas do conhecimento. Desta forma eles estão fortemente qualificados a participar na luta de preservação e recuperação ambiental.

As organizações não governamentais conservacionistas de todo o mundo participaram de forma bastante ativa na ECO-92. Estas organizações são as responsáveis por algumas das ações mais efetivas na defesa das questões ambientais e na divulgação dos ideais e das prioridades preservacionistas. Como frequentemente acontece com as ações radicais, elas dramatizam os problemas chamando a atenção para os mesmos, forçando um conflito do tipo *Tese-Antítese*, que, neste caso, tem levado à *Síntese*, que verificamos hoje, do crescimento de uma saudável consciência ecológica numa escala global.

O reflorestamento nos trópicos vem acontecendo de maneira muito lenta e, na maioria das vezes, de forma bastante diferente da vegetação original. O grande obstáculo encontrado é que a dinâmica do processo de regeneração natural ainda é muito pouco compreendida, embora grandes avanços tenham sido alcançados nas últimas décadas.

Nas florestas tropicais úmidas, geralmente de solo bastante pobre, quando uma clareira unitária é aberta pela morte natural de uma árvore, inicia-se um processo competitivo acelerado pela ocupação deste território livre. Isso ocorre porque o solo, embora raso e pobre, está protegido por uma camada superficial fértil resultante da rápida decomposição de materiais orgânicos - fornecidos em abundância pela própria floresta - em função da umidade e calor. Quando este frágil equilíbrio do ecossistema é violado pela intervenção humana, várias espécies de sementes, que apresentam pouco tempo de fertilidade, podem não conseguir passar pelo estágio de germinação. Desta forma o processo de regeneração natural fica comprometido.

Por outro lado, um investimento econômico no preparo do solo, plantio das espécies e posterior acompanhamento, em áreas degradadas, é pouco atrativo de um ponto de vista econômico de curto prazo, visto que o retorno além de incerto, só poderá ocorrer a longo prazo. As árvores nobres, que produzem madeira de lei, atingem o ponto ideal para corte comercial com algumas dezenas de anos, muito além do horizonte máximo de planejamento da maioria das empresas brasileiras. Além disso, a utilização de várias espécies de árvores nativas e de crescimento mais rápido pode trazer alguns inconvenientes: na indústria, por exemplo, a elaboração da polpa para fabricação de papel encontra obstáculos de ordem tecnológica para obtenção de uma pasta uniforme de boa qualidade. A dificuldade na obtenção da fórmula para garantir a qualidade da polpa e a falta de conhecimento no processo de regeneração natural, para garantir um contínuo abastecimento de madeiras a longo prazo, fazem com que as indústrias tenham opção pela monocultura de algumas espécies de crescimento mais rápido - como alguns gêneros de Eucaliptos e de Pinos - que produzem matéria prima de qualidade comprovada e de que se conhecem as técnicas de cultivo.

A silvicultura em florestas tropicais vem ocorrendo ainda de forma bastante tímida. Quando isto ocorre, o mais comum é que apenas uma espécie seja cultivada. Várias espécies de palmeiras crescem com relativa facilidade no solo do sub-bosque florestal. As palmeiras oleaginosas produzem óleo de coco e ajudam a estabilizar o solo desprotegido. Outras palmeiras, por apresentarem rápido crescimento, vêm sendo cultivadas, principalmente na mata atlântica, para posterior extração do palmito.

No meio científico duas propostas ganham força para amenizar a destruição das florestas tropicais. A primeira, uma alternativa menos nociva, seria a retirada seletiva de madeira. Aqui seria necessário um estudo rigoroso para determinar métodos para a calibração fina de uma exploração auto-sustentada. A idéia é que as árvores sejam retiradas em um estágio anterior ao de sua morte natural. Assim com o passar dos anos, o repovoamento das clareiras ocorreria naturalmente obedecendo às leis da natureza. A segunda alternativa para a exploração econômica das florestas, seria a agrossilvicultura. Esta prática consiste no plantio de espécies vegetais adaptadas ao ecossistema e o replantio das espécies vegetais que são extraídas de forma seletiva.

Nas duas propostas citadas anteriormente, tem-se a vantagem de garantir a reciclagem de nutrientes do solo por parte da floresta. A grande dificuldade a ser enfrentada é o transporte da madeira ou derivados da floresta. A construção de estradas ou trilhas na floresta, associada ao peso dos caminhões carregados, provoca sérios danos.

No Brasil, a recomposição florestal praticamente não se verifica. A silvicultura ocorre devido à necessidade do abastecimento de madeiras nas indústrias. Muitas fábricas utilizam madeiras no funcionamento de fornos e caldeiras, para produção de uma diversidade de produtos. Em outras, a madeira é utilizada como matéria prima, principalmente na produção de papel e papelão. Como estas indústrias estão localizadas, sobretudo, nas regiões Sul e Sudeste, onde o desmatamento foi mais acentuado, a silvicultura, em forma de monocultura, é praticada apenas por interesse comercial.

O reflorestamento praticado na silvicultura com finalidade comercial não recompõe a biodiversidade em sua plenitude. Na monocultura de eucalipto, por exemplo, o que se verifica é a formação de uma mata uniforme e homogênea, conhecida entre os biólogos e ecologistas por *deserto verde*, onde predomina a pobreza de biodiversidade .

Na região Sul brasileira, nas áreas da antiga mata de araucária, o pinheiro original, pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*, *Araucaria brasiliensis*) quase não vem sendo replantado. O reflorestamento é feito com o pinheiro americano (*Pinus eliotti*). Esta espécie arbórea é de crescimento muito mais rápido que o pinheiro-do-paraná, embora sua madeira seja de qualidade bem inferior. Como a preocupação comercial é estreita e de curto prazo, a recuperação ambiental não é valorizada.

Devido às relações de interdependência entre animais e vegetais no que se refere ao processo de reprodução e alimentação, a maioria dos animais não encontram, no meio ambiente promovido pela monocultura, o seu ambiente ideal. Desta forma, mesmo nos casos em que a introdução destes animais foi feita por intermédio do homem, eles não se multiplicaram, a não ser para uns poucos casos.

Por outro lado, a espécie cultivada em monocultura apresenta os seus hóspedes naturais: formigas, lagartas, etc. Estes por sua vez, com farta alimentação e ambiente propício à sua multiplicação, não encontrando os seus inimigos naturais, se reproduzem de forma muito intensa. Esta enorme quantidade de insetos ataca a monocultura e produz a destruição. Desta forma o homem é obrigado a interferir com toneladas de inseticidas que são absorvidas pelo solo e acabam chegando aos rios promovendo um ciclo de destruição no ambiente aquático.

Na Fazenda Monte Alegre, município de Agudos, região Centro-Oeste do estado de São Paulo, estão plantados treze mil hectares de eucaliptos e pinos tropical. Curiosamente vários animais silvestres transitam livremente no meio da floresta artificial. Isto foi possível porque entre os talhões de pinos e eucaliptos foram deixados pequenos trechos da mata atlântica do planalto, nichos que funcionam como *habitat* natural. Estes oásis no meio do *deserto verde*, inicialmente, não foram derrubados porque são áreas que dariam muito trabalho para o cultivo e principalmente para a entrada de máquinas pesadas. A construção de açudes e de comedouros especiais para a distribuição de alimentos (milho) tem atraído os animais silvestres para dentro da floresta plantada. Em pontos estratégicos foram construídos observatórios para estudar o comportamento dos animais ali existentes. Esta fazenda conta com biólogos e outros funcionários, que são responsáveis pelo manejo da fauna, e fornece tatus para a produção da vacina de hanseníase.

Várias fazendas na região Centro-Oeste de São Paulo, numa espécie de cooperativa, desenvolveram um estudo para controle biológico da lagarta desfoliadora. Em laboratório foram criados percevejos, inimigos naturais das lagartas, que foram soltos na plantação de eucalipto. Com a atual legislação que proíbe as queimadas, estão adotando o sistema de plantio

sem gradagem e com aproveitamento de folhas e galhos que são triturados com ajuda de um rolo triturador. O que está se fazendo aqui é o seguimento de algumas leis básicas da natureza.

Neste trabalho daremos uma contribuição à ampliação do entendimento sobre os mecanismos associados ao fenômeno da biodiversidade. Trazendo um ferramental probabilístico poderoso, acreditamos ainda estar abrindo novas linhas de pesquisa e potencializando algumas já existentes na área

1.4 - ALGUNS CAMINHOS DAS PESQUISAS CIENTÍFICAS

A pesquisa científica voltada à preservação ambiental ocorre numa grande variedade de direções. Vai desde o estudo de colônias de fungos, cuja ausência ou presença serve de índice para os níveis de poluição ambiental, até o estudo do dossel florestal. O manejo das florestas tropicais quanto à utilização de espécies silvestres, a sua exploração auto-sustentada e a regeneração de comunidades bióticas vêm sendo objeto de grande interesse científico.

Continuamente se comenta que, devido à alta heterogeneidade de sua composição, não existem métodos eficazes e generalizados que podem ser aplicados ao manejo das florestas tropicais (Banks, 1989; Barrera, Gomez e Vazquez, 1977). Estes últimos pesquisadores acreditam que o conhecimento das técnicas de manejo consciente das florestas tropicais passam, inclusive, pelo estudo da cultura Maia, já que esta civilização floresceu no seio da floresta tropical e era detentora de estratégias agrícolas, hortícolas e silvícolas, que preservavam a floresta.

No Brasil, o estudo para a produção de sementes e mudas de árvores tropicais é realizado em vários pontos do País. Em Campinas, na UNICAMP, o Parque Ecológico conta, atualmente, com um viveiro com capacidade para produzir 30.000 mudas por mês de árvores nativas da região. Em seu Jardim Botânico, a UNICAMP possui um catálogo vivo de 1.000 árvores brasileiras, de 280 espécies diferentes, sendo algumas da região Amazônica.

A produção de sementes também é feita na Fundação Florestal de São Paulo que pesquisa principalmente as espécies das matas ribeirinhas. Em Promissão, interior de São Paulo, a Companhia Energética de São Paulo (CESP) mantém um viveiro que produz cerca de 700 mil mudas por ano, de mais de 100 espécies da mata de planalto. A reserva florestal do Jardim Botânico em São Paulo guarda espécies preciosas em seus 160 hectares de mata atlântica. No meio desta floresta, foi criada, recentemente, a maior Unidade de Pesquisa e

Tecnologia de Sementes da América Latina. Ali são produzidas 30 toneladas de sementes por ano de árvores nativas, dentro de sofisticada tecnologia. Sementes para cada espécie são coletadas em diversos locais para garantir a variabilidade genética. O controle de qualidade é aplicado na coleta e produção de sementes. Todos estes locais de produção de sementes fornecem gratuitamente os seus produtos, além de orientações técnicas na produção de mudas.

A Unidade de Pesquisa do Jardim Botânico de São Paulo conta com câmaras climáticas, que controlam umidade, temperatura e luminosidade e podem reproduzir com eficiência as diferentes situações de climas do Planeta. Desta forma, o equipamento pode gerar as condições favoráveis para o desenvolvimento das espécies pioneiras e secundárias ou até mesmo da vegetação das caatingas nordestinas. Assim, a pesquisa vem-se desenvolvendo com o objetivo de determinar as condições ideais de reprodução e crescimento para cada espécie nativa.

Em Campinas, a mata Santa Genebra é uma reserva municipal situada a cerca de 20 Km do centro da cidade. Com área de 252 hectares, ela está completamente cercada por lavouras. Pesquisadores da UNICAMP acreditam que esta floresta urbana não tenha sofrido extração seletiva de madeiras nas últimas duas ou três décadas. A mata Santa Genebra é de importância fundamental por ser remanescente da floresta de planalto e abrigar inúmeras espécies que não mais existem no interior de São Paulo.

Em 1.982 a mata Santa Genebra sofreu grande ameaça ao ser atingida por um incêndio que culminou com a destruição de 10 hectares de sua extensão. Algum tempo depois, sem a interferência do homem, a área queimada apresentou alguma regeneração natural. Este fenômeno é conhecido no meio científico por sucessão secundária e ocorre devido ao depósito de sementes das árvores pioneiras, que fica, em estado de dormência, em uma camada mais profunda do solo. Estas espécies apresentam, em geral, um crescimento rápido e vida curta e são responsáveis na preparação do ambiente que irá receber mais tarde um grupo de espécies denominadas secundárias ou tardias. As espécies secundárias, dependentes de sombra, crescem sob as árvores pioneiras e em geral podem viver mais de 100 anos. Quando esse grupo, conhecido como árvores nobres, começa a crescer, as árvores pioneiras vão morrendo e liberando espaços. Esta dinâmica da natureza vai culminar com a floresta madura. A teoria da sucessão secundária aqui apresentada é uma das várias que existem para explicar a dinâmica de ocupação de espaços vazios na floresta.

Pesquisadores da Universidade Estadual de Campinas - UNICAMP, da Universidade Luiz de Queiroz de Piracicaba e do Instituto Agrônomo de Campinas vêm acompanhando o

mecanismo de regeneração natural da Mata Santa Genebra, nos dez hectares queimados. Neste trabalho eles identificaram as espécies que ali surgiram. O principal objetivo foi o de selecionar boas espécies para reflorestamento de outras áreas da região. A idéia é imitar, em outras áreas devastadas, a seqüência que a natureza desenvolve e estabelecer estratégias e metodologias de manejo florestal que permita êxito e diminuição do custo de reflorestamento.

Na fazenda Santa Eliza, vizinha da mata Santa Genebra funciona uma estação experimental de reflorestamento do Instituto Agrônomo de Campinas. Nesta fazenda, ocorreram vários incêndios e, sem a intervenção do homem, a mata dificilmente voltará a existir. Há cerca de três anos, com base nos dados obtidos na mata Santa Genebra, 360 mudas de espécies primárias e secundárias foram plantadas. Os pesquisadores têm acompanhado o desempenho das espécies de acordo com as diferentes combinações de plantio. Embora já tenham obtido alguns resultados satisfatórios, o processo de regeneração das florestas será ainda por muito tempo um grande desafio para os pesquisadores.

No interior do estado de São Paulo, as matas remanescentes, via de regra, encontram-se nas regiões ribeirinhas. A construção de barragens para reservatórios de água de usinas hidroelétricas faz com que a vegetação ribeirinha desapareça sob a inundação. A CESP tem firmado um convênio com a Universidade Luiz de Queiroz para que seja estudado o comportamento das espécies pioneiras e secundárias visando o reflorestamento em várias regiões e assim devolver um pouco de vegetação à natureza. A pesquisa exige acompanhamento a longo prazo. Um dos experimentos mostrou a diferença de crescimento do pau-marfim, uma espécie secundária, em função do sombreamento recebido. Plantado embaixo de uma árvore pioneira de copa densa, o pau-marfim cresceu 2 metros em quatro anos. No mesmo período, mas sob uma árvore pioneira de copa menos densa, o crescimento foi de 7 metros.

Os resultados fornecidos pelos pesquisadores têm norteado o reflorestamento de várias ilhas formadas com a construção da Usina Elétrica de Paraibuna. A biodiversidade de espécies é o resultado de uma interação animal e vegetal muito complexa. A participação de fatores como o vento e certos pássaros no processo de dispersão de sementes, associados à competição entre espécies, predadores específicos, entre outros, fazem com que a biodiversidade se estabeleça. Embora o homem possa induzir o processo de regeneração natural, uma vez que a floresta tenha sido destruída, recompor a biodiversidade original em sua totalidade é uma tarefa praticamente impossível.

Um pesquisa experimental com árvores nativas, que também merece registro, vem sendo desenvolvida em Linhares no estado do Maranhão. Depois de muito tempo de pesquisa a técnica de produção de mudas do jacarandá-da-baía é plenamente dominada. Assim, numa área experimental foi possível plantar 200 mudas desta espécie. Treze anos depois, as poucas plantas que sobreviveram apresentaram um crescimento desordenado, cheio de galhos, bem ao contrário daquele verificado na natureza. Isto se deve ao excesso de luz recebido pela planta que é de espécie secundária. Além disso, o ambiente de monocultura favoreceu o aparecimento de broca, um inseto que perfura e penetra no tronco corroendo o cerne, causando a morte da árvore.

O jacarandá-da-baía também foi plantado experimentalmente de outras duas maneiras distintas e com êxito. A primeira consistiu num plantio em linha reta no interior de uma floresta. Neste ambiente, onde prevalece a competição entre espécies, o jacarandá tem a tendência natural de crescer em busca de luz, e a broca é controlada pelo seus inimigos naturais. Na segunda maneira, foi feito o plantio em linha, numa área desmatada, de uma mistura de jacarandá-da-baía, perobas e ipês felpudos. Durante o período em que as plantas eram jovens, a área foi usada para o plantio de milho e feijão. Esta prática vem sendo testada com bastante sucesso usando outras espécies do ecossistema original da região.

O levantamento fitossociológico é um trabalho de campo que é feito com o objetivo de conhecer e compreender a biodiversidade florestal. Na apresentação descritiva da vegetação, é comum aparecerem termos tais como frequência, abundância, densidade e dominância, às vezes, com sentidos diferentes daqueles usados pela maioria dos fitossociólogos (Siberbauer, Gottsberger e Eiten, 1983).

Os estudos quantitativos da vegetação natural, também, têm como objetivo estimar o número de indivíduos por espécie em áreas florestais. Devido a enorme dificuldade de acesso e locomoção em algumas florestas, geralmente as técnicas de amostragem têm sido utilizadas inadequadamente. O tamanho e o formato das parcelas amostradas variam de autor para autor, desde alguns metros quadrados a poucos hectares. Esta variabilidade geralmente está associada ao tamanho ou idade das plantas, assim como tempo e recursos disponíveis pelos pesquisadores. Em algumas circunstâncias, devido ao elevadíssimo número de plantas jovens e a dificuldade de identificação das mesmas, são consideradas somente as árvores (ou arbustos) com troncos cujos diâmetro na altura do peito (DAP) ou diâmetro na altura da base (DAB) sejam superiores a certo valor preestabelecido. Provavelmente o que mais pode contribuir em erro amostral é a escolha das parcelas, visto que estas, muitas vezes, não são sorteadas e sim escolhidas de acordo com a facilidade de acesso ou por serem mais atrativas em determinadas

características. Assim, um estudo de delineamentos amostrais adequados a diversos contextos existentes em ambiente florestal é necessário.

A distribuição espacial de indivíduos segundo a espécie arbórea também tem sido objeto de estudos. Neste contexto, a pesquisa está voltada para encontrar índices eficientes que quantifiquem a intensidade de agregação a partir do mapeamento dos pontos⁵. Embora existam, na literatura, uma série de índices para medir o padrão de agrupamento da espécie, estes têm eficiência discutível e ainda são pesquisados, como em Cardoso (1986). O Índice de Morisita, (Morisita, 1959), é amplamente usado. O interesse pelo padrão espacial dos indivíduos ganhou mais força após o surgimento da hipótese de predação de Janzen (1970) e Connell (1971). Segundo estes autores, a predação de sementes e mudas, em florestas tropicais, é mais intensa ao redor da árvore mãe. O modelo de mortalidade compensatória que propõem é abordado como um dos temas centrais desta dissertação.

A dinâmica de crescimento das florestas naturais vem sendo estudada há muito tempo. Jones (1945), entre outros, pesquisou a estrutura e reprodução de florestas virgens em região de clima temperado. Na última década, nas florestas tropicais, muita atenção foi voltada ao acompanhamento da dinâmica de crescimento de árvores no interior de clareiras. Este período de regeneração de florestas é conhecido entre os pesquisadores como fase da clareira (gap phase). Segundo alguns autores (Brokan, 1985; Whitmore, 1989), na floresta existe um ciclo que se inicia através de uma perturbação. Uma floresta madura, em sua dinâmica de formação passa pela fase de clareira, caracterizada por uma abertura no dossel, pela fase de construção (building phase) e finalmente atinge a fase madura (mature phase). Embora as três fases (estágios) do ciclo florestal, citadas anteriormente, venham sendo usadas na literatura com mais frequência, outras subdivisões também aparecem com certa regularidade, principalmente na fase de colonização de clareiras.

O estudo da dinâmica de florestas baseado na teoria de preenchimentos de clareiras mereceu em 1989 um artigo especial na revista *Ecology* (número 3 do volume 70). Ali são apresentados 14 artigos de mais duas dezenas de autores. Muitos deles acreditam que a fase de clareira é a parte do ciclo florestal mais importante para a determinação da composição florística. Segundo Whitmore (1989), a competição entre espécies e suas exigências por luz, nas fases de construção e madura, desempenham um papel menor.

⁵ Cada árvore corresponde a um ponto no mapa.

Barro Colorado é uma ilha de 54 hectares no Lago Gatun, no Panamá. A floresta tropical úmida da ilha vem sendo um verdadeiro laboratório natural para pesquisadores de várias partes do mundo. Provavelmente seja o ambiente de floresta tropical que mais tenha sido pesquisado. As informações ali obtidas acabam dando origem a pesquisas em outras regiões, além de servir de base para comparações posteriores. Infelizmente os resultados encontrados vêm sendo generalizados de forma pouco crítica.

Brokan (1985) estudou a evolução do crescimento de árvores pioneiras e secundárias em trinta clareiras, variando de 20 a 705 m^2 , na floresta daquela ilha. Os resultados de 6 anos de pesquisa da dinâmica de recrutamento, crescimento, morte, frequência e composição das espécies são apresentados em função do tamanho das clareiras.

Os rumos da pesquisa em florestas tropicais prosseguem em outras direções, principalmente no que se refere à influência recíproca entre fauna e flora. Na seção seguinte, introduzimos alguns modelos da dinâmica de florestas tropicais, que serão tratados no decorrer deste estudo.

1.5 - MODELOS DE DINÂMICA DE FLORESTAS

As florestas tropicais se destacam por apresentarem, via de regra, uma comunidade com a maior diversidade de plantas do Planeta. A variedade de vida atinge, talvez, o seu auge nas florestas tropicais úmidas latifoliadas e perenefólias que ocupam as zonas de baixas altitudes próximas ao Equador (Odum, 1988). A compreensão de como esta biodiversidade é produzida ou mantida continua sendo um grande desafio para a comunidade científica. Neste contexto foram propostos, nas últimas décadas, várias hipóteses e modelos, em sua maioria baseados em observações empíricas.

Os modelos ecológicos usualmente foram estruturados ou discutidos, tendo como base que a comunidade de espécies no ecossistema florestal se enquadra sob uma das duas hipóteses: H1, hipótese de equilíbrio; H2, hipótese de não equilíbrio (Connell, 1978). Os modelos construídos a partir de H1 pressupõem a existência de um estado de equilíbrio e admitem que a composição das espécies está continuamente oscilando em torno deste estado. A estabilidade em torno do estado de equilíbrio é resultante de mecanismos internos, inerentes ao crescimento populacional e dependentes da frequência de cada espécie.

A admissibilidade da oscilação, em H1, tem causado a não compreensão do termo "equilíbrio" e promovido um desconforto teórico. DeAngelis e Waterhouse (1987) introduziram e discutiram os conceitos de equilíbrio e não equilíbrio em modelos ecológicos. Segundo estes autores, é grande o número de ecologistas cépticos em relação à visão clássica de equilíbrio, talvez a maioria.

Num ambiente confuso, marcado pela falta de clareza de conceitos importantes de Matemática e Estatística, como por exemplo, a questão do equilíbrio ou variabilidade estocástica, ocorreu a proliferação de modelos ecológicos errôneos. Estes fatos implicaram em uma subsequente cadeia de erros, quando outros pesquisadores, em seus trabalhos, tomaram como base um modelo equivocado.

Dos vários modelos que têm sido propostos para explicar a gênese e a manutenção da biodiversidade local, Connell (1978) considerou seis e os classificou dentro das hipóteses H1 e H2. O Modelo da Diversificação de Nicho (H1) tem como base o grau de especialização da espécie na exploração de uma particular subdivisão do *habitat*. Em equilíbrio, cada espécie é competitivamente superior para colonizar um espaço específico. A discussão em torno das observações empíricas apontam que plantas em geral não têm especialização ao longo do eixo alimentação do nicho. Todas têm similar exigência de recursos básicos tais como luz, água, dióxido de carbono e nutrientes minerais. A subdivisão de nichos é feita sobre o grau de tolerância para diferentes quantidades de recursos. Estas variações são muitas vezes associadas com diferenças na elevação, inclinação, aspecto e tipo do solo, posição da árvore no sub-bosque do dossel e assim por diante. Para este modelo surge a seguinte pergunta: é possível a existência de um número tão elevado de subdivisões altamente especializadas a ponto de garantir a biodiversidade numa floresta tropical chuvosa que possui algumas centenas de espécies em apenas um hectare ?

O Modelo da Cadeia Circular (H1), testado inicialmente em colônias de corais, foi sugerido para ser testado em florestas tropicais chuvosas (Connell, 1978). O autor acredita que diferentes mecanismos, tais como sombreamento, competição entre raízes e alelopatia⁶, podem causar uma hierarquia competitiva circular. Assim seria possível, ao contrário da hierarquia transitiva e linear, que em competição a espécie A elimine a espécie B, a espécie B elimine a espécie C, mas C elimine A.

⁶Alelopatia (substâncias alelopáticas): substâncias inibidoras das folhas e raízes de vegetais superiores.

O Modelo de Janzen e Connell (H1), baseado na hipótese de mortalidade compensatória, foi desenvolvido independentemente por Janzen (1970) e Connell (1971), com o objetivo de explicar a alta diversidade de espécies em florestas tropicais. Eles sugeriram que a predação poderia explicar a coexistência de muitas espécies de árvores. Em seus estudos, Janzen verificou que muitas espécies de árvores encontradas em florestas de planícies da Costa Rica têm suas sementes atacadas por insetos específicos do hospedeiro e diversos vertebrados. Ele observou que todas as sementes encontradas embaixo da árvore mãe são mortas por estes predadores e, com base neste fato, argumentou que somente aquelas sementes viáveis que são deslocadas para longe da árvore mãe têm alguma chance de não serem descobertas e germinarem. De acordo com a hipótese de predação de sementes, ocorreria o surgimento de uma baixa densidade de novas árvores adultas, que teriam espaçamentos aproximadamente iguais entre si. Os espaços vazios estariam disponíveis para serem preenchidos por outras espécies. Isto impede que uma única espécie venha a se tornar dominante. O modelo gráfico de Janzen (1970) destaca a probabilidade de maturação S de uma semente ou árvore jovem em um ponto, é uma função do (1) tamanho da safra de sementes, (2) tipo de agentes de dispersão, (3) distância da árvore mãe, e (4) atividade dos predadores de sementes e mudas. Aumentando a distância da árvore mãe, o número de sementes por unidade de área declina rapidamente, mas a probabilidade P que uma semente ou muda venha a ser encontrada por um predador de sementes específico do hospedeiro ou predador de mudas, antes da maturação, aumenta. O produto das curvas S e P conduz à curva de recrutamento populacional CRP com um pico a uma distância da árvore mãe onde é mais provável aparecer um novo adulto. Connell (1971) postulou que herbívoros, principalmente os folívoros, atraídos por árvores adultas, encontrariam as mudas e árvores jovens em toda a vizinhança. Por serem menos resistentes à perda de folhas e brotos e terem menos reservas para o crescimento de novos ramos, relativamente a árvores adultas, elas acabariam morrendo. Desta forma somente aquelas plantas jovens que crescerem distantes das árvores adultas de mesma espécie escaparão da desfolhação e sobreviverão. Esta mesma argumentação foi usada por Janzen (1970), destacando que os predadores de mudas comumente são parasitas das árvores adultas. Ambos, Janzen e Connell, argumentaram que a vizinhança de uma árvore adulta de uma espécie estaria aberta para a colonização de recrutas de outra espécie.

As hipóteses de predação em função da distância da semente ou muda em relação à árvore mãe e de predação em função da frequência de sementes ou mudas são hoje conhecidas na literatura como *hipótese da distância* e *hipótese da densidade*, respectivamente. A hipótese da mortalidade de sementes e árvores jovens foi associada também a outros agentes letais tais como parasitas e patógenos (Augspurger 1983a, 1983b; Kitajima e Augspurger,

1989). Essas hipóteses em conjunto receberam o nome de Hipóteses de Escape em (Howe e Smallwood, 1982).

O modelo de Janzen e Connell, também conhecido como modelo de Janzen ou modelo da mortalidade compensatória, foi de início amplamente aceito, dando origem a inúmeros trabalhos de pesquisa. Destas, algumas tiveram como objetivo testar, em diversos tipos de floresta, as hipóteses de distância e densidade (Hubbell, 1979, 1980; Clark e Clark, 1984; Buylla e Barrios, 1991, entre outros), assim como a hipótese de que a predação específica tende a produzir espaçamentos aproximadamente iguais entre adultos de mesma espécie (Hubbell, 1979). Esta regularidade no padrão de espaçamentos é conhecido como Distribuição Uniforme entre os pesquisadores das florestas.

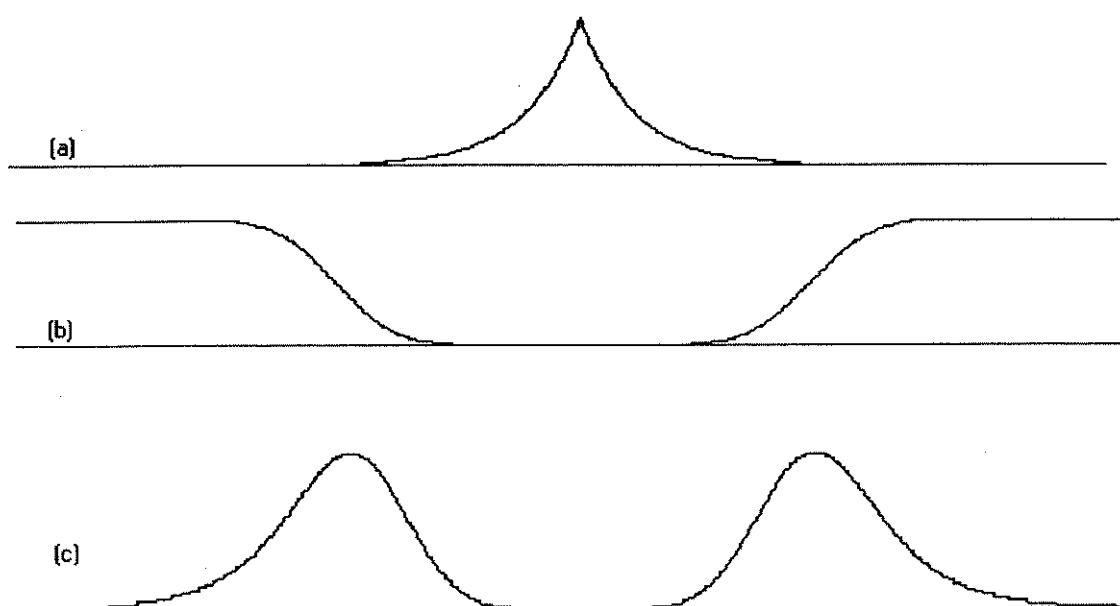


Figura 1.1 - Uma visão gráfica de um corte bidimensional de curvas associadas ao Modelo da Mortalidade compensatória:

- (a) Curva de dispersão das sementes;
- (b) Curva de probabilidade de germinação e sobrevivência;
- (c) Curva de recrutamento populacional.

A Hipótese de Perturbação Intermediária (H2) (Connell, 1978) associa a riqueza de biodiversidade em florestas tropicais chuvosas com a frequência de perturbações⁷ que ocorrem em diferentes escalas de intensidade. Este modelo admite que as espécies são diferentes em habilidade competitiva e desta forma um competidor mais eficiente em explorar recursos limitados ou mais efetivo em interferir com outras espécies, dado tempo suficiente, eliminará os outros. Além disso, uma vez que um local esteja preenchido por qualquer ocupante, ele bloqueia todo adicional invasor, competitivamente inferior, até a ocorrência de sua morte. Assim, as perturbações atuam no sentido de interromper ou atrasar o processo de eliminação competitiva, ou remover ocupantes que estão competitivamente excluindo a invasão de novas espécies. Então, elas mantêm espécies locais em um estado de não equilíbrio, apesar de que áreas geográficas extensas poderem ser estáveis no sentido de que espécies estão ganhando ou perdendo em uma razão imperceptível. O autor acredita que a diversidade é mais alta quando as perturbações ocorrem em uma escala de frequência e intensidade intermediária.

Hatchinson (1961), citado em Connell (1978), sugeriu a Hipótese de Mudança Gradual (H2) para explicar porque muitas espécies coexistiam em comunidades de *phytoplankton*. Neste modelo, as diferentes espécies são consideradas competitivamente superiores em diferentes tempos em função de mudanças sazonais, por exemplo, na luz solar e temperatura em um lago. O autor sugere que este modelo pode ser aplicado para organismos com tempo de vida mais longo, como as árvores, visto que a mudança gradual de clima ao longo dos séculos representa a mesma escala da sazonalidade em relação à comunidade de *phytoplankton*. O modelo postula que a hierarquia das habilidades competitivas das espécies varia constantemente em função de alterações no meio ambiente, promovidas por mudanças climáticas, de modo que o processo de eliminação por competição é raramente ou nunca completado.

O Modelo das Chances Iguais (H2), proposto por Connell (1978) e Hubbell (1979) assume que todas as espécies são aproximadamente iguais em habilidade para colonizar espaços vazios, resistir a invasores e sobreviver a vicissitudes de extremos físicos e inimigos naturais. A diversidade local depende somente do número de espécies disponíveis na área geográfica e da densidade populacional local. A composição de espécies em qualquer local seria imprevisível, estando na dependência da história de chance de colonização. O primeiro autor, baseado na argumentação de Whittaker (1972), citado em Connell (1978), de que as espécies diferem na fecundidade, habilidade competitiva e resistência a estresses ambientais, e

⁷Perturbações: Árvores são mortas ou quebradas em florestas tropicais chuvosas por tempestades, desabamentos, raios, pragas de insetos, etc.

as diferenças, muitas vezes, resultam na previsão do padrão de distribuição ao longo da variação ambiental, concluiu que parece ser improvável que florestas tropicais chuvosas estejam em conformidade com a hipótese de chances iguais.

Hubbell (1979) usou o Modelo de Chances Iguais como hipótese básica, para estudar o comportamento do padrão de abundância relativa das espécies. Ele considerou, hipoteticamente, uma área limitada da floresta saturada por $K=1600$ árvores de $S = 40$ espécies e fechada à imigração, onde individualmente cada árvore controla uma unidade no dossel florestal. Utilizando-se de simulação computacional e partindo com a mesma proporção de árvores entre as espécies, $D = 400$ árvores foram mortas aleatoriamente (perturbações). O preenchimento de cada vacância, pela espécie E, foi feito com probabilidade igual à abundância relativa da espécie E após cada perturbação. O experimento computacional foi repetido várias vezes para 25 e 250 simulações e as Curvas de Dominância-Diversidade⁸ exibidas graficamente. Hubbell concluiu que a curva de dominância-diversidade tem aproximadamente um padrão lognormal para 25 perturbações e geométrico para 250. Estes resultados foram comparados com observações empíricas obtidas em algumas florestas. O autor também apresenta, para alguns casos particulares, em função do número de mortes D e da composição inicial das espécies, o número esperado de perturbações para a eventual monodominância de espécie. Embora não tenha apresentado resultados matemáticos ou de simulação, ele argumenta que a completa dominância de uma espécie é impedida se a imigração de novas ou antigas espécies é permitida e que o padrão de abundância pode ser igualmente lognormal ou geométrico, dependendo da importância da imigração no preenchimento das vacâncias. Hoje, este modelo é conhecido na literatura como Modelo de Hubbell ou Modelo da Comunidade Flutuante. Nos capítulos 2 e 3, retomamos a discussão e análise deste modelo.

Connell et al. (1984) analisaram resultados empíricos obtidos, a partir de 1963, em florestas tropicais e subtropicais chuvosas da Austrália para testar a hipótese: "Em qualquer local, espécies mais raras são favorecidas pelas mais comuns". O objetivo principal foi verificar se, quando uma espécie se torna mais comum, suas razões de recrutamento, crescimento ou sobrevivência são reduzidas, com o reverso para as espécies mais raras. Isto continuamente compensaria a tendência de algumas espécies aumentar às custas de outras. Por causa da dependência da frequência, este processo geral recebeu o nome de "mecanismo compensatório". Esta hipótese considera que ser comum ou rara não é uma propriedade de uma espécie, já que ela é temporariamente rara ou comum em um local. Com o passar do tempo, espécies raras tenderão a aumentar enquanto aquelas comuns deverão diminuir. Além

⁸Curva de Dominância-Diversidade: Gráfico da frequência da espécie em ordem decrescente.

disso, sobre um longo período de tempo, as diferentes espécies flutuarão dentro de limites inferior e superior que são definidos estocasticamente. Os autores destacaram que a hipótese de mecanismo compensatório contrasta com as hipóteses que defendem uma população de equilíbrio, onde espécies comuns permanecem comuns; que o mesmo ocorre para espécies raras que continuam com baixa densidade; e ambas flutuando ao redor de frequências de equilíbrio.

1.6 - SIMULAÇÃO DA DINÂMICA DE CRESCIMENTO FLORESTAL

Horn, Shugart and Urban (1989) classificaram a diversidade de modelos ecológicos em duas categorias: Modelos Analíticos e Simuladores. Os primeiros incluem equações diferenciais, cadeias de Markov e outras tais formulações. Os segundos, tipicamente, incorporam detalhes de riquezas biológicas e são resolvidos por computador através de técnicas Monte Carlo ou outros métodos numéricos.

Os modelos analíticos, frequentemente, tornam-se matematicamente intratáveis, principalmente quando consideram um número elevado de variáveis. Esta dificuldade tem limitado a construção destes modelos de forma mais completa. Desta maneira surgiu um número elevado de modelos, demasiadamente simplificados.

Os simuladores de florestas surgiram, principalmente, nas últimas duas décadas e têm contribuído para a compreensão de detalhes da teoria da dinâmica de florestas. Shugart (1984) apresenta vários simuladores, produzidos por vários autores, denominados modelos de clareira (gap models). Estes simuladores levam em conta o estabelecimento, crescimento anual em altura e diâmetro e mortalidade de qualquer árvore dentro de uma zona de influência de uma única árvore dominante no dossel. Foram consideradas quatro espécies de árvores e a regra de recrutamento é baseada em se a morte de uma árvore adulta produz uma nova clareira no dossel e se a espécie exige clareira para regeneração.

Hubbell (1980) estende o Modelo das Chances Iguais introduzindo o conceito de regra de distância mínima: uma clareira tem probabilidade zero de ser ocupada por espécies com árvores adultas suficientemente próximas.

Neste trabalho, nossa contribuição, usando a simulação como ferramenta de pesquisa, toma diversos rumos. Alguns modelos propostos, e amplamente utilizados na literatura, são

implementados em microcomputador, e a validade de cada um é testada. A simulação também permitiu explorar idéias inerentes a alguns modelos e a generalização do modelo da mortalidade compensatória de Janzen (1970) e Connell (1971).

1.7 - COMPETIÇÃO ENTRE ESPÉCIES E TEORIA DOS JOGOS

A maioria dos modelos ecológicos desenvolvidos até o presente momento - inclusive os apresentados neste capítulo - para explicar como a biodiversidade em floresta tropical é gerada e mantida - tiveram como base de partida as observações empíricas feitas em um estreito período de tempo em áreas predeterminadas de floresta. Apesar da existência de variabilidade nos processos ecológicos, principalmente no que diz respeito à propagação de espécies no ecossistema, os componentes estocásticos quase nunca foram incluídos nos modelos.

A Teoria Estatística vem sendo desenvolvida com grande êxito há mais de um século e apresenta ferramentas poderosas que freqüentemente dão suporte às diversas áreas de pesquisa. Na área de Ciências Biológicas, os fundamentos de Probabilidade têm sido amplamente empregados em Genética. A Teoria da Hereditariedade, devida a Mendel (1822 - 1884), pode proporcionar a aplicabilidade de modelos probabilísticos. Um exemplo simples é a modelagem dos resultados genéticos obtidos a partir de cruzamentos aleatórios dos genótipos AA, Aa e aa para uma população limitada em tamanho. Os genes "A" e "a" são transmitidos de geração para geração com probabilidades associadas às suas respectivas freqüências. Se considerarmos a inexistência da criação de novos genes por mutações genéticas, seleções e diversos fenômenos diversos, o resultado da composição genética após várias gerações pode levar eventualmente, devido a flutuações aleatórias, ao desaparecimento de um dos genes. Assim a população poderá ser composta apenas por um dos genótipos AA ou aa. Este resultado é facilmente demonstrável. Uma demonstração similar será apresentada no capítulo 2, quando discutirmos o Modelo de Chances Iguais (MCI), aplicado à dinâmica de população de árvores em florestas tropicais. Como veremos, no MCI a competição entre espécies de árvores, na ausência de especiação, conduz a longo prazo à monodominância de espécie. Aqui estão dois exemplos que podem ser analisados com técnicas estatísticas similares, embora estejam em campos de estudos relativamente distintos.

Infelizmente, na maioria das vezes, a educação Matemática, a partir do primário até a universidade, ocorre em sua forma tradicional, ou seja, raramente a solução de problemas é tratada de forma não determinística. Como no mundo real a maioria dos fenômenos são governados por leis probabilísticas, diversos fenômenos que ocorrem na Natureza, principalmente a longo prazo, não são compreendidos na ausência de pensamento probabilístico. Neste trabalho, usamos técnicas estatísticas e simulação computacional para conduzir de modo prático e especialmente organizado o tratamento das incertezas e complexidade em um ecossistema florestal.

No capítulo 2, utilizamos basicamente a Teoria da Ruína do Jogador para avaliar a consistência de alguns dos modelos ecológicos da dinâmica de populações de árvores apresentados até aqui. Como veremos, a competição entre espécies, a exemplo de algumas situações da Teoria da Hereditariedade, pode ser tratada como casos particulares da Teoria dos Jogos. Este jogo da vida apresenta resultados surpreendentes e que não podem ser visualizados em observações empíricas feitas numa janela temporal estreita. Embora as mudanças no meio ambiente estejam acontecendo continuamente, elas geralmente só são perceptíveis a longo prazo. Assim, a simulação computacional e os métodos estatísticos podem nos orientar com respeito a possíveis eventos futuros.

Embora tenham sido Janzen (1970) e Connell (1971) que desenvolveram a hipótese de mortalidade compensatória em detalhes, estas idéias não são novas e já tinham sido constatadas em florestas da Malásia. Wallace (1878) descreveu: "se um viajante notar uma particular espécie e desejar encontrar mais alguma como ela, poderá muitas vezes voltar seus olhos em qualquer direção. Árvores de várias formas, dimensões e cores estão ao redor dele, mas raramente ele verá qualquer uma delas repetida. ... Ele poderá finalmente, talvez, encontrar com um segundo espécime, meia milha deste local, ou poderá falhar. Em outra ocasião ele ficará perplexo ao encontrar outro por acidente". Dobzhansky et al. (1950) enumeraram as espécies em áreas de 1 hectare, em vários pontos da floresta chuvosa da Amazônia e concluíram que a densidade populacional da metade ou mais das espécies de árvores desta floresta é provavelmente menos do que um indivíduo por hectare. Jones (1945) mencionou a existência de uma forte crença entre os silvicultores de florestas continentais na tendência de algumas espécies se regenerarem embaixo da cobertura das copas de outras espécies.

As hipóteses de distância e densidade, assim como a hipótese que a predação produz espaçamentos aproximadamente iguais entre adultos de mesma espécie, inerentes ao modelo de Janzen, receberam um número razoável de críticas, em sua maioria baseadas em

observações empíricas. O que muitos autores não perceberam é que existe uma variabilidade na predação e a questão de espaçamentos iguais não é tão importante. O mais relevante foi a descoberta da existência de um mecanismo de repulsão entre adultos de mesma espécie, decorrente da predação específica. Evidentemente, algumas espécies são mais resistentes à predação específica por apresentarem características de defesa mais eficiente. Desta forma as curvas de probabilidade de sobrevivência diferem em função da espécie. No capítulo 3, generalizamos o Modelo da Mortalidade Compensatória. Este recebe um tratamento matemático e estatístico rigoroso, sob hipóteses gerais a respeito das curvas de dispersão de sementes, de probabilidade de germinação e de sobrevivência. Adotando-se diversas hipóteses sobre a natureza destas curvas, resultados explícitos são determinados, relativos à distância média esperada entre o recruta e a árvore mãe, e à curva de recrutamento populacional.

A evolução no desenvolvimento de *hardwares* e *softwares* nos últimos anos, principalmente o advento dos microcomputadores cada vez mais potentes, contribuiu significativamente no desenvolvimento de minha pesquisa. Sem a utilização dos recursos computacionais grande parte deste trabalho seria inexequível. O Modelo de Janzen e Connell Generalizado conduziu-me ao desenvolvimento de um programa computacional. Este software elaborado em Turbo Pascal 6.0 permite, com auxílio de recursos de computação gráfica, simular a dinâmica de propagação de uma espécie numa floresta. O algoritmo e fluxograma relativos ao simulador (SimTrop) é apresentado de forma detalhada no Apêndice A4. Além disso, no capítulo 4, simulações estocásticas são realizadas para estudar diversos cenários de propagação, equilíbrio e competição de uma ou mais espécies.

Para o Modelo das Chances Iguais, desenvolvemos o simulador MCI-1, para a situação de competição entre duas espécies e o simulador MCI-2, para a situação de várias espécies. Os tempos apresentados nos exemplos simulados referem-se à execução do programa em um microcomputador 486 DX, com as seguintes características: Clock de 40 MHz, placa de vídeo SVGA de 1 MB e 4 MB de memória RAM.

CAPÍTULO II

BIODIVERSIDADE: COMPETIÇÃO E MECANISMOS COMPENSATÓRIOS

"Nada do que foi será
De novo do jeito que já foi um dia
Tudo passa
Tudo sempre passará !"

Lulu Santos

2.1 - INTRODUÇÃO

O fenômeno da biodiversidade, não como propriedade transitória, mas como característica permanente, razoavelmente estável, de um dado ecossistema, tem desafiado a compreensão de pesquisadores em diversas áreas. Em particular, os mecanismos internos que garantem a existência estável da biodiversidade, num ambiente de permanente competição entre as espécies, tem sido tema de grande interesse nas últimas décadas.

Diversos mecanismos baseados em observações empíricas têm sido propostos para explicar o equilíbrio observado. Surge aqui uma primeira limitação destes trabalhos: freqüentemente o período de observação é confinado a uma janela temporal extremamente limitada. Isto às vezes traz a ilusão de harmonia e equilíbrio a um sistema em que, de fato, prevalece um turbilhão, com diversas espécies se engalfinhando numa competição implacável e feroz. Despida de consciência e propósito, esta competição é governada por leis probabilísticas - decorrentes das propriedades das espécies e suas interações - sob a influência de diversos mecanismos de migração, variações climáticas e ambientais de longo prazo, mutações genéticas, intervenções externas e catástrofes naturais.

Neste capítulo estudaremos as condições necessárias para que um equilíbrio estável entre diversas espécies partilhando um mesmo ecossistema possa existir. Como veremos, a existência de mecanismos internos de compensação é uma condição necessária, embora não suficiente, a este equilíbrio. Mecanismos externos de compensação, por seu caráter aleatório, dissociado das condições de competição entre as espécies, não asseguram indefinidamente o equilíbrio.

Este resultado será desenvolvido como uma consequência direta de diversos teoremas da Teoria da Probabilidade, em particular da Teoria dos Jogos (von Neumann, 1943; Feller, 1968; Billingsley, 1979). Sob este aspecto, mostraremos como diversos modelos propostos - e amplamente difundidos - para explicar a biodiversidade, na verdade implicam em um processo inexorável - embora freqüentemente muito lento - de extinção e redução progressiva da biodiversidade, e de convergência, com probabilidade 1, a uma situação de monodominância de espécie. Um tratamento computacional para a simulação da evolução de comunidades é sugerido.

2.2 - O PROBLEMA DA RUÍNA DO JOGADOR

Um jogador A, com capital inicial k (ou k fichas), joga uma seqüência de partidas unitárias e independentes contra um adversário B, cujo capital inicial é $N-k$. Ao longo do jogo, que só termina com a ruína de um dos jogadores, não é permitida a introdução de capitais novos, de modo que a soma de recursos N permanece fixa. Seja p a probabilidade de vitória do jogador A em cada partida, e $S_1, S_2, \dots$ a seqüência de resultados possíveis com

$$S_i = \begin{cases} -1 & \text{com probabilidade } p \\ +1 & \text{com probabilidade } q=1-p \end{cases}$$

Definindo como X_i o capital de A após a i -ésima partida, tem-se que o jogo termina assim que X_i atingir um dos valores extremos: 0, significando a vitória de B; ou N , com a vitória de A; para algum $i = 1, 2, 3, \dots$.

O Teorema da Ruína do Jogador (TRJ)

- prova que o jogo termina com probabilidade 1 ;
- dá a probabilidade de ruína final de A em função de p , k e N ;
- e o número médio esperado de partidas até o final, em função de p , k e N ;

para quaisquer valores inteiros, positivos e finitos de k e N , e qualquer $p \in [0, 1]$.

A probabilidade de ruína final de A, $R_A(k, N, p)$, é dada por

$$R_A(k, N, p) = \frac{\left(\frac{q}{p}\right)^k - \left(\frac{q}{p}\right)^N}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}, \quad \text{para } p \neq q, \quad (2.2.1)$$

e

$$R_A(k, N, p) = 1 - \frac{k}{N}, \quad \text{para } p = q = 1/2 \quad (2.2.2)$$

A duração média esperada do jogo, em termos do número total de partidas unitárias independentes jogadas até a ruína de um dos jogadores, é dada por

$$D(k, N, p) = \frac{k}{q-p} - \frac{N}{q-p} \cdot \frac{1 - (q/p)^k}{1 - (q/p)^N} \quad \text{para } p \neq q \quad (2.2.3)$$

e

$$D(k, N, p) = k(N - k), \quad \text{para } p = q = 1/2. \quad (2.2.4)$$

Feller (1968) apresenta uma interessante discussão sobre o clássico problema da ruína do jogador. Em Billingsley (1979) e em Clarke e Disney (1979), também são encontrados tratamentos bem cuidados deste tema. A seguir ilustraremos o TRJ com alguns exemplos elementares que, todavia, revelarão o caráter fortemente não intuitivo de muitos dos seus resultados.

Visto que o Teorema da Ruína do Jogador foi fundamental no desenvolvimento e compreensão deste trabalho, no apêndice A1 apresentamos uma introdução e demonstração detalhada do mesmo.

Exemplo 2.1 - Seja um jogador com capital inicial de R\$ 900.00 e com a meta de alcançar R\$ 1000.00. Em partidas unitárias (R\$1,00 por vez) onde sua probabilidade de vitória é p , ele jogará até atingir um capital de R\$1000,00 ... ou perder todo o seu dinheiro. Se $p = 0.5$, pela equação (2.2.2) sua probabilidade de ruína é igual a 0.10, portanto com probabilidade 0.90 ele alcançará a sua meta. A dramática dependência de R sobre p é ilustrada pelo seguinte fato : Se em vez de 0.500, $p = 0.495$, então, pela Equação (2.2.1), a probabilidade de ruína de A sobe de 0.10 para 0.8647; com $p = 0.490$ A pode dar adeus às suas pretensões pois suas chances de ruína atingem 0.9817. Por outro lado, se $p = 0.505$ a probabilidade de ruína de A seria de

meros 13 bilionésimos! No clássico jogo de roleta "Vermelho ou Preto", $p = 18/38$; neste caso a probabilidade de sucesso seria 0.00003. $\square$

Exemplo 2.2 - Consideremos agora a situação de um jogador com um capital inicial relativamente baixo, digamos $k = \text{R\$ } 100.00$ e que tenha a ambição de alcançar $N = \text{R\$ } 20.000,00$. Seja o jogo onde $p = 1/2$ (inexistentes em cassinos reais). Sua chance de sucesso é $100/20.000 = 0.005$; No jogo vermelho e preto da roleta, onde ele tem uma ligeira desvantagem em cada aposta, sua probabilidade de sucesso é 3.00×10^{-911} . $\square$

A Figura 2.1 considera o confronto entre dois jogadores, A com capital inicial 200, e B com capital inicial 800. Eles fazem apostas unitárias e só pararão quando o capital inicial de um deles for reduzido a zero. A probabilidade de vitória final de A, V_A - com conseqüente ruína de B - é calculada, como função da sua probabilidade de sucesso em cada jogada individual, p . Vemos que para $p = 0.5$ - a situação de chances iguais - $V_A = 0.20$. Alterações aparentemente insignificantes em p produzem variações dramáticas em V_A . Se p for reduzido para 0.499, as chances de vitória final de A ficarão em 0.023; com $p = 0.498$ tem-se $V_A = 0.001$ (ou 0.1%). Do outro lado as coisas não são menos dramáticas. Com $p = 0.501$, $V_A = 0.561$, e se A elevar sua chance de sucesso em cada jogada para $p = 0.505$, sua vitória final será quase um fato garantido, com $V_A = 98.2\%$!

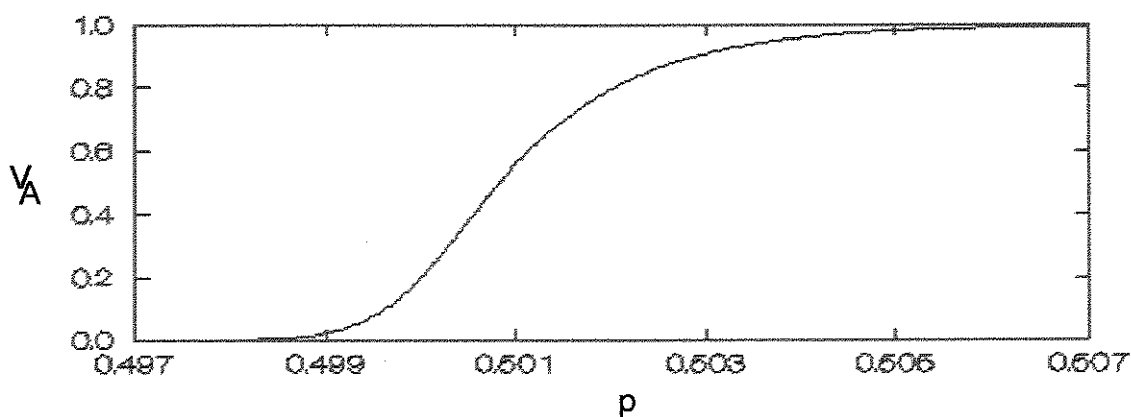


Figura 2.1 - Probabilidade do jogador A vencer o jogo, V_A , em função de sua probabilidade de vitória em cada partida, p .

A Figura 2.1 ilustra o enorme poder do TRJ. Transladando para a situação de competição entre espécies, conclui-se que se uma espécie adquirir uma vantagem sistemática,

mesmo pequena, sobre suas competidoras, seja através de mutação ou variações ambientais, etc, ela marchará aceleradamente em direção à monodominância.

Na Figura 2.2 continuamos o exemplo anterior, para ilustrar como o tempo médio de extinção de capital, TM , até a ruína de um jogador, é influenciado por p .

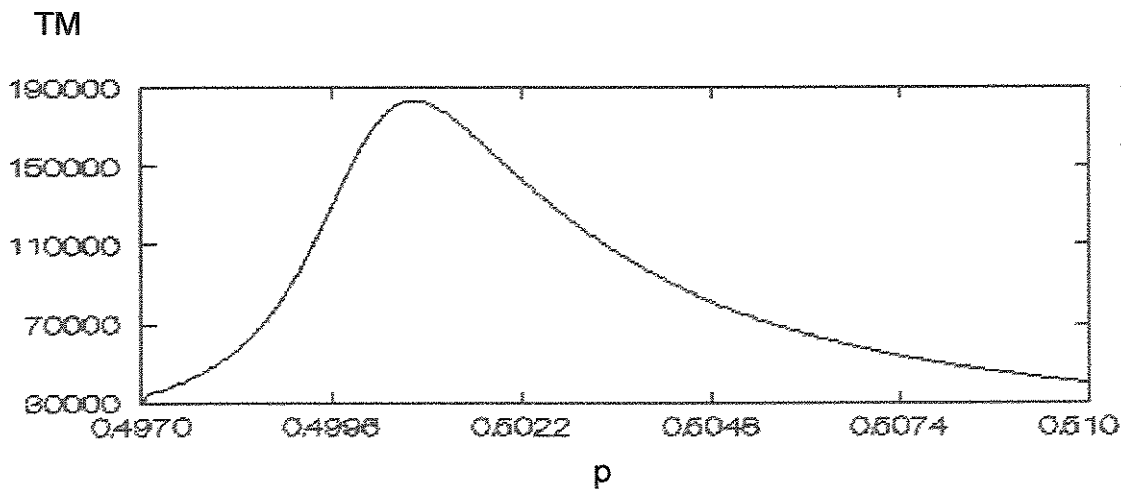


Figura 2.2 - Tempo médio (número médio) de partidas, TM , até o final da competição, em função da probabilidade de ganho em cada partida p .

Vemos assim que quando uma espécie, num sistema regido por leis de competição que permitem o emprego do TRJ, adquire uma vantagem sobre as demais, ela não só assegura sua vitória final, como precipita dramaticamente os acontecimentos. Para ilustrar graficamente estes fatos, no Exemplo 2.3, vamos usar o simulador MCI-2, descrito no Capítulo 4, para simular uma situação em que a espécie 1 possui uma ligeira vantagem competitiva sobre as demais. Na Seção 4.3, apresentamos o resultado, de uma simulação, da competição de quatorze espécies de acordo com o Modelo de Chances Iguais. Com uma população de 1600 árvores, partindo com as frequências de espécies aproximadamente iguais, uma das espécies atingiu a monodominância, aproximadamente, aos 1.089.000 passos¹.

Exemplo 2.3 - Neste exemplo, quatorze espécies competem por espaço em um ecossistema homogêneo e fechado. O número de mortes em cada perturbação é $D = 1$ e ocorre segundo o

¹Passo: Morte de uma árvore (abertura de clareira unitária) seguida pelo preenchimento da clareira unitária por outra árvore (colonização).

MCI. Partindo de populações com frequências iniciais conforme Figura 2.3. *a*, a espécie 1, representada pela cor azul escuro, apresenta a vantagem de colonização de um 1% sobre as demais. Estas últimas recebem em conjunto a desvantagem de 1% e individualmente uma fração proporcional à sua frequência absoluta. Assim se a espécie 1 alcançar 99 % da população, as espécies complementares têm probabilidade zero de colonizar uma clareira. As Figuras 2.3 *b*, *c* e *d*, ilustram a evolução desta simulação após 50.000, 100.000, e 140.000 passos. A espécie 1 chegou à monodominância próximo aos 150.000 passos.

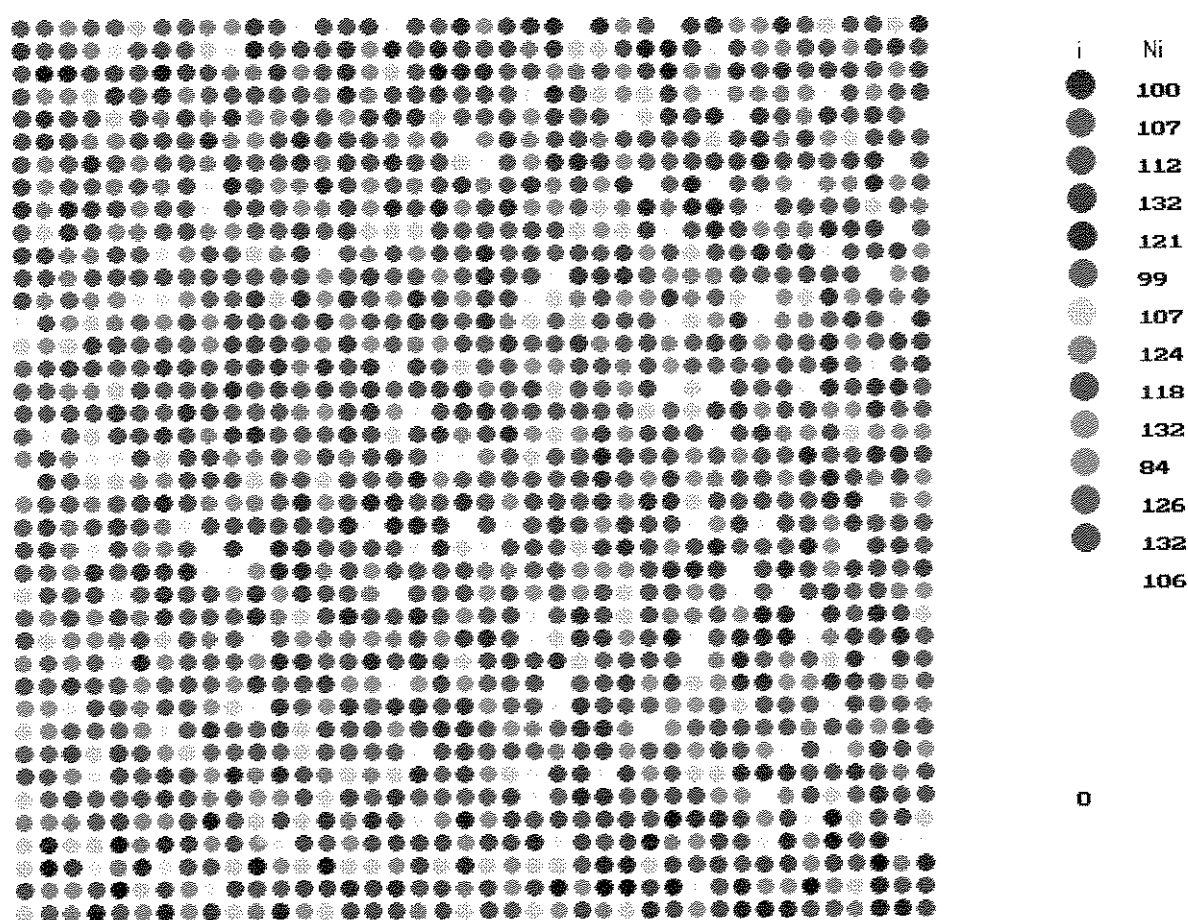


Figura 2.3 *a* - Representação gráfica de uma floresta com 1600 árvores. As cores diferenciam as espécies e os números as suas respectivas frequências, no início da competição (zero passos), de acordo com o Exemplo 2.3.

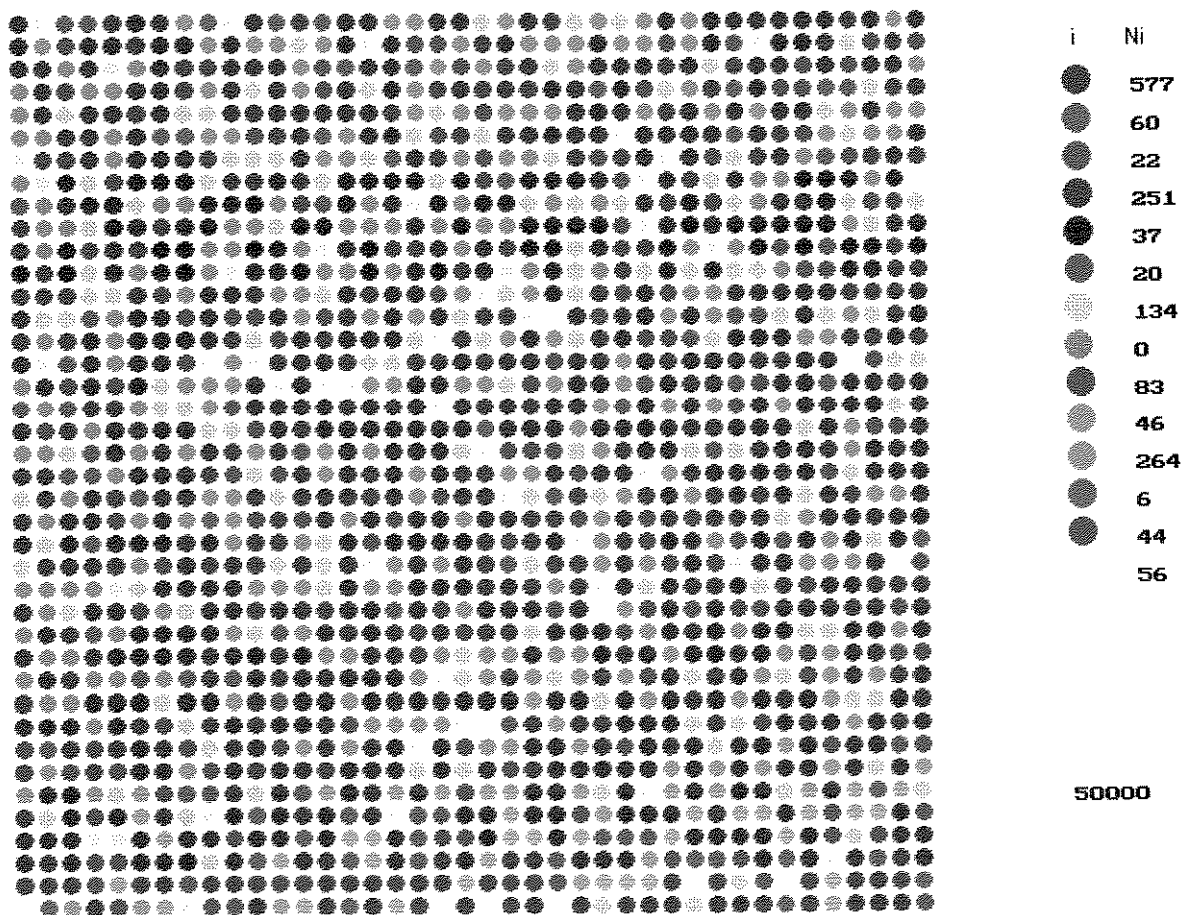


Figura 2.3 *b* - Imagem promovida pelo simulador MCI - 2 após 50.000 passos, partindo das frequências iniciais mostradas na Figura 2.3 *a*. A espécie 1 apresentou uma vantagem sistemática de 1%, no processo de colonização de clareiras, sobre suas competidoras. Note que uma espécie já foi extinta, enquanto que outras apresentam baixa frequência e caminham para a extinção. A espécie 1 alcançou quase 1/3 da frequência populacional.

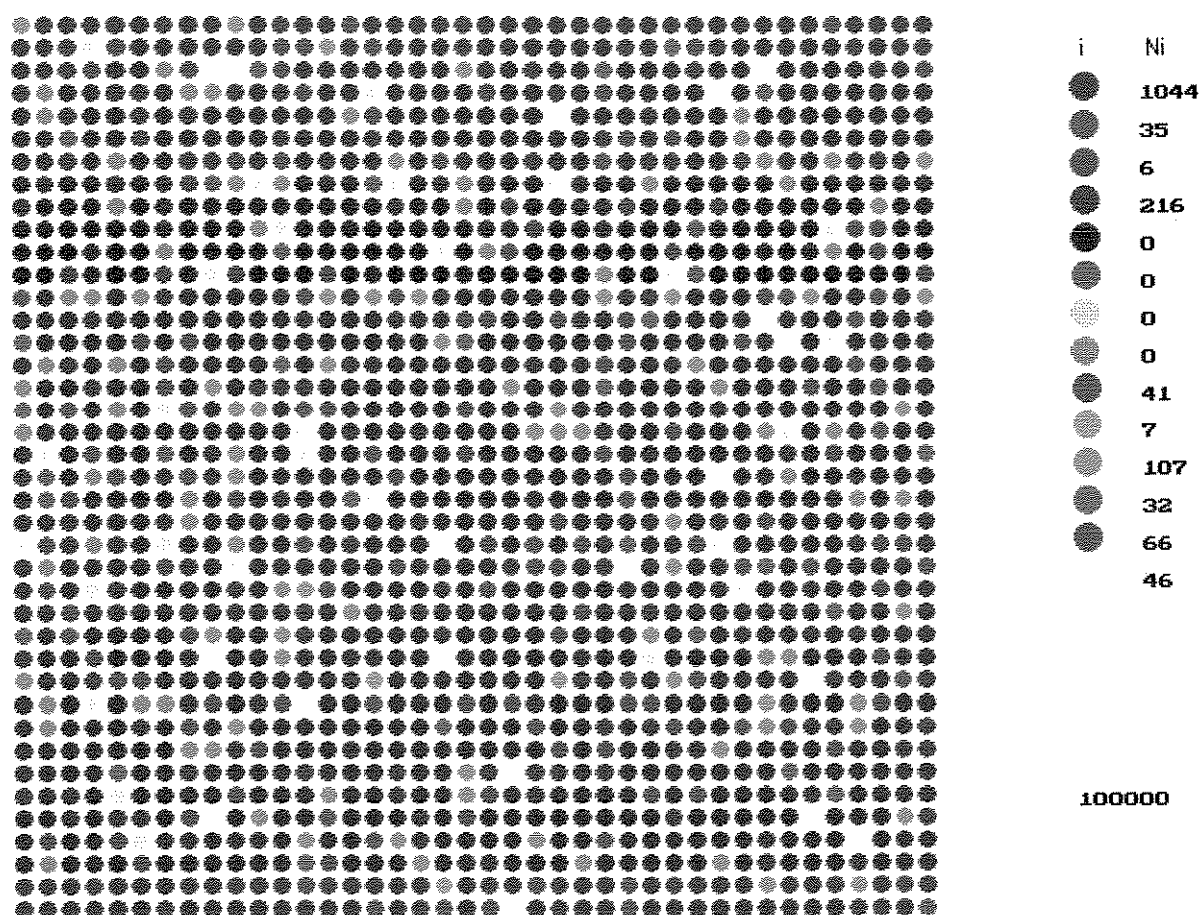


Figura 2.3 *c* - Imagem promovida pelo simulador MCI - 2 após 100.000 passos, partindo das frequências iniciais mostradas na Figura 2.3 *a*. A espécie 1 apresentou uma vantagem sistemática de 1%, no processo de colonização de clareiras, sobre suas competidoras. Até aqui quatro espécies foram extintas, enquanto que outras apresentam baixa frequência e caminham para a extinção. A espécie 1 alcançou 65.25 % da frequência populacional.

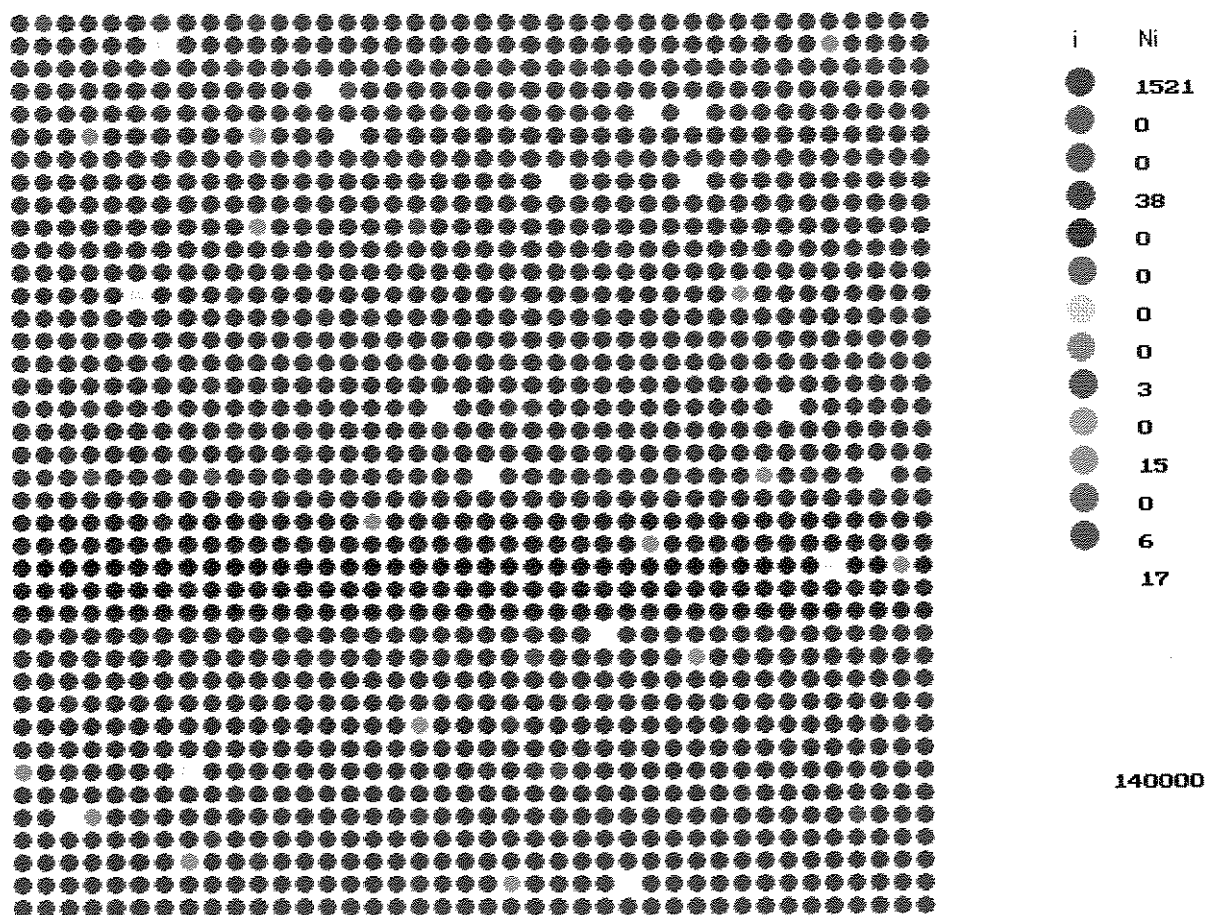


Figura 2.3 *d* - Imagem promovida pelo simulador MCI - 2 após 140.000 passos, partindo das frequências iniciais mostradas na Figura 2.3 *a*, passando pelos estados descritos nas Figuras 2.3 *b* e *c*. A espécie 1 apresentou uma vantagem sistemática de 1%, no processo de colonização de clareiras, sobre suas competidoras. Note que a espécie 1, com 95 % de frequência, caminha rapidamente para a situação de monodominância, enquanto que as espécies remanescentes caminham para a extinção. A monodominância da espécie 1 ocorreu antes dos 145.000 passos.

Repetindo a simulação do Exemplo 2.3, onde as mortes ocorrem segundo o MCI, e a espécie 1 tem ligeira vantagem sobre as demais espécies, verifica-se um decréscimo significativo no número de passos. O número de passos até a monodominância de espécie não diminui mais rapidamente porque aumenta muito os passos neutros no final da competição. Se ocorrer em média, por exemplo, 10 mortes a cada ano, então o número médio de anos até a monodominância também fica dividido por 10. O tempo de simulação para MCI-2 é igual a 20 segundos para cada 5.000 passos. □

2.3 - O CONCEITO DE ECOSSISTEMA HOMOGÊNEO E ISOLADO

Para nossos estudos consideraremos o conceito de ecossistema homogêneo e isolado. O isolamento é necessário no sentido de se impedir a migração de novas espécies, e a homogeneidade pressupõe a inexistência de diferenças regionais significativas em aspectos tais como disponibilidade de nutrientes e condições geológicas, climáticas, etc...

Neste ambiente, governado por leis estáveis de competição, colocaremos à prova os diversos mecanismos considerados e veremos que, ao contrário do pré-suposto, todos aqueles que não incluem o que denominamos Mecanismos Internos de Compensação (MIC) levam, mais cedo ou mais tarde, à monodominância de espécie.

2.4 - MECANISMOS INTERNOS DE COMPENSAÇÃO (MIC's)

O conceito de Mecanismos Internos de Compensação, relacionado à ocupação de espaços numa dada comunidade de diversas espécies de árvores, pressupõe a existência de um Estado de Chances Iguais (ECI), definido como aquela composição varietal nesta comunidade para o qual prevalece a lei das chances iguais: a próxima árvore a morrer na comunidade será da espécie i com probabilidade igual à participação relativa de i nesta comunidade, o mesmo valendo para a espécie que irá colonizar a clareira assim formada. Neste contexto denominamos compensação interna ao mecanismo de realimentação pelo qual as chances competitivas de uma dada espécie se alteram à medida em que a participação relativa desta espécie varia em relação a um Estado de Chances Iguais. Se o mecanismo de compensação em torno de um dado ECI for um processo de realimentação negativa suficientemente bem calibrado, então este estado é dito de equilíbrio, e o sistema oscilará indefinidamente em torno dele.

Dentro desta nova terminologia, o modelo de Chances Iguais, proposto em Connell (1978) e Hubbell (1979), assume uma comunidade onde todos os estados são ECI's. Veremos que nesta comunidade não existem MIC's e que nela a biodiversidade é uma situação transitória, com composição varietal convergindo, com probabilidade 1, para a situação de monodominância de espécie, desde que perturbações, caracterizadas como a morte de um indivíduo e a subsequente ocupação da clareira formada por um novo indivíduo de uma das espécies condôminas, ocorram a intervalos de tempo aleatórios, mas com esperança finita. Do Teorema da Ruína do Jogador (TRJ) determinamos inclusive a probabilidade de cada espécie

na comunidade vir a ser a espécie monodominante, a partir da composição varietal no instante inicial.

Mostraremos adiante que a existência de MIC's é condição necessária, embora não suficiente, à manutenção indefinida da biodiversidade em um ecossistema homogêneo e isolado. Ecossistemas homogêneos e isolados, sem MIC's, convergirão a um estado de monodominância, com probabilidade 1 - a não ser pela diversidade obtida através de mutações genéticas - desde que o tempo médio esperado entre perturbações seja finito.

Para ilustrar, consideremos uma dada comunidade onde coexistam duas espécies de árvores, A e B, com frequências relativas iguais a f_A e $f_B = 1 - f_A$, respectivamente. Assim se $N < \infty$ é o tamanho da comunidade, os números de indivíduos das espécies A e B são dados por $N_A = N f_A$ e $N_B = N - N_A = N f_B$, respectivamente. Suponhamos que o estado definido por $(f_{A0}, f_{B0}) = (0.6, 0.4)$ seja um ECI. Considerando este o estado inicial, a ocorrência de uma perturbação pode alterá-lo, em favor de A ou em favor de B com iguais probabilidades, dadas por

$$P[N_{A1} = N_{A0} + 1] = P[N_{A1} = N_{A0} - 1] = 0.24.$$

Assim a probabilidade da espécie A ganhar uma árvore (ou perder) dado que ocorreu mudança no número de árvores da espécie A após o primeiro passo é

$$P[N_{A1} = N_{A0} + 1 / N_{A1} \neq N_{A0}] = P[N_{A1} = N_{A0} - 1 / N_{A1} \neq N_{A0}] = 0.50,$$

onde N_{A_i} é a população de A após a i-ésima perturbação, e analogamente para N_{B_i} , f_{A_i} e f_{B_i} . Vemos então que se todos os estados forem ECI's, o Teorema da Ruína do Jogador se aplicaria, com a monodominância de espécie sendo um desfecho inevitável. Ainda pelo TRJ, concluímos que a espécie monodominante no final será A ou B com probabilidades iguais, respectivamente a 0.6 e 0.4. Vamos então introduzir algum mecanismo de compensação em torno de (f_{A0}, f_{B0}) . Este mecanismo será caracterizado por uma realimentação negativa, fazendo de

$$P_{A_i}^+ = P[N_{A_{i+1}} = N_{A_i} + 1 / N_{A_{i+1}} \neq N_{A_i}] \quad (2.4.1)$$

uma função decrescente de f_{A_i} , com valor 0.50 para $f_{A_i} = f_{A0}$, como na Figura 2.4, em que C_0 corresponde a um sistema sem MIC, no qual todos os estados são ECI's; C_1 e C_2

correspondem a sistemas com MIC, sendo o efeito de regulação muito mais forte em C_2 do que em C_1 .

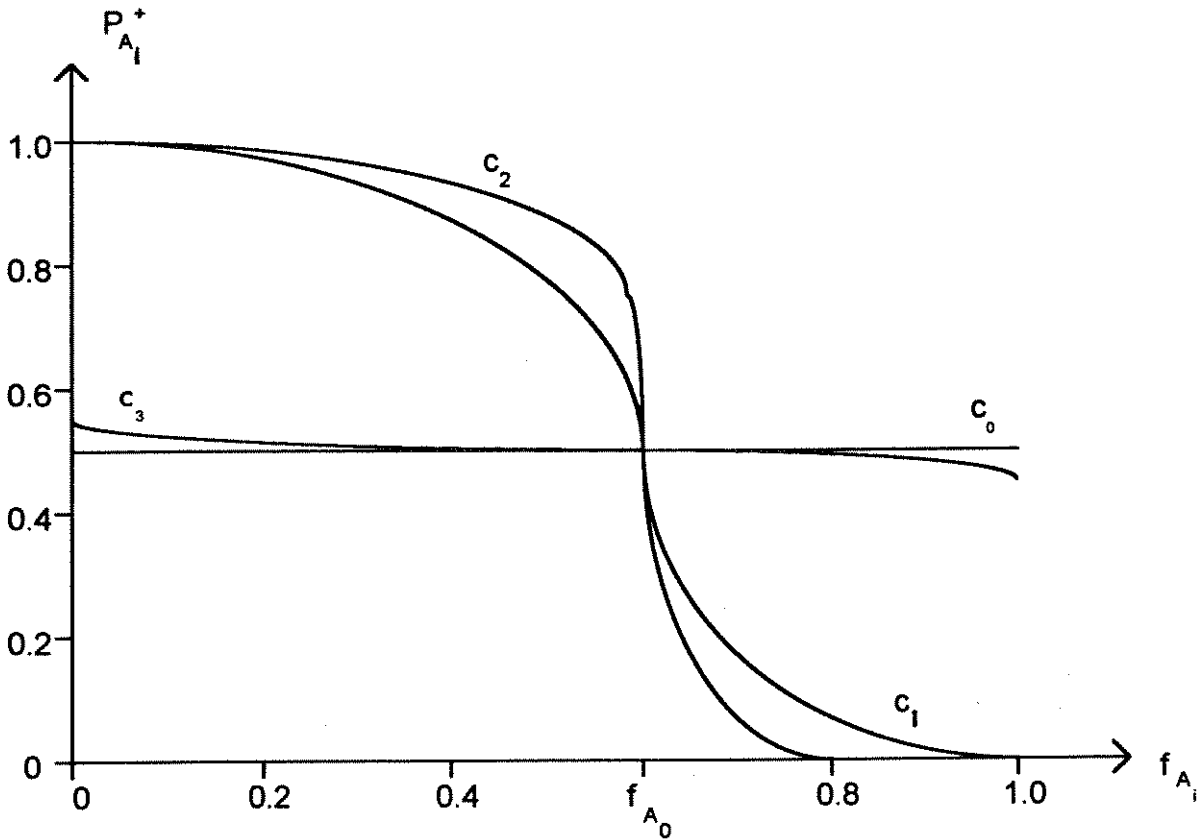


Figura 2.4: Curvas teóricas de realimentação do processo competitivo entre duas espécies. $P_{A_i}^+$ representa a probabilidade de sucesso da espécie A no estado i e f_{A_0} a frequência no Estado de Chances Iguais.

A curva C_0 indica um processo competitivo sem realimentação, em que todos os estados são ECI's, portanto a ausência de mecanismos internos de compensação. Por outro lado, este mecanismo está presente nas demais curvas, atuando fortemente em C_1 e C_2 no sentido de restaurar a frequência de equilíbrio das espécies. Note que em C_3 o mecanismo interno de compensação começa a atuar, fracamente, apenas quando o estado se distancia muito do estado de equilíbrio. Desta forma, embora presente, o mecanismo interno de compensação pode não ser suficiente para garantir a preservação da biodiversidade. Uma maneira versátil de se modelar estas curvas se baseia na Função de Distribuição Acumulada (FDP) da Normal Padrão, Φ , definida por

$$\Phi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{y^2}{2}} dy, \quad x > -\infty \quad (2.4.2)$$

O MCI, conforme originalmente proposto por Hubbell (1979), considera que as mortes se dão por pacotes simultâneos de D indivíduos, escolhidos aleatoriamente na comunidade, onde D é arbitrário porém fixo. A ocupação das clareiras formadas é feita de forma independente por descendentes dos indivíduos sobreviventes, com chances iguais para cada indivíduo. Neste contexto, considerando ainda ecossistemas binários (com apenas duas espécies), mecanismos internos de compensação podem ser introduzidos de forma bastante versátil, tomando-se a seguinte família de funções de probabilidade de substituição

$$P_A^s(f_A) = \min \left\{ 1, 2f_A \cdot \left[1 - \Phi \left(\frac{f_A - f_{A0}}{\sigma} \right) \right] \right\}, \quad (2.4.3)$$

onde f_{A0} é a frequência relativa da espécie A no ECI e σ modula a intensidade do mecanismo de regulação. Quando $f_A = f_{A0}$ tem-se $\left[1 - \Phi \left(\frac{f_A - f_{A0}}{\sigma} \right) \right] = \frac{1}{2}$, portanto, nesta condição a probabilidade P_A^s de uma clareira unitária ser colonizada pela espécie A é igual a f_{A0} .

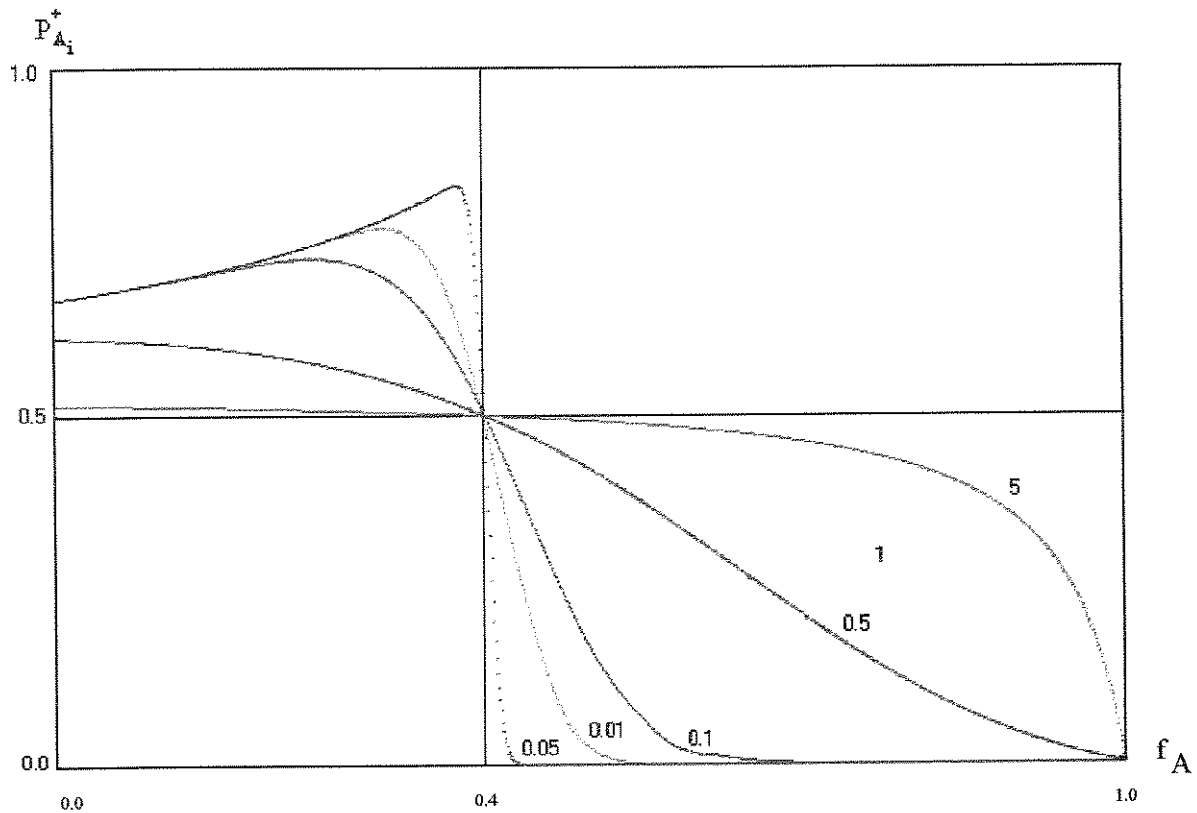


Figura 2.5: Família de curvas que geram MIC's em torno do ECI $(f_{A0}, f_{B0}) = (0.4, 0.6)$, com as aberturas de clareiras segundo o MCI e para P_A^s dado em (2.4.3). Os números à direita das curvas correspondem aos valores de σ .

Na presença de MIC's, se em um intervalo de tempo morrem D árvores, o número esperado de substituição por árvores da espécie A é dado por $D \times P_A^s$. A frequência f_A oscilará aleatoriamente em torno de f_{A0} com amplitude crescendo com σ e D . Estes dois parâmetros permitem calibrar finamente o modelo. Fazendo-se a amplitude pequena comparada com f_{A0} , as chances de uma eventual extinção de A podem ser feitas arbitrariamente pequenas.

Para fixar as idéias, vamos considerar alguns exemplos simples, de comunidades homogêneas onde coexistem duas espécies. Neste ambiente testaremos algumas hipóteses básicas sobre as leis probabilísticas regendo a competição entre estas espécies.

EXEMPLO 2.4 - Considere um ecossistema homogêneo e fechado, governado pelo MCI, onde coexistem N indivíduos de duas espécies competindo entre si por espaço. Seja $N_A=40$ indivíduos da espécie A e $N_B = N - N_A = 60$ indivíduos da espécie B. A Figura 2.6 mostra uma evolução possível do sistema, até a eventual extinção da espécie B, utilizando-se o simulador MCI-1, com $D = 10$. [Tempo de Simulação: 10 segundos]

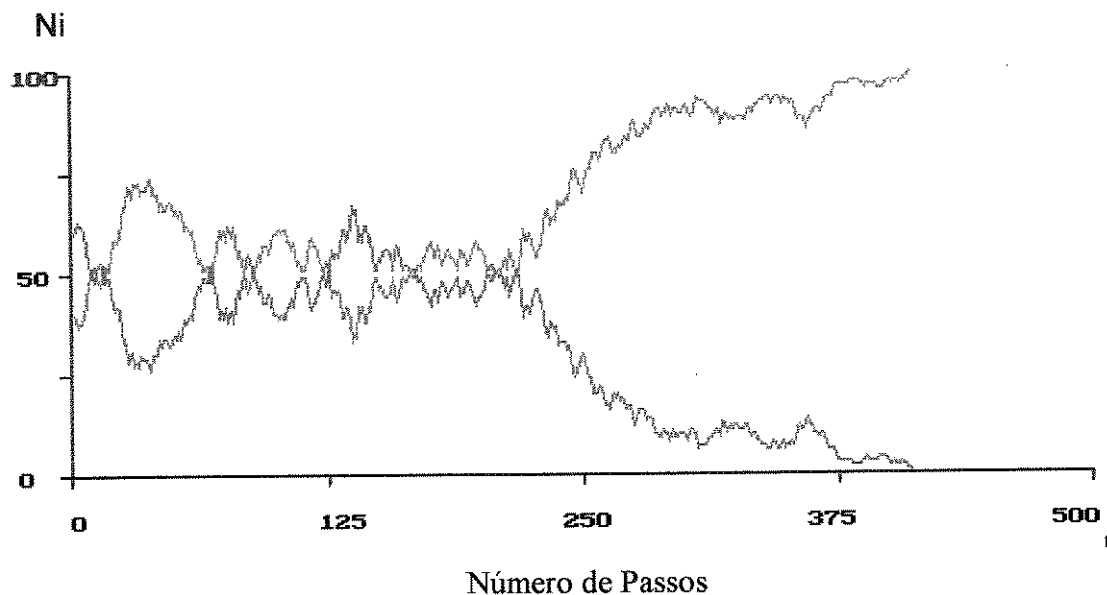


Figura 2.6 - Evolução da frequência das espécies A (vermelho) e B (azul) para o Modelo de Chances iguais, onde as frequências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$. A cada passo são mortas e substituídas 10 árvores, segundo as hipóteses do modelo.

Para valores $N_{A0} = 40$, $N_{B0} = 60$ e número de mortes $D = 10$, após 410 passos ocorreu a extinção da espécie B. Se o número de mortes a cada passo fosse $D = 1$, descartando-se a situação de empates, isto é, as perturbações que não induzem mudança de estado, então o número médio esperado de passos até a extinção de uma das espécies, calculado pelo TRJ, seria $20 \times 80 = 1600$ passos.

Observe que no início do "jogo", a probabilidade *a priori* de vitória final de A, pelo TRJ, é de 0.40. Posteriormente, ao longo da trajetória percorrida, chegou-se a um estado em que as espécies apresentavam frequências iguais. A probabilidade condicional de vitória final de A neste instante, dado que se chegou a este estado, é de 0.50. Naturalmente temos aqui um Processo Estocástico Markoviano, o que permite a aplicação direta de todos os teoremas relacionados.

Sob a lei de chances iguais (ausência de MIC's) a Figura 2.6 apresenta no intervalo de tempo entre 119 e 132 um crescimento na frequência da espécie B. Um observador que estivesse estudando este sistema, com base apenas nesta janela temporal poderia concluir que a espécie B era competitivamente superior e que chegaria, com o tempo, à monodominância. Em alguns intervalos como, por exemplo, [170,210] e [270,330] tem-se a impressão que o sistema é estável com pequena oscilação em torno de um valor médio. O comportamento da composição da biodiversidade das espécies de árvores em florestas tropicais, por apresentar alterações muito lentas ao longo do tempo, pode induzir a conclusões errôneas quando avaliado em uma janela temporal muito estreita. Por outro lado, devido à limitação humana, principalmente no que se refere ao tempo de vida, o estudo não pode ser prolongado por tempo maior. Desta forma, a simulação de modelos da dinâmica populacional pode ser de grande utilidade.

A inevitabilidade da monodominância de sistemas governados pelo Modelo de Chances Iguais e os resultados apresentados acima são, pois, decorrência imediata do Teorema da Ruína do Jogador, que discutimos na seção 2.2 e no apêndice A1; a figura 2.6 mostra a extinção de uma espécie ocorrendo, em uma situação particular. $\square$

EXEMPLO 2.5 - Consideremos agora o mesmo ecossistema do Exemplo 2.4, porém agora com um mecanismo interno de compensação descrito pela Equação (2.4.3), com $\sigma = 0.5$, 0.1 e 0.01 (portanto iguais respectivamente a 1.25, 0.25 e 0.025 vezes f_{A0} , sugerindo compensações fraca, moderada e forte, e com níveis alto, moderado e forte de instabilidade, respectivamente). Para $D = 10$, as Figuras 2.7 a, b, e c a seguir mostram a evolução das

freqüência da espécie A para os três casos. O tempo de simulação foi igual a 12 segundos para cada 500 passos.

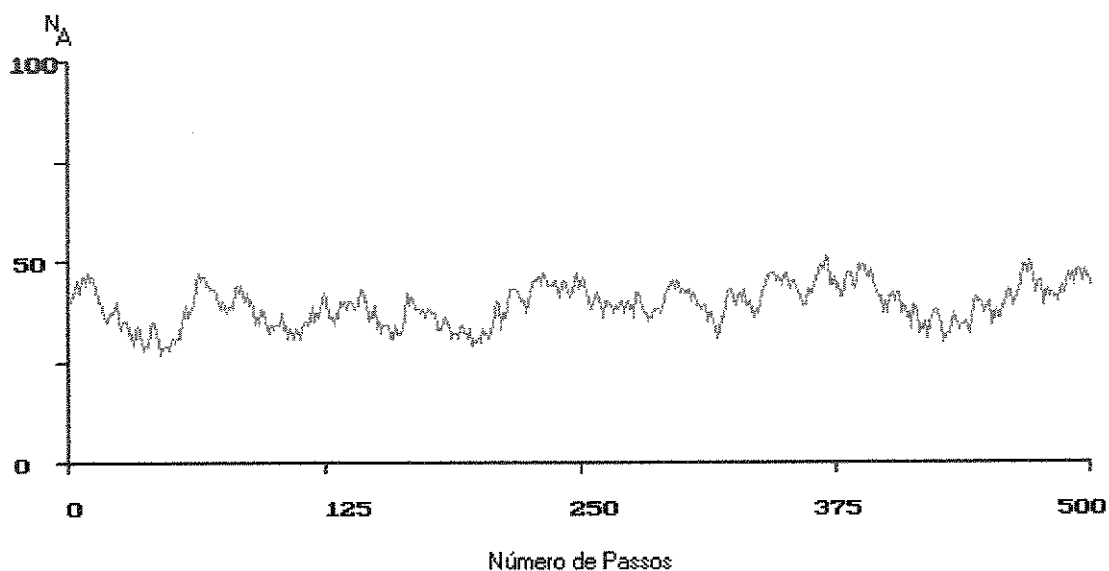


Figura 2.7 *a* - Evolução da freqüência da espécie A na presença de MIC. As freqüências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, o número de mortes $D = 10$ e o parâmetro de calibração $\sigma = 0.5$.

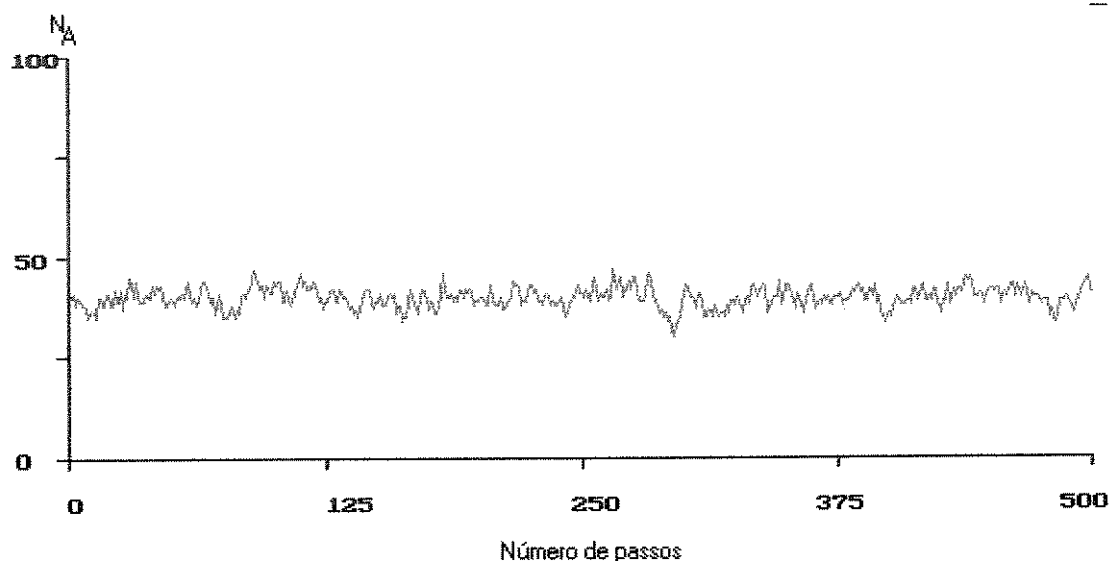


Figura 2.7 *b* - Evolução da freqüência da espécie A na presença de MIC. As freqüências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, $D = 10$ e $\sigma = 0.1$.

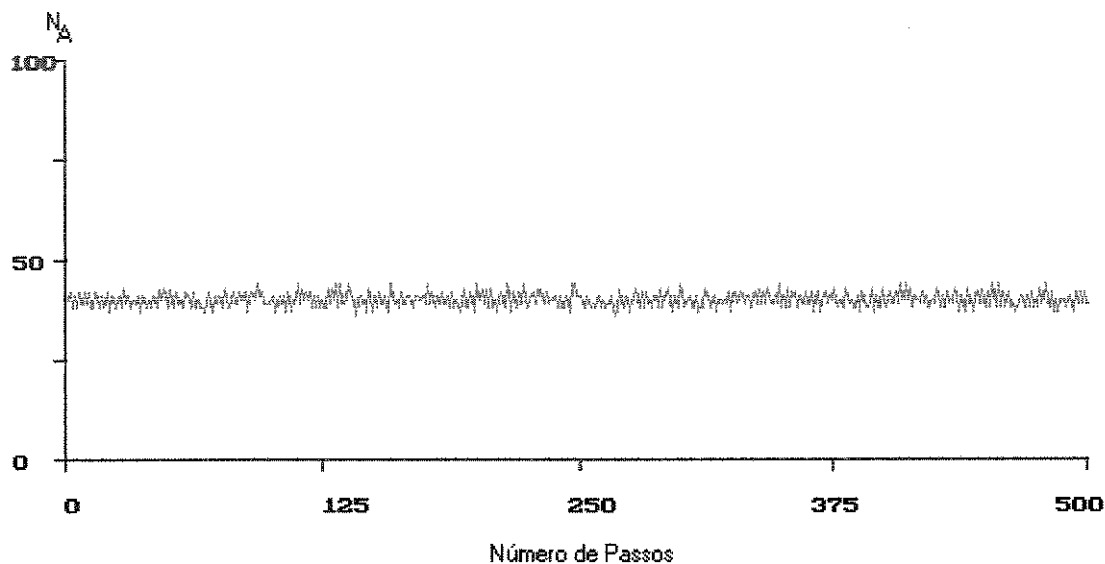


Figura 2.7 *c* - Evolução da frequência da espécie A na presença de MIC. As frequências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, $D = 10$ e $\sigma = 0.01$.

EXEMPLO 2.6 - Repetiremos agora o Exemplo 2.5, com o mesmo mecanismo interno de compensação descrito pela Equação (2.4.3), com $\sigma = 0.5, 0.1, 0.01$ e 0.001 , mas com $D = 1$. As Figuras 2.8 *a, b, c* e *d*, mostram a evolução das frequência da espécie A para os quatro casos. Note que o número de mortes D tem influência na oscilação de N_A . Aqui, o tempo de simulação, também, foi igual a 12 segundos a cada 500 passos.

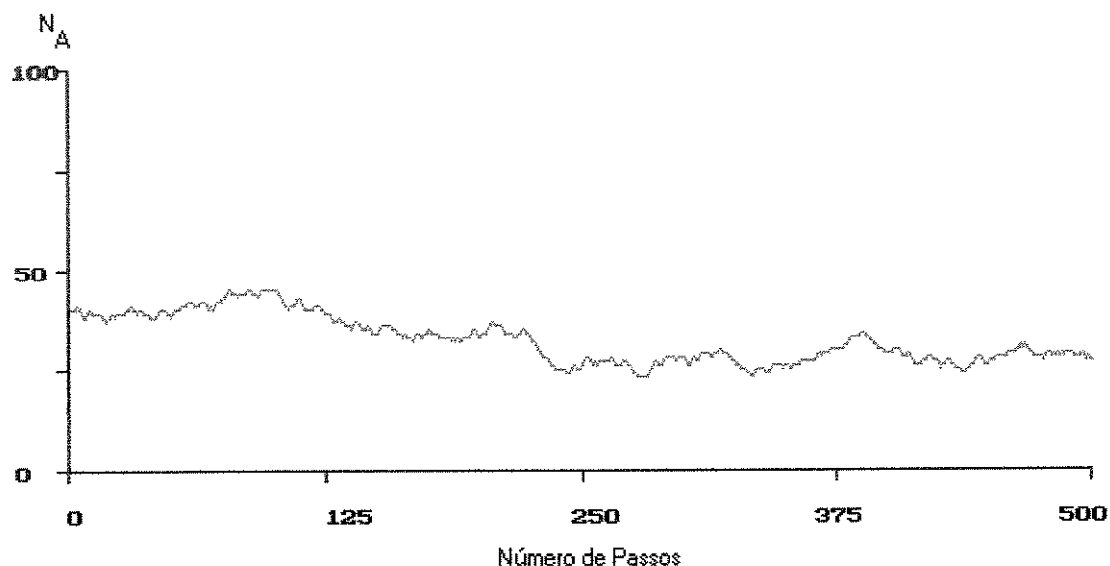


Figura 2.8 *a* - Evolução da frequência da espécie A na presença de MIC. As frequências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, $D = 10$ e $\sigma = 0.5$.

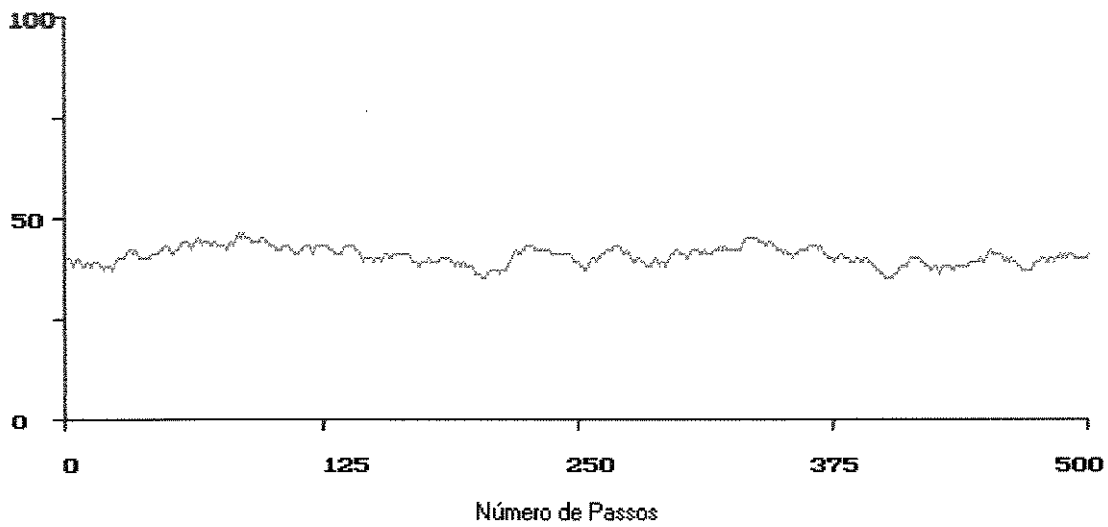


Figura 2.8 *b* - Evolução da frequência da espécie A na presença de MIC. As frequências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, $D = 1$ e $\sigma = 0.1$.

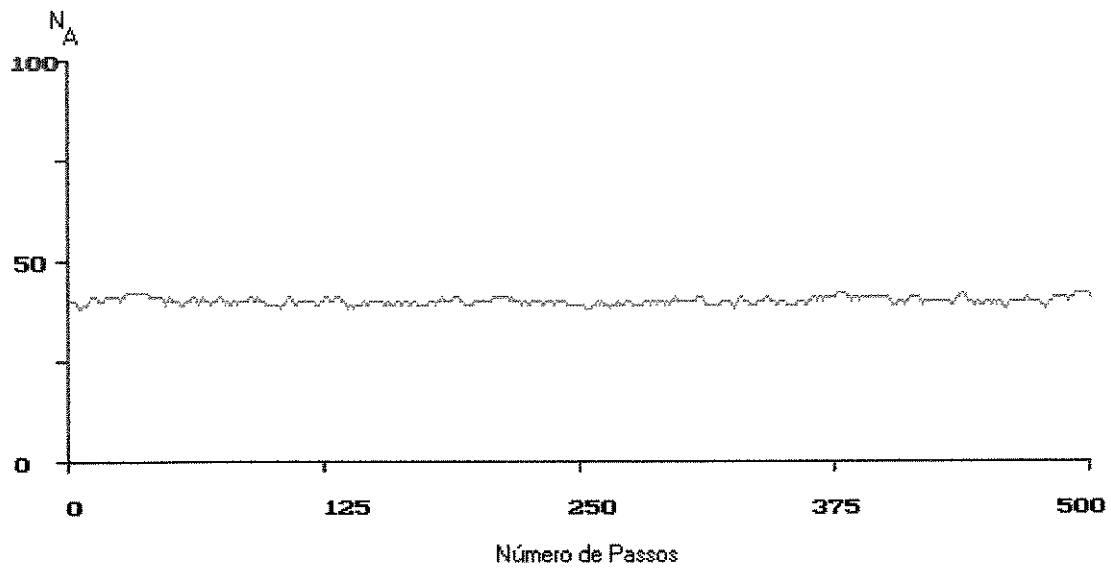


Figura 2.8 *c* - Evolução da frequência da espécie A na presença de MIC. As frequências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, $D = 1$ e $\sigma = 0.01$.

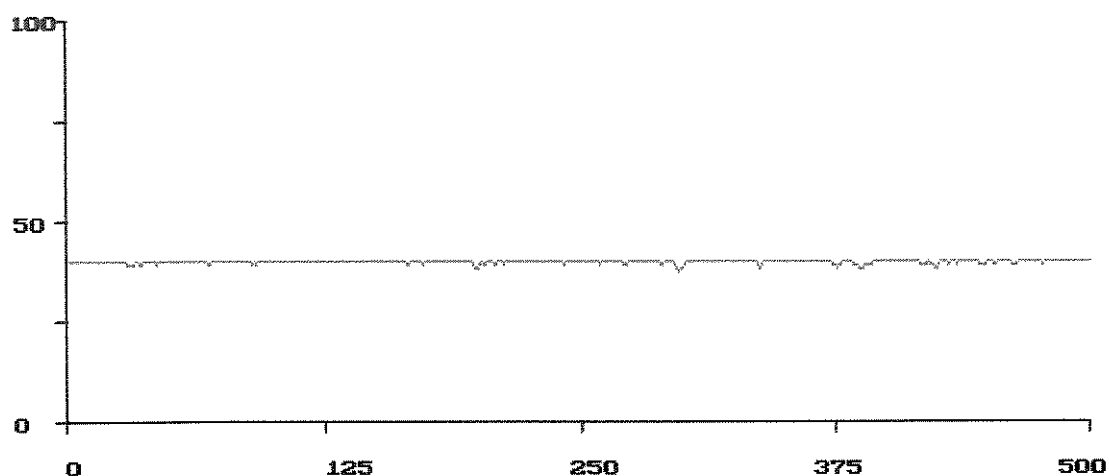


Figura 2.8 d - Evolução da frequência da espécie A na presença de MIC. As frequências iniciais são $N_{A0} = 40$ e $N_{B0} = 60$, $D = 1$ e $\sigma = 0.001$.

A Tabela 2.1 mostra a o intervalo de oscilação da frequência de A, N_A , para os Exemplos 2.4 - 2.5 e outros valores de σ . Note que para σ suficientemente grande o sistema tende para o MCI. Por outro lado, quando σ decresce, aproximando de zero, o sistema ganha um controle rígido, ou seja, a oscilação de N_A diminui sendo ditada pelo número de mortes D. Para $D = 10$, $\sigma = 5$ e $D = 10$, $\sigma = 1$, onde a realimentação do sistema praticamente não existia, ocorreu extinção da espécie A.

Tabela 2.1 - Oscilação da frequência de A, N_A , em função do parâmetro de calibração σ e do número de mortes D.

σ	D	N_A mínimo	N_A máximo	Núm. de Passos
5.0	1	8	72	10000
1.0	1	17	64	10000
0.1	1	29	48	10000
0.01	1	34	42	10000
0.001	1	35	40	10000
5.0	10	0 (extinção)	72	1119
1.0	10	0 (extinção)	65	7199
0.5	10	13	55	10000
0.1	10	24	50	10000
0.01	10	29	45	10000
0.001	10	26	46	10000

Devemos agora considerar ecossistemas mais complexos, com $n > 2$ espécies competindo entre si. A utilização de funções de probabilidade de substituição, da mesma família empregada para sistemas não binários, deve levar em conta a restrição de que a soma das probabilidades de substituição pelas diversas espécies deve ser igual a 1. Uma maneira imediata de se satisfazer esta restrição, considerando-se um ecossistema composto por $n (>2)$ espécies, $E_1, E_2, \dots, E_n$ e um estado de equilíbrio definido por $(f_{E1o}, f_{E2o}, f_{E3o}, \dots, f_{Eno})$, consiste em calcular as probabilidades de substituição para cada espécie como na Equação (2.4.3), mas tomando o valor de σ em função da frequência de equilíbrio de cada espécie e, a seguir, dividindo-se cada valor pela soma dos n valores encontrados.

$$P_{Ei}^s = \frac{f_{Ei} \left[1 - \Phi \left(\frac{f_{Ei} - f_{Eio}}{\sigma(f_{Eio})} \right) \right]}{\sum_{i=1}^n f_{Ei} \left[1 - \Phi \left(\frac{f_{Ei} - f_{Eio}}{\sigma(f_{Eio})} \right) \right]}, \quad (2.4.4)$$

com $\sigma(f_{Eio}) = kf_{Eio}$, k constante.

Exemplo 2.7 - Consideremos quatro espécies $E_1, E_2, \dots, E_4$ com frequências iniciais dadas por $N_{E1o} = 10$, $N_{E2o} = 40$, $N_{E3o} = 60$ e $N_{E4o} = 90$. Para uma competição sujeita ao MCI, com o número de mortes $D = 1$, a Figura 2.9 *a* ilustra o comportamento das frequências das espécies nos 500 passos iniciais. As Figuras 2.9 *b*, *c*, *d* e *e* mostram a evolução da competição com um mecanismo de compensação no processo de colonização dado por (2.4.4), para $(k = 0.1, D = 10)$, $(k = 0.5, D = 10)$, $(k = 0.5, D = 1)$ e $(k = 0.01, D = 1)$, respectivamente.

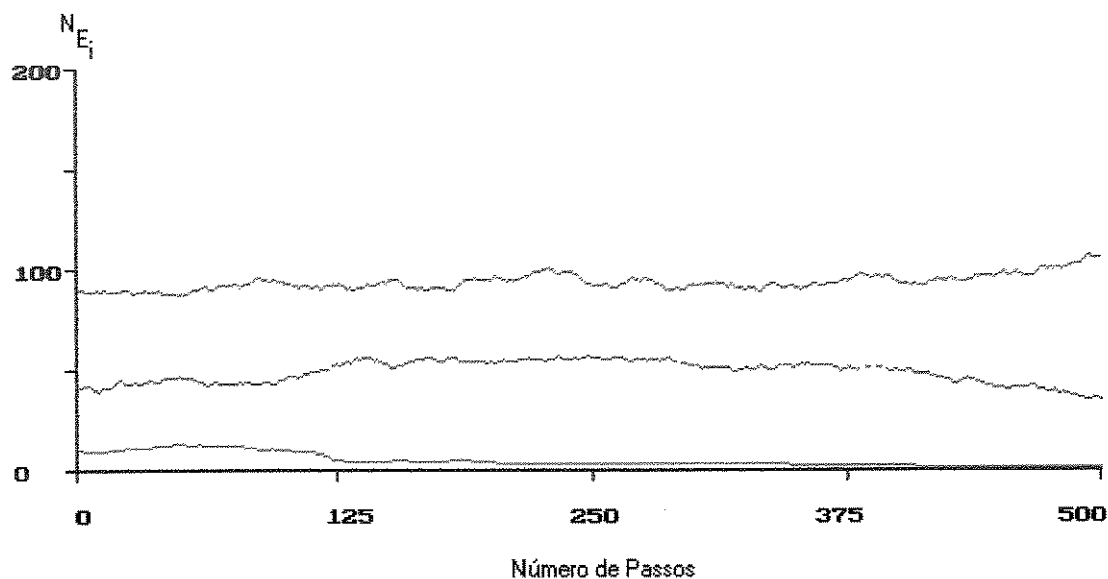


Figura 2.9 a - Comportamento das frequências de 4 espécies, com frequências iniciais $N_{E1O} = 10$, $N_{E2O} = 40$, $N_{E3O} = 60$ e $N_{E4O} = 90$, em um sistema regido pelo MCI, nos 500 passos iniciais. A espécie E_4 vence a competição no passo = 27.815.

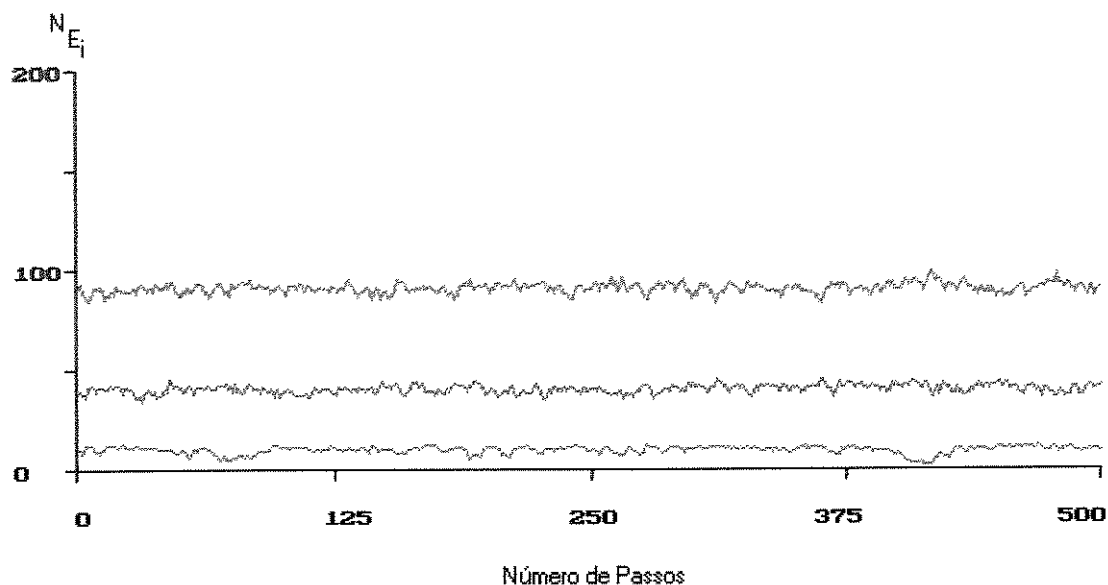


Figura 2.9 b - Comportamento das frequências de 4 espécies, com frequências iniciais $N_{E1O} = 10$, $N_{E2O} = 40$, $N_{E3O} = 60$ e $N_{E4O} = 90$, em um sistema regido pelo MCI, com realimentação segundo (2.4.4), para $k = 0.1$ e $D = 10$, nos 500 passos iniciais. Nenhuma espécie foi extinta até o passo = 10.000.

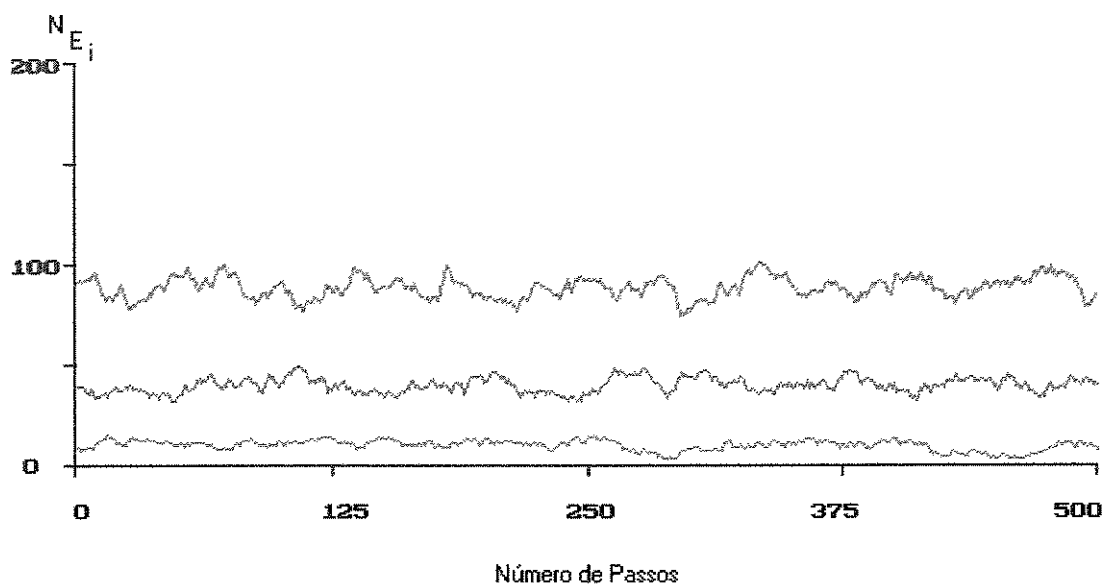


Figura 2.9 c - Comportamento das frequências de 4 espécies, com frequências iniciais $N_{E10} = 10$, $N_{E20} = 40$, $N_{E30} = 60$ e $N_{E40} = 90$, em um sistema regido pelo MCI, com realimentação segundo (2.4.4), para $k = 0.5$, nos 500 passos iniciais. A espécie 1, representada pela cor vermelha, é extinta no passo = 2134. As demais espécies permanecem na competição até o passo = 10.000.

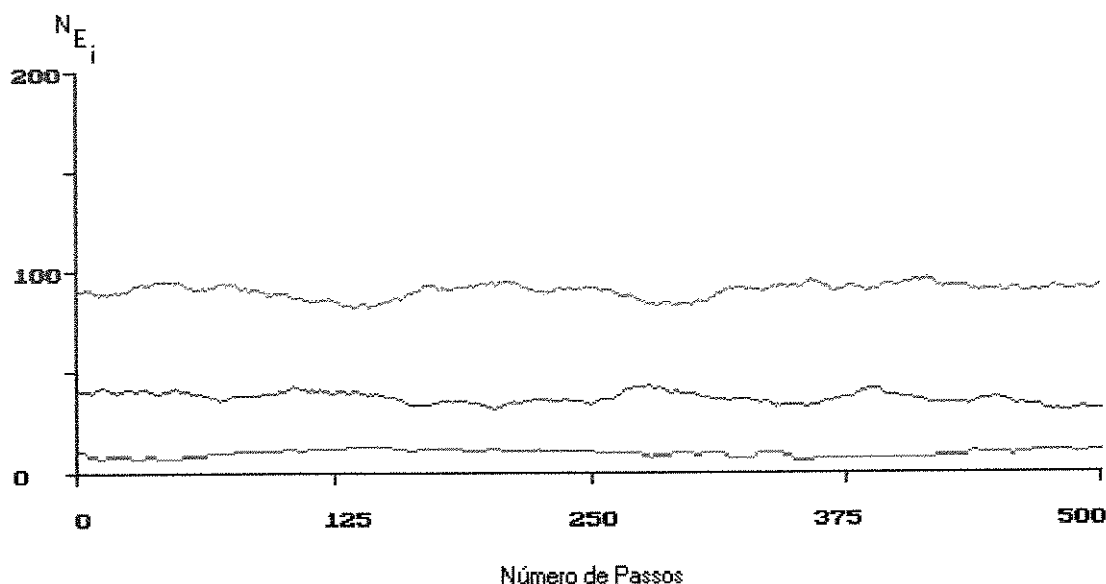


Figura 2.9 d - Comportamento das frequências de 4 espécies, com frequências iniciais $N_{E10} = 10$, $N_{E20} = 40$, $N_{E30} = 60$ e $N_{E40} = 90$, em um sistema regido pelo MCI, com realimentação segundo (2.4.4), para $k = 0.5$ e $D = 1$, nos 500 passos iniciais. Nenhuma espécie foi extinta até o passo = 10.000.

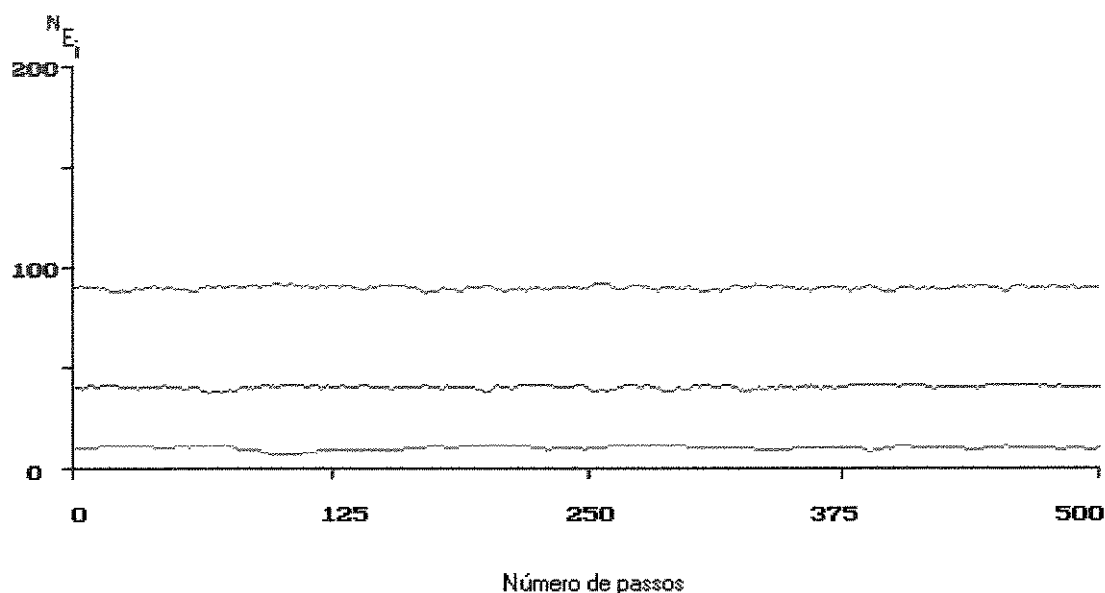


Figura 2.9 e - Comportamento das frequências de 4 espécies, com frequências iniciais $N_{E1O} = 10$, $N_{E2O} = 40$, $N_{E3O} = 60$ e $N_{E4O} = 90$, em um sistema regido pelo MCI, com realimentação segundo (2.4.4), para $k = 0.01$, nos 500 passos iniciais. Nenhuma espécie venceu a competição até o passo = 10.000.

Quando é introduzida realimentação no processo competitivo conforme a equação (2.4.4) é possível fazer um controle fino na variabilidade da frequência das espécies. Assim, tomando o valor de k de forma adequada, nenhuma espécie sai da competição, a não ser para valores elevados no número de mortes D . Tempo de simulação: 18 segundos para 500 passos.

Uma outra forma de inserir o mecanismo de compensação na competição, em um sistema onde a morte é regida pelo Modelo das Chances Iguais, pode ser feita aumentando ou diminuindo as probabilidades de acordo com o percentual de afastamento em relação ao estado de chances iguais. Uma maneira simples, para tal, é trabalhar com duas matrizes: a primeira guarda o número de identificação da espécie em cada posição da floresta; a segunda é uma matriz complementar. Assim, toda vez que ocorre uma perturbação em uma posição florestal, a primeira matriz recebe a identificação da árvore colonizadora, enquanto que a matriz complementar o número da espécie que morreu. A espécie que vai morrer é sorteada na primeira matriz e a que vai substituir na segunda matriz. Isto é equivalente a tomar a abertura de clareira segundo o MCI e a probabilidade de substituição desta clareira por:

$$P_{A_i}^s(f_{A_i}) = \frac{(2 \cdot N_{A0}^i - N_{A_i})}{N - D}, \quad (2.4.5)$$

onde N_i é frequência absoluta da espécie A_i no instante de substituição de uma clareira unitária e N_{i0} a sua frequência inicial.

Com a introdução da probabilidade de substituição dada por (2.4.5) em um MCI, nenhuma espécie sai da competição, exceto quando o número de mortes D for muito grande, para uma espécie com frequência N_{A0}^i suficientemente pequeno. A Figura 2.8 ilustra o comportamento da competição entre quatro espécies, onde o número de mortes, $D = 1$, ocorre segundo o MCI e as substituições de acordo com a compensação dada em (2.4.5).

Exemplo 2.8 - Consideremos quatro espécies $E_1, E_2, \dots, E_4$ com frequências iniciais dadas por $N_{E10} = 10$, $N_{E20} = 40$, $N_{E30} = 60$ e $N_{E40} = 90$, número de mortes, $D = 1$ ocorrendo segundo o MCI e as substituições de acordo com a compensação dada em (2.4.5). A Figura 2.10 mostra a evolução desta competição, nos primeiros 500 passos. Após 10.000 passos não ocorreu extinção de nenhuma espécie e as frequências ficaram próximas das frequências iniciais. [Tempo de simulação: 15 segundos para cada 500 passos].

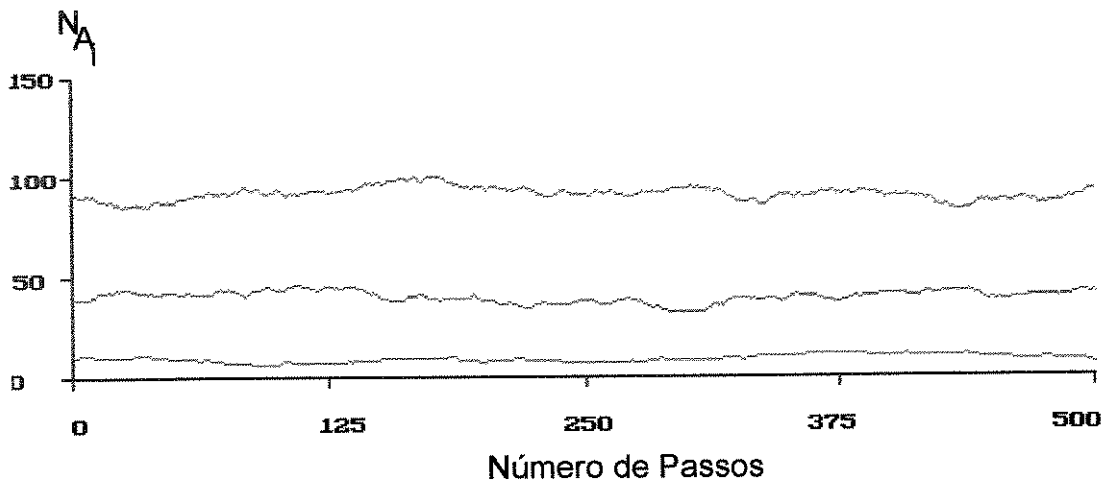


Figura 2.10 - Evolução das frequências de quatro espécies, com frequências iniciais $N_{E10} = 10$, $N_{E20} = 40$, $N_{E30} = 60$ e $N_{E40} = 90$ com o número de mortes $D = 1$ segundo o MCI e com compensação nas substituições dadas por (2.4.5).

2.5 - LEMAS DE COMPETITIVIDADE

Com base nos resultados até aqui discutidos, para ecossistemas homogêneos e isolados, dois lemas importantes podem ser enunciados :

Lema 1: Se as chances competitivas são constantes, então a comunidade local tenderá à homogeneidade completa da espécie (monodominância).

Lema 2: Se a diversidade local de espécies é estável, então existe em operação algum mecanismo interno de compensação.

Não nos deteremos aqui em discussões sobre quais seriam os mecanismos físicos geradores da compensação. Eles devem ser procurados se não queremos adotar uma visão teleológica da natureza, onde estaria em ação uma consciência, ou instinto de preservação que forçaria a compensação. Uma discussão abrangente de mecanismos existentes na natureza que geram compensação pode ser encontrada em Janzen (1970), Connell e Slatyer (1977), Connell (1978), e Connell, Tracey e Webb (1984). Mais adiante, na discussão do Modelo de Mortalidade Compensatória de Janzen e Connell, o papel dos predadores específicos com elementos indutores de mecanismos automáticos de compensação interna serão abordados.

A demonstração do Lema 1 é, na realidade, a mesma apresentada na Seção 2.2. Ali mostramos que a existência de um capital limitado no jogo onde as probabilidades de ganho são iguais para cada um dos jogadores implica que o jogo termina em tempo finito. O Lema 2 é consequência imediata do Lema 1 e do TRJ onde a probabilidade de vitória $p \neq 0.5$. A demonstração pode ser feita por absurdo. Usando este raciocínio, suponhamos que não existam Mecanismos Compensatórios. Isto implica que:

1. Todos os estados são ECI's. Então, pelo Lema 1, a monodominância é inevitável, sendo que a espécie terá probabilidade de monodominância igual à sua frequência relativa;

ou

2. As chances são diferentes. Então, pelos resultados do Teorema da Ruína do Jogador, uma das espécies chegará à monodominância em tempo finito. Além disso, o tempo médio até à monodominância é dramaticamente reduzido.

Em ambos os casos chega-se à negação da hipótese. Logo concluímos que, se a diversidade é estável, então há MIC's.

A seguir alguns modelos e hipóteses propostos na literatura são enquadrados, avaliados e discutidos mais detalhadamente, a partir dos Lemas de Competitividade.

2.5.1 - O Modelo das Chances Iguais

Hipótese: Chances Iguais

Tese: Biodiversidade de espécies estável

O Modelo de Chances Iguais (MCI) assume que numa comunidade de N indivíduos de diversas espécies, o próximo indivíduo a morrer será escolhido ao acaso entre todos os N . Da mesma forma será escolhido o indivíduo que colonizará a clareira unitária formada. Modelos envolvendo propriedades probabilísticas, contudo, possuem sempre um encadeamento praticamente ilimitado de outras propriedades probabilísticas freqüentemente insuspeitas pelos seus autores. Essas propriedades conseqüentes, e não premeditadas, freqüentemente criam problemas de plausibilidade. Exemplo: o MCI implica em que os indivíduos não envelhecem, possuindo um tempo de vida com distribuição exponencial. Em outras palavras, a probabilidade de um dado indivíduo vir a ser o próximo a morrer não depende da idade deste indivíduo, o que certamente não é uma propriedade muito realista. Existem maneiras de contornar este problema, como veremos adiante, porém corrompendo um pouco a estrutura básica do modelo.

Num sistema regido pelo MCI, a esperança de mortes para a i -ésima espécie, após uma perturbação, é proporcional a sua freqüência relativa naquele instante. O mesmo é válido para as substituições das clareiras formadas. Assim, a esperança de ganho para a i -ésima espécie, $i = 1, 2, \dots, n$, ao final de um ciclo $t \in T$ é nula, isto é, em média espera-se que cada espécie recupere as árvores perdidas, voltando à composição inicial. Embora se tenha esperança de ganho nula, isto não garante a biodiversidade estável, já que a variabilidade de ganho cresce em função do número de perturbações, e com isso, a longo prazo implicará em extinção de espécies. Este resultado encontra-se demonstrado no apêndice A1, considerando que o MCI é um caso particular do problema da ruína do jogador.

Sem perda de generalidade, consideremos uma espécie arbitrária E_i , competindo contra as espécies complementares E_c e os seguintes eventos, relativos à abertura e preenchimento de uma clareira unitária:

Evento A : morrer E_i e substituir E_i

Evento B : morrer E_i e substituir E_c

Evento C : morrer E_c e substituir E_c

Evento D : morrer E_c e substituir E_i ,

As probabilidades associadas aos eventos são:

$$P(A) = \frac{N(E_i)}{N} \cdot \frac{N(E_i) - 1}{N - 1}$$

$$P(B) = \frac{N(E_i)}{N} \cdot \frac{N(E_c)}{N - 1}$$

$$P(C) = \frac{N(E_c)}{N} \cdot \frac{N(E_c) - 1}{N - 1}$$

$$P(D) = \frac{N(E_c)}{N} \cdot \frac{N(E_i)}{N - 1}$$

Assim, a espécie E_i ganha uma árvore, se ocorrer o evento D, perde uma árvore no evento B, e, em caso contrário, a competição permanece inalterada. Note-se que $P(B) = P(D)$, isto é, as probabilidades de a espécie E_i ganhar ou perder uma árvore são iguais. No caso da i -ésima espécie ser dominante, a probabilidade dela dar origem a uma clareira e em seguida preenchê-la (evento A) é bem maior que a probabilidade dos demais eventos. Esta probabilidade cresce em função do aumento da frequência da espécie E_i . Assim, o número de empates (passo neutro) é maior quando uma espécie está próxima de alcançar a monodominância.

A competição entre espécies, sob a hipótese de chances iguais, pode ser vista como um caso particular do problema da ruína do jogador. Como a probabilidade de ganho é a mesma para cada espécie, tem-se aqui a situação onde $p = q = 1/2$. A restrição é que tal jogo apresenta situações de empate. O empate é equivalente a um passo neutro. Um jogo com esta característica apresentará um tempo médio para o final da competição superior ao tempo médio dado pelo Teorema da Ruína do Jogador.

Em analogia com o problema da ruína do jogador, podemos concluir que, em um número de perturbações finito, ocorrerá a monodominância de uma das duas espécies. Além disso, a espécie que conseguir se distanciar na quantidade de árvores terá maior probabilidade de chegar à monodominância. Portanto, a hipótese de chances iguais leva à monodominância de espécie. O que contraria a tese de biodiversidade de espécie estável.

De acordo com Jones (1945), a densidade populacional, da metade ou mais, das espécies de árvores da Amazônia é provável ser de menos do que um indivíduo por hectare. Assim, se considerarmos a competição de uma destas espécies, com poucos indivíduos, contra as demais espécies, de forma análoga ao problema da ruína do jogador, teríamos a extinção desta espécie em um tempo, relativo à competição, bastante rápido. O Exemplo 2.9 mostra através de simulação, que para um sistema governado pelo MCI, para um número elevado de espécies, com poucas árvores por espécie, o número de espécies extintas é elevado no início da competição.

Considerando o conjunto das espécies, que individualmente possuem poucos indivíduos na população, mas que reunidas conseguem a maioria populacional, sob a hipótese de chances iguais, a probabilidade desse conjunto vencer em competição uma espécie predominante, na área em questão, é maior para as espécies reunidas. Num tempo finito, um dos concorrentes elimina o adversário.

Exemplo 2.9 - Consideremos um ecossistema homogêneo e fechado, onde 200 espécies, cada qual com 10 indivíduos, iniciam uma competição segundo o MCI. Simulamos esta situação diversas vezes e verificamos a extinção gradativa de espécies, acelerada no início da competição e mais lenta à medida que diminui o número de espécies em competição. A Figura 2.11 ilustra a extinção gradativa das espécies, em função do número de passos, para uma única simulação. Para este caso, com 26.454 passos, 100 espécies foram extintas. Nos passos 50.000, 100.000 e 250.000 restavam 64, 33 e 12 espécies, respectivamente. A monodominância por uma das espécies ocorreu no passo número 2.565.765. [Tempo de simulação 5 minutos].

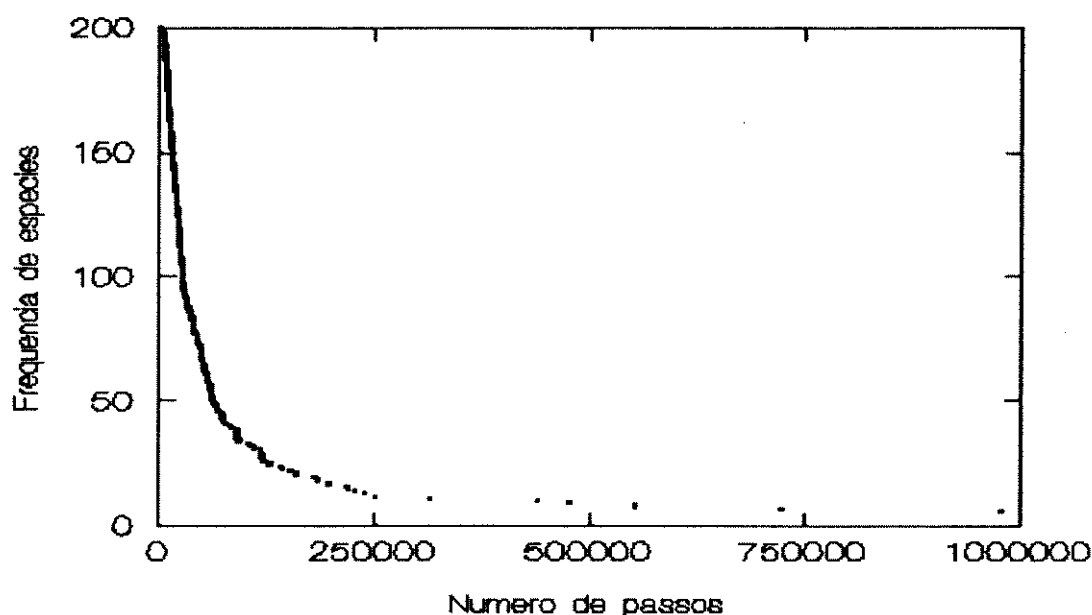


Figura 2.11 - Extinção gradativa de espécies, durante a competição, em função do número de passos, para um sistema governado pelo MCI. As frequências iniciais foram $N_{A0}^i = 10$, $i = 1, 2, \dots, 200$.

2.5.2 - A Hipótese da Diversificação de Nicho

Consideremos n espécies explorando uma área que se destaca pela existência abundante de determinado recurso de um dos eixos do nicho. Por exemplo, um recurso mineral específico R . Se uma particular espécie é favorecida pelo recurso R , ela terá maior probabilidade de colonizar e, desta forma, na ausência de um mecanismo interno de compensação, com base no Lema 1, concluímos que chegará à monodominância na área considerada.

Considerando apenas a hipótese de diversificação de nichos (Connell, 1978), florestas antigas, vistas de cima, destacariam manchas, acusando agrupamentos compactos de árvores de mesma espécie.

Particularmente, acreditamos que a diversificação de nicho seja um dos fatores presente na manutenção da biodiversidade em algumas áreas geográficas. No pantanal sul-mato-grossense, Brasil, é comum a existência de capão¹. Nesta região, as enchentes acontecem com uma certa regularidade em determinado período do ano, e parte dos capões permanecem inundadas por algum tempo. Neste caso o grau de tolerância à água é fator fundamental para

¹Capão: Bosque isolado no meio do campo. O capão apresenta pequena elevação nas bordas e é levemente mais alto à medida que se aproxima do centro.

determinar a presença de espécies no local. A espécie cujos descendentes conseguem permanecer vivos debaixo d'água por mais tempo leva vantagem no processo de colonização sobre as demais. Algumas espécies de palmeiras têm esta habilidade desenvolvida e por isso são predominantes nas bordas dos capões. Isto indica a presença da diversificação de nicho. Por outro lado, se apenas o fator diversificação de nicho estivesse presente ali, era de se esperar, considerando o subnicho formado ao redor dos capões, que as palmeiras formariam um agrupamento bastante denso. No entanto, o que se verifica é um distanciamento variado entre as árvores adultas, acusando a presença de algum mecanismo de repulsão, provavelmente aquele discutido na hipótese de mortalidade compensatória (Janzen, 1970; Connell, 1971).

2.5.3 A Hipótese da Cadeia Circular

Este modelo sugere que as espécies, estando em equilíbrio, apresentam poder de competição diferenciado, mas ao invés da hierarquia transitiva e linear (A elimina B, B elimina C, implicando A elimina C), presume-se uma outra hipótese, a da hierarquia competitiva circular, na qual A elimina B, B elimina C, mas C elimina A diretamente (Connell, 1978).

O mecanismo competitivo inerente à hipótese da cadeia circular, sugere algumas questões adicionais. Por exemplo:

- i - qual é a distância entre duas árvores de espécies diferentes para que a espécie competitivamente superior elimine a outra ?
- ii - a partir de que estágio uma espécie, competitivamente superior, elimina a inferior ?
- iii - qual é o poder de gerar novos descendentes para cada espécie ?
- iv - qual é a dispersão dos descendentes em relação à árvore mãe ?
- v - na ausência de uma espécie competitivamente superior, qual é a curva de vida para cada espécie ?

Poderíamos levantar, ainda, muitas questões além das cinco anteriores. Estas componentes em conjunto, aliadas à situação inicial da composição das espécies, no ecossistema homogêneo e isolado, define as leis probabilísticas do processo competitivo entre as espécies, naquele momento. Neste ponto, é pouco provável que exista um equilíbrio nas velocidades de eliminação das espécies pertencentes ao processo da cadeia circular. Assim, para um sistema onde prevaleça a cadeia de eliminação circular, se uma das espécies for superior na velocidade de eliminação, ela eliminará a espécie competitivamente inferior em

relação a si própria e, em questão de tempo, será eliminada pela outra espécie participante da cadeia circular.

Se as velocidades de eliminação forem absolutamente iguais, podemos pensar numa sequência de resultados, que devido às leis do acaso, em algum momento daria vantagem numérica para alguma espécie e, neste caso, a exemplo do problema da ruína do jogador, esta espécie eliminaria a espécie seguinte da cadeia circular e a seguir seria eliminada.

Em ambos os casos, independente da velocidade de eliminação, não existindo um mecanismo interno de compensação, com a mesma lógica do TRJ, podemos concluir que a cadeia circular, com o passar do tempo será "quebrada", com eliminação de espécies, com probabilidade 1. Desta forma, a hipótese de cadeia circular não garante indefinidamente a manutenção estável da biodiversidade de espécies.

2.5.4 - A Hipótese de Perturbação Intermediária

Este modelo considera que a biodiversidade em florestas ocorre em função das perturbações ambientais. Connell (1978) acredita que a diversidade de espécies é mais alta quando perturbações são intermediárias em várias escalas de frequência e intensidade. O modelo considera algumas hipóteses adicionais: tempo de colonização, intervalo entre as perturbações, habilidade competitiva da espécie em eliminar a espécie adversária, habilidade da espécie de explorar recursos limitados, e outras.

A argumentação central do autor é que as perturbações interrompem e atrasam o processo de eliminação competitiva ou removem ocupantes que estão competitivamente excluindo novos invasores. Então, elas mantêm grupos locais em um estado de não equilíbrio, apesar de áreas geográficas extensas poderem ser estáveis no sentido que espécies estão ganhando ou perdendo em uma razão imperceptível.

Nossa avaliação é que as hipóteses adicionais do modelo podem levar a uma infinidade de situações distintas. Algumas delas podem levar à extinção de espécies. Por exemplo: se uma espécie, que esteja em vantagem no processo competitivo, for beneficiada por uma perturbação ela certamente marchará para uma situação de domínio territorial, e espécies adversárias podem ser extintas.

2.5.5 - A Hipótese de Mudança Gradual

Este modelo sugere que a habilidade competitiva da espécie é diminuída a um nível inferior ao das concorrentes, por conta de mudanças climáticas e ambientais, antes que uma eliminação de espécie ocorra. Isto implica que a espécie que está em um determinado instante competitivamente superior, no momento seguinte estará inferiorizada por mudança sazonal. Isto parece pouco provável, já que alteração climática pode contribuir também para que uma espécie seja eliminada mais rapidamente pelo fortalecimento da espécie que já estava em vantagem.

2.5.6 - A Hipótese do Mecanismo Compensatório

Connell et al. (1984) analisaram resultados obtidos, a partir de 1963, em florestas tropicais e subtropicais chuvosas para testar a hipótese geral: "Em qualquer local, espécies mais raras são favorecidas pelas mais comuns. Se, quando uma espécie torna-se mais comum, suas razões recrutamento, crescimento, ou sobrevivência são reduzidas, com o reverso para as espécies mais raras, isto continuamente compensará a tendência de algumas espécies aumentar às custas de outras."

Esta hipótese assume que ser comum ou rara não é uma propriedade de uma espécie, já que ela é temporariamente rara ou comum em um local. Com o passar do tempo, espécies raras tenderão a aumentar enquanto que aquelas comuns deverão diminuir (Connell et al., 1984). Segundo os autores, a densidade da espécie não oscila em torno de uma frequência de equilíbrio.

Na seção 2.4 discutimos a questão da realimentação de um sistema. Vimos que, se um sistema for suficientemente bem calibrado, ele oscila próximo a uma frequência de equilíbrio e permanece indefinidamente sem a extinção de nenhuma espécie. Por outro lado, se o mecanismo de compensação for fraco, poderá ocorrer extinção. Esta situação é ilustrada nos Exemplos 2.4 - 2.5. Assim, ainda que uma espécie ganhe em habilidade competitiva, quando ela está bastante rara, poderá chegar à extinção, exceto, se a vantagem adquirida for bastante forte.

2.5.7 - A Hipótese de Mortalidade Compensatória

A hipótese de mortalidade compensatória de Janzen (1970) e Connell (1971) defende que inimigos naturais podem ser um fator chave na manutenção da alta diversidade de espécies de árvores em florestas tropicais. O modelo propõe que predadores específicos de espécies impõe mais mortalidade em sementes e mudas que estão próximas a árvores adultas do que em distâncias maiores. Desta forma, surge um mecanismo de ocupação de espaço que não admite novo recrutamento na vizinhança de adultos de mesma espécie. Este espaço vazio, então, é disponível para a colonização por outras espécies e um amplo número de espécies podem coexistir na comunidade. Aqui, o mecanismo compensatório interno está presente, pois, quando morre uma árvore adulta, diminui a concentração local de seus predadores. Neste caso, a probabilidade de surgir um novo adulto, desta espécie, é aumentada. Este modelo será amplamente discutido nos capítulos 3 e 4.

2.6 - CONCLUSÕES

Alguns dos modelos até aqui apresentados foram construídos a partir de observações empíricas. Como mencionamos no capítulo 1, embora sejam observações fidedignas, elas estão confinadas a janelas temporais estreitas e situações particulares. Assim, a maioria delas não permite tirar conclusões generalizadas. Além disso, como vimos no Lema de Competividade, se o sistema não apresentar um mecanismo interno de compensação bem regulado, eventualmente poderá ocorrer extinção de espécies.

O MCI, citado em dezenas de publicações científicas², (Armstrong, 1989; Condit et al. 1992; entre outros) não conduz a uma biodiversidade de espécie estável. Como mostramos neste capítulo, o MCI não apresenta MIC's, e pelos resultados do TRJ, verificamos que conduz à monodominância de espécies. Por outro lado, o MMC apresenta a hipótese de predação específica ao redor de uma árvore mãe, que promove MIC, quando estendida para uma situação de varias árvores mães da mesma espécie, permite explicar o fenômeno da estabilidade de biodiversidade. No Capítulo 3, trataremos da generalização do MMC, através de uma formalização matemática e probabilística rigorosa, enquanto, no Capítulo 4, o modelo generalizado será explorado através de simulações estocásticas.

²"Rigorous theoretical studies have demonstrated that the inhibition of recruitment near conspecific adults can diversity a community (Hubbell 1980)...". Citado em Condit et al. pp. 362. Acrescentamos o negrito para destacar a expressão.

CAPÍTULO III

O MODELO DA MORTALIDADE COMPENSATÓRIA GENERALIZADO

3.1 - INTRODUÇÃO

A construção de modelos deve buscar não apenas a lógica interna, mas a coerência funcional com o processo físico sendo modelado. Neste sentido, o Modelo da Mortalidade Compensatória (MMC), proposto independentemente por Janzen (1970) e Connell (1971) é exemplar; utilizando-se do conceito de predadores específicos, eles sugerem que uma árvore numa floresta cria na vizinhança em torno de si uma situação de conflito entre duas forças contraditórias.

Por um lado a abundância de sementes, crescente com a proximidade da árvore mãe, sugeriria que a vizinhança imediata de um indivíduo de uma dada espécie seria a região mais provável para o surgimento de novos indivíduos desta espécie. Por outro lado, os predadores específicos tenderiam também a se aglomerar na vizinhança imediata da árvore mãe - pela abundância de seu alimento favorito nesta vizinhança - tornando-a inóspita para sementes e eventuais plântulas da espécie considerada. Se a primeira força sugere que novos indivíduos surgirão mais provavelmente ao lado da árvore mãe, a segunda força sugere exatamente o contrário, ou seja, que as regiões mais distantes seriam mais hospitaleiras às sementes e eventuais descendentes da árvore considerada.

A ação simultânea destas duas forças contraditórias criaria uma situação de compromisso entre abundância de sementes e escassez de predadores numa faixa anular, centrada na árvore mãe, onde a probabilidade de surgimento de descendentes alcançaria o valor máximo.

A elegância formal, bem como o apoio nos mecanismos bem conhecidos dos predadores específicos, contribuíram para a enorme popularização deste modelo. Mais importante, contudo, é o fato de que ele oferece uma explicação simples e plausível para algumas manifestações do fenômeno da biodiversidade: Ao inibir o surgimento de descendentes na vizinhança imediata da árvore mãe, garante espaço para a colonização por indivíduos de outras espécies, imunes aos predadores específicos presentes, assegurando a interpenetração espacial das espécies e, assim, a própria biodiversidade.

O MMC tem sido explorado em diversas maneiras e por diversos ângulos. Em particular, dados de campo têm sido levantados mostrando como indivíduos de algumas espécies se espalham numa floresta como que buscando um distanciamento máximo uns dos outros. Este fenômeno pôde ser observado por qualquer pessoa que tenha sobrevoado a floresta amazônica nos meses de julho a setembro, época de floração do ipê-amarelo (*Tabebuia serratifolia*). A embaúba-branca (*Cecropia hololeuca*) - pela coloração diferenciada de sua folhagem - e o manacá-da-serra (*Tibouchina mutabilis*) - pela sua florada característica - permitem a visualização deste interessante fenômeno aqui mais próximo, nas faixas remanescentes da Mata Atlântica. Contudo, estas evidências fazem muito pouco no sentido de fundamentar o MMC, uma vez que apenas mostram que a distribuição auto-repulsiva de indivíduos de certas espécies realmente ocorre na natureza, mas não demonstram que o MMC leva a esta distribuição. Esta convicção de fato se baseia numa interpretação intuitiva da síntese das duas forças contraditórias postas em jogo pelo modelo (Sterner, Ribic e Schatz, 1986); (Condit, Hubbell e Foster, 1992).

Como acontece com a maioria das teorias inovadoras, o MMC tem sido também muito criticado. Dividimos estas críticas em dois grupos: o Empírico e o Formal. As de natureza empírica se baseiam em observações de campo com dados de espécies que não seguiram a lógica interna do MMC. Como o modelo não reivindica a exclusividade de mecanismo gerador e mantenedor da biodiversidade, a crítica se esvazia na origem. Além disto, alguns autores neste grupo (Hubbell, 1979; Clark e Clark 1984, entre outros) buscam invalidar o modelo "mostrando", através de dados de campo extremamente limitados, que, mesmo em espécies que apresentam o fenômeno da distribuição auto-repulsiva, a distância entre os indivíduos não "tende a ser regular"; explorando assim uma interpretação muito estreita de um comentário algo impróprio de Janzen em seu artigo original¹. Ora, o conceito de espaçamento regular entre indivíduos deve ser interpretado do ponto de vista probabilístico, que não exclui a ocorrência de variabilidade neste espaçamento.

O segundo grupo busca, através de algumas simulações extremamente acanhadas, contestar o modelo, mostrando que o mesmo não leva ao espaçamento regular de aspecto auto-repulsivo e, conseqüentemente, não abre caminho para a biodiversidade. A fraqueza deste grupo se deve à limitação extrema das simulações efetuadas, onde para simplicidade operacional, diversas hipóteses conflitantes com o modelo criticado são assumidas. (Hubbell, 1979, 1980; Becker et al., 1985).

¹ Em seu artigo original, Janzen afirma "I believe that these three traits - many tree species, low density of each species, and **more regular distribution of adults than expected** - are largely the result of two processes common to most forests: ...". Adicionamos **negrito** para ressaltar o comentário crítico.

Embora extremamente elegante e atraente o MMC, como originalmente proposto, carece de uma roupagem matemática e probabilística adequada, que permita inferir suas propriedades internas de forma rigorosa. Além disto, a pouca generalidade sugerida em sua concepção original não permite acomodar situações encontráveis na natureza, e que estão em conflito com o modelo em suas hipóteses originais.

Neste ponto vamos formalizar o modelo, dando-lhe estruturas matemática e probabilística rigorosas, generalizando ao mesmo tempo as suas hipóteses básicas. A partir daí, suas propriedades serão deduzidas algebricamente - sempre que possível - ou através de simulações gráficas em computador. Veremos que padrões de distribuição de indivíduos muito semelhantes aos verificados na natureza são obtidos, sob escolhas bastante naturais das distribuições probabilísticas básicas do modelo.

3.2 - O MODELO DA MORTALIDADE COMPENSATÓRIA GENERALIZADO

O MMC será tratado probabilisticamente de uma maneira formal e rigorosa. De início a geração e espalhamento de sementes obedecerá a uma lei probabilística arbitrária porém objetiva. Por exemplo, a idéia de um espalhamento das sementes, que assegure uma concentração alta na origem e que vá caindo à medida em que se distancia da árvore mãe, simetricamente em torno desta, pode ser modelado, entre outras, por uma distribuição exponencial bivariada com o centro na árvore mãe.

Consideramos as espécies de árvores cujos ciclos de vida podem ser descritos como uma seqüência de estágios, iniciando-se na semente. Pelton (1953) propôs os estágios, semente, plântula, juvenil, reprodutivo e senescente, para serem usados no estudo do ciclo de vida de plantas. A Figura 3.1 mostra um diagrama ilustrando cinco estágios em que pode ser dividido o tempo de vida, do nascimento até a morte, de uma árvore que se reproduz exclusivamente a partir de sementes.

Ficam excluídas deste universo de estudo todas as espécies de árvores que tenham o poder de se reproduzir por qualquer processo diferente daquele baseado na produção e lançamento de sementes.

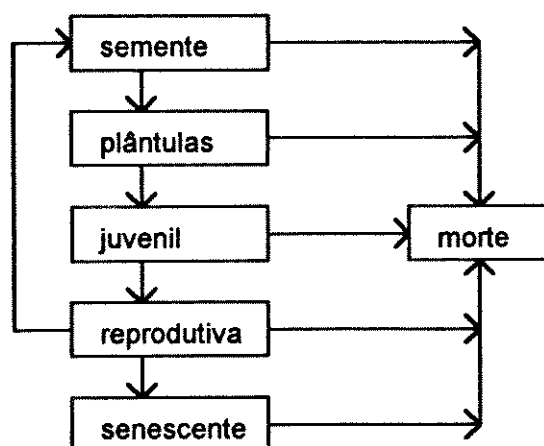


Figura 3.1 - diagrama do ciclo de vida da árvore que se reproduz exclusivamente através de sementes, conforme proposto por Pelton (1953).

Quando o estudo do ciclo de vida de uma espécie de árvore é feito a partir de estágios, é conveniente fixar com antecedência o número destes. Os estágios posteriores ao de plântulas podem também ser definidos por intervalos de classes de DAP, de acordo com a espécie. Assim, podemos dividir os estágios juvenil, reprodutivo e senescente em n_j , n_r e n_s subestágios, respectivamente. Hartshorn (1975) desaconselha a definição de estágios baseados em faixa etária, em virtude da dificuldade na determinação precisa da idade de árvores em florestas tropicais úmidas.

No nosso modelo assumimos, num dado instante t , M indivíduos da espécie em consideração, convivendo em estágios diversos da vida, em posições bem determinadas de uma floresta homogênea. Desta forma, com respeito a esta espécie em particular, o estado do sistema em estudo pode ser descrito, conforme a Tabela 3.1, enumerando cada um dos M indivíduos, com coordenadas (x, y) relativas à sua localização, e o estágio em que se encontra, e .

Assumimos que cada indivíduo i produzirá, periodicamente, um número N_i de sementes viáveis, sendo N_i uma variável aleatória com uma certa distribuição S , com média μ_i e desvio padrão σ_i , dependentes do estágio do indivíduo i . Caso o indivíduo i se encontre fora do estágio adulto reprodutivo, $\mu_i = 0$ e $\sigma_i = 0$.

As sementes viáveis produzidas são dispersas segundo uma lei de distribuição espacial de probabilidades f , dependentes apenas do estágio do indivíduo considerado. Para comodidade algébrica, estas funções são parametrizadas em coordenadas polares (α, r) , centradas na árvore mãe.

Tabela 3.1 - Quadro descritivo dos indivíduos em um determinado estado, no tempo t .

indivíduo	coordenadas		estágio
	x	y	
1	x_1	y_1	e_1
2	x_2	y_2	e_2
3	x_3	y_3	e_3
4	x_4	y_4	e_4
...	...	...	...
M	x_M	y_M	e_M

Tendo já sofrido a ação dos agentes de dispersão, a semente cai numa dada posição da floresta, definida por coordenadas α e r . A partir daí, ela está sujeita a uma variedade de possíveis inconveniências ambientais ou a predadores, específicos ou não. Estes fatores, no conjunto, compõem um quadro de adversidades ambientais que definirão as chances de sucesso - passagem bem sucedida ao estágio seguinte - da semente. Consideramos que essa inospitalidade ambiental é de duas naturezas distintas. Uma é o nível constante de fundo, de adversidade não específica, que faz com que, independente da posição de queda, a probabilidade de promoção bem sucedida da semente ao estágio seguinte seja p_{max} , menor que 1. Outra é a componente de adversidade devida a fatores específicos, associados à posição em que a semente se encontra, relativamente aos outros indivíduos da mesma espécie na floresta. Definimos então uma função que dá a probabilidade de promoção bem sucedida da semente ao estágio seguinte como uma função de sua posição, relativa aos demais indivíduos da mesma espécie. Em um estágio posterior, as plântulas, em sua maioria morrem, por serem pouco resistentes à desfolhação e sofrerem o ataque dos predadores específicos do hospedeiro - árvores adultas da mesma espécie em consideração. A exemplo das sementes, definiremos a curva de probabilidade de sobrevivência das plântulas em função de sua localização e analogamente para todos os estágios subseqüentes, anteriores ao estágio adulto. Admitimos que, a partir do estágio adulto, o indivíduo já não está sujeito à morte pela ação dos predadores específicos, seguindo então uma curva de vida que pode também ser modelada.

Em função da localização das árvores de mesma espécie, produção de sementes, probabilidade de germinação, probabilidade de sobrevivência das plântulas e árvores jovens, em seus diferentes estágios, introduzimos o conceito de superfície de verossimilhança de colonização, medindo a plausibilidade local do surgimento de um novo adulto.

Neste trabalho, introduzimos o conceito técnico de **distância eficaz** de um ponto ao conjunto dos indivíduos da espécie considerada. Este conceito se baseia na adoção da propriedade de aditividade para as áreas de influência de cada indivíduo. Admitimos aqui que a influência de um indivíduo, na determinação do nível de hospitalidade da área circunvizinha a eventuais colonizadores da mesma espécie, está associada à concentração de sementes que este indivíduo espalha em sua volta. As sementes e plântulas são fontes de alimentos para predadores. Uma alta concentração de alimento está associada à alta incidência de predadores específicos. Ora, a quantidade de alimento num local é um somatório das contribuições de todos os indivíduos desta espécie na floresta. Assim, cada concentração obtida é comparada com a distribuição de concentração devida a um único indivíduo, considerado num estágio padrão arbitrado. A distância eficaz de um ponto é pois aquela em que a árvore padrão, considerada isoladamente, produziria a concentração observada neste ponto.

Exemplo 3.1 - Seja a árvore padrão definida como aquela que distribui, a cada temporada, $N=10.000$ sementes viáveis. A posição em que cada semente cairá é definida, em coordenadas polares, por uma direção α , e por uma distância r . Na árvore padrão, suponha-se que α e r sejam variáveis aleatórias independentes, sendo $\alpha \sim U[0, 2\pi]$, e $r \sim \text{Exp}(\theta)$. Assim, a distribuição conjunta de α e r é uma exponencial bivariada; a independência entre elas assegura a simetria circular da distribuição em torno da origem. Esta distribuição conjunta é dada por

$$f(r, \alpha) = \frac{1}{2\pi} \frac{1}{\theta} e^{-\frac{r}{\theta}} \cdot I_{(0, 2\pi)}(\alpha) \cdot I_{(0, \infty)}(r), \quad r > 0, \quad \theta > 0,$$

no qual θ é a distância média esperada da queda da semente. A Figura 3.2 ilustra graficamente a distribuição de sementes pela árvore padrão para a função acima, com $\theta = 50$.

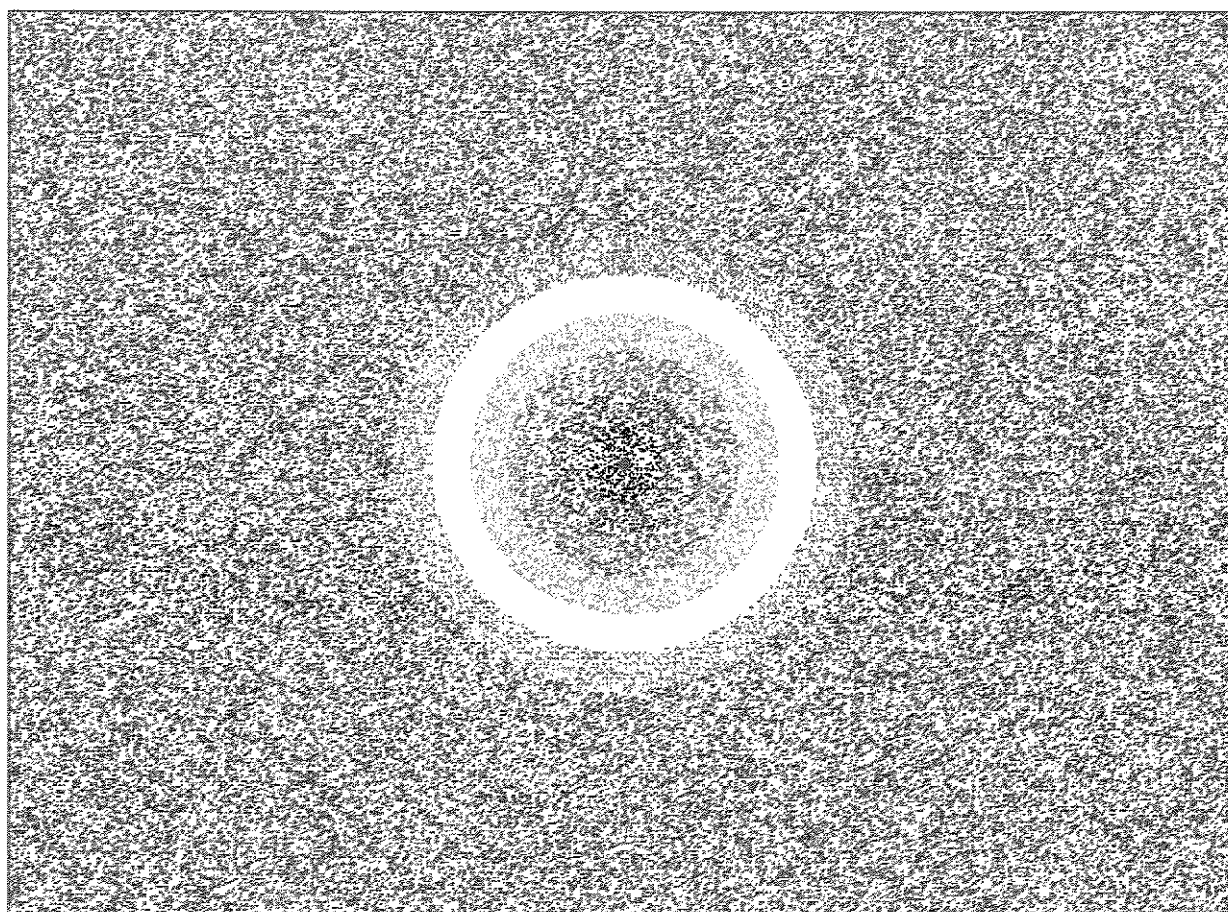


Figura 3.2 - Representação gráfica da árvore padrão. Sua intensidade de sementes em função da distância em relação à origem é dada pela cor preta (0 - 20 m), azul escuro (20 - 40 m), verde escuro (40 - 60 m), verde claro (60 - 80 m), amarelo (80 - 100 m), vermelho claro (100 - 120) e vermelho escuro (> 120 m). A densidade de sementes decresce com o aumento da distância. Vide Figura 4.7 - página 4-16.

Consideremos agora numa floresta, cinco indivíduos da espécie considerada, com posições (x, y) , densidade da distribuição de sementes N_i e parâmetro da distribuição θ_i , definidos conforme Tabela 3.2. As distribuições de α e de r continuam uniforme e exponencial, respectivamente.

Tabela 3.2 - Coordenadas (x_i , y_i) de cinco árvores reprodutivas adultas , tamanho da safra N_i e, parâmetro de dispersão θ_i .

	x_i	y_i	N_i	θ_i
A1	100	100	1.000	20
A2	350	100	3.000	25
A3	240	320	10.000	50
A4	200	370	10.000	50
A5	350	400	5.000	30

Pelo princípio da aditividade, a densidade de sementes no ponto genérico (x, y) é dado por:

$$\sum_{i=1}^5 N_i \frac{1}{2\pi\theta_i} \exp\left(-\frac{d_i}{\theta_i}\right),$$

onde

$$d_i = \sqrt{(x_i - x)^2 + (y_i - y)^2}$$

é a distância do ponto à i-ésima árvore, localizada em (x_i, y_i). Esta densidade, no caso da árvore padrão sozinha, seria obtida à distância dada por:

$$d_e = -\theta \ln\left(\sum_{i=1}^5 \frac{\theta}{\theta_i} \frac{N_i}{N} \exp\left(-\frac{d_i}{\theta_i}\right)\right),$$

esta é então a distância eficaz do ponto (x, y) às 5 árvores existentes. Para ilustrar, considere o ponto P = P1 = (200, 320) na Figura 3.2. Ele está a distâncias $d_1 = 241.66$ m, $d_2 = 192.09$ m, $d_3 = 40.00$ m, $d_4 = 50.00$ m e $d_5 = 152.64$ m das árvores A1, A2, A3, A4, e A5, respectivamente. A sua distância eficaz, contudo, é $d_e = 9.76$ m. Assim, embora a distância do ponto P1, em relação à árvore mais próxima seja 40 m, o efeito aditivo faz com que o ponto tenha densidade de sementes como se estivesse a 9.76 m em relação a uma árvore padrão isolada.

De forma análoga, tomemos o ponto P2 = (70, 160), na Figura 3.2. Ele está a distâncias $d_1 = 50.00$ m, $d_2 = 286.35$ m, $d_3 = 233.45$ m, $d_4 = 246.98$ m e $d_5 = 368.78$ m das árvores A1, A2, A3, A4, e A5, respectivamente. No ponto P2, praticamente não existe a influência aditiva de sementes das árvores mais distantes, além disso a árvore A1 apresenta

baixa produção de sementes. Assim, quando a densidade de sementes em P2 é comparada com a árvore padrão obtém-se a distância eficaz, $d_e = 164.74 \text{ m}$. Portanto, embora P2 esteja a uma distância de 50 m de uma árvore reprodutiva, ele recebe uma predação específica equivalente a predação a uma distância de 164.74 m da árvore padrão.

Os pontos onde a densidade resultante for igual ou superior à da árvore padrão na origem (0, 0), terá distância eficaz igual a zero. Adiante daremos um tratamento mais rigoroso à questão da distância eficaz.

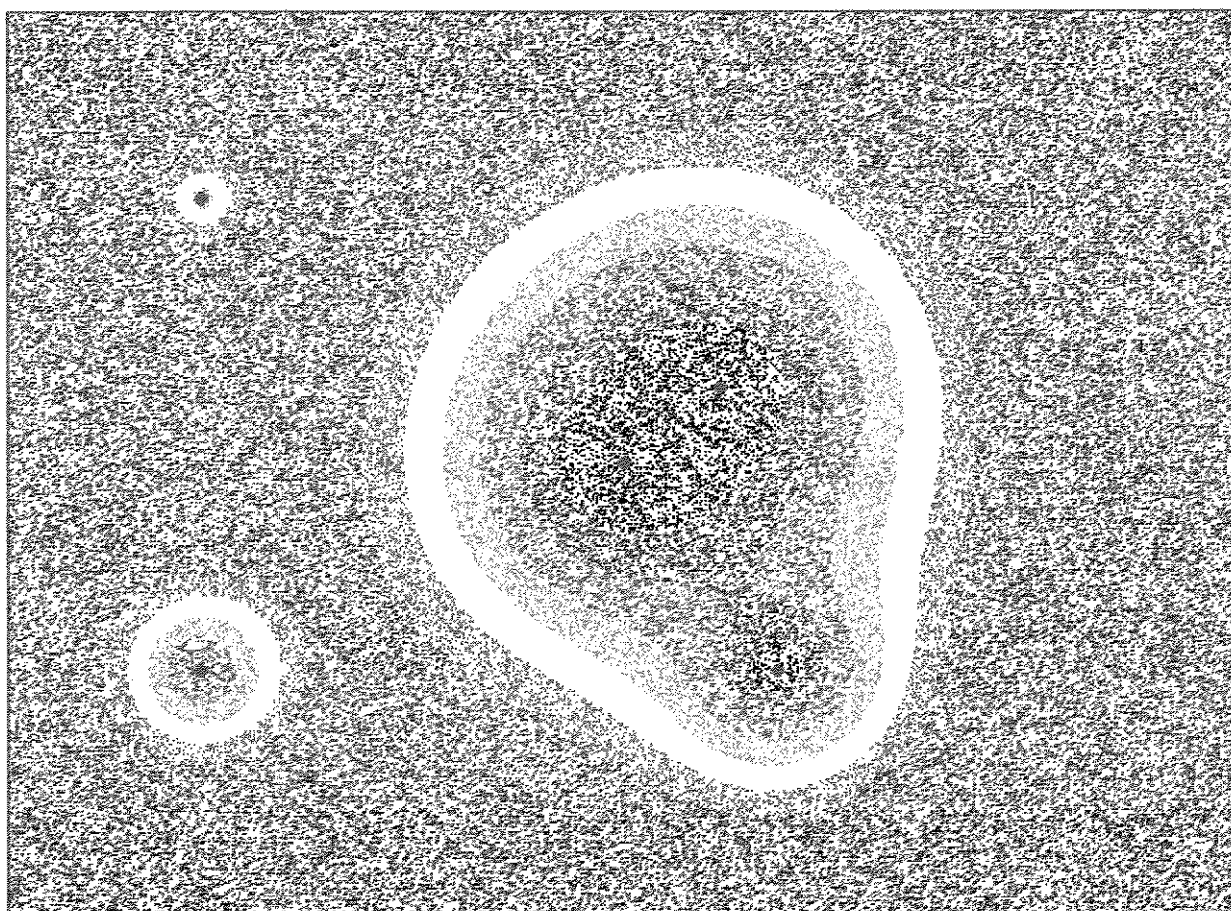


Figura 3.3 - Distância eficaz para as cinco árvores adultas do Exemplo 3.1. A cor preta ao redor das árvores centrais, significa $d_e \leq 20.0 \text{ m}$.

3.2.1 - Produção e Dispersão de Sementes

Para efeito de modelação, vamos admitir que o número de sementes N_{it} , produzidas pela i -ésima árvore reprodutiva em um período de tempo t , como uma variável aleatória com uma distribuição S_i , com média μ_i e desvio padrão σ_i , dependentes do estágio e . Para os indivíduos que se encontram fora do estágio adulto reprodutivo, $\mu_i = 0$ e $\sigma_i = 0$.

A posição de queda de uma semente - o resultado da atuação simultânea de diversos agentes de dispersão, e definida em coordenadas polares centradas na árvore mãe por (r, α) - é aleatória e segue uma função bivariada de densidade $f(r, \alpha)$. No caso de simetria angular, para um dado r , $f(r, \alpha)$ é constante em α . Diversos fatores podem determinar uma assimetria na distribuição; ventos predominantes de uma direção, por exemplo, podem implicar em uma forte dependência estocástica entre r e α . Tais situações podem, contudo, ser modeladas sem maiores dificuldades.

Pela definição de função de densidade tem-se que

$$\iint_{\Omega} f(r, \alpha) dr d\alpha = 1, \quad \Omega \in [0, 2\pi] \times [0, \infty).$$

A probabilidade de uma dada semente da i -ésima árvore cair em um elemento de área A é dada por

$$p_A^i = P_i(A) = \iint_A f_i(r, \alpha) dr d\alpha.$$

Dado N_{it} , o número de sementes lançadas pela i -ésima árvore na unidade de área A no t -ésimo período de tempo $N_{it}(A)$, é uma variável aleatória com distribuição binomial com parâmetros (N_{it}, p_A^i) . Portanto, a esperança condicional de $N_{it}(A)$, dado N_{it} , é $N_{it} \cdot p_A^i$.

Assim, o número esperado de sementes, lançadas pela i -ésima árvore, na unidade de área A , em um período de tempo t , pode ser determinado pela expressão:

$$E[N_{it}(A)] = E[E(N_{it}(A)/N_{it})] = p_A^i E(N_{it}) = p_A^i \mu_i.$$

Quando n árvores da mesma espécie lançam sementes em A , o efeito da aditividade se verifica, e o número médio esperado de sementes em A é dado por

$$E[N(A)] = \sum_{i=1}^n E(N_{it}(A)) = \sum_{i=1}^n p_A^i \mu_i.$$

3.2.2 - Semente Viável e Predação

As sementes e plântulas são fontes de alimentos para predadores específicos, e, dentro de determinada distância das árvores de mesma espécie, elas são alcançadas e sofrem predação específica. Independente da distância de árvores de mesma espécie, sementes e mudas estão sujeitas ainda à predação não específica e competição por outras árvores.

Além dos fatores competição e predação, a semente dispersada pode não germinar por cair em lugar não adequado, como por exemplo, água, rochas, etc.

Definimos uma **semente viável**, como sendo a semente que, após a dispersão, dado que ela caia em local com condições ambientais totalmente favoráveis à germinação, tenha probabilidade de germinar igual a 1. Assim a probabilidade de germinar de uma semente viável e a probabilidade de sobrevivência de plântulas são determinadas pelas adversidades ambientais.

3.2.3 - O Efeito Aditivo na Predação de Sementes e Plântulas

Consideremos que a predação de sementes e plântulas ocorra de acordo com a hipótese de Janzen e Connell, isto é, que existam predadores específicos para uma espécie de árvore atuando em função da abundância de sementes/plântulas e, conseqüentemente, da distância eficaz às árvores de mesma espécie (hospedeiras).

Parece bastante lógico que o predador será mais abundante - e portanto atuará com maior intensidade - na região com maior disponibilidade de alimentos. No nosso modelo, a densidade de sementes num ponto depende da distância eficaz deste ponto. O mesmo raciocínio de eficácia empregado para predação de sementes é válido para a predação de plântulas.

Até aqui, é bastante claro que existem pelo menos duas forças contraditórias atuantes no mecanismo de dispersão das árvores: a primeira força, associada aos agentes de dispersão, que atua no espalhamento de sementes e a segunda, uma força contrária, associada aos predadores, atuante na predação de sementes e plântulas. Estas forças vão influenciar no espaçamento entre adultos de mesma espécie.

A variabilidade na produção de sementes e o mecanismo de dispersão conduz a uma predação de sementes diferenciada que pode ser associada à distância eficaz. Para introduzir, matematicamente, o conceito de distância eficaz, consideremos a árvore padrão, definida anteriormente, produzindo uma safra de N sementes. A função de distribuição espacial de probabilidade de germinação da semente será dada em função da distância eficaz de cada ponto.

Podemos determinar d_e , matematicamente, de forma muito simples, quando a função de dispersão de sementes é modelada pela distribuição exponencial. Consideremos N a safra de referência da árvore padrão e d_e a distância de afastamento em relação à origem (0, 0). Seja N_i o número de sementes produzidas pela árvore $i = 1, 2, \dots, m$, respectivamente, e r_i a distância de uma semente dispersada, posicionada no ponto (x, y) à árvore $i = 1, 2, \dots, m$. Então para calcularmos a distância eficaz d_e tomamos:

$$N_1 \frac{1}{2\pi\theta_1} \exp\left(-\frac{1}{\theta_1} r_1\right) + \dots + N_m \frac{1}{2\pi\theta_m} \exp\left(-\frac{1}{\theta_m} r_m\right) = N \frac{1}{2\pi\theta} \exp\left(-\frac{1}{\theta} d_e\right)$$

$$\exp\left(-\frac{1}{\theta} d_e\right) = \frac{\theta N_1}{N\theta_1} \exp\left(-\frac{1}{\theta_1} r_1\right) + \dots + \frac{\theta N_m}{N\theta_m} \exp\left(-\frac{1}{\theta_m} r_m\right)$$

$$d_e = -\theta \ln\left(\sum_{i=1}^m \frac{\theta N_i}{\theta_i N} \exp\left(-\frac{1}{\theta_i} r_i\right)\right) \quad (3.2.1)$$

com $d_e = 0$, se $d_e < 0$, onde θ_i é o parâmetro de dispersão para a i -ésima árvore e θ o parâmetro de dispersão da árvore padrão. Consideramos que o valor de θ_i para árvores adultas de mesma espécie, pode ser diferente em função do estágio.

3.2.4 Probabilidade de germinação (sobrevivência) versus distância eficaz

A probabilidade de germinação de uma semente após a dispersão é calculada em função da distância eficaz d_e .

Seja $g(x)$ a curva de probabilidade de germinação associada à distância eficaz. Assim, a probabilidade de uma semente germinar, dado que ela caiu no ponto (x, y) , de distância eficaz $d_e(x, y)$, é dada por $g[d_e(x, y)]$.

Desta forma, quando árvores adultas de mesma espécie estiverem suficientemente próximas, a curva de probabilidade de germinação nesta região será assimétrica em torno das árvores, mesmo que cada árvore individualmente distribua as sementes de forma perfeitamente simétrica em torno de si.

Do mesmo modo que as sementes, as plântulas e árvores jovens, têm suas probabilidades de sobrevivência calculadas em função da distância eficaz. É importante que nosso modelo permita tratar probabilidades de sobrevivência que se vão alterando a cada ano (estágio) em função de alterações no meio ambiente, tais como morte de árvores, surgimento de novos adultos, etc.

Neste trabalho adotaremos as curvas de probabilidade de germinação e sobrevivência com base na função de distribuição acumulada de probabilidades da normal padrão, Φ , pela facilidade no tratamento dos parâmetros associados às respectivas curvas e pela infinidade de situações que podem ser criadas.

Consideraremos que a probabilidade de germinação de uma semente a uma distância r , em qualquer direção α , a partir da árvore padrão, seja descrita pela função

$$P_g = g(r, \alpha) = P_{gmin} + (P_{gmax} - P_{gmin}) \cdot \Phi\left(\frac{r - \mu_g}{\sigma_g}\right), \quad (3.2.2)$$

com

P_{gmin} : Valor mínimo da probabilidade de germinação.

P_{gmax} : Valor máximo da probabilidade de germinação,

$\Phi\left(\frac{r - \mu_g}{\sigma_g}\right)$: Função acumulada da distribuição normal com média μ_g e desvio padrão σ_g .

Para os estágios posteriores ao da germinação de sementes, ainda com base na árvore padrão, seja P_i a função de probabilidade de uma planta sobreviver durante o ano i , dado que ela sobreviveu ao ano $i-1$, $i = 1, 2, \dots, m$ dado por

$$P_i = P_{imin} + (P_{imax} - P_{imin}) \cdot \Phi\left(\frac{r - \mu_i}{\sigma_i}\right), \quad (3.2.3)$$

com

P_{imin} = Valor mínimo da probabilidade da árvore jovem sobreviver no ano i , dado que ela sobreviveu no ano $i-1$, $i=1, 2, \dots, m$.

P_{imax} = Valor máximo da probabilidade da árvore jovem sobreviver no ano i , dado que ela sobreviveu no ano $i-1$, $i=1, 2, \dots, m$.

$\Phi\left(\frac{r - \mu_i}{\sigma_i}\right)$: Função acumulada da distribuição normal com média μ_i e desvio padrão σ_i .

Na próxima seção será apresentado exemplos numéricos e gráficos sobre as curvas de probabilidade de germinação e sobrevivência.

3.2.5 - Densidade de Recrutamento Populacional

A posição de uma semente viável, após a dispersão, influenciará em sua chance de germinação, isto é, a germinação dependerá das condições do meio ambiente. As condições ambientais também terão influência na sobrevivência das plântulas e árvores jovens.

Consideremos uma região R que tenha características ambientais, tais como composição de solo e clima, aproximadamente homogêneas. Sejam g a função de probabilidade de germinação de uma semente e P_i a função de probabilidade da plântula originária desta semente sobreviver durante o ano i , dado que ela sobreviveu ao ano $i-1$, para $i = 1, 2, \dots, m$. Então a probabilidade condicional da semente germinar e sobreviver até completar m anos, dado que ele caiu em (x, y) , um ponto da região R , será:

$$P [G \text{ e Sobrevivência } m \text{ anos } / d_e(x,y)] = g[d_e(x,y)] \cdot \prod_{i=1}^m P_i[d_e(x,y)] \quad (3.2.4)$$

Esta função mede o grau de hospitalidade local, a colonização bem sucedida até o m-ésimo ano, por indivíduos da espécie em consideração. Na ausência total de indivíduos desta espécie na floresta, ainda inexistem os nichos de alta concentração de predadores específicos, e o nível de hospitalidade local é o resultado unicamente dos predadores e outros fatores de adversidade não específicos, que definem um nível de fundo constante de hospitalidade em toda a floresta. Este nível constante de fundo se constitui na situação mais favorável possível, e é medida por

$$H_m(x, y) = P[G \text{ e chegar ao } m\text{-ésimo ano}] = g_{max} \prod_{i=1}^m P_{imax} \quad (3.2.5)$$

Vemos assim que a presença de indivíduos adultos da espécie provoca depressões na função de hospitalidade e que tem o efeito de diminuir o nível médio global de hospitalidade da floresta à espécie considerada. Vamos definir aqui o índice de hospitalidade relativa da floresta a indivíduos de uma dada espécie, como a razão entre a integral da função de hospitalidade real da floresta e a integral desta mesma função, considerando-se a ausência total de indivíduos desta espécie na floresta. Ora, esta segunda integral é simplesmente o produto da área da floresta A , pelo valor constante da função H . Temos então

$$\gamma_m = \frac{\iint_A g[d_e(x,y)] \cdot \prod_{i=1}^m P_i d_e(x,y) dx dy}{A \cdot g_{max} \prod_{i=1}^m P_{imax}} \quad (3.2.6)$$

Este índice de hospitalidade é, naturalmente, sensível à área da floresta, e mede o quanto uma certa configuração de presença de uma dada espécie já impactou na hospitalidade global à colonização por indivíduos desta mesma espécie. O impacto global de um único indivíduo adulto, por exemplo, pode ser, percentualmente, grande ou pequeno, dependendo se a área da floresta é pequena ou grande, respectivamente.

Ele pode ser definido para qualquer m , inclusive para $m = 0$, quando ele considerará apenas as chances de germinação das sementes. Nas situações práticas, a integral no numerador só poderá ser calculada numericamente. O exemplo abaixo ilustra este ponto.

Exemplo 3.2 - Considere uma área florestal de 100m x 100m. No ponto (50,50) existe uma árvore, a única de sua espécie nesta área. Adulta, ela definiu em sua volta uma região de alta concentração de predadores específicos, onde o nível de hospitalidade à colonização por indivíduos de sua espécie foi reduzido. Sejam as funções g , P_1 , P_2 e P_3 definidas com base na função de distribuição acumulada de probabilidades da normal padrão Φ , como discutido na seção 3.2.4, com parâmetros definidos na Tabela 3.3.

Tabela 3.3 - Parâmetros associados ao Exemplo 3.2

	P_{min}	P_{max}	μ	σ
g	0.0	0.01	20	5
P_1	0.0	0.02	18	6
P_2	0.0	0.05	18	6
P_3	0.0	0.10	20	8

As funções H_g , H_1 , H_2 e H_3 , na ausência de indivíduos desta espécie são constantes e iguais a 10^{-2} , 2×10^{-4} , 10^{-5} e 10^{-6} , respectivamente, para todos os pontos da floresta. Na situação atual, com um indivíduo adulto da espécie considerada na posição (50,50), os valores de H_i , $i = 0, \dots, 3$ são reduzidos na circunvizinhança deste ponto. Para esta configuração, os valores médios de H_g , H_1 , H_2 e H_3 são determinados numericamente como 0.8679×10^{-2} , 0.4203×10^{-4} , 0.8226×10^{-5} e 0.7894×10^{-6} , respectivamente. Assim, o índice de hospitalidade da floresta, para germinação, sobrevivência até o 1º, 2º, e 3º anos é igual, respectivamente, a $Y_0 = 86.79\%$, $Y_1 = 84.06\%$, $Y_2 = 82.26\%$ e $Y_3 = 78.94\%$. $\square$

A função de densidade de probabilidade de sementes, da mesma espécie, em um ponto arbitrário (x, y) é o resultado da aditividade de dispersão de sementes das árvores adultas na área. Consideremos a existência de $k > 1$ árvores e sejam $f_1, f_2, \dots, f_k$; $N_1, N_2, \dots, N_k$, as suas funções de dispersão e safras de sementes, respectivamente. A função de densidade resultante das k árvores é dada por

$$f(x, y) = \sum_{i=1}^k \frac{N_i}{N} f_i(x, y), \quad \text{com } N = \sum_{j=1}^k N_j. \quad (3.2.7)$$

Sejam g e P_i , $i = 1, \dots, m$, as funções de probabilidade de germinação e sobrevivência definidas anteriormente. O surgimento de novos indivíduos na floresta depende não apenas da curva de hospitalidade, mas também da função de dispersão de sementes. De fato o efeito auto-repulsivo decorre do fato que a maioria das sementes caem próximas da árvore mãe, justamente na região mais inóspita. A curva de recrutamento populacional (Janzen, 1970) combina estas duas tendências contraditórias numa função definida como o produto da densidade de sementes pela hospitalidade.

$$DRP_m = f(x, y) \cdot g[d_e(x, y)] \cdot \prod_{i=1}^m P_i[d_e(x, y)] \quad (3.2.8)$$

A função de densidade de recrutamento populacional DRP_m dá a verossimilhança de surgimento de um recruta que sobreviva até pelo menos m anos, no ponto (x, y) .

Exemplo 3.3 - Suponhamos a situação particular do MMCG, onde uma única árvore reprodutiva de coordenadas $(320, 240)$, situada em uma região florestal retangular de $640m \times 480m$, sem nenhuma árvore de mesma espécie em sua vizinhança, esteja sendo avaliada anualmente ($t = 1$ ano), e que agentes de dispersão atuem de forma simétrica em α . Então a direção de dispersão α tem distribuição uniforme $U(0, 2\pi)$, e a nuvem de sementes caídas ao redor da árvore mãe tem forma simétrica. A Figura 3.4 *a* ilustra o caso onde a função de densidade de dispersão de sementes é dada por

$$f = f(r, \alpha) = \frac{1}{2\pi} \frac{1}{\theta} e^{-\frac{r}{\theta}} \cdot I_{(0, 2\pi)}(\alpha) \cdot I_{(0, \infty)}(r), \quad (3.2.9)$$

com $\theta = 15$, a distância média da queda de sementes. Assim, o número esperado de sementes para uma unidade de área A , em qualquer direção, declina exponencialmente na medida em que se afasta em relação à árvore mãe. As Figuras 3.4 *b* e *c* mostram graficamente o comportamento das curvas de probabilidade de germinação segundo a equação (3.2.2) e a função de densidade de recrutamento populacional DRP_1 segundo (3.2.8), com f e P_1 definidas em (3.2.9) e (3.2.3), respectivamente.

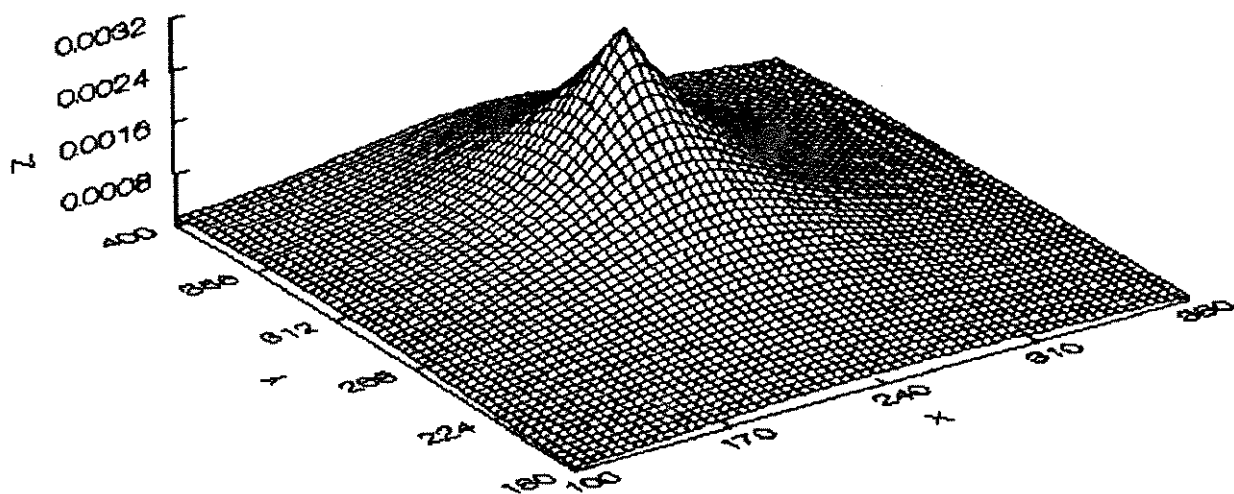


Figura 3.4 a - Função de densidade de dispersão de sementes f ao redor de uma árvore de coordenadas (320, 240), conforme equação (3.2.9) e $\theta = 50$ m.

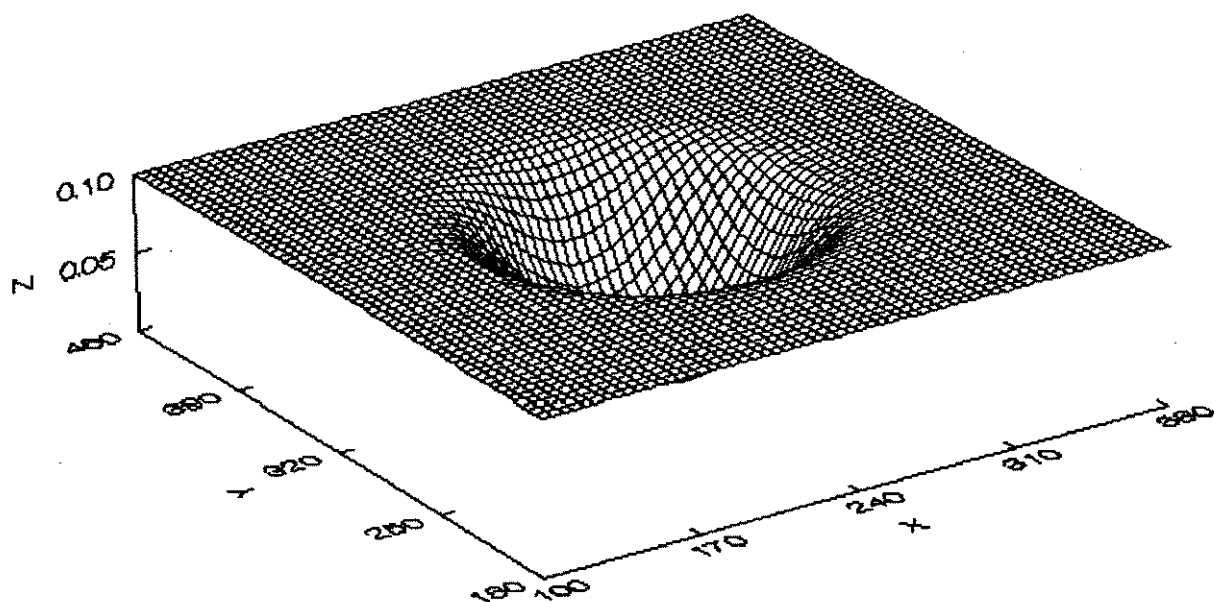


Figura 3.4 b - Probabilidade de germinação da semente em função da distância da árvore mãe, descrita na Figura 3.4 a, de acordo com (3.2.3) para $P_{gmin} = 0.0$, $P_{gmax} = 0.10$, $\mu_g = 50$ e $\sigma_g = 15$.

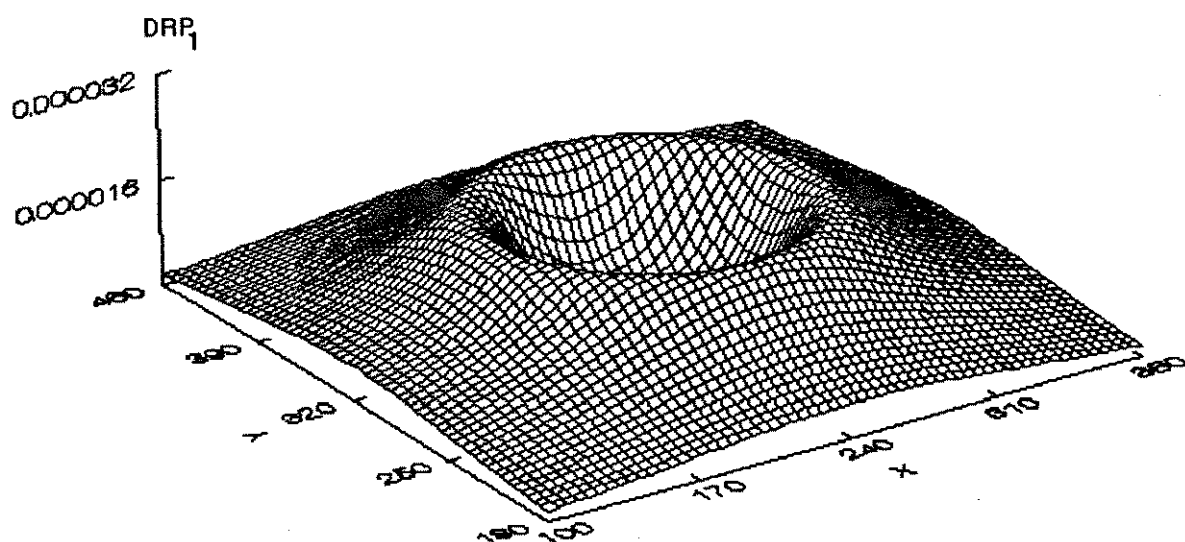


Figura 3.4 c - Função de densidade de recrutamento populacional, DRP_1 dada pela expressão (3.2.8), f dado por (3.2.9) e descrito na Figura 3.4 a; $\mu_g = \mu_1 = 50$, $\sigma_g = \sigma_1 = 15$, probabilidade de germinação como na Figura 3.4 b e P_1 dado por (2.2.3) com $P_{1min} = 0.02$ e $P_{1max} = 0.25$.

A Figura 3.4 c mostra a superfície de verosimilhança de colonização, medindo a plausibilidade local do surgimento de um novo recruta com um ano. □

Exemplo 3.4 - Suponhamos que a árvore do Exemplo 3.3, de coordenadas (240, 320) produza um descendente de coordenadas (150, 200) e que em um dado momento elas estão no mesmo estágio adulto reprodutivo. Sejam as funções de probabilidade de dispersão, germinação e sobrevivência como no exemplo anterior. A Tabela 3.4 descreve os parâmetros associados, enquanto que as Figuras 3.5 a - c. ilustram o comportamento das funções f , P_g e DRP_3 .

Tabela 3.4 - Parâmetros de dispersão de sementes, germinação e sobrevivência nos vários estágios dos descendentes das duas árvores de mesma espécie, do Exemplo 3.4.

	P_{min}	P_{max}	μ	σ
g	0.000	0.10	50	50
P_1	0.020	0.25	50	15
P_2	0.050	0.30	50	15
P_3	0.075	0.50	50	15

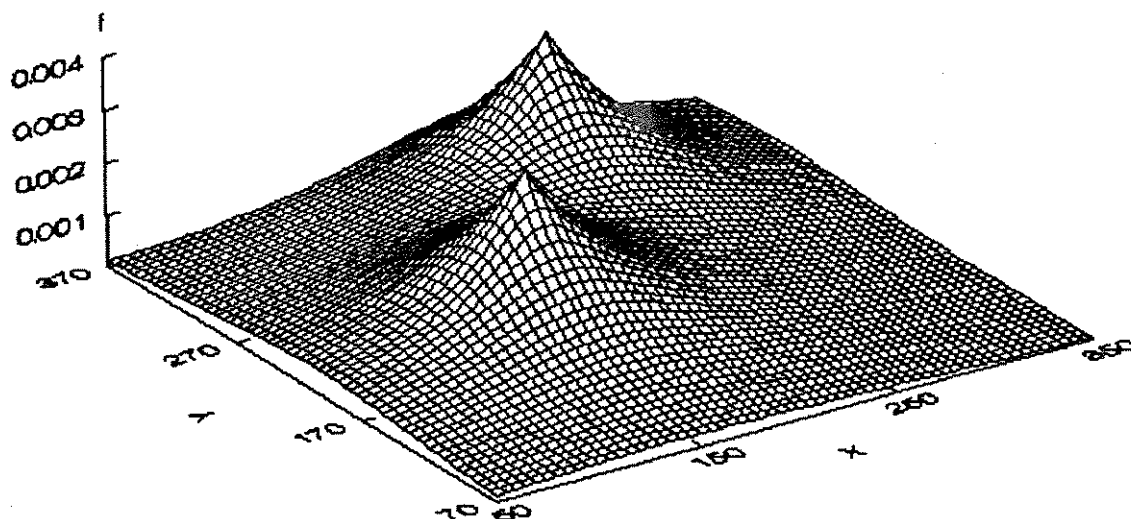


Figura 3.5 *a* - Função de probabilidade de dispersão de sementes associadas ao Exemplo 3.4. As árvores adultas estão centradas em (150, 200) e (240, 320) e apresentam o mesmo parâmetro de dispersão $\theta = 50$.

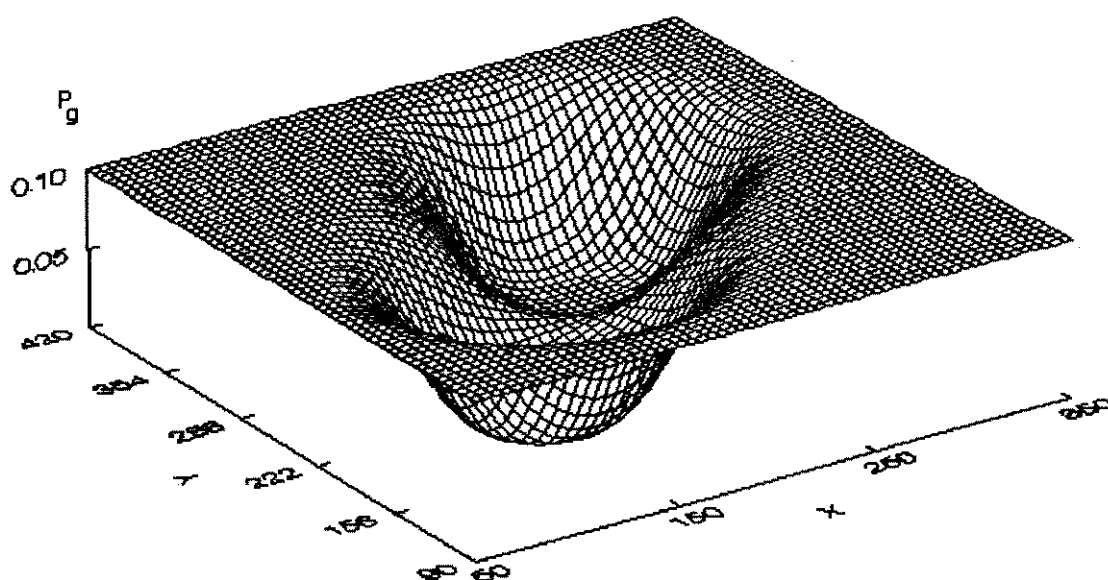


Figura 3.5 *b* - Função da Probabilidade de germinação associada à dispersão de sementes da Figura 3.5 *a* e Exemplo 3.4.

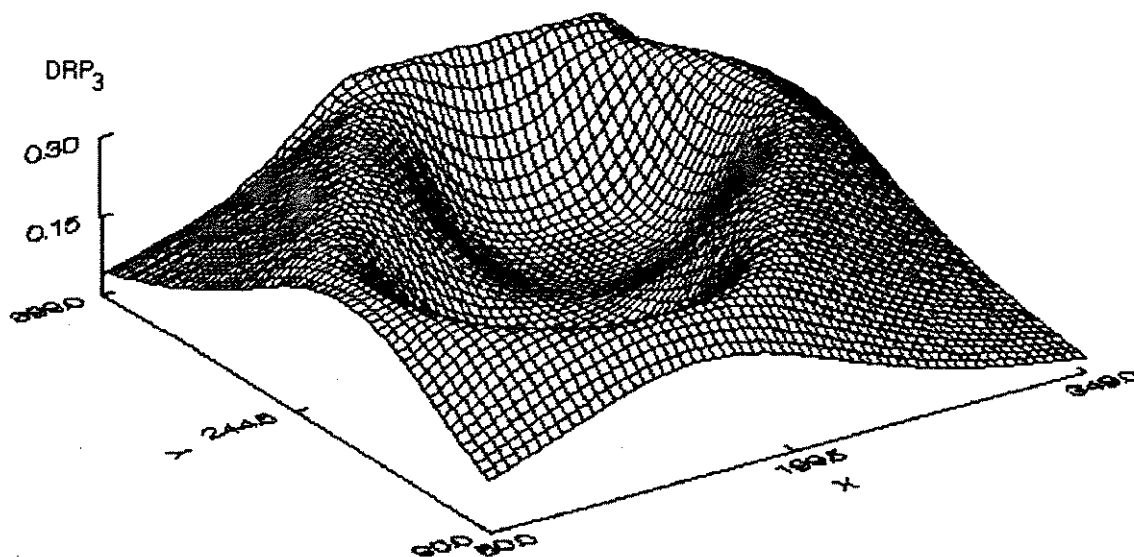


Figura 3.5 c - Função de densidade de recrutamento populacional associada ao Exemplo 3.4. A DRP_3 fornece a probabilidade do surgimento de plantas com 3 anos. Os valores de DRP_3 foram multiplicados por 10^6 .

3.3 - O MCI COMO UM CASO PARTICULAR DO MMCG

No capítulo II introduzimos o MCI, (Connell, 1978; Hubbell, 1979) e o avaliamos probabilisticamente. Este modelo considera que todas as árvores adultas reprodutivas, independente de espécie, têm iguais chances de gerar um descendente em um espaço vazio. Desta forma, a probabilidade de um novo adulto da i -ésima espécie ocupar qualquer espaço vazio na cobertura da floresta é $p_i = n_i / \sum_{i=1}^s n_i$, onde n_i é a frequência de árvores reprodutivas da i -ésima espécie naquele instante de tempo e s é o número de espécies.

A hipótese de chances iguais implica que a função de densidade de recrutamento populacional para a i -ésima espécie será um plano paralelo as coordenadas (x, y) que corta o eixo da DRP em $p_i = n_i / \sum_{i=1}^s n_i$, conforme a Figura 3.6. Note que o MCI é um caso particular do modelo de Janzen-Connell e do MMCG, no qual o resultado do produto das curvas de probabilidade de dispersão, germinação e sobrevivência é constante.

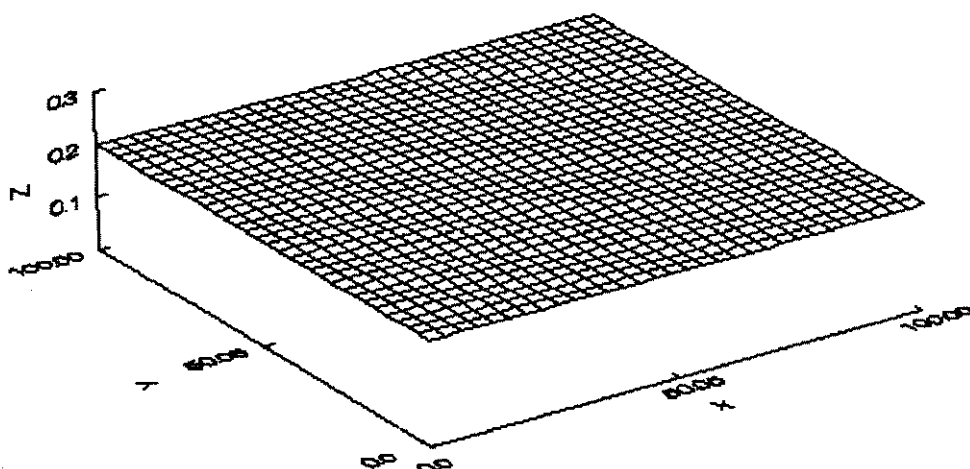


Figura 3.6 - Função de densidade de recrutamento populacional para uma espécie, com frequência relativa 20 %, de acordo com o MCI.

O MCI, embora de grande utilidade didática para ilustrar a dinâmica de populações, não constitui um comportamento biológico aceitável, já que algumas hipóteses básicas de partida são incorretas. Dentre estas hipóteses incorretas, podemos destacar:

a) Hipótese de chances iguais para a morte: quando ocorre uma perturbação no meio ambiente, todas as árvores têm a mesma chance de morte. Isto não é verdadeiro, já que algumas espécies podem apresentar maior resistência para alguns tipos de perturbações. A abertura de uma clareira pode ser provocada pela morte da árvore por senilidade. Neste ponto, é sabido que o tempo médio de vida de uma árvore difere de acordo com a espécie.

b) Hipótese de chances iguais para preenchimento da clareira: a i -ésima espécie arbórea produzirá descendentes adultos em espaços vazios proporcionalmente à sua abundância naquele instante de tempo. Aqui um erro primário é cometido, já que esta espécie poderá ter zero adultos no início de um período de tempo, o que implicaria em probabilidade zero para esta espécie gerar um novo adulto. No entanto, esta espécie poderia ter sementes, mudas ou árvores jovens dispersas pela floresta que poderiam chegar ao estágio adulto.

Do fato desta hipótese implicar em uma superfície plana para a função DRP, implicaria também que a dispersão de sementes para cada espécie seria uniforme por toda a floresta. Estas sementes também teriam iguais chances de germinação, e as mudas resultantes teriam iguais chances de probabilidade de sobrevivência. Isto, comprovadamente, não é correto.

Finalmente, as hipóteses a) e b), em conjunto, como mostramos no capítulo 2, levam à monodominância de espécie.

3.4 - O MODELO DE HUBBELL (1980)

A probabilidade de germinação/sobrevivência de sementes e plântulas, associadas à hipótese de predação de sementes e mudas no modelo de Janzen e Connell, foi abordada por Hubbell (1980) que as caracterizou como sendo responsáveis por um "efeito distância mínima", tal que uma árvore jovem não tenha virtualmente nenhuma chance de chegar à maturidade dentro de uma distância crítica de adultas existentes na população.

A regra de distância mínima foi incorporada ao modelo de Hubbell (1979) para estudar as questões relacionadas à coexistência, dispersão, e densidades de população Hubbell (1980). O efeito distância mínima implica na existência de uma região, ao redor de uma unidade vazia¹, com probabilidade zero de surgir um novo adulto de toda espécie que tenha adulto dentro desta região e, probabilidade de recrutamento pela k-ésima espécie p_k dado por

$$p_k = \frac{n_k}{\sum_j n_j}, \quad (3.4.1)$$

onde j é o índice das espécies que não estão dentro da região em questão. O preenchimento de unidades vazias adjacentes deve ocorrer de forma que a regra de distância mínima não seja violada. Desta forma, a regra de distância mínima implica que a superfície de recrutamento populacional, ilustrada na Figura 3.7, passaria a ser um plano com "furos", ou seja, existiria no plano uma descontinuidade abrupta, para zero, ao redor das árvores adultas. O modelo proposto por Hubbell (1980) também é um caso bastante particular do modelo de Janzen e Connell.

¹unidade vazia: espaço na cobertura florestal que pode ser ocupado por uma única árvore

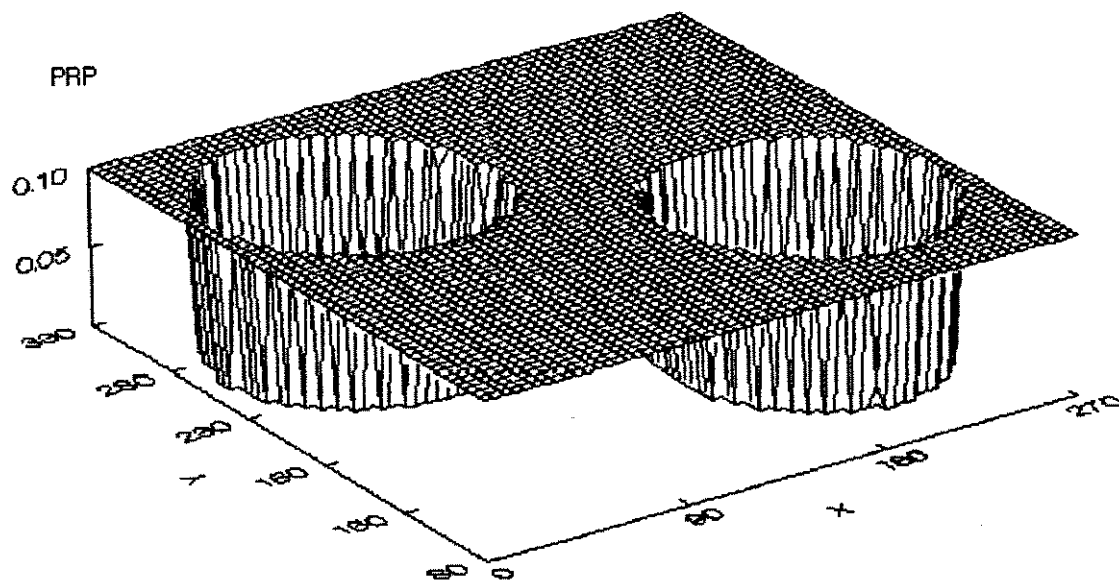


Figura 3.7 - Densidade de recrutamento populacional, segundo o modelo proposto por Hubbell (1980), em uma região com três árvores adultas de mesma espécie. Cada árvore adulta não produz descendentes adultos dentro de uma distância mínima. Em caso contrário a probabilidade é dada por (3.3.1).

3.5 - DISPERSÃO DAS PLANTAS EM 1 HECTARE DA MATA SANTA GENEBRA

A mata Santa Genebra é uma reserva florestal do município de Campinas, estado de São Paulo. Esta localizada a cerca de 15 km do centro da cidade, próxima da rodovia Barão Geraldo - Paulínia. Sua área é de aproximadamente 242 hectares, constituída de mata de planalto.

Os dados aqui utilizados foram gentilmente cedidos pelo Professor Dr. George J. Shepherd, do Departamento de Botânica - Instituto de Biologia - UNICAMP. Para a coleta dos dados, foi demarcada uma área de 200 metros de comprimento por 50 metros de largura, totalizando 1 hectare. Nesta parcela da mata foi feito o censo das plantas vivas com Diâmetro na Altura do Peito (DAP) igual ou superior a 3.8 cm. Desta forma, foram encontradas 1465 plantas pertencentes a 103 espécies distintas. A Figura 3.8 apresenta a frequência de indivíduos por espécie, em ordem decrescente.

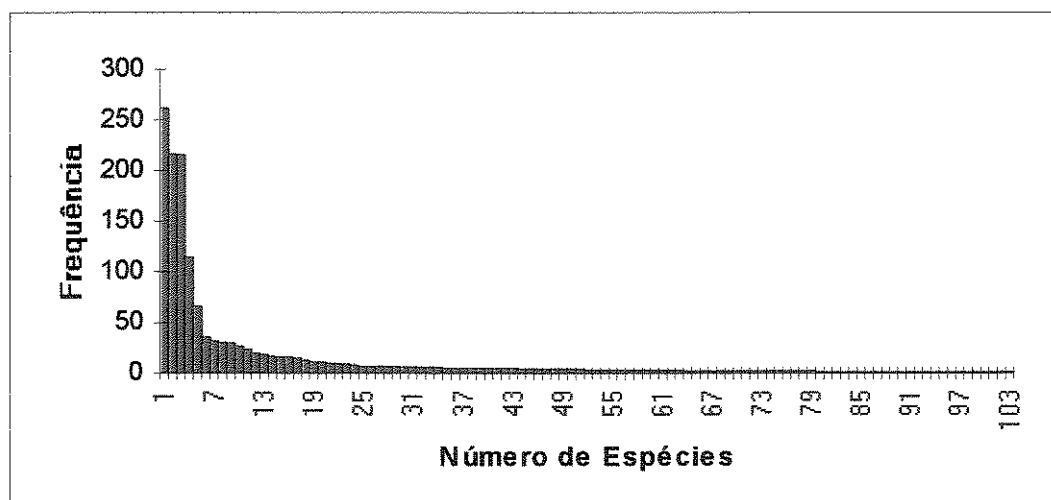


Figura 3.8 - Frequência (em ordem decrescente) das 103 espécies, com DAP $\geq$ 3.8 cm, presentes na amostra de um hectare da mata Santa Genebra.

Avaliando as frequências de indivíduos por espécie, Figura 3.8, observa-se uma riqueza em diversidade. As cinco espécies mais abundantes correspondem a 59.79 % dos indivíduos da

área amostrada. Por outro lado, as espécies, em sua maioria, apresentam poucos indivíduos. Vinte e quatro espécies (23.3 %) apresentaram apenas uma planta. A Tabela A5-1, no apêndice A5, mostra o nome e as frequências das espécies.

A Figura 3.9 apresenta um histograma da distribuição de frequências dos DAP's, de todas as espécies encontradas na amostragem citada anteriormente. Considerando o conjunto de todas as espécies encontradas na amostragem, divididas em estágios, em função do DAP, nota-se uma diminuição gradativa do número de indivíduos por hectare, à medida que se aumenta o DAP.

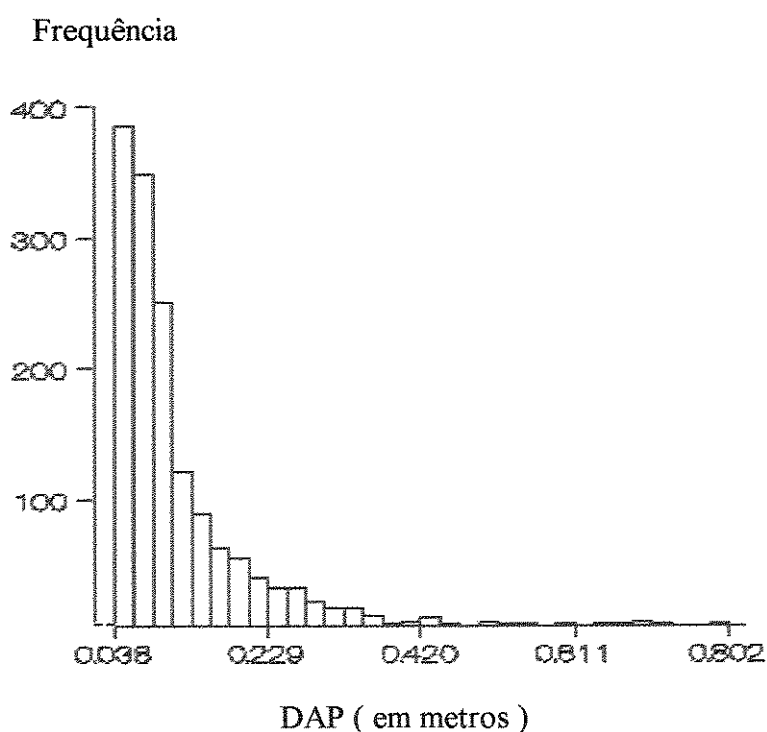


Figura 3.9 - Histograma relativo às plantas, com DAP ≥ 3.8 cm, encontradas em uma área amostral de um hectare da mata Santa Genebra.

As figuras seguintes mostram a posição das plantas em termos de suas coordenadas (x , y). Para facilidade gráfica, os valores originais, em metros, foram multiplicados por 3. Usamos círculos com raio igual à raiz quadrada do valor do DAP (em cm) para representar cada planta.

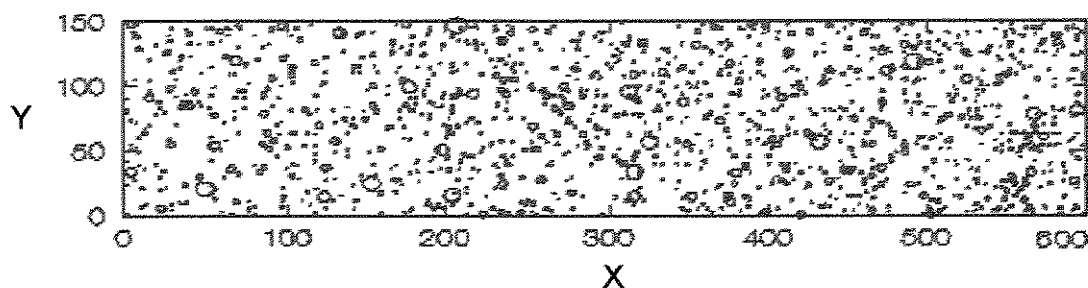


Figura 3.10. - Dispersão das 103 espécies presentes em um hectare da mata Santa Genebra. O diâmetro do círculo diferencia os diversos estágios das plantas em função do DAP.

As Figuras 3.11 *a* - *g* mostram a dispersão de todas as espécies, subdivididas em vários estágios, de acordo com o DAP. Os resultados indicam uma diminuição na densidade de indivíduos, de mesmo estágio, à medida que se aumenta o DAP.

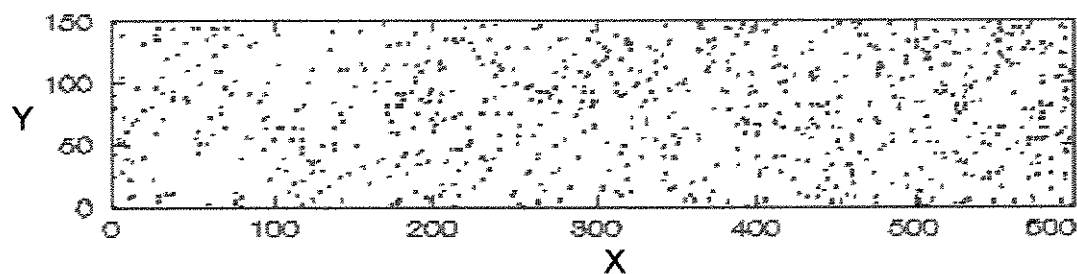


Figura 3.11 *a* - Dispersão das plantas com DAP em 3.8 - 10 cm.

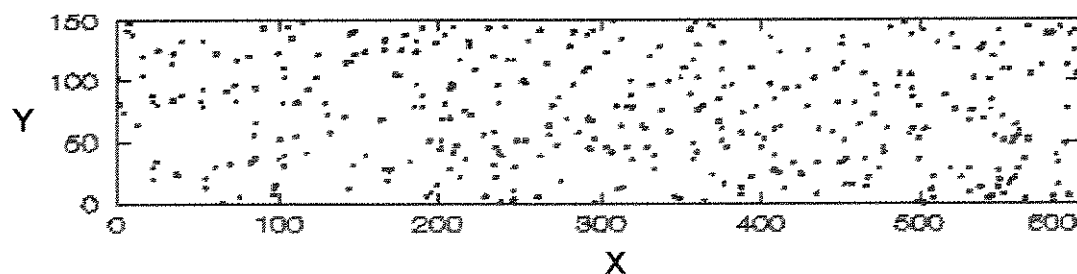


Figura 3.11 *b* - Dispersão das plantas com DAP em 10 - 20 cm.

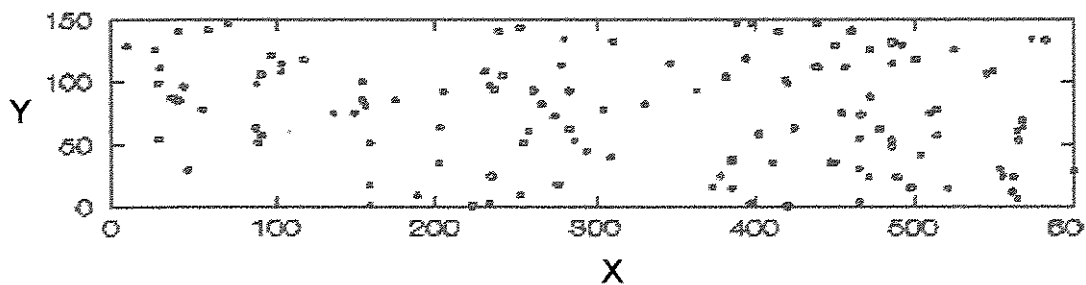


Figura 3.11 *c* - Dispersão das plantas com DAP em 20 - 30 cm.

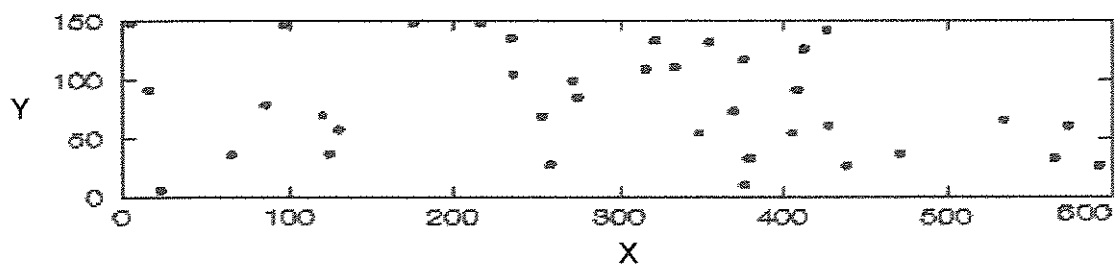


Figura 3.11 *d* - Dispersão das plantas com DAP em 30 - 40 cm.

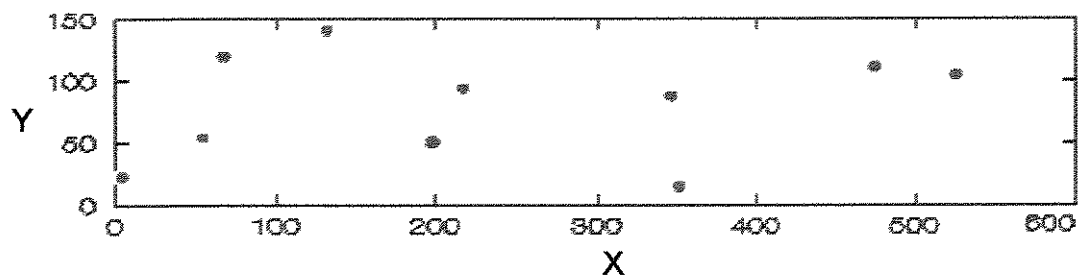


Figura 3.11 *e* - Dispersão das plantas com DAP em 40 - 50 cm.

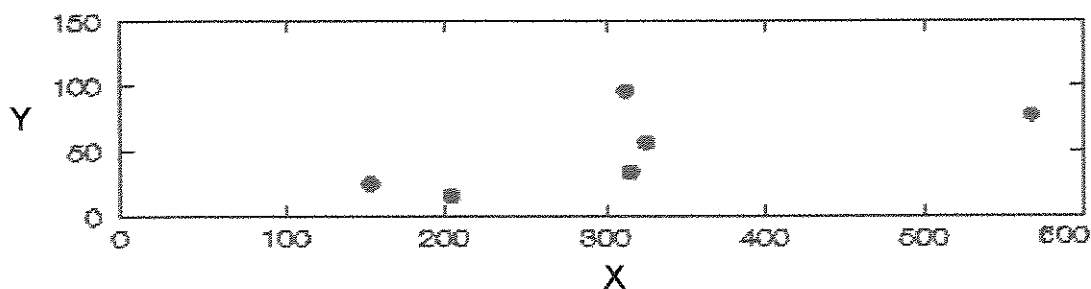


Figura 3.11 f - Dispersão das plantas com DAP em 50 - 60 cm.

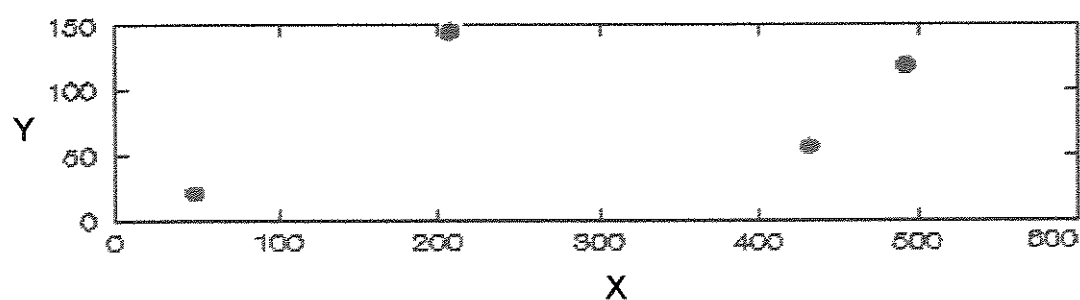


Figura 3.11 g - Dispersão das plantas com DAP em 70 - 90 cm.

A Figura 3.12 a ilustra a dispersão de plantas *Aspidosperma Polyneuron*, a segunda espécie mais frequente na Santa Genebra, com 217 indivíduos presentes, ou (14.82 %) da amostra. Embora não tenham sido amostradas as plantas com DAP < 3.8 cm, esta espécie está presente por todo o hectare, além de apresentar plantas em vários estágios - de plantas jovens até adultos com DAP elevado, conforme podemos ver na Figuras 3.12 a - b.

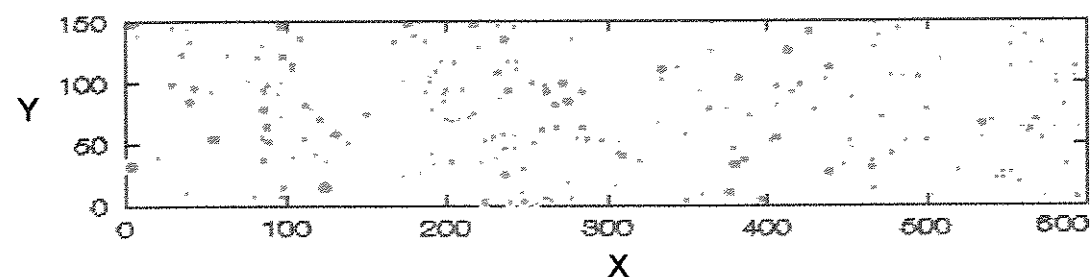


Figura 3.12 a - Dispersão de plantas *Aspidosperma Polyneuron*, em um hectare da mata Santa Genebra. Cada árvore é representada por um círculo com raio igual à raiz quadrada do seu DAP (em metros).

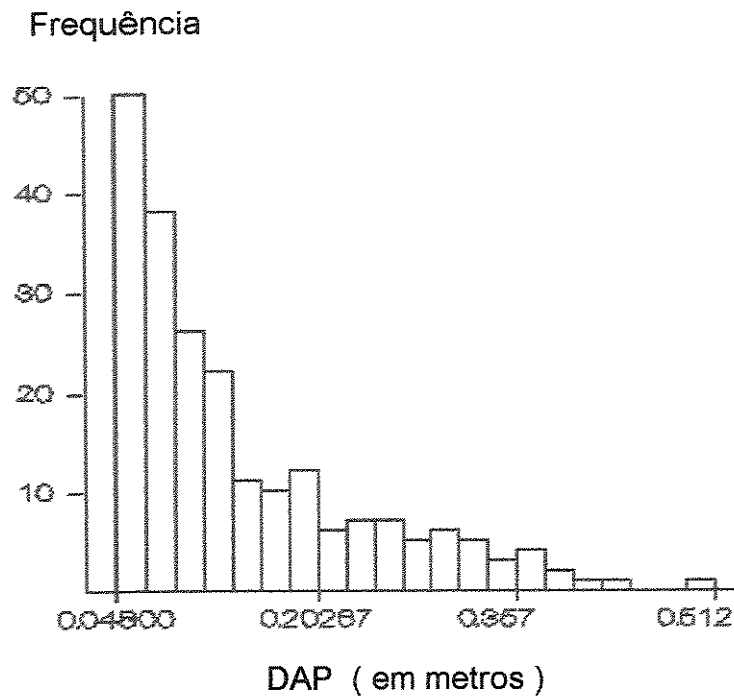


Figura 3.12 b - Histograma relativo ao DAP de plantas da espécie *Aspidosperma Polyneuron*, presentes em uma amostra de um hectare da mata Santa Genebra.

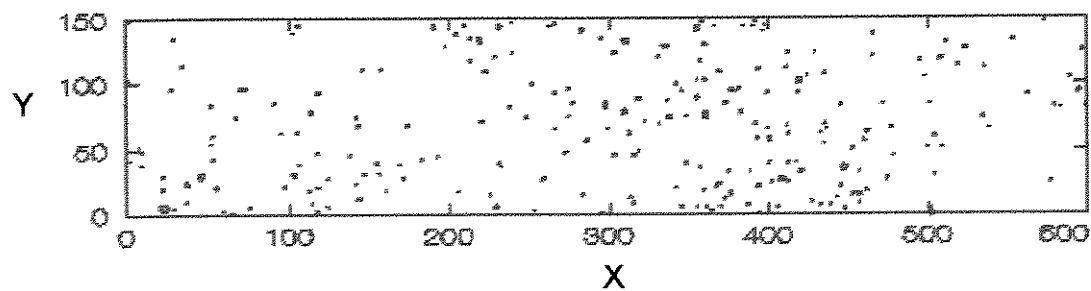


Figura 3.13 - Dispersão da espécie *Trichilia clausenii*, a mais freqüente, na amostra de 1 Ha, com DAP ≥ 3.8 cm.

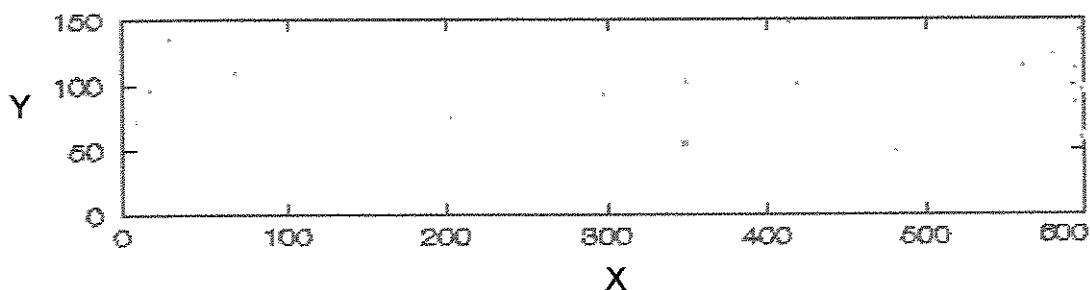


Figura 3.14 - Dispersão da espécie *Trichilia pallida* presentes em 1 Ha da mata Santa Genebra, com DAP ≥ 3.8 cm.

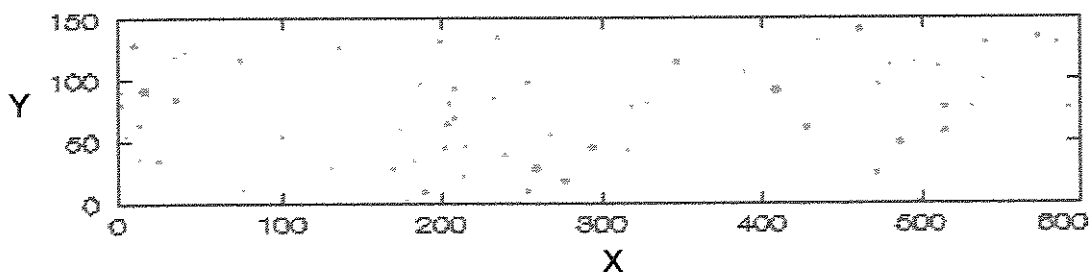


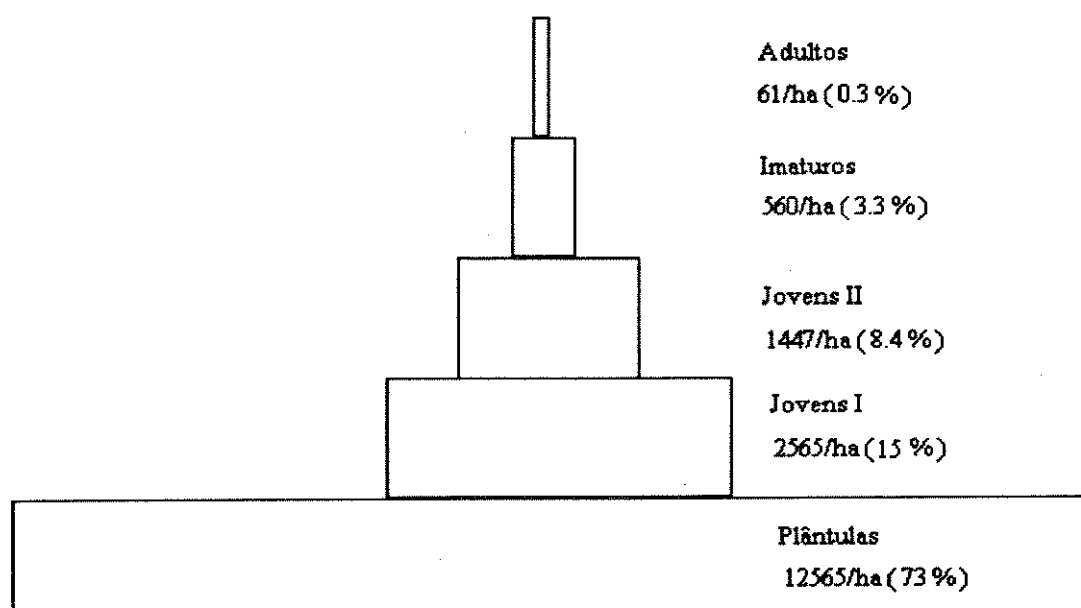
Figura 3.15 - Dispersão da espécie *Astronium graveolens* em 1 Ha da mata Santa Genebra, com DAP ≥ 3.8 cm

O levantamento amostral das plantas em um hectare da mata Santa Genebra não teve como objetivo estudar as hipóteses presentes no modelo da mortalidade compensatória. Desta forma as plântulas com DAP < 3.8 não foram incluídas na amostragem. Não temos conhecimento sobre os estágios das plantas, conforme o proposto por Pelton (1953), conforme a Figura 3.1. Assim, ilustramos algumas situações onde o mecanismo de repulsão entre adultos de mesma espécie estão presentes. O fato de que a maioria das espécies apresenta apenas um indivíduo por hectare está de acordo com as hipóteses do MMC de Janzen (1970) e Connell (1971). Nas espécies com maior frequência de indivíduos por hectare, como a *Aspidosperma Polyneuron*, Figura 3.12 a e a *Astronium graveolens*, Figura 3.15. percebe-se a repulsão intra-específica.

3.6 - A MORTALIDADE COMPENSATÓRIA EM *Euterpe edulis*

O *Euterpe edulis* é uma espécie nativa da Floresta Tropical Atlântica, com ampla distribuição geográfica, grande produção de sementes e chega ao estágio adulto em um ciclo curto. As populações naturais desta planta encontram-se profundamente modificadas devido à ação antrópica, uma vez que ela representou, na década de 60, a principal produtora de palmito (Reis, 1995).

Em sua tese de doutoramento Reis (1995) estudou a estrutura populacional e a dispersão de sementes de *Euterpe edulis* na Fazenda Faxinal - Blumenau, Santa Catarina. Ele separou as plantas em estágios, de acordo com o tamanho da planta, em plântulas, jovem I, Jovem II, imaturos e adultos. A Figura 3.18 mostra a densidade das plantas em função do estágio.



Fonte: (Reis, 1995)

Figura 3.18 - Pirâmide de distribuição de densidades (n.º. plantas/ha) dos estágios de tamanho de plantas de *Euterpe edulis* Martius na Fazenda Faxinal, Blumenau, SC, Brasil, 1994.

Outros resultados encontrados em Reis (1995) mostram que a densidade dos indivíduos por estágios (Plântulas, Jovem I e Jovem II) são decrescentes em relação à distância da planta parental adulta mais provável.

A produtividade sustentável de palmito através do manejo de *Euterpe edulis* foi objeto de estudo de Fantini et al. (1992). Eles estudaram a época ótima de corte da planta, tendo a preocupação de deixar um certo número de indivíduos adultos, denominados porta-sementes, com posições bem determinadas, baseadas no mecanismo natural de repulsão entre adultos de mesma espécie, de tal modo que ocorra a substituição natural das plantas retiradas.

O manejo do *Euterpe edulis*, em florestas atlânticas, é um exemplo positivo, onde o homem de forma consciente, conhecendo o comportamento da espécie no que se refere aos seus mecanismos de dispersão de sementes, probabilidade de germinação e sobrevivência das plantas, nos seus vários estágios, faz uma exploração auto-sustentável.

CAPÍTULO 4

MODELOS ECOLÓGICOS: IMPLEMENTAÇÃO COMPUTACIONAL E SIMULAÇÃO

"The reason why new concepts in any branch of science are hard to grasp is always the same; contemporary scientists try to picture the new concept in terms of old ideas which existed before. The discoverer himself suffers especially from this difficulty. He arrived at the new concept by struggling with the old ideas, and the old ideas remain the language of his thinking for a long time afterward."

Freeman Dyson em *"From Eros to Gaia"*

4.1 - INTRODUÇÃO

Para o ser humano, a resistência, consciente ou não, à adoção de novas idéias é natural e se caracteriza num elemento ao mesmo tempo inibidor do desenvolvimento intelectual e estabilizador do curso histórico deste. O mesmo pode ser dito para as ferramentas, quaisquer que sejam as suas naturezas, colocadas à disposição do homem para auxiliá-lo na transformação do mundo físico ou na busca de mais conhecimento. É certo que o telescópio só foi plenamente incorporado à pesquisa astronômica, revolucionando os seus métodos, décadas após a sua invenção. O mesmo pode ser dito do microscópio, na Biologia. Um agricultor que tenha sempre praticado uma agricultura primitiva, com enxada e arado de bois, não saberá o que fazer com um trator moderno que eventualmente lhe seja presenteado. As novas ferramentas exigem redefinição não só dos métodos, mas dos próprios problemas. As rupturas de paradigma associadas são muito difíceis, e geralmente só se darão plenamente, quando seus portadores houverem passado, abrindo espaço para novas gerações. Idéias científicas novas, realmente revolucionárias, geralmente exigem, para serem universalmente entendidas e absorvidas, o tempo suficiente para que toda a geração de cientistas formada antes dela saia de cena.

Desta forma é natural que o computador, como ferramenta de apoio à pesquisa científica, seja profundamente sub e mal utilizado. Isto inevitavelmente ocorre, devido à rapidez extraordinária com que estes recursos evoluem quantitativamente, em velocidade,

capacidade de memória e popularização. Esta evolução quantitativa já gerou, certamente, sucessivos saltos qualitativos, muitos deles ainda nem vislumbrados pelo mais ardoroso usuário.

Um aspecto particular que nos chama a atenção são os recursos gráficos dos novos computadores. Tão versáteis e poderosos, eles abrem novas fronteiras de pesquisa, levando já ao surgimento de uma nova ciência, a "Ciência Digital" (Ver a este respeito o artigo "*Fantastic Journeys in Virtual Labs*" em *Business Week* de 19/09/94, pp. 64-70). Contudo, em diversos Departamentos de Computação em todo o mundo, e em particular no Brasil (o da UNICAMP inclusive), computação gráfica é relegada a um plano secundário, ou simplesmente ignorada, enquanto o foco das atenções é colocado nas mesmas posições que prevaleciam nos tempos dos CPD's e dos Mainframes.

A Ciência Digital é a ferramenta mais eficaz no tratamento de diversas classes de problemas científicos complexos demais para serem adequadamente cobertos por um conjunto algebricamente tratável de teoremas e fórmulas matemáticas. Entre estas se inclui, por exemplo, a maioria dos problemas relevantes na nova Teoria do Caos (Gleick, 1987).

Mesmo quando o tratamento matemático é possível, a simulação gráfica frequentemente permite uma visão nova do problema e um reforço à intuição.

Neste capítulo, confrontando nossos próprios paradigmas, utilizaremos recursos de computação gráfica para simular diversos modelos ecológicos considerados e discutidos nos capítulos anteriores.

O computador vem revolucionando as pesquisas, porque permitiu explorar um campo onde a imaginação não alcançava. Desta forma, experimentos foram idealizados e simulados, e o pesquisador pôde visualizar em um monitor a seqüência dos acontecimentos. Estes recursos também se destacam por ajudar a ampliar a intuição e a criatividade.

Nas ciências ambientais, nas últimas décadas, o crescente número de modelos matemáticos para explicar fenômenos reais culminou com um número elevado de modelos errôneos. "Biólogos com pouca formação matemática usaram modelos matemáticos, demasiadamente simples, que tendiam a ser caricaturas da realidade" (May e Oster, 1976).

As equações matemáticas encontradas pelos biólogos, muitas vezes, tiveram origem em dados empíricos recolhidos em um estreito período de tempo. Como vimos no capítulo 2, este procedimento pode trazer erros, principalmente quando o sistema sofre modificações, perceptíveis ao olho humano, somente a longo prazo. Neste contexto, a Ciência Digital ganha

enorme importância, visto que permite "dar vida" às equações matemáticas, num curto período de tempo pode testar os modelos matemáticos e, ainda, verifica se os resultados constituem um padrão aceitável em comparação com aqueles observados na natureza.

No decorrer deste trabalho, com o objetivo de compreender os modelos ecológicos estudados, desenvolvemos diversos programas que simulam de forma gráfica e dinâmica a evolução de um sistema florestal, segundo diversos modelos alternativos.

Em minhas apresentações e discussões, junto ao pessoal ligado a área de Ciências Biológicas (Zorzatto, 1993, 1994), observei um maior interesse e compreensão quando simulações eram realizadas. A técnica de animação gráfica tornou muito mais atrativa a demonstração dos modelos. Vários conceitos inerentes aos modelos foram compreendidos com maior facilidade. Percebi que para muitos destes profissionais, técnicas estatísticas, razoavelmente simples, causavam dificuldades, sobretudo quando as equações envolviam conceitos de derivadas ou integrais. Então, recebi sugestões no sentido de elaborar programas computacionais, que mostrassem a evolução dos modelos ecológicos apresentados, de forma que pudessem ser compreendidos por usuários sem qualquer conhecimento de programação.

Neste capítulo, mostraremos resultados da simulação do Modelo das Chances Iguais (MCI) (Connell, 1978; Hubbell, 1979) e do Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado (MMCG) (Zorzatto e Amorim, 1993, 1994). Os programas, em suas várias versões, foram desenvolvidos em Turbo Pascal 6.0. para DOS, são interativos com o usuário. Cada programa pode ser executado em microcomputadores 386 ou geração posterior, com monitor VGA colorido. O modo gráfico está em 640x480 pixels. Alguns programas necessitam coprocessador numérico, para maior rapidez da simulação, devido ao elevado número de operações algébricas.

O tempo, até a eventual extinção de uma espécie ou monodominância, será avaliado para o Modelo das Chances Iguais, através de simulações, e os resultados, apresentados.

Também apresentaremos resultados e discussões do MMCG com base nas simulações realizadas a partir de hipóteses genéricas com respeito às funções de dispersão de sementes, probabilidade de germinação e sobrevivência.

4.2 - O SIMULADOR MCI-1 PARA MODELO DE CHANCES IGUAIS COM 2 COMPETIDORES

O Simulador MCI-1 mostra a evolução da competição entre duas espécies, em uma população de 100 árvores, até que se atinja o estado de monodominância, com a extinção de uma delas, ou a rodada seja abortada pelo usuário. Os resultados são apresentados dinamicamente, em quatro janelas simultâneas no monitor, através de técnicas de animação gráfica. A Janela 1 mostra uma matriz de círculos coloridos, representando as árvores em sua distribuição espacial, com a cor representando a espécie. Uma clareira é representada por um círculo preenchido com a cor de fundo. A Janela 2 mostra o contador de passos. A Janela 3 exibe em um gráfico X x Y a evolução no tempo das frequências absolutas das duas espécies. Finalmente, na quarta janela, um gráfico de barras dinâmico, mostra a evolução da distribuição de frequências das espécies.

A Figura 4.1 ilustra o instante após 500 passos de uma simulação com o MCI-1. Para esta simulação tomamos como estado inicial $N_{A0} = 50$ e $N_{B0} = 50$; após os 500 passos o estado inicial havia evoluído para $N_A = 39$ e $N_B = 61$. Na figura as cores vermelha e azul representam as espécies A e B, respectivamente.

Exemplo 4.1 - Sejam as espécies A e B competindo por espaços em um ecossistema homogêneo e isolado onde todos os estados são Estados de Chances Iguais (ECI). Assim, em cada ciclo uma árvore é morta e posteriormente substituída, segundo as hipóteses do MCI. Desta forma, descartando-se os passos neutros, caracterizados como os casos onde a clareira criada pela morte de uma árvore é colonizada por outra da mesma espécie, ficamos diante do problema da ruína do jogador. Partindo sempre do estado inicial definido por $N_{A0} = 20$ e $N_{B0} = 80$, simulamos o processo de competição até a eventual extinção de uma das espécies.

Repetindo a simulação 1000 vezes,¹ vimos o processo terminar 206 vezes (20.6%) com dominância da espécie A e 794 vezes (79.4%) de B. Como era previsto pelo TRJ, os resultados obtidos estão bem próximos das probabilidades de monodominância de A e de B, iguais, respectivamente, 0.20 e 0.80. A Figura 4.2 mostra a evolução de N_A em uma das

¹O número de vitórias de A, em 1000 simulações, segue uma distribuição Binomial com parâmetros (1000, p), onde p é a probabilidade de vitória de A em cada simulação. Pelo TRJ, $p=0.20$ e, neste caso, este número cairá, com probabilidade 95%, entre 175 e 225. O resultado obtido, 206 vitórias de A, é, portanto, perfeitamente coerente com a previsão do TRJ.

simulações, enquanto que a Figura 4.3 mostra a distribuição de frequência, nas 1.000 repetições, do total de números de passos até que uma espécie alcance a monodominância.

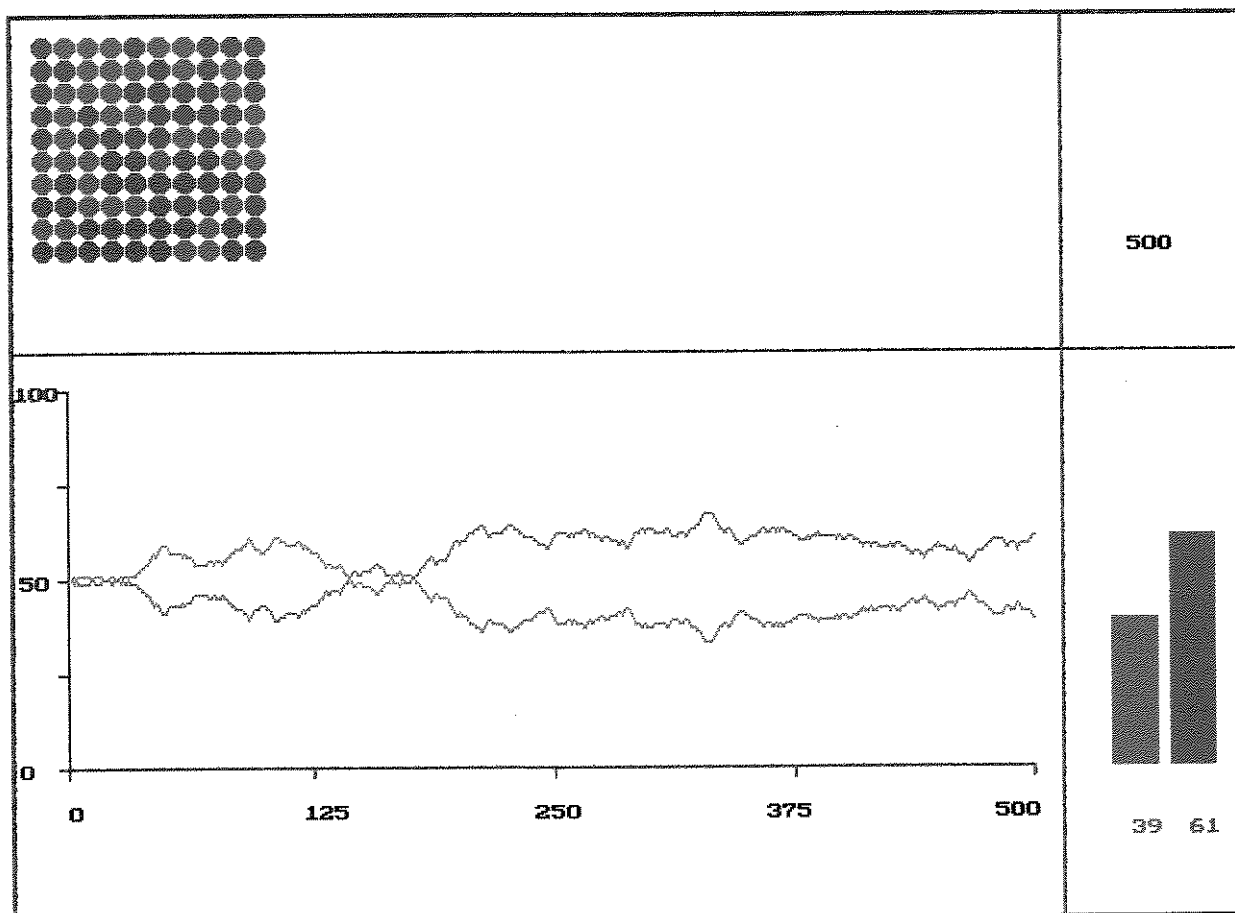


Figura 4.1 - Uma imagem "congelada" promovida pelo simulador MCI-1, com $D = 1$, após 500 passos. Os estados iniciais foram $N_{A0} = 50$ e $N_{B0} = 50$. Tempo de simulação: 15 segundos.

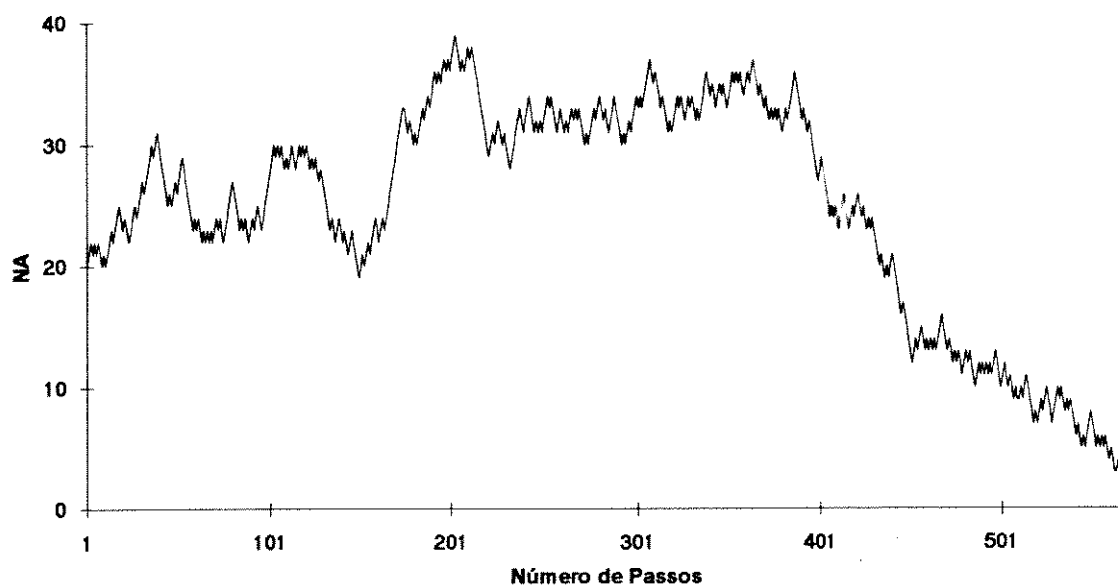


Figura 4.2. - Evolução da população total de A até sua extinção, em uma das 1000 simulações realizadas. Casos onde a morte não foi seguida por mudança de composição não foram representados.

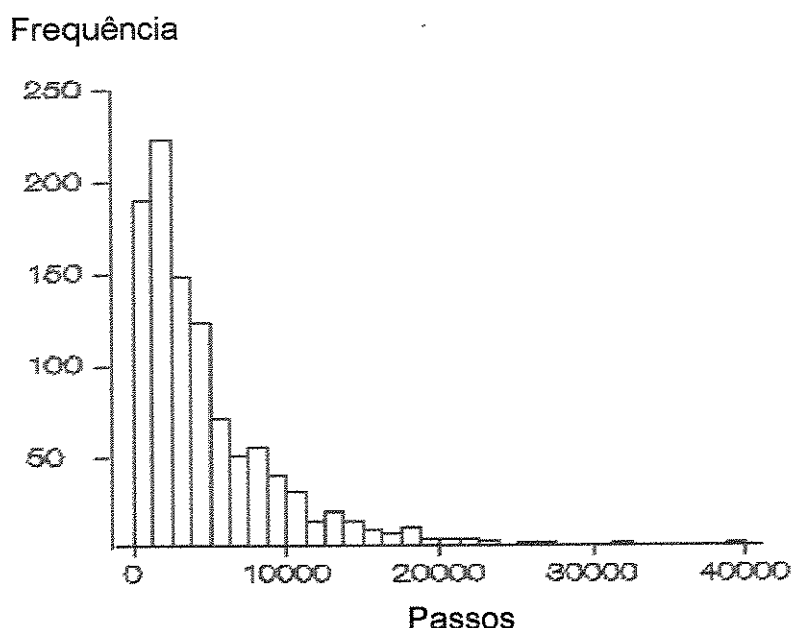


Figura 4.3 - Distribuição de frequência do número de passos até a monodominância de uma das espécies, em mil simulações, iniciando-se com $N_{A0} = 20$ e $N_{B0} = 80$.

Pelo TRJ, a esperança do número total de passos até extinção de uma das espécie, neste caso, é igual a 1.600. Nas 1.000 repetições efetuadas, o número médio de passos, descontando-se os passos neutros, foi igual a 1.618. Já o número médio de passos totais foi igual a 4.534. A distribuição destes valores é mostrado na Figura 4.3.

4.3 - O SIMULADOR MCI-2 PARA O MCI COM VÁRIOS COMPETIDORES

O MCI-2 generaliza o MCI-1 pela possibilidade de se considerarem até 14 espécies numa floresta de 1.600 árvores. De fato, o número de espécies em competição é limitado apenas pelo número de cores no Turbo Pascal 6.0, e o número de árvores pelo espaço disponível e pela resolução da tela gráfica. As Figuras 4.4 *a* - *d* ilustram a saída no monitor para 14 espécies em competição. A exemplo do MCI-1, as imagens no monitor são apresentadas dinamicamente em 3 janelas simultâneas.

Exemplo 4.2 - Sejam 14 espécies competindo por espaços em um ecossistema homogêneo e isolado, onde todos os estados são ECI's. Começando com N_i árvores da espécie i , para $0 < i < 15$, conforme a Figura 4.4 *a*, simulamos a competição entre as espécies durante

1.100.000 passos (morte de uma árvore, seguida de colonização da clareira formada) . As Figuras 4.4, *a*, *b*, *c* e *d* mostram as imagens resultantes desta simulação particular, após 0, 100.000, 300.000 e 600.000 de passos, respectivamente. Note-se a evolução das frequências das espécies, com a sucessiva extinção de diversas delas e a crescente hegemonia de outras, com a crescente degradação da biodiversidade, e a convergência inexorável ao estado de monodominância de espécie. Nesta particular simulação, a monodominância foi finalmente atingida após 1.089.000 passos, com a vitória final da espécie 9, representada pela cor azul claro. O Tempo de simulação foi de 12 segundos a cada 5.000 passos.

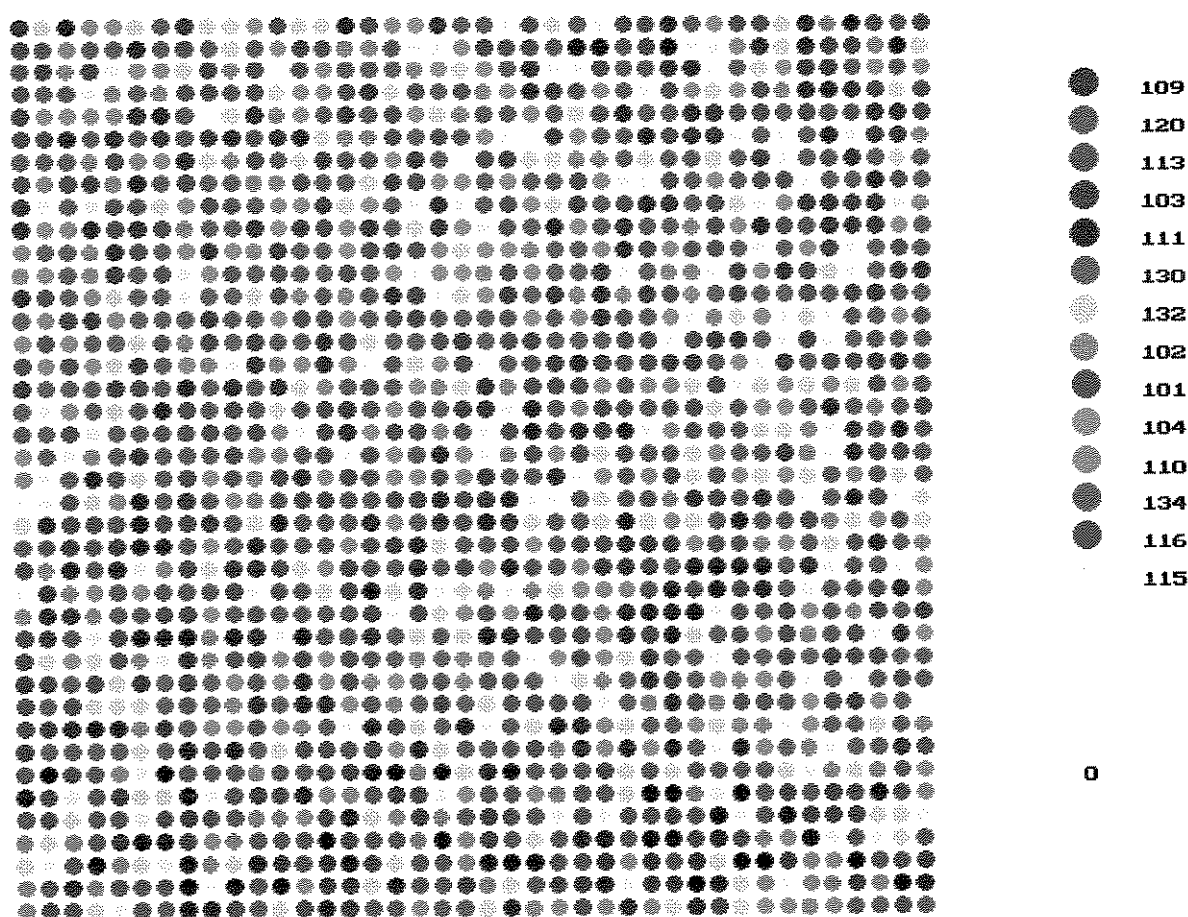


Figura 4.4 *a* - Imagem congelada promovida pelo simulador MCI-2 no início da simulação (após 0 passos). Os números à direita dos círculos maiores representam as frequências iniciais das espécies.

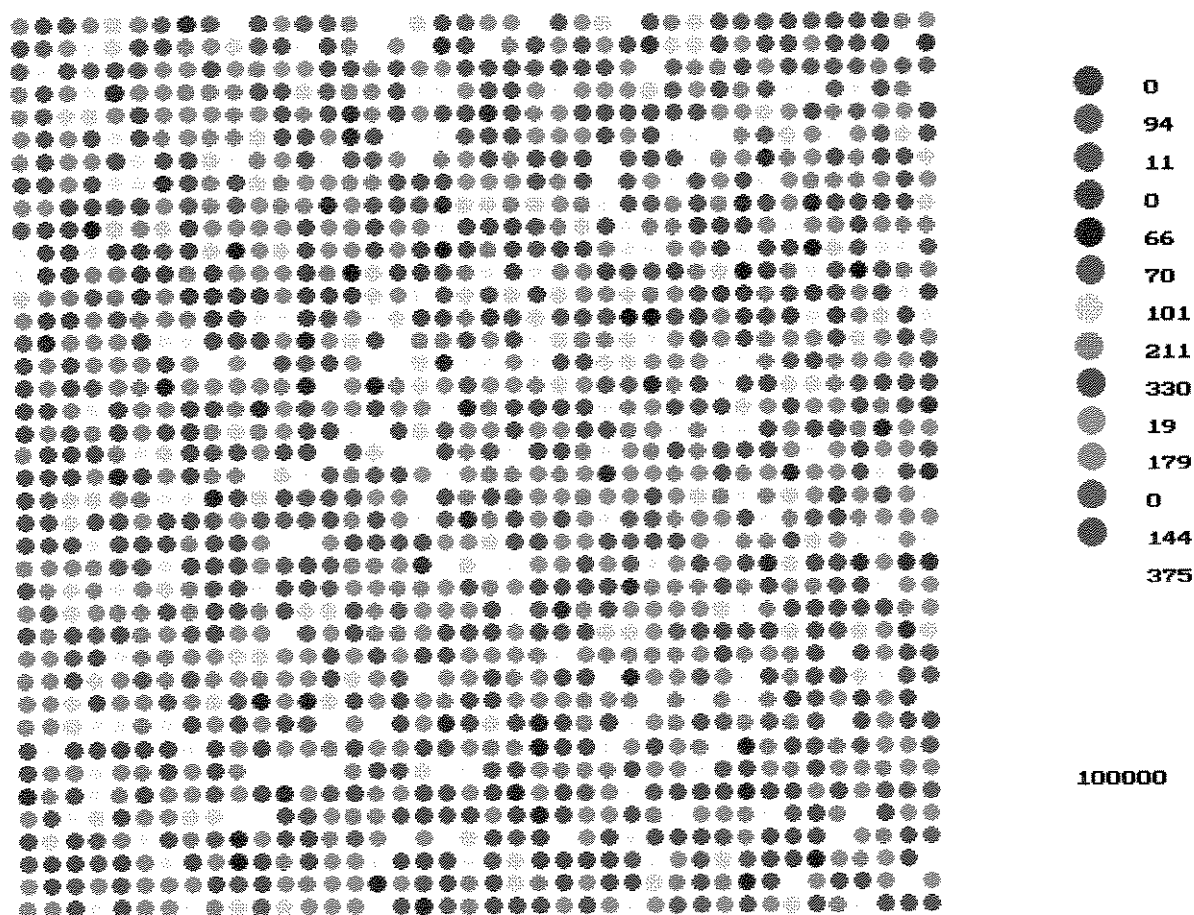


Figura 4.4 *b* - Imagem congelada promovida pelo simulador MCI-2 após 100.000 passos. Os números à direita dos círculos maiores representam as frequências absolutas das espécies após 100.000 passos, partindo das frequências descritas na Figura 4.4 *a*. Note-se que, neste ponto, já ocorreu a extinção de 3 espécies.

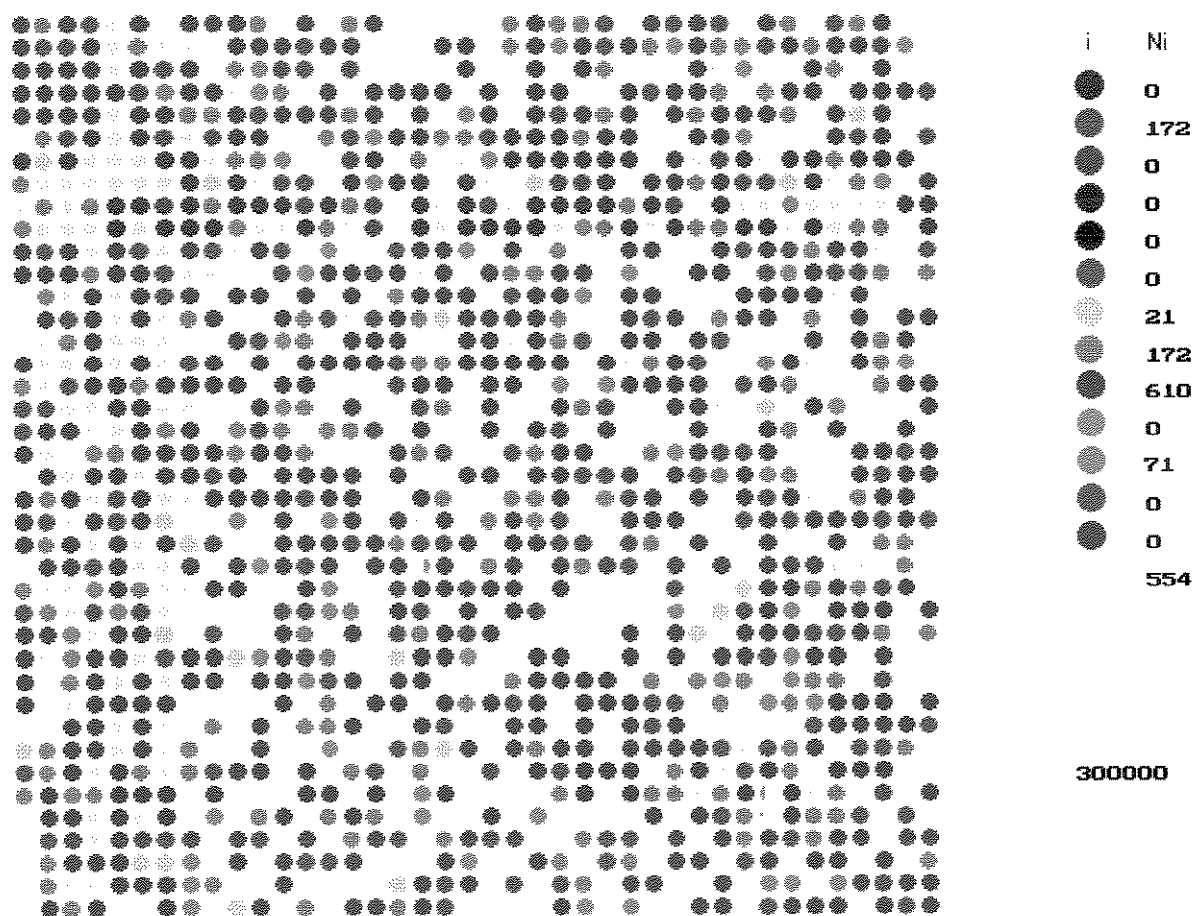


Figura 4.4 c - Imagem congelada promovida pelo simulador MCI-2 após 300.000 passos. Os números à direita dos círculos maiores representam as frequências absolutas das espécies após 300.000 passos, partindo das frequências descritas na Figura 4.4 a. Note-se que, neste ponto, já ocorreu a extinção de 8 espécies.

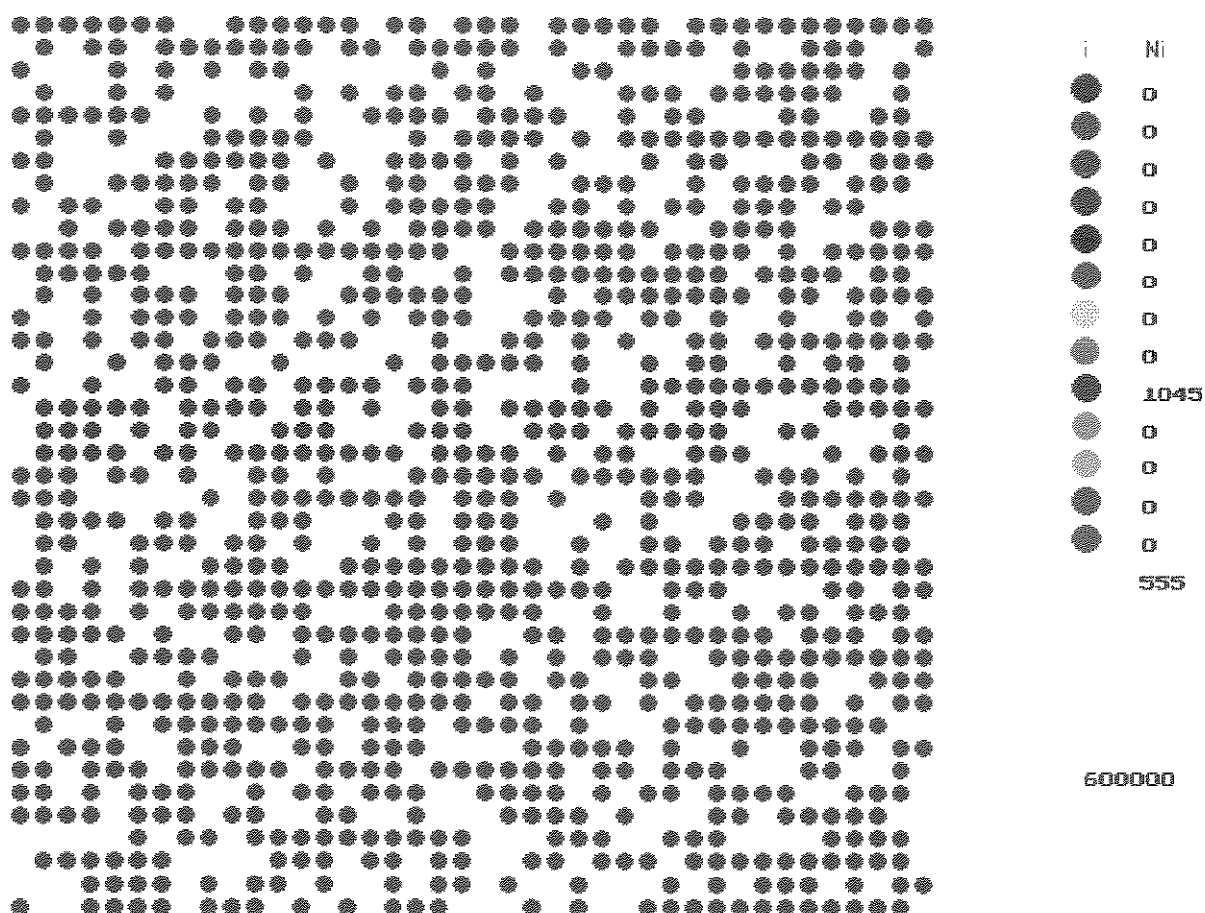


Figura 4.4 *d* - Imagem congelada promovida pelo simulador MCI-2 após 600.000 passos. Os números à direita dos círculos maiores representam as frequências absolutas das espécies após 600.000 passos, partindo das frequências descritas na Figura 4.5 *a*. Note-se que, neste ponto, já ocorreu a extinção de 12 espécies.

4.4 - O MODELO DA MORTALIDADE COMPENSATÓRIA GENERALIZADO

O Modelo de Chances Iguais não contém nenhum mecanismo implícito de compensação, estando submetido às determinações do Teorema da Ruína do Jogador. A degradação progressiva da biodiversidade e a convergência final ao estado de monodominância de espécie é, assim, inevitável em ecossistemas isolados governados por este modelo.

A existência da biodiversidade em ecossistemas reais e a inadmissibilidade científica de uma visão teleológica da natureza sugerem, portanto, a necessidade de mecanismos internos automáticos e auto-regulados de compensação, que sejam fundamentados fisicamente. O modelo das margaridas¹ claras e escuras (Lovelock, 1991) fornece um exemplo simples e elegante destes mecanismos.

O MCI pode ser facilmente alterado no sentido de se introduzirem mecanismos de auto-regulação. Uma forma simples seria fazer as chances de sucesso das espécies variarem, a cada passo, em função de seus afastamentos em relação ao estado de equilíbrio.

Exemplo 4.3 - Voltamos a considerar a situação do Exemplo 4.2, introduzindo agora o seguinte mecanismo de regulação : em cada passo, a probabilidade de morte de um indivíduo da espécie i continua igual a N_i/N , como no MCI, mas a probabilidade de colonização de uma clareira pela variedade i varia como uma função monótona decrescente de $(N_i - N_{i0})$. Em particular, neste exemplo, fizemos esta probabilidade igual a $(2N_{i0} - N_i)/N$ [Esta lei de compensação foi escolhida, neste exemplo, por sua extraordinária simplicidade de simulação pela criação de uma "floresta reversa" onde o que ocorre em cada passo na floresta, ocorre aqui de forma invertida]. A Figura 4.5 mostra a imagem resultante desta simulação particular, após 1.000.000 de passos. Note-se que agora a degradação progressiva da biodiversidade não mais ocorre. Nesta particular simulação, após 1.000.000 de passos, as frequências absolutas das 14 espécies estão próximas das frequências iniciais descritas na Figura 4.4 *a*. A Figura 4.6 mostra a evolução das frequências a cada 50.000 passos.

¹Lovelock (1991) apresenta modelos da evolução margaridal versus luminosidade solar, pp. 34.

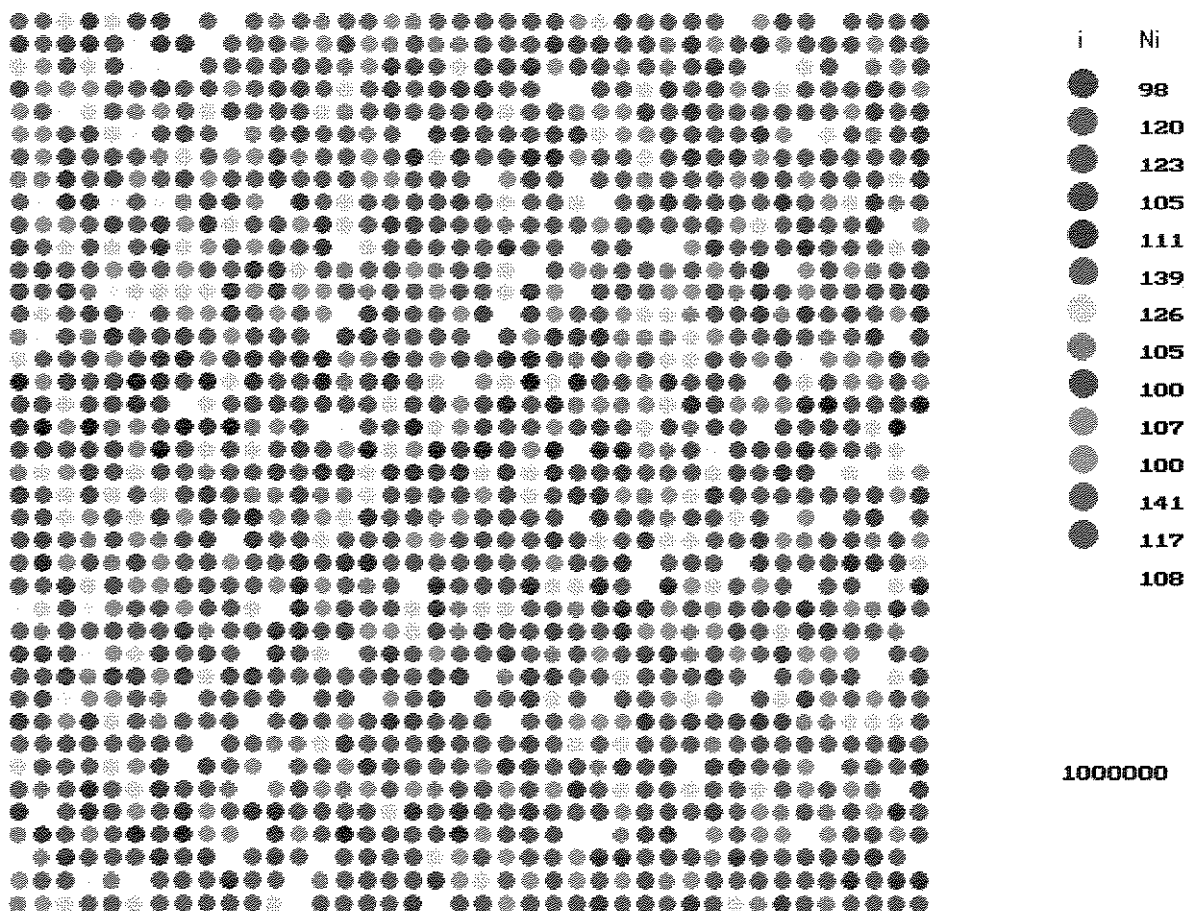


Figura 4.5 - Resultado da simulação, após 1.000.000 passos, partindo da situação inicial, descrito na Figura 4.4 *a*, após introdução de um Mecanismo Interno de Compensação.
[Tempo de simulação: 12 segundos a cada 5.000 passos].

Vimos como o mecanismo adotado de auto-regulação estabilizou o ecossistema, assegurando a permanência da biodiversidade, próximo ao estado de equilíbrio. Não nos preocupamos aqui em fundamentar fisicamente o mecanismo adotado. As chances competitivas de uma espécie em desvantagem numérica relativamente à composição de equilíbrio aumentam, mas não procuraremos explicar por quê.

●	109	110	109	114	106	114	104	112	113	109	107	104	109	121	104	108	97	103	113	107	98
●	120	113	131	118	110	120	129	116	106	115	133	107	125	117	129	129	123	118	130	116	120
●	113	122	119	117	118	109	103	117	109	106	117	99	109	115	103	107	114	121	114	108	123
●	103	96	97	107	96	116	96	105	104	105	81	99	100	114	96	110	105	94	98	110	105
●	111	102	116	109	115	109	119	95	129	105	115	113	108	106	107	106	120	113	104	119	111
●	130	138	125	111	132	126	140	127	119	139	131	125	140	133	132	119	135	125	116	122	139
●	132	132	142	138	136	140	129	146	118	144	142	127	135	130	132	118	135	136	152	126	126
●	102	104	94	108	107	100	92	93	111	103	94	94	114	102	111	98	93	107	89	89	105
●	101	93	104	105	97	104	95	107	103	103	91	109	98	94	102	101	100	103	104	102	100
●	104	110	104	98	104	103	106	113	120	109	105	110	99	95	93	107	115	114	94	107	107
●	115	112	104	104	111	113	133	104	111	99	118	120	100	103	123	101	115	101	109	117	100
●	134	149	129	146	144	128	129	133	127	129	138	146	126	133	130	138	138	147	138	140	141
●	116	114	117	119	118	114	113	120	117	117	110	138	118	128	124	116	111	115	118	108	117
○	110	105	109	106	106	104	112	112	113	117	118	109	119	109	114	128	113	103	121	119	108

Figura 4.6 - Evolução das frequências das espécies a cada 50.000 passos, na presença de um mecanismo interno de compensação. A primeira coluna representa as frequências iniciais das espécies.

O Modelo da Mortalidade Compensatória (MMC), por outro lado, se baseia no princípio de que os predadores específicos tendem a se aglomerar nas vizinhanças de sua fonte de alimento, para sugerir um mecanismo eficaz de auto-regulação: onde uma árvore espalha mais densamente suas sementes é também onde os predadores desta semente se concentram mais abundantemente; isto torna a vizinhança de uma árvore inóspita a outras de mesma espécie, abrindo assim nichos propícios à colonização por espécies distintas, não vulneráveis àquele predador.

Nós generalizamos este modelo, dando-lhe também uma roupagem rigorosa e formal. Estabelecendo leis probabilísticas encadeadas, para cada evento componente da sequência que caracteriza o ciclo reprodutivo completo das espécies : geração, espalhamento geográfico e germinação das sementes; sobrevivência da plântula ano a ano até o estágio adulto e , finalmente, a morte natural do indivíduo.

O modelo composto é absolutamente flexível, permitindo a escolha das leis individuais da cadeia , que se ajustem a quaisquer hipóteses ou cenários. A ação do vento - ou de outros agentes ativos no espalhamento das sementes; a intervenção humana na exploração comercial

de certas espécies; o efeito da idade no vigor reprodutivo dos indivíduos são, entre tantos outros, aspectos que são facilmente modeláveis, gerando-se cenários complexos, cujas propriedades globais podem ser determinadas, tanto algébrica quanto graficamente, sem dificuldades.

4.4.1 - O Simulador FlorTrop

O FlorTrop² simula, segundo as hipóteses do MMCG, a propagação de uma espécie a partir de uma única árvore posicionada no centro do monitor. O programa é interativo com o usuário, e permite a entrada dos parâmetros: distância média de queda das sementes, distâncias médias e desvios padrões para as curvas de germinação, sobrevivência das plântulas, etc... Também permite a entrada do número médio de sementes da árvore padrão e da probabilidade de sobrevivência mínima e máxima associada às curvas de sobrevivência.

Nos exemplos a seguir, usaremos o FlorTrop para explorar a flexibilidade do MMCG para gerar um cenário específico. Os resultados da simulação gráfica serão apresentados de forma detalhada e, na próxima seção, abordaremos o Procedimento Tempo_Vida, do FlorTrop, relacionado com o tempo de vida da árvore adulta.

Exemplo 4.4 (Parte 1) - Numa floresta existe um único exemplar de uma dada espécie de árvore. Adulto, em pleno vigor reprodutivo, lança anualmente uma carga de sementes viáveis cujo número se distribui como uma $N(\mu, \sigma^2)$, onde tanto a média μ , como a variância σ^2 são funções da idade. Como aqui estamos considerando um ano específico, que vamos denominar Ano 0, fixamos $\mu=10.000$ e $\sigma^2=250.000$. As sementes são dispersas segundo lei probabilística de distribuição, exponencial bivariada, com centro na árvore mãe e parâmetro de dispersão $\theta = 50$ metros, e com coordenadas independentes. A dispersão resultante é ilustrada graficamente na Figura 4.7, onde a cor verde está associada à densidade de sementes. Note-se que a lei probabilística escolhida para governar a distribuição das sementes implica num espalhamento simétrico em torno da origem; isto não é, de forma alguma, inevitável. Nos exemplos seguintes acompanharemos os destinos desta geração de sementes, até a eventual chegada da idade adulta de seus desdobramentos.

²FlorTrop: Sigla correspondente a abreviação de Floresta Tropical. O simulador foi desenvolvido em linguagem Turbo Pascal 6.0.

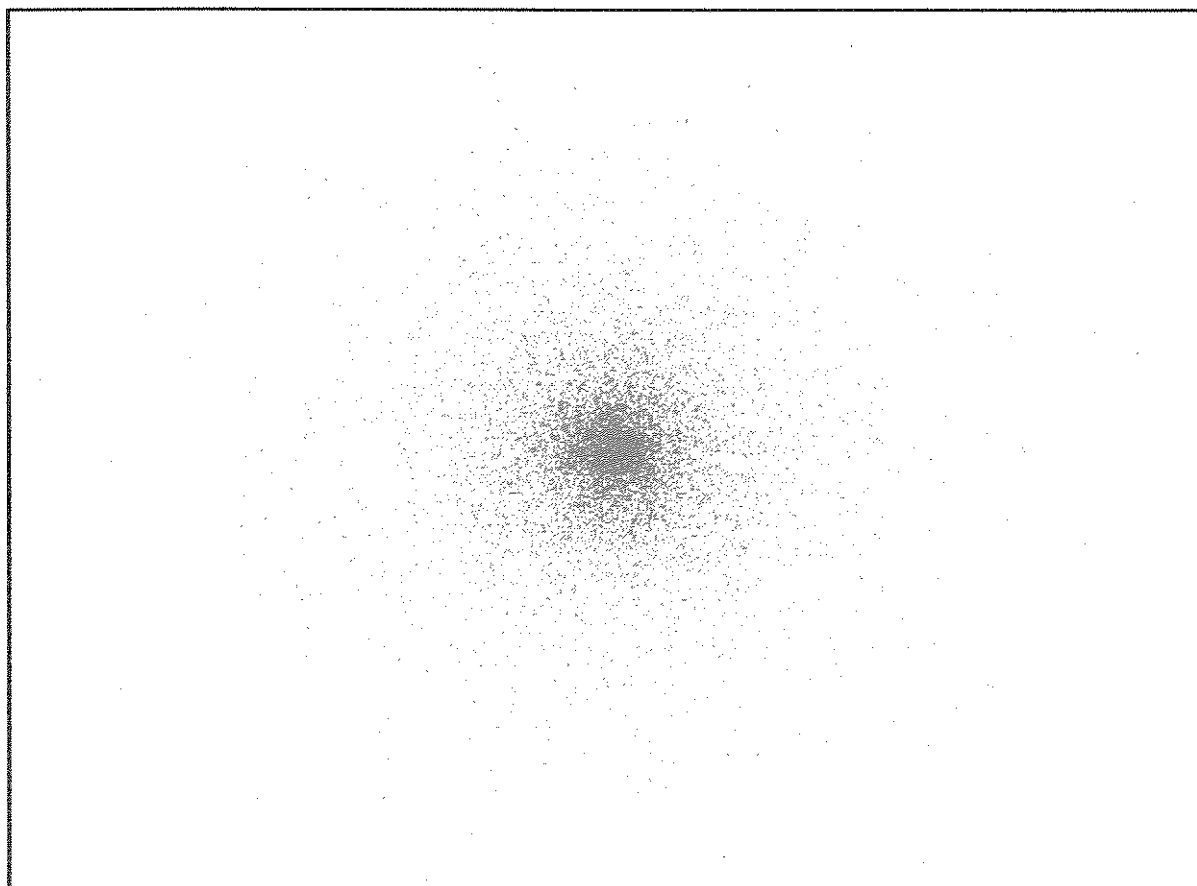


Figura 4.7 - Dispersão de sementes ao redor da árvore mãe, segundo uma distribuição exponencial bivariada de parâmetro $\theta = 50$ metros e coordenadas independentes.

Exemplo 4.4 (Parte 2) - Considere-se, que no período de lançamento das sementes, prevaleciam na região ventos de Nordeste, favorecendo o espalhamento das sementes a Sudoeste da árvore mãe. Uma maneira simples e elegante de se modelar esta característica consiste em se fazer o parâmetro θ variar em função da direção considerada. Na Figura 4.8 temos uma variante da situação anterior, onde a ação do vento é facilmente notada.

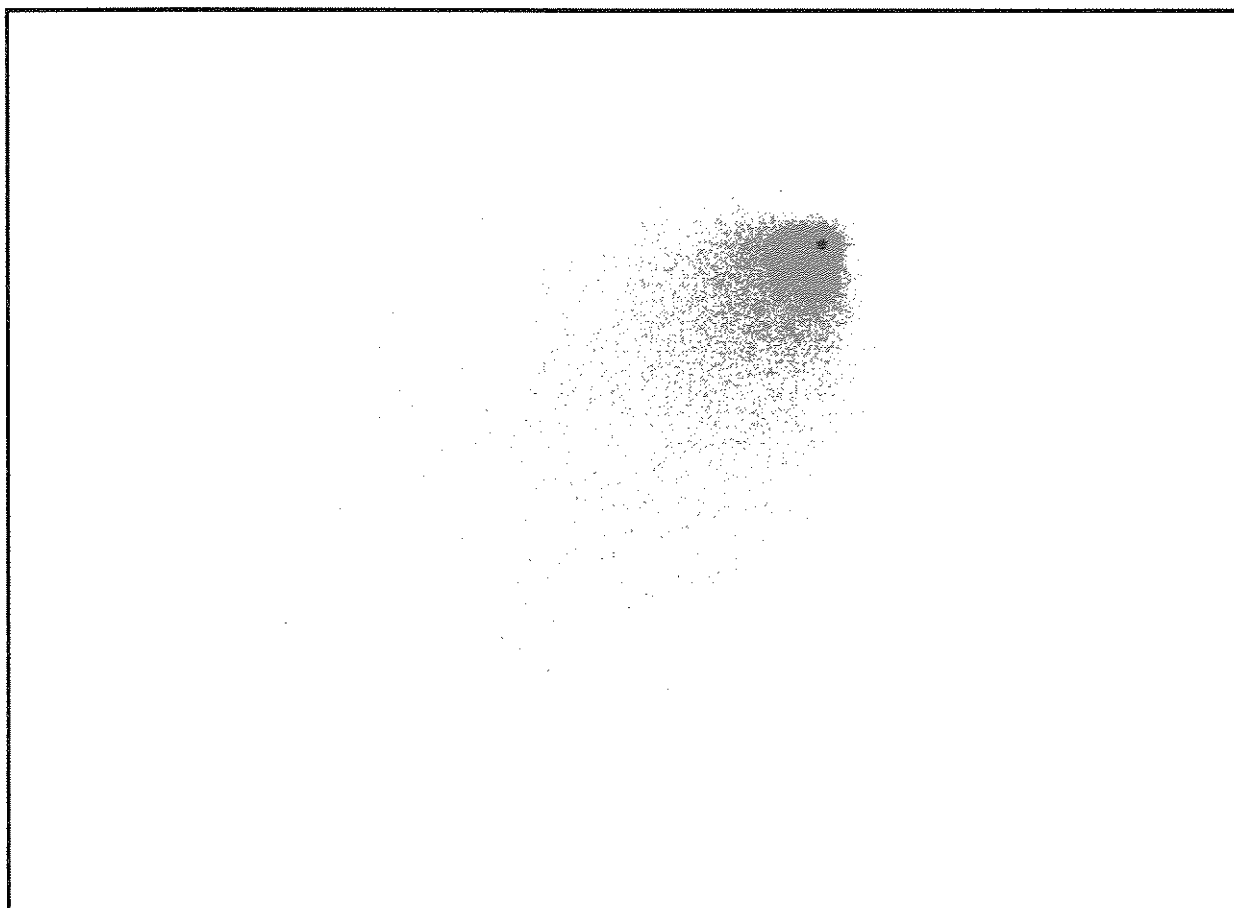


Figura 4.8 - Dispersão de sementes ao redor da árvore mãe, segundo uma distribuição bivariada de parâmetro θ dependente da direção de queda.

Exemplo 4.4 (Parte 3) - Deixemos de lado a ação do vento. Em todo o trabalho a seguir aplicamos o conceito de aditividade de efeitos. Em particular, a concentração de sementes num determinado ponto pode ser a soma da contribuição de vários indivíduos vizinhos da mesma espécie; no nosso modelo, é esta concentração resultante que determinará a hospitalidade local aos predadores e a conseqüente inospitalidade às sementes. A Figura 4.9 mostra a distribuição de sementes resultante da contribuição de 5 árvores em estágios reprodutivos diferentes, com número de sementes viáveis dados por $N(10.000, 250.000)$ e $\theta = 50$ m (duas árvores), $N(5.000, 80.000)$ e $\theta = 30$ m, $N(3.000, 40.000)$ e $\theta = 25$ m e $N(1.000, 2.500)$ e $\theta = 20$ m.

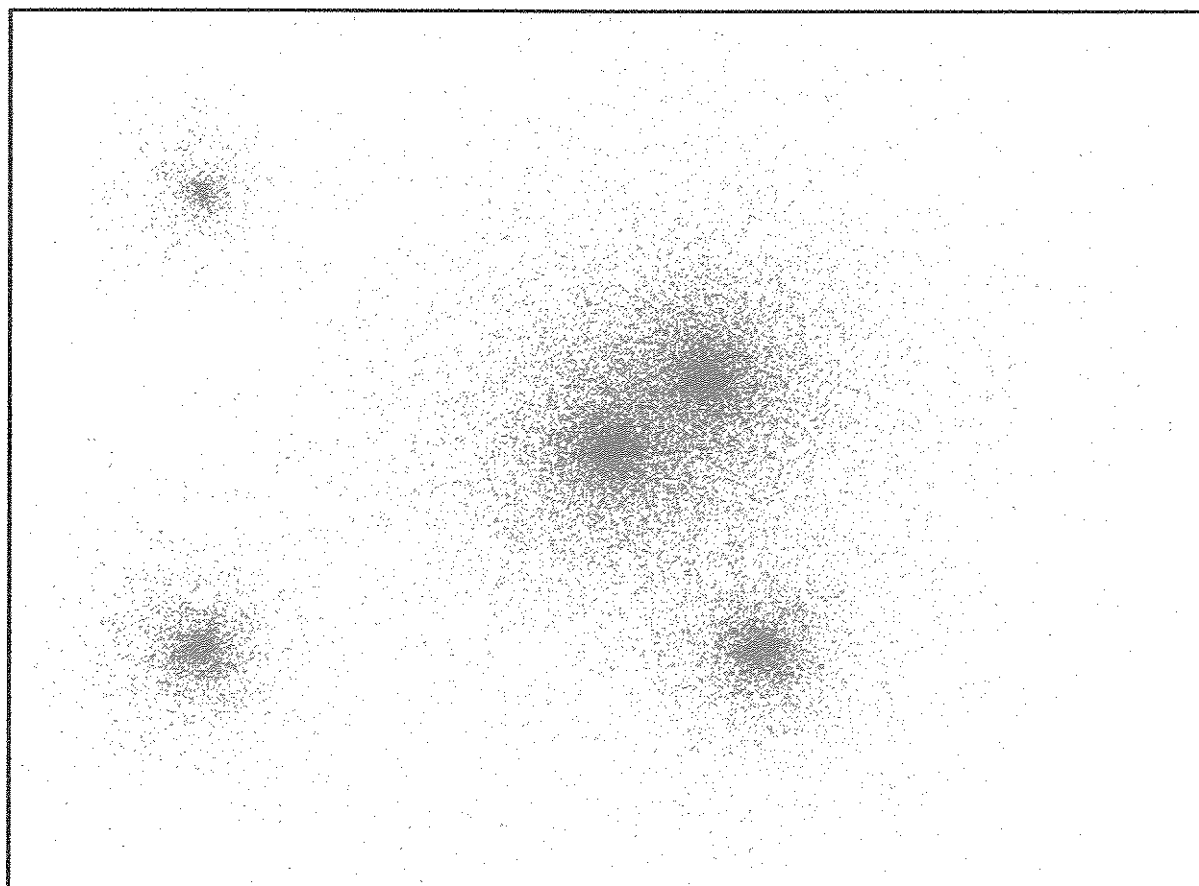


Figura 4.9 - Dispersão de sementes promovida por 5 árvores, com parâmetros de dispersão e números de sementes viáveis diferentes, conforme Exemplo 4.4 (parte 3).

Exemplo 4.4 (Parte 4) - O grau de hospitalidade de um local a uma dada semente, definido como a probabilidade de que uma semente caída neste local consiga germinar, promovendo-se ao estágio seguinte, de plântula, foi modelado por:

$$P(\text{germinação} / r) = g(r, \alpha) = [P_{gmin} + (P_{gmax} - P_{gmin})] \cdot \Phi\left(\frac{r - \mu_g}{\sigma_g}\right) \quad (4.4.1)$$

onde r é a distância eficaz, conforme definido no Capítulo 3. Para simetria, a direção foi feita irrelevante. $P_{max} \neq 1$ subentende a ação dos agressores não específicos. Neste exemplo, fizemos $P_{gmax} = 0.10$, $P_{gmin} = 0$, $\mu_g = 50\text{m}$ e $\sigma_g = 50\text{ m}$. A Figura 4.10 ilustra a função de

probabilidade de germinação dada por (4.4.1), enquanto que a Figura 4.11 mostra a distribuição das plântulas resultante da aplicação desta função de hospitalidade à distribuição de semente da Figura 4.7. Nota-se aqui a maior concentração de plântulas a meia distância da origem, justamente na região anular em torno da árvore mãe, onde foi alcançado o melhor compromisso entre densidade de semente e hospitalidade local.

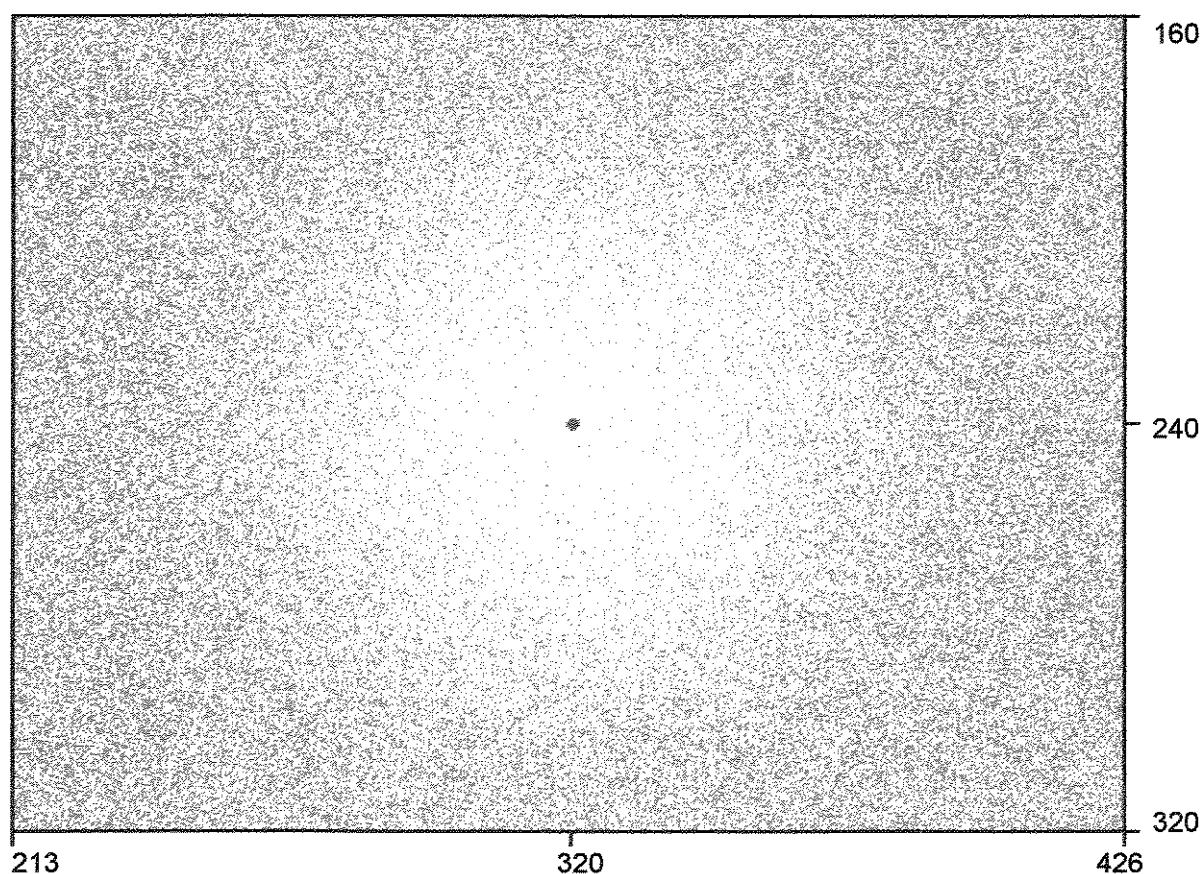


Figura 4.10 - A densidade da cor verde representa a hospitalidade para as plântulas (pós-germinação) em relação à árvore mãe, aqui ilustrada pelo círculo verde escuro. A figura recebeu uma ampliação em relação à escala da Figura 4.7.

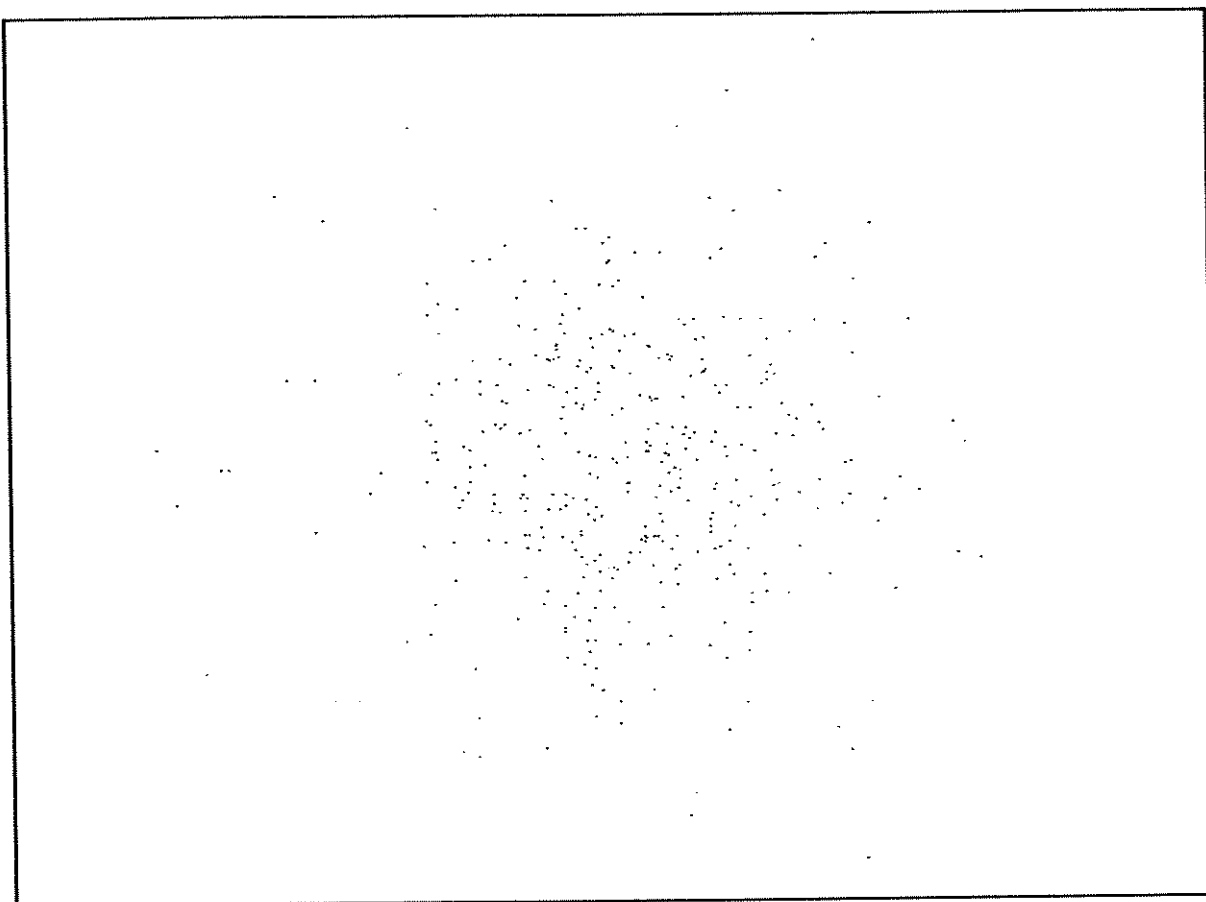


Figura 4.11 - Distribuição das plântulas resultantes da safra de sementes, Ano 0, descritas na Figura 4.7, sujeitas à função de probabilidade de germinação (4.4.1).

Exemplo 4.4 (Parte 5) - As plântulas são também sujeitas à ação dos predadores específicos, e muitas não sobreviverão ao primeiro ano. As chances de sobrevivência são governadas por leis probabilísticas em função da posição, semelhantes às que governaram as probabilidades de germinação das sementes. Como sempre, a flexibilidade de escolha é ilimitada; aqui adotamos

$$P_i = P_{imin} + (P_{imax} - P_{imin}) \cdot \Phi\left(\frac{r - \mu_i}{\sigma_i}\right), \quad (4.4.2)$$

com $i = 1$, $P_{imin} = 0.02$, $P_{imax} = 0.25$, $\mu_1 = 50$ e $\sigma_1 = 20$. Na Figura 4.12 *a* está a imagem gráfica da função que representa a composição das curvas de (1) distribuição de sementes,

(2) germinação das sementes, (3) sobrevivência das plântulas através do primeiro ano e (4) sobrevivência das plantas jovens no segundo ano. Esta função é que governará as chances de surgimento de surgimento de plantas jovens de 2 anos em cada local. Note-se que estas chances se adensam numa região de forma anular, a meia distância da origem, decrescendo radialmente em ambas as direções: aproximando-se ou afastando-se do centro. Para o i -ésimo ano, $i = 2, 3$, tomamos a função de sobrevivência dada por (4.4.2) com $P_{2min} = 0.05$, $P_{2max} = 0.30$, $P_{3min} = 0.075$, $P_{3max} = 0.50$, $\mu_2 = \mu_3 = 50$ e $\sigma_2 = \sigma_3 = 20$. A Figura 4.12 *b* mostra as plântulas sobreviventes após 1 ano, daquelas que apareceram na Figura 4.11.

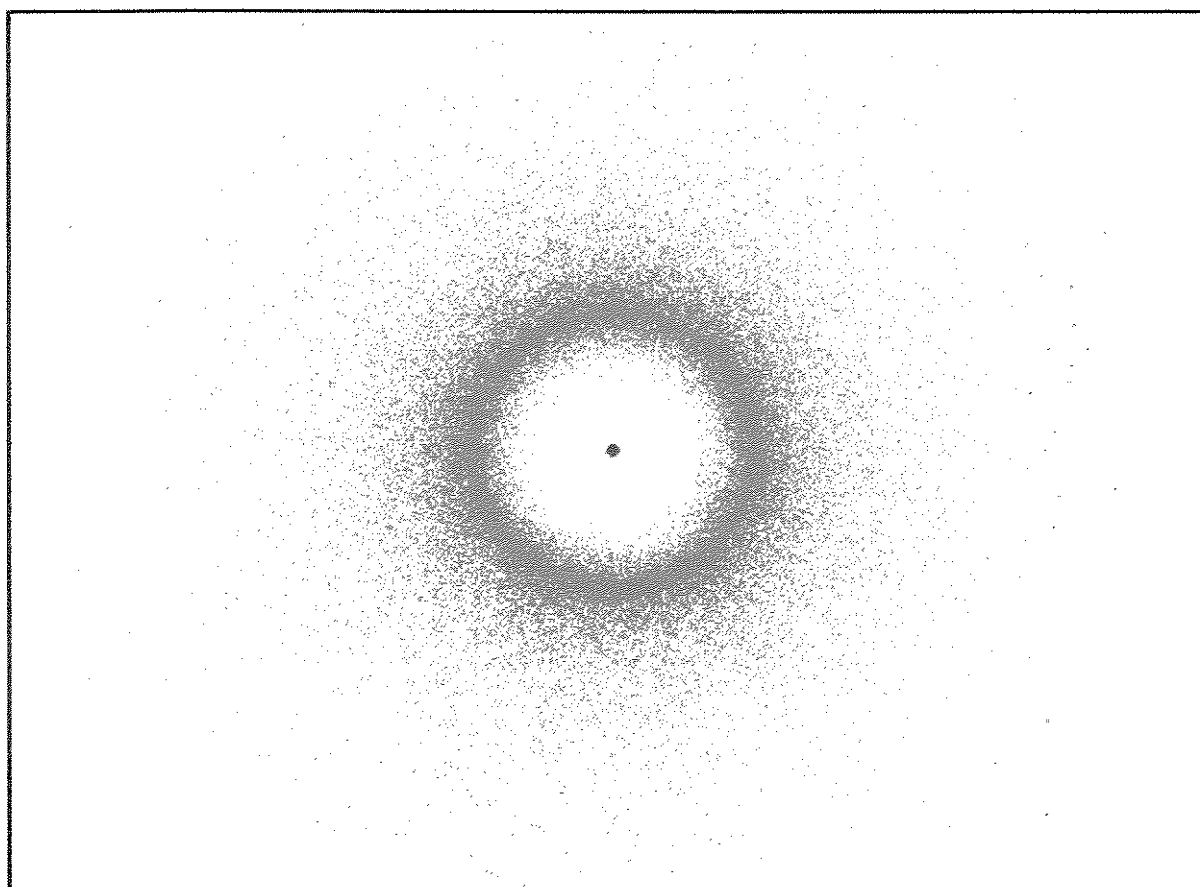


Figura 4.12 *a* - Curva de Recrutamento Populacional resultante das funções de Dispersão de Sementes, Probabilidade de Germinação e Sobrevivência das Plântulas. A área circular onde a cor verde é mais densa apresenta a maior probabilidade de surgimento de um novo adulto.

Exemplo 4.4 (Parte 6) - As figuras subseqüentes mostram a evolução ano a ano, nos próximos 3 anos dos desdobramentos das sementes espalhadas no Ano 0. Aplicamos a cada ano a função de probabilidade de sobrevivência correspondente. Note-se o reduzido número de casos bem sucedidos de descendentes geradas no Ano 0.

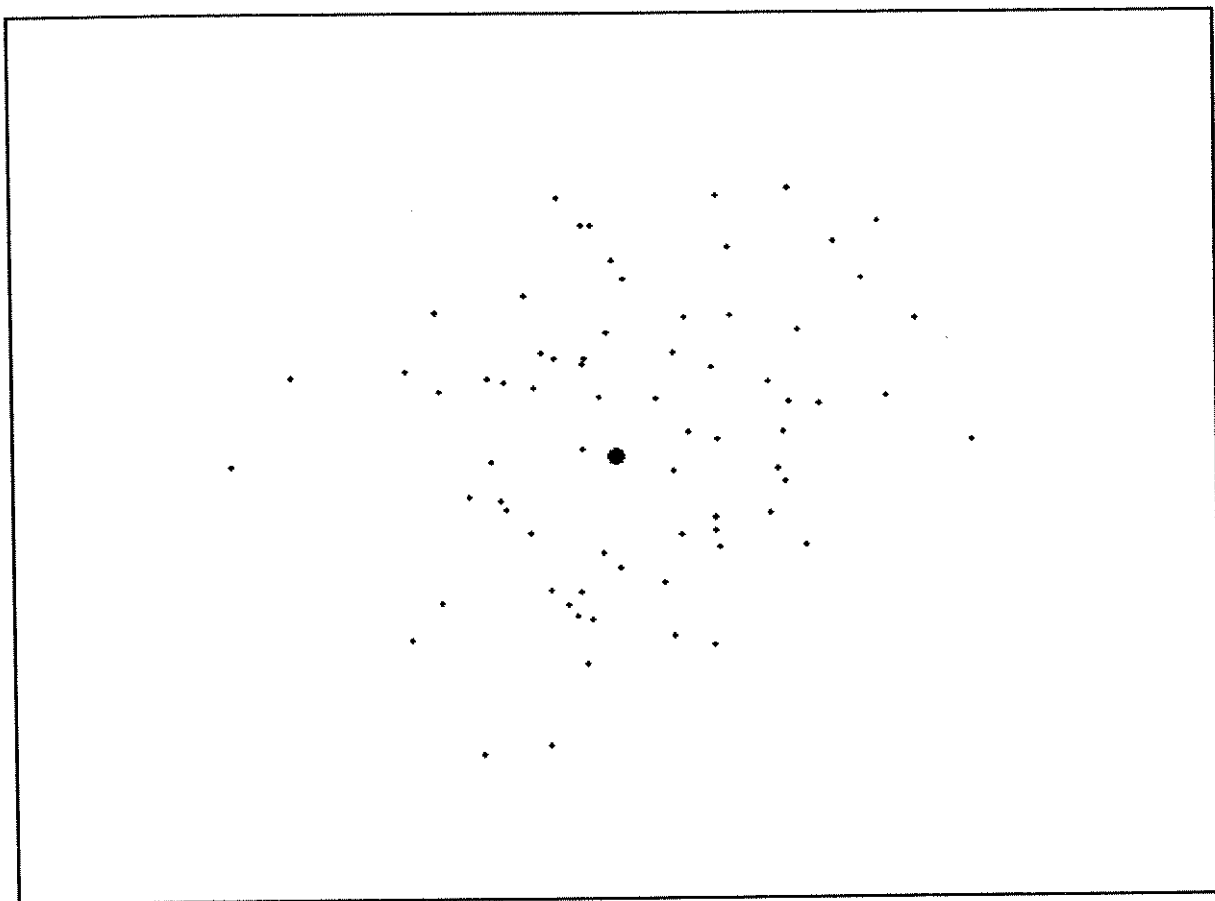


Figura 4. 12 *b* - Distribuição das plântulas, com origem na safra de sementes do Ano 0, que sobreviveram ao Ano 1.

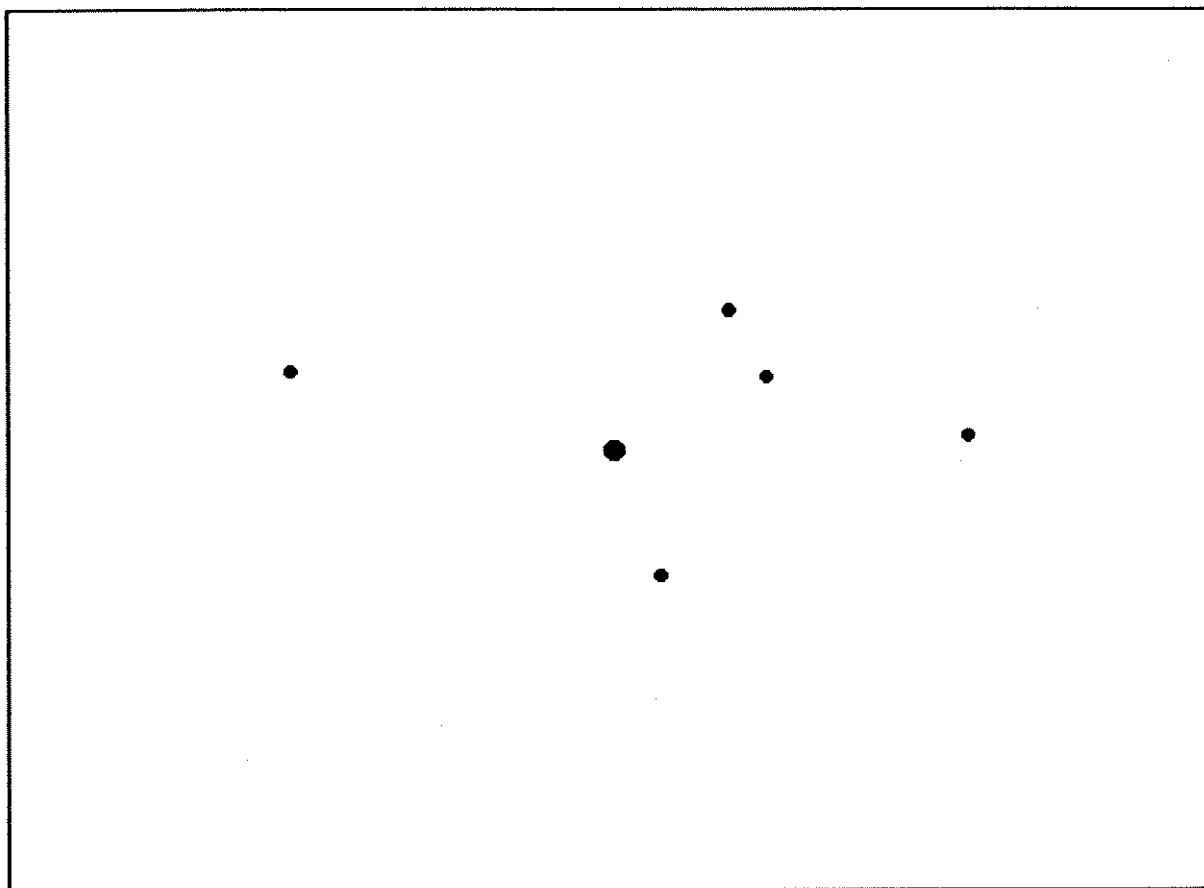


Figura 4.12 *c* - Plantas jovens, com dois anos, que sobreviveram das plântulas ilustradas na Figura 4.11.

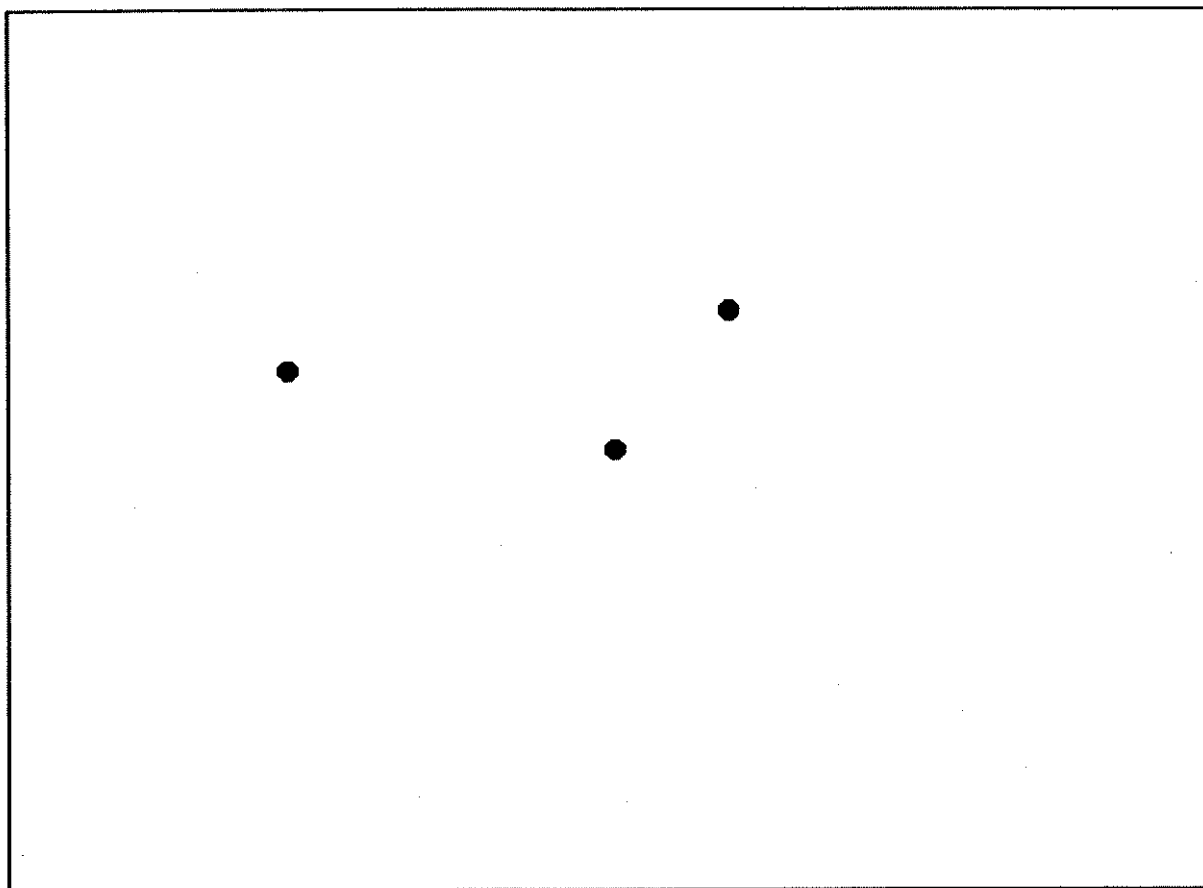


Figura 4.12 *d* - Duas árvores adultas jovens, com origem no ano 0, sobreviventes aos estágios de plântulas (ano 1) e plantas jovens (ano 2). A árvore central é a árvore mãe.

Exemplo 4.4 (Parte 7) - Até aqui consideramos a geração do Ano 0 isoladamente, sem a sobreposição de sucessivas gerações de sementes e seus desdobramentos. Esta isolação da Geração 0, permite ilustrar de forma didática a ação acumulada dos fatores de predação nos diversos estágios da planta. Aqui vamos considerar as coisas acontecendo como na natureza, com a sobreposição de gerações. A Figura 4.13 *b* mostra a situação completa no Ano 4, onde vemos as descendentes da Geração 0, já adultas e não mais sujeitas à morte por predadores e entrando na fase reprodutiva, com o lançamento de suas primeiras cargas de sementes. Com as árvores adultas convivem plântulas de 0 e 1 ano e árvores jovens com 2 e 3 anos.

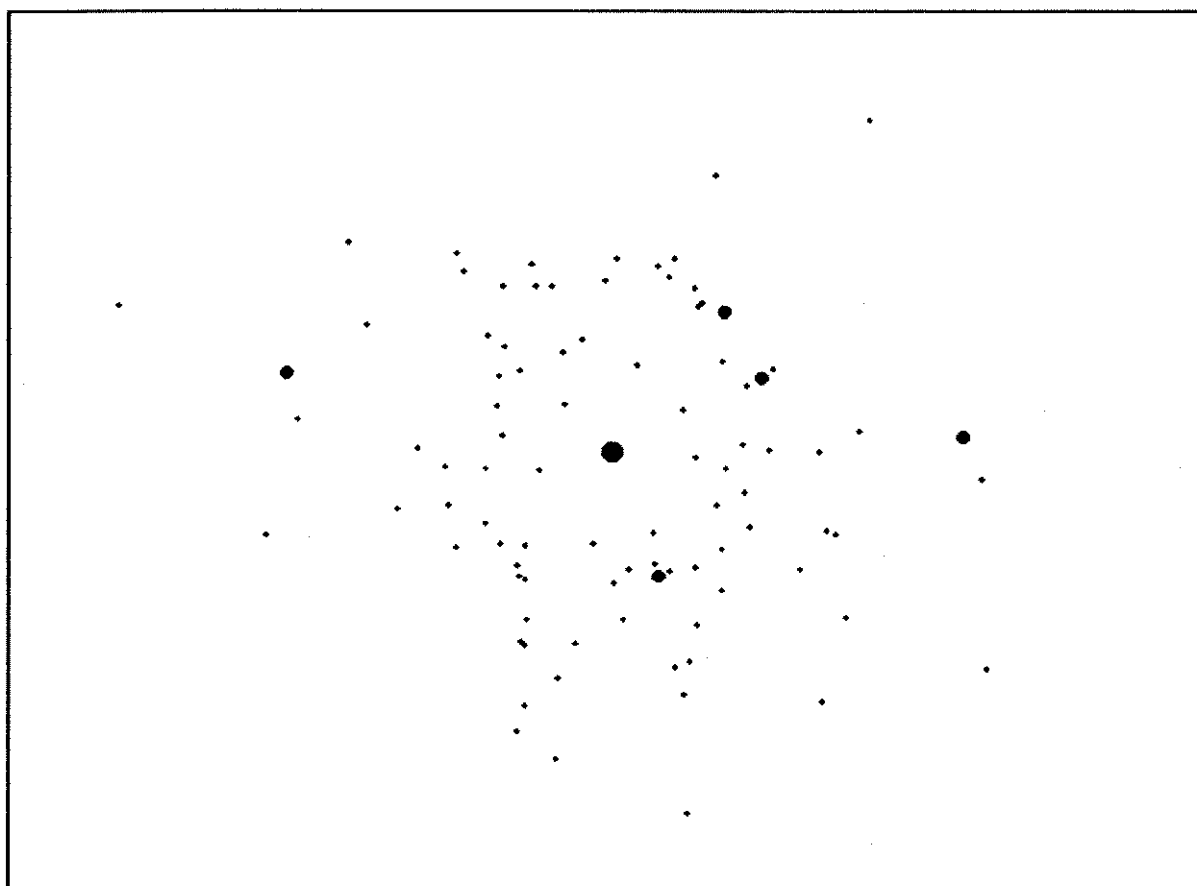


Figura 4.13 *a* - Ilustração da árvore adulta (no centro) e seus descendentes. As cinco plantas de dois anos (círculos intermediários) tiveram origem na primeira safra, no Ano 0, enquanto que as plântulas de um ano (círculos menores) são conseqüências da safra posterior, ano 1.

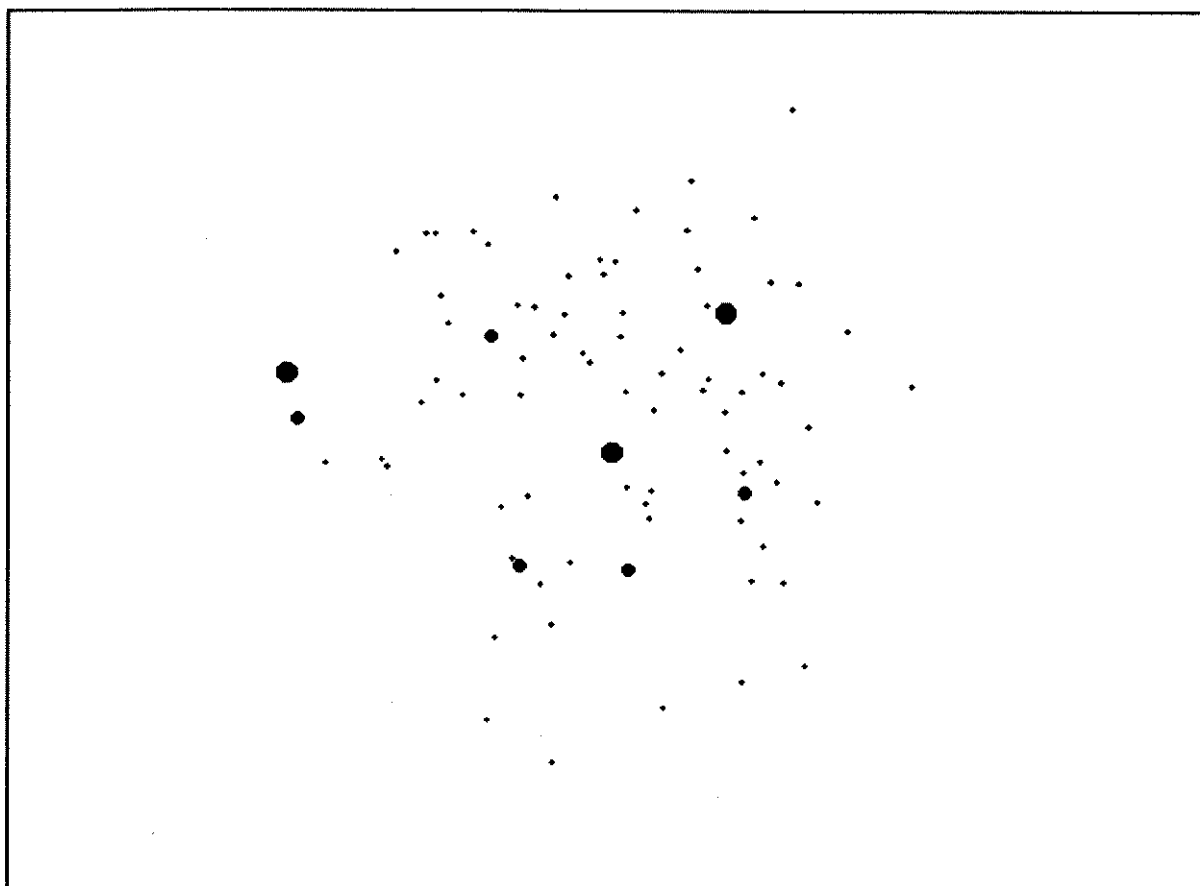


Figura 4.13 *b* - Ilustração da árvore mãe (no centro) e seus descendentes. As outras duas árvores adultas (círculos maiores) tiveram origem na primeira safra, no Ano 0. As plantas de dois anos (círculos intermediários) e as plântulas de um ano (círculos menores) são conseqüências das safras dos anos 1 e 2, respectivamente.

4.4.2 - TEMPO DE VIDA DA ÁRVORE

No Modelo das Chances Iguais, cada árvore, independente da espécie, tem a mesma probabilidade de morte em um período de tempo. Para o MMCG introduzimos a probabilidade de morte do indivíduo. Cada semente viável dispersada tem a probabilidade de chegar ao estágio de semente germinada, calculada em função da distância eficaz, definida no capítulo 3. Esta mesma idéia foi usada para a sequência de promoções dos estágios: Semente Germinada (plântulas), Árvore com 1 ano, Árvore com 2 anos e Árvore com 3 anos. Dado que a árvore chegou ao terceiro ano com vida (adulta), nós sorteamos o seu tempo de vida, e este valor é armazenado em arquivo. A cada início do intervalo de tempo considerado, todo indivíduo é testado para verificar se ele permanece no sistema. O simulador FlorTrop apresenta procedimentos específicos associados às promoções de um estado ao outro, assim como para o tempo de vida da árvore adulta.

Em geral, sistemas físicos reais apresentam envelhecimento. Desta forma, a probabilidade de morte de um indivíduo, num dado intervalo de tempo, aumenta com a sua idade. O modelo de Weibull para tempos de vida é conveniente, por permitir modelar sistemas com taxas de mortalidade crescente com a idade (Clarke e Disney, 1979; James, 1981).

Para efeito de nossas simulações, definimos o tempo de vida como uma variável aleatória T cuja distribuição é dada pela função Weibull (W) de parâmetros $\alpha = 2$ e $\beta = 1$, sendo que o tempo foi multiplicado por 30. Assim, usando o método da transformação inversa (Apêndice A2), nós geramos um número aleatório R com distribuição $W(2,1)$, o qual é multiplicado por 30, e o valor resultante corresponde ao tempo de vida da árvore. A Figura 4.14 ilustra a função de distribuição das idades de mortes em anos. Para mudanças no tempo de vida deve-se fazer, no simulador MMCG, a substituição no Procedimento Tempo_Vida.

É importante lembrar que podemos alterar a divisão dos estágios, no programa SimTrop, com relativa facilidade. Para simular a evolução do crescimento populacional, considerando os estágios em função do DAP, podemos considerar uma matriz de probabilidades de mudança de estágios. Assim, teríamos a probabilidade de morte de um indivíduo em função do seu DAP e da sua distância em relação às árvores adultas de mesma espécie.

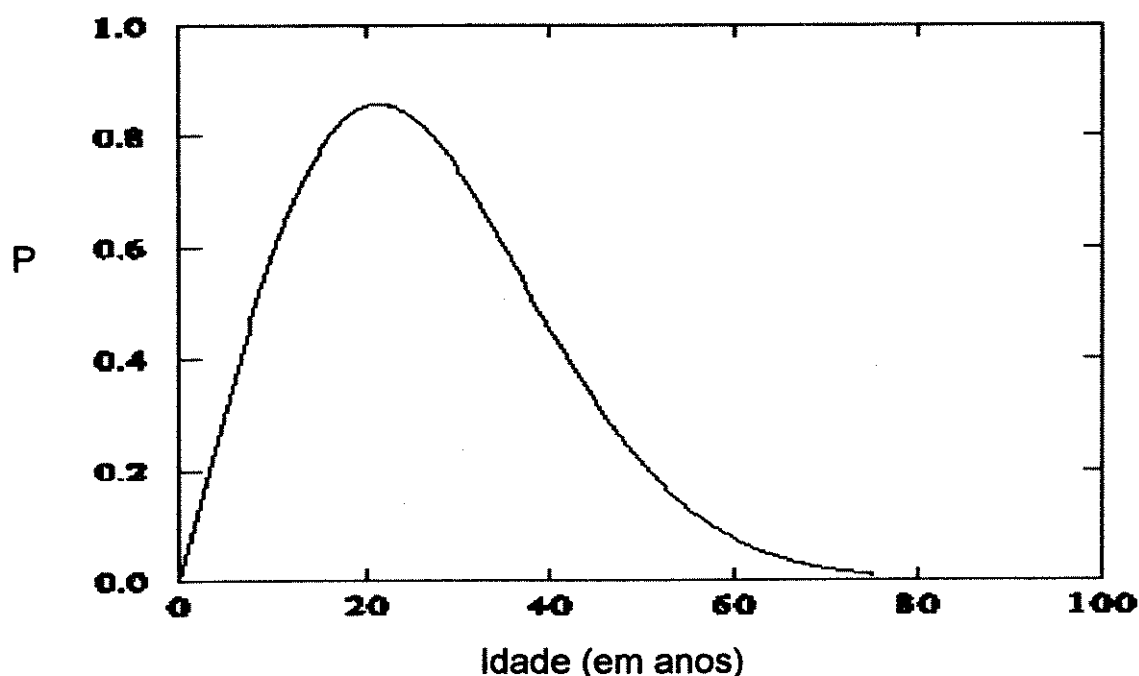


Figura 4.14 - Distribuição da probabilidade de morte P de uma árvore adulta em função da idade.

Exemplo 4.5 - No exemplo anterior, mostramos a evolução da ocupação de espaços pelos descendentes de uma árvore até a sua terceira geração. Neste exemplo, adotamos os mesmos parâmetros anteriores para mostrar, na Figura 4.15 *a* e *b*, o resultado da simulação após 10 e 20 gerações, respectivamente. Os tempos de vida das árvores adultas seguem a distribuição apresentada na Figura 4.14. A safra de sementes N_i é uma variável aleatória, função da idade da árvore, dada pela distribuição binomial de parâmetros $\mu = N_i$ e desvio padrão $\sigma = N_i/20$. A Tabela 4.1 apresenta os valores de N_i e dos parâmetros de dispersão θ , usados nesta simulação. O valor do número de sementes da safra padrão é $N = 10.000$.

Tabela 4.1 - Safra média de sementes N_i e parâmetro de dispersão θ , em função da idade da árvore adulta reprodutiva, usados para efeito da simulação, do Exemplo 4.5.

Idade	3	4	5	6	7	> 7
N_i	$0.1 \times N$	$0.3 \times N$	$0.5 \times N$	$0.6 \times N$	$0.8 \times N$	N
θ	40	42	44	46	48	50

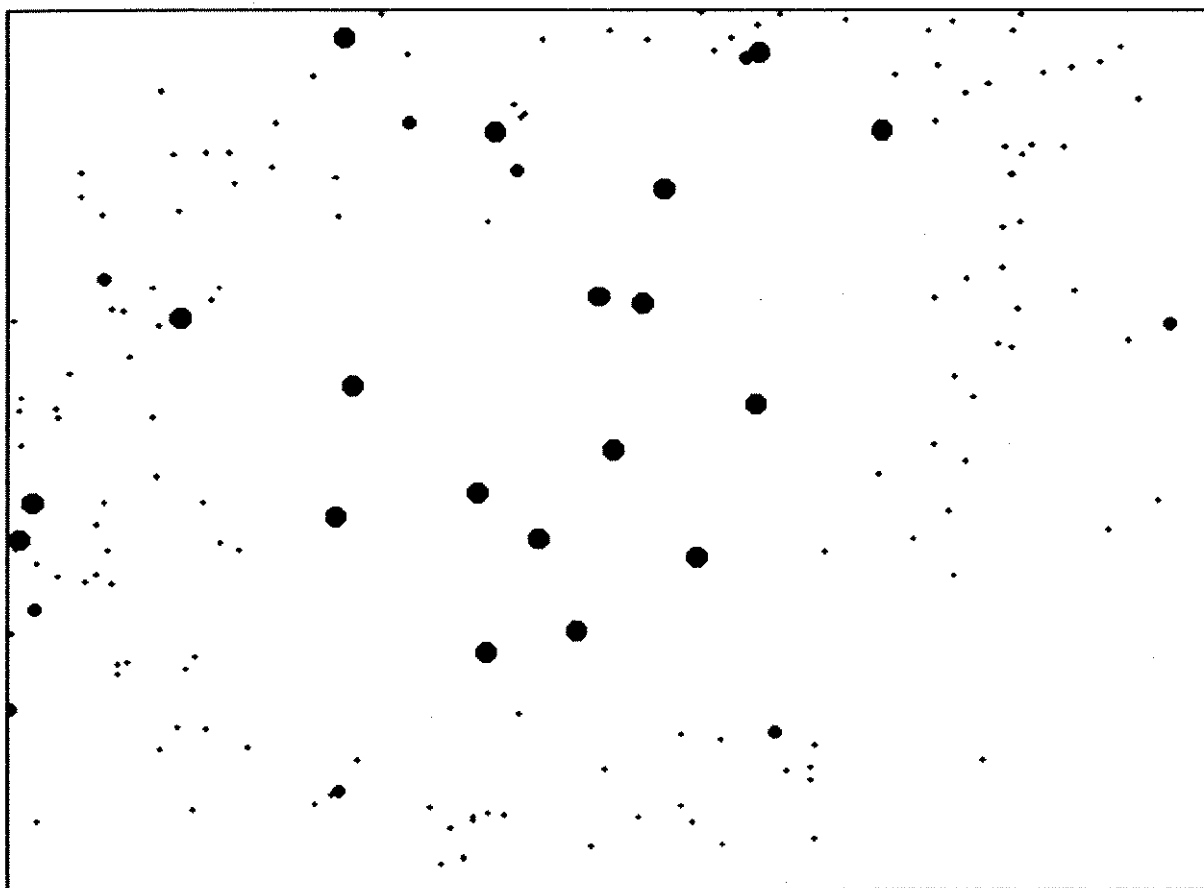


Figura 4.15 *a* - Resultado obtido na simulação da dispersão de descendentes de uma única árvore adulta, após 10 gerações, de acordo com o exemplo 4.5.

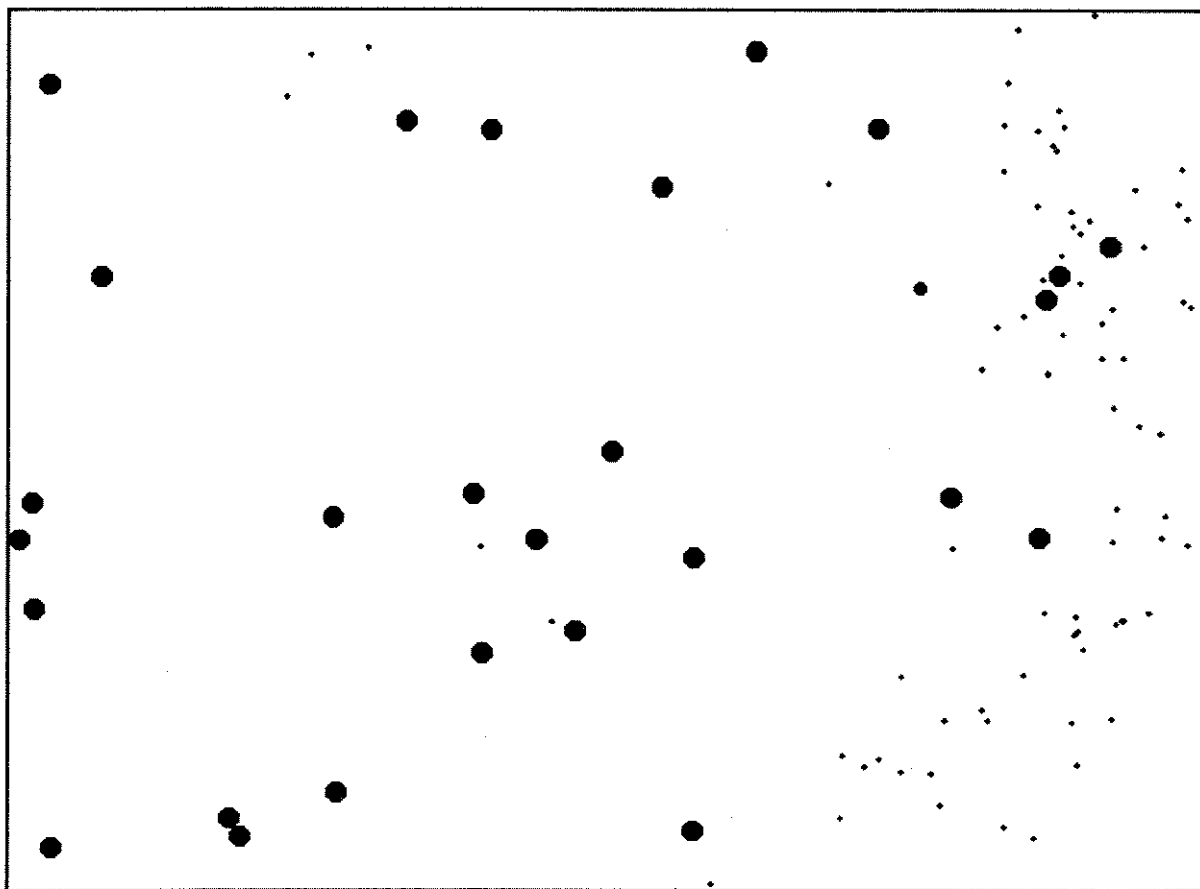


Figura 4.15 *b* - Resultado obtido na simulação da dispersão de descendentes de uma única árvore adulta, após 20 gerações, de acordo com o exemplo 4.5.

Observe nas Figuras 4.15 *a* e *b* que a disposição das árvores adultas criaram regiões, onde estão presentes adultos suficientemente próximos, estéreis ao surgimento de novos adultos da mesma espécie. Por outro lado, as áreas, onde está presente maior densidade de plantas jovens, apresentam maior probabilidade do surgimento de um novo adulto. Nas próximas gerações ocorrerá o surgimento de novos adultos, e o número de árvores adultas presentes terá uma evolução para um estado próximo ao estado de equilíbrio da espécie. Assim o surgimento de novos adultos dependerá da morte de outros adultos da mesma espécie, situação esta em que se cria uma nova área favorável à progressão das sementes, plântulas, etc..., aos estágios posteriores. Este ciclo de nascimento e mortes explica a presença de plantas em vários estágios nas florestas.

Note-se que, embora presente, o mecanismo de repulsão produz um espaçamento variável entre adultos. Isto não poderia ser diferente, já que o surgimento de um adulto passa por uma sequência de promoções de estágios, com probabilidades dependentes de vários

fatores, tais como tamanho da safra de sementes, quantidade de adultos de mesma espécie na região, etc.

Tomando-se os parâmetros de dispersão de sementes, probabilidade de germinação e probabilidades de sobrevivência das plantas, de forma adequada podemos reproduzir situações onde a distância entre um adulto e seu vizinho mais próximo tenha os mais diversos comportamentos, inclusive onde ocorram agrupamentos.

No exemplo anterior, apareceram três casos de adultos mais próximos entre si. Para este caso, a explicação é que eles tiveram origem em safras próximas. Na Natureza, este fenômeno também ocorre. O mogno (*Swietenia macrophylla*), espécie presente em florestas tropicais úmidas, tem maior capacidade de regeneração em grandes clareiras. Em trabalho recente para o WWF (Fundo Mundial para a Natureza), a pesquisadora norte-americana Laura Snook, citada no Caderno Ciência da Folha de São Paulo de 13.12.94, afirma que o mogno se regenera a partir de "distúrbios catastróficos periódicos" e, ainda, "Após esses eventos catastróficos, as árvores adultas sobreviventes espalham suas sementes através do vento ou da água pelas clareiras. As mudas se estabelecem nessas áreas abertas em grupos de idade uniforme".

Um outro exemplo real está presente no pantanal mato-grossense. Os ingás (*Inga lanceaeifolia*) aparecem agrupados com árvores adultas cujos DAP's são aproximadamente iguais. Este fato é o resultado da dispersão dos frutos por animais. Os agentes dispersores defecam as sementes em locais distantes, geralmente nas áreas onde costumam dormir. Sem a forte presença dos predadores específicos ocorrem as germinações e sucessões aos estágios seguintes em grupos de idade uniforme.

4.5 - EXEMPLOS DO MMC, MMCG E FlorTrop

Quando realizamos uma simulação, por exemplo a dispersão dos descendentes de uma determinada espécie, assumimos várias hipóteses de partida. Os resultados obtidos ocorrem em função destas premissas. Conclusões equivocadas podem surgir em função de falhas nas premissas conceituais. Para ilustrar, consideremos o estudo do espaçamento entre árvores adultas de uma única espécie, realizado por Hubbell (1980). Seu objetivo era verificar se o efeito distância mínima, proposto pela hipótese de predação de Janzen e Connell, produzia espaçamentos iguais (uniformidade) entre os adultos. O autor considerou a existência de uma área na floresta tropical com condições favoráveis à introdução de um único indivíduo de uma

nova espécie para, ali, gerar seus descendentes. Neste ambiente, suas hipóteses para a simulação foram:

1. Tempo de Vida: as árvores são divididas nos estágios Juvenil, Adulto Jovem e Adulto Velho, todos com a duração de vinte anos. A árvore morre somente ao final do terceiro estágio.
2. Número de Descendentes: a árvore adulta produz zero ou um descendente em cada estágio em função da regra de distância mínima.
3. Regra de Distância Mínima: cada novo descendente surge a exatamente duas copas em relação à árvore mãe.

A partir destas hipóteses, os resultados da simulação mostraram o surgimento de vários agrupamentos de adultos e Hubbell (1980) concluiu que o efeito distância mínima produz "uniformidade" na escala de uma árvore e seus vizinhos mais próximos, e não para a população como um todo. Estes resultados foram usados para tirar conclusões para o crescimento populacional em florestas tropicais.

Esta simulação de Hubbell retrata com clareza uma falha nas premissas conceituais. Na hipótese 1, as árvores juvenis e adultas jovens nunca morrem, enquanto a árvore adulta velha sempre morre ao final do terceiro estágio. Assim os tempos de vida das árvores são sempre constantes, iguais a 60 anos. A hipótese 3, onde cada novo adulto surge exatamente a duas copas da árvore mãe, é uma simplificação errônea da Curva de Recrutamento Populacional proposta por Janzen (1970), porque a CRP apresenta diferentes probabilidades de surgimento de um novo adulto em função da distância da árvore mãe (vide Figura 4.12 a).

Os resultados obtidos por Hubbell não servem para contrariar a hipótese de "uniformidade" prevista por Janzen (1970), visto que as hipóteses 1 a 3 não são as hipóteses do Modelo da Mortalidade Compensatória. Pela mesma razão, o erro prossegue quando os resultados são aplicados no mecanismo de propagação de espécies de florestas tropicais. Neste ponto, lembramos um erro lógico semelhante ao cometido no exemplo das gaiolas¹ de caçar pulgas em Marte, citado por Lovelock (1991).

¹Lovelock (1991) - Em referência ao Dr. X, que construiu uma gaiola de caçar pulgas diz: "Marte é o maior deserto do sistema solar - um planeta cheio de desertos. Onde existem desertos, existem camelos e, ora, não existe animal com mais pulgas que um camelo! O meu detector não vai deixar de detectar vida em Marte" pp. 3.

4.5.1 - Consequências da alteração de parâmetros

As simulações realizadas apontam em diversas direções e nos permitem tirar algumas conclusões que estão de acordo com as leis da natureza. Os exemplos a seguir ilustram algumas situações relacionadas com a especialização e interdependência da fauna e flora.

Exemplo 4.6 - Segundo Frankie et al. (1974), a maioria das espécies arbóreas e arbustivas das florestas tropicais, cerca de 90% apresentam seus mecanismos de dispersão de sementes realizados por animais. Suponhamos que o ecossistema seja afetado de tal forma que o(s) agente(s) dispersor(es) de uma espécie X seja(m) afugentado(s) ou extinto(s) deste ambiente. Assim, as árvores da espécie X continuam a produzir suas sementes, porém sua curva de dispersão de sementes S é alterada. Como consequência, as sementes se concentrarão mais próximas à árvore mãe favorecendo, ainda mais, o aumento de predação específica. Neste caso, a probabilidade de recrutamento da espécie X tenderia a zero e a mesma estaria condenada à extinção. □

Exemplo 4.7 - Suponhamos agora que a alteração do ecossistema ocorra com a retirada excessiva de árvores da espécie X e que esta seja a principal fonte de alimentos para uma determinada espécie animal Y (o agente dispersor). Neste caso haveria uma quebra na cadeia alimentar, criando um ambiente desfavorável à sobrevivência e manutenção da espécie Y. □

Note-se que os Exemplos 4.6 e 4.7, em conjunto, podem ser pensados como um modelo semelhante ao modelo presa/predador, da raposa e o coelho criados por Lotka e Volterra, citado em Lovelock (1991). Se acrescentarmos, no Exemplo 4.7, que a espécie Y é o alimento para uma espécie Z, a eliminação de X implicaria na extinção de Y, que por sua vez implicaria na extinção de Z. Com esta especialização e interdependência, a eliminação de uma planta ou animal pode quebrar um elo na cadeia alimentar ou no mecanismo de dispersão de espécies, desencadeando um processo de extinção em cascata. Esta última conclusão é bastante conhecida entre os pesquisadores das Ciências Biológicas (Kageyama, 1987; Brown, 1987).

Exemplo 4.8 - Consideremos um ecossistema com área limitada. Suponhamos que introduzimos as espécies E1 e E2, ambas sujeitas a iguais leis do MMCG. Assim, E1 e E2 apresentam os mesmos predadores, agentes de dispersão, etc., ou seja, as duas espécies se comportam como se fosse uma única espécie. Como hipótese adicional considere-se que E1 e E2 sejam incompatíveis no sentido do cruzamento genético. Através de simulações podemos verificar que, dado tempo suficiente, uma das espécies levará a outra à extinção. Para melhor

compreensão, seja a situação inicial de competição ilustrada na Figura 4.16 *a*, onde a espécie E1 (em vermelho) e a espécie E2 (em amarelo) começam a competição com uma árvore cada uma, ambas com as leis dadas na Tabela 4.2. A safra média de sementes e a dispersão é a mesma da Tabela 4.1, do Exemplo 4.5, mas com o tamanho da safra padrão, $N = 100$.

Tabela 4.2 - Parâmetros usados na competição entre duas espécies sujeitas às mesmas leis de produção de sementes, dispersão, germinação e sobrevivência. As funções f , g e P_i são as mesmas que definimos no capítulo 3, seção 3.2.

	P_{min}	P_{max}	μ	σ
g	0.020	0.30	50	15
P_1	0.050	0.50	50	15
P_2	0.075	0.60	50	15
P_3	0.150	0.80	50	15

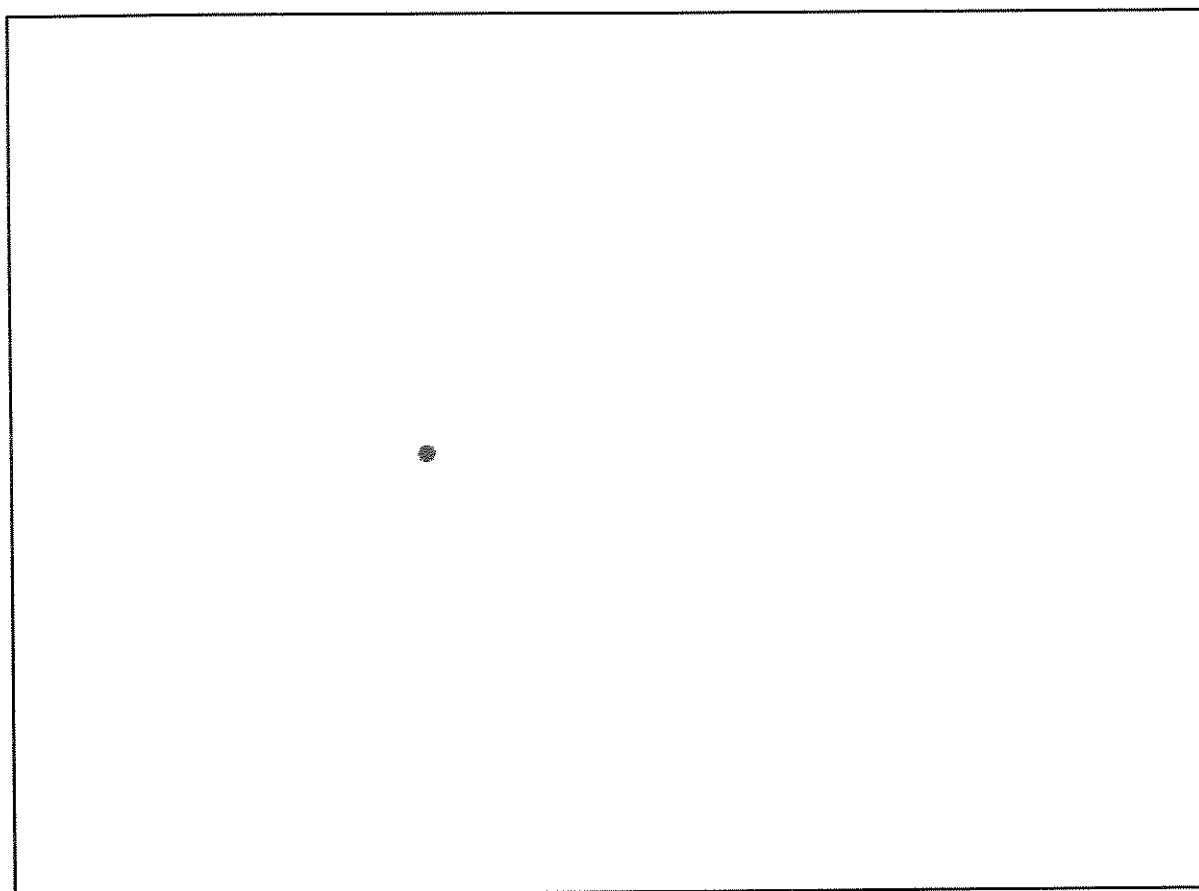


Figura 4.16 *a* - Situação inicial de competição entre as duas espécies, do Exemplo 4.8

Após algum tempo, as espécies apresentam uma dispersão semelhante, em termos de distância entre árvores adultas de mesma espécie. Quando toda área é preenchida, cria-se uma situação desfavorável ao surgimento de novos adultos destas espécies. Neste ponto, podem-se ter dois grupos distintos, como se as espécies estivessem segregadas, conforme a Figura 4.16 *b*. (se as árvores comesçassem a competição suficientemente próximas teríamos uma certa mistura entre os descendentes de E1 e E2). Assim a cada árvore morta, de E1 ou E2, surge uma modificação no meio ambiente alterando a probabilidade de aparecimento dos seus recrutas. O mecanismo de repulsão entre árvores adultas promovido pelo MMCG faz com que estas espécies, sujeitas às mesmas leis de dispersão, comportem-se em competição semelhante ao problema da ruína do jogador. Assim uma das espécies leva, inevitavelmente, à extinção da outra. Nesta simulação particular a espécie 1 (em vermelho) chega à monodominância após 181 safras. □

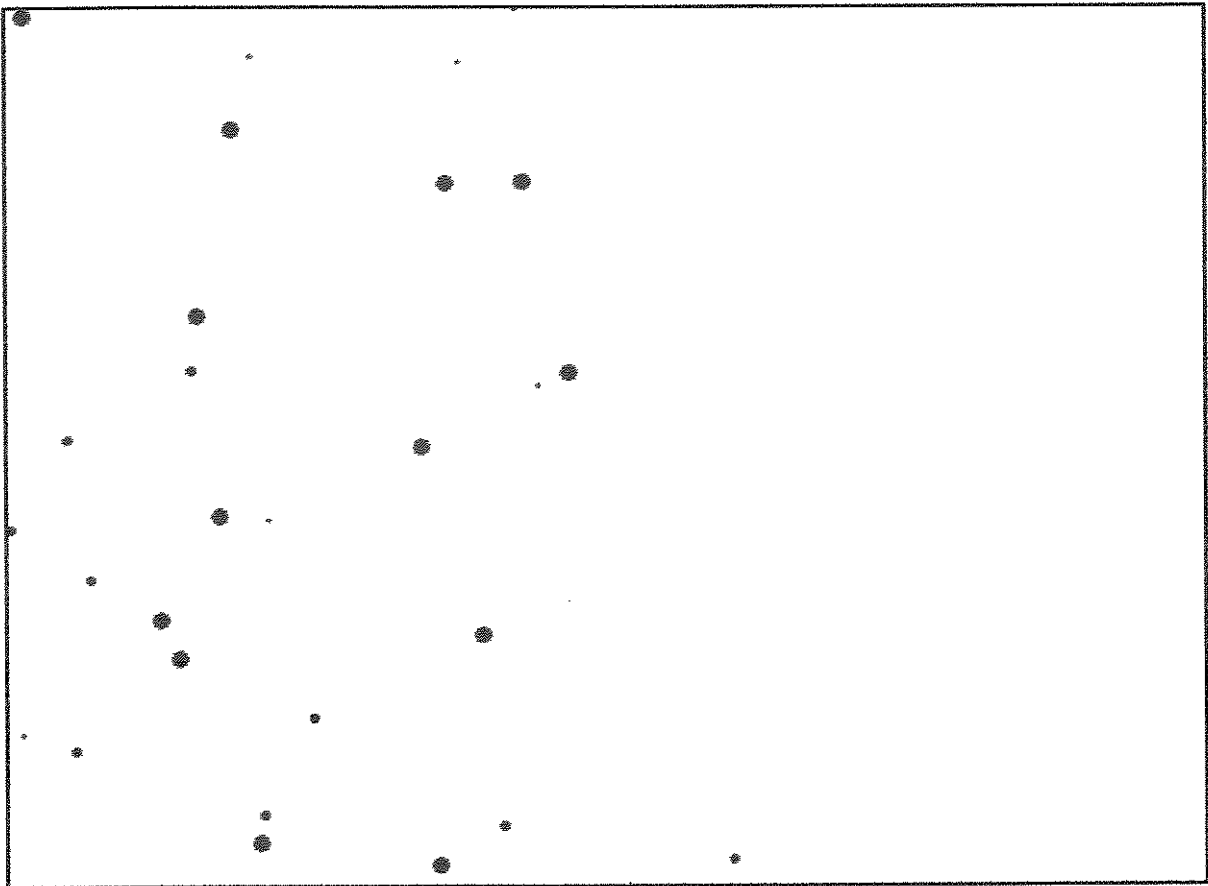


Figura 4.16 *b* - Dispersão de duas espécies sujeitas às mesmas leis de recrutamento. As espécies partiram da situação inicial ilustrada na Figura 4.16 *a*, Exemplo 4.8.

O Exemplo 4.8 é importante porque fornece um resultado lógico que permite tirar conclusões a respeito dos mecanismos que promovem ou mantêm a biodiversidade. A especialização é uma condição necessária para a manutenção da biodiversidade. Os predadores específicos de cada espécie estão associados à Curva de Recrutamento populacional e fazem com que, em cada ponto da floresta, a probabilidade do surgimento de um novo adulto seja diferente para cada espécie. Nesta mesma linha de raciocínio, pode-se concluir que a atividade dos patógenos também promove biodiversidade, visto que estes também ajudam a definir a DRP.

4.5.2 - O Efeito Borda

O Simulador SimTrop considera uma floresta com área retangular limitada. Esta opção foi tomada, de forma conveniente, para que os resultados fossem exibidos no monitor. A área pode ser ampliada e, com uma adequação no programa, a simulação seria acompanhada selecionando-se subáreas para exibição.

Independente do formato, sempre haverá as bordas da área considerada. Este fato não é uma limitação do programa, visto que uma das preocupações dos pesquisadores está voltada para os ecotones¹ de bordas de florestas. Sabe-se que a densidade de árvores é menor num ecotone de borda de floresta é menor do que dentro da floresta (Odum, 1988). Fatores físicos, como o aumento de luminosidade e temperatura ou diminuição de umidade, contribuem para a diminuição do número de espécies na borda florestal.

As simulações realizadas com uma única espécie, segundo o MMCG, apontam para um aumento de indivíduos nas bordas. Isto ocorre porque o efeito de predação específica, inerente ao modelo, é aditivo. Assim, um recruta que surge na área geográfica mais próxima da borda poderá receber uma predação menos intensa, por ter menos árvores adultas de mesma espécie em sua vizinhança. Este fato é ilustrado na Figura 4.17.

Se o número de árvores de uma mesma espécie aumenta no ecotone de borda florestal, conseqüentemente diminuirá os espaços para preenchimentos de outras espécies. Assim, o efeito aditivo do MMCG poderá contribuir para a diminuição do número de espécies na área de transição campo-floresta. Este resultado é difícil de ser testado porque outros fatores que contribuem para tal diminuição não podem ser isolados.

¹Ecotone: Uma transição nítida entre duas ou mais comunidades diversas, e.g., entre floresta e campo (Odum, 1988).

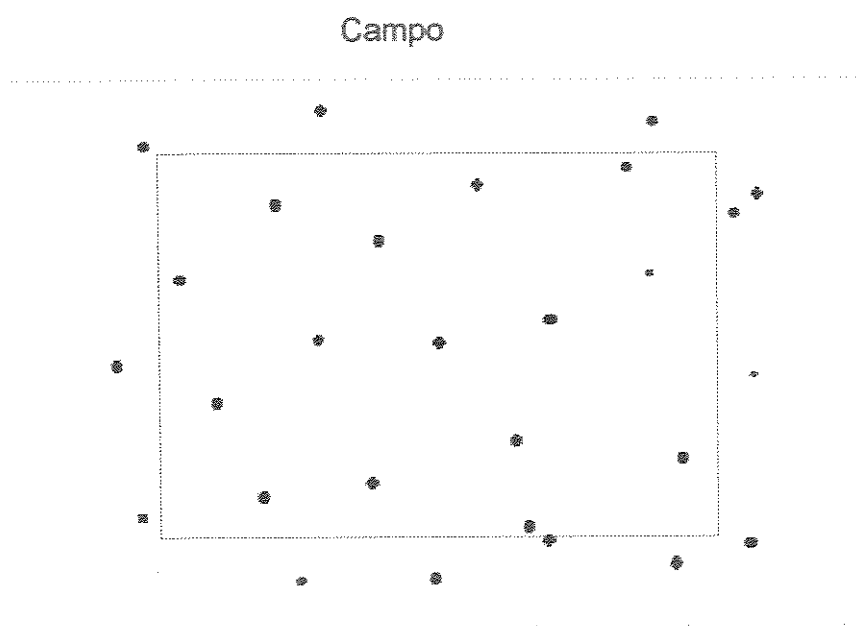


Figura 4.17 - Disposição de árvores de uma mesma espécie resultantes de uma particular simulação realizada com o SimTrop. Observe a maior concentração de indivíduos próximo ao ecotone.

4.6 - CONCLUSÕES

A construção de Modelos Ecológicos é um caminho para compreender o fenômeno da biodiversidade. No entanto, nas últimas décadas, a alta incidência destes foi marcada pela presença de alguns modelos errôneos. Técnicas de simulação, recursos de computação gráfica e a Teoria dos Jogos são ferramentas poderosas para testar a validade dos modelos. O refinamento destes modelos será possível com a introdução de computadores no meio acadêmico, no sentido de produzir um número maior de alunos de graduação e pós-graduação com boa habilidade em simulação.

O Modelo das Chances Iguais é inadequado para descrever um sistema onde prevalece uma situação de equilíbrio. Se um sistema é governado pelas lei das chances iguais, um dos competidores vencerá a competição em um tempo finito. Por outro lado, as chances de um dado competidor crescem de forma dramática, se por algum meio ele conseguir uma vantagem, mesmo pequena, sobre seu adversário. Assim, em ambos os casos, com probabilidade 1, o MCI conduz o sistema para uma situação de monodominância.

O MCI e o Teorema da Ruína do Jogador foram fundamentais para compreender que o Mecanismo Interno de Compensação (MCI) é uma condição necessária, embora não suficiente, para a manutenção da biodiversidade. O MIC ocorrendo de forma bem calibrada em torno de um estado de equilíbrio permite que uma espécie seja dominante em termos de presença no ecossistema, sem no entanto alcançar a monodominância.

O Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado permite explorar a propagação dos descendentes de uma espécie em função do posicionamento de suas árvores adultas, de acordo com suas curvas de dispersão de sementes, probabilidade de germinação, probabilidades de sobrevivência das plântulas e árvores jovens. O conhecimento prévio dos mecanismos de propagação da espécie, assim como a região onde a Densidade de recrutamento populacional atinge sua probabilidade máxima, pode ser fundamental no planejamento de um reflorestamento, assim como no manejo de espécies, de forma sustentável.

O exemplo da exploração do palmitreiro *Euterpe edulis*, citado na seção 3.5, ilustra uma situação onde o MMCG é aplicável. Conhecendo-se as curvas de dispersão de sementes e curvas de sobrevivência, puderam-se deixar palmitreiros adultos, porta-sementes, posicionados em pontos estratégicos, de tal forma que novos adultos surgissem na região explorada.

Neste trabalho, embora não fosse nosso objetivo principal, desenvolvemos o simulador MCI-1 e MCI-2 para o Modelo das Chances Iguais, e SimTrop para o MMCG, que certamente serão úteis ao processo ensino/aprendizagem de Ecologia, mais especificamente em modelagem de sistemas ecológicos.

O SimTrop, desenvolvido para simular a propagação de uma espécie, abre caminho para o desenvolvimento de um simulador que considere a propagação de várias espécies simultaneamente. Assim, outros fatores, como a coevolução de espécies, também poderão ser explorados.

O Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado destaca-se pela sua flexibilidade em termos das funções a ele associadas. As mudanças de parâmetros confere ao modelo uma infinidade de possibilidades de ajustes. Este modelo difere da maioria dos modelos, não apenas pela sua generalidade, mas também por receber uma fundamentação matemática e probabilística, sem no entanto fugir da realidade ecológica.

A estabilidade da biodiversidade promovida pelo MMCG é fundamentada nos mecanismos internos de compensação, associados aos predadores específicos, que garantem que o ecossistema não tenha um comportamento caótico. A especificidade de predação faz com que uma espécie não cresça descontroladamente. Antes que isso aconteça, o ambiente caminha para uma forte inospitalidade, e o crescimento é inibido. Por outro lado, se a espécie decresce e se afasta de seu estado de equilíbrio, acontece o recíproco.

BIBLIOGRAFIA

- Armstrong, R.A. (1989). Competition, Seed Predation, and Species Coexistence. 141, Journal Theor. Biol. 141, 191 -195.
- Augspurger, C.K. (1983 a). Offspring recruitment around tropical trees: Changes in cohort distance with time. *Oikos* 40, 189-196.
- _____ (1983 b). Seed dispersal of tree, *Platypodium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *J. Ecological*. 71, 759-771.
- Barrera, A., Gomez, A. Pompa e Vasquez, C. Yanes. (1977). El Manejo de Las Selvas por los Mayas: sus Implicaciones Silvícolas y Agrícolas. *Biotica* 2(2): 47-61.
- Banks, M. (1989). *Preserve as Florestas Tropicais*. Editora Scipione. São Paulo.
- Billingsley, Patrick (1979). *Probability and Measure*. John Wiley & Sons, New York.
- Brokan, N. W. (1985). Gap-phase Regeneration in a Tropical Forest. *Ecology*. 66 (3), 682-687.
- Brown, JR. K. (1987). O papel dos consumidores na conservação e no manejo de recursos genéticos florestais in situ. *IPEF*, 37: 61-69.
- Buylla, E. R. A. and Barrios, R. G. (1991). Seed and Forest Dynamics: A Theoretical Framework and Example From the Neotropics. *The American Naturalist*. Volume 137-2, 133-154.
- Cardoso, C.A.B. (1986). The Quantification of Aggregation Intensities in Mapped Point Patterns. Ph. D. Thesis, Departament of Zoology University of Oxford.
- Clark, D. A. and Clark, D.B. (1984). Spacing Dynamics of a tropical rain forest tree evaluation of the Janzen-Connell Model. *The American Naturalist* 124-6, 769-788.

- Clarke, A. B. e Disney, R. L. (1979). Probabilidade e Processos Estocásticos. Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., Rio de Janeiro.
- Connell, J.H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and rain forest trees. Pages 298-312 in P.J. den Boer and G.R. Gradwell, eds. Dynamics of populations. Centre for Agricultural Publication and Documentation, Wageningen, Netherlands.
- _____. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199: 1302 - 1310.
- Connell, J. H. and Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist 111, 1119 - 1144.
- Connell, J.H., Tracey, J.G. and Webb, L.J. (1984). Compensatory Recruitment, Growth, and Mortality as Factors Maintaining Rain Forest Tree Diversity. Ecological Monographs 54 (2), 141 -164.
- Condit, R., Hubbell, S. P. and Foster, R.B. (1992). Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. The American Naturalist. Volume 140 - 2, 261 - 286.
- Dachs, J. Norberto W. (1988). Estatística Computacional - Livros Técnicos e Científicos Editora Ltda, Rio de Janeiro.
- DeAngelis, D.L. and Waterhouse, J.C. (1987). Equilibrium and Nonequilibrium Concepts in Ecological Models. Ecological Monographs 57 (1), 1-21.
- Dobzhansky, Th, Black, G. A. and Pavan, C. (1950). Bot. Gaz. , 413.
- Dyson, F. (1992). From Eros to Gaia. Pantheon Books, New York.

- Feller, W. (1968). An Introduction to Probability Theory and Its Applications. Volume I, Third Edition, Wiley, New York.
- Gleick, James (1991). CAOS - A Criação de uma nova ciência. Editora Campus. 4º edição.
- Howe, H. F. and Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. Annual Review of Ecology and Systematics. 13, 201-228..
- Hubbell, S.P. (1979). Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. Science 213: 1299-1309.
- _____. (1980). Seed predation and the coexistence of tree species in forests. Oikos 35: 214 - 229.
- Hutchinson, G.E. (1961). The paradox of the plankton. American Naturalist 85: 137-145.
- James, Barry R. (1981). Probabilidade: Um curso em nível intermediário - Rio de Janeiro: Instituto de Matemática Pura e Aplicada. Projeto Euclides.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and number od tree species in tropical forests. The American Naturalist. 104, 501 - 528.
- Jones, E.W. (1945). The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone. New Phytologist 44: 130 -148.
- Kageyama, P.Y. (1987).b Conservação "in situ" de recursos Genéticos de plantas. IPEF, 35: 7-40.
- Kitajima, K. and Augspurger, C.K. (1989). Seed an Seedling ecology of a monocarp tropical tree, *Tachigalia versicolor*. Ecology 70, 1102-1114.
- Lovelock, J. (1991). As Eras de Gaia: A biografia de nossa Terra viva. Editora Campus. Rio de Janeiro.

- Morisita, M. (1959). Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distribution patterns. - Mem. Fac. Sci. K. U. Series E. (Biology). 1, 187-197.
- Moreira, I. (1993). Geografia Nova - O Espaço do Homem. Editora Ática S.A. Volume 1.
- Pielou, E.C. (1977). Mathematical Ecology. Wiley, New York.
- REIS, A. (1995). [Dissertação em andamento - Doutorado em Botânica - UNICAMP].
- Sterner, R.W., Ribic, C., and Schatz, G. E. (1986). Testing for life historical changes in spacial patterns or four tropical tree species. Journal of Ecology. 74, 621 - 633.
- Silberbauer- Gottsberger, I. e Eiten, G. (1983). Fitossociologia de um hectare de cerrado . Brasil Florestal - 54, 55-83.
- Vesentini, J. W. e Vlach, V. (1993). Geografia Crítica - O Espaço Natural e a Ação Humana. Volume 1. Editora Ática S.A.
- Zorzatto, J.R. (1993 *a*). Competição entre Espécies de Árvores, Simulação e Computação Gráfica. Resumos do Workshop sobre Crescimento de Plantas Lenhosas Nativas. Universidade de Brasília, DF. pg.9.
- Zorzatto, J.R. (1993 *b*). Simulação de Floresta Tropical. Resumos do II Encontro de Botânicos do Centro Oeste. Corumbá - UFMS. pg. 42.
- Zorzatto, J.R. e Amorim, S. (1993). Desenvolvimento Probabilístico Rigoroso para o Modelo da Mortalidade Compensatória co Simulação e Computação Gráfica. Anais do XXV Simpósio Brasileiro de Pesquisa Operacional. UNICAMP, Campinas/SP. pg. 362 - 366.
- Zorzatto, J.R. e Amorim, S. (1994 *a*). Competição, Biodiversidade e Mecanismos Compensatórios. Anais do XI Simpósio Nacional de Probabilidade e Estatística. UFMG - Belo Horizonte.

Zorzatto, J.R. e Amorim, S. (1994 *b*). Computer Simulation of probabilistically Formalized Ecological Models For Biodiversity, With Graphical Presentation. Anais do XV Congresso Ibero Latino-Americano Sobre Métodos Computacionais para Engenharia. UFMG - AMC. Belo Horizonte. pg. 39 - 48.

Wallace, A. R. (1950). Tropical Nature and Other Ensayes. Macmillan, London.

Whitmore, T.C. (1989). Canopy Gaps and the Two Major Groups of Forest Trees. Ecology 70 (3), 536-538.

Wiener, N. (1954). Cibernética e Sociedade - O uso humano de seres humanos. Editora Cultrix.

APÊNDICE

A1 - O PROBLEMA DA RUÍNA DO JOGADOR

Um jogador A, com capital inicial k (ou k fichas), joga uma sequência de partidas unitárias e independentes contra um adversário B, cujo capital inicial é $N-k$. Ao longo do jogo, que só termina com a ruína de um dos jogadores, não é permitida a introdução de capitais novos, de modo que a soma de recursos N permanece fixa. Seja p a probabilidade de vitória do jogador A em cada partida, e $S_1, S_2, \dots$ a sequência de resultados possíveis com

$$S_i = \begin{cases} -1 & \text{com probabilidade } p \\ +1 & \text{com probabilidade } q=1-p \end{cases}$$

Definindo como X_i o capital de A após a i -ésima partida, tem-se que o jogo termina assim que X_i atingir um dos valores extremos: 0, significando a vitória de B; ou N , com a vitória de A; para algum $i = 1, 2, 3, \dots$. A sequência $X_1, X_2, \dots$ comporta-se como um caminho aleatório, diferindo no sentido que existe a restrição $0 \leq X_i \leq N$ e os estados 0 e N são absorventes. Aqui, tem-se um processo Markoviano estacionário com espaço de estados $\{0, 1, \dots, N\}$.

O Teorema da Ruína do Jogador (TRJ)

- prova que o jogo termina com probabilidade 1 ;
- dá a probabilidade de ruína final de A em função de p , k e N ;
- e o número médio esperado de partidas até o final, em função de p , k e N ;

para quaisquer valores inteiros, positivos e finitos de k e N , e qualquer $p \in [0, 1]$.

A probabilidade de ruína final de A, $R_A(k, N, p)$, é dada por

$$R_A(k, N, p) = \frac{\left(\frac{q}{p}\right)^k - \left(\frac{q}{p}\right)^N}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}, \quad \text{para } p \neq q,$$

e

$$R_A(k, N, p) = 1 - \frac{k}{N}, \quad \text{para } p = q = 1/2$$

A duração média esperada do jogo, em termos do número total de partidas unitárias independentes jogadas até a ruína de um dos jogadores, é dada por

$$D(k, N, p) = \frac{k}{q-p} - \frac{N}{q-p} \cdot \frac{1 - (q/p)^k}{(q/p)^N} \quad \text{para } p \neq q$$

e

$$D(k, N, p) = k(N-k), \quad \text{para } p = q = 1/2.$$

Demonstração: (probabilidade de ruína)

O jogador A, iniciando a primeira partida com capital k , entra para a segunda partida com capital, $k+1$ com probabilidade p , ou $k-1$ com probabilidade $q = 1-p$. Esta linha de raciocínio conduz à seguinte equação:

$$R_A(k, N, p) = qR_A(k-1, N, p) + pR_A(k+1, N, p), \quad 0 < k < N \quad (\text{A.1.1})$$

Como $p+q=1$, podemos rescrever a equação (A.1.1) nas seguintes formas abaixo:

$$(p+q)R_A(k, N, p) = qR_A(k-1, N, p) + pR_A(k+1, N, p)$$

Para simplicidade algébrica, tomemos a notação $R_A(k, N, p) = R_k$, assim a equação anterior pode ser rescrita como:

$$q(R_k - R_{k-1}) = p(R_{k+1} - R_k)$$

$$R_{k+1} - R_k = \frac{q}{p}(R_k - R_{k-1}) \quad 0 < k < N \quad (\text{A.1.2})$$

Repetindo a aplicação da fórmula (A.1.2), no lado direito de sua equação $(k-1)$ vezes, obtém-se:

$$R_{k+1} - R_k = \left(\frac{q}{p}\right)^k (R_1 - R_0)$$

$$R_{k+1} - R_k = \left(\frac{q}{p}\right)^k (R_1 - 1) \quad , \quad 0 \leq k < N \quad (\text{A.1.3})$$

Note-se que $R_0 = 1$, pois se o jogador A começar o jogo com capital zero, a ruína é certa. É válida a seguinte igualdade:

$$R_i - R_0 = (R_i - R_{i-1}) + (R_{i-1} - R_{i-2}) + \dots + (R_1 - R_0) \quad (\text{A.1.4})$$

Aplicando a fórmula (A.1.3) em (A.1.4), obtém-se

$$R_i - R_0 = \left[\left(\frac{q}{p}\right)^{i-1} + \left(\frac{q}{p}\right)^{i-2} + \dots + 1 \right] (R_1 - 1)$$

ou

$$R_i - 1 = \frac{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^i}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)} (R_1 - 1), \quad 0 < i \leq N \quad (\text{A.1.5})$$

Para $p \neq q$, e com o auxílio da fórmula da soma de uma série geométrica, podemos encontrar $R_1 - 1$ na equação (A.1.5). Tomemos $i = N$, (Note-se que $R_N = 0$, pois se o jogador começar com todo o capital, a ruína será impossível). Assim,

$$-1 = \frac{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)} (R_1 - 1), \quad 0 < i \leq N$$

logo

$$R_1 - 1 = - \frac{1 - \frac{q}{p}}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}$$

substituindo o último resultado na equação (A.1.5), obtém-se

$$R_i - 1 = - \frac{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^i}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}$$

pela substituição de i por k vem que

$$R_k = 1 - \frac{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^k}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}$$

ou equivalentemente,

$$R_k = R_A(k, N, p) = \frac{\left(\frac{q}{p}\right)^k - \left(\frac{q}{p}\right)^N}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}, \quad p \neq q, \quad (A.1.6)$$

Portanto, a fórmula (A.1.6) permite calcular a probabilidade do jogador A ficar arruinado, dado que ele começou com capital k e $p \neq q$.

Para $p = q$, o valor de $R_A(k, N, p)$ pode ser obtido formalmente, aplicando a regra de L'Hospital, encontrando o limite da equação (A.1.6) com $p \rightarrow \frac{1}{2}$. Assim,

$$R_A(k, N, p) = \lim_{p \rightarrow \frac{1}{2}} \frac{\left(\frac{q}{p}\right)^k - \left(\frac{q}{p}\right)^N}{1 - \left(\frac{q}{p}\right)^N}$$

$$R_A(k, N, p) = \lim_{p \rightarrow \frac{1}{2}} \frac{k \left(\frac{q}{p}\right)^{k-1} - N \left(\frac{q}{p}\right)^{N-1}}{-N \left(\frac{q}{p}\right)^{N-1}}$$

$$R_A(k, N, p) = \frac{k - N}{-N}$$

Portanto,

$$R_A(k, N, p) = 1 - \frac{k}{N}, \quad p = q \quad (\text{A.1.7})$$

Observe-se, pela fórmula (A.1.7) com $p = q$, que, se o capital inicial k do jogador for relativamente inferior ao do seu oponente, faz com que sua probabilidade de vitória seja reduzida. Assim para k muito pequeno, a ruína é praticamente certa, pois

$$\lim_{N \rightarrow \infty} R_A(k, N, p) = 1$$

Com base em (A.1.6), onde as probabilidades $p \neq q$, analisando a situação de jogo contra um adversário muito rico, obtém-se

$$\lim_{N \rightarrow \infty} R_A(k, N, p) = \left(\frac{q}{p} \right)^k, \quad \text{se } p > q, \quad e$$

$$\lim_{N \rightarrow \infty} R_A(k, N, p) = 1, \quad \text{se } p < q.$$

Os resultados (A.1.6) e (A.1.7) fornecem a probabilidade do jogador A, com capital inicial k , chegar à ruína, no clássico problema da ruína do jogador.

Demonstração: (O jogo termina com probabilidade 1)

Para uma visão mais detalhada do comportamento probabilístico, no problema da ruína do jogador, e do tempo de duração do jogo, consideremos novamente a sequência

$$S_i \in \{-1, 1\}, i = 1, 2, \dots \text{ com } p = q = 1/2.$$

Definimos agora

$$Y_n = S_1 + S_2 + \dots + S_n, \quad n = 1, 2, \dots$$

Interpretando S como uma sequência de ganhos e perdas, então Y_n representa o ganho líquido do jogador após n partidas.

Seja a variável aleatória $B_i = (S_i + 1)/2$, então

$$B_i = \begin{cases} 0 & \text{com prob } 1/2 \\ 1 & \text{com prob } 1/2 \end{cases}$$

Assim, B_i , $i=1,2, \dots$ é uma sequência independente de ensaios de Bernoulli. Portanto

$$T_n = \sum_{i=1}^n B_i \sim b(n, 1/2)$$

isto é, T_n tem distribuição binomial de parâmetros n e 1/2. Logo

$$\begin{aligned} T_n &= \sum_{i=1}^n \left(\frac{S_i + 1}{2} \right) \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (S_i + 1) \\ &= \frac{1}{2} \left(\sum_{i=1}^n S_i + n \right) \\ &= \frac{1}{2} (Y_n + n) \sim b(n, 1/2), \end{aligned}$$

com $Esp(T_n) = n/2$ e $Var(T_n) = n/4$, segue que

$$E\left[\frac{1}{2}(Y_n + n)\right] = \frac{n}{2} \Rightarrow E(Y_n) = 0 \quad (\text{A.1.8})$$

e

$$V\left[\frac{1}{2}(Y_n + n)\right] = \frac{n}{4} \Rightarrow V(Y_n) = n \quad (\text{A.1.9})$$

$$\text{logo } dp(Y_n) = \sqrt{n}.$$

Assim, no jogo onde os competidores têm a mesma probabilidade de vencer, conclui-se por (A.1.8) que a esperança de ganho após n partidas é zero. No entanto, a variância de ganho, por (A.1.9) cresce com o número n de partidas jogadas. Por (A.1.8) e (A.1.9) podemos mostrar que, se os dois jogadores iniciam o jogo com capitais k e $N-k$, respectivamente, a probabilidade do jogo terminar em um número finito n de jogadas é igual a 1. Além disso, a probabilidade de ruína do jogador está associada ao seu capital inicial. De fato:

Seja $-k$ o limite inferior e $N-k$ o limite superior, de ganho do jogador A. O jogo termina quando $Y_n \notin \{ \text{limite inferior, limite superior} \}$ para algum n . Temos que

$$P[Y_n \in (L_{\text{inf}}, L_{\text{sup}})] = P\left[Z_n \in \left(\frac{L_{\text{inf}} - 0}{\sqrt{n}}, \frac{L_{\text{sup}} - 0}{\sqrt{n}}\right)\right] \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0,$$

$$\text{em que } Z_n = \frac{Y_n - E(Y_n)}{\sqrt{n}},$$

$$\text{ou equivalentemente } P[Y_n \notin (L_{\text{inf}}, L_{\text{sup}})] \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 1.$$

A2 - O MÉTODO DA TRANSFORMAÇÃO INVERSA

O Método da Transformação Inversa, ou Teorema da Probabilidade Integral (Dachs, 1988), permite gerar uma amostra de números aleatórios de diversas distribuições de probabilidades importantes, a partir da distribuição uniforme (0,1).

Teorema da Probabilidade Integral: Sejam U uma variável aleatória com distribuição uniforme em (0,1) e X a variável aleatória com função de distribuição acumulada F e que possui inversa F^{-1} , então a variável $X = F^{-1}(U)$ tem distribuição F .

Demonstração: Vide página 14, (Dachs, 1988).

Exemplo A2-1: Nas simulações realizadas segundo o Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado, nós utilizamos a distribuição de Weibull, para gerar o tempo de vida de uma árvore. Os resultados da aplicação do método da transformação inversa são apresentados abaixo:

Distribuição de Weibull

$$f(t) = \alpha \beta t^{\beta-1} e^{-\alpha t^\beta}, t > 0, \alpha = \left(\frac{1}{a}\right)^\beta, \beta = b \quad (\text{função de densidade})$$

$$F(t) = P(T \leq t) = 1 - e^{-\left(\frac{t}{a}\right)^\beta} \quad (\text{função de distribuição acumulada})$$

Assim, para gerar uma amostra com distribuição Weibull de parâmetros α e β , tem-se:

$$\begin{aligned} U = 1 - e^{-\left(\frac{t}{a}\right)^\beta} &\Rightarrow 1 - U = e^{-\left(\frac{t}{a}\right)^\beta} \\ &\Rightarrow \ln(1 - U) = -\left(\frac{t}{a}\right)^\beta \\ &\Rightarrow [-\ln(1 - U)]^{1/b} = \frac{t}{a} \\ &\Rightarrow t = a \cdot [-\ln(1 - U)]^{1/b}. \end{aligned}$$

A3 - OS SIMULADORES PARA MODELO DAS CHANCES IGUAIS

O fluxograma ilustrado na Figura A3-1 descreve o problema da competição entre várias espécies, segundo o MCI, e implementado nos simuladores MCI-1 e MCI-2. O usuário é orientado para entrar com os números iniciais de indivíduos de cada espécie N_i , $i = 1, 2, \dots, k$ e $k > 1$, e com o número de mortes D (formação de D clareiras unitárias) em cada perturbação. A probabilidade de morte de uma árvore da espécie i é igual à frequência relativa de i na população, naquele instante. O mesmo aplica-se para a probabilidade de colonização da uma clareira unitária aberta. Uma discussão mais detalhada do MCI foi apresentada no capítulo 2.

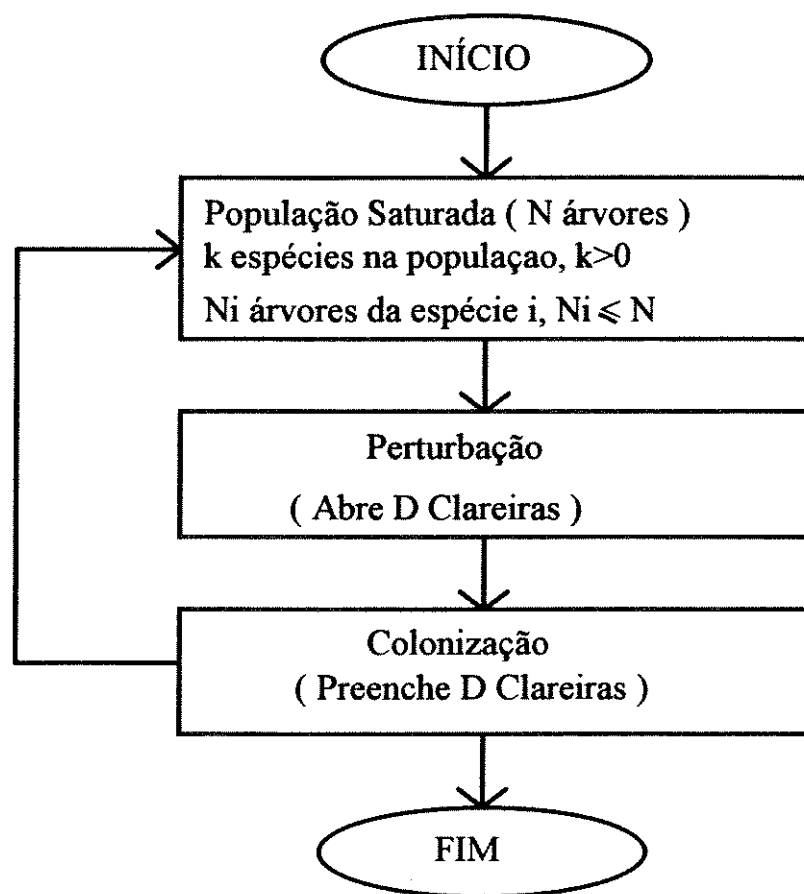


Figura 4.1: Esquema simplificado para o Modelo de Chances Iguais, conforme proposto em (Hubbell, 1979).

A4 - Os Simuladores Para o Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado

O fluxograma apresentado na Figura A4.1 ilustra, de forma resumida, a implementação computacional do Modelo da Mortalidade Compensatória Generalizado (MMCG). No decorrer da execução, o programa orienta o usuário. Desta forma, o usuário tem as seguintes opções: INICIAR - iniciar uma nova simulação, CONTINUAR - continuar uma simulação interrompida ou RESUMIR - resumir graficamente todos os passos da simulação. Nas duas primeiras opções, a simulação pode ser interrompida, quando alguma tecla é acionada. Quando um resumo está sendo apresentado a tecla C, passa para a tela seguinte da simulação enquanto que a tecla V volta para a anterior. Para interromper o resumo acionam-se as teclas CTRL + BREAK, simultaneamente.

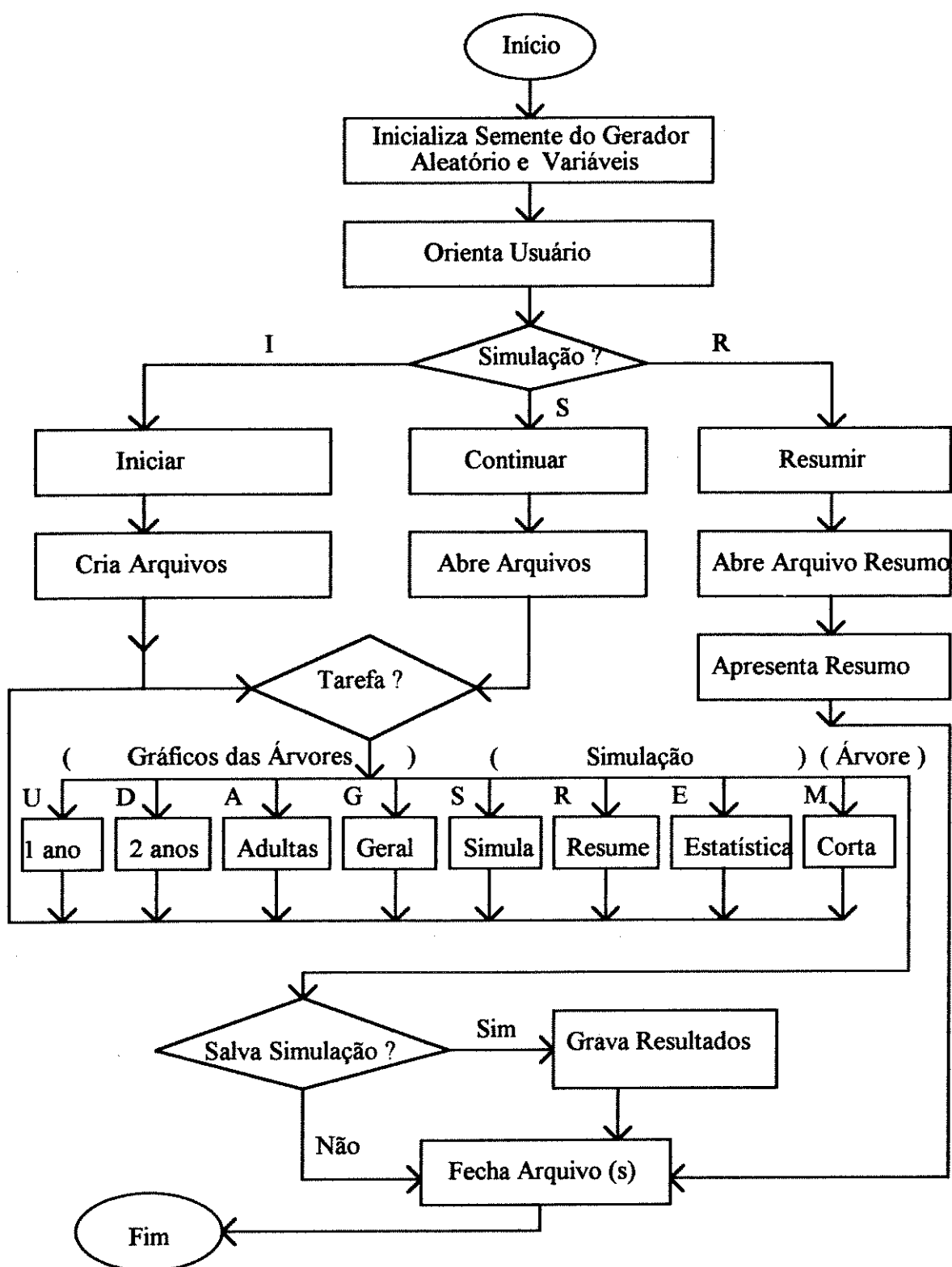


Figura A4.1 - Fluxograma simplificado para os simuladores do MMCG.

Quando uma simulação é interrompida, uma rotina com opções gráficas permite, separadamente, a visualização da dispersão das plantas nos estágios: UM, DOIS e ADULTAS, assim como as plantas em todos os estágios, ao mesmo tempo (GERAL). As teclas U, D, A e G são utilizadas para este fim. Neste ponto podemos continuar a simulação, apresentar um resumo ou estatísticas, acionando as teclas S, R ou E, respectivamente. Também é possível retirar árvores adultas da população usando a opção CORTA. Para isso, aperta-se a tecla M, e as árvores adultas em idade de corte pré-definida aparecerão na tela diferenciada das demais (cor vermelha). Um retângulo é colocado, seqüencialmente, ao redor de cada uma delas. Então se a tecla M for apertada novamente, a árvore é eliminada, e um X é traçado sobre o quadrado; se a tecla ENTER for acionada a árvore não é eliminada e o procedimento continua até a última árvore em idade de corte.

A implementação computacional do MMCG deu origem a vários programas, cada um deles procurando explorar alguma idéia do modelo. Para isso, foram feitas pequenas modificações nos procedimentos, tais como número inicial e posição de árvores, número de espécies, etc. No futuro, estes programas serão unificados e as opções de simulação serão dadas ao usuário, que poderão utilizá-las via teclado.

A5 - FREQUÊNCIA DAS ESPÉCIES, COM DAP $\geq$ 3.8 cm, PRESENTES NA AMOSTRA 1 Ha DA MATA SANTA GENEBRA - MUNICÍPIO CAMPINAS.

Tabela A5.1 : Espécies com DAP $\geq$ 3.8 cm presentes em uma amostra de 1 ha da mata Santa Genebra -

Reserva florestal do município de Campinas. Fonte: Prof. Dr. George Shepherd - I.B. - UNICAMP (1986).

Nome da espécie	Frequência
<i>Trichilia clausenii</i>	262
<i>Aspidosperma polyneuron</i>	217
<i>Psychotria vauthieri</i>	216
<i>Actinostemon communis</i>	115
<i>Astronium graveolens</i>	66
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	36
<i>Trichilia catigua</i>	32
<i>Galipea jasminiflora</i>	31

<i>Esenbeckia febrifuga</i>	30
<i>Acacia polyphylla</i>	27
<i>Ixora gardneriana</i>	24
<i>Trichilia pallida</i>	20
<i>Syphoneugenia densiflora</i>	19
<i>Zanthoxylum minutiflorum</i>	17
<i>Machaerium stipitatum</i>	16
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i>	16
<i>Syagrus romanzoffiana</i>	15
<i>Pachystroma longifolium</i>	13
<i>Eugenia ligustrina</i>	11
<i>Solanum swartzianum</i>	11
<i>Holocalyx balansae</i>	10
<i>Ixora venulosa</i>	10
<i>Chorisia speciosa</i>	9
<i>Actinostemon concolor</i>	8
<i>Zanthoxylum pohlianum</i>	7
<i>Coffea arabica</i>	7
<i>Cariniana estrellensis</i>	7
<i>Cariniana legalis</i>	7
<i>Jacaranda micrantha</i>	7
<i>Maclura tinctoria</i>	6
<i>Seguiera langsdorffii</i>	6
<i>Machaerium brasiliensis</i>	6
<i>Campomanesia mascalantha</i>	6
<i>Urera baccifera</i>	6
<i>Myrtaceae</i> sp2	5
<i>Sweetia fruticosa</i>	5
<i>Casearia sylvestris</i>	5
<i>Myrceugenia campestris</i>	5
<i>Myrcia rostrata</i>	5
<i>Colubrina glandulosa</i>	5
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i>	5
<i>Guapira opposita</i>	5
<i>Qualea jundiahy</i>	5
<i>Myrtaceae</i> sp1.	4
<i>Machaerium aculeatum</i>	4

<i>Casearia gossypiospermum</i>	4
<i>Eugenia</i> sp1.	4
<i>Guatteria nigrescens</i>	4
<i>Croton salutaris</i>	4
<i>Savia dictyocarpa</i>	4
<i>Vernonia diffusa</i>	4
<i>Trichilia hirta</i>	3
<i>Zanthoxylum regnellianum</i>	3
<i>Coutarea hexandra</i>	3
<i>Guarea guidonia</i>	3
<i>Allophylus edulis</i>	3
<i>Agonandra englerii</i>	3
<i>Duguetia lanceolata</i>	3
<i>Inga luschnatiana</i>	3
<i>Protium widgrenii</i>	3
<i>Centrolobium tomentosum</i>	3
<i>Zanthoxylum cheloperone</i>	3
<i>Zanthoxylum hiemale</i>	3
<i>Cupania vernalis</i>	2
<i>Croton floribundus</i>	2
<i>Myrtaceae</i> sp3.	2
<i>Myroxylon peruiferum</i>	2
<i>Gomidesia affinis</i>	2
<i>Laplacea semiserrata</i>	2
<i>Chomelia obtusa</i>	2
<i>Chomelia sericea</i>	2
<i>Cedrela fissilis</i>	2
<i>Celtis tala</i>	2
<i>Picramnia warmingiana</i>	2
<i>Copaifera langsdorffii</i>	2
<i>Luehea speciosa</i>	2
<i>Amaioua guianensis</i>	2
<i>Trema micrantha</i>	2
<i>Rollinia sylvatica</i>	2
<i>Trichilia elegans</i>	1
<i>Patagonula americana</i>	1
<i>Hirtella hebeclada</i>	1

Myrtaceae sp2.	1
Cusparia paniculata	1
Aegiphylla sellowiana	1
Ocotea puberula	1
Casearia obliqua	1
Myrcia rostrata2	1
Inga affinis	1
Coussarea contracta	1
Cordia ecalyculata	1
Nectandra saligna	1
Miconia inaequidens	1
Diatenopteryx sorbifolia	1
Maytenus communis	1
Casearia decandra	1
Aspidosperma cylindrocarpum	1
Lafoensia pacari	1
Xylopia brasiliensis	1
Cryptocarya moschata	1
Cordia trichotoma	1
Pseudobombax grandiflorum	1
Machaerium villosum	1