

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE FÍSICA "GLEB WATAGHIN"

DINÂMICA DE POPULAÇÕES EM
REDES ECOLÓGICAS:
PERSISTÊNCIAS, CATÁSTROFES E
EXTINÇÕES

ANDRÉIA NALÚ SOARES HISI

Orientada por

Marcus Aloízio Martinez de Aguiar

Este exemplar corresponde à
revisão final da tese de Doutorado
defendida pela aluna Andréia Nalú
Soares Hisi e aprovada pela
COMISSÃO JULGADORA.

Comissão Julgadora

Prof. Dr. Marcus Aloízio Martinez de Aguiar – IFGW/UNICAMP

Prof. Dr. Silvio Antonio Sachetto Vitiello – IFGW/UNICAMP

Prof. Dr. Peter Alexander Bleinroth Schulz – IFGW/UNICAMP

Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior – IB/USP

Prof. Dra. Claudia Pio Ferreira – IBB/UNESP

18/04/2011


Campinas, Abril de 2011

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO IFGW – UNICAMP**

H623d

Hisi, Andréia Nalú Soares

Dinâmica de populações em redes ecológicas :
persistências, catástrofes e extinções / Andréia Nalú Soares
Hisi. -- Campinas, SP : [s.n.], 2011.

Orientador: Marcus Aloízio Martinez de Aguiar.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas,
Instituto de Física “Gleb Wataghin”.

1. Sistemas complexos. 2. Sistemas dinâmicos.
3. Ecologia. I. Aguiar, Marcus Aloízio Martinez de.
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Física “Gleb
Wataghin”. III. Título.

(vsv/ifgw)

- **Título em inglês:** Population dynamics in ecological networks : persistence, catastrophes and extinctions
- **Palavras-chave em inglês (Keywords):**
 1. Complex systems
 2. Dynamical systems
 3. Ecology
- **Área de Concentração:** Física Geral
- **Titulação:** Doutora em Ciências
- **Banca Examinadora:**

Prof. Marcus Aloízio Martinez de Aguiar
Prof. Silvio Antonio Sachetto Vitiello
Prof. Cláudia Pio Ferreira
Prof. Peter Alexander Bleinroth Schulz
Prof. Paulo Roberto Guimarães Junior
- **Data da Defesa:** 24-02-2011
- **Programa de Pós-Graduação em:** Física



MEMBROS DA COMISSÃO JULGADORA DA TESE DE DOUTORADO DE **ANDREIA NALU SOARES HISI – RA 019603**, APRESENTADA E APROVADA AO INSTITUTO DE FÍSICA “GLEB WATAGHIN” DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS, EM 24/02/2011.

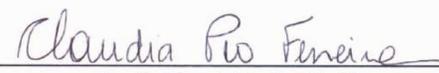
COMISSÃO JULGADORA:



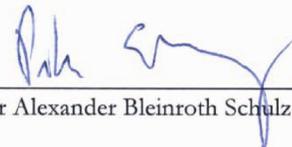
Prof. Dr. Marcus Aloízio Martinez de Aguiar – DFMC/IFGW/UNICAMP
(Orientador da Candidata)



Prof. Dr. Silvio Antonio Sachetto Vitiello – DFMC/IFGW/UNICAMP



Profa. Dra. Cláudia Pio Ferreira - IB/UNESP



Prof. Dr. Peter Alexander Bleinroth Schulz – DFMC/ IFGW/UNICAMP



Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Júnior – IB/USP

À Mila
Ao Luiz

Agradecimentos

À minha mãe por ter me apresentado a vida e me ensinado a pensar. Além da infinita amizade, incentivo, compreensão e apoio incondicional à todas minhas escolhas.

Ao Luiz Henrique Galvão Tizei, pela cumplicidade, esperança e consolo.

Sou muitíssimo grata ao Prof. Marcus Aloízio Martinez de Aguiar, meu orientador neste projeto, por tudo que me ensinou e por toda atenção ao longo destes quatro anos.

Agradeço ao Prof. Paulo Roberto Guimarães Junior pela colaboração neste projeto, pelas discussões e ensinamentos de biologia.

Agradeço aos meus queridos Ricardo Sato, Eduardo Alves da Silva, Lázaro de Assis Macedo Junior, Pat Simões, Armando Mariuzzo, Viviane Fonseca, à família Tizei (Rita, Augusto e Pedro), Roldão, Carlão, Anja e tantos outros de cafés, corredores, bibliotecas, disciplinas, bandejão, *Physicæ* e Associação de Pós – Graduação de Física (APGF) – enquanto essa praticava, de fato, a representatividade acadêmica.

Agradeço aos queridos funcionários Biblioteca do IFGW, Mário Alves, Sandra Cartaxo, Valkiria Vicente, Célia Joaquim, Neusa do Nascimento, Angela Sampaio. Às queridas do DFMC Cássia Randé, Emília Tasso e Maria Schiavinato e, à Valéria Scatolin do DEQ (desde o mestrado). Às queridas da graduação, Clotilde Diogo, Júlia Dini, Rosemeire Costa.

Agradeço aos meus editores na *ComCiência*, Rafael Evangelista, Simone Pallone e Rodrigo Bastos – que também é meu orientador no Projeto Mídia Ciência, pela incrível compreensão e paciência. Ao professor Marcelo Knobel e ao

professor Rogério Custódio ao apoio no Mídia Ciência. Ao meu supervisor nesse Projeto (Mídia Ciência) junto ao Instituto de Física Gleb Wataghin, Prof. George Kleiman, principalmente por sua atuação como coordenador da Pós Graduação e, ao atual coordenador, Prof. Silvio Vitiello, pelo acompanhamento atencioso neste final de tese. Também aos professores Amir Caldeira e Peter Schulz pelas disposições nesta etapa final.

Ressalto aos meus amigos e colegas, não há palavras para descrever a importância que vocês tiveram neste trabalho, aliás, sem vocês o desenvolvimento da pesquisa e a confecção desta tese não seria algo possível.

Agradeço à UNICAMP por toda infraestrutura disponibilizada, principalmente pelo Programa Piloto de Bolsas para Instrutores Graduados da UNICAMP (BIG), que financiou o início desta pesquisa (02/2006 – 02/2007), e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelos demais anos (03/2007 – 03/2010). Estendo meus agradecimentos a todas as agências de fomento à pesquisa, além da CAPES, Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp) pelo apoio que recebi e por prover parte dos recursos das Universidades que constituíram a minha formação.

The Road Not Taken

Robert Frost

*Two roads diverged in a yellow wood,
And sorry I could not travel both
And be one traveler, long I stood
And looked down one as far as I could
To where it bent in the undergrowth;*

*Then took the other, as just as fair,
And having perhaps the better claim,
Because it was grassy and wanted wear;
Though as for that the passing there
Had worn them really about the same,*

*And both that morning equally lay
In leaves no step had trodden black.
Oh, I kept the first for another day!
Yet knowing how way leads on to way,
I doubted if I should ever come back.*

*I shall be telling this with a sigh
Somewhere ages and ages hence:
Two roads diverged in a wood, and I—
I took the one less traveled by,
And that has made all the difference.*

Melancolia - A. Durher, 1514.



RESUMO

Todos os organismos vivos interagem com indivíduos de sua e de outras espécies, formando uma rede complexa de interações que tem um papel importante na preservação da biodiversidade. Entender o comportamento subjacente e a estabilidade destes sistemas é de fundamental importância na conservação destes recursos. Neste trabalho estudamos uma rede com apenas quatro espécies, composta por dois pares predador-presa conectados, no qual o predador do primeiro par interage com presa do segundo par. A intensidade desta interação é um importante parâmetro do modelo. Exploramos o comportamento do sistema sob diferentes intensidades de acoplamento e estudamos a dinâmica de sobrevivência e extinção. Analisamos situações em que as quatro espécies têm uma população inicial inferior ao seu valor de equilíbrio, simulando situações de catástrofe em que estas abundâncias são reduzidas devido à ação humana ou mudanças ambientais. Este tipo de condição inicial faz que as populações oscilem antes de reequilibrarem, por vezes reduzindo seu valor para apenas uma pequena fração da população inicial, levando na prática à sua extinção. Nessas análises efeitos inesperados foram observados, como a sobrevivência da presa mais predada. A partir desse estudo, expandimos a rede de dois pares de predadores e presas para três, quatro e cinco pares, seguindo os mesmos conceitos de análise. Por fim, realizamos um breve estudo de uma rede de interações pré-histórica, extinta no final do *Pleistoceno*.

ABSTRACT

All living organisms interact with individuals of its own species and also with those of other species, forming a complex network of interactions that have an important role in the preservation of the biodiversity. Understanding the underlying behavior and stability of these systems is of fundamental importance to the conservation of these resources. In this work we consider a network with only four species, comprising two predator-prey pairs connected, where the predator of the first pair interacts with the prey of the second pair. The intensity of this interaction is an important parameter of the model. We explore the system behavior under different intensities of coupling and study the dynamics of survival and extinction. We analyze situations in which the four species have initial populations smaller than the corresponding equilibrium values, simulating catastrophic events in which these abundances are reduced due to human action or environmental changes. This type of initial condition makes the populations oscillate before re-equilibrating, sometimes reducing its value to only a small fraction of the initial population, bringing them in practice to extinction. In these analysis we found unexpected effects, such as the survival of the prey that is most preyed. From this study, we expanded the network of two pairs of predators and preys to three, four and five pairs, following the same methods of analysis. Finally, we conducted a brief survey of a prehistoric network extinct in the late *Pleistocene*.

Conteúdo

1	INTRODUÇÃO	1
1.1	Motivação	1
1.2	Organização	3
2	ESTRUTURA E DINÂMICA DE REDES	5
2.1	Estudos de Redes Complexas	5
2.1.1	Teoria de Grafos	6
2.1.2	Teoria de Redes	7
2.2	Propriedades de Redes	10
2.2.1	Coefficiente de Agrupamento	10
2.2.2	Caminho Mínimo Médio	11
2.2.3	Distribuição de Grau	12
2.3	Topologias de Rede	14
2.3.1	Rede <i>Aleatória</i>	14
2.3.2	Rede <i>Small-World</i>	20
2.3.3	Rede <i>Scale-Free</i>	23
2.4	Comparações	26
3	MODELOS DE INTERAÇÕES ECOLÓGICAS	31
3.1	Modelos de Espécies Isoladas	31
3.2	Populações Interagentes	35
3.2.1	Matrizes de Interações	36
3.2.2	Interação Predador-Presa	37

4	REDE DE QUATRO ESPÉCIES INTERAGENTES	43
4.1	Modelo de Quatro Espécies	43
4.2	Acoplamento Entre os Pares Primários	46
4.2.1	Pares Não Interagentes	55
4.2.2	Acoplamento <i>Assimétrico</i>	56
4.2.3	Acoplamento <i>Simétrico</i>	60
5	REDES DE PREDACÃO COM MAIS ESPÉCIES	63
5.1	Estudo da Predação com Mais Espécies	63
5.2	Três Pares Predador-Presa	65
5.3	Quatro Pares Predador-Presa	75
5.4	Cinco Pares Predador-Presa	82
5.5	<i>Megafauna</i>	89
5.5.1	Parâmetros de Equilíbrio	93
5.5.2	Considerações de Extinções	96
6	CONCLUSÕES	105
A	PUBLICAÇÃO	111

Lista de Figuras

2.1	(a) Mapa do século XVII de <i>Königsberg</i> , com as sete pontes em destaque. (b) descrição simplificada do padrão de pontes e canais do rio Pregel na cidade de <i>Königsberg</i> . (c) rede de vértices e conexões correspondentes.	8
2.2	Representação do conceito <i>coeficiente de agrupamento</i> . Variação de C_i conforme a vizinhança conecta-se: (a) $C_i = 0$; (b) $C_i = 2/5$; (c) $C_i = 4/5$; (d) $C_i = 1$	11
2.3	Representação: caminho mínimo entre o elemento “i” e o elemento “h” da rede.	12
2.4	(a) Ilustração de uma rede com o número de conexões de cada vértice indicado por uma cor: Branco - apenas uma conexão; Roxo - duas conexões; Azul - três conexões; Verde - quatro conexões; Amarelo - cinco conexões; Bege - seis conexões; Vermelho - sete conexões. (b) Distribuição de Grau da rede representativa.	13
2.5	Exemplos de redes aleatórias formadas com diferentes probabilidades, p . Figura retirada da referência [49].	16
2.6	Probabilidade de <i>Distribuição de Poisson</i> , \mathcal{P}_k , como função de k , para $\alpha = 1, 2, 3, \dots, N$	17
2.7	Detalhe do fragmento de rede com a presença de subgrafos árvores (vermelho), ciclos (verde) e ciclos completos (azul).	18

- 2.8 Representação do limiar de probabilidade, p , em função do expoente k/l , para o qual há o surgimento de subgrafos diferentes em um grafo aleatório. $k > l$ formação de estruturas simples; $k = l$ formação de ciclos; $k < l$ formação de ciclos completos. . . . 19
- 2.9 Ilustração da formação do *agrupamento gigante* em $2D$: $p_c = 0.500$. Figura retirada da referência [23]. 21
- 2.10 Representação do processo de construção de uma rede *Small-World*. Exemplo de uma rede reticulada com $N = 20$ vértices, cada um ligado a seus quatro vizinhos mais próximos. Para $p = 0$, a rede original é mantida, à medida que p aumenta, a rede torna-se cada vez mais desordenadas até que em $p = 1$ todas as conexões foram realocadas aleatoriamente. Figura baseada na referência [23]. . . . 22
- 2.11 O comportamento das grandezas *caminho mínimo médio*, $l(p)$ e o *coeficiente de agrupamento*, C , como funções da probabilidade de realocação de conexões, p , no modelo de Watts-Strogatz. Figura retirada da referência [47]. 23
- 2.12 **(a)** Representação da rede da internet. Cada vértice pode representar sistemas autônomos, que como os computadores de uma universidade, alguma corporação etc. As conexões representam as relações de troca entre esses sistemas. **(b)** A distribuição dos graus de vértices na Internet. Conforme indicado, a distribuição obedece a uma lei de potência. Figura retirada da referência [59]. 24
- 2.13 **(a)** Ilustração de um processo simples de criação de uma rede *Scale-Free*. Círculos vazios identificam os novos elementos da rede; o tamanho dos círculos a quantidade de conexões. **(b)** Ilustração do processo de crescimento da rede de colaborações de físicos. Figura retirada da referência [49]. 26
- 2.14 Comparação entre as *Distribuições de Grau* (topo) e um análogo real, nos EUA, (abaixo). **(a)** Rede *Aleatória* (vértices com aproximadamente o mesmo número de conexões); **(c)** malha viária; **(b)** Rede *Scale-Free*; **(d)** malha aérea. Figura retirada da referência [63]. 28

2.15	(a), (c) Rede <i>Aleatória</i> com $N = 10^4$ e $\langle k \rangle = 4$; (b), (d) Rede <i>Scale-Free</i> gerada pelo modelo Barabási-Albert com $N = 10^4$ e $\langle k \rangle = 4$. Quadrado: remoção aleatória; Círculo: remoção preferencial de vértices mais conectados. Comparação: efeito da remoção de vértices no <i>tamanho relativo</i> \mathcal{S} (a), (b) e no caminho mínimo médio l (c), (d) do grande aglomeramento em uma rede inicialmente conectada quando a fração ℓ de vértices é removido. (e) Ilustração dos efeitos da remoção do vértice em uma rede. Figura retirada da referência [47].	29
2.16	Exemplo de Rede <i>aninhada</i> . Em verde a representação de plantas e em alaranjado a de animais. Figura retirada da referência [67].	30
3.1	Crescimento populacional limitado pela <i>capacidade de suporte</i> , K	33
3.2	Limitações do crescimento logístico.	34
3.3	Frequência relativa de <i>selachians</i> no <i>Mar Adriático</i> do período de 1914 à 1923.	38
3.4	Evolução temporal das densidades populacionais de duas espécies a partir para condição inicial de 20 presas (vermelho); 10 predadores (verde).	40
3.5	Espaço de Fase para diferentes condições iniciais (populações). Verde: 10 presas e 5 predadores; amarelo: 8 presas e 8 predadores; azul: 8 presas e 3 predadores; preto: 20 presas; 10 predadores; vermelho: 15 presas e 15 predadores.	41

- 4.1 Rede de quatro espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas. Cada presa, identificada como 1 e 3, está associada primariamente a um único predador, marcados como 2 e 4. O quadro esquerdo mostra os pares predador-presa desacoplados, enquanto o quadro direito mostra a assimetria do acoplamento adicional entre predador 4 e a presa 1 (linha tracejada grossa). Quando o acoplamento entre predador 2 e a presa 3 (linha pontilhada fina) é incluído consideramos a interação como simétrica. 44
- 4.2 Populações de equilíbrio em função de \mathcal{C}_{41} para (a) acoplamento assimétrico desigual, $\mathcal{C}_{14} = 2.5\mathcal{C}_{41}$ e; (b) acoplamento assimétrico equivalente: $\mathcal{C}_{14} = \mathcal{C}_{41}$ 48
- 4.3 Representação da análise da dinâmica abaixo do equilíbrio. x_0 representa a condição de equilíbrio (linha pontilhada azul escuro). A condição inicial, $f x_0$, é representada como uma fração do equilíbrio; e o limiar de extinção, $f_{\text{minimo}} x$ (linha pontilhada preta), cuja representação apresenta um caso no qual a oscilação ultrapassou o limite mínimo e, como restrição à recuperação da espécie, a densidade populacional sofre o corte. 49
- 4.4 O papel da capacidade de suporte, K , nas oscilações das densidades populacionais. As curvas mostram a população de presas x_1 para o caso de pares não interagentes. Para $K = 100$ (preto) as oscilações apresentam baixas amplitudes; para $K = 1000$ (azul) as amplitudes aumentam, mas as populações ainda convergem para um equilíbrio estacionário; para $K = 10,000$ (azul claro) as amplitudes das oscilações aumentam consideravelmente. 51

- 4.5 Evolução temporal das densidades populacionais a partir de 50% das densidades de equilíbrio. As cores são as indicadas na Fig.4.1. No topo à esquerda: o caso desacoplado, no detalhe a trajetória do espaço de fase; no topo à direita: acoplamento assimétrico desigual, no detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo par predador-presa e o espaço de fase; inferior esquerdo: acoplamento assimétrico equivalente, no detalhe o espaço de fase; inferior à direita: acoplamento simétrico, no detalhe o espaço de fase. 52
- 4.6 Diagramas de extinção para limiares de extinção de 5% e 20%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). (a) *caso desacoplado*; (b) acoplamento *assimétrico desigual*; (c) acoplamento *assimétrico equivalente* e; (d) acoplamento *simétrico*. Azul representa a região onde todas as espécies sobrevivem e preto onde todas morrem, para ambos valores de corte. As demais cores representam: vermelho, a extinção total para o limiar de 20%; branco, sobrevivência apenas do primeiro par para limiar de 20% e sobrevivência de todas as espécies para limiar de 5%; azul claro, sobrevivência apenas das populações de presas para limiar de 20% e extinção total para 5%. 54

- 4.7 Diagramas de extinção para limiares de extinção de 5% (esquerda) e 20% (direita). Os resultados representam as comparações entre o caso de referência e os casos acoplados: (a) e (b) acoplamento *assimétrico desigual*; (c) e (d) acoplamento *assimétrico equivalente*; e (e) e (f) acoplamento *simétrico*. Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas espécies morrem, respectivamente, com ou sem acoplamento. Vermelho indica a sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência e a extinção total para o correspondente caso de acoplamento. As demais cores representam: branco, sobrevivência apenas do primeiro par para o caso interagente e a sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência; cinza escuro, sobrevivência apenas do segundo par para o caso interagente e a sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência; azul claro, sobrevivência apenas das populações de presas. 61
- 5.1 Rede de seis espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas: contínua - interações primárias; tracejada - interações secundárias. Cada presa, identificada como 1, 3 e 5, está associada primariamente a um único predador, marcados como 2, 4 e 6. Representação de cores do novo par: presa - amarelo e predador - vinho. 66

- 5.2 (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 3 pares predador-presa, para o acoplamento *assimétrico desigual*, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.1. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 3 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: vermelho, a sobrevivência de dois pares; branco, a sobrevivência de um par. 69
- 5.3 Populações de equilíbrio em função de C_{61} para o acoplamento assimétrico equivalente: $C_{16} = C_{61}$. As cores são as indicadas na Fig.5.1, exceto o terceiro par que, neste caso, o predador está representado por preto e a presa por índigo. 71
- 5.4 Evolução temporal das densidades populacionais de 3 pares predador-presa, para diferentes valores do acoplamento assimétrico equivalente: (a) $C_{16} = 0.001$; (b) $C_{16} = 0.005$; (c) $C_{16} = 0.010$; (d) $C_{16} = 0.020$. As cores são as indicadas na Fig.5.1, exceto o terceiro par que, neste caso, o predador está representado por preto e a presa por índigo. No detalhe, temos a representação da trajetória no espaço de fases para cada par: primeiro par (vermelho), segundo par (verde) e terceiro par (azul claro). 72

- 5.5 (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 3 pares predador-presa, para o acoplamento assimétrico equivalente, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.1. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo e terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 3 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: vermelho, a sobrevivência de dois pares; branco, a sobrevivência de um par. 74
- 5.6 Rede de oito espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas. Cada presa, identificada como 1, 3, 5 e 7 está associada primariamente a um único predador, marcados como 2, 4, 6 e 8, respectivamente. 75
- 5.7 (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 4 pares, para o acoplamento assimétrico desigual, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.1. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 4 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par. 78

- 5.8 (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 4 pares, para o acoplamento assimétrico equivalente, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.6. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo e terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 4 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par. 80
- 5.9 Rede de dez espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas. Cada presa, identificada como 1, 3, 5, 7 e 9 está associada primariamente a um único predador, marcados como 2, 4, 6, 8 e 10. 82
- 5.10 (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 4 pares, para o acoplamento assimétrico desigual, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.9. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 4 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par. 86

- 5.11 (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 5 pares, para o acoplamento assimétrico equivalente, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.9. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo e terceiro par predador-presa. (a) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 5 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par. 87
- 5.12 A rede de interações da *megafauna* [98]. Interações entre predadores (quadrados) e herbívoros (círculos). Esta rede inclui espécies que estão presentes nos dias de hoje (verde) e espécies extintas (vermelho). As designações de cada elemento da rede pode ser visualizada na tabela da Fig.5.13. 91
- 5.13 A Tabela de interações da *megafauna* [98]. Esta tabela descreve a rede de interações entre espécies apresentada na Fig.5.12, juntamente com seus respectivos coeficientes de interações. As espécies estão representadas conforme sua atual situação de extinta (vermelho) ou não (verde). 92

- 5.14 A rede megafauna redefinida através das similaridades das interações entre as espécies. Nesta representação temos a simplificação de 28 espécies em 7 classes de carnívoros e herbívoros. As espécies que apresentam equivalência de interações são representadas por um único símbolo: predadores (**A**), (**B**) e (**C**) (alaranjado); as presas (**1**) - (**3**) (azul); (**4**) - (**13**) (vermelho); (**14**) - (**16**) (bege) e (**17**) - (**23**) (amarelo). Os predadores (**D**) e (**E**) não apresentam similaridade com nenhuma outra espécie - aparecem representados, respectivamente, pelas cores verde e magenta. . . . 93
- 5.15 Evolução temporal das densidades populacionais para a *megafauna*. As cores são as indicadas na Fig.5.14. (**a**) 100%; (**b**) 75%; (**c**) 50%; (**d**) 45% das densidades de equilíbrio. 95
- 5.16 Evolução temporal das densidades populacionais para a *megafauna*. Como condições iniciais: $x_i(0) = 0.2$ (presas) e $x_j(0) = 2.0$ (predadores). As cores são as indicadas na Fig. 5.14. 97
- 5.17 A rede megafauna reduzida obtida através das extinções das presas (**4**) - (**13**) e (**14**) - (**16**). (**a**) A rede da *megafauna* reduzida com 15 espécies. (**b**) Representação simplificada de 15 espécies em 5 classes de carnívoros e herbívoros. As espécies que apresentam equivalência de interações são representadas por um único símbolo: predadores (**A**), (**B**) e (**C**) (alaranjado); as presas (**1**) - (**3**) (azul) e (**17**) - (**23**) (amarelo); sendo que os predadores (**D**) (verde) e (**E**) (magenta). 99
- 5.18 Evolução temporal das densidades populacionais para a *megafauna reduzida*. As cores são as indicadas na Fig.5.17(b). (**a**) 100%; (**b**) 75%; (**c**) 50%; (**d**) 45% das densidades de equilíbrio. 102

Lista de Tabelas

3.1	Dados de pesca de <i>selachians</i> do <i>Mar Adriático</i>	38
-----	---	----

Capítulo 1

INTRODUÇÃO

1.1 Motivação

Todos os seres vivos interagem não só com indivíduos de sua própria espécie, mas também com indivíduos de várias outras espécies, formando complexas redes ecológicas [1]. As cadeias alimentares, em particular, têm sido reconhecidas como uma representação fundamental das comunidades ecológicas [2], exibindo interações extremamente heterogêneas, que não são, no entanto, simplesmente aleatórias [3]. Na verdade, vários estudos têm demonstrado que a topologia dessas redes, ou seja, a forma com que as espécies se relacionam, como são formadas e como são distribuídas essas conexões, depende predominantemente da natureza das interações estabelecidas entre essas espécies [4, 5]. Nesse sentido, assimetrias no número e na intensidade dessas interações são particularmente importantes e comuns na natureza [6]. Diferentes tipos de mutualismo, por exemplo, são conhecidos por apresentar distribuições de conexões, em que as interações assimétricas entre generalistas (espécies que se relacionam com uma variedade de espécies) e especialistas (que se relacionam com apenas uma variedade de espécie) são importantes [7, 8, 9, 10].

As assimetrias são igualmente difundidas em interações antagonistas tais como herbivoria [11], parasitismo [12] e predação [13]. Duas questões impor-

tantes em ecologia sobre a topologia da rede é a compreensão de como processos coevolucionários levam às estruturas observadas e a relação entre robustez e estabilidade das redes e a sua distribuição de conexões [14, 15, 16, 17]. Estes temas são particularmente importantes no que diz respeito à biodiversidade e também para compreender os processos de extinção que aconteceram no passado [18, 19].

Neste trabalho investigamos o papel da topologia da rede, especialmente das assimetrias, na estabilidade das redes de predador-presa de pequeno porte. Simulamos a dinâmica de uma rede de quatro espécies que consiste em dois pares de presa-predador ligados por uma interação assimétrica, onde o predador do primeiro par também se alimenta da presa do segundo par.

Mostramos que, para uma ampla gama de parâmetros, o sistema é estável, no sentido de que as populações tendem a se estabilizar em valores fixos se ligeiramente deslocadas de suas posições de equilíbrio. No entanto, se as espécies são deslocadas de seu equilíbrio em quantidades consideráveis, como em um evento catastrófico causado pela ação humana ou por modificações ambientais, as populações podem apresentar grandes oscilações antes de se reequilibrar, chegando por vezes a valores tão baixos que os efeitos *Allee* irão conduzir a população à extinção [20, 21, 22]. A fim de considerar os efeitos *Allee* nós introduzimos um limiar de extinção, que é um valor de corte para a dinâmica, de modo que quando uma população se torna menor do que uma certa percentagem do seu valor de equilíbrio, ela imediatamente será extinta.

Além disso, mostramos que tais eventos de extinção irão depender da intensidade e da topologia de conexões. Este modelo é mínimo, mostrando vários pressupostos implícitos (por exemplo, conjunto de interações e os coeficientes de interação, os parâmetros de crescimento e mortalidade das espécies). No entanto, ele mostra grande flexibilidade, de forma que, é possível explorar o papel das interações cruzadas entre dois pares primários de predador-presa na estabilidade da rede, o que representa um primeiro passo para compreender os efeitos das conexões entre as espécies em uma rede.

1.2 Organização

Este trabalho está organizado da seguinte forma: no capítulo dois apresentaremos os principais conceitos, bem como três tipos importantes de redes, algumas características e comparações. No terceiro capítulo iremos apresentar a modelagem de interações ecológicas partindo do modelo mais simples, de uma população isolada e, em seguida mostramos como ocorre a interação através de matrizes de interação e então apresentaremos a predação e seus principais aspectos.

No quarto capítulo apresentaremos um modelo fundamental de quatro espécies para a predação no qual realizamos análises de estabilidade e de resiliência das populações de equilíbrio. O quinto capítulo complementa estas análises estendendo a rede fundamental de dois pares para redes de três, quatro e cinco pares. Ainda neste capítulo realizamos o estudo de uma rede de interações predador-presa pré-histórica.

Finalmente, as nossas observações finais serão apresentadas, juntamente com uma discussão e algumas perspectivas, no sexto capítulo, a conclusão.

Capítulo 2

ESTRUTURA E DINÂMICA DE REDES

Este capítulo descreverá de forma sucinta os aspectos gerais de redes complexas. A intenção é realizar uma breve contextualização sem, contudo, apresentar uma abordagem formal detalhada (um estudo mais completo pode ser encontrado nas Referências [23, 24]). Assim, iremos introduzir a análise da estrutura dinâmica de redes através do retrospecto da *teoria de redes* e da definição de seus principais conceitos. Além disso, apresentaremos algumas das principais classificações de redes, suas propriedades e algumas comparações entre elas.

2.1 Estudos de Redes Complexas

Existem várias maneiras de se tratar um sistema físico ou biológico. Dependendo da sua natureza e de suas propriedades, as análises podem tanto exibir estratégias referentes à geometria do sistema quanto às propriedades dos elementos que o compõe. Contudo, a origem da idéia de redes é bem menos abrangente e foi desenvolvendo-se conforme evoluíram os estudos tanto matemáticos quanto sociais que tomavam a teoria de grafos como primeiros princípios [25], e desta forma começaremos nossa abordagem, através da *Teoria de Grafos*.

2.1.1 Teoria de Grafos

A teoria de grafos é o estudo da interação entre grafos, entidades matemáticas que podem representar diferentes objetos. Genericamente, podemos entender um grafo como um agrupamento de vértices e conexões. Cada vértice representa um elemento deste conjunto e cada conexão a interação entre um par de elementos. A teoria de grafos busca compreender de forma detalhada as propriedades gerais de um grafo baseada na interação entre seus diferentes elementos. Entre os diferentes problemas atacados pela teoria de grafos podemos citar problemas de enumeração [26], de roteamento [27], de pintura (*coloring*, *teorema das quatro cores*) [28, 29, 30], de recobrimento de superfícies [31], de visibilidade de polígonos [32], entre outros.

Pode-se atribuir a origem dos estudos de grafos à problemas matemáticos do século XVII. A primeira referência neste sentido remete à análise topológica realizada por *Euler*, em 1736, para resolver o então conhecido *Problema das Sete Pontes de Königsberg*. *Königsberg* hoje é uma cidade da Rússia chamada *Kaliningrado* e, por ser banhada pelo rio *Pregel*, é constituída por ilhas, como ilustrado na Fig.2.1(a), cada ilha era ligada a um certo número de outras ilhas por um total de sete pontes. A dúvida residia na existência de um caminho que atravessasse as sete pontes, apenas uma vez cada uma. *Euler* resolveu¹ esta questão através das idéias precursoras da *Teoria de Grafos* [23, 33, 34, 35].

Para demonstrar a inexistência de um caminho Euler formulou um modelo contendo somente os elementos principais do problema: 4 ilhas conectadas por sete pontes. O ponto mais importante é notar que um número ímpar de pontes chegam em cada ilha. Para compreendermos a solução, devemos pensar no deslocamento de um indivíduo durante uma possível solução. Ao transcorrer-se uma ilha utiliza-se sempre duas pontes (entrada e saída). Dessa forma, caso uma ilha possua um número ímpar de pontes, pode-se transcorrer todas as suas pontes somente se esta ilha for o ponto inicial ou final do percurso. Como só existem 2

¹O problema foi rigorosamente resolvido apenas em 1976 por K. Appel e W. Haken [23, 28, 29, 30].

pontos especiais (início e fim), uma distribuição de ilhas com mais do que duas com número ímpar de pontes não pode ser percorrida seguindo as regras propostas (uma ponte só pode ser visitada uma vez). No problema de *Konigsberg* proposto há 4 ilhas com número ímpar de pontes e, por isso, o problema não tem solução. Desta forma, através dos grafos, foi introduzida a idéia de rede.

2.1.2 Teoria de Redes

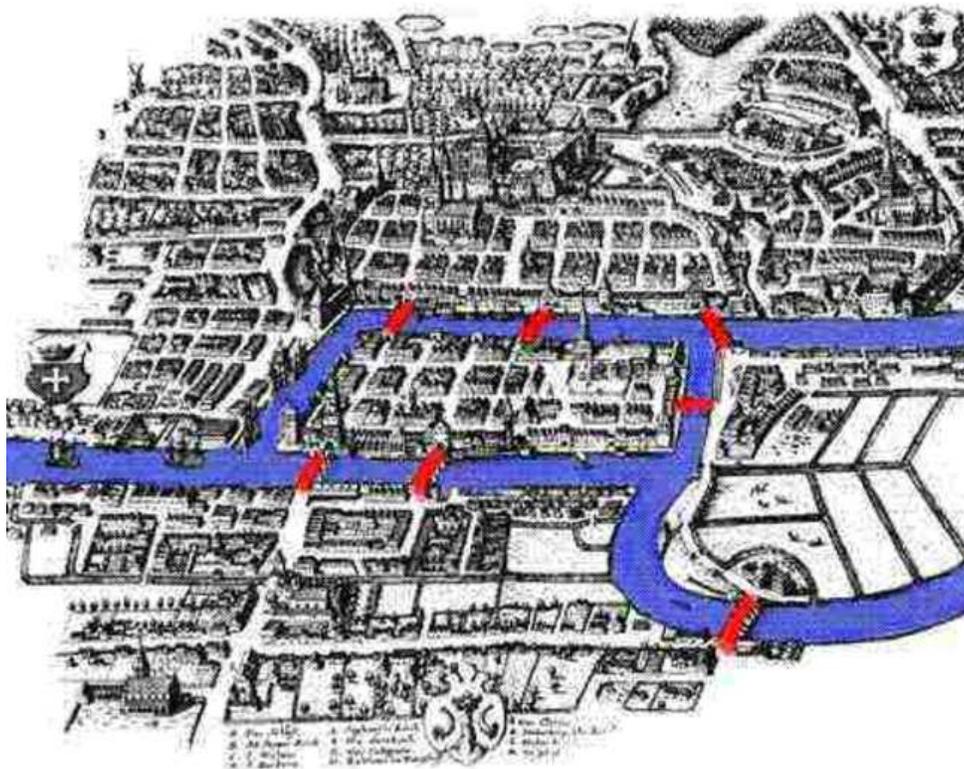
Teoria de redes é uma subdivisão da teoria de grafos que trata do problema de grafos como representações de relações simétricas ou assimétricas entre objetos discretos. Ela tem aplicação em diferentes áreas, desde a física fundamental até a sociologia humana. Recentemente, devido ao grande interesse em compreender sistemas complexos e devido a disponibilidade de ferramentas computacionais para atacar estes problemas o estudo de redes tem se difundido.

Em particular, em *Teoria de Redes*, a análise ocorre através das conexões estabelecidas entre as componentes que delimitam o sistema e o principal atributo de cada componente diz respeito à sua conectividade e à natureza das conexões estabelecidas. Cada sistema será representado por uma rede com padrões próprios de conexões entre seus elementos.

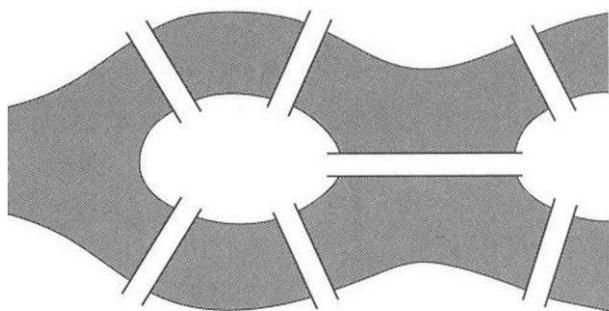
Uma das principais características das aplicações da *Teoria de Redes* é a interdisciplinaridade. Isso porque os elementos presentes na rede e, consequentemente a própria rede, podem representar praticamente qualquer sistema de interações. O comportamento geral destas redes é determinado pela evolução de cada elemento. Desta maneira, a dinâmica de conectividade individual de cada elemento permite uma visão global de variação do sistema. É possível perceber esses efeitos nas análises de redes sociais [36, 37, 38], por exemplo. Além disso, há uma ampla gama de outras questões práticas, como o desenvolvimento de estratégias para o transporte de informações [39], difusão de alimentos [40], controle de doenças [41], análise de redes ecológicas [6]-[16] entre outras muitas aplicações.

Contudo, apenas em meados do século XX os estudos assumiram conotações muito além das análises de propriedades geométricas. Isso, provavelmente, foi

a)



b)



c)

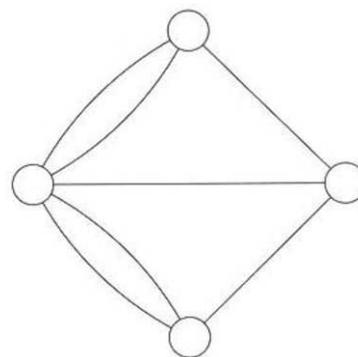


Figura 2.1: (a) Mapa do século XVII de *Königsberg*, com as sete pontes em destaque. (b) descrição simplificada do padrão de pontes e canais do rio Pregel na cidade de *Königsberg*. (c) rede de vértices e conexões correspondentes.

fomentado por um artigo literário de 1929 [23], cujo autor, Frigyes Karinthy, discutia sobre a maneira como as novas tecnologias, meios de transportes e comunicações, naquela época, trens e telefones, havia tornado o mundo muito menor devido a possibilidade de conhecer muito mais pessoas e relacionar-se com elas de forma que todo o mundo estaria conectado através de relacionamentos familiares e cotidianos. De uma maneira bastante descontraída ele discutiu sobre o conceito de *Caminho Mínimo Médio* entre duas pessoas quaisquer do mundo, um importante princípio de organização. Através desse conceito, supôs que entre dois indivíduos quaisquer deveria haver em torno de “seis outras pessoas de separação”. A idéia de Karinthy foi, então, implementada em uma experiência [42], atualmente conhecida como *Experiência Mundo Pequeno*, décadas depois, pelo psicólogo S. Milgram e, apesar de não ter sido cientificamente rigorosa, comprovou que, de fato, todas as pessoas estão, de alguma forma, conectadas.

A aceleração tecnológica e as consequências do impacto humano na natureza redefiniram a utilização de redes à representações importantes diante da colossal proliferação de meios de interação e máquinas. Deixou-se de discutir apenas questões e estratégias topológicas em relação à rede e começou-se à analisar detalhadamente algumas redes de comunicações reais [43, 44]. O estudo mais impactante foi o dos irmãos Faloutsos (Michalis, Petros, Christos) cuja análise evidenciou que redes de interações reais, como a internet, seguem regras específicas em sua *distribuição de grau* (que veremos mais adiante). A partir de então, as análises começaram a tomar como um atributo importante a funcionalidade prática das topologias das redes, os efeitos da dinâmica, bem como a evolução temporal, os regimes de equilíbrio e assintóticos. Os procedimentos e conceitos que introduziremos a seguir nos conduzirão à um melhor entendimento desta teoria.

2.2 Propriedades de Redes

As topologias das redes seguem princípios de conectividade, de maneira que é possível distinguir e determinar conceitos fundamentais representativos dessas características.

2.2.1 Coeficiente de Agrupamento

O *Coeficiente de Agrupamento* é um conceito oriundo da *Teoria de Grafos*, o qual diz respeito às conexões entre os elementos da rede que são vizinhos entre si, ou seja, é a medida do grau em que um elemento e seus vizinhos estão agrupados entre si. Em redes reais, particularmente nas redes sociais, foi observado que há uma tendência à formação desses agrupamentos de conhecidos [45, 46].

O coeficiente é definido como sendo a razão entre o número de conexões \mathcal{N}_ν existentes entre os k_i elementos vizinhos conectados ao elemento i e o número máximo de conexões possíveis entre eles, ou seja,

$$C_i = \frac{\mathcal{N}_\nu}{\frac{1}{2}k_i(k_i - 1)}. \quad (2.1)$$

Através dessa definição, se um elemento apresentar uma vizinhança desconectada, como podemos ver na Fig.2.2(a), seu *Coeficiente de Agrupamento* será nulo. Conforme as relações entre os vizinhos vão se estabelecendo, Fig.2.2(b) e (c), esse grau de organização altera-se até que todos os vizinhos estejam conectados entre si e, desta forma, como podemos ver na Fig.2.2(d), o coeficiente de agrupamento é igual a 1.

Esta medida exprime o quanto a vizinhança, de um elemento da rede, está relacionada entre si. A indicação geral do agrupamento da rede, por sua vez, é dada pela média dos coeficientes de agrupamento individuais, para todos os elementos da rede,

$$\bar{C} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N C_i. \quad (2.2)$$

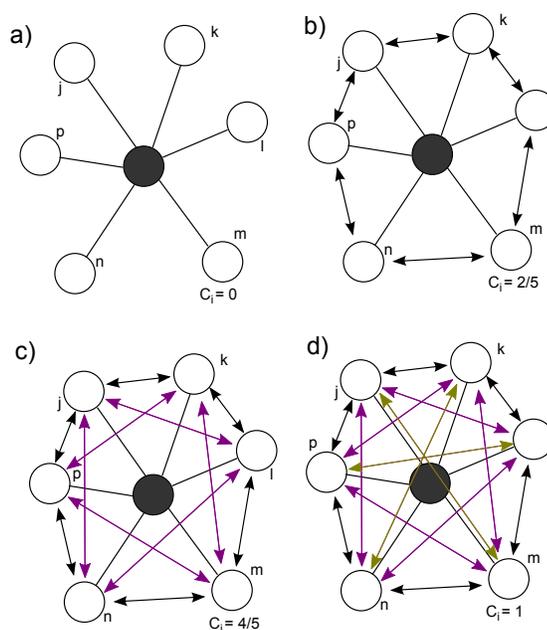


Figura 2.2: Representação do conceito *coeficiente de agrupamento*. Variação de C_i conforme a vizinhança conecta-se: **(a)** $C_i = 0$; **(b)** $C_i = 2/5$; **(c)** $C_i = 4/5$; **(d)** $C_i = 1$.

Dessa maneira, é possível, em princípio, calcular o coeficiente de agrupamento de qualquer rede se dispormos de informações sobre a sua geometria.

2.2.2 Caminho Mínimo Médio

Dados dois elementos i e h de uma rede, podemos calcular o caminho mais curto que os conecta, como podemos ver em cinza na Fig.2.3. Se $d(i, h)$ é a distância mínima entre o par i, h , então o caminho mínimo médio é definido como,

$$\bar{d} = \frac{2}{k_i(k_i - 1)} \sum_{i \neq h} d(i, h). \quad (2.3)$$

Este é um conceito que, como mencionamos anteriormente, tornou-se popular em virtude do efeito *Mundo Pequeno*, pelas informações referentes aos rela-

cionamentos humanos. E, neste sentido, o *Caminho Mínimo Médio* apresenta uma importância particular no que diz respeito à difusão, ou transporte, de diversos gêneros dentro de uma rede específica, como por exemplo, objetos, recursos, doenças, informações, alimentos, persistências e extinções em redes ecológicas e tantos outros. Além disso, sua importância também está em indicar detalhes da estrutura da rede [47].

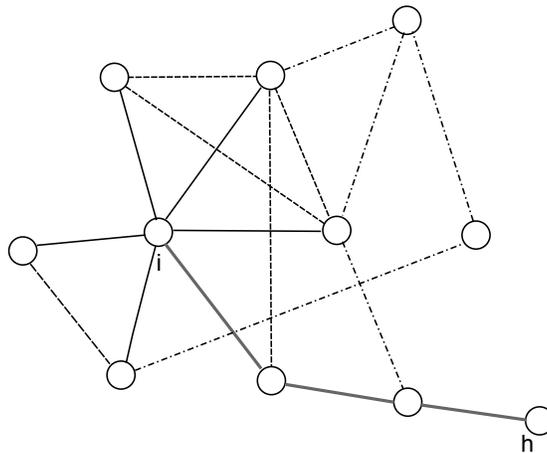


Figura 2.3: Representação: caminho mínimo entre o elemento “i” e o elemento “h” da rede.

Contudo, o cálculo do *Caminho Mínimo Médio* de uma rede exige um grande esforço computacional, considerando que para cada par de elementos da rede são necessárias $\frac{1}{2}k_i(k_i - 1)$ operações.

2.2.3 Distribuição de Grau

Em uma rede, o grau de um vértice representa o número de conexões ou ligações deste vértice com os demais. A distribuição de grau P_k de uma rede é definida como a fração de vértices na rede com grau “k”. Assim, a distribuição de grau diz respeito ao número de conexões que cada vértice apresenta dentro de uma rede. Em uma rede qualquer, nem todos os vértices apresentam o mesmo número de conexões, logo a probabilidade de um determinado vértice exibir um deter-

minado número de conexões é a informação proporcionada por esta distribuição. Portanto, se em uma rede houver N vértices ao total, e n_k deles apresentarem grau k , teremos a distribuição de grau dada por $P_k = n_k/N$.

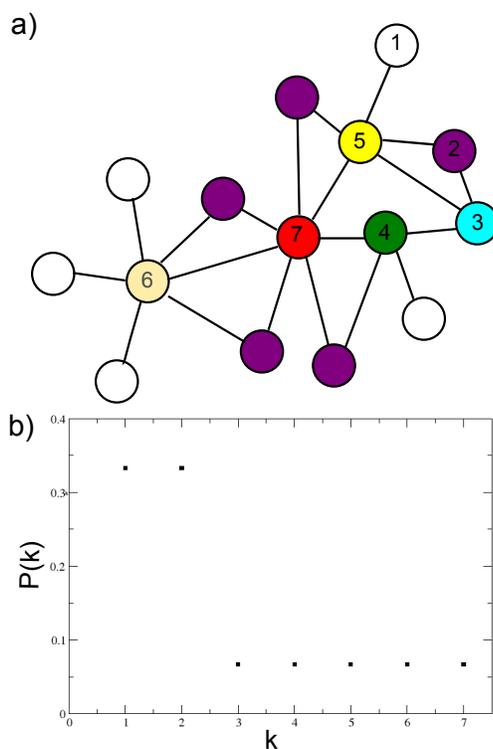


Figura 2.4: (a) Ilustração de uma rede com o número de conexões de cada vértice indicado por uma cor: Branco - apenas uma conexão; Roxo - duas conexões; Azul - três conexões; Verde - quatro conexões; Amarelo - cinco conexões; Bege - seis conexões; Vermelho - sete conexões. (b) Distribuição de Grau da rede representativa.

Para esclarecer melhor este conceito, vamos considerar a pequena rede hipotética da Fig.2.4, na qual temos diferenciados pela cor a distribuição de grau de cada vértice: Branco - apenas uma conexão com os demais vértices da rede; Roxo - duas conexões; Azul - três conexões; Verde - quatro conexões; Amarelo - cinco conexões; Bege - seis conexões; Vermelho - sete conexões. E abaixo, temos o

gráfico referente a distribuição de grau dessa rede. Como falamos anteriormente, as análises de redes de interações reais, como a internet, seguem regras específicas em sua *distribuição de grau* e esse será um ponto importante para caracterizarmos as diferentes topologias, como veremos a seguir.

2.3 Topologias de Rede

Como vimos na introdução do capítulo, o estudo de redes iniciou-se no século XVII através da *Teoria de grafos*. Contudo, apenas no século XX, o estudo de propriedades de grafos foi aprofundado, iniciando-se a aplicação de métodos estatísticas em estudos quantitativos [47].

Há várias categorias de redes, mas aqui descrevemos brevemente apenas três tipos: *Aleatórias*, *Small-World* e *Scale-Free*, cuja relevância e resultados têm apresentado avanços fundamentais na teoria de redes, focalizando os aspectos mais importantes para o estudo da dinâmica de redes complexas.

2.3.1 Rede Aleatória

Muitas vezes, redes com topologias complexas e princípios de organização desconhecidos são encontradas na natureza. Por este motivo tem-se usado oportunamente os princípios dos grafos aleatórios [33, 34, 35, 48]. Estes são grafos cujas distribuições de probabilidade P_k de conexões são aleatórias.

Os princípios básicos de uma rede aleatória são os mesmos de um grafo aleatório, incluindo a sua construção. Em termos matemáticos a construção de um grafo aleatório é frequentemente chamada de evolução, uma vez que ocorre pela sucessiva adição de conexões aleatórias dos N elementos da rede.

O processo de formação parte de N vértices isolados, sendo que, para que as conexões se formem, é estabelecida uma probabilidade p , que varia de 0 à 1. Então, para um determinado vértice da rede conectar-se a outro, é sorteado um valor ao acaso dentro deste intervalo. Se o valor sorteado for menor que p a conexão é estabelecida, caso contrário, não. Isso acontece sucessivamente para

cada vértice, independentemente das conexões com outros vértices, estabelecidas anteriormente.

A Fig.2.5 apresenta três exemplos de redes formadas com diferentes probabilidades, p . Como podemos observar, no topo da figura, quando $p = 0$ não há conexões, pois não há nenhum valor de probabilidade que possa estar dentro deste intervalo. Quanto mais alto for o valor de p , maior a probabilidade de formar conexões. Caso alguma das redes apresentasse $p = 1$, ela representaria uma rede totalmente conectada², pois qualquer valor aleatório sorteado neste intervalo implicará na formação da conexão.

Distribuição de Grau de uma rede *aleatória*

A distribuição de grau é dada pela probabilidade, \mathcal{P}_k , de um vértice estar conectado à k outros vértices da rede. A probabilidade de um vértice apresentar “ k ” conexões ao final da evolução da rede é dada pela distribuição binomial,

$$\mathcal{P}_k = C_N^k p^k (1-p)^{N-1-k}; \quad (2.4)$$

sendo que C_N^k representa o número de combinações contendo k elementos selecionados dentro de N elementos possíveis,

$$C_N^k = \frac{N!}{(N-k)!k!}. \quad (2.5)$$

Em particular, para redes grandes, temos que a distribuição de grau, neste limite ($N \rightarrow \infty$), é uma *Distribuição de Poisson*,

$$\lim_{N \rightarrow \infty} \mathcal{P}_k = \frac{\alpha^k e^{-\alpha}}{k!}; \quad (2.6)$$

sendo que α representa o grau médio dessas conexões, ou seja, a razão do somatório de todos os vértices conectados pelo número total de vértices da rede, $\alpha = \sum k_i / N$.

²Uma rede totalmente conectada é uma rede na qual cada um dos elementos da rede está conectado à todos os demais elementos dessa rede.

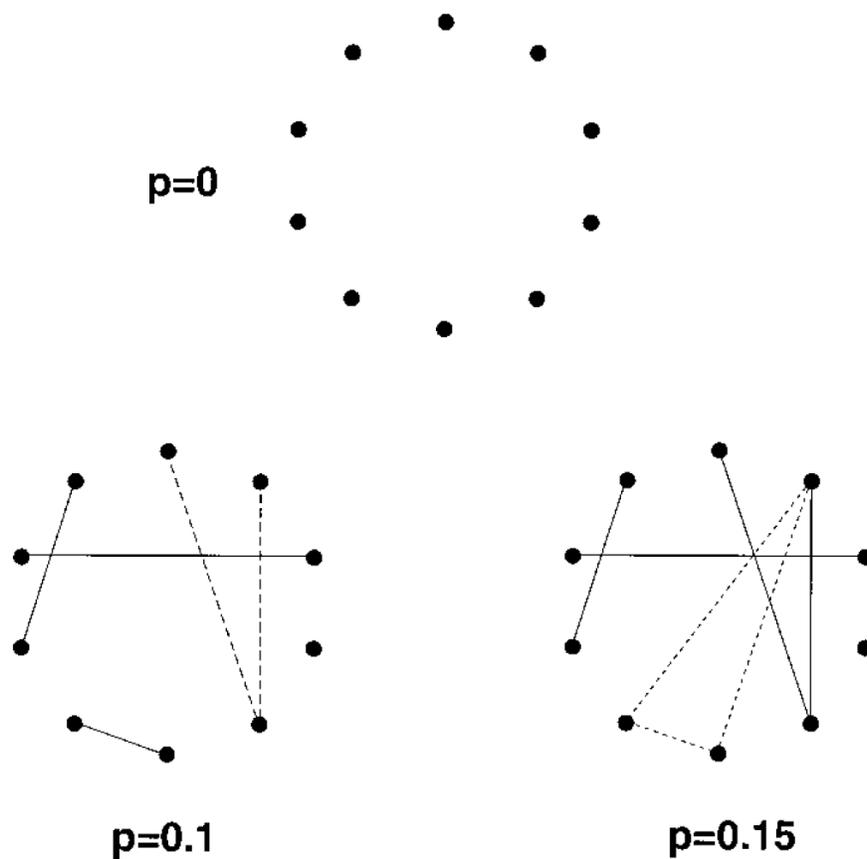


Figura 2.5: Exemplos de redes aleatórias formadas com diferentes probabilidades, p . Figura retirada da referência [49].

Na Fig.2.6 temos a *Distribuição de Poisson* em função do grau k para vários valores do grau médio α . Nessa figura podemos ver que os picos estão perto de $k = \alpha$, ou seja, a maioria dos vértices apresentam graus próximos ao grau médio da rede. Essa é a característica marcante das redes aleatórias - elas exibem todos os vértices com aproximadamente o mesmo número de conexões.

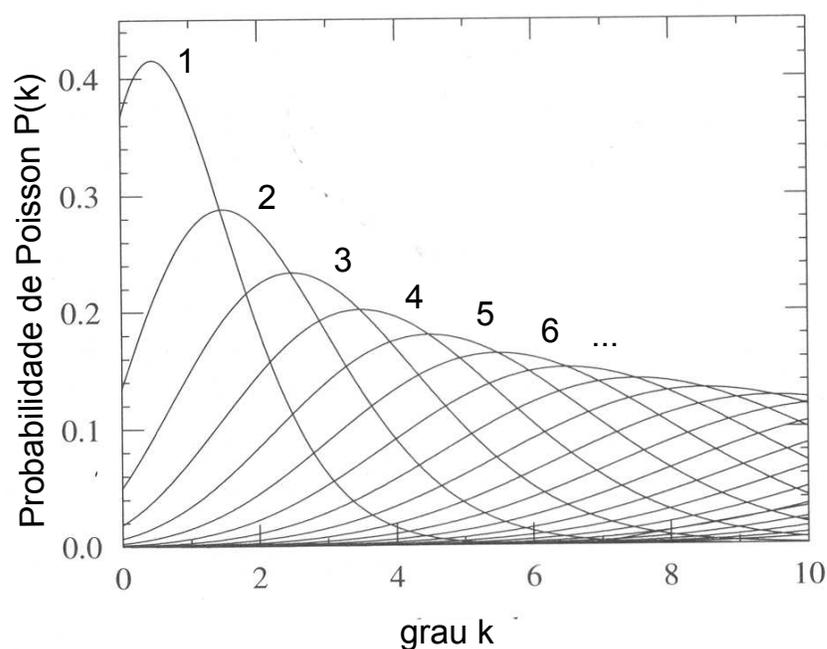


Figura 2.6: Probabilidade de *Distribuição de Poisson*, \mathcal{P}_k , como função de k , para $\alpha = 1, 2, 3, \dots, N$.

Subgrafos de redes *aleatórias*

Os subgrafos de um grafo, \mathcal{G} , são definidos como sendo grafos de dimensões menores cujos vértices e conexões estão contidos em \mathcal{G} . Podemos observar no fragmento de rede na Fig.2.7 que, dependendo da distribuição de grau de uma rede - principalmente se o grau médio for alto, a probabilidade de encontrarmos estruturas como essas será grande [47].

Em 1959 P. Erdős e A. Rényi apresentaram o célebre artigo “*On The Evolution of Random Graphs*” [33], no qual apresenta importantes propriedades estru-

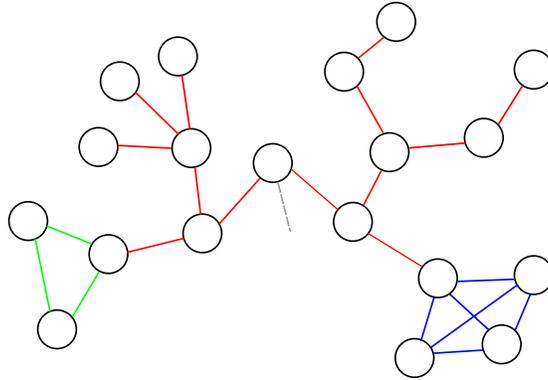


Figura 2.7: Detalhe do fragmento de rede com a presença de subgrafos árvores (vermelho), ciclos (verde) e ciclos completos (azul).

turais de grafos, bem como a existência de uma probabilidade crítica. A formação de subgrafos específicos foi a primeira propriedade de grafos aleatórios a ser estudada. As estruturas mais simples são classificadas como “árvores”. Um grafo é do tipo “árvore” de ordem k se apresentar k vértices e $(k - 1)$ conexões e nenhum de seus subgrafos apresentar ciclos fechados. O grau médio de uma árvore de ordem k é $\langle k \rangle = 2 - 2/k$ (para árvores grandes é aproximadamente 2).

Ciclos são estruturas mais complexas, um ciclo de grau k é um circuito fechado com k conexões tal que a cada duas conexões consecutivas possuem um vértice em comum. Assim, temos a representação gráfica de um triângulo: um ciclo de ordem 3 - enquanto um ciclo de ordem 4 é representado por um quadrado. Desta forma, considerando que cada vértice tenha duas conexões, o grau médio de um ciclo é igual a 2. Os subgrafos de grau k que exibam k vértices e todas as possíveis $k(k - 1)/2$ conexões, são subgrafos que apresentam todos os seus vértices conectados entre si e, assim, são denominados *subgrafos completos*.

Para entender melhor a formação destas estruturas consideremos a Fig.2.8, que exhibe a formação de árvores e ciclos. Podemos ver que para um subgrafo qualquer, \mathcal{E} , com k vértices e l conexões, existe uma probabilidade crítica de formação. A questão interessante, que foi demonstrada por Bollobás em 1985 [48], é que essas conexões podem formar-se livremente e indefinidamente, a partir

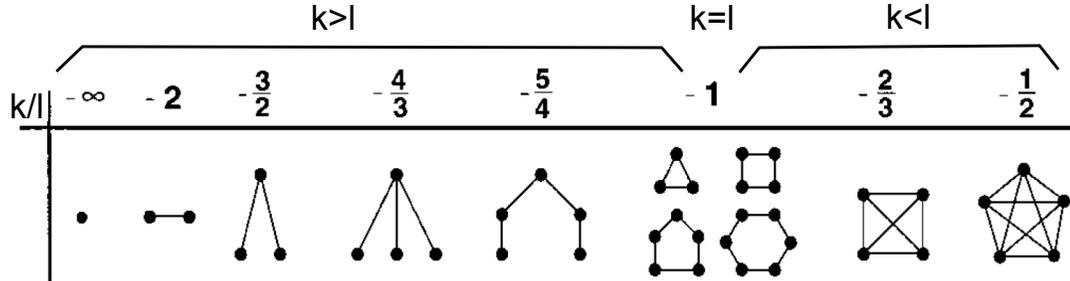


Figura 2.8: Representação do limiar de probabilidade, p , em função do expoente k/l , para o qual há o surgimento de subgrafos diferentes em um grafo aleatório. $k > l$ formação de estruturas simples; $k = l$ formação de ciclos; $k < l$ formação de ciclos completos.

de uma probabilidade crítica p_c que pode ser mensurada [47]. Esta probabilidade é dada em função de k e l . Para tanto, vamos considerar os k elementos escolhidos dos N vértices da rede através de C_N^k maneiras diferentes; sendo que C_N^k é dado pela Eq.2.5; e que as l conexões são formadas com probabilidade p^l . Além disso, podemos permutar os vértices k e, potencialmente, obter $k!$ novos subgrafos. Contudo, é necessário desconsiderar os subgrafos que representem uma mesma estrutura, de forma que devemos considerar $k!/a$, uma vez que a represente esse isomorfismo. Assim, o número médio de subgrafos \mathcal{E} esperados será

$$\mathcal{E} = C_N^k \frac{k!}{a} p^l \cong \frac{N^k p^l}{a}. \quad (2.7)$$

Nesta equação a aproximação considera k e l muito menores do que o número de vértices total da rede, N . A aproximação leva em conta apenas subgrafos e redes de dimensões pequenas, sendo que para o caso de subgrafos e redes grandes, a probabilidade crítica para a formação destas estruturas³ é dada por,

$$p_c \sim N^{-\frac{k}{l}}. \quad (2.8)$$

³A dedução completa desta expressão pode ser encontrada nas referências [23, 24, 47, 48].

Desta forma, o surgimento de subgrafos em um grafo aleatório depende do expoente k/l , como vimos na Fig.2.8, na qual apresentamos o surgimento de subgrafos de complexidade crescente: conforme k/l (e conseqüentemente p_c) cresce, as estruturas vão tornando-se mais complexas. Em destaque, apresentamos a relação entre k e l : enquanto $k > l$, as estruturas formadas são simples, apenas árvores; quando $k = l$, começa a haver uma mudança na estrutura do grafo, há a formação de ciclos; e finalmente, $k < l$, ocorre a transformação de ciclo para ciclo completo. Neste regime, sucede uma transição abrupta na estrutura da rede, como podemos ver na Fig.2.9, na qual a probabilidade crítica, p_c , é igual a 0.5 e, desta maneira, para $p < p_c$, o grafo é formado por subgrafos simples, árvores e ciclos. Porém quando $p > p_c$, os subgrafos deixam de ser apenas de árvores e ciclos e conectam-se entre si quase inteiramente, formando a *Componente Gigante*. Este fenômeno é semelhante ao da *percolação* da *Mecânica Estatística*, cuja ocorrência é bem conhecida [24].

Uma questão importante a respeito de grafos, é que, para N grande, essas propriedades não aparecem de forma gradual, mas abrupta, ou seja, para cada propriedade existe uma probabilidade crítica para o qual esta propriedade está, ou não, presente.

2.3.2 Rede *Small-World*

Após vários estudos sobre redes aleatórias, verificou-se que estas tem pouca relação com redes reais [43, 44, 50]. Desta forma, Watts & Strogatz [45] propuseram um tipo de rede que possui características intermediárias entre uma rede aleatória e uma rede reticulada⁴ a partir da necessidade de desenvolver uma rede que se aproximasse de redes reais: exibindo coeficientes de agrupamento razoáveis e caminhos mínimos curtos. Podemos ver através Fig.2.10 a classificação da rede em relação à “ p ” que não apresenta nenhuma relação com as probabilidades apre-

⁴Não iremos entrar em detalhes da rede reticulada - é suficiente saber que é uma rede em que cada vértice está conectado com seus primeiros vizinhos e possui um número fixo de conexões, tendo um alto caminho médio e grau de agrupamento [51].

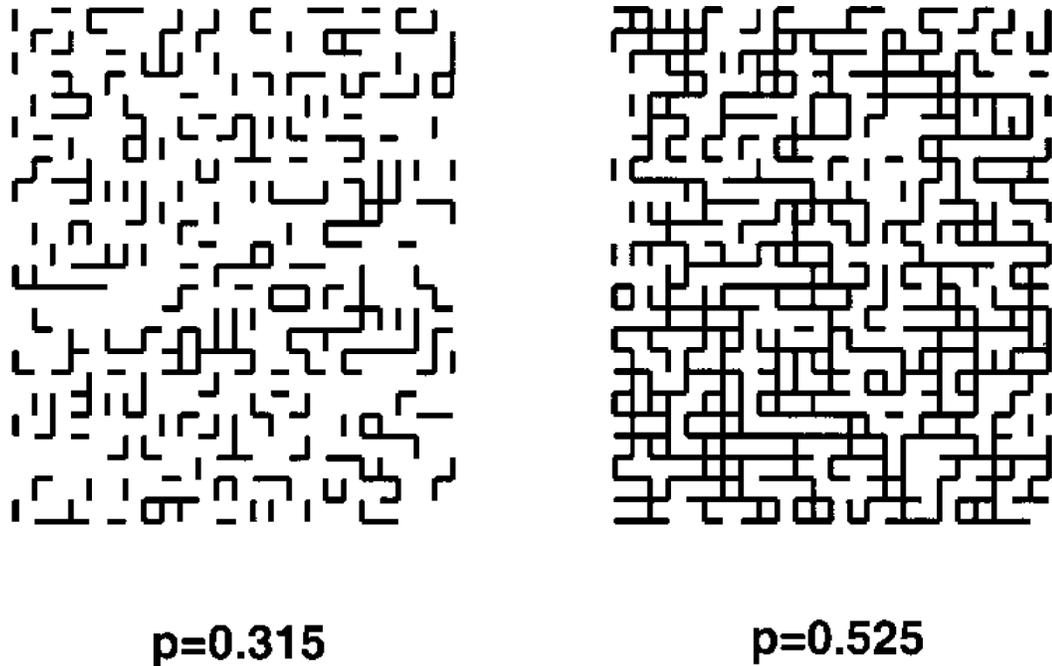


Figura 2.9: Ilustração da formação do *agrupamento gigante* em 2D: $p_c = 0.500$. Figura retirada da referência [23].

sentadas anteriormente, mas diz a respeito da aleatoriedade das conexões.

A formação de uma rede *Small-World* parte de uma rede com condições periódicas de contorno, sendo que todos os elementos estão simetricamente conectados com probabilidade p (no caso da Fig.2.10, com os quatro primeiros vizinhos). Então, desconecta-se um vértice qualquer de um de seus vizinhos e realoca-se a conexão com qualquer outro vértice da rede. Fazemos isso para cada vértice. Portanto, introduzimos conexões de longo alcance e, desta forma, minimizamos o *caminho mínimo médio* em relação ao da rede *reticulada*.

Podemos compreender a assimilação destas propriedades pela rede *Small-World* através da Fig.2.11, que apresenta normalizações do *caminho médio*, $L(p)/L(0)$, e do *coeficiente de agrupamento*, $C(p)/C(0)$, em função do *grau de aleatoriedade*, p , da realocação das conexões na formação da rede. Nesse gráfico podemos visualizar que, para o limite inferior de p , a rede possui as propriedades

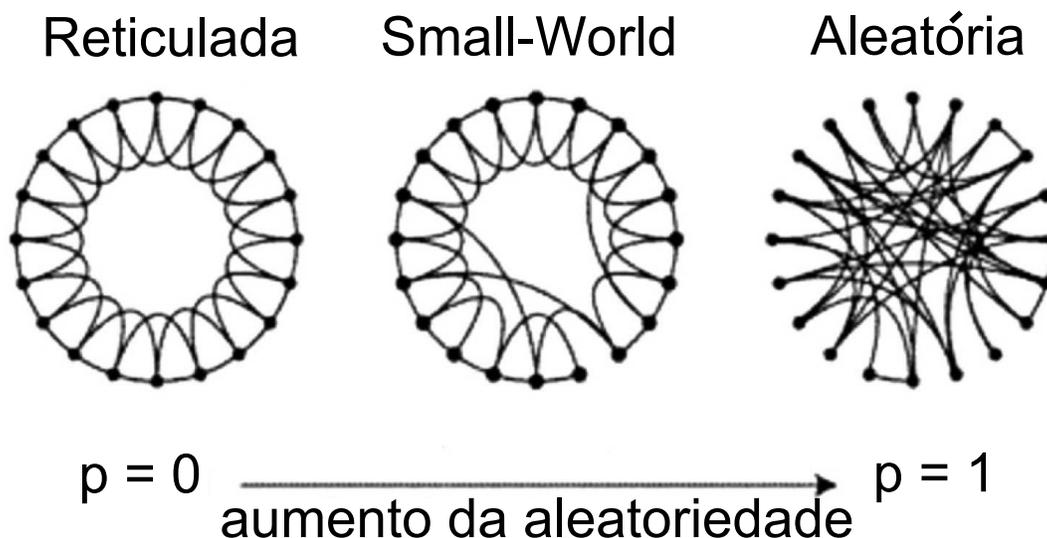


Figura 2.10: Representação do processo de construção de uma rede *Small-World*. Exemplo de uma rede reticulada com $N = 20$ vértices, cada um ligado a seus quatro vizinhos mais próximos. Para $p = 0$, a rede original é mantida, à medida que p aumenta, a rede torna-se cada vez mais desordenadas até que em $p = 1$ todas as conexões foram realocadas aleatoriamente. Figura baseada na referência [23].

de uma rede reticulada: *caminho mínimo médio* e *coeficiente de agrupamento* altos. Na região intermediária, cuja descrição refere-se a rede *Small-World*, podemos visualizar a variação das propriedades em relação à região anterior: apesar de manter um alto grau de conectividade, o *caminho mínimo médio* sofre uma considerável redução. E, finalmente, conforme o grau de aleatoriedade cresce, recuperamos as propriedades de rede *aleatória*.

Como comentamos anteriormente, os modelos do século XX tem suas raízes nas relações sociais, sendo que os elementos da rede, quando são representados por pessoas, descreve os relacionamentos interpessoais cotidianos: vizinhos, colegas de trabalhos, familiares, os amigos desses. Além disso, as pessoas, em geral, tem amigos que não estão próximos (por exemplo, amigos em outros países, velhos conhecidos, familiares distantes) que, neste caso, são representados pelas novas

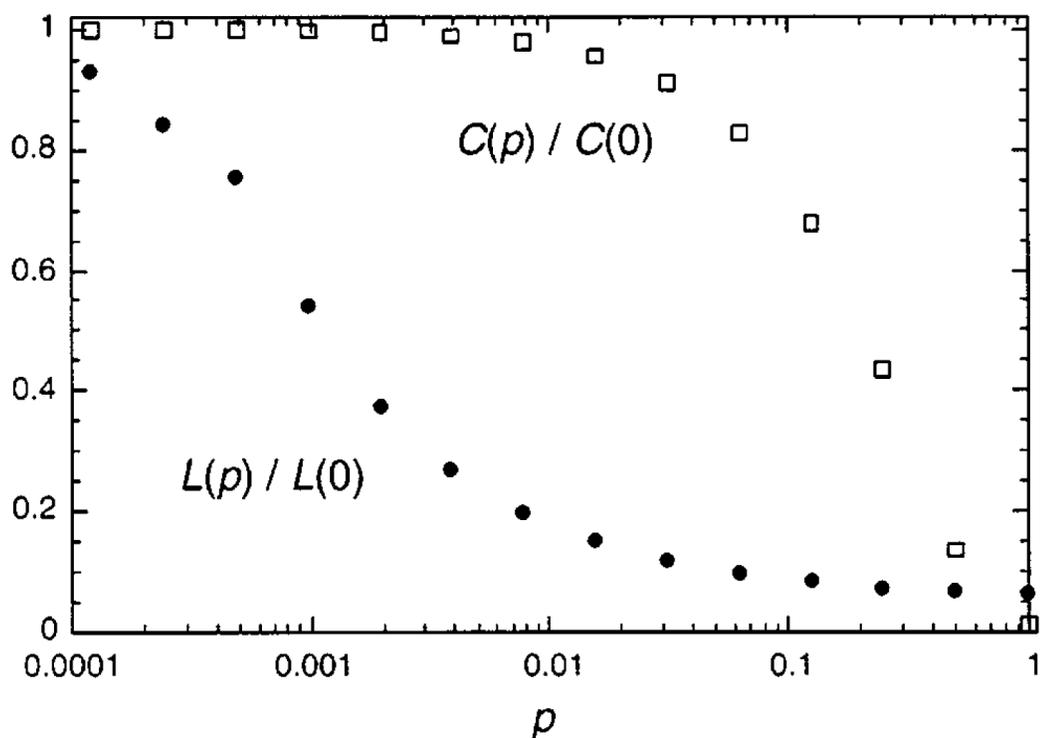


Figura 2.11: O comportamento das grandezas *caminho mínimo médio*, $l(p)$ e o *coeficiente de agrupamento*, C , como funções da probabilidade de realocação de conexões, p , no modelo de Watts-Strogatz. Figura retirada da referência [47].

conexões de longo alcance introduzidas através da realocação no modelo de Watts-Strogatz [45].

2.3.3 Rede *Scale-Free*

O marco de observação desta categoria de rede aconteceu em 1999 e, como já mencionamos anteriormente, foi também o marco das análises das redes sociais [23], através do artigo “*On power-law relationships of the internet topology*” dos irmãos Faloutsos [52], cuja contribuição está na rigorosa análise da topologia da internet, como podemos ver uma representação na Fig.2.12(a), a qual revela uma *distribuição de grau* que segue aproximadamente uma linha reta em um gráfico

logarítmico (esta característica já havia sido revelada em trabalhos anteriores [43, 44], mas o interesse, bem como a importância deste tipo de topologia, realmente apenas iniciou-se a partir do trabalho dos irmãos Faloutsos [53, 54, 55]). Como podemos ver na Fig.2.12(b) a distribuição obedece à uma *lei de potência*,

$$P(k) \sim k^{-\gamma}; \quad (2.9)$$

sendo que γ é uma constante real positiva que foi medida para várias redes reais, cujo valor está tipicamente entre $2 < \gamma < 3$, mas eventualmente pode apresentar valores fora destes limites [56, 57, 58].

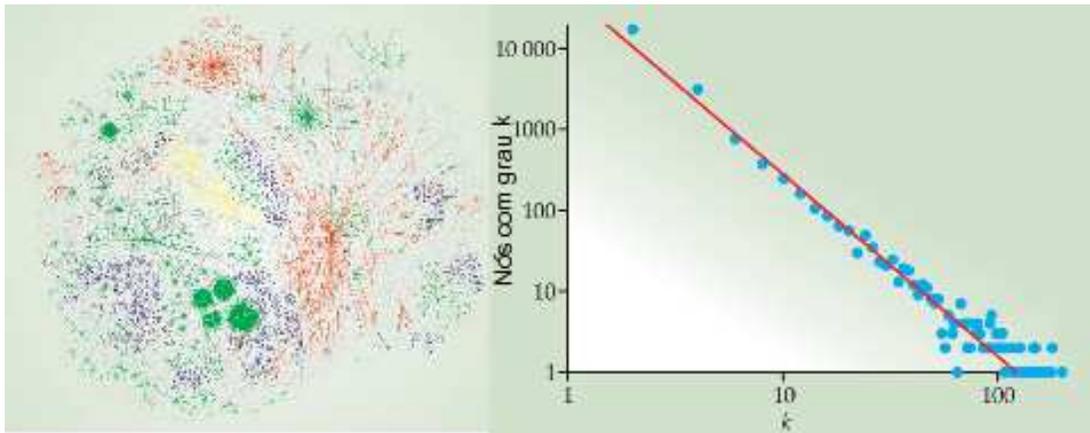


Figura 2.12: **(a)** Representação da rede da internet. Cada vértice pode representar sistemas autônomos, que como os computadores de uma universidade, alguma corporação etc. As conexões representam as relações de troca entre esses sistemas. **(b)** A distribuição dos graus de vértices na Internet. Conforme indicado, a distribuição obedece a uma lei de potência. Figura retirada da referência [59].

Por outro lado, encontrar um processo de formação que resulte neste comportamento de $P(k)$ seria outro desafio. Neste mesmo ano, A. - L. Barábasi e R. Albert propuseram em seu artigo, “*Emergence in Scaling in Random Networks*” [60], a existência de uma via preferencial de crescimento no princípio de

formação da rede, ou seja, existe um mecanismo específico de adicionar vértices à rede. Esse mecanismo parte da hipótese de haver uma conexão preferencial, o que implica em uma maior probabilidade de adição de novos vértices da rede à vértices que apresentem maior números de conexões com outros elementos. A probabilidade de conexão de um novo vértice com o vértice i , Π , é dada em função do grau de conexão, k_i , do i -ésimo vértice,

$$\Pi(k_i) = \frac{k_i}{\sum_j k_j}. \quad (2.10)$$

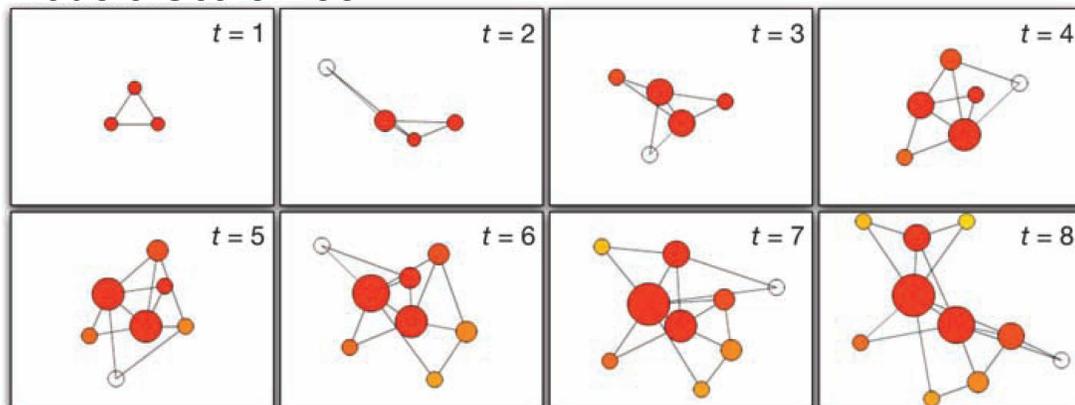
Assim, quanto maior for o grau de conexão, maior será a probabilidade de um novo vértice associar-se a ele. Na Fig.2.13, temos dois exemplos de formação da rede *Scale-Free*: em **(a)** temos diretamente o crescimento da rede seguindo a conexão preferencial, sendo que a cada nova iteração temos o acréscimo de novos vértices aos vértices já existentes. No exemplo **(b)** é apresentado o caso específico de uma rede de colaborações científicas para intervalos de T representados por meses (do primeiro ao quarto). Em particular, o fenômeno de haver conexões preferenciais em artigos científicos é um efeito bem conhecido na filosofia da ciência desde a década de 60 [61].

Também podemos ver em ambos exemplos da Fig.2.13 que não é estritamente necessário que os vértices iniciais apresentem-se totalmente conectados⁵.

Contudo, o modelo de formação apresentado por Barabási e Albert, não descreve adequadamente redes reais, mesmo os que apresentam funções sofisticadas para a conexão preferencial. Outra característica importante, é que propriedades como *caminho mínimo médio* e *coeficiente de agrupamento* não têm uma única denotação definida para estes casos [23], o que, até agora, tem inviabilizado um melhor entendimento desta categoria de rede.

⁵Na referência [62] Barabási explica a origem do termo: “Quando começamos a mapear a rede, esperavamos que a distribuição de graus entre os vértices seria do tipo gaussiano, como a altura de pessoas. Entretanto, descobrimos que certos vértices desafiavam as expectativas, como se tivéssemos encontrado pessoas com 30 metros de altura, nos levando a cunhar o termo *Scale-Free*”.

Modelo Scale-free



Rede de Colaborações Científicas

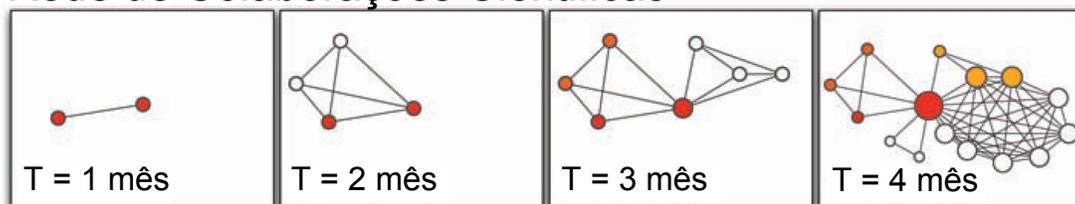


Figura 2.13: (a) Ilustração de um processo simples de criação de uma rede *Scale-Free*. Círculos vazios identificam os novos elementos da rede; o tamanho dos círculos a quantidade de conexões. (b) Ilustração do processo de crescimento da rede de colaborações de físicos. Figura retirada da referência [49].

2.4 Comparações

A partir dessas análises vamos brevemente comparar a topologia de redes *aleatórias* com a de redes *Scale-Free* verificando alguns exemplos práticos e examinando seus respectivos comportamentos e propriedades frente à remoção de vértices.

Como vimos anteriormente, o principal distintivo entre uma rede e outra são as suas *Distribuições de Grau*. Assim, podemos ver na Fig.2.14(a) - (d) essas distribuições, bem como seu análogo real.

A rede *Aleatória*, como apresentamos anteriormente exibe a maioria dos vértices com aproximadamente o mesmo número de conexões (vértices com muitas,

ou poucas, conexões são mais raros, como vemos na Fig.2.14(a)), sendo que um análogo real para esta topologia [63], representa a malha viária das principais cidades dos EUA, Fig.2.14(c), cujos vértices são representados por cidades e, as autoestradas, as conexões entre elas. Nessa aproximação a maioria das cidades apresenta o mesmo número de autoestradas.

A rede *Scale-Free*, por sua vez, apresenta uma *calda longa*, pois a sua distribuição de grau evidencia que a maioria de seus vértices apresentam poucas conexões, havendo uma alta concentração de vértices com poucas conexões e poucos vértices com muitas conexões, como vemos na Fig.2.14(b). Da mesma forma, este tipo de rede é representada pela malha aérea dos EUA, sendo que os pequenos aeroportos (que são em maior quantidade) conectam-se entre si através de aeroportos de grande porte, que por sua vez, são muito menos comuns, Fig.2.14(d).

Além disso, é interessante perceber a resiliência em relação à remoção de vértices para diferentes categorias de rede, bem como o efeito de remoções aleatórias, ou a remoção de vértices preferenciais (mais conectados). Na Fig.2.15, temos comparações entre as redes *aleatória* e *Scale-Free*, para variações do *tamanho relativo*, \mathcal{S} , do maior cluster da rede (ou seja, a fração de vértices contidos no maior cluster da rede), (a) - (b); e do *caminho mínimo médio*, ℓ , (c) - (d); em função da remoção de uma fração, f , de vértices aleatórios (quadrado) e, remoção de vértices mais conectados (círculo).

Tratando-se do *tamanho relativo*, \mathcal{S} , da rede, observamos como comportamento geral que, no caso de remoção aleatória, a rede diminui linearmente até desaparecer. Porém, como era de se esperar, o efeito é muito mais rápido para o caso da remoção de vértices mais conectados.

Para o *caminho mínimo médio*, ℓ , em ambas topologias, o resultado final, obviamente, é a extinção do sistema. Contudo, há picos exibindo o aumento de ℓ . Esse fenômeno pode ser melhor entendido visualizando a parte (e) desta figura, onde é apresentado um esquema ilustrativo demonstrando a variação de ℓ entre dois pontos “A” e “B” para a subtração de dois vértices, com alta conectividade (considerando o fragmento de rede). Assim, no estado “não perturbado” entre

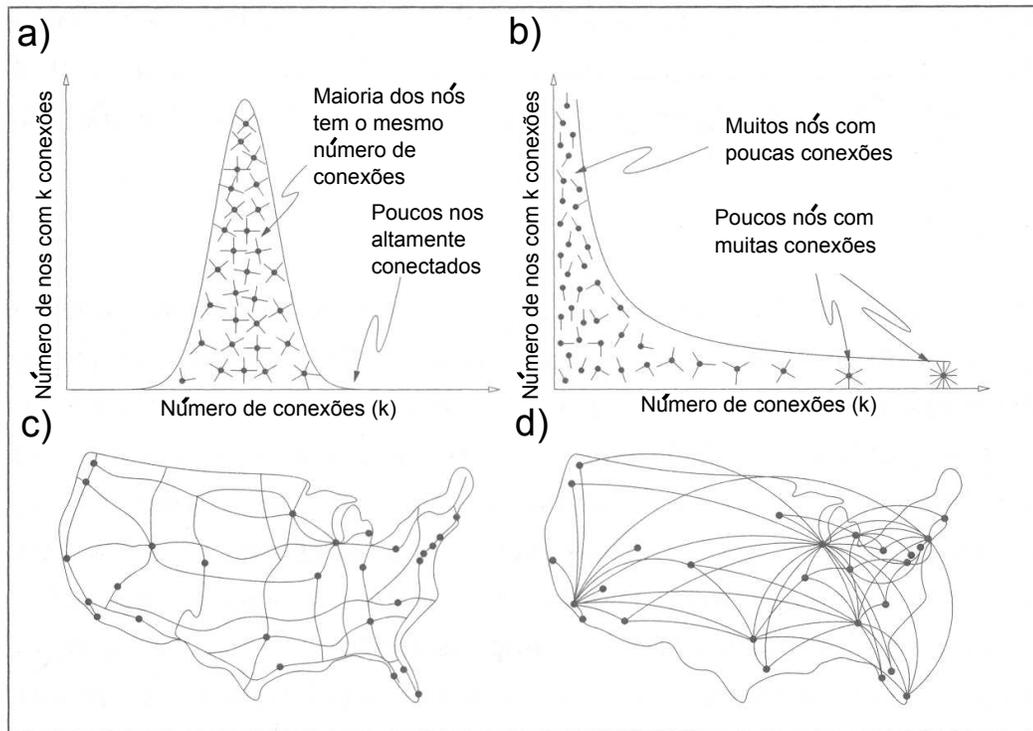


Figura 2.14: Comparação entre as *Distribuições de Grau* (topo) e um análogo real, nos EUA, (abaixo). (a) Rede Aleatória (vértices com aproximadamente o mesmo número de conexões); (c) malha viária; (b) Rede *Scale-Free*; (d) malha aérea. Figura retirada da referência [63].

os vértices “A” e “B” temos que $\ell = 2$. Mas após a remoção dos vértices, temos que $\ell = 6$. Além disso, a rede divide-se em cinco grupos isolados. Desta forma, podemos compreender porque o pico é bem evidente para os casos de remoção preferencial e, para a rede *aleatória* na remoção de grandes frações aleatórias.

Tendo conhecimento destas estruturas topológicas, é interessante notar que é possível otimizar, controlar e difundir *commodities*, serviços, ações de políticas públicas, entre outros benefícios, que podem ser agregados à sociedade. Em particular, há estudos que simulam o controle de pandemias através do controle do tráfego aéreo [64, 65]. Ainda, a análise das trajetórias de pessoas portadoras de

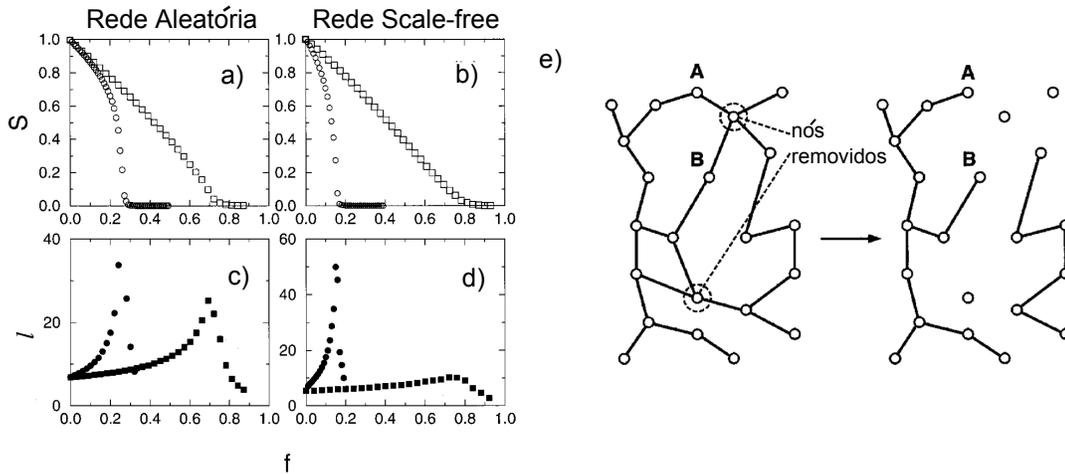


Figura 2.15: (a), (c) Rede *Aleatória* com $N = 10^4$ e $\langle k \rangle = 4$; (b), (d) Rede *Scale-Free* gerada pelo modelo Barabási-Albert com $N = 10^4$ e $\langle k \rangle = 4$. Quadrado: remoção aleatória; Círculo: remoção preferencial de vértices mais conectados. Comparação: efeito da remoção de vértices no *tamanho relativo* \mathcal{S} (a), (b) e no caminho mínimo médio l (c), (d) do grande aglomeramento em uma rede inicialmente conectada quando a fração ℓ de vértices é removido. (e) Ilustração dos efeitos da remoção do vértice em uma rede. Figura retirada da referência [47].

telefones celulares, revelou que os padrões de mobilidade humana são altamente previsíveis [66], de forma que é plausível realizar as implementações citadas acima partindo de simples análises topológicas.

Os conceitos da teoria de redes que descrevemos permite a visualização de interações em comunidades ecológicas muito diversas da mesma forma que proporciona meios para entender os possíveis mecanismos que levaram à estrutura da rede observada e suas implicações. Em particular, a estrutura de rede que iremos abordar em nossos estudos é conhecida como *aninhada*. Esta idéia de estrutura, segundo J. Bascompte e P. Jordano em um artigo que trata de redes mutualistas [67], originou-se do padrão de distribuição de espécies em ilhas. Neste trabalho, eles apresentam redes mutualistas altamente *aninhadas* isso, se-

gundo eles, quer dizer que as espécies especialistas interagem com subconjuntos bem definidos do conjunto de espécies que interagem com os generalistas, como podemos ver na Fig.2.16. Em outras palavras, se ordenarmos as espécies (no caso de estudo, plantas) da mais especialista à menos especialista, concluiremos que o conjunto de animais que interage com uma planta estará contido em um conjunto maior (da planta menos especialista). Desta maneira, este tipo de rede apresenta possibilidades de persistência devido às essas inúmeras interações.

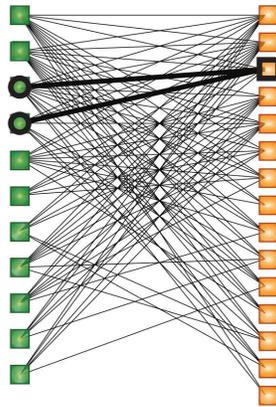


Figura 2.16: Exemplo de Rede *aninhada*. Em verde a representação de plantas e em alaranjado a de animais. Figura retirada da referência [67].

Capítulo 3

MODELOS DE INTERAÇÕES ECOLÓGICAS

Neste capítulo, apresentaremos as principais características e a análise da estrutura da interação predador-presa. Vamos apresentar uma breve revisão dos modelos para duas espécies e alguns resultados do nosso estudo. Também iremos tratar brevemente neste capítulo sobre as matrizes de interação e sua importância na modelagem de sistemas numerosos.

3.1 Modelos de Espécies Isoladas

A maneira mais simples de abordar sistemas ecológicos é tratá-los fora de seus contextos, isolados, de maneira que este apresente o menor nível de organização ou estrutura possível. Assim, para começar, vamos examinar um modelo simples que represente uma população isolada e homogênea. Representando o número, ou a densidade de indivíduos desta população por $\mathcal{N}(t)$, temos a expressão que diz respeito à variação da densidade populacional desta espécie, $\frac{d\mathcal{N}}{dt}$. Esta taxa de variação é resultante do balanço entre nascimentos e mortes que ocorram dentro desta população,

$$\frac{d\mathcal{N}}{dt} = \mathcal{N}(\alpha - \beta); \quad (3.1)$$

sendo que assumimos α como a taxa de nascimentos e β a de mortes nesta espécie. Particularmente, podemos denominar como *taxa de crescimento intrínseco* a diferença entre a natalidade e a mortalidade, $r \equiv \alpha - \beta$, de maneira que a forma mais simples de descrever a taxa de variação populacional de uma espécie isolada é

$$\frac{d\mathcal{N}}{dt} = \mathcal{N}r. \quad (3.2)$$

Contudo, não faz sentido avaliar qualquer sistema físico ou biológico fora de um contexto. Para tanto, podemos começar a caracterizar a população adicionando condições iniciais, como

$$\mathcal{N}(0) = \mathcal{N}_0, \quad (3.3)$$

para especificar o número de indivíduos no início do processo.

A Eq.3.2 é uma equação diferencial linear de primeira ordem, cuja solução,

$$\mathcal{N}(t) = \mathcal{N}_0 e^{rt}, \quad (3.4)$$

crece exponencialmente para taxas positivas de *crescimento intrínseco*, bem como decairá exponencialmente para taxas negativas.

Entretanto, este modelo pode ser melhorado se inferirmos os reguladores biológicos de populações sem, contudo, introduzirmos qualquer outra espécie no sistema. Para o panorama da modelagem [68, 69, 70, 71], é possível introduzir o conceito da *capacidade de suporte* como um regulador biológico que seja dependente da densidade populacional. Em particular, esse é um conceito importante, pois representa o número máximo de indivíduos que um determinado *habitat* pode suportar. Desta forma, a *capacidade de suporte* descreve a quantidade disponível de recursos, não sendo necessariamente de alimentos, podendo incluir também espaço, luz ou qualquer outro fator intrínseco à população que a impeça de crescer além deste limite. Assim, temos

$$\frac{d\mathcal{N}}{dt} = r\mathcal{N}\left(1 - \frac{\mathcal{N}}{K}\right); \quad (3.5)$$

que é uma forma simples, porém efetiva, de moderação, uma vez é possível identificar imediatamente que a taxa de variação da população vai a zero quando a densidade populacional, \mathcal{N} , alcançar o mesmo valor de K , que é a *capacidade de suporte* desta população, como podemos ver na Fig.3.1.

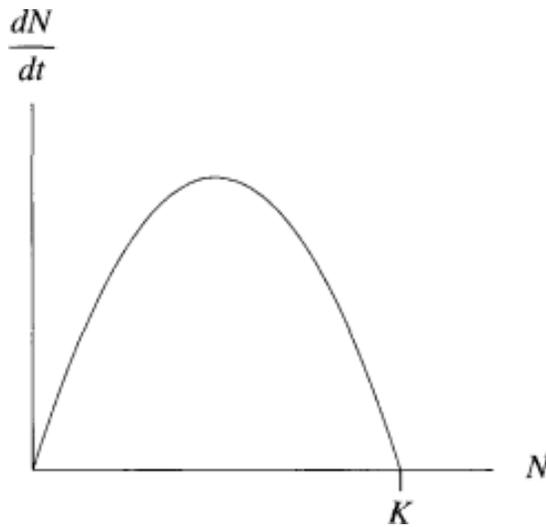


Figura 3.1: Crescimento populacional limitado pela *capacidade de suporte*, K .

Além disso, a taxa de crescimento populacional, agora, é uma função quadrática que leva em conta os efeitos (positivos ou negativos) referentes às interações dentro da própria espécie. A Fig.3.2 apresenta uma ilustração da evolução temporal dessa população para duas condições iniciais diferentes.

A Eq.3.5 também é conhecida como *equação logística* (ou *equação de Pearl-Verhulst*) [72, 73] e tem solução analítica exata, cujos pontos de equilíbrio são, $\mathcal{N}^* = 0$ e $\mathcal{N}^* = K$, sendo que para cada um desses dois valores, a taxa de crescimento será nula. Desta forma, nas proximidades de $\mathcal{N}^* = 0$, \mathcal{N}^2/K será pequeno comparado a \mathcal{N} , então

$$\frac{d\mathcal{N}}{dt} \approx r\mathcal{N}. \quad (3.6)$$

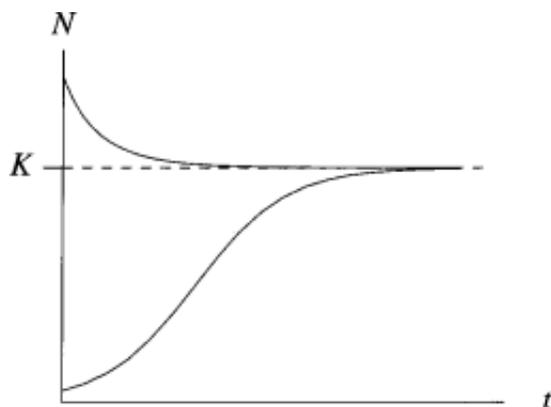


Figura 3.2: Limitações do crescimento logístico.

Logo, para $r > 0$, pequenas perturbações em $\mathcal{N}^* = 0$ crescerão exponencialmente, de forma que o equilíbrio $\mathcal{N}^* = 0$ é instável. Por outro lado, nas proximidades de $\mathcal{N}^* = K$, se redefinirmos as variáveis, $x \equiv \mathcal{N} - K$, podemos verificar o afastamento de \mathcal{N} de K . Então, substituindo $\mathcal{N} = K + x$ na equação (3.5) teremos,

$$\frac{dx}{dt} = -rx - \frac{r}{K}x^2, \quad (3.7)$$

e desde que x seja pequeno em consideração à \mathcal{N} nas proximidades de K , então

$$\frac{dx}{dt} \approx -rx. \quad (3.8)$$

Para $r > 0$, pequenas perturbações em $\mathcal{N}^* = K$ decaem exponencialmente e, portanto, o equilíbrio $\mathcal{N}^* = K$ é assintoticamente estável.

Para r positivo, as soluções da equação logística, como podemos ver na Fig.3.2, apresenta fundamentalmente uma combinação de crescimento exponencial, perto de zero, e o decaimento exponencial, nas proximidades da *capacidade de suporte*.

Desta maneira, podemos ver que, apesar de simples, modelos de espécies isoladas apresentam os principais conceitos que formam a base fundamental mínima para o estudo de comunidades.

3.2 Populações Interagentes

Todas as populações (sejam de animais, de vegetais ou de quaisquer outros seres vivos) estão inseridas em complexas cadeias alimentares [2, 74]. Desta forma, o principal propósito das interações estabelecidas dentro destas cadeias é a sobrevivência das espécies, quer seja através da busca de alimentos, quer seja através de mecanismos de trocas de vantagens.

Em um modelo interagente é necessário que populações como as que analisamos na seção anterior se relacionem. Para tanto, vamos definir aqui duas espécies quaisquer, \mathcal{N}_1 e \mathcal{N}_2 isoladas,

$$\frac{d\mathcal{N}_1}{dt} = r_1\mathcal{N}_1,$$

$$\frac{d\mathcal{N}_2}{dt} = r_2\mathcal{N}_2;$$

cujas constantes r_1 e r_2 representam as taxas de *crescimento intrínseco* que definimos anteriormente. A interação entre estas duas populações ocorrerá através de um termo adicional às duas expressões,

$$\frac{d\mathcal{N}_1}{dt} = r_1\mathcal{N}_1 + \alpha_{12}\mathcal{N}_1\mathcal{N}_2,$$

$$\frac{d\mathcal{N}_2}{dt} = r_2\mathcal{N}_2 + \alpha_{21}\mathcal{N}_2\mathcal{N}_1;$$

sendo que α_{21} dizem a respeito da interação entre elas, α_{12} representa o efeito na população \mathcal{N}_1 provocado pela população \mathcal{N}_2 e, reciprocamente para α_{21} - isso para duas espécies.

Para um número arbitrário de espécies, é necessário que as equações sejam generalizadas para n espécies interagentes,

$$\frac{d\mathcal{N}_i}{dt} = r_i\mathcal{N}_i + \sum \alpha_{ij}\mathcal{N}_i\mathcal{N}_j; \quad (3.9)$$

com $i = 1, 2, \dots, n$. Assim, teremos os coeficientes de acoplamento α (entre espécies) e r (entre os indivíduos da mesma espécie) definidas conforme as relações sejam estabelecidas para cada sistema. Note que os termos diagonais α_{ii} podem representar as capacidades de suporte.

Entretanto, mesmo o tratamento de redes de interações com números não muito expressivos de espécies resulta em grandes dificuldades. Estas podem ser minimizadas através da utilização de matrizes de interações, como veremos a seguir.

3.2.1 Matrizes de Interações

O conjunto de interações entre os vértices de uma rede pode ser descrito por um sistema linear para o caso de interações entre pares (a interação entre dois vértices não depende dos demais). Sabemos, que um sistema linear pode ser representado por uma matriz. Para o caso de uma rede, esta matriz representará a interação entre todos os vértices da rede e é chamada, em geral, de matriz de interações [75]. Mesmo caso as interações não sejam entre pares (sistema não linear) podemos definir uma matriz de interação. Neste caso, entretanto, cada elemento da matriz terá mais do que dois índices (sendo o número de índices dependente do número de vértices que participam da interação).

Desta maneira, para os coeficientes de acoplamento α das Eq.3.9 é possível definir uma matriz na qual cada coeficiente represente um elemento da matriz,

$$\begin{pmatrix} \alpha_{11} & \alpha_{12} & \alpha_{13} & \cdots & \alpha_{1n} \\ \alpha_{21} & \alpha_{22} & \alpha_{23} & \cdots & \alpha_{2n} \\ \alpha_{31} & \alpha_{32} & \alpha_{33} & \cdots & \alpha_{3n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \alpha_{n1} & \alpha_{n2} & \alpha_{n3} & \cdots & \alpha_{nn} \end{pmatrix}$$

sendo que este caso representa a matriz associada aos termos cruzados (de uma espécie com outra) de populações, α_{ij} . Os termos da diagonal α_{ii} , por sua vez diz respeito aos coeficientes r de interação intraespecífica (entre os indivíduos da própria espécie). Cada coeficiente desta matriz representa a intensidade e o tipo de interação que uma população (ou indivíduo para o caso intraespecífico) produz na outra. Com esta matriz definimos a natureza da interação entre as espécies que estamos estudando. Desta maneira, o coeficiente α_{ij} diz respeito ao efeito

que a população j realiza em i , logo em um caso de interação predador-presa, se \mathcal{N}_j for um predador e \mathcal{N}_i uma presa, teremos que \mathcal{N}_j implica em um prejuízo à população de \mathcal{N}_i , e por isso este coeficiente será negativo. Por outro lado, o coeficiente α_{ji} será positivo, uma vez que o predador \mathcal{N}_j se beneficia com o efeito que a presa \mathcal{N}_i lhe produz.

Em particular, a matriz de uma rede *aninhada* apresenta um núcleo de espécies generalistas que interagem entre si [67]. Desta maneira, algumas espécies estão envolvidas em um grande número de interações.

3.2.2 Interação Predador-Presa

Historicamente o modelo de interação predador-presa foi originado de uma análise estatística dos peixes que eram comprados nos mercados de *Trieste*, *Fiume* e *Veneza* entre 1910 e 1923 pelo biólogo marinho U. D’Ancona [72].

Considerando que a pesca na parte superior do *Mar Adriático* fora suspensa durante a Primeira Guerra Mundial entre os anos de 1914 e 1918, D’Ancona mostrou que o aumento de algumas espécies de peixes predadores e a subsequente diminuição de suas espécies-presas, coincidiam com este período, como podemos ver na Tabela (3.1) e, na Fig.3.3, a abundância de *selachians*, que é um tipo de tubarão.

“*Como isso acontece?*” foi a pergunta que D’Ancona fez ao famoso matemático (e também seu sogro) Vito Volterra que utilizou um par simples de equações diferenciais para descrever o sistema,

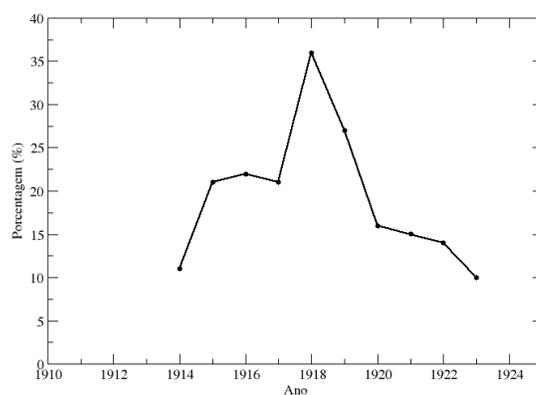
$$\frac{d\mathcal{N}_1}{dt} = r_1\mathcal{N}_1 - \alpha_{12}\mathcal{N}_1\mathcal{N}_2, \tag{3.10}$$

$$\frac{d\mathcal{N}_2}{dt} = -r_2\mathcal{N}_2 + \alpha_{21}\mathcal{N}_2\mathcal{N}_1;$$

sendo que \mathcal{N}_1 representa o número (ou densidade) de presas e \mathcal{N}_2 de predadores, r_1 , r_2 , α_{12} e α_{21} são constantes positivas; e como vimos anteriormente, representam as interações entre as espécies.

Podemos ver neste modelo que recuperamos o modelo de espécies isoladas

Ano	Proporção de <i>selachians</i> no Mercado de <i>Fiume</i> (%)
1914	11,9
1915	21,4
1916	22,1
1917	21,2
1918	36,4
1919	27,3
1920	16,0
1921	15,9
1922	14,8
1923	10,7

Tabela 3.1: Dados de pesca de *selachians* do *Mar Adriático*.Figura 3.3: Frequência relativa de *selachians* no *Mar Adriático* do período de 1914 à 1923.

caso a população de presas esteja isolada. Por outro lado, a espécie de predadores morrerá na ausência de presas devido ao decaimento exponencial referente ao

termo r_2 negativo. Além disso, o efeito da predação é de reduzir a taxa per capita de crescimento por um termo proporcional à ambas populações, $\alpha_{12}\mathcal{N}_1\mathcal{N}_2$; assim como para o predador, este efeito também é proporcional a ambas populações, $\alpha_{21}\mathcal{N}_2\mathcal{N}_1$ - e este é o principal argumento deste modelo, pois o termo $\mathcal{N}_2\mathcal{N}_1$ diz respeito à conversão de energia de uma população para outra: α_{12} representa o prejuízo da presa e α_{21} representa o benefício do predador. Esta equação, também é chamada de Lotka-Volterra, pois A. J. Lotka a desenvolveu na mesma época para reações químicas [74].

Assim, atribuindo valores as constantes $\alpha_{12} = 0.3$, $\alpha_{21} = 0.2$, $r_1 = 0.05$, $r_2 = 0.02$, obtemos a Fig.3.5 e Fig.3.4 e podemos entender melhor a dependência entre as espécies. Na Fig.3.4 temos a evolução temporal dos dois pares em função do tempo.

Enquanto que na Fig.3.5 temos o *Espaço de Fase* para as populações com diferentes condições iniciais: Verde: 10 presas e 5 predadores; amarelo: 8 presas e 8 predadores; azul: 8 presas e 3 predadores; preto: 20 presas; 10 predadores; vermelho: 15 presas e 15 predadores.

Ainda, podemos fazer algumas análises interessantes se fizermos uma mudança de variáveis:

$$x \equiv \frac{\alpha_{21}}{r_2}\mathcal{N}_1, \tag{3.11}$$

$$y \equiv \frac{\alpha_{12}}{r_1}\mathcal{N}_2.$$

De maneira que reescrevemos a Eq.3.10 como

$$\frac{dx}{dt} = r_1(1 - y)x, \tag{3.12}$$

$$\frac{dy}{dt} = r_2(1 - x)y.$$

Ainda podemos agregar informações adicionais calculando os pontos de equilíbrio e analisando as equações em (3.12) em relação a esses pontos. Os pontos de equilíbrio são $(0, 0)$ e $(1, 1)$. O equilíbrio na origem tem uma direção estável e uma instável - um ponto de sela. Próximo ao equilíbrio instável, podemos ainda

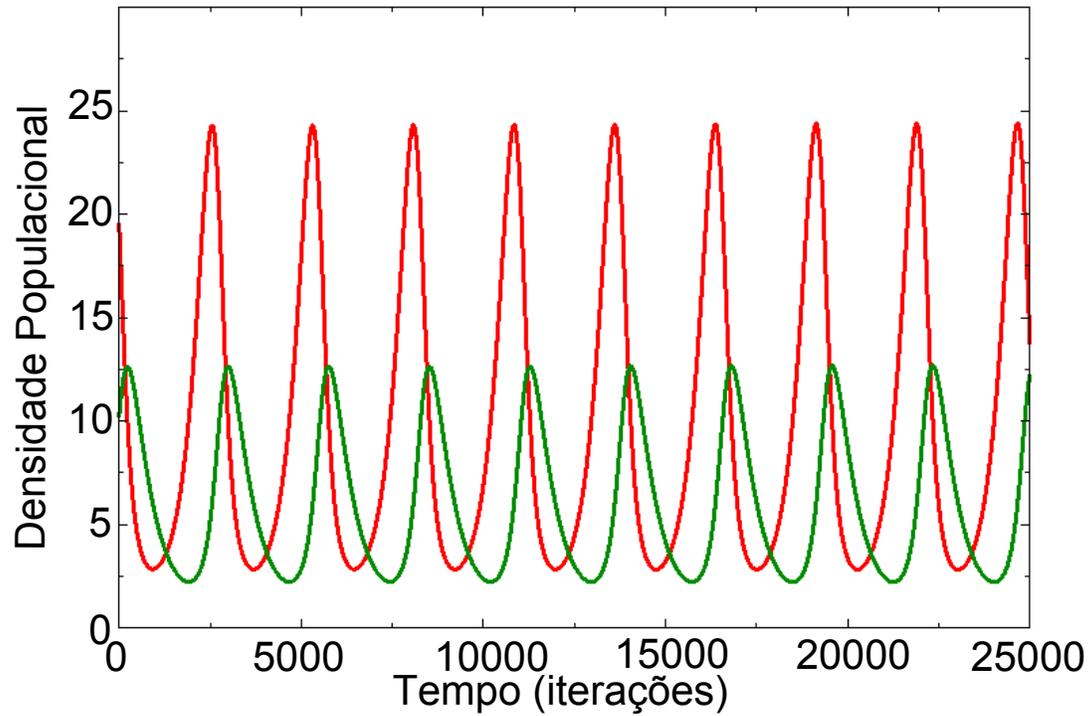


Figura 3.4: Evolução temporal das densidades populacionais de duas espécies a partir para condição inicial de 20 presas (vermelho); 10 predadores (verde).

fazer outra mudança de variáveis,

$$u \equiv x - 1, \tag{3.13}$$

$$v \equiv y - 1.$$

Como resultado, temos

$$\frac{du}{dt} = -r_1 v(1 + u), \tag{3.14}$$

$$\frac{dv}{dt} = r_2 u(1 + v).$$

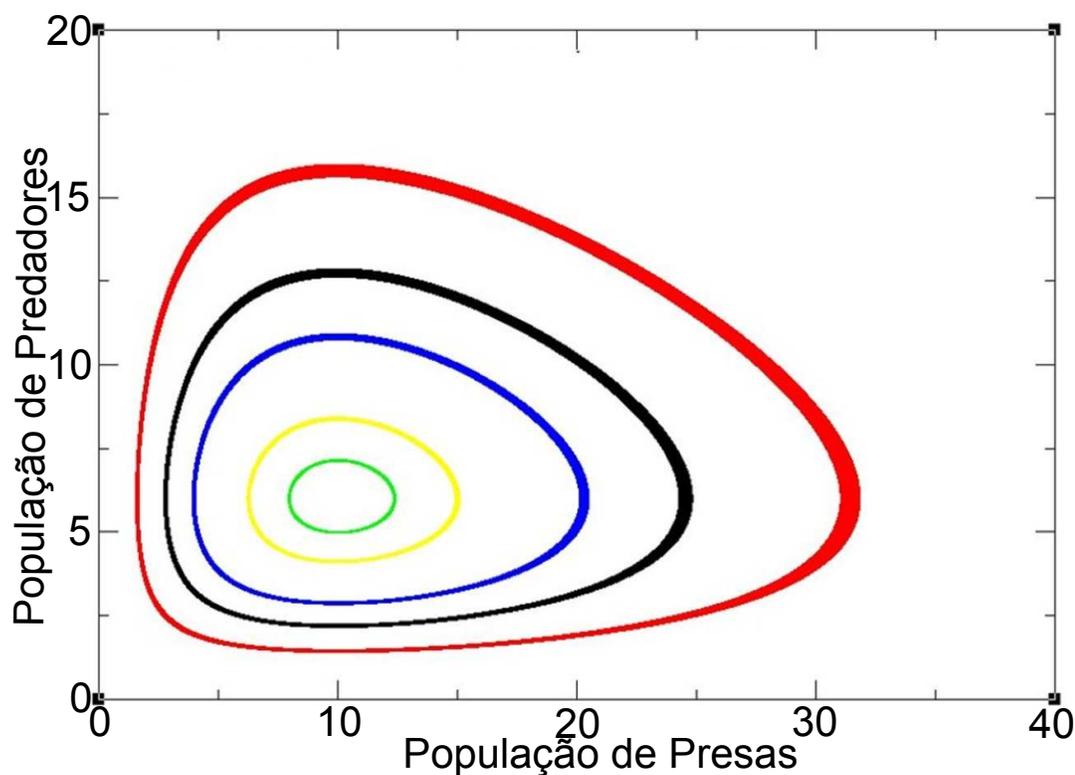


Figura 3.5: Espaço de Fase para diferentes condições iniciais (populações). Verde: 10 presas e 5 predadores; amarelo: 8 presas e 8 predadores; azul: 8 presas e 3 predadores; preto: 20 presas; 10 predadores; vermelho: 15 presas e 15 predadores.

Desde que u e v estejam nas proximidades do equilíbrio instável,

$$\frac{du}{dt} = -r_1 v, \quad (3.15)$$

$$\frac{dv}{dt} = r_2 u.$$

De onde podemos combinar estas duas equações de forma que,

$$\frac{d^2 u}{dt^2} = -r_1 \frac{dv}{dt} = -r_1 r_2 u; \quad (3.16)$$

logo,

$$\frac{d^2u}{dt^2} + r_1r_2u = 0; \quad (3.17)$$

cuja solução exponencial é da forma,

$$u(t) = ae^{\lambda t}. \quad (3.18)$$

Obtemos então a equação característica,

$$\lambda^2 + rm = 0, \quad (3.19)$$

que apresenta duas raízes imaginárias puras,

$$\lambda = \pm i\sqrt{rm}. \quad (3.20)$$

Dessas raízes imaginárias puras temos que o sistema apresenta soluções periódicas simples (uma vez que as combinações exponenciais podem ser escritas em termos de *seno* e *co seno*). Contudo, não é possível generalizar este resultado para todo o sistema. O sistema é estruturalmente instável: pequenas mudanças na estrutura das equações podem levar à instabilidades.

Capítulo 4

REDE DE QUATRO ESPÉCIES INTERAGENTES

As comunidades ecológicas formam redes complexas de espécies interagentes. O número de espécies envolvidas geralmente é grande e os tipos de interações são diversas. Como exemplo, apresentaremos no capítulo 5 uma rede de predação com 28 espécies. Estudos têm demonstrado que a estrutura destas redes está intimamente ligada à processos ecológicos e evolutivos, de forma que compreender as suas propriedades gerais bem como seu comportamento poderá elucidar à respeito de sua origem e estabilidade [10, 76, 77, 78]. Neste capítulo, vamos considerar a relação entre a estrutura da rede e a estabilidade das espécies [79] dentro do contexto de eventos catastróficos para uma rede predador-presa modelo, com quatro espécies.

4.1 Modelo de Quatro Espécies

Aqui apresentaremos a simulação numérica da dinâmica de um modelo de uma rede com quatro espécies, dois pares predador-presa conectados por uma interação assimétrica (e também simétrica), na qual, o predador do primeiro par interage com presa do segundo par e vice-versa. A intensidade desta interação é

um importante parâmetro do modelo. Este é um exemplo no qual a sobreposição dos predadores, isto é a proporção de predadores que uma presa divide com as demais, não é uniforme ao longo da rede.

Assim, vamos explorar o comportamento do sistema sob diferentes intensidades de acoplamento e estudar a dinâmica de sobrevivência e extinção. Em particular, estudaremos situações em que as quatro espécies têm populações iniciais inferiores ao seu equilíbrio, simulando situações catastróficas em que estas abundâncias são reduzidas devido à ação humana ou à mudanças ambientais.

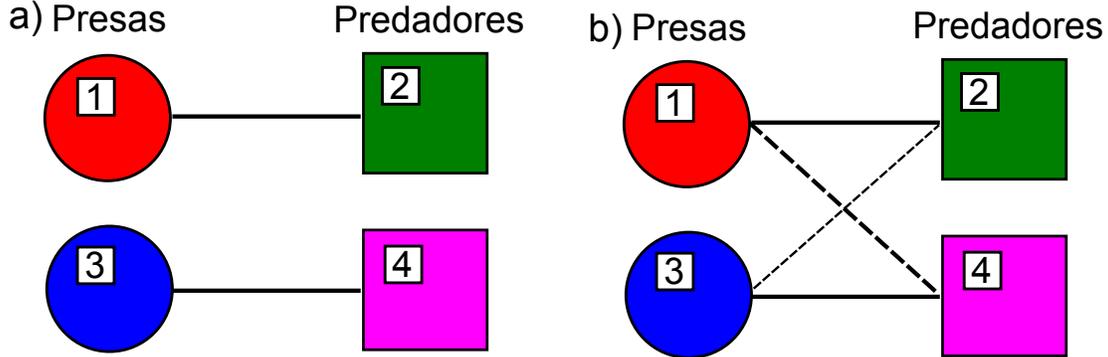


Figura 4.1: Rede de quatro espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas. Cada presa, identificada como 1 e 3, está associada primariamente a um único predador, marcados como 2 e 4. O quadro esquerdo mostra os pares predador-presa desacoplados, enquanto o quadro direito mostra a assimetria do acoplamento adicional entre predador 4 e a presa 1 (linha tracejada grossa). Quando o acoplamento entre predador 2 e a presa 3 (linha pontilhada fina) é incluído consideramos a interação como simétrica.

Vamos começar a análise a partir do modelo clássico presa-predador de Lotka Volterra [74] estendido à um maior número de espécies [80]. As equações que descrevem as interações entre presas x_i e predadores y_j são

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= \mu x_i(1 - x_i/K) - \sum \mathcal{C}_{ij}x_i y_j, \\ \dot{y}_j &= -\mu_p y_j + \sum \mathcal{C}_{ji}y_j x_i\end{aligned}\tag{4.1}$$

sendo que μ representa a taxa de crescimento intrínseco das presas, enquanto μ_p representa a taxa de mortalidade dos predadores e K é a capacidade de suporte do ambiente para as presas. A taxa de crescimento das presas é controlada por um termo logístico, $(1 - x_i/K)$; os coeficientes \mathcal{C}_{ij} e \mathcal{C}_{ji} representam, respectivamente, o prejuízo das presas e o benefício dos predadores devido à predação. Desta forma, iremos tratar o caso de uma rede com quatro espécies, com dois pares predador-presa idênticos, como ilustrado na Fig.4.1(a), e situações de acoplamento como na Fig. 4.1(b). Embora simples, este sistema pode ser visto como uma estrutura fundamental de redes [81], uma unidade básica da interação das espécies em uma rede complexa envolvendo um grande número de espécies e, desta forma, permite a análise das perturbações causadas pelo predador em um quadro simplificado [82]. Para o caso particular de quatro espécies podemos reescrever as equações (4.1) assumindo x_1 e x_3 para presas e x_2 e x_4 para predadores como

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \mu x_1(1 - \frac{x_1}{K}) - \mathcal{C}_{12}x_1 x_2 - \mathcal{C}_{14}x_1 x_4 \\ \dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + \mathcal{C}_{21}x_2 x_1 + \mathcal{C}_{23}x_2 x_3 \\ \dot{x}_3 &= \mu x_3(1 - \frac{x_3}{K}) - \mathcal{C}_{32}x_3 x_2 - \mathcal{C}_{34}x_3 x_4 \\ \dot{x}_4 &= -\mu_p x_4 + \mathcal{C}_{41}x_4 x_1 + \mathcal{C}_{43}x_4 x_3\end{aligned}\tag{4.2}$$

sendo que “ x_1, x_2 ” e “ x_3, x_4 ” constituem os pares predador-presa.

Considerando o grande número de parâmetros envolvidos em nossas simulações nós estabelecemos os seguintes parâmetros fixos $\mathcal{C}_{12} = \mathcal{C}_{34} = 0.05$, $\mathcal{C}_{21} = \mathcal{C}_{43} = 0.02$, $K = 1000$, $\mu = 0.3$, $\mu_p = 0.05$ e estudamos as propriedades do sistema como uma função dos quatro parâmetros de acoplamento entre os pares primários, \mathcal{C}_{14} , \mathcal{C}_{41} , \mathcal{C}_{23} e \mathcal{C}_{32} . O papel dos parâmetros fixos na dinâmica do

sistema, bem como o papel da capacidade de suporte, K , serão abordados neste capítulo. Os parâmetros fixos \mathcal{C}_{ij} correspondem as interações referentes a cada par predador-presa primário e estes valores foram escolhidos de forma a apresentarem um equilíbrio estável. Além disso, podemos ressaltar que pequenas variações nestes parâmetros (um fator de ordem dez, para qualquer um dos parâmetros) não causam mudanças qualitativas. Por outro lado, a capacidade de suporte é crucial como veremos em uma análise mais detalhada na próxima seção.

4.2 Acoplamento Entre os Pares Primários

Para começar as análises, vamos primeiramente verificar os efeitos da interação cruzada entre o predador de um par e a presa do outro par. No caso que consideraremos aqui, esta interação cruzada pode ocorrer apenas de duas maneiras, que chamaremos de (a) *assimétrico* - quando apenas um dos predadores alimenta-se de ambas as presas, enquanto o outro predador alimenta-se apenas da presas que constitui o seu par primário ou (b) *simétrico* - no qual ambos os predadores consomem ambas as presas. Estas situações estão ilustradas nas representações da Fig.4.1, sendo que as interações cruzadas estão representadas por linhas pontilhadas. Para cada uma dessas situações, o efeito da predação cruzada sobre os, correspondentes, presa e predador podem apresentar diferentes intensidades. Em ambos os casos, os acoplamentos cruzados tem um caráter perturbativo em relação à interação do par principal, ou seja, os parâmetros de acoplamento cruzados são menores do que os principais. Vamos considerar quatro situações distintas:

(i) pares não-interagentes, como caso de referência, como sendo $\mathcal{C}_{14} = \mathcal{C}_{41} = \mathcal{C}_{23} = \mathcal{C}_{32} = 0$.

(ii) acoplamento *assimétrico desigual*, como sendo $\mathcal{C}_{23} = \mathcal{C}_{32} = 0$ and $\mathcal{C}_{14} > \mathcal{C}_{41}$.

(iii) acoplamento *assimétrico equivalente*, como sendo $\mathcal{C}_{23} = \mathcal{C}_{32} = 0$ and $\mathcal{C}_{14} =$

\mathcal{C}_{41} .

(iv) acoplamento *simétrico equivalente*, como sendo $\mathcal{C}_{14} = \mathcal{C}_{41} = \mathcal{C}_{23} = \mathcal{C}_{32} \neq 0$.

Desta forma, para cada uma destas interações encontramos as populações de equilíbrio (Fig.4.2) e, mais importante, estudamos sua dinâmica sob a influência de possíveis eventos catastróficos. Introduzimos este tipo de situação fazendo reduções nas densidades populacionais de equilíbrio de cada espécie. E, assumimos como condição inicial valores de 100% à 22.5% dessas densidades. Assim, calculamos a evolução temporal para situações em que todas as quatro espécies têm suas populações iniciais abaixo de seus valores de equilíbrio, simulando um cenário em que as abundâncias podem ter sofrido uma redução devido à ação humana ou variações ambientais.

Sob tais condições, as populações tendem a oscilar antes de, eventualmente, se reequilibrarem. Neste processo, o número de indivíduos em cada população pode chegar a valores tão reduzidos que, em qualquer situação prática, será incapaz de recuperar-se e se extinguirá. Isso acontecerá mesmo que matematicamente as oscilações permitam que as populações possam se recuperar e voltar à seus valores de equilíbrio. Esse fenômeno puramente matemático de recuperar valores muito baixos (veja a Fig.4.4) é, em muitos cenários, irrealista. Este efeito não realista, conhecido como *efeito Allee*, pode ser removido através da inclusão de um limiar de extinção (um valor de corte para a dinâmica): uma restrição na densidade mínima que possa ser atingida devido as oscilações, ou seja, um limite a partir do qual, caso a espécie atinja algum valor inferior à ele, ela não possa se recuperar.

Desta maneira, a Fig.4.3 apresenta a perspectiva das nossas análises, na qual temos as oscilações em função do tempo da variável x (que no nosso caso representa a densidade populacional de uma espécie). Nesta figura, temos representada a posição de equilíbrio, x_0 (linha pontilhada azul escuro); a condição inicial como sendo uma fração do equilíbrio, fx_0 ; e o limiar de extinção, $f_{\text{minimo}}x$ (linha pontilhada preta), que representa a fração mínima, da densidade popu-

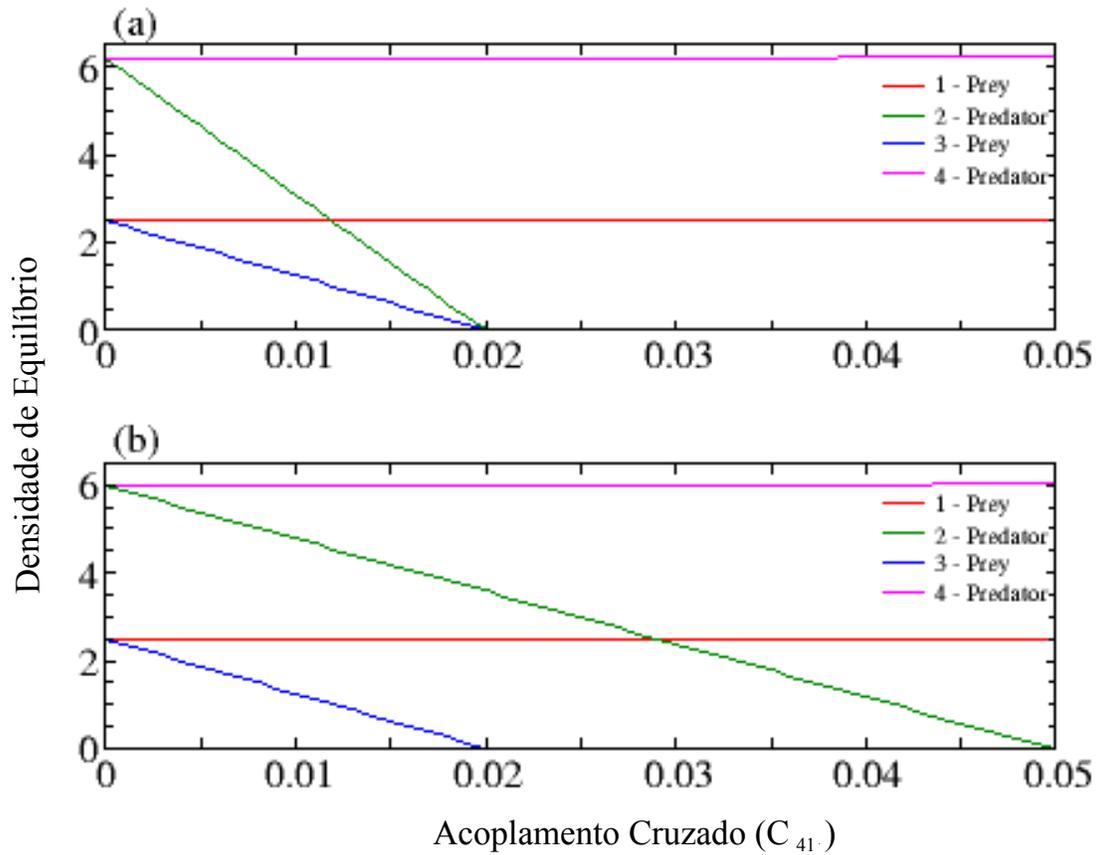


Figura 4.2: Populações de equilíbrio em função de C_{41} para (a) acoplamento assimétrico desigual, $C_{14} = 2.5C_{41}$ e; (b) acoplamento assimétrico equivalente: $C_{14} = C_{41}$.

lacional de uma espécie (que seja razoável de que a espécie possa se recuperar acima deste valor).

Atribuímos as extinções nestes cenários ao *efeito Allee*. Esse efeito representa um desvio da dinâmica populacional da já discutida equação logística. Fundamentalmente, este efeito se resume na diminuição da habilidade de sobrevivência (*survival fitness*) de indivíduos de uma população em função do declínio da densidade populacional. Isto equivale a dizer que o ponto de equilíbrio da equação logística é instável dependendo da densidade para o qual ele ocorre e

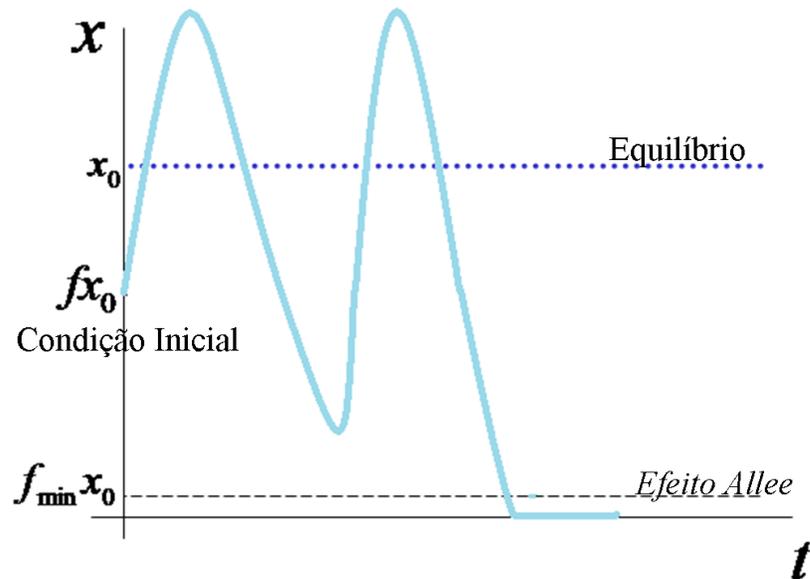


Figura 4.3: Representação da análise da dinâmica abaixo do equilíbrio. x_0 representa a condição de equilíbrio (linha pontilhada azul escuro). A condição inicial, fx_0 , é representada como uma fração do equilíbrio; e o limiar de extinção, $f_{\text{minimo}}x$ (linha pontilhada preta), cuja representação apresenta um caso no qual a oscilação ultrapassou o limite mínimo e, como restrição à recuperação da espécie, a densidade populacional sofre o corte.

pequenas perturbações para populações menos densas levam a espécie a extinção. De forma simples, podemos entender este efeito intuitivamente pensando no caso extremo de uma espécie cuja densidade de equilíbrio (por alguma influência do ambiente, como uma seca extensa) seja tal, que a chance de um encontro entre dois indivíduos seja extremamente baixa. Neste caso, é evidente que a probabilidade de reprodução será pequena. Ou seja, a chance de reprodução (um dos pontos da habilidade de sobrevivência) está ligada diretamente com a densidade populacional para densidades baixas. Embora proposto há mais de 60 anos [20], recentemente este efeito voltou a ser amplamente discutido [22] devido suas implicações diretas na compreensão de processos de extinção e dos limites populacionais mínimos para reintrodução de espécies. É reconhecido que o *efeito*

Allee pode ser resultado de diferentes mecanismos em operação e, em geral, mais de um mecanismo pode operar ao mesmo tempo. Entre mecanismos possíveis podemos citar alguns importantes [22]:

1. probabilidade de encontrar parceiros;
2. probabilidade de encontro entre ovo e esperma (em um rio, por exemplo);
3. comportamento anti-predativo coletivo;
4. diluição da densidade de predadores;
5. habilidade de localizar alimentos;
6. redução do potencial evolutivo do grupo;
7. inter cruzamento de pares próximos.

Portanto, em nosso modelo, se uma das populações se torna menor do que uma certa porcentagem do seu valor de equilíbrio, ela imediatamente se extingue. O valor desse corte de extinção pode depender tanto da espécie quanto das condições ambientais. No entanto, a fim de padronizar nossos cálculos, utilizamos apenas valores de corte uniformes de 5 % e 20 % dos valores de equilíbrio para cada uma das espécies envolvidas.

Antes de iniciarmos a discussão sobre as extinções causadas por oscilações e o *efeito Allee*, vamos considerar o papel da capacidade de suporte K . O valor que utilizamos, $K = 1000$, implica que os recursos disponíveis para as presas são, apesar de limitados, abundantes. A Fig.4.4 mostra que quanto maiores os valores atribuídos à K , maiores serão as amplitudes de oscilação para as condições iniciais de 50% do equilíbrio. Para K da ordem de 10000 não há apenas uma grande amplitude, as oscilações mostram a dinâmica transiente que persiste, mas convergirá para um ponto fixo para tempos muito longos. Para $K = 100$ as oscilações ainda estão presentes, mas com amplitude menor que é amortecida mais rapidamente. A escolha de $K = 1000$ se deve ao seu caráter intermediário em relação a essas duas situações.

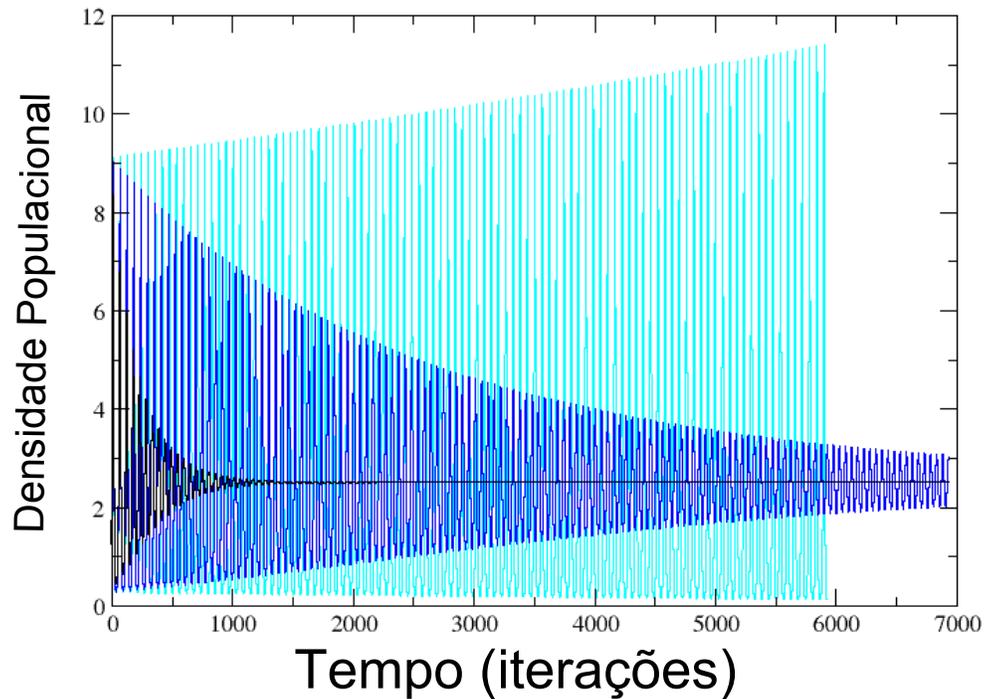


Figura 4.4: O papel da capacidade de suporte, K , nas oscilações das densidades populacionais. As curvas mostram a população de presas x_1 para o caso de pares não interagentes. Para $K = 100$ (preto) as oscilações apresentam baixas amplitudes; para $K = 1000$ (azul) as amplitudes aumentam, mas as populações ainda convergem para um equilíbrio estacionário; para $K = 10,000$ (azul claro) as amplitudes das oscilações aumentam consideravelmente.

Dentro deste cenário, estudamos os padrões de extinção devido às perdas na densidade de população inicial, variando as condições iniciais de 100% até 22,5% de seus valores de equilíbrio e, considerando os limites de extinção como 5% e 20% dos valores de equilíbrio (*efeito Allee*). Estes cenários simulam diversas situações em que as populações diminuem devido à fatores externos, como o

impacto humano (por exemplo, a caça) ou as mudanças ambientais conduzindo as espécies à extinção.

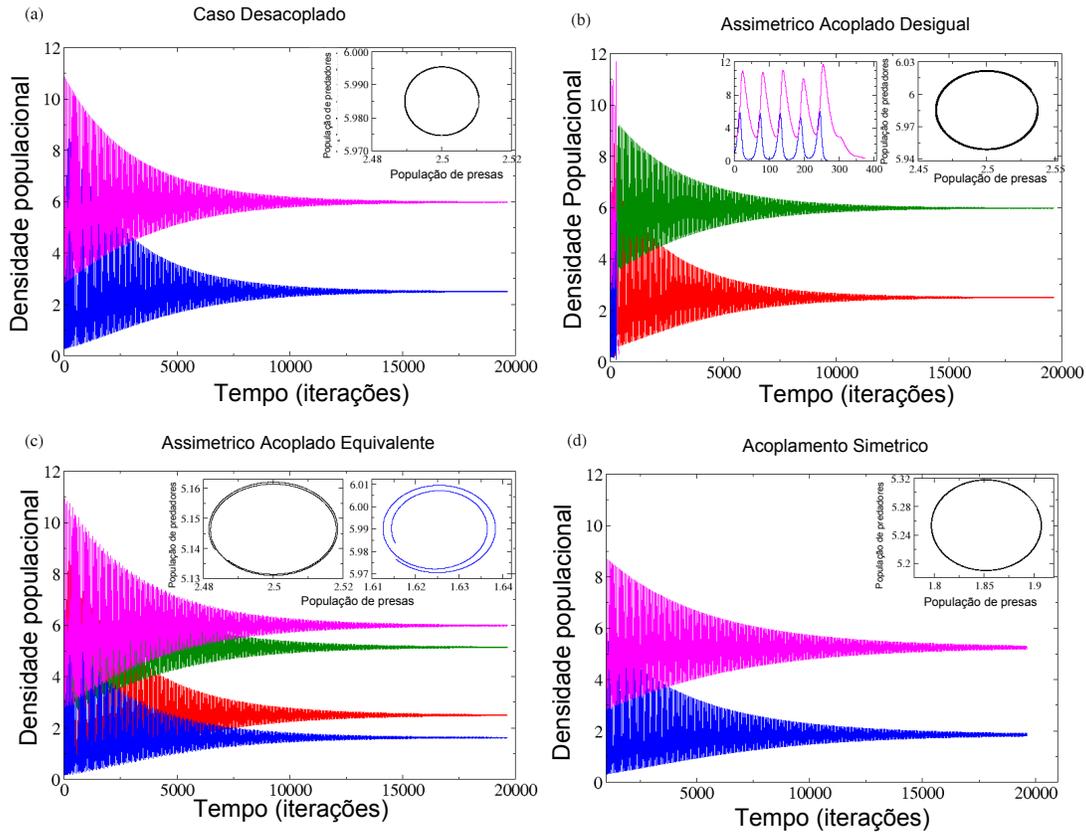


Figura 4.5: Evolução temporal das densidades populacionais a partir de 50% das densidades de equilíbrio. As cores são as indicadas na Fig.4.1. No topo à esquerda: o caso desacoplado, no detalhe a trajetória do espaço de fase; no topo à direita: acoplamento assimétrico desigual, no detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo par predador-presa e o espaço de fase; inferior esquerdo: acoplamento assimétrico equivalente, no detalhe o espaço de fase; inferior à direita: acoplamento simétrico, no detalhe o espaço de fase.

Para cada um dos quatro tipos de interações descritas acima, iremos apresentar um exemplo de evolução temporal (gráficos da Fig.4.5) e iremos expor

os resultados em relação às extinções através de dois diagramas distintos comparando diferentes cenários (que serão explicados a seguir), mostrados nas figuras 4.6 e 4.7. Nestes diagramas os eixos representam as populações iniciais de predadores (horizontal) e de presas (vertical) em termos da porcentagem dos valores de equilíbrio correspondente. Os resultados dessas simulações apresentam-se de várias formas. Dependendo do tipo de interação, do valor das condições iniciais e do limiar de extinção, teremos as seguintes situações: todas as espécies recuperam seus respectivos valores de equilíbrio; todas as espécies são extintas; apenas o primeiro par¹ sobrevive; apenas as presas sobrevivem.

A fim de comparar os resultados para diferentes valores de corte, nós sobrepomos os diagramas para 5% e 20% na Fig.4.6. As regiões dos diagramas que estão marcadas em preto e em azul representam a extinção ou a sobrevivência total das quatro espécies, respectivamente, para ambos valores de corte. As outras cores têm os seguintes significados:

Vermelho - sobrevivência de todas as espécies para 5% de corte e extinção total para 20% de corte.

Cinza Claro - sobrevivência apenas do primeiro par predador-presa para 5% de corte e extinção total para 20% de corte.

Branco - sobrevivência apenas do primeiro par predador-presa para 20% de corte e sobrevivência de todas as espécies para 5% de corte.

Cinza Escuro - sobrevivência apenas do segundo par predador-presa para corte de 5% e extinção total para corte de 20%.

Azul Claro - sobrevivência apenas das populações de presas para 20% de corte e extinção total para 5%.

¹Vamos assumir que a presa mais predada (predada por ambos predadores) pertença ao primeiro par predador-presa, enquanto o predador mais voraz, que alimenta-se de todas as presas, constitua com sua respectiva presa o segundo par predador-presa.

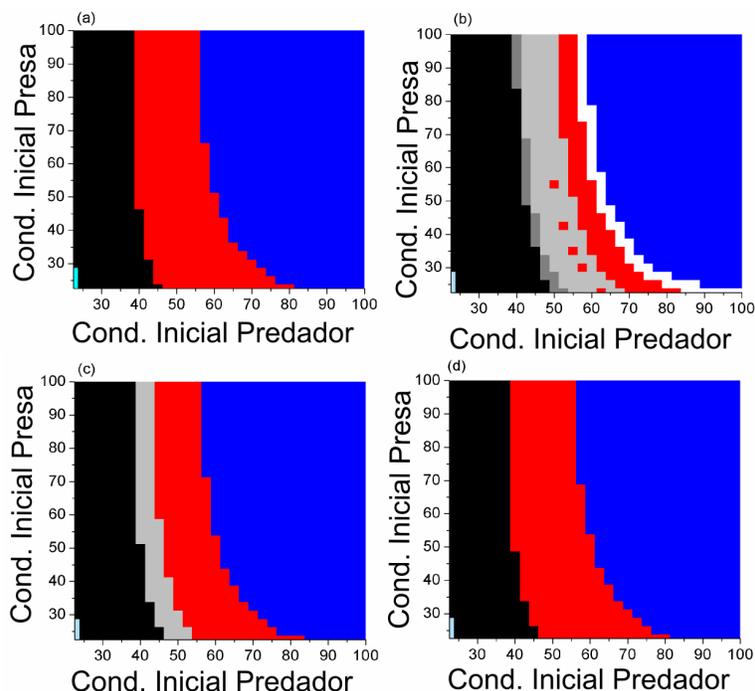


Figura 4.6: Diagramas de extinção para limiares de extinção de 5% e 20%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). (a) *caso desacoplado*; (b) acoplamento *assimétrico desigual*; (c) acoplamento *assimétrico equivalente* e; (d) acoplamento *simétrico*. Azul representa a região onde todas as espécies sobrevivem e preto onde todas morrem, para ambos valores de corte. As demais cores representam: vermelho, a extinção total para o limiar de 20%; branco, sobrevivência apenas do primeiro par para limiar de 20% e sobrevivência de todas as espécies para limiar de 5%; azul claro, sobrevivência apenas das populações de presas para limiar de 20% e extinção total para 5%.

Com esses diagramas é possível compreender a relação do meio ambiente ou do impacto humano sobre a capacidade de recuperação de cada uma das quatro espécies envolvidas. A análise desses resultados é complementada através da Fig.4.7, onde comparamos os diagramas de extinção para cada tipo de interação

cruzada com o caso de referência para cortes de 5% de 20%. Como na Fig.4.6 as regiões marcadas em preto e em azul representam a extinção ou a sobrevivência total das quatro espécies, respectivamente, para ambos valores de corte. Todavia, as demais cores têm significados ligeiramente diferentes:

Vermelho - sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência e extinção total para o correspondente caso acoplado.

Branco - sobrevivência somente do primeiro par predador-presa para o referente caso acoplado e sobrevivência de todos os pares para o caso de referência.

Cinza Escuro - sobrevivência somente do segundo par predador-presa para o correspondente caso acoplado e sobrevivência para todas as espécies para o caso de referência.

Azul Claro - sobrevivência apenas das populações de presas.

Agora, vamos discutir detalhadamente os resultados para cada um dos tipos de interações descritos acima.

4.2.1 Pares Não Interagentes

Trataremos aqui o caso em que os pares predador-presa primários são independentes entre si, como esquematizado na Fig.4.1(a), e que corresponde ao caso de referência para comparação com os demais casos. As equações dinâmicas para o primeiro par (o segundo par apresenta uma dinâmica idêntica) são dadas por

$$\dot{x}_1 = \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - \mathcal{C}_{12} x_1 x_2 \quad (4.3)$$

$$\dot{x}_2 = -\mu_p x_2 + \mathcal{C}_{21} x_2 x_1.$$

Com as seguintes populações de equilíbrio,

$$\begin{aligned}
 x_1^{eq} = x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{C_{21}}, \\
 x_2^{eq} = x_4^{eq} &= \frac{\mu}{C_{12}} \left(1 - \frac{x_1^{eq}}{K}\right),
 \end{aligned}
 \tag{4.4}$$

sendo que $C_{12} = 0.05$ e $C_{21} = 0.02$.

Os gráficos da Fig.4.5 mostram a evolução temporal das populações para condições iniciais estabelecidas como 50% dos valores de equilíbrio. Como era esperado, as populações oscilam antes de se estabilizarem. Em particular, a população de presas, chega à atingir valores muito baixos. No detalhe dessa figura temos a evolução no espaço de fase de presas (*eixo, x*) e de predadores (*eixo, y*), no qual apresentamos a dinâmica transiente, que irá convergir para um ponto fixo para tempos longos.

A Fig.4.6(a) apresenta os diagramas de extinção para sobreposições de cortes de 5% e 20%. Novamente, como esperado, as espécies extinguem-se mais facilmente para limiares de extinção de 20%, que corresponde a uma menor capacidade de recuperação, em relação ao limiar de 5%. A sobrevivência de todas as espécies para 5% de corte e extinção total para 20% de corte (a área vermelha da figura) representa aproximadamente 26% da área total.

4.2.2 Acoplamento *Assimétrico*

No acoplamento assimétrico o predador do primeiro par alimenta-se da presa do segundo par, como ilustrado pela linha tracejada grossa na Fig.4.1(b). Neste cenário, há um predador, com maior benefício e uma presa com maior prejuízo. As equações que descrevem esse quadro são

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - \mathcal{C}_{12} x_1 x_2 - \mathcal{C}_{14} x_1 x_4 \\ \dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + \mathcal{C}_{21} x_2 x_1\end{aligned}\tag{4.5}$$

$$\dot{x}_3 = \mu x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K}\right) - \mathcal{C}_{34} x_3 x_4$$

$$\dot{x}_4 = -\mu_p x_4 + \mathcal{C}_{41} x_4 x_1 + \mathcal{C}_{43} x_4 x_3,$$

sendo que as populações de equilíbrio são dadas por (veja a Fig.4.2)

$$\begin{aligned}x_1^{eq} &= \frac{\mu_p}{\mathcal{C}_{21}} \\ x_2^{eq} &= \frac{\mu}{\mathcal{C}_{12}} \left(1 - \frac{x_1^{eq}}{K}\right) - \frac{\mathcal{C}_{14}}{\mathcal{C}_{12}} x_4^{eq} \\ x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{\mathcal{C}_{43}} \left(1 - \frac{\mathcal{C}_{41}}{\mathcal{C}_{21}}\right) \\ x_4^{eq} &= \frac{\mu}{\mathcal{C}_{34}} \left(1 - \frac{x_3^{eq}}{K}\right);\end{aligned}\tag{4.6}$$

nas quais, $\mathcal{C}_{12} = \mathcal{C}_{34} = 0.05$ e $\mathcal{C}_{21} = \mathcal{C}_{43} = 0.02$.

Acoplamento *Assimétrico Desigual*

No acoplamento assimétrico desigual a proporção entre benefício e prejuízo entre os pares primários é mantida na interação cruzada entre os pares. Dessa forma, os coeficientes de interação cruzados são desiguais com proporção dada por $\mathcal{C}_{14} = 2.5\mathcal{C}_{41}$, que fixamos em $\mathcal{C}_{14} = 0.0175$ e $\mathcal{C}_{41} = 0.007$.

A variação das populações de equilíbrio com \mathcal{C}_{14} é mostrada na Fig.4.2(a). O equilíbrio da população de presas do primeiro par permanece constante e o mesmo também ocorre para a população de predadores do segundo par, que é quase independente do coeficiente de acoplamento. Com uma grande capacidade de suporte ambiental as contribuições das demais populações tornam-se insignificantes. Além disso, as duas outras populações diminuem de maneira linear até a sua extinção, de modo que para grandes valores de \mathcal{C}_{41} somente as presas do

primeiro par e os predadores do segundo par, ou seja, o par cruzado, prevalece como um novo par predador-presa estável.

A evolução temporal das populações para condições iniciais igual a 50% dos valores de equilíbrio, representado na Fig.4.5(b), mostra o segundo par seguindo rapidamente para a extinção, enquanto o primeiro par perpetua. Isto também é mostrado no gráfico menor à esquerda. O detalhe à direita representa o espaço de fase apenas para o primeiro par. Desta maneira, podemos visualizar que o primeiro par é mais estável do que o segundo par, mesmo que seu predador alimente-se de uma presa que é duplamente predada. Este é um resultado não intuitivo, que pode ser explicado em termos das interações cruzadas indiretas. O rápido aumento na densidade do segundo predador conduz sua presa principal à extinção que, por sua vez, leva à sua própria extinção. Isto é visto mais claramente no detalhe à esquerda da Fig.4.5(b), mostrando a evolução temporal do segundo par.

Na Fig.4.6(b) temos o diagrama de sobrevivência e extinção para este caso. Neste quadro, surgem quatro novas situações em relação ao caso de referência dependendo do valor do corte: a sobrevivência apenas do primeiro par primário, 5% (cinza claro), e para 20% (branco); sobrevivência apenas do segundo par primário, 5% (cinza escuro) e sobrevivência das presas somente, para 20% (azul claro). O subconjunto de condições iniciais que conduz à sobrevivência apenas do segundo par são muito restritas. Mesmo que este seja o par mais beneficiado, o subconjunto representa apenas cerca de 2.5% da área total do diagrama. Para 20% do limiar de extinção a taxa de mortalidade suprime totalmente a sobrevivência fragmentada dessa rede. Isto mostra que a manutenção da sobrevivência do primeiro par acontece através de oscilações em suas densidades populacionais que alcançam valores abaixo de 20%. Como aumentamos o limite do *efeito Allee* toda rede se extingue.

As figuras 4.7(a) e 4.7(b) apresentam os diagramas de extinção para limiares 5% and 20%, respectivamente, sobrepostos com o caso de referência não interagente. Essas figuras mostram o aumento na complexidade do sistema causado pela interação do par cruzado.

Para 5% de corte a região de sobrevivência total (área em azul) reduz de 77% para 58%, sendo que uma região considerável na qual um único par sobrevive aparece, contendo 16% das condições iniciais consideradas. Na Fig.4.7(b), por outro lado, a interação cruzada tem um efeito menor: a região intermediária (região que não é nem preto, nem azul) diminui de 5% para zero. Isto mostra que para o limiar do *efeito Allee* de 20% a diferença entre os casos interagente e não interagente é menor.

Acoplamento *Assimétrico Equivalente*

No caso da interação assimétrica equivalente a relação entre os benefícios e os prejuízos do par predador-presa cruzado são iguais, ou seja, $C_{14} = C_{41} = 0.007$. A Fig.4.5(c) apresenta a evolução temporal das densidades populacionais, sendo que as condições iniciais são iguais à 50% dos valores de equilíbrio, mostrados na Fig.4.2(b) como uma função de C_{41} .

Mais uma vez, obtemos um resultado não intuitivo em que o predador generalista é o que mais prospera, contudo, é a presa menos predada a que apresenta menores densidades. Embora o valor relativo dos coeficientes neste e no caso anterior de interações assimétricas sejam diferentes, o comportamento geral das populações de equilíbrio em função de C_{14} é semelhante. A diferença básica entre estas duas situações é que o primeiro predador sobrevive em uma maior variedade de intensidades da interação cruzada para o caso equivalente. O correspondente diagrama de sobrevivência e extinção, Fig.4.6(c), mostra o desaparecimento das regiões em cinza escuro e em branco, o que implica que o primeiro par nunca sobrevive sozinho para limiares de 20%. O efeito da interação cruzada no diagrama de sobrevivência e extinção (figuras 4.6(c) e 4.6(d), para 5% e 20%, respectivamente) é a morte do segundo par primário para 5% de corte. Contudo, o mesmo não acontece para o limiar de 20%.

4.2.3 Acoplamento *Simétrico*

Para este caso, a interação entre os pares cruzados apresentam os mesmos coeficientes, i.e., $\mathcal{C}_{14} = \mathcal{C}_{41} = \mathcal{C}_{23} = \mathcal{C}_{32} = 0.007$. Desta forma, os pares exibem dinâmicas idênticas.

As populações de equilíbrio são dadas por

$$\begin{aligned} x_1^{eq} = x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{(\mathcal{C}_{43} + \mathcal{C}_{41})}, \\ x_2^{eq} = x_4^{eq} &= \mu \frac{(1 - \frac{x_1^{eq}}{K})}{(\mathcal{C}_{12} + \mathcal{C}_{14})}. \end{aligned} \tag{4.7}$$

A Fig.4.5(d) exhibe a evolução temporal das densidades populacionais para um dos pares com condição inicial de 50% dos valores de equilíbrio. Embora as populações oscilem e recuperem seus respectivos valores de equilíbrio similarmente ao caso não interagente, o tempo de retomada desses valores, para este caso, é um pouco maior. No detalhe temos a representação da trajetória no espaço de fase.

O diagrama de sobrevivência e extinção na Fig.4.6(d) mostra claramente que, para limiares de extinção de 20%, as espécies se extinguem mais rapidamente. A diferença entre este caso e o de referência é menor como podemos ver na Fig.4.7(e) e 4.7(f), para cortes de 5% e 20%, respectivamente. Assim, temos que o efeito da interação cruzada é menor, quando não é insignificante, quando se trata de um acoplamento simétrico.

Nestas simulações para uma rede de quatro espécies (dois predadores e duas presas), encontramos resultados bastante significativos quanto a persistência e a extinção das espécies: se o meio for muito depredado, sempre alguma espécie será extinta. Como, em geral, ela é uma presa, seu predador principal, irá morrer também. Se estas mortes não desestabilizarem a rede, e as demais espécies sobreviverem, teremos uma rede fragmentada, como em grande parte dos casos analisados.

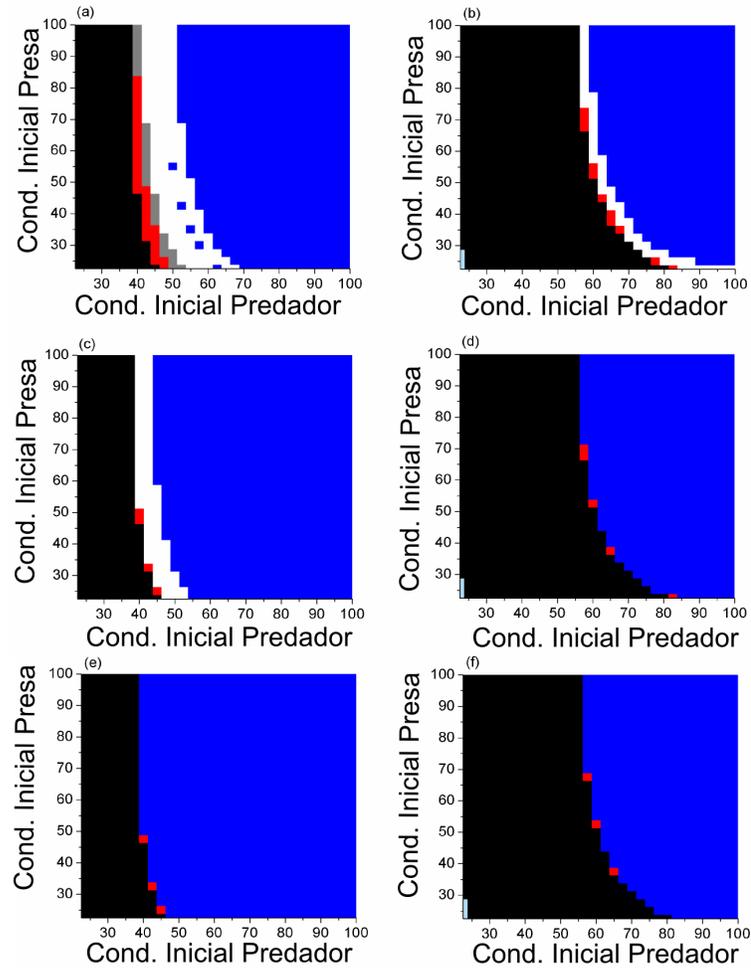


Figura 4.7: Diagramas de extinção para limiares de extinção de 5% (esquerda) e 20% (direita). Os resultados representam as comparações entre o caso de referência e os casos acoplados: (a) e (b) acoplamento *assimétrico desigual*; (c) e (d) acoplamento *assimétrico equivalente*; e (e) e (f) acoplamento *simétrico*. Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas espécies morrem, respectivamente, com ou sem acoplamento. Vermelho indica a sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência e a extinção total para o correspondente caso de acoplamento. As demais cores representam: branco, sobrevivência apenas do primeiro par para o caso interagente e a sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência; cinza escuro, sobrevivência apenas do segundo par para o caso interagente e a sobrevivência de todas as espécies para o caso de referência; azul claro, sobrevivência apenas das populações de presas.

Capítulo 5

REDES DE PREDACÃO COM MAIS ESPÉCIES

5.1 Estudo da Predação com Mais Espécies

Embora a interação predador-presa seja a mais estudada, simulações reconstruindo os cenários de extinção e sobrevivência ou mesmo simulações que possibilitem a previsão desses efeitos ainda são escassos. Isso porque, mesmo que haja técnicas envolvendo ferramentas computacionais complexas, a análise de sistemas biológicos trazem *per se* restrições tanto experimentais (ou observacionais) quanto em sua descrição.

Neste capítulo iremos apresentar análises de redes maiores de interação predador-presa. Incluiremos mais espécies ao modelo de quatro espécies descrito no capítulo anterior adicionando pares predador-presa gradualmente, mantendo a idéia de haver um predador com maior benefício e uma presa com maior prejuízo, formando uma rede do tipo *aninhada*. Assim, adicionaremos os pares extras acoplando-os com a rede através da múltipla predação: este novo predador preda as demais presas da rede e a sua presa será predada apenas por ele.

Desta maneira, introduziremos o terceiro, o quarto e o quinto par mantendo a presa do novo par com apenas um acoplamento, o de seu predador principal.

Então, será possível visualizar, através da dinâmica de interações predador-presa para estas redes, se o efeito não usual da permanência da presa mais predada perdurará mesmo em uma rede mais complexa.

Considerando o grande número de parâmetros envolvidos nesta análise, vamos conservar os valores que fixamos no capítulo anterior para possibilitar uma comparação direta com os resultados anteriores. Os pares predador-presa principais terão, portanto, o valor de 0.02 como benefício dos predadores e 0.05 como prejuízo das presas; a taxa de crescimento intrínseco das presas, $\mu = 0.3$; a taxa de mortalidade dos predadores, $\mu_p = 0.05$; e a capacidade de suporte $K = 1000$. Os valores dos demais parâmetros de interação são estabelecidos conforme a relação entre prejuízo e benefício dos pares secundários. Novamente faremos a análise da dinâmica das novas redes de predador-presa para dois casos: o acoplamento *assimétrico desigual*, cuja intensidade da interação cruzada benefício-prejuízo seguem a proporção $\mathcal{C}_{16} = 2.5\mathcal{C}_{61}$, ou seja, $\mathcal{C}_{16} = 0.0175$ e $\mathcal{C}_{61} = 0.007$ e seus equivalentes; e o acoplamento *assimétrico equivalente*, cuja intensidade da interação cruzada benefício-prejuízo são equivalentes e iguais à 0.0007. Além disso, mantivemos o mínimo de sobrevivência sendo a porcentagem de 5% da densidade populacional de equilíbrio.

Para cada uma das inclusões que iremos realizar, apresentaremos apenas os resultados mais relevantes à essas simulações: exemplos de evolução temporal e diagramas referentes às taxas de extinções, analisando as diferenças quantitativas e qualitativas entre os dois grupos de acoplamento.

Nestes diagramas os eixos representam as populações iniciais de predadores (horizontal) e de presas (vertical) em termos da porcentagem dos valores de equilíbrio correspondente. Os resultados dessas simulações apresentam-se de várias formas. Dependendo da quantidade de novos pares, da intensidade de interação, e do valor das condições iniciais, teremos as seguintes situações: todas as espécies recuperam seus respectivos valores de equilíbrio (azul); todas as espécies são extintas (preto); apenas um, dois, três ou quatro pares sobrevivem. Desta forma, sintetizamos as possíveis combinações de sobrevivência, sendo que os detalhes dos resultados de cada simulação serão apresentados conforme sua

pertinência. Distintamente dos diagramas apresentados para 2 pares, este não representa uma sobreposição, apenas apresenta o quadro de extinção e sobrevivência para 3, 4 e 5 pares.

A partir destas redes examinaremos uma rede grande com 28 espécies, das quais 4 são predadores e as demais são presas, retratando o cenário de sobrevivência e extinção de uma *megafauna* pré-histórica, do final do *Pleistoceno* [83, 84, 85], como será discutido na seção 5.5. Neste período ocorreram alguns eventos que resultaram na extinção em massa de grandes herbívoros e seus predadores em todos os continentes, exceto do continente Africano [83, 84].

Há importantes evidências de que a predação humana associada a outras formas de impacto humano e a rápidas mudanças climáticas sejam as causas subjacentes deste evento catastrófico [18, 86]. Contudo, pouco se sabe sobre a causa da persistência de alguns mamíferos de grande porte, enquanto outros foram extintos [18]. Estudos recentes sugerem que a estrutura das redes ecológicas podem afetar significativamente sua vulnerabilidade à extinção de espécies e facilitar ou promover cascatas de extinções [87, 88].

Iremos apresentar aqui, como as interações ecológicas que expusemos nas seções anteriores (baseadas na rede de interações de quatro espécies que desenvolvemos no capítulo 4) podem descrever os padrões de sobrevivência e de extinção. Desta forma, iremos delinear através das interações entre os grandes herbívoros e seus predadores (carnívoros) as possíveis causas da extinção desta rede, Fig.5.12, no final do *Pleistoceno* do período *Quaternário* da era *Cenozóica* em uma localidade Sul-americana [89, 90].

5.2 Três Pares Predador-Presa

Começaremos a análise adicionando à rede de 4 espécies descrita no capítulo anterior um par predador-presa. Contudo, adicionaremos esse novo par acoplando-o de forma que sua presa seja predada apenas pelo seu predador principal, enquanto que este, pregará todas as presas já presentes na rede como mostra

a Fig.5.1. A representação de cores é a mesma definida no capítulo anterior (primeiro par predador-presa: presa 1 vermelho, predador 2 verde; segundo par: presa 3 azul, predador 4 magenta). O par adicional é representado por: presa 5 amarelo e predador 6 vinho. Assim, estamos mantendo que o primeiro par predador-presa como o par menos beneficiado, uma vez que a presa 1 será predada por todos os predadores da rede, enquanto que o predador desse par, dispõe apenas dessa presa para sobreviver.

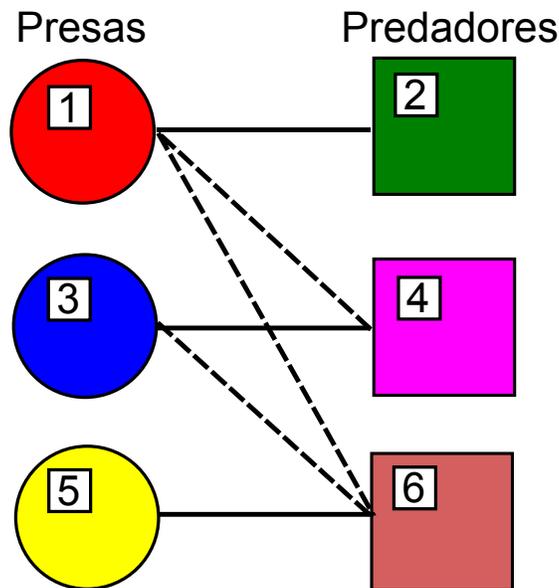


Figura 5.1: Rede de seis espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas: contínua - interações primárias; tracejada - interações secundárias. Cada presa, identificada como 1, 3 e 5, está associada primariamente a um único predador, marcados como 2, 4 e 6. Representação de cores do novo par: presa - amarelo e predador - vinho.

Iniciamos a análise a partir do modelo clássico predador-presa de Lotka - Volterra [74] estendida à três pares de espécies; sendo que x_i , $i = 1, 3, 5$ (ímpares) são as equações que descrevem as interações entre presas e x_j , $j = 2, 4, 6$ (pares) as que descrevem as interações entre predadores. Reescrevemos a Eq.4.1 para seis espécies,

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - \mathcal{C}_{12} x_1 x_2 - \mathcal{C}_{14} x_1 x_4 - \mathcal{C}_{16} x_1 x_6, \\
\dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + \mathcal{C}_{21} x_2 x_1, \\
\dot{x}_3 &= \mu x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K}\right) - \mathcal{C}_{34} x_3 x_4 - \mathcal{C}_{36} x_3 x_6, \\
\dot{x}_4 &= -\mu_p x_4 + \mathcal{C}_{41} x_4 x_1 + \mathcal{C}_{43} x_4 x_3, \\
\dot{x}_5 &= \mu x_5 \left(1 - \frac{x_5}{K}\right) - \mathcal{C}_{56} x_5 x_6, \\
\dot{x}_6 &= -\mu_p x_6 + \mathcal{C}_{61} x_6 x_1 + \mathcal{C}_{63} x_6 x_3 + \mathcal{C}_{65} x_6 x_5,
\end{aligned} \tag{5.1}$$

sendo que “ x_1, x_2 ”, “ x_3, x_4 ” e “ x_5, x_6 ” constituem os pares predador-presa.

Logo, as populações de equilíbrio são dadas por,

$$\begin{aligned}
x_1^{eq} &= \frac{\mu_p}{\mathcal{C}_{21}}, \\
x_2^{eq} &= \frac{1}{\mathcal{C}_{12}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_1^{eq}}{K}\right) - \mathcal{C}_{14} x_4^{eq} - \mathcal{C}_{16} x_6^{eq} \right], \\
x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{\mathcal{C}_{43}} \left(1 - \frac{\mathcal{C}_{41}}{\mathcal{C}_{21}}\right), \\
x_4^{eq} &= \frac{1}{\mathcal{C}_{34}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_3^{eq}}{K}\right) - \mathcal{C}_{36} x_6^{eq} \right], \\
x_5^{eq} &= \frac{1}{\mathcal{C}_{65}} (\mu_p - \mathcal{C}_{61} x_1^{eq} - \mathcal{C}_{63} x_3^{eq}), \\
x_6^{eq} &= \frac{\mu}{\mathcal{C}_{56}} \left(1 - \frac{x_5^{eq}}{K}\right).
\end{aligned} \tag{5.2}$$

Para o caso das soluções triviais, teremos a recuperação dos pontos de equilíbrio do caso não interagente, Eq.4.4, ao assumirmos como zero qualquer um dos dois outros pares. Da mesma forma, recuperaremos o caso de quatro espécies, Eq.4.6, ao assumirmos como zero qualquer par isolado.

A partir destas relações de equilíbrio vamos analisar esta rede através da relação entre prejuízo e benefício dos pares secundários através do acoplamento *assimétrico desigual* (a) e *equivalente* (b) que veremos a seguir.

(a) Acoplamento *Assimétrico Desigual*

Lembrando que quando a proporção entre benefício e prejuízo entre os pares primários é mantida na interação cruzada entre os pares secundários ocorre o que denominamos de acoplamento *assimétrico desigual*. Dessa forma, os os parâmetros cruzados de interação (linhas tracejadas da Fig.5.1) seguem a mesma proporção que os pares primários, interagindo através da relação $\mathcal{C}_{16} = 2.5\mathcal{C}_{61}$ ($\mathcal{C}_{16} = 0.0175$ e $\mathcal{C}_{61} = 0.007$) e seus equivalentes.

A Fig.5.2(a) apresenta a evolução temporal das densidades populacionais para condições iniciais iguais a 50% dos valores de equilíbrio (figura principal). Novamente, temos o padrão de oscilação e estabilidade para o primeiro e segundo pares predador-presa, sendo que o par mais privilegiado é extinto no curto período em que as espécies apresentam suas maiores amplitudes de oscilação (como podemos ver no detalhe). Podemos ver claramente, no detalhe, o pico da densidade populacional alcançado pelo predador do terceiro par. O crescimento dessa população de predadores restringe diretamente o número disponível das suas presas-associadas que decai até a extinção. Os recursos obtidos através das outras presas não são suficientes para mantê-lo vivo e, conseqüentemente, ocorre a sua extinção.

Na Fig.5.2(b) apresentamos o referente diagrama de sobrevivência e extinção. Neste quadro, temos 4 situações possíveis: a sobrevivência de todos os pares (azul); a extinção de todos (preto); a sobrevivência apenas de um par, 0.6% (branco); a sobrevivência de dois pares 4.0% (vermelho). Este diagrama, diferentemente dos apresentados para 4 espécies, apresenta altos valores de sobrevivência, sendo que há a persistência das 6 espécies mesmo quando as densidades populacionais das presas chegam a valores abaixo de 30% do equilíbrio e as densidades populacionais dos predadores estão próximas do equilíbrio.

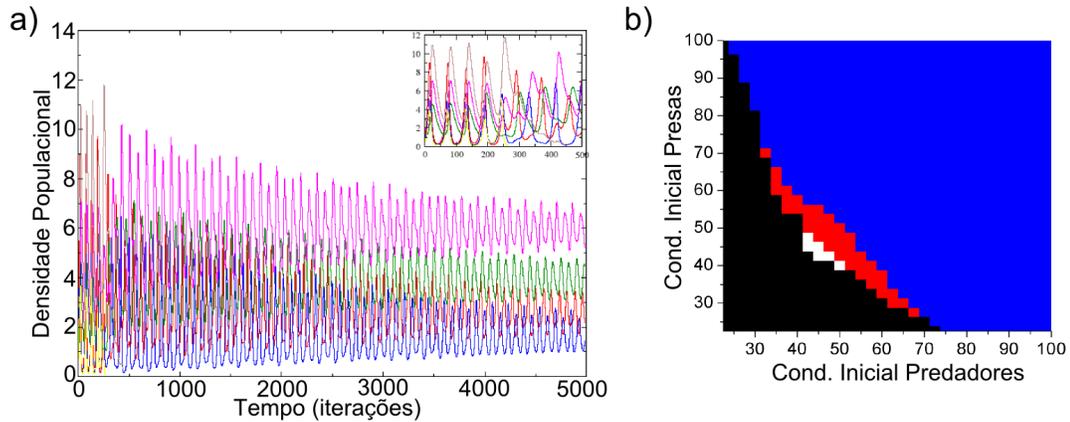


Figura 5.2: **(a)** Evolução temporal das densidades populacionais de 3 pares predador-presa, para o acoplamento *assimétrico desigual*, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.1. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do terceiro par predador-presa. **(b)** Diagrama de sobrevivência e extinção, de 3 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: vermelho, a sobrevivência de dois pares; branco, a sobrevivência de um par.

Em particular, o subconjunto de condições iniciais que conduz à persistência apenas da rede de 4 espécies, é grande já que as condições de sobrevivência do terceiro par serem muito restritas: mesmo que este seja o par mais beneficiado, este par apenas sobrevive enquanto a rede apresenta-se completa.

Este efeito mostra que as relações complexas, mesmo em um sistema limitado com 6 espécies, podem levar a comportamentos inesperados, como a extinção de uma presa pouco predada. Isso mostra a importância do estudo de redes biológicas para a compreensão da dinâmica de extinções.

(b) Acoplamento *Assimétrico Equivalente*

No caso da interação assimétrica equivalente a relação entre os benefícios e os prejuízo do par predador-presa cruzado são iguais, ou seja, teremos entre os pares secundários a relação $\mathcal{C}_{16} = \mathcal{C}_{61}$ e seus equivalentes.

Neste cenário, vamos inicialmente verificar a relação entre as populações de equilíbrio e as variações no acoplamento para parâmetros diferentes: $\mu_p = 0.18$ e $\mu = 0.5$ e, para os acoplamentos de interação cruzada, $0 \leq |\mathcal{C}_{16}| = \mathcal{C}_{61} \leq 0.02$, e seus equivalentes com valores fixos de 0.005.

A variação das populações de equilíbrio em função do parâmetro de acoplamento $-\mathcal{C}_{16} = \mathcal{C}_{61}$ é mostrada na Fig.5.3. As cores são as indicadas na Fig.5.1, exceto o terceiro par que, neste caso, o predador está representado por preto e a presa por índigo. Esta figura mostra que o equilíbrio das populações de presas do primeiro par, bem como todas as densidades populacionais dos predadores permanecem praticamente constantes em função do acoplamento, até que o valor do acoplamento alcance 0.015. Após esse valor, temos comportamentos variados: as presas do primeiro e do segundo par começam a, suavemente, decrescer, enquanto o predador do primeiro par mantém, relativamente, a constância na densidade populacional; o predador do segundo par que apresenta um declive e, em seguida, torna a crescer. As presas do segundo e terceiro par, por sua vez, apresentam-se em um declínio gradativo até, também, próximo do acoplamento de valor 0.015 quando ocorre variações em ambas populações, mas elas continuam a decrescer. Em particular, a densidade populacional da espécie 3 se extingue para o acoplamento 0.019 quando o acoplamento cruzado aproxima-se do valor do acoplamento de seu predador principal.

Na Fig.5.4 é possível visualizar detalhes da dinâmica de evolução temporal para 50% de seus valores de equilíbrio para alguns valores do parâmetro de acoplamento cruzado (apresentados na Fig.5.3):

- (a) $\mathcal{C}_{16} = 0.001$;
- (b) $\mathcal{C}_{16} = 0.005$;

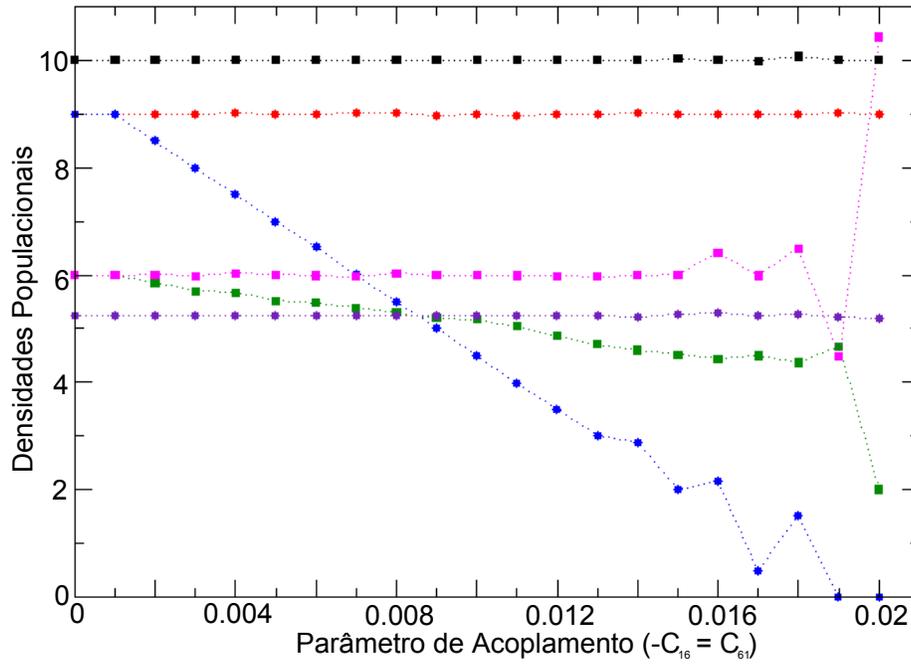


Figura 5.3: Populações de equilíbrio em função de C_{61} para o acoplamento assimétrico equivalente: $C_{16} = C_{61}$. As cores são as indicadas na Fig.5.1, exceto o terceiro par que, neste caso, o predador está representado por preto e a presa por índigo.

- (c) $C_{16} = 0.010$;
- (d) $C_{16} = 0.020$.

No detalhe temos a representação da trajetória no espaço de fase.

Embora as populações oscilem e cheguem à seus respectivos valores de equilíbrio, o tempo de alcance desses valores, para o acoplamento de $C_{16} = 0.001$, Fig.5.4(a) é o mais rápido. Isso é bastante compreensível, uma vez que esta é

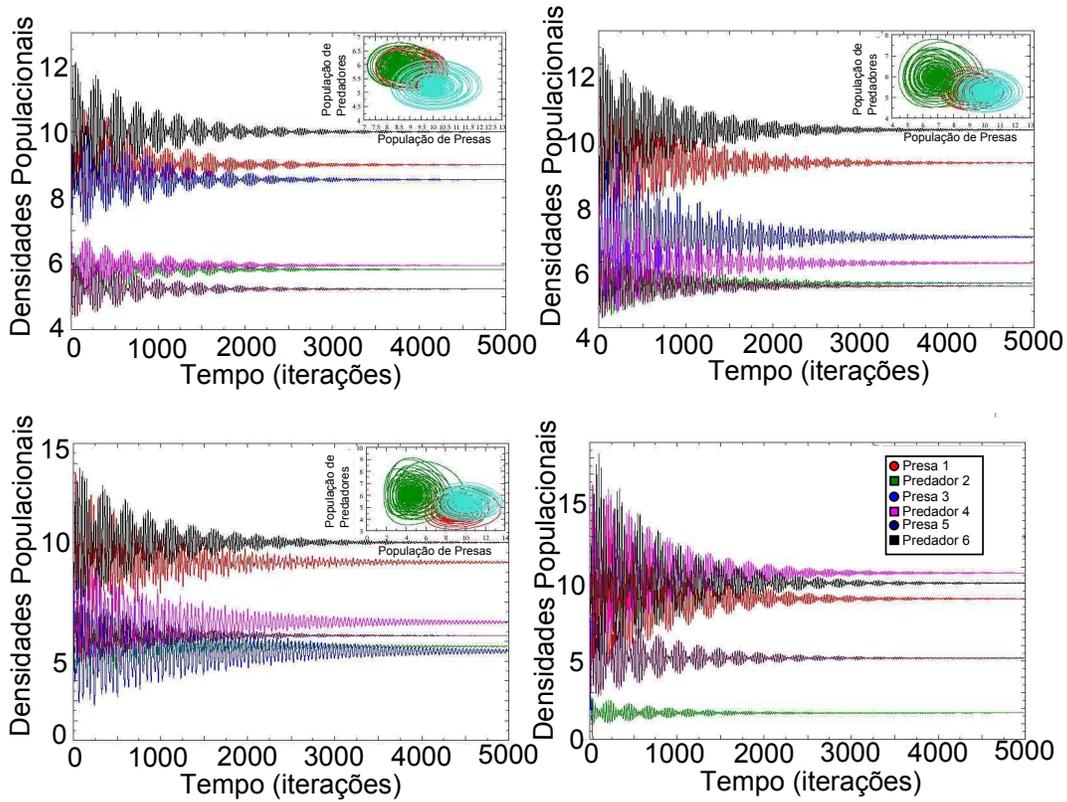


Figura 5.4: Evolução temporal das densidades populacionais de 3 pares predador-presa, para diferentes valores do acoplamento assimétrico equivalente: (a) $\mathcal{C}_{16} = 0.001$; (b) $\mathcal{C}_{16} = 0.005$; (c) $\mathcal{C}_{16} = 0.010$; (d) $\mathcal{C}_{16} = 0.020$. As cores são as indicadas na Fig.5.1, exceto o terceiro par que, neste caso, o predador está representado por preto e a presa por índigo. No detalhe, temos a representação da trajetória no espaço de fases para cada par: primeiro par (vermelho), segundo par (verde) e terceiro par (azul claro).

a situação mais próxima ao caso não interagente que estudamos no capítulo 4. Nesses gráficos apresentados na Fig.5.4(a) - (d), novamente obtemos um resultado intuitivo em que o predador generalista é o que mais prospera, exceto na Fig.5.4(d), na qual temos que o predador do segundo par apresenta a maior den-

sidade populacional. Isso se deve à extinção da população de presas do terceiro par predador-presa (a presa menos predada), o que faz com que esse predador generalista (predador 6) perca a sua fonte principal de alimento. Mas considerando o alto valor de acoplamento deste cenário, sua sobrevivência é garantida através das demais presas. Além disso, podemos perceber que as densidades do predador 2 (verde) que, nos gráficos (a) - (c) foi praticamente sobreposto pela população de predadores 4, aparece no gráfico (d) como o predador com menor densidade. Este efeito deve-se à competição pela presa 1 (presa par) com o predador 6 que, como mencionamos anteriormente, perdeu a sua presa principal e depende das presas secundárias para sobreviver.

Também realizamos para estes cenários as análises referentes às condições de equilíbrio. Na Fig.5.5(a) podemos visualizar a evolução temporal das densidades populacionais estabelecidas como 50% dos respectivos valores de equilíbrio.

Neste caso novamente as populações oscilam e, exceto o primeiro par predador-presa, se extinguem evidenciando o efeito não intuitivo de sobrevivência do par menos privilegiado. No detalhe a dinâmica de extinção, logo nos primeiros passos de tempo, do segundo e terceiro par predador-presa. Além disso, comparando esta figura com os gráficos (b) e (c) da Fig.5.4 (acoplamentos referentes a 0.005 e 0.010, respectivamente, que são próximos à 0.007) é possível perceber a sensibilidade deste sistema às condições iniciais, uma vez que, quando assumimos como condição inicial 50% das densidades de equilíbrio observamos a sobrevivência apenas do primeiro par predador-presa, enquanto que para o primeiro caso que analisamos para este tipo de acoplamento (no qual consideramos $\mu_p = 0.18$ e $\mu = 0.5$ e valores fixos de 0.005 para os acoplamentos cruzados, exceto $-\mathcal{C}_{16} = \mathcal{C}_{61}$ que variamos de zero a 0.02) não há extinções.

No diagrama de sobrevivência e extinção da Fig.5.5(b) é possível perceber o alcance da estabilidade do primeiro par predador-presa. A sobrevivência de apenas um par, cuja incidência é praticamente dominada pelo primeiro par, apresenta-se em grande proporção, 14% (branco), sendo que a sobrevivência de dois pares (sobrevivência do primeiro e segundo par) ocorre em 0.5% (vermelho) da área total da figura. Assim sendo, o primeiro par sobreviverá a todas as

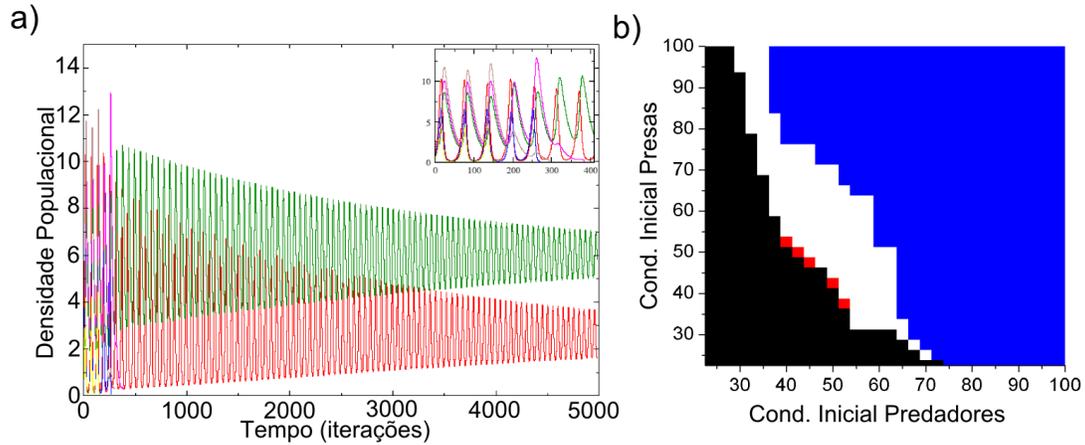


Figura 5.5: **(a)** Evolução temporal das densidades populacionais de 3 pares predador-presa, para o acoplamento assimétrico equivalente, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.1. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo e terceiro par predador-presa. **(b)** Diagrama de sobrevivência e extinção, de 3 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: vermelho, a sobrevivência de dois pares; branco, a sobrevivência de um par.

situações de extinção exceto pelo caso em que todas as espécies são extintas.

O aumento da rede em 50% não apresentou mudanças drásticas em relação à dinâmica das populações se comparadas ao caso apresentado no capítulo 4. Em geral, as populações sobrevivem às reduções de suas densidades de equilíbrio em ambos acoplamentos. Em particular, no acoplamento desigual a sobrevivência é 10% superior a do caso do acoplamento equivalente.

5.3 Quatro Pares Predador-Presa

Para o caso de 4 pares predador-presa, seguiremos a mesma estrutura de análise desenvolvida para 3 pares: a adição do quarto par predador-presa ocorre acoplando-o de forma que sua presa seja predada apenas pelo seu predador principal, sendo que este prederá todas as presas já presentes na rede, como mostra a Fig.5.6. Assim, mantemos no modelo a presença de um predador, com maior benefício, população incluída 8 (roxa e, sua respectiva presa, 7 - cinza), e uma presa com maior prejuízo, população 1.

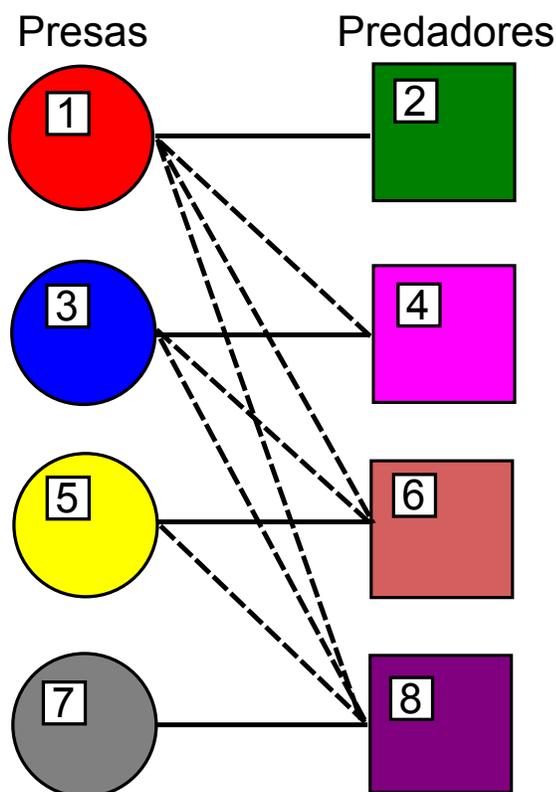


Figura 5.6: Rede de oito espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas. Cada presa, identificada como 1, 3, 5 e 7 está associada primariamente a um único predador, marcados como 2, 4, 6 e 8, respectivamente.

As equações que descrevem as interações entre presas x_i , $i = 1, 3, 5, 7$ (ímpares), e predadores x_j , $j = 2, 4, 6, 8$ (pares), são, reescrevendo a Eq.4.1 para oito espécies,

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - \mathcal{C}_{12} x_1 x_2 - \mathcal{C}_{14} x_1 x_4 - \mathcal{C}_{16} x_1 x_6 - \mathcal{C}_{18} x_1 x_8, \\
\dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + \mathcal{C}_{21} x_2 x_1, \\
\dot{x}_3 &= \mu x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K}\right) - \mathcal{C}_{34} x_3 x_4 - \mathcal{C}_{36} x_3 x_6 - \mathcal{C}_{38} x_3 x_8, \\
\dot{x}_4 &= -\mu_p x_4 + \mathcal{C}_{41} x_4 x_1 + \mathcal{C}_{43} x_4 x_3, \\
\dot{x}_5 &= \mu x_5 \left(1 - \frac{x_5}{K}\right) - \mathcal{C}_{56} x_5 x_6 - \mathcal{C}_{58} x_5 x_8, \\
\dot{x}_6 &= -\mu_p x_6 + \mathcal{C}_{61} x_6 x_1 + \mathcal{C}_{63} x_6 x_3 + \mathcal{C}_{65} x_6 x_5, \\
\dot{x}_7 &= \mu x_7 \left(1 - \frac{x_7}{K}\right) - \mathcal{C}_{78} x_7 x_8, \\
\dot{x}_8 &= -\mu_p x_8 + \mathcal{C}_{81} x_8 x_1 + \mathcal{C}_{83} x_8 x_3 + \mathcal{C}_{85} x_8 x_5 + \mathcal{C}_{87} x_8 x_7;
\end{aligned} \tag{5.3}$$

sendo que “ x_1, x_2 ”, “ x_3, x_4 ”, “ x_5, x_6 ” e “ x_7, x_8 ” constituem os pares predador-presa primários.

Desta forma, as populações de equilíbrio são dadas por,

$$\begin{aligned}
x_1^{eq} &= \frac{\mu_p}{C_{21}}, \\
x_2^{eq} &= \frac{1}{C_{12}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_1^{eq}}{K} \right) - C_{14} x_4^{eq} - C_{16} x_6^{eq} - C_{18} x_8^{eq} \right], \\
x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{C_{43}} \left(1 - \frac{C_{41}}{C_{21}} \right), \\
x_4^{eq} &= \frac{1}{C_{34}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_3^{eq}}{K} \right) - C_{36} x_6^{eq} - C_{38} x_8^{eq} \right], \\
x_5^{eq} &= \frac{1}{C_{65}} (\mu_p - C_{61} x_1^{eq} - C_{63} x_3^{eq}), \\
x_6^{eq} &= \frac{1}{C_{56}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_5^{eq}}{K} \right) + C_{58} x_8^{eq} \right], \\
x_7^{eq} &= \frac{1}{C_{87}} (\mu_p - C_{81} x_1^{eq} - C_{83} x_3^{eq} - C_{85} x_5^{eq}), \\
x_8^{eq} &= \frac{\mu}{C_{78}} \left(1 - \frac{x_7^{eq}}{K} \right).
\end{aligned} \tag{5.4}$$

Identicamente à rede de três pares, as soluções triviais correspondentes à posição nula de qualquer par, ou quaisquer pares recuperará, os pontos de equilíbrio referente a rede resultante.

Vamos novamente analisar os efeitos do aumento da rede através das evoluções temporais das densidades de presas e predadores para dois tipos de acoplamentos, o assimétrico desigual e equivalente, verificando suas diferenças qualitativas e quantitativas.

(a) Acoplamento *Assimétrico Desigual*

Verificaremos o comportamento do par adicional para o acoplamento *assimétrico desigual*, no qual as interações cruzadas apresentam, apesar de muito menores, a mesma proporção entre benefício e prejuízo dos pares primários (cujo prejuízo das presas é de 2.5 vezes menor do que o benefício agregado pelos predadores).

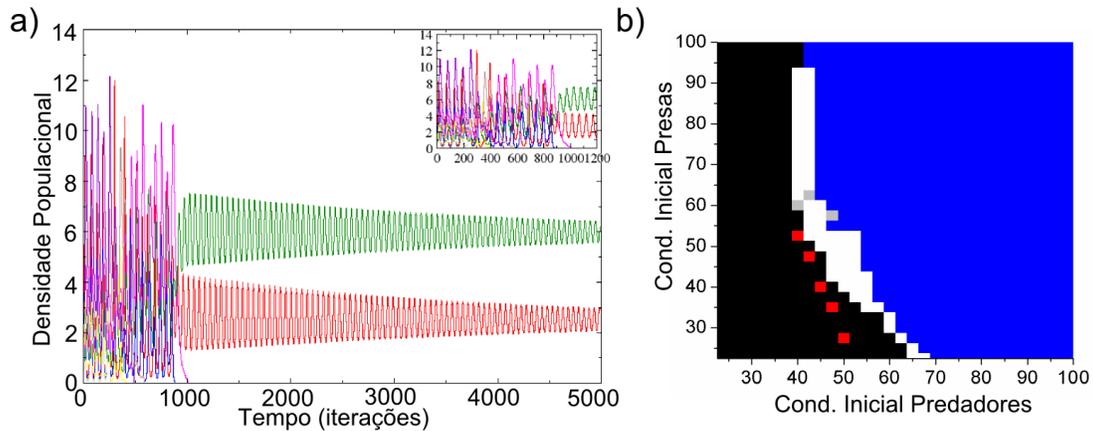


Figura 5.7: (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 4 pares, para o acoplamento assimétrico desigual, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.1. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 4 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par.

A Fig.5.7(a) exhibe a evolução temporal das densidades populacionais estabelecidas como 50% dos valores de equilíbrio. As populações oscilam antes de se extinguirem, exceto o primeiro par predador-presa que se estabiliza e perpetua-se. Novamente, temos como resultado a sobrevivência não intuitiva do primeiro par predador-presa que, devido às suas características (predador menos voraz e presa mais predada) seria o par mais provável à extinção. No detalhe a dinâmica de extinção, nos primeiros passos de tempo, do segundo, terceiro e quarto par predador-presa. Esta figura evidencia que, nos primeiros momentos da reestabili-

zação do sistema, os picos alcançados pelos predadores é o que delinea a extinção das presas. Neste caso, é possível perceber a extinção em cadeia destas espécies, o predador mais voraz atinge um pico populacional que extingue a sua presa par e, em seguida, ocorre a sua própria extinção. Isso ocorre sequencialmente para o terceiro e segundo par.

É interessante notar que essa é uma reação em cadeia, o terceiro par apenas se extingue pois, com a morte do predador 8, o seu predador assume a posição de predador mais voraz e atinge um pico de densidade populacional que extingue a sua presa par, e o mesmo acontece para o segundo par.

A Fig.5.7(b) apresenta o respectivo diagrama de sobrevivência e extinção para os 4 pares predador-presa. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par. Novamente este é um sistema estável se considerarmos que todas as espécies, em 72% das vezes recuperam a sua estabilidade, mesmo para reduções abaixo 50% de suas densidades populacionais de equilíbrio. Neste caso, o primeiro par persiste em todos os casos de sobrevivência, 72% da rede, inclusive nos casos de sobrevivência fragmentada, dos quais 6% representa unicamente a sobrevivência deste par (brancos). Enquanto que, a sobrevivência de 2 ou 3 pares é bem mais restrita, respectivamente, 0.5% e 0.3%.

(b) Acoplamento *Assimétrico Equivalente*

Para o caso *assimétrico equivalente* temos um resultado parecido ao visto no *assimétrico desigual*: a evolução temporal das densidades populacionais, 5.7(a) apresenta as populações oscilando antes de se extinguirem no processo em cadeia que revelamos anteriormente, exceto o primeiro par predador-presa que estabiliza-se e perpetua-se. No detalhe apresentamos a evolução temporal das densidades populacionais para tempos curtos, no qual podemos visualizar o pico populacional

dos predadores, mais claramente, antes da extinção da sua presa por e, a sua consequente extinção.

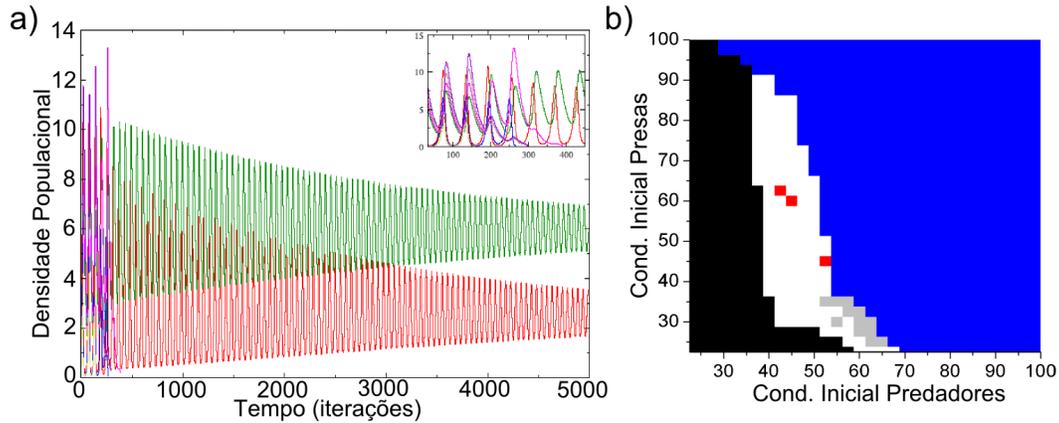


Figura 5.8: **(a)** Evolução temporal das densidades populacionais de 4 pares, para o acoplamento assimétrico equivalente, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.6. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo e terceiro par predador-presa. **(b)** Diagrama de sobrevivência e extinção, de 4 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par.

A Fig.5.8(b) apresenta o respectivo diagrama de sobrevivência e extinção de 4 pares predador-presa. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares (primeiro, segundo e terceiro); vermelho, a sobrevivência de dois pares (primeiro e segundo); e branco, a sobrevivência de apenas do primeiro

par. Nesta rede temos uma maior probabilidade de sobrevivência de 3 pares para pequenas porcentagens de equilíbrio das populações de presas, 1.1%, como podemos ver indicado em cinza. Novamente o diagrama apresenta uma grande região onde há a sobrevivência de apenas uma única espécie, 12%, apresentados em branco, no qual representa a sobrevivência apenas do primeiro par predador presa. Em vermelho, 0.3%, temos a inexpressiva sobrevivência do primeiro e do segundo par. Este é um sistema estável se considerarmos que a sobrevivência de todas as espécies representa 64% dos eventos, e mesmo em posições referentes a reduções de abaixo de 30% na redução da densidade de equilíbrio das presas, a rede inteira sobrevive.

No diagrama de sobrevivência e extinção, Fig.5.8(b), é possível perceber o alcance da estabilidade do primeiro par que sobreviverá a todas as situações de extinção fragmentada, sobrevivendo em todos casos simulados, exceto pelo caso em que todas as espécies são extintas, 25%.

Nestas simulações, o aumento da rede estudada no capítulo 4 em 100%, possibilitou a visualização da sequência de extinções que delineia o panorama de extinção e sobrevivência para este tipo de sistema. As extinções em cadeia revelaram que este fenômeno está diretamente relacionado à existência de um predador “mais voraz” que se extingue em virtude do alto pico em sua densidade populacional que acaba por extinguir a sua presa principal e, desta maneira, ocorrem as extinções dos pares subsequentes conforme estes assumem a posição de “mais voraz” da rede.

Neste sentido, é possível compreender a dominância do primeiro par predador-presa na sobrevivência fragmentada na rede: como o predador beneficia-se apenas de sua presa primária, não há como este apresentar um acúmulo de vantagens, de forma que a morte dos demais predadores implicará na reincidência do caso não interagente que estudamos no capítulo anterior.

Além disso, as taxas de persistência para o caso do acoplamento *assimétrico desigual* é maior que as do acoplamento *assimétrico equivalente*, respectivamente temos, 72% e 60% de sobrevivência para todos os pares e 23% e 25% de extinção.

Provavelmente o resultado mais interessante desta expansão da rede é que

ainda obtemos a predominância de sobrevivência do par predador-presa menos privilegiado sobre todos os demais, novamente o primeiro par, sobrevive a todas as situações de extinção exceto no caso no qual há a extinção de toda a rede.

5.4 Cinco Pares Predador-Presa

Para o caso de 5 pares predador-presa, seguiremos a mesma estrutura de análise desenvolvida para a adição de 3 e 4 pares predador-presa: a adição do quinto par ocorre acoplando-o de forma que sua presa seja predada apenas pelo seu predador principal, enquanto que este, preda as presas já presentes na rede como mostra a Fig.5.9; sendo que a representação de cores do par adicional é: presa - azul claro; predador - preto.

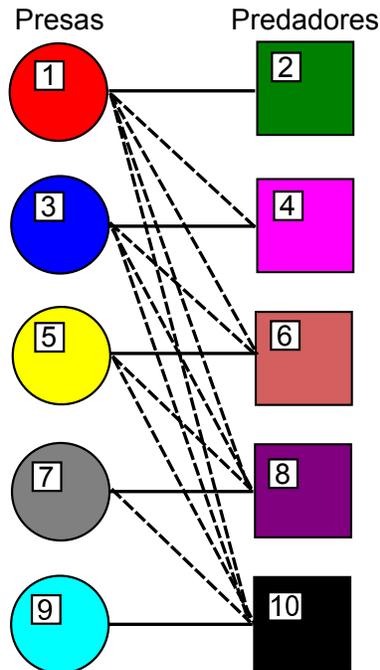


Figura 5.9: Rede de dez espécies: as presas estão representadas por círculos, predadores por quadrados e os acoplamentos por linhas. Cada presa, identificada como 1, 3, 5, 7 e 9 está associada primariamente a um único predador, marcados como 2, 4, 6, 8 e 10.

As equações que descrevem as interações entre presas x_i , $i = 1, 3, 5, 7, 9$ (ímpares), e predadores x_j , $j = 2, 4, 6, 8, 10$ (pares) são, reescrevendo a Eq.4.1 para dez espécies,

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - \mathcal{C}_{12} x_1 x_2 - \mathcal{C}_{14} x_1 x_4 - \mathcal{C}_{16} x_1 x_6 - \mathcal{C}_{18} x_1 x_8 - \mathcal{C}_{1,10} x_1 x_{10}, \\
\dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + \mathcal{C}_{21} x_2 x_1, \\
\dot{x}_3 &= \mu x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K}\right) - \mathcal{C}_{34} x_3 x_4 - \mathcal{C}_{36} x_3 x_6 - \mathcal{C}_{38} x_3 x_8 - \mathcal{C}_{3,10} x_3 x_{10}, \\
\dot{x}_4 &= -\mu_p x_4 + \mathcal{C}_{41} x_4 x_1 + \mathcal{C}_{43} x_4 x_3, \\
\dot{x}_5 &= \mu x_5 \left(1 - \frac{x_5}{K}\right) - \mathcal{C}_{56} x_5 x_6 - \mathcal{C}_{58} x_5 x_8 - \mathcal{C}_{5,10} x_5 x_{10}, \\
\dot{x}_6 &= -\mu_p x_6 + \mathcal{C}_{61} x_6 x_1 + \mathcal{C}_{63} x_6 x_3 + \mathcal{C}_{65} x_6 x_5 - \mathcal{C}_{58} x_5 x_8, \\
\dot{x}_7 &= \mu x_7 \left(1 - \frac{x_7}{K}\right) - \mathcal{C}_{78} x_7 x_8 - \mathcal{C}_{7,10} x_7 x_{10}, \\
\dot{x}_8 &= -\mu_p x_8 + \mathcal{C}_{81} x_8 x_1 + \mathcal{C}_{83} x_8 x_3 + \mathcal{C}_{85} x_8 x_5 + \mathcal{C}_{87} x_8 x_7, \\
\dot{x}_9 &= \mu x_9 \left(1 - \frac{x_9}{K}\right) - \mathcal{C}_{9,10} x_9 x_{10}, \\
\dot{x}_{10} &= -\mu_p x_{10} + \mathcal{C}_{10,1} x_{10} x_1 + \mathcal{C}_{10,3} x_{10} x_3 + \\
&\quad + \mathcal{C}_{10,5} x_{10} x_5 + \mathcal{C}_{10,7} x_{10} x_7 + \mathcal{C}_{10,9} x_{10} x_9.
\end{aligned}$$

(5.5)

Novamente temos que “ x_1, x_2 ”, “ x_3, x_4 ”, “ x_5, x_6 ”, “ x_7, x_8 ” e “ x_9, x_{10} ” constituem os pares predador-presa.

Assim, as populações de equilíbrio são dadas por,

$$\begin{aligned}
x_1^{eq} &= \frac{\mu_p}{C_{21}}, \\
x_2^{eq} &= \frac{1}{C_{12}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_1^{eq}}{K} \right) - C_{14} x_4^{eq} + \right. \\
&\quad \left. - C_{16} x_6^{eq} - C_{18} x_8^{eq} - C_{1,10} x_{10}^{eq} \right], \\
x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{C_{43}} \left(1 - \frac{C_{41}}{C_{21}} \right), \\
x_4^{eq} &= \frac{1}{C_{34}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_3^{eq}}{K} \right) - C_{36} x_6^{eq} - C_{38} x_8^{eq} + \right. \\
&\quad \left. - C_{3,10} x_{10}^{eq} \right], \\
x_5^{eq} &= \frac{1}{C_{65}} (\mu_p - C_{61} x_1^{eq} - C_{63} x_3^{eq}), \\
x_6^{eq} &= \frac{1}{C_{56}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_5^{eq}}{K} \right) - C_{58} x_8^{eq} - C_{5,10} x_{10}^{eq} \right], \\
x_7^{eq} &= \frac{1}{C_{87}} (\mu_p - C_{81} x_1^{eq} - C_{83} x_3^{eq} - C_{85} x_5^{eq}), \\
x_8^{eq} &= \frac{1}{C_{78}} \left[\mu \left(1 - \frac{x_7^{eq}}{K} \right) - C_{7,10} x_{10}^{eq} \right], \\
x_9^{eq} &= \frac{1}{C_{10,9}} (\mu_p - C_{10,1} x_1^{eq} - C_{10,3} x_3^{eq} + \\
&\quad - C_{10,5} x_5^{eq} - C_{10,7} x_7^{eq}), \\
x_{10}^{eq} &= \frac{\mu}{C_{9,10}} \left(1 - \frac{x_9^{eq}}{K} \right).
\end{aligned} \tag{5.6}$$

Ainda é importante ressaltar que, identicamente à rede de três e quatro pares, as soluções triviais correspondentes à posição nula de qualquer par, ou

quaisquer pares, novamente irá recuperar, os pontos de equilíbrio referente a rede resultante á esta redução de pares.

(a) Acoplamento *Assimétrico Desigual*

Seguindo as análises para a expansão da rede fundamental para o acoplamento *assimétrico desigual* a Fig.5.10(a), exibe a evolução temporal das densidades populacionais estabelecidas como 50% dos valores de equilíbrio. Em particular, esta é a menor rede estudada na qual para condições iniciais com 50% das populações de equilíbrio todas as populações oscilam fortemente, mas sobrevivem. No detalhe a dinâmica do período final de oscilação apresentado no quadro em destaque, no qual podemos visualizar melhor as relações entre os pares principais.

A Fig.5.10(b) apresenta o respectivo diagrama de sobrevivência e extinção de 5 pares predador-presa. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. Neste diagrama temos a presença de 3 situações, além da sobrevivência e extinção total da rede: a sobrevivência apenas do primeiro par, 1.8% (branco); a sobrevivência dos dois primeiros pares 0.7% (vermelho); e a sobrevivência dos três primeiros pares 0.6% (cinza). Como podemos ver no diagrama, não há a sobrevivência de quatro pares para nenhuma circunstância. Além disso, com o aumento da rede, obtivemos o aumento da sobrevivência fragmentada de aproximadamente 1% e de 10% comparado com os casos anteriores de 3 e 4 pares, respectivamente.

(b) Acoplamento *Assimétrico Equivalente*

Diferentemente do acoplamento *desigual*, o acoplamento *equivalente* apresenta para a redução de 50% das densidades de equilíbrio um cenário de extinção fragmentada. A Fig.5.11(a) exibe esta dinâmica de extinção onde temos que as populações oscilam e, exceto o segundo par predador-presa, se extinguem. No detalhe à esquerda, apresentamos a evolução temporal das densidades populacionais

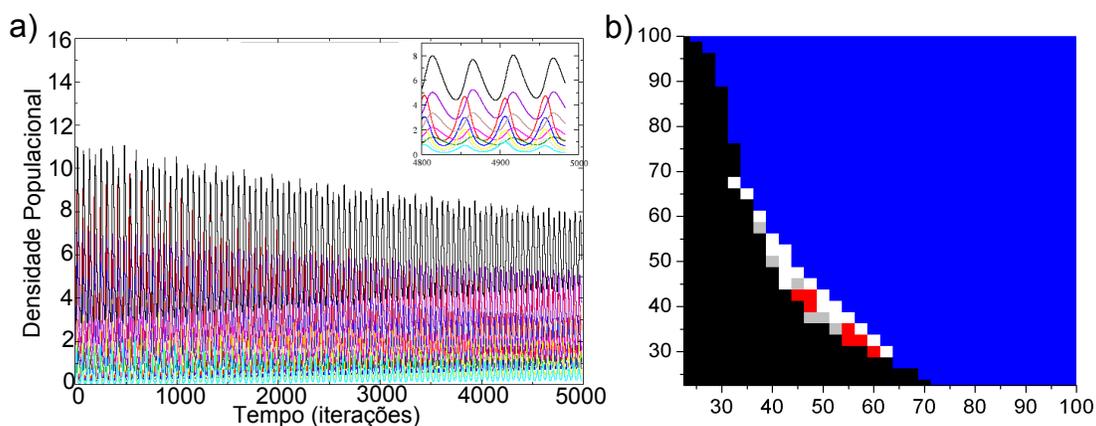


Figura 5.10: (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 4 pares, para o acoplamento assimétrico desigual, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.9. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do terceiro par predador-presa. (b) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 4 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par.

no equilíbrio. No detalhe a dinâmica de extinção do primeiro, terceiro, quarto e quinto pares predador-presa. Nesta situação, novamente podemos visualizar os picos das densidades populacionais dos predadores precedendo a extinção de suas presas primárias em uma cascata de extinções em cadeia.

Na Fig.5.11(b) temos o respectivo diagrama de sobrevivência e extinção. Neste quadro temos, além da sobrevivência e extinção total da rede, 3 situações possíveis: a sobrevivência apenas do primeiro par, 4% (branco); a sobrevivência dos dois primeiros pares 0.6% (vermelho) e a sobrevivência dos três primeiros pares, 1%. Este caso não é diferente dos demais que apresentamos neste capítulo,

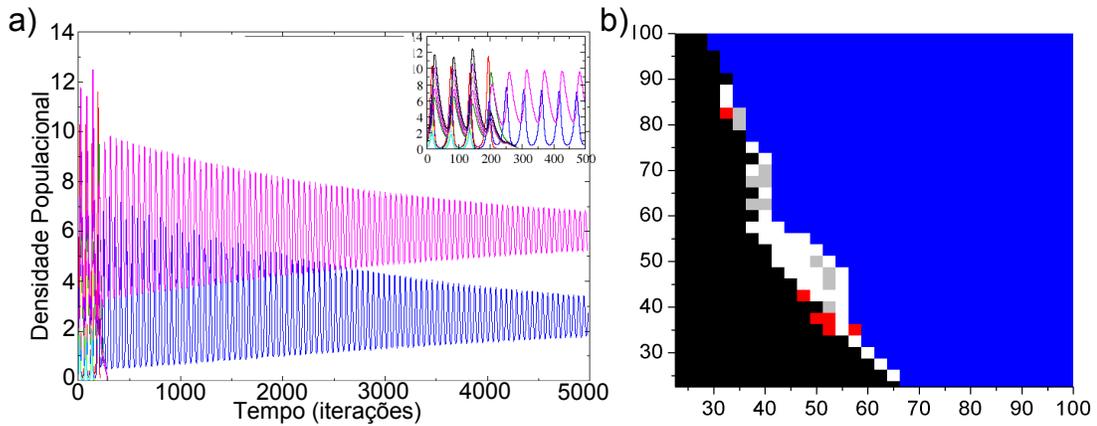


Figura 5.11: (a) Evolução temporal das densidades populacionais de 5 pares, para o acoplamento assimétrico equivalente, a partir de 50% das densidades de equilíbrio - figura principal. As cores são as indicadas na Fig.5.9. No detalhe a dinâmica para o curto espaço de tempo da extinção do segundo e terceiro par predador-presa. (a) Diagrama de sobrevivência e extinção, de 5 pares predador-presa, para o limiar de extinção de 5%. Os eixos representam as populações iniciais em termos das porcentagem dos valores de equilíbrio para os predadores (horizontal) e presas (vertical). Azul e preto representam as regiões onde todas as espécies sobrevivem ou todas morrem, respectivamente. As demais cores representam: cinza, a sobrevivência de 3 pares; vermelho, a sobrevivência de dois pares; e branco, a sobrevivência de um par.

que em geral há um subconjunto muito amplo de condições iniciais que conduz à sobrevivência da rede inteira sobrepondo qualquer tipo de sobrevivência fragmentada. Mesmo assim, há casos de extinções em cadeia, sendo que as condições de sobrevivência do quinto par é restrita: mesmo que este seja o par mais beneficiado, este par apenas sobrevive enquanto a rede apresenta-se completa.

É possível perceber através de todos dos diagramas apresentados, que a rede com dez espécies apresentou, para ambos acoplamentos, as maiores porcentagens de sobrevivência de todas as redes que foram estudadas, o que pode indicar que a diversidade de espécies ocasiona alguma forma de robustez à extinção.

Ao aumentarmos o tamanho da rede observamos que os valores de equilíbrio para cada tipo de acoplamento mantém-se para os pares que já estão anteriormente presentes, como podemos ver nos valores de equilíbrio das equações Eq.5.2, Eq.5.4 e Eq.5.6. Podemos observar que a expressão de equilíbrio da presa do primeiro par é constante (em função dos parâmetros fixos do sistema), de maneira que isso garante um valor fixo e, neste contexto, a “presa introduzida” (através da adição do par predador-presa extra), como também podemos observar nas referentes equações, sempre é a espécie que apresenta maior dependência às novas condições agregadas ao sistema. Desta forma, o novo par sempre posiciona-se nas posições extremas de equilíbrio, ou seja, o predador apresenta a maior densidade populacional, enquanto a sua respectiva presa apresenta sempre a menor.

Através de redes maiores foi possível visualizar a dinâmica de extinções em cadeia, no qual ocorre um pico da densidade populacional do predador mais voraz e sequencialmente há a extinção da presa associada, e do mesmo predador; sucessivamente o par que precedia o par mais beneficiado assume esta posição e assim decorre o fenômeno de extinção em cadeia em todos os quadros de extinção total da rede. Há casos também em que estas extinções param sem extinguir toda a rede e, neste caso, ocorre sempre a sobrevivência dos primeiros pares (os menos beneficiados).

Também é possível perceber que há um padrão da dinâmica de evolução temporal. Para a redução das densidades populacionais, as maiores redes estudadas, cujas interações provocam oscilações intensas, requerem um maior número de iterações para o amortecimento das oscilações.

Além disso, aparentemente os diferentes tipos de acoplamento (*desigual* e *equivalente*), apresentam uma relação com a sobrevivência e a extinção destas redes. Os diagramas mostraram que em todas as redes os valores de sobrevivência para o caso desigual sempre são maiores. Uma possível explicação pode estar no balanço entre as interações, que como são recíprocas entre presas e predadores, sua equivalência (acoplamento *equivalente*) pode resultar em maiores perspectivas de extinção, bem como a desigualdade em sobrevivência. Isso porque considerando o caso em que o prejuízo e o benefício não detenham a mesma intensidade (prejuízo

é 2.5 vezes maior que o benefício) implica em uma redução na disponibilidade de presas e, uma vez que, é a abundância de presas que modula, até certo ponto, as abundâncias de predadores. Logo, o acoplamento *desigual* evita a ocorrência de picos muito acentuados e, por isso, garante maiores taxas de sobrevivência.

Destes resultados, provavelmente o mais importante é a enorme capacidade de recuperação das espécies envolvidas. Como todas apresentam limiares de sobrevivência, conforme ocorre a redução das densidades iniciais, há sempre a sobrevivência fragmentada do sistema, (1, 2 ou 3 pares) e dependendo da quantidade de pares adicionados, antes de haver a extinção total da rede.

A partir daqui, não iremos seguir adicionando pares, mas estenderemos algumas destas análises para uma rede maior, uma *megafauna* pré-histórica que possivelmente existiu e extinguiu-se nas extinções em massa do *Pleistoceno*.

5.5 *Megafauna*

Preguiças gigantes, mamutes, felinos dente-de-sabre, e a maioria dos mamíferos grandes na Terra (que iremos chamar daqui por diante de *megafauna*) morreram em uma onda de extinção que ocorreu em todos os continentes no final do *Pleistoceno*, em torno de 12 mil anos atrás [85], exceto na África [83, 84]. As causas desta extinção em massa podem incluir as caçadas, mudanças de *habitat*, atividade humana e mudança do clima global [18, 85, 86, 91, 92]. Muitos estudos sobre as extinções em massa do *Pleistoceno* indicam o papel das interações ecológicas com fundamentais na modulação dos padrões de extinção, [18, 19, 86, 93]. Neste contexto, muitos trabalhos têm enfatizado a importância da arquitetura de interações entre espécies nas comunidades ecológicas, delineando a compreensão da organização e fragilidade da biodiversidade [87, 94, 95]. Portanto, a estrutura da rede de interações ecológicas pode ajudar a entender aspectos fundamentais das extinções da *megafauna*, inclusive a do *Pleistoceno*.

A fauna sul-americana de mamíferos do final do *Pleistoceno* (*Lujanian*

Land-mammal Age) excede o número de táxons¹ de grande porte para qualquer fauna de mamíferos modernos ou extintos [19, 96]. Mais de dez espécies de mamíferos gigantes (com massa superior à uma tonelada) foram encontradas em um único sítio [89, 90]. Por outro lado, das diversas famílias de mamíferos existentes atualmente, existem apenas 5 mega-herbívoros, todos encontrados em todo o continente Africano [19].

Assim nossa simulação irá inferir interações entre todos os herbívoros e seus predadores cuja massa corporal foram calculadas como acima de 10 *kg* em uma comunidade *paleoecológica* de *Luján*, Argentina [89, 97]. A rede de interações da *megafauna* [98], Fig.5.12, foi deduzida com base em estudos biomecânicos de preferências alimentares de carnívoros [99], anatômicas com evidências taxonômicas [100, 101] e restrições do tamanho corporal [85, 102]. É possível verificar cada espécie apresentada na Fig.5.12 na tabela da Fig.5.13 [98], no qual os 5 predadores e suas respectivas presas estão descritos juntamente com seus coeficientes de acoplamento e sua atual situação de extinto nos dias atuais em vermelho, ou não em verde.

A forma geral das equações que descrevem as interações entre presas e predadores, para vinte e oito espécies, é novamente equivalente à Eq.4.1,

$$\dot{x}_i = \mu x_i (1 - x_i/K) - \sum \mathcal{C}_{ij} x_i y_j, \quad (5.7)$$

$$\dot{y}_j = -\mu_p y_j + \sum \mathcal{C}_{ji} y_j x_i$$

sendo que, por simplicidade, manteremos as mesmas identificações, que utilizamos nas redes anteriores, para os coeficientes referentes às interações intraespecíficas das presas, μ , e predadores, μ_p . No entanto, vamos redefinir os demais parâmetros: o coeficiente do termo logístico, \mathcal{C}_{ij} , $i = j$, ímpares, será redefinido para todas as presas como “ $-g$ ”, e para todos os predadores (\mathcal{C}_{ij} , $i = j$, pares), será nulo. Além disso, vamos atribuir a identificação “ f ” e “ $\bar{f}/2$ ” à todas interações (de predador-presa), sendo que vamos distinguir as interações de benefício (predador-presa) das interações de prejuízo (presa-predador) assu-

¹Agrupamento de organismos aparentados em qualquer nível.

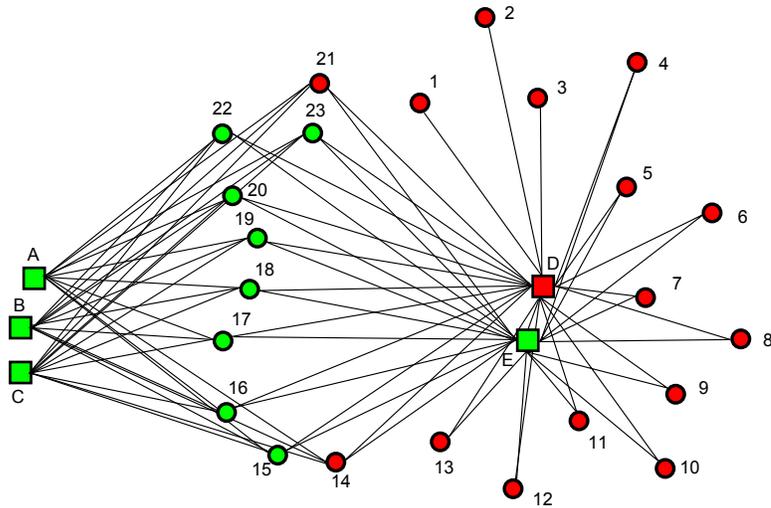


Figura 5.12: A rede de interações da *megafauna* [98]. Interações entre predadores (quadrados) e herbívoros (círculos). Esta rede inclui espécies que estão presentes nos dias de hoje (verde) e espécies extintas (vermelho). As designações de cada elemento da rede pode ser visualizada na tabela da Fig.5.13.

mindu, respectivamente, f e \bar{f} ; e as interações com o predador (D) como $f/2$ e $\bar{f}/2$, conforme as designações das interações apresentadas na tabela da Fig.5.13.

Além disso, as equações presentes em Eq.5.7 indicam que algumas espécies desta rede estão sujeitas à exatamente as mesmas condições, de forma que é possível representar o atual problema de uma forma simplificada, reduzindo a *megafauna* à 7 conjuntos de espécies. Isso não é apenas possível, como também é evidente ao olharmos na tabela da Fig.5.13, na qual podemos identificar equivalências entre os predadores,

- (A) *Puma concolor*;
- (B) *Arctodus tarijense*;
- (C) *Dusicyon avus*;

e entre as presas,

- (1) - (3) as quais interagem apenas com o predador (D);

	A Puma concolor	B Arctodus tarijense	C Dusicyon avus	D Smilodon populato	E Panthera onca
1 <i>Megatherium americanum</i>	0	0	0	1	0
2 <i>Lestodon trigonidens</i>	0	0	0	1	0
3 <i>Stegomastodon platensis</i>	0	0	0	1	0
4 <i>Panochthus tuberculatus</i>	0	0	0	1	1
5 <i>Doedicurus clavicaudatus</i>	0	0	0	1	1
6 <i>Plaxaplous canaliculatus</i>	0	0	0	1	1
7 <i>Glyptodon clavipes</i>	0	0	0	1	1
8 <i>Glyptodon reticulatus</i>	0	0	0	1	1
9 <i>Glossotherium robustum</i>	0	0	0	1	1
10 <i>Scelidotherium leptcephalui</i>	0	0	0	1	1
11 <i>Neothoracophorus depressus</i>	0	0	0	1	1
12 <i>Toxodon platensis</i>	0	0	0	1	1
13 <i>Macrauchenia patachonica</i>	0	0	0	1	1
14 <i>Equus neogeus</i>	0	0	0	1	1
15 <i>Hemiauchenia paradoxa</i>	1	1	1	1	1
16 <i>Eulamops paralellus</i>	1	1	1	1	1
17 <i>Lama guanicoe</i>	1	1	1	0.5	1
18 <i>Lama gracilis</i>	1	1	1	0.5	1
19 <i>Morelenaphus lujanensis</i>	1	1	1	0.5	1
20 <i>Tajassu tajacu</i>	1	1	1	0.5	1
21 <i>Pampatherium typum</i>	1	1	1	0.5	1
22 <i>Eutatus seguini</i>	1	1	1	0.5	1
23 <i>Neochoeerus aesopi</i>	1	1	1	0.5	1

Figura 5.13: A Tabela de interações da *megafauna* [98]. Esta tabela descreve a rede de interações entre espécies apresentada na Fig.5.12, juntamente com seus respectivos coeficientes de interações. As espécies estão representadas conforme sua atual situação de extinta (vermelho) ou não (verde).

- (4) - (13), as quais interagem com os predadores (D) e (E);
- (14) - (16), as quais interagem com todos os predadores: (A), (B), (C), (D) e (E) com o valor do coeficiente de acoplamento igual à 1.0;
- (17) - (23), as quais interagem com os predadores (A), (B), (C) e (E) com o valor do coeficiente de acoplamento igual à 1.0 e 0.5 com o predador (D).

Podemos ver na Fig.5.14 a representação da rede megafauna redefinida. As espécies que apresentam equivalência de interações são representadas por um único símbolo:

- os predadores (A), (B) e (C) (alaranjado);
- as presas (1) - (3) (azul);

- as presas (4) - (13) (vermelho);
- as presas (14)-(16) (bege);
- as presas (17) - (23) (amarelo);

sendo que os predadores (D) e (E) não apresentam similaridade com nenhuma outra espécie (e aparecem representados, respectivamente, pelas cores verde e magenta).

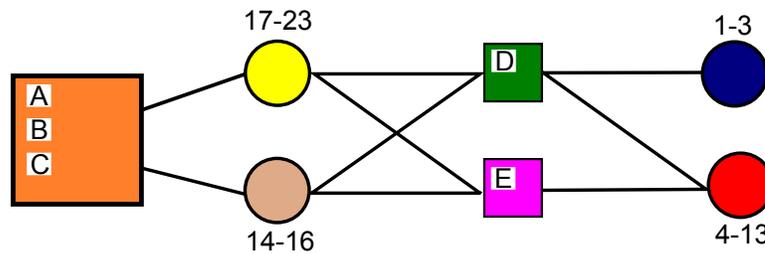


Figura 5.14: A rede megafauna redefinida através das similaridades das interações entre as espécies. Nesta representação temos a simplificação de 28 espécies em 7 classes de carnívoros e herbívoros. As espécies que apresentam equivalência de interações são representadas por um único símbolo: predadores (A), (B) e (C) (alaranjado); as presas (1) - (3) (azul); (4) - (13) (vermelho); (14) - (16) (bege) e (17) - (23) (amarelo). Os predadores (D) e (E) não apresentam similaridade com nenhuma outra espécie - aparecem representados, respectivamente, pelas cores verde e magenta.

5.5.1 Parâmetros de Equilíbrio

Apesar de estarmos tratando de uma rede grande, é possível encontrar parâmetros de acoplamento para os quais a rede de 28 espécies, representadas pelas 7 classes seja estável. Esses parâmetros são: $g = 0.2$, $\mu = 2.0$, $\mu_p = 0.3500$ para os predadores (A), (B) e (C) e $\mu_p = 0.7$ para os demais ((D) e (E)); $f = 0.01$ como o benefício de todos os predadores e $\bar{f} = 0.015$ como prejuízo de todas as presas, exceto para as presas (17) - (23), cujo valor de acoplamento com

o predador (**E**) é $\bar{f} = 0.015$. Assim, obtivemos numericamente as condições de equilíbrio para as presas,

$$x_1 = x_2 = x_3 = 4.968,$$

$$x_4 = \dots = x_{13} = 3.499,$$

$$x_{14} = \dots = x_{16} = 1.739,$$

$$x_{17} = \dots = x_{23} = 4.255,$$

e para os predadores,

$$x_A = x_B = x_C = 7.824,$$

$$x_D = 67.099,$$

$$x_E = 19.576$$

Na Fig.5.15(a) podemos observar a evolução temporal das densidades populacionais no equilíbrio das 7 classes de espécies da *megafauna*. Nos demais gráficos, Fig.5.15(b)-(d), é possível verificar algumas condições sob as quais ocorrem as extinções para parte desta rede.

Em particular, na Fig.5.15(b) é possível verificar que a redução de 25% das populações de equilíbrio faz com que o sistema oscile, mas não apresente nenhuma forma de risco de extinção: as amplitudes das oscilações de todas as classes de espécies não ocorrem abaixo de suas respectivas posições de equilíbrio. Já os gráficos (c) e (d) da Fig.5.15, para 50% e 45% das densidades de equilíbrio, respectivamente, apresentam a extinção das presas (**14**) - (**16**) em ambos os casos, e do predador (**D**) *Similodon Populato* para o caso de 45%. As demais populações oscilam e recuperam seus respectivos valores de equilíbrio.

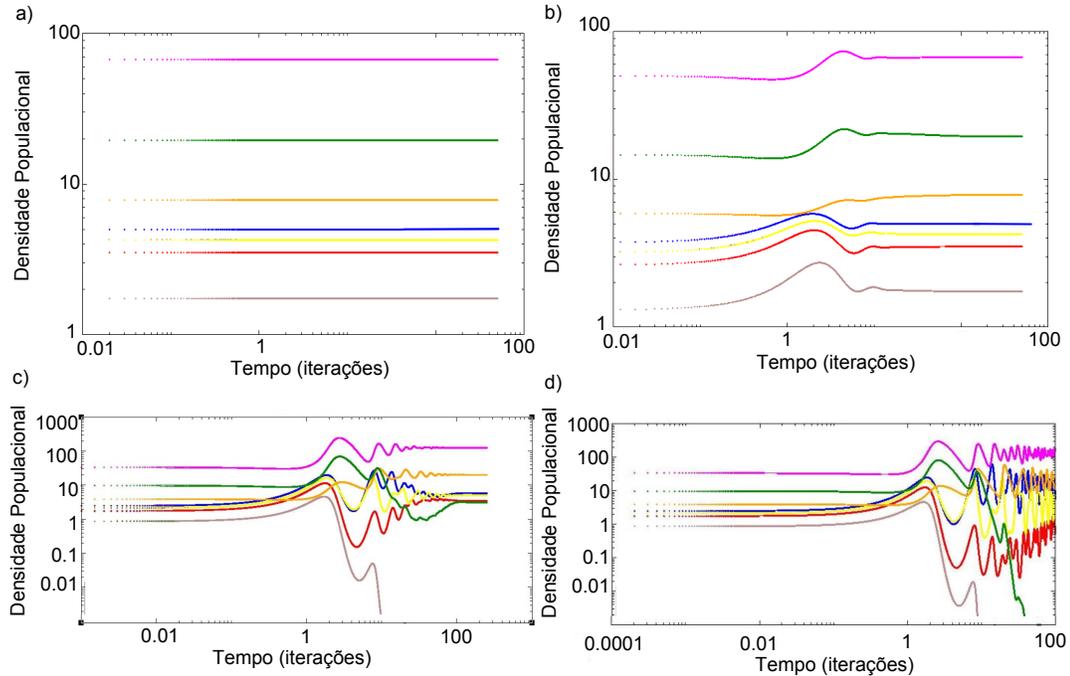


Figura 5.15: Evolução temporal das densidades populacionais para a *megafauna*. As cores são as indicadas na Fig.5.14. (a) 100%; (b) 75%; (c) 50%; (d) 45% das densidades de equilíbrio.

Estes resultados evidenciam que a rede da *megafauna* é uma rede que, dependendo dos parâmetros de acoplamento, é estável mesmo para redução das densidades populacionais de equilíbrio abaixo de 50%.

Mesmo que este sistema apresente condições de equilíbrio não triviais, não foi difícil encontrar uma combinação de valores para todos os parâmetro que permitisse a sobrevivência de todas as espécies. De fato, existe uma certa robustez para pequenas variações desses parâmetros, aproximadamente ± 0.1 para as interações e em torno de 0.5 para as taxas de natalidade e mortalidade. O efeito

de grandes oscilações se repete para a *capacidade de suporte* como apresentamos no capítulo anterior. Esta análise, em princípio mecanicista, nos permite a fazer previsões mais próximas dos cenários de extinção. Vamos fazer as *considerações de extinções* escolhendo um cenário que recrie, pelo menos parte, dos destinos das populações da *megafauna*.

5.5.2 Considerações de Extinções

Tendo em vista a simulação que realizamos, vamos assumir valores que recriem os destinos das populações (4) - (13) e (14) - (16) da *megafauna*. Assim sendo, um conjunto de parâmetros que imprime este resultado será: $g = 0.2$, $\mu = 2.0$, $\mu_p = 0.7$, $f = 1.0$. Como condições iniciais: $x_i(0) = 0.2$ (presas) e $x_j(0) = 2.0$ (predadores). Logo, considerando que este sistema apresenta condições de equilíbrio não triviais, é apenas possível encontrar as densidades de equilíbrio numericamente, através da simulação. Desta forma, obtemos os seguintes valores para as presas,

$$x_1 = x_2 = x_3 = 1.167,$$

$$x_4 = \dots = x_{16} = 0,$$

$$x_{17} = \dots = x_{23} = 1.0.$$

sendo que, nessa simulação, duas categorias de herbívoros contendo 13 espécies, (4) - (13) e (14) - (16), são sumariamente eliminadas. Assim, nossas considerações partem de um cenário onde extinções já aconteceram.

E para os predadores,

$$x_A = x_B = x_C = 0.333,$$

$$x_D = 11.777,$$

$$x_E = 5.11.$$

Podemos verificar na Fig.5.16 a evolução temporal desta rede, sendo que as populações de presas (4) - (13) (vermelho), (14) - (16) (bege) se extinguem para estes parâmetros. Dessa forma, esta simulação obtém, mais de 60% das ocorrências de extinção e persistência observadas.

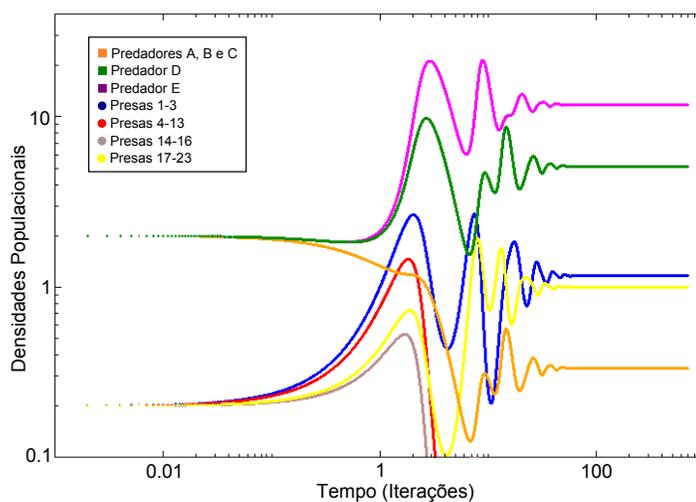


Figura 5.16: Evolução temporal das densidades populacionais para a *megafauna*. Como condições iniciais: $x_i(0) = 0.2$ (presas) e $x_j(0) = 2.0$ (predadores). As cores são as indicadas na Fig. 5.14.

Assim, vamos tratar a *megafauna* a partir destas extinções, ou seja, vamos assumir a extinção das classes de espécie extintas na Fig.5.16. Teremos, então, uma “*megafauna reduzida*”.

Desta forma, alcançamos uma situação na qual é possível calcular as densidades populações de equilíbrio analiticamente. Fazendo isso, estaremos dividindo a análise da rede da *megafauna* em duas, a primeira parte onde começamos com as 28 espécies e ocorreram as extinções de determinadas espécies e, a partir de então, a segunda parte, na qual fazemos a simulação a partir das espécies sobreviventes e verificamos a dinâmica da rede reduzida através de reduções em suas populações de equilíbrio.

Logo, assumimos o cenário resultante da simulação da Fig.5.16, no qual, as classes de presas representadas por (4) - (13) e (14) - (16) foram extintas. Conseqüentemente concebemos uma sub-rede com 15 espécies como podemos ver na Fig.5.17(a), e a sua representação sintética na Fig.5.17(b).

Para o cálculo analítico, vamos assumir que todas essas espécies apresentam pontos de equilíbrio não triviais e, então, podemos escrever a condição de equilíbrio da rede *reduzida* como,

$$Cx = \chi, \quad (5.8)$$

que produz um sistema de 15 equações, o qual, considerando as similaridades de interações das presas e dos predadores, como podemos visualizar na Fig.5.12, ainda é possível reduzi-la à apenas 4 equações. Assim, as equações redefinidas são:

- para os predadores (A), (B) e (C):

$$f(x_4 + x_5 + x_6 + x_7 + x_8 + x_9 + x_{10}) = \mu_p; \quad (5.9)$$

- para o predador (D):

$$f(x_1 + x_2 + x_3) + \frac{f}{2}(x_4 + x_5 + x_6 + x_7 + x_8 + x_9 + x_{10}) = \mu_p \quad (5.10)$$

- para as presas 1, 2 e 3:

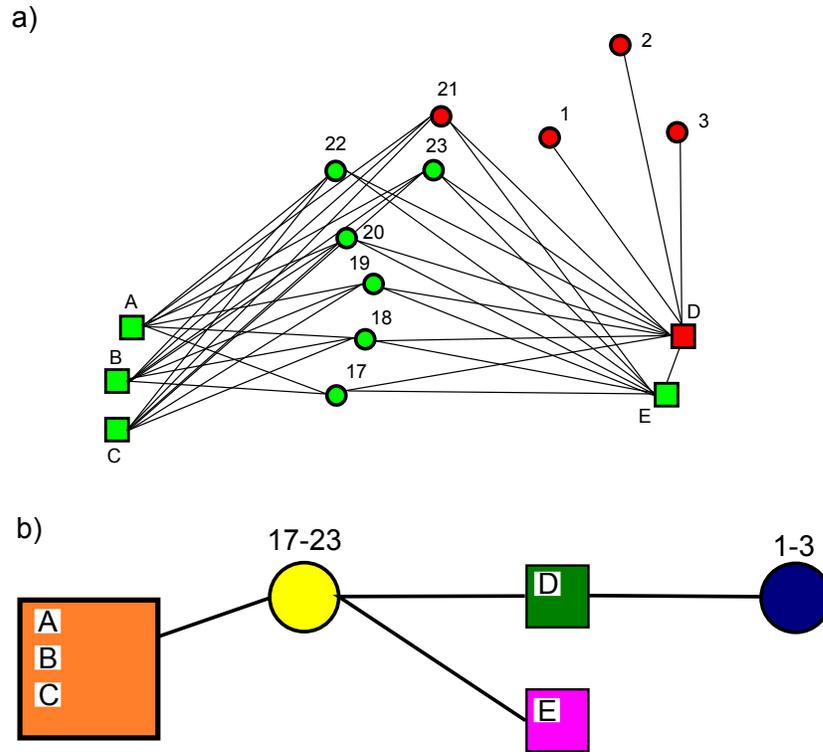


Figura 5.17: A rede megafauna reduzida obtida através das extinções das presas (4) - (13) e (14) - (16). (a) A rede da *megafauna* reduzida com 15 espécies. (b) Representação simplificada de 15 espécies em 5 classes de carnívoros e herbívoros. As espécies que apresentam equivalência de interações são representadas por um único símbolo: predadores (A), (B) e (C) (alaranjado); as presas (1) - (3) (azul) e (17) - (23) (amarelo); sendo que os predadores (D) (verde) e (E) (magenta).

$$-\bar{f}x_D - gx_1 = -\mu,$$

$$-\bar{f}x_D - gx_2 = -\mu,$$

$$-\bar{f}x_D - gx_3 = -\mu,$$

(5.11)

- para as demais presas 4, 5, 6, 7, 8, 9 e 10:

$$\begin{aligned}
\beta &= \frac{\mu_p}{7\bar{f}}, \\
\alpha &= \frac{\mu_p}{6\bar{f}}, \\
x_D &= \frac{1}{\bar{f}}[-g(\frac{\mu_p}{6\bar{f}}) + \mu], \\
\gamma &= \frac{1}{2\bar{f}}[\mu - \frac{5}{42}g\frac{mp}{\bar{f}}].
\end{aligned}
\tag{5.15}$$

Assim, determinamos o valor de $x_A+x_B+x_C+x_E$, não seus valores individuais. A Fig.5.18 apresenta a *megafauna reduzida* no equilíbrio, para $g = 0.2$, $\mu = 2.0$, $\mu_p = 0.7$, $f = 0.10$ e $\bar{f} = 0.15$. Logo obtemos,

$$\begin{aligned}
\beta &= 1.0, \\
\alpha &= 1.667, \\
x_D &= 11.778, \\
\gamma &= 6.11, \\
x_A &= x_B = x_C = 0.572, \\
x_E &= 4.40.
\end{aligned}$$

Para este novo cenário, apresentamos os gráficos da Fig.5.18(a) - (d) dentre os quais mostramos a situação de equilíbrio, Fig.5.18(a), e para os demais realizamos a redução destas populações de (b) 75%, (c) 50% e (d) 45%. Para estas restrições não visualizamos a extinção de nenhuma espécie. Nesta simulação, o predador (**D**) é o que apresenta maior valor de equilíbrio. Em seguida o predador (**E**) apresenta o maior valor e a classe de predadores (**A**), (**B**) e (**C**) são os que

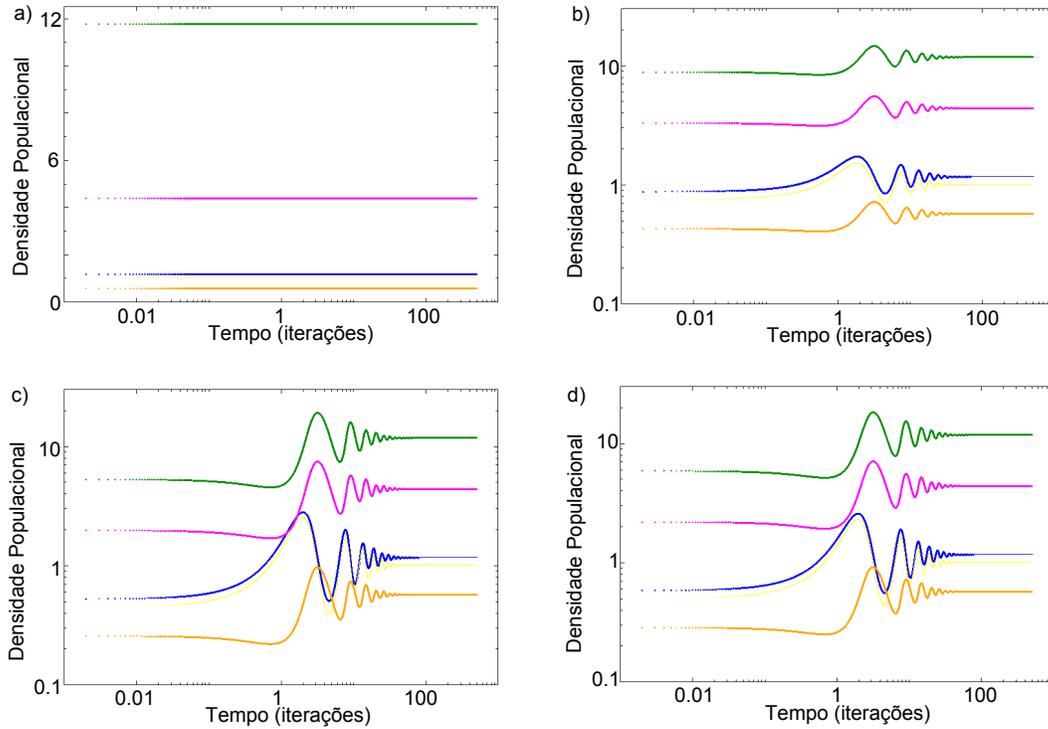


Figura 5.18: Evolução temporal das densidades populacionais para a *megafauna reduzida*. As cores são as indicadas na Fig.5.17(b). (a) 100%; (b) 75%; (c) 50%; (d) 45% das densidades de equilíbrio.

apresentam os menores valores. Neste caso, a classe de presas mais predada (17) - (23) é a que apresenta menor valor, resultado este muito diferente dos que conferimos para o modelo fundamental de quatro espécies e para a extensão do mesmo para mais espécies. Contudo este resultado pode estar relacionado ao tipo de crescimento que atribuímos ao modelo de expansão da rede, no qual havia uma conexão preferencial em relação à rede. Uma análise desta natureza poderia ser realizada através de um estudo qualitativo, no qual poderiam ser levantadas hipóteses da existência de outros tipos de configurações desta rede.

Neste sentido, a simulação de modelos como estes é um resultado de pressupostos explícitos e implícitos. Desta forma, é necessário associar a mode-

lagem quantitativa à qualitativa de maneira complementar, na qual vários outros cenários mais próximos da realidade possam ser revelados. As simulações apresentam uma grande variedade de cenários plausíveis para a extinção em massa que ocorreu no *Pleistoceno* Sul-americano. Assim, dependendo das características qualitativas da rede (como a ecologia e a ecofisiologia da fauna pleistocênica), e da intensidade dos eventos que podem levar à redução das densidades populacionais, como pressão de caça, modificação no *habitat*, alterações climáticas será possível entender melhor o mecanismo que eliminou, em todo o planeta, exceto na África, mamíferos de grande porte.

Em vista disso, a reconstrução do episódio de extinção em massa seria completo através dos diagramas de extinção e sobrevivência semelhantes aos realizados para redes menores. Contudo, os esforços computacionais para tal são grandes e onerosos, considerando que apenas para a *megafauna reduzida* temos cinco categorias de espécies para avaliar, cada uma com variações de suas densidades de equilíbrio, sendo que em cada cenário realizamos variações de 100% até aproximadamente 25% (com passo de 2.5%), ou seja, no total são $15 * 15 * (4 * 8) = 27000$ casos à analisar. Além disso, é importante haver um estudo aprofundado a respeito dos elementos da rede para que haja uma melhor implementação do modelo e interpretação dos resultados.

Capítulo 6

CONCLUSÕES

Através de um modelo simples foi possível descrever os fenômenos de persistência e extinção em redes ecológicas complexas sujeitas a catástrofes.

Consideramos a relação entre a estrutura da rede e a estabilidade de espécies dentro do contexto de eventos catastróficos para redes de interação predador-presa. O ponto de partida da nossa análise foi uma rede com quatro espécies, cujos resultados dizem a respeito às populações de equilíbrio na presença de interações cruzadas entre os dois pares predador-presa primários. Neste caso, para pequenos valores da interação cruzada é a presa menos caçada e o predador de uma única presa que sentem mais fortemente os efeitos do acoplamento cruzado, tendo suas populações reduzidas conforme cresce o valor desse acoplamento. Uma grande população do predador que caça mais presas é observado, uma vez que este dispõe de mais recursos. Todavia, não é evidente que a presa mais predada, acabe por ser mais abundante do que a menos predada. Isto pode ser explicado em termos de efeitos indiretos, uma vez que o rápido aumento na densidade do predador mais voraz reduz a população de sua presa principal o que, por sua vez, reduz a sua própria população. Assim, este efeito pode sugerir que a competição aparente esteja afetando fortemente o destino das espécies que interagem entre si [103]. Outra maneira de entender este efeito é a partir das equações de equilíbrio do processo: a densidade populacional da presa menos predada é uma constante e, desta forma, o predador mais voraz, por depender diretamente desta,

é muito estável, enquanto as densidades de equilíbrio das demais populações estão mais sujeitas aos parâmetros de acoplamentos e sofrem mudanças conforme estes parâmetros variam.

Ainda procuramos explorar o comportamento do sistema sob diferentes intensidades de acoplamento e estudar a dinâmica de sobrevivência e extinção. Estudamos situações em que as espécies têm uma população inicial inferior ao seu equilíbrio, simulando situações de catástrofe em que estas abundâncias são reduzidas devido à ação humana ou mudanças ambientais. Este tipo de condição inicial faz com que a população oscile antes de se reequilibrar e, em algumas vezes, reduz seu valor para apenas uma pequena fração da população inicial, levando em prática à sua extinção, ou à extinção da rede.

Outra questão importante a respeito da rede de quatro espécies, é que nossas análises também apontam para a importância das características específicas das espécies sobre os padrões de extinções, que foi modelado pelo limiar de extinção, que quantifica a capacidade de uma espécie para recuperar sua população de equilíbrio de valores baixos. Isto ficou evidente ao sobrepor os padrões de extinção para cortes de 5% e 20%. O mecanismo dinâmico que provoca as extinções em nosso modelo são as oscilações apresentadas pelas populações, antes de alcançarem novamente o equilíbrio. Desta maneira, quanto maior for a amplitude dessas oscilações menores as populações tornam-se e assim, são mais sensíveis à extinção. O parâmetro que controla as amplitudes das oscilações é a capacidade de suporte K . No limite de grandes valores de K as populações tornam-se instáveis e qualquer perturbação pode desestabilizar o sistema. Este é também um resultado não intuitivo que pode ser entendido da seguinte forma: se os recursos são abundantes, a população de presas pode aumentar para valores grandes, conduzindo a população de predadores a um aumento equivalente. Isto, por outro lado, leva à extinção das presas menos predadas, como discutido acima, e também pode eliminar um dos predadores.

A análise de estabilidade com relação a eventos catastróficos foi surpreendente em dois aspectos. Em primeiro lugar, nossos resultados indicam que o acoplamento entre os pares torna o sistema mais vulnerável à extinção em todos

os casos. Em segundo lugar, o efeito da interação parece ser importante apenas quando os *efeitos Allee* [20] não estão presentes.

A partir deste modelo fundamental, expandimos a rede de interações predador-presa até cinco pares. A ampliação da rede permitiu a visualização da similaridade de fenômenos e apresentou resultados com o mesmo padrão dos observados para o modelo inicial de quatro espécies: as espécies menos predadas são as que apresentaram maiores densidades populacionais. Isso acontece porque os valores de equilíbrio para cada tipo de acoplamento mantêm-se para os pares que já estão anteriormente presentes garantindo uma maior estabilidade desses em relação aos adicionados. Desta forma, foi possível visualizar a dinâmica de extinções em cadeia em uma ordem decrescente de pares com, intuitivamente, maiores chances de sobrevivência. Neste sentido, os resultados também indicam que, quanto maior o tamanho da rede, maior foi a estabilidade do sistema. Além disso, também foi possível verificar que os diferentes tipos de acoplamento (*desigual e equivalente*), apresentam uma relação com a sobrevivência e a extinção destas redes. Em geral, o caso do acoplamento *assimétrico desigual* sempre apresenta fragmentações da rede e para as redes maiores apresenta taxas de sobrevivência maiores.

Naturalmente, os modelos aqui apresentados são simplificados, uma vez que descrevemos a adição da rede de forma que o novo par predador-presa sempre acople da mesma maneira. Desta forma, estamos restringindo a modelagem de importantes características, devido a limitação de uma presa para cada predador, o mesmo acoplamento para todas as interações cruzadas ou mesmo a hierarquia de predação que estabelecemos.

Além disso, a hipótese de que a presença de um elemento mais acoplado implica em sua maior probabilidade de persistência, mesmo para o caso da predação, levantada neste estudo, deixa em aberto o papel das conexões preferenciais na estrutura da predação ecológica.

De todos nossos resultados, provavelmente, um ponto importante que verificamos nos sistemas abordados foi a enorme capacidade de recuperação de cada uma das espécies envolvidas. Além disso, todas apresentam limiares de so-

brevivência, ou seja, em todas as simulações observamos a persistência da rede inteira ou fragmentada, mesmo para taxas de equilíbrio menores do que 50%, como um resultado natural. Um ponto importante para estudos como este diz respeito ao declínio da biodiversidade da Terra, uma vez que estudos revelam que a flora e a fauna mundial estão desaparecendo em taxas maiores do que os eventos de extinção em massa [109, 110]. Neste caso, tanto a teoria quanto a prática tem indicado duas coisas fundamentais: a primeira é que muitos ecossistemas têm manifestado a capacidade de resistir à perdas sem qualquer colapso [111, 112, 113, 114] como nossos resultados descrevem corretamente. E em segundo lugar, a multiplicidade de espécies de presas e predadores resguarda o sistema de mudanças abruptas quando uma destas espécies sofre redução de abundância, ou seja, dentro de um ecossistema, a diversidade apresenta uma relação com a estabilidade do sistema [115] - efeito esse também observado em nossas análises. Desta forma, as extinções tendem a simplificação dos sistemas ecológicos tornando-os mais frágeis. Assim, torna-se de fundamental importância a compreensão da influência da perda ou introdução de espécies na estabilidade de redes ecológicas.

Analisamos também uma provável fauna sul-americana de mamíferos do final do *Pleistoceno* no qual assumimos que um pequeno grupo de predadores, apenas cinco, promoveram, em um cenário onde ocorram extinções em massa (atribuído ao impacto humano e às mudanças ambientais) [104], a redução, pela metade, desta rede. Neste caso, em uma abordagem que realizamos, conseguimos descrever o destino desta rede em mais de 60% da expectativa de extinção e persistência prevista. Além disso, nesta rede, as espécies geralmente apresentam menos de 3 conexões entre si, o que sugere um alto potencial de perda de biodiversidade [105].

A causa da extinção da megafauna do Pleistoceno é um problema extremamente complicado, uma vez que é muito sensível a suposições sobre a análise e interpretação dos dados existentes. Embora grandes progressos tenham sido feitos, o debate sobre a responsabilidade da atuação humana ou não, bem como os padrões e processos ecológicos, como estocasticidade demográfica [106], a curto

prazo estocasticidade ambiental [107], a variação entre as regiões geográficas na disponibilidade de recursos alimentares secundários, a competição por alimento entre as espécies [108] devem ser melhor estudados para permitir uma melhor descrição do problema.

Outro aspecto a ser considerado, é que ao realizarmos análises através de reduções das densidades populacionais de equilíbrio, contornamos uma crítica importante sobre a questão de que a persistência de redes ecológicas delineiam-se através de fluxos de populações (variações nas densidades populacionais: “nascimentos” e “mortes”); sendo que a perspectiva de equilíbrio é distante da realidade [79].

O futuro parece opressor. A escala da redução de populações de espécies é generalizada e muito grande, chegando a atingir cerca de 20 milhões de animais selvagens mortos por ano, apenas em regiões como a África Central [116]. Ao que tudo indica, as principais causas de risco são a perda ou a fragmentação dos *habitats*, sendo que a caça também é um grande contribuidor, uma vez que a abundância das populações é em torno de 30 vezes menor nessas áreas do que em áreas de preservação [117, 118]. Em particular, o Brasil tem uma grande responsabilidade na conservação de espécies. No território brasileiro encontra-se 35% das espécies de mamíferos que estão ameaçados em todo o mundo [116]. Este dado torna-se ainda mais assustador se considerarmos que são os mamíferos responsáveis por mais de 30% da dispersão de plantas da *mata atlântica* [116]. Desta maneira, o desenvolvimento de métodos e técnicas para obtenção de comunidades em redes precisa desenvolver-se de forma a atingir um *status* cujos estudos não sejam restritos à academia, mas que seja tomado como políticas públicas de desenvolvimento e preservação.

Apêndice A

PUBLICAÇÃO

Physica A 389 (2010) 4725–4733



Contents lists available at ScienceDirect

Physica A

journal homepage: www.elsevier.com/locate/physa

The role of predator overlap in the robustness and extinction of a four species predator–prey network

Andreia N.S. Hisi^a, Paulo R. Guimarães Jr.^{b,c}, Marcus A.M. de Aguiar^{a,*}

^a Instituto de Física Gleb Wataghin, Universidade Estadual de Campinas, UNICAMP, 13083-970 Campinas, São Paulo, Brazil

^b Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 05508-900, São Paulo, SP, Brazil

^c Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California at Santa Cruz, CA, 95064, USA

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 March 2010

Received in revised form 3 May 2010

Available online 22 June 2010

Keywords:

Predator–prey models

Networks

Stability

Extinction

ABSTRACT

Predators and preys often form species networks with asymmetric patterns of interaction. We study the dynamics of a four species network consisting of two weakly connected predator–prey pairs. We focus our analysis on the effects of the cross interaction between the predator of the first pair and the prey of the second pair. This is an example where the predator overlap, which is the proportion of predators that a given prey shares with other preys, is not uniform across the network due to asymmetries in patterns of interaction. We explore the behavior of the system under different interaction strengths and study the dynamics of survival and extinction. In particular, we consider situations in which the four species have initial populations lower than their long-term equilibrium, simulating catastrophic situations in which their abundances are reduced due to human action or environmental change. We show that, under these reduced initial conditions, and depending on the strength of the cross interaction, the populations tend to oscillate before re-equilibrating, disturbing the community equilibrium and sometimes reaching values that are only a small fraction of the equilibrium population, potentially leading to their extinction. We predict that, contrary to one's intuition, the most likely scenario is the extinction of the less predated preys.

© 2010 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

All living beings interact not only with individuals of its own species, but also with individuals of several other species, forming complex ecological networks [1]. Food webs, in particular, have been recognized as a central representation of ecological communities [2], displaying highly inhomogeneous interactions that are, nevertheless, not random [3]. In fact, several studies have shown that the topology of these networks, e.g., the way links are distributed between species, depends strongly on the predominant type of interspecies interactions [4]. In this sense, asymmetries, in which interacting species differ in their number or intensity of interactions, are particularly common in nature [5]. Different types of mutualism are known to exhibit a nested distribution of links, in which asymmetric interactions among generalists and specialists are pervasive [6–9]. Asymmetries are also widespread in antagonistic interactions, such as herbivory [10], parasitism [11] and predation [12]. Two important issues in ecology regarding network topology are the understanding of how co-evolutionary processes lead to the observed structures and the relation between robustness and stability of networks and its distribution of links [13–16]. These topics are particularly important to conservation biology and also to understand extinction processes that happened in the past [17,18]. In this work we investigate the role of network topology, especially asymmetries, in the

* Corresponding author.

E-mail address: aguiar@ifi.unicamp.br (M.A.M. de Aguiar).



Fig. 1. The four species network: preys are represented by circles, predators by squares and couplings by lines. Each prey, labeled 1 and 3, is coupled primarily to a single predator, labeled 2 and 4. The left panel shows the uncoupled predator–prey pairs, whereas the panel on the right shows the additional asymmetric coupling between predator 4 and prey 1 (thick dashed line). When the coupling between predator 2 and prey 3 (thin dashed line) is also present we term the interaction symmetric.

stability of small predator–prey networks. We simulate the dynamics of a four species network consisting of two predator–prey pairs connected by an asymmetric interaction where the predator of the first pair also feeds from the prey of the second pair (Fig. 1). We show that for a wide range of parameters the system is stable, in the sense that the populations tend to equilibrate at stationary values if slightly displaced from their equilibrium positions. However, if species are displaced from their equilibrium by considerable amounts, like in a catastrophic event caused by human action or environmental change, the populations may oscillate wildly before re-equilibrating, sometimes reaching such low values that Allee effects would drive the population to extinction [19]. In order to take Allee effects into account we introduce an extinction threshold, which is a cutoff value to the dynamics, so that when a population becomes smaller than a certain percentage of its equilibrium value, it automatically goes extinct. We show that such extinction events depend on the strength and topology of connections. This model is minimal, showing several implicit assumptions (e.g., set of interactions and interaction coefficients, parameters of growth and mortality rates of species). Nevertheless, it shows great flexibility making it possible to explore the role of the cross interactions between two primary predator–prey pairs in the stability of the network, representing a first step to understanding the effects of connections between species in the network.

2. A four species model

Our study is based on the classical Lotka–Volterra predator–prey model [20] extended to larger number of species. The equations describing the interactions between preys x_i and predators y_j are

$$\begin{aligned}\dot{x}_i &= \mu x_i (1 - x_i/K) - \sum_j c_{ij} x_i y_j, \\ \dot{y}_j &= -\mu_p y_j + \sum_i c_{ji} y_j x_i\end{aligned}\quad (1)$$

where μ is the intrinsic growth rate of preys, μ_p is the rate of mortality of predators and K is the local capacity of the preys in isolation. The growth rate of preys is controlled by the logistic term, $(1 - x_i/K)$; and c_{ij} and the coefficients c_{ij} and c_{ji} represent the preys' losses due to predation and the corresponding predators' benefits, respectively. In this model, interspecific competition between different predators arises naturally through the corresponding reduction in the prey population and also through indirect effects, as we will see. In this work we study the simplest case of a four species network, with two identical predator–prey pairs, as illustrated in Fig. 1(a), and coupled as in Fig. 1(b). Although simple, this system can be viewed as a motif [21], a basic unit of species interaction in more complex networks involving larger number of species, allowing the study of predator disturbances in a simplified framework [22]. In the case of four species we can rewrite Eq. (1) using x_1 and x_3 for preys and x_2 and x_4 for predators as

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - c_{12} x_1 x_2 - c_{14} x_1 x_4 \\ \dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + c_{21} x_2 x_1 + c_{23} x_2 x_3 \\ \dot{x}_3 &= \mu x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K}\right) - c_{32} x_3 x_2 - c_{34} x_3 x_4 \\ \dot{x}_4 &= -\mu_p x_4 + c_{41} x_4 x_1 + c_{43} x_4 x_3\end{aligned}\quad (2)$$

where $x_1 - x_2$ and $x_3 - x_4$ form the primary prey–predator pairs.

Because of the large number of parameters involved, in our simulations we have fixed $c_{12} = c_{34} = 0.05$, $c_{21} = c_{42} = 0.02$, $K = 1000$, $\mu = 0.3$, $\mu_p = 0.05$ and studied the system properties as a function of the other four parameters coupling the primary pairs, c_{14} , c_{41} , c_{23} and c_{32} . The role of the fixed parameters on the dynamics, particularly the role of K , will be discussed later. The fixed parameters c_{ij} correspond to the interactions within each primary pair and their values have been chosen so as to have stable equilibria. Small variations in these parameters do not cause qualitative change. The role of the carrying capacity, on the other hand, is crucial and is discussed in the next section.

3. Coupling the primary predator–prey pairs

The main point of this article is to understand the effects of cross interaction between otherwise isolated pairs of preys and predators. In the simple case of two pairs considered here, this cross interaction can occur in only two forms, that we

A.N.S. Hsiet al. / Physica A 389 (2010) 4725–4733

4727

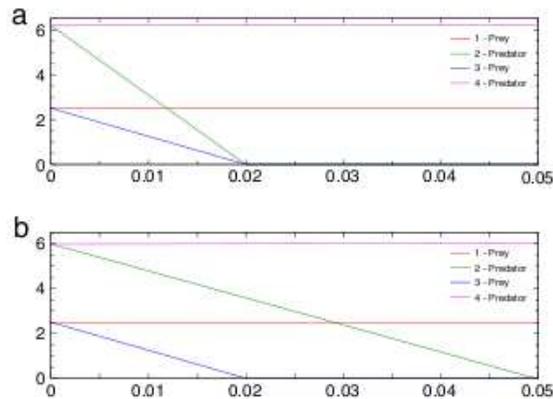


Fig. 2. Equilibrium populations as a function of c_{41} for (a) unequal asymmetric interaction, $c_{14} = 2.5c_{41}$ and; (b) equal asymmetric interaction, $c_{14} = c_{41}$.

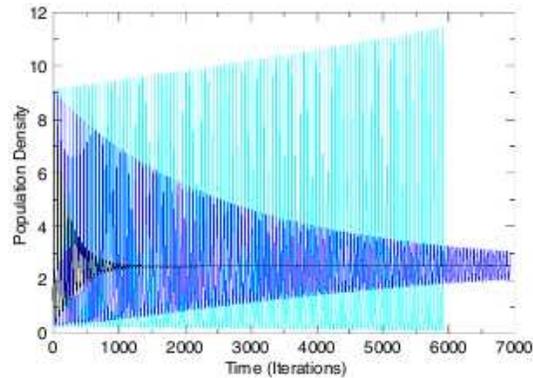


Fig. 3. The role of K in population oscillations. Curves show the population of preys x_1 for the case of non-interacting pairs. For $K = 100$ (black) the oscillations have low amplitude; for $K = 1000$ (blue) the amplitude increases but the population still converges to a stationary equilibrium; for $K = 10,000$ (cyan) the amplitude of the oscillations increases considerably and a limit cycle appears. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

term (a) *asymmetric*—one of the predators feeds from both preys whereas the other feeds only from its primary prey or (b) *symmetric*—both predators consume both preys. These situations are illustrated in Fig. 1 where cross interactions are represented by dashed lines. For each of these situations, the effect of cross predation on the corresponding prey and predator may still have different intensities. Here we consider the following four situations:

- (i) non-interacting pairs, as a reference case, where $c_{14} = c_{41} = c_{23} = c_{32} = 0$,
- (ii) asymmetric, unequal interaction, where $c_{23} = c_{32} = 0$ and $c_{14} > c_{41}$,
- (iii) asymmetric equal coupling, where $c_{23} = c_{32} = 0$ and $c_{14} = c_{41}$,
- (iv) symmetric, equal interaction, where $c_{14} = c_{41} = c_{23} = c_{32} \neq 0$.

For each of these situations we have calculated the equilibrium populations (Fig. 2) and, more importantly, studied the dynamics under the influence of catastrophic events. In particular, we have calculated the time evolution for the situation in which all four species have initial populations below their equilibrium values, simulating a scenario in which abundances were reduced by human impact or environmental change. Under such conditions, the populations tend to oscillate before eventually re-equilibrating again. This happens because the equilibrium solutions are a *stable focus*, meaning that trajectories starting from nearby initial conditions converge to the equilibrium point but do so oscillating. This is similar to a mechanical oscillator subjected to weak damping. In this process the number of individuals in the populations might reach such small values that the population, in all practical situations, is unable to recover and die out, even though it may mathematically recover and oscillate back to their equilibrium values. The mathematical recover from too low values (see Fig. 3) is, in many scenarios, unrealistic and we remove it by adding an extinction threshold, or cutoff value, to the dynamics. We refer to the causes of such low populations extinctions generically as Allee effects. Therefore, if the population becomes smaller than a certain percentage of its equilibrium value, it automatically dies out. The value of this extinction cutoff might depend on the

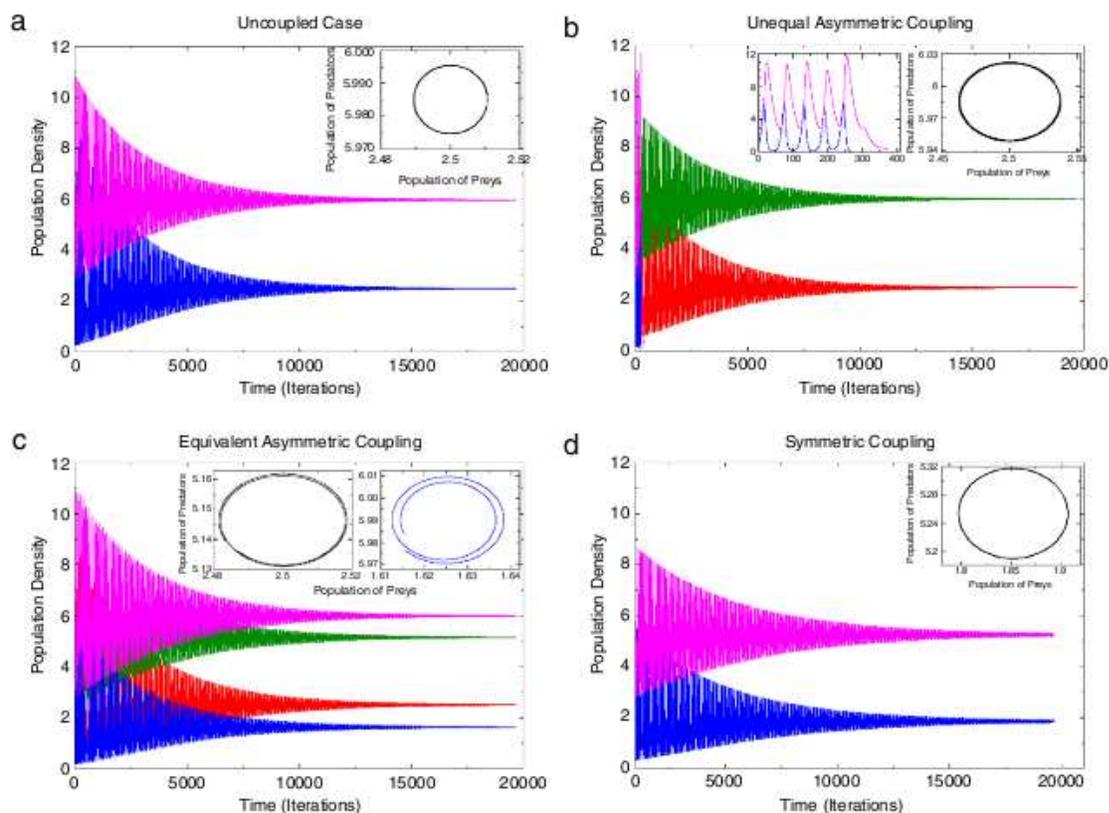


Fig. 4. Time evolution of population densities starting from 50% of equilibrium densities. Colors are as given in Fig. 1. Top left: uncoupled case, inset shows phase space trajectory; top right: unequal asymmetric coupling, insets show short time dynamics and phase space; bottom left: equal asymmetric coupling, insets show phase space for each primary pair; bottom right, symmetric coupling, inset shows phase space.

species and on the environmental conditions. However, in order to simplify the calculations, we used only uniform cutoff values of 5% and 20% of the equilibrium values for all species involved.

Before discussing extinctions caused by oscillations and Allee effects, we turn to the role of the carrying capacity K . The value we use here, $K = 1000$, imply that resources for the preys are abundant by still limited. Fig. 3 shows those larger values of K causes larger amplitudes of oscillations for initial conditions out of equilibrium. For $K = 10,000$ the oscillations not only have very large amplitude but persist as a limit cycle, while for $K = 100$ the oscillations are still present, but have lower amplitude and die out faster. The value $K = 1000$ is intermediate between these two situations.

Within this scenario we have studied the extinction patterns caused by gradual deficits in the initial population densities, varying the initial conditions from 100% to 22%, 5% of their equilibrium values and considering extinction thresholds of 5% and 20%. These scenarios simulate different situations in which the populations decrease due to an external factor, such as human impact (e.g., hunting) or environmental shift leading individuals to die off.

For each of the four types of interactions listed above we show an example of time evolution (Fig. 4) and present the results on extinction in the form of two different diagrams, shown in Figs. 5 and 6. In these diagrams the axes represent the initial population of predators (horizontal) and preys (vertical) in terms of percentage of the corresponding equilibrium values. The outcome of the simulations can be of several types, depending on the type of interaction, on the value of the initial conditions and on the extinction threshold: all species recover their equilibrium values; all species go extinct; only the first predator–prey pair survives; only the second predator–prey pair survives; only the preys survive.

In order to compare the results for the different cutoff values we superimposed the diagrams for 5% and 20% in Fig. 5. The regions of the diagram marked black and blue represent total extinction or survival of the four species, respectively, for both values of the cutoff. The other colors have the following meaning:

- Red – survival of all species for 5% cutoff and total extinction for 20% cutoff.
- Light gray – survival of only the first pair for 5% cutoff and total extinction for 20%.
- White – survival of only the first pair for 20% cutoff and survival of all species for 20%.

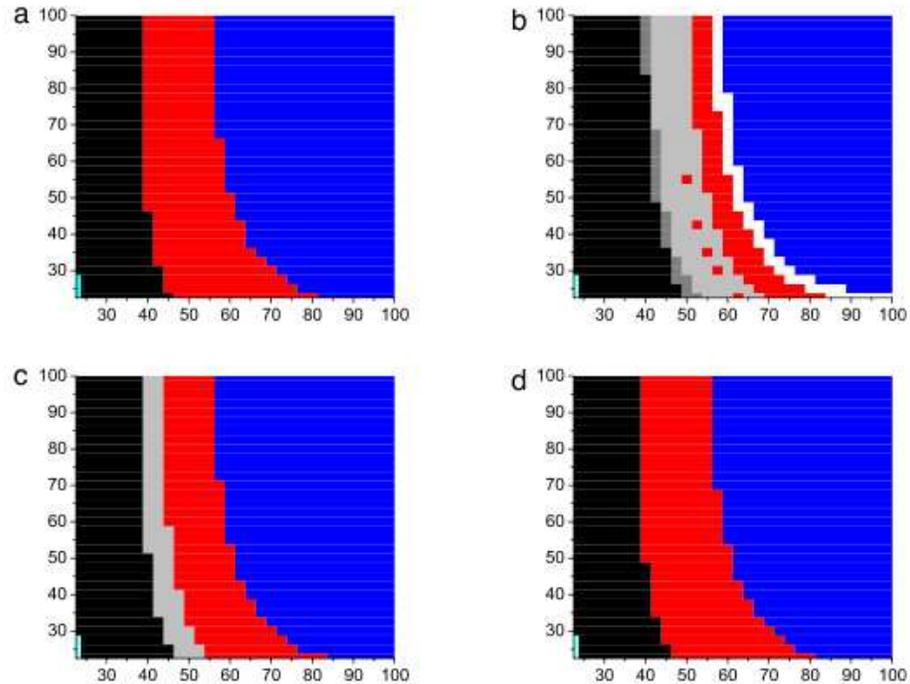


Fig. 5. Extinction diagrams for 5% and 20% extinction thresholds. Axis represents initial populations in terms of percentage of the equilibrium values for predators (horizontal) and preys (vertical). (a) *Non-interacting* system; (b) *unequal asymmetric* interaction; (c) *equal asymmetric* interaction and; (d) *equal symmetric* interaction. Blue and black represent regions where all species survive or all die respectively for both cutoff values. The other colors signify: red, survival of all species for 5% cutoff and total extinction for 20% cutoff; light gray, survival of only the first pair for 5% cutoff and total extinction for 20%; white, survival of only the first pair for 20% cutoff and survival of all species for 20%; dark gray, survival of only the second pair for 5% cutoff and total extinction for 20%; dark gray, survival of only the second pair for 5% cutoff and total extinction for 20%; cyan, survival of only the populations of preys for 20% cutoff and total extinction for 5%. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

Dark gray – survival of only the second pair for 5% cutoff and total extinction for 20%.

Cyan – survival of only the populations of preys for 20% cutoff and total extinction for 5%.

These diagrams allow us to understand the connection between human or environmental impact on survival depending on the ability to recover of the four species involved. We complement these results with Fig. 6, which compares the extinction diagrams for each type of crossed interaction with the reference case for 5% and 20% cutoffs. Like in Fig. 5 the regions marked black and blue represent total extinction or survival of the four species, respectively, for both values of the cutoff. However, the other colors have the following slightly different meaning:

Red – survival of all species for the reference case and total extinction for the corresponding coupled case.

White – survival of only the first pair for the corresponding coupled case and survival of all species for the reference case.

Dark gray – survival of only the second pair for the corresponding coupled case and survival of all species for the reference case.

Cyan – survival of only the populations of preys.

The detailed results for each of the four types of interactions considered are discussed below.

3.1. Non-interacting pairs

Here the predator-prey primary pairs are independent of each other, as in Fig. 1(a), and corresponds to the reference for comparison with the other cases. The dynamic equations for the first pair (the second pair follows identical dynamics) is given by

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - c_{12} x_1 x_2 \\ \dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + c_{21} x_2 x_1 \end{aligned} \quad (3)$$

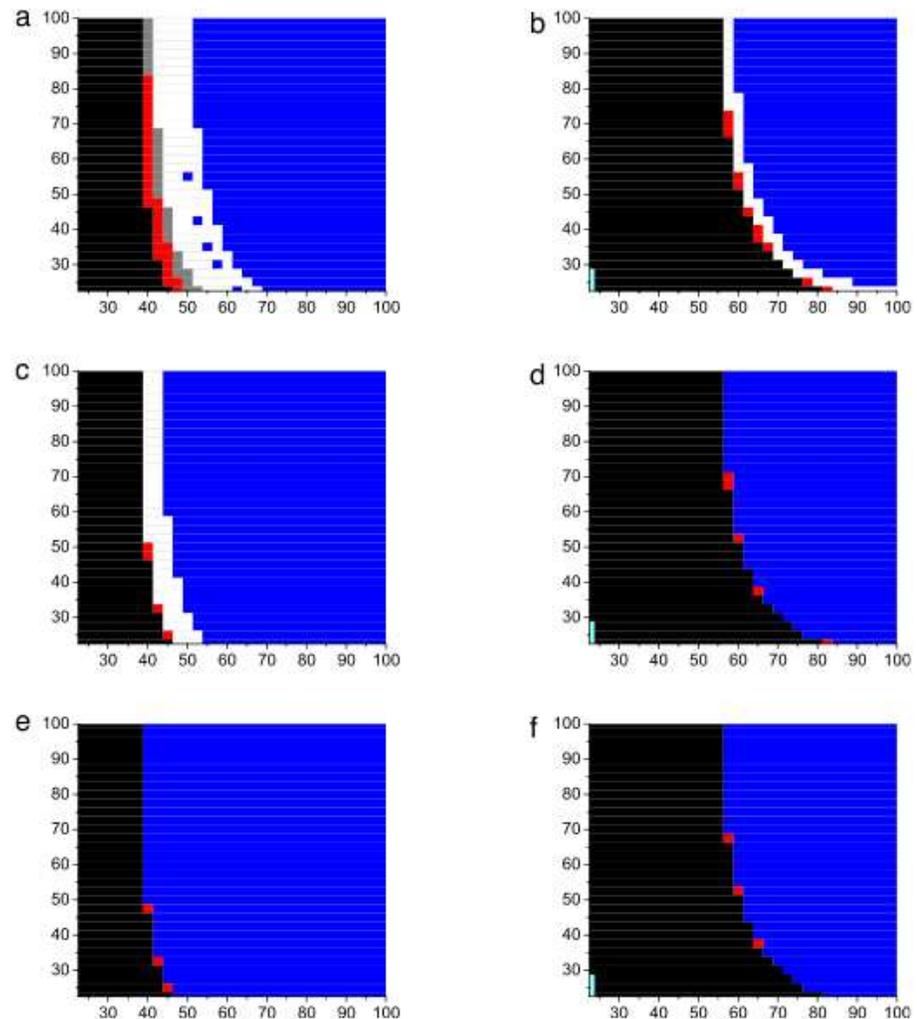


Fig. 6. Extinction diagrams with 5% cutoff (left) and 20% cutoff (right). The results are comparisons between coupled and uncoupled cases: (a) and (b) *unequal asymmetric* coupled case; (c) and (d) *equal asymmetric* coupled case; and (e) and (f) *symmetric* coupled case. Blue and black represent regions where all species survive or all die respectively with and without the coupling. Red indicates survival of all species for the reference case and total extinction for the corresponding coupled case. The other colors represent: white, survival of only the first pair for the interacting case and survival of all species for the reference case; dark gray, survival of only the second pair for the interacting case and survival of all species for the reference case; cyan, survival of only the populations of preys. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

with equilibrium populations

$$x_1^{\text{eq}} = x_3^{\text{eq}} = \frac{\mu_p}{c_{21}}, \quad x_2^{\text{eq}} = x_4^{\text{eq}} = \frac{\mu}{c_{12}} \left(1 - \frac{x_1^{\text{eq}}}{K} \right). \quad (4)$$

Fig. 4 shows the time evolution of the populations for initial conditions set to 50% of the equilibrium values. As expected, the populations oscillate before re-equilibrating. The population of preys, in particular, reaches very low values. The inset shows the evolution in the phase space of preys (x -axis) and predators (y -axis).

Fig. 5(a) shows the extinction diagram for 5% and 20% cutoffs superimposed. As expected, species go extinct more easily for 20% extinction threshold, corresponding to a lower ability to recover, than for 5%. The survival of all species for 5% cutoff and total extinction for 20% cutoff (the red area of the figure) represents approximately 26% of the total area.

3.2. Asymmetric interaction

Asymmetric interaction occurs when the predator of the first pair feeds from the prey of the second pair, as illustrated by the thick dashed line in Fig. 1(b). In this case there is a predator with greater benefit and a prey with greater loss. The equations describing this scenario are

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= \mu x_1 \left(1 - \frac{x_1}{K}\right) - c_{12} x_1 x_2 - c_{14} x_1 x_4 \\ \dot{x}_2 &= -\mu_p x_2 + c_{21} x_2 x_1 \\ \dot{x}_3 &= \mu x_3 \left(1 - \frac{x_3}{K}\right) - c_{34} x_3 x_4 \\ \dot{x}_4 &= -\mu_p x_4 + c_{41} x_4 x_1 + c_{43} x_4 x_3\end{aligned}\quad (5)$$

and the equilibrium populations are given by (see Fig. 2)

$$\begin{aligned}x_1^{eq} &= \frac{\mu_p}{c_{21}} \\ x_2^{eq} &= \frac{\mu}{c_{12}} \left(1 - \frac{x_1^{eq}}{K}\right) - \frac{c_{14}}{c_{12}} x_4^{eq} \\ x_3^{eq} &= \frac{\mu_p}{c_{43}} \left(1 - \frac{c_{41}}{c_{21}}\right) \\ x_4^{eq} &= \frac{\mu}{c_{34}} \left(1 - \frac{x_3^{eq}}{K}\right).\end{aligned}\quad (6)$$

3.2.1. Unequal asymmetric interaction

The unequal asymmetric interaction occurs when the ratio between benefit and loss for the predator–prey primary pair is maintained in the interaction of the cross interacting pair. Therefore, the crossed interaction coefficients are unequal and we have set their ratio to $c_{14} = 2.5c_{41}$ with $c_{14} = 0.0175$ and $c_{41} = 0.007$.

The variation of the equilibrium populations with c_{14} is shown in Fig. 2(a). The equilibrium population of preys of the first pair remains constant and that of predators of the second pair is also nearly independent of the coupling coefficient, as a large environmental carrying capacity keeps the contribution of other populations insignificant. Furthermore, the two other populations decrease linearly until their extinction, so that for large values of c_{41} only the preys from the first pair and the predators from the second pair, i.e., the crossed pair, prevail as a new stable predator–prey pair.

The time evolution of the populations for initial conditions equal to 50% of the equilibrium values, Fig. 4(b), shows the second pair going rapidly to extinction, also shown in the phase space plot on the left inset, while the first pair perpetuates. The right inset represents the phase space for the first pair. Therefore, the first pair is more stable than the second, even if its predator feeds only from the prey which is doubly predated. This is a non-intuitive result that can be explained in terms of indirect cross interactions. Indeed, the rapidly increase in the density of the second predator leads its primary prey to extinction, which in turn leads to its own extinction. This is seen more clearly in the left inset, showing the short time evolution of the second pair.

Fig. 5(b) shows the extinction diagram. Here, four new situations arise as compared to the reference case, depending on the value of the cutoff: survival of the first primary pair only, for 5% (light gray), and for 20% (white); survival of the second pair only, for 5% (dark gray); and survival of preys only, for 20% (cyan). The subset of initial conditions leading to the survival of only the second pair is very small: even though this is the most benefited pair, the subset represents only about 2.5% of the area in the plot. For 20% extinction threshold the death rate totally suppresses the survival of only the second pair.

Fig. 6(a) and (b) show the extinction diagrams for 5% and 20% cutoffs, respectively, superimposed with the non-interacting reference case. These figures show the increase in system complexity caused by the crossed interaction. For 5% cutoff the region of total survival (blue area) decreases from 77% to 58% and there appears a considerable region in which a single pair survives, taking 16% of the initial conditions considered. In Fig. 5(b), on the other hand, the cross interaction has a smaller effect: the intermediate region (neither black nor blue) diminishes from 5% to zero.

3.2.2. Equal asymmetric interaction

In the case of equal asymmetric interaction the ratio between benefit and loss for the crossed predator–prey are equal, i.e., $c_{14} = c_{41} = 0.007$. Fig. 4(c), shows the time evolution of the population densities for this case for initial conditions equal to 50% of the equilibrium values, shown in Fig. 2(b) as a function of c_{41} . Once again we obtain the non-intuitive result that the most generalist predator thrives but it is the least predated prey that has the smallest densities. Although the relative value of the coefficients in this and the previous case of asymmetric interactions are different, the general behavior of equilibrium populations as a function of c_{14} is similar. The basic difference between these two situations is that the first predator survives for longer intensities of the cross interaction for the equivalent case. The corresponding extinction diagram, Fig. 5(c), shows the disappearance of the white and dark gray regions, implying that the first pair never survives alone for 20% cutoff. The effect of the cross interaction on the extinction diagram (Fig. 5(c) and (d), for 5% and 20%, respectively) is the death of second primary pair for 5% cutoff which does not happen for the case for 20%.

3.3. Symmetric interaction

Here the interaction between the pairs has the same coefficients, i.e., $c_{14} = c_{41} = c_{23} = c_{32} = 0.007$. Therefore, the pairs have identical dynamics.

The equilibrium populations are given by

$$\begin{aligned} x_1^{\text{eq}} = x_3^{\text{eq}} &= \frac{\mu_p}{(c_{43} + c_{41})}, \\ x_2^{\text{eq}} = x_4^{\text{eq}} &= \mu \frac{\left(1 - \frac{x_1^{\text{eq}}}{K}\right)}{(c_{12} + c_{14})}. \end{aligned} \quad (7)$$

Fig. 4(d), shows the time evolution of the population densities for one the pairs for initial conditions equal to 50% of the equilibrium values. Although the populations oscillate and recover their equilibrium values similar to the non-interacting case, the time to equilibration is slightly longer here. The inset represents the phase space trajectory.

The extinction diagram in Fig. 5(d) clearly shows that, for 20% extinction threshold, species go extinct more rapidly. The differences between this and the reference case are minor, as can be seen in Fig. 6(e) and (f), for 5% and 20% cutoffs, respectively. Clearly, the effect of cross interaction is smaller, if not insignificant, when the coupling is symmetric.

4. Discussion

Ecological communities form complex networks of interacting species. The number of species involved is usually large and the types of interactions diverse. Studies have shown that the structure of these networks is intimately connected with ecological and evolutionary processes, and understanding their general properties may tell us something about their origin and stability [9,23–25]. In this work we have considered the relation between network structure and stability of species [26] under catastrophic events for a simple predator–prey network with four species. Our first result concerns the equilibrium populations in the presence of crossed interactions between the two primary predator–prey pairs, as displayed in Fig. 2. For small values of the crossed interaction it is the least hunted prey (prey 3, represented by blue lines in the figures) and the single-prey predator (predator 2, green line) that feel the stronger effects, having their population reduced. While a larger population of predator 4 (pink line) is expected, because more food sources are available to it, it is not evident why the more predated prey 1 (red line) turns out to be more abundant than prey 3. As discussed above, this can be explained in terms of indirect effects, since the rapid increase in the density of predator 4 reduces the population of its primary prey, which in turn reduces its own population. This effect may suggest that apparent competition [27] is strongly affecting the fate of interacting species. This effect can also be understood from the equilibrium equations of the asymmetric case, where the density population of the prey 1 is constant and that of predator 4 is very stable, while the equilibrium densities of populations 2 and 3 decrease with the coupling parameter. The analysis of stability with respect to catastrophic events was surprising in two respects. First, our results indicate that the coupling between the pairs makes the system more vulnerable to extinctions in all cases. Second, the effect of the interactions seems to be important only when Allee effects are not. Both these statements can be inferred directly from Fig. 6. The right column shows that the cross interaction is not relevant for stability when Allee effects are important. In this case, where the populations go extinct when reaching 20% of their equilibrium values, the black and blue areas (representing total extinction or total survival with or without the cross interaction) dominate the diagram. For 5% cutoff, however, which models situations where Allee effects are weak and the populations are very resilient, a large part of the diagram corresponds to new outcomes, particularly for asymmetric and unequal interactions, Fig. 6(a). White and gray areas correspond to survival of all species for the uncoupled case but survival of only the first or second pairs respectively for the coupled case. The red correspond to survival of all species for the uncoupled and total extinction for the coupled case. Thus, our results provide an insight on how Allee effects and network topology interacts, leading to distinct dynamics in predator–prey interactions. If these conclusions hold also for more complex networks, the stability of communities may be largely overestimated if interactions between species are neglected.

Our analysis also point to the importance of species-specific characteristics on the patterns of extinctions, as modeled here by the extinction threshold, which quantifies the capacity of a species to recover its equilibrium population from low values. This is evident from Fig. 4, which superimpose the extinction patterns for 5% and 20% cutoffs. The dynamical mechanism that causes extinctions in our model is the oscillations displayed by the populations before equilibration is achieved, as illustrated in Fig. 2. The larger the amplitude of these oscillations the smaller the populations get and the more susceptible to extinction it becomes. The parameter that control the amplitude the oscillations is the carrying capacity K . In the limit of very large K the populations become unstable and any perturbation can disrupt the system. This is also a non-intuitive result that can be understood as follows: if resources are abundant, the population of preys may increase to large values, leading to an equivalent increase in the population of predators. This, on the other hand, leads to the extinction of the less predated prey, as discussed above, and might also eliminate one of the predators.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge support from CAPES (A.N.S.H. and P.R.G.J.), CNPq (M.A.M.A.) and FAPESP (M.A.M.A. and P.R.G.J.).

References

- [1] M. Cody, J. Diamond (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap Press, New York, 1975.
- [2] S.L. Pimm, *Food Webs*, 2nd ed., Chicago University Press, New York, 2002.
- [3] R.V. Solé, J.M. Montoya, Complexity and fragility in ecological networks, *Proceedings of the Royal Society of London* 268 (2001) 2039–2045.
- [4] H.M. Wilbum, J.E. Fauth, Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey, *The American Naturalist* 135 (2) (1990) 176.
- [5] D.P. Vazquez, M.A. Aizen, Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions, *Ecology* 85 (2004) 1251–1257.
- [6] J. Bascompte, P. Jordano, C.J. Melián, J.M. Olesen, The nested assembly of plant-animal mutualistic networks, *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100 (2003) 9383–9387.
- [7] P.R. Guimarães, V. Rico-Gray, S.F. dos Reis, J.N. Thompson, Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks, *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273 (2006) 2041–2047. doi:10.1098/rspb.2006.3548.
- [8] P.R. Guimarães, C. Sazima, S.F. dos Reis, I. Sazima, The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters* 3 (2007) 51–54.
- [9] P.R. Guimarães, G. Machado, M.A.M. de Aguiar, P. Jordano, J. Bascompte, A. Pinheiro, S.F. dos Reis, Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks, *Journal of Theoretical Biology* 249 (2007) 181–189.
- [10] E. Thebault, C. Fontaine, Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos* 117 (2008) 555–563.
- [11] D.P. Vazquez, R. Poulin, B.R. Krasnov, G.I. Shenbrot, Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks, *Journal of Animal Ecology* 74 (2005) 946–955.
- [12] A.R.E. Sinclair, S. Mduma, J.S. Brashares, Patterns of predation in a diverse predator-prey system, *Nature* 425 (2003) 288–290.
- [13] S. Sinha, Complexity vs. stability in small-world networks, *Physica A* 346 (2005) 147–153.
- [14] R. Ferrière, U. Dieckmann, D. Couvet (Eds.), *Evolutionary Conservation Biology*, Cambridge Press, New York, 2004.
- [15] J.M. Montoya, S.L. Pim, R.V. Solé, Ecological networks and their fragility, *Nature* 442 (2006) 259–264.
- [16] A. Perna, S. Valverde, J. Gautrais, C. Jost, R. Solé, P. Kuntz, G. Theraulaz, Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests, *Physica A* 387 (2008) 6235–6244.
- [17] J. Alroy, A multispecies overkill simulation of the end-pleistocene megafaunal mass extinction, *Science* 292 (2001) 1893–1896.
- [18] N. Owen-Smith, Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores, *Paleobiology* 13 (1987) 331–362.
- [19] T. van Kooten, A.M. de Roos, L. Persson, Bistability and an Allee effect as emergent consequences of stage-specific predation, *Journal of Theoretical Biology* 203 (2005) 67–74.
- [20] J.D. Murray, *Mathematical Biology I: An Introduction*, Springer, New York, 2002.
- [21] R. Milo, S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii, U. Alon, Network motifs: simple building blocks of complex networks, *Science* 298 (2002) 824–827.
- [22] A. Sih, G. Englund, D. Wooster, Emergent impacts of multiple predator on prey, *Trends in Ecology & Evolution* 13 (1998) 350–355.
- [23] C.-Y. Huang, C.-T. Sun, C.-Y. Cheng, J.-L. Hsieh, Bridge and brick motifs in complex networks, *Physica A* 377 (2007) 340–350.
- [24] K.S. McCann, The diversity-stability debate, *Nature* 405 (2000) 228–233.
- [25] B. Drossel, P.G. Higgs, A.J. McKane, The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure, *Journal of Theoretical Biology* 208 (2001) 91–107.
- [26] R. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, New Jersey, 2001.
- [27] M.B. Bonsall, M.P. Hassell, Apparent competition structures ecological assemblages, *Nature* 338 (1997) 371–373.

Bibliografia

- [1] M. Cody, J. Diamond (Ed.), *Ecology and Evolution of Communities*, Belknap Press, New York, 1975.
- [2] S. L. Pimm, *Food Webs*, 2nd ed, Chicago University Press, New York, 2002.
- [3] R. V. Solé & J. M. Montoya, Complexity and fragility in ecological networks, *Proc. R. Soc. Lond.* **268** (2001) 2039-2045.
- [4] H. M. Wilburn & J. E. Fauth, Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey, *The American Naturalist* **135** (1990) No. 2: pp. 176.
- [5] G. D. Kokkoris, A. Y. Troumbis & J. H. Lawton, Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities, *Ecology Letters* **2** (1999) 70-74.
- [6] D. P. Vazquez & M. A. Aizen, Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* **85** (2004) 1251-1257.
- [7] J. Bascompte, P. Jordano, C. J. Melian & J. M. Olesen, The nested assembly of plant animal mutualistic networks, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100** (2003) 9383-9387.
- [8] P. R. Guimarães, V. Rico-Gray, S. F. dos Reis & J. N. Thompson, Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks, *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences* **273** (2006) 2041-2047.

- [9] P. R. Guimarães, C. Sazima, S. F. dos Reis & I. Sazima, The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees?, *Biology Letters* **3** (2007) 51-54.
- [10] P. R. Guimarães, G. Machado, M. A. M. de Aguiar, P. Jordano, J. Bascompte, A. Pinheiro & S. F. dos Reis, Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks, *Journal of Theoretical Biology* **249** (2007) 181-189.
- [11] E. Thebault & C. Fontaine, Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks?, *Oikos* **117** (2008) 555-563.
- [12] D. P. Vazquez, R. Poulin, B. R. Krasnov & G. I. Shenbrot, Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks, *Journal of Animal Ecology* **74** (2005) 946-955.
- [13] A. R. E. Sinclair, S. Mduma & J. S. Brashares, Patterns of predation in a diverse predator-prey system, *Nature* **425** (2003) 288-290.
- [14] S. Sinha, Complexity vs. stability in small-world networks, *Physica A* **346** (2005) 147-153.
- [15] R. Ferrière, U. Dieckmann & D. Couvet (Ed.), *Evolutionary Conservation Biology*, Cambridge Press, New York, 2004.
- [16] J. M. Montoya, S. L. Pim & R. V. Solé, Ecological networks and their fragility, *Nature* **442** (2006) 259-264.
- [17] A. Perna, S. Valverde, J. Gautrais, C. Jost, R. Solé, P. Kuntz & G. Theraulaz, Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests, *Physica A* **387** (2008) 6235-6244.
- [18] J. Alroy, A Multispecies Overkill Simulation of the End-Pleistocene Megafaunal Mass Extinction, *Science* **292** (2001) 1893-1896.

- [19] N. Owen-Smith, Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores, *Paleobiology* **13** (1987) 331-362.
- [20] W. C. Allee, Integration of Problems Concerning Protozoan Populations with those of General Biology, *The American Naturalist*, **75** No. 760 (1941) 473.
- [21] T. van Kooten, A. M. de Roos & L. Persson, Bistability and an Allee effect as emergent consequences of stage-specific predation, *J. Theor. Biol.* **203** (2005) 67-74.
- [22] L. Berec, E. Angulo & F. Courchamp, Multiple Allee effects and population management, *TRENDS in Ecology and Evolution*, **22** No.4 (2007) 185.
- [23] M. Newman, A.-L. Barabási & D. J. Watts, *The Structure and Dynamics of Networks*, Princeton University Press, NJ, 2006.
- [24] A. Barrat, M. Barthlémy & A. Vespignani, *Dynamical Processes on Complex Networks*, Cambridge Press, New York, 2008.
- [25] M. Buchanan, *Nexus: Small Worlds and the Groundbreaking Theory of Networks*, W. W. Norton & Company, London (2002).
- [26] B. Courcellea, J. A. Makowskyb & U. Roticsc, On the fixed parameter complexity of graph enumeration problems definable in monadic second-order logic, *Discrete Applied Mathematics* **108** (2001) 23-52.
- [27] F. Kuhn, R. Wattenhofer, Y. Zhang & A. Zollinger, Geometric Ad-Hoc Routing: Of Theory and Practice, Proceedings of the twenty-second annual symposium on Principles of distributed computing, 63-72, July 13-16, 2003, Boston, Massachusetts.
- [28] K. Appel & W. Haken, A proof of the four color theorem, *Discrete Math.*, **16** (1976) 179.

- [29] K. Appel & W. Haken, Every planar map is four colorable. Part I. Discharging. Illinois J. Math., **21** (1977) 429-490.
- [30] K. Appel, W. Haken & J. Koch, Every planar map is four colorable. Part II: Reducibility Illinois J. Math., **21** (1977) 491-567.
- [31] A. Robles-Kelly, E.R. Hancock, A graph-spectral method for surface height recovery from needle-maps, Computer Vision and Pattern Recognition **1** (2001) 141 - 148.
- [32] D. Avis & G. T. Toussaint, An Optimal Algorithm for Determining the Visibility of a Polygon from an Edge, IEEE Transactions on Computers **C-30** (1981) 910 - 914.
- [33] P. Erdős & A. Rényi, On The Evolution of Random Graphs, Publ. Math. (Debrecen) **6** (1959) 290.
- [34] P. Erdős & A. Rényi, Bull. Inst. Int. Stat., **38** 1961 (1961) 343.
- [35] P. Erdős & A. Rényi, Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci. **5** (1960) 17.
- [36] P. Farh, The Twitter Explosion, American Journalist Review (2009) 1-6.
- [37] A. Lenhart, K. Purcell, A. Smith & K. Zickuhr, Social Media & Mobile Internet Use Among Teens and Young Adults, Podcast Downloading. Pew Internet & American Life Project, 2010, adquirido de <http://pewinternet.org/Reports/2010/SocialMediaandYoungAdults.aspx>
- [38] A. M. Kaplan & M. Haenlein, Users of the world, unite! The challenges and opportunities of Social Media, Business Horizons **53** (2010) 59-68.
- [39] K. Pahlavan & A. H. Levesque, *Wireless information networks*, J. Wiley & Sons, INC., New York, 2005.
- [40] H. Rentingô, T. K. Marsden & J. Banks, Understanding alternative food networks: exploring the role of short food supply chains in rural development, Environment and Planning A **35** (2003) 393-411.

- [41] A. Vespignani, Predicting the Behavior of Techno-Social Systems, *Science* **325** (2009) No. 5939, pp. 425 - 428.
- [42] S. Milgram, The Small World Problems, *Psychology Today* **1** (1967) 61-67.
- [43] D. J. S. Price, Networks of scientific papers, *Science*, **149** (1965) 510-515.
- [44] I. de S. Pool & M. Kochen, Contacts and Influence, *Social Networks* **1** (1978) 1-48.
- [45] D. J. Watts & S. Strogatz, Collective dynamics of *small-world* networks, *Nature* **393** (1998) 440-442.
- [46] P. W. Holland & S. Leinhardt, Transitivity in structural models of small groups, *Comparative Group Studies* **2** (1998) 107-124.
- [47] R. Albert & A.-L. Barabási, Statistical Mechanics of Complex Networks, *Reviews of Modern Physics*, **74** (2002) 47-97.
- [48] B. Bollobás, *Random Graphs*, Academic Press, London 1985.
- [49] A. Barabási, Scale-Free Networks: A Decade and Beyond, *Science* **325** (2009) 412.
- [50] D. Fell & A. Wagner, The small world of metabolism, *Nature Biotechnology* **18** (2000) 1121.
- [51] A. K. Naimzada (Editor), S. Stefani (Editor), A. Torriero (Editor), *Networks, Topology and Dynamics: Theory and Applications to Economics and Social Systems*, Springer, Berlin (2009).
- [52] M. Faloutsos, P. Faloutsos & C. Faloutsos, On power-law relationships of the internet topology, *Computer Communications Review* **29** (1999) 251-262.
- [53] L. Adamic & B. Huberman, The nature of markets on the World Wide Web, Xerox PARC Technical Report, (1999).

- [54] A. Broder, R. Kumar, F. Maghoul, P. Raghavan, S. Rajagopalan, R. Stata, A. Tomkins & J. Wiener, Graph structure in the web, *Comput. Netw.* **33** (2000) 309.
- [55] R. Albert, H. Jeong & A.-L. Barabási. Diameter of the World Wide Web, *Nature* **401** (1999) 130-131.
- [56] B. Kahng & D. Kim, Universal behavior of load distribution in scale-free networks, *Phys Rev Lett.* **87** (2001) 278701.
- [57] G. Bianconi & A.-L. Barabási, Competition and multiscaling in evolving networks, *Europhys. Lett.* **54** (2001) 436.
- [58] S. N. Dorogovtsev & J. F. F. Mendes, Evolution of networks with aging of sites, *Phys. Rev. E* **62** (2000) 1842-1845.
- [59] M. Newman, The physics of networks, *Physics Today* **61** (2008) 33.
- [60] A. - L. Barabási & R. Albert, Emergence of Scaling in Random Networks, *Science* **286** (1999) 509-512.
- [61] R. K. Merton, The Matthew Effect in Science, *Science* **159** (1968) 56-63.
- [62] A. - L. Barabási & E. Bonabeau, Scale-Free Networks, *Sci. Am.* **288** (2003) 50-59.
- [63] Barabasi, A.-L. (2003). *Linked - How Everything Is Connected to Everything Else and What It Means For Business, Science, and Everyday Life*, Plume Book, New York, 2003.
- [64] V. Colizza, A. Barrat, M. Barthelemy., A.-J. Valleron & A. Vespignani, Modeling the Worldwide Spread of Pandemic Influenza: Baseline Case and Containment Interventions, *PLoS Med* **4**(1) (2007) e13.
- [65] J. M. Epstein, D. M. Goedecke, F. Yu, R. J. Morris, D. K. Wagener & G. V. Bobashev, Controlling Pandemic Flu: The Value of International Air Travel Restrictions, *PLoS ONE* **2**(5) (2007) e401.

- [66] C. Song, Z. Qu & N. Blumm, A.-L. Barabási, Limits of Predictability in Human Mobility, *Science* **327** (2010) 1018.
- [67] J. Bascompte e P. Jordano, Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity, *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **38** (2007) 567.
- [68] A. J. Nicholson, The Balance of Animal Population, *Journal of Animal Ecology* **2** (1933) 9-65.
- [69] D. L. Lack, *The Natural Regulation of Animal Numbers*, Oxford Press, Oxford (1954).
- [70] R. H. Tamarin, *Population Regulation*, Dowden, Hutchinson, and Ross, Inc., Stroudsburg, PA (1978).
- [71] H. G. Andrewartha, L. C. Birch, *The Distribution and Abundance of Animal*, University of Chicago Press, Chicago (1954).
- [72] S. E. Kingsland, *Modeling nature: episodes in the history of population ecology*. Chicago: University of Chicago Press (1995).
- [73] N. A. Gershenfeld, *The Nature of Mathematical Modeling*. Cambridge, UK: Cambridge University Press (2006).
- [74] J. D. Murray, *Mathematical Biology I: An Introduction*, Springer, New York, 2002.
- [75] H. Caswell, *Matrix Population Models - Construction Analysis, and Interpretation*, Sinauer, Sunderland, 2001.
- [76] C.-Y. Huang, C.-T. Sun, C.-Y. Cheng & J.-L. Hsieh, Bridge and brick motifs in complex networks, *Physica A* **377** (2007) 340-350.
- [77] K. S. McCann, The diversity-stability debate, *Nature* **405** (2000) 228-233.

- [78] B. Drossel, P.G. Higgs & A.J. McKane, The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure, *J. Theor. Biol.* **208** (2001) 91-107.
- [79] R. May, *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, New Jersey, 2001.
- [80] M. Kot, *Elements of Mathematical Ecology*, Cambridge Press, New York, 2001.
- [81] R. Milo, S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii & U. Alon, Network motifs: Simple building blocks of complex networks, *Science* **298** (2002) 824-827.
- [82] A. Sih, G. Englund & D. Wooster, Emergent impacts of multiple predator on prey, *Trends Ecol Evol* **13** (1998) 350-355.
- [83] P. S. Martin e R. G. Klein, *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, University of Arizona Press (1984).
- [84] A. D. Barnosky et al., Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents, *Science* **306** (2004) 70.
- [85] G. Haynes (editor), *American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*, A. Cione, E. P. Tonni & L. H. Soibelzon, *Did Humans Cause the Pleistocene-Early Holocene Mammalian in South America in Context of Shrinking Open Areas?* (125-139), Springer, New York, 2009.
- [86] A. J. Stuart, P. A. Kosintsev, T. F. G. Higham & A. M. Lister, Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth, *Nature*, **431** (2004) 684.
- [87] E. L. Rezende, J. E. Lavabre, P. R. Guimarães, P. Jordano & J. Bascompte, Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks, *Nature*, **448** (2007) 925.

- [88] J. A. Estes, M. T. Tinker, T. M. Williams, & D. F. Doak, Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems, *Science* **282** (1998) 473.
- [89] R. A. Fariña, Trophic relationships among Lujanian mammals, *Evolutionary Theory* **11** (2), (1996) 125.
- [90] R. A. Fariña, S. F. Vizcaíno & M. S. Bargo, Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna, *Mastozoología Neotropical* **5** (2) (1998) 87.
- [91] G. H. Miller, M. L. Fogel, J. W. Magee, M. I. K. Gagan, S. J. Clarke & B. J. Johnson &, Ecosystem Collapse in Pleistocene Australia and a Human Role in Megafaunal Extinction, *Science* **309** 287 (2005).
- [92] R. D. Guthrie, New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions, *Nature* **441** (7090), 207 (2006).
- [93] M. A. Forster, Self-organised instability and megafaunal extinctions in Australia. *Oikos* **103**, 235 (2003).
- [94] J. Bascompte, P. Jordano & J. M. Olesen, Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance, *Science* **312** 431 (2006).
- [95] T. M. Knight, M. W. McCoy, J. M. Chase, K. A. McCoy & R. D. Holt, Trophic cascades across ecosystems, *Nature* **437** (7060), 880 (2005).
- [96] L. G. Marshall, A. Berta, R. Hoffstetter, R. Pascual, O. A. Reig, M. Bombim & A. Mones, Mammals & stratigraphy: Geochronology of the Continental mammal-bearing Quaternary of South America, *Palaeovertebrata, mémoire extraordinaire* (1984) 1-76.
- [97] F. J. Prevosti & S. F. Vizcaíno, Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina, *Acta Palaeontologica Polonica* **51** (3) (2006) 407.

- [98] P. R. Guimarães, *Comunicação Pessoal*.
- [99] B. Van Valkenburgh, Iterative evolution of hipercarnivory in canids (Mammalia:Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators, *Paleobiology* **17** (4) (1991) 340.
- [100] W. D. Berman, *Doctoral Thesis*, Universidad Nacional de La Plata, Provincia de Buenos Aires, Argentina (1994).
- [101] L. H. Soibelzon, E. P. Tonni & M. Bond, The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae), of South American Earth Sciences **20** (1-2) (2005) 105.
- [102] W. Anyonge, Body mass in large extant and extinct carnivores, *Journal of Zoology (London)* **231** (1993) 339.
- [103] M. B. Bonsall & M. P. Hassell, Apparent competition structures ecological assemblages, *Nature* **338** (1997) 371-373.
- [104] P. S. Martin, The first Americans may have swept the Western Hemisphere and decimated its fauna within 1000 years, *Science* **179** (1973) 969-974.
- [105] R. J. Williams, Two degrees of separation in complex food webs, *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **99** (20) (2002) 12913.
- [106] B. W. Brook & D. M. J. S. Bowman, Explaining the Pleistocene megafaunal extinctions: Models, chronologies, and assumptions, *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America* **99** (20) (2002) 12913.
- [107] J. Field & R. Fullager, Archaeology and Australian Megafauna, *Science* **294** (2001) 7.
- [108] F. Keesing, Impacts of ungulates on the demography and diversity of small mammals in central Kenya. *Oecologia* **116** (1998) 381-389.

- [109] A. Ricciardi & J. B. Rasmussen, Extinction rates of North American freshwater fauna, *Conserv. Biol.* **13** (2000) 1220-1222.
- [110] W. V. Reid, Strategies for conserving biodiversity. *Environment* **39** (1997) 16-43.
- [111] J. A. Dunne, R. J. Williams & N. D. Martinez, Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance, *Ecology Letters* **5** (2002) 558-567
- [112] M. A. Huston, L. W. Aarssen, M. P. Austin, B. S. Cade, J. D. Fridley, E. Garnier, J. P. Grime, J. Hodgson, W. K. Lauenroth, K. Thompson, J. H. Vandermeer & D. A. Wardle, No Consistent Effect of Plant Diversity on Productivity, *Science* **289** (2000) 1255.
- [113] K. L. Cottingham, B. L. Brown & J. T. Lennon, Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems, *Ecology Letters* **4** (2001) 72-85.
- [114] Y. Bai, X. Han, J. Wu & Z. Chen, L. Li, Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland, *Nature* **431** (2004) 181-184.
- [115] R. MacArthur, Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability, *Ecology* **36** (1955) 533-536.
- [116] F. de Castro, *Caça que afeta a flora*, Boletim Eletrônico Pesquisa, *Especiais* **27/12/2010**.
<http://www.agencia.fapesp.br/materia/13237/caca-que-afeta-a-flora.htm>
- [117] B. D. Patterson, On the Continuing Need for Scientific Collecting of Mammals, *Mastozoologia Neotropical* **9** (2002) 253-262.
- [118] W. F. Laurance, B. M. Croes, L. Tchignoumba, S. A. Lahm, A. Alonso, M. E. Lee, P. Campbell & C. Ondzeano, Impacts of Roads and Hunting on Central African Rainforest Mammals, *Conservation Biology* **20** (2006) 1251-1261.