



# Aplicando um modelo de competição em uma comunidade de líquens

Nathália Helena Azevedo

**RESUMO:** Existem diferentes fatores que influenciam a composição e a estrutura das comunidades. A competição é um deles e a possibilidade de exclusão competitiva pode alterar os valores de abundâncias relativas. O objetivo deste trabalho foi aplicar um modelo matemático simples de competição para uma comunidade de líquens de costão. Minha hipótese, expressa pelo modelo, é a de que as abundâncias relativas das espécies resultam da chance de um indivíduo eliminar o outro quando entram em contato. O modelo ajudou a compreender como as interações competitivas e as abundâncias iniciais podem influenciar nas abundâncias futuras, mas mostrou ser dependente das condições iniciais, prevendo as abundâncias observadas apenas se iniciado com elas. O modelo também prevê que perturbações podem levar à monodominância, o que não ocorre na comunidade de líquens. Um modelo mais refinado do sistema deve incorporar parâmetros como o tamanho dos indivíduos e suas distribuições ao longo do gradiente do costão.

**PALAVRAS-CHAVE:** coexistência, competição interespecífica, dinâmica de populações, matriz de transição, modelos markovianos

## INTRODUÇÃO

Uma comunidade é definida como um grupo de populações de espécies que ocorrem juntas em um mesmo local em um dado intervalo de tempo (Begon *et al.*, 2006). Interações competitivas podem alterar as características da comunidade, pois por definição são interações em que duas espécies podem limitar o tamanho populacional uma da outra (Gotelli, 2007). Espécies competidoras podem excluir umas às outras de um habitat (Begon *et al.*, 2006) havendo portanto a possibilidade de mudanças nas abundâncias relativas das espécies devido à competição. Por outro lado, a coexistência entre competidores é possível quando um deles apresenta características e estratégias diferentes dos seus potenciais competidores na disputa por espaço ou recursos.

As alterações nas abundâncias dependem então das formas como a competição pode ocorrer e em ambientes com muitas espécies esta dinâmica é mais complexa. Modelos matemáticos podem auxiliar a projetar regras simples de competição para prever tais alterações, dado que são uma maneira de avaliar sistematicamente o comportamento dessas dinâmicas. Uma das formas de fazer isso é utilizar um modelo Markoviano, com o uso de uma matriz de transição. Nesta classe de modelo o estado futuro de uma variável é determinado por seu estado presente e é independente do caminho pelo qual se chegou ao estado presente (Gotelli,

2007). Nestes modelos uma matriz de transição é usada para expressar as probabilidades de um estado mudar para outro. Ao aplicar as regras de transição repetidas vezes obtemos o número de elementos em cada estado em um intervalo de tempo adiante. Confrontando as previsões destes modelos com valores estimados em campo, é possível avaliar se um modelo pode fornecer uma explicação do que é observado na natureza.

Para isso, é preciso obter boas estimativas dos parâmetros do modelo. Para construção de um modelo de competição, obter um parâmetro que possa ser usado na construção de uma matriz de transição e represente quem vence uma competição não é uma tarefa fácil. Neste contexto, líquens são bons candidatos de estudo pois competem por interferência o que é parcialmente observável. A interferência é a liberação de ácidos denominados liquênicos que podem inibir o crescimento de outros líquens (Lüttge, 1997). Com isso há a rara oportunidade de obter as probabilidades de supressão competitiva ao analisarmos pares que tocam suas bordas. Essas probabilidades são as necessárias para a construção da matriz de transição usada para fazer projeções da dinâmica dessa comunidade, com modelos markoviano.

O objetivo deste trabalho foi aplicar um modelo matemático simples de competição para a comunidade de líquens de costão. Minha hipótese expressa pelo

modelo é a de que as abundâncias relativas das espécies resultam das probabilidades de um indivíduo eliminar o outro quando entram em contato. Sob as premissas de que os contatos ocorrem na proporção das abundâncias das espécies e de que as probabilidades de eliminação par a par são constantes, a previsão é que as abundâncias relativas observadas em campo são resultado da competição por interferência entre os competidores, expressas nestas probabilidades.

## MATERIAL & MÉTODOS

### Estimativas de abundância e probabilidade de vencer

Os dados foram coletados em um costão rochoso entre a Praia da Barra do Una e a Praia do Camburê, localizadas na Reserva de Desenvolvimento Sustentável de Barra do Una, no município de Peruíbe, estado de São Paulo. Percorri o costão em busca de indícios de competição entre líquens. Assim, montei parcelas de 20 x 20 cm ao redor de pares de líquens que possuíam contato entre suas bordas, para posteriormente estimar as probabilidades que cada competidor tem de vencer. Cada uma das parcelas foi fotografada (tendo uma escala em volta) e as fotos foram analisadas com o auxílio do programa Adobe Photoshop CS6. Em cada foto contei todas as manchas (área contínua ocupada por um morfotipo) de líquens com diâmetro superior a 2 cm. O número de manchas foi usado como medida de abundância dos morfotipos. Assim, para obtê-lo, dividi o número de manchas de cada morfotipo pelo total de manchas amostradas.

Também registrei o número de vezes que dois morfotipos tocavam suas bordas e, pelas sobreposições entre elas, foi possível inferir quem estava ganhando e quem estava perdendo na disputa por espaço com um vizinho. Para tanto, considerei que indivíduos que apresentaram a borda em contato com o vizinho em formato convexo eram os vencedores e os que apresentaram formato côncavo, os perdedores. Líquens que possuíam mais de um contato em sua borda não foram considerados para a medida de interferência, apenas para a medida de abundância. Com isso estimei as probabilidades que cada competidor tem de vencer dividindo o número de vezes que um morfotipo venceu o outro pelo número total de encontros entre os dois morfotipos.

### Ajuste do modelo

Para a construção do modelo utilizei um método simples para descrever alterações em comunidades, e que também serve para populações: o modelo matricial de Markov. Esse modelo utiliza uma matriz de transição e um vetor de abundâncias das espécies e considera que o estado futuro de uma variável é determinado por seu estado presente e é independente do caminho pelo qual se chegou ao estado presente.

Construí um vetor de estados que continha as abundâncias relativas de cada morfotipo de líquem amostrado e multipliquei uma matriz de transição por este vetor. A matriz de transição possui  $n$  linhas e  $n$  colunas, sendo  $n$  o número de morfotipos amostrado em campo. Os elementos da matriz correspondem às probabilidades do indivíduo de um morfotipo da coluna ser substituído por um indivíduo da linha. Esta probabilidade é obtida multiplicando-se a abundância relativa do morfotipo da linha (o competidor) e a probabilidade do competidor da linha vencer. Com esse procedimento consideramos que é preciso que os morfotipos se encontrem, e quanto maior a sua abundância maior as chances de encontrar outros indivíduos, e só então há a chance de interferência.

A cada multiplicação, da matriz de transição pelo vetor de abundância calculei uma nova matriz de transição multiplicando as probabilidades de vitória pelas abundâncias relativas projetadas. Esta nova matriz era multiplicada pelo vetor de abundâncias, obtendo-se assim novos valores de abundância. Calcular uma nova matriz a cada etapa se deve ao fato de as abundâncias relativas no tempo futuro poderem ser modificadas por novos valores de abundância. Repeti o procedimento por 200 passos arbitrários de tempo para projetar os valores no meu modelo. Cada intervalo foi dividido em pequenos intervalos de 100 para aproximação de um tempo contínuo. Estas operações foram feitas por uma função (no apêndice) criada no programa R v2.15.2.

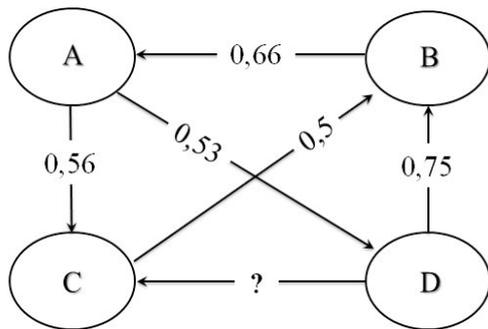
## RESULTADOS

Foram encontrados quatro morfotipos de líquens dois dos quais respondendo por cerca de 80% do total de manchas (Tabela 1). Apenas C e D não foram encontrados em contato um com o outro, havendo portanto seis combinações de interações

observadas (Figura 1). As probabilidades de exclusão obtidas para A, B e D formam um ciclo. Não houve nenhum morfotipo que exclui outras duas mais do que é excluída.

**Tabela 1.** Abundâncias relativas (número de manchas de um morfotipo/número total de manchas) de quatro morfotipos de líquens encontradas sobre um costão da praia da Barra do Una, em 135 parcelas de 40cm<sup>2</sup>.

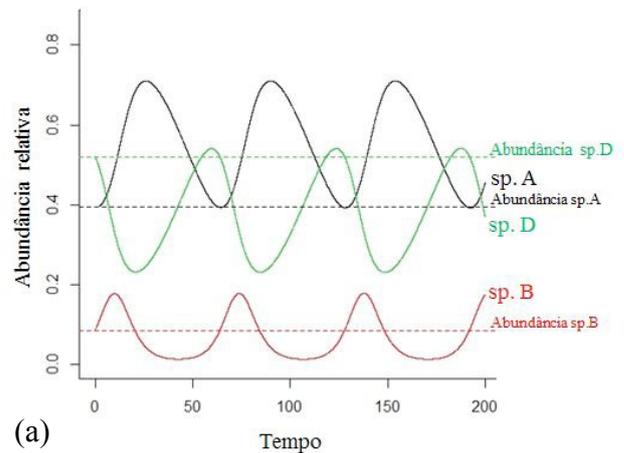
Espécie	A	B	C	D
Abundância	0,3604	0,0787	0,0857	0,4750



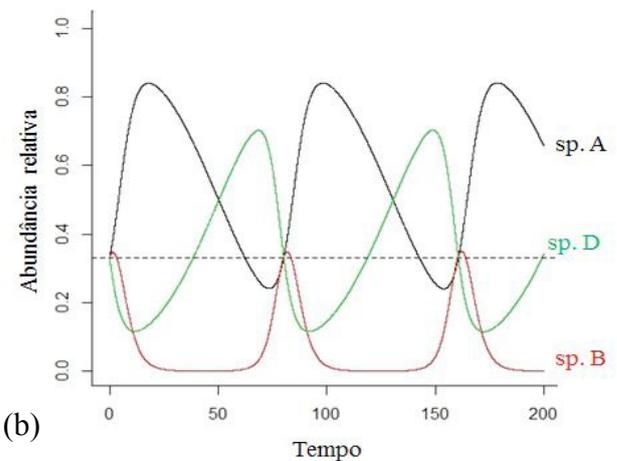
**Figura 1.** Grafo de interações par a par estimadas em campo. Cada círculo representa um morfotipo de líquem e os números correspondem às suas proporções de derrota em um embate com o indivíduo da espécie apontada. Por exemplo, “B 0,66 A” indica que B venceu A em 2/3 dos encontros e portanto A venceu B nas 1/3 restantes. O sinal de interrogação indica que não foram observados encontros entre os dois morfotipos .

Os valores de abundância e de proporção de vitória foram usados para criar uma matriz de transição para um tempo inicial (tempo zero na Figura 2a). A ausência de interação entre C e D exigiu a criação de um cenário sem a presença de C, gerando um vetor de estado inicial com abundâncias relativas diferente das informadas na Tabela 1. O vetor de estado inicial utilizado para a simulação foi:  $s(t) = [A \ B \ C \ D] = [0,3942 \ 0,086124 \ 0 \ 0,519617]$ .

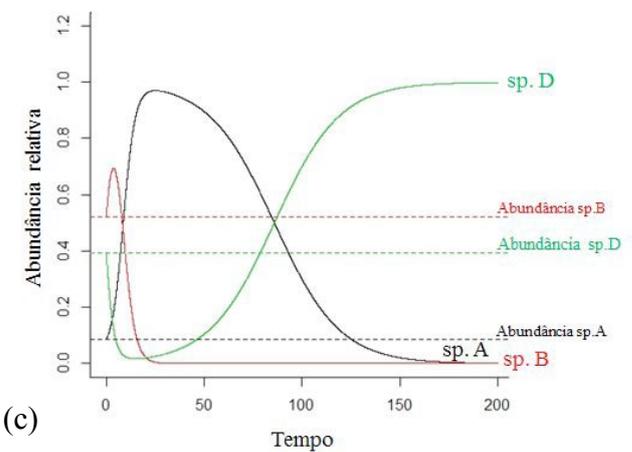
As abundâncias previstas pelo modelo formaram ciclos ao longo do tempo (Figura 2). Isso indica que em um sistema com esta dinâmica, considerando os coeficientes de competição e as abundâncias relativas, o equilíbrio mantém todas as espécies e é cíclico. Os valores das abundâncias iniciais foram abrangidos pelas oscilações, indicando que o modelo pode reproduzir um padrão observado, o que poderia corroborar a hipótese que ele expressa. Entretanto, partindo de outros valores de abundâncias iniciais (Figuras 2b,c), há extinção e monodominância, indicando que o modelo prevê as abundâncias observadas apenas se elas são o estado inicial.



(a)



(b)



(c)

**Figura 2.** Resultados das simulações da dinâmica de três populações de líquens (a) considerando como valores iniciais as abundâncias relativas observadas em campo sendo o vetor de estado inicial  $s(t) = [0,3942 \ 0,086124 \ 0,519617]$ ; (b) considerando o cenário fictício em que as três populações possuem a mesma abundância inicial, com  $s(t) = [1/3 \ 1/3 \ 1/3]$  e (c) considerando a situação fictícia em que as três populações possuem abundâncias iniciais diferentes das observadas em campo, com  $s(t) = [0,086124 \ 0,519617 \ 0,3942]$ . As retas paralelas ao eixo x indicam os valores de abundâncias relativas iniciais de cada espécie.

## DISCUSSÃO

Com os parâmetros estimados em campo, o modelo prevê a coexistência com ciclos alternados das abundâncias relativas das espécies da comunidade de líquens ao longo do tempo. Entretanto, ao partir de outros valores de abundâncias relativas, há a possibilidade de monodominância, como previsto para a espécie D na última simulação (Figura 2c), e de extinções, como previsto para as espécies A e B. Mesmo quando isso não ocorre, há situações em que os ciclos que oscilam perto do zero (Figura 2a, espécie B). Nestes casos, pequenas perturbações ou estocasticidade demográfica podem levar espécies à extinção (Figura 2b).

As oscilações dos valores previstos evidenciam como o modelo expressa como a competição opera sobre as abundâncias do modelo. O modelo prevê que quando a espécie A está perto de atingir abundância igual à do tempo zero (linha tracejada paralela ao eixo x), a espécie D tem um aumento na sua abundância, e quando a espécie A atinge altos valores de abundância, a espécie D tem um decréscimo. A espécie B oscila muito perto de zero e possui uma abundância baixa, indicando que há a chance de ser extinta do sistema por estocasticidade demográfica ou caso haja uma perturbação. Nesse caso há a chance de as outras espécies serem também extintas, uma vez que o modelo prevê a coexistência quando há um número ímpar de espécies e a extinção de uma levaria à monodominância de uma das duas restantes (Figura 2c). A ocorrência de monodominância, entretanto, não ocorre no costão, indicando que essa previsão do modelo não é boa.

O modelo tem como premissas o fato de que a abundância relativa num tempo futuro depende dos encontros no tempo presente e que os encontros entre os indivíduos ocorrem ao acaso. Dessa forma, espécies com altos valores de abundância relativa têm maiores chances de encontrar outros indivíduos. Entretanto, o tamanho dos indivíduos pode também ter consequências nas probabilidades de encontro com outros indivíduos. Um aumento na área ocupada por um indivíduo e o consequente aumento do seu perímetro de borda aumentariam suas chances de entrar em contato com outros indivíduos. O morfotipo D, por exemplo, possui indivíduos com menor que a espécie A (observações de campo não testadas). Uma área pequena pode tanto ser uma restrição morfo-fisiológica da espécie como pode também ser uma estratégia para fugir de embates. Para a espécie D pode ser mais

interessante ocupar os espaços vazios e mensurar a proporção de vitórias para esses indivíduos pode ser irrelevante. Ao desconsiderar o tamanho dos indivíduos há então a perda de informação de uma possível estratégia de ocupação de espaço.

A distribuição das espécies ao longo do costão também pode fornecer informações sobre a coexistência dessas populações neste ambiente. É possível que os morfotipos C e D realmente nunca se encontrem devido às diferenças nos seus nichos. A espécie C pode habitar apenas uma faixa do costão onde a espécie D não ocorre. Entretanto a espécie C interage com as espécies A e B e ao desconsiderar a espécie C do sistema perdemos as informações dessas interações, que poderiam gerar outros padrões. Independente dos parâmetros, o modelo só prevê a coexistência de números ímpares de espécies e a ocorrência em campo de mais uma espécie no sistema, como a espécie C, indica que o modelo pode não ser totalmente adequado para explicar a coexistência de espécies de líquens no costão. A permanência de uma quarta espécie pode ser também compreendida se houver diferenças entre os nichos. Uma variante do modelo usado prevê a coexistência de várias espécies desde que o resultado da competição dependa de vários fatores limitantes (Allessina & Levine, 2011).

Ainda que possua limitações, o modelo ajudou a compreender como as interações competitivas e as abundâncias iniciais podem influenciar nas abundâncias futuras. Dependendo das condições iniciais e considerando que o modelo é dependente delas, a perturbação do equilíbrio pode mudar a dinâmica para um estado de monodominância. Para os ciclos que oscilam perto do zero, pequenas perturbações ou estocasticidade demográfica podem levar espécies à extinção. Novas observações podem gerar um modelo mais refinado do sistema ao incorporar parâmetros como o tamanho dos indivíduos, que pode ser uma informação sobre a estratégia de ocupação do espaço, ou suas distribuições ao longo do gradiente, que pode fornecer as informações adicionais sobre o nicho das espécies.

## AGRADECIMENTOS

Ao Paulo Inácio pela paciência e disposição para me ajudar com as análises e compreensão da linguagem em volta do modelo, à Sara pela ajuda objetiva com o R, ao Pizza pelas ajudas com a função e aos grandes amigos que fiz durante o curso (Jú, Gallo, Rosa, Cata, Ká, Chico, Dan, Pizza, Jacaré) pelo apoio emocional, carinho e por tornarem esse mês inesquecível!

## REFERÊNCIAS

- Allesina, S. & J.M. Levine. 2011. A competitive network theory of species diversity. *PNAS*, 108:5638-5642.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Gotelli, N.J. 2007. *Ecologia*. Editora Planta, Londrina.
- Levin, S.A. 2009. *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Lüttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Berlin.

## APÊNDICE – Função em R usada para projetar as abundâncias

```
## Parametros
## start: vetor de abundancias relativas iniciais das especies na ordem A, B, C
## steps: n de intervalos de tempo para simular
## fator: cada intervalo de tempo é dividido em fator pequenos intervalos, para aproximar tempo con-
tinuo. fator=100 parece funcionar
## prop.min: abundancia relativa mínima, abaixo da qual a especie é considerada extinta
## coefics: probabilidades de vitória em um confronto par a par, nomeadas da seguinte maneira:
#####
## AB: prob de vitoria de B em confronto com A
## AC: prob de vitoria de C em confronto com A
## BC: prob de vitoria de C em confronto com B
#####
## Uma funcao para 3 especies

liquens3 <- function(start=rep(1/3, 3), steps=100, fator=100, prop.min=1e-4, coefic){
  if(sum(start)!=1) stop(«Abundancias relativas nao somam 1»)
  ## aproximacao para tempo continuo: reescala o tempo em funcao do fator
  steps <- steps*fator
  ## prepara matriz para receber resultados (abundancias a cada tempo)
  results <- matrix(nrow=steps,ncol=3)
  ## Acrescenta as abundancias iniciais a matriz
  results[1,] <- start
  ## Cria um vetor com os coeficientes e seus complementos
  coefs <- c(coefic,
             c(
               «BA» = as.numeric(1-coefic[«AB»]),
               «CA» = as.numeric(1-coefic[«AC»]),
               «CB» = as.numeric(1-coefic[«BC»]))
             )
  for(i in 1:(steps-1)){
    ## Abundancias relativas das especies no tempo t
    ab.p <- results[i,]
    ## Se alguma especie tem abund relativa < minimo ela se extingue
    ab.p[ab.p<prop.min] <- 0
    results[i,ab.p==0] <- 0
    ## Aqui começa a montagem da matriz de transicao
    ## que depende dos coeficientes e da abundancias relativas
    ## coluna 1: transicao de A para os outros
    c1 <- c(ab.p[1]*0,ab.p[2]*coefs[«AB»],ab.p[3]*coefs[«AC»])/fator
    c1[1] <- 1-sum(c1[-1])
    ##coluna 2: de B para os outros
    c2 <- c(ab.p[1]*coefs[«BA»],ab.p[2]*0,ab.p[3]*coefs[«BC»])/fator
    c2[2] <- 1-sum(c2[-2])
    ##coluna 3: de C para os outros
    c3 <- c(ab.p[1]*coefs[«CA»],ab.p[2]*coefs[«CB»],ab.p[3]*0)/fator
```

```
c3[3] <- 1-sum(c3[-3])
## e junta as colunas na matriz de transicao
m1 <- matrix(c(c1,c2,c3), ncol=3)
## calculo das abundancias no tempo t+1: vetor de abundancias x matriz de transicao
results[i+1,] <- m1%*%results[i,]
}
list(x=(0:(steps-1))/fator, y=results)
}
```