



Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Escola de Biomatemática da Bahia

Roberto André Kraenkel, *IFT*

Aula III

UFBA, 2022



A aula de hoje

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- 1 Competição
- 2 Modelo Matemático
- 3 Interpretando os resultados
- 4 Protozoários, formigas e plankton!
- 5 Muitas espécies



Competição

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- Consideremos a **competição** entre duas espécies.
- Diremos que duas espécies estão em competição se **a presença de uma é prejudicial à outra, e vice-versa.**
- Os mecanismos biológicos subjacentes podem ser de duas ordens;
 - competição por **exploração** : as duas espécies competem por um recurso vital limitado.
 - **A competição por exploração pode ser simétrica ou assimétrica entre as duas espécies.**
 - competição por **interferência**: uma espécie ativamente impede que a outra tenha acesso à recursos vitais.
 - **A competição por interferência é usualmente assimétrica. Uma espécie mais forte interfere na atividade da mais fraca.**
 - Os dois tipos de competição podem coexistir.



Modelos para espécies em competição

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- Note que estamos falando de competição **inter-específica**
- A competição **intra-específica** (entre indivíduos da mesma população) dá origem ao modelo *logístico* estudado na primeira aula.



Modelo Matemático

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- Vamos considerar o caso mais simples:
 - **Duas espécies,**
 - **Modelo de competição implícito,**
 - **Competição intra-espécies levada em conta.**
- Procedemos como no caso de relação predador-presa.



Modelo tipo Lotka-Volterra para competição

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Sejam N_1 e N_2 as duas populações em consideração .

Cada uma delas cresce na ausência da outra, de modo logístico:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} \right]$$

onde r_1 e r_2 são as taxas de crescimento intrínsecas das populações e K_1 e K_2 são as capacidades de suporte de cada população isolada.



Análise do modelo I

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Vamos inicialmente fazer uma mudança de variáveis, passando à variáveis reescaladas.

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[1 - \frac{N_1}{K_1} - b_{12} \frac{N_2}{K_1} \right]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[1 - \frac{N_2}{K_2} - b_{21} \frac{N_1}{K_2} \right]$$

Defina:

$$u_1 = \frac{N_1}{K_1}, \quad u_2 = \frac{N_2}{K_2}, \quad \tau = r_1 t$$

Ou seja, estamos medindo as populações em unidades de capacidades de suporte e o tempo em unidade de $1/r_1$.



Análise do modelo II

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

$$\frac{du_1}{dt} = u_1 \left[1 - u_1 - b_{12} \frac{K_2}{K_1} u_2 \right]$$

$$\frac{du_2}{dt} = \frac{r_2}{r_1} u_2 \left[1 - u_2 - b_{21} \frac{K_1}{K_2} u_1 \right]$$

As equações nas novas variáveis se escrevem desta forma.



Análise do modelo III

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Definindo:

$$a_{12} = b_{12} \frac{K_2}{K_1},$$

$$a_{21} = b_{21} \frac{K_1}{K_2}$$

$$\rho = \frac{r_2}{r_1}$$

$$\frac{du_1}{dt} = u_1 [1 - u_1 - a_{12}u_2]$$

$$\frac{du_2}{dt} = \rho u_2 [1 - u_2 - a_{21}u_1]$$

teremos as equações ao lado.
Trata-se de um sistema equações
diferenciais a derivadas ordiná-
rias não-linear.

PRECISAMOS ESTUDAR O COMPORTAMENTO DAS SOLUÇÕES



Análise do modelo IV

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

$$\frac{du_1}{dt} = u_1 [1 - u_1 - a_{12}u_2]$$

$$\frac{du_2}{dt} = \rho u_2 [1 - u_2 - a_{21}u_1]$$

Nada de soluções explícitas.

- Devemos então fazer uma análise *qualitativa* da evolução .
- Começaremos encontrando os pontos no plano $(u_1 \times u_2)$ tais que:

$$\frac{du_1}{dt} = \frac{du_2}{dt} = 0.$$



Análise do modelo V

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies



$$\frac{du_1}{dt} = 0 \Rightarrow u_1 [1 - u_1 - a_{12}u_2] = 0$$



$$\frac{du_2}{dt} = 0 \Rightarrow u_2 [1 - u_2 - a_{21}u_1] = 0$$



Análise do modelo V

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies



$$u_1 [1 - u_1 - a_{12}u_2] = 0$$



$$u_2 [1 - u_2 - a_{21}u_1] = 0$$

- São duas equações algébricas para duas variáveis (u_1 e u_2).
- Temos **quatro** possíveis soluções . Quatro possíveis pontos fixos.



Análise do modelo: pontos fixos

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

$$u_1^* = 0$$

$$u_2^* = 0$$

$$u_1^* = 0$$

$$u_2^* = 1$$

$$u_1^* = 1$$

$$u_2^* = 0$$

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

$$u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

No entanto, a relevância deste pontos fixos depende de sua **estabilidade**. A estabilidade de cada ponto fixo depende dos valores dos parâmetros a_{12} e a_{21} . Para saber se um ponto fixo é estável ou não devemos fazer uma análise do espaço de fase. Não a faremos aqui explicitamente. Veja-se o livro de *J.D. Murray (Mathematical Biology)*.



Análise do modelo: estabilidade

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Se $a_{12} < 1$ e $a_{21} < 1$

$$u_1^* = \frac{1 - a_{12}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

$$u_2^* = \frac{1 - a_{21}}{1 - a_{12}a_{21}}$$

é ESTÁVEL.

Se $a_{12} < 1$ e $a_{21} > 1$

$$u_1^* = 1 \text{ e } u_2^* = 0$$

é ESTÁVEL.

Se $a_{12} > 1$ e $a_{21} > 1$

$$u_1^* = 1 \text{ e } u_2^* = 0$$

$$u_1^* = 0 \text{ e } u_2^* = 1$$

são *ambos* ESTÁVEIS.

Se $a_{12} > 1$ e $a_{21} < 1$

$$u_1^* = 0 \text{ e } u_2^* = 1$$

é ESTÁVEL.

Vemos que a estabilidade dos pontos fixos depende dos valores de a_{12} e a_{21} serem maiores ou menores do que 1.



Espaço de fase

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- Para se ter uma melhor visão da dinâmica qualitativa, é útil considerar a evolução no espaço de fase.
- Para cada combinação de a_{12} e a_{21} maiores ou menores do que 1, teremos um retrato de fase diferente.
- A seguir podemos ver dos quatro possíveis casos.



Espaço de fase II

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

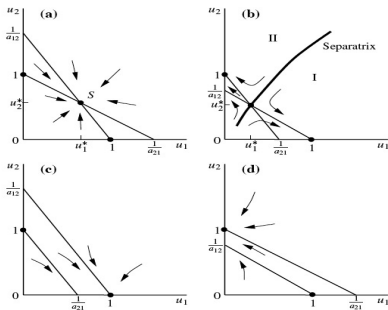


Figura: Os quatro casos possíveis para a estrutura do espaço de fase.



Espaço de fase: coexistência

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

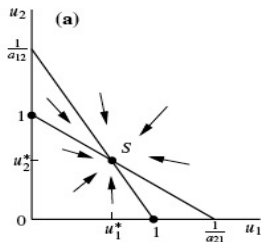


Figura: $a_{12} < 1$ e $a_{21} < 1$. Neste caso o ponto fixo u_1^* e u_2^* é estável e representa coexistência das duas espécies. É um **atrator global**.



Espaço de fase: exclusão

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

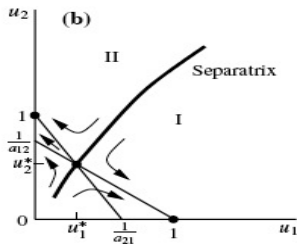


Figura: $a_{12} > 1$ e $a_{21} > 1$. O ponto fixo u_1^* e u_2^* é instável. Os pontos $(1, 0)$ e $(0, 1)$ são estáveis, mas tem *bacias de atração* finitas, separadas por uma *separatrix*. Os pontos fixos estáveis representam sempre a **exclusão** de uma espécie.



Espaço de fase: exclusão

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

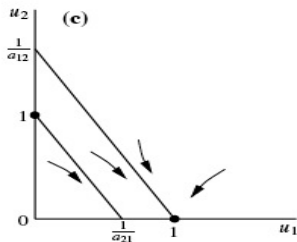


Figura: $a_{12} < 1$ e $a_{21} > 1$. O único ponto fixo estável é $(u_1 = 1, u_2 = 0)$. É um atrator global. A espécie (2) é excluída sempre.



Espaço de fase: exclusão

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

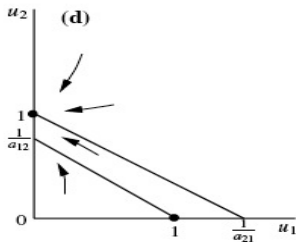


Figura: Caso simétrico ao anterior. $a_{12} > 1$ e $a_{21} < 1$. O único ponto fixo estável é $(u_1 = 1, u_2 = 0)$. É um atrator global. A espécie (1) é excluída sempre.



Interpretando os resultados

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- O que nos diz este resultado?
- Lembremos do significado de a_{12} e a_{21} . eles comparecem no nosso modelo matemático:

$$\frac{du_1}{dt} = u_1 [1 - u_1 - a_{12}u_2]$$

$$\frac{du_2}{dt} = \rho u_2 [1 - u_2 - a_{21}u_1]$$

- a_{12} mede a influência da espécie 2 sobre a espécie 1. O quanto 2 prejudica 1.
- a_{21} mede a influência da espécie 1 sobre a espécie 2. O quanto 1 prejudica 2.
- Assim, podemos traduzir intuitivamente:
 - $a_{12} > 1 \Rightarrow 2$ compete fortemente com 1 por recursos vitais.
 - $a_{21} > 1 \Rightarrow 1$ compete fortemente com 2 por recursos vitais.
- Refraseamos então os resultados matemáticos:



Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

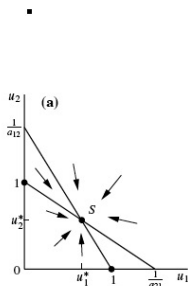
Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Se $a_{12} < 1$ e $a_{21} < 1$
A competição mútua é **fraca** e ambos podem coexistir.



Se $a_{12} > 1$ e $a_{21} > 1$



Exclusão competitiva

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- Em suma, o modelo matemático prevê que se os competidores forem “fortes” um elimina o outro.
- Apenas se a competição for fraca haverá coexistência.
- O fato de dentre dois competidores o mais forte eliminar o mais fraco, chama-se **princípio da exclusão competitiva**.



Georgiy F. Gause (1910-1986), biólogo russo, foi o formulador do princípio de exclusão competitiva a partir de experiências realizadas com micro-organismos (1932).



Paramecium

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

As experiências de G.F. Gause foram realizadas com um grupo de protozoários chamado de *Paramecia*. As experiências de G.F. Gause foram realizadas com um grupo de protozoários chamado de *Paramecia*.

Gause estudou dois deles: *Paramecium aurelia* e *Paramecium Caudatum*. As experiências de G.F. Gause foram realizadas com um grupo de protozoários chamado de *Paramecia*.

Gause estudou dois deles: *Paramecium aurelia* e *Paramecium Caudatum*. Foram inicialmente crescidos em culturas separadas, constatando-se um crescimento do tipo logístico. As experiências de G.F. Gause foram realizadas com um grupo de protozoários chamado de *Paramecia*.

Gause estudou dois deles: *Paramecium aurelia* e *Paramecium Caudatum*. Foram inicialmente crescidos em culturas separadas, constatando-se um crescimento do tipo logístico.



Formigas

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

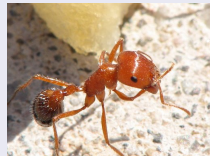


Figura: A formiga argentina (*Linepithema humile*) e a formiga californiana (*Pogonomyrmex californicus*)

- A introdução formiga argentina na Califórnia teve como efeito provocar o desaparecimento da espécie *Pogonomyrmex californicus*.
- Vejamos um diagrama na transparência seguinte.



Formigas II

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

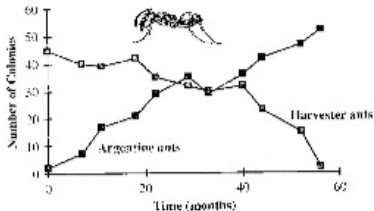


Figura: A formiga argentina (*Linepithema humile*) elimina a formiga californiana (*Pogonomyrmex californicus*)



Formigas III

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- A propósito das formigas...
- Trata-se de um caso de competição por interferência.
- As dietas das duas formigas são diferentes, de modo que não competem por alimento.
- A formiga argentina tem vantagens competitivas mesmo sendo menor. Usa de estratégias de ação coletiva.
- Não se sabe exatamente por que a formiga argentina ataca a californiana.



Plankton

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

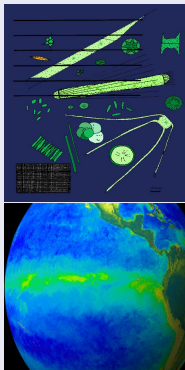
Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Tendo em mente o princípio da exclusão competitiva, consideremos a situação do *phytoplankton*.



- O phytoplankton é um organismo que vive nos mares e lagos, em profundidades em que haja luz.
- Não se pode visualizar a olho nu um phytoplankton.
- Quando em grande quantidade pode ser visto como uma coloração d'água, por satélite.
- O phytoplankton é um foto-autótrofo: produz componentes orgânicos a partir de luz + molécula inorgânicas.
- Produz oxigênio pela fotossíntese.
- Há centenas de espécies de phytoplankton.



O paradoxo do plankton

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- O paradoxo do plankton consiste no seguinte:
- Como podem existir tantas espécies convivendo em poucos milímetros quadrados de um lago ou no oceano?
 - Todas as espécies competem pelos mesmo nutrientes (CO_2 , nitrogênio, fósforo,...).
 - Ao menos nos meses do verão, a competição deve ser forte, pois há poucos nutrientes,
 - Pela ação do vento, a água está “bem misturada”.
- O princípio da exclusão competitiva diria que o mais forte eliminaria o mais fraco.



Um paradoxo, muitas respostas

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

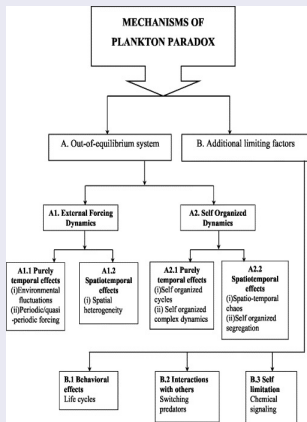
Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies



- A exclusão competitiva vale no ponto de **equilíbrio**: se o ambiente mudar (por causa das estações , p. ex.), o equilíbrio pode não ser atingido.
- Não levamos em conta a distribuição espacial. Esta pode causar diferenciação por regiões.
- Ademais, podem haver heterogeneidades espaciais.
- Pode haver um acoplamento com as espécies predadoras.



Respostas demais!

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- A situação do plankton ilustra bem a modelagem matemática de sistemas biológicos.
- É difícil estabelecer de forma clara quais mecanismos tem relevância na explicação de um dado fenômeno.
- Por vezes, vários mecanismos propostos podem explicar um fenômeno.
- Qual é o bom?
- Na física, poderíamos propor experiências de laboratório.
- No caso da ecologia, por exemplo, isto está longe de ser trivial!
- **A VIDA DE UM CIENTISTA NÃO É FÁCIL!**



Muitas espécies

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

Podemos generalizar nosso modelo matemático de duas para mais espécies de forma imediata:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i N_i \left[1 - \sum_{j=1}^n b_{ij} N_j \right]$$

onde b_{ij} é a força da influência competitiva da espécie j sobre a espécie i .

No entanto, fizemos aqui uma suposição, de que a competição se dá de forma binária. O QUE É ISSO????? Vejamos.



Muitas espécies II

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- Consideremos uma comunidade de três espécies de peixes (**A**, **B**, **C**) que competem por alimento num grande aquário.
 - Podemos obter experimentalmente o valor de r_i e de b_{ii} fazendo crescer cada espécie em um aquário separado (do mesmo tamanho).
 - Podemos obter os coeficientes que medem a competição interespecífica, b_{ij} , ($i \neq j$), fazendo crescer as espécies em pares em aquários separados.
- Quando colocarmos as três espécies juntas, elas obedecerão o modelo da transparência anterior?
- DEPENDE.
 - Se a presença de, digamos, **C** não alterar a relação competitiva entre **A** e **B**, e analogamente para as outros pares, então o modelo anterior é **bom**.
 - Mas se a presença uma espécie altera a competição entre outras duas, o modelo **falhará**.
 - Dizemos, neste último caso, que temos uma *interação de ordem superior*.
 - \Rightarrow **Pense numa forma de escrever um modelo matemático para estas interações de ordem superior.**



Referências

Escola de
Biomatemática
da Bahia

R.A. Kraenkel

Competição

Modelo
Matemático

Interpretando
os resultados

Protozoários,
formigas e
plankton!

Muitas
espécies

- J.D. Murray: *Mathematical Biology I* (Springer, 2002)
- F. Brauer e C. Castillo-Chavez: *Mathematical Models in Population Biology and Epidemiology* (Springer, 2001).
- N.F. Britton: *Essential Mathematical Biology* (Springer, 2003).
- T.J. Case: *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology* (Oxford, 2000).
- R. May e A. McLean: *Theoretical Ecology*, (Oxford, 2007).
- N.J. Gotelli: *A Primer of Ecology* (Sinauer, 2001).

Obrigado pela atenção