

**Universidade de Brasília**

**Instituto de Ciências Biológicas**

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia**

# **O uso de modelos de raciocínio qualitativo para investigar a teoria e a dinâmica de metapopulações**

**Isabella Gontijo de Sá Leão**

Orientador: Prof. Paulo Sérgio Bretas de Almeida Salles



Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do Título de Mestre em Ecologia.

Brasília-DF

Setembro de 2011

## Termo de Aprovação

Isabella Gontijo de Sá

### O uso de modelos de raciocínio qualitativo para investigar a teoria e a dinâmica de metapopulações

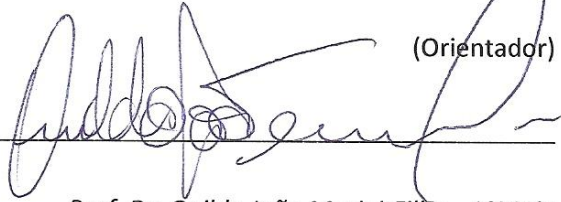
Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de mestre em Ecologia.



---

*Prof. Dr. Paulo Sérgio Bretas de Almeida Salles – IB/UnB*

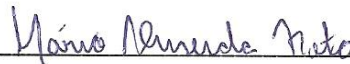
(Orientador)



---

*Prof. Dr. Onildo João Marini-Filho – ICMBio*

(Membro titular)



---

*Prof. Dr. Mário de Almeida-Neto – ECL/UFG e PPGECL/UnB*

(Membro titular)

---

*Prof. Dr. Ricardo Bonfim Machado – Zoo/UnB*

(Suplente)

Brasília-DF, 2011

“As pessoas têm medo daqueles que continuam sonhando com o impossível.

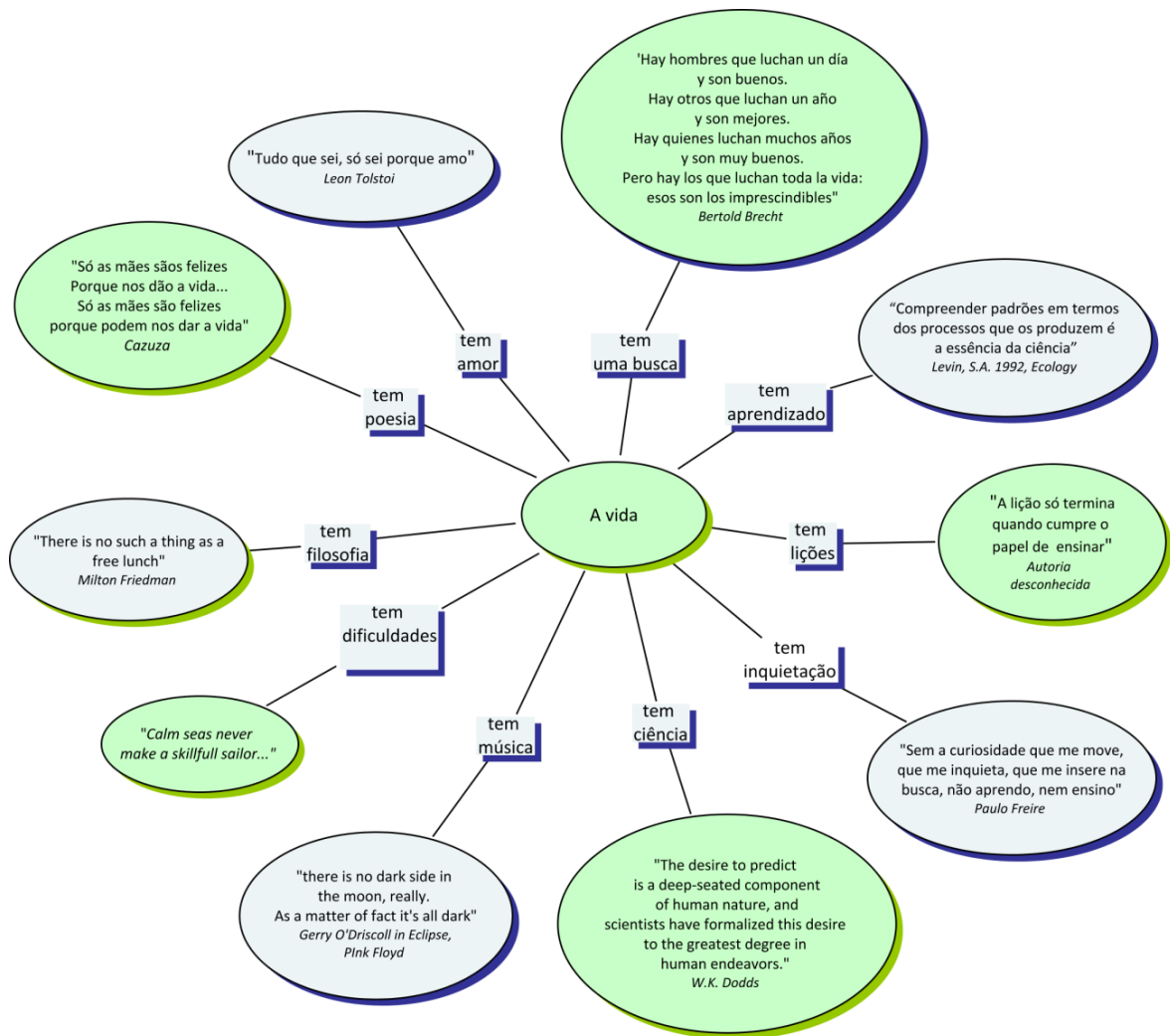
Diante do medo, não tente dissuadir o próximo de seguir o seu caminho.

Mesmo o fracasso vale a pena. Rejeite a mediocridade.

A ciência nos ensina exatamente isso: não existe sonho impossível.

***Os sonhos movem a ciência...***

(Adaptado da aula da inquietação do Professor Miguel Nicolelis)



Aos meus amados

Davi, João Vitor e Samuel

## Agradecimentos

'Cada um que passa em nossa vida, passa sozinho, pois cada pessoa é única e nenhuma substitui outra.  
Cada um que passa em nossa vida passa sozinho, mas não vai só nem nos deixa só.  
Leva um pouco de nós mesmos, deixa um pouco de si mesmo.  
Há os que levam muito, mas há os que não levam nada.  
Essa é a maior responsabilidade de nossa vida, e a prova de que duas almas não se encontram ao acaso'

**Antoine de Saint-Exupéry**

Finalmente chegou o lugar de reconhecer a importância daqueles que contribuíram de forma decisiva para a conclusão desta importante etapa da minha vida. Foi uma fase de crescimento imensurável para mim e que me rendeu os melhores capítulos da minha vida até hoje... E é neste momento que farei uma breve lista, que não vai ser nem de longe justa, mas que se esforça por contemplar os co-autores desta empreitada! Desde já todo o meu crédito a vocês. **Então agradeço aqui:**

A **Deus**, pela vida, dom da vida!

Ao meu professor, **orientador** e amigo de todas as horas, **Paulo S. B. A. Salles**. Seu jeito didático, atencioso, responsável e sempre terno foi decisivo para meu aprendizado e crescimento científico. Sempre recorro das palavras de incentivo e, às vezes, também de exortação que me conduziram neste caminho. Aprendi muito mais além do que podia imaginar com esta pessoa única. Você me ofereceu uma oportunidade ímpar de crescimento, e também propiciou em vários momentos lições importantes sobre: esforço, paciência, persistência, disciplina, organização, responsabilidade e planejamento. Agradeço ainda pelo empréstimo de vários livros importantes! Agradeço também à sua família, em especial à **Professora Heloísa Salles**, pelo apoio e por todo sacrifício em nome da ciência.

Ao **Projeto DynaLearn** - '*Engaged and informed tools for Learning conceptual system knowledge* – pelo fomento para a realização deste trabalho (*The research presented in this dissertation was co-funded by the European Commission within the Seventh Framework Programme for Research and Development - FP7, project DynaLearn, number 231526, <http://www.dynalearn.eu>*).

Aos amados da minha vida, meu sucesso biológico por inteiro... Meus lindos e eternos **filhotes Samuca e Davi**! Ah... Sem vocês a vida não teria a menor graça e sentido! Amo vocês mais que tudo, meus lindos! Agradeço toda a paciência que tiveram com a mamãe em sacrificar tantas horas importantes. Espero que no futuro vocês me entendam, entendam o meu sacrifício! Amo muito vocês dois! Obrigada pela grande alegria que me trazem e por toda a felicidade que ainda me trarão! Acredito muito em vocês, em especial por terem o sorriso mais lindo e a alegria mais verdadeira que já presenciei na vida! Dádivas minhas, obrigada por tudo!

Ao meu amado **esposo, João Vitor Leão**, que é meu companheiro fiel, amigo verdadeiro e conselheiro de todas as horas. Sem você nada disso teria sentido, lugar ou valor! Agradeço por toda a compreensão, pelo carinho, pela ternura, pela paciência em aturar todo o meu estresse... e também pelo apoio e pela grandiosa tarefa de ser meu ajudador oficial! Agradeço por pegar no meu pé e me fazer sair cedo todos os dias da cama... Mesmo quando eu não tenho mais forças! Obrigada por me ajudar com os manuscritos, com o suporte logístico e com todo o amor que há nessa vida! Sou imensamente grata e feliz por tê-lo em minha

vida, palavras não são capazes de expressar o valor da sua contribuição aqui! Amo muito você, amor da minha vida!

À minha **mãe Eloísa**, pessoa mais maravilhosa da minha vida, melhor mãe do mundo, que sempre puxa minha orelha, mas que sempre está presente pra me socorrer! Mãe, amo você demais, minha linda! Ao meu **pai, Sebastião**, quem me inspirou a ser bióloga, quem me incentivou sempre a estudar e a lutar pelos meus sonhos. Pai, eu te amo muito! À minha **irmã** caçulinha, **Gabriela**, que sempre esteve comigo pentelhando e atrapalhando... (brincadeirinha!) Você sempre me ajudou muito, e é fonte de muita alegria! Te amo Nega! Minha família: vocês são tudo pra mim! Obrigada por toda a paciência nos momentos de estresse e pelas muitas formas de ajuda, por todo suporte e incentivo para que este tão sonhado momento pudesse acontecer! Não poderia deixar de agradecer ao Porcão, meu escudeiro fiel e arauto, que sempre tocou com o seu lindo focinho na minha solidão... Vocês são realmente imprescindíveis!

À minha família estendida: sem os conselhos da minha amada **vó Gera** eu não seria ninguém! Te amo vovó! À minha **tia Rosa**, pela paciência e grandiosa amizade, te amo titia linda! À minha **prima** mais querida, **Dennyse**, que sempre me acompanhou e me ajudou muito! Amo você linda! Ao **Douglas, Layane** e **Vivi**, meus primos mais amados! Ao meu tio coruja mais querido, **Tio Reginaldo**! E a toda minha família, pela força!

Ao meu **avô Manoel Vieira de Sá**, que é o exemplo mais vivo em minha vida em tudo. Exemplo de retidão, de virtudes, de amor, de carinho e de compaixão. É isso que resume o que eu sinto: o maior exemplo de minha vida. Orgulho-me de ser sua neta e agradeço por todo incentivo que você me deu para estudar e acreditar em um mundo melhor. Te amo, meu querido vovô! (*How I wish, how I wish you were here...*).

À família do João, que também é minha: à minha **sogra Teresinha**, que muito me ajuda com o baby, por todo apoio e incentivo para que eu chegasse até aqui. Ao meu **sogro**, Sr. **José Leão**, pessoa que eu admiro muito e que se esforçou bastante para me ajudar sempre. Agradeço-lhes muito pela paciência, por todo suporte oferecido em todos os momentos e é claro: pelo amor incondicional ao Davi. Às minhas lindas e queridas **cunhadas**, também, por todo esforço, pelo carinho e pela ótima destreza enquanto titias: **Débora** e **Paulinha**, vocês são demais! Muito obrigada, eu amo vocês!

Ao meu **chefe, Professor Dr. Francisco de Assis Rocha Neves**, pelo apoio, incentivo, compreensão e colaboração para execução do meu mestrado. Agradeço também pelos valiosos conselhos, pelos atendimentos médicos, psicológicos e filosóficos! E também por ser um exemplo de pessoa, de honestidade, de liderança e, é claro, de cientista! Obrigada por ser um grande amigo, e por se preocupar sempre comigo e com minha família!

Aos **professores** que tive na vida, em especial aos da Pós-Graduação em Ecologia, os quais marcaram a minha vida acadêmica com valores importantes e muita sabedoria e, é claro, contribuíram em diferentes momentos com este trabalho: **José Felipe Ribeiro**, em especial pelo empréstimo de vários livros; **Mercedes Bustamante**; **John Du Vall Hay** em especial, que gentilmente me recebeu e orientou sobre os modelos na validação; **Mário Almeida Neto**, **Carlos Saito** e **Heloísa Sinatora Miranda** pela força com a apresentação e pelos conselhos

oportunos; **Paulo César Motta** (Tri), **Jader Marinho-Filho**; **Miguel Ângelo Marini**; **Regina Macedo** e **Rosana Tidon**.

Aos meus **amigos** do NECBio, que tanto ajudaram neste trabalho: Em especial, AGRADEÇO MUITO ao meu amigo e parceiro de projeto e de modelagem, **Adriano Souza**! Muito obrigada pelo seu apoio na estatística, na logística e em todos os outros momentos necessários. Sua contribuição no meu trabalho com ideias, sugestões mil, não tem preço! A **Gisele Morrison** e a **Mônica Pereira**, por todo carinho, apoio e amizade. Ao **Gustavo Marques Leite**, pelo auxílio em várias etapas de modelagem! Ao **Pedro 'Assumption'**, amigão, obrigada pelo apoio, carinho e força na hora das traduções (e olha que foram muitas!!!). Agradeço também aos demais colegas: **Mayara**, **Ana Carolina**, **Elisiário Soares**, **Vanessa Tunholi**, **Caê**, **Camila** e **Kátia Bento**.

*I'm grateful for the huge support from DynaLearn Project members which had given help with the steps of modelling development, in models' review, in designing the evaluation experiments and with valuable comments: Prof. Bert Bredeweg (coordinator), Jochem Liem, Wouter Beek and specially Floris Linnebank (modeling helper!), from the University of Amsterdam; Richard Noble, University of Hull, for themetapopulation models, evaluation and comments; Andreas Zitek, BOKU, for sharing books, papers, comments and ideas; David Mioduser and Ruth Zuzovsky, from University of Telaviv, for comments on the educational aspects of model evaluation and other issues. Thank you all!*

Aos meus **amigos da Pós** que colaboraram com o meu trabalho diretamente: **Fernando Goulart**, muito obrigada pela amizade e pelas valiosas contribuições ao meu trabalho: ideias sobre como representar a estocasticidade e outras sobre conservação. **Rossano Ramos**, pelo carinho e pelas discussões valiosas! **Henrique Anatole**, muito e muito obrigada por todas as discussões, dicas, ideias e também pelo material cedido pelo IBAMA para o curso realizado no CEM 01- Sobradinho. Thanx ;-)  
**Pedro de Podestà**, pela ajuda com a estatística. **Alexandre Portella**, pela ajuda na análise dos modelos com os alunos. Ao dedicado professor **Luiz Henrique Wilhelms**, por ter contribuído com as atividades de avaliação e com críticas relevantes, sugestões nos experimentos e pelo apoio e suporte no CEM 01. Ao meu amigo do laboratório de Ecossistemas, **Alexandre de Siqueira Pinto**, por todas as inspirações, conversas esclarecedoras e, é claro, pela grande amizade, pelas músicas *handy made* nas horas de desespero! (IBAMA =)

Aos meus **amigos da Pós** que colaboraram indiretamente e que, é claro, me renderam muitos bons momentos, boas risadas: **Ísis Arantes** (She's Love), parceira de natação, **Camila**, **Marina Scalon**, **Angel Coelho**, **Vanessa Tunholi**, **Simone Mitre**, **Babi Zimbres**, **Juliana Gaúcha**, **Julia Schimbo**, meninas do 'Ecopop' *chuta-canela feminino oficial club*, **Henrique Valadão**, **Fred Takahashi**, **Simone Salgado**, **Davi Pantoja**, **Alexandre Dias** (em especial por todas as músicas do Ernesto Nazareth e pelos documentários do Sir David Attenborough).

Às minhas **amigas** do Sigma: **Érika Laurindo** e **Luiza Vargas**. Amo vocês, suas lindas! Obrigada pela amizade e carinho de toda uma vida. Nossa amizade não tem preço! Amá-las-ei sempre!

À minha **amiga Nayara Cavalcante** por todo incentivo, apoio e amizade, e também pela revisão do paper, comentários precisos e pelos momentos inesquecíveis que 'enlourescemos juntas'. Aprendi muito de



metafísica, do Carl Sagan e de ciência contigo e, é claro: biomol. Te amo muito e te admiro demais, você sempre será minha bióloga favorita!!! À nossa vela no escuro!

Ao meu **amigo Elismar Dias** '*big big friend*', que me ajudou muito com aconselhamentos oportunos, sempre com uma luz no fim do túnel, nos meus processos criativos e decisórios! Seu valor é inestimável pra mim! Amigo, muito obrigada por toda inspiração... Muito obrigada!

Aos meus **amigos** que em diferentes momentos me apoiaram neste trabalho com palavras de incentivo, amizade e outros: **Profa Alzira Silva** (FIS), **Profa Adriana Helena** (JMJ), **Cristina Simeoni**, **Rilva Soares**, **Profa Angélica Amato** e **Profa Fátima Borin** (Farmol), **Cidinha e Ligia Curupana**, muito obrigada pela acolhida na casa de vocês em Londres e pela amizade e carinho até hoje! Ao **Lucas Bleicher** (gordo) pelas valiosas idéias e ao **Fernando Bacheга** 'capa da gaita' da USP/São Carlos; e ao **Giordano Chiocheti** pelo precioso material do LePAC, Laboratório de Ecologia da Paisagem da USP/UFSCar.

Ao Dr. **Marco Antonio**, infectologista pediátrico do Hospital Regional de Taguatinga e à sua equipe de residentes e internos, os quais nos ajudaram muito nos momentos de desespero com o Davi em sua internação. Exemplo de amigo e de médico, eu agradeço muito pela grandiosa força e por todo o suporte ao nosso filho!

Aos **alunos do Centro de Ensino Médio 01 de Sobradinho-DF**, em especial ao **Meysson** e à **Thayná**, que participaram de livre e espontânea vontade dos nossos experimentos e que contribuíram com este trabalho.

Aos **professores membros da banca** que aceitaram o convite para avaliar o presente trabalho: **Prof. Dr. Mário Almeida Neto** (UFG), **Prof. Dr. Onildo João Marini-Filho** (ICMBio) e **Prof. Dr. Ricardo Bonfim Machado** (ZOO-UnB).

Aos **funcionários do Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília** (PPGECL-UnB), em especial à **Tais** e à **Vanessa**, por toda a paciência em me explicar as diferentes etapas burocráticas e auxiliar na papelada de viagens, diárias e afins...e também à **Profa. Ivone Rezende Diniz**, *merci beaucoup!*

À **Universidade de Brasília** (UnB), por ser a *universidade* que me acolheu desde 2002, por ter me oferecido as inúmeras oportunidades de trabalho, de crescimento pessoal, profissional e intelectual. Por ser o palco onde a vida de muita gente simples, mas que têm muitas ideias na cabeça, acontece. Com todas as dificuldades, a UnB ainda foi feita pra estar à frente do seu tempo, e seus filhos têm essa marca! Obrigada por ser minha universidade! Orgulho-me de ser UnB, minha (*quase*) cinquentona preferida!

À **Fundação de Amparo à Pesquisa do DF** (FAP-DF), pelo apoio financeiro.

E aos que não foram citados, que não fiquem magoados, eu lhes agradeço por tudo.

## Resumo

É preciso entender melhor a dinâmica de populações, diante da aceleração e da intensificação das mudanças em paisagens naturais. Um conjunto de modelos qualitativos foi desenvolvido nos softwares Garp 3 ([www.garp3.org](http://www.garp3.org)) e DynaLearn ([www.dynalearn.eu](http://www.dynalearn.eu)) com o objetivo de sintetizar e formalizar o conhecimento sobre a biologia das populações resumido pela teoria de Metapopulações. A modelagem qualitativa é considerada uma ferramenta para a integração e exploração do conhecimento conceitual de sistemas ecológicos e também da dinâmica de populações. Três abordagens foram modeladas para explicar o comportamento de metapopulações: 1) o conceito clássico desenvolvido por Levins; 2) a proposta de Pulliam sobre metapopulações do tipo fonte-sumidouro; e 3) o modelo integrado de conservação, que teve como base as idéias de Ilkka Hanski. Esses modelos resumem o desenvolvimento de idéias incorporadas à base da teoria de metapopulações e são úteis para comparar hipóteses e pressupostos envolvidos nos diferentes pontos de vista sobre esse tema. Os modelos têm por objetivo responder: ‘Como funcionam os principais processos ecológicos capazes de explicar a estrutura e a dinâmica de metapopulações?’. Para que uma população seja considerada metapopulação, a existência de um balanço entre as forças migratórias e de extinção deve estar presente, assim como a influência da permeabilidade da matriz e da qualidade de habitat, as quais afetam a comunicação entre os fragmentos de população. Este estudo também investigou, com o apoio de modelos baseados em raciocínio qualitativo, o impacto do uso de modelos conceituais no entendimento das relações de causalidade relacionados à biologia de populações, metapopulações e outras questões relacionadas à biologia da conservação. Os resultados mostram que os modelos qualitativos são ferramentas valiosas para explorar a dinâmica de metapopulações e promover o melhor entendimento sobre cenários de maior complexidade nos quais se aplicam diferentes restrições sobre flutuações populacionais no tempo e no espaço.

**Palavras-chave:** metapopulação; colonização e extinção; teoria; raciocínio qualitativo; modelagem; paisagem.

## Abstract

A better understanding on population dynamics is needed in face of the accelerating changes and modification on natural landscapes. A set of qualitative models were developed in Garp3 ([www.garp3.org](http://www.garp3.org)) and DynaLearn ([www.dynalearn.eu](http://www.dynalearn.eu)) to capture and formalize knowledge about population biology summarized by the Metapopulation theory. Qualitative Reasoning modeling has been considered as a tool for integration and exploration of conceptual knowledge in ecological systems and population dynamics. Three types of approaches to explain metapopulation behavior were modeled: 1) the classical concept developed by Levins; 2) Pulliam's view on source and sink populations; and 3) an integrated model of conservation, based on I. Hanski ideas. These models summarize the development of ideas incorporated to the basis of metapopulation theory and are useful for comparing hypotheses and assumptions involved in different viewpoints. These models aim to answer the question: "How the main ecological processes can explain metapopulation structure and dynamics?" The most fundamental message from taking a metapopulation perspective is that it can be recognized as a result of the balance between emigration and extinction forces, considering the influence of conservation and landscape ecology elements, like the matrix permeability and patch quality, that affect the communication between the fragments of population. This study also investigated the impact of conceptual modeling on the understanding of the causality relations related to population biology, metapopulation and conservation issues. The results show that qualitative models are a valuable tool for exploring metapopulation dynamics providing better understanding of complex scenarios dealing with constraints on population fluctuations over time and space.

**Key-words:** metapopulation; colonization; extinction; population; qualitative reasoning; modeling; learning by modeling; landscape;

## Sumário

<b>Introdução</b> .....	8
Objetivo geral .....	11
Perguntas de Pesquisa .....	12
1. Investigação sobre a Teoria de Metapopulações .....	13
1.1 Sobre populações .....	13
1.2 Histórico sobre o estudo de metapopulações .....	14
1.3 Sobre metapopulações .....	16
1.3.1 Sobre a abordagem tradicional proposta por Levins .....	17
1.3.2 Sobre metapopulação com duas populações do tipo ‘fonte e sumidouro’ .....	19
1.3.3 Teoria integrada de metapopulações: elementos de conservação .....	21
1.4 Conceitos-chave para o entendimento de metapopulações .....	23
1.4.1 Sobre <i>conectância</i> e <i>conectividade</i> .....	23
1.4.2 Sobre migração e dispersão .....	25
1.4.3 Sobre habitat .....	26
1.4.4 Qualidade do habitat .....	27
1.4.5 Sobre as conseqüências populacionais da seleção de habitat .....	28
1.4.6 Sobre a Ecologia de Paisagem .....	30
1.4.7 Fatores determinísticos X estocásticos .....	31
2. <b>Metodologia</b> .....	37
2.1 Sobre a abordagem escolhida: O Raciocínio Qualitativo .....	37
2.2 Ingredientes do Modelo .....	41
2.3 Sobre o conhecimento qualitativo .....	44
2.4 Fragmentos de modelo: biblioteca e reusabilidade .....	47
2.5 Sobre o DynaLearn .....	48
2.6 Validação dos modelos .....	48

2.6.1 Sobre a validação dos modelos qualitativos .....	49
<b>3. Produtos</b> .....	51
3.1 Modelos sobre metapopulações .....	51
3.1 Descrição de modelos qualitativos sobre metapopulações .....	51
3.2 Modelagem qualitativa de diferentes abordagens teóricas de metapopulação .....	54
3.2.1 Modelo Tradicional de Levins .....	54
3.2.2 Modelo Fonte e Sumidouro .....	63
3.2.3 Modelo Integrado de Conservação.....	77
3.3 Resultados obtidos com a validação dos modelos com especialistas .....	101
3.4 Resultados da validação dos modelos no contexto educacional.....	105
<b>4. Discussão</b> .....	110
4.1 Sobre os resultados obtidos com os modelos .....	110
4.2 Sobre a validação dos modelos feita por especialistas.....	115
<b>Considerações finais</b> .....	117
<b>Conclusões</b> .....	119
<b>Referências</b> .....	120

## Introdução

A fragmentação e a perda de habitat têm conduzido à modificação das paisagens naturais, que contêm fragmentos de habitat cada vez mais isolados. De modo geral, as populações biológicas tem se tornado cada vez mais isoladas, e assim mais suscetíveis à extinção (Vié *et al.*, 2009). A dinâmica espacial das populações é inerentemente complexa, o que a torna difícil de ser investigada apenas com estudos empíricos (Vié *et al.*, 2009).

Os seres vivos podem ser estudados em diferentes níveis de organização. Um deles, a metapopulação, tem aparecido cada vez mais na literatura científica desde 1970 (Hanski & Gaggiotti, 2004). Metapopulação é uma abstração do conceito de população, considerando a organização dos indivíduos no espaço e no tempo. Assim, a metapopulação agrega os indivíduos e os fluxos que promovem seus movimentos no espaço no qual habitam: trata-se de duas ou mais populações locais conectadas por meio de indivíduos que migram entre diferentes manchas de habitat (Hanski, 1999). O estudo das metapopulações é crucial porque sua estrutura é uma das formas de representar explicitamente as populações em um contexto espacial (Hanski & Gaggiotti, 2004).

Modelos de metapopulações são importantes ferramentas para o entendimento da distribuição e da abundância dos organismos em diferentes escalas espaciais (Hanski, 1999). Em diferentes momentos, importantes teóricos, sob influência de teorias como a Biogeografia de Ilhas (MacArthur & Wilson, 1967), da ciência epidemiológica (May & MacLean, 2007) e de investigações em biologia da conservação, descreveram o conceito e alicerçaram a Teoria de Metapopulações. Até o momento, três abordagens são as mais estudadas e discutidas: 1) o conceito clássico de metapopulações descrito por Richard Levins em 1969; 2) duas populações locais que se comportam como fonte e sumidouro, idealizado por H. Ronald Pulliam em 1988; e 3) estudos sobre metapopulações, genética molecular, evolução e conservação, realizados pelo grupo de Ilkka Hanski desde 1980 até os dias atuais.

Entretanto, a ecologia de metapopulações ainda está em desenvolvimento, dada a complexidade da heterogeneidade espacial e temporal, a influência de elementos estocásticos e a dinamicidade intrínseca das paisagens naturais, as quais abrigam diferentes tipos de habitats e de populações. Nesse sentido, o estudo da ecologia de populações é constantemente prejudicado, em suas predições e análises, por problemas de escala e ruídos ambientais, que afetam a maior parte das populações. A quantidade limitada de dados disponíveis também é um agravante, e estudos de

longo prazo podem não ser tão satisfatórios devido às constantes mudanças ambientais (Pimm, 1992).

Muitos dos mecanismos básicos que operam na dinâmica das metapopulações, dos quais emergem padrões importantes, ainda não foram esclarecidos, pois sua compreensão exige melhor entendimento dos processos ecológicos envolvidos (May & MacLean, 2007; Holyoak, 2008; Hanski & Gaggiotti, 2004). A complexidade desses mecanismos decorre do grande número de variáveis em atuação, de efeitos de fenômenos que ocorrem em diferentes escalas, além da combinação de fatores determinísticos e estocásticos (Hanski & Gaggiotti, 2004).

Segundo Caswell (1988), modelos são úteis para solucionar problemas teóricos em ecologia primeiramente devido ao seu valor heurístico e também porque: i) contribuem para ampliar o conhecimento ecológico pois permitem explorar as conseqüências da teoria, explorar o que pode ser explicado a partir do modelo; ii) podem demonstrar a conexão entre teorias aparentemente distintas, ou até mesmo mostrar que existem modelos menores integrados em modelos de maior complexidade; iii) podem avaliar a consistência da teoria, bem como suas limitações por meio de diferentes modelos para explicar o mesmo fenômeno; iv) ajudam a encontrar o modelo mais simples possível capaz de reproduzir um padrão observado; e ainda, v) servem como base para a construção de desenhos experimentais para testar teorias.

Sem dúvida, os modelos existentes sobre metapopulações são de suma importância para tomada de decisão, manejo e para o controle biológico (Levins, 1969). Porém, a maioria desses modelos são matemáticos, determinísticos e probabilísticos, e raramente elencam elementos de conservação (Hanski, 1999). Coloca-se assim a necessidade de modelos mais refinados teoricamente, o que seria fruto de dados de boa qualidade, os quais nem sempre estão disponíveis. Quando se trata do estudo simultâneo de diferentes escalas, e ao lidar com a paisagem, por exemplo, não é possível fazer réplicas (Holyoak *et al.*, 2005).

Modelos matemáticos têm sido a forma de representar vários problemas em ecologia, e tem oferecido a base para a construção da teoria ecológica (Caswell, 1988). Os modelos matemáticos servem de base para solucionar problemas teóricos, mas são limitados na sua capacidade de resolução (Simberloff, 1982). Além disso, existem limitações tanto na investigação teórica quanto na realização de pesquisa experimental. A ecologia de populações, por exemplo, encara um sério problema teórico, que é o de reproduzir padrões realistas e reconhecíveis na natureza.

Segundo Bossel (1992), modelos estruturais reais têm por objetivo o ganho de entendimento sobre o funcionamento real de um sistema por meio da modelagem de processos mais relevantes e das relações notadas em seu comportamento (estrutura física e qualitativa). Tais modelos aceitam

maior número de variáveis de estado, e por isso podem agregar mais informações úteis para a compreensão do sistema em estudo.

Questões sobre o comportamento de um sistema físico complexo podem ser respondidas por meio da simulação deste sistema (Rickel & Porter, 1997). Modelos de simulação são úteis neste sentido, pois também permitem manipulações e experimentações, assim como permitem verificar as conseqüências de interferências exógenas como a influência antrópica ou ainda de fatores estocásticos (Hastings *et al.*, 1993).

A construção e a simulação de modelos sobre sistemas biológicos também são úteis para várias tarefas: avaliar estratégias, prever possíveis efeitos que emergem de padrões conhecidos, testar hipóteses e para *ensinar* (Rickel & Porter, 1997). Modelos e teorias não são equivalentes (Caswell, 1988). A teoria pode ser desenvolvida sem a ajuda de modelos, e modelos podem ser construídos por várias razões que nada tem a ver com teoria. No entanto, a incorporação de modelos melhora a qualidade da teoria ecológica (Caswell, 1988).

Este é um trabalho de investigação sobre ecologia teórica clássica, uma vez que é de seu escopo lidar com padrões espaciais e temporais de distribuição e abundância de organismos, incluindo suas causas e conseqüências. Segundo Scheiner & Willig (2008), uma teoria é um sistema de conceitos que fornecem explicações causais para fenômenos de uma determinada área, tendo como base um conjunto de princípios fundamentais. Esses princípios são afirmações genéricas sobre padrões que existem e sobre processos que operam em um dado domínio. A teoria, então, ocupa-se de oferecer explicações sobre padrões gerais, sem contudo fazer predições específicas (Scheiner & Willig, 2008). Tais explicações dão suporte à construção de **modelos**, que, por sua vez, **servem de exemplos de tais teorias**.

Em termos de modelagem, a Inteligência Artificial tem ferramentas capazes de utilizar conhecimentos qualitativos para dar respostas que, embora pouco precisas, são úteis para explorar e investigar sistemas de grande complexidade, mesmo quando informações ou dados quantitativos estão ausentes ou são incompletos (Rykiel, 1989). Tais modelos podem auxiliar no desenvolvimento de teorias ecológicas a partir da organização de conhecimentos quantitativos e qualitativos e da avaliação de pressupostos, hipóteses e até mesmo de idéias, para o estabelecimento de relações de causa e efeito sobre o comportamento de sistemas ecológicos (Rykiel, 1989).

O Raciocínio Qualitativo (RQ) é uma área da Inteligência Artificial que se dedica à representação de propriedades contínuas do mundo, e que mimetiza o raciocínio humano por meio do estabelecimento de relações causais a partir de conhecimentos incompletos ou expressos em termos qualitativos (Forbus, 1984). Modelos qualitativos podem ser utilizados na investigação teórica



e na modelagem pré-matemática. Tais modelos acentuam a natureza conceitual do conhecimento e também têm forte fundamentação matemática (Struss, 1997).

Tradicionalmente os modelos de RQ são utilizados em áreas como a Inteligência artificial, engenharia e cognição. A pesquisa feita através de RQ foca no desenvolvimento de representações que capturam o mundo físico e que através de algoritmos e de tecnologia computacional fazem a máquina raciocinar sobre tais elementos (Forbus, 1996). Comportamentos populacionais complexos podem ser investigados a partir de processos vitais básicos e suas interações (Camazine *et al.*, 2001). Relações causais e de *feedback* envolvendo processos vitais são representações importantes que podem ser feitas através da modelagem qualitativa (por exemplo, Salles *et al.*, 2006).

Nesta perspectiva, o presente trabalho tem como finalidade principal a construção de modelos de raciocínio qualitativo, capazes de **sintetizar as principais premissas teóricas utilizadas na formulação da teoria de metapopulações**. O desenvolvimento e a simulação desses modelos permitiram *comparar* as principais *hipóteses* atuais adotadas para explicar o *comportamento* de metapopulações e *representar os princípios ecológicos mais importantes* para o *entendimento* da dinâmica de metapopulações. Modelos que têm como objetivo principal aumentar a compreensão de algum sistema de *interesse* são definidos como modelos *conceituais* (Jørgensen & Bendoricchio, 2001). Nesse sentido, este trabalho descreve a construção de *modelos conceituais qualitativos*.

É aspecto inovador deste estudo a representação da estrutura de metapopulações por meio de modelos de simulação que não utilizam dados numéricos, e também a inserção de elementos de ecologia da paisagem e de conservação, construídos com base nos modelos de metapopulação de I. Hanski (2008). As metodologias utilizadas na modelagem matemática e estrutural para modelos de metapopulação ainda não produziram uma síntese para os principais elementos da teoria, e tampouco integrado aspectos de conservação, efeitos de escala, e estocasticidade para a estrutura e dinâmica de metapopulações.

## Objetivo geral

Representar elementos que contribuam para a compreensão sobre a estrutura e a dinâmica de metapopulações e seus pressupostos e fundamentos teóricos principais por meio de modelos conceituais qualitativos.

## **Objetivos Específicos**

- Sintetizar aspectos fundamentais da teoria de metapopulações por meio de modelos qualitativos, de acordo a literatura e estudos correntes sobre esse tema;
- representar, em modelos baseados em raciocínio qualitativo, os possíveis efeitos da qualidade do habitat e da conectividade na dinâmica regional e local de metapopulações;
- comparar diferentes abordagens teóricas sobre metapopulações.

## **Perguntas de Pesquisa**

- a) Quais são os principais fenômenos ecológicos necessários para a compreensão da teoria de metapopulações?
- b) Quais são as principais diferenças entre as três abordagens mais relevantes para a teoria geral de metapopulações?

Ao responder as questões acima, os modelos propostos no presente estudo contribuem para o melhor entendimento e compreensão que estudantes, gestores de unidades de conservação, pesquisadores e outros interessados têm a respeito da teoria ecológica existente sobre a estrutura e a dinâmica de metapopulações. Por tonarem mais acessível a teoria inserida na literatura científica, também são úteis para fins de ensino de ecologia de populações, como foi demonstrado em estudos descritos em outro trabalho (Salles *et al.*, 2010).

# 1. Investigação sobre a Teoria de Metapopulações

## 1.1 Sobre populações

Existem condições ambientais e espaciais específicas que influenciam o comportamento dos indivíduos de uma população em movimentos de agregação ou de dispersão. A compreensão desses fenômenos exige respostas para outros aspectos importantes: como as populações interagem e trocam informações com o passar do tempo? E como essa interação influencia a dinâmica de populações isoladas? Para R. May & MacLean (2007), os fluxos de migração são as principais forças unindo populações de uma mesma espécie.

A maior parte das populações é aberta, havendo fluxo de genes entre diferentes subgrupos da mesma população. O estudo de tal comportamento levou à construção da teoria de metapopulações. Essa teoria tem sido refinada por ecólogos que estudam a paisagem e tem implicações importantes para a biologia da conservação, para a compreensão do fluxo gênico e da dinâmica de espécies invasoras e de patógenos (Hanski & Gaggiotti, 2004).

De acordo com Nee (2007), populações frequentemente (a) tendem a ocupar um habitat adequado e (b) raramente são encontradas em áreas consideradas inapropriadas. Diante disso, para que as chances de conservação aumentem, as áreas preservadas devem ter tamanho adequado. No entanto, tais afirmações não são necessariamente verdadeiras, se considerarmos o comportamento de populações como metapopulações. A análise da dinâmica de metapopulações leva à construção de modelos mais realistas que aqueles baseados na análise de uma única população local (Sharov, 2008). Muitas espécies não sobrevivem se não houver migração contínua, mas as metapopulações persistem, mesmo sob condições de perturbação.

Conforme observado por Harrison (1991), dados experimentais indicam diferentes situações concernentes às metapopulações:

- 1) há registro de populações resistentes à extinção local por meio de mecanismos do tipo 'fonte-sumidouro';
- 2) existem populações formadas de uma rede numerosa de manchas interconectadas, com altas taxas de dispersão, que são resistentes à extinção; e
- 3) por vezes, há casos em que o fluxo de indivíduos não ocorre e há declínio geral da população.

Existem muitas críticas aos pressupostos defendidos nos modelos teóricos clássicos de metapopulações. A maior parte delas é baseada em argumentos de que as previsões produzidas a

partir desses modelos não se aplicam à prática de manejo e de conservação (Baguette, 2004; Driscoll, 2008).

O que vai definir o futuro dos modelos de metapopulação para a ecologia aplicada é uma área de pesquisa em paisagem genética, a qual ainda está em fase de desenvolvimento (Holderegger & Wagner, 2008). As técnicas de rastreamento genético permitirão definir aspectos importantes, tais como: caracterizar as metapopulações e suas conexões, caracterizar as taxas de transferência de genes, e ainda revelar mecanismos evolutivos envolvidos na distribuição espacial das subpopulações.

## 1.2 Histórico sobre o estudo de metapopulações

Em 1954, os ecólogos H.G. Andrewartha e L.C. Birch apresentaram aquilo que seria a primeira formulação do conceito de metapopulação: “uma população natural ocupando uma área qualquer e que é formada por um conjunto de populações locais ou colônias”. Tal ideia foi ilustrada por eles pelo diagrama apresentado na Figura 01.

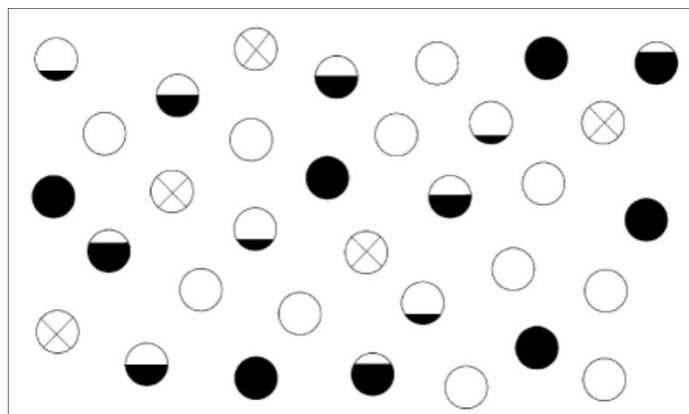


Figura 01. Representação diagramática do arranjo de populações da mesma espécie (uma ‘metapopulação’). Os círculos vazios representam habitats adequados que as populações não ocupam. Os círculos preenchidos parcial ou completamente representam habitats apropriados e a densidade relativa das populações que neles habitam como proporção da capacidade máxima de cada mancha de habitat. As cruzes representam habitats nos quais as populações locais foram recentemente extintas (adaptado de Andrewartha & Birch, 1954).

Richard Levins (1969) formulou os primeiros modelos criados para investigar as propriedades básicas da dinâmica de uma metapopulação. Nesses modelos, Levins abordou o comportamento de uma única espécie em diferentes ambientes para controle biológico de pragas (1969), e também como opção para investigar a seleção de grupo (1970).

A partir da década de 1960, o termo metapopulação passou a ser usado para descrever uma ‘população de populações’, e a ser citado com maior frequência na literatura (Figura 02). Posteriormente, essa visão se consolidou por meio de diferentes modelos explícitos de biologia de populações (Hanski & Gilpin, 1991).

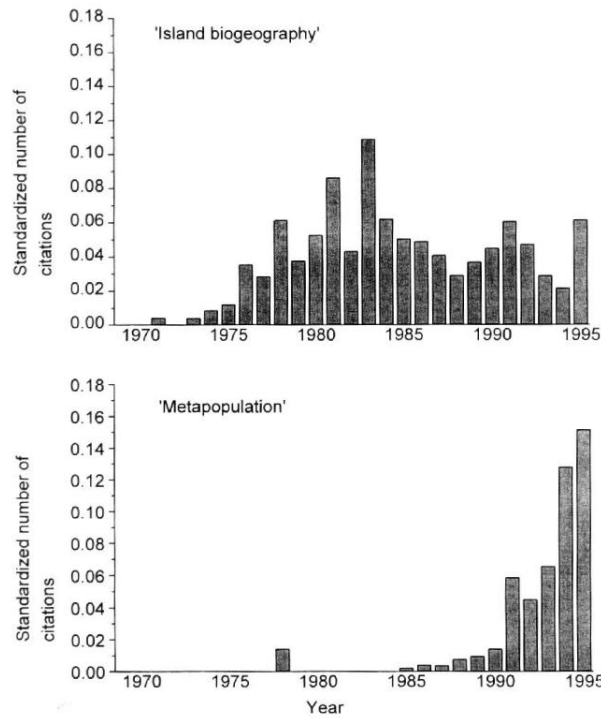


Figura 02. Histórico das citações de metapopulações e biogeografia de ilhas (Hanski & Simberloff, 1997).

Atualmente um conjunto de modelos integra conhecimento ecológico com estudos de genética e evolução, com o objetivo de facilitar a compreensão da diversidade genética entre as populações, assim como do comportamento dos genes e seus movimentos dentro das subunidades de população em cada geração (Van Oosterhout *et al.*, 2000).

Sobre essa temática é ainda relevante citar que cada subpopulação está submetida a diferentes forças e tipos de interações ecológicas e apresenta diferentes níveis de adaptação ao ambiente. A combinação de todas essas variáveis leva a uma dinâmica evolutiva típica de metapopulação, denominada ‘mosaico geográfico da coevolução’ (Eaton, 2008). Abaixo seguem alguns exemplos de espécies de metapopulações conhecidas, citadas em matéria de divulgação científica sobre a teoria de metapopulações escrita por Marini-Filho & Martins (2000). São elas: o sapo *Rana lessonae*, o peixe predador *Esox lucius*, que habita lagos do mar Báltico, na Suécia; pulgas d’água (gênero *Daphnia*) em pequenas lagoas; aranhas nas ilhas Bahamas; três subespécies de

corujas pintadas (*Strix occidentalis*) na América do Norte; a mariposa-desfolhadora e borboletas finlandesas (*Melitaea cinxia*).

### 1.3 Sobre metapopulações

Uma metapopulação é definida como um conjunto de fragmentos de população local conectados por dispersão. Hanski & Gilpin (1991) definiram população local como um grupo de indivíduos da mesma espécie que têm alta probabilidade de interagir uns com os outros. No entanto, essa noção de 'local' pode ser diferente para muitas espécies, assim como a definição de qual é a distância na qual a colonização de novas áreas ocorre, onde nascerão as novas populações locais. Alguns processos como o surgimento de uma clareira (fragmentação de habitat), por exemplo, geram a busca por um novo habitat. A existência de um mosaico com diferentes estágios sucessionais também pode promover o aparecimento de uma estrutura parecida com a de uma metapopulação (Harrison, 1991).

O modelo tradicional proposto por Levins parte da premissa de que são as manchas de habitat que preconizam a distribuição das espécies através da paisagem (Nee, 2007). Ao longo do tempo, ocorre um processo dinâmico de colonização e de extinção: propágulos saem de manchas ocupadas e colonizam manchas de habitat vazias; além disso, ocorre também a extinção de alguns fragmentos de população local em manchas ocupadas.

A sobrevivência da população como um todo depende do balanço entre as manchas ora colonizadas, ora extintas. A dinâmica de metapopulações em longo prazo pode ser ilustrada por analogia ao acendimento randômico das luzes de uma árvore de natal (Wilson, 1992): os processos de colonização e extinção ocorrem localmente, mas a metapopulação persiste.

As populações do tipo 'fonte-sumidouro' (Pulliam, 1988) ocorrem de forma que apenas uma das manchas de habitat, chamada população fonte, será essencial para sustentar a população. Desse modo, uma subpopulação pode ser mantida em uma mancha de qualidade inferior desde que conectada à população-fonte por meio de uma matriz permeável à migração, similar a uma 'membrana' no processo de osmose (Dodds, 2009). Nesse caso, a reprodução dos indivíduos presentes na mancha sumidouro é insuficiente para manter a população na ausência de imigração. Diferentemente das demais abordagens, nesta não há a extinção local dos fragmentos de população.

É importante lembrar que todos os modelos existentes são abstrações, assim como o próprio conceito de população (May & MacLean, 2007). Para aplicações em biologia da conservação, importante considerar a qualidade das manchas e a acessibilidade a elas, o que permite a dispersão

da população. Ilkka Hanski, pesquisador finlandês, tem reunido em seus trabalhos, desde 1980, diferentes aspectos dos modelos de metapopulação, inclusive aqueles que se referem à genética, à ecologia molecular e à conservação. A seção 1.3.3 abaixo discute alguns desses trabalhos.

### 1.3.1 Sobre a abordagem tradicional proposta por Levins

Primeiramente o modelo teórico tradicional de metapopulação foi concebido tendo como base os fundamentos da teoria epidemiológica (May & MacLean, 2007). Então, por analogia, os indivíduos de uma metapopulação se comportam como os patógenos de uma infecção persistente. As populações locais equivalem aos agentes intracelulares, e as manchas de habitat vazias, a células suscetíveis a colonização (hospedeiras). O evento de colonização corresponde à entrada do agente infeccioso na célula e a extinção local, à morte da célula (Nee, 2007).

A equação proposta por Levins é estruturalmente a mesma que descreve o crescimento logístico (Hanski & Gilpin, 1991). Quando a metapopulação atinge o estado de equilíbrio, nem todas as manchas apropriadas estão ocupadas, e o tamanho da população é descrito pela fração de manchas ocupadas.

O modelo tradicional de Levins (Levins, 1969) considera:

(N) Número de populações locais

(T) Número total de manchas de habitat

(e) Taxa de extinção

(m') Taxa de migração

A taxa de mudança no número de populações locais pode ser expressa por meio da seguinte equação diferencial:

$$\frac{dN}{dt} = m'N(T - N) - eN$$

Essa equação foi simplificada fazendo  $p = N/T$ , que representa a fração de manchas de habitat ocupadas. Na nova equação,  $m$  se refere à taxa de colonização e  $e$  se refere à taxa de extinção das populações locais:

$$\frac{dp}{dt} = mp(1 - p) - ep$$

Sem mudanças em  $p$ , a equação será dada por:  $dp/dt = 0$ , tal que

$$0 = mp(1 - p) - ep$$

o qual é  $p = 1 - em$ ,

Para que o  $p$  cresça,  $dp/dt > 0$ , e então  $p < 1 - em$ . Se as taxas de colonização e extinção estiverem em equilíbrio, não haverá mudança no tamanho da metapopulação. De modo similar, se a taxa de extinção ( $e$ ) é maior do que a taxa de colonização ( $m$ ) então a metapopulação irá diminuir e vice-versa.

A partir de estudos experimentais, identificaram-se quatro condições para que uma metapopulação esteja de acordo com a proposta de Levins (Hanski, 1997):

- 1) o habitat ocorre em manchas distintas que podem suportar populações locais da espécie, e que podem estar ocupadas ou não num dado momento;
- 2) todas as populações locais, mesmo as maiores, têm risco de extinção;
- 3) as manchas de habitat não podem ser muito isoladas, para que o processo de recolonização não seja impedido; e
- 4) a dinâmica das populações locais não pode ser totalmente sincrônica, ou seja, tais populações devem ter diferentes tamanhos (pois, do contrário, a metapopulação poderia ser extinta rapidamente).

Exemplos de metapopulações já estudadas de acordo com os pressupostos sugeridos por Levins incluem: *Hesperia comma* (Hanski, 1994a), *Scoliantides orion* (Hanski, 1994a), *Melitaea cinxia* (Hanski, 1994b), *Melitaea diamina* (Hanski, 1994b), *Ochotona princeps* (Ray et al., 1991).

O modelo proposto por Levins não inclui o efeito resgate (*rescue effect*), conceito formulado posteriormente por a partir de elaboração de outros ecólogos (Hanski, 1997; 1999; Gotelli & Kelley, 1993). No contexto da metapopulação, o efeito resgate foi proposto por Hanski (1982) e retrata uma situação na qual a densidade populacional é baixa, situação que leva ao declínio da taxa de natalidade ou ao aumento da taxa de mortalidade. Um fator importante, que favorece o declínio da população pequena, é a dificuldade de encontrar parceiro para reprodução (Hanski, 1999). Nessa situação, a imigração compensa a diminuição da população local, criando condições para sua recuperação.

Outra limitação do modelo de Levins é considerar que todas as manchas são similares. Esse pressuposto não é muito adequado, uma vez que existe grande variação no tamanho, na qualidade e na distribuição de habitats entre os ecossistemas. O modelo tampouco expressa relações de



causalidade entre os processos de extinção e colonização locais nas manchas, os quais ocorreriam de forma independente.

### **1.3.2 Sobre metapopulação com duas populações do tipo ‘fonte e sumidouro’**

#### *1.3.2.1 O mecanismo de difusão*

*‘Porque indivíduos deixam um habitat de alta qualidade para um habitat sumidouro de baixa qualidade?’* Do movimento de organismos e de materiais através do ambiente emergem alguns padrões ecológicos previsíveis. Quando partículas ou indivíduos se movem de forma passiva, com movimento ao acaso, estatisticamente espera-se que eles se espalhem de acordo com um gradiente, na direção da região de alta para a de baixa concentração. A partir dessa concepção, a teoria da difusão ecológica tem sido utilizada para explicar determinados padrões e comportamentos. A matemática básica usada para descrever o fenômeno da difusão pode ser adaptada para muitos problemas ecológicos (Okubo & Levin, 2001) e usada para formar modelos nulos de como os organismos e os materiais são distribuídos no ambiente. Com efeito, a dispersão de organismos contra o sentido natural do fluxo de difusão, ou ainda a concentração deles, requer energia e tem seu significado adaptativo (Dodds, 2009).

Alguns padrões fortes emergem desta teoria (Okubo & Levin, 2001):

- as taxas de fluxo de indivíduos são maiores quando a troca de indivíduos ocorre entre distâncias menores;
- os organismos apresentam adaptações sensoriais que permitem seu deslocamento para áreas ricas em recursos mais rapidamente do que por simples difusão randômica.

A difusão, quando aplicada a modelos populacionais, é considerada processo randômico e contínuo, no qual cada partícula ou indivíduo se desloca de forma aleatória para um ponto afastado de sua fonte (Gillman, 2009). Embora válidos, modelos embasados na teoria da difusão são complexos porque consideram a combinação de múltiplos pontos no tempo e no espaço.

Em 1988, Pulliam propôs o modelo *BIDE* de metapopulações para explicar o movimento de indivíduos de manchas nas quais a população está crescendo (fonte) para manchas em que a população está diminuindo (sumidouro). Em habitats nos quais as espécies estão se dispersando ativamente, um equilíbrio estável pode ser alcançado entre habitats (manchas) chamados de ‘fonte e sumidouro’. Nesses casos, a população é mantida pelo fluxo de indivíduos entre eles (Gilad, 2008).

O modelo é chamado de *BIDE* devido à equação:

$$\frac{dN}{dt} = N (B + I - D - E)$$

em que  $N$  é o tamanho da população,  $B$  é a natalidade,  $I$  é imigração,  $D$  é mortalidade e  $E$  é emigração. Se  $B + I - D - E = 0$ , então a subpopulação está em equilíbrio dinâmico.

O efeito resgate ocorre quando a imigração oriunda de uma subpopulação grande e crescente para uma pequena e decrescente é o que afasta o risco de extinção da população sumidouro. Nessa abordagem, o status de habitat sumidouro depende do status do habitat fonte. Esse modelo é interessante para ilustrar o papel da migração na dinâmica local. Ocorre principalmente em áreas de transição entre habitats e biomas, e em áreas severamente afetadas por distúrbios. É contraditório mas, segundo Gilad (2008), a dinâmica de metapopulações é exemplo da quebra do paradigma que sustenta ser a estabilidade fruto da complexidade.

Dependendo da velocidade na qual a população sumidouro declina e a fonte cresce e de como a migração ocorre entre as duas, o tamanho da metapopulação como um todo poderá ser maior ou menor do que a capacidade de suporte da população fonte (Pulliam, 1996).

De acordo com estudos existentes sobre metapopulações do tipo fonte-sumidouro, as manchas de habitat podem ser representadas em termos (1) da presença de fatores favoráveis em quantidade suficiente para manter uma população (na ausência de imigração); (2) de sua atratividade para organismos em dispersão que estão escolhendo manchas de habitat; e (3) de serem exportadoras ou importadoras de indivíduos (Pulliam & Danielson, 1991). Situação especial ocorre quando a mancha fonte não é atraente ou é evitada (ou ao menos não é mais preferida que a mancha de qualidade inferior). Nesse caso, tal mancha funciona como se fosse uma armadilha ecológica.

Todas as manchas de baixa qualidade (sumidouros, pseudosumidouros e armadilhas) são importadoras de indivíduos e, na ausência de dispersão, podem apresentar um declínio da população. Entretanto, os pseudosumidouros (Runge *et al.*, 2006) podem não se extinguir, sendo capazes de dar suporte a uma população menor e, diferentemente dos sumidouros verdadeiros, não precisam de uma mancha fonte para existir. Em relação à atratividade, observa-se que manchas do tipo sumidouro são evitadas, enquanto manchas armadilha são preferidas. Um resumo dessas características é apresentado na tabela abaixo.

Tabela 01. Sumário das características dos modelos fonte-sumidouro, pseudo-sumidouro e armadilha ecológica (adaptado de Runge *et al.*, 2006)

	<b>Fonte-sumidouro</b>	<b>Fonte - pseudo sumidouro</b>	<b>Armadilha Ecológica</b>
<b>Mancha Fonte</b> (habitat de alta qualidade)	Estável ou crescente	Estável ou crescente	Estável ou crescente
	Exportadora de indivíduos	Exportadora de indivíduos	Exportadora de indivíduos
	É atrativa	É atrativa	<b>Não é atrativa</b>
<b>Mancha Sumidouro, Pseudosumidouro ou mancha armadilha</b> (habitat de baixa qualidade)	Declina para a extinção	<b>Declina para a estabilidade</b>	Declina para a extinção
	Importadora de indivíduos	Importadora de indivíduos	Importadora de indivíduos
	Não é atrativa	Pode ou não ser atrativa	<b>É atrativa</b>

É importante ressaltar ainda o fato de que metapopulações que se comportam como fonte e sumidouro não podem ser comparadas com o modelo ‘continente’ e ‘ilhas’ de habitat (Pulliam & Danielson, 1991). Ser maior não é a característica principal da fonte. As populações fonte não precisam ser maiores que os sumidouros (Pulliam, 1988).

### 1.3.3 Teoria integrada de metapopulações: elementos de conservação

Uma simplificação dos modelos tradicionais de metapopulação é que não há neles a descrição dos elementos da estrutura da paisagem. Habitats reais são constituídos de redes conectadas que se diferenciam no tamanho e na qualidade das manchas, e também na forma como as manchas estão conectadas entre si, fatores que afetam a taxa de colonização (Hanski, 2008). As metapopulações são um exemplo interessante de sistemas ecológicos governados por fatores estocásticos na escala das manchas de habitat locais, mas que alcançam equilíbrio na escala da paisagem (Wiegand *et al.*, 2008).

Nos modelos matemáticos para experimentos no campo, a taxa de extinção é relacionada negativamente ao tamanho da mancha. A probabilidade de colonização é correlacionada positivamente com a métrica de conectividade espacial desenvolvida para metapopulações (Hanski, 1994). O conjunto de variáveis: tamanho da mancha, qualidade da mancha e conectividade são descritores do padrão de dispersão, que afetam tanto o risco de extinção local quanto a taxa de colonização (Hanski, 1999).

A conectividade (entre manchas) aumenta em função da área das manchas, da distância (grau de isolamento) entre manchas vizinhas e também com a possibilidade de a população ocupar uma nova mancha vinda de outra já ocupada. Desse conjunto de fatores depende a taxa de colonização. Além disso, é possível representar nos modelos a correlação espacial entre manchas de habitat de mesma qualidade (Schooley & Branch, 2007), de modo que habitats de mesma qualidade tendem a ocorrer espacialmente juntos (Hanski, 2008).

Mudanças na estrutura de paisagens fragmentadas, como, por exemplo, a redução na área de algumas manchas de habitat, influenciam localmente as taxas de colonização e de extinção. Leva um tempo até que a metapopulação alcance um novo estado de *quasi*-equilíbrio depois de um evento de mudança ambiental (Holyoak *et al.*, 2005). A duração desse período de transição é maior quando as alterações na paisagem são grandes e quando as taxas de colonização são baixas.

### *Relações dependentes de densidade*

Segundo Coulson & Godfray (2007), em populações reais as taxas demográficas são dependentes de densidade, e existe então um processo de retroalimentação negativa: altas taxas vitais vão coibir o crescimento da população. A população pode experimentar momentos de equilíbrio quando a população tem taxas de mortalidade e de natalidade equivalentes. No entanto, uma série de comportamentos dinâmicos é possível, e a população pode não atingir um equilíbrio estável, mas apresentar ciclos persistentes.

### *Aplicações para conservação*

A fragmentação e a perda de habitats naturais devido a mudanças no uso da terra, provocadas pela ação humana, são as principais causas da alta taxa de perda de biodiversidade atual

(Hanski, 2008; Vié *et al.*, 2009). A viabilidade de uma população depende tanto da capacidade de suporte ambiental como do montante de habitat disponível. Portanto, é grande a influência da configuração espacial do habitat sobre a viabilidade da população, pois as espécies têm diferentes capacidades de migração e nem todas as manchas de habitat estão acessíveis em uma paisagem excessivamente fragmentada.

É possível inferir que é necessário conservar o máximo de diferentes áreas de habitat em busca da conservação da biodiversidade. Uma previsão importante resultante do uso de modelos de metapopulação é que, se a fragmentação e a perda de habitat persistirem crescendo, as espécies serão extintas muito antes que a maior parte das manchas de habitat esteja comprometida (Hanski, 2008).

De forma apropriada, é possível investigar quais são os tipos de reserva capazes de manter o maior número de espécies para o futuro, levando-se em conta a dinâmica espacial e temporal das espécies e considerando-se também os efeitos das mudanças no clima e no uso da terra (Hanski, 2008). A incorporação de modelos de metapopulação à análise de possíveis soluções para tais questões importantes da conservação das espécies pode ser uma medida de forte impacto positivo.

## **1.4 Conceitos-chave para o entendimento de metapopulações**

### **1.4.1 Sobre *conectância* e *conectividade***

Vários estudos comprovam a influência da perda e da fragmentação de habitat sobre a sobrevivência de espécies de plantas e de animais (Rockström *et al.*, 2009). A perda de habitat ocorre à medida em que os fragmentos de habitat vão se tornando cada vez menores e mais isolados. A ação humana sobre o ambiente incrementa o número de barreiras que cerceiam o movimento dos indivíduos: cercas, estradas, canais, construções, linhas de transmissão, usinas, cidades, etc. Assim, a capacidade de deslocamento dos organismos através da paisagem fica reduzida.

A conectividade de um habitat, referida como a 'ligação funcional entre as manchas de habitat' (Lookingbill *et al.*, 2008), é definida pelo grau de dificuldade que a paisagem coloca para o movimento de organismos entre as manchas de habitat (Holyoak *et al.*, 2005). Para incluir a conectividade em estudos sobre a ecologia da paisagem, alguns autores têm acrescentado aspectos estruturais da paisagem, e outros, a existência de corredores de habitat como indicador de conectividade. A relação de proximidade espacial entre as manchas é uma adaptação da idéia de

Wilson & Willis (1975): 'as ilhas que são mais próximas entre si e que estão conectadas por corredores de habitat suportam mais espécies',

Vários estudos de campo para metapopulações corroboram esta idéia: conectividade reduzida aumenta a taxa de extinção de populações locais e reduz as taxas de recolonização das áreas disponíveis (Holyoak, 2008). De acordo com a Teoria do Equilíbrio de Biogeografia de Ilhas de MacArthur & Wilson (1967), o nível de riqueza de espécies nas ilhas é resultado do balanço entre os processos de colonização e de extinção das espécies. As taxas de migração e de extinção de espécies são determinadas pelo tamanho da ilha e pela distância de uma fonte potencial de colonizadores. A taxa de colonização depende da proximidade entre as ilhas de habitat. Quanto mais isolada a ilha, menor será a taxa de imigração.

Pequenas populações são mais suscetíveis à extinção, pois sua viabilidade genética é reduzida devido ao pequeno número de indivíduos presentes (Greene, 2008). Além disso, o índice maior de *endocruzamento* pode levar ao acúmulo de mutações deletérias, que tem como consequência maior mortalidade local e reduzida capacidade reprodutiva da população (Ganslosser, 2008). No contexto de uma metapopulação formada por pequenas populações, espera-se a redução regional da diversidade genética devido ao menor fluxo gênico.

Populações com baixa *heterozigosidade* podem ter potencial evolutivo reduzido (Holyoak, 2008). A Figura 3 abaixo ilustra a perda de genes heterozigotos dentro de uma subpopulação pequena e isolada. A depressão por endocruzamento (*inbreeding depression*) pode aumentar a presença de alelos deletérios que podem se tornar homozigotos, o que pode levar ao baixo sucesso reprodutivo e ao acúmulo de mutações deletérias recessivas e até a extinção da população local (Wright, 1984).

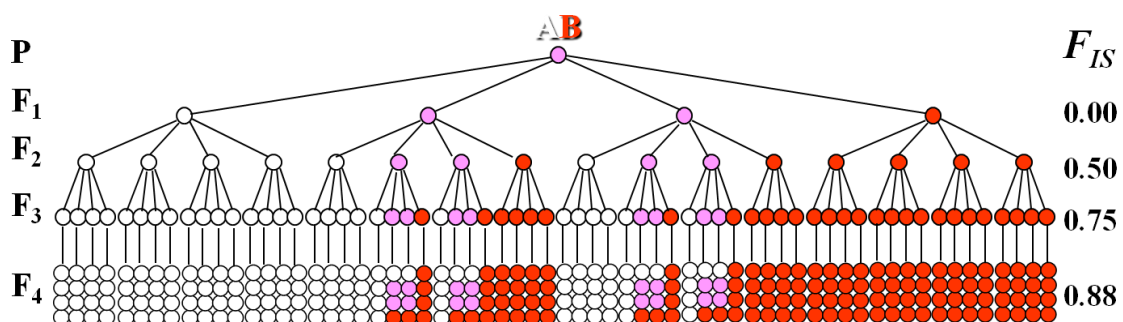


Figura 3. Efeito do endocruzamento: em pequenas populações isoladas diminui a heterozigosidade através das gerações (F1 a F4 são as gerações, e F<sub>IS</sub> (F-statistics se refere ao nível de

heterozigossidade de uma população, ao índice de sua redução em comparação ao equilíbrio de Hardy-Weinberg) adaptado de Wright (1984).

Assim, mensurar a conectividade é necessário para compreender a tênue diferença entre habitat e não-habitat. Muitos organismos não são especialistas com relação ao uso do espaço e podem utilizar diferentes elementos da paisagem em momentos diversos. É fundamental reconhecer a matriz existente entre as manchas de habitat. No trabalho aqui descrito a conectividade é avaliada qualitativamente, como uma medida de proximidade entre as manchas de habitat. De fato, o conceito de conectividade é relevante apenas para aquelas espécies que não usam a matriz como habitat (Holyoak, 2008), e o modelo se aplica a tais espécies.

#### **1.4.2 Sobre migração e dispersão**

O movimento de organismos para dentro e para fora de uma população é um processo ecológico de suma importância. Contribui para manter a diversidade genética, resgatar a população em declínio e recolonizar áreas de habitat abandonadas. O potencial para diminuir o isolamento geográfico, que é medido pela habilidade de dispersão das espécies, também justifica medidas de manejo que melhorem a conectividade da paisagem (Lookingbill *et al.*, 2008).

Desse modo, o mecanismo de migração tem importante valor na dinâmica de metapopulações. Tanto situações de baixa e de alta densidade populacionais estão associadas com altas taxas de migração. O chamado 'efeito resgate' entre populações vizinhas faz com que algumas populações persistam, mesmo sob condições ruins (Hanski, 1999). Por outro lado, altas taxas de migração podem dificultar a adaptação da espécie a novos ambientes devido ao constante fluxo de indivíduos que não são adaptados. Se populações naturais são submetidas a condições de fragmentação severa de seu habitat, estas podem ser prejudicadas quanto à sua capacidade de migrar.

A maioria das espécies tende a se dispersar de acordo com o aumento do tamanho da população e a conseqüente limitação na disponibilidade de recursos (Ramakrishnan, 2008). Os padrões de migração variam muito. De modo geral, animais migram quando pressionados por problemas de competição e também por reprodução, em busca de novos recursos e território.

O processo de dispersão envolve dois mecanismos: emigração (saída da mancha de habitat original) e imigração (entrada numa nova mancha). O processo de dispersão tem quatro estágios: (1)

emigração; (2) exploração do habitat circundante; (3) imigração para uma nova mancha de habitat; (4) reprodução bem sucedida na nova mancha (Ramakrishnan, 2008).

A migração é quase sempre um processo dependente de densidade, embora essa relação possa ser tanto positiva quanto negativa. A emigração densidade-dependente positiva e imigração densidade-dependente negativa aumentam a taxa de crescimento de uma metapopulação e permitem melhores condições para a sua viabilidade (Saether *et al.*, 1999). Esses efeitos são importantes porque o padrão de migração influencia a força do ‘efeito resgate’ e a probabilidade de colonização bem sucedida (Hanski & Gaggiotti, 2004).

Muitos fatores contribuem para determinar quando começa o processo de dispersão. Há um *trade-off* entre a habilidade de competir e a capacidade de colonizar uma nova mancha de habitat. No entanto, é importante lembrar que os organismos variam muito na sua habilidade de colonizar novos habitats. De modo geral, para que um organismo colonize uma nova área, várias características são importantes: história de vida, comportamento e fatores ambientais.

Com relação à história de vida, existe uma diferença entre as estratégias reprodutivas  $r$  e  $K$ . Por um lado, existem organismos pequenos, de rápida maturação, que emitem muitos propágulos, e, portanto, têm altas taxas de dispersão, os chamados  $r$ -estrategistas; de outro, os  $K$ -estrategistas, organismos de vida mais longa, com maturação lenta, forte habilidade competitiva e que emitem poucos propágulos, mas têm boas chances de selecionar o local e ter sucesso na colonização (Donahue & Lee, 2008). A estratégia de vida influencia a maneira como as populações interagem e se estruturam espacialmente.

Os fatores ambientais influenciam condições locais que afetam indiretamente a reprodução e a sobrevivência dos indivíduos. Condições ambientais inóspitas ou alterações bruscas das mesmas podem influenciar a dispersão dos indivíduos de uma população.

### **1.4.3 Sobre habitat**

O conceito original de população considera indivíduos distribuídos uniformemente em uma área delimitada. A população que é considerada metapopulação é composta de subpopulações que ocupam manchas de habitat de diferentes qualidades. O habitat é definido como o local no qual um organismo em particular é capaz de desenvolver atividades que contribuirão para sua sobrevivência e reprodução (Stamps, 2008). O habitat também se refere às áreas que reúnem fatores bióticos e



abióticos adequados para a sobrevivência de uma determinada espécie, que é abrigada pela paisagem.

Apesar da definição aparentemente precisa, falta uma clara noção, entre os ecólogos, do que constitui, de fato, um habitat. Existem muitos fatores bióticos e abióticos que em algum momento são críticos e que determinam que membros de uma dada espécie serão capazes de se manter em uma dada área. Devido a essa incerteza, os modelos de metapopulação levam em consideração as manchas de habitat ‘apropriado’, que sinalizam a preferência de uso por áreas que contêm fatores de interesse de uma população (Stamps, 2008). Em algum momento, porém, algumas destas manchas estarão desocupadas.

#### **1.4.4 Qualidade do habitat**

Avaliar a qualidade do habitat tem importância especial para compreender a dinâmica de metapopulações, uma vez que a seleção por áreas de melhor qualidade tem peso no movimento e na sobrevivência dos indivíduos distribuídos na paisagem. É importante ressaltar que a densidade populacional não é um indicador da qualidade do habitat (Stamps, 2008). Assim, o crescimento da população é afetado pela qualidade do habitat, mas o contrário não pode ser afirmado.

Existe a possibilidade de que alguns organismos se aglomerem em áreas de alta qualidade, os ‘*hots spots*’ (Myers, 1988). No entanto, em muitas circunstâncias essa tendência não se verifica. Na prática, os melhores habitats, do ponto de vista da sobrevivência e da reprodução, são aqueles com densidades populacionais moderadas ou baixas, ou até mesmo passíveis de serem colonizados (vazios). A dificuldade de ponderar esse aspecto decorre do fato de que é mais fácil estimar o número de habitantes de uma dada área que seu sucesso reprodutivo e sobrevivência (Armstrong, 2005).

As espécies encontram-se adaptadas a tipos específicos de habitat, e manchas de um mesmo habitat podem variar em qualidade. A Figura 04 ilustra a heterogeneidade espacial existente entre habitats e manchas de habitat. Subáreas contínuas e homogêneas constituem uma mancha de habitat (Doligez & Boulinier, 2008).

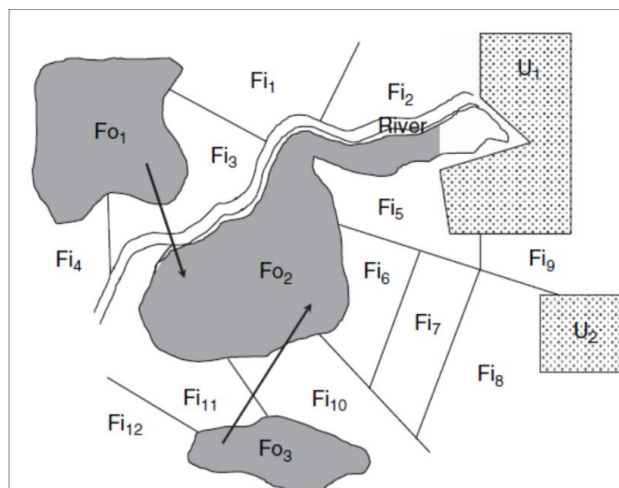


Figura 04. Ilustração que mostra a heterogeneidade espacial em habitats e manchas de habitat. É uma figura esquemática de paisagem agrícola, na qual porções do ambiente local são constituídas por um rio, campos (delimitados pelas linhas retas), florestas (áreas escuras) e áreas urbanas (zonas hachuradas) que tem características físicas muito diferentes e são definidas por quatro diferentes habitats. Em cada tipo de habitat, muitas áreas contínuas e homogêneas podem ser identificadas e definidas como manchas: florestas (Fo1 a Fo3), campos (Fi1 a Fi10), áreas urbanas (U1 e U2). Manchas do mesmo habitat podem variar em qualidade; por exemplo, diferentes tipos de culturas podem gerar diferentes montantes de alimento ou locais disponíveis para reprodução em diferentes campos (adaptado de Doligez & Boulinier, 2008, *in* Encyclopedia of Ecology).

#### 1.4.5 Sobre as conseqüências populacionais da seleção de habitat

A qualidade do habitat é medida, de modo geral, pelo *fitness* (taxa de ganho ou absorção de energia ou pela taxa de sucesso ou *output* reprodutivo) que pode ser alcançado pelos indivíduos numa determinada mancha de habitat. O tipo de habitat ocupado tem grande impacto no *fitness*, especialmente em áreas com grande heterogeneidade espacial e alterações causadas pela fragmentação (Doligez & Boulinier, 2008).

Se, por exemplo, maiores taxas de reprodução e sobrevivência ocorrem no habitat do tipo A comparadas ao habitat do tipo B, a uma densidade populacional específica, então o habitat A contribui com mais indivíduos recrutados para a população que o habitat B (Stamps, 2008).

As características físicas que afetam o *fitness* variam de acordo com as condições climáticas (chuva, vento e diferentes regimes de temperatura), composição do solo, estabilidade do substrato, nível de salinidade. Além da disponibilidade de alimento, os componentes sociais têm importante

papel na determinação do fitness. A presença de competição ou de cooperação é parâmetro importante para avaliar a qualidade do habitat local (Doligez & Boulinier, 2008).

A qualidade das manchas de habitat pode apresentar variação espacial e temporal. Uma mancha de boa qualidade pode se tornar, com o passar do tempo, uma mancha de qualidade ruim. O fator mais importante, intrinsecamente relacionado com a qualidade do habitat, é a disponibilidade de alimento. É muitas vezes a depleção progressiva desses recursos que força os indivíduos a procurarem uma nova mancha (Stephens & Krebs, 1987).

O processo de migração pode ser considerado como forma extrema de seleção de habitat, o que pode ocorrer por consequência de mudanças sazonais ou alterações ambientais. Diferentes tipos de informações e pistas são utilizados por organismos ao parar em um determinado habitat. Em algumas espécies, os indivíduos podem também aprender com a memória e guardar, por *imprinting* (Slagsvold & Hansen, 2008), imagens correspondentes a habitats apropriados durante o processo migratório.

Acredita-se que, quando os indivíduos de algumas espécies mudam de mancha, eles procuram uma nova área ou vão à busca de um local do qual já tinham conhecimento prévio para se estabelecer. É também possível que os indivíduos, durante seu histórico de vida, retornem para sua mancha de origem. Tais comportamentos dependem das características de cada espécie: memória temporal e espacial, capacidade de deslocamento (principalmente ao se deslocar através da matriz da paisagem), a história de vida dos indivíduos, habilidades para explorar o meio, preferência por determinadas áreas, pressões seletivas como, por exemplo, a seleção sexual (Borregaard *et al.*, 2008).

Pode-se fazer um balanço geral da distribuição espacial da população com base na qualidade 'média' das manchas ocupadas. Admitindo-se que nas manchas muito boas não haja diminuição do *fitness* dos indivíduos, a taxa de crescimento da população varia devido à diferença de qualidade entre as manchas (Borregaard *et al.*, 2008). Há situações nas quais o *fitness* individual diminui com o aumento da densidade populacional. Nesses casos, os tipos de distribuição que agregam mais indivíduos por mancha podem fazer crescer a taxa de extinção local (Hanski & Gaggiotti, 2004).

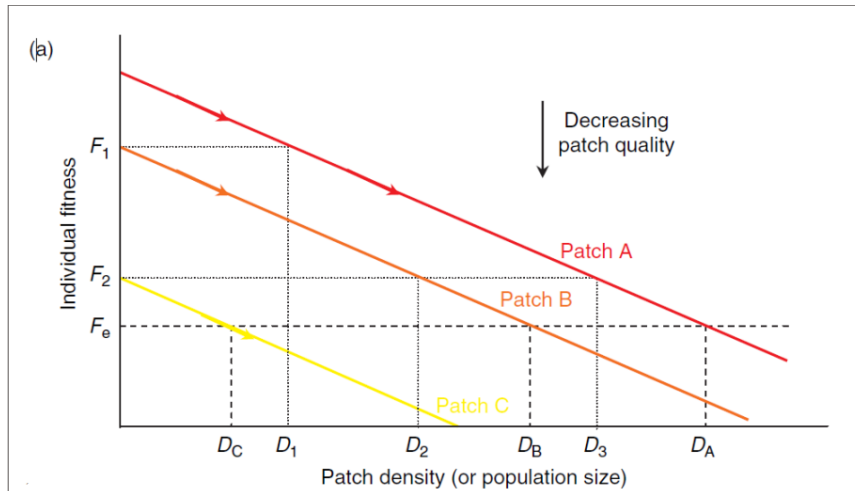


Figura 05. A figura mostra a ocupação de manchas de qualidade decrescente: os indivíduos começam ocupando a mancha de melhor qualidade (mancha A). Com o aumento da densidade populacional, o *fitness* diminui como resultado de uma relação negativa dependente de densidade. Os indivíduos então ocupam a mancha B e, em seguida, a mancha C (adaptado de Fretwell & Lucas, 1970).

Em grande parte, o comportamento ilustrado acima na Figura 05 foi observado em diferentes espécies sujeitas à influência de atividades humanas que alteram a estrutura e a qualidade do habitat, causando sua descontinuidade espacial (Fretwell & Lucas, 1970). Com frequência ocorre então uma armadilha ecológica: o fato de que poucas manchas estão ocupadas não significa que os espaços vazios podem ter outra destinação. Pelo contrário, essas manchas vazias devem ser preservadas, pois permitem que haja movimento dos indivíduos para novas áreas de recolonização (Doligez & Boulinier, 2008). Tal situação requer que o manejo das metapopulações seja feito em meta-reservas, com o objetivo de proteger qualquer tipo de mancha de habitat independentemente da ocupação atual.

#### 1.4.6 Sobre a Ecologia de Paisagem

Paisagens são mosaicos espaciais de interação de componentes biofísicos e sócio-econômicos (Wu, 2008). Existem, porém, inflamadas discussões a respeito da definição de paisagem, e alguns autores discordam sobre a composicionalidade diversa e espacialmente heterogênea das paisagens (Wu, 2008). A ecologia da paisagem é uma ciência recente (Steiner, 2008), que estuda o aperfeiçoamento das relações entre o padrão espacial e os processos ecológicos em diferentes escalas e níveis organizacionais.

A heterogeneidade de escalas, relações entre padrões e processos, distúrbios, a dualidade entre a dinâmica ecológico-social e a sustentabilidade estão entre os conceitos-chave que são objeto

de estudo da ecologia de paisagem e que também se encontram associados à teoria de metapopulações. Uma das questões que a ecologia de paisagem almeja responder é: como a heterogeneidade espacial influencia os fluxos de organismos, materiais e energia? Também é objeto de estudo a busca por um melhor entendimento das causas, mecanismos e conseqüências da heterogeneidade espacial (Wu, 2008).

Trabalhos de dinâmica populacional em paisagens (Wu, 2008) foram motivados pelo fato de que áreas contíguas têm sido substituídas por uma 'colcha de retalhos', composta de diferentes usos da terra (processo de fragmentação da paisagem). Mudanças no uso e cobertura da terra, conduzidos principalmente por processos sócio-econômicos, são as influências mais profundas na estrutura e no funcionamento das paisagens (Turner *et al.*, 2001).

Na paisagem, haverá diferentes tipos de habitat e apenas alguns serão apropriados para o crescimento de uma população de uma determinada espécie. O espaço restante é chamado de matriz da paisagem, a qual será atravessada por indivíduos em migração (Hanski, 2008). Geralmente, as áreas de habitat apropriado ocorrem em pequenas manchas (fragmentos de habitat). O aparecimento dessas manchas é dinâmico e também ocorre como conseqüência do processo de sucessão (Zaccarelli *et al.*, 2008). Manchas desocupadas podem ser colonizadas a qualquer momento ou ainda podem sofrer alterações devido a interferências na paisagem (mudanças no uso da terra).

#### **1.4.7 Fatores determinísticos X estocásticos**

A dinâmica de metapopulações é influenciada por quatro tipos de eventos estocásticos. Na escala local: a estocasticidade demográfica e a estocasticidade ambiental, que afetam separadamente cada população local. Na escala regional: a estocasticidade dos eventos de extinção-colonização e a estocasticidade regional, que afeta a metapopulação como um todo (Hanski & Gilpin, 1991).

É importante ressaltar que, embora os modelos metapopulacionais representem conseqüências de fatores determinísticos, a dinâmica de metapopulações é inerentemente estocástica porque os eventos de extinção e colonização são eventos estocásticos. No entanto, a maior parte dos modelos ignora a estocasticidade, analisando apenas o aspecto determinístico (Hanski, 2008).

## Sobre os efeitos dependentes de densidade

O crescimento de uma população (Booth & Figueira, 2008) é dependente da sobrevivência média, da migração e das taxas reprodutivas de seus membros. Tais variáveis dependem da densidade de indivíduos na população. A taxa de sobrevivência é geralmente dependente da densidade e é maior em densidades menores. Esse efeito ocorre em função de aceleração da resposta funcional por predadores ou pelo aumento da competição por recursos e por território (Booth & Figueira, 2008).

A dinâmica das subpopulações é governada por vários processos (Figura 06). Os indivíduos entram na população através do nascimento (natalidade) e da imigração, e a deixam como resultado da morte (mortalidade) e da emigração. Desses processos, a natalidade e a mortalidade são controladas pelo número de indivíduos que já estão presentes, pela densidade e pela disponibilidade de recursos.

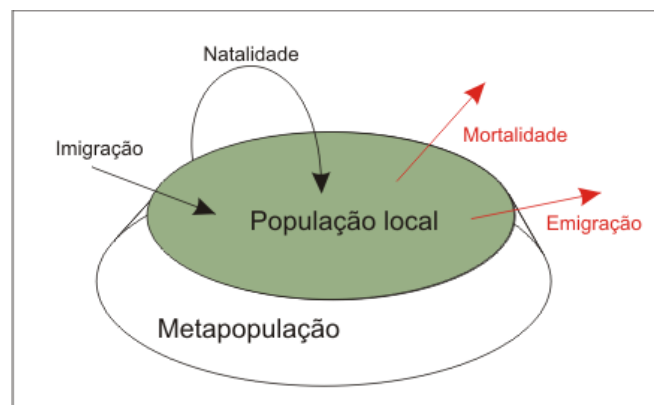


Figura 06. A abundância de indivíduos dentro de uma mancha de habitat é afetada pelos processos de natalidade, mortalidade, emigração e imigração.

A mortalidade é um dos processos ecológicos que mais afeta a dinâmica de populações. Muitas causas imediatas de mortalidade estão associadas positivamente ou negativamente com fatores antropogênicos (Sharov, 2008). A taxa de mortalidade é a medida da proporção de mortes por unidade de tempo. As subpopulações podem apresentar diferentes índices de mortalidade. Porém, é preciso considerar também que fatores dependentes de densidade são diferentes entre as diferentes escalas da paisagem.

## Sobre a fragmentação de habitat e suas conseqüências

Como resultado da expansão humana, muitas populações que anteriormente desfrutavam de movimento livre e contínuo através do habitat têm sido isoladas devido à fragmentação de habitat (Hanski, 1999). Esse processo restringe a dispersão e a troca genética (fluxo de genes). A construção de ‘corredores de migração’ entre essas áreas é uma solução para aumentar a interação entre subpopulações. Tais corredores são identificados e utilizados pelas espécies promovendo dispersão segura, migração e fluxo gênico de uma população para outra (Lookingbill *et al.* 2008).

Atendo-se às três abordagens teóricas aqui descritas para a teoria de metapopulações, foi elaborada a tabela abaixo na qual consta a comparação entre as principais abordagens teóricas existentes: Tabela 02. Principais características das abordagens teóricas sobre metapopulações.

Elementos / Modelos teóricos	Abordagem tradicional	Fonte e Sumidouro (PULLIAM, 1988)	Modelo Integrado de Conservação (HANSKI, 1991)	
<b>Processos Locais</b>	<b>Natalidade e Mortalidade</b>	Afetam o movimento de indivíduos	Crescimento da população é afetado pelas taxas vitais	Presente na dinâmica local, afeta o tamanho da população local
	<b>Emigração e Imigração</b>	Somam-se aos efeitos dos processos de natalidade e mortalidade, mas não estão explícitos no modelo	Emigração (na população fonte) e imigração (no sumidouro) são processos-chave no balanço entre as duas populações	Somam-se aos efeitos dos processos de natalidade e mortalidade, motivados por elementos densidade-dependentes (competição por território, fêmeas, recursos)
	<b>Capacidade de Suporte</b>	Pressupõe que fragmentos	É o ponto de mudança, que	É a chave para o processo de

<b>Processos locais</b>		ocupados têm a mesma capacidade de suporte	motiva a migração e define o status fonte/sumidouro	colonização das manchas vizinhas; é influenciado pelo tamanho da mancha e afeta o <i>fitness</i>
	<b>Sucesso reprodutivo</b>	Representado pela taxa de crescimento da população	Na mancha fonte, o sucesso reprodutivo é maior do que a mortalidade local	É maior nas manchas de maior qualidade e densidade populacional média
<b>Processos metapopulacionais</b>	<b>Extinção e colonização</b>	Pressupõe probabilidades iguais de extinção e colonização em todas as manchas	Não existe processo de extinção local da mancha fonte	Essencial na escala regional; manchas ocupadas e vazias (ocupadas emitem propágulos, vazias – ou foram ou extintas ou podem ser colonizadas a qualquer momento). A taxa de extinção é afetada pelo número de fragmentos de habitat ocupados.
	<b>Efeito resgate</b>	Ausente (a recolonização aumenta tanto com o número de manchas vazias quanto com as ocupadas)	É o mecanismo básico dessa abordagem, comparável ao processo de osmose/difusão	Presente  Mecanismo acelerado pela conectividade entre as manchas
	<b>Distribuição das manchas</b>	Aleatória, dois estados: ocupado	Adjacentes, ocupadas	Aleatória, afetado pela fragmentação da



		ou vazio		paisagem, dois estados: ocupado ou vazio
<b>Habitat</b>	<b>Qualidade</b>	Pressupõe que as manchas tenham a mesma qualidade	Uma mancha é boa (fonte) e outra é pobre/ ruim (sumidouro)	Manchas têm qualidades diferentes (heterogeneidade de habitat)
	<b>Número de manchas</b>	Infinito	Duas	Limitado pela escala regional
	<b>Tamanho</b>	Pressupõe que as manchas tenham igual tamanho	A mancha fonte pode ser maior ou menor que a sumidouro	Manchas têm diferentes tamanhos
	<b>Conectividade ( espacial / explícita)</b>	Espacialmente implícita	Espacialmente explícita	Espacialmente explícita, há o efeito da perda e da fragmentação de habitat
	<b>Elementos da paisagem e Conservação</b>	<b>Corredores de dispersão</b>	Não se aplica	Não se aplica
<b>Distância entre manchas</b>		Não se aplica	Não se aplica	É importante e afeta a taxa de colonização (relação da conectividade com a dinâmica regional de recolonização)
<b>Matriz da paisagem</b>		Não se aplica	Não se aplica	Presente, afeta o movimento dos

				indivíduos, facilita ou dificulta a dispersão
<b>Eventos determinísticos</b>  <b>X</b>  <b>Estocásticos</b>	<b>Estocasticidade ambiental</b>	Presente	Ausente	Presente
	<b>Estocasticidade demográfica</b>	Presente	Presente	Presente
	<b>Estocasticidade extinção - colonização</b>	Quanto maior é o número de manchas colonizadas, maior será o número de manchas extintas	Não se aplica	Presente (processos de <i>turnover</i> são diferentes em cada mancha)
	<b>Estocasticidade regional</b>	Não se aplica	Ausente	Presente

## 2. Metodologia

Em busca de desenvolver modelos qualitativos para representar três diferentes abordagens teóricas sobre metapopulações, as seguintes etapas foram realizadas:

- i) levantamento bibliográfico sobre os conceitos mais relevantes da dinâmica de metapopulações;
- (ii) levantamento bibliográfico sobre aplicações de modelos no contexto de ampliar a compreensão de conceitos ecológicos;
- (iii) processo de refinamento de conceitos relevantes durante o processo de modelagem, até chegar à implementação dos modelos em Garp3 e em DynaLearn;
- (iv) avaliação por especialistas dos modelos qualitativos produzidos no projeto, seguindo a metodologia descrita em Rykiel (1996), segundo o protocolo adotado pelo projeto DynaLearn, descrita neste trabalho;
- (v) e atividade experimental avaliação dos modelos desenvolvida com estudantes de ensino médio, envolvendo aulas expositivas, coleta de dados por meio de testes e questionários e atividades dirigidas de modelagem explorando o tema metapopulações (descrita em outros trabalhos).

### 2.1 Sobre a abordagem escolhida: O Raciocínio Qualitativo

Modelos são representações formais, abstratas e manipuláveis de sistemas físicos, a partir dos quais pode-se fazer simulações do comportamento do sistema, e ainda estabelecer comunicação sobre conhecimentos representados nos modelos entre pessoas que dominem a linguagem usada para a modelagem (Bredeweg *et al.*, 2007).

O conhecimento conceitual é importante para interagir com o ambiente, entender e explicar a estrutura e o funcionamento dos sistemas e também para entender equações e outras representações abstratas (Bredeweg *et al.*, 2009). A causalidade permite isolar os objetos e os eventos mais relevantes e estabelecer relações entre fatores para explicar o comportamento de um sistema.

O modelo conceitual é uma visão simplificada que torna explícita uma explicação das características básicas do sistema em estudo e que representa o raciocínio de alguém sobre um determinado fenômeno (Dresner & Stone, 2008). Assim, o modelo é tanto uma simplificação de um sistema complexo quanto uma expressão do entendimento do modelador. A modelagem conceitual inclui desde simples diagramas até modelos de simulação que representam a dinâmica e as relações de causa e efeito entre os componentes de um sistema.

Modelos conceituais podem ser implantados em diferentes formatos: desenhos, textos, figuras, diagramas, matrizes (Jørgensen & Bendoricchio, 2001) e até mesmo alguns modelos matemáticos (Grimm, 1994). Entretanto, alguns tipos de modelos conceituais são particularmente úteis para a tarefa de modelagem e ajudam na proposição de hipóteses e na decisão de sacrificar os detalhes para que as características gerais sejam mais facilmente compreendidas (Bredeweg *et al.*, 2009).

A atividade de modelagem tem sua base no interesse humano em entender o comportamento dos sistemas no passado e no futuro (Dodds, 2009). O poder de predição é um componente profundo da natureza humana, e os cientistas têm formalizado esse desejo em um dos maiores esforços da humanidade (Dodds, 2009). O raciocínio qualitativo, que é uma área da inteligência artificial (Bredeweg *et al.*, 2007), investiga como este aspecto da inteligência humana pode ser automatizada em computadores.

Modelos qualitativos são definidos como modelos que aperfeiçoam o entendimento sobre os sistemas e seu comportamento (Bredeweg & Salles, 2009). Estes podem ser usados como ferramentas para capturar e formalizar o conhecimento com diversas finalidades, tais como a modelagem pré-matemática e a educação. De modo geral, os modelos representam as conseqüências das afirmações que são verdades para o modelador e tais representações podem ser transformadas em simulações de computador, por meio das quais pode-se investigar as conseqüências daquilo que se acredita ser verdadeiro (Grimm, 1994).

O conhecimento teórico de sistemas em estudo pode ser representado com a ajuda de modelos conceituais, ou ainda, quando há dificuldade para se obter dados, ou para fazer experimentos, que é o caso da ecologia (Salles & Bredeweg, 2004). Uma das vantagens dos modelos qualitativos é o **fato destes serem ‘animados’, sendo capazes de capturar os aspectos dinâmicos de um sistema através do raciocínio sobre as quantidades que mudam ao longo do tempo**, em situações em que o conhecimento sobre o sistema que se tem é esparso ou incompleto, ou simplesmente não está disponível e sem contar com informações numéricas (Bredeweg & Salles, 2009).

### *2.1.1 Modelos qualitativos centrados em processos*

Uma das abordagens mais importantes em Raciocínio Qualitativo é a Teoria Qualitativa dos Processos (TQP) (Forbus, 1984). Modelos qualitativos construídos de acordo com essa abordagem têm a noção de *processo* como causa principal de mudanças no sistema. Além disso, explicitamente mostram relações de causa e efeito (causalidade) e, sem usar números ou expressões numéricas, partem da representação da estrutura para inferir o comportamento do sistema (Forbus, 1996). Um modelo típico de raciocínio qualitativo tem como *input* um cenário e produz como *output* um grafo de estados que captura todos os estados qualitativamente distintos que um sistema pode manifestar (Bredeweg *et al.*, 2009).

O cenário é, neste caso, uma descrição inicial do sistema que está sendo investigado, que mostra a estrutura (ou parte da estrutura) do sistema, algumas variáveis essenciais e seus valores iniciais, a partir das quais os valores de outras variáveis pode ser calculado. O grafo de estados consiste num conjunto de estados e nas transições entre eles. Um estado se refere a um comportamento qualitativo único que o sistema em investigação pode manifestar e cuja duração pode ser um instante ou um intervalo de tempo (Bredeweg & Salles, 2009).

A transição entre estados especifica como um estado de comportamento pode se transformar em outro, a partir de mudanças nos valores das variáveis. As sequências de estados e respectivas transições constituem as chamadas trajetórias de comportamento. O grafo de estados reúne o conjunto de comportamentos do sistema possíveis, dadas as condições iniciais descritas no cenário, o que é conhecido como *envisionment* ou visualização (Forbus, 1984). Para construir o grafo de estados, a máquina de inferências do software de simulação qualitativa (no presente caso, *Garp3* e *Dynalearn*) utiliza uma biblioteca de *fragmentos de modelo* (Bredeweg *et al.*, 2009). Esses fragmentos representam porções de conhecimento que, dependendo da estrutura do sistema mostrada no cenário, serão incorporados automaticamente pelo simulador durante a simulação, por meio de um mecanismo conhecido por ‘satisfação de restrições’ – a situação descrita no cenário inicial e nos estados subseqüentes restringe os fragmentos de modelo que podem ser acrescentados à descrição dos novos estados. Essa abordagem baseada na combinação de fragmentos de modelo selecionados para compor modelos de simulação é conhecida por *modelagem composicional* (Falkenhainer & Forbus, 1996).

Na TQP, os fenômenos que governam o sistema são representados por um conjunto finito de influências (Forbus, 1984). Uma influência é a relação causal direcionada entre duas variáveis: a influenciadora e a influenciada. E existem dois tipos de influência: diferencial e funcional. A influência diferencial especifica a taxa de mudança (derivada de primeira ordem) da variável influenciada e é uma função do influenciador. As influências funcionais transferem para as variáveis influenciadas as conseqüências da mudança no sistema, causadas pela influência diferencial.

Na TQP, as influências diferenciais são chamadas influências diretas (representadas por I+ e I-). Tipicamente as influências diferenciais representam os efeitos dos processos (Forbus, 1984). Por exemplo, no processo de evaporação, a quantidade de água líquida é negativamente influenciada diretamente pela taxa de evaporação. A propagação desse efeito direto do processo é transmitida, por exemplo, para a variável *pressão*, exercida sobre o fundo do recipiente, por meio de uma influência funcional, denominada proporcionalidade qualitativa (P+ ou P-). Os principais elementos de um modelo qualitativo são apresentados no mapa conceitual abaixo (Figura 7):

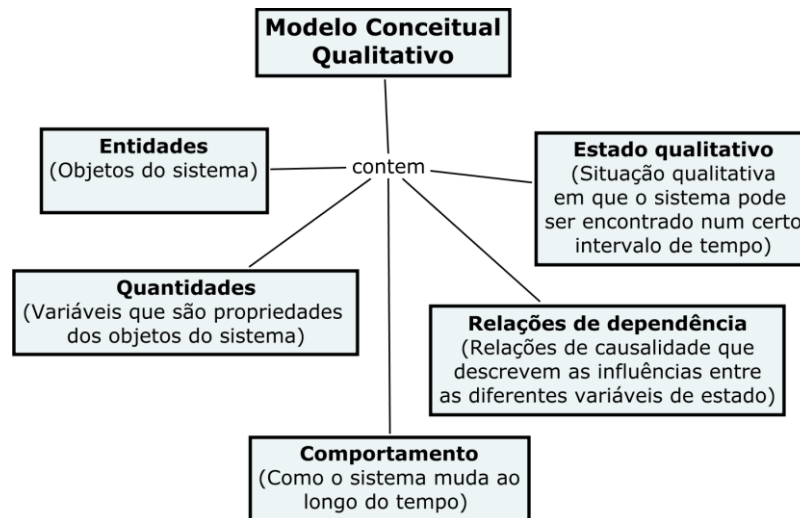


Figura 07. Mapa conceitual sobre quais são os principais componentes de um modelo.

### 2.1.2 Como construir um modelo qualitativo

A construção de modelos envolve a transformação de idéias gerais e primárias em representações formais específicas (Bredeweg *et al.*, 2009). De acordo com Bredeweg *et al.* (2008), as seis etapas para a construção de modelos qualitativos são (Figura 8):

1. Orientações e especificações iniciais: estabelecer o que vai ser modelado, porque e como.
2. Seleção do sistema e da estrutura do modelo: identificação do sistema-alvo e de seus elementos constitutivos.
3. Comportamento global: especificação geral do comportamento que o modelo deverá capturar.
4. Detalhamento da estrutura do sistema e de seu comportamento: especificação detalhada do comportamento a ser capturado.
5. Implementação: criação do modelo propriamente dito no software de modelagem (Garp3 ou DynaLearn), simulação do modelo, depuração de possíveis falhas e erros de modelagem para aprimorar e otimizar o modelo e para obter os resultados esperados.
6. Documentação do modelo: descrição do modelo e apresentação das justificativas pertinentes encontradas na literatura ou decisões tomadas, guiadas pelo bom senso e experiência do modelador.

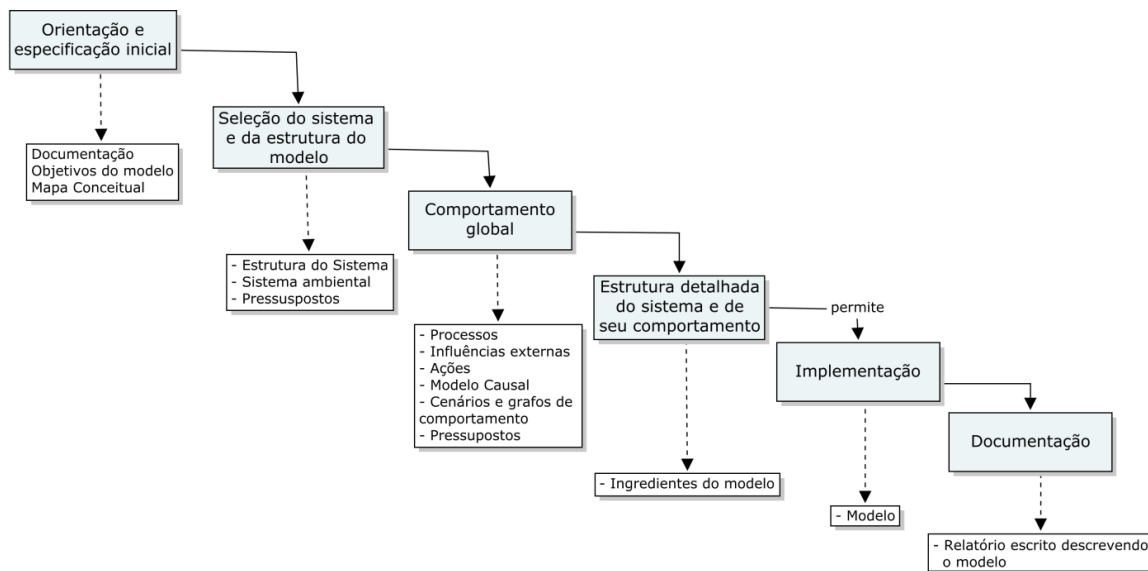


Figura 08. Abordagem estruturada para a construção de modelos qualitativos (adaptado de Bredeweg *et al.*, 2008).

## 2.2 Ingredientes do Modelo

Conhecimentos científicos e os detalhes do sistema em estudo são explicitamente representados no modelo. **Entidades** representam os objetos que constituem o sistema que está sendo modelado (por exemplo: população, habitat, ecossistema, etc.). **Configurações** são as relações entre as entidades e especificam como elas estão relacionadas na natureza. Juntas, entidades e configurações representam a estrutura do sistema e formam o esqueleto de qualquer modelo (Bredeweg *et al.*, 2009). **Agentes** são utilizados para modelar entidades fora do sistema, que colocam influências exógenas sobre o sistema mas não são afetadas por este. **Quantidades** representam as características variáveis das entidades, ou seja, propriedades do sistema representado que apresentam valores variáveis (por exemplo: número de indivíduos, taxa de natalidade, taxa de mortalidade, etc. (Bredeweg *et al.*, 2009)).

**Espaços quantitativos** representam possíveis valores qualitativos assumidos por uma quantidade, ordenados como conjunto de pontos e intervalos alternados. Cada quantidade tem dois valores e, portanto, dois espaços quantitativos associados: um definido para representar a **magnitude** da variável (ex., {pequeno, médio, grande}), e o outro, que é um espaço quantitativo padrão ({negativo, zero, positivo}) para mostrar o comportamento (decrecente, estável ou crescente, respectivamente) da **derivada**. Por exemplo, pode-se dizer que em determinado estado o volume de água em um container é pequeno e está aumentando:  $Volume = < \text{pequeno, positivo} >$  (Bredeweg *et al.*, 2009).

**Dependências** são as relações existentes entre quantidades, entre espaços quantitativos ou valores específicos, e incluem as relações diretas e indiretas, as desigualdades e as correspondências.

**Pressupostos** são uma ferramenta utilizada para incluir ou retirar fragmentos de modelo contendo detalhes específicos do modelo (por exemplo: um fragmento de modelo mostrando que ‘durante a seca, o volume de água do rio é menor ou igual a *pequeno*’, e que só é aplicável quando o modelo ou a simulação mostra uma situação de seca).

Os cenários e os fragmentos de modelo são construídos com os ingredientes mencionados acima. Os cenários descrevem o estado inicial de um sistema, e os fragmentos de modelo, reunidos em uma “biblioteca”, construídos com entidades, configurações, quantidades, dependências e com os valores atribuídos para as quantidades, por sua vez codificam o conhecimento disponível sobre o sistema. Durante a simulação, a partir das especificações contidas no cenário, o simulador qualitativo (Garp3 ou DynaLearn) combina fragmentos de modelo para constituir as descrições do sistema em cada estado (Bredeweg *et al.*, 2009).

Nos fragmentos de modelo, os ingredientes de modelagem são modelados como condições e conseqüências (Bredeweg *et al.*, 2009). Abaixo seguem duas tabelas (03 e 04) que relacionam os conceitos referentes aos principais ingredientes utilizados para construir os modelos qualitativos e os resultados das simulações produzidos pelos softwares de raciocínio qualitativo: Garp3 (***General Architecture for Reasoning in Physics***) e DynaLearn (Bredeweg *et al.*, 2010), utilizados neste trabalho. A Figura 09 mostra a estrutura de funcionamento do Garp3 para a simulação de modelos qualitativos que foram construídos neste trabalho.

Tabela 03. Ingredientes usados em Garp3 e em DynaLearn para a construção de modelos qualitativos (adaptado de Bredeweg *et al.*, 2010).

<b>Ingrediente</b>	<b>Descrição</b>
<b>Entidade</b>	Objetos físicos ou conceitos abstratos que constituem um sistema.
<b>Agente</b>	Entidades externas que influenciam o sistema (sem serem afetadas por ele).
<b>Pressuposto</b>	São etiquetas que indicam as condições para que uma dada situação seja verdade.
<b>Configurações</b>	Relações estruturais entre as quantidades.
<b>Quantidades</b>	Características de entidades que podem assumir valores diferentes, representadas como variáveis. Seu valor qualitativo é representado pela combinação de dois valores: magnitude da quantidade e derivada (direção da mudança).
<b>Espaço quantitativo</b>	Conjunto de possíveis valores a serem assumidos por uma quantidade.
<b>Influências diretas</b>	Representam os efeitos de processos, a causa primária da mudança. Quando ativas, são medidas por meio de taxas (quantidade de variação na unidade de tempo), cujos efeitos, negativos (I-) ou positivos (I+), alteram os valores de



	variáveis de estado. Nesse sentido, influências diretas são representações qualitativas de equações diferenciais ordinárias.
<b>Proporcionalidades qualitativas</b>	Propagam as mudanças causadas pelas influências diretas (P+ e P-), determinando os valores das derivadas das quantidades influenciadas. Matematicamente, são representações qualitativas de funções monotônicas.
<b>Correspondência</b>	Relações que especificam a ocorrência de valores qualitativos que podem ser equiparados (Q, para correspondências de todos os valores do espaço quantitativo; V, para correspondências entre dois valores específicos).
<b>Desigualdades</b>	Relações de desigualdade (<, ≤, =, ≥, >), de subtração e adição.
<b>Cenário</b>	Estado inicial do sistema.
<b>Fragmento de modelo</b>	Porção reutilizável de conhecimento, composto de múltiplos ingredientes.

Tabela 04. Resultados da simulação dos modelos de Raciocínio Qualitativo usados no Garp3 e no DynaLearn (adaptado de Bredeweg *et al.*, 2010).

<b>Ingrediente</b>	<b>Descrição</b>
<b>Estado</b>	Situação específica de um sistema modelado que reflete um comportamento qualitativo único que perdura por um instante ou um intervalo de tempo.
<b>Grafo de estados</b>	Conjunto de estados e as possíveis transições entre eles.
<b>Trajétoria de comportamento</b>	Uma seqüência específica de estados sucessivos dentro do grafo de estados.
<b>Histórico de valores</b>	Diagrama que representa a quantidade dos valores para uma seqüência de estados.
<b>Histórico de equações</b>	Relações ordinais utilizadas entre as variáveis para uma seqüência de estados.
<b>Modelo causal</b>	Diagrama que representa as relações causais entre as quantidades (influências e proporcionalidades) ativas em um específico estado de comportamento.

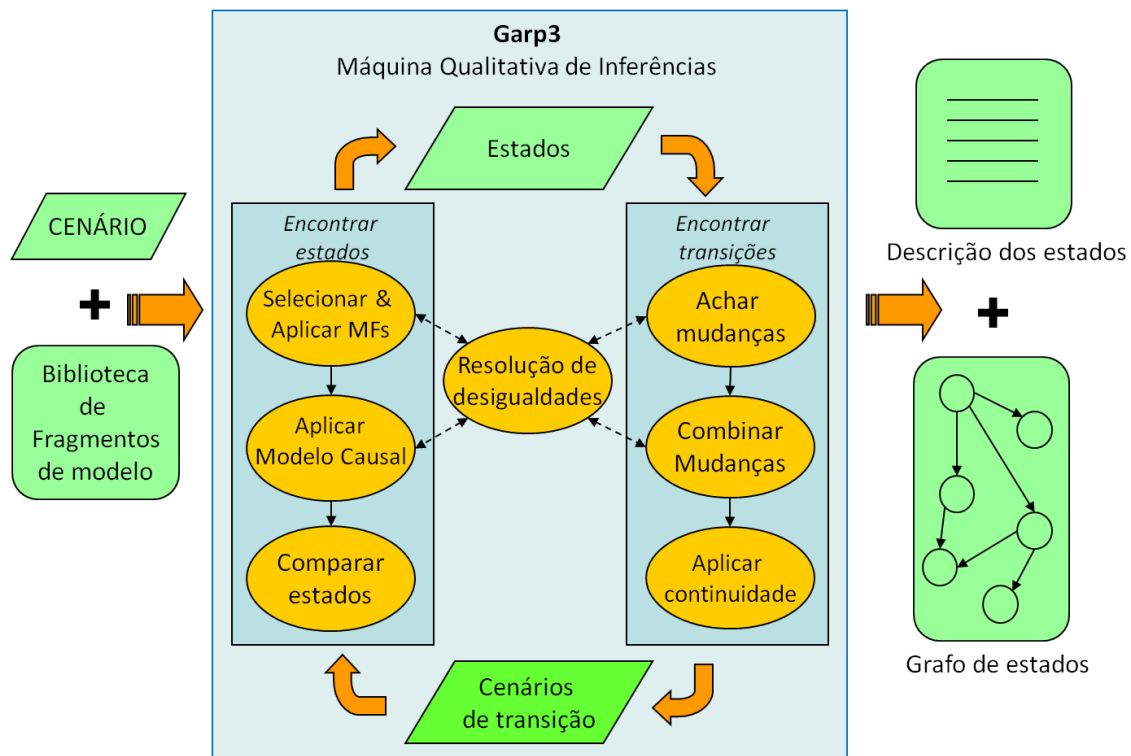


Figura 09. Visão geral do funcionamento do Garp3. As duas principais ações (inferências) do software são: definir estados e achar as transições entre eles. A simulação precisa ter como input os cenários e a biblioteca de fragmentos de modelo, e vai produzir como output o grafo de estados. A partir dele é possível ver os valores para uma dada trajetória do sistema e também o modelo causal (que mostra influências diretas e proporcionalidades e outras relações entre as variáveis) em cada estado da simulação (adaptado de Bredeweg *et al.* 2009).

### 2.3 Sobre o conhecimento qualitativo

Pesquisa e desenvolvimento em Raciocínio Qualitativo têm por objetivo automatizar o raciocínio sobre as propriedades do mundo físico que mudam ao longo do tempo (Forbus, 1996). Deve-se incluir no modelo apenas as distinções qualitativas essenciais para resolver uma tarefa específica de um determinado sistema de interesse (Bredeweg & Salles, 2009). Desse modo, busca-se obter uma representação limitada, que permite fazer uma interpretação intuitiva do sistema e de seu comportamento. Uma questão importante para modelos em RQ é a maneira como o sistema é descrito durante sua fase estática, ou seja, sem que ainda tenha sofrido alguma mudança.

A noção de mudança é sutil, porque os valores numéricos das variáveis podem mudar, enquanto que, do ponto de vista qualitativo, o comportamento do sistema continua o mesmo. Por exemplo, entre as temperaturas de solidificação e de evaporação, a água permanece no estado líquido.

No raciocínio qualitativo, a representação do tempo está estritamente relacionada com a sequência de estados e a representação dos valores das quantidades. Nos modelos, o valor qualitativo é representado como o par <magnitude, derivada> e as mudanças de valores qualitativos refletem a

passagem do tempo. Dada uma trajetória de comportamento, coisas que acontecem em um determinado estado ocorrem depois daquelas que apareceram em estados anteriores, e antes daquelas que ocorrem em estados posteriores (Bredeweg *et al.*, 2010). Além disso, é possível modelar fenômenos que ocorrem depois que certos requisitos tenham sido atendidos (por exemplo, o líquido contido em um container transborda depois que ultrapassa o valor máximo de altura do container).

### 2.3.1 Causalidade

Ser capaz de realizar interpretações causais e inferir quais as conseqüências de um processo ou de um conjunto deles é essencial para o entendimento de um sistema (Bredeweg & Salles, 2009). O RQ dispõe de primitivos de modelagem para relacionar automaticamente o conhecimento causal em **influências diretas** e **proporcionalidades qualitativas**. As influências diretas são consideradas como a causa inicial de mudança e representam os processos (Forbus, 1984).

A magnitude da quantidade fonte determina a derivada da quantidade alvo. A influência direta I+(Q2,Q1) afeta a magnitude da quantidade Q2, que vai aumentar se a magnitude da taxa Q1 for positiva; vai diminuir se for Q1 negativa; e poderá ainda permanecer estável se Q1 for igual a zero (considerando que não exista outra relação causal afetando Q2). Se a influência direta é negativa (I-), ocorre o oposto (Bredeweg & Salles, 2009).

As proporcionalidades representam relações causais entre duas quantidades, e o efeito delas envolve apenas as derivadas da quantidade influenciadora e da quantidade influenciada. Assim, a proporcionalidade P+(Q3, Q2) afeta Q3, a qual aumentará (derivada positiva) se Q2 estiver aumentando (derivada positiva); Q3 diminuirá (derivada negativa) se Q2 estiver diminuindo (derivada negativa); e permanecerá estável (derivada zero) se Q2 assim permanecer (considerando que não exista outra relação causal afetando Q3). Em resumo, quando a proporcionalidade é positiva (P+), as duas quantidades variam na mesma direção; e quando a proporcionalidade é negativa (P-), as duas quantidades variam em direções opostas.

De acordo com a Teoria Qualitativa dos Processos descrita por Forbus (1984), a influência direta positiva, por exemplo, I+(Q1, Q2), representa a equação diferencial:  $dQ1/dt = \dots + Q2 \dots$  e influência indireta negativa I-(Q1, Q4) corresponde à expressão qualitativa da equação matemática  $dQ1/dt = \dots - Q4 \dots$ . Já a proporcionalidade qualitativa implementa a idéia de que existe uma função  $f(x)$  que determina Q2, a qual é uma função monotônica (estritamente crescente ou estritamente decrescente).

A cadeia de causalidade é construída pela combinação de influências diretas e proporcionalidades. Por exemplo, o modelo {I+(Q2,Q1) ; e P+(Q3, Q2)} representa a cadeia

$$Q1 \rightarrow Q2 \rightarrow Q3.$$

### 2.3.2 Resolução de influências

Muitas influências diretas podem afetar uma mesma variável. Nesse caso, os valores das magnitudes das quantidades que estão exercendo influência têm de ser comparadas, para determinar qual é a influência dominante. Quando todas as influências têm o mesmo sinal, o resultado pode ser determinado facilmente. Quando as influências têm sinais opostos, gera-se uma ambigüidade, a menos que seja possível estabelecer qual das influências é maior. Suponha que a variável  $Q$  seja simultaneamente influenciada por  $R_1$  e  $R_2$ , e que  $R_1$  e  $R_2$  tenham um valor qualquer no intervalo {positivo}, tal que:  $I?(Q,R_1)$  e  $I?(Q,R_2)$ . A Tabela 4 abaixo mostra os possíveis resultados. Por exemplo, tomando-se as quatro células ao alto, do lado esquerdo da Tabela 5, se a influência de  $R_1$  é negativa,  $I-(Q,R_1)$ , e a influência de  $R_2$  também é negativa,  $I-(Q,R_2)$ , então a derivada de  $Q$  será negativa e esta quantidade vai diminuir.

Tabela 05. Cálculo qualitativo das influências diretas (adaptado de Bredeweg & Salles, 2009)

R1 / R2	-	0	+
-	-	-	?*
0	-	0	+
+	?*	+	+

\* ambigüidade na resolução das influências diretas

Ambigüidades na resolução de influências diretas podem ser solucionadas com a ajuda de desigualdades ( $<$ ,  $\leq$ ,  $=$ ,  $\geq$ ,  $>$ ). Por exemplo, se  $I+(Q,R_1)$  e  $I-(Q,R_2)$  e se  $R_1 > R_2$ , então pode-se dizer que  $Q$  terá derivada positiva e vai aumentar; se  $R_1 = R_2$ , a derivada de  $Q$  será zero e a variável permanecerá estável; se  $R_1 < R_2$ ,  $Q$  terá derivada negativa e vai diminuir.

A resolução de influências envolvendo proporcionalidades é mais complexa, visto que há muito menos informação sobre as relações descritas por  $P_s$ . Por exemplo, se  $P?(Q,X_1)$  e  $P?(Q,X_2)$ , não importa se a magnitude de  $X_1$  é  $>$ ,  $=$ , ou  $<$  que a magnitude de  $X_2$ . O que conta aqui é se as derivadas dessas quantidades têm o mesmo sinal ou sinais diferentes. Assim, se  $P+(Q,X_1)$  e  $P+(Q,X_2)$  e as derivadas de ambas  $X_1$  e  $X_2$  tiverem o mesmo sinal,  $+$  (ambas crescendo) ou  $-$  (ambas decrescendo), a derivada de  $Q$  terá o mesmo sinal e direção de mudança (respectivamente crescendo ou decrescendo). Se as derivadas de ambas  $X_1$  e  $X_2$  tiverem sinais opostos, a direção de mudança de  $Q$  é ambígua. A maneira de resolver essa ambigüidade é estabelecer, usando desigualdades entre derivadas, estabelecer com clareza qual das derivadas é maior, a de  $X_1$  ou a de  $X_2$ .

*Correspondências* são restrições que podem ser colocadas entre os valores das quantidades e entre magnitudes específicas. Existe uma diferença muito sutil entre correspondências e desigualdades, ou seja, duas quantidades podem ter o mesmo valor qualitativo para as magnitudes e não serem iguais. Por exemplo, o número de baleias é *grande* e o número de peixes que servem de alimento para essas baleias também é *grande*... Neste caso, as quantidades podem ter o mesmo valor qualitativo de magnitude, mas ainda assim serem desiguais porque em um determinado *intervalo* uma quantidade pode ser *maior* ou *menor* do que outra e terem o mesmo nome (Bredeweg & Salles, 2009).

## 2.4 Fragmentos de modelo: biblioteca e reusabilidade

Um dos aspectos mais peculiares da modelagem qualitativa é a construção de bibliotecas de fragmentos de modelo reutilizáveis a partir das quais muitos modelos podem ser gerados automaticamente, por meio de um técnica conhecida por *modelagem composicional* (Falkenhainer & Forbus, 1996). Essa abordagem, além de dar grande flexibilidade ao processo de construção de modelos, permite ainda que visões diferentes e, muitas vezes conflitantes sobre o mesmo fenômeno, convivam na mesma biblioteca de fragmentos de modelo.

Por exemplo, um conjunto de poucos fragmentos de modelo relativos a conhecimentos básicos sobre a dinâmica de populações (a descrição dos processos de natalidade, mortalidade, imigração e emigração) permitiram a construção de uma teoria qualitativa da dinâmica de populações, que pode ser reutilizada para representar a dinâmica de duas ou mais populações. Desse modo, foi possível, com o apoio de alguns fragmentos de modelo adicionais, representar interações interespecíficas entre duas populações (Salles *et al.*, 2003), sucessão ecológica em comunidades de cerrado sob influência de queimadas envolvendo três grupos funcionais (Salles & Bredeweg, 2006) e relações entre quatro populações que formam o sistema da horta de formigas (Salles *et al.* 2006).

Fragmentos de modelo são construídos de modo a expressar as condições para que fenômenos específicos venham a ocorrer e conseqüências da incorporação desses fenômenos ao modelo de simulação. Dessa forma, fragmentos de modelo e podem ser vistos como regras do tipo (SE... [condições, em Garp3 e DynaLearn modeladas em vermelho] e ENTÃO... [conseqüências, geralmente modeladas em azul]. Se o cenário preenche as condições especificadas em um dado fragmento de modelo, esse fragmento se torna ativo, e os ingredientes representados como conseqüência dos fragmentos são introduzidos na descrição da situação inicial (Bredeweg *et al.*, 2010).

O modelo completo será a combinação dos ingredientes de modelagem e de 'porções de conhecimento' sobre um dado sistema representado por seus aspectos mais relevantes ou através de elementos exemplares de um dado conhecimento genérico (Bredeweg *et al.*, 2010). Durante a

simulação, fragmentos ativos adicionam conhecimentos para a descrição de cada estado. A medida em que a simulação progride, alguns fragmentos de modelo são retirados e outros, adicionados para a descrição de novos estados.

Dessa forma, cada estado contém informações sobre a *estrutura física*, as *quantidades e seus valores*, as *relações de desigualdade* e de *causalidade* que lhe conferem caráter único como descrição do sistema, válida durante certo período de tempo (Bredeweg *et al.*, 2010).

## 2.5 Sobre o DynaLearn

É reconhecido o valor, para o desenvolvimento do aprendizado, da solução de problemas que exploram aspectos diversos do tópico em estudo (Hyerle, 2010). A modelagem, atividade tipicamente focada na solução de problemas, é considerada fundamental para cognição humana e para a investigação científica (Bredeweg *et al.*, 2009). É útil para ajudar na expressão e na externalização do conhecimento, para visualizar e testar componentes de uma teoria.

DynaLearn (<http://hcs.science.uva.nl/projects/DynaLearn/>) é um software projetado com o objetivo de ajudar estudantes e pesquisadores na construção de seus próprios modelos, e, desse modo, construir interpretações e representações formais da estrutura e do comportamento dos sistemas, em qualquer área do conhecimento. No projeto DynaLearn, o foco está colocado na solução de problemas e, como prova de conceito, utiliza o currículo de ciências ambientais (Bredeweg *et al.*, 2010).

Os modelos sobre metapopulações aqui descritos foram implementados em DynaLearn, e atividades de avaliação desses modelos foram realizadas com estudantes manipulando DynaLearn. A descrição completa dos modelos e das atividades de avaliação desenvolvidas pode ser encontrada em Salles *et al.* (2010).

## 2.6 Validação dos modelos

Um modelo validado é aquele que “*supre uma boa representação dos processos reais que ocorrem no sistema natural*”, conforme definição da Agência Internacional de Energia Atômica (AIEA). No entanto, essa representação da realidade não é nem mesmo uma possibilidade teórica, segundo

Oreskes *et al.* (1994). Se fosse possível ter acesso completo às partes e aos processos envolvidos num fenômeno natural, certamente a atividade de modelagem se tornaria obsoleta.

Bons modelos são aqueles que podem corroborar um conjunto de hipóteses, e elucidar discrepâncias entre outros modelos. Modelos também podem ser usados para a exploração de cenários alternativos e para investigar diferentes aspectos causais que podem ser esclarecidos por meio de mais estudos. O valor primordial dos modelos é *heurístico*. Modelos são representações úteis para guiar futuros estudos e não estão sujeitos a prova e a confirmação (Oreskes *et al.*, 1994).

Ainda de acordo com Oreskes *et al.* (1994), a principal motivação para a modelagem é a falta de acesso, tanto no espaço quanto no tempo, ao fenômeno de interesse. Avaliar o modelo também é decidir o seu nível de adequação ao propósito para o qual ele foi criado e, é claro, avaliar sua correspondência com o mundo real. Por isso, a modelagem é hoje uma tarefa imprescindível para a realização de experimentos, para investigação teórica, para o melhor entendimento de fenômenos naturais e para a tomada de decisões.

### **2.6.1 Sobre a validação dos modelos qualitativos**

Na etapa de planejamento, a tarefa de desenvolver modelos qualitativos requer que o modelador pense cuidadosamente sobre o sistema de interesse, selecionando as entidades e as quantidades que melhor representam o comportamento a ser estudado. Também é importante escolher espaços quantitativos adequados, os quais devem ter significado relevante para representar as diferentes variáveis em ecologia (Bredeweg & Salles, 2009).

Após a construção dos modelos, é importante validá-los. A validação consiste de três etapas principais: validação *conceitual*, validação *operacional* e validação *dos dados* (Rykiel, 1996). Considerando que os modelos qualitativos aqui descritos não utilizam dados numéricos, a terceira etapa torna-se desnecessária. A validação conceitual envolve a tarefa de avaliar se o modelo fornece explicações científicas aceitáveis para as relações de causa e efeito nele encontradas. Esse tipo de validação é feita por meio de consulta à bibliografia disponível e a especialistas. O modelo é considerado válido conceitualmente quando é possível demonstrar que as teorias e os pressupostos representados no modelo estão corretos ou são ao menos justificáveis.

A validação operacional julga: a representação correta dos conceitos; se o comportamento das quantidades muda de acordo com as relações de dependência e desigualdade presentes no modelo; se o modelo causal está correto (se produz todos os valores esperados durante a simulação); a capacidade exploratória do modelo em diferentes cenários; e, por fim, a representação se a representação do sistema e de seu comportamento estão corretos (Rykiel, 1996).

Duas das técnicas de validação, citadas por Rykiel (1996) e relevantes para este trabalho, são a validação preditiva e o exame das capacidades exploratórias. A primeira requer aferir se as previsões do modelo coincidem com o comportamento observado do sistema real. Esta atividade é considerada também como um teste de hipótese. O segundo envolve averiguar se a cadeia de causalidade está representada corretamente, se o vocabulário é adequado e se o modelo é útil para explicar certos comportamentos produzidos, para então considerar válido o modelo.



### 3. Produtos

#### 3.1 Modelos sobre metapopulações

A demanda existente hoje (Hanski & Gaggiotti, 2004) é por uma família de modelos, que incorporem diferentes conjuntos de detalhes e que permitam explorar os processos e os mecanismos básicos envolvidos na dinâmica de metapopulações. Modelos básicos são necessários porque percepções gerais são difíceis de serem extraídas de simulações muito complexas. Os principais processos para o entendimento da teoria de metapopulações são apresentados na Figura 10.

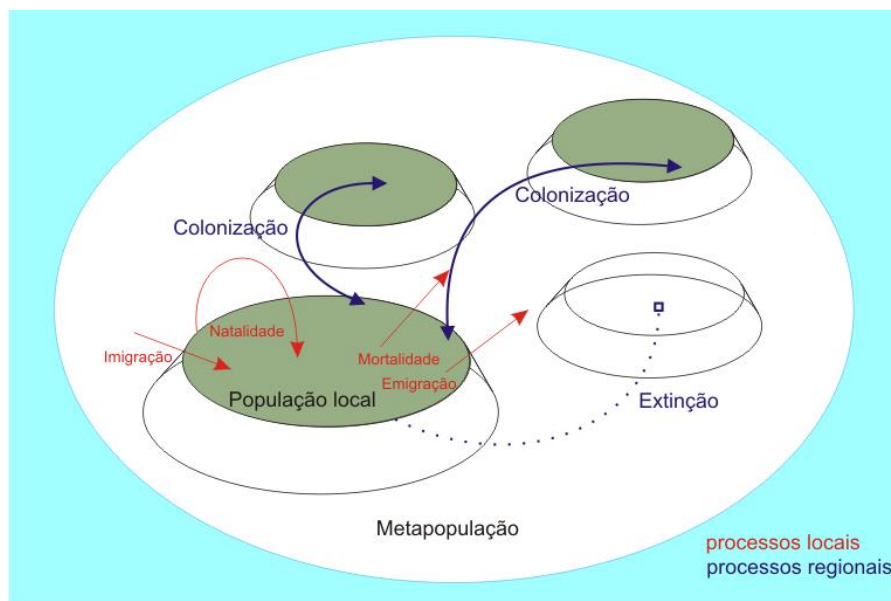


Figura 10. Processos básicos envolvidos na dinâmica de metapopulações.

#### 3.1 Descrição de modelos qualitativos sobre metapopulações

##### *Estrutura geral*

Três modelos de raciocínio qualitativo foram desenvolvidos para capturar elementos básicos da estrutura e da dinâmica de metapopulações. Os modelos, apresentados nesta seção, capturam a maior parte dos fenômenos ecológicos citados na revisão de literatura (seções 1 e 2) e geram previsões importantes sobre o comportamento dessas unidades populacionais. A ideia de modelar a dinâmica de metapopulações deve levar em consideração o fato de que as populações são influenciadas pelos seus processos internos básicos. Se uma população tem a capacidade de afetar outra, isso ocorrerá por meio dos processos de natalidade e de mortalidade, que determinam a taxa de crescimento da população (Salles & Bredeweg, 2006).

Segue abaixo uma relação contendo alguns dos pressupostos presentes nos modelos de metapopulações:

Tabela 06 – Pressupostos presentes nos diferentes modelos qualitativos de metapopulações propostos por Hanski (1999).

---

O sucesso reprodutivo dos indivíduos dentro da população depende da qualidade do habitat e de relações dependentes de densidade

Nem todos os habitats têm qualidade igual, e sua colonização depende da capacidade de adaptação de cada espécie

A dinâmica da população local é dependente de densidade

A dinâmica interna de cada fragmento de população é independente do que ocorre nas demais manchas de habitat

Processos limitados de dispersão conectam as subunidades populacionais, podendo causar recolonização de habitats vazios e o resgate de populações depauperadas

A manutenção da metapopulação depende mais dos movimentos de migração que dos processos locais de natalidade e de mortalidade

---

Os modelos de metapopulação aqui descritos têm conceitos e elementos em comum, os quais foram utilizados em diferentes contextos para representar três abordagens teóricas diferentes. Abaixo seguem alguns dos principais conceitos utilizados na construção dos modelos e seu significado.

Tabela 07. Principais conceitos presentes nos modelos de metapopulações (adaptado de Hanski & Gilpin, 1991)

<b>Termo</b>	<b>Sinônimo e definição</b>
<b>Mancha</b>	(Mancha de habitat, área da população, localidade) A área delimitada espacialmente na qual a população local vive e se reproduz
<b>População local</b>	(Fragmento de população, subpopulação, subunidade populacional) Conjunto de indivíduos que tem alta probabilidade de interagir entre si
<b>Turnover</b>	(Dinâmica de colonização-extinção) Extinção das populações locais e estabelecimento de novas populações em manchas de habitat vazias por meio da dispersão de indivíduos de outras manchas já habitadas.
<b>Metapopulação</b>	Conjunto de populações que interagem por meio do movimento de indivíduos entre diferentes manchas de habitat
<b>Escala de tempo</b> característica da dinâmica de metapopulações	É a menor taxa de extinção entre populações locais
<b>Efeito resgate</b>	É a entrada contínua de indivíduos vindos de outras manchas, fenômeno que impede a extinção local em populações pequenas.
<b>Persistência da Metapopulação</b>	O período do tempo que uma metapopulação sobrevive, ou seja, o intervalo de tempo até que a última população local seja extinta

### 3.1.2.2 Pressupostos dos modelos

As principais abordagens existentes na literatura para a dinâmica de metapopulações foram representadas em três modelos: 1) Abordagem Tradicional de Levins; 2) Fonte e Sumidouro (Pulliam, 1988) e 3) Modelo Integrado de Conservação (baseado em idéias de I. Hanski, 1991-2004). Os principais pressupostos assumidos na construção e implementação de cada um deles segue abaixo (Tabela 08).

Tabela 08. Principais pressupostos adotados nos modelos de metapopulações

<b>Modelo</b>	<b>Modelo</b>	<b>Modelo</b>
<b>Tradicional de Levins</b>	<b>Fonte e Sumidouro</b>	<b>Integrado de Conservação</b>
A dinâmica de ocupação das manchas é resultado do balanço entre os eventos de <b>extinção e de colonização</b>	Os processos vitais básicos ( <b>natalidade e mortalidade</b> ) influenciam a taxa de crescimento, a qual determina o tamanho da população.	A <b>qualidade do habitat</b> representa qualitativamente a adequação do habitat que vai facilitar o crescimento e a sobrevivência da população na mancha local.
<b>As relações dependentes de densidade estão representadas pelo efeito da ocupação sobre os eventos de colonização e de extinção</b> afetando o movimento dos indivíduos	O movimento de indivíduos se dá por meio da emissão de propágulos da população fonte na matriz da paisagem	Tanto os processos vitais básicos como os processos migratórios <b>somados</b> aos efeitos da qualidade do habitat e da capacidade de suporte da mancha afetam o número de indivíduos na escala local
O <i>turnover</i> de colonização e extinção é representado com relação à <b>taxa de ocupação</b> (ocupância)	A emigração de indivíduos da fonte recupera a população da mancha sumidouro quando o tamanho desta está em declínio	As principais variáveis exógenas que afetam o tamanho da população local <b>são a variabilidade ambiental e os fatores estocásticos</b>
Os eventos de colonização e extinção são randômicos, ou seja, têm o comportamento estocástico	A taxa de crescimento da população fonte é maior do que da população sumidouro. Nesta, a mortalidade é maior do que a natalidade.	O conjunto de manchas ocupadas, a conectividade da paisagem e a qualidade das manchas afetam negativamente o risco de extinção e positivamente os eventos de colonização.

## 3.2 Modelagem qualitativa de diferentes abordagens teóricas de metapopulação

### 3.2.1 Modelo Tradicional de Levins

A idéia fundamental proposta por Levins (1969; 1970) é a da persistência da metapopulação como um resultado do balanço entre os processos estocásticos de extinção e de colonização. Levins considerou a metapopulação como uma população de populações locais que habitam uma grande rede de manchas de habitat. Em seu modelo, ele representou a variação do tamanho da metapopulação,  $P(t)$ , como uma medida da fração de manchas ocupadas no tempo  $t$ .

Tendo como base o modelo logístico, ele assumiu que as entidades e as quantidades básicas do seu modelo têm o mesmo comportamento, por exemplo, todas as manchas têm tamanhos iguais. Outro pressuposto importante: a dinâmica local é assíncrona. As extinções locais ocorrem

independentemente em diferentes manchas de habitat (Hanski, 1999). Como todas as populações locais são iguais, elas contribuem igualmente para o total de migrantes, o que não é explicitamente representado no modelo. As mudanças no valor de  $P$  são dadas por:

$$\frac{dP}{dt} = cP(1 - P) - eP$$

na qual  $c$  e  $e$  são respectivamente, as taxas de colonização e de extinção.

O modelo tradicional de Levins oferece uma descrição determinística da taxa de ‘mudança’ no tamanho da metapopulação, embora o modelo seja implicitamente baseado em extinções estocásticas locais. O modelo assume que podem existir infinitas manchas de habitat e que a colonização não é afetada pela distância (Hanski, 1999). Esta é uma limitação do modelo, já que os movimentos dos organismos são restritos no espaço e que nem todas as manchas de habitat têm igual acessibilidade. A característica mais importante do modelo tradicional de Levins é que na escala de extinções e colonizações, *a dinâmica local pode ser ignorada* (Donahue & Lee, 2008).

No modelo proposto por Levins, a taxa de colonização depende do número de manchas ocupadas. A condição necessária para a sobrevivência de uma única população em uma rede de manchas vazias é que a colonização de ao menos uma mancha seja feita durante a sua existência (Hanski, 1999). Há um limiar entre a taxa de extinção e de colonização que deve ser atendido para que a metapopulação persista; se a extinção local superar a colonização, a metapopulação declinará (Levins, 1969).

A abordagem de Levins é útil para a compreensão da dinâmica de ocupação, a qual é representada por meio da modelagem qualitativa neste estudo. O modelo mostra a influência dos processos (*turnover* colonização-extinção), a influência do número de manchas ocupadas sobre os processos principais e ainda a simulação com variáveis estocásticas.

#### *Perguntas principais a serem respondidas pelo modelo:*

i) Quais são os principais processos envolvidos na persistência de uma metapopulação, e quais são as condições para o seu crescimento?

#### *Objetivos do modelo*

- i) Representar os aspectos mais relevantes do modelo proposto por Levins e suas implicações;
- ii) Representar o *turnover* de colonização e extinção com relação à taxa de ocupação (ocupância).

#### *Possíveis usuários do modelo*

Pesquisadores, estudantes e professores de ecologia e áreas afins.

## *Desenvolvimento do modelo*

### *Estrutura do Sistema*

A estrutura da metapopulação é representada pelas entidades: 'Metapopulação', na qual estão implícitas as populações locais representadas pelas manchas de habitat ocupadas; e o 'Habitat', no qual estão distribuídas as manchas disponíveis.

### *Entidades e configurações*

As entidades do modelo e a configuração existente entre elas:



Figura 11. Entidades do modelo 'Dinâmica de Metapopulação\_Levins'

### *Quantidades e espaços quantitativos*

O Modelo Tradicional de Levins inclui cinco quantidades, com dois espaços quantitativos diferentes. A tabela abaixo relaciona as entidades e as quantidades, o espaço quantitativo adotado para cada quantidade e o seu significado no modelo, respectivamente.

Tabela 09. Entidades, quantidades e espaços quantitativos utilizados no modelo tradicional de Levins

Entidades	Quantidades	Espaço quantitativo	Observações
Metapopulação	Colonização	{Baixa, Média, Alta}	Evento no qual os indivíduos iniciam um novo fragmento de população numa mancha de habitat vazia
	Extinção (local)	{Baixa, Média, Alta}	Evento no qual uma mancha se torna vazia devido à alta emigração de indivíduos e da alta taxa de mortalidade local
	Taxa de ocupação	{Min, Zero, Plus}	É a taxa que representa o balanço entre a colonização e a extinção, que afeta o número de manchas ocupadas em uma metapopulação específica
	Manchas ocupadas	{Baixa, Média, Alta}	Número de manchas ocupadas por populações locais
Mancha de habitat	Manchas disponíveis	{Baixa, Média, Alta}	Representa o número de manchas suscetíveis à colonização.

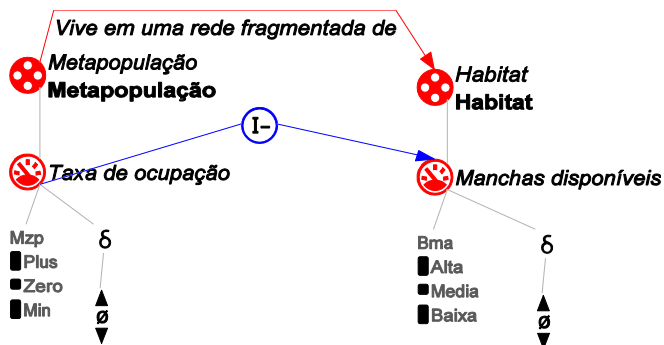
### ***Fragmentos de modelo***

O Modelo Tradicional de Levins é constituído por oito fragmentos de modelo, dos quais seis são estáticos e têm como função descrever a estrutura do sistema e situações típicas em que o sistema pode ser encontrado. Os outros dois são fragmentos que representam os processos: ocupação das manchas disponíveis e o aumento do número de manchas ocupadas.

Tabela 10. Fragmentos de modelo mais relevantes representados no Modelo Tradicional de Levins

Fragmento de modelo	Porção de conhecimento representado (domínio conceitual)
	<p><b>Mf01 Eventos de Colonização e extinção</b></p> <p>Representa a idéia principal do modelo original proposto por Levins: o balanço entre os eventos de colonização e de extinção resulta na taxa de ocupação. Se colonização &gt; extinção, a taxa é positiva (Plus); se ambas são iguais, a taxa é zero; e se colonização &lt; extinção, a taxa é negativa (Min)</p>
	<p><b>Mf02 Processo de ocupação das manchas de habitat</b></p> <p>A taxa de ocupação representa o estabelecimento de populações locais nas manchas de habitat. Se essa taxa é positiva (Plus), aumenta a quantidade de manchas ocupadas; se é zero, a quantidade de manchas permanece estável; se é negativa, a quantidade de manchas decresce.</p>
	<p><b>Mf03 Relação entre as manchas ocupadas e a colonização</b></p> <p>A taxa de colonização depende do número de manchas ocupadas. Essa relação causal é demonstrada neste fragmento por meio de uma proporcionalidade qualitativa P+.</p>





#### Mf04 A ocupação das manchas disponíveis

A ocupação das manchas é feita com que diminua a quantidade de manchas disponíveis por meio de uma influência direta negativa (I-).

#### Resultados obtidos com o modelo

Resultados representativos do modelo são provenientes da simulação de dois cenários principais. Abaixo segue a figura correspondente ao cenário 02, no qual as condições iniciais são de 'colonização' alta e de 'extinção' média, tendo os seus valores definidos como variável exógena (*random*). A variável exógena *random* tem um comportamento pré-definido no qual as derivadas dessas quantidades vão oscilar de forma randômica (Bredeweg *et al.*, 2007). No modelo, esse comportamento representa a colonização e a extinção como efeitos estocásticos dentro da metapopulação. É uma metapopulação inicial e em crescimento, pois a 'colonização' supera a 'extinção' e a quantidade de 'manchas disponíveis' é alta, e a de 'manchas ocupadas' é baixa.

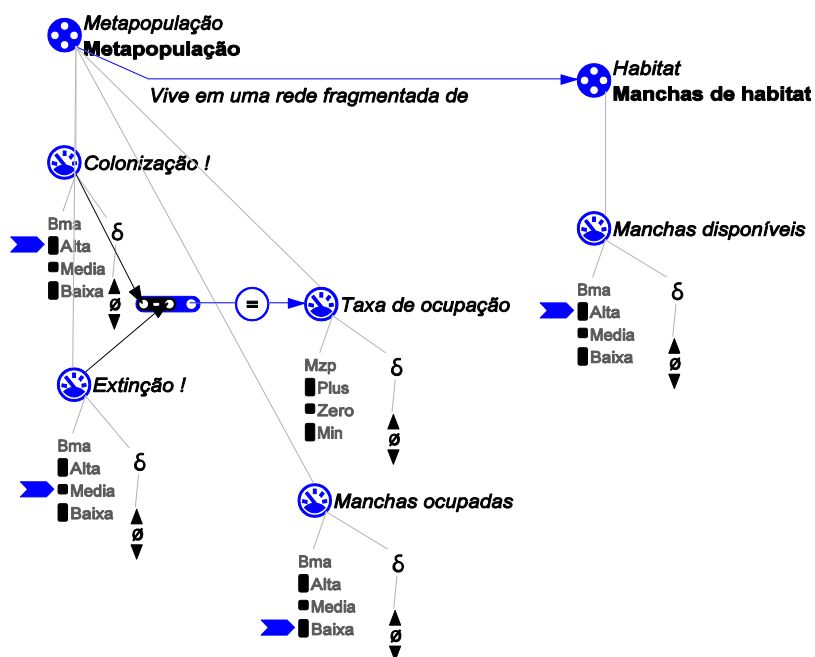


Figura 12. Cenário02 'Influência de fenômenos estocásticos de colonização-extinção no crescimento de uma metapopulação'

Tabela 11. Resumo da simulação do Cenário 02 'Extinção e colonização estocástica\_crescimento de uma metapopulação'

Nome do Cenário	Cenário02 'Influência de fenômenos estocásticos de extinção e de colonização no crescimento de uma metapopulação'
Simulação completa	53 estados
Estados iniciais	5 estados
Estados finais	[36, 38, 41, 42]
Caminho relevante	[1, 10, 11, 37, 38]
Descrição do comportamento	Conforme esperado, as quantidades 'colonização' e 'extinção' alcançam um valor baixo estável no final. A 'colonização' influencia o número de 'manchas ocupadas' que atinge o valor máximo e as 'manchas disponíveis' atingem então o valor mínimo. A 'taxa de ocupação' positiva termina então com valor 'zero', já que o número máximo de manchas se encontra ocupado, na situação hipotética de uma metapopulação crescendo indefinidamente até saturar todas as 'manchas disponíveis'. Nessa situação, as variáveis têm comportamento estocástico e assim, a 'colonização' é maior que a 'extinção' e, portanto a metapopulação seguiu crescendo e ocupando as 'manchas disponíveis'.

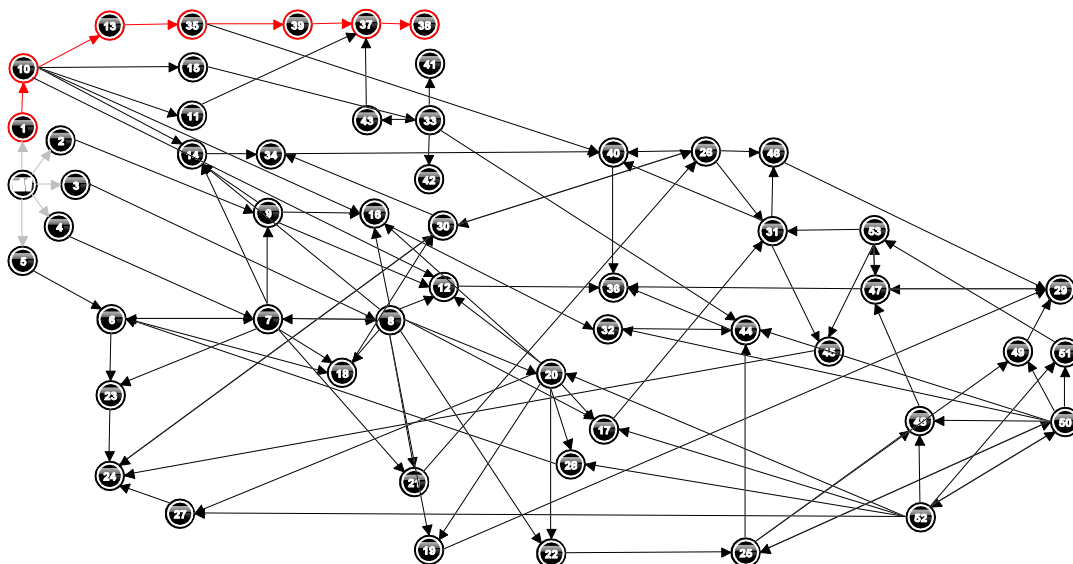


Figura 13. Grafo de comportamento da simulação iniciada no Cenário02 'Influência de fenômenos estocásticos de colonização-extinção no crescimento de uma metapopulação'

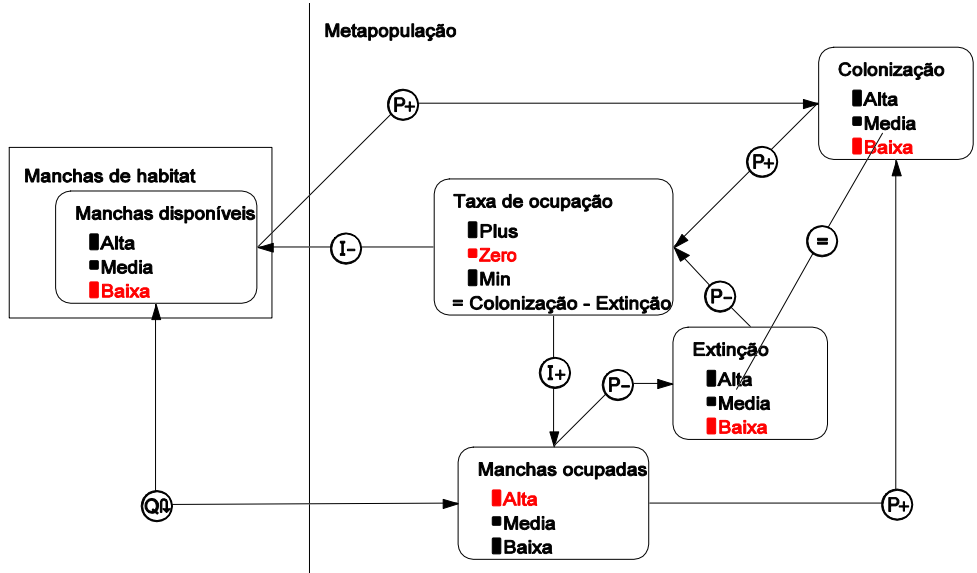


Figura 14. Modelo causal para o estado [38] da simulação do Cenário02 'Influência de fenômenos estocásticos de extinção e de colonização no crescimento de uma metapopulação'.

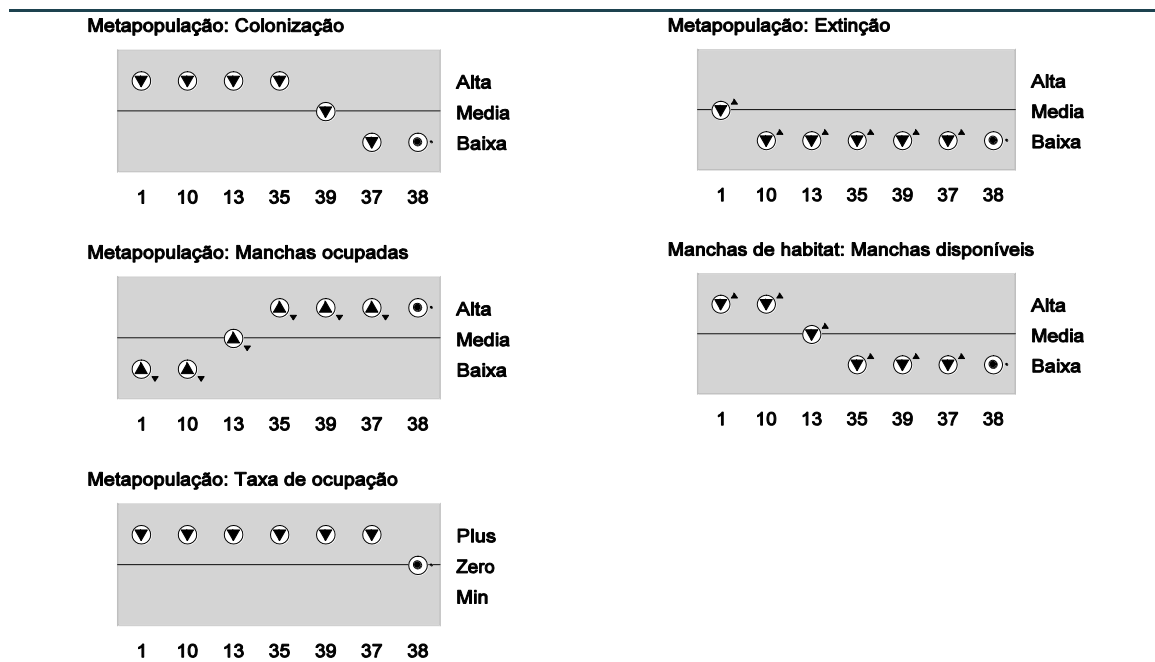


Figura 15. Diagrama da história de valores das quantidades obtido na simulação do Cenário02 'Influência de fenômenos estocásticos de colonização-extinção no crescimento de uma metapopulação'.

No cenário 03 'Extinção\_declínio da metapopulação', o comportamento esperado é que a metapopulação tenha sua ocupância diminuída, uma vez que a taxa de extinção local é maior que colonização. Na Figura 17 é possível perceber a influência da taxa de extinção local sobre a quantidade de manchas disponíveis. Seguem abaixo as figuras:

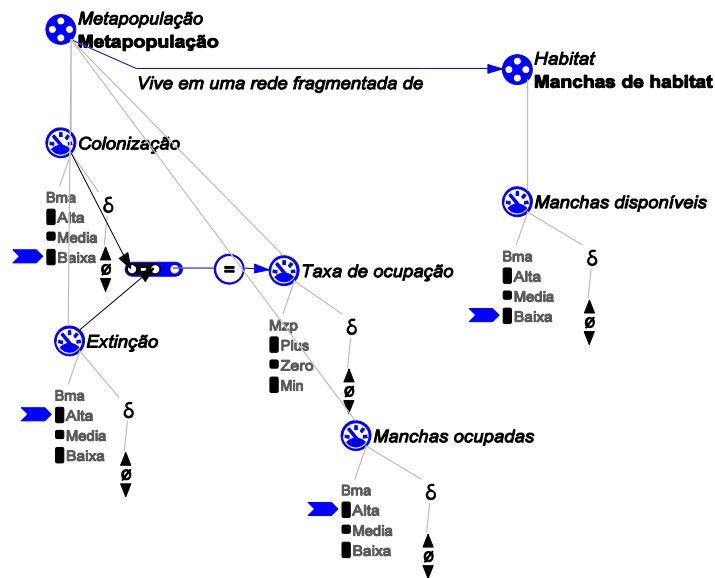


Figura 16. Cenário 03 'Extinção\_declínio da metapopulação'

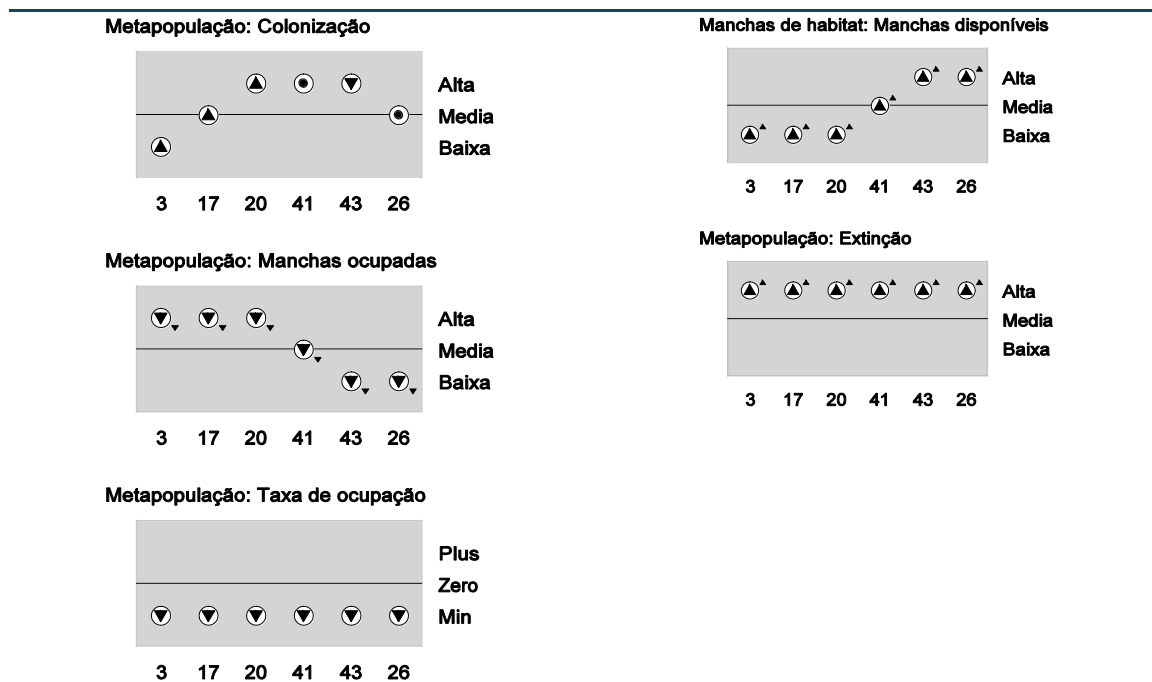


Figura 17. Diagrama da história de valores das quantidades obtidos na simulação do cenário 03 "Extinção\_declínio da metapopulação"

### 3.2.2 Modelo Fonte e Sumidouro

#### *Balanço de indivíduos entre a 'fonte' e o 'sumidouro'*

A estabilidade e a sobrevivência de duas diferentes populações pode ser fruto da troca contínua de indivíduos, mesmo que haja um desequilíbrio local entre as taxas vitais (Kawecki, 2004). A estrutura proposta por Pulliam (1988) seria justificada como uma consequência das diferenças entre a qualidade local de cada mancha de habitat (Kawecki, 2004). Geralmente, o número de nascimentos é maior que o de mortes em locais de maior qualidade, o que gera um excedente de indivíduos emigrantes que escoam para locais de menor qualidade, que podem se tornar em manchas importadoras – sumidouros – de indivíduos (Pulliam, 1988).

A definição de habitat 'fonte' ou 'sumidouro' é baseada na diferença entre as taxas de emigração e de imigração. Haverá maior taxa de emigração no habitat fonte e maior taxa de imigração no habitat sumidouro (Kawecki, 2004).

O processo de dispersão geralmente reduz a variação da densidade local. Assim, nas manchas de boa qualidade a dispersão vai tender a manter a densidade abaixo da capacidade de suporte da mancha (Kawecki, 2004). Por isso, a dinâmica de populações que são do tipo 'fonte e sumidouro' é tida, no presente trabalho, como análoga ao processo de difusão ou de osmose (Dodds, 2009). Conseqüentemente, em uma situação de equilíbrio, a população que se encontra no habitat de melhor qualidade vai estar abaixo da capacidade de suporte, e haverá um maior número de nascimentos que de mortes, o que é compensado pela alta taxa de emigração (Pulliam, 1988).

É importante lembrar que este modelo assume que as gerações são discretas, que cada indivíduo passa a sua vida basicamente na mesma mancha de habitat e que apenas as condições do habitat afetam a sua sobrevivência e reprodução. O modelo representa as relações de dispersão (emigração e imigração) de forma básica, no entanto, a existência de habitats do tipo fonte e sumidouro também são resultado de consequências ecológicas e evolutivas da heterogeneidade ambiental (Kawecki, 2004).

Uma possível explicação para a dispersão que ocorre de uma mancha de boa qualidade para uma de qualidade ruim, é o fato de que para alguns indivíduos é melhor tentar a reprodução em uma mancha de menor qualidade, do que ser um membro ‘flutuante’ e ‘não-reprodutor’ em uma mancha fonte, de boa qualidade (Pulliam 1988; Pulliam & Danielson, 1991).

*Pergunta principal a ser respondida pelo modelo:*

i) Por que indivíduos de uma dada população local saem de uma área de maior qualidade (fonte) para outra de qualidade inferior (sumidouro)?

*Objetivos do modelo*

- i) Investigar as interações entre duas populações locais que podem se comportar como “fonte-sumidouro”;
- ii) Representar um modelo formado de duas subpopulações que interagem por meio de dispersão e que habitam, uma delas em habitat ‘fonte’, e a outra, ‘sumidouro’;
- iii) Mostrar como natalidade, mortalidade e dispersão (emigração e imigração) afetam a persistência de uma metapopulação;
- iv) Representar como as relações dependentes de densidade afetam o movimento de indivíduos da fonte para o sumidouro, de acordo com a proposta de Pulliam (1988), revisada por Kawecki (2004) e Hanski (2004).

*Possíveis usuários do modelo*

Pesquisadores, estudantes e professores de ecologia e áreas afins.

*3.3.6. Desenvolvimento do modelo*

**Estrutura do Sistema**

A estrutura da metapopulação ‘fonte e sumidouro’ é representada por três entidades: o ‘Habitat’, que se refere ao local físico e que representa uma mancha de habitat, a qual reúne as condições ambientais locais necessárias para a sobrevivência da população local (Kawecki, 2004); a ‘População local’; e a ‘Matriz da paisagem’, a qual não foi representada nos modelos originais propostos por Pulliam (1988; 1996). Nesse modelo, a matriz foi acrescentada e representa o local no qual se encontram os propágulos que estão em dispersão. A matriz e suas características, como permeabilidade e tipo, podem fazer muita diferença no sentido de alterar a velocidade do fluxo de indivíduos, facilitando ou dificultando o processo de emigração/ imigração (Hanski, 2008).

## Entidades e configurações

A estrutura do sistema, representada pelas entidades e configuração existente entre elas, é mostrada na Figura 18:

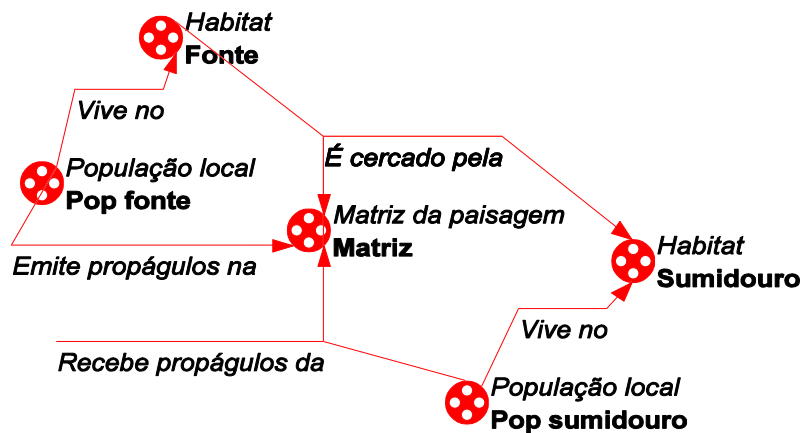


Figura 18. Entidades do Modelo Fonte e Sumidouro

## Quantidades e espaços quantitativos

O Modelo Fonte e Sumidouro contém sete quantidades, com cinco espaços quantitativos diferentes. A tabela abaixo relaciona as entidades e quantidades e o seu significado no modelo.

Tabela 12. Entidades, quantidades e espaços quantitativos utilizados no modelo Fonte e Sumidouro

Entidades	Quantidades	Espaço quantitativo	Observações
População Local (Habitat Fonte) O habitat fonte é local onde o sucesso reprodutivo é maior que a mortalidade	Natalidade	{Baixa, Média, Alta}	Indivíduos nascidos na população local
	Mortalidade	{Baixa, Média, Alta}	Indivíduos mortos na população local
	Taxa de crescimento	{Min, Zero, Plus}	É a taxa que representa o balanço entre a natalidade e a mortalidade e que influencia o tamanho da população.
	Tamanho	{Zero, Pequeno, Médio, Grande}	Número de indivíduos da população local
(Habitat Sumidouro) No sumidouro há	Taxa de emigração	{Zero, Plus}	Representa a saída de indivíduos do habitat fonte, que são oriundos do excesso produzido por alta reprodução local: a natalidade é maior do que a mortalidade.
	Taxa de imigração	{Zero, Plus}	Representa a entrada de indivíduos no habitat sumidouro, que são oriundos do habitat fonte. No sumidouro, a reprodução

atividade reprodutiva menor que a mortalidade			local não é suficiente para repor a perda de indivíduos mortos.
	Propágulos	{Zero, Plus}	
Matriz da paisagem			São os indivíduos em trânsito, que estão emigrando para um novo habitat.

### ***Fragmentos de modelo***

O modelo qualitativo 'Fonte e Sumidouro' é constituído por 10 fragmentos de modelo, dos quais 07 são estáticos. Os outros três representam os processos: o crescimento da população local, a emigração do habitat fonte e a imigração para a mancha sumidouro. Note que as condições são modeladas com ajuda de cores no DynaLearn. Portanto, as expressões em vermelho representam 'condições' (se...) e as expressões em azul representam as 'conseqüências' (então...). Por exemplo: Se o 'Tamanho' da população local for menor ou igual ao valor 'médio', então a derivada da 'Taxa de emigração' será igual a 'zero'. A situação alternativa (Se 'Tamanho' da população local for maior que o valor 'médio', então...) é mostrada abaixo, na figura do 'Mf03a Condição para emigração\_tamanho local maior que médio'.

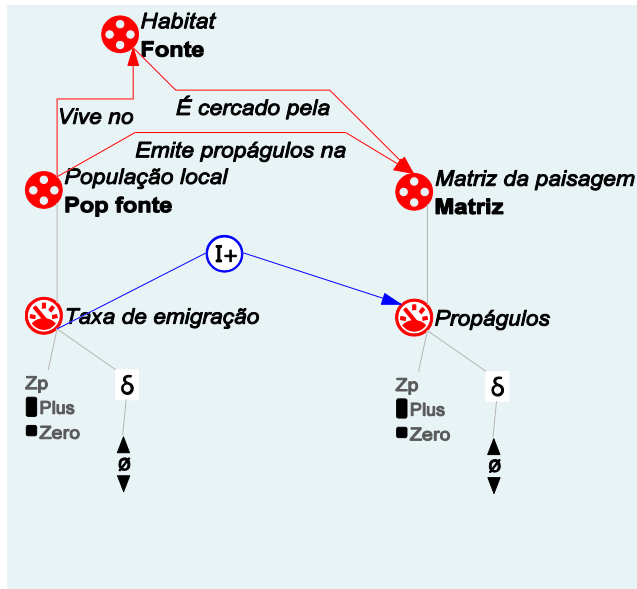


Tabela 13. Fragmentos de modelos mais relevantes representados no Modelo Fonte e Sumidouro

Fragmento de modelo

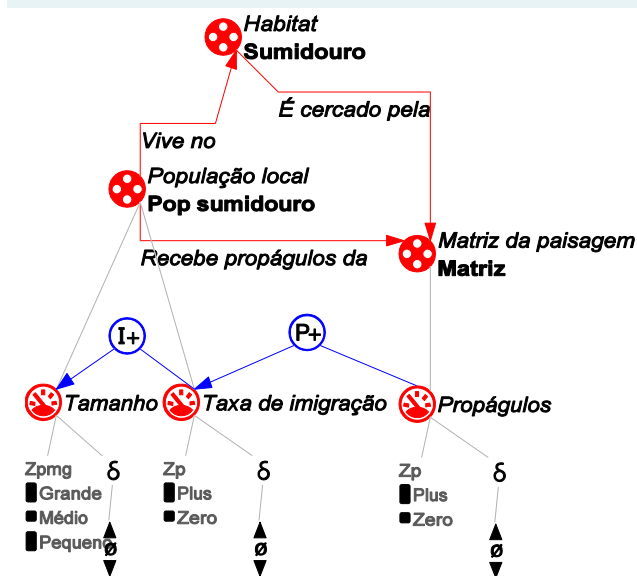
Porção de conhecimento representado  
(domínio conceitual)

<p><b>Fm01 o habitat e a população local</b></p> <p>Vive no <b>Habitat</b></p> <p><b>População local</b></p> <p><b>Natalidade</b> (P+)</p> <p><b>Tamanho</b> (=)</p> <p><b>Mortalidade</b> (P-)</p> <p><b>Taxa de crescimento</b></p> <p>Parâmetros: <math>\delta</math>, <math>I+</math>, <math>V</math>, <math>=</math></p> <p>Estados: Alta, Média, Baixa; Grande, Médio, Pequeno; Plus, Zero, Min</p>	<p><b>Mf02 Taxas vitais na população local</b></p> <p>Este fragmento reúne as principais relações ativas em uma população local. São elas: a influência da ‘Natalidade’ e da ‘Mortalidade’, respectivamente ‘positiva’ (P+) e ‘negativa’ (P-), sobre a ‘Taxa de crescimento’ da população. O balanço entre essas duas variáveis resulta na Taxa de crescimento, que influencia o ‘Tamanho’ da população local. Nessa relação há uma alça de retroalimentação positiva oriunda da quantidade ‘Tamanho’ para as variáveis: ‘Natalidade’ e ‘Mortalidade’. Esse mecanismo de <i>feedback</i> representa uma relação dependente da densidade: quanto maior o tamanho da população local, maior serão a natalidade e a mortalidade.</p>
<p><b>Fm03 condição para emigração</b></p> <p>Vive no <b>Habitat Fonte</b></p> <p><b>População local Pop fonte</b></p> <p><b>Tamanho</b> (P+)</p> <p><b>Taxa de emigração</b></p> <p>Parâmetros: <math>\delta</math>, <math>&lt;</math></p> <p>Estados: Grande, Médio, Pequeno; Plus, Zero</p>	<p><b>Mf03a Condição para emigração_tamanho local maior que médio</b></p> <p>Quando o ‘Tamanho’ da população local é maior do que ‘médio’, então ela se tornará ‘Fonte’, o que é propiciado pelas condições locais oferecidas pelo habitat (Pulliam, 1988). No Mf03a, essa condição está expressa em vermelho, e tem como consequência a ativação da proporcionalidade positiva (P+), de ‘Tamanho’ sobre a ‘Taxa de emigração’.</p>



### Mf04 Emigração de indivíduos do habitat fonte

Esse fragmento representa o seguinte processo: a 'Taxa de emigração' exerce uma influência direta positiva (I+) sobre a variável de estado 'Propágulos' na matriz da paisagem. Desse modo, indivíduos em 'excesso' vão migrar e ocupam um novo habitat, frequentemente de pior qualidade – o sumidouro (Pulliam & Danielson, 1991).



### Mf05 Imigração de indivíduos no habitat sumidouro

A entrada de indivíduos na população sumidouro depende da influência dos 'Propágulos' presentes na matriz, o que é representado pela proporcionalidade positiva P+ sobre 'Taxa de imigração'. A imigração de indivíduos, por sua vez, vai aumentar o 'Tamanho' da população local, devido à influência direta positiva [I+] ativa sobre esta variável.

### Resultados obtidos com o modelo

Dois cenários produzem resultados representativos das possíveis simulações que o Modelo Fonte Sumidouro pode produzir. A Figura 19 mostra o cenário 'Cen03 População fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro', no qual as condições iniciais são de 'Natalidade' *alta* e 'Mortalidade' *média*. O 'Tamanho' da população local é pequeno e, portanto ainda não há indivíduos excedentes para emigração e a 'Taxa de emigração' fica igual a *zero*. Na população que vive no habitat sumidouro, o valor da 'Natalidade', da 'Mortalidade' e do 'Tamanho' são *médios*. A 'Taxa de imigração' é igual a *zero*. A Tabela 14 e as Figuras 20-22 mostram os resultados da simulação iniciada no cenário Cen03 mostrado na Figura 19.

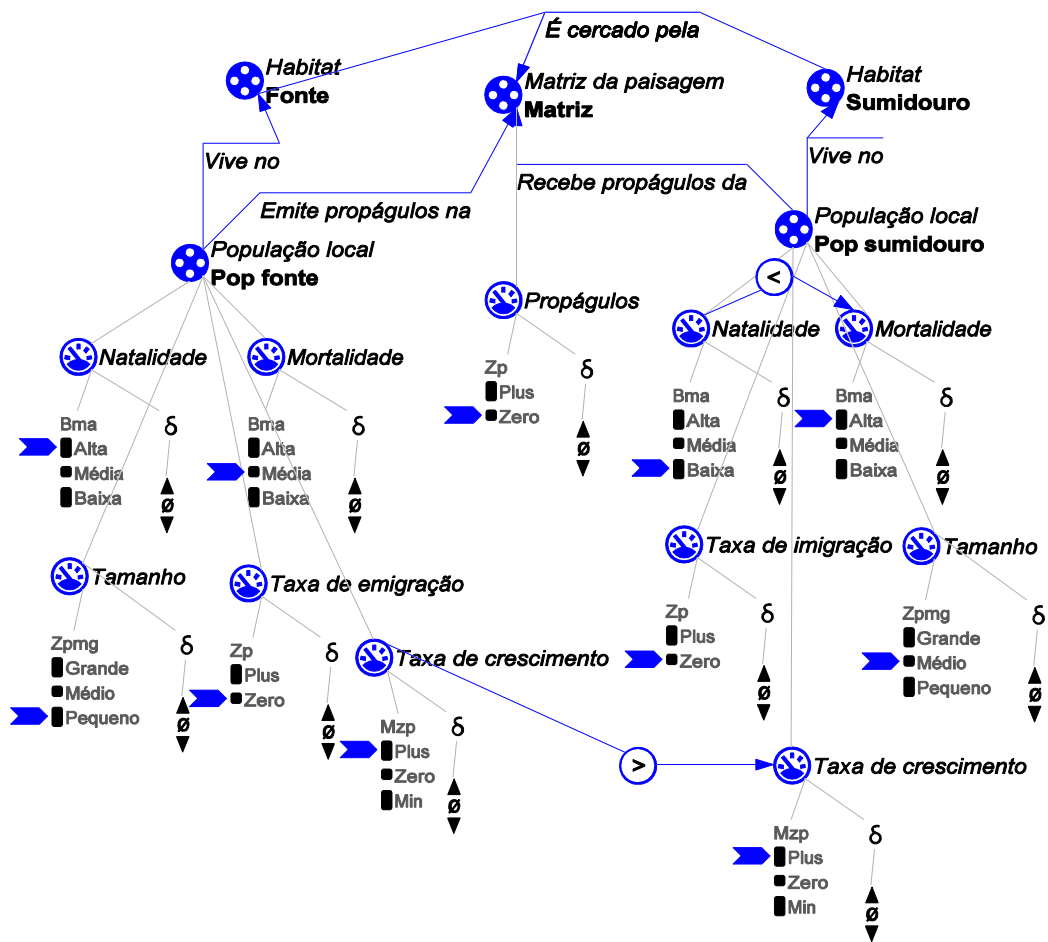


Figura 19. 'Cen03 População fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro'

Tabela 14. Resumo da simulação do cenário ‘Cen03 População fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro’

Nome do Cenário	‘Cen03 População fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro’
Simulação completa	52 estados
Estados iniciais	4 estados
Estados finais	[1, 24, 36, 35, 36, 37, 42, 45, 46, 47, 50, 51, 52]
Caminho relevante	[4, 5, 10, 11, 20, 23, 42]
Descrição do comportamento	<p>Conforme sinalizado no cenário inicial, a ‘Taxa de crescimento’ da população local do habitat fonte é maior que a do habitat sumidouro. Nessa circunstância, conforme mostra o diagrama da história de valores da Figura 22 abaixo, a partir do estado 10 é possível notar que o ‘Tamanho’ da população fonte aumenta e então influencia o crescimento da ‘Taxa de emigração’. Por consequência, há o aumento das taxas vitais e do ‘Tamanho’ da população do habitat sumidouro, que então absorve os propágulos enviados (Pulliam &amp; Danielson, 1991). As taxas vitais da população no sumidouro não conseguem suportar a população local sem a entrada de novos indivíduos por meio de imigração. Nos modelos causais mostrados na Figura 21, é possível identificar a diferença das relações quando a população fonte tem um ‘Tamanho’ pequeno, pois o mesmo não oferece influência sobre a ‘Taxa de emigração’ no estado 04. No estado 10, é possível observar que o ‘Tamanho’ é grande e, passado o limiar de tamanho da população fonte, a proporcionalidade qualitativa positiva [P+] sobre a ‘Taxa de emigração’ torna-se ativa.</p>

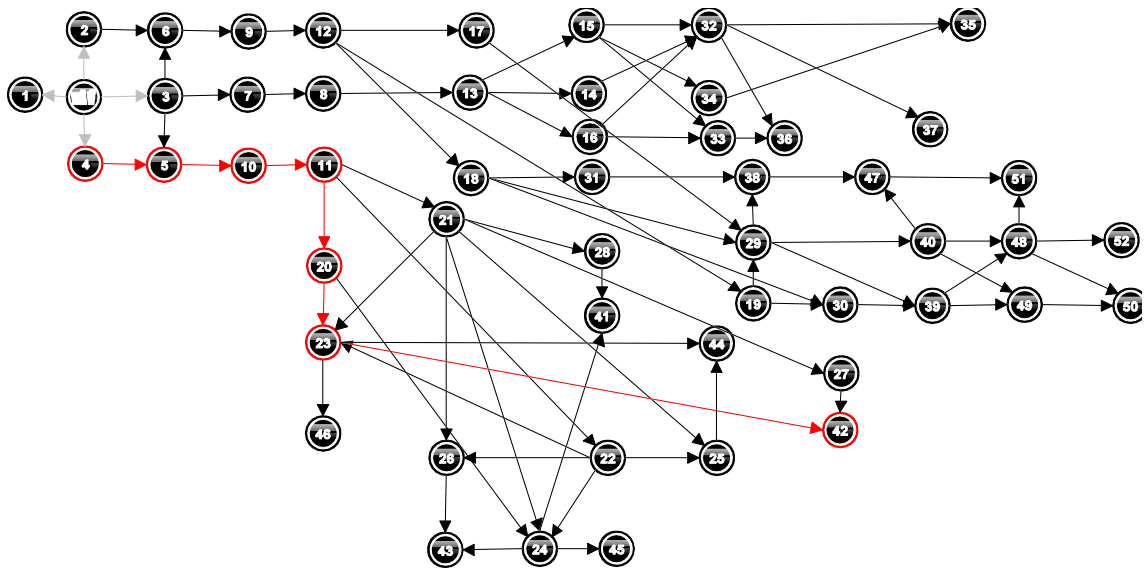
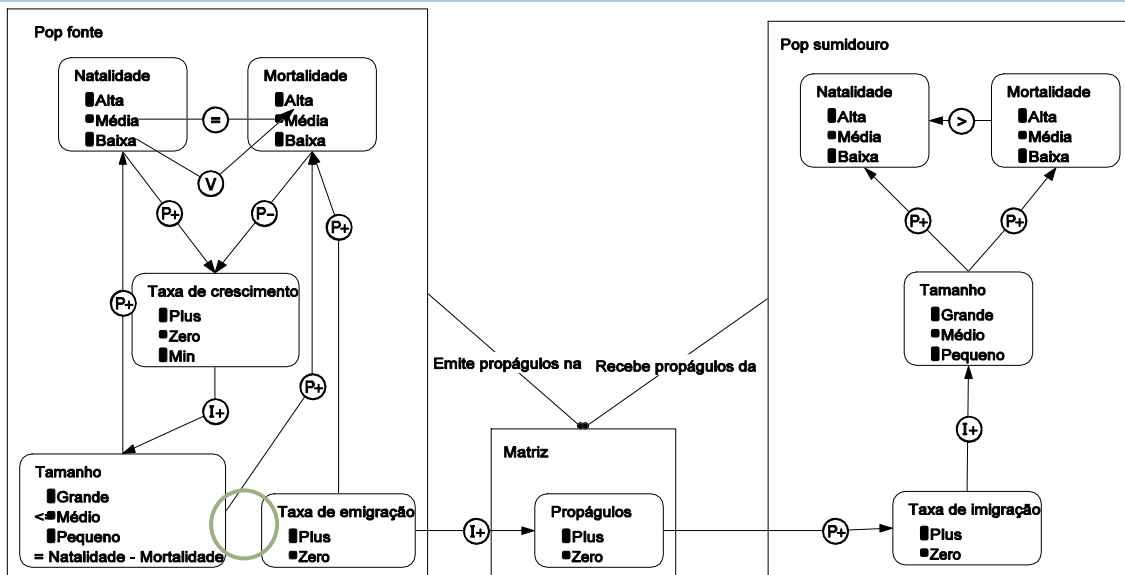


Figura 20. Grafo de estados gerado na simulação iniciada no cenário 'Cen03 população fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro'



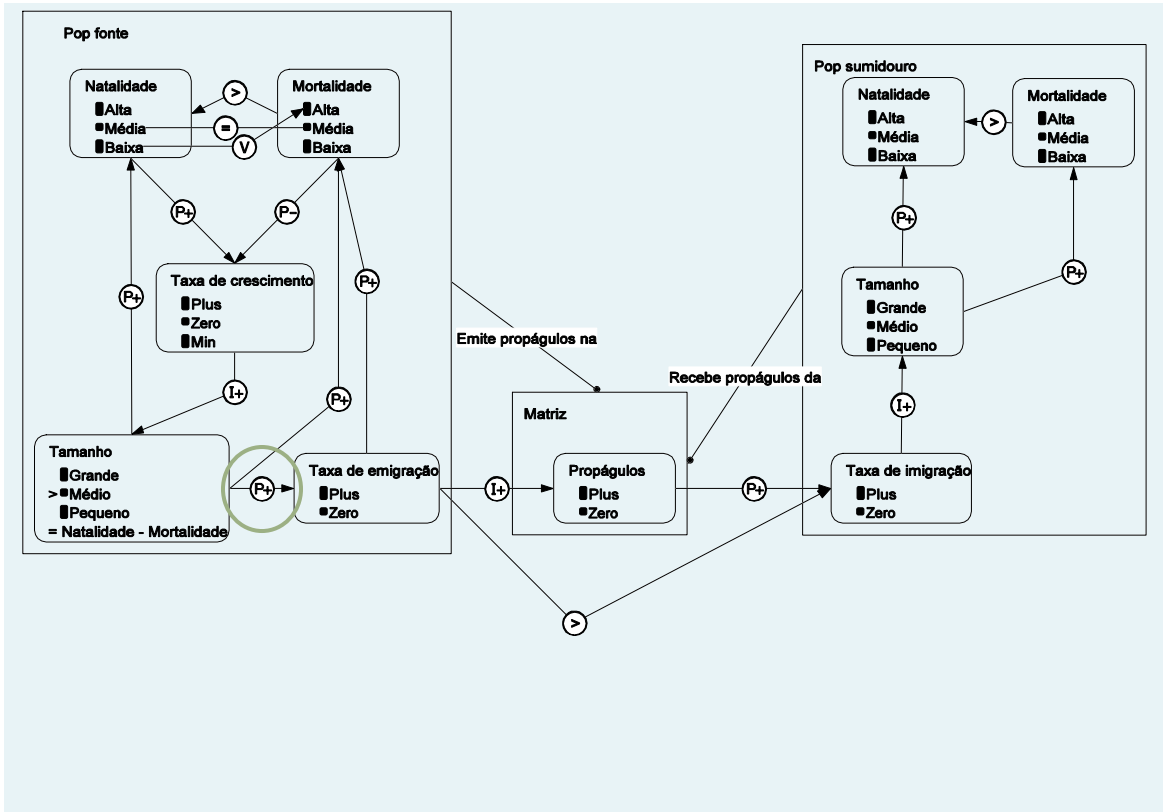


Figura 21. Modelo causal no estado [04] sem a influência do ‘Tamanho’ da população fonte sobre a ‘Taxa de emigração’, e no estado [10], no qual a proporcionalidade está presente porque o tamanho da população fonte neste estado é maior que médio. Extraído da simulação do Cenário03 ‘Cen03 população fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro’

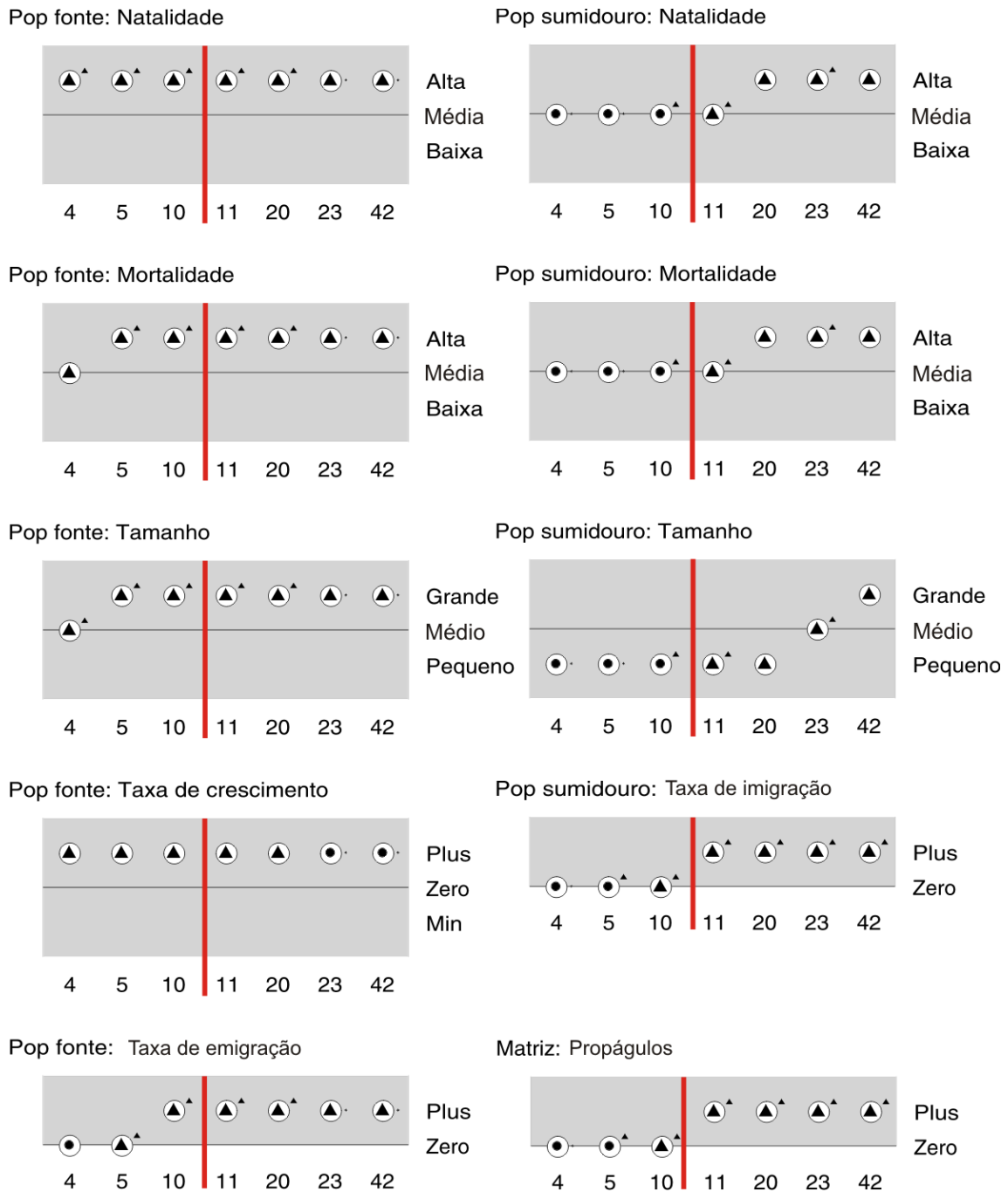


Figura 22. Diagrama da história de valores das quantidades obtido na simulação do cenário 'Cen03 População fonte tem a taxa de crescimento maior que do sumidouro'. A mudança de comportamento com o movimento de indivíduos da fonte para o sumidouro ocorre a partir do estado 10.

No cenário 03b 'População fonte tem a taxa de emigração positiva', o comportamento esperado é que a condição para a existência da população fonte seja atendida: a 'Taxa de emigração' é sempre positiva. A simulação mostra a oscilação na 'Taxa de crescimento' da população sumidouro, que é influenciada pela 'Taxa de imigração' (cf. modelo causal na Figura 23). A partir do estado 20 (cf. figura do diagrama de valores na Figura 24), nota-se que a derivada da 'Taxa de imigração' é *positiva* e *crescente*. É dita crescente devido à derivada de segunda ordem, representada pelo pequeno sinal ( $\Delta$ )

no canto superior direito ao lado do valor da derivada nos estados 32 e 42, que antecedem o momento no qual a 'Taxa de crescimento' da população sumidouro passa de 'zero' para 'positivo' novamente. Tal comportamento é esperado para subpopulações sumidouros verdadeiros (Nee, 2007).

O status de habitat fonte ou sumidouro não tem relação direta com o tamanho da população local. Populações em sumidouros podem ser pequenas, enquanto em fontes, podem ser grandes. A diferença é a qualidade reprodutiva de cada uma (Pulliam, 1988). Por isso, o modelo qualitativo é útil para comparar populações com diferentes capacidades de suporte, pois o tamanho é relativo, é um valor qualitativo. A produção *per capita* de indivíduos é que precisa ser maior na fonte, de modo que o excedente populacional possa emigrar para sumidouros.

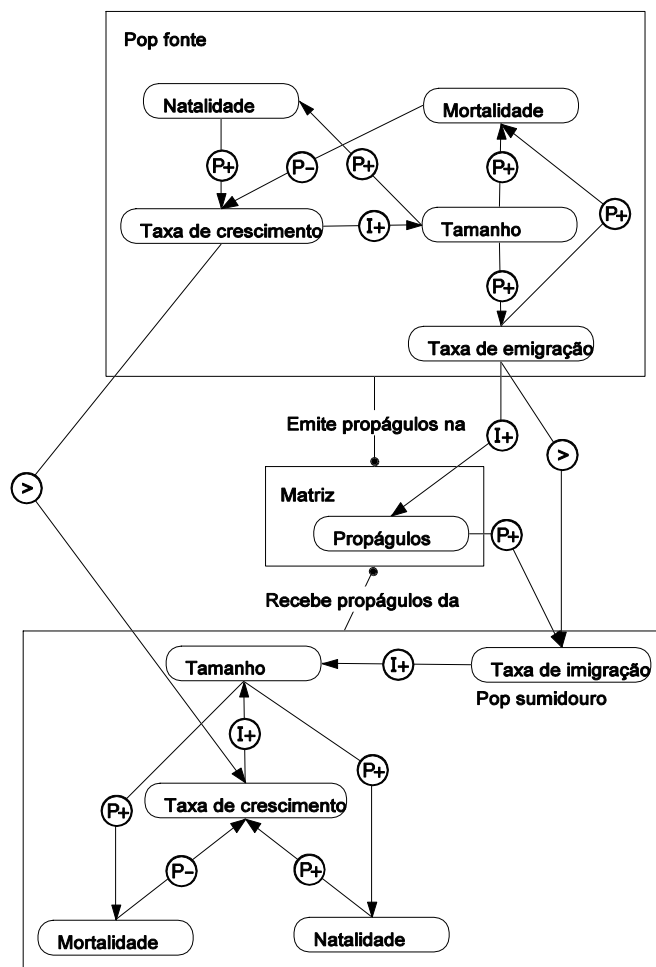


Figura 23. Cenário 03b 'População fonte tem a taxa de emigração positiva'



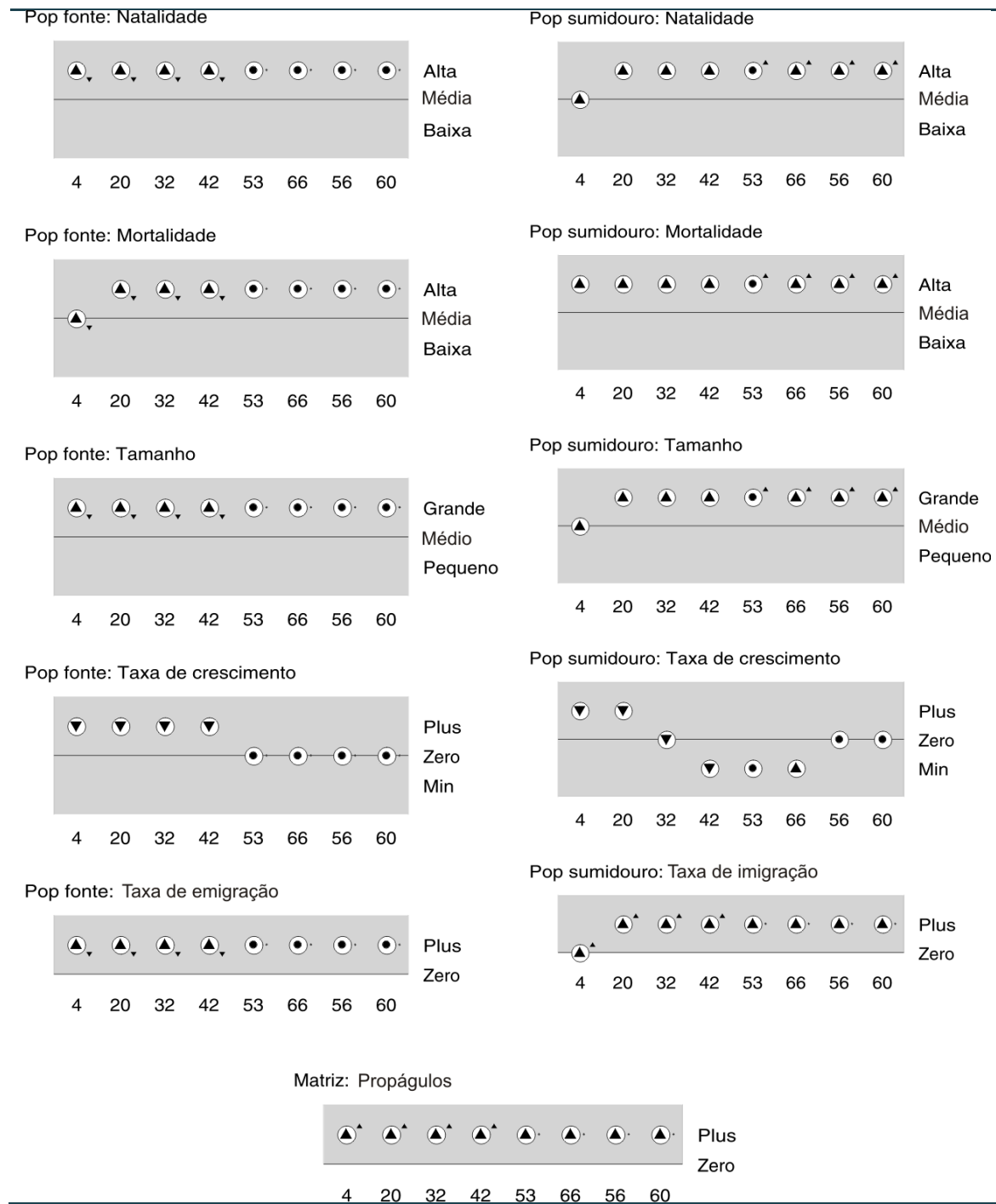


Figura 24. Diagrama da história de valores das quantidades obtido na simulação do cenário 03b 'População fonte tem a taxa de emigração positiva'

Diferentes tipos de habitat podem ser reconhecidos a partir das informações sobre a taxa de crescimento e sobre o tamanho da população local (Pulliam & Danielson, 1991). A Figura 25 ilustra como o somatório de dois diferentes habitats produz uma metapopulação com um número maior de indivíduos do que o estoque do habitat fonte e do sumidouro.

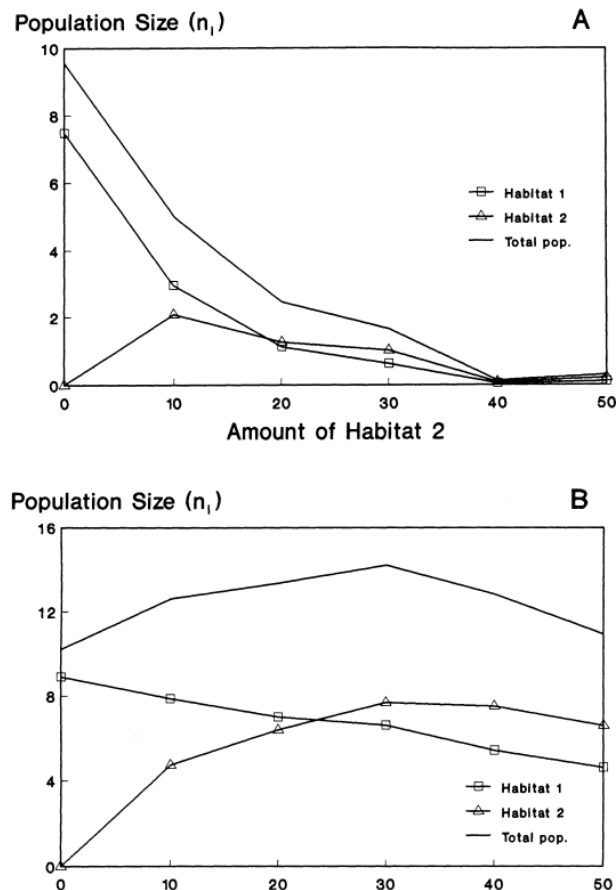


Figura 25. O tamanho total da metapopulação é resultado da soma de duas populações: uma que vive em habitat de alta qualidade e outra, de baixa qualidade. A proporção da população local que se reproduz no habitat de alta qualidade se dá em função do total dos dois tipos de habitat e também da capacidade adaptativa das espécies (Adaptado de Pulliam & Danielson, 1991).

São exemplos de espécies que se organizam na estrutura de habitat fonte e sumidouro, conforme relatado por Pulliam & Danielson (1991): a ratazana do prado (*Microtus pensylvanicus*), esquilos (*Tamiasciurus spp.*), ratos veadeiros (*Peromyscus maniculatus*) e o caribu (*Rangifer tarandus*). Existem também casos, como de algumas plantas, a exemplo da espécie *Cakile edentula*, que vivem em dunas litorâneas. As que vivem do lado do mar estão no habitat fonte, onde a maior parte das sementes é produzida. O habitat sumidouro fica perto da crista das dunas, onde caem as sementes que são transportadas pelo vento (Kawecki, 2004).

O reconhecimento de que existem populações do tipo fonte e sumidouro é essencial para levantar importantes questões como: em que tipo de habitat a maior parte dos indivíduos de uma metapopulação vive? Há possibilidade de que os habitats sumidouros sejam removidos sem ameaçar a

persistência da metapopulação? Responder tais questões requer o melhor entendimento dos mecanismos envolvidos na dinâmica do tipo 'fonte-sumidouro', que oferecem pistas importantes para a conservação e manejo de metapopulações (Pulliam & Danielson, 1991).

É nesse sentido que a investigação teórica prévia é importante, a qual pode ser uma etapa desenvolvida com a ajuda dos modelos qualitativos, antes da busca de evidências empíricas. O suporte oferecido por modelos contribui para responder a questões como: que tipo de dados precisa ser coletado para investigar se uma determinada área tem habitats do tipo fonte e sumidouro? Com a ajuda do modelo, é possível entender por que, sem informações sobre as taxas vitais das populações locais e também sobre a emissão de propágulos, não há como reconhecer tais padrões na natureza.

### 3.2.3 Modelo Integrado de Conservação

Estudar o processo de fragmentação das paisagens por meio de experimentos é difícil, porque toda paisagem é única, devido ao seu histórico de modificações e suas especificidades geomorfológicas (Lookingbill *et al.*, 2008). Várias limitações impõem a busca pelo melhor entendimento das relações de causalidade que representam o mosaico que é a paisagem (*cf.* Figura 26).

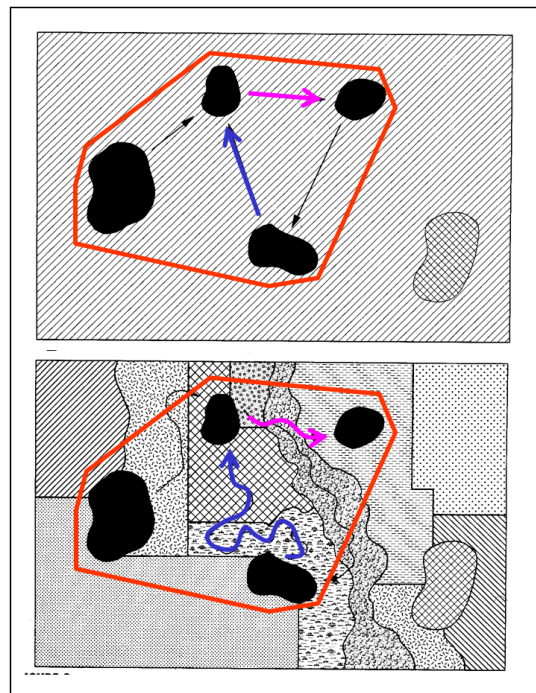


Figura 26. Diferença no movimento de indivíduos e a dinâmica de metapopulações em dois cenários: paisagem conservada e paisagem heterogênea, com diferentes processos de fragmentação (adaptado de Hanski & Gilpin, 1997).

I. Hanski fez, com base em seus estudos, importantes correlações a serem acrescentadas ao modelo original de R. Levins: 1) correlação entre a taxa de extinção e o número de fragmentos

ocupados; 2) correlação entre a taxa de colonização e o grau de isolamento de uma mancha para outra, ou seja, existe uma função que relaciona a colonização à distância entre as manchas de habitat (Hanski, 1999); e 3) correlação entre a taxa de extinção local e o tamanho da mancha.

Relatamos abaixo (Tabela 15) as diferentes escalas de estudos utilizados nos modelos de metapopulação. É interessante notar que tais escalas não são discretas, mas contínuas, e também que são estruturadas hierarquicamente. Muitas vezes as manchas de habitat não são completamente delimitadas, ficando mais difícil definir o que são populações locais (Hanski & Gilpin, 1991).

Tabela 15. Três escalas espaciais exploradas nos modelos de metapopulação (adaptado de Hanski & Gilpin, 1991)

---

### Diferentes escalas de estudo

#### Escala local

A escala na qual os indivíduos se movem e interagem uns com os outros no curso de suas atividades rotineiras de alimentação, caça e reprodução

#### Escala regional (da metapopulação)

A escala na qual os indivíduos se movem com menor frequência de um local para outro (de uma população local para outra), tipicamente através de habitats que não são apropriados para suas atividades de alimentação e reprodução, e com alto risco de mortalidade ou de não encontrar outro local apropriado para colonização. Essa escala geralmente é a escala da paisagem (no modelo integrado de conservação) e a área inóspita a ser atravessada se refere à matriz da paisagem, a qual pode ter diferentes padrões de permeabilidade.

#### Escala geográfica

A escala de ampla ocorrência da espécie, que geralmente só é experimentada em suas extremidades pelas espécies que possuem elevada capacidade migratória.

### Perguntas principais a serem respondidas pelo modelo:

- i) Quais são as principais variáveis que afetam a dinâmica de metapopulações em uma escala local?
- ii) Quais são as principais variáveis que afetam a dinâmica de metapopulações em uma escala regional?
- iii) Quais são os fatores exógenos que afetam a dinâmica das metapopulações e quais são seus efeitos sobre o balanço de extinções-colonizações?

iv) É possível agregar elementos de influência exógena (como, por exemplo, a influência humana, as atividades humanas e as mudanças no uso da terra) a outras influências intrínsecas para mostrar seu efeito combinado sobre as metapopulações?

### **Objetivos do modelo**

- i) Representar características das manchas de habitat (na escala local) que influenciam a dinâmica das populações locais (capacidade de suporte, tamanho e qualidade);
- ii) Representar as características principais da população local (taxas vitais e migratórias) que afetam a dinâmica local das metapopulações;
- iii) Representar as diferentes influências, combinadas e isoladas, das variáveis que influenciam o habitat e a população local, e, que afetam as taxas de colonização e de extinção;
- iv) Representar o efeito somatório de diferentes variáveis que agem sinergicamente para prevenir a extinção das populações locais numa escala regional;
- v) Representar o efeito da estocasticidade ambiental e demográfica somada aos elementos determinísticos para mostrar a sua influência sobre as metapopulações.

### **Possíveis usuários do modelo**

Pesquisadores, estudantes e professores de ecologia e conservação e áreas afins.

### **Desenvolvimento do modelo**

#### **Estrutura do Sistema**

A estrutura da metapopulação representada no 'modelo integrado de conservação' consiste de cinco entidades: o 'Habitat' que se refere ao local físico que 'contém' o 'Conjunto de Manchas', que por sua vez 'contém' a 'Mancha local'. Enquanto o 'Conjunto de manchas' abriga a 'Metapopulação' (conjunto de populações locais), a 'Mancha local' se *restringe* apenas à 'População local' (subgrupo de indivíduos que eventualmente se dispersam para outros grupos locais).

#### **Entidades e configurações**

As entidades do modelo e a configuração existente entre elas:

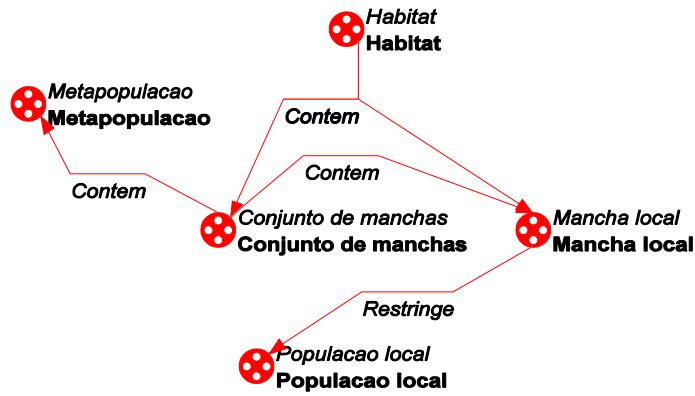


Figura 27. Entidades do Modelo Integrado de Conservação

Os principais agentes do modelo e a configuração entre eles e as demais entidades são apresentados a seguir:

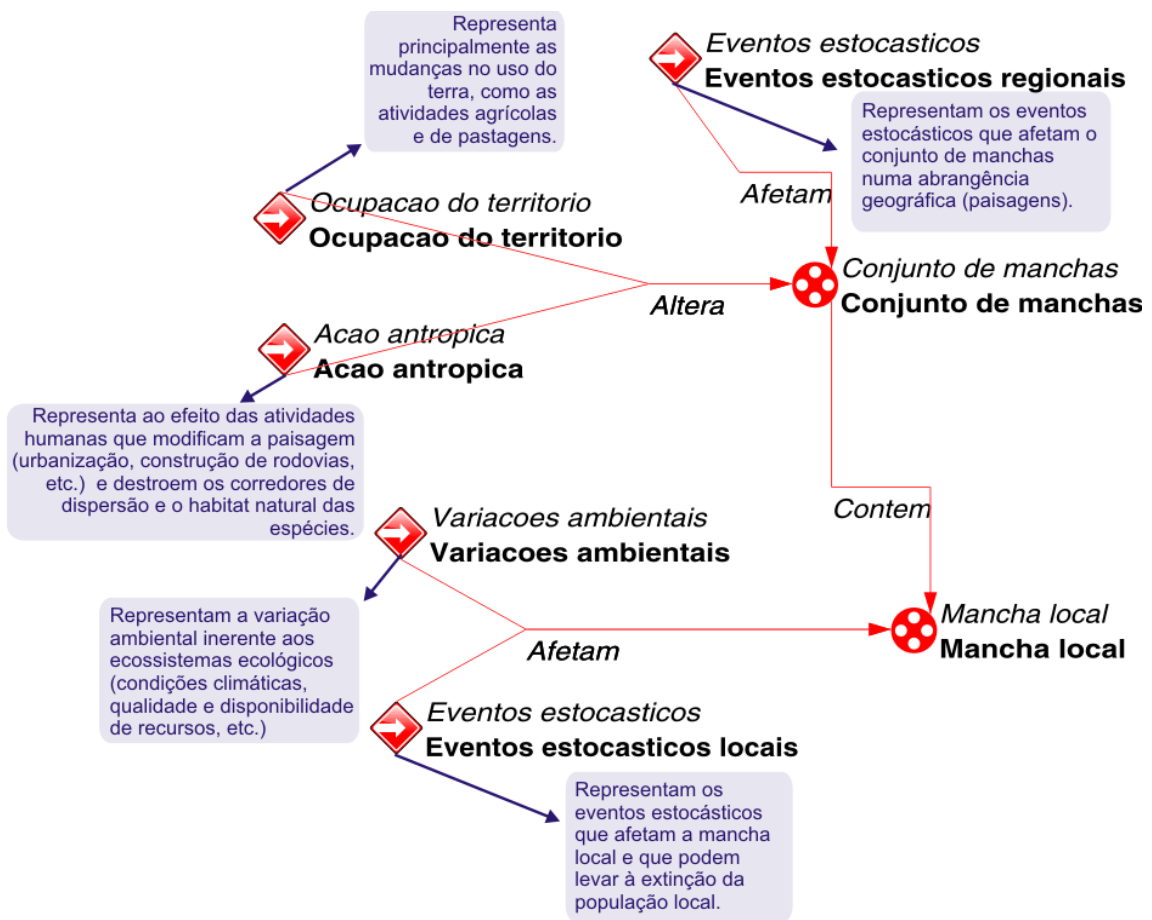


Figura 28. Agentes que atuam no Modelo Integrado de Conservação e seu significado.

### 3.4 Tabela das quantidades e espaços quantitativos

O modelo integrado de conservação contém vinte e uma quantidades, com sete espaços quantitativos diferentes. A tabela abaixo relaciona as entidades às quantidades e apresenta seu significado no modelo.

**Tabela 16. Entidades, quantidades e espaços quantitativos utilizados nos modelo integrado de conservação**

Entidades	Quantidades	Espaço quantitativo	Observações
<b>Processos (taxas)</b>			
<b>População local</b> (subunidade populacional que constitui a metapopulação)	Taxa de natalidade	{Zero, Plus}	Número de indivíduos nascidos por unidade de tempo
	Taxa de mortalidade	{Zero, Plus}	Número de indivíduos mortos por unidade de tempo
	Taxa de crescimento	{Min, Zero, Plus}	É a taxa que influencia o tamanho da população; é afetada pelos processos de natalidade e mortalidade, assim como pela emigração e imigração
	Taxa de imigração	{Zero, Plus}	Entrada de indivíduos na população local vindos de outra mancha
	Taxa de emigração	{Zero, Plus}	Saída de indivíduos da população local
<b>Metapopulação</b> (definida como um conjunto de populações locais)	Taxa de colonização	{Zero, Plus}	Representa a taxa pela qual os indivíduos iniciam um novo fragmento de população em uma mancha de habitat local vazia
	Taxa de extinção	{Zero, Plus}	É a taxa pela qual se dá o processo de extinção local; depende da qualidade e conectividade da mancha, entre outros fatores.
	Taxa de variação	{Min, Zero, Plus}	Determina o comportamento da metapopulação, fazendo com que seja crescente, estável, declinante.

**Tabela 17 Entidades, quantidades e espaços quantitativos utilizados nos modelo integrado de conservação**

Entidades	Quantidades	Espaço quantitativo	Observações
<b>Variáveis de estado (propriedades das entidades)</b>			
	Área total	{Pequena, Média, Grande}	Área resultante do somatório da quantidade de manchas de habitat existente na paisagem

<b>Conjunto de Manchas</b> (agrega, em escala regional, as manchas de habitat locais, que contêm populações locais)	Qualidade	{Boa, Media, Ruim}	É uma medida qualitativa do estado de conservação das manchas que abrigam a metapopulação
	Conectividade	{Boa, Media, Ruim}	A conectividade é uma avaliação qualitativa da proximidade entre as manchas de habitat
	Manchas vazias	{Zero, Pequeno, Médio, Grande, Máximo}	Manchas que são apropriadas, mas que estão vazias: a população local foi extinta, ou a mancha ainda não foi colonizada
	Manchas ocupadas	{Zero, Pequeno, Médio, Grande, Máximo}	Manchas que são apropriadas, e que estão ocupadas
<b>Mancha local</b> (área de habitat homogênea, não linear da paisagem que se distingue das unidades vizinhas e pode abrigar a população local)	Qualidade	{Zero, Baixa, Media, Alta}	É uma medida qualitativa dos recursos disponíveis e representa as características que melhoram o <i>fitness</i> da população local
	Capacidade de suporte	{Zero, Baixa, Crítica, Alta}	Tamanho da população que pode ser sustentada teoricamente por uma mancha de habitat, sob condições específicas (Cioaca <i>et al</i> , 2009).
	Tamanho apropriado	{Pequena, Media, Grande}	Medida qualitativa do tamanho médio de área apropriada de preferência de uma dada espécie
<b>População local</b>	Número de Indivíduos	{Zero, Pequeno, Médio, Grande}	Quantidade de indivíduos que compõem a população local e que é influenciada pela taxa de crescimento.
<b>Variações ambientais</b> (agente)	Variação ambiental	{Positivo}	Indica a existência de influência exógena oriunda do ambiente circundante, que afeta indiretamente a qualidade das manchas de habitat
<b>Eventos estocásticos</b> <b>Locais e regionais</b> (agente)	Eventos estocásticos	{Positivo}	Indica a existência de influência exógena oriunda de eventos como fogo, inundações, clareiras, e outros que podem afetar a qualidade da mancha local e do conjunto de manchas na escala regional
<b>Ocupação do território</b> (agente)	Uso do solo	{Positivo}	Influência exógena que tem como origem as atividades humanas que envolvem alterações no uso do solo para diferentes fins (como a urbanização e a criação de atividades agrícolas e de pastagens)



<b>Ação</b> <b>antrópica</b> (agente)	Dano a corredores	{Positivo}	É o processo intenso de alteração da paisagem natural que destrói manchas de habitat e corredores de dispersão e altera a conectividade entre as manchas.
---	----------------------	------------	---

### Pressupostos adotados no modelo integrado de conservação

Os pressupostos dos modelos qualitativos são as condições estabelecidas para definir situações alternativas, e para sinalizar quais fragmentos de modelo serão ativados em cada estado durante a simulação de um dado cenário. Neste modelo, os seguintes pressupostos (Figura 29) foram utilizados para separar as diferentes escalas espaciais e temporais:

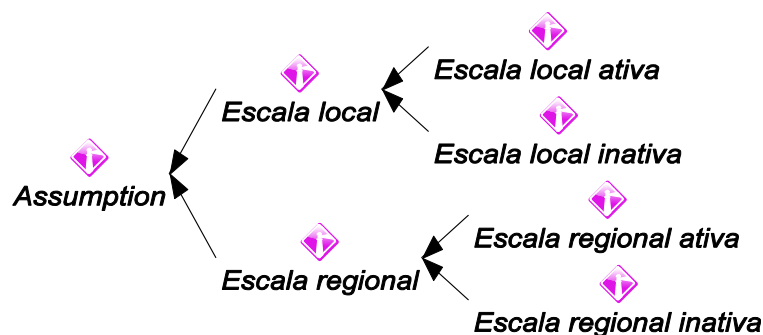


Figura 29. Pressupostos do modelo integrado de conservação

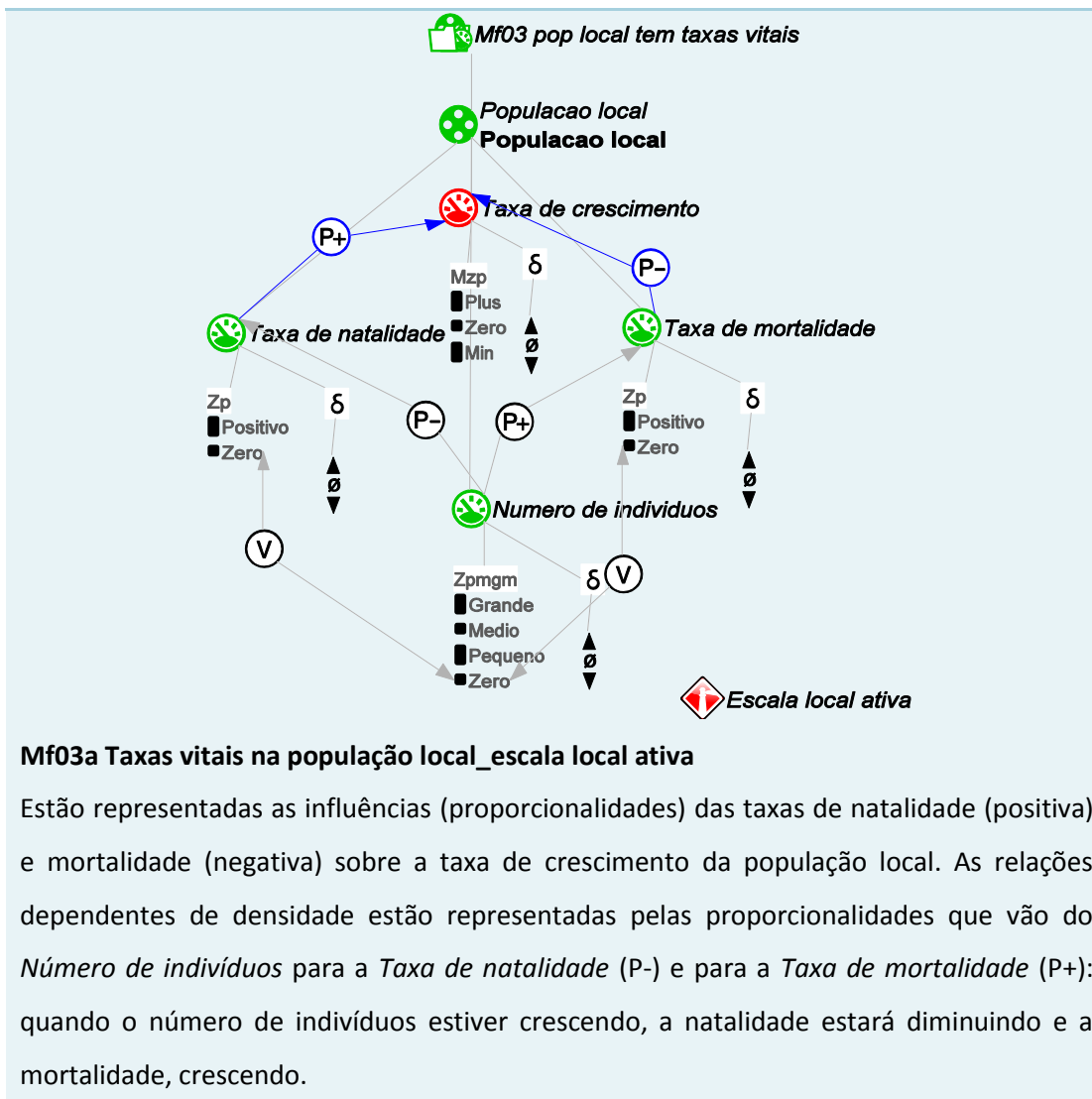
Nessas condições, dependendo do pressuposto presente no cenário (por ex., “Escala regional ativa” ou “Escala regional inativa”), apenas os fragmentos de modelo que tenham o mesmo pressuposto serão selecionados para a simulação.

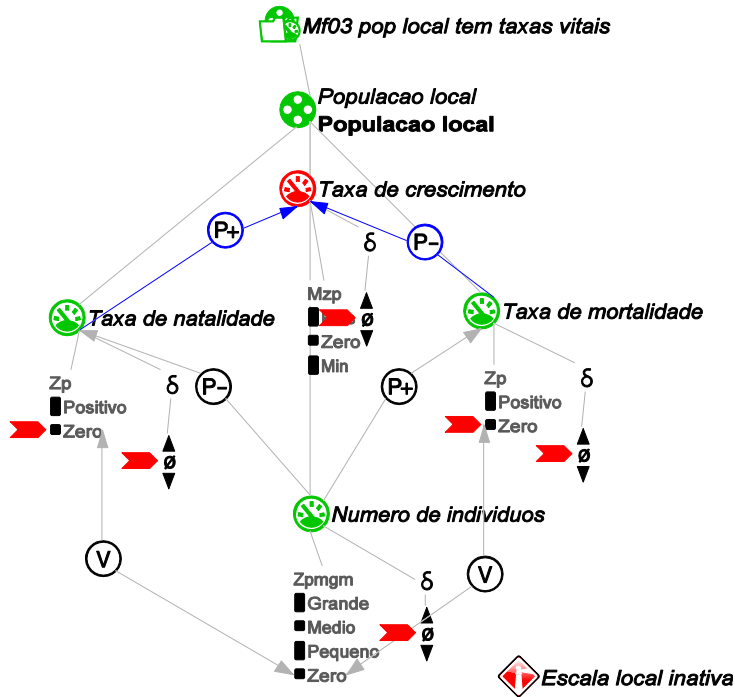
### Fragmentos de modelo

O modelo integrado de conservação é constituído por 60 fragmentos de modelo, dos quais 42 são estáticos, três são processos e 15 são agentes (seção 2.2, Tabela 02). Os processos são: o crescimento da população local, a variação do balanço entre manchas ocupadas e vazias na escala regional e o *turnover* entre colonizações e extinções e seu efeito na escala local. Seguem abaixo os fragmentos mais relevantes.

Tabela 18. Fragmentos de modelos mais relevantes representados no Modelo Integrado de Conservação

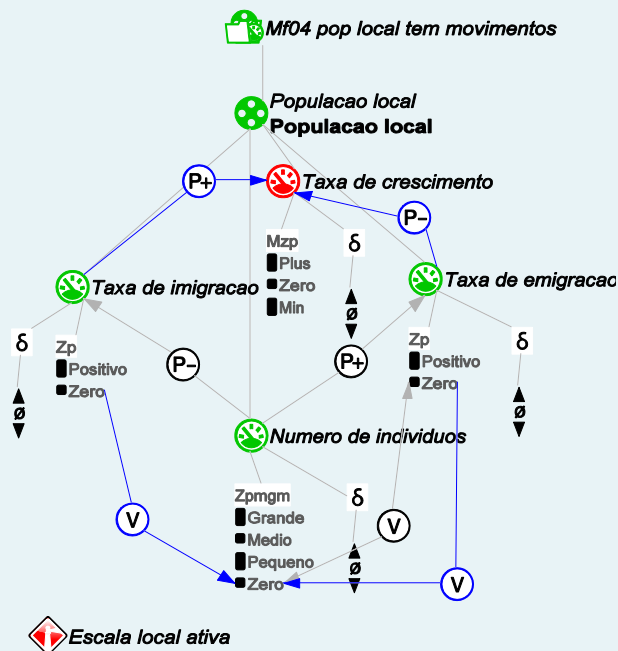
**Fragmento de modelo**





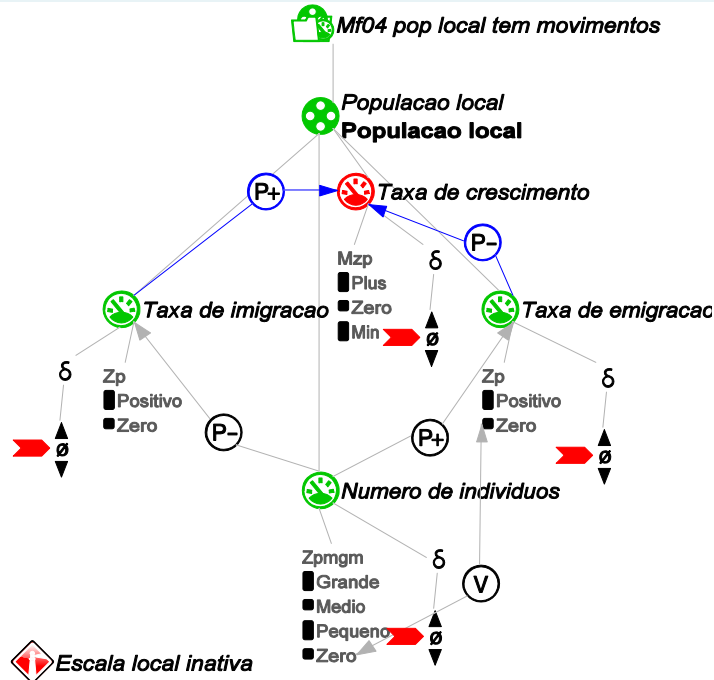
### Mf03b Taxas vitais na população local\_ escala local inativa

Representa a mesma idéia do fragmento anterior, só que agora a escala local está inativa (este fragmento Mf03b inclui pressuposto 'Escala local inativa'). Nesse caso, enquanto o foco do modelo estiver colocado na escala regional, as derivadas de todas as quantidades locais são iguais a zero e as taxas de emigração e imigração também são zero, posto que as mudanças locais seriam vistas como instantâneas, comparada com a velocidade dos acontecimentos focados na escala regional, mais lenta.



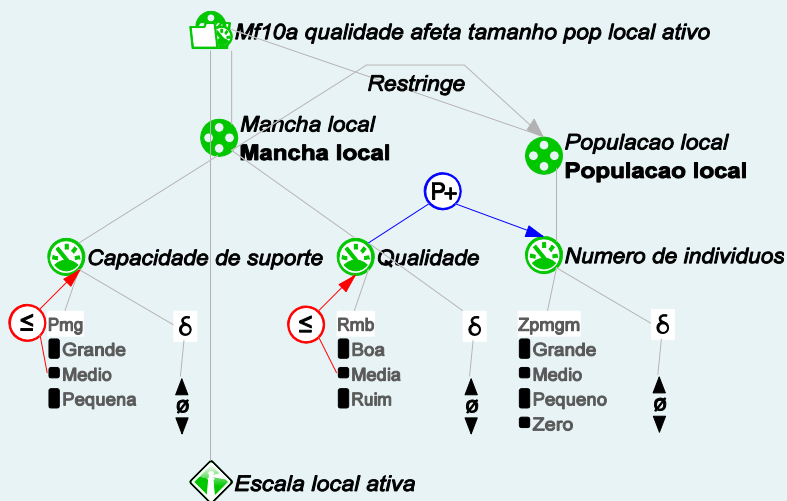
### Mf04a População local tem movimentos\_ escala local ativa

Este fragmento representa a influência das taxas de emigração (negativa) e imigração (positiva) sobre a taxa de crescimento da população local. Há um pressuposto que indica que neste fragmento estão as condições para que na simulação a escala local esteja ativa. As taxas de movimento recebem *feedback* do tamanho da população: quando a população estiver crescendo, a taxa de imigração estará diminuindo e a de emigração, aumentando.



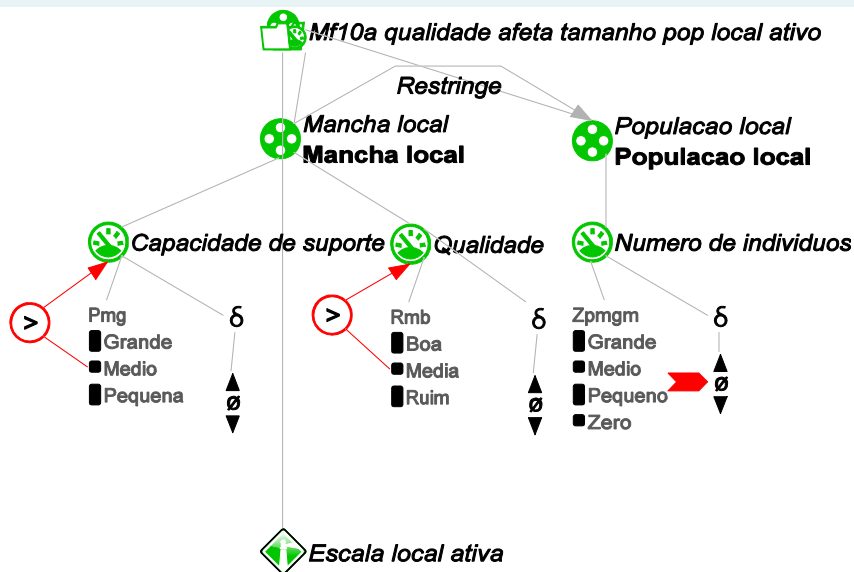
#### Mf04b População local tem movimentos\_escala local inativa

Representa a mesma idéia do fragmento anterior, mas neste fragmento de modelo a escala local está inativa (*cf.* pressuposto 'Escala local inativa'). Portanto, as derivadas de todas as quantidades são iguais a zero.



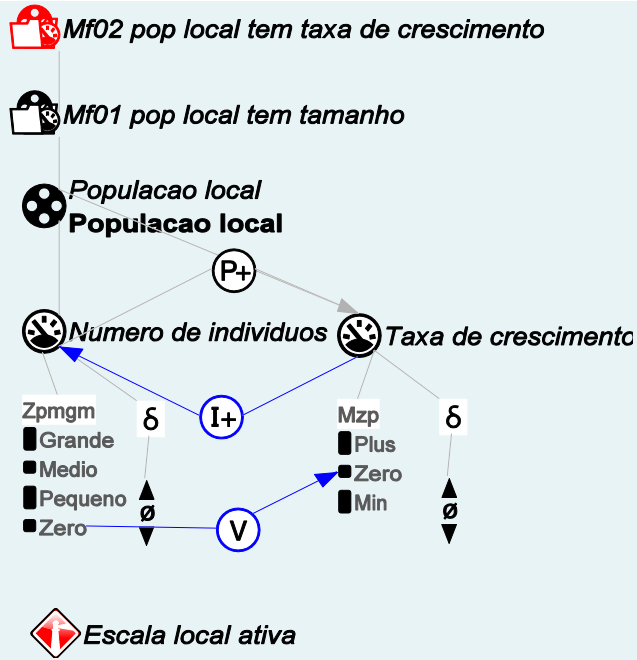
#### Mf10aa A Capacidade de suporte e a qualidade da mancha local afetam o tamanho da população local

Este fragmento de modelo Mf10aa e o próximo, Mf10ab, ilustram como representar uma situação em que é necessário atender duas condições para que um fenômeno ocorra. Em Mf10aa, as quantidades 'Capacidade de suporte' e a 'Qualidade' da mancha devem ter valor qualitativo maior ou igual a 'medio' e 'média', respectivamente, para que a proporcionalidade P+ entre 'Qualidade' e 'Número de indivíduos' se torne ativa. Então, se 'Qualidade' aumentar, o 'Número de indivíduos' da população local também aumentará; e se a 'Qualidade' diminuir, o tamanho da população muda na mesma direção. A implementação desses conhecimentos condicionais requer outro fragmento de modelo, que descreve a situação alternativa, mostrada abaixo, no fragmento Mf10ab.



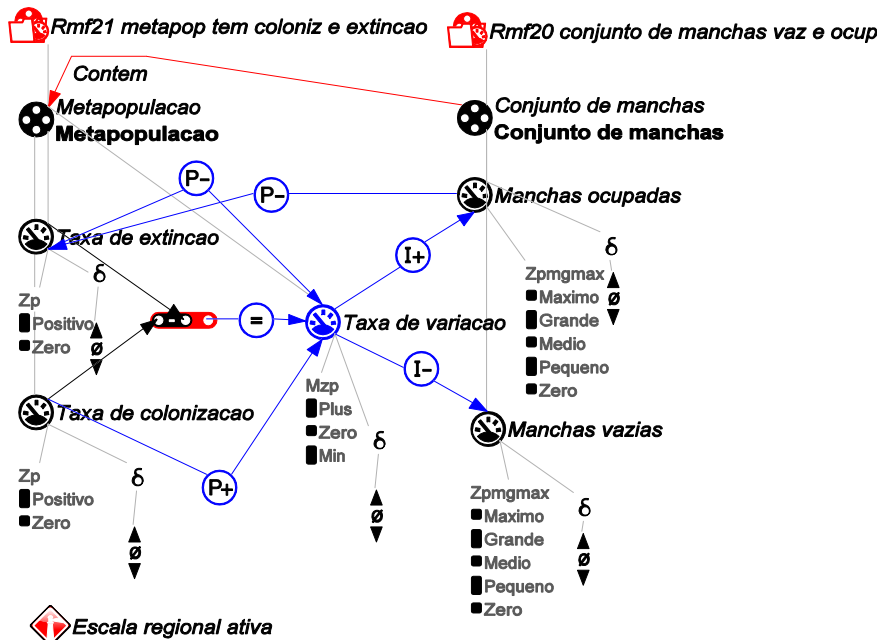
### Mf10ab A Capacidade de suporte e a qualidade da mancha local afetam o tamanho da população local

Este fragmento de modelo completa os conhecimentos mostrados no fragmento Mf10aa: se 'Capacidade de suporte' e 'Qualidade' da mancha tiverem valor qualitativo menor que 'médio' e 'média', respectivamente, então a qualidade da mancha não influenciará o número de indivíduos, que permanece constante (a menos que exista algum outro fator influenciando o número de indivíduos).



**Fm05 Crescimento da população local\_escala local ativa**

O processo de crescimento é modelado neste fragmento: a 'Taxa de crescimento' influencia direta e positivamente (I+) o 'Número de indivíduos' da população local. Há um *feedback* positivo do número de indivíduos para a taxa de crescimento, tal que quando o número de indivíduos mudar (aumentar ou diminuir), a taxa de crescimento mudará na mesma direção.



**Rmf22a Variação da metapopulação é balanço da ação combinada de colonização e extinção**

A diferença entre as taxas de extinção (influencia negativa) e de colonização (influência

positiva), mostrada neste fragmento de modelo, é a base de cálculo da taxa de variação da metapopulação. Se a variação for positiva (colonização > extinção), então o número de manchas ocupadas aumenta (e simultaneamente diminuem as manchas vazias); se for negativa (colonização < extinção), as manchas vazias aumentam como decorrência da extinção das manchas locais. A dependência (P-) que vai das manchas ocupadas para a taxa de extinção, representa o 'efeito resgate' (Hanski, 1991). A quantidade manchas ocupadas tem correlação com o risco de extinção, por isso a proporcionalidade negativa é adequada para representar tal relação.

---

### **Resultados obtidos com o modelo**

Resultados relevantes do modelo são obtidos da simulação de seis cenários principais, que envolvem a maior parte das quantidades para representar diferentes contextos de processos locais e regionais. Note-se que cada simulação mostra fenômenos relativos a uma só escala; portanto, se a escala local estiver ativa, a regional estará inativa, e vice-versa. Breve descrição dos cenários iniciais e resultados selecionados das simulações são mostrados a seguir. Inicialmente, são apresentados dois exemplos, na escala local e na regional; em seguida, é mostrado um exemplo com o modelo completo. Neste, apenas uma escala está ativa, a regional, enquanto a escala local está inativa. Por questão de espaço, deixamos de apresentar a outra simulação com o modelo completo, em que a escala regional é inativa e a local, ativa.

### **Eventos estocásticos e variações ambientais na escala local**

A Figura 30 mostra o cenário 'Cen13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local', que estabelece as seguintes condições iniciais: a escala local está ativa. As taxas também estão vitais ativas (emigração, imigração, natalidade e mortalidade); no entanto, a 'Taxa de crescimento' é igual a 'zero'. A mancha tem tamanho apropriado pequeno, capacidade de suporte pequena e qualidade ruim. Duas variáveis exógenas influenciam o sistema: 'Eventos estocásticos' e 'Variações ambientais'.. A partir da situação descrita, a simulação foi realizada e o resumo dos resultados e as figuras correspondentes são apresentados a seguir.

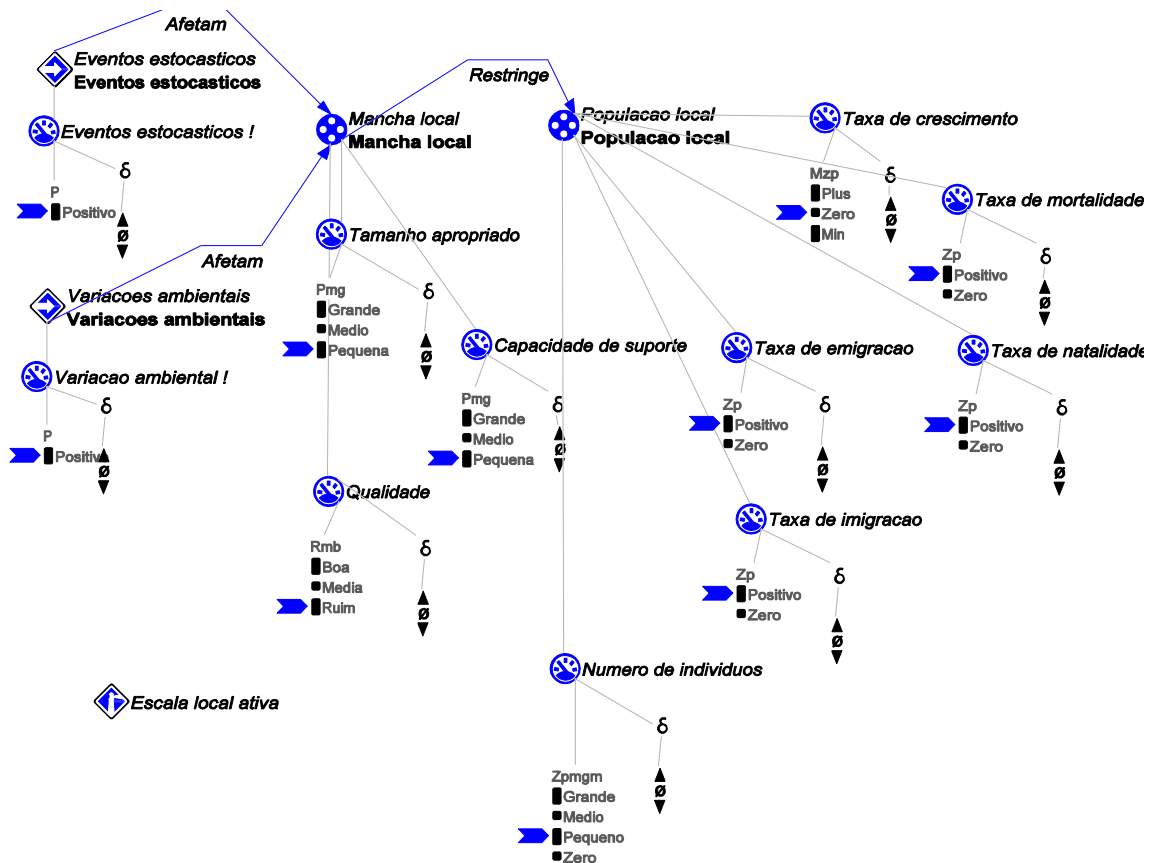


Figura 30. 'Cenário 13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local', escala local ativa.

Tabela 19. Resumo da simulação do 'Cenário 13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local'.

Nome do Cenário	Cenário 13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local
Simulação completa	35 estados
Estados iniciais	1 estado
Estados finais	[27, 29, 31, 33, 34]
Caminho relevante	[1, 6, 7, 26, 9, 19, 27]
Descrição do comportamento	Dadas as condições da mancha de habitat, descritas no cenário inicial, qual será a tendência dessa população local? Como as taxas vitais e de movimento estão ativas, existem várias possibilidades, inclusive a de que a



população cresce. As principais relações que afetam uma metapopulação no contexto local podem ser a partir dele compreendidas. As influências exógenas afetam a mancha local, a 'Variação ambiental' aumenta o 'Tamanho apropriado' da mancha e os 'Eventos estocásticos' diminuem a sua 'Qualidade'. A 'Qualidade' da mancha exerce uma influência positiva (P+) sobre o 'Número de indivíduos', um parâmetro qualitativo da influência que tem a qualidade do habitat sobre a população local. Esse efeito se propaga para as taxas vitais por meio de relações dependentes de densidade. Assim, se a qualidade mancha diminui, o número de indivíduos também diminui. Seguem abaixo o grafo de estados, o modelo causal e o histórico dos valores, que darão mais detalhes sobre a simulação.

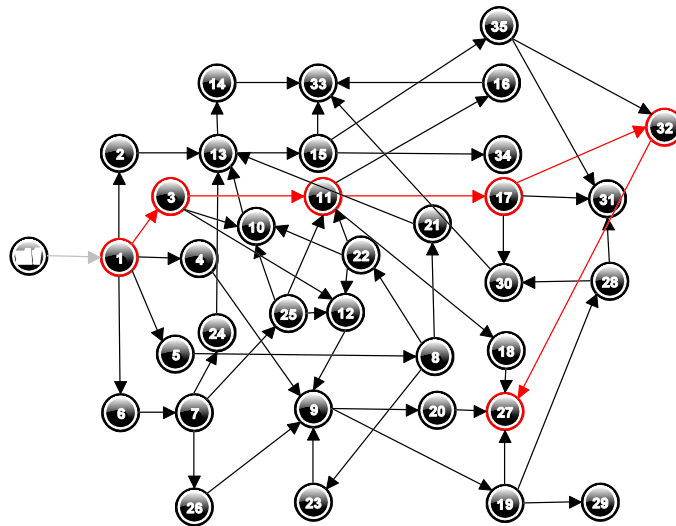


Figura 31. Grafo de estados da simulação iniciada no “Cenário 13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local”.

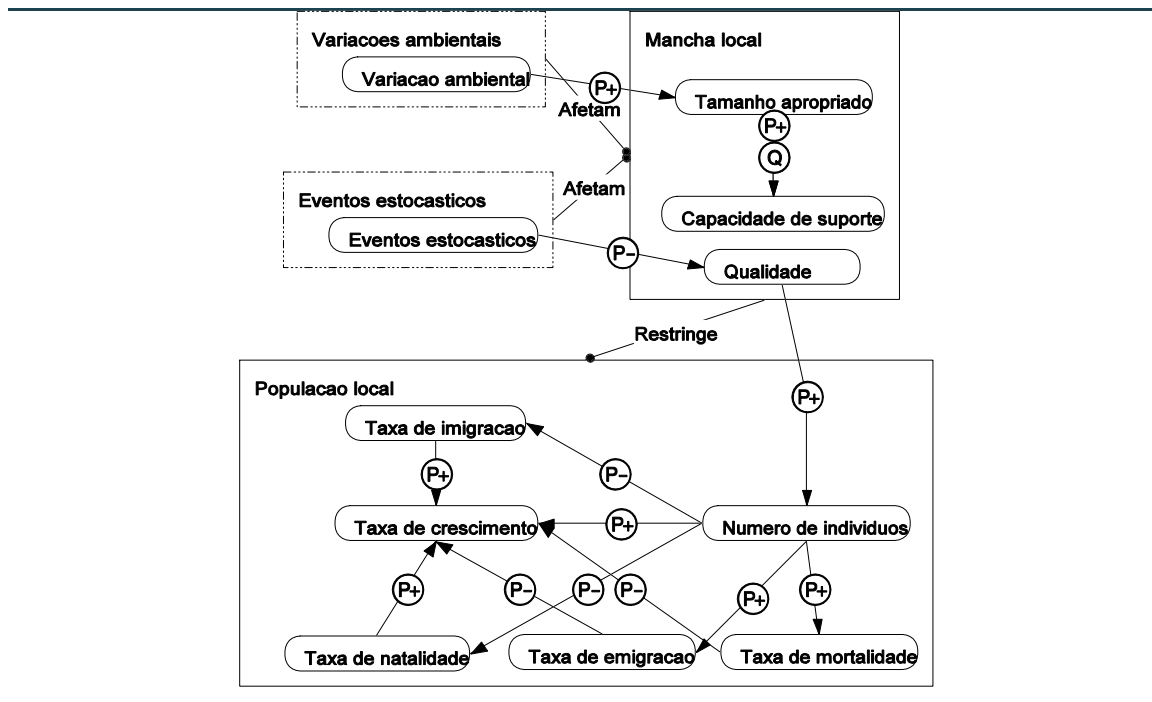


Figura 32. Modelo causal do estado [29] com as principais relações que afetam a dinâmica da população local, que recebe duas influências exógenas. Retirado da simulação do “Cenário 13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local”, no qual a escala local é ativa.

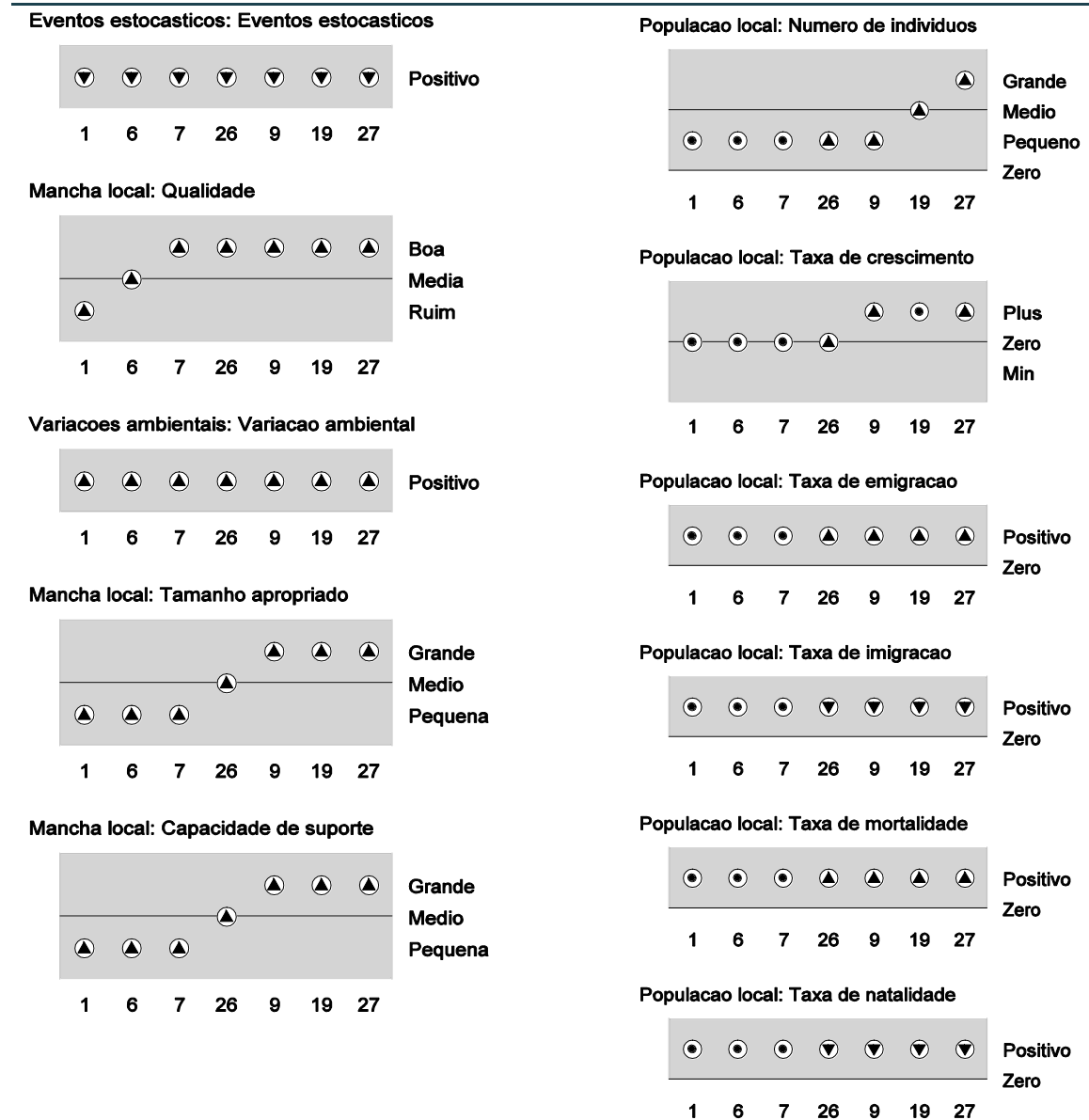


Figura 33. Diagrama da história de valores das quantidades obtido na simulação do “Cenário 13a Eventos estocásticos e variações ambientais afetam a mancha e a população local”. Nota-se que a combinação de condições favoráveis de qualidade, tamanho apropriado e capacidade de suporte permitem que, a partir do estado 26, o tamanho da população local, antes estável, passe a crescer.

### Ações antrópicas e seus efeitos na escala regional

O cenário apresentado na Figura 34, em que a escala espacial ativa é a regional, tem por objetivo mostrar o efeito da ação humana sobre o habitat, o qual também se propaga para as populações locais.

Na Figura 34 é possível observar o cenário que produz uma simulação mostrando como os efeitos do ‘Uso do solo’ e de ‘Danos a corredores’, somados aos efeitos de ‘Eventos estocásticos’ afetam o conjunto de manchas que abriga a metapopulação.

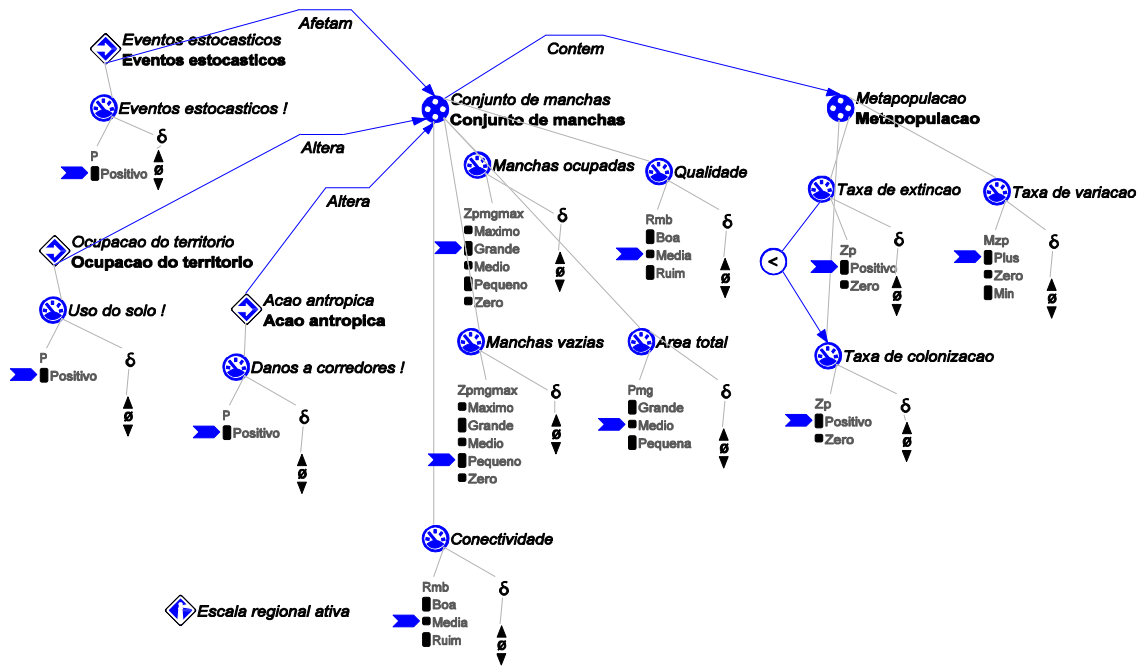


Figura 34. Cenário “Rcen10a Ações antrópicas e seus efeitos na escala regional ativa”

O modelo causal construído a partir da simulação com a escala regional ativa permite entender como estão dispostas as relações que afetam a área total do conjunto de manchas que contém uma metapopulação (Figura 35).

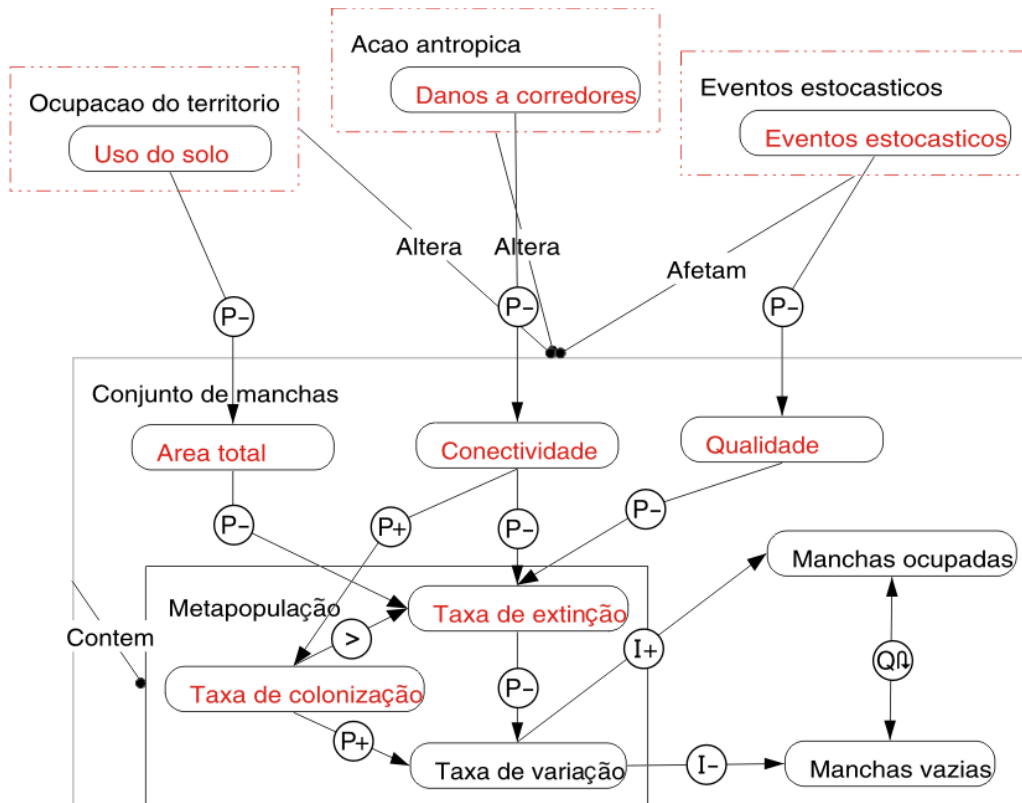


Figura 35. Modelo causal para o estado [02] da simulação do cenário “Rcen10a\_Ações antrópicas e seus efeitos na escala regional ativa”, mostrando as principais relações que afetam o conjunto de manchas (dinâmica regional). Os eventos estocásticos afetam a qualidade do conjunto de manchas, o que pode aumentar a taxa de extinção. Junto ao fator estocástico, somam-se os efeitos da ação humana que alteram a área total e a conectividade, o que também aumenta a taxa de extinção. A propagação do efeito da destruição dos corredores, que afeta a conectividade, também pode prejudicar a taxa de colonização.

### Processos locais e regionais de uma metapopulação

Os dois cenários que representam os ‘Processos locais e regionais de uma metapopulação’ têm a perspectiva da metapopulação como um todo: o conjunto de manchas é afetado por processos de extinção e colonização; e em outra escala de tempo e espaço inferior, está o conteúdo de cada uma das manchas: uma população local, com as suas características. A representação diagramática por meio do modelo de RQ é simples, mas permite visualizar com clareza quais são os processos que são afetados em diferentes escalas: local e regional.

A Figura 36 mostra o Cenário “Tcen01a processos regionais ativos locais inativos”. Os resultados obtidos na simulação desse cenário são apresentados a seguir.

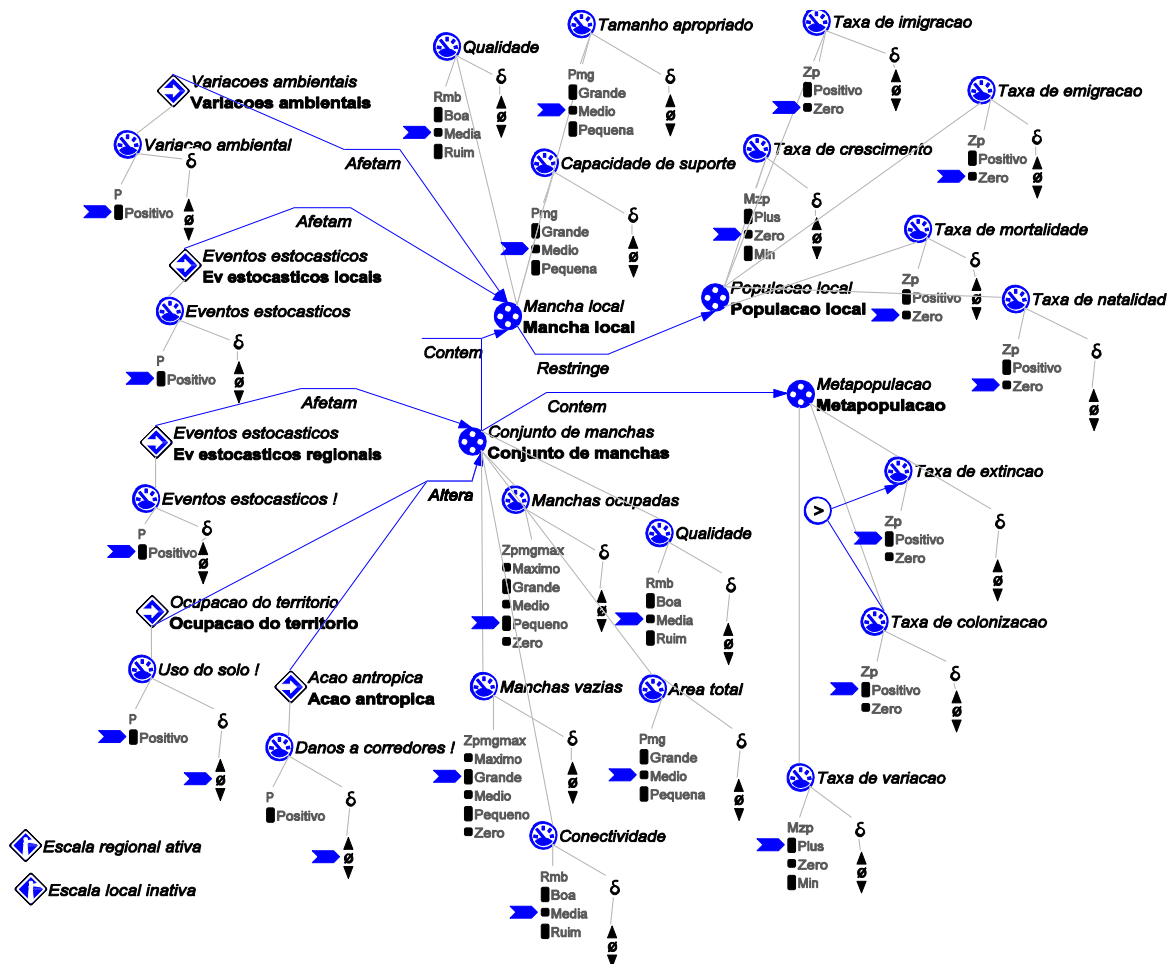


Figura 36. Cenário “Tcen01a processos regionais ativos locais inativos”

Tabela 20. Resumo da simulação do Cenário

Nome do Cenário	Cenário Tcen01a processos regionais ativos locais inativos
Simulação completa	4 estados
Estados iniciais	1 estado
Estados finais	[4]
Caminho relevante	[1, 2, 3,4]
Descrição do comportamento	Conforme os valores do cenário inicial, a metapopulação representada tem um ‘pequeno’ número de manchas ocupadas e um ‘grande número de manchas vazias’. Ela é afetada por variáveis exógenas: eventos estocásticos, uso do solo e ação antrópica. O conjunto de manchas apresenta inicialmente qualidade, área total e conectividade médias. A

taxa de colonização é maior do que a taxa de extinção, e a taxa de variação da metapopulação é positiva. As taxas atribuídas à população local tem valor igual a zero porque estão inativas na escala regional (não é possível observar a sua variação usando este recorte). A simulação teve como resultado: a variação ambiental, danos a corredores e o uso do solo ficam estáveis e positivas ao longo do tempo. Os eventos estocásticos tem um comportamento decrescente, dentro do intervalo 'positivo'. O conjunto de manchas persiste com área total, capacidade de suporte e conectividade médias, e esta situação permite que a qualidade aumente. O conjunto de manchas ocupadas aumenta e o de vazias diminui, pois a colonização é maior do que a taxa de extinção (ver histórico dos valores na Figura 39).

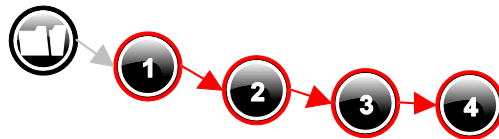


Figura 37. Grafo de comportamento da simulação iniciada no “Cenário Tcen01a processos regionais ativos locais inativos”

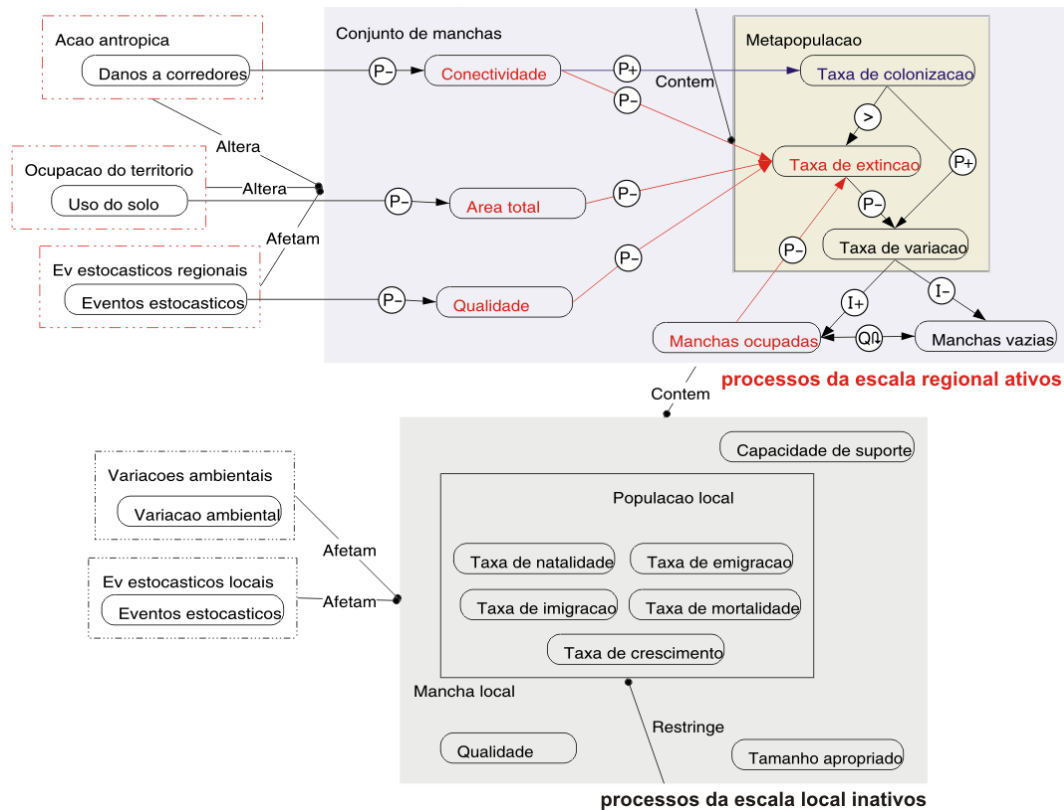


Figura 38. Modelo causal para o estado [04], com as principais relações que afetam a dinâmica da população local e regional, sendo que apenas a regional está ativa (cenário “Tcen01a processos regionais ativos locais inativos”). Destacam-se as quantidades que afetam a taxa de extinção (conectividade, área total, qualidade e manchas ocupadas) e a taxa de colonização (afetada pela conectividade).

É importante notar que as duas escalas não devem ser apresentadas simultaneamente na mesma simulação. Para evitar isso, adota-se neste trabalho a proposta implementada por Rickel & Porter (1997). Para esses autores, quando a escala mais rápida (local) está ativa, a escala mais lenta (regional) é considerada estável. Inversamente, quando a escala mais lenta é ativa, a mais rápida é considerada instantânea, e assim aparenta ser estável. A Figura 38 mostra que apenas a escala regional é ativa, enquanto não se registram as relações locais de causalidade.



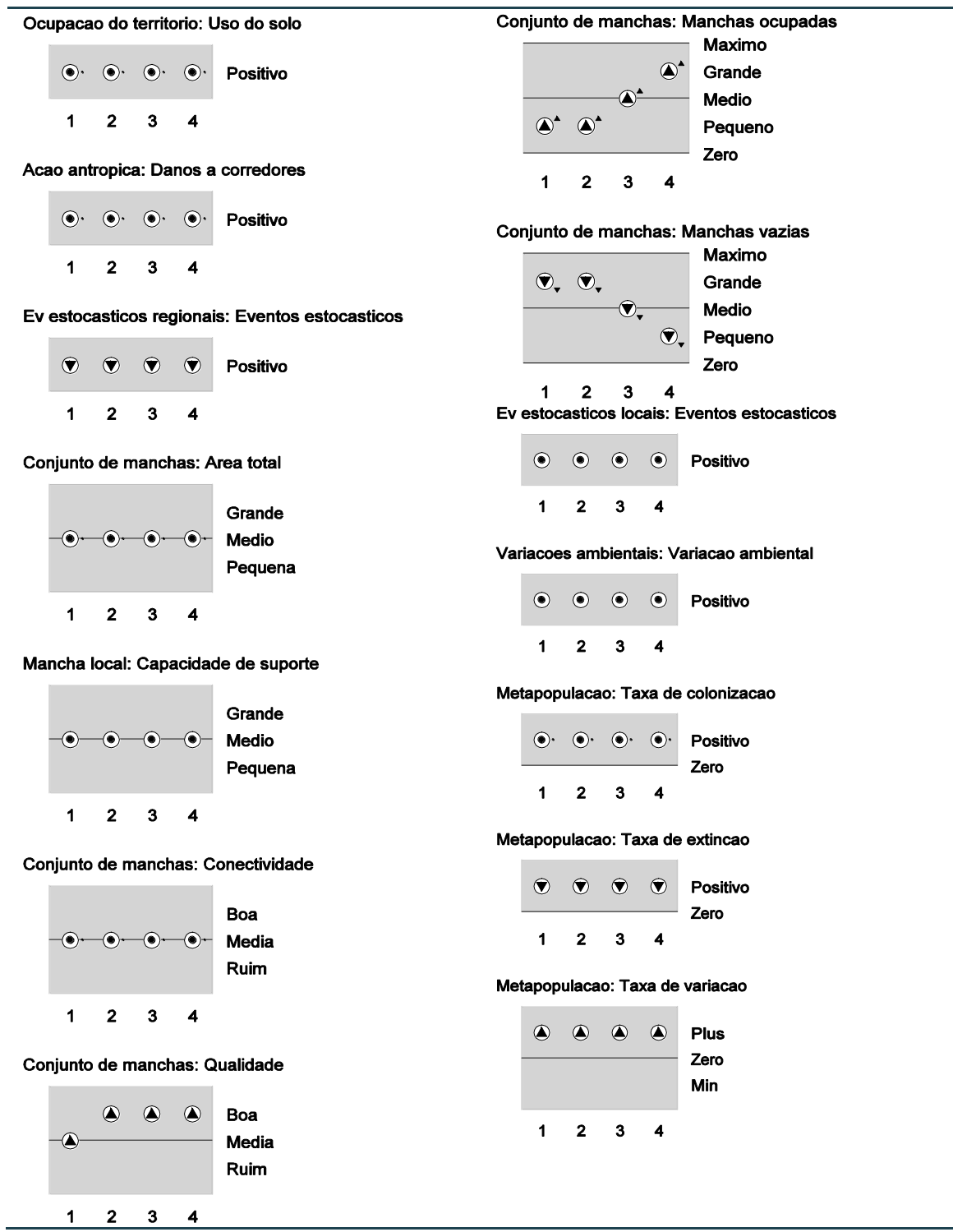


Figura 39. Diagrama da história de valores das quantidades obtido na simulação do Cenário “Tcen01a processos regionais ativos locais inativos”. A partir do estado [2], a qualidade do conjunto de manchas aumenta e influencia o aumento do número de manchas ocupadas. A Figura 40 é um esquema de comparação entre os modelos causais, resultados das simulações do modelo qualitativo de Levins, fonte sumidouro e integrado de conservação.

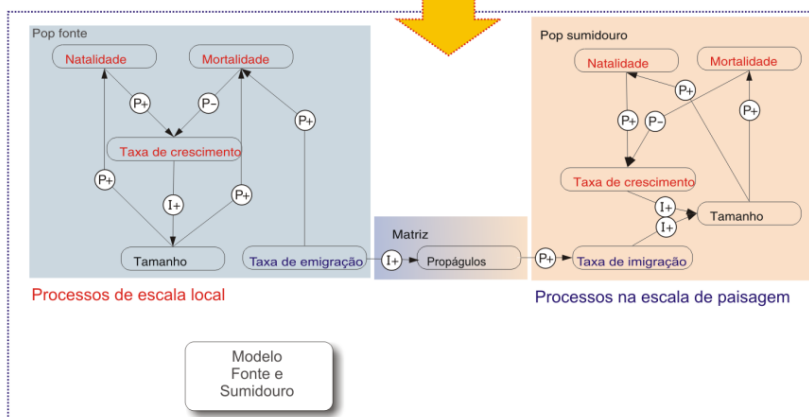
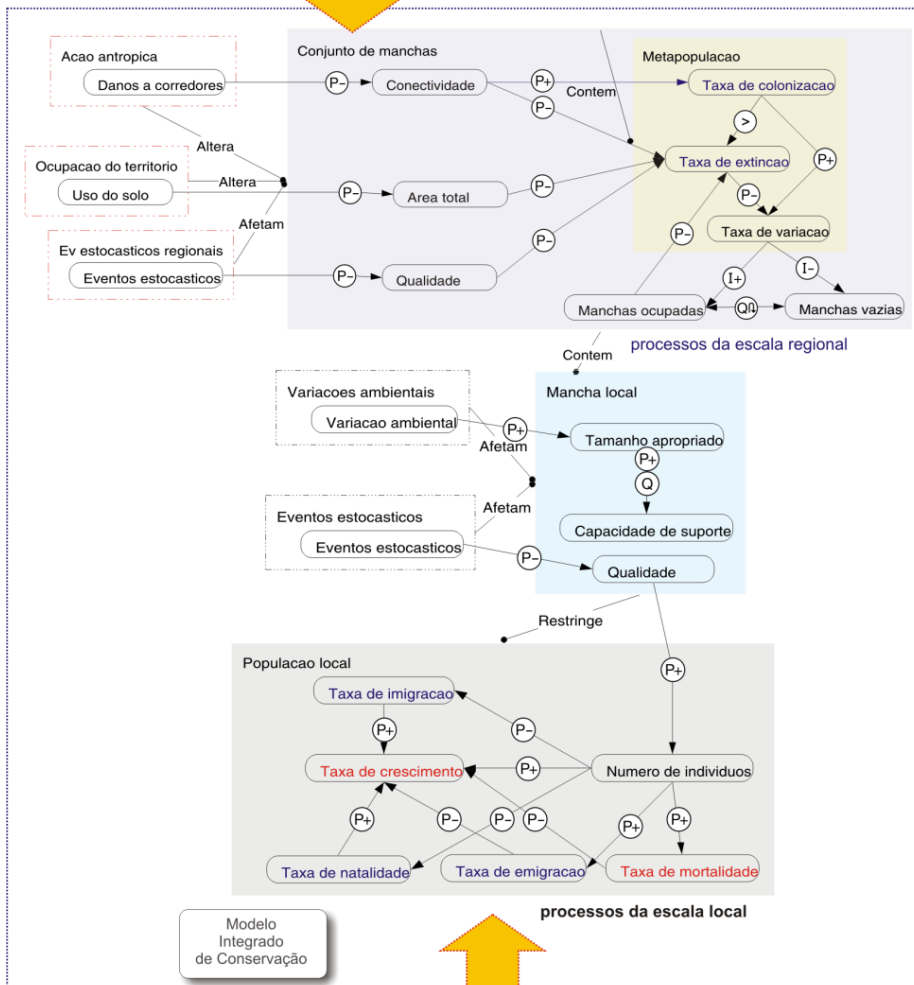
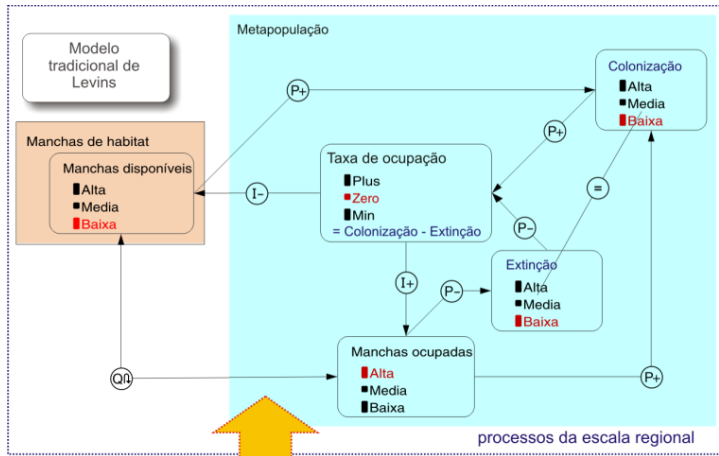


Figura 40. Esquema com os modelos causais da simulação dos modelos 'Levins', 'Fonte e Sumidouro' e 'Modelo Integrado de Conservação' representando os processos locais regionais'.

### 3.3 Resultados obtidos com a validação dos modelos com especialistas

As técnicas referidas na seção 2.6 foram utilizadas na validação dos modelos de metapopulações deste trabalho. Cinco especialistas validaram tanto os aspectos conceituais quanto operacionais dos modelos. O perfil desses especialistas era o seguinte: um especialista em modelagem qualitativa da Universidade de Amsterdam (Holanda); um especialista em modelagem qualitativa e em ecologia de populações da Universidade de Hull (Inglaterra); e três especialistas em ecologia de populações, da Universidade de Brasília, dois dos quais também trabalham com modelagem.

O domínio conceitual explorado neste trabalho e os modelos foram apresentados de forma breve aos especialistas, e depois estes responderam a um questionário, no qual acrescentaram suas observações. As questões são similares às utilizadas por Milosevic & Bredeweg (2010). Abaixo segue uma tabela com as perguntas feitas e um breve resumo da opinião dos especialistas.

Tabela 21. Resultado das entrevistas feitas com cinco especialistas em modelagem e ecologia de populações sobre os modelos de metapopulação construídos neste trabalho.

---

**1) O modelo está de acordo com as teorias e entendimentos disponíveis sobre o funcionamento de sistemas similares?**

**Respostas: 100% sim**

**2) O modelo está de acordo com as teorias e entendimentos disponíveis sobre o funcionamento de sistemas similares?**

**Respostas: 100% sim**

**3) O modelo produziu representações qualitativas dos fenômenos mais relevantes?**

**Respostas: 100% sim**

**4) Os conceitos representados no modelo estão justificados por conhecimento científico?**

**Respostas: 100% sim**

**5) O modelo pode ser usado como ferramenta de aprendizado, que pode promover o aprendizado dos conceitos expressos nos modelos?**

**Respostas: 100% sim**

**6) Os modelos são representações válidas da teoria de metapopulações?**

**Respostas: 100% sim**

**7) E quanto a escolha de entidades e quantidades? Os espaços quantitativos estão**

---

---

detalhados o suficiente para mostrar o comportamento do sistema (para estudantes/especialistas)?

Respostas: 100% sim

8) O comportamento na simulação dos cenários representa o comportamento do sistema real?

Respostas:

“Sim, mas a representação de cenários alternativos pode melhorar”;

“Sim”;

“A idéia de difusão/osmose deve ser melhor representada”;

“Sim, apesar de representar os processos em baixa resolução, o modelo mostra as tendências ecológicas de maior relevância”;

“Parcialmente”.

9) Você acha que o modelo poderia ser usado em outros contextos, além do aprendizado sobre Ecologia?

Respostas:

“Pode, os fragmentos podem ser reutilizados para outros sistemas análogos”;

“Sim, pode”;

“Sim”;

“Sim, o modelo pode ser utilizado para prever o comportamento de populações habitando paisagens fragmentadas e, conseqüentemente, ser uma ferramenta importante para a tomada de decisão acerca de questões conservacionistas”;

“Não”.

10) Você acha que os elementos do modelo ajudam a evidenciar os processos principais envolvidos na dinâmicas de populações?

Respostas:

Quatro respondentes disseram apenas “sim”;

“Não ficou claro como o processo de extinção pode mudar no modelo”.

11) Você concorda que esses modelos podem ser usados para comparar diferentes premissas de modelos teóricos sobre metapopulações?

Respostas:

Dois respondentes disseram apenas “sim”; dois outros, não responderam;

“Sim, ademais pode-se comparar os diferentes pressupostos de diferentes padrões de dinâmica de populações em paisagens fragmentadas (e.x. dinâmica metapopulacional clássica, fonte-sumidouro e biogeografia de ilhas)”.

12) Quais são os detalhes que você melhoraria na aplicação desses modelos? Você usaria

---

---

### esses modelos para ensinar sobre a ecologia de metapopulações?

#### Respostas:

Três respondentes disseram apenas “sim”;

“O modelo, apesar de válido, possui algumas redundâncias conceituais pois alguns conceitos possuem sobreposição com outros (ex. *Conectividade* e *Distância*). Entretanto, isso não prejudica a utilização do mesmo para fins educacionais e eu certamente o utilizaria para tal”;

“Sem dúvida, visualmente o modelo funciona muito bem, a aprendizagem deve melhorar sim, mexer no modelo ajuda”.

### 13) Você acha que o modelo é útil pra fins educacionais?

#### Respostas:

Quatro respondentes disseram apenas “sim”;

“Sim, o modelo pode ser aplicado a alunos de graduação e pós-graduação”.

A seguir, são apresentados comentários adicionais deixados pelos especialistas.

“Colocar restrições nas variáveis e correlacionar os valores para diminuir as simulações. Aplicar conhecimento condicional. Implementar o conceito de população fechada com regras diferenciadas.”  
(*Especialista 1*)

“Os modelos podem ser usados para estudos de caso. Se o comportamento de uma ou duas variáveis em um estudo de caso é bem conhecido, é possível prever o possível comportamento de variáveis. Também é possível usar o modelo como uma ferramenta de diagnóstico para encontrar os pontos mais fracos na estrutura de uma determinada população a reforçá-las para fins de conservação das espécies.” (*Especialista 2*)

“Se o modelo ‘fonte e sumidouro’ pretende traçar um paralelo entre a difusão e a dinâmica de metapopulações, alguma forma explícita de gradiente precisa ser introduzida para que a causalidade no processo de emigração possa ser representada com mais fidelidade. Assim também será melhor representado o balanço entre imigração e emigração.” (*Especialista 3*)

“O modelo explora qualitativamente os processos envolvendo a dinâmica de populações habitando paisagens fragmentadas. O modelo analisa tais relações em várias escalas, desde dinâmicas individuais (*Individual-based models*) até o nível de comunidades (modelo de biogeografia de ilhas). Uma vez que geralmente os dados sobre parâmetros individuais (mortalidade, natalidade, dispersão) e parâmetros comunitários (diversidade, grau de similaridade e grau de aninhamento) possuem alta variação ou são

inexistentes, o presente modelo qualitativo possui ampla aplicabilidade estudos ecológicos.”  
(*Especialista 4*)

“É importante separar convenientemente os modelos estocásticos dos determinísticos. Existem modelos sobre eventos estocásticos como fogo, inundação e outros afetando populações. Estes não são relevantes para o presente trabalho. Outra sugestão é simplificar e reduzir as simulações para melhor entendimento.” (*Especialista 5*)

### 3.4 Resultados da validação dos modelos no contexto educacional

A avaliação educacional dos modelos foi realizada por meio de um experimento que envolveu três estudos de caso com 75 alunos (entre meninos e meninas na faixa etária de 15 a 19 anos) de uma escola pública, o Centro de Ensino Médio número 01 de Sobradinho-DF, entre os meses de junho e outubro de 2010.

A avaliação teve por objetivo verificar o uso de modelos qualitativos no ensino de conceitos ecológicos presentes na teoria de metapopulações<sup>1</sup>, e de outros conceitos ecológicos necessários para o seu entendimento. A descrição completa desta atividade não está incluída neste trabalho, no qual é feito apenas um breve relato sobre o experimento e seus resultados como parte da validação dos modelos qualitativos sobre metapopulações.

Os modelos utilizados na atividade de avaliação educacional são adaptações dos modelos apresentados neste trabalho, modificados para o uso em diferentes espaços de aprendizagem - *learning spaces* (LS) – (Bredeweg *et al.*, 2010) do software de modelagem DynaLearn ([www.dynalearn.eu](http://www.dynalearn.eu)). Nesse software, os modelos podem ser construídos em etapas de crescente complexidade, em ambientes de modelagem diferenciados (*learning spaces*), nos quais apenas determinados ingredientes de modelagem estão disponíveis para o modelador. Em LS1, o modelo consiste apenas de um mapa conceitual, estático, sem nenhum dos elementos de modelagem qualitativa. Em LS2, estão presentes apenas as entidades, as quantidades (seção 2.2) e setas associadas aos sinais + e – para indicar apenas influências causais. Também não existe representação para o valor de magnitude das quantidades (apenas para as derivadas), restringindo-se assim as simulações a simples análise de tendências de mudança (as variáveis podem estar crescendo, estáveis ou decrescentes). A noção de magnitude e de espaço quantitativo (seção 2.2) é incorporada em LS3, e em LS4 aparece, pela primeira vez a diferenciação entre influências diretas (I+ e I–) e proporcionalidades (P+ e P–), o que permite a representação de processos e de mecanismos complexos de controle, como as alças de retroalimentação (feedback).

<sup>1</sup> Embora o currículo e os livros textos adotados no ensino médio não tratem explicitamente do conceito de metapopulação, o tema aparece em diversos contextos, tais como biologia de populações e conservação. No curso descrito aqui, o termo ‘metapopulação’ não foi usado, para evitar problemas para os alunos.

O LS5 permite que sejam incluídos conhecimentos condicionais, e noções como fragmentos de modelo, cenários e hierarquia de entidades e de pressupostos estão disponíveis apenas em LS6 (Bredeweg *et al.*, 2010). Portanto, os modelos apresentados neste trabalho (seções 2 e 3) podem ser implementados tanto em Garp3 como em DynaLearn (LS6) da mesma maneira.

A avaliação tomou a forma de um curso (o que beneficiou os estudantes envolvidos) e envolveu, além do tema biologia de populações, a biologia da conservação e alguns de seus princípios (Trombulak *et al.*, 2004). Segue abaixo a relação dos temas ministrados e os tópicos curriculares envolvidos no estudo de caso 2, realizado em setembro de 2010:

**Tabela 22.** Os tópicos curriculares do curso realizado durante atividades de avaliação realizadas com alunos de ensino médio, e nível de complexidade dos modelos de simulação segundo o *learning space* do software DynaLearn.

<b>Tema</b>	<b>Espaço de aprendizagem (LS)</b>
<b>Ecosistemas: fragmentação, habitat, nicho ecológico, fluxo de energia, ciclo da matéria.</b>	LS2, LS3
<b>Ações humanas: degradação, recuperação, conservação.</b>	LS2, LS3
<b>Comunidades: interações entre duas populações, cadeia alimentar, teia alimentar.</b>	LS2, LS3
<b>Populações: natalidade, mortalidade, imigração, migração, colonização, extinção, densidade.</b>	LS3 & LS4
<b>Metapopulações.</b>	LS4

A Figura 41 mostra um mapa conceitual contendo os principais conceitos ecológicos estudados no tópico de metapopulações apresentados no curso para alunos do ensino médio.



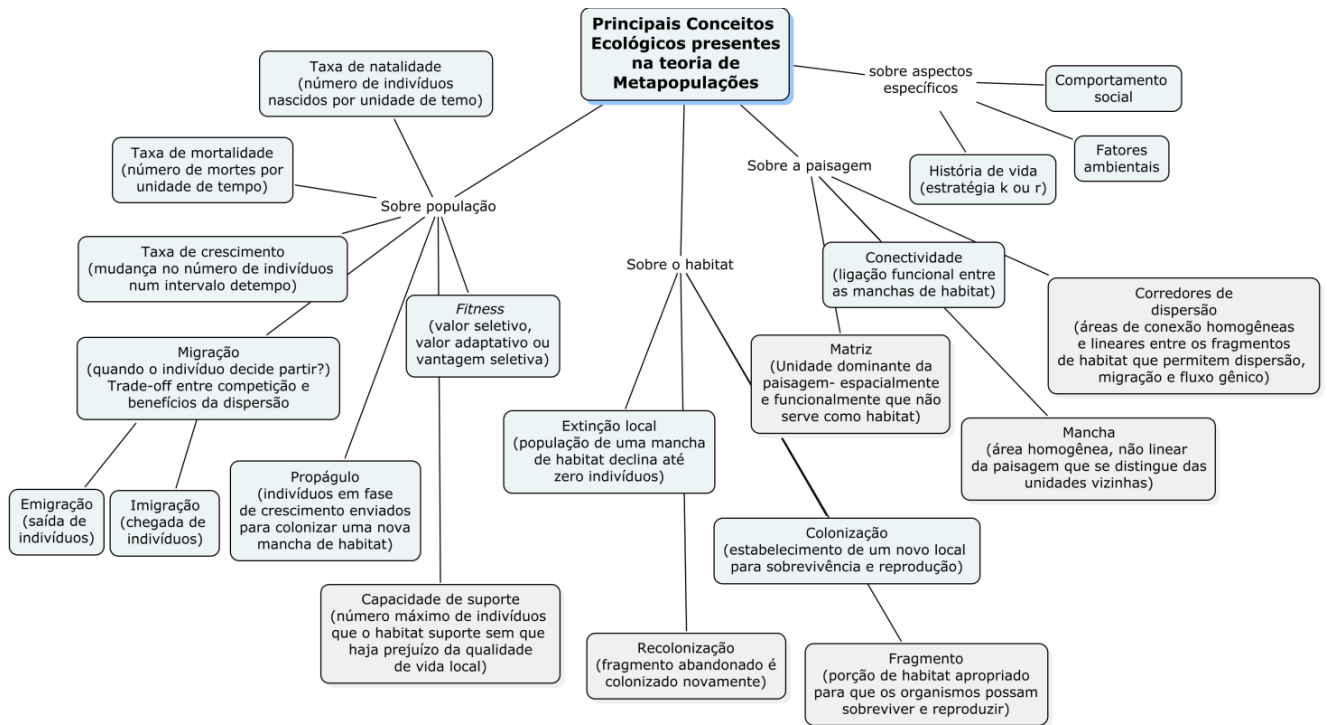


Figura 41. Principais conceitos ecológicos presentes nos modelos de metapopulações

Além de mapas conceituais, diferentes versões de modelos foram utilizadas nos exercícios de modelagem. Diversos instrumentos de avaliação foram aplicados: pré e pós-testes, redações, entrevistas, estudos dirigidos, exercícios de exploração, construção e desenvolvimento de modelos, tanto em colaboração como individualmente. As diferentes etapas do experimento, bem como os resultados e discussões relevantes se encontram no relatório técnico *'FUB evaluation of DynaLearn prototype. DynaLearn, EC FP7 STREP project 231526, Deliverable D7.2.1.'* (Salles et al., 2010); e no trabalho publicado por Sá et al. (2010).

Os resultados mostraram que os estudantes aceitaram a modelagem qualitativa como instrumento para o aprendizado de conceitos em ecologia. Além disso, melhoraram sua capacidade de representar, nos modelos por eles desenvolvidos, os conceitos aprendidos, o que foi comprovado pelo resultado dos testes de aferição conceitual aplicados e pela avaliação dos modelos dos alunos. Os resultados corroboram que a modelagem representa um ferramenta útil para o ensino ao formalizar representações diagramáticas (Hyerle, 2010) em modelos que servem para a análise, comunicação e construção de conhecimento conceitual (Bredeweg et al., 2009).

Verificou-se também diferença significativa no entendimento conceitual medido entre o pré e pós teste de conhecimento geral sobre conceitos ecológicos e de biologia de populações ( $p= 0,026$ ) para dois dos três grupos (Figura 42) envolvidos no experimento (grupos A e B). Também houve uma melhora significativa na qualidade dos modelos desenvolvidos pelos alunos (Figura 43); e quando foi

analisado o desempenho dos alunos nos testes em função do escore obtido nos modelos desenvolvidos por eles, encontrou-se uma correlação positiva (Figura 44).

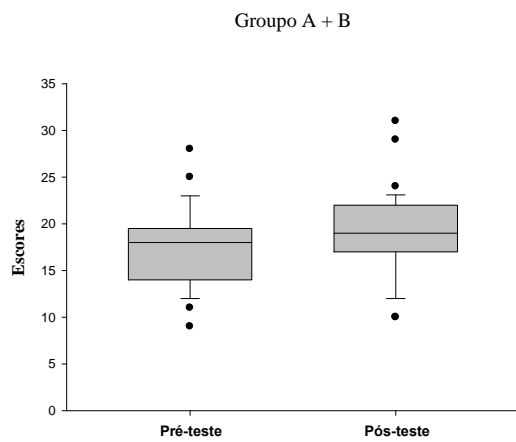


Figura 42. Diferença entre pré e pós-testes explorando conceitos ecológicos.

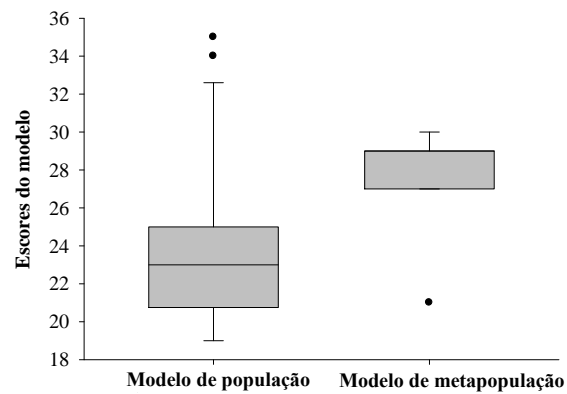


Figura 43. Comparação dos escores obtidos nos modelos de população e metapopulação relativos a dados obtidos com os grupos experimentais.

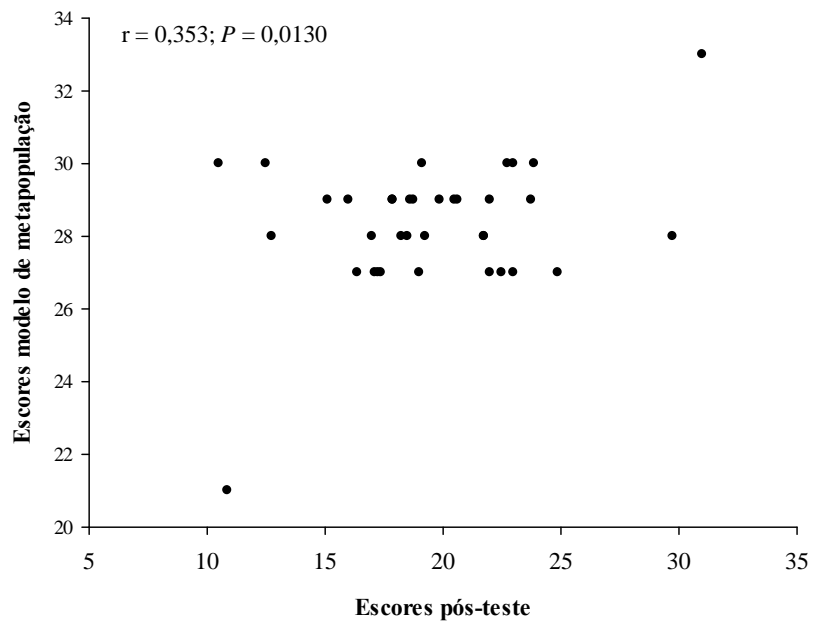


Figura 44. Correlação entre os escores obtidos do modelo de Metapopulações e os escores obtidos do pós-teste com alunos dos grupos experimentais.

## 4. Discussão

### 4.1 Sobre os resultados obtidos com os modelos

Os três modelos construídos, de acordo com o objetivo geral citado na seção introdutória deste trabalho, permeiam e tomam como referencial os diferentes elementos constitutivos da teoria geral de metapopulações, e desse modo contribuem para melhorar a compreensão sobre a estrutura e a dinâmica das metapopulações.

O primeiro modelo qualitativo, inspirado no conceito tradicional de Levins, mostrou a variação no tamanho da metapopulação com relação à ocupância geral das manchas de habitat. O modelo Fonte Sumidouro agregou novos elementos estruturais que não estavam presentes no modelo proposto originalmente por Pulliam (Pulliam & Danielson, 1991). A paisagem e os propágulos foram acrescentados para representar como ocorre o movimento entre a mancha fonte e a mancha sumidouro. O último modelo - Integrado de Conservação - é, em sua essência, uma novidade. É um modelo que acomodou duas escalas de tempo e espaço para mostrar os movimentos locais de indivíduos e a dinâmica regional de ocupação e extinção de manchas.

Os modelos foram delineados com base na literatura existente para metapopulações: o modelo verbal usado para descrever cada abordagem, elementos incluídos em cada modelo, a relação entre estrutura e o funcionamento do sistema representada nos modelos foram, quando possível, justificados por estudos científicos. Quando esses estudos não estavam disponíveis, foram justificados pelo “bom senso educado” e posteriormente validados por especialistas (seção 3.3). Nesse contexto, os modelos podem ser utilizados em aulas de ecologia sobre metapopulações, o que já foi feito por ocasião da avaliação realizada na escola CEM01 em Sobradinho para o ensino médio.

O comportamento de populações foi abordado em diversos trabalhos de modelagem qualitativa, sendo os mais relevantes para o presente trabalho os seguintes:

---

<b>Tópico</b>	<b>Autores</b>
Biogeografia de Ilhas	Silvano & Salles, 2009
Dinâmica de populações e comunidades	Salles & Bredeweg, 2006
Ciclo de vida do Pirá-brasília	Ramos, 2010

---

Ciclo de vida do Salmão	Noble <i>et al.</i> , 2009
Relações complexas entre populações	Salles <i>et al.</i> , 2006
Interações entre duas populações	Salles <i>et al.</i> , 2003
<b>Metapopulações</b>	Sá & Salles, 2010; Sá <i>et al.</i> , 2010
Efeitos estocásticos e imigração em populações de aves	Goulart <i>et al.</i> , 2011

---

Os trabalhos mencionados acima sobre modelagem qualitativa em ecologia de populações têm alguns aspectos comuns com os modelos aqui apresentados. O trabalho de Silvano & Salles (2009) assimilou aspectos da teoria de Biogeografia de Ilhas, assumiu habitats isolados (ilha e continente), e abordou aspectos do nicho ecológico ocupado pelas metapopulações. As taxas vitais, diferentemente do modelo tradicional de Levins descrito no presente trabalho, estavam associadas às taxas de colonização e extinção.

Salles & Bredeweg (2003; 2006), descrevem uma teoria qualitativa de dinâmica de populações, abordando os processos de natalidade, mortalidade, emigração e imigração em uma perspectiva ‘tradicional’, de populações abertas. O modelo fonte e sumidouro incorpora essa teoria qualitativa para representar a relação entre duas subpopulações, na qual a sobrevivência da população sumidouro depende de migrantes vindos da fonte.

Um dos objetivos específicos dos modelos Fonte e Sumidouro e Integrado de Conservação foi representar os possíveis efeitos da qualidade do habitat e da conectividade sobre a dinâmica regional e local de metapopulações, o que foi feito de forma semelhante ao trabalho de Goulart *et al.* (2011). Por um lado, estes autores exploraram de forma mais detalhada o funcionamento da matriz da paisagem na facilitação da emissão de propágulos, tratados aqui no modelo fonte e sumidouro. Por outro lado, o tratamento dado por Goulart *et al.* (2010) à influência de eventos estocásticos sobre a dinâmica de ocupação da paisagem pela comunidade de aves é mais simplificado que aquele adotado no Modelo Integrado de Conservação (seção 3.2.3).

No trabalho aqui descrito, a qualidade do habitat e do conjunto de manchas são as variáveis que recebem influência dos eventos estocásticos locais e regionais. A qualidade é uma variável importante do ponto de vista da conservação, e é um indicador de aspectos atrativos para a reprodução e para a sobrevivência das populações locais (Hanski, 1999). Com efeito, a ocorrência de eventos estocásticos é inerente à dinâmica de qualquer população.

Como as metapopulações consistem de subpopulações organizadas em manchas de habitat, certamente serão mais afetadas por eventos estocásticos (Hastings, *et al.* 1993).

A estocasticidade foi implementada nos modelos qualitativos apresentados neste trabalho por meio de dois elementos de modelagem bastante flexíveis: por meio de agentes ou como variável exógena. Agentes indicam a influência externa ao sistema, não influenciada por este, e a variável de comportamento exógeno permite modelar comportamento crescente, decrescente, randômico, ou cíclico. Desse modo, os modelos capturam o 'grau' natural de desordem que afeta as populações, que são por vezes responsáveis por comportamentos populacionais cíclicos do sistema (Bredeweg *et al.*, 2006). Porém, mostram também padrões que afetam tanto a escala local como a regional (seção 3.2.3).

A questão do ciclo vital foi tratada por diferente perspectiva em modelos qualitativos preparados por Ramos (2010) e por Noble *et al.* (2009). O ciclo de vida do pirá-brasília descrito por Ramos (2010) demonstra a importância das taxas vitais na dinâmica populacional, particularmente no que se refere à mortalidade em fases diversas, a importância do nicho ecológico sobre o ciclo de vida e os fatores ambientais, e como esses conhecimentos podem contribuir para a formulação de estratégias de conservação. Noble *et al.* (2009) mostra o complexo ciclo de outra espécie de peixe, demonstrando aspectos relativos aos nichos que o salmão ocupa ao longo da vida. Admitindo-se que o ciclo vital também contribui para definir o comportamento de metapopulações, verifica-se que este poderia ser um desdobramento do presente trabalho.

Diferentemente de todos os trabalhos de modelagem qualitativa da dinâmica de populações citados, este trabalho traz representação de processos ecológicos em diferentes escalas espaciais e temporais (processos locais de migração e regionais de colonização e de extinção). Processos ocorrendo em múltiplas escalas são inerentes à ecologia de metapopulações: de manchas locais até redes de manchas (Schooley & Branch, 2007). A solução apresentada mostra que modelos qualitativos são uma opção para representar tais dicotomias.

Com base no trabalho desenvolvido por Rickel & Porter (1997) foi apresentada uma solução para representar processos de diferentes escalas temporais ao mesmo tempo. O uso de pressupostos, nos modelos de RQ, que são como 'marcadores', ajudam na seleção de determinados fragmentos de modelo permitindo mostrar duas escalas combinadas: regional (processos que afetam toda a metapopulação) e local (processos que afetam os indivíduos dentro da mancha de habitat).

Tal solução também é válida para a escala temporal. O que ocorre mais rapidamente numa escala menor é tido como 'instantâneo' enquanto que o outro processo está em andamento, e não vai estar ativo dentro da simulação,. Nesse mesmo recorte é possível visualizar toda a metapopulação e sua 'ocupação' espacial: movimentos de indivíduos (dispersão) e variação na ocupação das manchas (*turnover* de colonizações e extinções).

Outro propósito do presente trabalho era, meio dos elementos constitutivos dos modelos, comparar diferentes abordagens teóricas sobre metapopulações, o que foi resumido na Tabela 02. As simulações dos três modelos qualitativos sobre metapopulações podem ajudar a discutir com mais clareza as ideias neles contidas, que são uma releitura da teoria. Com efeito, os modelos conceituais qualitativos foram utilizados como ferramenta para visualizar diferenças entre as explicações existentes para o comportamento de metapopulações.

Na natureza, diferentes populações locais podem ocupar manchas de habitat de tamanho variado, nas quais a colonização depende da distância que os colonizadores precisam percorrer. Por isso, o modelo tradicional de Levins é importante para a teoria ecológica, mas tem muitas limitações com relação a uma descrição realista da maioria das metapopulações (Hanski & Gilpin, 1991). Os modelos mostram idéias diferentes das inicialmente propostas pelos teóricos em seus estudos originais. Nos modelos apresentados na seção 3 é possível identificar, por exemplo, estados alternativos de equilíbrio que são demonstrados quando a imigração afeta a taxa de crescimento, o que não foi mostrado por Levins no seu modelo matemático.

Existem ainda outros modelos metapopulacionais interessantes, que não foram incluídos neste trabalho, mas que também tem valor importante para a teoria de metapopulações. Pode ser citado o modelo Continente-ilha (*mainland-island*), proposto por Boorman & Levit em 1973. É o caso também de outro tipo de metapopulação proposto por Ray, Smith & Gilpin (1991), que investigaram populações locais de sapos por meio da relação com o vizinho mais próximo, também chamado como dispersão trampolim (*stepping-stone*). Neste caso, a presença ou a ausência de uma população local vizinha é crítica para a sobrevivência da metapopulação, pois uma população que foi extinta só pode ser recolonizada por outra população local adjacente no espaço. Naturalmente, esses modelos podem se beneficiar de representações qualitativas, para as quais os modelos aqui presentes poderiam ser bastante inspiradores.

Modelos qualitativos são representações simples, pois não dependem de dados numéricos de qualidade, se comparados com modelos quantitativos de simulação sobre distribuição e zoneamento de metapopulações como o Zonation (Moilanen, 2007) ou ainda RAMAS, VORTEX e outros (Lindenmeyer *et al.*, 1995). Ainda assim, tanto por questões teóricas quanto práticas, a ecologia ainda é uma área desafiadora para o RQ. A ecologia é uma ciência descritiva, heurística e incompleta em termos teóricos (Scheiner & Willig, 2008). Dada sua complexidade, ainda existem muitos problemas a serem resolvidos para o desenvolvimento teórico e para aplicações em conservação. No entanto, a interpretação e o uso do conhecimento ecológico são necessários, enquanto oferecem uma nova forma de representação que é acessível para aqueles que têm certo domínio da ontologia envolvida.

Sobre os fenômenos ecológicos necessários para a compreensão da teoria de metapopulações, existem nos três modelos diferentes perspectivas sobre tais fenômenos:

1) a importância dos **fatores ambientais**, representado no modelo integrado de conservação por meio do agente 'Variações ambientais', que afeta o tamanho da mancha local e agrega os possíveis elementos naturais que vão limitar o uso de espaço pelas populações. Essa variável também representa a heterogeneidade inerente às paisagens naturais que abrigam as metapopulações;

2) a **presença de elementos de ecologia da paisagem e conservação**: a ecologia da paisagem lida de forma holística, descritiva e hierárquica com componentes e processos que compõem a paisagem como um todo. A modelagem com raciocínio qualitativo pode contribuir muito para investigação nessa área, por permitir capturar as influências da estrutura sobre o funcionamento da paisagem e das relações de causalidade (Wu, 2008). No modelo Fonte e Sumidouro, a matriz está representada como sendo o meio que abriga as manchas de habitat e que é atravessada pelos indivíduos em dispersão;

3) **A ação antrópica e as mudanças no uso da terra** são também responsáveis por alterações permanentes às paisagens naturais e, portanto afetam as populações e seu habitat (*cf.*, por exemplo, Rockstrom *et al.*, 2009). Por essa razão, a representação dessas influências como agentes no modelo é oportuna e pode ser seguida em outros trabalhos sobre a dinâmica de metapopulações.



## 4.2 Sobre a validação dos modelos feita por especialistas

Os resultados obtidos nas atividades de validação dos modelos, realizada com especialistas (seção 3.3), mostraram unanimidade quanto aos seguintes quesitos: a) os modelos são representações científicas válidas, que servem como meio para comunicar a teoria de metapopulações, e que os aspectos mais relevantes da teoria estavam neles representados; b) os tópicos tratados nos modelos estão de acordo com a teoria, são justificados por conhecimentos científicos; c) as entidades e as quantidades escolhidas são suficientes para mostrar os comportamentos dos sistemas e evidenciam os principais processos; d) podem ser válidos como representações do comportamento de sistemas reais, entretanto podem melhorar no sentido de capturar especificidades de algumas metapopulações; e) são úteis para comparar as diferentes premissas de modelos teóricos; f) a modelagem qualitativa pode ser utilizada no contexto educacional.

Os especialistas também contribuíram para revisão e melhora dos modelos, como no caso da variável ‘conectividade e distância entre as manchas’, que estava representada de forma redundante, conforme sugerido pelo especialista 4, na seção 3.3. Além disso, outras sugestões foram oferecidas, assim como um reconhecimento das potencialidades dos modelos também para outras áreas como o manejo e conservação: *“O modelo explora qualitativamente os processos envolvendo a dinâmica de populações habitando paisagens fragmentadas. O modelo analisa tais relações em várias escalas, desde dinâmicas individuais (Individual-based models) até o nível de comunidades. Uma vez que, geralmente, os dados sobre parâmetros individuais (mortalidade, natalidade, dispersão) e parâmetros comunitários (diversidade, grau de similaridade e grau de aninhamento) possuem alta variação ou são inexistentes, o presente modelo qualitativo pode vir a ter ampla aplicabilidade estudos ecológicos.*

De modo geral, os modelos qualitativos sobre metapopulações aqui mostrados estão bem esclarecidos em seu aspecto estrutural. Além disso, capturam conceitos complexos por meio de vocabulário simples. Oferecem ainda explicações sobre causalidade que não estão presentes nos modelos matemáticos conhecidos. O aspecto mais interessante se encontra na dinâmica das simulações, pois os modelos não são estáticos: são animados e é possível conhecer por meio de suas simulações comportamentos qualitativos das metapopulações.

A atividade de avaliação realizada no contexto educacional permitiu mostrar que a aprendizagem de conceitos ecológicos por meio da abordagem qualitativa, ajuda os alunos a melhorarem o desempenho no testes do conhecimento. Além disso, há o aspecto motivacional: os estudantes se sentem mais engajados para estudar temas sobre ecologia e conservação. Trabalho anteriores citados em Salles *et al.* em 2010 corroboram o valor do uso de modelos qualitativos para o ensino de conceitos ecológicos. Os modelos qualitativos sobre metapopulações também poderão servir de suporte para o ensino de ecologia de populações em outros contextos diferentes do que foi testado, como em cursos de graduação e pós-graduação, por exemplo. Parte desse trabalho encontra-se em andamento, dentro do mesmo Projeto DynaLearn ([www.dynalearn.eu](http://www.dynalearn.eu)).

A quantidade de trabalhos de modelagem qualitativa em ecologia tem aumentado, assim como experimentos na área de educação que avaliam o uso potencial da modelagem no ensino de conceitos ecológicos. Identifica-se o uso de modelos qualitativos no âmbito da conservação, assim como para representar problemas que atingem as metapopulações: a pressão de caça, a competição, a presença de metacomunidades e outros. A representação qualitativa deveria ser considerada prioritária.

A modelagem qualitativa pode sintetizar um grande volume de conhecimentos, uma propriedade útil principalmente em ecologia, a qual lida com muitas variáveis complexas, o que pode facilitar e melhorar o seu entendimento e manipulação por estudantes, pesquisadores e gestores.

## Considerações finais

Este trabalho tem um caráter inovador por três aspectos: é o primeiro trabalho de modelagem qualitativa que reúne uma biblioteca de modelos sobre metapopulações; é o primeiro que investigou o uso de modelos qualitativos para sumarizar e comparar os principais elementos de diferentes modelos teóricos sobre metapopulações; e também é pioneiro pelo aspecto da avaliação de modelos qualitativos no contexto do ensino de um tópico curricular de ecologia para alunos de ensino médio.

Por meio deste trabalho e do conjunto de modelos desenvolvidos é possível:

- visualizar e compreender melhor a influência dos processos ecológicos básicos de populações em comportamento de sistemas mais complexos como metapopulações;

- elencar as conseqüências da influência das atividades humanas sobre a fragmentação de habitat para a dinâmica de metapopulações;

- formalizar explicações causais presentes em diferentes abordagens teóricas de metapopulação por meio da modelagem qualitativa e compará-las: o conceito tradicional de Levins, a fonte e o sumidouro, e as idéias de Hanski e de outros autores para a conservação.

- prever diferenças de comportamento entre duas populações dependendo do seu tamanho e capacidade de suporte.

- representar influências relevantes que governam a dinâmica de metapopulações.

- sistematizar e organizar os conhecimentos disponíveis sobre a teoria de metapopulações;

- investigar o uso de leis da física e da química, como difusão e osmose para explicar o comportamento de metapopulações do tipo fonte e sumidouro.

- mostrar as diferenças entre fatores estocásticos e determinísticos (ao longo do tempo) em diferentes contextos da dinâmica de metapopulações.

Entre outras vantagens, os modelos: I) contribuem, por meio de seu vocabulário e da abordagem diagramática, para melhorar o entendimento dos conceitos envolvidos na ecologia de metapopulações; II) auxiliam na tarefa de investigar semelhanças, divergências e limitações dos modelos teóricos sobre metapopulações (fragmentos de modelo podem ser combinados

para gerar cenários diferentes dos que foram sugeridos pelos modelos tradicionais); III) são adequados para lidar com sistemas dinâmicos, ou seja, são capazes de, a partir da estrutura do sistema, simular os estados qualitativos que tal sistema pode assumir ao longo do tempo, demonstrando o comportamento.

## Conclusões

Modelos são ferramentas úteis para comunicar teorias. Além disso, podem ser utilizados para elucidar diferentes aspectos de hipóteses e para compará-las. Os modelos têm importante valor heurístico. Pela manipulação dos modelos, é possível visualizar processos básicos dos quais emergem comportamentos globais, e formular explicações apropriadas para fenômenos observados. Experimentos também podem ser feitos por meio de simulações em que diferentes valores para as taxas vitais e de migração são adotados em cenário inicial específico, assim como por simulações que partem de diferentes cenários representando variação ambiental e variações em influências exógenas.

Os princípios básicos e os pressupostos presentes nos modelos de metapopulações apresentados neste trabalho podem ser utilizados para fazer previsões a respeito de outros sistemas complexos. Assim, os modelos também podem ser úteis para auxiliar estudantes a compreender aspectos mais abrangentes da teoria ecológica e da biologia da conservação, e pesquisadores, no processo de tomada de decisões e na escolha das variáveis essenciais para encontrar respostas de interesse.

Dadas a complexidade e a heterogeneidade de fatores influentes, aprimorar o entendimento teórico em ecologia é um desafio que se coloca para os biólogos da atualidade. Em contrapartida, é também tarefa necessária a busca de maneiras apropriadas para visualizar o funcionamento de sistemas ecológicos. A modelagem qualitativa contribui para o entendimento dos fundamentos e para a comparação de hipóteses, por meio de diagramas, modelos conceituais e modelos causais. As simulações de modelos de metapopulações revelam processos de interesse que contribuem para o melhor entendimento de padrões observados nos sistemas biológicos em cenários de constante mudança.

Espera-se que o presente trabalho sirva de motivação para futuros estudos voltados para a consolidação da ciência ecológica e para o desenvolvimento de tecnologia aplicável à conservação da biodiversidade.

## Referências

- ANDREWARTHA, H.G.; BIRCH, L. C. The innate capacity for increase in numbers, p.31-54. *In*: ANDREWARTHA, H.G.; BIRCH, L.C. *The distribution and abundance of animals*. Chicago, University of Chicago Press, 1954. 782p., 1954.
- ARMSTRONG, D.P. Integrating the Metapopulation and Habitat Paradigms for Understanding Broad-Scale Declines of Species. *Conservation Biology*, v. 19(5), p. 1402-1410, 2005.
- BAGUETTE, M. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology*, v. 5, p. 213-224, 2004.
- BOORMAN S.A.; LEVITT, P.R. A frequency-dependent natural selection model for the evolution of social cooperation networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v.. 70(1), p.187–189, 1973.
- BOOTH, D. J.; FIGUEIRA, W. F. Resistance and Buffer Capacity. *In*: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 3004-3009, 2008.
- BORREGAARD, M. K.; HENDRICHSEN, D. K.; NACHMAN, G. Spatial Distribution. *In*: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 3304-3310, 2008.
- BOSSSEL, H. Real-structure process description as the basis of Understanding ecosystems and their development. *Ecological Modelling*, v. 63, p. 261-276, 1992.
- BREDEWEG, B.; SALLES, P. Mediating conceptual knowledge using qualitative reasoning. *In*: JØRGENSEN, S.E.; CHON, T-S.; RECKNAGEL, F. (eds.) *Handbook of Ecological Modelling and Informatics*. Southampton, UK, WIT Press, p. 351–398, 2009.
- BREDEWEG, B.; SALLES, P.; NUTTLE, T. Using exogenous quantities in qualitative models about environmental sustainability. *AI Communications*, v. 20 (1), p. 49–58, 2007.
- BREDEWEG, B.; SALLES, P.; BERTALS. D.; RAFALOWICZ, D.; BOUWER, A.; LIEM, J.; FELTRINI, G.M.; CALDAS, A.L.R.; RESENDE, M.M.P.; ZITEK, A.; NUTTLE, T. *Training report on using QR for learning about sustainable development*. Naturnet-Redime, STREP project co-funded by the European Commission within the Sixth Framework Programme (2002–2006), Project no. 004074, Project Deliverable Report D7.2., 2007.

- BREDEWEG, B.; SALLES, P.; BOUWER, A.; LIEM, J.; NUTTLE, T.; CIOACA, E.; NAKOVA, E.; NOBLE, R.; CALDAS, A.L.R.; UZUNOV, Y.; VARADINO\*VA;ZITEK, A. Towards a Structured Approach to Qualitative Modelling. *Ecological Informatics*, v. 3(1), p. 1-12, 2008.
- BREDEWEG, B.; BOUWER, A.; JELLEMA, J.; BERTELS, D.; LINNEBANK, F.; LIEM, J. Garp3 - A new Workbench for Qualitative Reasoning and Modelling. *In: BAILEY-KELLOGG, C.; KUIPERS, B. (eds.) Proceedings of the 20th International Workshop on Qualitative Reasoning (QR2006)*, p. 21-28, Hanover, New Hampshire, USA, 10-12 July, 2006.
- BREDEWEG, B.; LIEM, J.; BEEK, W.; SALLES, P.; LINNEBANK, F. Learning Spaces as Representational Scaffolds for Learning Conceptual Knowledge of System Behaviour. *In: WOLPERS, M.; KIRCHNER, P.A.; SCHEFFEL, M.; LINDSTAEDT, S.; DIMITROVA, V. (eds.) 5th European Conference on Technology Enhanced Learning, EC-TEL 2010, Lecture Notes in Computer Science, Volume 6383*. Barcelona, Spain, September 28 – October 1, p. 47-61, 2010.
- BREDEWEG, B.; LINNEBANK, F.; BOUWER, A.; LIEM, J. Garp3 - Workbench for qualitative modelling and simulation. *Ecological Informatics*, v. 4 (5-6), p. 263-281, 2009.
- CAMAZINE, S.; DENEUBOURG, J.L.; FRANKS, N.R., SNEYD, J.; THEURALAZ, G.; BONABEAU, E. *Self-organisation in Biological Systems*. Princeton University Press, 2001.
- CASWELL, H. Theory and models in ecology: a different perspective. *Ecological Modelling*, v. 43, p. 33–44, 1988.
- CIOACA, E.; LINNEBANK, F.; BREDEWEG, B.; SALLES, P. A qualitative reasoning model of algal bloom in the Danube Delta Biosphere Reserve (DDBR). *Ecological Informatics*, v. 4 (5-6), p. 282–298, 2009.
- COULSON, T.; GODFRAY, H.C.J. Single-species dynamics. *In: MAY,R.M.; MCLEAN, A. Theoretical ecology: Principles and applications*. Oxford, Oxford University Press, p. 17-34, 2007.
- DODDS, W. K. *Laws, Theories, and Patterns in Ecology*. University of California Press, 256 p., 2009.
- DOLIGEZ, B; BOULINIER, T. Habitat Selection and Habitat Suitability Preferences. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p.1810-1830, 2008.

- DONAHUE, M.J.; LEE, C.T. Colonization. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 672-678, 2008.
- DRESNER, K.; STONE, P. A multiagent approach to autonomous intersection management. *Journal of Artificial Intelligence Research*, v. 31, p. 591-656, 2008.
- DRISCOLL, C.T. Ecological Effects of Acidic Deposition. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 1012-1019, 2008.
- EATON, C.D. Coevolutionary Research. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p.659-663, 2008.
- FALKENHAINER, B.; FORBUS, K. Compositional Modeling: Finding the Right Model for the Job. *Artificial Intelligence*, v. 51(1-3), p. 95-143, 1991.
- FORBUS, K. D. Qualitative process theory. *Artificial Intelligence*, v. 24 (1-3), p. 85-168, 1984.
- FORBUS, K. Qualitative Reasoning. *In: CRC Handbook of Computer Science and Engineering*. CRC Press, 1996.
- FRETWELL, S.D.; LUCAS, H.L. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. Theoretical developments, *Acta Biotheoretica*, v. 9, p. 16-36, 1970.
- GANSLOSSER, U. Thermoregulation in Animals. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 3550-3557, 2008.
- GILAD, O. Spatial Distribution Models. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 3311-3314, 2008.
- GILLMAN, M. *An Introduction to Mathematical Models in Ecology and Evolution: Time and Space*. London, Wiley-Blackwell, 2009.
- GOTELLI, N.; KELLEY, W. A general model of metapopulation dynamics. *Oikos*, v. 68, p. 36-44, 1993.
- GOULART, F.; SALLES, P.; MACHADO, R.B. How agricultural matrix intensification may affect forest understory birds? A qualitative model on stochasticity and immigration. *In: AGELL, N.; ROSELLÓ, L. (eds.) Proceedings of the 25<sup>th</sup> International Workshop on Qualitative Reasoning (QR2011)*. Barcelona, Spain, 16-18 July 2011, p. 42-50, 2011.



- GREENE, C. M. Allee Effects. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 123-127, 2008.
- GRIMM, V. Mathematical models and understanding in ecology. *Ecological Modelling*, v. 75-76, p. 641-651, 1994.
- HANSKI, I. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, v. 38, p. 210-221, 1982.
- HANSKI, I. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology*, v. 63, p. 151-162, 1994a.
- HANSKI, I. Patch-occupancy dynamics in fragmented landscapes. *Trends Ecol. Evol.*, v. 9, p. 131-135, 1994b.
- HANSKI, I. Metapopulation dynamics. *In: HANSKI, I.A.; GILPIN, M.E. Metapopulation Biology*. San Diego, CA, Academic Press, 1997.
- HANSKI, I. Metapopulation dynamics. *Nature*, v. 396(6706), p.41-49, 1998.
- HANSKI, I. *Metapopulation Ecology*. Eastbourne, Oxford University Press, 313 p., 1999.
- HANSKI, I. Metapopulation Models. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 2318-2325, 2008.
- HANSKI, I.; GAGGIOTTI, O.E. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, The Netherlands, 2004.
- HANSKI, I; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 42, p.3-16, 1991.
- HANSKI, I.; SIMBERLOFF, D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. *In: HANSKI, I. A.; GILPIN, M.E. Metapopulation Biology*. San Diego, CA, Academic Press, p. 5-26, 1997.
- HARRISON, S. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *In: GILPIN, M.; HANSKI, I. (eds.). Metapopulation Dynamics*. London, Academic Press, p. 73-88, 1991.

- HASTINGS, A.; HOM, C.L.; ELLNER, S.P.; TURCHIN, P. ; GODFRAY, H.C.J. Chaos in ecology - is mother nature a strange attractor ? *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24, 1-33, 1993.
- HOLDEREGGER, R.; WAGNER, H.H. Landscape genetics. *BioScience*, v. 58, p. 199–207, 2008.
- HOLYOAK, M. Connectance and Connectivity. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 737-743, 2008.
- HOLYOAK, M.; LEIBOLD, M.A.; HOLT, R.D. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. Chicago, IL, University of Chicago Press, 2005.
- HYERLE, D.N. *Visual Tools for Transforming Information Into Knowledge*. Corwin Press, 2010.
- JØRGENSEN, S.E.; BENDORICCHIO, G. *Fundamentals of Ecological Modelling*. Oxford, Elsevier Science, 3<sup>rd</sup> edition, 2001.
- KAWECKI, T.J. Source-sink population dynamics and its evolutionary consequences. In: HANSKI, I.; GAGGIOTTI, O.E. *Metapopulation Dynamics*. Oxford, Academic Press, pp. 387 – 414, 2004.
- LEVINS, R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of Entomological Society of America*, v. 15, p. 237-40, 1969.
- LEVINS, R. Extinction. In: GESTERNHABER, M. *Some Mathematical Problems in Biology* Providence, RI, American Mathematical Society, p. 77–107, 1970.
- LINDENMEYER, D.; BURGMAN, M.; AKÇAKAYA, H.R.; LACY, R.; POSSINGHAM, H. A review of generic computer programs ALEX, RAMAS/space and VORTEX for modelling the viability of wildlife metapopulations. *Ecological Modelling*, v. 82, p.161-174, 1995.
- LOOKINGBILL, T.R.; GERDNER, R.H.; WAINGER, L.A.; TAGUE, C.L. Landscape modeling. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 2108-2116, 2008.
- MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J., Princeton University Press, 1967.
- MARINI-FILHO, O.J.; MARTINS, R.P. Teoria de metapopulações: Novos princípios na biologia da conservação. *Ciência Hoje*, v. 27, 160, p. 22-29, 2000.

- MAY, R.; MCLEAN, A. *Theoretical ecology: principles and applications*. New York, Oxford University Press, 2007.
- MILOSEVIC, U.; BREDEWEG, B. *Qualitative Models of Global Warming Amplifiers*. In: DE KLEER, J.; FORBUS, K.D. (eds.) 24th International Workshop on Qualitative Reasoning (QR2010), Portland, Oregon, USA, 8-10 August, p. 54-59, 2010.
- MOILANEN, A. Landscape Zonation, benefit functions and target-based planning. Unifying reserve selection strategies. *Biological Conservation*, v. 134, p. 571-579, 2007.
- MYERS, N. Threatened biotas: "Hot spots" in tropical forests. *The Environmentalist*, v. 8, p. 1-20, 1988.
- NEE, S. Metapopulations and their spatial dynamics. In: MAY, R.; MCLEAN, A. *Theoretical ecology: principles and applications*. 3 ed., New York, Oxford University Press, p. 35-45, 2007.
- NOBLE, R.A.A., BREDEWEG, B.; LINNEBANK, F.; SALLES, P.; COWX, I. G. A. A qualitative model of limiting factors for a salmon life cycle in the context of river rehabilitation, *Ecological Informatics*, v.4 (5-6), p. 299-319, 2009.
- OKUBO, A.; LEVIN, S.A. *Diffusion and Ecological Problems: Modern Perspectives*. New York, Springer, 2001.
- ORESQUES, N.; SHRADER-FRECHETTES, K.; BELITZ, K. Verification, validation and confirmation of numerical models in Earth Sciences. *Science*, New series, v. 263, 5147 (Feb. 4), p. 641-646, 1994.
- PIMM, S.L. *The balance of nature? Ecological issues in the conservation of species and communities*. Chicago, University of Chicago Press, 434 p., 1992.
- PULLIAM, H.R. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, v. 132, p.652-661, 1988.
- PULLIAM, H.R. Sources and sinks: Empirical evidence and population consequences. In: RHODES, O.R.; CHESSER, K.; SMITH, M. (eds.) *Population dynamics in ecological space and time*. Chicago, University of Chicago Press, p. 45-69, 1996.

- PULLIAM, H.R.; DANIELSON, B.J. Sources, Sinks, and Habitat Selection - a Landscape Perspective on Population-Dynamics. *American Naturalist*, v. 137, p. 50-66, 1991.
- RAMAKRISHNAN, A.P. Dispersal–Migration. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 930-938, 2008.
- RAMOS, H.A.C. *Modelos qualitativos para investigar a influência de atividades antrópicas sobre o ciclo de vida e os biótopos de Pirá-Brasília - Simpsonichtys boitonei (Carvalho, 1959) em Brasília*, DF. Dissertação (Mestrado em Ecologia), Universidade de Brasília, 2010.
- RAY, C.; GILPIN, M.; SMITH, A.T. The effect of conspecific attraction on metapopulation dynamics. In: GILPIN, M.; HANSKI, I. (eds.) *Metapopulation Dynamics, Empirical and Theoretical Investigations*. London, Academic Press, p. 123-134, 1991.
- RICKEL, J.; PORTER, B. Automated modeling of complex systems to answer prediction questions. *Artificial Intelligence*, v. 93(1-2), p. 201-260, 1997.
- ROCKSTRÖM, J; STEFFEN, W.; NOONE, K.; PERSSON, A.; CHAPIN, F.S.; LAMBIN, E.F.; LENTON, T.M.; SCHEFFER, M.; FOLKE, C.S.; HANS, J.; BJORN DE WIT, N.; HUGHES, C.A.; VAN DER LEEUW, T.; RODHE, S.; SVERKER, H.; SNYDER, P.K.; COSTANZA, R.; SVEDIN, U.F.; KARLBERG, M.; CORELL, L.; FABRY, W.R.; HANSEN, V.J.; WALKER, J.; LIVERMAN, B.; RICHARDSON, D.; CRUTZEN, K.; FOLEY, P; JONATHAN, A. A safe operating space for humanity. *Nature*, vol. 461(24), p. 472-475, 2009.
- RUNGE, J.P.; RUNGE, M.C.; NICHOLS, J.D. The role of local populations within a landscape context: defining and classifying sources and sinks. *American Naturalist*, v. 167, p. 925-938, 2006.
- RYKIEL, E.J. Artificial Intelligence and Expert Systems in Ecology and Natural Resource Management. *Ecological Modelling*, v. 46. p.3-8, 1989.
- RYKIEL, E.J. Testing Ecological Models: the Meaning of Validation. *Ecological Modelling*, v. 90, p. 229-244, 1996.
- SÁ, I.G.; SALLES, P. Qualitative models about metapopulation dynamics. *Proceedings of the 7<sup>th</sup> International Conference on Ecological Informatics*, Gent, Belgium, 13th – 16th December 2010, p. 86-87, 2010.

- SÁ, I.G.; SOUZA, A.; WILHELMS, L.H.; COSTA e SILVA; P.A.; SALLES, P. Learning by modeling: an attractive approach to learning environmental systems knowledge for secondary school students. *Proceedings of the 7<sup>th</sup> International Conference on Ecological Informatics*, Gent, Belgium, 13th – 16th December 2010, p. 150-152, 2010.
- SAETHER, B.E.; ENGEN, S.; LANDE, R. Finite metapopulation models with density-dependent migration and stochastic local dynamics. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, v. 266, p. 113–118, 1999.
- SALLES, P.; BREDEWEG, B. A case study of collaborative modeling: building qualitative models in ecology. In: HOPPE, U.; VERDEJO, F.; KAY, J. (eds.) *Artificial Intelligence in Education: Shaping the Future of Learning through Intelligent Technologies*. Osaka, Japan, IOS-Press/Ohmsha, . p. 245-252., 2003.
- SALLES, P.; BREDEWEG, B. Qualitative Reasoning about Population and Community Ecology. *AI Magazine*, v. 24, n. 4, p. 77-90, 2004.
- SALLES, P.; BREDEWEG, B. Modelling population and community dynamics with qualitative reasoning. *Ecological Modelling*, v. 195 (1–2), p. 114–128, 2006.
- SALLES, P.; BREDEWEG, B.; ARAÚJO, S.; NETO, W. Qualitative models of interactions between two populations. *AI Communications*, v. 16 (4), p.291–308, 2003.
- SALLES, P.; BREDEWEG, B.; BENSUSAN, N. The ants' garden: qualitative models of complex interactions between populations. *Ecological Modelling*, v. 194 (1–3), p. 90–101, 2006.
- SALLES, P.; SOUZA, A.; SÁ, I.; PEREIRA RESENDE, M.; MORISON FELTRINI, G.; COSTA E SILVA; P.A.; LEITE, G.; WILHELMS, L.H.; PIRES, L.; PORTELLA, A.; BRAGA, E.; SIMÕES, A.; LIMA-SALLES, H. *FUB evaluation of DynaLearn prototype*. DynaLearn, EC FP7 STREP project 231526, Deliverable D7.2.1., 2010.
- SCHEINER, S.M.; WILLIG, M.R. A general theory of ecology. *Theoretical Ecology*, v. 1, p.21-28, 2008.
- SCHOOLEY, R.L.; BRANCH, L.C. Spatial heterogeneity in habitat quality and cross-scale interactions in metapopulations. *Ecosystems*, v. 10, p. 846-853, 2007.
- SHAROV, A.A. Death. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 831-838, 2008.

- SILVANO, D.L.; SALLES, P. A qualitative model about the island biogeography theory. *Workshop Qualitative models for sustainability*, International Congress on Environmental Modelling and Software, Barcelona, Espanha, July, 2009.
- SIMBERLOFF, D. The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici*, v. 9, 241-253, 1982.
- SLAGSVOLD, T.; HANSEN, B.T. Imprinting. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 1943-1948, 2008.
- STAMPS, J. Habitat. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 1807-1809, 2008.
- STEINER, F. Human ecology: overview. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 1898-1906, 2008.
- STEPHENS, D.W.; KREBS, J.R. *Foraging Theory*. Princeton, NJ., Princeton University Press, 1987.
- STRUSS, P. Model based and Qualitative Reasoning: An introduction. *Ann. Math. Artif. Intell.*, v. 19 (3-4), p.355-381, 1997.
- TROMBULAK, S.C.; OMLAND, K. S.; ROBINSON, J. A.; LUSK, J. J.; FLAISCHNER, T. L.; BROWN, G.; DOMROESE, M. Principles of Conservation Biology: Recommended Guidelines for Conservation Literacy from the Society for Conservation Biology. *Conservation Biology*, v. 18, 5, 2004.
- TURNER, M.G.; GARDNER R.H.; O'NEILL, R.V. *Landscape Ecology in theory and practice: Pattern and Process*. New York, Springer, 2001.
- VAN OOSTERHOUT, C.; ZIJLSTRA, W.G.; VAN HEUVEN, M.K.; BRAKEFIELD, P.M. Inbreeding depression and genetic load in laboratory metapopulations of the butterfly *Bicyclus anynana*. *Evolution*, v. 54, p. 218–225, 2000.
- VIÉ, J.C.; HILTON-TAYLOR, C.; STUART, S.N. *Wildlife in a changing world – an analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened species*. Gland, Switzerland, IUCN, 180p., 2009.
- WIEGAND, T., WIEGAND, K. PÜTZ, S. Grazing Models. In: JØRGENSEN, S.E. *Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 1773-1782, 2008.

WILSON, E.O. *The Diversity of Life*. New York, Norton, 1992.

WILSON, E.O.; WILLIS, E.O. Applied biogeography. *In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M.. Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, p. 522-534, 1975.

WRIGHT, S. *Evolution and the genetics of populations*. Chicago, University of Chicago Press, 1984.

WU, J. Landscape Ecology. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 2103-2108, 2008.

ZACCARELLI, N.; PETROSILLO, I.; ZURLINI, G. Retrospective Analysis. *In: JØRGENSEN, S.E. Encyclopedia of Ecology*, Amsterdam, Elsevier, p. 3020-3029, 2008.