



Universidade Federal Rural De Pernambuco
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Departamento de Física

Pós- Graduação em Física Aplicada

**Estudo do Processo de Fragmentação
Dinâmica em Redes Heterogêneas com
Competição por Recursos.**

Sara Lucia Castillo Daza

Dissertação de Mestrado

Recife - PE

15 de fevereiro de 2016

Universidade Federal Rural De Pernambuco
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Departamento de Física

Sara Lucia Castillo Daza

**Estudo do Processo de Fragmentação Dinâmica em
Redes Heterogêneas com Competição por Recursos.**

Trabalho apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada do Departamento de Física da Universidade Federal Rural de Pernambuco como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Física Aplicada.

Orientadora: Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira

**Recife - PE
15 de fevereiro de 2016**

Ficha Catalográfica

D277e Daza, Sara Lucia Castillo
Estudo do processo de fragmentação dinâmica em redes heterogêneas com competição por recursos / Sara Lucia Castillo Daza. – Recife, 2015.
88 f.: il.

Orientador(a): Viviane Moraes de Oliveira.
Dissertação (Mestrado em Física Aplicada) –
Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Física, Recife, 2015.
Referências.

1. Física aplicada 2. Competição por recursos
3. Fragmentação no ambiente 4. Relação espécie-área
I. Oliveira, Viviane Moraes de, orientador II. Título

CDD 621

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA APLICADA

**Estudo do Processo de Fragmentação Dinâmica em Redes Heterogêneas com
Competição por Recursos.**

Sara Lucia Castillo Daza

Dissertação julgada adequada para obtenção do título de mestre em Física, defendida e aprovada por unanimidade em 13/11/2015 pela Comissão Examinadora.

Orientadora:

Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira
UFRPE

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza
UFRPE

Prof. Dr. Ramón Enrique Ramayo González
UFRPE

Agradecimentos

Agradeço a Deus por esta oportunidade, pelo conhecimento adquirido para alcançar e concluir mais uma etapa na minha vida profissional e permitir-me conhecer outras culturas e novas pessoas.

À minha família e à família de meu namorado, pelo apoio e palavras de alento em tempos de tensão.

Agradeço ao meu namorado David Avellaneda que sempre acreditou em mim, pela sua companhia neste processo, por me ajudar quando as coisas não saíram como deveriam ser, estar sempre presente e por seu amor.

À minha Orientadora a professora Viviane Morais de Oliveira por me aceitar como sua orientanda, pela paciência nas correções, ajuda e dedicação para me orientar no desenvolvimento e culminação deste trabalho.

Agradeço aos professores da pós-graduação em Física Aplicada pelos excelentes cursos ministrados, pela colaboração na condução dos trabalhos dentro e fora da aula.

Aos meus colegas de laboratório Ronaldo José da Silva por me ajudar com o português e agradeço especialmente a Carlos Augusto Melo por me ensinar e guiar na realização das simulações computacionais.

Ao amigo Iury Adones pela amizade e colaboração com as dúvidas que surgiam da programação. Aos meus amigos do mestrado, obrigada pelos momentos compartilhados fora da

salas de aula, pela amizade e pelas risadas que ajudavam muito a reduzir o estresse antes, durante e depois das provas.

À agência de fomento para a formação pessoal de nível superior no Brasil, CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pelo auxílio de bolsa de estudo concedida que em meu caso por ser estrangeira foi importante para minha manutenção no país, facilidade de estudo e suporte financeiro à esta pesquisa.

Aos servidores do Departamento de Física pela disponibilidade e pelo suporte dado sempre que foi necessário.

*Não é o conhecimento, mas o ato de aprender,
não a posse mas o ato de chegar lá, que concede a maior satisfação.*

Carl Friedrich Gauss

Resumo

Na natureza é evidente que qualquer alteração ambiental ou perturbação no espaço, provoca mudanças na distribuição das espécies. Por isso é importante analisar as flutuações que resultam por tais situações e a maneira em que afetam a diversidade de espécies com o tempo.

Neste trabalho o principal objetivo foi estudar o comportamento apresentado pela diversidade de espécies, em um ecossistema com ambientes heterogêneos submetido a processos de fragmentação dinâmica. Para isso, estudamos um modelo estocástico computacional, onde definimos a estrutura espacial construindo uma rede bidimensional com condições de contorno periódicas, em que distribuimos certa quantidade de recursos em cada sítio e a heterogeneidade espacial é introduzida subdividindo a rede em regiões de tamanhos iguais. Os sítios gerados são ocupados por no máximo um indivíduo, que morre com uma taxa fixa. Se o indivíduo não morre, e existe ao menos um sítio vazio na vizinhança (quatro vizinhos mais próximos do sítio), o indivíduo se reproduz com uma probabilidade que depende da forma em que o indivíduo aproveita os recursos. Depois implementamos o processo de fragmentação na rede, que sucede quando o sistema se estabiliza. Usamos duas taxas de fragmentação.

Analisamos a evolução temporal das espécies, a relação espécie-área, a relação da diversidade de espécies com a heterogeneidade na rede e distribuições de abundância das espécies.

Observamos que antes de acontecer a fragmentação dinâmica, devido ao fato de os recursos serem limitados, as espécies competem entre si pelos recursos, ocasionando um decréscimo do número de espécies. Com a evolução do tempo e o processo de fragmentação dinâmica,

a perda de espécies se tornou mais lenta e menos abrupta quando a taxa de fragmentação p é pequena. No entanto, os sítios não colonizáveis que surgem por causa da fragmentação reduzem o espaço adequado no habitat, dificultando a existência de espécies com grandes populações, especialmente em ambientes com maior número de habitats.

Encontramos na relação espécie-área dois regimes em lei de potência em que $S \sim A^z$ para áreas pequenas e áreas grandes e dois casos em que se ajusta a uma única lei de potência. Além disso, foi verificado que a inclinação, dada pelo valor de z , é maior em ambientes com heterogeneidades intermediárias, indicando que a diversidade cresce mais rápido com a área nesses ambientes.

Na relação entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade espacial foi possível distinguir uma relação unimodal, onde os pontos de máxima diversidade correspondem a heterogeneidades intermediárias.

Nossos resultados podem contribuir para um melhor entendimento dos efeitos de interferências humanas sobre os ecossistemas.

Palavras chaves: diversidade, heterogeneidade, competição por recursos, fragmentação do ambiente, relação espécie-área.

Abstract

In nature it is clear that any environmental change or disturbance in space, causes changes in species distribution. Therefore it is important to analyze the fluctuations that result by such situations and the manner as it affects the diversity of species with the step of time.

In this work the main objective was to study the behavior that presents the diversity of species, subjected to dynamic fragmentation processes in heterogeneous environments. Hence was a computer generated statistical model, where we define the spatial structure building a two-dimensional network with periodic boundary conditions, we distribute a certain amount of resources at each site and the spatial heterogeneity is made subdividing the network into regions of equal size. The sites generated are occupied by maximum one individual that dies with a fixed rate. If the individual does not die, and there is at least one available site in the neighborhood (four nearest neighbors of the site), the individual is reproduced with a probability that depends on maximum growth rate, which also depends on the manner in which the individual leverages the resources. After we implemented the process of fragmentation on the network, it happens when the system is stabilized. We use two fragmentation rates.

We have analyzed the temporal evolution of species, the average number of species depending on the fragmentation step, species-area relationship, relationship of species diversity with heterogeneous network and distributions of abundance.

With the results, we note that before it happened dynamic fragmentation, the fact of work with limited resources, species compete with each other for resources, causing an decrease

in the number of species that is more pronounced in very large heterogeneity. As time progresses and it happens dynamic fragmentation process the loss of the amount of species was slower and less abrupt when fragmentation rate p is small. However, the sites not colonized that arise because of fragmentation, reduce the space in suitable habitats, hindering the existence of species with large populations, especially in environments with a greater number of habitats.

We find in the species-area relationship two regimes in power of law in which $S \sim A^z$ for small areas and big areas and two cases where only adjusts to a power law. Besides that, it was evident that the inclination given by the value of z is somewhat larger in environments with intermediate heterogeneities, indicating that diversity increases faster with area in those environments.

In relation species diversity in function of heterogeneity was possible to distinguish a unimodal relationship, where the maximum density of points corresponding to intermediate heterogeneities.

Our results can contribute to a better understanding of the effects of human interference on ecosystems.

Keywords: diversity, heterogeneity, competition for resources, environmental fragmentation, species-area relationship.

Sumário

1	Introdução	1
2	Revisão da Literatura	4
2.1	Diversidade e Heterogeneidade	4
2.2	Competição por Recursos	11
2.3	Modelos Espaciais	17
2.4	Fragmentação e Relação Espécie-Área	20
3	Modelagem do Processo de Fragmentação Dinâmica	25
3.1	Modelo	26
3.2	Resultados	28
3.2.1	Relação espécie-área	36
3.2.2	Relação diversidade-heterogeneidade e Distribuição da abundância . .	41
4	Conclusões	62

Lista de Tabelas

- 3.1 Valores do expoente z , para o caso em que é fragmentada a rede cada 10%. . 38
- 3.2 Valores do expoente z , para o caso em que é fragmentada a rede cada 5%. . 40

Lista de Figuras

2.1	Padrões de rank-abundância dos modelos: séries geométricas, log-series, log-normal e Broken Stick (vara quebrada). (Figura retirada de [8])	6
2.2	Classificação das curvas de sobrevivência. (Figura retirada de [4])	7
2.3	Distribuição de sobrevivência das espécies <i>Quercos ilex</i> e <i>Sorbus aria</i> . (Figura retirada de [14])	9
2.4	Variação temporal da densidade de espécies <i>Pinus halepensis</i> (linha tracejada) e <i>Quercus ilex</i> (linha contínua). (Figura retirada de [16])	10
2.5	Heterogeneidade ambiental no modelo estocástico. (Figura retirada de [17]) .	10
2.6	Competição de três espécies de <i>Paramecium</i> : <i>P. aurelia</i> , <i>P. caudatum</i> , <i>P. bursaria</i> . (Figura retirada de [6])	12
2.7	Isolinhas zero geradas a partir das equações do modelo de competição de Lotka-Volterra. (Figura retirada de [4])	15
2.8	Possíveis disposições das isolinhas das espécies N_1 e N_2 geradas pelas equações do modelo de competição de Lotka-Volterra. (Figura retirada de [4])	15
2.9	Representação da evolução de um passo de tempo para um processo básico de contato de um ponto central com quatro vizinhos. (Figura adaptada de [24])	20

2.10	Rede fragmentada tamanho $A = 50 \times 50$ com 20% de habitat fragmentado e $\alpha = 0,5$, número de espécies disponíveis 316. (Figura retirada de [33])	23
2.11	Logaritmo da diversidade média de espécies versus logaritmo do número de sítios colonizáveis para os diferentes valores de probabilidade de mutação com $p = 15$ e $\alpha = 0,1; 0,3; 0,5; 0,73$ e $0,9$. (Figura retirada de [33])	24
3.1	Representação da heterogeneidade espacial para uma rede de tamanho $L = 4 \times 4$	26
3.2	Estado inicial da rede de tamanho $N = 512 \times 512$, com 1000 espécies.	28
3.3	Evolução temporal da diversidade média de espécies para as diferentes heterogeneidades h	29
3.4	Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 16$, com uma taxa de fragmentação de 10%.	32
3.5	Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 1024$ e com uma taxa de fragmentação de 10%. . . .	33
3.6	Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 16$ e com uma taxa de fragmentação de 5%.	34
3.7	Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 1024$ e com uma taxa de fragmentação de 5%.	35
3.8	Relação espécie-área dada para os diferentes graus de heterogeneidade, para o caso em que consideramos uma fragmentação dinâmica do 10%.	37
3.9	Expoente z em função do número de habitat para o caso em que fragmentamos a rede cada 10%.	38
3.10	Relação espécie-área dada para os diferentes graus de heterogeneidade, para uma fragmentação dinâmica do 5%.	39

3.11	Expoente z em função do número de habitat para o caso em que fragmentamos a rede cada 5%.	40
3.12	Comportamento do número médio de espécies em função do número de habitats	42
3.13	Número médio de espécies em função do número de habitats para cada passo de fragmentação.	43
3.14	Número de espécies com tamanho de população $n(N)$ em função do logaritmo natural do tamanho da população, para ambientes fragmentados em que se considera uma taxa de fragmentação de 10%.	44
3.15	Número de espécies com tamanho da população $n(N)$ em função do logaritmo natural do tamanho da população, para ambientes fragmentados em que se considera uma taxa de fragmentação de 5%.	45
3.16	Estado final da rede para $h = 1$ e $h = 4$, aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%.	47
3.17	Estado final da rede para $h = 16$ e $h = 64$, aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%.	48
3.18	Estado final da rede para $h = 256$ e $h = 1024$, aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%.	49
3.19	Estado final da rede para $h = 4096$ e $h = 16384$, aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%.	50
3.20	Estado final da rede para $h = 65536$ e $h = 262144$, aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%.	51
3.21	Estado final da rede para $h = 1$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	52
3.22	Estado final da rede para $h = 4$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	53

3.23	Estado final da rede para $h = 16$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	54
3.24	Estado final da rede para $h = 64$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	55
3.25	Estado final da rede para $h = 256$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	56
3.26	Estado final da rede para $h = 1024$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	57
3.27	Estado final da rede para $h = 4096$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	58
3.28	Estado final da rede para $h = 16384$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	59
3.29	Estado final da rede para $h = 65536$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	60
3.30	Estado final da rede para $h = 262144$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%	61

CAPÍTULO 1

Introdução

Quando falamos do conceito de biodiversidade procura-se referir e incluir toda a imensa variedade que encontramos em organismos vivos, nos mais diferentes níveis, incluindo os genes, que pertencem aos organismos, que compõem as populações, que pertencem a espécies, cujos conjuntos formam as comunidades e que fazem parte dos ecossistemas. Tão importante quanto esses componentes é a maneira como eles estão organizados e como interagem. Assim, as interações e processos entre os organismos, as populações, as comunidades e os ecossistemas fazem preservar sua estrutura [1].

Por outro lado, a diversidade é geralmente entendida como o estudo do número de espécies biológicas presentes num determinado ecossistema [2], onde o conhecimento da distribuição espacial da riqueza de espécies contribui para facilitar esforços de conservação em escala global, regional, e local [1].

Existem diferentes fatores importantes tidos em conta para explicar o comportamento, aumento e diminuição da diversidade de espécies, um deles é a heterogeneidade espacial, que traz com ela efeitos positivos no número de espécies numa comunidade, já que oferece maior variação de condições e recursos para as mesmas [1]. Porém nem sempre a heterogeneidade atua positivamente, já que dependendo do grupo taxonômico e escala espacial, a diversidade de espécies pode diminuir com o incremento da heterogeneidade dos habitats, assim os efeitos da heterogeneidade no ambiente varia de acordo com o grupo de espécies estudada [3]. A

relação espécie-área permite conhecer se o número de espécies de certa comunidade será maior tanto quanto maior for o tamanho da área, que é de esperar-se devido a que essas áreas abarcam mas tipos de diferentes habitats. No entanto, em 1967 MarcArthur e Wilson propuseram o estudo da riqueza de espécies em ilhas [4] em que argumentaram:

- O tamanho da ilha e o grau de isolamento exercem papéis importantes, já que o número de espécies numa ilha é determinado por um balanço entre imigração e extinção.
- Esse balanço é dinâmico, com espécies continuamente se extinguindo e sendo substituídas (com imigração) pelas mesmas espécies ou por outras.
- As taxas de imigração e extinção podem variar como o tamanho da ilha e o isolamento.

Outro fator importante é a competição gerada pela aquisição de recursos, onde numa situação em que duas espécies competem pelo mesmo recurso e só uma sobrevive, conhecido como principio de exclusão competitiva [5, 6]. Além disso, ao diminuir a quantidade dos recursos, os consumidores limitam seu próprio crescimento, por isso os ecólogos acreditavam que as populações eram limitadas pelo recurso que era mais escasso, principio conhecido como lei do mínimo [5]. Mas estes acontecimentos podem contribuir como reguladores de densidade populacional, sempre e quando não se superem os limites que levam a uma forte e devastadora extinção de espécies, como acontece com o efeito da fragmentação na paisagem que ocasiona diminuição do território, de recursos e do número de espécies. Por conseguinte surgiu o interesse da utilização de modelos matemáticos que junto com a experimentação proporcionam mais informação do comportamento de tais situações e são fundamentais na ecologia atual, já que a inclusão do espaço como variável e o tempo nos modelos ajudam na compreensão da dinâmica de populações, casos específicos da natureza, como a sobrevivência de populações isoladas e incluso a geração de novas espécies.

O objetivo principal de nosso trabalho é estudar o comportamento que apresenta a diversidade de espécies, submetida a processos de fragmentação dinâmica em ambientes heterogêneos. Para isto construímos um modelo estocástico computacional, no qual definimos

a estrutura espacial, a heterogeneidade e a competição das espécies por recursos limitantes; posteriormente introduzimos a fragmentação.

Nosso trabalho está organizado da seguinte forma: no capítulo 2 apresentamos uma revisão da literatura, onde abordamos os principais temas em que se fundamenta nossa modelagem e mostramos brevemente alguns modelos que analisam o comportamento da diversidade de espécies influenciados por fatores tais como heterogeneidade, relação espécie-área entre outros. No capítulo 3 se descreve em detalhe a construção de nosso modelo de fragmentação dinâmica e apresentamos os resultados obtidos, e no capítulo 4 estão nossas conclusões.

Revisão da Literatura

O estudo das interações entre espécies ou com seu entorno é de grande importância em ecologia, já que envolve processos biológicos ou físicos com o ambiente, que determinam a diversidade e a extinção das mesmas.

Um aspecto interessante a analisar é a evolução espaço-temporal que acontece nas comunidades a medida que se efetuam tais processos, posto que entram em jogo certos fatores tais como heterogeneidade, competição por recursos, a fragmentação do habitat, entre outros. Esses fatores oferecem bastante informação que ajudam na compreensão da dinâmica das populações. Discutiremos alguns desse fatores a seguir.

2.1 Diversidade e Heterogeneidade

Para falar em que consiste a diversidade, vale a pena começar por discutir o que é uma população. Pois bem, a população é um grupo de indivíduos da mesma espécie que vivem numa área em particular e interagem mutuamente [5, 7]. O conjunto de populações formam o que se conhece como comunidade, que podem ser classificadas de acordo com características estruturais, habitat físico da comunidade ou atributos funcionais tais como o metabolismo [7]. É importante ressaltar que o número de indivíduos na comunidade pode ser medido pela abundância e a distribuição, mas pode ser limitado conforme:

- Capacidade do habitat, pois se o habitat é adequado a espécie pode adaptar-se mais rapidamente, mas ela vai depender também das interações de fatores abióticos e bióticos [7].
- Fatores históricos como a história evolutiva e geológica da terra, que marcam um efeito sobre os organismos de hoje. Por exemplo, ursos polares são encontrados no Ártico e não na Antártica. Evidências genéticas e fósseis mostram que ursos polares evoluíram de ursos pardos no Ártico, por isso encontram-se no Ártico porque originaram-se ali, então pode-se dizer que acontece por um acidente da história [7].
- Dispersão pode acontecer em grandes ou pequenas escalas. O limite da dispersão pode impedir que espécies cheguem a um habitat adequado para eles, exemplo dos ursos polares ou o morcego-grisalho em ilha do Havaí que é o único mamífero nativo terrestre, posto que foi o único capaz de voar até lá, caso contrário de outros mamíferos terrestres como cachorros ou gatos que ficam na ilha porque o homem levou [7].

A descrição da comunidade pode ser realizada a partir do número de espécies que existem dentro dela, conhecido como *riqueza de espécies*, a qual pode crescer com o aumento da quantidade de recursos disponíveis, maior especiação ou maior sobreposição de nichos.

Estudos da riqueza de espécie requerem análises adicionais que mostrem a distribuição da abundância pois umas espécies são mais abundantes e outras são raras (tem poucos indivíduos).

As distribuições de abundância das espécies utilizam toda a informação recolhida de uma comunidade e é a descrição matemática mais completa dos dados. Existem quatro modelos principais que são utilizados: séries geométricas (Motomura, 1932) que tem a ver com distribuições em que algumas espécies são abundantes e o resto bastante incomum, log-series (Fisher et al. 1943) e log-normal (Preston, 1948) são caracterizadas por abundâncias intermediárias e modelo Broken Stick (MacArthur, 1957) descreve distribuições mais uniformes em comparação com os outros modelos [2, 8]. Estes modelos podem-se representar de duas formas, através de um gráfico de rank-abundância ou como uma distribuição de frequência.

No primeiro caso as espécies são classificadas da mais para a menos abundante abundante, cuja abundância vai no eixo y na escala logarítmica. No segundo caso são representadas por histogramas com o eixo x na escala logarítmica [9]. A figura 2.1 apresenta o comportamento dos quatro modelos, usando o rank-abundância.

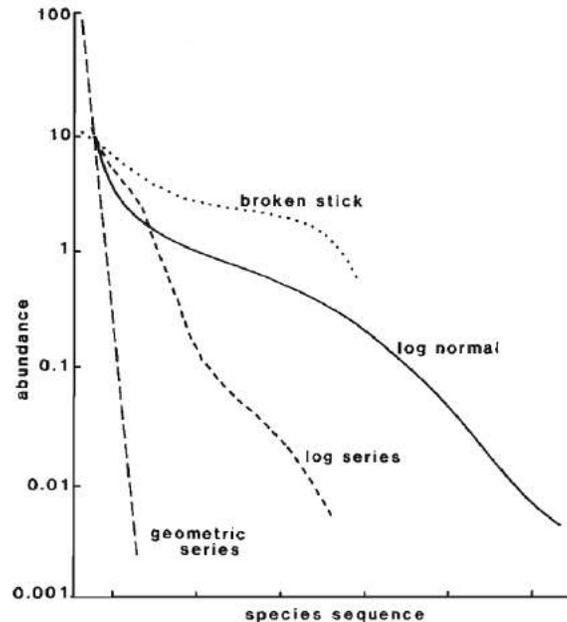


Figura 2.1: Padrões de rank-abundância dos modelos: séries geométricas, log-series, log-normal e Broken Stick (vara quebrada). (Figura retirada de [8])

Para nosso caso de estudo nos enfocaremos no modelo log-normal utilizando distribuições de frequência. Este modelo de distribuição é amplamente usado para descrever comunidades com um número grande de espécies e cujas abundâncias são influenciadas por vários fatores independentes [9]. Também é uma consequência do teorema de limite central que indica que, quando diversos factores envolvidos na determinação do valor de uma variável, a variação aleatória desses factores fará que essa variável tenha uma distribuição normal [8]. Então no caso da distribuição log-normal de dados de abundância de espécies, a variável é o número de indivíduos por espécie (padronizadas por uma transformação logarítmica) e os fatores envolvidos são todos os processos que governam as comunidades ecológicas [8].

A relação entre abundância e riqueza de espécies define o que se conhece como *diversidade*, pois encontram-se diretamente relacionadas e dependem das mesmas condições internas ou

externas do sistema.

Outro aspecto importante para destacar dentro da diversidade é a mortalidade ou taxa de morte. Geralmente a taxa de morte é expressa como uma percentagem da população inicial que morre durante um dado período de tempo [10]. A figura 2.2 apresenta três curvas gerais de sobrevivência.

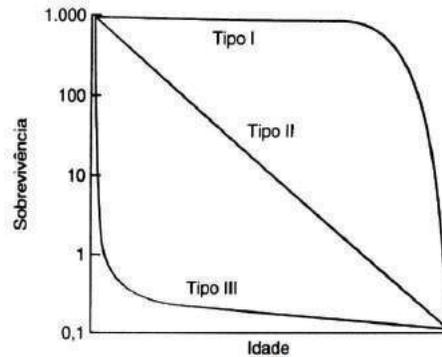


Figura 2.2: Classificação das curvas de sobrevivência. (Figura retirada de [4])

- Tipo I: apresenta uma mortalidade concentrada em idades mais avançadas no tempo máximo de vida da espécie. Uma espécie que apresenta esta curva é o caso do estudo da ovelha Dall [10] em que a taxa de mortalidade permanece menor até próximo do fim do ciclo de vida.
- Tipo II: descreve uma taxa de mortalidade constante desde o nascimento até idades avançadas [4].
- Tipo III: indica que a mortalidade é alta na fase jovem. Como exemplo, as ostras ou outros moluscos os quais na fase larvar de natação livre ou germinação de glândulas a mortalidade é muito alta, mas quando o indivíduo esteja bem estabelecido a probabilidade de vida aumenta [10].

Agora vamos falar sobre a heterogeneidade e sua relação com a diversidade. De acordo com Milne [12], a heterogeneidade espacial é a complexidade resultante das interações entre a distribuição espacial de restrições ambientais e as diferentes respostas de organismos para as

restrições. A heterogeneidade ambiental pode ser entendida como a variação espaço temporal de um dado recurso, estrutura ou biota numa dada área [13]. Um ambiente heterogêneo contém mais espécies devido ao fato de oferecerem maior diversidade de micro-habitats, maior variedade de fatores abióticos e maior refúgio contra predadores [4], já que o indivíduo deve maximizar sua eficácia na hora de procurar alimento, pois as espécies tratam de distribuir-se de forma irregular.

Porém a heterogeneidade está associada com a escala em que se mede, posto que os processos e interações que acontecem podem não coincidir, por isso costuma-se trabalhar em escalas globais, regionais ou locais.

Existem diferentes modelos baseados em heterogeneidade espacial ou ambiental que consideram a escala, como é o caso experimental do estudo da heterogeneidade na regeneração de espécies de árvores na Serra Nevada [14], no qual quantifica-se a heterogeneidade em pequena escala. O espaço de estudo é uma parcela florestal de tamanho $30m \times 30m$ com variáveis ambientais tais como umidade, compactação do solo, entre outras. Para um total de 961 pontos de amostras, tem-se posições relativas no espaço mediante coordenadas espaciais (x, y) , a fim de associar as variáveis quantificadas com o posicionamento espacial. Todos os dados são introduzidos no SADIE (programa que proporciona análises espaciais baseado em índices de distancia) [15]. No modelo também tem em conta dados de duas espécies de arvores sobreviventes *Sorbus aria* e *Quercos ilex*, pois para cada ponto registrado com as variáveis ambientais definidas, plantaram sementes delas com a finalidade de registrar a sobrevivência das plantas após alguns anos. A figura 2.3 ilustra a distribuição de sobrevivência, onde as regiões podem corresponder a espécies sobreviventes o à mortalidade, de acordo à gradação de tons cinza, quer dizer, na escala de cores maiores de 1.5 são regiões escuras que representam a sobrevivência e menor de 1.5 na escala de cores indicam regiões claras que correspondem a mortalidade.

Dessa forma, os resultados do modelo da heterogeneidade espacial a pequena escala apresentam condições de sobrevivência das duas espécies, produzindo padrões espaciais onde as plantas sobrevivem.

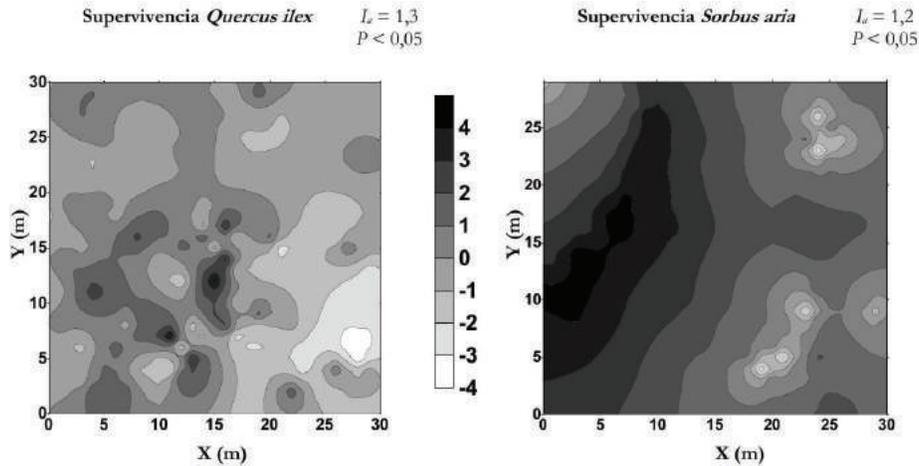


Figura 2.3: Distribuição de sobrevivência das espécies *Quercus ilex* e *Sorbus aria*. (Figura retirada de [14])

Outro modelo com heterogeneidade é apresentado em [16], onde a heterogeneidade ambiental é utilizada para examinar efeitos espaciais de uma floresta. Usa-se uma rede 100×100 , que é conectada por dispersão, isto é, cada sítio pode receber e enviar propágulos procedentes de outros sítios na vizinhança, com probabilidade que é função da distância e da curva de dispersão de cada espécie. No modelo é incluído o efeito que a variação espacial tem na disponibilidade de recursos deste processo.

Com os resultados obtidos no modelo, verificaram a persistência da espécie *Pinus halepensis* em paisagens não perturbados e homogêneos devido a um balance da competição pela colonização entre as espécies, e por um equilíbrio entre sombra e resistência a seca em ambientes perturbados e com heterogeneidade ambiental. Alguns resultados são visualizados na figuras 2.4 e 2.5.

No lado esquerdo da figura 2.4, a paisagem não é perturbada, e não tem heterogeneidade (precipitação anual $600mm$) se observa dominância da espécie de arvore *Quercus ilex* na paisagem. No lado direito da figura 2.4, há heterogeneidade ambiental e perturbações (o intervalo de precipitação anual é $100 - 650mm$), a dinâmica da população de arvore *Pinus halepensis* mostra um comportamento semi-periódico entre ciclos de tempo com um decréscimo de amplitude. Além disso se evidencia a coexistência das duas espécies na paisagem. Na figura 2.5 se apresenta heterogeneidade ambiental no modelo estocástico.

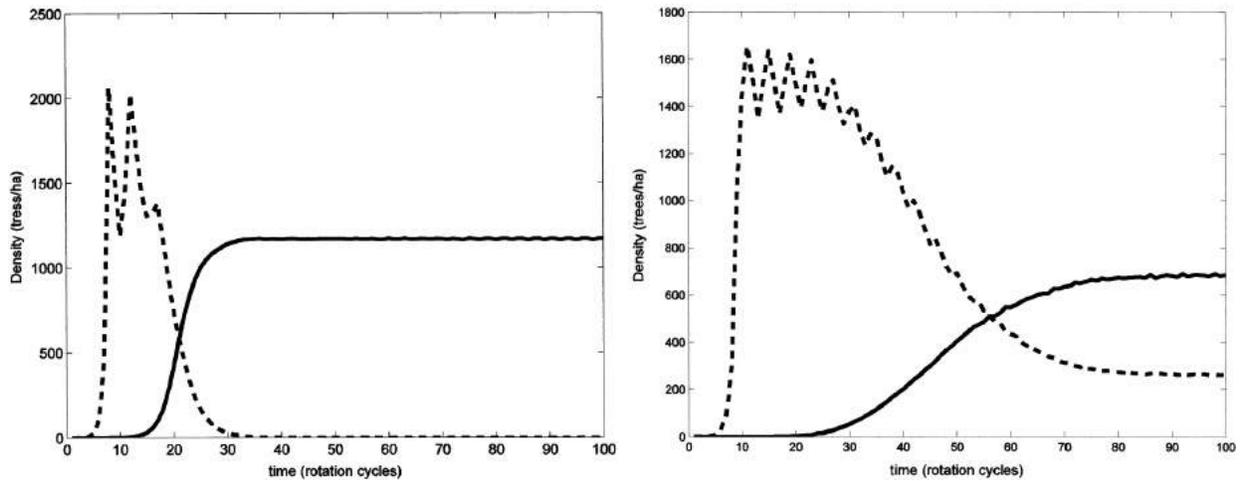


Figura 2.4: Variação temporal da densidade de espécies *Pinus halepensis* (linha tracejada) e *Quercus ilex* (linha continua). (Figura retirada de [16])

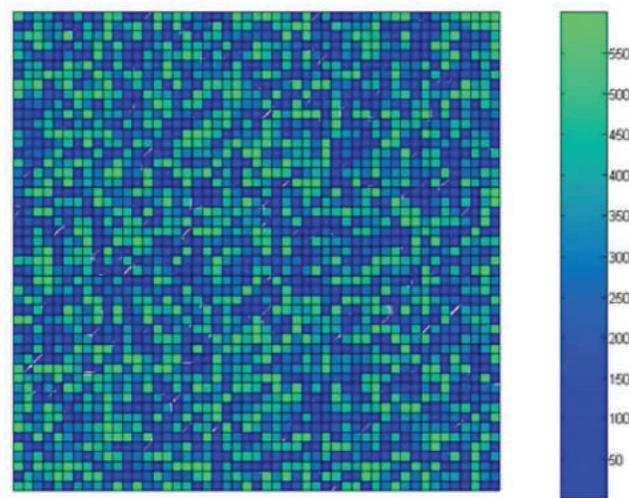


Figura 2.5: Heterogeneidade ambiental no modelo estocástico. Cada subdivisão caracteriza a variação hídrica na floresta, como por exemplo precipitação anual, onde os tons verdes indicam sítios secos demais. (Figura retirada de [17])

É importante notar, conforme os modelos mencionados, que um ambiente heterogêneo oferece maior disponibilidade de recursos e melhores condições de vida para as espécies, gerando habitats adequados que permitem que a diversidade perdure por mais tempo ou sobreviva contra qualquer perturbação no ambiente.

2.2 Competição por Recursos

Na natureza os indivíduos de cada espécie tem a necessidade de procurar recursos para sobreviver cujas quantidades podem-se reduzir dependendo das exigências de cada indivíduo, por conseguinte os organismos competem entre si para conquistar uma porção de um recurso limitado, esta competição leva à redução da sobrevivência, crescimento e/ou reprodução pelo menos de alguns dos indivíduos competidores envolvidos [1].

A competição por sua vez pode ser subdividida nos seguintes tipos:

- **Competição Intra-Específica:** Ocorre entre indivíduos da mesma espécie ou explicitamente em membros de uma população vivendo numa área geográfica estabelecida. Devido à alta densidade de indivíduos provoca uma diminuição da taxa de recursos por indivíduo, ocasionando diminuição nas taxas de crescimento ou desenvolvimento individual. Pode-se dizer que funciona como um regulador de densidade populacional [7].
- **Competição Interespecífica :** é a interação que dá-se entre indivíduos de espécies diferentes provocando redução da fecundidade, crescimento e até sobrevivência no processo de exploração pelos recursos [7]. Um exemplo da competição interespecífica é a competição entre espécies de *paramecium* [4, 6], trabalho feito pelo biólogo russo G. F. Gause, que estudou a competição de três espécies de protozoários (*paramecium*). As espécies se encontravam isoladas em tubos em meio líquido onde se alimentavam de células bacterianas ou leveduras, a densidade de população de cada espécie crescia até atingir a capacidade de suporte. Mas quando cultivadas em agrupamentos de duas espécies elas competiam entre si. Como resultado, uma espécie levou a outra à extinção porque ambas espécies se alimentavam principalmente de bactérias flutuantes no meio líquido. As observações do experimento são apresentadas na figura 2.6.

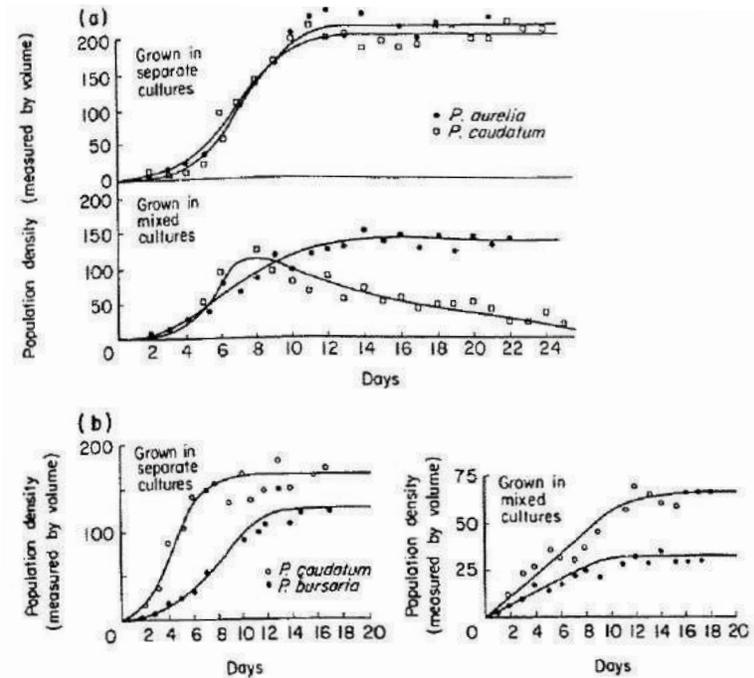


Figura 2.6: Competição de três espécies de *Paramecium*: *P. aurelia*, *P. caudatum*, *P. bursaria*. (a) espécies *P. aurelia* e *P. caudatum* tem densidades de população maior quando são cultivadas em meio de cultivo diferente, mas ao misturar as espécies no mesmo meio, a espécie *P. aurelia* é forte competidora levando a extinção de *P. caudatum*. (b) a espécie *P. caudatum* e a espécie *P. bursaria* coexistem cultivadas tanto em meio diferente como no mesmo, a diferença é que a densidade de população é mais baixa quando são misturadas, que quando são cultivadas por separado. (Figura retirada de [6])

Existem modelos para estudar a competição entre organismos, um deles é o modelo que foi proposto por Lotka [18] nos Estados Unidos e quase simultaneamente por Volterra [19] na Itália, conhecido como modelo logístico de competição de Lotka-Volterra [4, 20]. O modelo proporciona um esclarecimento sobre os fatores que determinam o resultado de uma interação competitiva.

O modelo parte da seguinte equação logística

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(\frac{k - N}{k} \right), \quad (2.1)$$

onde o termo entre parêntesis faz referência à competição intraespecífica e, acrescentando

um termo de competição interespecífica, se definem as seguintes equações

$$\frac{dN_1}{dt} = aN_1 - bN_1^2 - cN_1N_2 \quad (2.2)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = eN_2 - fN_2^2 - gN_1N_2. \quad (2.3)$$

Tomando $c = \alpha_{12}$, $g = \alpha_{21}$ e reescrevendo as equações acima em termos da taxa intrínseca de crescimento r e a capacidade de suporte k , temos que

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1 - \left(\frac{r_1}{k_1}\right) N_1^2 - \left(\frac{r_1}{k_1}\right) \alpha_{12}N_1N_2 \quad (2.4)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2 - \left(\frac{r_2}{k_2}\right) N_2^2 - \left(\frac{r_2}{k_2}\right) \alpha_{21}N_1N_2. \quad (2.5)$$

Fatorizando, encontramos as equações que constituem o modelo logístico de competição de Lotka-Volterra

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1 \left(\frac{k_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2}{k_1} \right), \quad (2.6)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2 \left(\frac{k_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1}{k_2} \right), \quad (2.7)$$

onde os rótulos 1 e 2 fazem referencia a espécies 1 e espécie 2, N_1 e N_2 representam o tamanho da população de cada espécie, o termo α_{12} é conhecido como constante de competição, a qual mede o efeito competitivo per capita da espécie 2 sobre a espécies 1 (α_{12}) ou da espécie 1 sobre a espécie 2 (α_{21}).

A partir do modelo, certos diagramas chamados isolinhas zero são construídos, que servem para observar a abundância de cada espécie. Para fazer as isolinhas tomamos as equações

diferenciais da equação 2.6 e equação 2.7 em condições de equilíbrio, assim:

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad k_1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 = 0,$$

isolando N_1

$$N_1 = k_1 - \alpha_{12}N_2 \quad (2.8)$$

de modo que para obter o ponto A no lado esquerdo da figura 2.7 temos que

$$N_1 = 0 \quad ; \quad N_2 = \frac{k_1}{\alpha_{12}} \quad (2.9)$$

e para obter o ponto B no lado esquerdo da figura 2.7

$$N_2 = 0, \quad ; \quad N_1 = k_1. \quad (2.10)$$

Assim a linha reta que une os dois pontos origina a isolinha zero para a espécie 1.

Agora para obter a isolinha zero para espécie N_2 fazemos

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 \quad \Rightarrow \quad k_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1 = 0$$

isolando N_2

$$N_2 = k_2 - \alpha_{21}N_1, \quad (2.11)$$

então os pontos no lado direito da figura 2.7 acontecem quando: Em C

$$N_1 = 0 \quad ; \quad N_2 = k_2. \quad (2.12)$$

Em D

$$N_1 = \frac{k_2}{\alpha_{21}} \quad ; \quad N_2 = 0. \quad (2.13)$$

Colocamos agora as duas isolinhas em uma mesma figura. A figura 2.8 evidencia o comportamento para quatro casos de resultados de competição distintos.

- i Existem dois pontos estáveis nos quais, qualquer das duas espécies pode atingir a capacidade de suporte e um equilíbrio instável com a coexistência das duas espécies. $k_1 > \frac{k_2}{\alpha_{21}}$ e $k_2 > \frac{k_1}{\alpha_{12}}$

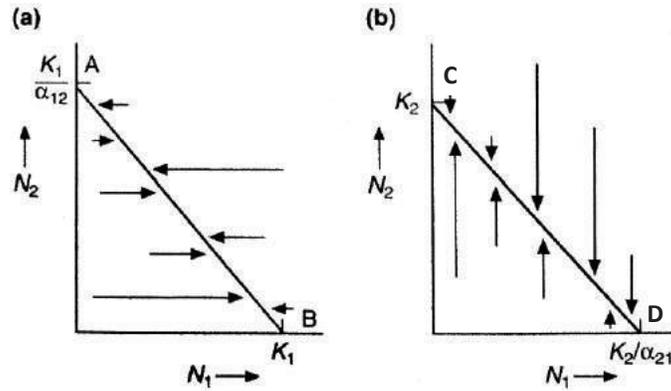


Figura 2.7: Isolinhas zero geradas a partir das equações do modelo de competição de Lotka-Volterra. (a) isolinha zero para N_1 ; a espécie 1 aumenta abaixo e esquerda da isolinha e diminui acima e à direita dela. (b) isolinha zero para N_2 onde a espécie 2 aumenta e diminui da mesma maneira que a espécie 1. (Figura retirada de [4])

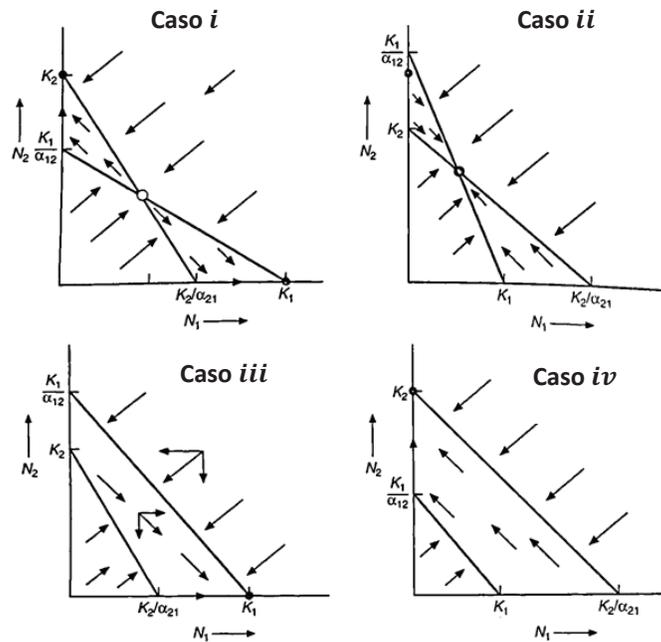


Figura 2.8: Possíveis disposições das isolinhas das espécies N_1 e N_2 geradas pelas equações do modelo de competição de Lotka-Volterra. (Figura retirada de [4])

- ii Se apresenta uma coexistência das espécies o ponto de equilíbrio é estável. $k_1 < \frac{k_2}{\alpha_{21}}$ e $k_2 < \frac{k_1}{\alpha_{12}}$
- iii A espécie 1 é competidora interespecífica forte e conduz à extinção à espécie 2. $k_1 > \frac{k_2}{\alpha_{21}}$ e $k_2 < \frac{k_1}{\alpha_{12}}$

iv Neste caso, a forte competidora é a espécie 2, e leva a extinção à espécie 1. $k_1 < \frac{k_2}{\alpha_{21}}$ e $k_2 > \frac{k_1}{\alpha_{12}}$

O fenômeno em que duas espécies competem por um recurso em comum e uma delas é extinta, se conhece como *Princípio de Exclusão Competitiva* [4, 21], o qual estabelece que duas espécies não podem coexistir no mesmo ambiente onde utilizam os mesmos recursos ambientais, posto que haverá competição entre elas podendo ocorrer a extinção ou migração de uma delas para outro ambiente.

No modelo exibido em [22] as espécies competem por recursos distribuídos numa rede quadrada que possui condições periódicas de contorno. Neste caso as espécies usam os recursos para sobreviver conforme a seguinte equação

$$f_{ki} = \min \left(\frac{R_{i1}}{K_{k1} + R_{i1}}, \frac{R_{i2}}{K_{k2} + R_{i2}}, \dots, \frac{R_{in}}{K_{kn} + R_{in}} \right), \quad (2.14)$$

onde f_{ki} representa a adaptabilidade ou fitness da espécie k no sítio i , R_{in} representa o recurso n no sítio i e K_{kn} é conhecida como constante de meia saturação da espécie k para o recurso n . Esta constante representa a quantidade de recurso que uma espécie precisa para alcançar a metade de sua taxa máxima de reprodução. Dessa forma, valores grandes de K_{kn} indicam que a espécie não é boa competidora para o recurso n e valores pequenos de K_{kn} indica que a espécie é forte competidora para o recurso n . No modelo, as simulações são feitas em habitats homogêneos e heterogêneos, onde foi comprovado que em habitats heterogêneos ao aumentar a quantidade de recursos as espécies coexistem.

Por outro lado, em [23] o autor considera que a estabilidade no ambiente ocorre através da competição pelos recursos, já que, se uma espécie depende de um recurso que seja limitado para ela, e uma segunda espécie tem uma relação similar com um recursos diferente, então, se alguma das espécies consome o recurso que é fundamental para a outra, as espécies diminui seu próprio crescimento em comparação com outras espécies. Portanto o resultado é uma coexistência estável [23].

De outro modo, espécies que vivem em habitats diferentes e não tem interações diretas ou indiretas com a outra, elas não devem ter dificuldades coexistindo numa região que misture estes habitats separados [23].

2.3 Modelos Espaciais

É uma realidade que a natureza espacial dos ecossistemas restringe os processos e influenciam os padrões ecológicos a diferentes escalas e a diferentes níveis de organização biológica e apesar da realização de experimentos ou estudos de campo, os resultados são poucos para entender plenamente o comportamento [24]. Por isso, a construção de modelos de processos de interações entre espécies ajuda a esclarecer aspectos da estrutura dos ecossistemas mas, ao introduzir o espaço nos modelos, aumenta o grau de dificuldade nas análises, pois o sistema pode deixar de ser homogêneo.

No momento de construir modelos ecológicos, é necessário ter em conta o tempo, que pode ser contínuo ou discreto, onde os resultados diferem tanto qualitativa como quantitativamente. Os modelos podem ser determinísticos ou estocásticos e o número de espécies consideradas é importante na hora de abordar um determinado sistema.

A referência [24] apresenta uma classificação de modelos espaciais em ecologia que discutiremos brevemente:

- **Modelos pseudo-espaciais ou implicitamente espaciais:** entre estes modelos, pode-se destacar o modelo de meta-populações proposto por Levins (1969) [25]. Ele introduz o termo meta-população como uma população de várias populações locais ligadas por dispersão, habitando uma rede de fragmentos infinitamente grande e supõe que todas as entidades existentes são idênticas e tem o mesmo comportamento. As espécies migrantes distribuem-se em toda a rede, ocupando fragmentos vazios e colonizando [26].

O modelo é descrito pela seguinte equação

$$\frac{dp}{dt} = cp(1 - p) - ep, \quad (2.15)$$

onde p é a proporção de fragmentos, c representa a taxa de colonização e e representa a taxa de extinção. A equação 2.15 é um modelo determinístico e contínuo no espaço mas, aproxima a evolução de um sistema discreto no espaço e de comportamento aleatório. As espécies segundo a equação 2.15, nunca poderiam ocupar todo o espaço, a não ser que a mortalidade seja zero ou a dispersão seja infinita. Portanto há espaço livre para outras espécies que coexistam globalmente, dando passo na formulação de modelos de coexistência das espécies incluindo competição e colonização [24].

- **Modelos analíticos espacialmente explícitos:** estes modelos são basados no uso de equações diferenciais parciais (EDP) ou também chamadas equações de reação-difusão. Estas equações proporcionam descrições contínuas das densidades das populações no tempo e no espaço, sendo válidas só para populações grandes.

As EDP modelam só fenômenos difusivos, movimentos entre os diferentes pontos do espaço devidos a diferenças de densidades existentes entre um ponto e seu entorno. Quem usou primeiro as EDP em ecologia foi J.G Skellam em 1951 [27], para modelar o processo de invasão do rato almiscarado [24].

- **Modelos baseados em processos estocásticos espaciais:** são aqueles que permitem descrever o destino de indivíduos submetidos a interações locais, seu estudo pode evidenciar-se com os seguintes dos métodos:

- ♣ *Sistema de partículas interativas:* permitem mostrar analiticamente as mudanças qualitativas do sistema em função dos parâmetros implicados. De acordo com [28] definem uma rede de pontos discretos de dimensão d e simbolizada por Z^d . O tempo utilizado pode ser discreto ($t = 0, 1, 2, \dots$) ou contínuo, mas lidar com tempos contínuos dificulta a formulação do modelo porque você tem que trabalhar com taxa de transições em vez de probabilidades.

Num tempo $t = 0, 1, 2, \dots$ (discreto), cada sítio pode ter um valor entre um conjunto finito de possibilidades. O conjunto de todos os possíveis estados é denotado por F e o estado do sítio x num tempo t é denotado como $\xi_t(x)$, então o estado de um processo num tempo t é dado por uma função ξ_t que atribui a cada sítio em Z^d um estado F , é dizer a função $\xi_t : Z^d \rightarrow F$ descreve a configuração do sistema no tempo t .

O estado de cada sítio pode ser ocupado ou vazio, e a rede pode ser hexagonal, quadrada, etc. segundo os possíveis estados de cada sítio e pelas regras de interação, as quais diferem do tipo de vizinhança e o alcance das interações [24].

Um modelo simples de contato é explicado em [24], onde definem uma rede de dimensão $d = 2$ e supõem no espaço uma dupla de estados $Z = (0, 1)$ (1 para ocupado 0 para vazio) para um tipo só de partícula. Uma partícula no tempo t na posição x desaparece com uma probabilidade $\gamma \in [0, 1]$, mas se a partícula sobrevive tem a probabilidade $\beta(x, y)$ de reproduzir-se e enviar um descendente à posição y . A nova partícula só pode ocupar os sítios correspondentes aos quatro primeiros vizinhos ou os oito dependendo do tipo de vizinhança (vizinhança de Neumann ou vizinhança de Moore respectivamente [28]), com uma probabilidade $\beta(x, y) = \lambda$ constante, de modo que o sítio será ocupado no tempo $t + 1$ se a partícula sobreviveu no tempo t ou se recebeu um ou mais descendentes de seus quatro vizinhos mais próximos (ver figura 2.9).

Um modelo estocástico do tipo de partículas interativas foi utilizado para desenvolver o modelo apresentado no capítulo 3.

- ♣ *Processos estocásticos pontuais e aproximações baseadas em momentos:* em termos gerais, são o equivalente no espaço contínuo de dimensão d aos sistemas de partículas interativas, onde cada indivíduo é localizado no espaço e são definidas funções que determinam de forma probabilística sua evolução temporal [24]. No modelo apresentado em [29], os autores usam equações de primeiro e segundo momento para analisar a competição de plantas, onde cada indivíduo tem uma posição no espaço contínuo bidimensional. O primeiro momento corresponde a densidade média da população e o segundo momento está relacionado com as

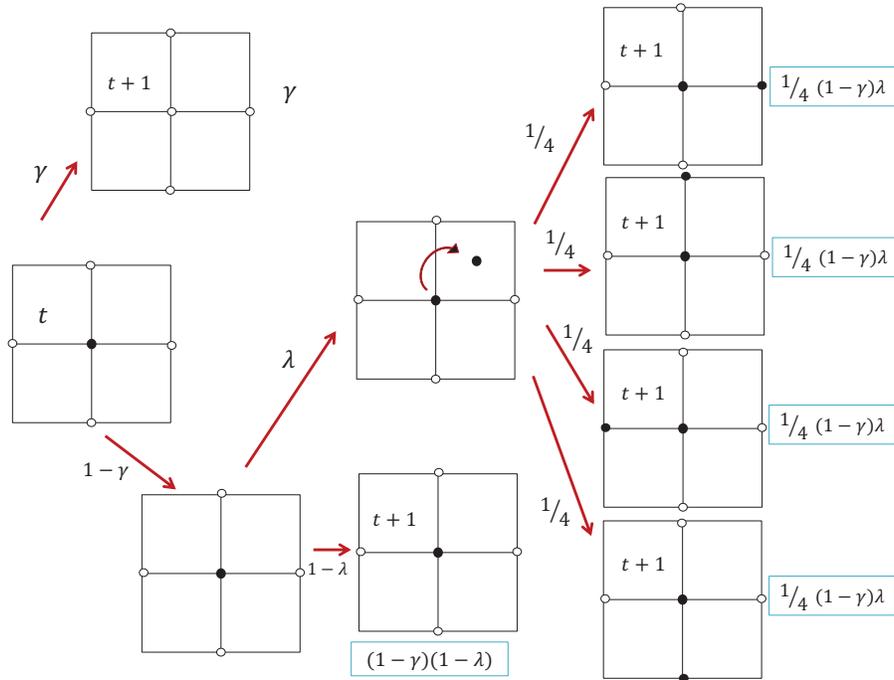


Figura 2.9: Representação da evolução de um passo de tempo para um processo básico de contato de um ponto central com quatro vizinhos, onde o ponto de cor preto pode desaparecer ou permanecer com uma probabilidade $1 - \gamma$ e λ , respectivamente; se a partícula permanece tem probabilidade λ de gerar uma nova partícula que vai ocupar um dos quatro primeiros vizinhos. Na figura apresentamos cada passo, a probabilidade associada e os possíveis estados $t + 1$ junto com a probabilidade final de cada um. (Figura adaptada de [24])

covariâncias espaciais que são as densidades de plantas em diferentes defasagens espaciais. Além disto, cada espécie tem uma auto-covariância, que indica se são agrupadas (covariância positiva) ou se são dispersas (covariância negativa) dentro da população. O modelo prevê duas especializações, onde os pais dispersam sua prole localmente, seja para explorar zonas vazias rapidamente ou para preencher sítios com o fim de excluir competidores.

2.4 Fragmentação e Relação Espécie-Área

Estudos da fragmentação do habitat têm sido feitos desde os anos 60, com o estudo de biogeografia de ilhas ou modelos de metapopulações. A fragmentação é um processo contínuo

e dinâmico, que modifica a estrutura da paisagem, produzindo diminuição espacial e extinção de algumas espécies. Devido ao efeito de fragmentação, se geram pequenos fragmentos isolados uns dos outros que podem ser mais ou menos próximos entre si, os quais oferecem recursos, refúgio ou podem ser considerados habitats adequados, onde as espécies coexistem dependendo do equilíbrio no sistema. Do ponto de vista de MacArthur e Wilson [7, 30], em sua Teoria de Biogeografia de Ilhas o número de espécies numa ilha depende do balanço entre as taxas de imigração e extinção.

A sobrevivência dos organismos devido a fragmentação é afetada da seguinte forma [31]:

- A diminuição da disponibilidade de superfície traz perda do tamanho da população.
- O isolamento dos fragmentos e o aumento da separação entre estes dificulta a troca de indivíduos, dando origem à extinção de algumas espécies. Assim, espécies mais fortes conseguem imigrar a sítios com maior quantidade de recursos e melhores condições de vida para tentar sobreviver, deixando para atrás aquelas espécies fracas.

Deve-se ter em conta que a fragmentação não é a mesma em todos os casos dado que opera em diferentes escalas para distintas espécies e diferentes habitats, já que uma paisagem fragmentada para uma determinada espécie pode não ser para outra com maior capacidade de dispersão ou com necessidades de habitat menos exigentes.

Pessoas dedicadas ao estudo da dinâmica de populações procuram ferramentas para compreender da melhor maneira os efeitos da fragmentação. Uma destas ferramentas é a relação espécie - área, que permite observar como a riqueza das espécies se comporta, a medida que a área aumenta ou diminui. A primeira relação espécie área foi feita por H.C. Watson em 1859 para plantas da Grã-Bretanha [7], na qual com cada aumento da área a riqueza das espécies aumenta até atingir um número máximo delimitado com a área maior.

O químico sueco Olaf Arrhenius, considerado algumas vezes um precursor da ecologia moderna e, especialmente, de ecologia da paisagem, foi quem formalizou matematicamente a relação espécie-área em 1921. Desde então é comum comparar a riqueza de espécies (S)

com o tamanho de área (A) através de uma função de potencia da forma [5, 7, 32]

$$S = cA^z, \quad (2.16)$$

onde c é o intercepto e z é uma constante que difere para áreas isoladas e contínuas.

A relação espécie-área foi utilizada com sucesso num número de casos para prever a extinção de espécies com base na redução do habitat.

Estudos de modelos estocásticos do tipo partículas interativas, tem sido feitos abordando fragmentação e a relação especie-área. Um deles é o caso exposto em [33] onde se verifica o efeito da fragmentação do habitat sobre comportamentos de relação espécie-área considerando colonização e com a possibilidade de acontecer mutação. Neste estudo é apresentada uma modelagem usando uma rede bidimensional de tamanho $A = L \times L$ composta por n sítios, cada um com certa capacidade de recursos disponíveis. No modelo, considera-se a vizinhança como os quatro vizinhos mais próximos os quais não sempre são todos colonizáveis por causa da fragmentação. Também se define uma constante α arbitraria da qual depende a probabilidade de mutação. No modelo consideram dois métodos de amostragem a fim de simular os casos em que os habitats são distribuídos em arquipélagos e continentes. No método de arquipélagos simulam o processo de colonização em redes de diferentes áreas e determinam a média do número de espécies obtidos pelas simulações das redes do mesmo tamanho. No método de continentes geram a rede de tamanho $A = L \times L$ composta por n sítios que é subdividida em sub-redes de áreas menores. De modo que o número médio de espécies é determinado tendo as médias do número de espécies de cada sub-rede estabelecida. As figuras 2.10 e 2.11, compõem uns dos resultados obtidos no modelo.

Na figura 2.10 se apresenta o resultado final da dinâmica de uma rede de tamanho $A = 50 \times 50$, onde a cor branca são os sítios disponíveis mas não colonizados (ilha), a cor preta indica sítios destruídos na fragmentação e as demais cores correspondem a cada uma das diferentes espécies que sobrevivem.

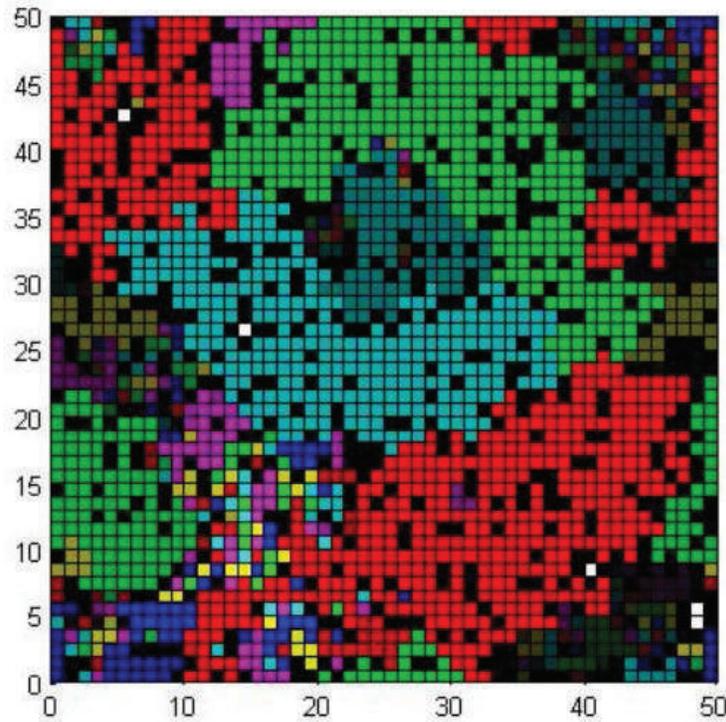
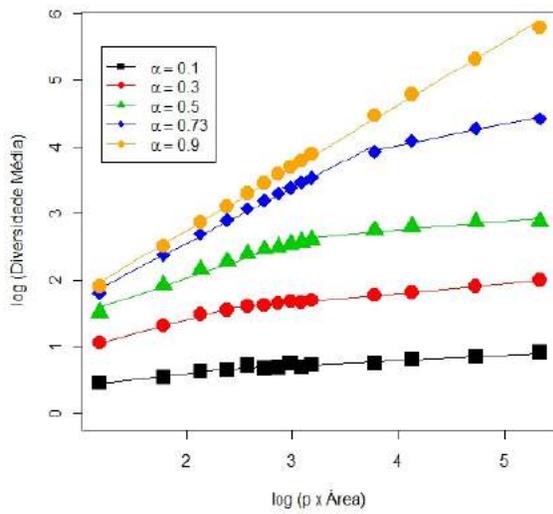
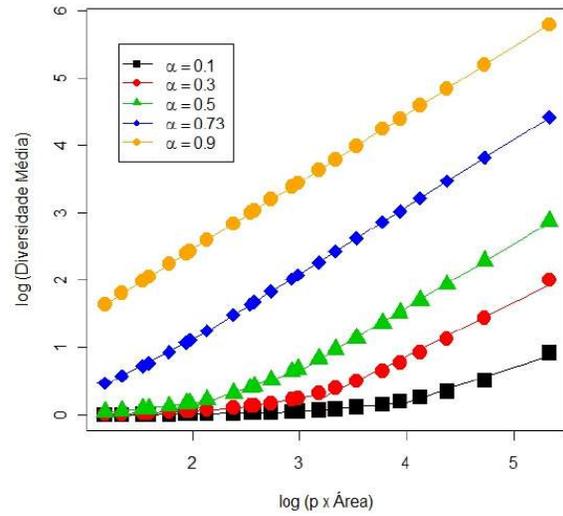


Figura 2.10: Rede fragmentada tamanho $A = 50 \times 50$ com 20% de habitat fragmentado e $\alpha = 0,5$, número de espécies disponíveis 316. (Figura retirada de [33])

Na figura 2.11 se mostra a relação espécie-área para uma percentagem p de fragmentação e diferentes valores da taxa de mutação α . Em (a) verificaram a existência de dois regimes em que $S \sim A^z$, para valores pequenos e intermediários de α . O primeiro regime se dá para pequenas áreas e o segundo para áreas intermediárias e grandes, neste regime os valores do expoente z são pequenos, indicando que a diversidade média de espécies cresce rapidamente em pequenas áreas. Por outro lado, apresenta-se só um regime para o caso em que se tem uma alta probabilidade de mutação. Em (b) também distinguiram dois regimes em lei de potência em que $S \sim A^z$, para valores pequenos e intermediários de α . Porém, os valores do expoente z correspondentes ao segundo regime são maiores que os obtidos no primeiro regime.



(a) Método de arquipélagos.



(b) Método de continentes.

Figura 2.11: Logaritmo da diversidade média de espécies versus logaritmo do número de sítios colonizáveis para os diferentes valores de probabilidade de mutação com $p = 15$ e $\alpha = 0, 1; 0, 3; 0, 5; 0, 73$ e $0, 9$. (Figura retirada de [33])

Com o modelo encontraram, que um pequeno incremento do expoente z se dá quando a fragmentação ocorre, indicando um aumento mais rápido da diversidade com a área.

CAPÍTULO 3

Modelagem do Processo de Fragmentação Dinâmica

Na natureza as variações espaciais das condições ambientais causam distribuições descontínuas das espécies. Perturbações naturais como furacões, inundações, incêndios florestais, deslizamentos de terra, etc, dão lugar a mudanças contínuas no território tornando um ambiente heterogêneo e outros como ação do homem, que por seu interesse em adquirir benefícios gera destruição e fragmentação da paisagem, causa diminuição do tamanho do habitat, redução de recursos disponíveis, maior competição entre espécies e até perda da diversidade. Devido a estas circunstancias surge a importância em analisar o comportamento da diversidade de espécies, e pode ser sob a utilização de modelos estocásticos espaciais interativos como os apresentados na revisão da literatura, que ajudam à compreensão da evolução espaço-temporal que as espécies apresentam.

No desenvolvimento de nossa modelagem optamos por considerar duas fases: a primeira está relacionada com a distribuição espacial e a segunda com a dinâmica. Em cada uma apresentamos os procedimentos utilizados, seus resultados e respectivas análises.

3.1 Modelo

Consideramos uma rede bidimensional de tamanho $N = L \times L$ com condições de contorno periódicas. Atribuímos a cada sítio um número n de recursos cuja quantidade é obtida por meio de uma distribuição uniforme no intervalo $(0, 1)$. A quantidade do recurso l disponível em cada sítio i vai ser denotado como $R_{l,i}$. A heterogeneidade espacial é introduzida subdividindo a rede em regiões de tamanhos iguais, e cada uma das regiões ou habitats gerados possuem quantidades de recursos iguais, mas entre um habitat e outro a quantidade de recursos é diferente. A figura 3.1 exemplifica a maneira em que foi gerada a heterogeneidade e as divisões da rede. Na figura temos três recursos para cada sítio na rede, representados pelas figuras geométricas, cujo tamanho da área muda entre habitats.

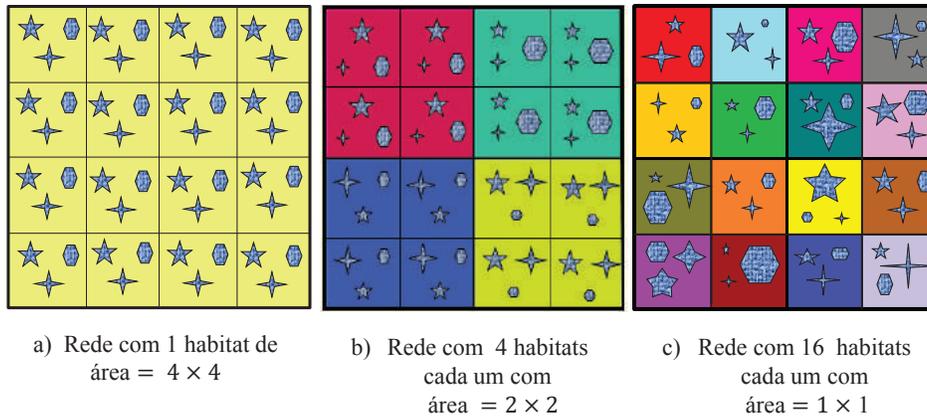


Figura 3.1: Representação da heterogeneidade espacial para uma rede de tamanho $L = 4 \times 4$ onde se observa a geração dos novos habitats, cada um com a mesma área e contendo a mesma quantidade de recursos. Em *a*) os sítios possuem a mesma quantidade para cada recurso, portanto temos uma rede homogênea. Em *b*) temos uma rede com $h = 4$ habitats diferentes, e em *c*) a distribuição de recursos é totalmente heterogênea.

Cada espécie possui um conjunto de constantes de meia saturação, denotadas como $K_{j,l}$, que representa a concentração do recurso l que produz a metade da taxa máxima de crescimento da espécie j para aquele recurso. Assim, para cada espécie temos um número determinado de recursos e para um dado recurso corresponde uma constante de meia saturação. Obtemos os valores desta constante $K_{j,l}$ por meio de uma distribuição gaussiana

de média 1 e variância 0.01.

Agora introduzimos 1000 espécies na rede de forma que os indivíduos são distribuídos aleatoriamente, e cada sítio pode ser ocupado por no máximo um indivíduo. No primeiro passo da simulação escolhemos um sítio aleatoriamente. O indivíduo que ocupa o sítio morrerá com probabilidade $m = 0.01$, e se isso acontece, o sítio ficara vazio. Se o indivíduo não morre e se houver ao menos um sítio vazio na vizinhança (quatro vizinhos mais próximos do sítio), o indivíduo se reproduzirá com probabilidade igual a

$$f_{ji} = \min \left(\frac{R_{i1}}{K_{j1} + R_{i1}}, \frac{R_{i2}}{K_{j2} + R_{i2}}, \dots, \frac{R_{il}}{K_{jl} + R_{il}} \right), \quad (3.1)$$

onde R_{il} é o rotulo da disponibilidade do recurso l no sítio i e K_{jl} é o rotulo da constante de meia saturação da espécie j para o recurso l . Portanto, a probabilidade de reprodução depende da forma em que o indivíduo aproveita os recursos para reproduzir-se. A equação 3.1 é baseada na equação de Monod que associa a taxa de crescimento com cada recurso. Ela foi inicialmente proposta para o crescimento de bactérias em substratos orgânicos [34].

O \min que aparece na equação 3.1 representa a função mínimo. Consideramos a lei de Liebig, também conhecida como lei do mínimo, que estabelece que a taxa de crescimento de uma espécie depende da disponibilidade de recursos limitantes. Liebig implementou esta lei para estudar o crescimento de plantas que dependem dos nutrientes disponíveis só em quantidades mínimas [34, 35].

Um passo de tempo da simulação corresponde a fazer o procedimento descrito anteriormente n vezes.

A implementação do processo de fragmentação em nossa rede, acontece quando o sistema fica no estado estacionário. O número de sítios não colonizáveis que usamos são estabelecidos como $FRAG = p \times N$ onde p denota a taxa de fragmentação, que representa a percentagem em que será fragmentada a rede em cada instante de tempo definido e N é o tamanho total da rede. Os sítios que passarão a ser não colonizáveis, são sorteados aleatoriamente, tendo em conta de não sortear duas vezes o mesmo sítio.

O primeiro passo de fragmentação inicia no tempo igual a 200000 que corresponde ao tempo onde o sistema começa a estabilizar-se, depois a fragmentação acontece em intervalos de tempo constantes até chegar a 1×10^6 de passos de tempo.

3.2 Resultados

Para a obtenção de nossos resultados realizamos 50 simulações independentes, onde geramos uma rede de tamanho $N = 512 \times 512$, na qual mudamos a heterogeneidade e as espécies competem por 10 recursos. Além disto, consideramos duas taxas de fragmentação equivalentes a $p = 10\%$ e $p = 5\%$ com a finalidade de ter um comparativo em todos os casos a analisar.

A figura 3.2 apresenta o estado inicial da rede, evidentemente as espécies representadas pelas distintas cores, ocupam todos os sítios na rede pois não são submetidas a nenhum tipo de interação ou perturbação.

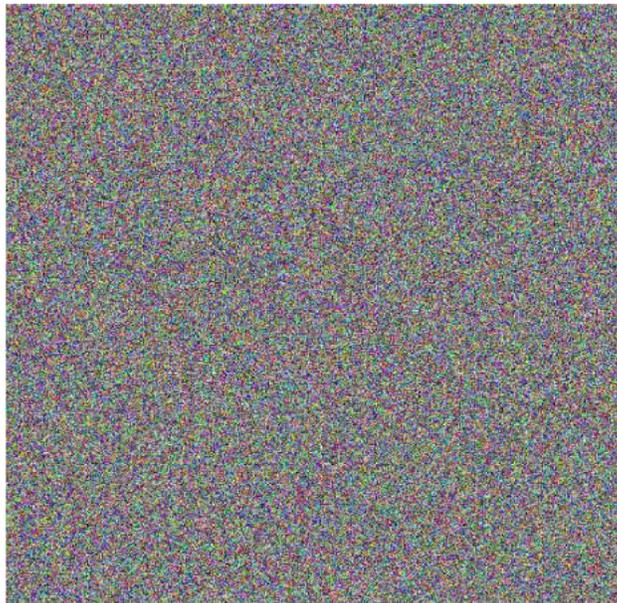
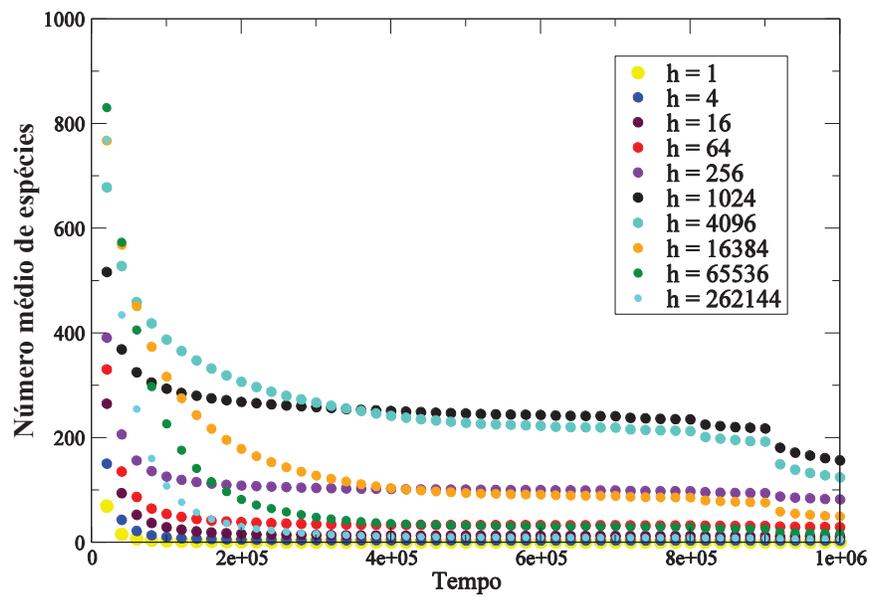
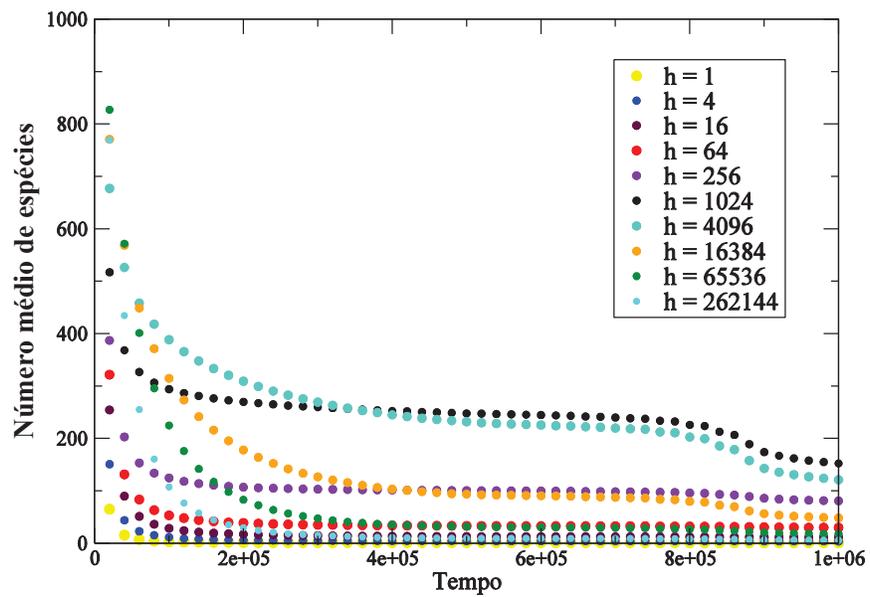


Figura 3.2: Estado inicial da rede de tamanho $N = 512 \times 512$, com 1000 espécies.

A evolução temporal do número médio de espécies para cada grau de heterogeneidade h estabelecida, é mostrado na figura 3.3.

(a) Com uma taxa de fragmentação $p = 10\%$.(b) Com uma taxa de fragmentação $p = 5\%$.Figura 3.3: Evolução temporal da diversidade média de espécies para as diferentes heterogeneidades h .

No caso (a) da figura 3.3, observamos um decréscimo rápido do número de espécies nos primeiros passos da dinâmica, seguido por um regime em que esse decréscimo é muito

lento. Notamos que o número de espécies aumenta a medida que cresce o número de habitats até um valor intermediário. Para valores de heterogeneidade $h = 65536$ e $h = 262144$ ocorre um decréscimo maior do número de espécies. Em passos de tempo intermediários, o número médio de espécies permanece aproximadamente constante e diminuições bruscas de diversidade são observadas no intervalo de tempo de 8×10^5 até 1×10^6 quando o processo de fragmentação está finalizando. Essas quedas são mais pronunciadas para valores intermediários de heterogeneidade $h = 256$, $h = 1024$, $h = 4096$ e $h = 16384$.

No caso (b) da figura 3.3 o comportamento é similar com o caso (a) sendo que, para ambientes com número de habitats igual a 1024, 4096 e 16384 a queda do número médio de espécies no intervalo de tempo de 800000 a 1×10^6 é mais suave que aquela que se apresenta em (a). Isto acontece porque a proporção de fragmentação em cada passo de fragmentação é menor em comparação com o outro caso e, como consequência, a perda de número médio de espécies é menos abrupta.

As figuras 3.4 e 3.5 ilustram os efeitos da fragmentação dinâmica para uma rede com 16 e 1024 habitats respectivamente, onde fragmentamos 10% em intervalos de tempo de 100000 passos até chegar a 1×10^6 .

As figuras 3.6 e 3.7 mostra os efeitos da fragmentação dinâmica em redes com número de habitats equivalentes a 16 e 1024 respectivamente, as quais são submetidas a fragmentação do 5% na medida que muda o tempo. Consideramos intervalos de tempo de 45000 passos entre fragmentações até chegar a 1×10^6 passos.

Nas figuras, a cor cinza corresponde a sítios vazios, a cor branca representa os sítios não colonizáveis e as demais cores fazem referência às espécies existentes.

Observamos na figura 3.4 que as espécies se aglomeram em habitats que sejam favoráveis para sua reprodução. Verificamos a existência de habitats que não proporcionam suficientes recursos para as espécies subsistirem e além disso, vemos um aumento de sítios não colonizáveis na medida que passa o tempo e aumenta o nível de fragmentação, provocando a ausência de espécies ou de alguns indivíduos destas.

Na figura 3.5 vemos um incremento do número de espécies devido a heterogeneidade na rede que proporciona variedade de habitats, cada um com disponibilidade diferente de recursos que facilitam a existência das espécies. Quando temos mais do 70% de fragmentação os aglomerados de espécies desaparecem por causa da fragmentação gerando-se frações de espécies isoladas como se observa no caso (*i*), ou seja no passo de tempo de 800000 até 1×10^6 se apresenta uma diminuição considerável do tamanho da população de cada espécie e certas espécies não conseguem sobreviver.

Na figura 3.6 temos os mesmos efeitos da fragmentação apresentados na figura 3.4, a única diferença é que neste caso só um habitat possui sítios vazios em que as espécies não se adaptaram.

Por outro lado, na figura 3.7 também é evidente que na rede existe uma maior quantidade de espécies devido a aumento de número de habitats, além disto prevalecem por mais tempo. No entanto quando a percentagem de fragmentação atinge valores do 70% em diante, ocorre o mesmo efeito da fragmentação observado na figura 3.5.

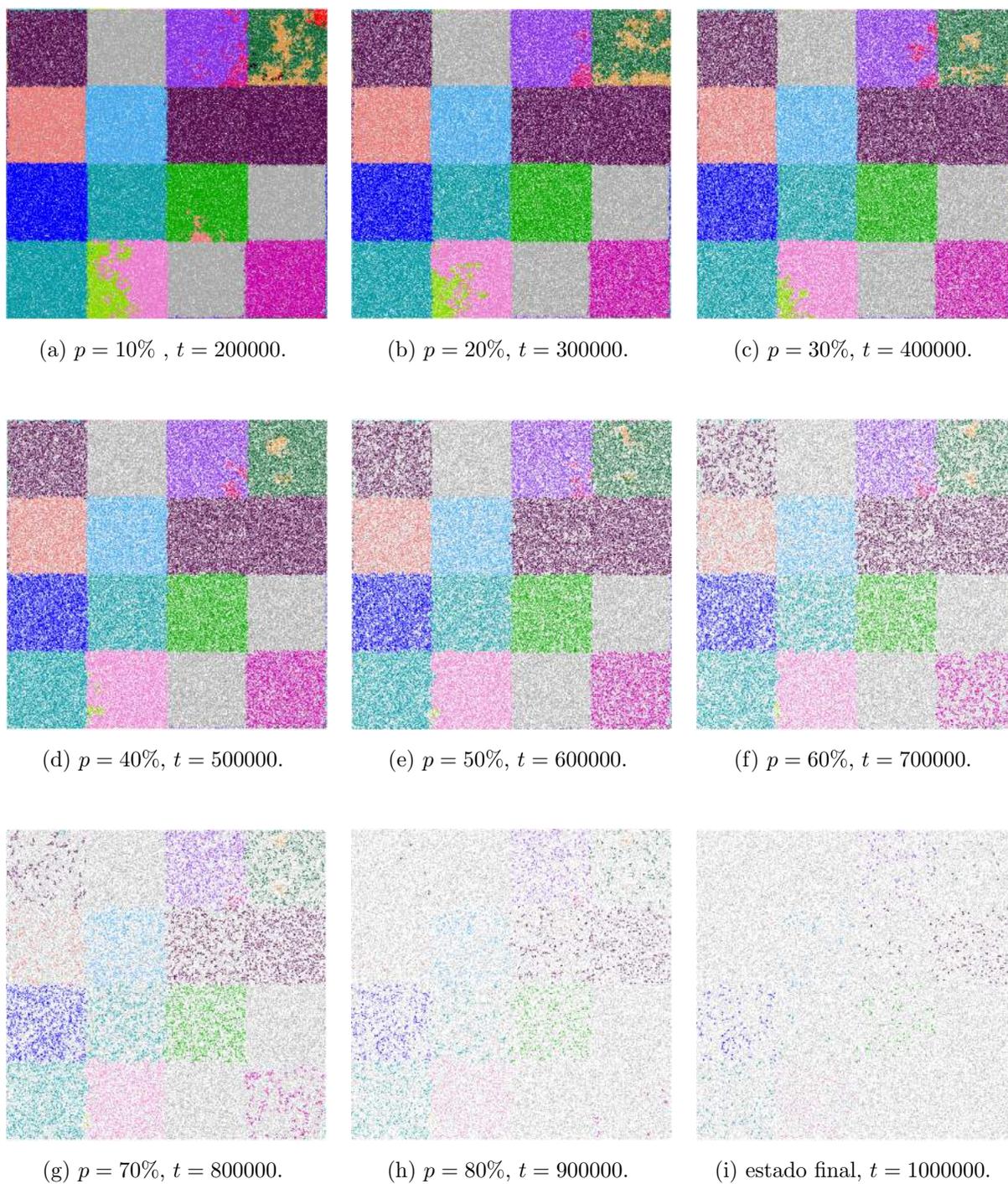


Figura 3.4: Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 16$, com uma taxa de fragmentação de 10%.

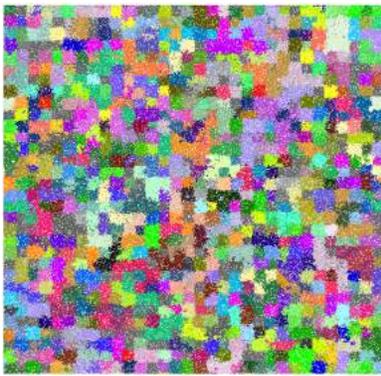
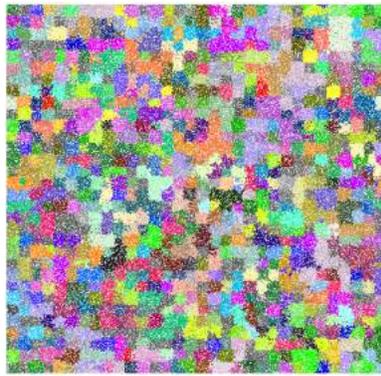
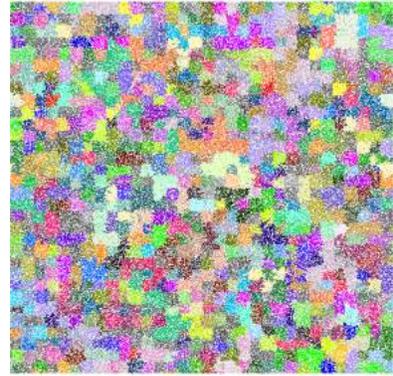
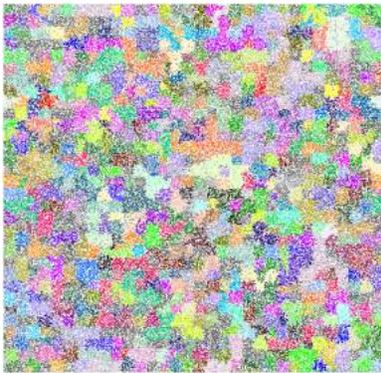
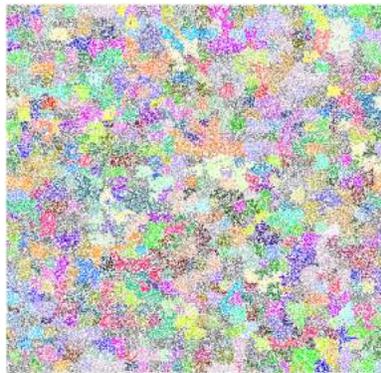
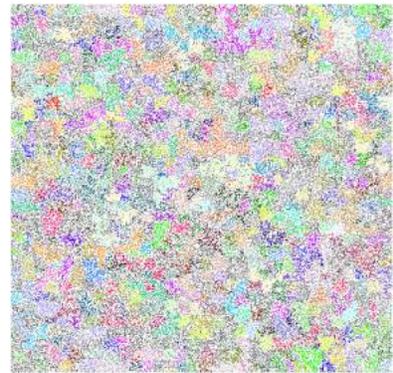
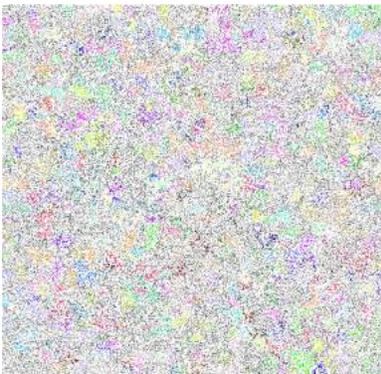
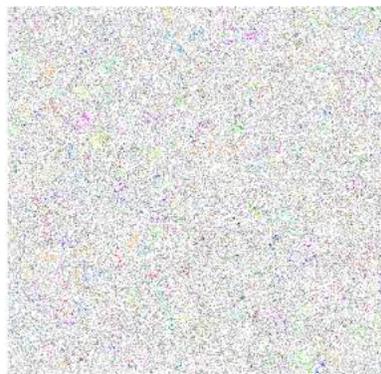
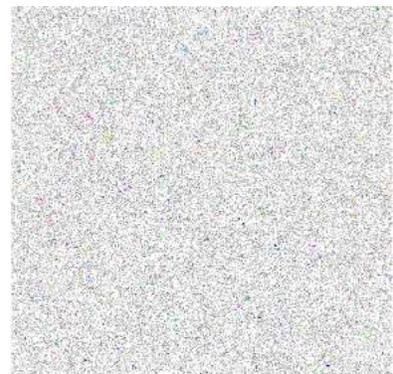
(a) $p = 10\%$, $t = 200000$.(b) $p = 20\%$, $t = 300000$.(c) $p = 30\%$, $t = 400000$.(d) $p = 40\%$, $t = 500000$.(e) $p = 50\%$, $t = 600000$.(f) $p = 60\%$, $t = 700000$.(g) $p = 70\%$, $t = 800000$.(h) $p = 80\%$, $t = 900000$.(i) *estado final*, $t = 1000000$.

Figura 3.5: Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 1024$ e com uma taxa de fragmentação de 10%.

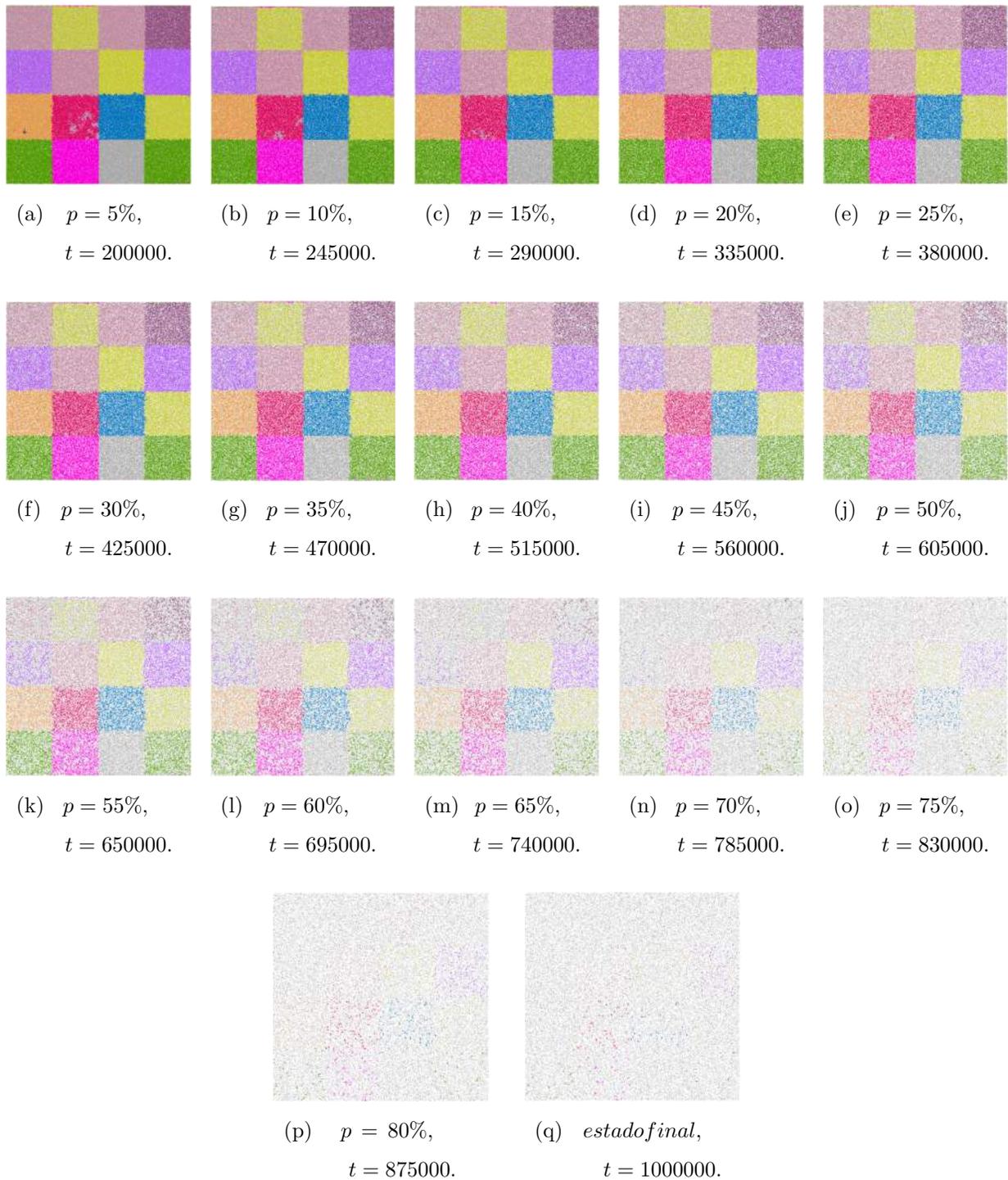


Figura 3.6: Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 16$ e com uma taxa de fragmentação de 5%.

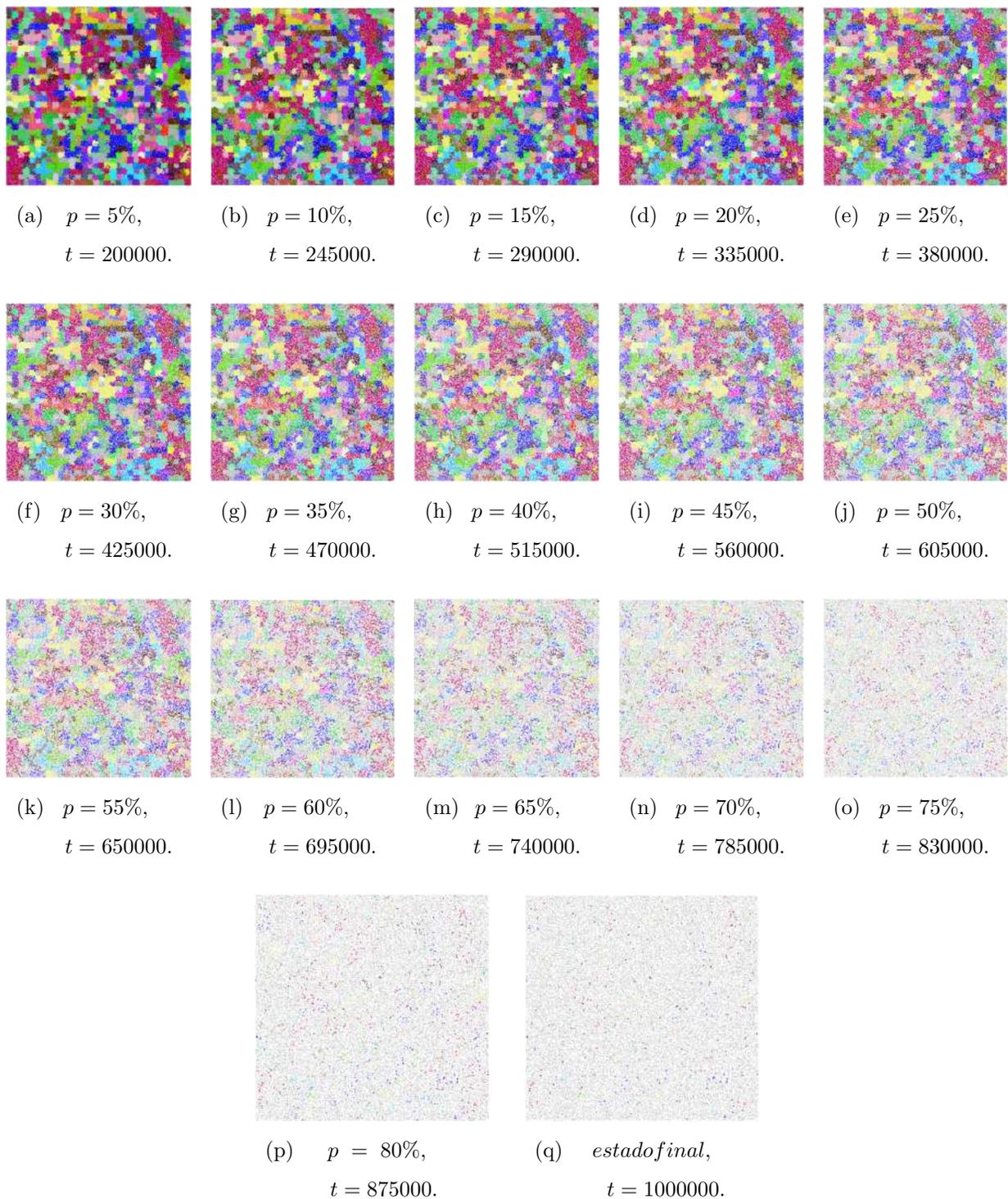


Figura 3.7: Evolução temporal das espécies na rede de acordo com os diferentes níveis de fragmentação para $h = 1024$ e com uma taxa de fragmentação de 5%.

3.2.1 Relação espécie-área

A relação espécie área é um padrão muito utilizado, pois a partir da redução da extensão do habitat pode-se prever qual será a perda ou extinção das espécies.

Em nosso modelo para construir a relação espécie-área correspondente aos diferentes graus de heterogeneidade, temos em conta a quantidade de espécies obtidas após 1×10^6 passos de tempo de cada uma das 50 simulações. Com a finalidade de obter uma média do número de espécies em cada área, subdividimos a rede de 262144 sítios em sub-redes de área $a = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$ e 65536 e contamos o número médio de espécies encontradas em cada uma delas. Por causa da fragmentação devemos ignorar os sítios que não são colonizáveis, de modo que a área das sub-redes em realidade é dada como $A = a \times 20\%$ onde o 20% corresponde a percentagem de espaço útil na rede.

Como em nosso modelo trabalhamos com duas taxas de fragmentação distintas, realizamos duas relações espécies-área para cada situação. A figura 3.8 mostra os resultados da relação espécie-área na escala log-log para cada heterogeneidade, correspondente ao caso em que fragmentamos a rede cada 10%.

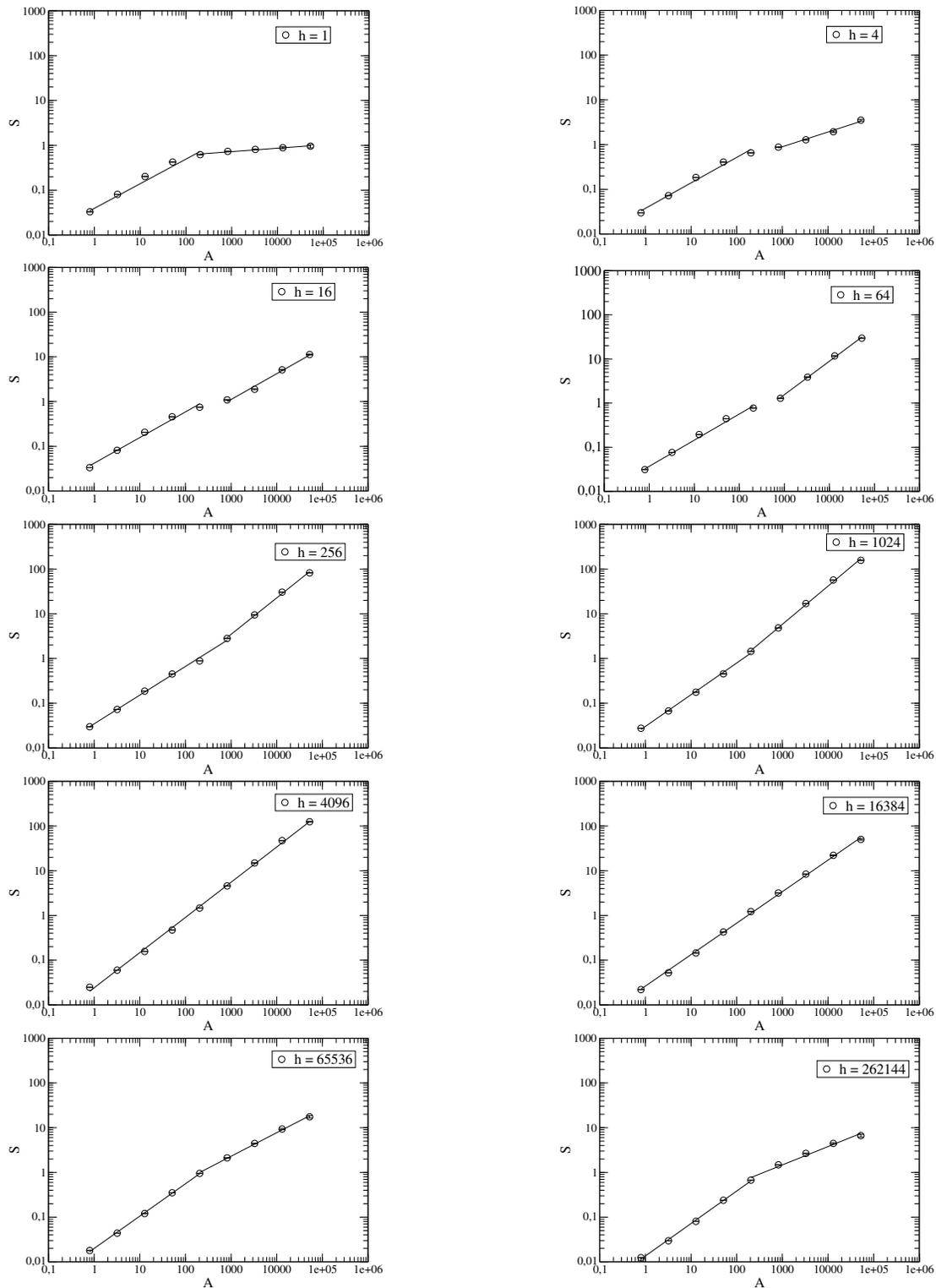


Figura 3.8: Relação espécie-área dada para os diferentes graus de heterogeneidade, para o caso em que consideramos uma fragmentação dinâmica do 10%.

Na figura 3.8 se distinguem dois regimes em lei de potencia em que $S \sim A^z$ para áreas pequenas e áreas grandes, e também duas situações em que o comportamento se ajusta só a uma lei de potência para quando $h = 4096$ e $h = 16384$. Os valores obtidos do expoente z para cada número de habitats h são mostrados na tabela 3.1, cujo comportamento pode ser observado na figura 3.9.

Tabela 3.1: Valores do expoente z , para o caso em que é fragmentada a rede cada 10%.

Número de habitat	z Área pequena	z Área grande
1	0.5487 ± 0.0682	0.0764 ± 0.0071
4	0.5699 ± 0.0372	0.3296 ± 0.0259
16	0.5727 ± 0.0467	0.5778 ± 0.0434
64	0.5918 ± 0.0472	0.7591 ± 0.0224
256	0.6414 ± 0.0179	0.8148 ± 0.0261
1024	0.7087 ± 0.0195	0.8543 ± 0.0183
4096	0.7873 ± 0.0109	0.7873 ± 0.0109
16384	0.7041 ± 0.0114	0.7041 ± 0.0114
65536	0.7230 ± 0.0121	0.5270 ± 0.0125
262144	0.7262 ± 0.0165	0.4098 ± 0.0301

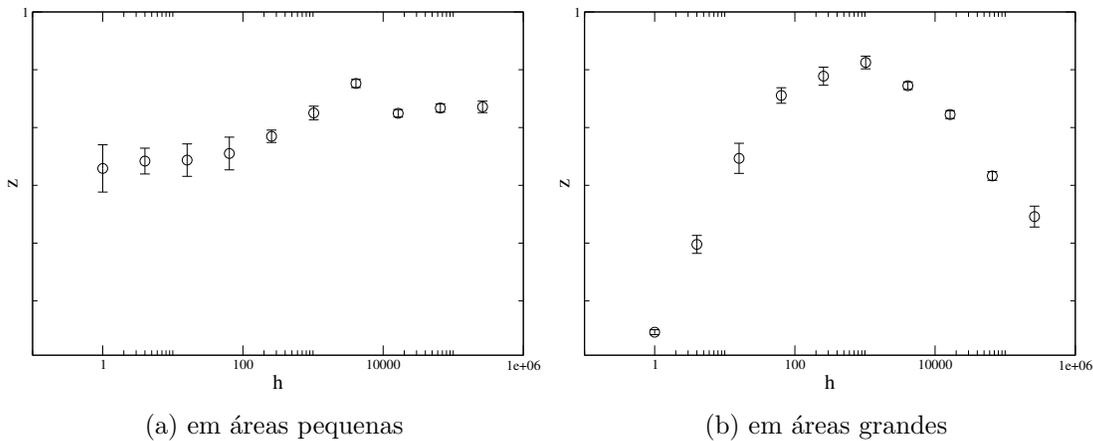


Figura 3.9: Expoente z em função do número de habitat para o caso em que fragmentamos a rede cada 10%.

Na figura 3.10 apresentamos a relação espécie-área na escala log-log, obtida para cada heterogeneidade estabelecida, correspondente ao caso em que fragmentamos a rede cada 5%.

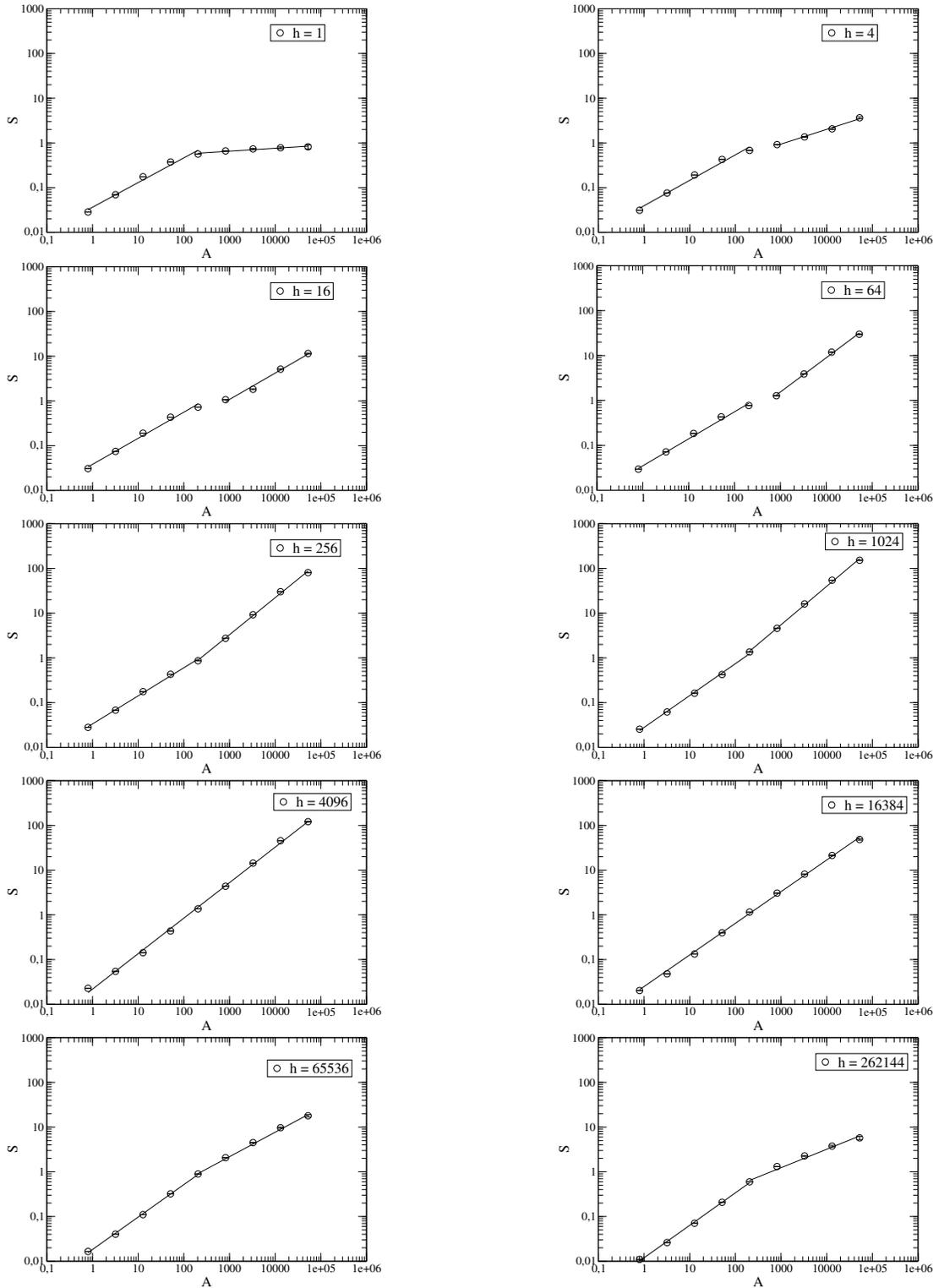


Figura 3.10: Relação espécie-área dada para os diferentes graus de heterogeneidade, para uma fragmentação dinâmica do 5%.

Nesta relação também, encontramos dois regimes em lei de potencia em que $S \sim A^z$, para áreas grandes e pequenas e dois casos em que só se ajusta a uma lei de potência para quando $h = 4096$ e $h = 16384$. Os valores correspondentes do expoente z estão registrados na tabela 3.2 de acordo a cada número de habitat h e a maneira como se comporta o expoente z em função do número de habitats h , se mostra na figura 3.11.

Tabela 3.2: Valores do expoente z , para o caso em que é fragmentada a rede cada 5%.

Número de habitat	z Área pequena	z Área grande
1	0.5519 ± 0.0426	0.0655 ± 0.0096
4	0.5694 ± 0.0377	0.3283 ± 0.0205
16	0.5829 ± 0.0335	0.5894 ± 0.0485
64	0.6009 ± 0.0445	0.7633 ± 0.0244
256	0.6280 ± 0.0187	0.8277 ± 0.0172
1024	0.7127 ± 0.0204	0.8595 ± 0.0178
4096	0.7938 ± 0.0117	0.7938 ± 0.0117
16384	0.7077 ± 0.0107	0.7077 ± 0.0107
65536	0.7256 ± 0.0132	0.5473 ± 0.0253
262144	0.7264 ± 0.0169	0.4120 ± 0.0305

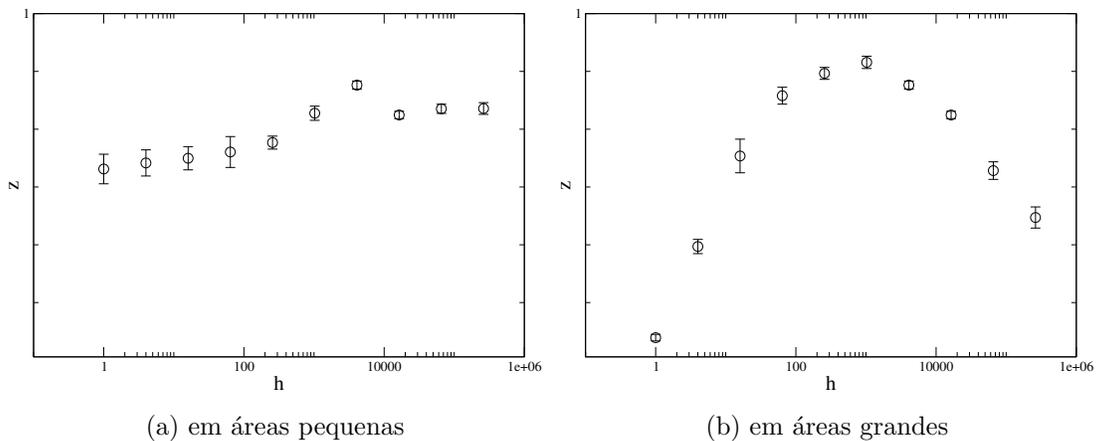


Figura 3.11: Expoente z em função do número de habitat para o caso em que fragmentamos a rede cada 5%.

Nas relações espécie-área mostradas nas figuras 3.8 e 3.10, encontramos que para áreas pequenas como para áreas grandes o número de espécies aumenta a medida que aumenta o tamanho da área. Notamos que os valores do expoente z em nossas relações estão no intervalo de $0 < z < 1$ e a inclinação dada por estes valores é maior em situações onde temos ambientes com heterogeneidades intermediárias.

Nas figuras 3.9 e 3.11 que apresentam o expoente z em função do número de habitats h , a variação do expoente é evidente em áreas grandes e decresce quando o número de habitats é cada vez maior. Em áreas pequenas notamos que o expoente z tem poucas variações.

3.2.2 Relação diversidade-heterogeneidade e Distribuição da abundância

No capítulo dois vimos que a diversidade de espécies é estimada através da riqueza de espécies que é dada pelo número médio de espécies num determinado espaço e num tempo dado, ou pela abundância de espécies que é medida de duas formas, pela abundância relativa e pelos modelos estatísticos usados em ecologia tais como log-normal, entre outros.

Como parte dos resultados da diversidade, construímos a relação entre o número médio de espécies e o número de habitats, exibida na figura 3.12. A figura mostra duas curvas, para cada uma das duas fragmentações implementadas. As duas curvas apresentam o mesmo comportamento, onde é possível distinguir uma relação unimodal. A única diferença entre elas é a pequena variação do número médio de espécies que se observa nos pontos de densidade máxima.

A figura 3.13 mostra o comportamento do número médio de espécies em função do número de habitats para cada passo de fragmentação, onde a variação do número médio de espécies nas primeiras e últimas heterogeneidades é pequena entre passos de fragmentação. O ponto que corresponde à maior quantidade de espécies é o ambiente com 4096 habitats, mas na medida que muda o passo de fragmentação essa quantidade de espécies se-reduz, de modo

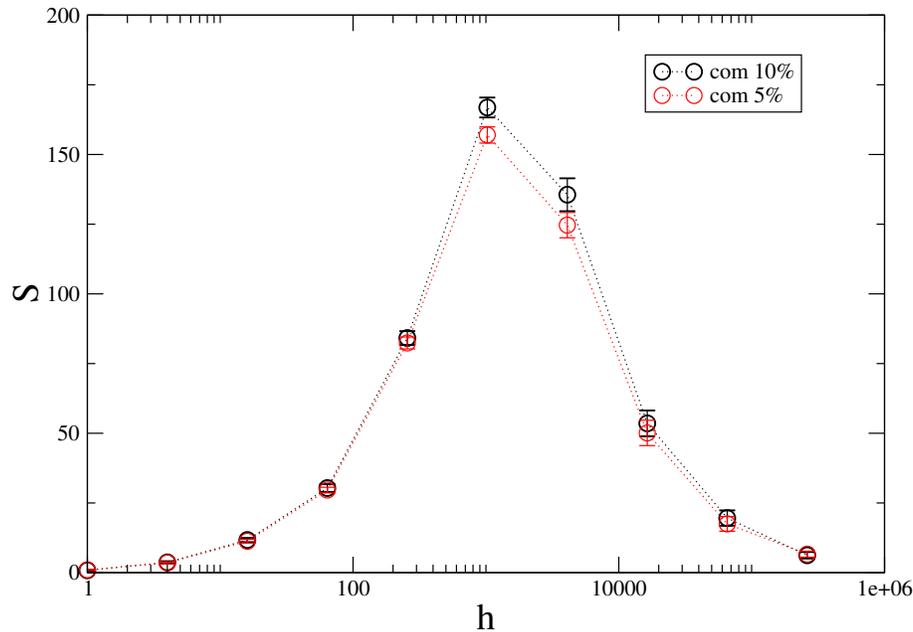
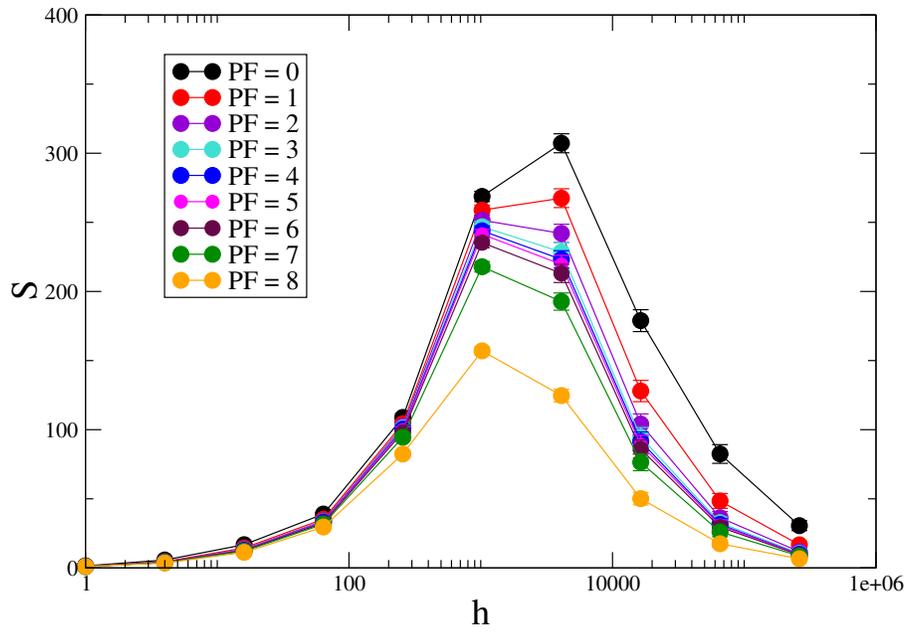


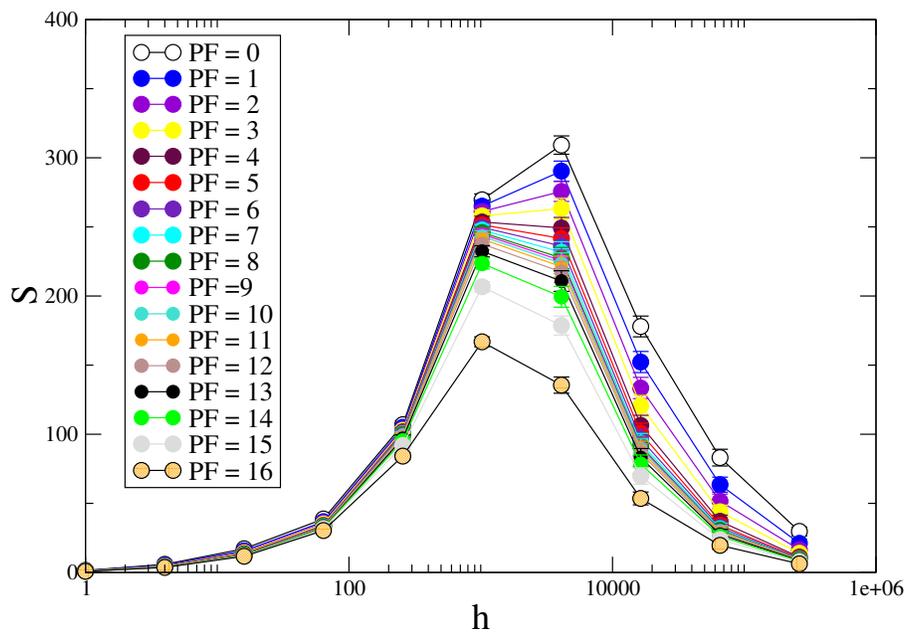
Figura 3.12: Comportamento do número médio de espécies em função do número de habitats, para cada uma das duas fragmentações implementadas, onde o ponto que corresponde à maior quantidade de espécies é o ambiente com 1024 habitats.

que agora o ambiente que favorece a existência de maior número de espécies é aquele que tem 1024 habitats. Na figura 3.13 comparando a diversidade de espécies entre cada passo de fragmentação, o número médio de espécies no ultimo passo de fragmentação apresenta um decréscimo considerável para ambientes com valores intermediários de heterogeneidade ($h = 256$, $h = 1024$, $h = 4096$ e $h = 16384$). Embora, estes ambientes ainda abrigam uma boa quantidade de espécies apesar da paisagem estar fragmentada.

Os resultados obtidos em nossa relação, para heterogeneidades muito altas tem evidências em estudos realísticos, já que existem situações em que o aumento da heterogeneidade no ambiente, provoca um decréscimo da diversidade espécies como é o caso de alguns mamíferos que vivem em pequenas florestas, aves e mariposas [3]. Além disso, dependendo de características como: o grupo taxonômico, o parâmetro estrutural da vegetação ou a escala espacial, a diversidade de espécies também podem diminuir com o aumento da heterogeneidade no habitat [3].



(a) Com uma fragmentação dinâmica de 10%



(b) Com uma fragmentação dinâmica de 5%

Figura 3.13: Número médio de espécies em função do número de habitats para cada passo de fragmentação.

As figuras 3.14 e 3.15 apresentam as distribuições de abundância correspondentes as fragmentações dinâmicas de 10% e 5%, respectivamente. Para construir as distribuições de

frequências, tivemos em conta o método usado no modelo log-normal, de modo que transformamos o número de indivíduos (abundância) de cada espécie em seu logaritmo natural.

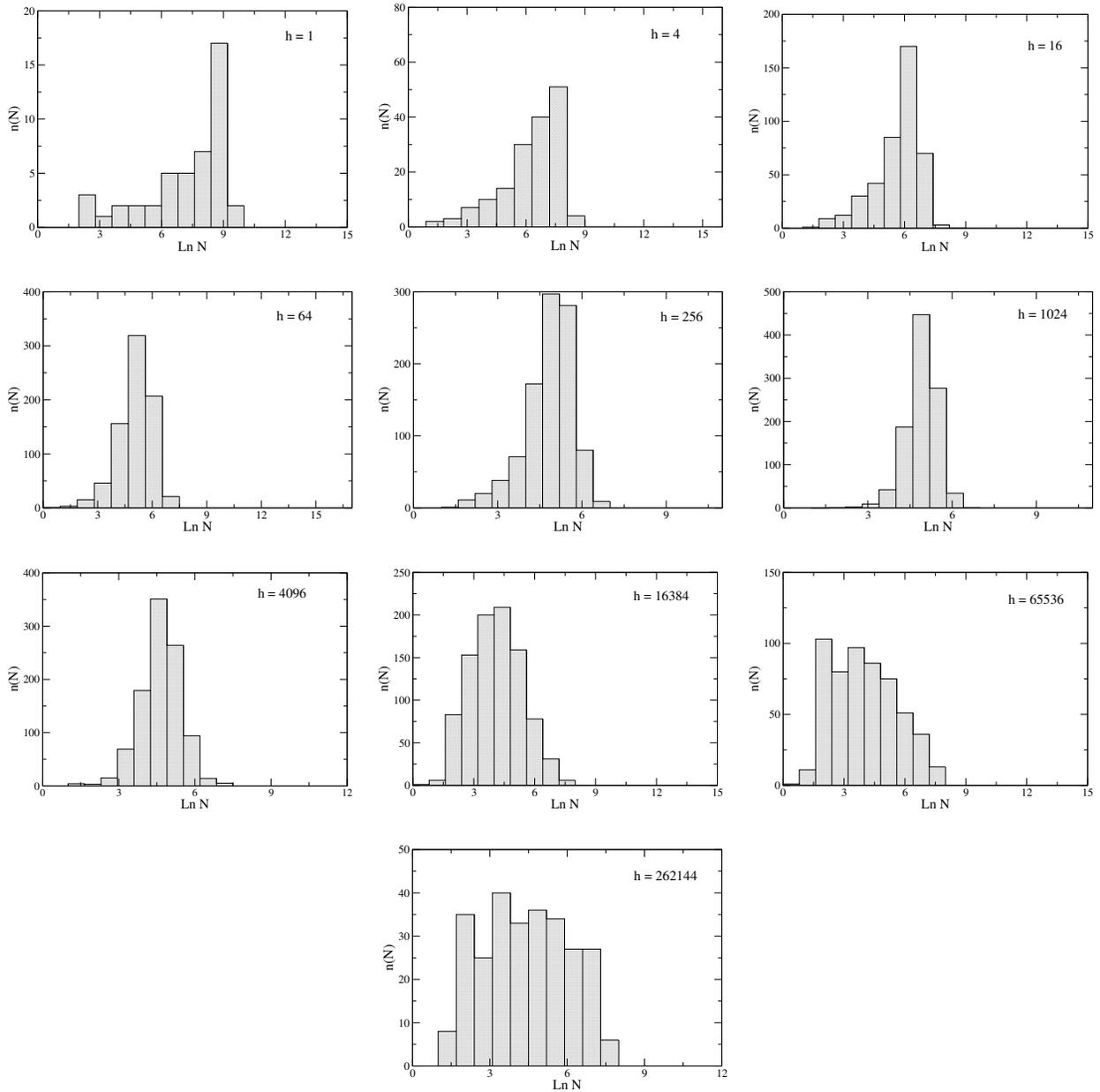


Figura 3.14: Número de espécies com tamanho de população $n(N)$ em função do logaritmo natural do tamanho da população, para ambientes fragmentados em que se considera uma taxa de fragmentação de 10%.

Na figura 3.14 e 3.15 o comportamento da distribuições não se encaixa ao esperado de

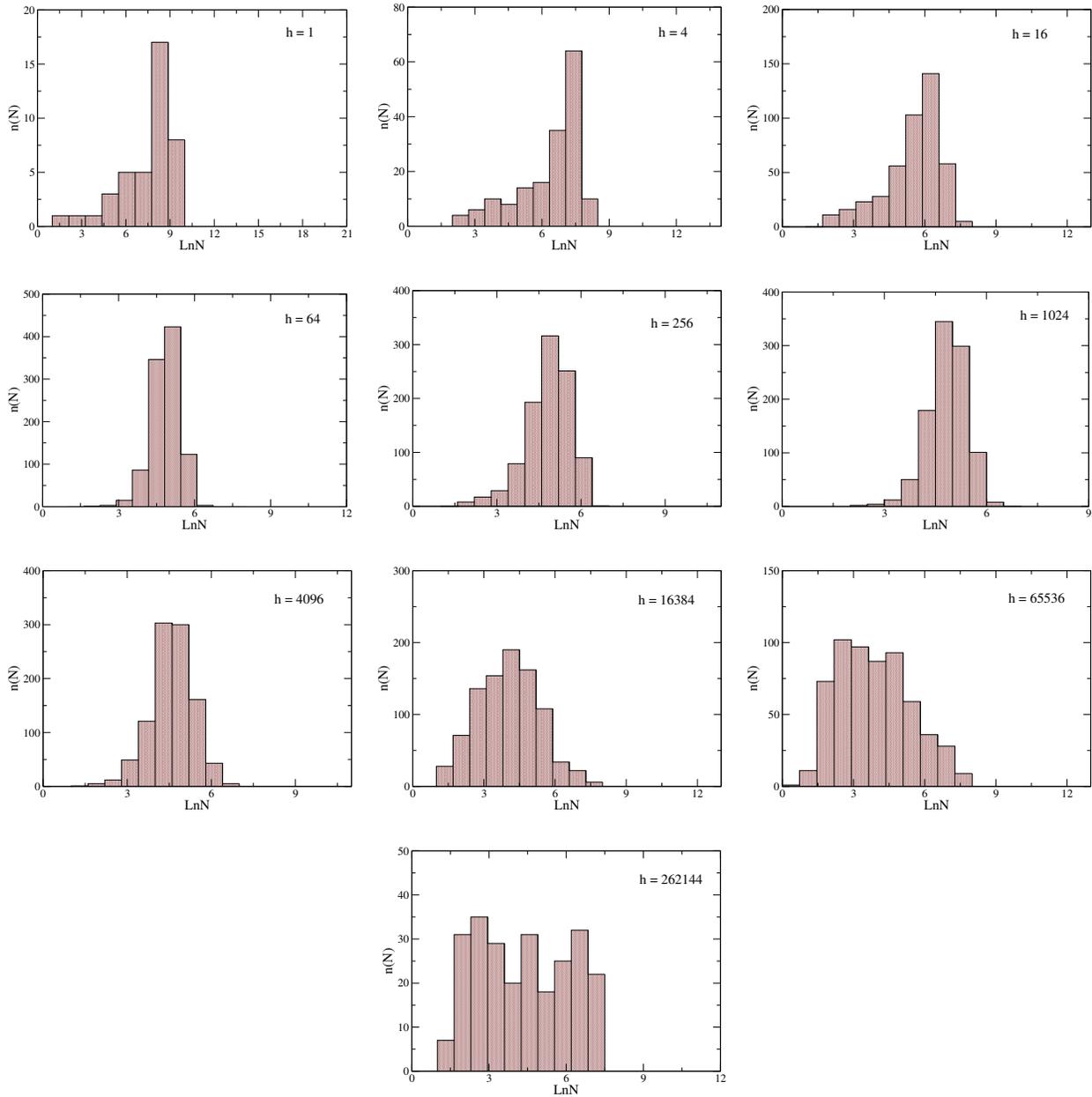


Figura 3.15: Número de espécies com tamanho da população $n(N)$ em função do logaritmo natural do tamanho da população, para ambientes fragmentados em que se considera uma taxa de fragmentação de 5%.

uma distribuição log-normal. No entanto, observamos que para ambientes com número de habitats igual a 1 até 16 temos distribuições em que um pico é observado para espécies com grandes populações. Na medida em que muda o grau de heterogeneidade o número de espécies aumenta, e o pico se desloca para a esquerda, ou seja, para espécies com populações

menores. Com o aumento da heterogeneidade observamos um alargamento da distribuição, onde espécies com grandes e pequenas populações aparecem com aproximadamente a mesma frequência.

Para finalizar nossos resultados apresentamos o comportamento do estado final da rede para cada heterogeneidade após a fragmentação dinâmica. Todos os estados seguintes representam o 80% da fragmentação na rede.

As figuras 3.16 até 3.20 correspondem ao caso em que fragmentamos com uma percentagem de 10% e as figuras 3.21 até 3.30 são do caso em que aplicamos uma taxa de fragmentação do 5%. Nas figuras, os pontos da cor branco representam os sítios não colonizáveis na rede, a cor cinza indica os sítios vazios e as demais cores representam as espécies sobreviventes. Para a realização destas figuras usamos os resultados do estado final da rede obtidos para uma simulação correspondente a cada fragmentação dinâmica estabelecida.

Nas figura 3.18 até 3.19 e 3.25 até 3.28, são as situações em que se percebe a maior variedade e quantidade de espécies sobreviventes, dispersas em toda a rede tanto para quando fragmentamos a rede cada 10% como para quando fragmentamos cada 5%.

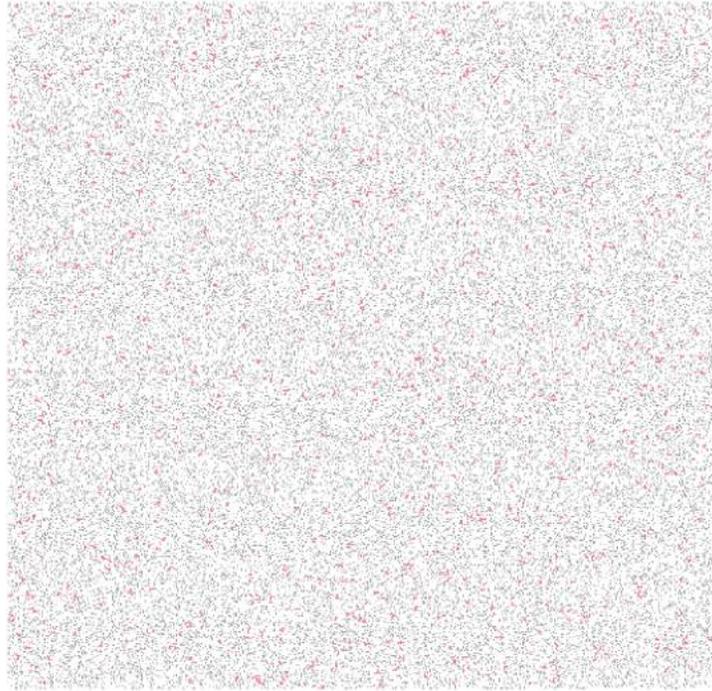
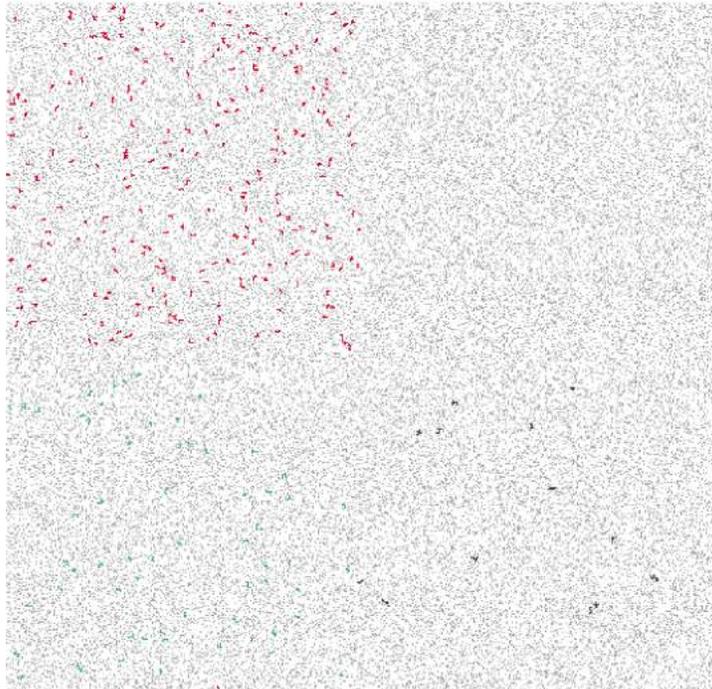
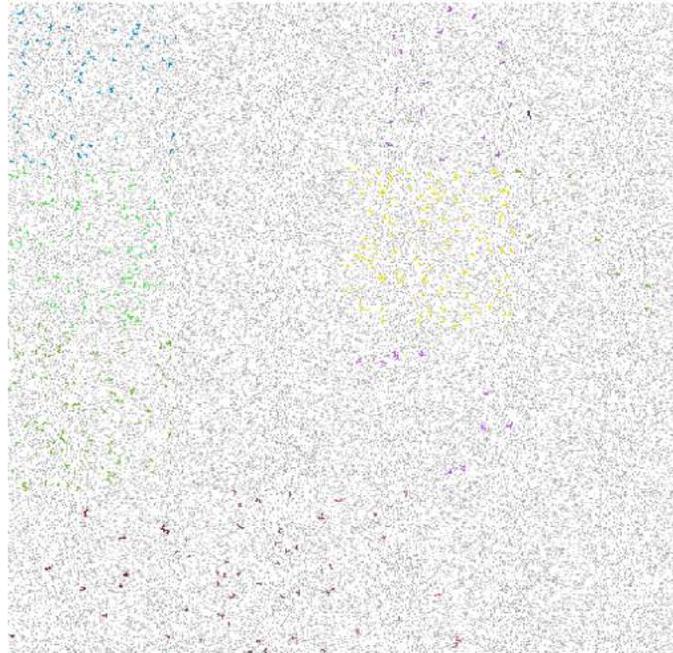
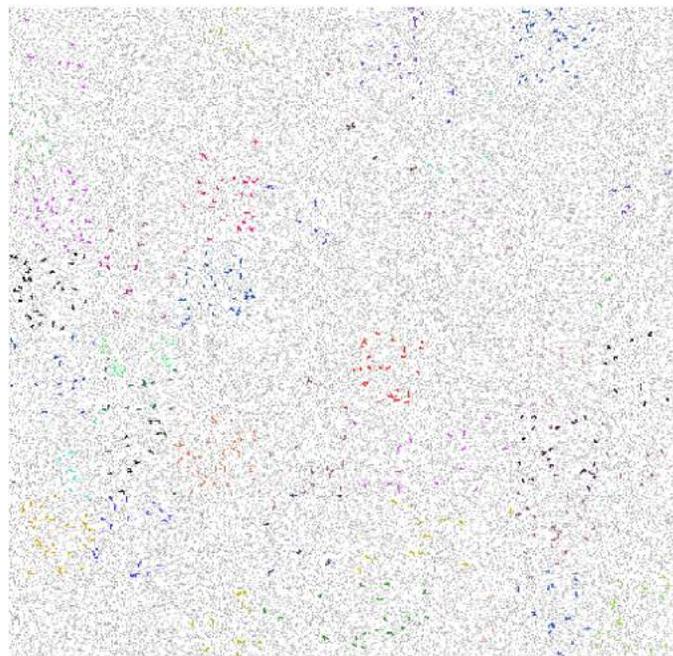
(a) Número de habitats $h = 1$ (b) Número de habitats $h = 4$

Figura 3.16: Estado final da rede aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%. Em (a) observamos a sobrevivência de só uma espécie. Em (b) as espécies se aglomeram nas habitats que lhes são favoráveis, podemos visualizar três espécies sobreviventes.



(a) Número de habitats $h = 16$



(b) Número de habitats $h = 64$

Figura 3.17: Estado final da rede aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%. Em (a) as espécies se distribuem em diferentes habitats da rede, umas em maior proporção que outras. Tem alguns habitats onde as espécies são extintas, número de espécies sobreviventes 10. Em (b) as espécies se distribuem em proporções maiores e menores, algumas espécies se encontram isoladas, número de espécies sobreviventes 29.

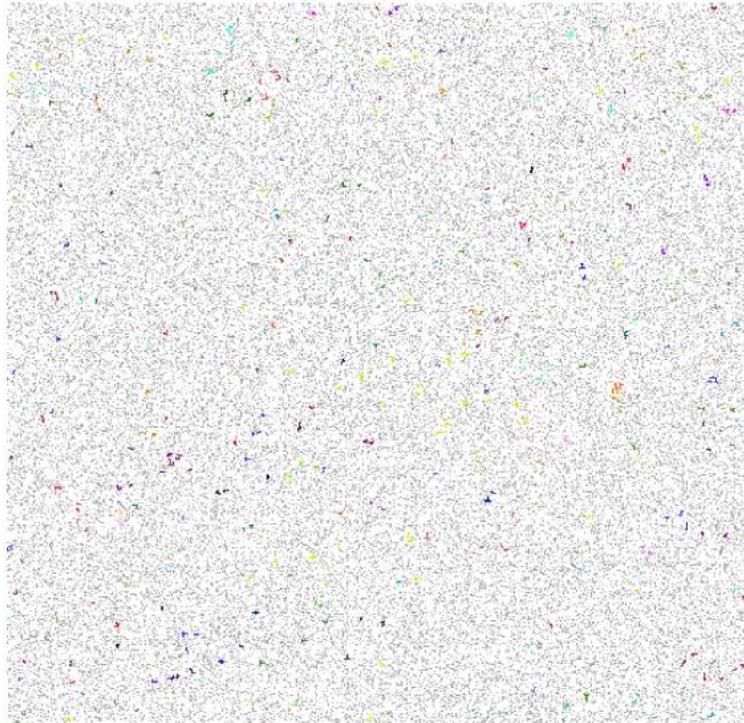


(a) Número de habitats $h = 256$

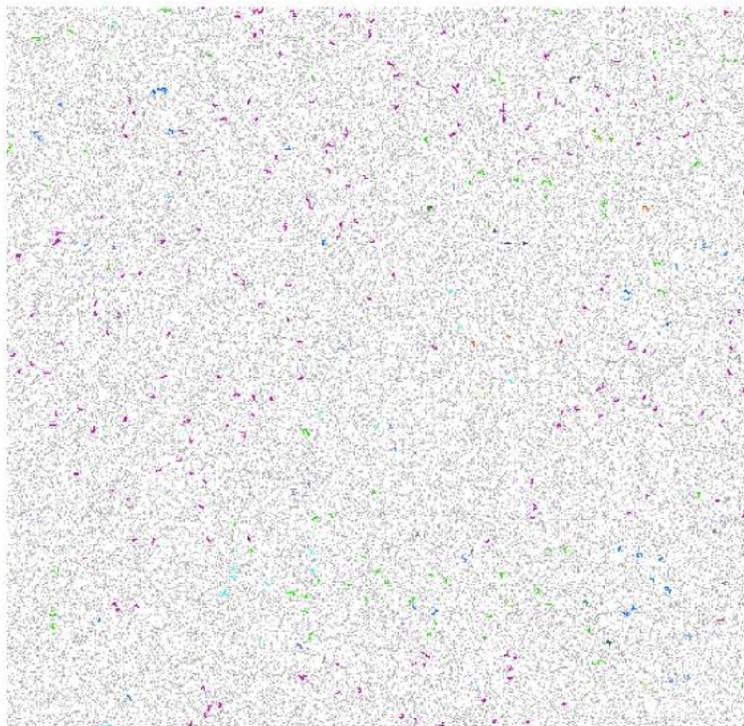


(b) Número de habitats $h = 1024$.

Figura 3.18: Estado final aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%. Em (a) o número de espécies sobreviventes é igual a 89. Em (b) o número de espécies sobreviventes é igual a 146.



(a) Número de habitats $h = 4096$

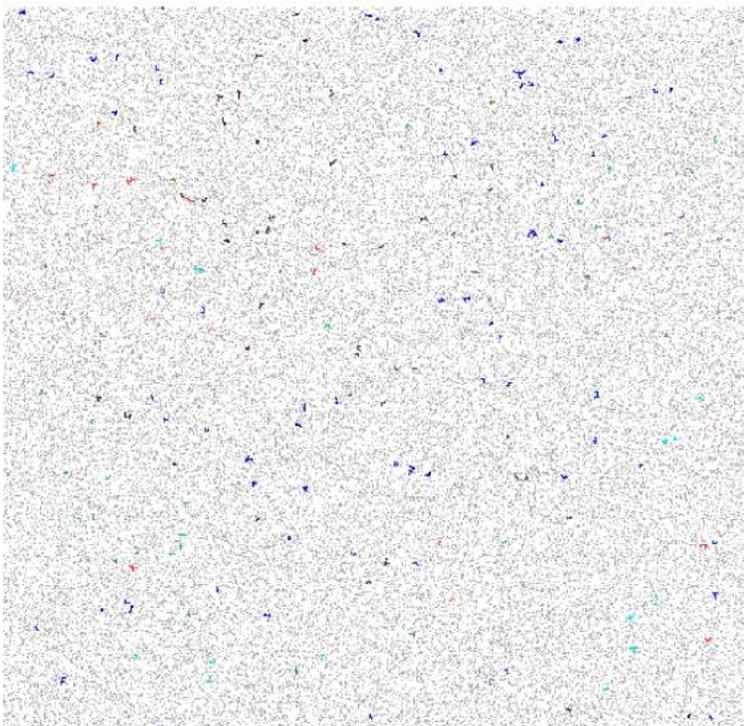


(b) Número de habitats $h = 16384$

Figura 3.19: Estado final da rede aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%. Em (a) o número de espécies sobreviventes é igual a 145. Em (b) o número de espécies sobreviventes é igual a 35.



(a) Número de habitats $h = 65536$



(b) Número de habitats $h = 262144$

Figura 3.20: Estado final da rede aplicando uma fragmentação dinâmica de 10%. Em (a) tem-se 18 espécies sobreviventes, onde uma predomina pois apresenta uma maior distribuição em toda a rede. Em (b) temos 13 espécies sobreviventes na rede.



Figura 3.21: Estado final da rede para $h = 1$ (caso homogêneo), efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%, neste temos uma espécie sobrevivente.

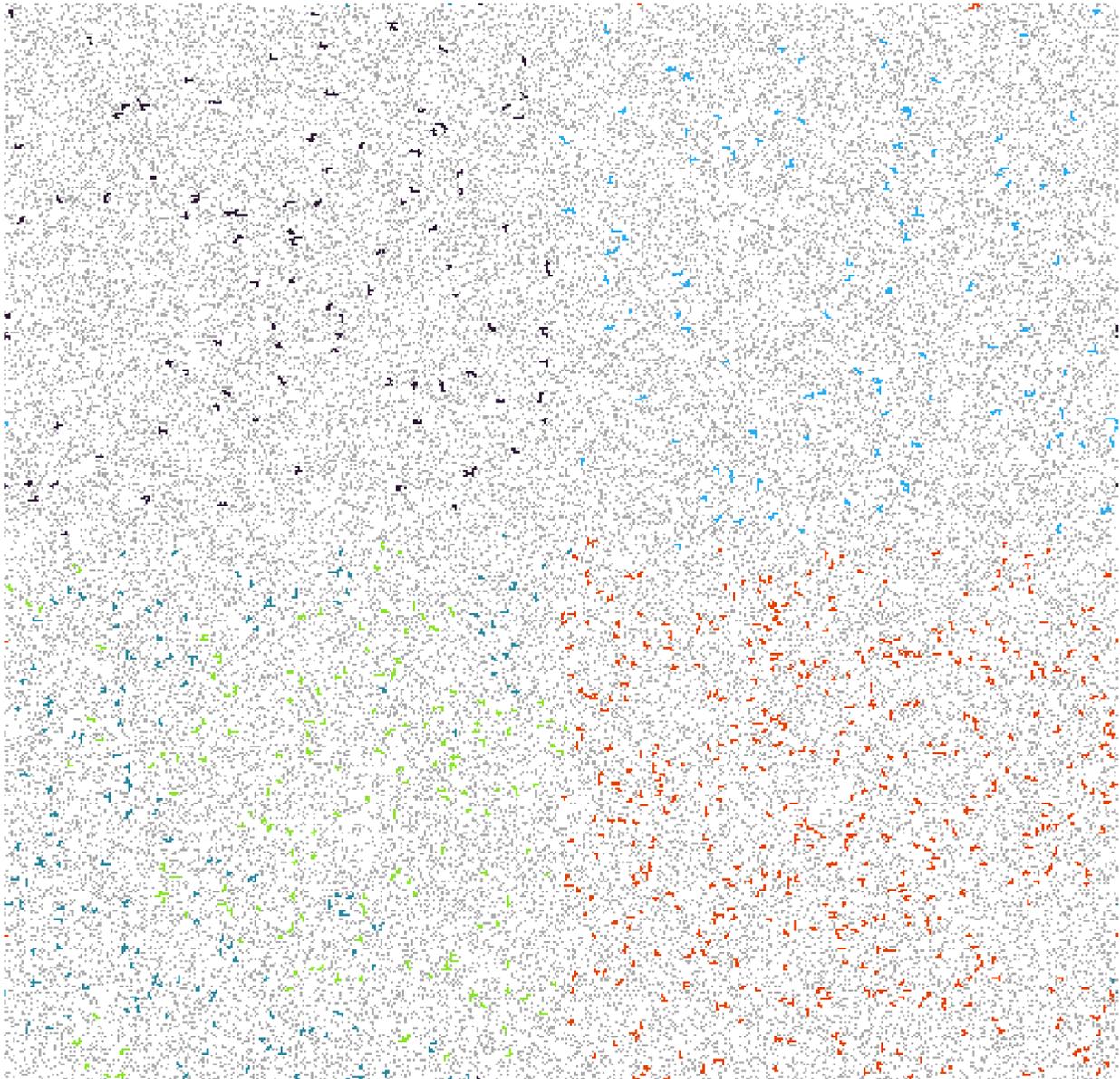


Figura 3.22: Estado final da rede para $h = 4$ efetuando fragmentação dinâmica de 5%, vemos a sobrevivência 5 espécies, distribuídas nas diferentes habitats, onde numa das habitat é possível a coexistência de espécies.

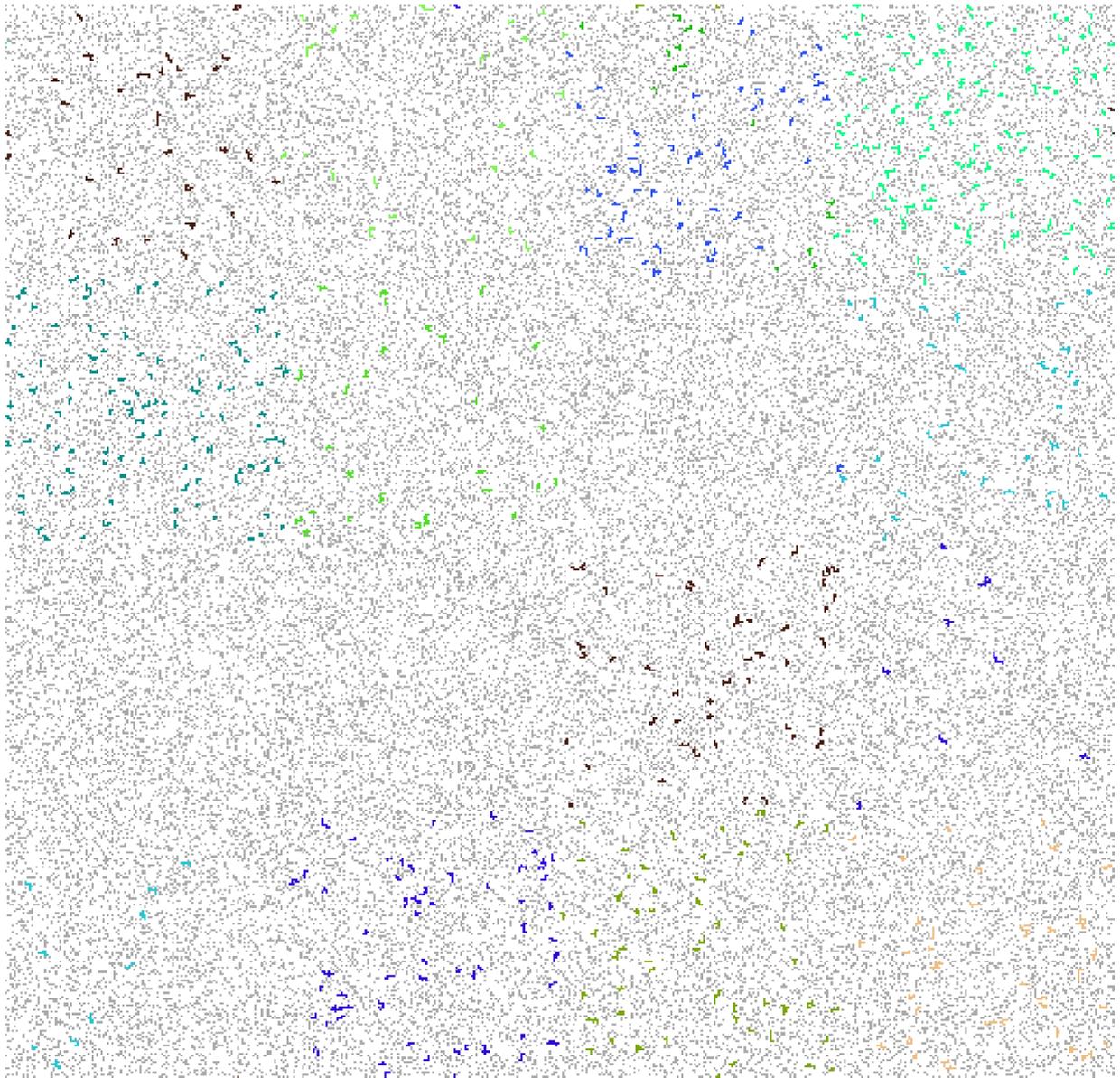


Figura 3.23: Estado final da rede para $h = 16$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%. O número de espécies sobreviventes é igual 11, as quais formam aglomerados que estão próximos uns dos outros, ocupando as habitats que oferecem melhores condições.

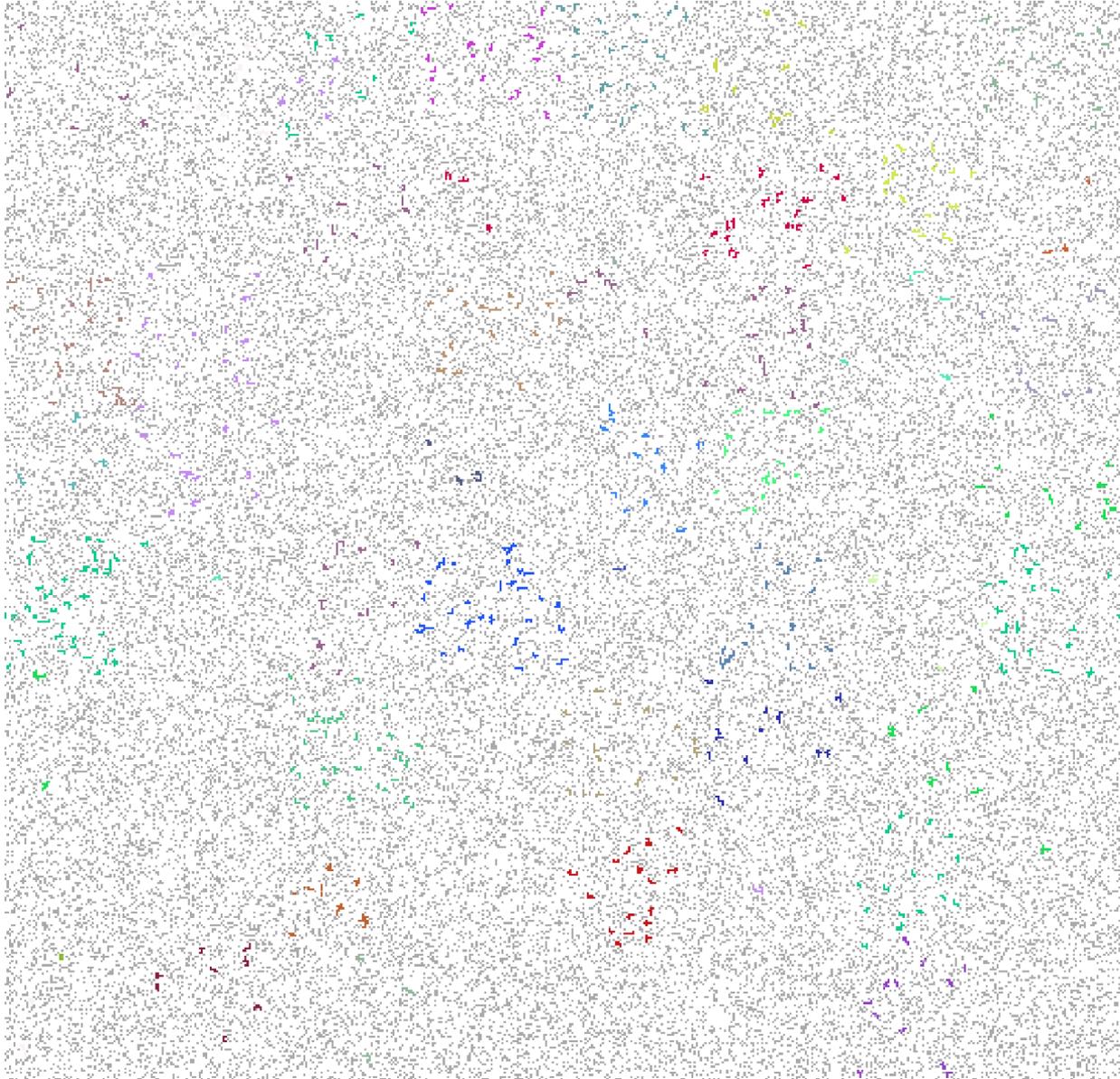


Figura 3.24: Estado final da rede para $h = 64$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%. Neste caso temos 32 espécies sobreviventes dispersas em toda a rede.

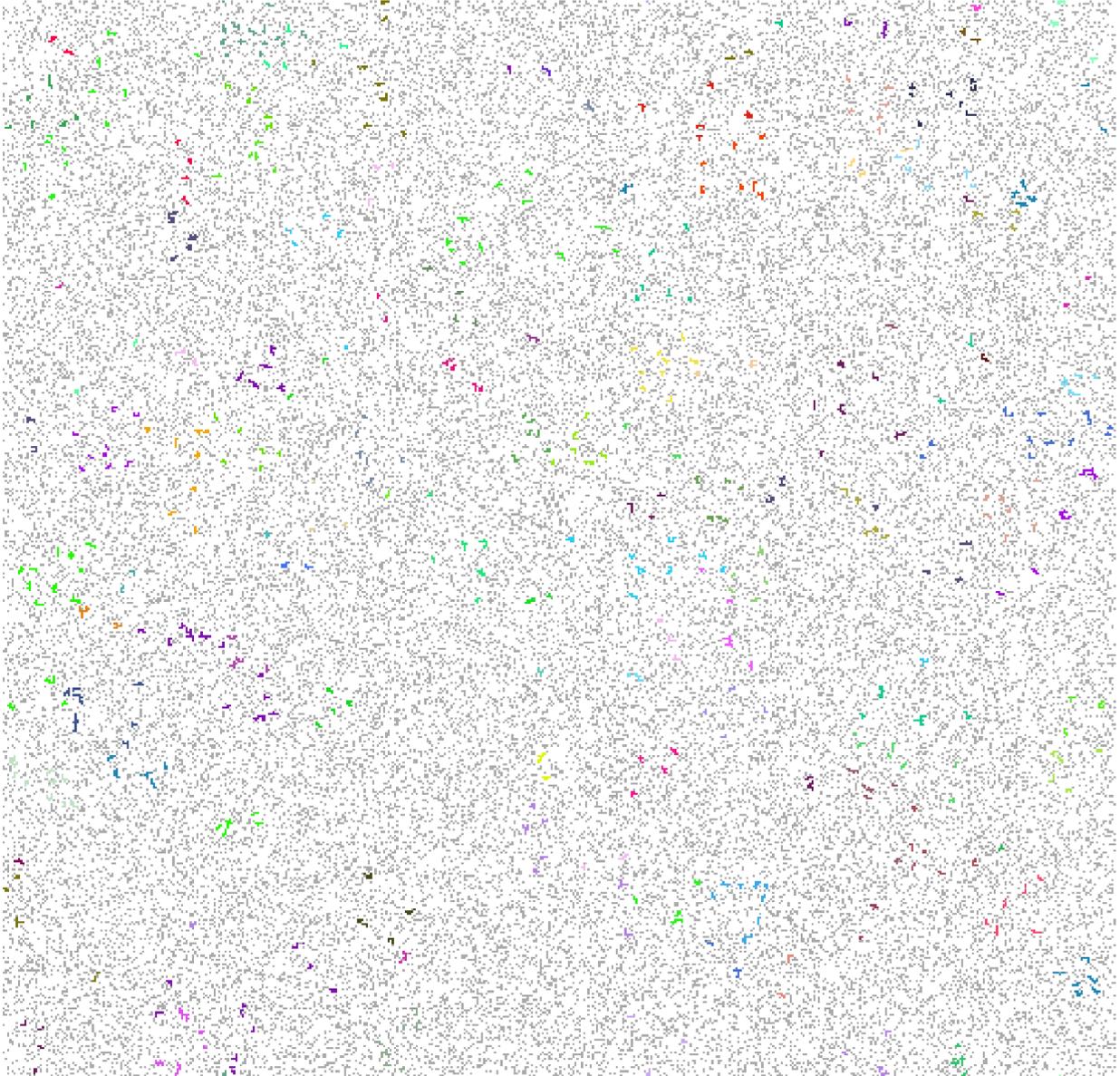


Figura 3.25: Estado final da rede para $h = 256$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%. A quantidade de espécies sobreviventes é igual a 79.



Figura 3.26: Estado final da rede para $h = 1024$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%. Neste ambiente sobrevivem 160 espécies.



Figura 3.27: Estado final da rede para $h = 4096$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%, temos 127 espécies sobreviventes, as espécies estão dispersas em toda a rede com menor quantidade de indivíduos.



Figura 3.28: Estado final da rede para $h = 16384$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%. Neste ambiente as espécies sobreviventes diminuí em comparação do caso anterior a um total de 45 espécies, onde a espécie representada pela cor azul é dominante devido ao fato de ocupar mais sítios na rede.



Figura 3.29: Estado final da rede para $h = 65536$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%, temos um total de 27 espécies sobreviventes.



Figura 3.30: Estado final da rede para $h = 262144$ efetuando uma fragmentação dinâmica de 5%. Neste ambiente temos 10 espécies sobreviventes.

Conclusões

Neste trabalho, o objetivo principal foi estudar o comportamento da diversidade de espécies, sob processo de fragmentação dinâmica em ambientes heterogêneos, onde analisamos componentes cruciais como a evolução temporal, relação espécie-área, distribuições de abundância e relação entre diversidade e heterogeneidade, os quais proporcionam maior informação e esclarecimento da dinâmica das populações. Para isto, utilizou-se um modelo computacional baseado em modelos estocásticos espaciais, que permitiam a definição da estrutura espacial e a interação dos indivíduos e o espaço, no qual introduzimos parâmetros como taxa de morte, quantidade de recursos, competição, heterogeneidade do ambiente e taxas de fragmentação.

Vimos na evolução temporal da diversidade média de espécies, que antes de perturbar o ambiente, o número médio de espécies no início do tempo é grande. No entanto, em instantes posteriores o número médio de espécies decresce rapidamente. Depois de ocorrer o processo de fragmentação dinâmica, a perda da diversidade de espécies é mais lenta e se acentua em instantes finais de tempo, onde se tem a maior percentagem de sítios não colonizáveis.

Por outro lado, foi evidente que a fragmentação dinâmica alterou espacialmente nossa rede provocando aumento de sítios não colonizáveis, que reduzem o espaço adequado no habitat, dificultando a existência de espécies com grandes populações, especialmente em ambientes com maior número de habitats. Outra causa foi a aparição de sítios isolados, que

não facilitaram as interações entre indivíduos.

Verificamos nas relações espécie-área, a existência de dois regimes em lei de potência em que $S \sim A^z$ para áreas pequenas e grandes e encontramos duas situações de heterogeneidades intermediárias, em que só observamos uma lei de potência. Além disto, apesar de acontecer a fragmentação dinâmica no ambiente, pequenos incrementos do expoente z são evidentes.

Quanto aos resultados encontrados para a relação entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade no ambiente, independente do valor das taxas de fragmentação que usamos, observamos uma relação unimodal. Além disso, heterogeneidades muito grandes levam a um decréscimo do número médio de espécies, porque o efeito da fragmentação dinâmica dificulta a dispersão e a aquisição de recursos. Heterogeneidades intermediárias resultaram ser ambientes que favorecem a conservação da diversidade de espécies.

Os resultados obtidos de nosso modelo são uma boa aproximação de estudos empíricos, já que na natureza flutuações espaciais ou ambientais, possibilitam a persistência de espécies em sítios onde são bons competidores e conseguem-se adaptar melhor. De igual maneira, dependendo das características biológicas, tipo de espécie, escala espacial, ou parâmetros estruturais do ambiente, heterogeneidades muito altas podem provocar um decréscimo da diversidade de espécies.

Como perspectivas para trabalhos futuros, a inclusão no modelo de outros fatores como a possibilidade de especiação e imigração, pode tornar a análise mais realística.

Referências Bibliográficas

- [1] PERONI, Nivaldo; MEDINA, H., Malva Isabel. **Ecologia de Populações e Comunidades**. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2001. pp. 73-85.
- [2] IBÁÑEZ MARTÍ, J. J.; A. GARCÍA-ÁLVAREZ. Diversidad: Biodiversidad Edáfica y Geodiversidad. **Edafologia**, Vol. 9 (3), (2002), pp. 329-385.
- [3] Tews, J. Et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. **Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)**, 31, (2004), pp. 79-92.
- [4] BEGON, Michael; TOWNSEND, Colin R.; HARPER, John L. **Ecologia De Indivíduos a Ecosistemas**, 4ªed. Porto Alegre: Artmed, 2007. (Cap. 4, 5, 8, 10 e 21)
- [5] RICKLEFS, Robert E. **A Economia da Natureza**, 6ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010. (cap. 10, 20)
- [6] CAUGHLEY, Graeme. Et al. **Theoretical Ecology: Principles and Applications**, published by Sinauer Associates/Blackwell Science, 1981. pp.167-196
- [7] CAIN, Michael L.; BOWMAN, William D.; HACKER, Sally D. **Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011. (cap. 5, 8, 11, 17)
- [8] MAGURRAN, Anne E. **Ecological diversity and its measurements**. Princeton University Press, New Jersey 1988.

- [9] FERREIRA O, Fabiola; BATALHA, Marco A. Lognormal abundance distribution of woody species in a cerrado fragment (São Carlos, southeastern Brazil). **Revista Brasil. Bot.** vol. 28, núm. 1, jan-mar (2005), pp. 39-45.
- [10] ODUM, E. P. **Fundamentos de Ecologia**, 6^a ed. São Paulo: Fundação Calouste Gulbenkian, 2004. pp. 271-277.
- [11] HUTCHINGS, M. J.; John, E. A.; STEWART, A.J.A. **The ecological consequences of environmental heterogeneity**. Oxford: Blackwells Science Ltd, 2000. pp. 9-31
- [12] MILNE, B.T. **Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes. Ecological Heterogeneity** (eds J. Kolasa and S.T.A. Pickett), Springer-Verlag, New York, 1991. pp.69-84.
- [13] SEIFERLING, Ian; L PROULX, Raphaël; WIRTH,Christian. Disentangling the environmental-heterogeneity-species-diversity relationship along a gradient of human footprint. **Ecology**, 95(8), (2014), pp. 2084-2095.
- [14] QUERO, J. L. La heterogeneidad en ecología: herramientas de cuantificación y aplicaciones para la restauración. **Acta Granatense** 4/5 (2006), pp. 107-114.
- [15] QUERO, J. L. SADIE como herramienta de cuantificación de la heterogeneidad espacial: casos prácticos en el Parque Nacional de Sierra Nevada (Granada, España). **Ecosistemas** 2006/3.
- [16] ZAVALA Miguel A.; ZEA Eduardo. Mechanisms maintaining biodiversity in Mediterranean pine-oak forests:insights from a spatial simulation model. **Plant Ecology** 171 (2004), pp. 197-207.
- [17] ZAVALA , M.A.; DÍAZ-SIERRA, R.; PURVES, D.; ZEA, G.E.; URBIETA, I.R. Modelos espacialmente explícitos. **Ecosistemas**, vol. XV, núm. 3, septiembre-diciembre, (2006), pp. 89-100.
- [18] LOTKA, A.J. **Elements of Physical Biology**. Waverly Press, Dover, New York, 1925.

- [19] VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. **Nature**, 118:558-560,1926.
- [20] GONZÁLES, Alberto. **Ecología Aplicada: diseño, y análisis estadístico**. Bogotá: Universidad Jorge Tadeo Lozano, 2005. pp. 8-18.
- [21] HARDIN, G. The Competitive exclusion principle. **Science** 131 (1960) 1292-1297.
- [22] JÚNIOR, M. B. de S.; FERREIRA, F. F.; de OLIVEIRA, V. M. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. **Physica A**, vol. 393, (2014), pp. 312-319.
- [23] CHESSON, Peter. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. **Annu. Rev. Ecol. Syst.**, 31:343-66, 2000.
- [24] MAESTRE, Fernando T.; ESCUDERO, Adrián; BONET, Andreu. **Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones**, vol. 30 de Ciencias Experimentales y Tecnología. Madrid: Dykinson, S.L. (cap. 10)
- [25] LEVINS, Richard. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Volume 15, Issue 3 (1969), pp. 237-240
- [26] Badii, M. H. y J. L. Abreu. Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad. **Daena: International Journal of Good Conscience**. 1(1) : 37-51. Marzo 2006-Septiembre (2006). ISSN 1870-557X.
- [27] J. G. Skellam. Random Dispersal in Theoretical Populations. **Biometrika**, vol.38, No.1/2 (1951), pp. 196-218
- [28] DURRETT, Richard; LEVIN, Simon. Stochastic spatial models: a user's guide to ecological applications. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B**, vol: 343, Issue: 1305 (1994) pp. 329-350

- [29] BOLKER, Benjamin M.; PACALA, Stephen W. Spatial Moment Equations for Plant Competition: Understanding Spatial Strategies and the Advantages of Short Dispersal. **The American Naturalist**, vol. 153, No. 6 (1999), pp. 575-602
- [30] MacARTHUR, Robert H.; WILSON, Edward O. **The Theory of Island Biogeography**, vol. 1 of Monographs in Population Biology Princeton landmarks in biology. Princeton University Press, 1967. 203 páginas
- [31] ANDALUCIA (ESPAÑA). Consejería de Medio Ambiente y Conectividad Ecológica en Paisajes Mediterraneos. **Integración territorial de espacios naturales protegidos y conectividad ecológica en paisajes mediterráneos**. Junta de Andalucía, 2002 (Cap. 3)
- [32] NEY-NIFLE, Muriel; MANGEL, Marc. Habitat Loss and Changes in the Species-Area Relationship. **Conservation Biology**, vol 14, No. 3, (2000), pp. 893-898
- [33] CONCEIÇÃO, Katiane S.; de OLIVEIRA, Viviane M. Habitat fragmentation effects on biodiversity patterns. **Physica A**, vol. 389, Issue 17 (2010), pp. 3496-3502.
- [34] GROVER, James P. **Resource Competition**, 1ºed. London: Chapman & Hall, 1997. 342 p.
- [35] S.V.S. RANA. **Essentials of Ecology and Environmental Science**, 5ªed. PHI Learning Pvt. Ltd., 2013. pp. 181