



Universidade Federal Rural de Pernambuco
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Departamento de Estatística e Informática

Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada

**Relações Espécie-Área em Comunidades
Neutras e Não Neutras**

Elias Dias Coelho Neto

Tese de Doutorado

Recife

dezembro de 2012

Universidade Federal Rural de Pernambuco
Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Departamento de Estatística e Informática

Elias Dias Coelho Neto

**Relações Espécie-Área em Comunidades Neutras e Não
Neutras**

*Trabalho apresentado ao Programa de Pós-Graduação em
Biometria e Estatística Aplicada do Departamento de Es-
tatística e Informática da Universidade Federal Rural de
Pernambuco como requisito parcial para obtenção do grau
de Doutor em Estatística Aplicada.*

Orientador: *Paulo Roberto de Araújo Campos*

Recife

dezembro de 2012

Ficha catalográfica

C672r Coelho Neto, Elias Dias
Relações espécie-área em comunidades
neutras e não neutras / Elias Dias Coelho Neto. – Recife,
2012.
154 f. : il.

Orientador: Paulo Roberto de Araujo Campos.
Tese (Doutorado em Biometria e Estatística
Aplicada) - Universidade Federal Rural de Pernambuco,
Departamento de Estatística e Informática, Recife, 2012.
Referências.

1. Comunidade neutra 2. Relação espécie-área
3. Especiação 4. Relevo fragmentado 5. Adaptação
6. Correlação entre habitats 7. Epistasia 8. Relação
diversidade genética versus área I. Campos, Paulo
Roberto de Araujo, orientador II. Título

CDD 310

Dedico este trabalho aos meus pais Lucia e Elias, por tudo. Dedico também ao meus avós Elias e Ireni, que sempre me deram sabedoria.

Agradecimentos

- Agradeço à todos os professores do Departamento de Estatística e Informática pela sabedoria transmitida.
- Agradeço à Universidade Estadual da Paraíba pelo afastamento para o meu doutoramento.
- Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Capes - pelo financiamento.
- Agradeço ao orientador professor Paulo R. de Araújo Campos por toda dedicação, orientação, apoio e conhecimento transmitido, pela liderança na elaboração dos dois artigos publicados e pelo doutorado sanduíche, além dos momentos de amizade.
- Agradeço à professora Viviane M. de Oliveira por toda sabedoria transmitida, pelas contribuições na elaboração dos artigos, apoio e momentos de amizade. Em nome dela agradeço todos os professores do Departamento de Física que contribuíram em minha formação.
- Agradeço aos professores Borko e Tatijana pelos ensinamentos, apoio e amizade.
- Agradeço à Isabel Gordo pela orientação, ensinamentos transmitidos, apoio e amizade. Em nome dela agradeço aos demais colegas do Instituto Gulbenkian de Ciências pela disponibilidade e pelos momentos de amizade.
- Agradeço aos professores Alexandre Rosas e Marcelo Filgueiras Gomes pelas contribuições na publicação de nossos artigos e por toda disponibilidade. Agradeço ao Professor Fernando Fagundes Ferreira as contribuições e por ter se deslocado de São Paulo para compor minha banca examinadora.

- Agradeço aos meus pais Lúcia e Elias por todo amor dado, pelos bons exemplos e, também por compreenderem minha ausência. Um agradecimento especial a minha mãe, por cuidar de minha avó Edi em seus últimos momentos de vida.
- Agradeço aos meus avôs paternos Elias e Ireni todo apoio e amor dado. Por serem minhas maiores referências como cidadão.
- Agradeço a minha esposa Thais Cerdeira todo amor e companheirismo, que vêm sendo minha fonte de inspiração nesses últimos anos. Também pelos cuidados especiais dados ao nosso filho Felipe.
- Agradeço aos meus irmãos Eduardo e Ernane pelo companheirismo e por serem meus verdadeiros amigos.
- Agradeço às minhas tias Lúcia e Tânia todo carinho, apoio e amizade, também por cuidarem de minha avó Ireni e meu avô Elias com muito amor. Em nome delas agradeço aos demais familiares por todo apoio e amizade.
- Agradeço à Mariza todo amor dado a meu pai e por toda dedicação à minha família, também pela amizade. Ela cuida de meu avô Elias como se fosse seu próprio pai.
- Agradeço à minha prima Karina toda a atenção, apoio e amizade, também por ter cuidado de minha avó Maria em seus últimos momentos de vida. Em nome dela agradeço aos demais familiares por tudo.
- Agradeço à dona Edilene, minha querida sogra, por todo apoio e amizade.
- Agradeço aos meus primos Maryane, Thiago e Daniel pelos momentos de amizade. Agradeço também ao meu primo Rodrigo (*in memoriam*) por toda amizade.
- Agradeço aos meus avôs maternos Chimite e Edi (*in memoriam*) por todo amor. Agradeço também à minha avó Maria (*in memoriam*) por todo amor e carinho.
- Agradeço aos amigos de turma Gabriel, Paulo, Luiz, Cícero, Luciano, Mácio e Dâmocles todo apoio, contribuições, amizade e companheirismo.

- Agradeço à grande amiga Rosilda Benício, pela amizade e convivência harmoniosa como em uma família. Em nome dela agradeço aos demais colegas que contribuíram indiretamente na elaboração desta tese.
- Agradeço aos colegas da UEPB João Gil, Juarez, Gustavo, Sibério, Rochane, Edson, Eanes, Wilker, Odilon, Pedro, Rosangela e Vital pelos momentos de amizade e pelo apoio.
- Agradeço aos meus bons amigos Francisca e Eustáquio pela amizade e pelos incentivos.
- Agradeço aos amigos Tiago, Ana Paula, Alda, Suenny, Samara, Larissa, Gelson, Mislene e Vinícius pela amizade e pelos bons momentos.
- Agradeço aos funcionários dos cursos de Biometria e Estatística Aplicada e Física Aplicada pela disponibilidade e suporte dado. Em especial ao Marco e Zuleide pelos momentos de amizade.

*Não é o mais forte que sobrevive, nem o mais inteligente, mas o que melhor
se adapta às mudanças.*

Charles Darwin

Resumo

A taxa com que as espécies acumulam com o crescimento da área de amostragem - a relação espécie-área - é um dos problemas mais básicos e fundamentais em biogeografia. Esta relação tem significado profundo na compreensão da geração e manutenção da biodiversidade no ambiente. Nesse sentido, nesta tese introduzimos dois modelos para populações de organismos que interagem em ambiente finito e saturado: O primeiro para populações que sofrem variação em suas abundâncias de forma nula - modelo neutro; o segundo, as populações estão sob seleção natural e variabilidade genética - modelo não neutro. Em ambas as abordagens, para caracterizarmos a relação espécie-área, realizamos simulações computacionais para gerar diversidade de espécies em comunidades em equilíbrio. Na abordagem neutra utilizamos o método da coalescência na versão estendida a habitats fragmentados. Enquanto que na abordagem com seleção natural utilizamos o modelo NK para o ambiente com níveis de heterogeneidade entre habitats controlados pelo parâmetro λ . Nossos resultados para comunidade neutra mostram que o aumento da fragmentação do habitat influencia o padrão da curva espécie-área, principalmente em áreas pequenas e intermediárias, aonde ocorre o encurtamento do comprimento do intervalo de áreas em que o regime de lei de potências é verificado. Nós notamos também que um pequeno valor da taxa de especiação v , o expoente z da relação espécie-área se eleva com o crescimento da fragmentação. Por outro lado, quando pressão de seleção é considerada, o parâmetro de correlação λ também exerce uma importante influência sobre a formação do tamanho do regime intermediário da relação espécie-área, que decresce com o aumento do nível de correlação entre habitats. Quanto maior for a epistasia, mais pronunciado é esse efeito.

Palavras-chave: Comunidade neutra, relação espécie-área, especiação, relevo fragmentado, adaptação, correlação entre habitats, epistasia, relação diversidade genética versus área.

Abstract

The rate at which species accumulate with increased sample size - the species-area relationship - is one of the most basic and fundamental problem in biogeography. This relationship has profound significance in understanding the generation and maintenance of biodiversity in an ecosystem. In this sense, this thesis introduces two models of community dynamics within two different frameworks: The first investigate the spatial patterns of species distribution in fragmented landscapes within the framework of the neutral theory. In the second approach the spatial patterns of species distribution on the genetic variability is studied under the assumption that natural selection has a prominent role in driving the evolution of such populations. Additionally, the model assumes that the environment is heterogeneous, such that the strength of natural selection depends on the localization of the species in the lattice. Our results for the neutral community model show that fragmentation has an important influence in shaping the specie-area relationship. In particular, the level of fragmentation than changes the size of the area interval when the species-area relation is well described by a power-law, $S \sim A^z$. We also investigate the biodiversity on the percolating cluster. In the non-neutral model our simulation results demonstrate that the level of heterogeneity of the environment affects the shape of the genetic-area relationships. But it is possible to recover the triphasic scenario for low and intermediate level of heterogeneity.

Keywords: Neutral community, species-area relationship, speciation, fragmented landscape, adaptation, correlation between habitats, epistasis, genetic-area relationship.

Sumário

1	Introdução	1
2	Fundamentos Teóricos no Estudo da Teoria Neutra da Biodiversidade	9
2.1	Biodiversidade	12
2.2	Comunidade ecológica e metacomunidade	13
2.3	Distribuição da abundância relativa de espécies	14
2.4	Teoria neutra da biodiversidade em uma metacomunidade	19
2.4.1	O princípio da saturação de uma comunidade ecológica e a dinâmica de soma zero	23
2.4.2	Modelagem para a dinâmica de uma metacomunidade sob deriva ecológica de soma zero	24
2.4.3	Distribuição multinomial de soma zero e o parâmetro fundamental de biodiversidade	28
2.5	A relação espécie-área	34
2.5.1	A curva espécie-indivíduos e a relação entre θ e α de Fisher	38
2.6	Efeitos da fragmentação da metacomunidade sobre a biodiversidade	42
3	Comunidades Neutras em Relevos Fragmentados	48
3.1	Modelo votante	50
3.2	Modelo votante para relevo fragmentado	55
3.2.1	O processo de dispersão	58
3.3	O método da coalescência	61
3.4	Resultados e discussão	67
3.4.1	As relações espécie-área em relevo fragmentado	69

3.4.2	Padrões de biodiversidade espacial no cluster de percolação	72
3.4.3	Efeitos da topologia	77
3.4.4	Condições de contorno	80
3.4.5	Efeitos da dispersão na biodiversidade	81
3.5	Tempo de persistência	86
4	Os Efeitos da Correlação Entre Habitats Sobre a Biodiversidade	88
4.1	O modelo NK	91
4.2	Modelo NK para ambiente correlacionado com indivíduos sexuais	94
4.2.1	Reprodução assexuada	98
4.2.2	Procedimentos de medida	98
4.3	Resultados e discussões	100
4.3.1	Reprodução assexuada	104
4.3.2	Diversidade- α	107
4.3.3	Efeitos da dispersão	109
5	Estudo da Dinâmica Adaptativa de Populações em Expansão Espacial	111
5.1	Material e métodos	113
5.2	Resultados e discussões	115
5.2.1	Expansão de estirpes neutras	115
5.2.2	Expansão de estirpes sob seleção natural	121
6	Conclusões	130
	Referências Bibliográficas	135

Lista de Figuras

- 2.1 Padrões de abundância relativa de espécies de diversos grupos taxinômicos de comunidades ecológicas. Espécies em cada comunidade são ranqueadas em porcentagem de abundância relativa de espécie da espécie mais comum (à esquerda) para a mais rara (à direita). A porcentagem da abundância relativa é mostrada em escala logarítmica sobre o eixo y. 1: Floresta tropical na Amazônia. 2: Floresta tropical decídua seca na Costa Rica. 3: Comunidade marinha planctônica de copépodes provenientes do giradouro do Pacífico Norte. 4: Aves terrestres de criação Britânicas. 5: Comunidade de morcegos tropicais do Panamá. Figura reconstruída de [91]. 16
- 2.2 Um exemplo do uso da distribuição log series para ajustar dados de abundância de espécies em uma coleção de mariposas coletado durante o período de quatro anos na Estação de Campo Rothamsted Experimental Station, Inglaterra. A log series sempre prevê que a classe de abundância de um único indivíduo por espécie é a classe modal. Dados reconstruídos de Hubbell, 2001. 17
- 2.3 Distribuição da abundância de espécies de mariposas na estação de campo Rothamsted Experimental Station, Inglaterra. A medida que o levantamento de mariposas capturadas com armadilhas de luz na estação de campo foi estendido ao longo dos anos, a distribuição de indivíduos por espécie vai se tornando lognormal, como Preston preveu. Dados reconstruídos de Hubbell (2001). 18
- 2.4 Distribuição da abundância de pássaros Britânicos. Note que a distribuição lognormal não se ajusta às frequências das classes de espécies raras e extremamente raras. Gráfico reconstruído de Hubbell 2001. 20

- 2.5 Hipótese de equilíbrio de MacArthur e Wilson para explicar o número de espécies sobre ilhas como um equilíbrio dinâmico S^* entre a taxa de imigração de novas espécies para a ilha e a taxa de extinção de espécies já residentes na ilha. I denota a taxa de imigração e E a taxa de extinção. 21
- 2.6 (a) Floresta de dossel fechado na Reserva Florestal de Pasoh, Malasia. Distribuições parecidas com a log-normal das abundâncias de árvores em 50 ha. Note o ajuste não significativo da lognormal por oitavas de abundâncias. A existência de muitas espécies raras é outro padrão universal em florestas de dossel fechado. Dados de Manokaran et al. (1993). (b) Distribuição não parecida com a lognormal da abundância de espécies de árvores em 50 ha no bosque na Reserva de Caça de Mudumalai, Ghats Ocidental, Índia. Esta é uma floresta que tem um bosque de grama grossa que sofre queimadas na maioria dos anos. Elefantes também provocam distúrbios. Dados de Sukumar. 27
- 2.7 Curva espécie-área de Watson para plantas vasculares da Grã-Bretanha, o acúmulo de espécies foi iniciado em um ponto do Condado de Surrey, Sul da Grã-Bretanha. Figura reconstruída de Rosenzweig [154]. 35
- 2.8 Curva espécie-área para a fauna aviária do mundo, abrangendo escalas espaciais de menos de um acre até a superfície da Terra. A curva em forma de sigmoide sugere que as unidades amostrais mudam com o crescimento da área amostral, de indivíduos até intervalos de espécies e até reinos biogeográficos diferentes em local, regional até subcontinental e, finalmente, até escalas espaciais intercontinentais. Dados de Preston (1960). 37
- 2.9 Curvas do esperado número de espécies em relação ao número de indivíduos para valores de θ assumindo três ordens de magnitude de 0.1 até 100. Note que essas esperanças são para amostras aleatórias de indivíduos da metacomunidade (sem limites de dispersão). Os indivíduos amostrados podem ser convertido em área fazendo o uso da substituição $J = \rho A$. 42

- 2.10 O processo de fragmentação dos habitats ilustrados em três casos. A metacomunidade aqui é representada por uma rede quadrada de tamanho linear $L = 20$, que é composta de células de cor preta (sítios habitáveis) e por células de cor branca (sítios perdidos, inabitáveis). No primeiro caso (sequência exibida acima) temos o processo de fragmentação, que faz ocorrer ruptura de habitats contínuos entre partes distintas por meio da perda de habitats; Na sequência central, mostramos o processo fragmentação somada ao processo de fragmentação *per se*, que rompe com habitats contínuos por meio da perda e adicionalmente quebra de habitats; por fim, no processo de fragmentação *per se* ocorre pura quebra dos habitats sem ocorrer perda. 44
- 2.11 Ilustração da perda de habitats resultando de alguns dos três efeitos da fragmentação do habitat sobre os padrões da metacomunidade. Os efeitos esperados são: (i) crescimento do número de partes, (ii) decréscimo do tamanho médio da parte, (iii) crescimento do isolamento médio (distância do vizinho mais próximo). As mudanças são indicadas por flechas. Figura reconstruída de [50]. 46
- 3.1 A figura ilustra um sítio focado (em azul) e seus vizinhos mais próximos em vermelho (vizinhos adjacentes ou com distância $|y - x| = 1$), no modelo votante de Durrett e Levin. Escolhe-se um sítio x para que reproduza. Sua prole irá ocupar um dos vizinhos adjacentes a ele y , com probabilidade $\rho(|y - x|) = 1/4$. 51
- 3.2 Ilustração da transição de estado de sítios de uma rede quadrada de lado $L = 8$ do modelo de contato entre os instantes de tempo T e $T + h$. Acima, sem mutação, vemos no painel à esquerda uma ilustração contendo 24 sítios desocupados e 40 ocupados no instante de tempo t , distribuídos entre três populações, marrom claro, vermelho e azul. No painel central à esquerda, representando os processos de nascimento/dispersão, um sítio vazio é ocupado por uma prole da população marrom claro, seguido de uma morte, no central à direita. Por fim, o estado no instante $T + h$ após a transição. Abaixo é a mesma transição, porém a prole uma nova espécie (verde), em decorrência de mutação pontual. 52

- 3.3 Ilustração da transição de estado de um sítio de uma grade quadrada de lado $L = 8$ no modelo votante entre os instantes de tempo t e $t + h$. Acima, sem mutação, no painel à esquerda temos uma paisagem contendo 64 sítios ocupados, distribuídos entre três populações, marrom claro, vermelho e azul. O painel central representa os processos de nascimento/morte/dispersão. Por fim, o estado da paisagem no instante $t + h$ após a transição. Abaixo é a mesma transição com especiação. 54
- 3.4 Ilustração da evolução temporal de 16.384 indivíduos sobre uma grade quadrada de tamanho 128×128 células. As condições de contorno são periódicas. O parâmetro de biodiversidade $\theta = 10$ e o processo de dispersão é do tipo vizinho mais próximo. Cada cor corresponde a uma dada espécie. 56
- 3.5 Ilustração da nossa rede quadrada de comprimento linear $L = 64$ para quatro níveis diferentes de fragmentação. Em todos os painéis as células em branco simbolizam os sítios defeituosos (barreiras geográficas). No painel (a) notamos que o cluster de percolação que se forma (células em vermelho) é composto por todos os sítios ocupados, devido ao fato de p estar próximo a 100%. Quando o valor de p se aproxima do limiar de percolação $p_c = 0,5927$ alguns habitats tornam-se isolados (aglomerados de células de cor preta). Nos painéis (a), (b) e (c) vemos os clusters de percolação que se formam. No painel (d) o maior cluster é isolado, logo não percola. Isso porque o valor de p é inferior ao limiar de percolação. 57
- 3.6 Ilustração de um ciclo de nascimento/morte/dispersão do nosso modelo sobre deriva ecológica de soma zero. No início do ciclo, a rede tem 87,5% de ocupação (8 barreiras geográficas) e existem três espécies cujos indivíduos ocupam todos os sítios ou recursos (painéis da esquerda). Em seguida (painéis centrais), uma morte ocorre e um nascimento ocorre imediatamente, ocupando esse sítio desocupado. Existe ocupação por uma prole proveniente de uma quarta espécie no painel inferior à direita, produto do processo de especiação. 59

- 3.7 Fotografias do estado estacionário da distribuição espacial das espécies após 10.000 gerações para $16.384 \times p$ indivíduos sobre uma rede quadrada de tamanho 128×128 células. A dispersão é do tipo vizinho mais próximo. Os valores de θ e de p são como mostrados. As cores diferentes simbolizam espécies diferentes e ausência de cor simboliza os sítios vazios (barreiras geográficas). O mais interessante que observamos aqui é o aumento da diversidade (diferentes cores) em relação ao aumento da fragmentação para cada valor de θ . 60
- 3.8 Ilustração dos tipos de dispersão que iremos considerar em nossas simulações, além da dispersão do tipo vizinho mais próximo. O painel da direita exhibe o caso geral, em que os sítios são considerados como sendo vizinhos se estiverem dentro da área quadrada de tamanho linear $D = 2K + 1$ centrado em x (sítios em vermelho). 61
- 3.9 Fotografias da distribuição espacial das espécies após no estado estacionário (10.000 gerações) para $16.384 \times p$ indivíduos sobre uma grade quadrada de tamanho 128×128 células. O parâmetro de biodiversidade $\theta = 10$ e o valor de D é como mostrado. A primeira coluna $p = 1$, $p = 0,8$ na segunda e $p = 0,6$ na terceira coluna, mostrando uma diluição mais próxima do limiar de percolação. As cores simbolizam espécies diferentes e ausência de cor simboliza sítios defeituosos. 62
- 3.10 Método da coalescência aplicado a uma paisagem bidimensional 65
- 3.11 Curvas da relação espécie-área para diferentes valores da taxa de especiação. O número de espécies é esboçado contra a área ambos em escala logarítmica. Assumimos aqui o processo de dispersão sendo do tipo vizinho mais próximo. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, $p = 1$ e v estão inseridos na figura. As linhas pontilhadas correspondem ao melhor ajuste sob a forma de lei de potências. 68

- 3.12 Dependência do expoente z da relação espécie-área com a taxa de especiação v apresentada em escala logarítmica. Os valores da taxa de especiação são os mesmos da figura 3.11. Para valores da taxa de especiação de intermediários até grandes a relação entre z e v é bem ajustada pela lei de potências $z \sim v^{0,140}$ sobre três ordens de grandeza de variação de v . 69
- 3.13 Curvas espécie-área sobre relevo fragmentado. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, $p = 0,9$ (círculos), $p = 0,8$ (quadrados), $p = 0,7$ (diamantes) e $p = 0,5927$ (triângulos). Taxa de especiação são: No painel (a) $v = 1 \times 10^{-7}$, painel (b) $v = 1 \times 10^{-6}$, no painel (c) $v = 1 \times 10^{-5}$ e (d) $v = 1 \times 10^{-4}$. 70
- 3.14 Painel da esquerda: diversidade de espécies S como função da taxa de especiação. As medidas foram realizadas em uma área de amostragem de tamanho igual a 262.144 sítios. A rede possui tamanho linear $L = 1024$ e valores de p são indicados nos painéis. Painel da direita: relação entre o expoente espécie-área z como função da taxa de especiação em relevo fragmentado em uma escala log-log. Para valores intermediários e grandes de v a dependência de z sobre v é bem aproximada por $z \sim v^\delta$. 73
- 3.15 A relação espécie-área sobre o cluster de percolação. A diversidade sobre o cluster de percolação, S_{perc} , como uma função da área amostral, que corresponde ao número de sítios ocupados ao longo do cluster de percolação. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$ e taxa de especiação na ordem das curvas de baixo para cima: $v = 1 \times 10^{-8}$ (círculos); $v = 1 \times 10^{-7}$ (quadrados); $v = 1 \times 10^{-6}$ (diamantes); $v = 1 \times 10^{-5}$ (triângulos); $v = 1 \times 10^{-4}$ (triângulos à esquerda); $v = 5 \times 10^{-4}$ (triângulos à baixo). Os valores do parâmetro de ocupação são $p = 0,9$ (painel à esquerda) e $p = 0,7$ (painel à direita). A imagem inserida exhibe a dependência do expoente z da relação espécie-área como uma função da taxa de especiação. 74

- 3.16 Efeito da diluição p sobre a relação espécie-área sobre o cluster de percolação para valores fixos de v . Diversidade sobre o cluster de percolação, S_{perc} , como uma função da área amostral, que corresponde ao número de sítios ao longo do cluster de percolação. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, $p = 0,98$ (linha contínua), $p = 0,9$ (linha pontilhada), $p = 0,8$ (linha tracejada), $p = 0,7$ (longa linha tracejada) e $p = 0,65$ (linha tracejada e pontilhada). No painel da esquerda nós temos fixo $v = 1 \times 10^{-6}$, em quanto que no da direita $v = 1 \times 10^{-8}$. 75
- 3.17 Figura ilustrativa do cluster de percolação em uma rede quadrada de tamanho linear $L = 375$. Nesse caso, o parâmetro de ocupação é o próprio limiar de percolação $p = 0,5927$. 76
- 3.18 Fração do número total de espécies na rede que pertence ao cluster de percolação versus a taxa de especiação. Os diferentes símbolos denotam: $p = 0,9$ (círculos), $p = 0,8$ (diamantes), $p = 0,7$ (triângulos para cima) e $p = 0,65$ (triângulos à esquerda). 77
- 3.19 Ilustração para distribuição de sítios vazios sobre uma grade de tamanho linear $L = 8$ para (a) diluição aleatória: Nesse caso cada sítio é aleatoriamente escolhido para ser um sítio vazio com probabilidade $q = 1 - p$; e (b) fragmentação compacta: Nesse caso, os defeitos são áreas assumidas fixas de tamanho $A_{frag} = L_{frag} \times L_{frag} = 4$. O número total de fragmentos compactos é $N_{frag} = 5$, e suas distribuições espaciais são aleatórias. 78
- 3.20 Efeitos da topologia sobre as curvas espécie-área. N_{frag} aglomerados de fragmentação de tamanho linear L_{frag} são introduzidos tais que a probabilidade de sítios vazios seja igual a p . Os valores dos parâmetros são no painel (a) $p = 0,9$ e $v = 1 \times 10^{-5}$, no painel (b) $p = 0,8$ e $v = 1 \times 10^{-5}$, em (c) $p = 0,9$ e $v = 1 \times 10^{-6}$, por fim no painel (d) $p = 0,8$ e $v = 1 \times 10^{-6}$. 79

- 3.21 Comparação entre curvas espécie-área em redes com condições de contorno periódicas e, também, com condições de contorno fechadas. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, fixado $p = 0,8$ e taxa de especiação de baixa para cima: $\nu = 1 \times 10^{-7}$ (círculos e linha sólida), $\nu = 1 \times 10^{-6}$ (diamantes e linha pontilhada), $\nu = 1 \times 10^{-5}$ (triângulos e linha tracejada), e $\nu = 1 \times 10^{-4}$ (triângulos à esquerda e linha tracejada-pontilhada). Os pontos se referem aos resultados de simulações para redes com condições de contorno periódicas, enquanto que as linhas denotam o resultado anterior e assumem condições fechadas. 80
- 3.22 Efeitos da dispersão sobre a relação espécie-área. O número de espécies como uma função da $\text{Área} \times p$ para um quadrado de dispersão de tamanho linear $2K + 1 = 15$. O tamanho do sistema é o mesmo usado na figura anterior, e as taxas de especiação são, de baixo para cima: 1×10^{-8} (círculos), 1×10^{-7} (quadrados), 1×10^{-6} (diamantes), 5×10^{-6} (triângulos para cima), 1×10^{-5} (triângulos para esquerda), 1×10^{-4} (triângulos para baixo) e 5×10^{-4} (triângulos para direita). No painel da esquerda temos $p = 0,8$, enquanto no painel da direita $p = 0,5927$. A figura inserida mostra a relação entre o expoente espécie-área z como uma função da taxa de especiação ν , para dois valores de p , e $K = 7$. 83
- 3.23 Comparação entre a relação espécie-área obtida em nosso modelo com dispersão entre vizinhos mais próximos contra a relação espécie-área obtida com dispersão para além dos vizinhos mais próximos. O tamanho do sistema $L = 1024$. As taxas de especiação são: 1×10^{-8} (círculos em preto), 1×10^{-6} (diamantes verdes) e 1×10^{-4} (triângulos para baixo em vermelho). As formas preenchidas representam resultados do modelo com $K = 7$ e as formas vazias representam os resultados obtidos com dispersão do tipo vizinho mais próximo. No painel da esquerda temos $p = 0,8$, enquanto no painel da direita $p = 0,5927$. 84

- 3.24 Comparação entre a relação espécie-área teórica prevista por Hubbell contra a relação espécie-área obtida em nosso modelo. O número de espécies como uma função da Área $\times p$ para a mesma dispersão da figura anterior. O tamanho do sistema $L = 1024$. As taxas de especiação são: 1×10^{-8} (círculos em preto), 1×10^{-6} (diamantes verdes) e 1×10^{-4} (triângulos para baixo em vermelho). As curvas contínuas são obtidas da relação teórica $E(S|\theta, J) = \sum_{k=1}^J \theta / (\theta + k - 1)$, em que $J = Np$. No painel da esquerda temos $p = 0,8$, enquanto no painel da direita $p = 0,5927$. 85
- 3.25 Relação entre níveis de biodiversidade com log dos tempos de persistência (ou tempos de extinção) sobre uma rede quadrada de tamanho linear $L = 512$. N é a densidade de frequência de espécies neste histograma. Nesse caso, o parâmetro de dispersão $D = 15$. As taxas de especiação são 1×10^{-4} (círculos em vermelho), 5×10^{-4} (círculos em verde) e 1×10^{-3} (círculos em azul). No painel (a) $p = 1$, em (b) $p = 0,8$ e (c) $p = 0,6$. 87
- 4.1 Relevo de fitness Wrightiano tridimensional. Os dois eixos formando o "chão" da figura representa as frequências de alelos de dois diferentes loci, e o eixo z emergindo representa o fitness médio. O relevo de adaptação mostra dois picos. Como Wright enfatizou, a evolução por seleção natural pode levar a população a ficar sobre um pico adaptativo local que pode não ser o pico de maior valor adaptativo sobre o relevo (máximo global). Esta imagem foi reconstruída do artigo de Orr (2009). 90

4.2 Tipos de conexões epistáticas do modelo NK. Em cada caso mostrado o tamanho do genoma é $N = 6$ loci, e cada locus é influenciado epistaticamente por outros $K = 2$ loci. As conexões epistáticas são denotadas com setas; assim, as setas saindo de cada locus e terminando em outros loci mostram quais são esses K 's outros que causam as influências epistáticas. Porque assumimos $K = 2$, exatamente duas setas saem de cada locus em todos os casos. Cada diagrama representa um modo diferente de conexões epistáticas. (a) representa conexões epistáticas aleatórias (assim, cada locus é epistaticamente influenciado por $K = 2$ loci escolhidos aleatoriamente entre os demais $N - 1$). Note que, neste caso, um número variável de setas termina em cada locus. (b) mostra os padrões quando cada locus é influenciado por seus $K = 2$ loci vizinhos mais próximos, com os loci ao fim do genoma conectados um ao outro. (c) por fim, conexões epistáticas arranjadas em blocos de tamanho $N' = 3$, em que loci interagem reciprocamente.

94

4.3 Ilustração do procedimento de cálculo da adaptação. Neste exemplo, o tamanho do genoma é $N = 3$ e o parâmetro de epistasia $K = 1$. A figura exibe tabelas (num total de três) para a interação do locus 1 com o locus 3 escolhido aleatoriamente (tabela azul), do locus 2 com o locus 3 (tabela vermelha), e, finalmente, do locus 3 com o locus 2 (tabela verde). Neste instante, a contribuição h_1 do locus 1 depende do estado do locus 3 (incluindo ele mesmo, como sempre). A contribuição h_2 do locus 2 depende do estado de 3; e a contribuição h_3 depende do estado do locus 2. As interações epistáticas são indicadas pelas setas na ilustração. A figura também mostra o valor do fitness de uma sequência dada (tabela amarela).

97

- 4.4 Diversidade genética como função do tempo. Os valores dos parâmetros são: Tamanho do sistema $M = 10.000$ e $M = 250.000$; tamanho do genoma $N = 64$, diversidade de habitats $N_r = 16$, parâmetro de epistasia $K = 1$, taxa de mutação $\nu = 0,0001$ e $\sigma^2 = 0,0005$. Aqui, nós apresentamos a evolução do genoma em ambas populações sexuadas e assexuadas, para o nível de correlação entre habitats não-correlacionados (meio ambiente heterogêneo) e altamente correlacionados (próximo à homogeneidade). Em todos os casos, o modelo atinge o estado estacionário. 99
- 4.5 Curvas para relação diversidade genética versus área em populações sexuadas. Os valores dos parâmetros são os mesmos utilizados na figura 4.4. As diferentes cores denotam valores distintos do parâmetro de correlação λ : $\lambda = 0$ (círculos pretos), $\lambda = 0,5$ (círculos vermelhos), $\lambda = 0,9$ (círculos verdes) e $\lambda = 0,98$ (círculos azuis). As linhas tracejadas são os melhores ajustes de lei de potências $S \sim A^z$ em áreas de valores intermediários. Os valores estimados do expoente z , como mostrado no interior da figura, são todos altamente significativos, todos com p-valor $p < 0,01$ e com coeficientes R^2 maior que 0,95. Como vemos, os valores de z são fortemente associados com os valores de λ , como mencionado antes. 101
- 4.6 Curvas para relação diversidade genética versus área em populações sexuadas. Os parâmetros são os mesmos utilizados na figura 4.5, exceto o parâmetro de epistasia que é $K = 3$. As cores diferentes denotam valores distintos do parâmetro de correlação, como mostrado na figura 4.5. Os valores estimados do expoente z , no interior da figura, são todos altamente significativos, todos com p-valor $p < 0,01$ e com coeficientes R^2 maior que 0,95. Como vemos, os valores de z são fortemente associados ao parâmetro de correlação λ e, fracamente associados com o parâmetro de epistasia K quando comparado com a figura 4.5. 103

- 4.7 Comparação de efeitos para populações sexuadas entre diferentes condições de contorno sobre a relação diversidade genética versus área. No painel (a) $K = 1$ e em (b) $K = 3$. Os demais valores dos parâmetros e o esquema de cores é o mesmo utilizado na figura 4.5. Círculos vazios denotam simulações dos sistemas com condições de contorno periódicas, enquanto círculos correspondem a condições de contorno livre (com efeito de borda). 104
- 4.8 A relação da diversidade genética com a área para populações assexuadas. No painel (a) $K = 1$ e em (b) $K = 3$. As diferentes cores denotam valores distintos do parâmetro de correlação λ : $\lambda = 0$ (círculos pretos), $\lambda = 0,5$ (círculos vermelhos), $\lambda = 0,9$ (círculos verdes) e $\lambda = 0,98$ (círculos azuis). Os valores estimados do expoente z , como mostrado no interior da figura, são todos altamente significativos, todos com p-valor $p < 0,01$ e com coeficiente R^2 maior que 0,99. 105
- 4.9 A relação da diversidade genética versus área para populações assexuadas. No painel (a) $K = 1$ e em (b) $K = 3$. Nesta figura a taxa de mutação é $\nu = 0,00001$ e os outros parâmetros permanecem os mesmos da figura 4.8, bem como o esquema de cores. 106
- 4.10 Diferença genética entre pares de sequências como função da área para o modelo assexuado. Nesta figura, o parâmetro de epistasia e o parâmetro de correlação são mostrados na figura e os outros parâmetros são os mesmos utilizados na figura 4.5. 108

- 4.11 A relação da diversidade genética com a área utilizando o método de amostragem padrão. Aqui somente o caso sexuado é mostrado. Outra característica dessas curvas é que não estão em escala logarítmica como foi feito nas figuras anteriores. Nesta figura os parâmetros são: $N = 64$, $N_r = 16$, $L = 840$, $K = 1$, $v = 0,0001$ e $\sigma^2 = 0,0005$. Os valores de λ são os mesmos da figura 4.5. Saltos de descontinuidade ocorrem quando a região amostral atravessa as fronteiras dos comprimentos de correlação dos valores adaptativos entre os habitats nos casos não-correlacionado ($\lambda = 0$), correlacionado ($\lambda = 0,5$) e fortemente correlacionado ($\lambda = 0,90$). 109
- 4.12 O papel da dispersão sobre a relação da diversidade genética versus a área. O painel da esquerda corresponde ao modelo assexuado e o da direita ao sexuado. Em ambos os casos, o parâmetro de epistasia é $K = 1$. Os círculos vazios denotam simulações do modelo original e círculos denotam o modelo com dispersão. O esquema de cores é o mesmo da figura anterior. 110
- 5.1 Imagens das colônias de bactérias fluorescentes ao fim do crescimento em competição neutra da mistura de fluorescência ciano (cor azul) e fluorescência amarela (cor amarelo), todas revelam setorização. Imagens feitas após pelo menos 168 horas. Os painéis A, B e C mostram a distribuição espacial depois de feito os inócuos com palito da mistura na proporção de 50 : 50 de bactérias transportando plasmídeos, tanto com fluorescência ciano, como com fluorescência amarelo; D, E e F inócuos feitos com pipeta regulada em $2\mu l$; G, H e I feitos com $10\mu l$. A concentração das colônias fundadores foi de 10^4 células/ml nos painéis A, D e G; 10^6 nos painéis B, E e H; 10^8 nos painéis C, F e I. A progressão dos pioneiros na borda do poço gênico revelou-se ser fractal em todos os casos. As imagens indicam que o número de setores no fim da dinâmica da expansão das duas estirpes fluorescentes, ciano e amarelo, é dependente do número de células inoculadas, N_0 , e da forma da gota do mixe de bactérias é feita nas placas contendo LB-agar. 116

- 5.2 Distribuição do número de setores da colônia madura em função da forma de inocular e da concentração de células. 118
- 5.3 p-valores do teste de hipótese de igualdade entre duas populações de setores na borda da colônia madura, resultante de processo de expansão de estirpes neutras para diferentes tipos de inócuos contendo os primeiros colonizadores. Utilizamos distribuição qui-quadrado da estatística $\chi^2 = n \sum_{k \in S} (F_{ki} - F_{kj})^2 / F_{kj}$ para os cálculos. O número de setores observados dentre todas as réplicas foram: 1, 2, 4, 6 e 8. Logo, os graus de liberdade para o teste são 4. O teste resulta em populações significativamente iguais quando p-valor > 5% (valores hachurados em cinza). 120
- 5.4 Média de setores como função do logaritmo do número de células misturadas - curva setores- $\log(N_0)$. Observamos em $\log(N_0) = 2$ (100 células) igualdade entre as médias de setores nos casos dos inócuos feitos por palito e pipeta regulada para $10\mu l$. Os pontos relacionados a 10.000 células (duas ordens de grandeza maior que o anterior) temos o resultado oposto: este indica distribuição espacial das estirpes dependente da distância entre os primeiros colonizadores sobre o nutriente LB-agar, isto é, para 10.000 mutantes colonizadores, aumentar o volume do inócuo implica em aumentar o número de setores. 121

5.5 Imagens das colônias de bactérias fluorescente resultante do processo de expansão espacial da competição com seleção natural. Todas provenientes da mistura na proporção 50 : 50 de *E. coli* ciano fluorescente (cor azul) e de outra amarelo fluorescente (cor amarelo). Imagens feitas após pelo menos 168 horas de crescimento. Os painéis A, B, C e D mostram a distribuição espacial das estirpes na colônia madura quando existe um custo de seleção de 26,2% do mutante em relação ao tipo selvagem; O tipo selvagem aparece em cor azul nas imagens A e B; Por outro lado, o tipo selvagem aparece em amarelo nas imagens C e D. Os demais painéis, E, F, G e H, exibem resultados para o custo de seleção pequeno de 6,5%. O tipo selvagem nessas imagens possui fluorescência amarela somente em E. A distribuição espacial devido aos inócuos feitos com pipeta regulada em $2\mu l$ aparecem nas imagens A, B, E e F; regulada em $10\mu l$ estão exibidas nas imagens C, D, G e H. Concentrações de 10^4 células/ml em A, C, E e G; concentrações de 10^6 células/ml em B, C, E e G. O fenômeno mais interessante observado aqui é a persistência e adaptação da mutação deletéria, como mostrado na imagem A. Isso foi devido às condições iniciais, nesse caso 20 células diluídas em um volume de $2\mu l$, serem favoráveis para a deriva genética conduzir esse mutante até a borda da colônia madura, ou seja, fraca seleção e forte deriva genética.

- 5.6 Distribuição de frequências do número de setores na borda da colônia madura quando seleção natural é uma regra. A seleção natural é simulada em nossa experiência fazendo a expansão espacial de dois tipos diferentes de *E. coli* inoculadas de um mistura na proporção de 50 : 50 sobre LB-agar, sendo que uma delas possui uma mutação deletéria, com um custo de seleção, s . No painel A o custo da mutante é de 26,2% (erro 4,9); em B o custo é 14,6% (erro 1,2); de 9,6% (erro 1,2) em C; em D $s = 0,065$ (erro 1,3). As cores das colunas representam diferentes concentrações: 10^8 células/ml em azul; em vermelho 10^6 células/ml; verde 10^5 células/ml; e 10^4 células/ml em roxo. Nos painéis A, C e D mostramos dois histogramas no caso de gotas feitas por palito; à esquerda mostramos a distribuição do número de inócuos que cresceram (G de growth) e não cresceram (NG de not growth), devido ao inócuo conter uma única célula em média nesse caso; à direita temos a distribuição dos setores daquelas que cresceram. No painel A a designação TS significa tipo selvagem, M para mutação deletéria e 2 para dois setores. O que percebemos aqui é que somente quando o custo de seleção é grande, como 26,2%, a distribuição espacial das bactérias se torna muito diferente daquelas obtidas pelo modelo neutro. 125
- 5.7 Distribuições de frequências acumuladas dos "tempos" de extinção da mutação deletéria (em milímetros) para as diversas formas de inocular os colonizadores sobre o agar. No painel A temos os tempos para o maior custo de seleção, 26,2%; B para o custo 14,6%. Os pontos em azul são os tempos de extinção observados e em vermelho o modelo exponencial, com média estimada pelo método da máxima verossimilhança. 126

- 5.8 Distribuições de frequências acumuladas dos "tempos" de extinção da mutação deletéria (em milímetros) para as diversas formas de inocular os colonizadores sobre o agar. No painel A temos os tempos de extinção para o custo de seleção $s = 0,096$; já em B temos os tempos de extinção para o menor custo de seleção, $6,5\%$. Os pontos em azul são os tempos de extinção observados e em vermelho o modelo exponencial, com média estimada pelo método da máxima verossimilhança. 127
- 5.9 Relação entre tempo de extinção e o custo de seleção natural, s . Os nomes na legenda estão escritos inicialmente com o tipo de gota seguido pela concentração, por exemplo, $2\mu l - 1e4$ significa gota feito pela pipeta regulada em $2\mu l$ e concentração de 10^4 células/ml, ou seja, 20 colonizadores. A principal característica observada aqui é a independência do tempo de extinção da forma e concentração do inócuo quando o custo de seleção é grande, $26,2\%$. 129

CAPÍTULO 1

Introdução

Quem nunca viu um filme de ficção científica sobre seres extraterrestres conspirando contra humanos? Não é absurdo imaginar a existência de vida inteligente em outros planetas. Mas pensar que eles conspiram contra humanos é falacioso. Se houver no universo um planeta com condições de abrigar a vida como há na Terra, a evolução conduzirá os genes em uma longa jornada por alguns bilhões de anos até o surgimento do primeiro organismo capaz de pensar. Todavia, sabe-se que são necessários grandes quantidades de fenômenos cosmológicos diferentes, muitos de uma complexidade exacerbada, para se criar um planeta como a Terra, capaz de abrigar a vida complexa. Isto faz da Terra um planeta muito raro, muito especial. Desse modo, o papel da raça humana como moradora desta terra rara, além de preservá-la, é compreender como a vida surge e evolui no ambiente.

Entender como a evolução de populações naturais opera é o mesmo que entender as forças evolucionárias que a define. O primeiro passo nesse sentido foi dado pelo naturalista francês Jean-Baptiste Lamarck em seu livro *Philosophie Zoologique* (1809), no qual ele argumenta que as espécies mudam ao longo do tempo e transformam-se em outras espécies. Meio século depois, Charles Darwin em sua obra *A Origem das Espécies* (1859) mostrou que evolução resulta de um processo que ele denominou de seleção natural. A teoria da evolução de Darwin não ficou completa, já que faltou adicionar a força da variabilidade genética, descobertas por Gregor Mendel. Hoje a teoria da evolução está unificada e os principais responsáveis por esta atualização são Ronald Fisher (responsável pelo desenvolvimento matemático da teoria da seleção natural), J.B.S. Haldane (primeiro a calcular o valor da carga de uma mutação genética, desenvolvendo o conceito de "custo" de seleção), Sewall Wright (que elucidou o conceito de adaptação), Theodosius Dobzhansky (que estabeleceu o conceito de mutação como fonte de diversidade genética), William Hamilton (quem concebeu a seleção de parentesco) e outros. Hoje sabemos que a evolução é o resultado da interação de duas forças naturais: a seleção

natural e a variabilidade genética. Por um lado, em cada uma das espécies, alguns indivíduos deixam um número maior de descendentes sobreviventes do que outros, de tal forma que os traços hereditários (os genes) daqueles que alcançaram maior êxito reprodutivo se tornam mais numerosos na geração seguinte. Essa mudança na frequência dos genes é o que denominamos por seleção natural. Por outro lado, na reprodução dos gametas pode ocorrer variabilidade genética. Em geral, uma cópia exata do DNA parental é produzida, mas alguns erros de cópia podem ocorrer. O erro é denominado de mutação genética, ou simplesmente mutação. A nova sequência de DNA que resulta de uma mutação pode codificar uma forma diferente de uma proteína, com propriedades diferentes da original. Essas mutações são passadas para a prole, que pode diferir dos progenitores.

Podemos organizar a teoria da evolução em quatro componentes principais. O primeiro componente é a genética de populações, que proporciona o fundamento teórico. Se soubermos como é o controle genético de alguma propriedade da vida, a genética de populações pode ser aplicada diretamente a ela. Esse conhecimento existe, principalmente em relação aos micróbios, moléculas e também quanto a algumas propriedades dos organismos, sobretudo morfológicas. Esse primeiro componente é composto pela integração da teoria da evolução por seleção natural com a genética molecular e mendeliana. Assim, a evolução molecular e a genética das populações estão bem integradas. O segundo componente é a teoria da adaptação. Toda evolução adaptativa ocorre por seleção natural. Algumas características, especialmente moleculares, evoluíram por outros processos que não a seleção natural, mas elas não são adaptações. A evolução por seleção natural ocorre porque as adaptações beneficiam algo, mas o que é exatamente esse algo - os genes, os genomas inteiros, organismos individuais, grupos de organismos, a espécie, ou o quê? Notamos que as adaptações geralmente beneficiam os organismos, mas há um critério mais profundo, que pode ser usado para entender as exceções tanto quanto a regra: mais fundamentalmente as adaptações evoluem para o benefício dos genes. O gene é a unidade sobre a qual recai verdadeiramente a seleção natural. Somente os genes têm duração longa o suficiente para permitir que a seleção natural possa ajustar suas frequências ao longo do tempo evolutivo. O terceiro componente da teoria da evolução inclui vários tópicos: diversidade da vida, definição de espécie, especiação e, classificação e reconstrução

da história da vida. A teoria da evolução pode ser usada para compreender a diversidade da vida, além de oferecer um caminho para explicar como milhões de espécies que atualmente habitam este planeta evoluíram de um ancestral comum. Na biologia evolutiva, as espécies podem ser entendidas como conjuntos de genes - conjuntos de organismos que inter cruzam - e eles são unidades importantes porque, na teoria da genética de populações, a seleção natural ajusta a frequência dos genes nos conjuntos gênicos. Outro tópico deste terceiro componente é as relações filogenéticas entre as espécies e os grupos taxonômicos mais elevados que podem ser reconstruídas. A história das espécies não pode ser simplesmente observada, e as relações filogenéticas precisam ser reconstruídas a partir dos indícios nas moléculas, cromossomos e morfologia das espécies atuais (e na morfologia dos fósseis). A filogenia proporciona um princípio para a classificação biológica. Por fim, a teoria da especiação trata dos processos pelos quais uma nova espécie pode surgir. A teoria da especiação integrada com a classificação e a reconstrução filogenética são as bases necessárias em biogeografia evolutiva. O último componente da teoria da evolução é a macroevolução, que trata da evolução em grande escala de espaço e de tempo [152]. A macroevolução tem sido estudada por meio da evidência fóssil, da morfologia comparada e da inferência filogenética. A paleontologia (que é a ciência que estuda os fósseis) aliada a macroevolução juntas podem reconstruir a história da vida, desde sua origem até a origem dos humanos atuais.

Um dos problemas associados à evolução é a compreensão das relações das espécies com seus meios ambientes. Esta relação tem sido investigada desde meados do século 19 e até o presente momento ainda existem diversas questões a serem respondidas, e outras mais surgirão [8]. Diversos tipos de modelagens teóricas e computacionais de comunidades ecológicas têm sido propostas para se estudar a biologia evolucionária, em especial a teoria da origem e manutenção da biodiversidade, e muitas delas têm tido sucesso em prever com precisão diversos padrões de riqueza e abundância de espécies [91]. A relação espécie-área é uma das ferramentas centrais utilizadas pelos cientistas para se estudar os padrões espaciais das espécies [124, 155, 179, 59]. O conhecimento da relação espécie-área de um determinado ecossistema nos proporciona entender a taxa de crescimento do número de espécies com a área. Evidências empíricas corroboram que o número de espécies, S , cresce com a área. Nesse sentido, em

escalas espaciais de tamanhos intermediários um padrão se destaca: o número de espécies, S , cresce como lei de potência como função da área, A , isto é,

$$S = cA^z,$$

em que z é denominado de expoente espécie-área e c uma constante. Um grande número de grupos taxonômicos é descrito por esse padrão, incluindo mamíferos, aves, plantas e insetos; que também é verificado em escala microevolutiva, tal como biodiversidade de bactérias [139, 69, 84]. É possível mostrar que alguns dos padrões da curva espécie-área, como o expoente z da relação $S \sim A^z$, dependem fortemente da topologia e heterogeneidade de relevos sobre as quais populações naturais vivem. Nesta tese iremos mostrar como o efeito da fragmentação do meio ambiente pode alterar dramaticamente a distribuição das populações em seus habitats, e posteriormente abordaremos uma relação mais complexa, onde diferentes habitats possuem pressões seletivas distintas.

No ano de 2001 a teoria unificada da biodiversidade e biogeografia publicada por Hubbell [91] melhorou nosso entendimento dos processos ecológicos responsáveis pela origem e manutenção da biodiversidade, mostrando que esses são resultado de especiação, deriva ecológica e dispersão (recentemente revisado por Rosindell et al. 2011, [160]). O interessante desta teoria é que ela foi desenvolvida considerando uma comunidade ecológica saturada de indivíduos, em que as espécies são todas equivalentes em seus processos demográficos de nascimento, morte e dispersão, isto é, seleção natural não acontece. Além disso, é considerado que a dinâmica de uma comunidade é um jogo de soma-zero, isto é, se uma população tem sucesso em crescer em x indivíduos, conseqüentemente deve haver uma diminuição correspondente na abundância coletiva de todas as outras espécies, de modo que a soma de todos os nascimentos iguala ao número de mortes. As hipóteses de mutação pontual para especiação e soma-zero têm sido muito criticadas, porque a primeira sugere que cada mutação produz uma nova espécie e a outra considera o meio ambiente saturado. Etienne et al. demonstrou que a hipótese de soma zero não é crucial para a predição da teoria neutra [47]. Recentemente, Rosindell et al. também mostraram que a hipótese de mutação pontual, originalmente vista como um evento instantâneo de criação de uma espécie, também pode ser relaxada sem comprometer qualquer dos modelos originais existentes. Eles mostraram que visualizar a especiação como um processo gradual e

prolongado faz com que as principais conclusões da teoria neutra sejam mantidas [159]. Críticas a essa teoria são recorrentes, mas atualmente a teoria neutra deve ser entendida como um modelo nulo para a biodiversidade.

Sobre todos os indivíduos que compõem uma comunidade neutra, a seleção natural não desempenha papel na evolução das populações. Assim, a adaptação é desconsiderada no estudo de comunidades neutras e esse é outro ponto da teoria muito criticado pelos ecólogos ou biólogos evolucionistas. Em todo ambiente, alguns indivíduos tenderão a sobreviver, a se reproduzir melhor e a deixar mais descendentes do que outros. Se devido ao fato de alguns indivíduos deixarem mais descendentes que outros, as características hereditárias de uma população mudarem de uma geração para outra, considera-se que ocorreu evolução por seleção natural. A natureza atua na evolução selecionando entre indivíduos aqueles que melhor se adaptam às mudanças no ambiente. Os indivíduos mais adaptados de uma população são aqueles que deixam um número maior de descendentes. Por exemplo, em áreas industrializadas, mariposas de cor escura estão mais aptas do que as de cor clara, isto acontece por causa das áreas poluídas que favorecem a camuflagem de mariposas escuras, assim elas são mais eficazes biologicamente (maior adaptação) para deixarem um número maior de descendentes, relativamente ao número de descendentes deixados por outros indivíduos na população. O termo adaptação é definido como a habilidade do organismo de sobreviver e reproduzir no meio ambiente em que se encontra, ou seja, seu valor adaptativo. Quanto maior for o valor adaptativo de um indivíduo, maior é sua contribuição de genes para a próxima geração. Nesta tese, abordaremos também a relação entre diversidade genética e área para uma comunidade onde a seleção natural desempenha um papel relevante em seu processo evolutivo. Neste cenário mais complexo assumiremos que varia a pressão seletiva de habitat para habitat. O nível de correlação entre os valores adaptativos pode ser controlado, o que nos permite construir um meio onde o nível de heterogeneidade pode ser variado e suas consequências podem ser estudadas.

Uma distinção é feita aqui entre valores adaptativos, nos quais ou cada gene contribui com seu efeito de modo independente para o valor adaptativo do organismo, ou o efeito de um gene é dependente de outros genes diferentes. Esta última situação é denominada epistasia. De longe, o caso mais interessante é quando os valores adaptativos interagem de maneira epistática. In-

terações epistáticas são comuns porque os organismos são entidades altamente integradas, se comparadas com a ordem cromossômica atomística dos genes mendelianos a partir da qual os organismos cresceram: os genes devem interagir para produzir um organismo. Por exemplo, a seleção no polimorfismo mimético de *Papilio memnon* é epistática [152]. Epistasia significa que a contribuição de um locus para a adaptação do genótipo depende de seu estado como também dos estados de K outros loci. Este fenômeno pode ser detectado empiricamente observando a existência de interação de genes de dois ou mais loci, de tal modo que os fenótipos diferem dos que seriam esperados se esses loci se expressassem independentemente. É claro que a epistasia pode ter consequências evolucionárias muito importantes, mesmo quando uma pequena variação genética de qualquer tipo está presente. Uma dessas consequências é a existência de vários genótipos com valor adaptativo superior a de todos os seus vizinhos mutantes (aqueles que diferem por apenas um alelo ou gene). Já que esses genótipos são localmente ótimos em geral terão menor valor adaptativo do que a melhor combinação possível de alelos (o ótimo global). Desde que mutações que alteram simultaneamente dois ou mais alelos são raras, populações podem se tornar presas em estados sub-ótimos [209, 126, 97, 192]. Adicionalmente, quando múltiplos ótimos locais existem, a ocorrência de mutações pode ser uma importante força de diversificação na evolução - trazendo a divergência evolucionária do isolamento reprodutivo sujeito às pressões de seleção idênticas (por exemplo [122]). Este e outros efeitos das interações epistáticas têm sido invocados para explicar uma série crescente de resultados empíricos. Como exemplos podemos citar: [114] acompanharam mudança evolutiva em 12 populações de *Escherichia Coli* que se propagam por 10.000 gerações em ambientes idênticos, que mostraram como eventos aleatórios (mutação e deriva) desempenham um papel importante na evolução adaptativa, como fazem as complexas interações genéticas que estão na base da estrutura de organismos; [106] mostrou que epistasia nivela as adaptações de clones geneticamente variáveis de bactérias que se expandem por 1.000 gerações; Kichler e Bull (2001), [103], estudaram os bacteriófagos $\phi X174$ e G4, que foram adaptados para temperatura de inibição e monitoraram as alterações de nucleotídeos ao longo do genoma. Assim eles mostraram com detalhe a combinação de perfis de aptidão com o padrão subjacente de mudanças genéticas; [165] estudaram o problema de patógenos resistentes a drogas, restringindo

o uso de antimicrobianos, que assumem implicitamente que a resistência reduz a aptidão darwiniana de patógenos na ausência de drogas; Elena e Lenski (2001), [44], mostram que as interações epistáticas são comuns entre os pares de mutações aleatórias na inserção da bactéria *Escherichia coli*. e examinam as interações entre estas mutações e mutações de transdução de cada uma das 12 mutações de inserção em dois fundos genéticos, um ancestral e outro tendo evoluído e adaptado para um ambiente de laboratório. Entretanto, tem havido uma relativa escassez de resultados teóricos quantitativos. Uma exceção é o modelo NK introduzido por Kauffman e Levin (1987). O modelo NK original considera interações epistáticas entre genes, por assumir que a contribuição de cada locus para a adaptação total dos organismos depende do estado de K outros loci (Kauffman 1993, 1995 e 2000). Mais recentemente, Welch e Waxman examinaram uma versão modificada do modelo NK para investigar os efeitos da epistasia em substituição à dinâmica em evolução molecular em espaço de infinitos alelos [189]. Adicionalmente, o modelo NK tem a vantagem de ajustar o nível de epistasia pela variação de um único parâmetro, denotado K ; mas, a despeito desta simplicidade, é hábil para dar conta da rica variedade de fenômenos empiricamente observados.

Nesta tese estudamos como os níveis de biodiversidade são gerados e mantidos em dois tipos de comunidades ecológicas completamente distintas: comunidade neutra e comunidade com habitats correlacionados. Abordamos o problema por meio de simulações computacionais, sendo nosso foco a obtenção das relações espécie-área em ambos os casos. No contexto de comunidade neutra, verificamos como a taxa de mutação e os níveis de fragmentação dos habitats efetivamente afetam a relação espécie-área. Inferimos também a relação diversidade genética versus área no contexto de comunidades com diferentes níveis de correlação entre habitats e epistasia. Ao longo deste trabalho procuramos confrontar nossos resultados simulacionais com valores esperados de teorias estabelecidas, principalmente no contexto de comunidade neutra.

Esta tese está organizada da seguinte maneira: No Capítulo 2 apresentamos os fundamentos teóricos para o estudo da teoria neutra da biodiversidade, local onde são apresentadas algumas definições importantes nas quais nos baseamos para elaboração de um modelo neutro espacialmente explícito para simular a diversidade de espécies. No capítulo 3, detalhamos o modelo neutro e mostramos relações espécie-área de uma comunidade neutra fragmentada obtida de

simulações em diversos cenários, juntamente com as discussões. Apresentamos também o método da coalescência (método *backward*), que foi utilizado para gerar a diversidade de espécies dentro de uma dada área de amostragem de modo mais eficiente do que um método padrão *forward*. Mostramos brevemente tempos de extinção para a versão *forward* de nosso modelo. Já no Capítulo 4, apresentamos o modelo computacional espacialmente explícito para comunidade ecológica com níveis de heterogeneidade controlados por um parâmetro de correlação λ , bem como as relações espécie-área obtidas de simulações para diferentes níveis de correlação entre habitats. As discussões são feitas dentro de subseções referentes a cada cenário do modelo. O Capítulo 5 traz as considerações finais referentes aos Capítulos 3 e 4.

Por fim, no apêndice apresentamos um estudo empírico sobre dinâmica adaptativa de populações de bactérias *Escherichia coli* em expansão espacial. Este estudo bastante interessante ainda se encontra em andamento, porém é um trabalho independente e que pode ser lido de forma separada. Este trabalho foi desenvolvido no Instituto Gulbenkian de Ciências sob orientação da Dra. Isabel Gordo.

Fundamentos Teóricos no Estudo da Teoria Neutra da Biodiversidade

Antes de apresentarmos os conceitos nos quais baseamos para a elaboração deste trabalho, é importante fazermos algumas ressalvas. A teoria abordada aqui é uma teoria da diversidade de espécies, que considera todos os indivíduos de uma comunidade dentro de um mesmo nível trófico (posição na cadeia alimentar). Nenhuma interação entre espécies de diferentes níveis da cadeia alimentar foi incluída, como exemplo podemos citar as interações do tipo presa-predador, parasitismo, mutualismo ou simbiose etc. Considerar grupos de espécies dentro de uma classe de um nível trófico de indivíduos similares é talvez o caminho mais lógico, natural e tratável matematicamente e biologicamente para responder questões macroecológicas e, também sobre os processos evolutivos pelos quais espécies vivas se formam, isto é, o evento de especiação.

Um conceito muito importante no estudo da biodiversidade é o de deriva ecológica. Deriva ecológica é a denominação que se dá ao papel de estocasticidade na dinâmica das populações. Por definição, deriva ecológica é o mecanismo (um processo estocástico) que determina as variações na abundância das espécies dentro da comunidade. O termo advém do seu homólogo na genética de populações, a deriva genética, que por sua vez, é definida como o mecanismo que modifica aleatoriamente as frequências alélicas ao longo do tempo. A deriva genética atua no nível populacional e a deriva ecológica atua no nível do genoma. A deriva ecológica (ou genética) é uma força da natureza, sendo inversamente proporcional ao tamanho da comunidade ecológica [53]. A importância da deriva ecológica é mais alta em populações pequenas e isoladas, as quais, por conseguinte, tendem a perder variabilidade genética. A taxa a qual isso ocorre depende do tamanho efetivo da população [8]. Efeitos da deriva em amostragem aleatória são mais importantes em populações pequenas, como foi observado em um trabalho

sobre a mosca da fruta *Drosophila pseudoobscura*, onde Hansky e Pavlovsky [42] observaram mudanças nas frequências de duas variantes cromossômicas durante 18 meses. Eles mostraram para 10 populações pequenas e grandes que a porcentagem média das inversões cromossômicas *AP* e *PP* possuem valores praticamente iguais em ambos casos, mas a variabilidade das porcentagens foi significativamente maior entre populações pequenas.

Especiação é outro conceito fundamental para o estudo da biodiversidade, que é o processo pelo qual uma nova espécie surge. Charles Darwin, em sua obra *A Origem das Espécies*, afirma que uma espécie evolui para uma nova espécie quando algum mecanismo ecológico resulta em isolamento reprodutivo da população [40]. Essa é uma definição morfológica do surgimento de uma nova espécie e não leva em consideração a informação genética das populações. Esta definição é considerada bastante imprecisa na literatura atual. Note que as escalas espaço-temporais da dinâmica da paisagem e a natureza do arranjo geográfico de populações são relativos para a dinâmica populacional e para suas dinâmicas evolucionárias. A definição de espécie também deve incorporar o conhecimento genético, além do morfológico dos organismos. Hoje é bem aceito pela comunidade científica que especiação é a evolução do isolamento reprodutivo como uma consequência da divergência genética baseada sobre mecanismos ecológicos. É importante deixar claro que, para uma nova espécie surgir não precisa haver seleção natural. Esse é o caso de especiação em uma comunidade neutra, saturada de indivíduos troficamente similares (ecologicamente equivalentes), em que um única mutação pontual (geralmente raro, uma taxa na ordem de 10^{-8}) gera uma nova espécie [91]. Por outro lado, quando seleção natural é uma regra na evolução de uma população natural, as duas hipóteses mais gerais para o surgimento de uma nova espécie são especiação ecológica e mutação ordenada [163, 136]. Especiação ecológica é definida como a evolução de populações por divergência genética que surge entre meio ambientes ecologicamente diferentes. Especiação por mutação ordenada é definida como evolução por fixação de mutações vantajosas distintas em populações separadas, em que pressões de seleção similares são exercidas sobre elas.

De modo mais específico, atuando ou não a seleção natural sobre os indivíduos das populações, podemos citar como principais processos de especiação a especiação alopátrica, simpátrica, peripátrica, parapátrica [5, 135, 162, 177]. Teremos especiação por alopatria quando

uma população é dividida em dois ambientes ecologicamente divergentes por meio de barreiras geográficas. Ao longo das gerações, as populações isoladas estarão sujeitas às pressões de seleção dissimilares, a deriva ecológica e mutação. Como resultado, as espécies terão evoluído e quando colocadas em contato novamente serão incapazes de trocar seus genes. Já na especiação simpátrica todos os indivíduos compartilham o mesmo meio ambiente. Especiação simpátrica se refere a formação de duas ou mais espécies descendentes de uma única espécie ancestral, com todos os indivíduos ocupando a mesma localização geográfica. A interação entre os indivíduos de populações simpátricas, como por exemplo por meio de competição, pode gerar isolamento reprodutivo [181, 14, 51]. Especiação por hibridização é um caso de especiação simpátrica comumente observado [17, 169, 72]. Outros processos de especiação como peripatria e parapatria são menos citados na literatura. Na especiação peripátrica uma pequena subpopulação é isolada na periferia da população principal, sendo impedida de trocar material genético. Esse conceito é relatado como o efeito de fundação, em que a deriva ecológica pode desempenhar papel significativo na evolução de uma nova espécie. Na especiação parapátrica existe somente uma separação parcial de alguns indivíduos da população principal em uma área pequena conectada por poucos habitats [4]. Esses dois últimos processos de especiação estão associados a uma pequena parcela da população original que tem acesso a um novo nicho ecológico.

O estudo apresentado nessa tese de doutorado foi elaborado para estudar a geração e manutenção da biodiversidade em duas linhas diferentes. Primeiro apresentamos um modelo espacialmente estruturado para explicar a diversidade de espécies em uma comunidade neutra saturada de indivíduos. Para geração de configurações de equilíbrio utilizamos o método da coalescência, que é bastante produtivo do ponto de vista computacional. Na segunda linha, utilizamos um relevo adaptativo para modelar uma comunidade saturada de indivíduos em que seleção natural opera. Para isto, introduzimos no modelo um parâmetro de correlação entre habitats.

2.1 Biodiversidade

Podemos definir biodiversidade de diversas formas, dependendo dos objetivos e da área de atuação do pesquisador. Uma delas pode ser simplesmente o grau de variação de espécies que vivem em uma determinada área. Área a que nos referimos aqui pode ser um ecossistema, bioma, região ou até um planeta inteiro. Por outro lado, os biólogos definem biodiversidade de uma forma mais geral como sendo o total de genes, espécies e ecossistemas de uma região (Larsson, 2001). Uma vantagem desta definição é que ela apresenta uma visão unificada dos tradicionais quatro níveis da variedade biológica que tem sido identificada, quais sejam: diversidade de espécies, diversidade de ecossistemas, diversidade genética e diversidade molecular. Uma outra definição de biodiversidade muito utilizada pelos geneticistas que estudam fenômenos como mutação, transferências de genes, dinâmica das populações e evolução, é diversidade de genes e organismos (Wilcox, 1984). Para alcançarmos os objetivos propostos nesta tese nós adotamos a definição científica de biodiversidade como sendo sinônimo de abundância e riqueza de espécies. Riqueza de espécies é definido como o número total de espécies em um dada comunidade, relevo ou região e não leva em consideração as abundâncias. Outros dois termos de grande importância são o de *range*, que é definido como o número de sítios ocupados por uma espécie dentro de uma região. Por fim, a *abundância relativa de espécies* é definida como a distribuição de frequências absolutas das abundâncias, que é utilizado para se referir às espécies comuns ou raras de uma comunidade.

O estudo da biodiversidade é um dos mais importantes nos dias de hoje. Isso porque a alteração humana do meio ambiente desencadeou o sexto maior evento de extinção na história da vida na terra e causou mudança generalizada na distribuição global de organismos [22]. Perda de biodiversidade causa impacto direto na vida do ser humano. Essa afeta diretamente os serviços dos ecossistemas, que é o conjunto de benefícios que os ecossistemas proporcionam para humanidade, como cura para doenças, fonte de energia/nutrientes, alteração da qualidade da água [23], etc. Desse modo, cabe a nós aproveitar o potencial computacional apropriado para testar diversas hipóteses na busca de soluções que amenizam o impacto humano do futuro da biodiversidade.

2.2 Comunidade ecológica e metacomunidade

Para o presente trabalho nós definimos uma *comunidade ecológica* como um grupo de espécies simpátricas e troficamente similares que competem pelos recursos disponíveis ou potencialmente disponíveis. Espécie simpátrica é aquela espécie que se origina de outra por meio de especiação simpátrica, em que algum mecanismo de especiação (mutação por exemplo) ocorre na reprodução sem que haja influência de barreiras geográficas nesse processo. Uma comunidade ecológica pode estar distribuída sobre ilhas de um arquipélago ou sobre uma única ilha isolada, ou pode estar distribuída sobre todo continente ou sobre uma parte deste continente.

Outro conceito fundamental, o espaço sobre o qual nós iremos desenvolver nosso estudo é denominado de *metacomunidade*. Antes de definir metacomunidade precisamos definir comunidade local, que é um conjunto de indivíduos que ocupam a mesma área geográfica (por exemplo, são todas as árvores da ilha de Barro Colorado no Panamá). Logo, *a metacomunidade consiste de todos os indivíduos troficamente similares e espécies em uma coleção regional de comunidades locais*. É importante ressaltar que as espécies da metacomunidade podem não competir por causa da separação (isolamento) no espaço e no tempo. Diferentemente das espécies em uma comunidade local, cujos indivíduos podem imigrar de uma região para outra, além de receber imigrantes, novas espécies surgem na metacomunidade somente através de especiação. Como exemplo de metacomunidade podemos citar todas as árvores do continente americano - que é composto pelas árvores presentes nas Américas do norte, central e do sul, e também pelas árvores presentes nas ilhas americanas.

Neste presente trabalho iremos estudar a evolução e a manutenção da biodiversidade somente dentro do contexto das metacomunidades. Dessa forma, nosso estudo é menos complexo e geral.

2.3 Distribuição da abundância relativa de espécies

Alguns padrões simples abordados pela ecologia das comunidades tais como range, abundância e diversidade têm despertado a atenção dos ecologistas por mais de 60 anos [150, 54]. A distribuição do range e da abundância de espécies, a variação da diversidade entre sítios, as relações entre range e abundância e o crescimento da diversidade com a área tem sido investigados em diversos cenários. Eles formam parte da macroecologia [15, 10], que é a ciência que descreve e interpreta todos os padrões ecológicos. Tais padrões são geralmente produzidos por características diferentes das espécies, que em um dado meio ambiente faz com que uma espécie seja comum e outra rara, ou com que uma espécie seja especialista para uma faixa estreita de condições, enquanto que outra pode ser generalista e é encontrada em toda parte da comunidade. Sendo assim, o estudo dos padrões ecológicos pode ser usado para inferir a natureza dos processos ecológicos e ajuda a estabelecer metas para a preservação e manutenção da biodiversidade.

A abundância relativa de espécies é uma das medidas macroecológica mais conhecidas e mais utilizadas no campo da ecologia das comunidades. Tecnicamente falando, existem duas formas de se apresentar a relação entre espécies e abundância. A primeira é a distribuição de frequências (histograma) da variável número de indivíduos por espécies. Através da abundância relativa de espécies podemos descrever as classes de espécies raras (baixa abundância) e as espécies comuns (grande abundância), além das abundâncias intermediárias. Existem dois caminhos para se entender a abundância relativa de espécies de uma metacomunidade: descritivo e mecânico. Utilizando técnicas descritivas, cientistas podem ajustar um modelo matemático a dados reais e inferir princípios biológicos e estimar parâmetros. Por outro lado, com base em fatos biológicos podemos elaborar modelos matemáticos e então ajustar isto a dados reais, proporcionando uma ferramenta poderosa para a previsão do futuro da distribuição da abundância relativa de espécies [121, 41]. A segunda, a curva da abundância como função do rank de espécies em abundância, é uma ferramenta extremamente útil popularizada por Robert Whittaker [194] para se estudar a diversidade de espécies em uma comunidade, e consiste em se esboçar curvas em escala logarítmica da fração da abundância de espécies versus o rank da

abundância de espécies, com as espécies mais comuns possuindo rank menores. As curvas construídas nesse plano são muito ricas em informações, incluindo riqueza de espécies, o grau de dominância da espécie mais comum, o número de espécies raras que a comunidade contém. Todavia, todas as distribuições das abundâncias relativas de espécies de coleções heterogêneas de comunidades apresentam uma forma curiosamente similar. Algumas são íngremes e outras são rasas, mas todas distribuições exibem forma sigmoide, dobrando-se para cima na ponta esquerda e para baixa na ponta direita. Na figura 2.1 mostramos exemplos deste tipo de análise em que esse padrão curioso da abundância das espécies em uma ampla diversidade de comunidades ecológicas, que vão desde uma comunidade planctônica de copépodes em oceano até uma comunidade de morcegos tropicais, passando por duas comunidades de árvores e uma outra comunidade de aves Britânicas.

Duas coleções de dados de abundância de espécies muito conhecidos, um de borboletas de Corbet [37] e outro de mariposas Williams coletados durante um período de 4 anos na Rothamsted Experimental Station na Inglaterra [203, 204], apresentam várias espécies raras e poucas espécies comuns. Ronald Fisher analisou rigorosamente esses dados. Fisher assumiu o número de espécies na comunidade sendo infinito. Desse modo, Fisher obteve uma nova distribuição uni paramétrica como produto da binomial negativa em um caso limite [54]. Ele a nomeou de série logarítmica (ou log séries de Fisher).

De acordo com Fisher, o número de espécies em uma coleção contendo n indivíduos é dado por $\alpha x^n/n$, em que x é uma constante positiva tal que $0 < x < 1$ e α é uma medida de diversidade. O parâmetro α é conhecido como α de Fisher e é amplamente usado como medida de diversidade. Isso se deve ao fato de que o número de espécies é independente do tamanho da amostra. Assim, somando o número de espécies com $1, 2, 3, \dots, n$ indivíduos, temos que o número total de espécies, S , dado por:

$$S = \sum_{i=1}^n \alpha x^i / i = \alpha [-\ln(1-x)].$$

Para obtermos essa fórmula usamos do fato de que $0 < x < 1$ para expandimos a expressão

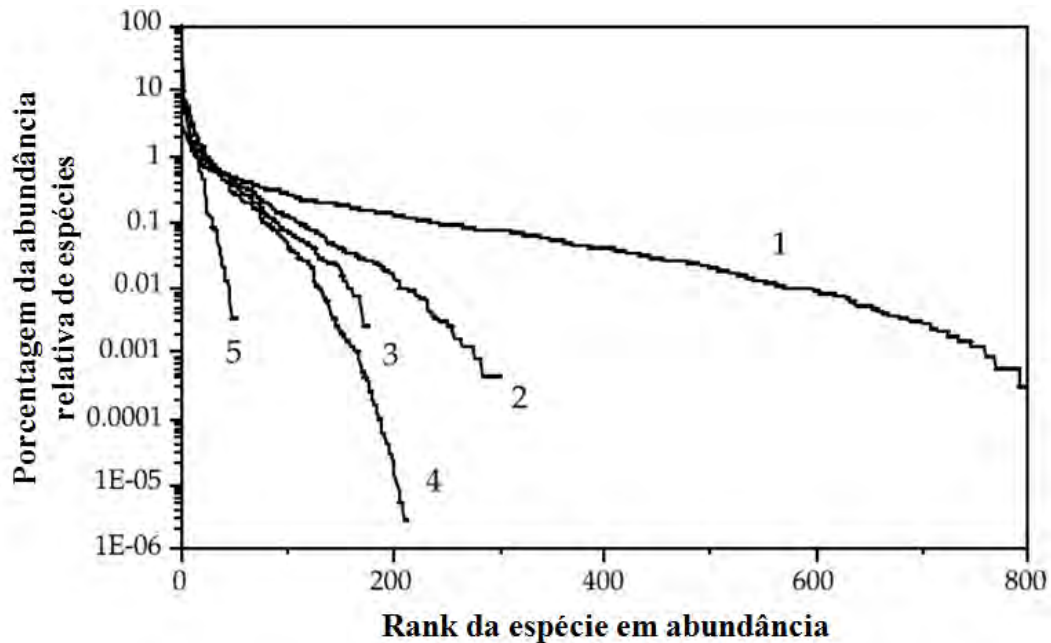


Figura 2.1 Padrões de abundância relativa de espécies de diversos grupos taxinômicos de comunidades ecológicas. Espécies em cada comunidade são ranqueadas em porcentagem de abundância relativa de espécie da espécie mais comum (à esquerda) para a mais rara (à direita). A porcentagem da abundância relativa é mostrada em escala logarítmica sobre o eixo y. 1: Floresta tropical na Amazônia. 2: Floresta tropical decídua seca na Costa Rica. 3: Comunidade marinha planctônica de copépodes provenientes do giradouro do Pacífico Norte. 4: Aves terrestres de criação Britânicas. 5: Comunidade de morcegos tropicais do Panamá. Figura reconstruída de [91].

$\ln(1 - x)$ em série de Taylor em torno de zero, ou seja:

$$\ln(1 - x) \approx x + \frac{x^2}{2} - \frac{x^3}{3} + \frac{x^4}{4} - \dots,$$

para, em seguida, multiplicarmos ambos os lados por $-\alpha$ chegando ao resultado acima.

O total de indivíduos na coleção é dado por:

$$N = \sum_{i=1}^n i \cdot \frac{\alpha x^i}{i} = \frac{\alpha x}{(1 - x)},$$

ou seja, após efetuarmos o produto do número de indivíduos pelos respectivos números de espécies dentro de cada coleção e somando-se sobre todas as coleções de espécies, isto corresponde a soma de uma progressão geométrica finita com razão x , o resultado é a expressão do lado direito da igualdade.

Empiricamente, α é somente uma constante aproximada, variando lentamente a medida que se aumenta o tamanho da amostra [?], Magurran 1988, Condit et al. 1996). Uma importante propriedade da distribuição log series de Fisher é que a categoria de um único indivíduo por espécie é a que tem maior frequência (categoria modal). Na figura 2.2 mostramos um exemplo da log series de Fisher ajustada aos dados de da abundância de espécies de mariposas coletados durante um período de 4 anos na Rothamsted Experimental Station na Inglaterra.

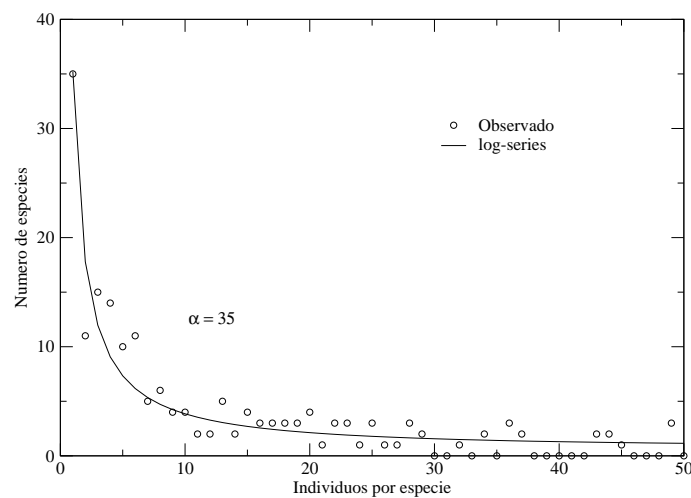


Figura 2.2 Um exemplo do uso da distribuição log series para ajustar dados de abundância de espécies em uma coleção de mariposas coletado durante o período de quatro anos na Estação de Campo Rothamsted Experimental Station, Inglaterra. A log series sempre prevê que a classe de abundância de um único indivíduo por espécie é a classe modal. Dados reconstruídos de Hubbell, 2001.

5 anos depois de Fisher, Preston (1948) notou que a log séries não se ajustava a dados de abundância de pássaros, cujo formato da distribuição da abundância se assemelha com um sino, de modo que as classes de abundâncias intermediárias foram mais frequentes do que de muitas espécies raras ([150]). Motivado pelo desafio de se descobrir o modelo teórico para esses dados, Preston introduziu um caminho para se ajustar a distribuição de probabilidade lognormal, $f(N) = \frac{1}{N\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{[\ln(N)-\mu]^2}{\sigma^2}\right)$, à abundância de espécies, em que μ e σ são a média e a variância, respectivamente. Preston estabeleceu categorias duplicadas de abundância (1, 2, 4, 8, 16, e assim por diante) e construiu a distribuição da abundância nessas categorias. Essa clas-

sificação das espécies em classes de abundâncias duplicadas efetivamente transforma os dados para um logaritmo na base 2. Dessa forma, tomando uma amostra grande e transformando as classes de abundância por log na base 2, Preston estendeu a log séries de Fisher a distribuição lognormal. Ele provou que variando o tamanho da amostra, n , a distribuição log series de Fisher somente se ajusta aos dados se n for pequeno e, à medida que se aumenta n , mais e mais da distribuição lognormal era revelada, fazendo com que a classe modal se desloque para o interior da distribuição. A moda é eventualmente revelada, resultando no decrescimento na contagem de espécies nas categorias de espécies raras. Na figura 2.3 reconstruímos as distribuições da abundância dos dados de mariposas ([205]), que dão suporte à previsão da existência de uma moda interior, que vai se revelando à medida que as coletas foram aumentando com o passar dos anos. Note que a log series de Fisher é somente a cauda da distribuição lognormal.

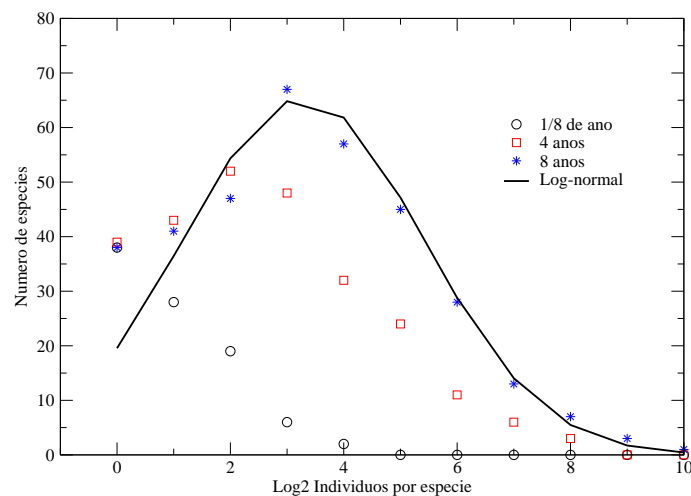


Figura 2.3 Distribuição da abundância de espécies de mariposas na estação de campo Rothamsted Experimental Station, Inglaterra. A medida que o levantamento de mariposas capturadas com armadilhas de luz na estação de campo foi estendido ao longo dos anos, a distribuição de indivíduos por espécie vai se tornando lognormal, como Preston previu. Dados reconstruídos de Hubbell (2001).

Desde a descoberta de Preston, um grande número de distribuições de abundância de espécies têm sido ajustadas pela lognormal [16, 166]. Em censos de comunidades, a distribuição lognormal de fato se ajusta aos dados com notável precisão [132]. Uma explicação para esse

fato pode ser o reflexo da tendência de processo exponencial influenciado por vários fatores independentes [125, 9]. Por outro lado, a forma da distribuição relativa de abundância de espécies pode emergir da natureza das interações entre organismos e seus meios ambientes, e isso leva a tentativa de identificar os processos ecológicos que são responsáveis pela variação da abundância [116, 170, 176].

Mais de 50 anos depois da descoberta de Preston, os tamanhos amostrais de algumas comunidades aumentaram muito e a distribuição de espécies raras se tornou mais bem conhecida. Agora, a distribuição lognormal está sendo ajustada raramente aos dados de comunidades ecológicas. Com o aumento das frequências de espécies raras, a cauda esquerda do histograma tornou-se mais pesada do que a da lognormal, fazendo-a não se ajustar significativamente à relativa abundância de espécies. Entretanto, acontece algo curioso, a distribuição lognormal truncada da moda para frente, ainda continua sendo bem ajustada às frequências que se encontram ao lado direito da moda. Esse fenômeno é exemplificado pela distribuição de abundância relativa de pássaros Britânicos (figura 2.4, [61, 70]). A cauda do lado direito é perfeitamente ajustada pela distribuição lognormal e a falta de ajuste do lado esquerdo é imediatamente aparente. Esse resultado indica então que as distribuições log series de Fisher e a lognormal de Preston sejam casos especiais de uma distribuição mais geral. De acordo com Hubbell, essa distribuição mais geral é denominada de distribuição multinomial de soma zero. Essa distribuição é obtida geralmente para grandes amostras de uma comunidade neutra, em que todos os indivíduos estão sujeitos à equivalência ecológica [10]. Essa nova distribuição será discutida na próxima seção. Antes de apresentarmos aqui, precisamos entender um pouco de modelagem matemática da uma comunidade ecológica que explicita as regras demográficas das populações naturais.

2.4 Teoria neutra da biodiversidade em uma metacomunidade

O estudo da Teoria Neutra teve início em 1960 com o surgimento da Eletroforese em gel, que revelou uma grande quantidade de variação molecular em populações naturais. A teoria neu-

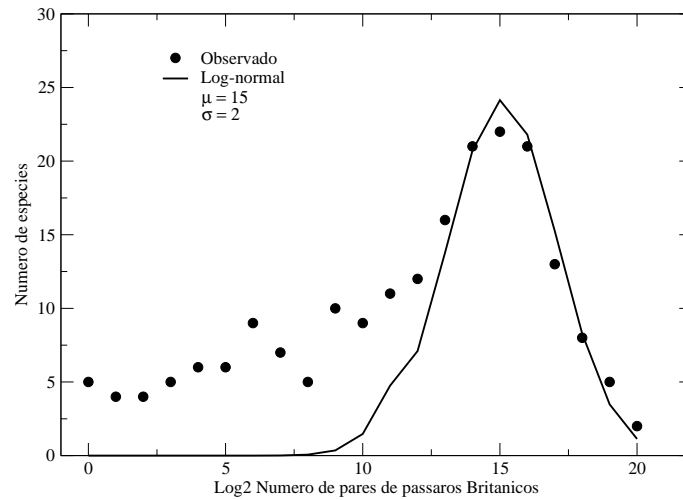


Figura 2.4 Distribuição da abundância de pássaros Britânicos. Note que a distribuição lognormal não se ajusta às frequências das classes de espécies raras e extremamente raras. Gráfico reconstruído de Hubbell 2001.

tra de alelos da evolução molecular foi a explicação proposta, em que variantes seletivamente neutros (alelos) surgem por mutação e então flutuam aleatoriamente em abundância [104]. Recentemente os fundamentos da teoria neutra da biodiversidade e biogeografia de Hubbell [91] teve sucesso em prever padrões de diversidade de árvores em florestas tropicais, além de outras espécies como aves, recifes de corais, de peixes, entre outros [182, 130]. Ele assume que espécies são todas ecologicamente equivalentes, que se originam aleatoriamente e suas abundâncias flutuam aleatoriamente no tempo, como em um passeio aleatório. Isso sugere a possibilidade de aplicações dos modelos da teoria de metacomunidades neutras em diversos conjuntos de ecossistemas. Talvez, a mais importante contribuição da teoria neutra é destacar as regras chaves de limites de dispersão, especiação e deriva ecológica, e que esses processos são capazes de explicar os padrões de diversidade de espécies de uma comunidade ecológica sem assumir a existência de nichos e/ou seleção natural. Avanços nessa teoria ainda têm sido feitos, incluindo efeitos de seleção ou fragmentação da paisagem [21].

Hubbell ao escrever sua teoria geral da biodiversidade e biogeografia baseou-se principalmente nos fundamentos da teoria do equilíbrio da biogeografia de ilhas de MacArthur e Wilson, publicadas entre os anos de 1963 e 1967 [118]. Esses dois últimos pesquisadores examinaram

profundamente as consequências de se assumir uma comunidade ecológica estruturada sobre regras fundamentais, quais sejam: deriva ecológica, migrações aleatórias. Partes de suas teorias foram escritas para explicar uma observação enigmática: Em ilhas quase sempre há menor número de espécies do que em amostras de áreas de mesmo tamanho no interior de continentes. Eles diziam que taxas de extinção em ilhas são maiores porque o tamanho médio das populações é pequeno - populações pequenas estão mais propensas a serem extintas do que populações grandes. Por outro lado, o processo de recolonização e/ou migração em ilhas é muito mais lento que o observado em continentes, onde as espécies se dispersam entre áreas adjacentes. Dada essa hipótese, isto é, grande taxa de extinção sobre uma ilha e baixa taxa de migração, podemos então prever no estado estacionário um número mais baixo de espécies em ilhas do que em áreas de mesmo tamanho sobre um continente. MacArthur e Wilson esboçaram esta ideia de equilíbrio em um gráfico muito conhecido pelos biólogos (figura 2.5).

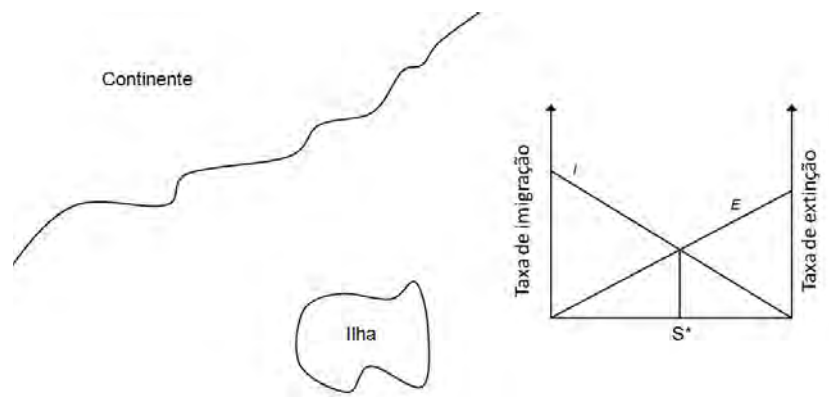


Figura 2.5 Hipótese de equilíbrio de MacArthur e Wilson para explicar o número de espécies sobre ilhas como um equilíbrio dinâmico S^* entre a taxa de imigração de novas espécies para a ilha e a taxa de extinção de espécies já residentes na ilha. I denota a taxa de imigração e E a taxa de extinção.

Em meados dos anos 70, quando muitos cientistas ainda trabalhavam com os modelos baseados em nichos de comunidades ecológicas, Caswell (1976) apresentava uma nova abordagem para a organização da comunidade. Ele explicitava nos modelos de comunidades os processos demográficos de nascimento, morte, e dispersão. Em um desses modelos, as comunidades são coleções de espécies assexuadas e não interagentes (em um mesmo nível trófico),

em que a abundância de cada espécie varia como um passeio aleatório. Assim, quando se soma todas as abundâncias de todas as espécies obtemos o tamanho da comunidade, J , que, nesse caso, flutua aleatoriamente. Novas espécies entram na comunidade por imigração como em um processo de Poisson (isto é, um evento raro) com probabilidade ν por unidade de tempo. Cada nova espécie imigrante se tornava fundador de uma linha de descendentes. Caswell assumiu os processos de nascimento e morte sendo lineares, em que as taxas estocásticas de nascimento e morte per capita, λ e μ , são assumidos como sendo iguais. Em outras palavras, cada população é provável crescer ou decrescer por unidade de tempo. Isso é puro processo de deriva ou passeio aleatório. Logo, a probabilidade de transição de uma população de tamanho N_i possuir o tamanho $N_i - 1$, N_i ou $N_i + 1$ no tempo $t + dt$, são funções lineares de N_i no tempo t , quais sejam:

$$\begin{aligned} P(N_i - 1|N_i) &= \mu N_i \\ P(N_i|N_i) &= 1 - (\mu + \lambda)N_i \\ P(N_i + 1|N_i) &= \lambda N_i \end{aligned}$$

λ e μ devem ser escolhidos bem pequenos, tais que $(\lambda + \mu)N_i < 1$. Em vários casos de ν , os resultados de Caswell se diferiam substancialmente dos padrões empíricos da distribuição de abundâncias. Os problemas com esse modelo de Caswell são mais sérios. Um deles é que o tamanho da comunidade varia sem limites ao longo do tempo. Então, o tamanho da comunidade, J , é uma variável aleatória binomial negativa com média $E(J) = t \rightarrow \infty$ e variância $Var(J) = t(t + 1) \rightarrow \infty$ quando $t \rightarrow \infty$. O segundo maior problema é que o número de espécies na comunidade, S , é uma variável aleatória com distribuição de Poisson com média e variância linearmente proporcional à taxa de colonização de novas espécies por unidade de tempo, ν , e logaritmicamente com o tempo, ou seja, $E(S) = Var(S) = \nu \ln(t + 1)$. Logo, quando $t \rightarrow \infty$ temos que $E(S) \rightarrow \infty$. Esse resultado não é nada razoável porque, em comunidades reais, o número médio de espécies é sempre finito e possível de ser estimado. Mesmo não podendo explicar corretamente o que os dados de pesquisas experimentais produziam, Caswell teve papel fundamental na fundamentação teoria neutra das comunidades, devido ao fato de ele ter sido uma das primeiras pessoas a explicitar os processos demográficos de nascimento, morte,

dispersão e especiação. Isto foi uma grande inovação na modelagem ecológica que contribuiu muito para um entendimento mais preciso dos padrões produzidos pelas comunidades reais.

2.4.1 O princípio da saturação de uma comunidade ecológica e a dinâmica de soma zero

Em pesquisas feitas por ecologistas de comunidades, nota-se que o espaço é um fator limitante. O que se vê é o limite de recursos disponíveis por unidade de área impondo algum limite sobre a densidade de organismos competidores dentro de uma comunidade ecológica com espaço bem definido [15]. Dentro de uma comunidade de espécies competidoras troficamente similares, o número de organismos por unidade de área parece variar muito pouco (em ordem de magnitude) de um local para o outro, dependendo da demanda de energia das espécies. Preston (1948) estava plenamente consciente deste fato, como também MacArthur e Wilson (1967), que mostraram que o número total de indivíduos em uma comunidade bem definida, J , cresce linearmente com a área, A , ou seja:

$$J = \rho A,$$

em que ρ é a densidade de organismos por unidade de área. Essa relação corrobora com uma grande quantidade de conjuntos de amostras de comunidades [87, 89].

Diante deste fato, Hubbell (2001) definiu um princípio fundamental e geral a respeito das comunidades ecológicas: *grandes áreas de uma paisagem são sempre bioticamente saturadas com indivíduos de uma metacomunidade especificada ou táxon*. Pequenas áreas ou em parte dos recursos disponíveis pode não estar saturado por um curto período de tempo imediatamente após algum distúrbio (como uma catástrofe natural ou dano realizado pelo homem, por exemplo), mas em grandes escalas de área de uma paisagem, como em uma metacomunidade, a superfície é completamente ou permanentemente saturada. Quando um sítio é desocupado devido à perturbação, imediatamente ele é reocupado por uma prole de algum indivíduo localizado em um sítio vizinho. De fato, é impressionante que uma relação linear entre o número de indivíduos em uma comunidade bem caracterizada e a área é universalmente observada, em último caso em paisagens relativamente homogêneas, como no caso da floresta tropical de Barro

Colorado Island.

As implicações dessa relação entre indivíduos e área são mais profundas do que parece. Note que, assumir uma metacomunidade saturada de indivíduos implica que, em uma dada geração, a soma em todas as mudanças nas abundâncias das populações deve sempre ser zero. Quando uma espécie tem sucesso em se reproduzir, uma outra espécie, para compensar, terá que fracassar. Nenhum novo indivíduo pode ser adicionado à paisagem ecológica por nascimento, imigração ou especiação a menos que outro indivíduo tenha morrido. Podemos também justificar essa ideia pelo fato de que a grande maioria das espécies produzem muito mais filhos do que a quantidade que irá sobreviver até chegar à fase adulta, independentemente do tamanho da comunidade. Assim, em um local onde algum distúrbio provoca a morte de um indivíduo abre-se uma vacância na comunidade com recursos disponíveis, esse será rapidamente reocupado por um descendente de alguma espécie. Assim, Hubbell [91] teorizou que *a dinâmica de uma comunidade de indivíduos troficamente semelhantes é um jogo de soma zero*.

Diante disto surge uma pergunta natural, quais devem ser as regras para que a dinâmica de soma zero de uma comunidade gere uma distribuição de abundância relativa de espécies do tipo lognormal? Hubbell respondeu a essa pergunta em 1979 [86], também independentemente respondida por Hughes em 1984 [92]. Ambos elaboraram modelos estocásticos similares para a abundância relativa de espécies. Esses modelos assumem regras de montagens explícitas para a dinâmica das comunidades de soma zero e para os processos de nascimento e morte. Apresentaremos aqui o modelo de Hubbell para mostrar como um modelo simples possibilita simular a distribuição lognormal da abundância relativa de espécies.

2.4.2 Modelagem para a dinâmica de uma metacomunidade sob deriva ecológica de soma zero

Considere uma comunidade saturada de indivíduos, no total de J indivíduos, de diversas espécies seguindo a dinâmica de soma zero. Cada indivíduo ocupa um espaço na rede ou unidade de recurso limitado (ocupa um único sítio) e resiste a ser substituído por outro indivíduo. Eventualmente um indivíduo morre com probabilidade μ e em seguida o sítio é ocupado por uma

prole. Seja N_i a abundância da espécie i na geração atual. Então as probabilidades de transição da abundância da espécie i crescer em um indivíduo, permanecer com a mesma abundância, ou decrescer em um indivíduo são, respectivamente:

$$\begin{aligned} P(N_i - 1|N_i) &= \mu \left(\frac{N_i}{J} \right) \left(\frac{J - N_i}{J - 1} \right) \\ P(N_i|N_i) &= 1 - P(\{N_i - 1|N_i\} \cup \{N_i + 1|N_i\}) \\ &= 1 - [P(\{N_i - 1|N_i\}) + P(\{N_i + 1|N_i\})] = 1 - 2\mu N_i \frac{J - N_i}{J(J - 1)} \\ P(N_i + 1|N_i) &= \mu \left(\frac{J - N_i}{J} \right) \left(\frac{N_i}{J - 1} \right). \end{aligned}$$

Assim, a probabilidade da abundância da espécie i decrescer em um indivíduo é igual a probabilidade de que uma morte ocorra na espécie, $\mu N_i/J$, vezes a probabilidade de que a próxima prole se origine de em uma outra espécie, $(J - N_i)/(J - 1)$.

As espécies nesse modelo neutro são idênticas em seus processos demográficos e competem igualmente. A dinâmica do modelo é, portanto, um passeio aleatório. Por essa razão, Hubbell chamou esse processo de *deriva ecológica* em analogia à deriva genética. Entretanto, o passeio aleatório aqui é limitado devido ao fato de que a soma de todas as abundâncias das espécies é igual a constante J , isto é, a soma de todas as mudanças negativas e positivas nas abundâncias são iguais a zero. J pode ser grande ou pequeno dependendo da densidade de indivíduos ρ e do tamanho da área A . As espécies podem decrescer em abundância até chegar a zero, estado que corresponde à extinção. Por outro lado, uma população i pode atingir a dominância completa, ou monodominância, $N_i = J$. Entretanto, a deriva ecológica de uma espécie que leva à extinção ou a monodominância pode ser um processo de longa duração.

Com esse modelo podemos mostrar que *as distribuições das abundâncias de espécies são "parecidas" com a lognormal se a dinâmica da comunidade obedece ao processo de deriva ecológica de soma zero* [91]. O termo "parecidas" se justifica por causa do fato de que somente a cauda do lado direito da moda da relativa abundância de espécies é bem ajustada pela lognormal, mas a cauda do lado esquerdo, nas categorias das espécies raras, é subestimada pela lognormal. Hubbell (1997) nomeou essa nova distribuição estatística de multinomial de soma zero. Essa distribuição tem propriedades semelhantes à distribuição lognormal de Preston; quando o tamanho da amostra vai crescendo, mais e mais da multinomial de soma zero vai

sendo revelada. Somente quando o tamanho da amostra é grande seremos capazes de distinguir entre a multinomial de soma zero e a lognormal, por causa das frequências do lado esquerdo da moda irem se tornando cada vez maiores.

Qualitativamente falando, não é difícil entender o porquê da abundância relativa de espécies tender a ser parecido com a lognormal ao invés de ser parecido com a normal quando a dinâmica da comunidade é a deriva ecológica de soma zero. Nessas comunidades, existem várias flutuações normalmente distribuídas de espécies sobre suas atuais respectivas abundâncias. Entretanto, as espécies comuns tenderão a flutuar mais em abundância absoluta por que elas se multiplicam e morrem mais por unidade de tempo do que as espécies raras. O fator crítico é que essas espécies flutuam coletivamente obedecendo à regra da soma zero. A deriva ecológica de soma zero proporciona acoplamentos multiplicativos das flutuações entre as espécies. Esse acoplamento produz a distribuição lognormal da abundância relativa de espécies [91].

Exemplos de distribuição lognormal ajustada à abundância relativa de espécies estão sendo publicados cada vez mais [41, 182, 130]. Em seu livro Hubbell (2001) apresenta diversos exemplos, dos quais dois mostradas aqui. O primeiro é de uma comunidade de árvores de Dossel fechado na reserva florestal de Pasoh, Península da Malásia em que a dinâmica de soma zero opera (figura 2.6). O outro conjunto de dados é de uma comunidade de árvores de dossel aberto no bosque da reserva de caça de Mudumalai, na Ghats ocidental, sul da Índia (figura 2.6). Ambos os conjuntos de dados foram amostrados em 50 ha de área. A abundância relativa de espécies de Pasoh tem as categorias de espécies comuns ajustada pela lognormal (para $\log_2(\text{indivíduos por espécie}) \geq 5$), entretanto, as categorias das espécies raras são subestimadas pela lognormal. As frequências das espécies raras assumem valores altos, variando entre 50 e 90 espécies. Ou seja, essa distribuição da abundância relativa de espécies é parecida coma a lognormal. Mudumalai é uma floresta de Dossel aberto com o predomínio de grama e menos de 25% da área coberta por árvores. Em contraste com Pasoh, a floresta de Dossel aberto de Mudumalai não tem a distribuição da abundância relativa de espécies parecidas com a lognormal. A explicação para isso é que a floresta de Mudumalai não é saturada por árvores, violando

assim o princípio fundamental da teoria neutra unificada de Hubbell.

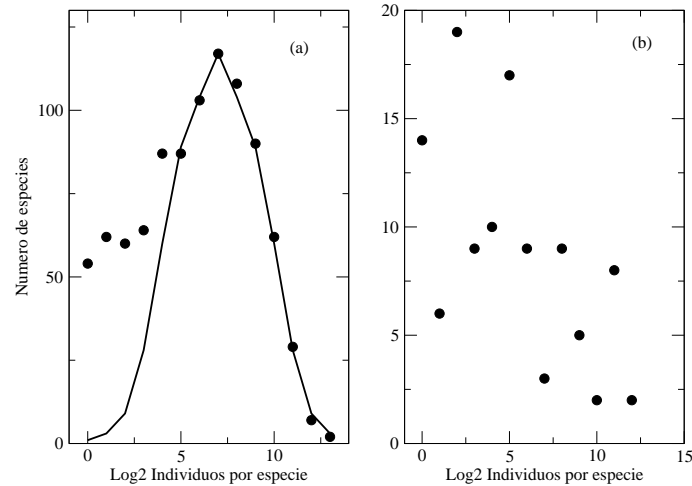


Figura 2.6 (a) Floresta de dossel fechado na Reserva Florestal de Pasoh, Malasia. Distribuições parecidas com a log-normal das abundâncias de árvores em 50 ha. Note o ajuste não significativo da lognormal por oitavas de abundâncias. A existência de muitas espécies raras é outro padrão universal em florestas de dossel fechado. Dados de Manokaran et al. (1993). (b) Distribuição não parecida com a lognormal da abundância de espécies de árvores em 50 ha no bosque na Reserva de Caça de Mudumalai, Ghats Ocidental, Índia. Esta é uma floresta que tem um bosque de grama grossa que sofre queimadas na maioria dos anos. Elefantes também provocam distúrbios. Dados de Sukumar.

Agora iremos discutir o problema de modelagem de uma metacomunidade sob deriva ecológica de soma zero. Antes de apresentarmos o modelo algumas ressalvas serão feitas. A dinâmica da abundância de cada espécie em uma metacomunidade é governada por um processo estocástico absorvente, não ergódico, embora com a dinâmica muito lenta devida ao efetivo efeito estabilizador da lei dos grandes números [91, 102]. Em grandes escalas espaciais e temporais de uma metacomunidade, cedo ou tarde, cada população natural sofrerá extinção, como consequência da existência de um instante de tempo, t , tal que $P(N_t = 0) > 0$. O valor de t pode ser muito grande. Entretanto, uma vez que uma nova espécie surge na paisagem, ela tem o potencial de atingir a monodominância. Note que especiação é o único processo pelo qual a manutenção da diversidade de espécies ocorre na metacomunidade. Incorporar mecanismos

de especiação possibilitou revelar a existência do número fundamental de biodiversidade, θ , que controla não somente a riqueza de espécies, mas também a abundância relativa de espécies na metacomunidade [91]. Nas populações naturais, uma das formas com que novas espécies surgem é através de mutações pontuais raras, que podem se espalhar, podendo-se tornar mais abundantes ou irem à extinção. Especiação por meio de mutações pontuais é a essência da especiação simpátrica. Normalmente a taxa de mutação possui valores no intervalo de 10^{-8} até 10^{-4} . Hubbell mostrou que especiação do tipo mutações pontuais tem consequências diretas na distribuição da riqueza de espécies na metacomunidade e na abundância relativa de espécies [91]. Todavia, existe um equilíbrio da metacomunidade entre especiação e extinção sob deriva ecológica de soma zero. Um estado estacionário de riqueza de espécies e a distribuição da dominância da diversidade irá surgir na metacomunidade conforme as espécies evoluem com o passar do tempo [91]. Levando em consideração essas ideias, podemos elaborar modelos espacialmente explícitos para analisar a dinâmica da metacomunidade de uma forma qualitativamente diferente de muitas teorias ecológicas clássicas [125, 131].

2.4.3 Distribuição multinomial de soma zero e o parâmetro fundamental de biodiversidade

Nessa seção iremos tratar do problema da distribuição de todas as abundâncias das espécies na metacomunidade sob deriva ecológica de soma zero. Seja J_M o tamanho da metacomunidade e seja v a taxa de especiação. Agora, considere tempo discreto e o modelo de não-sobreposição de gerações da dinâmica da metacomunidade. Nós assumiremos que a metacomunidade é tão grande que a amostragem com reposição é uma boa aproximação para o processo discreto de deriva ecológica na metacomunidade sob dinâmica de soma zero. Por simplicidade, considere um único indivíduo capaz de se reproduzir. Seja n_i^t a abundância da espécie i na geração t . Então, sob deriva ecológica, a distribuição de probabilidade de transição das abundâncias de todas as espécies na metacomunidade na geração $t + 1$, dado que é conhecido a distribuição de probabilidade de transição das abundâncias de todas as espécies no instante t , é dada por uma

multinomial de acordo com a função:

$$P(n_1^{t+1}, n_2^{t+1}, \dots, x_1, x_2, \dots, n_1^t, n_2^t, \dots) = \frac{J_M!}{\prod_i n_i^{t+1}! \prod_k x_k!} \prod_i \left[\frac{n_i^t (1-v)}{J_M} \right]^{n_i^{t+1}} \cdot \prod_k v^{x_k},$$

em que n_i^{t+1} denota a abundância da i -ésima espécie já existente e x_k a abundância da k -ésima espécie proveniente por especiação.

Essa distribuição multinomial implica que, em princípio, um processo Markoviano específico existe para o passeio aleatório de soma zero. Por outro lado, o processo é extremamente complexo. Uma estratégia alternativa para analisar esse problema é encontrar a distribuição da dominância da diversidade na metacomunidade quando ela estiver no estado estacionário, isto é, quando houver equilíbrio entre especiação e extinção. O caminho para isso é calcular a probabilidade incondicional quando $t \rightarrow \infty$ de todas as possíveis configurações da abundância relativa de espécies em uma amostra de J indivíduos retirada aleatoriamente da metacomunidade. Para isso, nós consideraremos a amostra de J escrita da forma $\{a, b, c, \dots\}$, em que cada configuração implica que existem a indivíduos de um tipo de espécie, b indivíduos de uma segunda espécie diferente e assim por diante. As ordens das configurações não são importantes, isto é, $\{a, b, c, \dots\} = \{c, b, a, \dots\}$. Então, as possíveis configurações podem ser escritas da seguinte forma: $\{J\}$, $\{J-1, 1\}$, $\{J-2, 2\}$, $\{J-2, 1, 1\}$, $\{J-3, 3\}$, $\{J-3, 2, 1\}$, $\{J-3, 1, 1, 1\}$, ..., $\underbrace{\{1, 1, 1, \dots, 1\}}_J$. O número de tais configurações é igual ao número de partições de J entre inteiros positivos (veja Abramowitz e Stegun (1965) para maiores detalhes). Em equilíbrio, por definição, não existe mudança na abundância esperada de espécies representadas por 1, 2, 3, ... indivíduos de uma geração para outra. Nós iremos fazer uso desse fato para analisar o problema.

Na sequência da análise do problema consideremos a situação mais simples, em que vamos escrever a probabilidade de dois indivíduos retirados aleatoriamente da metacomunidade sejam da mesma espécie na geração $t+1$, como função da mesma probabilidade na geração t . Uma ressalva é feita aqui, uma mutação pontual gera uma espécie completamente diferente de qualquer outra espécie que habita, ou que habitou, a metacomunidade (ou seja, não há mutação reversa). Inicialmente, se dois indivíduos são da mesma espécie, então, nenhum indivíduo gerado é de uma nova espécie com probabilidade $(1-v)^2$. Além disso, na expressão final da

probabilidade procurada, temos que levar em conta a possibilidade de os indivíduos terem os mesmos pais na geração anterior ou não. A probabilidade de eles terem o mesmo pai é igual a $1/J_M$, porque obviamente o primeiro indivíduo na amostra tem pai e a probabilidade do segundo indivíduo na amostra ter os mesmos pais é igual ao valor mencionado. Por outro lado, eles podem ser filhos de pais diferentes, mas de uma mesma espécie, que, por sua vez, possuem um parente ancestral comum em alguma geração anterior, já que todos indivíduos de uma dada espécie podem ter traçados seus ancestrais de volta até um ancestral comum (o evento de especiação original). Portanto, a função de probabilidade recursiva procurada é escrita da seguinte forma:

$$P_2^{t+1} = (1 - v)^2 \left[\frac{1}{J_M} + \left\{ 1 - \frac{1}{J_M} \right\} P_2^t \right].$$

Quando a metacomunidade atinge o equilíbrio da dominância da diversidade, então não existirá nenhuma mudança nas probabilidades de uma geração para a outra, isto é, $P_2^{t+1} = P_2^t = P_2$. Resolvendo para P_2 temos

$$P_2 = (1 - v)^2 \left[\frac{1}{J_M} + \left\{ 1 - \frac{1}{J_M} \right\} P_2 \right],$$

daí obtemos

$$P_2 \left[1 - \left\{ 1 - \frac{1}{J_M} \right\} (1 - v)^2 \right] = \frac{(1 - v)^2}{J_M},$$

e por fim

$$P_2 = \frac{(1 - v)^2}{J_M - (1 - v)^2(J_M - 1)}.$$

Já que a taxa de especiação v é muito pequena, podemos ignorar os termos de alta ordem em v , logo:

$$\begin{aligned} P_2 &= \frac{1 - 2v + v^2}{2J_M v - J_M v^2 + 1 - 2v + v^2} \\ &\cong \frac{1}{1 + 2J_M v}. \end{aligned}$$

Como J_M em geral é um número muito grande e v um número muito pequeno, o produto $J_M v$ tem valor finito. Note que o número $2J_M v$ tem uma importância fundamental na expressão

acima, por isso se dá um símbolo especial para ele, θ . Por isso é denominado de parâmetro fundamental de biodiversidade, $\theta = 2J_M v$. Logo, $P_2 \cong (1 + \theta)^{-1}$.

Vamos agora considerar a probabilidade de retirarmos três indivíduos de uma mesma espécie aleatoriamente da metacomunidade na geração $t + 1$ em uma amostra de $J = 3$ indivíduos. Primeiramente, esses três indivíduos para serem da mesma espécie não podem ter sofrido especiação, o que ocorre com probabilidade $(1 - v)^3$. Todos os três podem ser filhos de um mesmo pai na geração t , evento cuja probabilidade é $(1/J_M)^2$. Ou eles podem ser descendentes de dois pais diferentes com probabilidade $3(J_M - 1)(1/J_M)^2$. Finalmente, eles podem ser descendentes de três pais diferentes, com probabilidade $(J_M - 1)(J_M - 2)(1/J_M)^2$. Essas probabilidades nos dão a seguinte equação recursiva:

$$P_3^{t+1} = (1 - v)^3 \left(\frac{1}{J_M} \right)^2 [1 + 3(J_M - 1)P_2^t + (J_M - 1)(J_M - 2)P_3^t].$$

Novamente, em equilíbrio não existe nenhuma mudança nas probabilidades de uma geração para a outra, ou seja, $P_3^{t+1} = P_3^t = P_3$. Fazendo cálculos semelhantes aos feitos acima, obtemos:

$$P_3 \cong \frac{2!}{2 + 2J_M v} P_2 = \frac{2!}{(1 + \theta)(2 + \theta)}.$$

Por indução nós encontramos que a probabilidade de se retirar J indivíduos todos da mesma espécie é dada pela expressão:

$$P_J \cong \frac{(J - 1)!}{(1 + \theta)(2 + \theta) \dots (J - 1 + \theta)}.$$

Entretanto, essa é a probabilidade de que uma amostra aleatória de tamanho J indivíduos contenha justamente uma única espécie. Note que em todos componentes do denominador o parâmetro de biodiversidade aparece.

Conhecida a probabilidade de se retirar uma amostra de J indivíduos, todos da mesma espécie, uma pergunta surge naturalmente: qual a probabilidade de termos uma configuração de multiespécies entre J indivíduos na amostra? O caso mais simples seria encontrarmos a probabilidade de que em uma amostra aleatória de J indivíduos contenha $J - 1$ indivíduos de uma espécie, e um indivíduo de uma segunda espécie, isto é, o evento $\{j - 1, 1\}$. Para uma única realização desse evento a probabilidade é $F_{J-1} - F_J$. A justificativa é a seguinte: retirando-se

uma amostra de J indivíduos, a probabilidade dos $J - 1$ primeiros indivíduos retirados serem da mesma espécie e o último ser de outra espécie (configuração $\{a, a, \dots, a, b\}$) é igual a probabilidade de se ter $J - 1$ indivíduos da mesma espécie numa amostra de tamanho $J - 1$ descontado da probabilidade de se ter J indivíduos da mesma espécie numa amostra de tamanho J (o último indivíduo pode ser da mesma espécie dos demais). Note que existem J possibilidades de ordenar os elementos do evento $\{J - 1, 1\}$ na amostra e todas as configurações são equiprováveis, logo

$$\begin{aligned}
 P(\{J - 1, 1\}) &= J(F_{J-1} - F_J) \cong J \left(\frac{(J-2)!}{(1+\theta)(2+\theta)\dots(J-2+\theta)} \right. \\
 &\quad \left. - \frac{(J-1)!}{(1+\theta)(2+\theta)\dots(J-1+\theta)} \right) \\
 &= J \left(\frac{(J-2)!(J-1+\theta)}{(1+\theta)(2+\theta)\dots(J-2+\theta)(J-1+\theta)} \right. \\
 &\quad \left. - \frac{(J-1)!}{(1+\theta)(2+\theta)\dots(J-1+\theta)} \right) \\
 &= J \left(\frac{(J-1)! + (J-2)!\theta - (J-1)!}{(1+\theta)(2+\theta)\dots(J-1+\theta)} \right).
 \end{aligned}$$

Finalmente

$$P(\{J - 1, 1\}) \cong \frac{J(J-2)!\theta}{(1+\theta)(2+\theta)\dots(J-1+\theta)}.$$

Essa fórmula vale para $J \geq 3$ e para $J = 2$ a probabilidade é $P(\{1, 1\}) = 1 - P(\{2\}) = \theta/(1 + \theta)$.

Como um exemplo da eficiência dessa fórmula consideremos o caso da configuração mais simples para $J = 3$, $\{2, 1\}$, que pode ter sua probabilidade facilmente calculada, qual seja:

$$P(\{2, 1\}) \cong \frac{3(3-2)!\theta}{(1+\theta)(2+\theta)} = \frac{3\theta}{(1+\theta)(2+\theta)}.$$

A probabilidade de qualquer outra configuração ser encontrada em um caminho similar e nós ilustraremos isso pela consideração do caso em que se tem duas espécies diferentes em uma amostra de tamanho $J = 4$. Existem duas configurações possíveis: $\{3, 1\}$ e $\{2, 2\}$. Mostraremos o cálculo da probabilidade da segunda configuração, em que quatro indivíduos retirados aleatoriamente na geração $t + 1$ dois são de um tipo de espécie e os outros dois de outro tipo (probabilidade $P(\{2, 2\})$). Inicialmente notamos que nenhum indivíduo pode ser um mutante e, além

disso, eles poderão ser descendentes de quatro parentes diferentes (de configuração $\{2, 2\}$), ou serão de três parentes diferentes (de configuração $\{2, 1\}$) com uma única espécie transmitida de algum parente duas vezes, finalmente pode ser de dois parentes diferentes, ambos transmitidos duas vezes. Então, a probabilidade desses vários eventos é dada por:

$$\begin{aligned} P(\{2, 2\}) &= (1 - v)^4 (J_M)^{-3} [(J_M - 1)(J_M - 2)(J_M - 3)P^t(\{2, 2\}) \\ &\quad + 2(J_M - 1)(J_M - 2)P^t(\{2, 1\}) \\ &\quad + 3(J_M - 1)P^t(\{1, 1\})], \end{aligned}$$

eliminando os termos de baixa ordem em J_M , alta ordem em v e tomando $t \rightarrow \infty$ obtemos:

$$P(\{2, 2\}) \cong \frac{1}{3 + \theta} P(\{2, 1\}) = \frac{3\theta}{(1 + \theta)(2 + \theta)(3 + \theta)}.$$

Para mostrar esse resultado façamos a distributiva e analisemos cada termo da fórmula quando a metacomunidade está em equilíbrio, J_M é grande e v pequeno, logo:

$$\begin{aligned} P(\{2, 2\}) &= \underbrace{(1 - v)^4 (J_M)^{-3} (J_M - 1)(J_M - 2)(J_M - 3)P(\{2, 2\})}_{\rightarrow (1 - 6J_M^{-1} - 4v)P(\{2, 2\})} \\ &\quad + \underbrace{2(1 - v)^4 (J_M)^{-3} (J_M - 1)(J_M - 2)P(\{2, 1\})}_{\rightarrow 2J_M^{-1}P(\{2, 1\})} \\ &\quad + \underbrace{3(1 - v)^4 (J_M)^{-3} (J_M - 1)P(\{1, 1\})}_{\rightarrow 0}, \end{aligned}$$

então:

$$\begin{aligned} P(\{2, 2\}) &\approx \frac{2}{J_M[6J_M^{-1} + 4v]} P(\{2, 1\}) = \frac{2}{6 + 2\theta} P(\{2, 1\}) \\ &= \frac{1}{3 + \theta} P(\{2, 1\}). \end{aligned}$$

Na segunda configuração, em que três indivíduos são de uma espécie e um único indivíduo de outra espécie na amostra de tamanho $J = 4$ temos que

$$P(\{3, 1\}) = \frac{8\theta}{(\theta + 1)(\theta + 2)(\theta + 3)}.$$

Dando continuidade, a fórmula generalizada da probabilidade de uma configuração de S espécies com n_1, n_2, \dots, n_S indivíduos numa amostra de tamanho $J = \sum_{i=1}^S n_i$ foi obtida por indução

matemática por Karlin e McGregor [96], qual seja:

$$P(S, n_1, n_2, \dots, n_S) = \frac{J! \theta^S}{1^{\phi_1} 2^{\phi_2} \dots J^{\phi_J} \phi_1! \phi_2! \dots \phi_J! \prod_{k=1}^J (\theta + k - 1)},$$

em que ϕ_i é o número de espécies que tem i indivíduos na amostra de tamanho J .

Para encerrar, nós mostraremos a probabilidade de outra configuração relevante, em que se tem J espécies diferentes em uma amostra de J indivíduos (configuração $\{1, 1, \dots, 1\}$) que é obtida facilmente pela fórmula acima:

$$P(S = J, n_1 = 1, n_2 = 1, \dots, n_J = 1) = \frac{J! \theta^J}{\prod_{k=1}^J (\theta + k - 1)}.$$

2.5 A relação espécie-área

Dentro da ecologia das comunidades, a relação espécie-área é um dos maiores e mais fundamentais temas conhecidos. É uma ferramenta muito útil para nos dar respostas a respeito do estado em que se encontra a biodiversidade em nosso planeta e em suas regiões, nos ajudando a estabelecer metas para sua preservação e manutenção. A taxa crescente do acúmulo de espécies com o crescimento da área de observação de indivíduos pode ser posto como um simples corolário do princípio de que as grandes comunidades são sempre saturadas bioticamente por indivíduos troficamente semelhantes. Entretanto, a relação espécie-área é mais profunda de ser analisada do que parece ser, temos que levar em consideração na análise do problema os aspectos qualitativos e quantitativos envolvidos no tema [91, 154].

O mais antigo dos estudos empíricos da relação espécie-área data de 1859, ano que Watson [185] publicou a curva espécie-área para plantas vasculares da Grã-Bretanha (figura 2.7). Watson encontrou uma relação linear entre o logaritmo do número de espécies presentes em relação ao logaritmo da área amostral, em que essas áreas variam de uma milha quadrada até toda Grã-Bretanha. Dentro de uma paisagem homogênea, a lei de potências, $S \sim A^z$, é o padrão mais comum que se encontra sobre escalas regionais, em que S é o número total de espécies encontradas numa área geográfica A e o expoente z é a inclinação da reta no plano $\log(S) \times \log(A)$ [66, 206, 154]. Uma literatura bem conhecida sobre a relação $S \sim A^z$ é encontrada no artigo

de Arrhenius (1921) que descreveu em termos das relações espécie-área a estrutura espacial da distribuição das espécies no meio ambiente [1]. Anos após essa publicação, as relações espécie-área têm sido objeto de pesquisas empíricas e teóricas de diversos autores. Resultados recentes mostram um amplo espectro de resultados possíveis sobre os processos envolvidos na geração da diversidade de espécies [36, 115, 148, 113, 41, 146, 20]. Todavia, há muito tempo já se conhece bem que quanto maior é a área, maior é a biodiversidade [205, 36, 154]. Alguns estudos empíricos reforçam a veracidade do ajuste da lei de potências à distribuição da quantidade de espécies em relação à área e, adicionalmente, sugerem que o expoente z é menor que 0.72 [8, 154]. Outra característica das grandes áreas é que elas contêm uma grande variedade de habitats.

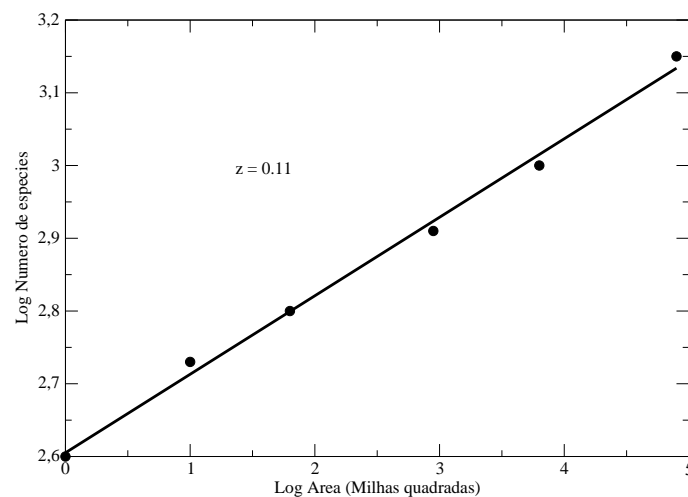


Figura 2.7 Curva espécie-área de Watson para plantas vasculares da Grã-Bretanha, o acumulo de espécies foi iniciado em um ponto do Condado de Surrey, Sul da Grã-Bretanha. Figura reconstruída de Rosenzweig [154].

Recentemente, Harte et al. [78] mostraram que a lei de potência de Arrhenius implica em auto-similaridade na distribuição da abundância de espécies, isto quer dizer que se tomarmos duas áreas quaisquer de uma comunidade mantendo uma razão constante de área, a razão do número de espécies também será invariante. Harte et al. assumiram que a lei de potência de Arrhenius detém todas as escalas espaciais, assim ele poderia deduzir a distribuição de

abundância relativa de espécies por uma inclinação, ou pelo expoente z . Entretanto, existe um grande problema nessa hipótese. O problema é que auto-similaridade nas relações espécie-área não é mantida para todas as escalas espaciais. Como foi mostrado por Rosenzweig (1995), em uma revisão de um grande número de relações de espécie-área, a forma da curva espécie-área muda como função da escala espacial. Variando a área de uma escala local até uma escala global, as relações espécie-área são trifásicas. A lei de potência de Arrhenius é, portanto, obtida somente para escalas espaciais intermediárias, não para escalas locais (como em uma ilha próxima a um continente) e nem para escalas globais como as de um continente [91, 154]. Um exemplo bem conhecido é a curva em forma de sigmoide apresentada por Preston (1960), do logaritmo do número de espécies de pássaros observados pelo logaritmo da área, que vai de um acre até a área do mundo todo (figura 2.8). Em pequenas áreas contínuas notamos uma linha curvilínea que vai se tornando achatada até se tornar linear sobre escalas intermediárias (escala regional) e, finalmente, torna-se íngreme mais uma vez para grandes escalas espaciais (intercontinentais) até a área do mundo todo ser incluída.

Qualitativamente podemos explicar a natureza trifásica da curva espécie-área da seguinte forma: em várias escalas locais, quando os indivíduos são coletados um por um, a curva espécie-área é muito sensível às espécies comuns e raras; por outro lado, em escalas regionais até escalas subcontinentais, a taxa de espécies encontradas depende muito menos da abundância relativa de espécies, e mais sobre taxas de especiação, dispersão, extinção dentro dos limites geográficos; em grandes áreas intercontinentais, as espécies se acumulam rapidamente quando as barreiras de dispersão são cruzadas—barreiras entre diferentes regiões biogeográficas com longas histórias evolucionárias separadas [154]. Em geral, quando se colhe amostras entre barreiras de dispersão é sempre esperado que a curva espécie-área se torne íngreme por causa do número de novas espécies que cresce abruptamente. Outro aspecto da curva espécie-área é uma inflexão da curva separando as áreas amostrais em escalas do tamanho de regiões até áreas muito grandes, em que a curva muda de concavidade, passando de convexa para côncava (se inclina para cima). Este ponto de inflexão é o comprimento da correlação dos processos biogeográficos. O comprimento da correlação é uma medida muito importante em ecologia,

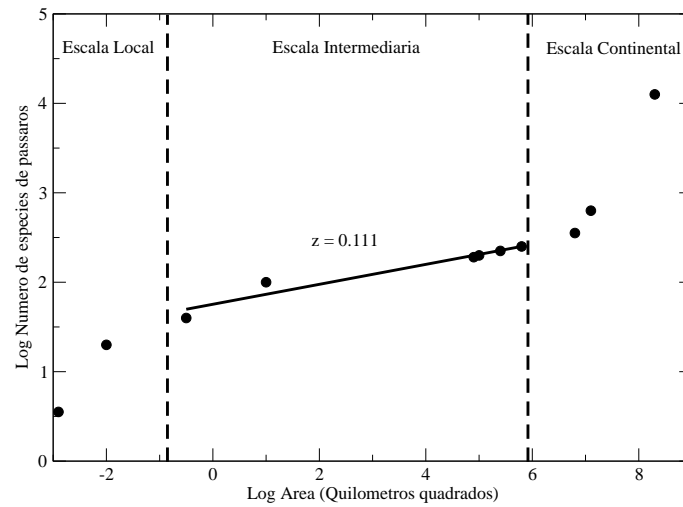


Figura 2.8 Curva espécie-área para a fauna aviária do mundo, abrangendo escalas espaciais de menos de um acre até a superfície da Terra. A curva em forma de sigmoide sugere que as unidades amostrais mudam com o crescimento da área amostral, de indivíduos até intervalos de espécies e até reinos biogeográficos diferentes em local, regional até subcontinental e, finalmente, até escalas espaciais intercontinentais. Dados de Preston (1960).

porque ela especifica o comprimento de escala natural dos processos dinâmicos de especiação-dispersão-extinção, ou seja, que define o quão grande é a unidade natural da biogeografia evolucionária sobre a metacomunidade.

Finalizaremos as discussões sobre a relação espécie-área considerando grandes escalas espaciais, maiores que o comprimento de correlação dos processos biogeográficos, L – maiores que o valor da área do ponto de inflexão na curva espécie-área (aonde ela se torna íngreme) – nota-se que os processos biogeográficos tornam-se cada vez menos correlacionados à medida que a escala espacial excede a distância que separa dinamicamente as regiões biogeográficas independentes (Rosenzweig 1995). Todavia, L é um número e um conceito realmente importante, porque ele mede e define o comprimento de escala natural de um processo biogeográfico pelos quais os eventos que ocorrem na metacomunidade são conectados dinamicamente e evolutivamente. Esse é um número especialmente importante para biologia da conservação, porque ele quantifica o tamanho e a região dentro das quais a biodiversidade da metacomunidade evolui. Estudos extensivos de simulações indicam que o ponto de inflexão da curva espécie-área sem-

pre ocorre logo após a área amostral atingir o valor correspondente a L^2 [91]. Para se encontrar o ponto de inflexão basta construir uma reta tangente à curva espécie-área com mesma inclinação tanto para escalas intermediárias quanto para escalas grandes. A interseção das retas tangentes define o ponto de inflexão na curva espécie-área.

2.5.1 A curva espécie-indivíduos e a relação entre θ e α de Fisher

Vamos focar agora em uma parte interessante da teoria neutra das relações espécie-área, a relação entre os parâmetros θ e α de Fisher. Vamos mostrar que em um caso limite, θ é assintoticamente idêntico ao α de Fisher. Inicialmente vamos explicitar a expressão matemática para o número esperado de espécies como função do número de indivíduos em uma amostra aleatória de uma metacomunidade em equilíbrio, sujeita à deriva ecológica de soma zero. Seja J o tamanho da amostra para a área de levantamento, assim $J = \rho A$, em que A é a área ocupada pelos J indivíduos e ρ a densidade média de indivíduos por unidade de área. Essa relação também vale para a metacomunidade, $J_M = \rho A_M$, e nós podemos escrever o número fundamental de biodiversidade, θ , na forma $\theta = 2\rho A_M v$, ou seja, θ é uma função linear da área e da densidade de organismos na metacomunidade. Assumindo que não há limites de dispersão, a teoria unificada de Hubbell faz uma simples previsão para o acúmulo de espécies por indivíduos e a curva espécie-área. Notemos que a probabilidade $P(S, n_1, n_2, \dots, n_s)$ possibilitará o cálculo do valor esperado de espécies numa amostra de J indivíduos escolhidos aleatoriamente. Logo, para $J = 1$, o número esperado de espécies é trivial (θ/θ). Na sequência, para $J = 2$ a probabilidade de se ter dois indivíduos de uma única espécie é igual a $1/(1 + \theta)$ e a situação complementar, de termos dois indivíduos de espécies diferentes, ocorre com probabilidade $\theta/(1 + \theta)$. Portanto, o número esperado de espécies em uma amostra contendo dois indivíduos é a média ponderada, dada pela fórmula da esperança condicional:

$$\begin{aligned} E(S|\theta, J = 2) &= E(S = 1|\theta, J = 2) + E(S = 2|\theta, J = 2) \\ &= 1 \cdot \left(\frac{1}{\theta + 1}\right) + 2 \cdot \left(\frac{\theta}{\theta + 1}\right) \\ &= \frac{\theta + 1}{\theta + 1} + \frac{\theta}{\theta + 1} = \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta + 1}. \end{aligned}$$

No caso de $J = 3$ o valor esperado é dado abaixo:

$$\begin{aligned}
E(S|\theta, J = 3) &= E(S = 1|\theta, J = 3) + E(S = 2|\theta, J = 3) + E(S = 3|\theta, J = 3) \\
&= 1 \cdot P(S = 1, n_1 = 3) + 2 \cdot P(S = 2, n_1 = 2, n_2 = 1) \\
&\quad + 3 \cdot P(S = 3, n_1 = 1, n_2 = 1, n_3 = 1) \\
&= 1 \cdot \frac{2!}{(\theta + 1)(\theta + 2)} + 2 \cdot \frac{3!\theta^2}{1^1 2^1 3^0 1! 1! 0! (\theta + 1 - 1)(\theta + 2 - 1)(\theta + 3 - 1)} \\
&\quad + 3 \cdot \frac{3!\theta^3}{1^3 2^0 3^0 3! 0! 0! (\theta + 1 - 1)(\theta + 2 - 1)(\theta + 3 - 1)} \\
&= \frac{2}{(1 + \theta)(2 + \theta)} + \frac{6\theta}{(\theta + 1)(\theta + 2)} + \frac{3\theta^2}{(\theta + 1)(\theta + 2)} \\
&= \frac{\theta^2 + 3\theta + 2}{(\theta + 1)(\theta + 2)} + \frac{3\theta + 2\theta^2}{(\theta + 1)(\theta + 2)} \\
&= \frac{\theta}{\theta} + \frac{2\theta + \theta^2}{(\theta + 1)(\theta + 2)} + \frac{\theta + \theta^2}{(\theta + 1)(\theta + 2)} \\
&= \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta + 1} + \frac{\theta}{\theta + 2}.
\end{aligned}$$

Portanto, podemos mostrar utilizando indução matemática que para um J arbitrário o seguinte modelo teórico da distribuição da relação espécie-indivíduo [48]:

$$\begin{aligned}
E(S|\theta, J) &= \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta + 1} + \frac{\theta}{\theta + 2} + \dots + \frac{\theta}{\theta + J - 1} \\
&= \sum_{k=1}^J \frac{\theta}{\theta + k - 1}.
\end{aligned}$$

Essa é o número esperado de espécies em função do número de indivíduos amostrados aleatoriamente no estado de equilíbrio da metacomunidade obedecendo à deriva genética de soma zero e dispersão ilimitada. Além disso, a expressão acima especifica a esperada taxa de adição de novas espécies em função dos novos indivíduos que são coletados um por um, ou seja, $\theta/(\theta + J - 1)$. Uma conversão natural que podemos fazer é substituir J por ρA , assim obtemos a esperança do número de espécies em função da área, $E(S|\theta, \rho, A) = \sum \theta/(\theta + \rho A - 1)$. Essa fórmula somente pode ser aplicada para amostragem com reposição em um contexto espacial em que não há limites de dispersão dos indivíduos. Por outro lado, notemos que a série $\sum_{k=1}^J \frac{\theta}{\theta + k - 1}$ diverge quando $J \rightarrow \infty$. Divergência é perfeitamente aceitável, porque um infinito número de indivíduos pode acomodar infinitas espécies; sucessivamente, espécies raras

são adicionadas à uma taxa decrescente a medida que o número de indivíduos cresce, ou seja, $\lim_{J \rightarrow \infty} \frac{\theta}{\theta + J - 1} = 0$. Além disso, o gráfico da relação espécies-indivíduos não possui nenhuma assíntota.

Agora, através da deriva ecológica de soma zero de Hubbell e do número fundamental de biodiversidade θ nós podemos mostrar que a equação para a curva de espécies-indivíduo na metacomunidade proporciona uma justificativa para o parâmetro α de Fisher. Essa justificativa surge por meio de aproximação. Para se mostrar a equivalência de α com θ vamos relembrar das fórmulas de Fisher para o total de espécies $S(\alpha) = \alpha[-\ln(1-x)]$ de um conjunto contendo um total de $J = \alpha x / (1-x)$ indivíduos. Com uma simples manipulação algébrica da equação de J obtemos $x = J / (\alpha + J)$ e fazendo a substituição na fórmula de $S(\alpha)$, temos:

$$S(\alpha) = \alpha \cdot \ln\left(1 + \frac{J}{\alpha}\right).$$

Essa manipulação reduz o número total de espécies a uma fórmula simples proporcional ao α de Fisher. Em princípio, esse resultado também vale para uma metacomunidade em que os indivíduos não possuem limites para dispersão, ou seja, $S(\alpha) = \alpha \ln(1 + J_M / \alpha)$. Assim, $S(\alpha)$ torna-se assintoticamente $\alpha \cdot \ln(J_M / \alpha)$.

Outro resultado bem conhecido proveniente da teoria neutra é a curva de espécies-indivíduos que assume a seguinte forma:

$$S(\theta) \approx 1 + \theta \cdot \ln\left(1 + \frac{J_M - 1}{\theta}\right).$$

Esse resultado surge naturalmente da teoria devido à especificação da taxa de adição de novas espécies, $\frac{\theta}{\theta + J - 1}$, que vai decrescendo a medida que o tamanho da amostra cresce. Note que $S(0) = 1$ para $J \geq 1$ qualquer. Se $\theta > 0$, $S(\theta) = 1$ quando $J = 1$ e, para $J > 1$, $S(\theta) \geq 1$. Sendo assim, podemos deduzir o resultado acima escrevendo $S(\theta)$ como segue:

$$S(\theta) = \begin{cases} 1, & \text{se } \theta = 0 \\ 1 + \theta \cdot \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \int_{1+\varepsilon}^J \frac{1}{\theta + x - 1} dx, & \text{se } \theta > 0 \end{cases}$$

Logo, para $\theta > 0$:

$$\begin{aligned} S(\theta) &= 1 + \theta \cdot \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \ln\left(\frac{\theta}{\theta + \varepsilon} + \frac{J - 1}{\theta + \varepsilon}\right) \\ &\approx 1 + \theta \cdot \ln\left(1 + \frac{J - 1}{\theta}\right). \end{aligned}$$

Assim, para $\theta > 0$, aumentando-se o número de indivíduos na metacomunidade, J_M , $S(\theta)$ cresce assintoticamente (a menos de uma unidade) com $\ln(J_M/\theta) \cdot \theta$. Portanto, por meio dessa simples análise das curvas de espécies por indivíduos chegamos a dois resultados relevantes. Primeiro, *quando o tamanho da metacomunidade é muito grande (tendendo ao infinito), isto implica que o parâmetro α de Fisher é assintoticamente idêntico ao número fundamental de biodiversidade θ : $\alpha \cong \theta = 2J_M v = 2\rho Av$. Segundo, a distribuição da metacomunidade torna-se assintoticamente idêntica à log séries de Fisher. Hubbell propôs esses resultados tendo como base a fórmula de Ewens para o caso de infinitos alelos neutros (Watterson 1974). Nós temos agora uma conexão entre a distribuição log séries de Fisher e a teoria da dinâmica da metacomunidade sobre deriva ecológica de soma zero. Portanto, *se a abundância relativa de espécies é bem descrita pela log séries e α de Fisher, então os dados de uma amostra aleatória da metacomunidade são consistentes com a deriva ecológica de soma zero de Hubbell.**

Na figura 2.9 mostramos a relação entre espécie e indivíduos sobre escalas locais (J pequeno) e escalas regionais (J maior) para quatro ordens de magnitudes de θ sobre escala log – log. Observamos que as curvas são convexas em escalas locais. Aumentando J até escalas regionais, a curva muda de fase, passando a crescer mais lentamente. A justificativa para esse padrão da curva espécie-indivíduo é atribuída ao processo de amostragem das espécies: primeiramente note que todos os indivíduos estão espalhados aleatoriamente no espaço como consequência da estocasticidade no processo de dispersão. Então, ao colher os primeiros espécimes para compor a amostra aleatória o mais provável é que quase todos serão de espécies diferentes, e quanto maior for θ mais provável será todos de espécies diferentes; à medida que o tamanho da amostra, J , vai aumentando as espécies raras são coletadas raramente e as espécies comuns são coletadas facilmente, implicando em um crescimento lento do acúmulo de espécies. Transformando a relação espécie-indivíduo para a relação espécie-área surge em escalas intermediárias o padrão clássico, a lei de potências $S \sim A^z$. Note também que $\lim_{J \rightarrow \infty} \frac{\theta}{\theta + J - 1} = 0$, isto é, espécies raras são adicionadas à amostra a uma taxa decrescente como função do número crescente de indivíduos na amostra. Outra característica do modelo teórico para a relação espécie-indivíduo, a série infinita $\sum_{J=1}^{\infty} \frac{\theta}{\theta + J - 1}$, que diverge quando $J \rightarrow \infty$, ou seja, as curvas teóricas nunca atingem uma assíntota. Divergência é aceitável, porque um número infinito de

espécies pode acomodar um número infinito de indivíduos. As curvas também são muito sensíveis ao número fundamental de biodiversidade θ . Entretanto, quando o tamanho da amostra torna-se grande, as curvas desenhadas em escalas logarítmicas vão se tornando semelhantes em suas inclinações. Porém, as inclinações variam sensivelmente em resposta à variação de θ . As inclinações aumentam à medida que θ cresce até o caso extremo, em que o número de indivíduos é igual ao número de espécies, logo, a inclinação atingirá seu maior valor.

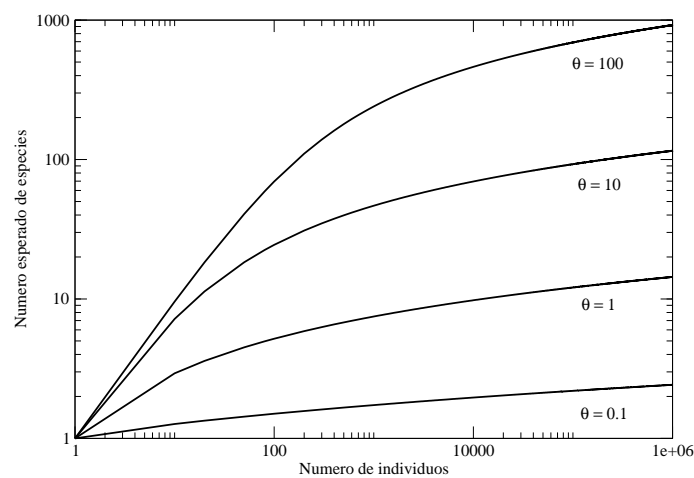


Figura 2.9 Curvas do esperado número de espécies em relação ao número de indivíduos para valores de θ assumindo três ordens de magnitude de 0.1 até 100. Note que essas esperanças são para amostras aleatórias de indivíduos da metacomunidade (sem limites de dispersão). Os indivíduos amostrados podem ser convertido em área fazendo o uso da substituição $J = \rho A$.

2.6 Efeitos da fragmentação da metacomunidade sobre a biodiversidade

A fragmentação de uma metacomunidade é um grande tema dentro da ecologia de relevos e suas consequências têm sido estudadas por diversos autores. Por exemplo Chave e Norden, [32], desenvolveram um modelo no nível de metacomunidade para se estudar as consequências da rápida mudança da biodiversidade de plantas em florestas tropicais, incluindo variabilidade temporal e estruturas espaciais; Bascompte et al., [7], estudaram a persistência de uma única

população à destruição do habitat em um ambiente espacialmente explícito; Roslin e Koivunen, [161], compararam dados de abundância e distribuição da espécie *Aphodius* antes e depois de 15 anos de rápida perda de habitats. Estudos empíricos sugerem que a perda de habitats tem grandes consequências negativas sobre a biodiversidade [71]. Os efeitos negativos da perda de habitats se aplicam às medidas diretas de biodiversidade tais como riqueza de espécies, abundância e distribuição [55, 62, 63, 77, 164, 180, 191]. A perda de habitats também altera as interações das espécies e reduz o número de especialistas, como também reduz o sucesso de dispersão [173, 64, 147]. O processo de fragmentação é a perda de habitats como resultado de distúrbios, que podem ser bióticos ou abióticos. Podemos, também, definir o processo de fragmentação como simplesmente a quebra de habitats sem que haja perda, que significa que um sítio inabitável em um dado instante de tempo pode vir a ser habitável no futuro. Nesse caso denominamos de fragmentação *per se* (na figura 2.10). Por outro lado, a fragmentação *per se* tem efeito mais fraco sobre a biodiversidade que podem ser negativos ou positivos. Além disso, a fragmentação de uma comunidade ecológica pode ser estática, o relevo pode permanecer imutável na forma e quantidade de habitats todo o tempo.

A definição do processo de fragmentação da metacomunidade implica em quatro efeitos sobre os padrões dos habitats: (i) redução na quantidade de habitats; (ii) crescimento no número de partes de habitats; (iii) decréscimo no tamanho dos habitats; (iv) crescimento do isolamento entre habitats. Esses quatro efeitos formam a base da fragmentação de uma metacomunidade. Essas diferenças têm implicações significativas sobre a biodiversidade.

A fragmentação da metacomunidade não causa somente perda de quantidade de habitats, mas cria pequenas partes isoladas e também muda as propriedades dos habitats remanescentes. Existem diversos caminhos para a remoção dos habitats da metacomunidade, resultando em vários padrões espaciais diferentes (figura 2.11). Nesta figura exibimos a metacomunidade composta por oito habitats antes da fragmentação atuar (imagem isolada à esquerda da figura), do lado direito, para onde a flexa aponta, exibimos as cinco possíveis configurações da metacomunidade após a fragmentação ter atuado. Ao lado direito e a cima exibimos a configuração em que a fragmentação remove os habitats centrais da metacomunidade, embora aumente o isola-

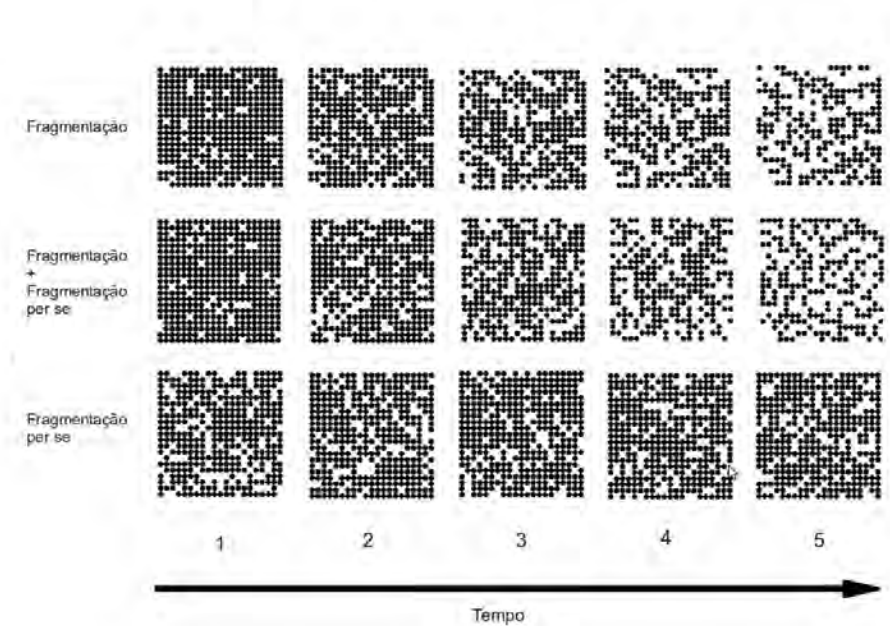


Figura 2.10 O processo de fragmentação dos habitats ilustrados em três casos. A metacomunidade aqui é representada por uma rede quadrada de tamanho linear $L = 20$, que é composta de células de cor preta (sítios habitáveis) e por células de cor branca (sítios perdidos, inabitáveis). No primeiro caso (sequência exibida acima) temos o processo de fragmentação, que faz ocorrer ruptura de habitats contínuos entre partes distintas por meio da perda de habitats; Na sequência central, mostramos o processo fragmentação somada ao processo de fragmentação *per se*, que rompe com habitats contínuos por meio da perda e adicionalmente quebra de habitats; por fim, no processo de fragmentação *per se* ocorre pura quebra dos habitats sem ocorrer perda.

mento médio de cada habitat, mas mantém o tamanho médio de cada habitat; na segunda configuração, logo abaixo da anterior, uma pequena porção de área de alguns habitats é removida, dividindo-os em duas partes, implicando no aumento do número de partes, diminuindo o tamanho médio de cada parte e diminuindo o isolamento médio; uma terceira configuração ocorre quando poucos habitats pequenos da metacomunidade são removidos, diminuindo o número de partes, aumentando o tamanho médio de cada parte, porem mantém o isolamento médio; na sequência, quarta imagem, mostramos a configuração em que cada habitat perde área, mas não é dividido como na situação anterior, permanecendo inalterada a quantidade de habitats, mas o tamanho médio de cada parte diminui e também aumenta o isolamento médio; Por fim, a frag-

mentação faz com que alguns habitats sejam removidos de modo a manter o tamanho médio de cada habitat como era antes da perda, porém o isolamento médio diminui. Como mostra essa figura, a fragmentação da metacomunidade é mais do que perda de habitats, é também uma questão de configuração do espaço, que implica em diferentes efeitos sobre a biodiversidade. Muitos pesquisadores não separam os efeitos de perda de habitats dos efeitos da configuração. Isso pode levar a conclusões ambíguas em relação aos efeitos da configuração dos habitats sobre a biodiversidade, por exemplo Summerville e Crist (2001), [171], realizamos um estudo experimental para avaliar os efeitos da fragmentação de habitat em borboletas. Eles mostraram que várias espécies comuns apareceram não afetada pela fragmentação, no entanto, outras espécies comuns também foram significativamente influenciadas pelo tratamento fragmentação. Swenson e Franklin (2000), [172], também chegaram a essa conclusão.

Os efeitos da fragmentação da metacomunidade sobre a biodiversidade podem ser mais fracos, positivos ou negativos, quando somente o efeito do processo de fragmentação por se ocorre. Os efeitos da fragmentação por se são mais difíceis de serem detectados do que os efeitos da perda de habitats. Por esse motivo, para se detectar os efeitos da fragmentação por se sobre a biodiversidade, os efeitos da perda de habitats deverão ser controlados experimentalmente ou estatisticamente [50]. Estudos empíricos indicam que os efeitos da fragmentação por se são geralmente mais fracos do que os efeitos da perda de habitat [49, 81]. Diferentemente dos efeitos da perda de habitats, estudos empíricos sugerem que os efeitos da fragmentação por se são prováveis de serem tanto negativos quanto positivos. Fragmentação por se tem um efeito negativo porque pode implicar em um grande número de pequenas partes de habitats. Neste caso cada habitat será tão pequeno que pode não ser capaz de sustentar uma população local. Espécies que são incapazes de cruzar uma porção não habitável de território da metacomunidade terão reduzidas suas probabilidades de persistência. Outra causa para os efeitos negativos da fragmentação por se é o efeito das bordas, metacomunidades mais fragmentadas contêm mais bordas para uma dada quantidade de habitats. Isso aumenta a probabilidade de indivíduos deixarem o habitat e entrar na região não habitável. Além disso, existem efeitos negativos de borda devido às interações das espécies. Um exemplo disto é um estudo do cresci-

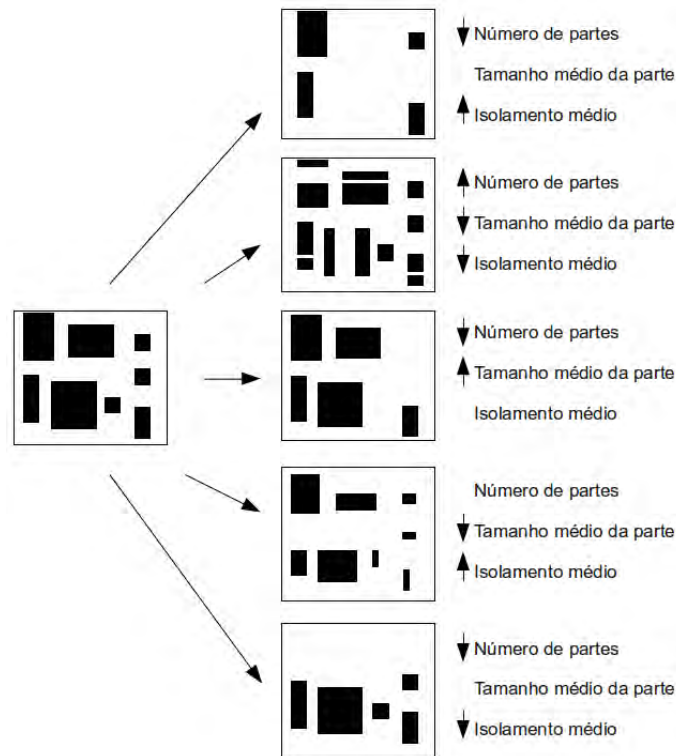


Figura 2.11 Ilustração da perda de habitats resultando de alguns dos três efeitos da fragmentação do habitat sobre os padrões da metacomunidade. Os efeitos esperados são: (i) crescimento do número de partes, (ii) decréscimo do tamanho médio da parte, (iii) crescimento do isolamento médio (distância do vizinho mais próximo). As mudanças são indicadas por flechas. Figura reconstruída de [50].

mento de predação sobre pássaros em florestas com bordas [28].

Efeitos positivos da fragmentação per se dependem fortemente das taxas de movimento relativo de predadores versus presas (ou parasita versus hospedeiro), do *trade-off* entre habilidade competitiva e taxa de movimento, e assincronia de distúrbios [95]. Fahrig (2003), [50], cita quatro possíveis razões para efeitos positivos da fragmentação per se sobre a biodiversidade. O primeiro argumento é a respeito da taxa de imigração, que é uma função da dimensão linear de uma parte de habitat e não da área. Para as espécies que os habitam, a taxa de imigração deve ser maior quando a metacomunidade comporta um grande número de pequenas partes de habitats (grande fragmentação per se) do que quando se compõe de um pequeno número de

grandes partes. Aquelas populações em que a imigração é um fator determinante para as suas densidades se beneficiam da fragmentação *per se*. A segunda razão é a diminuição das distâncias entre as partes, reduzindo o isolamento. Algumas espécies necessitam de mais do que uma parte de habitats para sua persistência na metacomunidade [110]. Por exemplo, anfíbios usam diferentes habitats em seus ciclos de vida, os adultos podem se mover para fora do habitat aonde eles foram criados para os habitat aonde os adultos vivem e, então, retornam para depositar seus ovos. Finalmente, algumas espécies mostram efeitos positivos de bordas [24, 108]. Para uma quantidade de habitats, uma metacomunidade mais fragmentada *per se* contém mais bordas. Portanto, efeitos positivos de bordas poderiam ser responsável por efeitos positivos de fragmentação *per se* sobre a abundância ou distribuição de algumas espécies [50].

Está claro para nós que os efeitos da fragmentação têm implicações gerais para a geração, preservação e manutenção da biodiversidade nas metacomunidades. A literatura aponta que perda de habitats exerce forte efeito negativo nas populações, implicando em efeitos negativos sobre a biodiversidade. Diferentes espécies usam diferentes partes de habitat, e diferentes espécies requerem diferentes quantidades de habitats para persistirem na metacomunidade. Além disso, várias espécies requerem mais do que uma parte de habitat dentro dos seus ciclos de vida. Portanto, padrões de metacomunidades que mantêm a quantidade de habitats necessária, mas intercala os diferentes tipos tanto quanto possível, deverá produzir uma resposta positiva para a biodiversidade [110]. Diante de tantos motivos, é perfeitamente justificável a nossa elaboração de um modelo computacional baseado no modelo de voto de Durrett e Levin [43] para estudarmos o problema da fragmentação da metacomunidade sobre a biodiversidade. No próximo capítulo apresentaremos um modelo teórico para o estudo de uma comunidade neutra que evolui em relevos fragmentados. Nossa abordagem discutirá o problema dentro de uma perspectiva estática da fragmentação.

Comunidades Neutras em Relevos Fragmentados

Investigamos aqui a variabilidade da biodiversidade em um sistema onde a seleção natural não desempenha papel importante. A suposição de que existe uma forte associação entre padrões espaciais de relevos e os processos ecológicos em ecossistemas é uma premissa da área da ecologia de relevos [207, 178]. Modelos para relevos nulos para topologia de relevos proporciona um importante meio de compreender as relações entre medidas de padrões espaciais e abundância [142]. A essência desses modelos é identificar o número mínimo de restrições relevantes que conduzem os padrões específicos observados dos relevos naturais. Nesse sentido, nós usamos uma modelagem semelhante ao modelo votante de Durrett e Levin de uma metacomunidade neutra espacialmente explícita [43, 82], porém, com níveis de fragmentação controlados onde existe uma probabilidade p de um determinado sítio estar ocupado. Desta forma, a probabilidade de um sítio ser não-habitável (também iremos nos referir a este como sítio inativo) é $q = 1 - p$. Um sítio não-habitável não pode ser ocupado por indivíduos em nenhum momento. Um número finito de sítios vazios pode isolar habitats ou criar estreitos corredores entre eles. Os outros sítios são ocupados por indivíduos, que podem se reproduzir dispersando seus filhos para um sítio vizinho. Este tem uma probabilidade v de ser um mutante (evento de especiação do tipo mutação pontual).

O estudo de metacomunidades fragmentadas tem sido grandemente motivado pela necessidade de se entender e prever as implicações de toda a escala de destruição de habitats naturais sobre os padrões de distribuição das espécies. Existe uma esmagadora convicção que fragmentação de habitats reduz a diversidade biológica, fato este que tem suporte tanto teórico como empírico [83, 200, 2, 39]. Entretanto, existem evidências baseadas também em estudos empíricos de longo termo que opõem-se a essa visão quase unânime e apresentam exemplos de correlação positiva entre riqueza de espécies e fragmentação [58, 210, 112]. Para nós fragmentação de habitats contínuos significa perda de sítios ativos. Fragmentação de habitats pode ser

estática no tempo ou dinâmica. Todavia, este trabalho não está focado nos processos físicos e ecológicos e suas influências sobre a origem e extinção de espécies sob regimes de distúrbios. Sendo assim, escolhemos estudar as relações espécie-área e a distribuição das espécies em uma metacomunidade estaticamente fragmentada. Correlacionaremos nossos resultados com as características topológicas da metacomunidade.

O objetivo desse estudo é avaliar a distribuição do padrão espacial das espécies e sua dependência sobre os níveis topológicos de fragmentação do relevo, que aqui é controlado pelo parâmetro p . Inerentemente a qualquer sistema cuja trajetória evolutiva é subproduto de eventos estocásticos, é essencial garantir que a população tenha evoluído o suficiente para atingir um regime de estado estacionário, em que a média das quantidades de interesse não muda no tempo. No nosso caso, o equilíbrio entre extinção e especiação é atingido quando o número médio de espécies é constante no tempo. Analisar esse sistema fora do regime estacionário introduz uma "caixa de Pandora" de complicações (do mito Grego sobre a deusa Pandora). Isso porque existem diferentes distribuições espaciais das espécies em cada instante de tempo fora do regime de equilíbrio entre especiação e extinção.

Antes de detalharmos nossa metodologia de modelagem apresentaremos o modelo votante, [43], em que nos baseamos para elaborar uma metodologia *forward* (que significa para frente no tempo) para exemplificar o funcionamento do nosso modelo, e também, para simular tempos de persistência (ou extinção). Entretanto, para concretizar nossas análises da relação espécie-área, nos baseamos em simulações computacionais após termos feitos uma adaptação do algoritmo de aproximação por coalescência, que foi desenvolvido para gerar configurações do estado de equilíbrio em um meio ambiente homogêneo [157, 105]. O método da coalescência é computacionalmente mais interessante para estudar nossos problemas, por contornar o grande custo computacional das simulações do método *forward*.

3.1 Modelo votante

O modelo votante foi introduzido por Durrett e Levin [43], e tem sido amplamente empregado na modelagem de comunidades neutras para se estudar as relações espécie-área por meio de modelos explícitos espacialmente [82, 156, 146]. As principais motivações que os levaram a elaborar esse modelo foi a busca por uma resposta para o expoente z das relações espécie-área. Segundo, para responder ao porquê de existir muita variação nesse expoente entre os levantamentos [206, 118, 150, 190]. Os resultados de simulação obtidos por eles mostraram que existe uma dependência forte de z com a especiação. As ideias chave desse modelo foram construídas com base no artigo de Hubbell, 1995, que explica teoricamente as curvas espécie-área observadas por MacArthur (1969) e Rosenzeig (1975). Hubbell teorizou um modelo em tempo discreto em que o estado de cada sítio é representado por uma lista de espécies [88], cujos eventos de especiação, dispersão e competição para diferentes espécies e diferentes sítios são independentes. Assim uma complicação computacional surge: cada sítio é uma estrutura de armazenamento de um número variável de espécies. Isto gera um custo computacional alto para simular a diversidade de espécies para um grande número de sítios. Nesse sentido, o modelo votante que Durrett e Levin propuseram é computacionalmente mais eficaz, porque este associa ao estado de cada sítio um número real maior que zero, w , se este estiver ocupado e zero caso contrário, ao invés de toda uma lista de espécies.

O modelo votante é um tipo de modelo análogo ao modelo de contato, isto é, a interação entre os indivíduos no relevo é semelhante a um sistema de partículas caso se desconsidere os tipos de cada espécie. Vamos definir o modelo de contato porque ele é espacialmente explícito e acreditamos que ele captura as características essenciais das interações. Considere uma rede bidimensional. Em um instante de tempo t , o estado do sítio x , $\xi_t(x)$, pode ser 0, indicando que o sítio está vazio, ou ocupado por um único indivíduo, indicado por um número real w , tal que $0 < w < 1$. Toda a dinâmica do modelo é em tempo contínuo, isto é, t é formulado em termos taxas de transição e as condições de contorno são periódicas. Os eventos acontecem a uma taxa λ se a probabilidade de um ocorrência entre os instantes t e $t + h$ é λh , quando λ é pequeno. A homogeneidade do espaço é introduzida no modelo por meio do processo de dispersão de uma

prole, que matematicamente é descrita por uma função de probabilidade $p(x,y)$ que depende somente da distância entre os dois sítios x e y , ou seja, $p(x,y) = \rho(|y-x|)$, $\rho(|y-x|)$ é uma função real da distância entre sítios. No modelo do votante simulado por Durrett e Levin, a dispersão ocorre apenas entre vizinhos mais próximos, cuja distância entre x e y deverá ser igual a 1 ($|y-x| = 1$). Logo $\rho(|y-x|) = 1/4$. A figura 3.1 ilustra como esse processo de dispersão opera no modelo de contato.

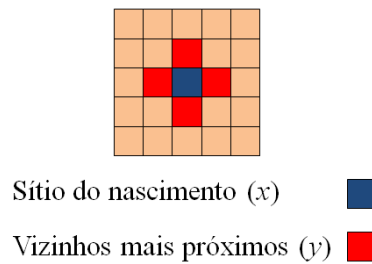


Figura 3.1 A figura ilustra um sítio focado (em azul) e seus vizinhos mais próximos em vermelho (vizinhos adjacentes ou com distância $|y-x| = 1$), no modelo votante de Durrett e Levin. Escolhe-se um sítio x para que reproduza. Sua prole irá ocupar um dos vizinhos adjacentes a ele y , com probabilidade $\rho(|y-x|) = 1/4$.

Assim sendo, a transição do estado de um sítio qualquer é como segue:

- **Nascimento/dispersão.** A uma taxa β um sítio ocupado x produz uma prole de seu tipo e essa ocupa o sítio y com probabilidade $p(x,y)$. Se y estiver ocupado, então nenhum nascimento ocorre.
- **Morte.** O processo de morte dos indivíduos existentes (sítio ocupado torna-se vago) ocorre a uma taxa δ .
- **Especiação.** Uma prole que obteve sucesso em ocupar um sítio é de um novo tipo, w' , escolhido uniformemente sobre o intervalo $(0, 1)$ a uma taxa ν .

Mostramos um retrato ilustrativo na figura 3.2 por meio de três quadros que representam a transição de um única realização do modelo de contato. As células em branco representam os sítios desocupados e as cores representam as diferentes espécies. Por simplicidade a dispersão

é do tipo vizinho mais próximo. Supomos que um indivíduo em x entre os instantes T e $T + h$ teve sucesso em se reproduzir e dispersar a prole para um sítio vizinho desocupado e, além disso, supomos que outra população diminuiu de uma unidade. Nesse caso a população mais abundante (representada por células em cor marrom claro) cresceu em um indivíduo.

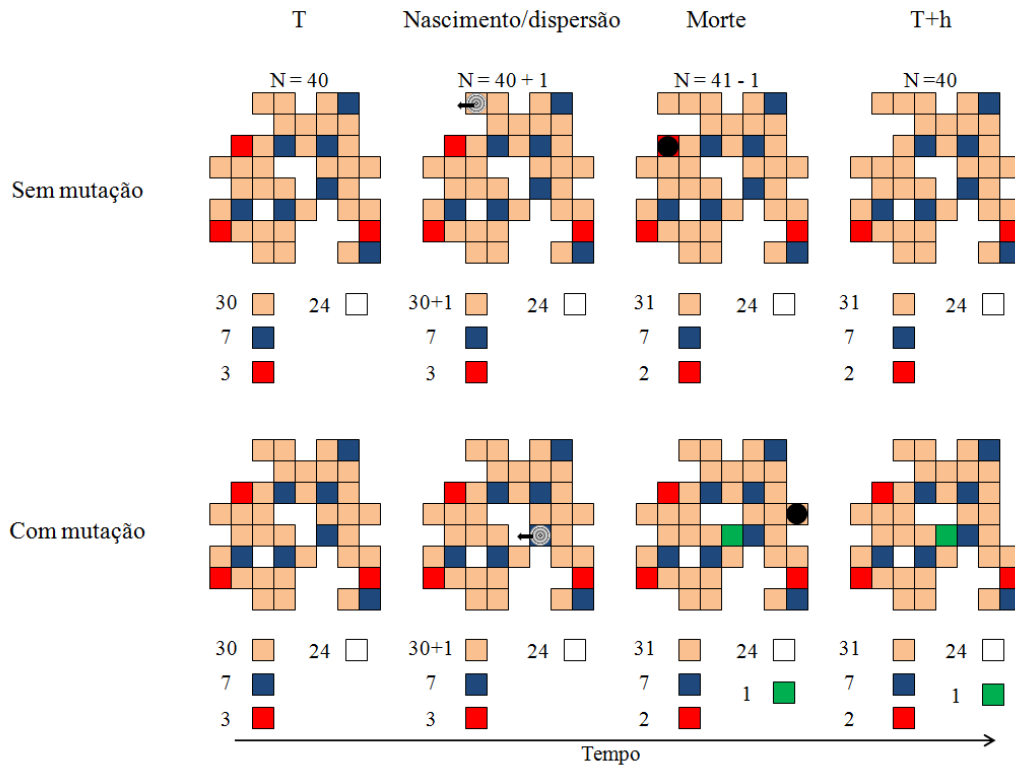


Figura 3.2 Ilustração da transição de estado de sítios de uma rede quadrada de lado $L = 8$ do modelo de contato entre os instantes de tempo T e $T + h$. Acima, sem mutação, vemos no painel à esquerda uma ilustração contendo 24 sítios desocupados e 40 ocupados no instante de tempo t , distribuídos entre três populações, marrom claro, vermelho e azul. No painel central à esquerda, representando os processos de nascimento/dispersão, um sítio vazio é ocupado por uma prole da população marrom claro, seguido de uma morte, no central à direita. Por fim, o estado no instante $T + h$ após a transição. Abaixo é a mesma transição, porém a prole uma nova espécie (verde), em decorrência de mutação pontual.

Um fato bem conhecido a respeito do processo de contato com especiação é que a distribuição estacionária no regime de equilíbrio é um resultado possível. Entretanto os tempos até atingir esse estado podem ser muito grandes. Analisando o processo de contato com especiação

notamos a distribuição estacionária trivial quando $\xi_t(x) = 0$ para todo x em t . Crescendo β faz com que o processo de contato tenha uma distribuição estacionária não trivial. Harris (1974) mostrou que para o processo de contato básico existe um valor crítico $\lambda_c > 1$, que depende da função de dispersão $p(x,y)$, tais que, para $\beta\delta > \lambda_c$ o processo de contato básico tem distribuição estacionária não trivial. Anteriormente Bezuidenhout & Grimmett (1990) mostraram que existe somente uma distribuição estacionária não trivial.

O modelo votante de Durrett e Levin é um processo de contato múltiplo com mutação e taxa de nascimento $\beta = \infty$. Isso porque, com probabilidade δh , uma morte abre sítio vago em x , que é imediatamente preenchido por um vizinho y com probabilidade $p(x,y)$, qual seja:

- **Nascimento/morte/dispersão.** Um sítio x está sempre em um estado $w \in (0, 1)$. A uma taxa δ um indivíduo no sítio x morre que é reocupado por uma prole proveniente de um dos sítios vizinhos y , com probabilidade $p(x,y) = \rho(|y - x|)$.
- **Evento de especiação.** A uma taxa ν , o sítio x muda para um novo tipo w' escolhido aleatoriamente no intervalo $(0, 1)$.

O nome "modelo votante" provém da ideia de que o estado $\xi_t(x)$ representa a opinião de voto (espécie) de x no instante t . Cada voto se mantém para uma distribuição exponencial entre os instantes de tempo, com média $1/\delta$. Podemos visualizar na figura 3.3 um exemplo de uma única realização do modelo votante. Acima, sem mutação, a comunidade se inicia com várias espécies na comunidade saturada de indivíduos (painel da esquerda). Quando um nascimento ocorre (painel central), então deve morrer um indivíduo, abrindo espaço com recursos disponíveis. A seta em preto aponta para o sítio que irá receber a prole. Quando o recrutamento preenche os sítios abertos, esses novos moradores podem ser das mesmas espécies que ali vivem ou podem de ser uma nova espécie como consequência do processo de especiação (painel da direita). Abaixo, uma nova espécie foi introduzida e possui um único indivíduo (quadrado verde).

O modelo votante é particularmente simples de ser analisado por causa da existência de uma dualidade que nos permite reduzir questões sobre o modelo de voto a questões sobre passeio aleatório. Como no caso do processo de contato, existe uma única distribuição estacionária

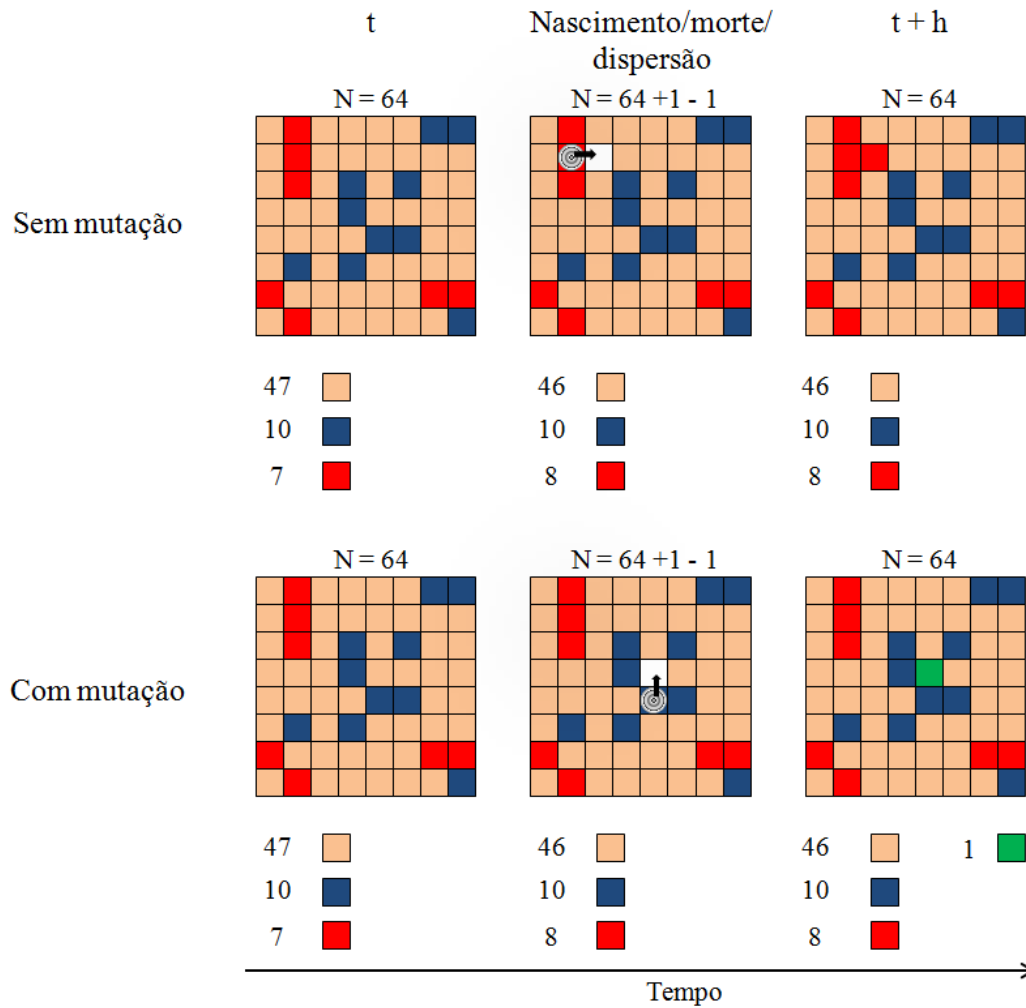


Figura 3.3 Ilustração da transição de estado de um sítio de uma grade quadrada de lado $L = 8$ no modelo votante entre os instantes de tempo t e $t+h$. Acima, sem mutação, no painel à esquerda temos uma paisagem contendo 64 sítios ocupados, distribuídos entre três populações, marrom claro, vermelho e azul. O painel central representa os processos de nascimento/morte/dispersão. Por fim, o estado da paisagem no instante $t+h$ após a transição. Abaixo é a mesma transição com especiação.

das espécies, que podem ser usadas para construir curvas espécie-área. Adicionando mutação a distribuição estacionária é única [43]. Além disso, eles mostraram que as propriedades da curva espécie-área podem ser explicadas em termos gerais com um modelo simples de partículas interagentes. A mais importante previsão deste modelo é a forte dependência do expoente z da curva espécie-área com a taxa de especiação v . Assim sendo, esse resultado pode ser

comparado com dados empíricos. Relembrando que a seleção natural e fragmentação dos habitats são ignoradas nesse modelo. Todavia eles desempenham um papel importante sobre a biodiversidade em algumas situações. No entanto, este modelo simples permite um melhor entendimento sobre a geração de biodiversidade em relevos espacialmente explícitos.

Nós mostramos na Figura 3.4 um exemplo do processo evolutivo do modelo votante. Essas imagens foram construídas através do Visual Studio 6.0. A simulação se inicia com todos os indivíduos de uma mesma espécie (em cor bege) no instante $T = 0$. O parâmetro de biodiversidade utilizado para obter a taxa de mutação na simulação do modelo é $\theta = 2Nv = 10$ e o número de indivíduos $N = 16.384$, ou seja, $v = 3,05 \times 10^{-4}$. As primeiras espécies isoladas surgem logo nas gerações iniciais e na geração 100 já existem 22 espécies; eventos de especiação adicionais ocorrem mais tarde. Cada espécie possui uma cor diferente. Extinções de espécies também ocorrem devido à variação aleatória no tamanho de cada população. Como resultado temos um número variável de espécies ao longo do tempo, ou seja, um processo estocástico. Embora as espécies não estejam homoganeamente distribuídas e tenda a se concentrar em diferentes regiões, há uma sobreposição considerável entre os seus domínios. A aglomeração espacial ocorre devido à dispersão dos propágulos ser do tipo vizinho mais próximo. A diversidade vai crescendo ao longo das gerações até atingir o regime estacionário, que ocorre a partir da geração 10.000 aproximadamente (como podemos ver nas oito primeiras grades da figura 3.4). Nas gerações 11.000 e 14.000 a distribuição das espécies está em equilíbrio entre extinção e especiação. Notemos nessas duas últimas gerações que algumas espécies persistem e outras são extintas devido ao processo de amostragem aleatória.

3.2 Modelo votante para relevo fragmentado

Nesta subseção nós iremos descrever nosso modelo para a dinâmica evolucionária de uma comunidade ecológica fragmentada. Como havíamos comentado antes, nosso modelo é similar ao modelo votante. Em outra subseção iremos discutir outra abordagem para a dinâmica evolucionária de uma comunidade, o método da coalescência, que utilizamos para a geração de

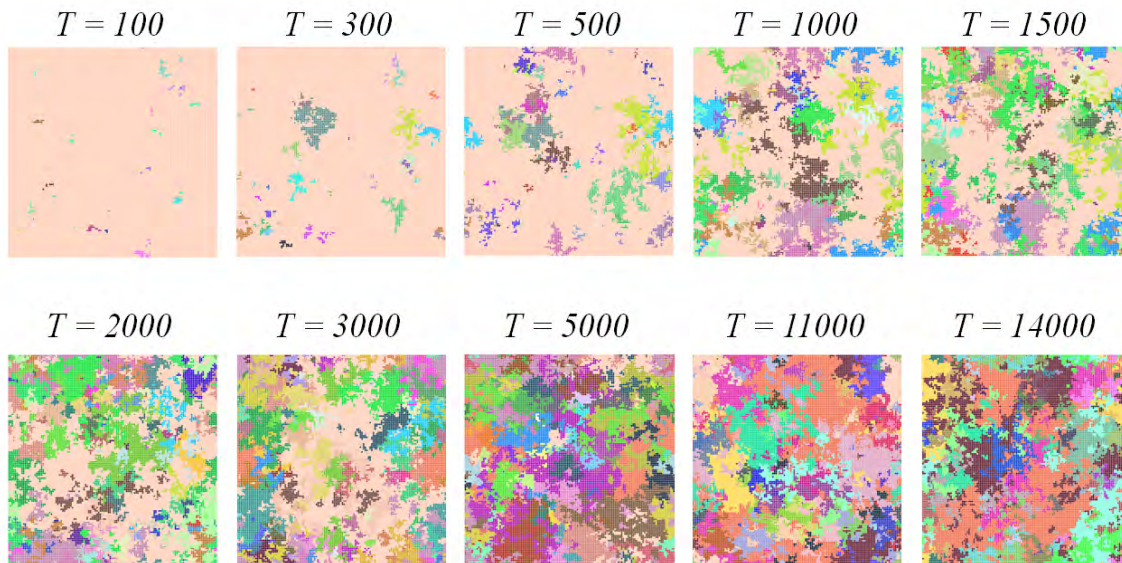


Figura 3.4 Ilustração da evolução temporal de 16.384 indivíduos sobre uma grade quadrada de tamanho 128×128 células. As condições de contorno são periódicas. O parâmetro de biodiversidade $\theta = 10$ e o processo de dispersão é do tipo vizinho mais próximo. Cada cor corresponde a uma dada espécie.

padrões espaciais de distribuição de espécies. Resumindo, esse método proporciona um caminho mais rápido para se calcular a diversidade de espécies, porque ele traça as linhagens dos indivíduos partindo do estado estacionário da distribuição da abundância das espécies. Todas as simulações computacionais feitas foram realizadas através de programas escritos em linguagem de programação C++.

O nosso modelo descreve as populações dentro de uma rede quadrada bidimensional de tamanho linear L , de modo que existem $N = L \times L$ sítios. Mesmo assim, nem todos os sítios estão disponíveis para a ocupação. Cada sítio x tem uma probabilidade p de ser ocupado por um único indivíduo. Por outro lado, ele tem a probabilidade $1 - p$ de ser um sítio vazio, impróprio para recrutar, uma barreira geográfica. Assim, variando p nós estamos considerando um cenário de mudança na topologia da rede. Geralmente, essa ideia é estudada usando o conceito de percolação (Stauffer e Aharony 1992). Uma das características mais interessantes da teoria de percolação é que acima do limiar de percolação para redes quadradas, $p_c = 0,5927$, se forma um cluster de percolação que se estende por toda a rede. Abaixo deste valor crítico de ocupação a paisagem é composta por aglomerados pequenos e isolados. Na figura 3.5 ilustramos para

quatro níveis de fragmentação, destacando em vermelho o aglomerado de percolação.

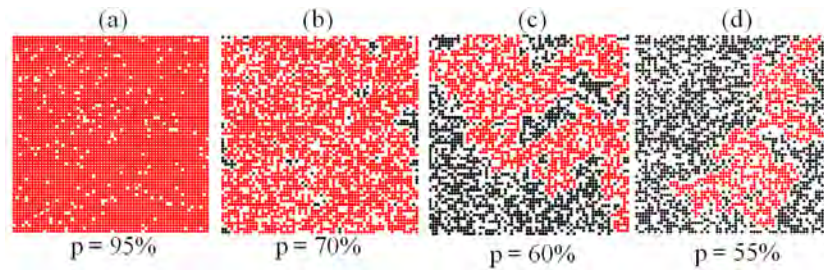


Figura 3.5 Ilustração da nossa rede quadrada de comprimento linear $L = 64$ para quatro níveis diferentes de fragmentação. Em todos os painéis as células em branco simbolizam os sítios defeituosos (barreiras geográficas). No painel (a) notamos que o cluster de percolação que se forma (células em vermelho) é composto por todos os sítios ocupados, devido ao fato de p estar próximo a 100%. Quando o valor de p se aproxima do limiar de percolação $p_c = 0,5927$ alguns habitats tornam-se isolados (aglomerados de células de cor preta). Nos painéis (a), (b) e (c) vemos os clusters de percolação que se formam. No painel (d) o maior cluster é isolado, logo não percola. Isso porque o valor de p é inferior ao limiar de percolação.

De acordo com o nosso modelo, o meio ambiente é sempre saturado, de modo que, em qualquer instante de tempo, todos os sítios habitáveis estão sempre ocupados por um único indivíduo. Além disso, todos os indivíduos de todas as espécies são equivalentes em seus processos demográficos de nascimento, morte e dispersão. Essas duas hipóteses são a base da teoria neutra unificada da biodiversidade e biogeografia de Hubbell [91]. A primeira corresponde ao jogo de soma zero e a segunda à seleção neutra. Desta forma, nosso modelo neutro para relevo fragmentado é descrito como se segue:

- **Nascimento/morte/dispersão.** Em cada instante de tempo, um sítio é aleatoriamente selecionado dentre todos os sítios ocupados e o indivíduo que o ocupa morre. Então, um sítio é aleatoriamente selecionado do conjunto composto pelos sítios vizinhos e o próprio sítio da morte, e seu estado de ocupação verificado. Se o estado do sítio for ocupado, então uma única prole proveniente dele substitui o indivíduo que morreu, senão realiza-se um novo sorteio.
- **Especiação.** Com probabilidade v essa prole pode ser de uma nova espécie.

Notemos que, em resumo, nosso modelo corresponde ao modelo votante de Durrett e Levin [43], que tem sido amplamente aplicado no estudo das relações espécie-área em modelos neutros espacialmente explícitos [156, 146]. Uma diferença do nosso modelo está no tempo, que aqui é considerado discreto. A cada instante de tempo um indivíduo é escolhido aleatoriamente, com reposição, então ocorre sua morte, seguido de um nascimento e dispersão de uma prole de um vizinho. Nesse sentido, uma única geração pode ser definida no nosso modelo como o total de transições nos estados de $N = L \times L \times p$ sítios. Note que dentro de uma geração um mesmo sítio pode ser sorteado duas vezes ou mais. Assumimos condições de contorno abertas. A figura 3.6 ilustra como os processos de nascimento, morte e dispersão podem ser visualizados.

Exploramos a relação entre θ e p em alguns casos com a finalidade de mostrar imagens de configurações no estado de equilíbrio. Na figura 3.7 nós mostramos os efeitos sobre os padrões da distribuição espacial das espécies no regime estacionário variando o parâmetro de biodiversidade θ e o parâmetro de fragmentação p . Especiação torna-se muito provável quando θ é grande, como era de se esperar. Por outro lado, um resultado contraintuitivo que observamos quando diminuimos a probabilidade de ocupação p é o aumento na diversidade de espécies. A explicação para isso é que um relevo com um nível de fragmentação grande possui maior quantidade de habitats isolados, ou conectados por corredores estreitos. Este isolamento provoca uma divergência entre as espécies com o tempo. Isso é fácil de ser visto, por exemplo, quando fixamos $\theta = 1$ e variamos p . Notamos maior diversidade de espécies (maior número de cores diferentes) quando $p = 0,70$ do que nos outros casos.

3.2.1 O processo de dispersão

Outra diferença do nosso modelo para o modelo votante está no processo de dispersão, em que adotaremos mais de um procedimento: além do tipo vizinho mais próximo (cuja distância $|y-x| = 1$ e $p(x,y) = 1/4$ se todos os vizinhos forem ocupados), também consideraremos casos em que os vizinhos estão dentro de um quadrado de lado D , tal que $D = 2K + 1$ e K é um número inteiro positivo, centrado em um indivíduo qualquer escolhido para morrer. Desse modo, temos um total de $D \times D - 1$ vizinhos para cada indivíduo em um relevo não fragmentado. A figura

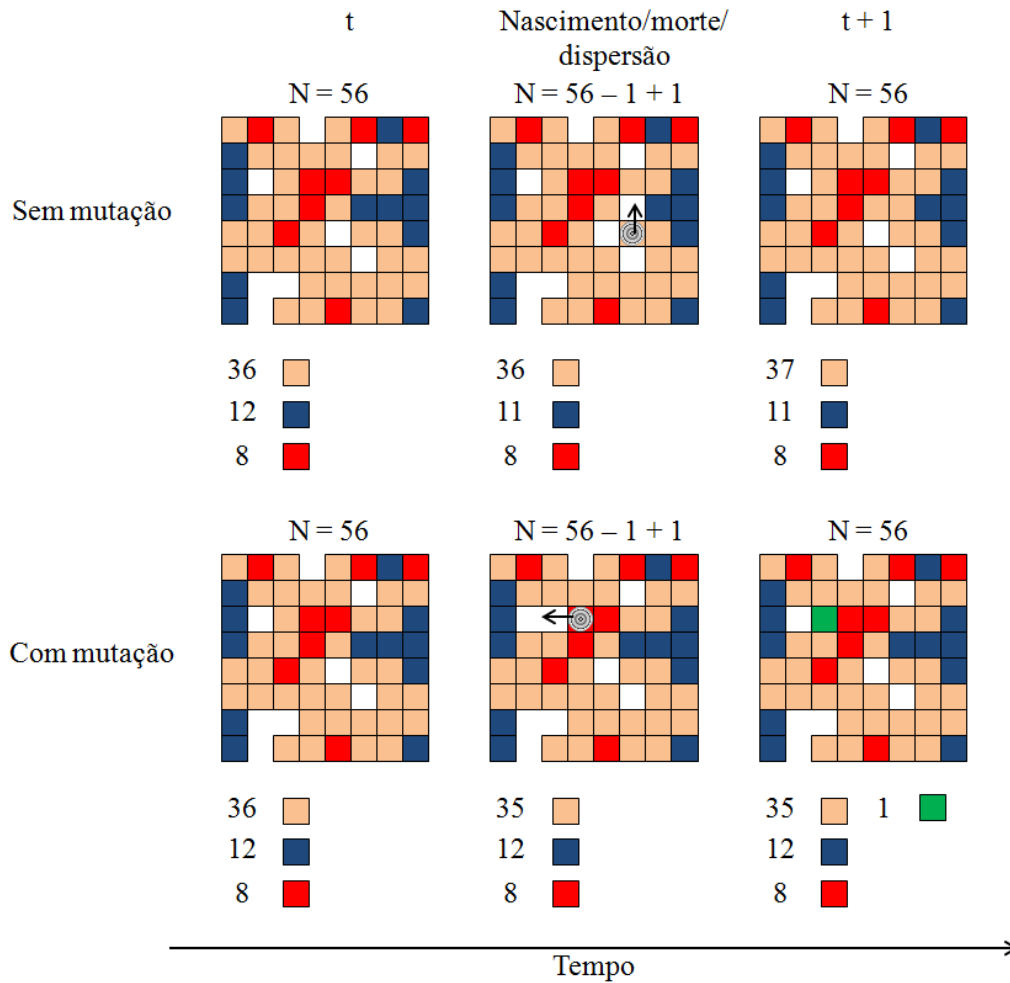


Figura 3.6 Ilustração de um ciclo de nascimento/morte/dispersão do nosso modelo sobre deriva ecológica de soma zero. No início do ciclo, a rede tem 87,5% de ocupação (8 barreiras geográficas) e existem três espécies cujos indivíduos ocupam todos os sítios ou recursos (painéis da esquerda). Em seguida (painéis centrais), uma morte ocorre e um nascimento ocorre imediatamente, ocupando esse sítio desocupado. Existe ocupação por uma prole proveniente de uma quarta espécie no painel inferior à direita, produto do processo de especiação.

3.8 ilustra o tipo vizinhança que iremos considerar em nossas simulações.

Na figura 3.9 nós mostramos os efeitos sobre os padrões de especiação, quando a distribuição das espécies está no estado estacionário, mantendo-se fixo o parâmetro de biodiversidade igual a 10 e variando os parâmetros de fragmentação p e de dispersão D . Notamos no caso da paisagem não fragmentada que o aumento da distância de dispersão faz com que quase todas

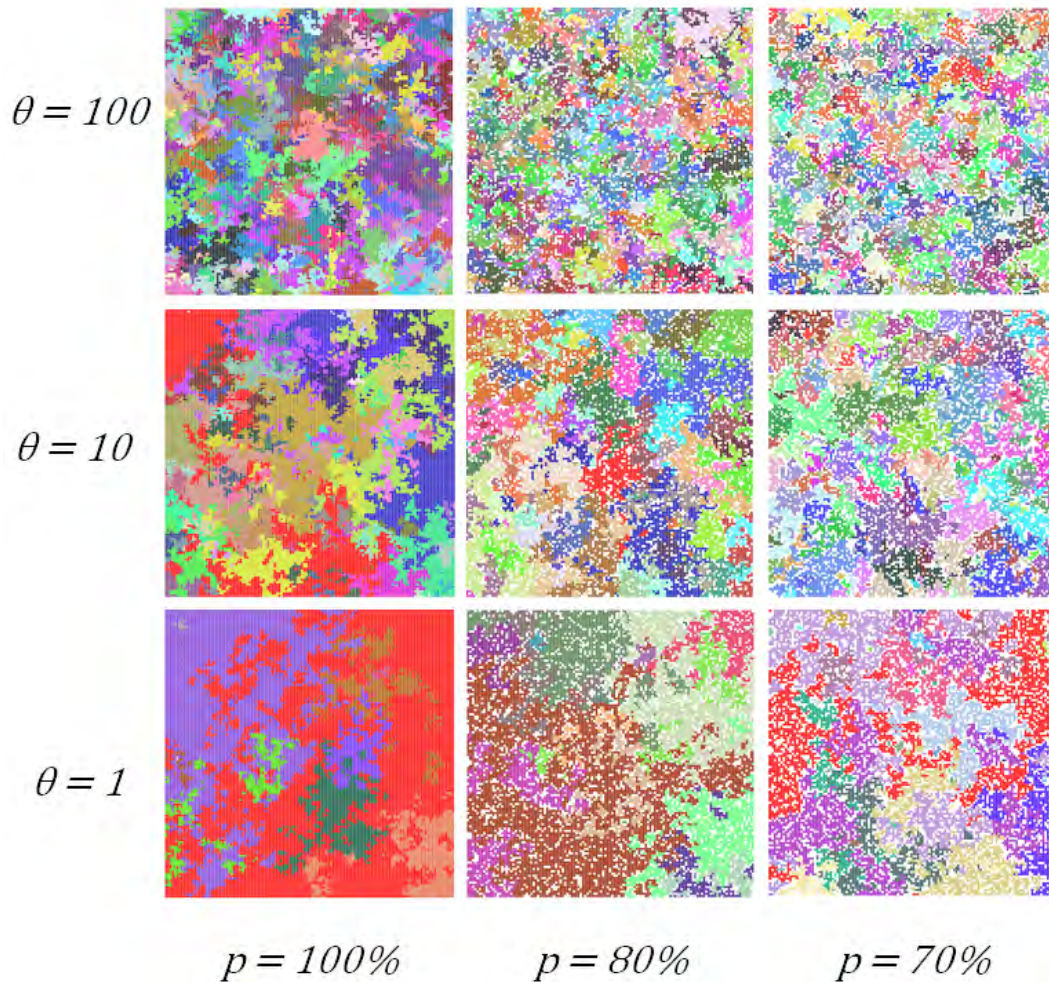


Figura 3.7 Fotografias do estado estacionário da distribuição espacial das espécies após 10.000 gerações para $16.384 \times p$ indivíduos sobre uma rede quadrada de tamanho 128×128 células. A dispersão é do tipo vizinho mais próximo. Os valores de θ e de p são como mostrados. As cores diferentes simbolizam espécies diferentes e ausência de cor simboliza os sítios vazios (barreiras geográficas). O mais interessante que observamos aqui é o aumento da diversidade (diferentes cores) em relação ao aumento da fragmentação para cada valor de θ .

as populações se espalhem por todos os quadrantes da paisagem. Porém, quando a diluição da paisagem aumenta, isso não ocorre. Um resultado interessante que observamos nessas imagens é a diminuição da diversidade de espécie com o aumento da fragmentação para grandes distâncias de dispersão, diferentemente do caso com dispersão do tipo vizinho mais próximo. Isto se deve ao fato de que o isolamento não ser comum quando a distância de dispersão, D , é

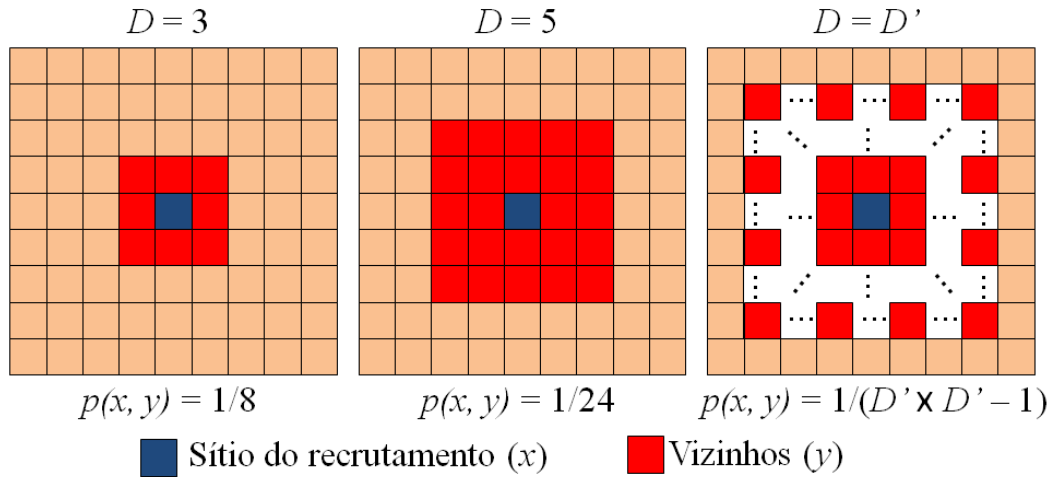


Figura 3.8 Ilustração dos tipos de dispersão que iremos considerar em nossas simulações, além da dispersão do tipo vizinho mais próximo. O painel da direita exhibe o caso geral, em que os sítios são considerados como sendo vizinhos se estiverem dentro da área quadrada de tamanho linear $D = 2K + 1$ centrado em x (sítios em vermelho).

considerável. Assim, as barreiras geográficas não impedem que as populações dispersem seus propágulos para habitats próximos.

A simulação computacional *forward* intruz uma grande complicação, que é o custo computacional muito alto. Para contornar esse problema, ao invés de simularmos as populações para frente no tempo, nós construímos uma configuração equilibrada em tempo infinito, que traça a trajetória evolucionária para trás no tempo. Tal método poderoso é conhecido na literatura por aproximação através de coalescência [30, 157]. A aplicação do método da coalescência para modelos espaciais é mapear o problema de caminhantes aleatórios com eventos de colisão (coalescência) e morte (especiação).

3.3 O método da coalescência

O principal motivo que nos leva a utilizar o método da aproximação por coalescências é a qualidade superior dos resultados em escalas de tempo muito mais curtas do que os resultados obtidos por métodos Forward como aqueles utilizado por Hubbell (Hubbell 2001) - anos de

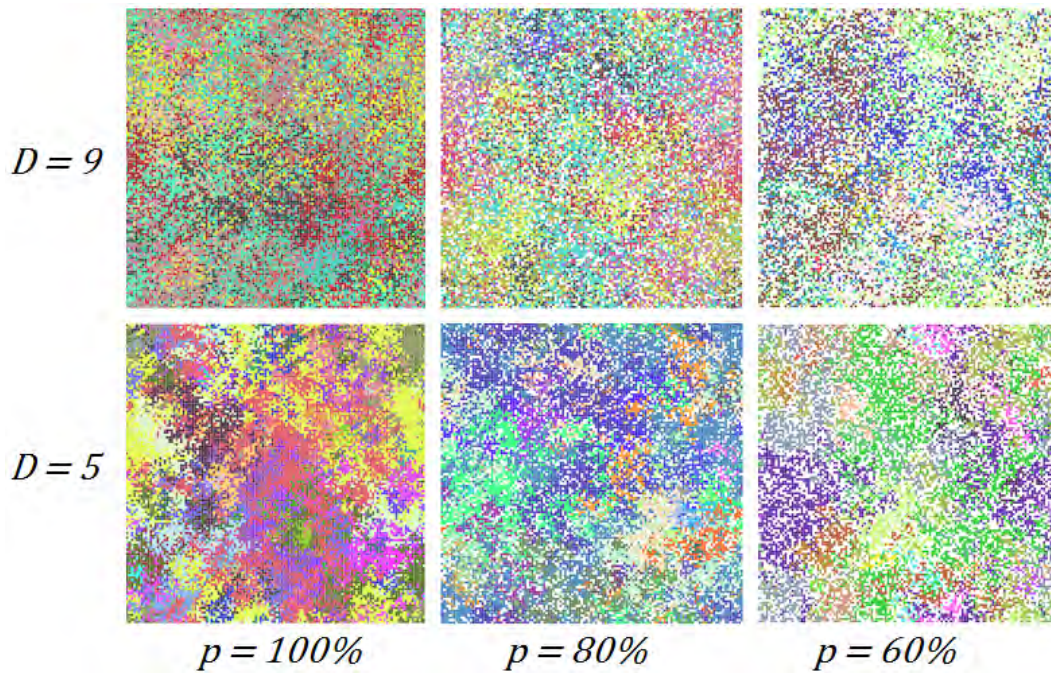


Figura 3.9 Fotografias da distribuição espacial das espécies após no estado estacionário (10.000 gerações) para $16.384 \times p$ indivíduos sobre uma grade quadrada de tamanho 128×128 células. O parâmetro de biodiversidade $\theta = 10$ e o valor de D é como mostrado. A primeira coluna $p = 1$, $p = 0,8$ na segunda e $p = 0,6$ na terceira coluna, mostrando uma diluição mais próxima do limiar de percolação. As cores simbolizam espécies diferentes e ausência de cor simboliza sítios defeituosos.

tempo de simulação são reduzidos a minutos. Esse método não deve ser confundido com a teoria da coalescência, que é a coleção de modelos estocásticos usados para gerar previsões (a priori de um modelo) sobre padrões de variação genética. A denominação coalescência se deve ao fato do método traçar as linhagens de ancestrais, que são séries de ancestrais genéticos de amostras em um locus, até o evento de especiação original. Esse método foi primeiramente utilizado para modelar a evolução de sequências de DNA [105, 52, 184, 137]. Todavia, ele pode ser aplicado mais geralmente na modelagem de comunidades ecológicas de indivíduos que se reproduzem assexuadamente, ou outros padrões resultantes de um processo de ramificação [13]. Estudos recentes de processos ecológicos neutros têm explorado as técnicas de coalescência [47, 45, 46, 30, 31, 157]. Nesta subseção nós explicaremos detalhadamente o método de simulação por coalescência em ecologia, fornecendo extensões novas e poderosas.

Modelos de comunidades ecológicas neutras são usualmente simulados através da repetida aplicação das regras do modelo, partindo de uma distribuição arbitrária inicial, até que o sistema esteja em um estado estacionário [91]. Esse método é conhecido como aproximação *forward*. A principal dificuldade da utilização deste método em vários campos de pesquisas é a incerteza quando o estado estacionário do sistema é atingido. Outra dificuldade é o vício indesejado nos resultados, causados pelas condições de contorno do modelo [91]. Para reduzir a influência das condições de contorno sobre os resultados, Hubbell analisou dados retirados somente em uma pequena área central da metacomunidade, simulada para populações muito grandes. Uma quantidade muito grande de esforço computacional é despendida e são descartadas, porque eles envolvem indivíduos fora da área amostral ou em um passado distante em que eles não podem influenciar os resultados finais. O algoritmo da coalescência não sofre desses problemas: os resultados são derivados de uma distribuição estacionária em tempo infinito, e podem ser utilizados para simular áreas finitas e infinitas.

A aproximação por coalescência padrão toma uma amostra de indivíduos de uma metacomunidade qualquer e faz uma retrospectiva do passado das populações. Ao invés de se proceder com passos para frente, esse método segue dando passos para trás no tempo, traçando as linhagens de todos os indivíduos na amostra, até que elas tenham se especiado ou coalescido. O processo é repetido até que o ancestral comum da população seja encontrado. Em nosso modelo espacialmente explícito, a amostra consiste de todos os indivíduos que ocupam uma "área de levantamento". Ecologicamente falando, essa área não representa a grande metacomunidade, mas uma parte - uma amostra que pode ser retirada.

Nós ilustramos o processo de coalescência com um exemplo prático na figura 3.10. Esse exemplo foi construído tendo como base o exemplo do artigo [157]. Ao invés de construirmos um esquema sobre uma rede unidimensional como eles fizeram, extrapolamos para duas dimensões. Nós mostraremos uma rede espacial bidimensional como no caso do modelo votante. Imagine uma população que consiste de nove indivíduos sobre uma rede quadrada de lado 3, nós desejamos simular a distribuição da abundância de espécies no estado estacionário de quatro indivíduos adjacentes - uma área de levantamento 2×2 delimitada pela linha em vermelho. A figura 3.10 mostra um possível resultado de uma simulação *forward* finalizado na geração

T . Os nove indivíduos na população são representados nas células nomeadas de $A - I$, com um indivíduo em cada célula. Cores diferentes ajudam a visualizar a dinâmica. Sobre cada célula há uma linha vertical, que mostra o estado que aquele sítio se encontra em cada geração. Caso haja uma esfera vazia ligada por uma linha horizontal vinda de um vizinho mais próximo, isto significa que houve os eventos de morte e nascimento, podendo ser uma nova espécie - esfera preenchida de cor preta (painel da esquerda, sítio F na geração $T - 6$). Os braços das linhagens são representados pelo hachurado em vermelho de cada linha vertical unida com uma ligação na horizontal. Como falado anteriormente, esse problema é mapeado no problema de caminhantes aleatórios que colidem (coalescem) passando a formar um único caminhante, e também morrerem com uma probabilidade v (especiação) em cada instante de tempo. Assim, em cada passo de tempo uma caminhante é aleatoriamente escolhido e este morre com probabilidade v , significando que ele é uma nova espécie, ou caso contrário move-se para um sítio vizinho. Quando o caminhante move-se para um sítio ocupado por outro caminhante, eles coalescem, o que quer dizer que ambos são originados de uma mesma espécie. O processo é repetido até que reste um único caminhante, correspondendo assim ao ancestral comum da população amostrada.

Nós desejamos descobrir as espécies de indivíduos situados na área de levantamento composta por quatro sítios adjacentes representados pelas células A , B , D e E (figura 3.10). Esses sítios formam um quadrado de lado 2 com borda em vermelho. Traçando as linhagens dos ancestrais dos quatro indivíduos nessa área amostral no instante T , é possível identificar as espécies das quais eles pertencem. Utilizando o método da coalescência nós devemos proceder do seguinte modo: trabalhando de volta no tempo, nós devemos decidir qual dos indivíduos em A , B , D ou E que teve a morte relevante mais recente. Para fazer isso, nós escolhemos uma das quatro células aleatoriamente, sendo que todas elas possuem a mesma probabilidade de serem escolhidas. No nosso exemplo, a célula E foi escolhida como a posição da morte mais recente. Agora, nós precisamos descobrir o pai do indivíduo que reocupa a célula E . Esse novo indivíduo aparece como resultado da dispersão de um dos seus vizinhos mais próximos, com a probabilidade $1 - v$ de ser da mesma espécie de seu pai ou é de uma nova espécie com probabilidade v . No nosso caso, o indivíduo na célula F foi escolhido aleatoriamente como pai

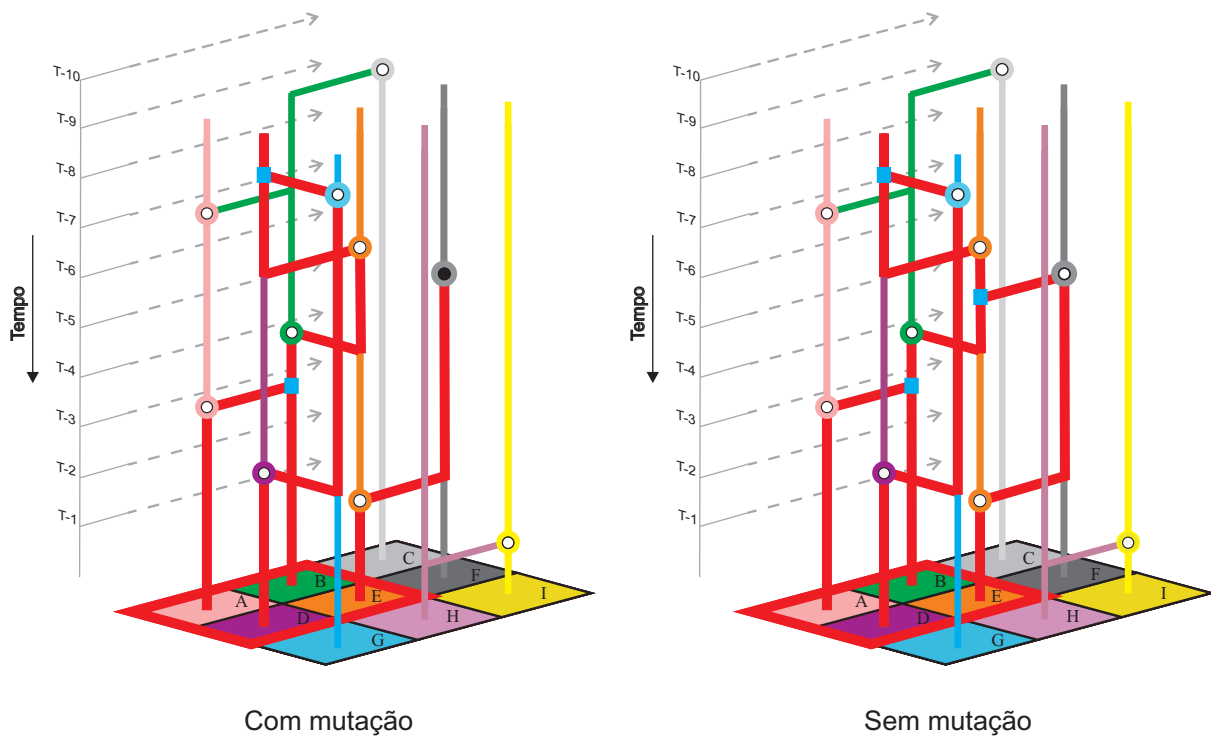


Figura 3.10 Método da coalescência aplicado a uma paisagem bidimensional

do indivíduo na célula E .

Continuando a simulação de volta no tempo, nós podemos ignorar a célula E , seguindo somente as linhagens nas células A, B, D e F . Novamente, aleatoriamente uma morte relevante pode ocorrer em qualquer célula. Nesse caso ela ocorre na célula D e o indivíduo que nasce nela, desta vez, vem da célula G . Logo, ignoraremos a célula D , continuando a simulação seguindo as células A, B, F e G . A próxima morte ocorre na célula A , cujo o mais novo indivíduo ocupante é filho de B . Notemos que, as duas linhagens se uniram em uma só no instante $T - 4$, isto é, estes indivíduos têm um ancestral comum, evento de coalescência (quadrado azul claro). Agora, o número de linhagens que nós devemos traçar diminuiu em um: a partir daí nós seguiremos apenas as células B, F e G . O evento de morte aleatória mais recente que ocorreu nessas células foi na célula B , em que o mais novo habitante é proveniente da célula E . A simulação continua para E, F e G . Em seguida, no instante $T - 6$, na célula F o evento de especiação ocorre com o indivíduo reocupante sendo de uma nova espécie, ou seja, mutação pontual. Assim, esse braço deve ser eliminado da simulação, porque conhecemos sua

espécie, restando somente as células E e G para serem acompanhadas. A morte mais recente ocorre na célula E , com a prole vindo de D . A mais nova morte ocorre em G , com o filho reocupante vindo de D , novamente outro evento de coalescência. Finalmente, restou somente a linhagem D e a simulação está completa. Portanto, sabemos que existem duas espécies na área de levantamento. Apesar deste exemplo ser simplório, esses mesmos princípios podem ser aplicados em simulações maiores e mais realistas, com maiores áreas de levantamento, fragmentadas ou não, e processos de dispersão mais complexos [30, 31, 52, 82, 21].

O método da coalescência é um grande avanço no estudo das relações espécie-área em relação aos algoritmos *forward*, como os utilizados por Hubbell [91]. Nas simulações *forward*, todos os passos de tempo estão associados com um evento de morte, nascimento e dispersão. Usando o método da coalescência significa que não precisamos considerar vários desses eventos. Podemos citar três grandes razões para isso: primeiro, o método da coalescência considera somente indivíduos dentro da nossa área de pesquisa no instante de tempo T . Podemos omitir os cálculos nos instantes de tempo em que morte/nascimento ocorrem em indivíduos fora da área de pesquisa, poupando memória computacional significativamente; segundo, nós não precisamos traçar linhagens para populações extintas. Logo, poupamos mais memória; terceiro, com o método da coalescência as simulações partem do estado estacionário da distribuição da abundância de espécies e é finalizada quando resta uma única linhagem. Diferentemente dos métodos *forward*, os quais possuem um número incerto de passos de tempo necessários para se atingir o estado estacionário. Essa terceira vantagem torna as simulações computacionais mais eficientes e também faz com que a precisão dos resultados seja assegurada [157].

A generalização da aproximação por coalescência em nosso modelo de ecossistema fragmentado requer o conhecimento da distribuição dos clusters sobre a paisagem. Por causa do processo de dispersão de uma prole no sítio x somente ocorrer entre os sítios imediatamente mais próximos (vizinhança de Von Neumann), subpopulações vivem sobre diferentes cluster, tendo genealogias independentes. Portanto, a aplicação da aproximação por coalescência é realizada em cada cluster de forma independente. Assim, o primeiro passo para aplicá-lo em uma rede bidimensional fragmentada é identificar os clusters, que é feita através da aplicação do algoritmo de Hoshen-Kopelman [85]. Para rotular os clusters sobre da rede, o algoritmo de

Hoshen-Kopelman proporciona um caminho eficiente de identificar clusters em células contínuas, como no caso de nossa modelagem. Em todo caso, após a aplicação do método e geração de todos os dados simulados, nós nos certificamos que o métodos *forward* e da coalescência são completamente equivalentes na geração dos resultados numéricos.

3.4 Resultados e discussão

A principal grandeza de interesse deste capítulo é o nível de biodiversidade de uma metacomunidade. Para obtermos estimativas do nível de biodiversidade de um sistema de tamanho constante nós construímos curvas espécie-área através de amostras independentes de indivíduos pertencentes a áreas pequenas, aumentando até áreas grandes. Esse conceito de medida de nível de biodiversidade (ou diversidade de espécies) foi popularizado pelo ecologista de plantas Robert Harding Whittaker e é denominado de diversidade- α [193, 195]. Fixamos o tamanho linear da rede $L = 1024$ e variamos todos os outros parâmetros para investigarmos os efeitos da fragmentação sobre as relações espécie-área. Para acessar a dependência do número médio de espécies em relação à área, a rede foi dividida em várias subredes, então as médias tomadas nessas regiões distintas são calculadas. O número médio de espécies é calculado sobre 50 repetições independentes, resultando em um erro da média muito pequeno.

Curvas típicas para as relações espécie-área são mostradas na Figura 3.11 para uma rede não fragmentada, que corresponde a $p = 1$. Aqui nós assumimos o processo de dispersão sendo do tipo vizinho mais próximo. Como vemos, as formas das curvas são bifásicas, em que o ponto de mudança de regime é deslocado para pequenos valores da área amostral à medida que a taxa de especiação é aumentada. Como pontuado por Durrett e Levin em 1996 [43, 211], o ponto onde o regime de lei de potência termina depende dos valores da relação $1/\nu$, onde ν é taxa de especiação. Um pergunta importante surge neste contexto: qual a relação entre o expoente z da relação espécie-área e a taxa de especiação ν ? Existe um consenso de que z é uma função monotonicamente crescente de ν , embora a forma desta dependência ainda não seja clara.

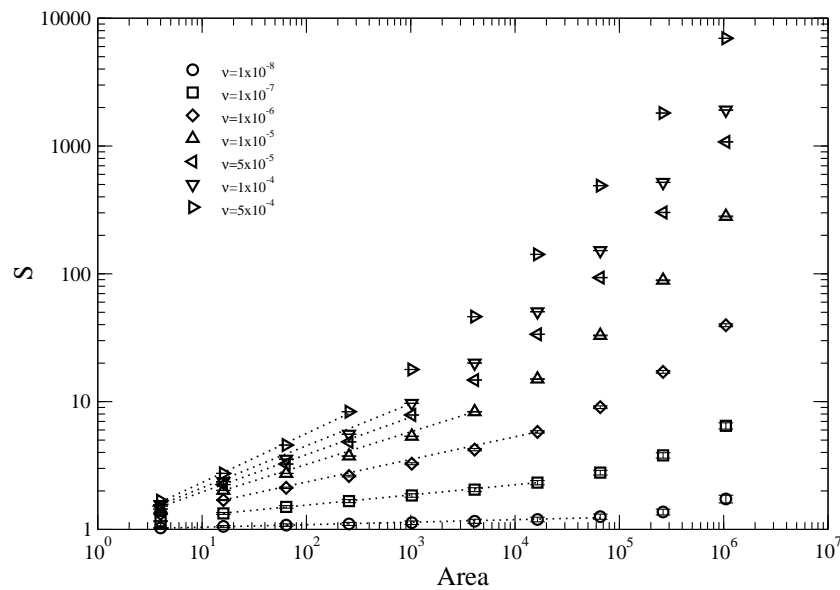


Figura 3.11 Curvas da relação espécie-área para diferentes valores da taxa de especiação. O número de espécies é esboçado contra a área ambos em escala logarítmica. Assumimos aqui o processo de dispersão sendo do tipo vizinho mais próximo. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, $p = 1$ e v estão inseridos na figura. As linhas pontilhadas correspondem ao melhor ajuste sob a forma de lei de potências.

A figura 3.12 exhibe a dependência do expoente z com v em nosso modelo. Nós observamos que para taxas de especiação intermediárias e grandes as medidas são ajustadas por uma lei de potência $z \sim v^\delta$, com $\delta = 0,140$. Esse resultado está próximo de estimativas anteriores de obtidas por Rosindell e Cornell (2007). Os valores de v em que a hipótese de lei de potência é válida são os mesmos utilizados nesse artigo. Reduzir v para valores abaixo de 10^{-6} produz uma abrupta queda de z possivelmente conectado com uma dependência logarítmica de z com a taxa de especiação. De fato, recentemente Pigolotti e Cencini (2009) sugeriram que, quando o intervalo dos valores de v são estendidos, atingindo a taxa de especiação da ordem de $v = 10^{-12}$, toda a dependência de z com a taxa de especiação podem ser escritas como $z = 1/(q + m \ln(v))$. Entretanto, tentativas de ajustar nossas estimativas de z de acordo com essa relação não foram bem sucedidas. Uma possível razão para essa discordância diz respeito ao tipo de condições de contorno assumidas aqui, que são fechadas, enquanto que uma rede infinita é considerada por Pigolotti e Cencini. Como eles demonstraram, isso pode produzir

razoavelmente valores distintos de z .

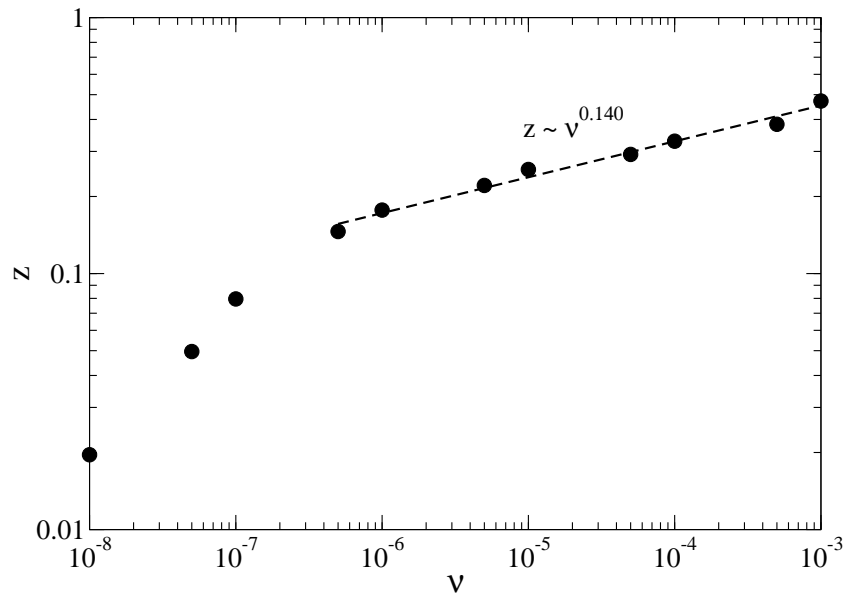


Figura 3.12 Dependência do expoente z da relação espécie-área com a taxa de especiação ν apresentada em escala logarítmica. Os valores da taxa de especiação são os mesmos da figura 3.11. Para valores da taxa de especiação de intermediários até grandes a relação entre z e ν é bem ajustada pela lei de potências $z \sim \nu^{0,140}$ sobre três ordens de grandeza de variação de ν .

3.4.1 As relações espécie-área em relevo fragmentado

Nesta seção iremos apresentar nossos resultados para relevos fragmentados. Um relevo não fragmentado é equivalente em nosso modelo a considerar o parâmetro $p = 1$. Quando o valor da probabilidade de ocupação p é reduzida, o relevo vai se tornando fragmentado, isto é, clusters isolados podem surgir proporcionando o aumento de grupos de espécies isoladas. Enquanto, p é maior do que o valor crítico $p_c = 0,5927$ um cluster de percolação pode existir, se expandindo por toda a rede no limite $L \rightarrow \infty$. Na figura 3.13 nós mostramos as relações espécies-área para relevos fragmentados em escala $\log - \log$ para quatro valores de ocupação, variando do limiar p_c até $p = 0,9$. Não calculamos ainda a contribuição do cluster de percolação para a medida do nível de biodiversidade S . Um ponto importante aqui é a decomposição dos efeitos da perda de

área devido a fragmentação dos habitat [210], por essa razão nós ajustamos a área A em nossas análises para $A \times p$.

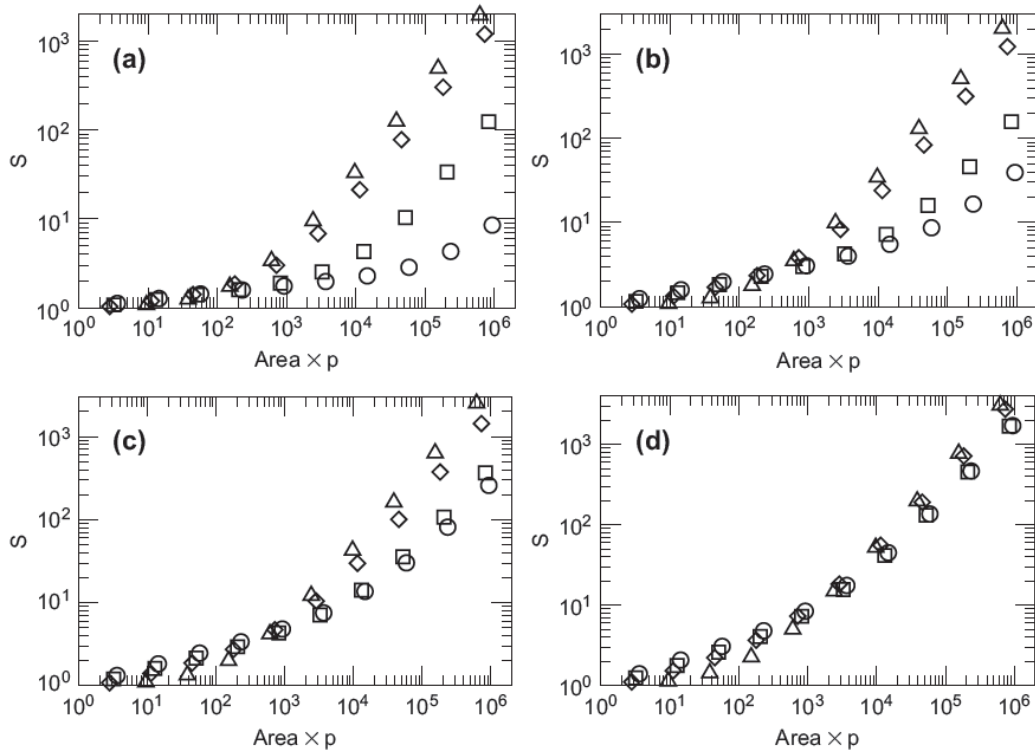


Figura 3.13 Curvas espécie-área sobre relevo fragmentado. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, $p = 0,9$ (círculos), $p = 0,8$ (quadrados), $p = 0,7$ (diamantes) e $p = 0,5927$ (triângulos). Taxa de especiação são: No painel (a) $v = 1 \times 10^{-7}$, painel (b) $v = 1 \times 10^{-6}$, no painel (c) $v = 1 \times 10^{-5}$ e (d) $v = 1 \times 10^{-4}$.

Em todos os casos é possível observar os dois regimes: lei de potência e o linear, como no modelo votante padrão. Todavia, notamos que se comparado a situação não fragmentada, o regime das leis de potências é definido em um intervalo estreito de área, isto é, o ponto de separação do regime linear ocorre em valores menores de área para a mesma taxa de especiação. Quando p decresce, o intervalo de áreas aonde as leis de potências são ajustadas às relações espécie-área é reduzido. Os ajustes por lei de potência cobrem intervalos cada vez menores com a redução de p até desaparecerem por completo, que ocorre bem antes do limiar

de percolação, que é de certo modo surpreendente, porque um cluster percolante ainda existe. Para grandes áreas amostradas, temos o denominado regime continental ou linear, desde que o expoente z se aproxime da unidade neste intervalo de áreas, assim quando dobramos a área, isto resulta em aproximadamente dobrar o número de espécies. Isto é essencialmente verdade para partes de habitats descorrelacionados. Esses resultados mostram que a redução de p (aumento da fragmentação) faz com que este regime se inicie para áreas cada vez menores. E para valores de p próximos ao limiar de percolação é imperceptível a existência do regime de lei de potências. Isto ocorre mesmo com a existência de um cluster percolante. Quando p decresce as diferentes regiões deste cluster ainda permanecem conectados, todavia o caminho de ligação entre as partes são provavelmente reduzidos a corredores estreitos. Nesse sentido, por causa do único tipo de dispersão, do tipo vizinho mais próximo, é muito provável que uma única espécie bloqueie o corredor, transformando-o em um Hot Gates (em referência à segunda invasão persiana da Grécia na passagem estreita costeira de Thermopylae), em que poucos indivíduos de uma espécie torna bloqueado o caminho para muitas outras. Essa situação é claramente vista para grandes fragmentação de habitats. Nos painéis da figura 3.13, onde $p = 0,7$ e $p = 0,5927$ o regime linear já ocorre em pequenos valores de área, e não é fácil de ser identificado a ocorrência do regime de lei de potência, e mesmo que ocorra sua validade é restrita a menos de uma década de área. Da figura nós também notamos que, para grandes taxas de especiação, o crescimento da diversidade S com A torna-se pouco acentuada com o aumento da fragmentação. Comparando diferentes painéis é possível observar que enquanto as curvas espécie-área para baixo valor de p (por exemplo $p = 0,5927$) são pouco sensíveis ao aumento da taxa de especiação, as curvas espécie-área para valores elevados de p mudam consideravelmente. Para deixar claro esse resultado, na figura 3.14 exibimos a diversidade S como função da taxa de especiação v para alguns valores de p e para um tamanho amostral fixo.

Para p grande, o crescimento de S com v é bem descrito por uma lei de potências, mas quando p se aproxima do limiar de percolação notamos que a relação é mais ou menos independente de v . Neste caso o mecanismo relevante é a deriva ecológica. Quando o número de sítios ocupados é reduzido, o número de clusters aumenta enormemente e seus tamanhos também são reduzidos, implicando em uma maior distância média entre os sítios. Como con-

sequência, a deriva ecológica é o mecanismo mais proeminente na evolução da biodiversidade. Nesse sentido, poucas partes isoladas irão abrigar duas ou mais espécies, enquanto a maioria será ocupada por uma espécie exatamente. No caso extremo $p \rightarrow 0$, o número de espécies tende a $A \times p$ independentemente de v . Isso porque o tamanho médio de cada cluster vai para um. O mesmo resultado é obtido no caso extremo $v \rightarrow 1$, em que cada substituição de indivíduos por instante de tempo gera uma nova espécie.

O painel da direita da figura 3.14 mostra o expoente z das relações espécie-área como uma função de v para três valores distintos do parâmetro p . Existe um intervalo de valores em que a dependência de z sobre a taxa de especiação é razoavelmente bem aproximada pela lei de potência $z \sim v^\delta$, como observado. Uma leve dependência de δ sobre p é observada: para $p = 0,98$ nós obtemos $\delta = 0,140$; $\delta = 0,139$ quando $p = 0,90$; finalmente $\delta = 0,128$ quando $p = 0,80$. Não mostramos essa relação para baixos valores de p porque o regime de lei de potência cessa antes que a probabilidade de ocupação p atinja o valor 0,70.

3.4.2 Padrões de biodiversidade espacial no cluster de percolação

O cluster de percolação é uma estrutura espacial contínua do relevo composto de sítios ocupados que se estende toda a rede, e que possui formas irregulares e de diferentes tamanhos. De fato, o cluster de percolação é um fractal. Quando nós olhamos para a distribuição das espécies somente no cluster de percolação notamos que o regime de lei de potências é amplo e persiste mesmo para baixos valores de p , como aqueles utilizados por nós para medir sobre todo relevo.

Na figura 3.15 a relação espécie-área para espécies sobre o cluster de percolação é exibida. Antes uma ressalva deve ser feita, que nessa análise área se refere à massa do cluster (número de sítios do cluster de percolação) incorporada em uma dada área A . Aqui não há necessidade de se reescalar por p . No painel da direita, em que $p = 0,7$, o regime de lei de potência está compreendido a um amplo intervalo de áreas, situação que é muito diferente daquela na qual a diversidade é tomada sobre todo relevo (figura 3.15). A figura inserida exhibe a relação entre o expoente z e a taxa de especiação v para alguns valores de p . Novamente, dentro do intervalo

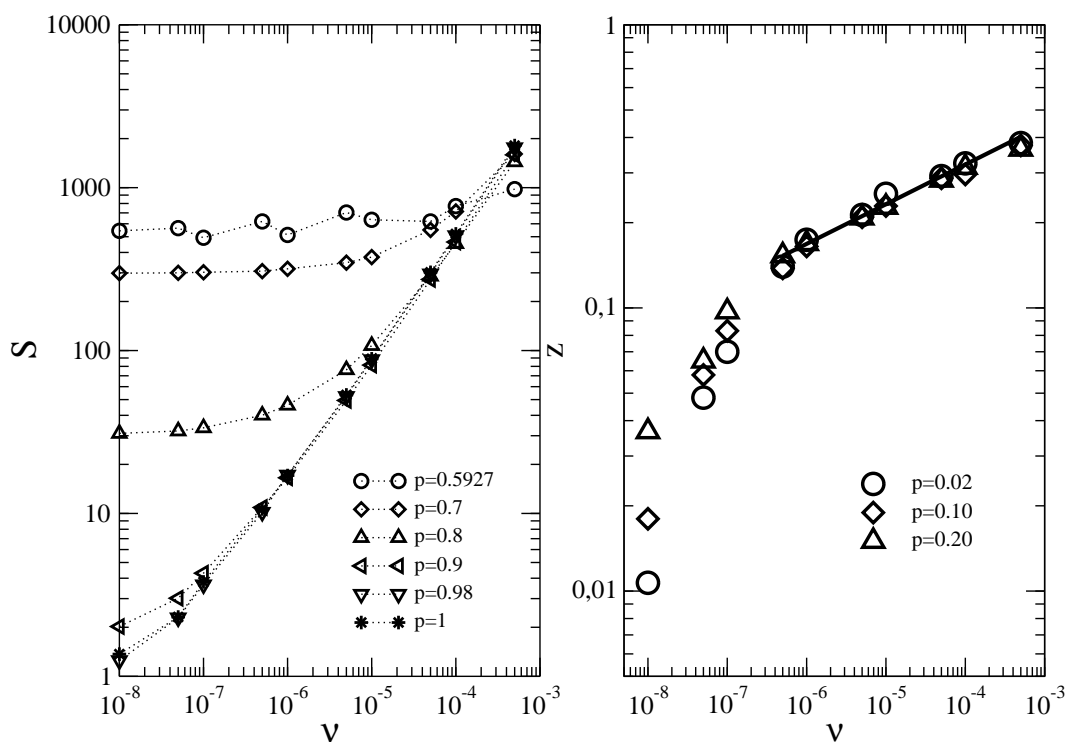


Figura 3.14 Painel da esquerda: diversidade de espécies S como função da taxa de especiação. As medidas foram realizadas em uma área de amostragem de tamanho igual a 262.144 sítios. A rede possui tamanho linear $L = 1024$ e valores de p são indicados nos painéis. Painel da direita: relação entre o expoente espécie-área z como função da taxa de especiação em relevo fragmentado em uma escala log-log. Para valores intermediários e grandes de v a dependência de z sobre v é bem aproximada por $z \sim v^\delta$.

de taxas de especiação compreendido entre valores intermediários e grandes, a dependência de z sobre v é dada pela lei de potências, $z \sim v^\delta$ é observada. Além disso, a dependência de δ em relação ao parâmetro p é mais uma vez observada, sendo menor o valor de δ para grande p . Próximo ao cluster de percolação o regime de lei de potência desaparece.

A expansão do nível de biodiversidade como função do crescimento da fragmentação nos leva a deduzir que toda contribuição adicional para o número total de espécies é originada de clusters isolados. Entretanto, da figura 3.16 em que a relação espécie-área é mostrada no cluster percolante para valores fixos da taxa de especiação e para alguns valores de p , nós concluímos

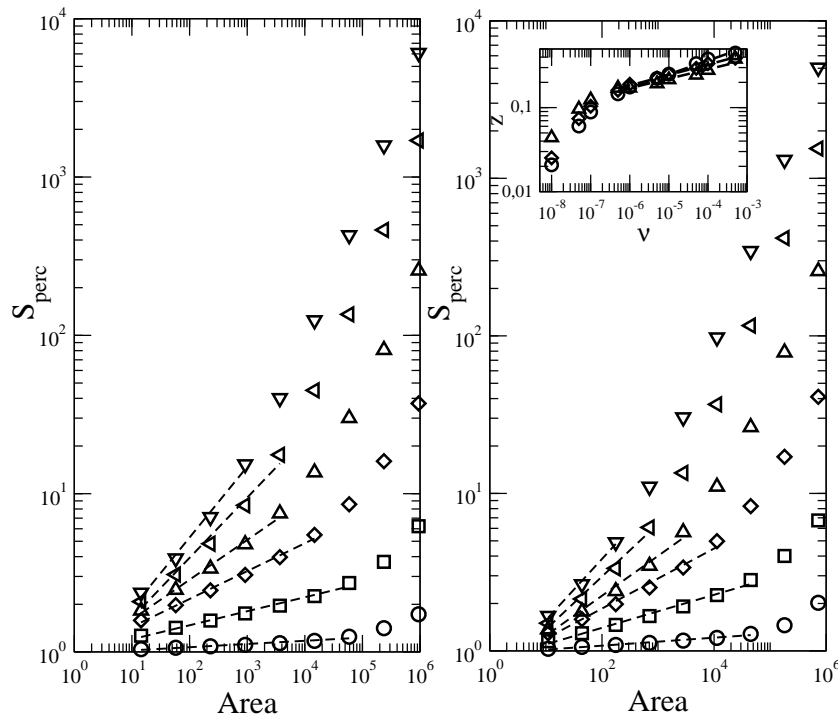


Figura 3.15 A relação espécie-área sobre o cluster de percolação. A diversidade sobre o cluster de percolação, S_{perc} , como uma função da área amostral, que corresponde ao número de sítios ocupados ao longo do cluster de percolação. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$ e taxa de especiação na ordem das curvas de baixo para cima: $\nu = 1 \times 10^{-8}$ (círculos); $\nu = 1 \times 10^{-7}$ (quadrados); $\nu = 1 \times 10^{-6}$ (diamantes); $\nu = 1 \times 10^{-5}$ (triângulos); $\nu = 1 \times 10^{-4}$ (triângulos à esquerda); $\nu = 5 \times 10^{-4}$ (triângulos à baixo). Os valores do parâmetro de ocupação são $p = 0,9$ (painel à esquerda) e $p = 0,7$ (painel à direita). A imagem inserida exibe a dependência do expoente z da relação espécie-área como uma função da taxa de especiação.

que uma porção desse aumento se deve ao crescimento do número de espécies dentro do cluster de percolação. Atualmente, os resultados de simulações resultam em dois cenários. Por um lado, quando a taxa de especiação é muito pequena (painel da direita) o efeito do decréscimo de p é sempre de aumentar o nível de biodiversidade sobre o cluster de percolação. Esse resultado corrobora com nossa explicação prévia para o início da quebra da correlação, que ocorre para concentrações p maiores do que o limiar de percolação. Como fora mencionado acima, aumentar a fragmentação promove o aparecimento de corredores estreitos, podendo uma única espécie transformá-lo em um Hot Gates, e esse processo efetivamente cria um certo grau de

isolamento mesmo em um cluster contínuo. Na figura 3.17 apresentamos uma ilustração de um cluster de percolação, em que é possível checar a existência de regiões conectadas em si por corredores estreitos onde supõem-se que indivíduos podem se dispersar. Por outro lado, quando v é aumentado, nós observamos o surgimento do comportamento cruzamento das curvas e agora o tamanho da área importa. De fato, para pequenas áreas um crescimento da fragmentação reduz o nível de biodiversidade, enquanto que para grandes áreas o aumento da fragmentação conduz a um crescimento do número de espécies. Esse tipo de comportamento é similar ao verificado em um trabalho sobre os efeitos da fragmentação de florestas na variabilidade de longo termo de comunidades de borboletas [112].

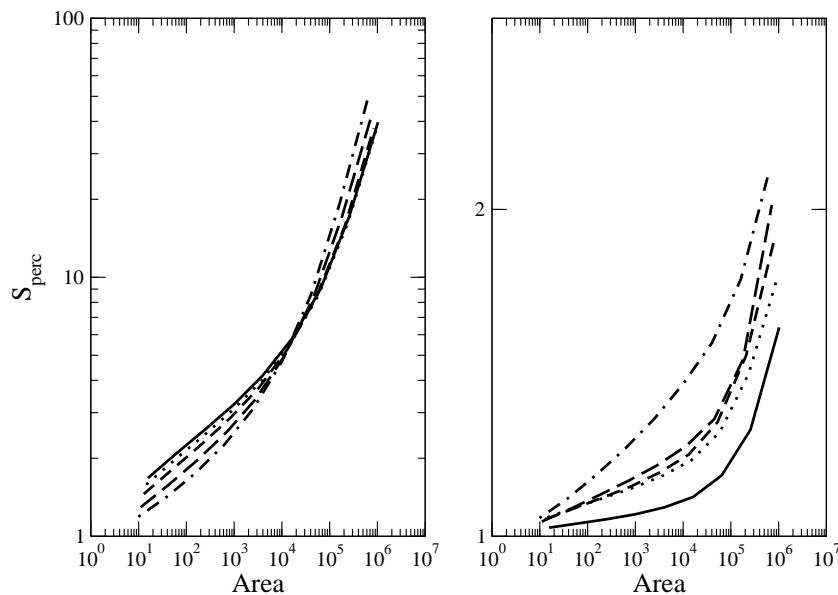


Figura 3.16 Efeito da diluição p sobre a relação espécie-área sobre o cluster de percolação para valores fixos de v . Diversidade sobre o cluster de percolação, S_{perc} , como uma função da área amostral, que corresponde ao número de sítios ao longo do cluster de percolação. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, $p = 0,98$ (linha contínua), $p = 0,9$ (linha pontilhada), $p = 0,8$ (linha tracejada), $p = 0,7$ (longa linha tracejada) e $p = 0,65$ (linha tracejada e pontilhada). No painel da esquerda nós temos fixo $v = 1 \times 10^{-6}$, em quanto que no da direita $v = 1 \times 10^{-8}$.

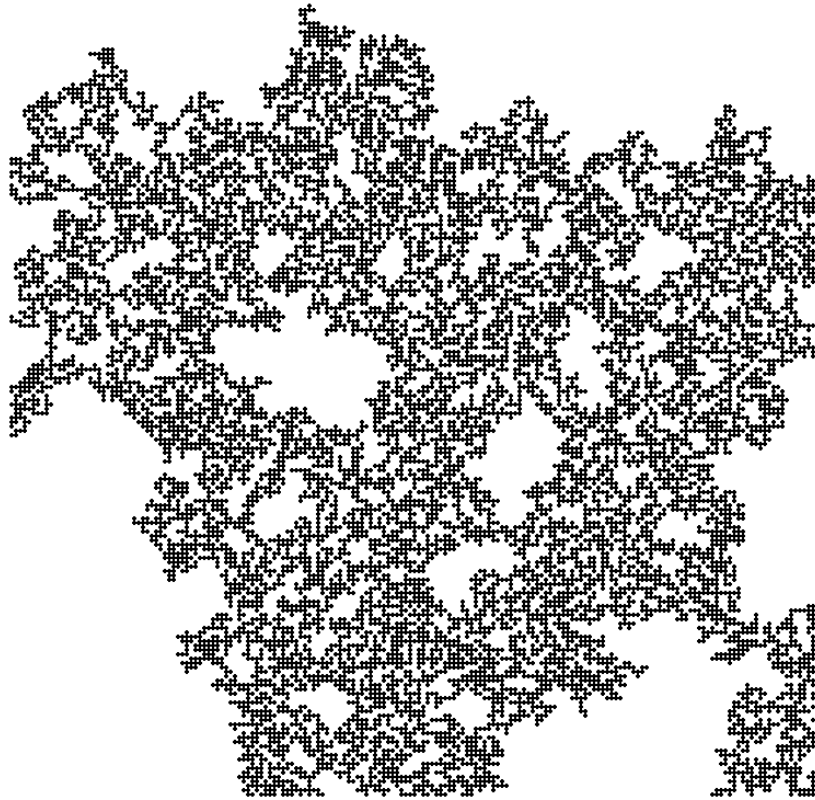


Figura 3.17 Figura ilustrativa do cluster de percolação em uma rede quadrada de tamanho linear $L = 375$. Nesse caso, o parâmetro de ocupação é o próprio limiar de percolação $p = 0,5927$.

Diante destes fatos, propomos uma medida interessante no contexto da biologia da conservação, que é a razão entre o número de espécies que se estendem ao longo de todo ecossistema (isto é, aquelas espécies contidas ao longo do cluster de percolação e que são menos propícias à extinção) e o número total de espécies no ecossistema. A figura 3.18 revela que a fração de espécies no cluster de percolação, denotado por f_{perc} , é uma função monotonicamente crescente da taxa de especiação, e que também é verificada para pequenos valores de p . O aumento da fragmentação dos habitats efetivamente diminui a porcentagem de espécies sobre o cluster de percolação para v fixo. A figura 3.16 mostra que, pelo menos para grandes áreas, a fragmentação aumenta o número de espécies no cluster de percolação. Relembre que a dispersão aqui ainda é do tipo vizinho mais próximo. Contudo, fragmentação também aumenta o número de clusters pequenos, que muitas vezes abriga uma única espécie. Portanto, uma fração decrescente do total de espécies contidas no cluster de percolação como função da fragmentação

significa que espécies surgem a uma taxa maior fora do que dentro do cluster de percolação quando p é reduzido. Esse efeito vai ficando cada vez mais fraco a medida que v é aumentado, porque grandes áreas podem ter diversidade crescente através do crescimento da especiação, enquanto que em pequenas áreas a deriva ecológica é dominante.

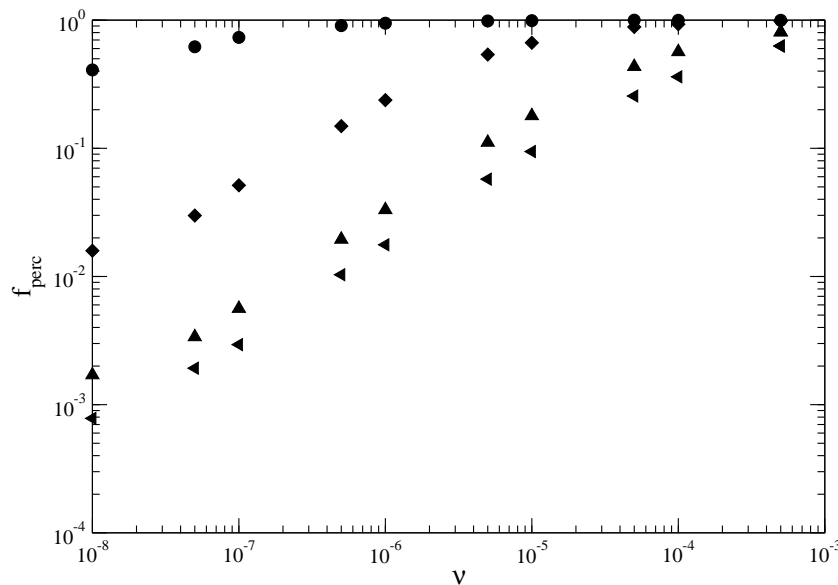


Figura 3.18 Fração do número total de espécies na rede que pertence ao cluster de percolação versus a taxa de especiação. Os diferentes símbolos denotam: $p = 0,9$ (círculos), $p = 0,8$ (diamantes), $p = 0,7$ (triângulos para cima) e $p = 0,65$ (triângulos à esquerda).

3.4.3 Efeitos da topologia

Para investigar se a topologia da distribuição de sítios vazios ou mesmo se a concentração de sítios inabitáveis é uma regra importante no comportamento do sistema, nós iremos mostrar como a diversidade de espécies muda quando a topologia da distribuição dos sítios vazios é alterada. Para tal fim, ao invés de assumirmos uma probabilidade p para cada sítio ser um sítio vazio ou não, nós introduzimos um novo parâmetro N_{frag} , o número de aglomerados de fragmentação. Por simplicidade adotaremos a forma de quadrado de tamanho linear L_{frag} para cada aglomerado, tal que cada aglomerado tenha tamanho fixo $N_{frag} = L_{frag} \times L_{frag}$. A posição

desses aglomerados no relevo é escolhida aleatoriamente de modo a não haver sobreposição. Fragmentação em forma de quadrado é muito comum no mundo moderno, como exemplo citar o desmatamento da floresta amazônica para ceder espaço para áreas de pastagem.

Apresentamos na figura 3.19 uma ilustração de uma rede de tamanho linear $L = 8$ e com aglomerados de fragmentação de tamanho linear L_{frag} . O número de regiões inabitáveis é escolhido de modo que a fração de sítios habitáveis seja em torno de $p = 0,7$.

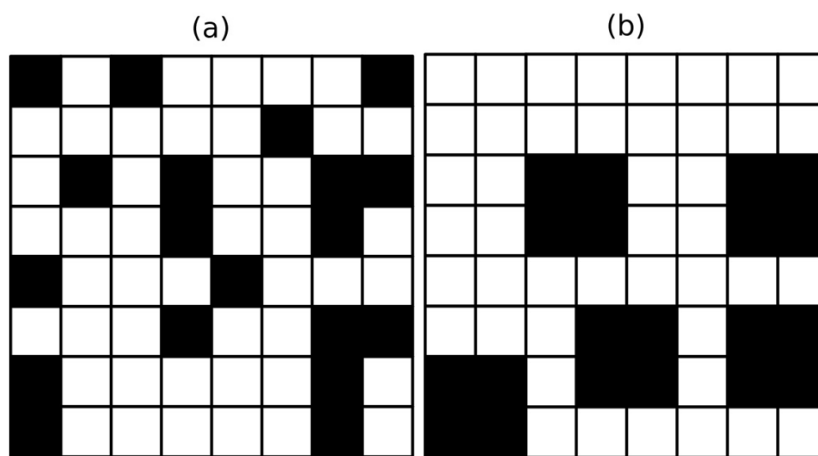


Figura 3.19 Ilustração para distribuição de sítios vazios sobre uma grade de tamanho linear $L = 8$ para (a) diluição aleatória: Nesse caso cada sítio é aleatoriamente escolhido para ser um sítio vazio com probabilidade $q = 1 - p$; e (b) fragmentação compacta: Nesse caso, os defeitos são áreas assumidas fixas de tamanho $A_{frag} = L_{frag} \times L_{frag} = 4$. O número total de fragmentos compactos é $N_{frag} = 5$, e suas distribuições espaciais são aleatórias.

Em se tratando da relação espécie-área, mostramos na figura 3.20 diversas curvas elaboradas a partir de diferentes valores de N_{frag} e L_{frag} . Em todas situações a concentração de sítios vazios sobre o número total de sítios foi escolhida como sendo fixa. Para fragmentação compacta os pontos colapsam, e não é possível de distinguir, pelo menos nessa escala de números de aglomerados de fragmentação, como S varia em relação à variação de N_{frag} . Por outro lado fica claro para nós que no extremos em que diluição é completamente aleatória, um notável incremento é obtido no nível de biodiversidade, que se torna mais aparente para grandes valores de p . Isto também é refletido na estimativa do expoente espécie-área z . Por exemplo, no

painel (d) nós obtivemos $z = 0,169$ para diluição aleatória, e para fragmentação compacta foi estimado em $z = 0,135$. Além disso, os resultados dão suporte para nossa explicação anterior sobre os padrões de comportamento do nível de biodiversidade como função da fragmentação. Quando grandes aglomerados de fragmentação são distribuídos sobre a rede ao invés de se realizar a diluição da rede por sítio, a possibilidade de se obter uma estrutura complexa com corredores estreitos é reduzida, diminuindo assim o número de Hot Gates das espécies. Isso

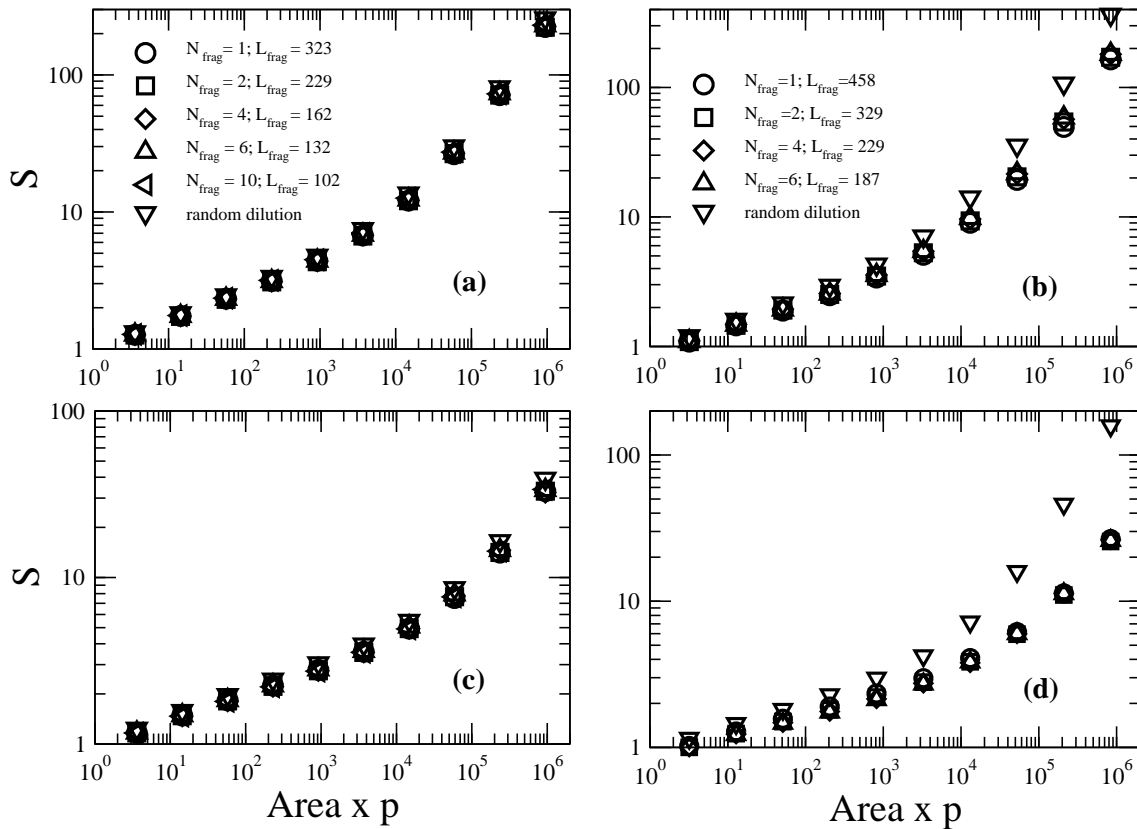


Figura 3.20 Efeitos da topologia sobre as curvas espécie-área. N_{frag} aglomerados de fragmentação de tamanho linear L_{frag} são introduzidos tais que a probabilidade de sítios vazios seja igual a p . Os valores dos parâmetros são no painel (a) $p = 0,9$ e $v = 1 \times 10^{-5}$, no painel (b) $p = 0,8$ e $v = 1 \times 10^{-5}$, em (c) $p = 0,9$ e $v = 1 \times 10^{-6}$, por fim no painel (d) $p = 0,8$ e $v = 1 \times 10^{-6}$.

3.4.4 Condições de contorno

Nosso modelo de simulação assume que a condição de contorno do sistema seja fechada. Isso significa que aqueles indivíduos que estão sobre as bordas da grade interagem menos, porque têm menos vizinhos. Para testar como substancialmente essa condição modifica a medida do nível de biodiversidade aqui nós apresentamos os resultados de simulação que foram obtidos assumindo condições de contorno periódicas. Nesse sentido, a conectividade de cada sítio é essencialmente a mesma, e geometricamente seu formato é um toro. Na figura 3.21 comparamos as curvas espécie-área obtidas com condições de contorno periódicas com o resultado anterior, que se tratava de condições de contorno fechadas.

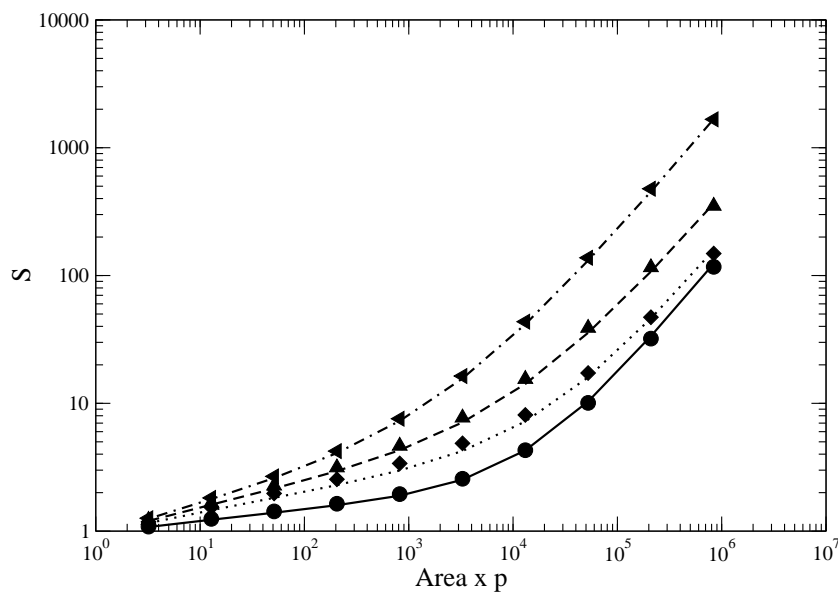


Figura 3.21 Comparação entre curvas espécie-área em redes com condições de contorno periódicas e, também, com condições de contorno fechadas. Os valores dos parâmetros são $L = 1024$, fixado $p = 0,8$ e taxa de especiação de baixa para cima: $\nu = 1 \times 10^{-7}$ (círculos e linha sólida), $\nu = 1 \times 10^{-6}$ (diamantes e linha pontilhada), $\nu = 1 \times 10^{-5}$ (triângulos e linha tracejada), e $\nu = 1 \times 10^{-4}$ (triângulos à esquerda e linha tracejada-pontilhada). Os pontos se referem aos resultados de simulações para redes com condições de contorno periódicas, enquanto que as linhas denotam o resultado anterior e assumem condições fechadas.

Com esta comparação notamos a bela correspondência entre as curvas espécie-área, mostrando que o padrão da relação espécie-área em nosso modelo é independente do tipo de condições de contorno. Recentes aproximações para o estudo da relação espécie-área em modelos neutros espacialmente explícitos generaliza o método da coalescência para paisagens infinitas [156, 157, 146]. Neste caso, a genealogia de um indivíduo pode também ser reconstruída mesmo quando seu ancestral está fora da rede. A principal motivação desta aproximação é a eliminação do efeito relacionado à finitude do sistema. Para meios homogêneos, como assumido naqueles trabalhos, a extensão do método da coalescência é factível e torna possível simular uma paisagem infinita sem comprometer o custo computacional. Contudo, no caso de relevos fragmentados a aplicação do método da coalescência para áreas infinitas tem um custo computacional muito alto. De acordo com nosso modelo de fragmentação de relevo, os sítios vazios são fixos e permanentes. Caso desejemos simular um relevo fragmentado com obstáculos fixos é sempre necessário estocar a configuração do relevo a medida que a caminhada se estende sobre áreas fora da área da rede. Portanto, aqui resolvemos simular redes finitas.

3.4.5 Efeitos da dispersão na biodiversidade

Aqui nós modificamos o nosso modelo para relevos fragmentados e ao invés de trabalharmos com dispersão apenas entre vizinhos mais próximos, como no modelo votante original, assumimos que o processo de dispersão abrange vizinhanças mais distantes. Como antes, em cada instante de tempo um indivíduo é escolhido ao acaso para morrer, dando origem a uma nova espécie com probabilidade v , ou um novo indivíduo da mesma espécie com probabilidade $1 - v$, mas agora esse novo indivíduo pode ser originado de mais longe - para além do vizinho mais próximo - de dentro de uma região quadrática centrada no sítio focal de lado $D = 2K + 1$. Entretanto, a forma do processo de dispersão não é restritivo para o estudo presente. Rosindell e Cornell mostraram que formas diferentes do processo de dispersão dão resultados similares dado que a distância quadrática média seja a mesma [156]. Quando K não é muito pequeno a coalescência de todo sistema é única, pois é possível transitar entre clusters por meio da dispersão. O fenômeno Hot Gates é o principal mecanismo de restrição de espécies à uma única parte

da rede quando a dispersão é restrita, conforme considerado anteriormente. Logo, o processo em que todos os sítios de uma região quadrada estejam conectados uns aos outros possibilita que barreiras constituídas por uma espécie sejam superadas pelos propágulos de outra.

Na figura 3.22 mostramos a relação espécie-área para relevo fragmentado. É fácil de perceber que a forma da curva espécie-área muda consideravelmente quando a área de dispersão é aumentada. O que chama a atenção aqui é a partida de um cenário bifásico para um trifásico, que se torna mais claro em escalas intermediárias da taxa de especiação. Como esperado, o cenário trifásico também é um fato para redes não fragmentadas (resultado não mostrado). Assim, surge um segundo ponto que delimita a primeira fase, que ocorre em pequenas áreas, e o intervalo de áreas em que a diversidade S cresce em regime de lei de potências, e que parece iniciar-se a partir das áreas de tamanho $A \sim (2K + 1)^2$, em que a dispersão é o mecanismo dominante [158]. É também surpreendente que o regime trifásico é robusto mesmo em grandes níveis de fragmentação. Na figura 3.22 exibimos as curvas espécie-área para $p = 0,8$ no painel da esquerda e para o limiar de percolação à direita. Em uma terceira figura, inserida no painel da direita, mostramos a relação entre o expoente espécie-área z e a taxa de especiação para diferentes valores do parâmetro de fragmentação p e para lado do quadrado de dispersão igual a 15 ($K = 7$). Observamos que z é praticamente independente de p . Resultados similares foram obtidos para $K = 10$. Ao contrário do caso para dispersão do tipo vizinho mais próximo, aqui não foi possível obter uma aproximação razoável do expoente z em relação à v seguindo uma lei de potência. Na figura 3.23 exibimos a comparação entre os resultados obtidos com dispersão entre vizinhos próximos contra os resultados obtidos com $K = 7$. Notamos que o tipo de dispersão não afeta o padrão da relação espécie-área somente em pequenas áreas e para pequenas taxas de especiação, mesmo para o relevo fragmentado próximo ao limiar de percolação. Nos outros casos há um desvio grande entre as curvas com diferentes condições de contorno, com uma inversão no padrão de crescimento da diversidade como função da área. Esta inversão ocorre em uma área cada vez menor quanto menor for a taxa de especiação.

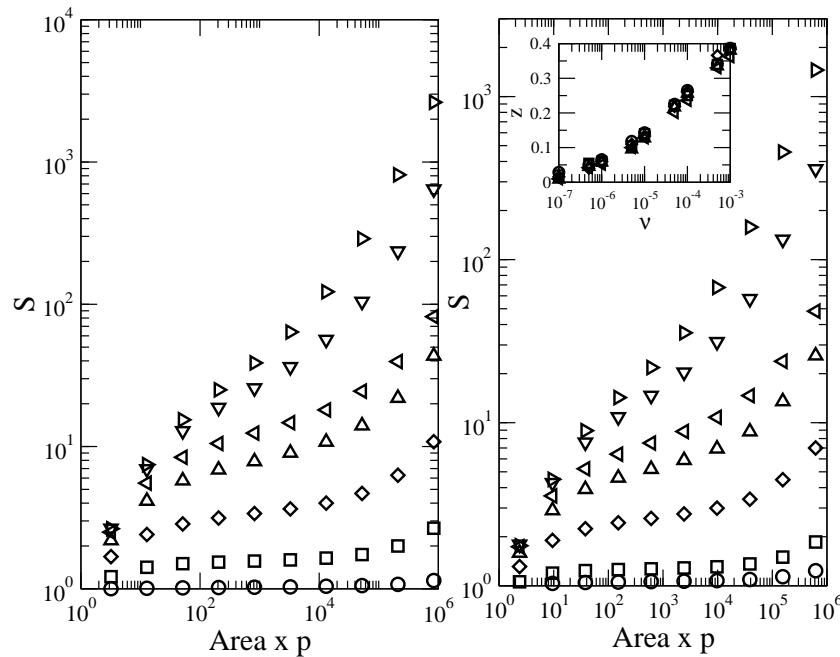


Figura 3.22 Efeitos da dispersão sobre a relação espécie-área. O número de espécies como uma função da $\text{Área} \times p$ para um quadrado de dispersão de tamanho linear $2K + 1 = 15$. O tamanho do sistema é o mesmo usado na figura anterior, e as taxas de especiação são, de baixo para cima: 1×10^{-8} (círculos), 1×10^{-7} (quadrados), 1×10^{-6} (diamantes), 5×10^{-6} (triângulos para cima), 1×10^{-5} (triângulos para esquerda), 1×10^{-4} (triângulos para baixo) e 5×10^{-4} (triângulos para direita). No painel da esquerda temos $p = 0,8$, enquanto no painel da direita $p = 0,5927$. A figura inserida mostra a relação entre o expoente espécie-área z como uma função da taxa de especiação v , para dois valores de p , e $K = 7$.

Os padrões trifásicos observados na figura 3.22 é um aspecto universal das curvas espécie-área quando vistas sobre um amplo intervalo de áreas de uma comunidade [154, 91]. Os principais fatores que determinam esta relação são o processo de amostragem aleatória e o limite de dispersão [154, 91]. Notamos em escalas continentais que o relevo fragmentado sustenta grande diversidade de espécies. Isto é esperado, já que os processos ecológicos são descorrelacionados em escalas espaciais amplas, devido à existência do limite de dispersão. Assim, o aumento da área de levantamento implica em unir localizações distantes que possuem distintas composições de espécies. Portanto, como referido por Hubbell (2001), no regime continental o número de espécies crescerá de forma aproximadamente linear como função da área. Este aspecto é ainda forte em relevos extremamente fragmentados.

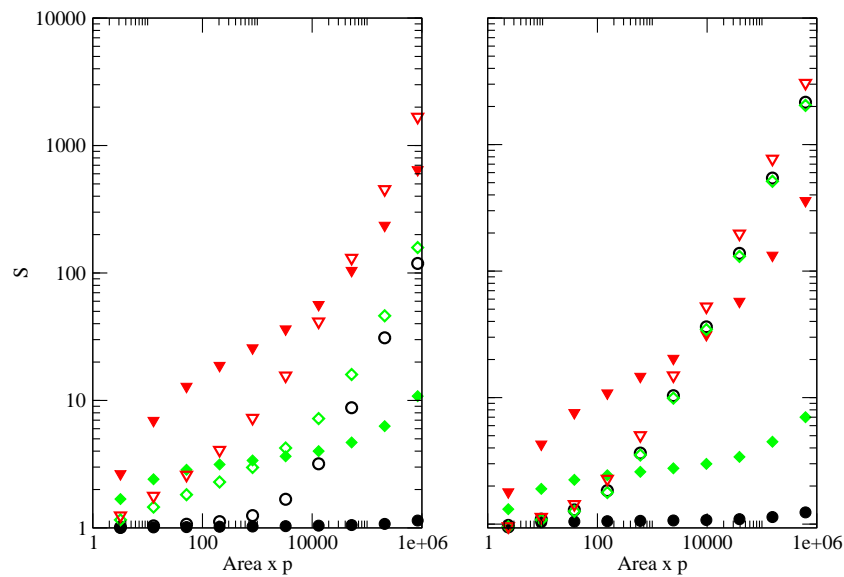


Figura 3.23 Comparação entre a relação espécie-área obtida em nosso modelo com dispersão entre vizinhos mais próximos contra a relação espécie-área obtida com dispersão para além dos vizinhos mais próximos. O tamanho do sistema $L = 1024$. As taxas de especiação são: 1×10^{-8} (círculos em preto), 1×10^{-6} (diamantes verdes) e 1×10^{-4} (triângulos para baixo em vermelho). As formas preenchidas representam resultados do modelo com $K = 7$ e as formas vazias representam os resultados obtidos com dispersão do tipo vizinho mais próximo. No painel da esquerda temos $p = 0,8$, enquanto no painel da direita $p = 0,5927$.

Na figura 3.24 comparamos a curva espécie-área obtida em nosso modelo com a curva espécie-área teórica prevista para populações sem limites de dispersão, como demonstrado por Hubbell [91]. De acordo com Hubbell, o número esperado de espécies como função do número de indivíduos é dado por:

$$E(S|\theta, J) = \frac{\theta}{\theta} + \frac{\theta}{\theta+1} + \frac{\theta}{\theta+2} + \cdots + \frac{\theta}{\theta+J-1},$$

em que J o número de indivíduos, tal que $J = \rho A$ e, $\theta = 2J_M v$ é o número fundamental de biodiversidade. A quantidade ρ corresponde à densidade de indivíduos, que aqui é o mesmo que a frequência de sítios ocupados p , $\rho = p$. Em áreas pequenas e intermediárias fica claro que a hipótese de não haver limite de dispersão faz aumentar muito o número de espécies. Já que $\theta/(\theta + J - 1) \rightarrow 0$ quando $J \rightarrow \infty$, o número de espécies como função da área cresce de modo cada vez menos acentuada. Quando a taxa de especiação não é pequena, notamos

que os resultados simulados com limite de dispersão desviam do previsto no modelo teórico. Em escalas intermediárias e continentais a diversidade de espécies é muito menor do que o previsto pela equação acima. Isto também acontece para fragmentação do ambiente no limiar de percolação. A distância da curva espécie-área teórica para a curva espécie-área simulada cresce até atingir valor máximo sobre o ponto aonde se inicia o regime linear. Por outro lado, quando a taxa de especiação é pequena o limite de dispersão não desempenha papel nenhum no padrão de crescimento da diversidade como função da área, mesmo para grande fragmentação do ambiente, quando ainda existe um cluster percolante.

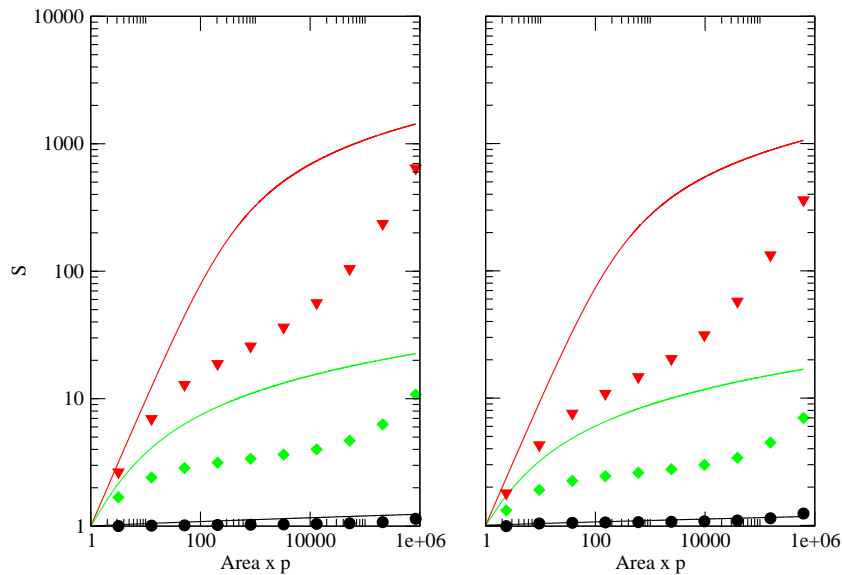


Figura 3.24 Comparação entre a relação espécie-área teórica prevista por Hubbell contra a relação espécie-área obtida em nosso modelo. O número de espécies como uma função da Área $\times p$ para a mesma dispersão da figura anterior. O tamanho do sistema $L = 1024$. As taxas de especiação são: 1×10^{-8} (círculos em preto), 1×10^{-6} (diamantes verdes) e 1×10^{-4} (triângulos para baixo em vermelho). As curvas contínuas são obtidas da relação teórica $E(S|\theta, J) = \sum_{k=1}^J \theta / (\theta + k - 1)$, em que $J = Np$. No painel da esquerda temos $p = 0,8$, enquanto no painel da direita $p = 0,5927$.

3.5 Tempo de persistência

Na seção anterior introduzimos um modelo similar ao modelo votante (modelo *forward*) para exemplificar o funcionamento do método da coalescência (*backward*) para o cálculo do nível de biodiversidade com a área. O método da coalescência oferece grandes vantagens computacionais em relação ao método *forward*, uma delas é a obtenção do estado estacionário, poupando tempo de simulação. Entretanto, para se calcular tempos de extinção precisamos medir o tempo desde o momento em que ocorre o evento de especiação até o tempo, t , em que a abundância da espécie vai a zero. Nesse sentido, com o objetivo de conhecer qual o padrão da relação entre espécies e o tempo de persistência, realizamos simulações *forward*. Uma exigência é feita, as medidas dos tempos de extinção são realizadas em toda comunidade a partir do instante de tempo em que a dinâmica evolucionária sobre paisagem fragmentada esteja em equilíbrio entre especiação e extinção.

Na figura 3.25 mostramos a relação log-log do número de espécies como função da persistência como resultado de simulações de redes de tamanho linear $L = 512$, para duas ordens de magnitude da taxa de especiação, e para alguns valores do parâmetro de fragmentação p e perímetro de dispersão maior. As curvas exibem um cenário trifásico. A primeira fase é caracterizada pela grande diversidade de espécies extintas no intervalo de tempos muito pequenos; na segunda fase a curva espécie-persistência segue o regime de lei de potência decrescente, $N \sim t^b$, com $b < 0$, que é iniciado em tempos da ordem de 10^2 e que é delimitado por um *cutoff* (terceira fase), onde poucas espécies conseguem persistir por um tempo longo. Nós observamos que as curvas espécie-persistência são mais sensíveis à variação da taxa de mutação do que ao parâmetro de fragmentação. A primeira fase não muda sob nenhuma variação nos valores de v e p . Todavia, o intervalo de tempos de extinção em que o regime de lei de potência é o padrão para a distribuição dos tempos de persistência é encurtado quando cresce a taxa de especiação, fazendo com que o extremo superior do intervalo se desloque para a esquerda. Essa mudança no regime de lei de potência também é observada com menor nitidez quando fixamos a taxa de especiação e crescemos a fragmentação da paisagem.

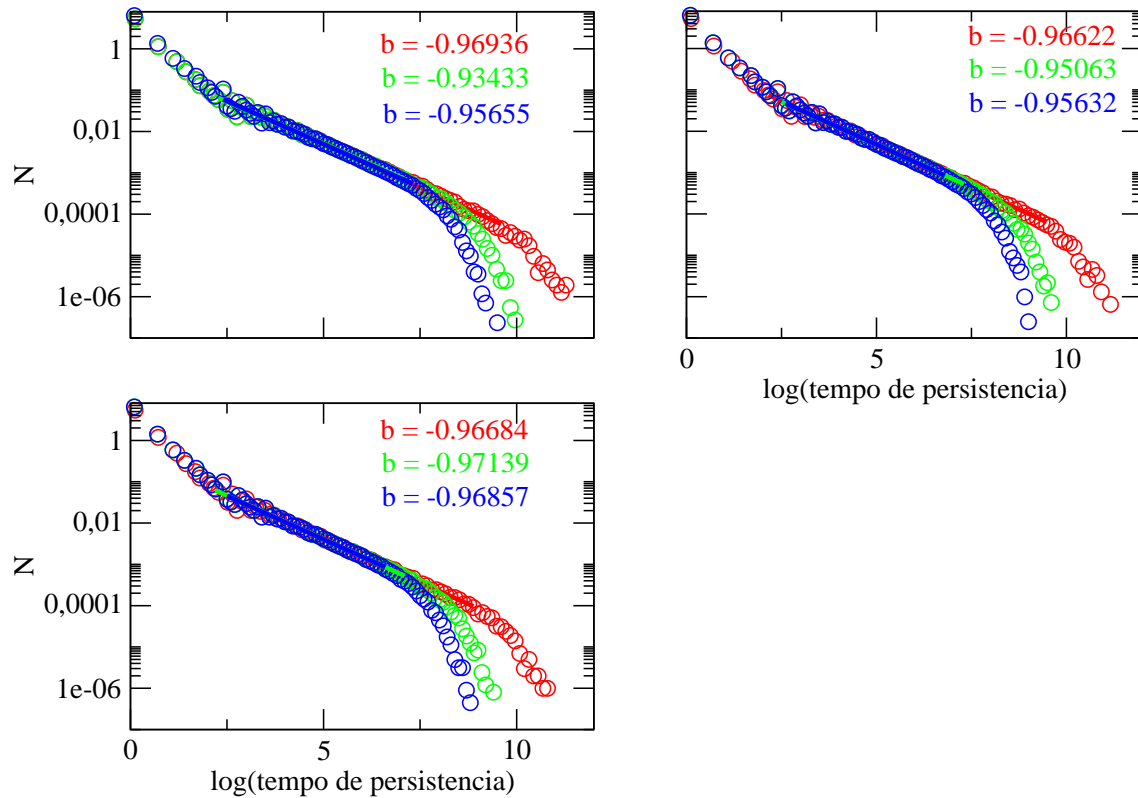


Figura 3.25 Relação entre níveis de biodiversidade com log dos tempos de persistência (ou tempos de extinção) sobre uma rede quadrada de tamanho linear $L = 512$. N é a densidade de frequência de espécies neste histograma. Nesse caso, o parâmetro de dispersão $D = 15$. As taxas de especiação são 1×10^{-4} (círculos em vermelho), 5×10^{-4} (círculos em verde) e 1×10^{-3} (círculos em azul). No painel (a) $p = 1$, em (b) $p = 0,8$ e (c) $p = 0,6$.

Os Efeitos da Correlação Entre Habitats Sobre a Biodiversidade

Para os cientistas, afirmar que o indivíduo X está adaptado a viver no ambiente Y significa dizer que Y estabeleceu forças de seleção natural que afetaram a vida de ancestrais de X e, assim, moldaram e especializaram a evolução de X. Adaptação significa que os organismos foram moldados (por seleção natural) por ambientes passados. Suas características refletem os sucessos e as falhas de ancestrais. Eles estão aptos aos ambientes em que vivem no presente apenas porque tais ambientes tendem a ser similares àqueles do passado. Para compreendermos a teoria da evolução por seleção natural, precisamos compreender quais são as proposições sobre as quais essa teoria baseia-se, quais sejam: Primeiro, na natureza nós encontramos indivíduos que constituem uma população de uma espécie como sendo não idênticos - eles variam, embora às vezes apenas levemente, em tamanho, taxa de desenvolvimento, em resposta à temperatura, etc; Segundo, apenas parte dessa variação é hereditária; Terceiro, ancestrais diferentes deixam números diferentes de descendentes, o que significa muito mais do que dizer que indivíduos diferentes produzem números diferentes de descendentes. Isso inclui também as possibilidades de sobrevivência da prole até a idade reprodutiva, a sobrevivência e a reprodução de seus descendentes e, por sua vez, a sobrevivência e a reprodução dos descendentes destes últimos, e assim sucessivamente. Por fim, o número de descendentes deixados por um indivíduo depende, não inteiramente, mas de maneira decisiva, da interação entre as características do indivíduo e seu ambiente.

Quando pretendemos raciocinar sobre sistemas genéticos complexos é particularmente útil utilizar a ideia de Wright de um relevo adaptativo (ou topografia adaptativa, Wright, 1932). Para o caso de um único locus, o relevo é um gráfico bidimensional do valor adaptativo médio (\bar{W}) no eixo y contra a frequência gênica (eixo x). O termo valor adaptativo médio é equivalente

ao somatório dos valores adaptativos de cada genótipo na população, cada um multiplicado por sua proporção na população [152]. Em muitos casos, a seleção natural conduz a população para a frequência gênica em que o valor adaptativo médio está no máximo. Nesse sentido, podemos seguramente pensar na seleção natural como sendo um processo de escalada de uma colina, por analogia com as colinas no relevo adaptativo. A figura 4.1 mostra um exemplo de superfície formada pelo valor adaptativo como função das frequências de dois loci. Neste caso, existem duas colinas, com os picos representando populações com fitness médio grande e os vales representam populações com fitness médio pequeno. Qualquer relevo de fitness para espécies reais deve envolver, de fato, muito mais do que dois loci: relevos de adaptação reais são multidimensionais [140]. Wright acreditava que, genes em loci diferentes interagem, uma superfície de valor adaptativo multidimensional real teria, com frequência, múltiplos picos, com vales entre eles. Este raciocínio é abstrato, pois é preciso imaginar um grande número de loci, muitos com mais do que um alelo, com os alelos nos diferentes loci interagindo de forma epistática, e afetando suas contribuições adaptativas.

Um fenômeno intrínseco a uma comunidade ecológica é a similaridade entre organismos. Similaridade entre indivíduos quaisquer está associada ao número de diferenças entre genomas separados por uma distância geográfica e, pode ser calculada por meio do número médio de diferenças entre pares de genomas sobre uma dada área amostral. A similaridade frequentemente decresce quando a distância entre observações cresce. Este é um padrão há muito tempo conhecido na literatura geográfica [175]. A relação negativa entre similaridade e distância está implícita em diversos fenômenos ecológicos e evolucionários. Por exemplo, substituição de espécies ao longo de gradientes espaciais do meio ambiente produzem um decrescimento de similaridade com a distância [196, 33]. Segundo Nekola e Peter (1999) uma das principais causas do declínio da similaridade com a distância é o simples decrescimento da similaridade do meio ambiente com a distância (por exemplo, movimento ao longo da topografia ou gradiente climático). Esses fatos asseguram que existe correlação espacial entre os valores adaptativos dos organismos em seus ambientes, uma vez que quanto menor for a distância entre os locais onde os indivíduos habitam, mais parecidas serão suas habilidades de sobreviver e re-

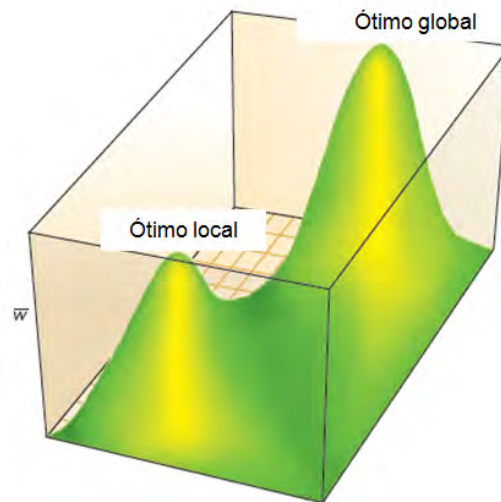


Figura 4.1 Relevo de fitness Wrightiano tridimensional. Os dois eixos formando o "chão" da figura representa as frequências de alelos de dois diferentes loci, e o eixo z emergindo representa o fitness médio. O relevo de adaptação mostra dois picos. Como Wright enfatizou, a evolução por seleção natural pode levar a população a ficar sobre um pico adaptativo local que pode não ser o pico de maior valor adaptativo sobre o relevo (máximo global). Esta imagem foi reconstruída do artigo de Orr (2009).

produzir. Nesse sentido, se observamos dois indivíduos que vivem em habitats muito próximos (habitats vizinhos próximos) e, se o relevo for homogêneo - composto por habitats fortemente correlacionados - então, esses dois indivíduos terão seus valores adaptativos similares. Por outro lado, em um ambiente heterogêneo (não-correlacionado) a diferença entre os valores adaptativos pode ser enorme mesmo quando os organismos vivem em habitats próximos.

Outro conceito central em ecologia e evolução é conservação de nicho. Nicho é o conjunto de condições bióticas e abióticas em que as espécies estão hábeis a persistir e manter os tamanhos populacionais estáveis no tempo [93]. Nesse sentido, define-se conservação de nicho como a tendência das espécies em reter aspectos fundamentais de seus nichos ao longo das gerações [199]. Por exemplo, dezenas de milhares de espécies de peixes do grupo actinopterygii estão presentes em todos os ambientes aquáticos, todavia alguns clados de peixes estão confinados em água doce e outros em água salgada. Nós nos referimos à conservação de nichos como um processo, embora possa ser causada por mais do que um fator ao nível populacional (uma

característica que compartilha com outros processos evolucionários, tais como especiação e anagênese).

Aqui nosso objetivo é investigar a influência do nível de heterogeneidade espacial sobre o padrão espacial da diversidade genética de espécies como função da área. Em meios ambientes heterogêneos espera-se um nível de biodiversidade maior do que esperado para meios homogêneos. Recentemente Campos et al. propuseram um modelo espacialmente explícito para abordar a relação espécie-área [20]. De acordo com o modelo, o meio ambiente é estático no tempo, mas as populações evoluem no tempo e indivíduos têm valores adaptativos aumentados no tempo. Para modelar o relevo adaptativo, a família de relevos NK introduzida por Kauffman e Levin (1987) foi assumida. Em nosso modelo, a topologia sobre as quais populações evoluem é uma rede bidimensional quadrada, como no modelo votante do capítulo anterior. O modelo assume reprodução sexuada, com o processo de acasalamento sendo local e, também, os indivíduos competem localmente. Heterogeneidade é introduzida na rede dentro de habitats distintos em que uma dada configuração do genótipo possui diferentes valores adaptativos em regiões distintas. Em contraste com o trabalho anterior [20], nesse capítulo os valores adaptativos entre habitats são correlacionados. Nesse sentido habitats adjacentes são mais similares ambientalmente (correlacionados) do que habitats mais distantes. No modelo o grau de correlação entre os habitats é controlado por um parâmetro de correlação, λ , que permite variar continuamente a correlação entre os meios, de fortemente descorrelacionados a meios heterogêneos. A definição de espécie no modelo não é precisa, logo o modelo não é capaz de prover a relação espécie-área de forma única. Assim, estudamos a relação entre diversidade genética com a área de amostragem, que é esperado ser diretamente relacionado com a relação espécie-área.

4.1 O modelo NK

O modelo NK tem sido usado para investigar propriedades de ótimos locais e alguns tipos de dinâmicas em evolução molecular. Em particular, Kauffman e Levin (1987) investigaram

estatísticas acerca do número de ótimos locais e os valores de adaptação associados a eles [99]. Kauffman (1993) mostrou que o aumento do valor do parâmetro de epistasia, K , implica no crescimento do número de ótimos locais, mas faz decrescer seu valor médio. O modelo NK pode ser utilizado na dinâmica de interação adaptativa em vários níveis de organização, por exemplo, como interações entre proteínas diferentes. Este modelo considera uma sequência de N loci, cada com a alelos possíveis. Neste caso, a^N genótipos haplóides distintos podem ser formados. Os modelos frequentemente utilizados pelos autores para o cálculo da adaptação total de um indivíduo são o aditivo ([99]):

$$W = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N h_i; \quad (4.1)$$

e o multiplicativo ([20] e [189]):

$$W = \prod_{i=1}^N e^{h_i}, \quad (4.2)$$

em que h_i é a contribuição do locus i para o fitness total W .

A chave do modelo NK é entender como os valores da contribuição de cada locus para a adaptação individual são calculados. Em vez de assumir alguma função para os valores com o objetivo de facilitar as análises, o modelo NK assume números aleatórios gerados de uma distribuição de probabilidade particular para cada valor possível da contribuição h_i . Iremos denotar essa distribuição por $f(h)$, e a denominaremos como distribuição do relevo, já que determina as propriedades estatísticas do relevo de adaptação. Nós notamos que Kauffman (1993) e outros autores fizeram uso da distribuição uniforme para $f(h)$. Entretanto, a distribuição gaussiana é assumida por alguns autores [189, 20] em seus trabalhos. Isto porque a distribuição gaussiana permite incluir no relevo adaptativo valores raros da contribuição dos genes, tanto altos como baixos, que não são possíveis pela distribuição uniforme. Nesse sentido, fixando a média $\mu = 0$ na distribuição gaussiana nós podemos introduzir valores negativos para a contribuição dos genes para a adaptação total do indivíduo, que são tecnicamente indesejáveis [208]. Por esta razão, o relevo multiplicativo é usado (por exemplo, Phillips et al., 2000).

Até agora não está claro como qualquer valor da contribuição de um gene, h_i , pode ser gerado para todos genótipos possíveis. A resposta depende como o genótipo está associado

à adaptação, e isso depende crucialmente do valor do parâmetro de epistasia, K . Caso consideremos o modelo NK com $K = 0$, a contribuição do locus i , h_i , é independente dos alelos transportados em outros loci e depende somente dos alelos transportados no locus i . Já que a alelos são possíveis no locus i , para qualquer indivíduo dado, h_i pode tomar um de a valores distintos. Para cada realização particular do modelo, cada um destes a valores deve ser gerado independentemente por $f(h)$ e então estocado em uma tabela. Seguindo esse procedimento para cada um dos N loci, nós terminaremos com uma tabela contendo um total de $N \times a$ números aleatórios gerados independentemente.

Para incorporar epistasia ao modelo NK devemos assumir que a contribuição do locus i para a adaptação depende não somente do alelo no locus i , mas também dos alelos em K outros loci. Nós dizemos que esses K 's outros loci epistaticamente influenciam o locus i , tais que o valor de h_i irá variar se uma mutação ocorrer em qualquer dos $K + 1$ loci, isto é, no próprio locus i e os outros K loci que epistaticamente influenciam este locus. Já que cada locus tem a alelos possíveis, considerados juntos, o locus i e os outros K loci que influenciam epistaticamente o locus i podem formar um total de a^{K+1} combinações distintas de alelos. Sob os pressupostos do modelo NK, cada uma destas a^{K+1} combinações leva a um valor independentemente gerado, h_i . Como tal, para especificar o fitness de todos genótipos, nós necessitamos de N tabelas contendo cada um total de a^{K+1} entradas, cada um gerado da distribuição do relevo $f(h)$.

Quando existe epistasia (isto é, $K \geq 1$) deve-se especificar o padrão das conexões epistáticas. Mais especificamente, nós devemos decidir quais K outros loci influenciam epistaticamente cada locus. Uma variedade de métodos têm sido utilizados para atribuir as conexões epistáticas, três dos quais são descritos aqui (figura 4.2). Kauffman investigou conexões aleatórias (figura 4.2a) e, também conexões de cada locus para seus K loci que são vizinhos mais próximos na sequência (figura 4.2b). Uma terceira possibilidade, o método por blocos, foi introduzido por Perelson e Macken (1995), foi motivado por observações em sequências moleculares que têm partições naturais - como domínios proteicos (figura 4.2c). Kauffman (1993) sugere que o modo com que as conexões epistáticas são atribuídas faz pouca diferença para as estatísticas do relevo NK. Welch e Waxman (2005) confirmaram isto via simulações. Eles

mostraram que, de fato, os três métodos produzem resultados similares.

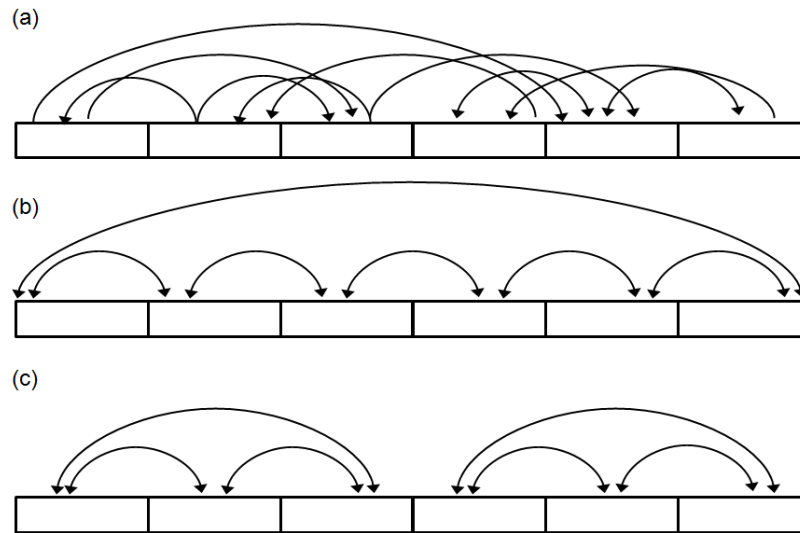


Figura 4.2 Tipos de conexões epistáticas do modelo NK. Em cada caso mostrado o tamanho do genoma é $N = 6$ loci, e cada locus é influenciado epistaticamente por outros $K = 2$ loci. As conexões epistáticas são denotadas com setas; assim, as setas saindo de cada locus e terminando em outros loci mostram quais são esses K 's outros que causam as influências epistáticas. Porque assumimos $K = 2$, exatamente duas setas saem de cada locus em todos os casos. Cada diagrama representa um modo diferente de conexões epistáticas. (a) representa conexões epistáticas aleatórias (assim, cada locus é epistaticamente influenciado por $K = 2$ loci escolhidos aleatoriamente entre os demais $N - 1$). Note que, neste caso, um número variável de setas termina em cada locus. (b) mostra os padrões quando cada locus é influenciado por seus $K = 2$ loci vizinhos mais próximos, com os loci ao fim do genoma conectados um ao outro. (c) por fim, conexões epistáticas arranjadas em blocos de tamanho $N' = 3$, em que loci interagem reciprocamente.

4.2 Modelo NK para ambiente correlacionado com indivíduos sexuados

Na presente seção iremos apresentar nossa contribuição original de modelagem de comunidade ecológica composta de habitats correlacionados para medir a relação entre diversidade genética

e área. Para atingir tal fim, nós realizamos simulações computacionais extensivas. O nosso modelo e os resultados que são apresentados abaixo foram publicados em 2011 no periódico *Journal of Theoretical Biology*, [134].

Nosso modelo considera que as populações consistem de M indivíduos haplóides, cujo genoma é finito e representado pela sequência $G = \{s_1, s_2, \dots, s_N\}$, em que cada locus s_i pode assumir um de dois possíveis alelos, isto é, cada locus é uma variável binária $s_i = 0, 1$. Com N loci binários temos portanto 2^N combinações possíveis de genomas, cada um representando os estados dos genes. Os indivíduos são distribuídos sobre uma rede quadrada bidimensional de tamanho linear L , em que as condições de contorno são periódicas e cada sítio é ocupado por um único indivíduo, tal que $M = L \times L$. Nesse sentido, o meio ambiente é sempre saturado, não havendo nenhum sítio vago. Nós iniciamos as populações de um único genótipo fundador, em que todos os indivíduos têm o mesmo genótipo. Assim, as populações evoluem no tempo de acordo com as seguintes regras:

- (i) Um indivíduo é aleatoriamente escolhido, e denotado por I_k .
- (ii) **Reprodução.** Um de seus quatro vizinhos mais próximos, que nós denotaremos por I_j , é aleatoriamente escolhido para acasalar com o indivíduo I_k , produzindo uma única prole.
- (iii) **Mutação e recombinação.** O novo indivíduo possui metade de seu genoma vindo de I_k e a outra metade oriundo de I_j . Não necessariamente nessa ordem: a metade esquerda do genoma é herdada de I_k e metade direita de I_j ; sendo equiprovável a ordem em que isto ocorre. Entretanto, uma mutação pontual pode ocorrer com probabilidade v . Se a mutação ocorre, um único locus é escolhido e seu estado é alterado.
- (iv) **Seleção natural.** Depois disso, a seleção é implementada de seguinte forma: um indivíduo, dentre o indivíduo I_k e seus quatro vizinhos mais próximos, são escolhidos para que um deles seja substituído pela prole. A ideia chave é que indivíduos menos adaptados (com menor adaptação) tenham maiores chances de serem substituídos. Nesse sentido, um indivíduo será escolhido para ser substituído com probabilidade proporcional a $1/W$, onde W é seu valor adaptativo.
- (v) Os passos (i)-(iv) são repetidos M vezes, e isso constitui uma única geração em nossas simulações.

Para que a definição de nosso modelo fique completa falta definir o relevo de adaptação, que é a forma como nós atribuímos os valores adaptativos a cada configuração do genoma. Seguindo Welch e Waxman (2005), aqui nós assumimos que cada locus contribui multiplicativamente para o valor de adaptação do indivíduo, ou seja

$$W = \exp(h_1) \exp(h_2) \cdots \exp(h_N) = \exp\left(\sum_{j=1}^N h_j\right), \quad (4.3)$$

em que h_j denota a contribuição do locus j para a adaptação total de um indivíduo. Epistasia em nosso modelo ocorre da seguinte forma: A contribuição h_j do gene j depende do estado de K outros loci escolhidos aleatoriamente. Desta maneira, para cada locus nós podemos construir uma tabela com 2^{K+1} entradas (o número de combinações diferentes de $K+1$ loci) com a contribuição para o locus j (veja na figura 4.3). Os valores de h_j de cada combinação é dada de acordo com uma distribuição de probabilidade. O modelo também leva em consideração a possibilidade de habitats diferentes para impor pressões de seleção diferentes por meio da divisão da rede em $N_l = M/A_l$ habitats, em que $A_l = l \times l$ é a área de cada habitat. Assim, nós assumimos tabelas diferentes para um dado locus em habitats diferentes.

Neste ponto, nós introduzimos a diferença fundamental entre nosso modelo e o proposto por Campos et al. (2010). Enquanto o primeiro utiliza habitats não-correlacionados (todas as tabelas foram obtidas de uma distribuição Gaussiana de média zero), aqui nós assumimos correlação seletiva entre os habitats, isto é, nós assumimos agora que as tabelas não são independentes para a contribuição do loci, mas elas são obtidas condicionando as tabelas de um dado habitat com o de sua vizinhança. O algoritmo é como segue:

(a) Primeiro nós geramos a tabela para o primeiro habitat, nomeado de habitat 0 e denotado por H_0 . A contribuição do locus i para o fitness individual (h_i), que compreende as tabelas, é obtido de uma distribuição Gaussiana de média 0 e variância σ^2 , isto é,

$$f(h_i) = (1/\sqrt{2\pi\sigma^2}) \exp(-h_i^2/2\sigma^2). \quad (4.4)$$

(b) O próximo passo é determinar as tabelas para todos os habitats que estão na vizinhança do

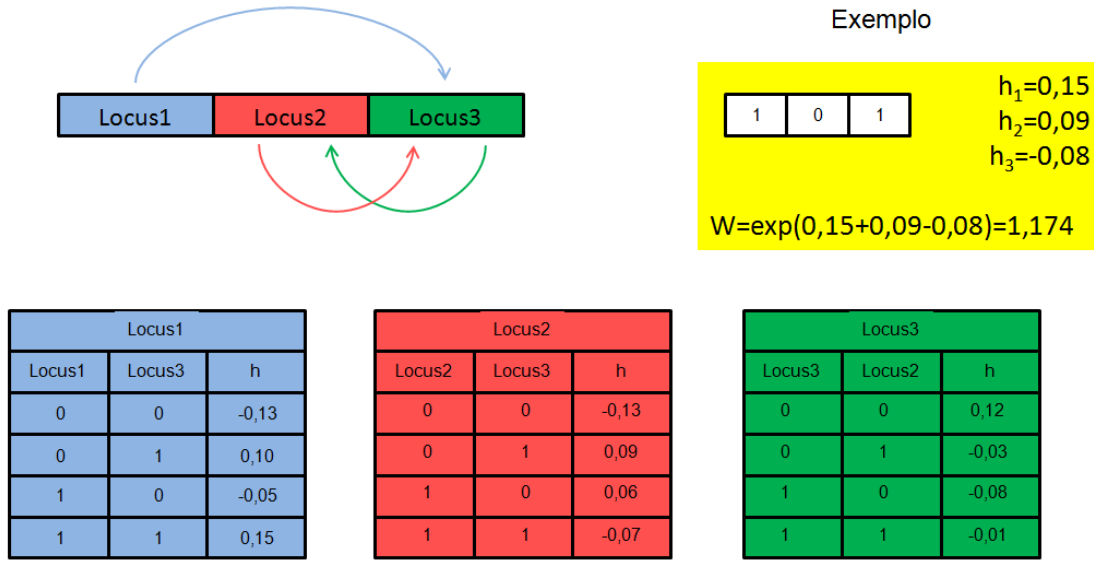


Figura 4.3 Ilustração do procedimento de cálculo da adaptação. Neste exemplo, o tamanho do genoma é $N = 3$ e o parâmetro de epistasia $K = 1$. A figura exibe tabelas (num total de três) para a interação do locus 1 com o locus 3 escolhido aleatoriamente (tabela azul), do locus 2 com o locus 3 (tabela vermelha), e, finalmente, do locus 3 com o locus 2 (tabela verde). Neste instante, a contribuição h_1 do locus 1 depende do estado do locus 3 (incluindo ele mesmo, como sempre). A contribuição h_2 do locus 2 depende do estado de 3; e a contribuição h_3 depende do estado do locus 2. As interações epistáticas são indicadas pelas setas na ilustração. A figura também mostra o valor do fitness de uma sequência dada (tabela amarela).

habitat 0. Esse conjunto de habitats são denominados por H_1, H_2, H_3, H_4 . Então, para cada gene j e cada combinação da entrada da tabela, a contribuição h_{j,H_k} sobre o habitat k é condicionada à contribuição h_{j,H_0} do habitat H_0 de acordo com uma distribuição Gaussiana bivariada [202]:

$$f(h_{j,H_k}|h_{j,H_0}) = (1/\sqrt{2\pi\sigma^2(1-\lambda^2)}) \exp[-(h_{j,H_k} - \lambda h_{j,H_0})^2/(2\sigma^2(1-\lambda^2))], \quad (4.5)$$

em que λ é o parâmetro de correlação. Os valores extremos $\lambda = 0$ e $\lambda = 1$ correspondem aos casos não-correlacionado e completamente correlacionado, respectivamente.

(c) Em seguida, nós repetimos o passo (b) para os habitats que são vizinhos de H_1 e que ainda não tiveram uma tabela atribuída. Esse conjunto de habitats, denominados por H_5, H_6, H_7, H_8 , têm suas tabelas construídas de acordo com a equação (3). O mesmo procedimento é

adotado para os habitats vizinhos de H_2, H_3 e H_4 , e assim sucessivamente. Note que existem circunstâncias em que os habitats compartilham o mesmo habitat vizinho. Neste caso, dado que o habitat já foi "visitado", e não há mais necessidade de se repetir o processo.

(d) O processo é continuado até que todos habitats tenham sido visitados e suas tabelas de adaptação atribuídas.

4.2.1 Reprodução assexuada

Para reprodução assexuada nós modificamos o modelo introduzido acima alterando o modo de reprodução, que havia sido sexuado. Todos os passos do procedimento simulacional descrito na Seção 4.1 são mantidos exceto os passos (ii) e (iii). No modelo assexuado, em se tratando da reprodução, um único indivíduo escolhido duplica seu genoma para gerar uma prole, que é uma cópia idêntica de genoma de seu pai com probabilidade $1 - v$, mas uma mutação pontual pode ocorrer a uma taxa v .

4.2.2 Procedimentos de medida

No capítulo anterior medimos a relação espécie-área de comunidade neutra. Aqui estamos interessados em medir o nível de diversidade genética após uma população uniforme - um único genoma - evoluir de acordo com nosso modelo até que atinja o estado estacionário. Com isto, evitamos quaisquer complicações nas análises dos resultados. Na figura 4.4 mostramos algumas curvas da diversidade genética como função do tempo para diferentes tamanhos da rede e para diferentes valores do parâmetro de correlação. Após atingir o equilíbrio, a diversidade genética flutua em torno de um valor constante (tanto na versão sexuada e quanto na assexuada do modelo). Vale a pena notar que, para pequenas áreas (curvas abaixo) papel da correlação espacial é evidente. Para grandes áreas, descorrelação ocorre dentro de cada habitat e o efeito de correlação entre habitats é eliminado (curvas acima). Na próxima seção apresentamos as

medidas da diversidade genética versus área para populações em equilíbrio.

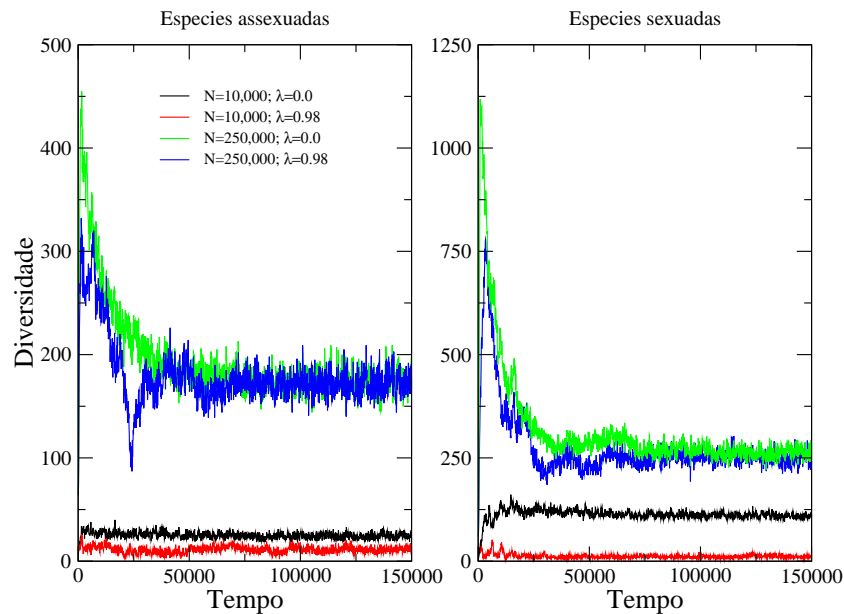


Figura 4.4 Diversidade genética como função do tempo. Os valores dos parâmetros são: Tamanho do sistema $M = 10.000$ e $M = 250.000$; tamanho do genoma $N = 64$, diversidade de habitats $N_r = 16$, parâmetro de epistasia $K = 1$, taxa de mutação $\nu = 0,0001$ e $\sigma^2 = 0,0005$. Aqui, nós apresentamos a evolução do genoma em ambas populações sexuadas e assexuadas, para o nível de correlação entre habitats não-correlacionados (meio ambiente heterogêneo) e altamente correlacionados (próximo à homogeneidade). Em todos os casos, o modelo atinge o estado estacionário.

Um aspecto curioso surge da figura 4.4. Olhando a evolução temporal da diversidade de genomas para uma grande comunidade, como na rede de tamanho $M = 250.000$, observamos uma explosão inicial da diversidade. Essa diversificação é causada pelo grande sucesso reprodutivo de raros genótipos bem adaptados. Essa explosão inicial da diversidade é então seguida por um declínio acentuado até atingir um platô. Esse cenário é compatível com radiação adaptativa [154]. Recentemente, radiação adaptativa foi abordado em um modelo de base genética (*genetic-based model*, [128]). As simulações na figura 4.4 mostram que padrões similares podem também ser observados assumindo variabilidade espacial na pressão de seleção. Esse

efeito na diversidade é o resultado de uma taxa muito grande de aparecimento de mutantes muito bem adaptados no início do processo adaptativo. Como a população evolui e atinge grande nível de adaptação, genomas de maior valor adaptativo se tornam raros [60].

4.3 Resultados e discussões

A interação entre epistasia e correlação entre habitats para a relação diversidade-área é nosso principal resultado. Na figura 4.5 mostramos a diversidade genética S versus a área A para valor fixo do parâmetro de epistasia $K = 1$, contudo, quatro valores distintos do parâmetro de correlação λ foram considerados. Nós dividimos a rede em $N_r = 16$ habitats distintos de mesmo tamanho $A_l = A/16$. Essas simulações foram realizadas através do crescimento do tamanho total da área (aumentando-se o tamanho da rede), e a diversidade é estimada em todo sistema - este procedimento de medida é denominado de diversidade- γ [195]. Esse procedimento não é a mensuração padrão feita nos modelos nulos [91], onde as simulações são realizadas para um grande sistema, e subamostras desse sistema são consideradas para a estimativa da diversidade. Foi impraticável simular áreas suficientemente grandes para remover o efeito de cruzamento de barreiras. A diversidade- γ utilizada aqui é mais apropriada para descrever as relações espécie-área em ilhas do que para continentes [154]. Usualmente, curvas espécie-área em ilhas são mais acentuadas do que curvas inferidas pela subdivisão de uma grande área.

De volta a figura 4.5, quando o relevo é completamente heterogêneo ($\lambda = 0$) nós alcançamos o cenário estabelecido previamente em Campos et al. (2010), onde um regime trifásico é observado. No primeiro e último regimes uma dependência íngreme da diversidade genética S com a área é obtida. Esse padrão é similar ao observado em estudos empíricos e também em resultados de diversidade- α em modelos nulos [154, 21, 156, 31, 146, 139]. Atualmente, a forma da relação espécie-área é grandemente influenciada pela taxa de especiação e dispersão. O regime de lei de potência não é um resultado exclusivo dos modelos nulos, mas também podem ser

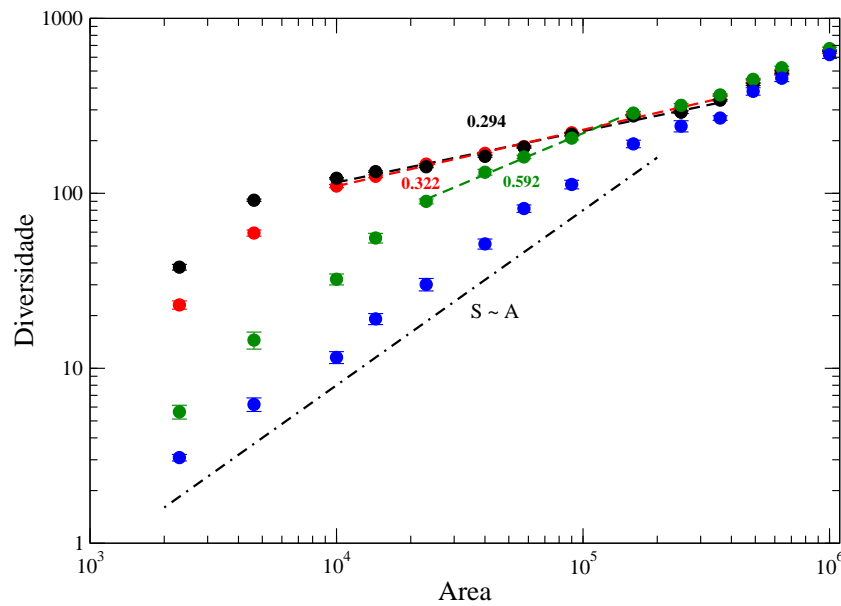


Figura 4.5 Curvas para relação diversidade genética versus área em populações sexuadas. O valores dos parâmetros são os mesmos utilizados na figura 4.4. As diferentes cores denotam valores distintos do parâmetro de correlação λ : $\lambda = 0$ (círculos pretos), $\lambda = 0,5$ (círculos vermelhos), $\lambda = 0,9$ (círculos verdes) e $\lambda = 0,98$ (círculos azuis). As linhas tracejadas são os melhores ajustes de lei de potências $S \sim A^z$ em áreas de valores intermediários. Os valores estimados do expoente z , como mostrado no interior da figura, são todos altamente significativos, todos com p -valor $p < 0,01$ e com coeficientes R^2 maior que 0,95. Como vemos, os valores de z são fortemente associados com os valores de λ , como mencionado antes.

obtidos de um modelo co-evolucionário de estrutura espacial [111].

Para valores intermediários do parâmetro de correlação, ainda notamos um comportamento trifásico. Todavia, quando os habitats tornam-se mais correlacionados, fazendo com que os indivíduos tenham seus valores adaptativos mais próximos, uma redução no nível de biodiversidade é observado, especialmente no intervalo de pequenos valores de área.

A mudança de comportamento mais notável ocorre para grande correlação do meio ambiente, isto é, quando os habitats são mais homogêneos. Neste caso, nós observamos para valores de áreas pequenos e intermediários que a relação diversidade genética com a área é aproximadamente dada por $S \sim A$, como mostrado na figura 4.5 (veja o resultado para $\lambda = 0,98$). A linha pontilhada-tracejada é uma reta com inclinação 1. Além disso, quando $\lambda = 0,90$, o

regime intermediário se estende sobre um pequeno intervalo de áreas. Resumindo, aumentar λ de zero até valores elevados de λ , porém menores que 90%, implica no estreitamento da região de transição entre escalas pequenas e continental. É também claro que o expoente z que caracteriza a lei de potência $S \sim A^z$ em escalas intermediárias é dependente do grau de heterogeneidade do meio ambiente, aumentando de valor com o crescimento do parâmetro de correlação λ . As medidas, como indicadas na figura, estão dentro do intervalo esperado de valores observados em estudos empíricos.

Na figura 4.6, nós apresentamos nossos resultados para o parâmetro de epistasia $K = 3$, mantendo todos os outros parâmetros como utilizados na figura 4.5. Qualitativamente, o comportamento da diversidade genética com a área para todos os níveis de correlação é o mesmo observado na figura anterior. Os resultados de simulações na figura 4.6 salientam o fato do regime intermediário quase não existir quando o meio ambiente é fortemente correlacionado. A dependência do expoente z com λ é inalterada. A comparação dos resultados nas figuras 4.5 e 4.6 nos permite verificar que z diminui com o parâmetro de epistasia K , que generaliza a tendência já notada para ambientes não-correlacionados [20].

Nós observamos brevemente uma relação positiva entre diversidade genética e heterogeneidade do meio ambiente, que é consistente com medidas de campo [3, 76]. Entretanto, uma conclusão importante pode ser retirada dos resultados simulados: em escalas continentais existe ausência do efeito do nível de heterogeneidade sobre os níveis de diversidade genética.

Como apresentado anteriormente, nosso modelo emprega condições de contorno periódicas. Dependendo do aspecto geográfico, podemos afirmar que outros tipos de condições de contorno são mais naturais. Por exemplo, se os habitats são cercados por um meio ambiente estéril, condições de contorno livres são mais apropriadas - com bordas cercando a rede. Contudo, em ambos os painéis da figura 4.7, somente pequenas mudanças podem ser vistas quando nós comparamos condições de contorno periódicas contra livres para vários valores do parâmetro de correlação. Decrescendo a área, diferenças entre os dois tipos de condições

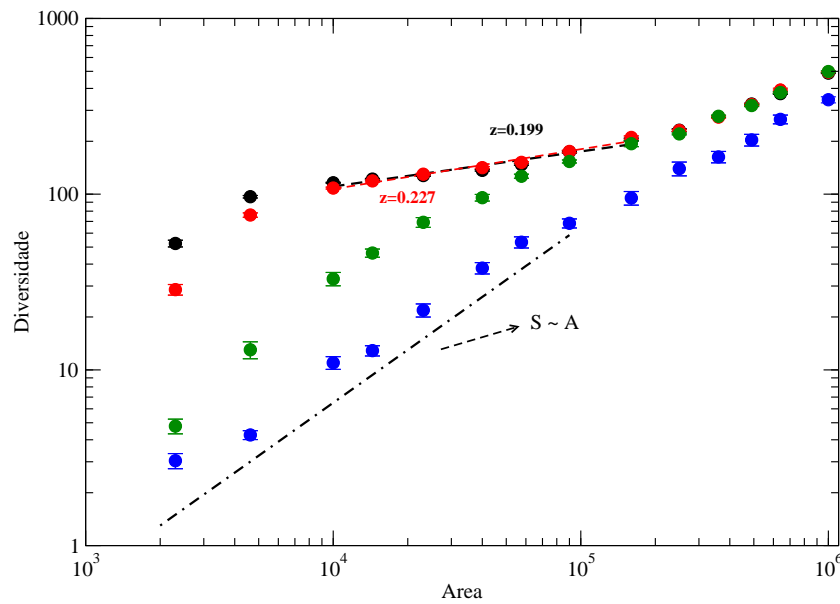


Figura 4.6 Curvas para relação diversidade genética versus área em populações sexuadas. Os parâmetros são os mesmos utilizados na figura 4.5, exceto o parâmetro de epistasia que é $K = 3$. As cores diferentes denotam valores distintos do parâmetro de correlação, como mostrado na figura 4.5. Os valores estimados do expoente z , no interior da figura, são todos altamente significativos, todos com p -valor $p < 0,01$ e com coeficientes R^2 maior que 0,95. Como vemos, os valores de z são fortemente associados ao parâmetro de correlação λ e, fracamente associados com o parâmetro de epistasia K quando comparado com a figura 4.5.

de contorno aparecem, em particular, para habitats não-correlacionados ou fracamente correlacionados. Esse comportamento ocorre porque a distância máxima entre habitats é duas vezes maior no modelo com condições de contorno livres do que no modelo periódico. Consequentemente, a descorrelação é maior em condições de contorno livres. Em qualquer caso, os dois tipos de condições de contorno dão resultados qualitativamente similares.

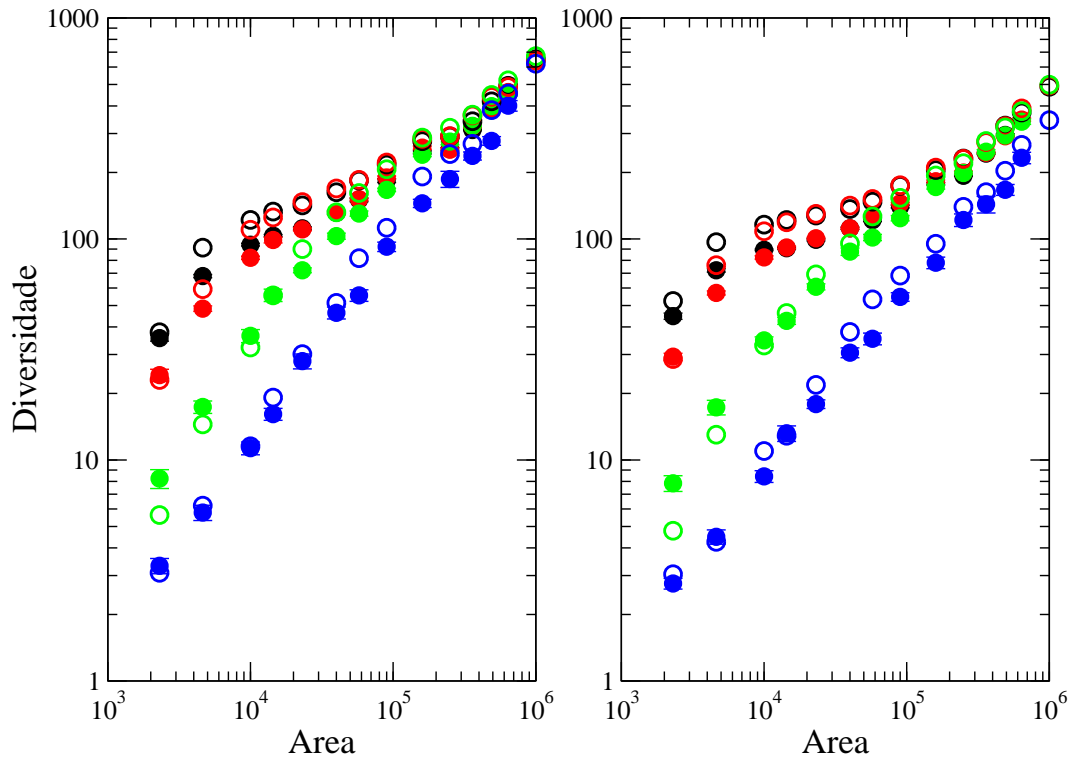


Figura 4.7 Comparação de efeitos para populações sexuadas entre diferentes condições de contorno sobre a relação diversidade genética versus área. No painel (a) $K = 1$ e em (b) $K = 3$. Os demais valores dos parâmetros e o esquema de cores é o mesmo utilizado na figura 4.5. Círculos vazios denotam simulações dos sistemas com condições de contorno periódicas, enquanto círculos correspondem a condições de contorno livre (com efeito de borda).

4.3.1 Reprodução assexuada

Na figura 4.8 exibimos a diversidade genética de indivíduos assexuados versus área para o mesmo conjunto de parâmetros usados na figura 4.5 e 4.6. Comparando os resultados entre os modelos sexuado e assexuado em um primeiro momento percebemos que o nível de diversidade no modelo assexuado é menor do que no modelo sexuado, como era de se esperar, devido à eliminação do processo de recombinação que é uma das principais fontes de variabilidade genética [19, 34, 68]. Esse resultado é especialmente proeminente em pequenas áreas. Todavia, em grandes áreas os valores numéricos são muito próximos comparados com aqueles obtidos

em populações sexuadas.

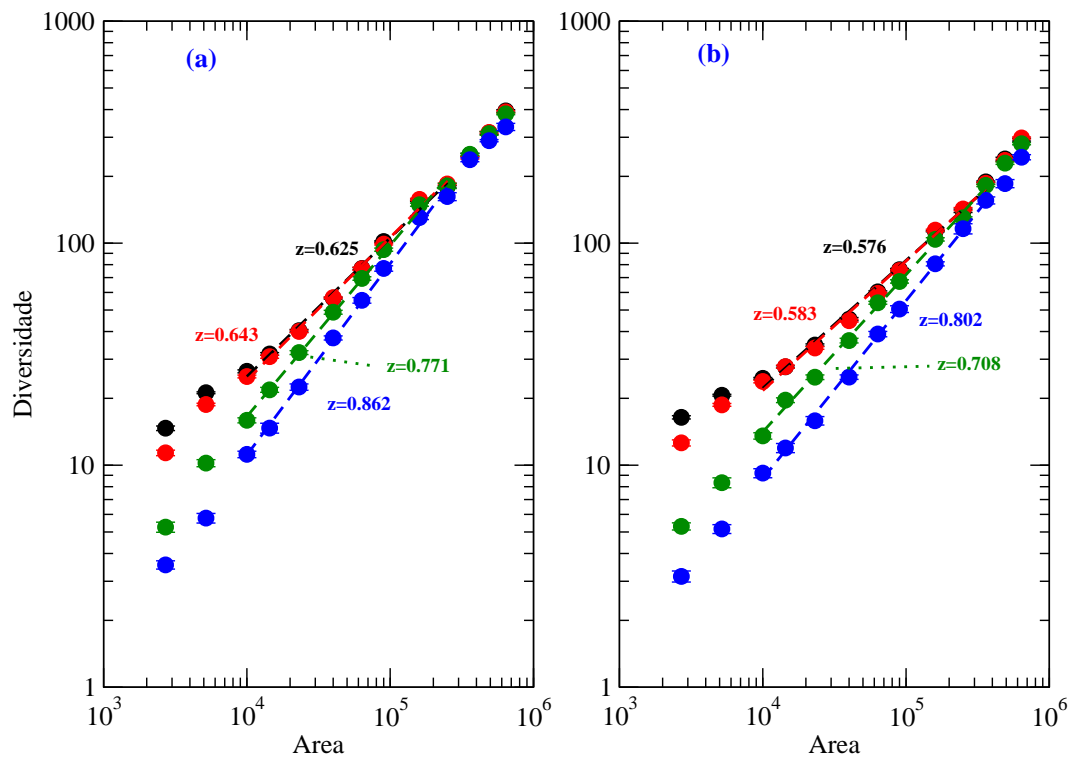


Figura 4.8 A relação da diversidade genética com a área para populações assexuadas. No painel (a) $K = 1$ e em (b) $K = 3$. As diferentes cores denotam valores distintos do parâmetro de correlação λ : $\lambda = 0$ (círculos pretos), $\lambda = 0,5$ (círculos vermelhos), $\lambda = 0,9$ (círculos verdes) e $\lambda = 0,98$ (círculos azuis). Os valores estimados do expoente z , como mostrado no interior da figura, são todos altamente significativos, todos com p -valor $p < 0,01$ e com coeficiente R^2 maior que 0,99.

O fenômeno de correlação entre habitats para seleção natural é uma função importante dos níveis de biodiversidade em escalas pequenas e intermediárias. Entretanto, em escalas continentais as curvas da relação da diversidade genética com a área exibem um efeito fraco a medida que se varia o parâmetro de correlação, como verificado no modelo sexuado.

Outra característica relevante da relação da diversidade genética com a área é o cenário bifásico quando $\nu = 0,0001$, que é bem descrito por uma linha reta para o maior valor do

parâmetro de correlação aqui considerado, $\lambda = 0,98$. Em áreas intermediárias a relação entre diversidade genética e área é bem ajustada por uma lei de potência, sendo assim consistente com o modelo sexuado. Notamos que o expoente z cresce com o parâmetro de correlação, aproximando-se de um a medida que o meio ambiente vai se tornando mais homogêneo. Em qualquer situação, z para o modelo assexuado é maior que seu valor correspondente no modelo sexuado. Entretanto, para pequenas taxas de mutação (como na figura 4.9, onde $\nu = 0,00001$), um cenário trifásico aparece para ambientes pouco correlacionados. Portanto, em ambos os modelos, a mesma situação ocorre para a relação diversidade genética versus área: a existência de cenários bifásicos (para grande taxa de mutação) ou trifásico (baixa taxa de mutação).

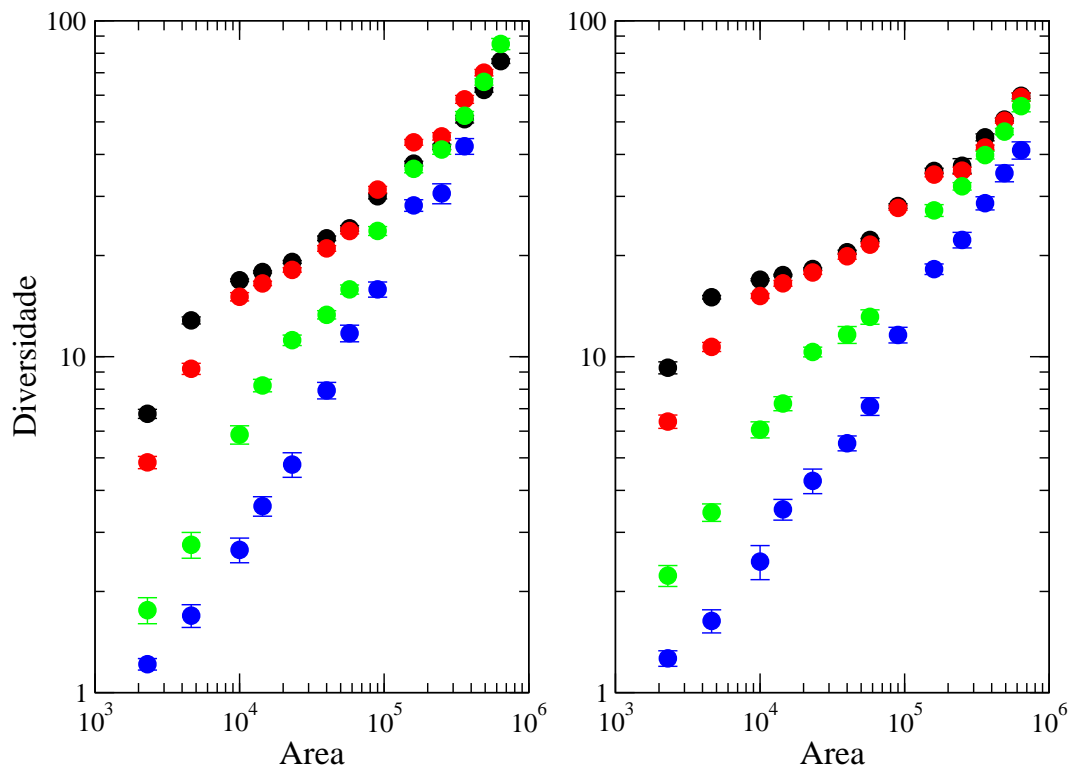


Figura 4.9 A relação da diversidade genética versus área para populações assexuadas. No painel (a) $K = 1$ e em (b) $K = 3$. Nesta figura a taxa de mutação é $\nu = 0,00001$ e os outros parâmetros permanecem os mesmos da figura 4.8, bem como o esquema de cores.

Uma importante característica de nossos resultados é a observação de que diversidade genética, e também a inclinação z em escalas intermediárias, é menor quando o parâmetro de epistasia K é aumentado. Aqui percebemos que pode haver um indicativo de conservação de nicho, desde que a trajetória evolucionária desta população distribuída espacialmente se inicie com um único fundador, isto é, todos os indivíduos tendo o mesmo genótipo [197, 198, 199]. No sentido de corroborar com esta hipótese, exibimos na figura 4.10 a diferença genética média entre aqueles genótipos que tenham atingido abundância maior ou igual a 50 indivíduos. Essa quantidade é definida como a média, sobre todas as combinações de pares de genomas distintos, isto é, o número de diferenças nos seus genótipos. Essa medida foi utilizada anteriormente na versão não-correlacionada deste modelo, para caracterizar o isolamento genético entre habitats [20] e para encontrar possíveis genes envolvidos no processo de especiação da mosca da fruta [168]. É possível inferir redução na distância genética média entre as sequências para valores grandes de K , que significa que uma pequena variação genética é suficiente para manter isolamento genético, e consequentemente adaptação para um habitat diferente. O crescimento desta medida como função da área significa que a similaridade média entre indivíduos decresce com o aumento da distância média entre eles, como era de se esperar.

4.3.2 Diversidade- α

Nas simulações anteriores, os níveis de biodiversidade foram computados sobre todo sistema (diversidade- γ), diferentemente do que é utilizado nos métodos de amostragem padrão, como aqueles utilizados nos modelos nulos, em que se faz crescer a área amostral de um sistema de tamanho constante (conceito conhecido como diversidade- α). Nosso procedimento de cálculo da diversidade- γ foi adotado, ao invés da diversidade- α , por causa do falso efeito causado pela descontinuidade de valores adaptativos ao aumentarmos o tamanho da área amostral até se cruzar as bordas dos habitats, ultrapassando assim o comprimento de correlação dos valores adaptativos entre habitats. Em outras palavras, nós mantemos constante o número de habitats

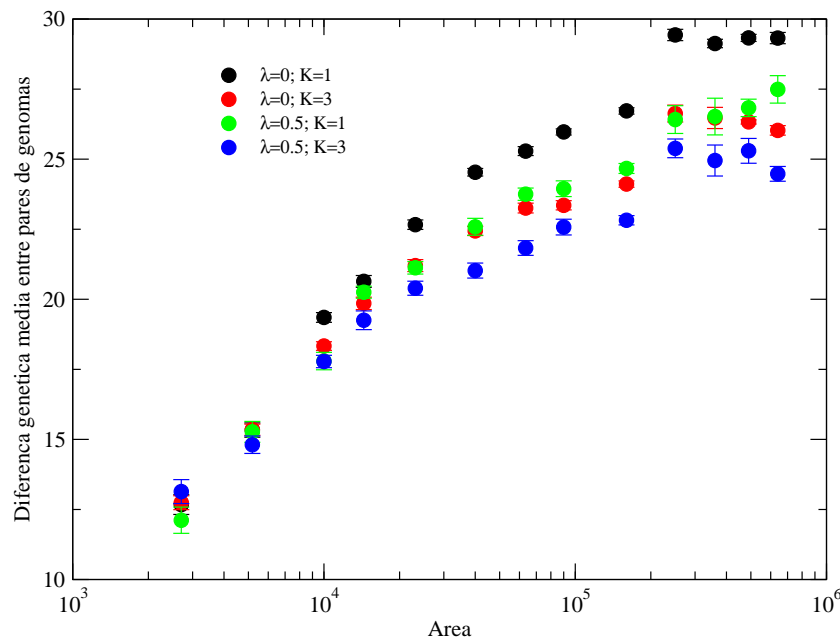


Figura 4.10 Diferença genética entre pares de sequências como função da área para o modelo assexuado. Nesta figura, o parâmetro de epistasia e o parâmetro de correlação são mostrados na figura e outros parâmetros são os mesmos utilizados na figura 4.5.

e crescemos o tamanho do sistema, e conseqüentemente o tamanho de cada habitat. Todavia, é importante compreender a diversidade- α de um sistema de tamanho constante para efeito de comparação com a diversidade- γ .

Na figura 4.11, a relação da diversidade genética com a área utilizando o método de amostragem padrão é mostrado, surgem então descontinuidades do nível de diversidade ao se cruzar as bordas dos habitats para além do comprimento de correlação dos valores adaptativos entre habitats. Nesta figura, existem 16 habitats em forma de quadrado de lado 210 sítios ($L = 840$). Iniciando a amostragem do centro, calculamos o nível de diversidade dentro de área amostral em forma de quadrado. Repetimos os cálculos aumentando a área mais e mais. Quando o lado do quadrado atinge $L/3$ e $2L/3$ (indicados pelas linhas verticais), saltos de descontinuidade são evidentes em todos os casos. Assim, o comprimento de correlação dos valores adaptativos entre habitats ficam evidentes. Quando o nível de correlação entre habitats está muito próximo da homogeneidade, os valores adaptativos das populações são similares, implicando na suavização

da descontinuidade, como era de se esperar.

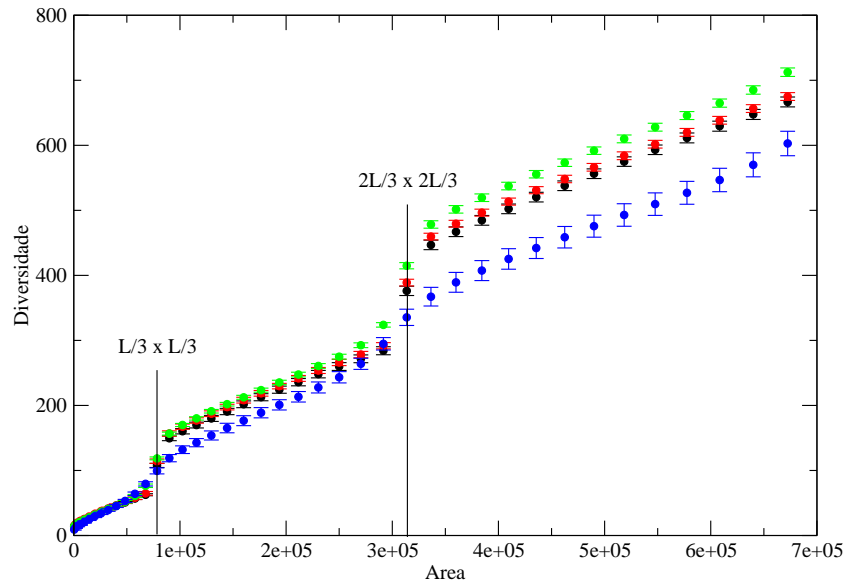


Figura 4.11 A relação da diversidade genética com a área utilizando o método de amostragem padrão. Aqui somente o caso sexuado é mostrado. Outra característica dessas curvas é que não estão em escala logarítmica como foi feito nas figuras anteriores. Nesta figura os parâmetros são: $N = 64$, $N_r = 16$, $L = 840$, $K = 1$, $\nu = 0,0001$ e $\sigma^2 = 0,0005$. Os valores de λ são os mesmos da figura 4.5. Saltos de descontinuidade ocorrem quando a região amostral atravessa as fronteiras dos comprimentos de correlação dos valores adaptativos entre os habitats nos casos não-correlacionado ($\lambda = 0$), correlacionado ($\lambda = 0,5$) e fortemente correlacionado ($\lambda = 0,90$).

4.3.3 Efeitos da dispersão

Em nosso modelo, tanto na variante sexuada como na assexuada, a substituição de um indivíduo por um novo (processos de nascimento e morte) é feita numa vizinhança mais próxima (vizinhança de von Neumann). Naturalmente uma pergunta surge: os resultados são robustos o suficiente ao ponto de resistir à dispersão para vizinhos além dos mais próximos? No sentido de responder a esta pergunta, nós testamos em nosso modelo a dispersão para vizinhos dentro

de uma área quadrada de lado $D = 5$ centrada no sítio i (mesmo método apresentado no capítulo anterior). Como podemos ver na figura 4.12 dispersão leva ao decréscimo da diversidade genética, mais notavelmente para grande correlação dos habitats, mas os resultados são qualitativamente similares, mostrando a robustez do modelo. Esse comportamento foi observado previamente por de Aguiar et al. (2009), [41], na curva da relação espécie-área em um modelo neutro para organismos sexuados com acasalamento dentro de grupos do mesmo tipo.

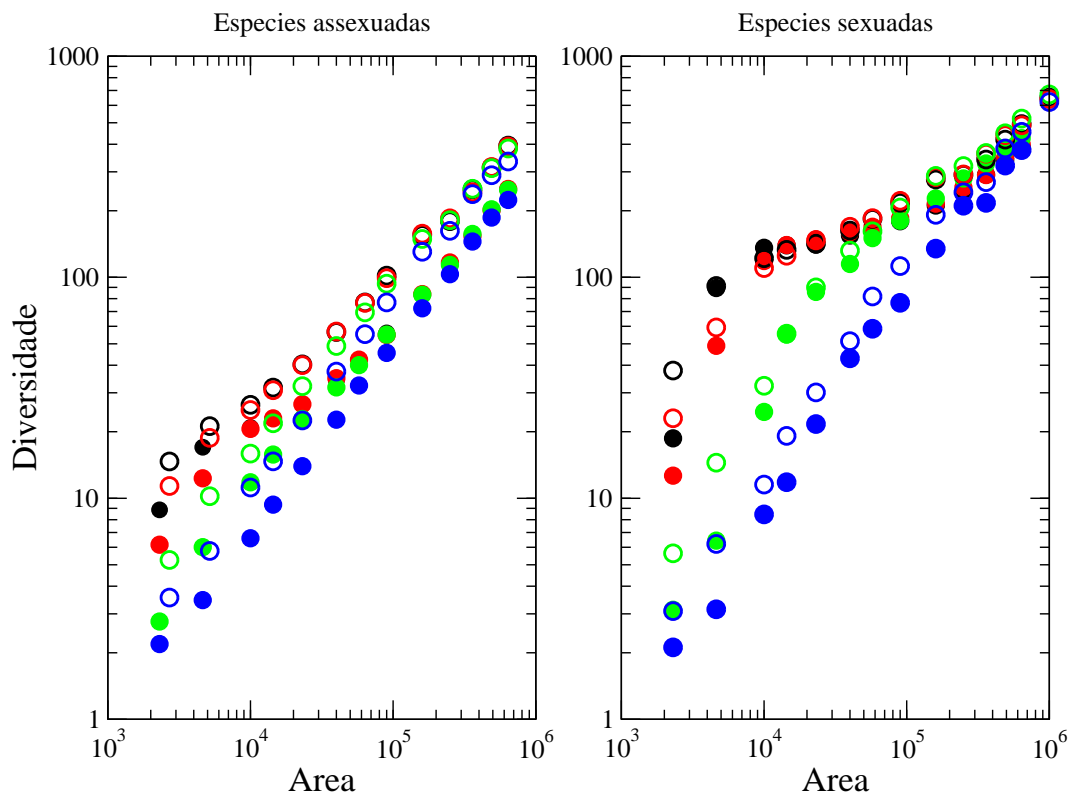


Figura 4.12 O papel da dispersão sobre a relação da diversidade genética versus a área. O painel da esquerda corresponde ao modelo assexuado e o da direita ao sexuado. Em ambos os casos, o parâmetro de epistasia é $K = 1$. Os círculos vazios denotam simulações do modelo original e círculos denotam o modelo com dispersão. O esquema de cores é o mesmo da figura anterior.

Estudo da Dinâmica Adaptativa de Populações em Expansão Espacial

A adaptação de populações em expansão ainda é um tema aberto dentro da biologia evolucionária. Suas aplicações vão desde populações de organismos simples como micróbios até mais complexos como o *Homo sapiens* [26, 80, 79, 174, 153, 151, 38, 145]. A teoria quantitativa necessária para determinar a história da migração das espécies, bem como sua evolução, está longe de ser concluída devido à complexidade dos diversos fatores que as compõem. Todavia, avanços têm sido feitos e poderão lançar luz sobre a origem, desenvolvimento e evolução da vida. O melhor entendimento da dinâmica evolucionária poderá ajudar controlar epidemias, combater doenças com características evolutivas tais como câncer, influenza e síndrome da imunodeficiência adquirida - HIV [131, 138]. Além disso, guiará diversas áreas do conhecimento para aplicações práticas [6, 149].

Populações em expansão são muito comuns em ecologia. Espécies se espalham para novos territórios vindos dos locais onde eles inicialmente evoluíram ou colonizaram. Expansões também ocorrem por causa de mudanças no meio ambiente tais como eras glaciais, enchentes, desertificação, escassez de recursos, pandemias etc. Essas expansões causam grandes diferenças entre a diversidade genética dos ancestrais e os colonizadores. Quando populações de estirpes distintas se espalham competindo por recursos disponíveis, isto faz ocorrer um fenômeno impressionante: a mistura inicial de populações compostas de alelos é separado em setores monoalélicos. Esse padrão de setorização leva ao decréscimo na diversidade genética da colônia madura devido aos processos de segregação e coalescência de domínios monoalélicos [73]. O padrão de setorização das colônias deve-se à deriva genética na borda do poço gênico - isto é, pequenas variações estocásticas na frequência de alelos devido à variação aleatória do número de proles que se mantem continuamente com a expansão. Visto que, em qualquer

tempo, somente uma pequena quantidade de indivíduos na borda da expansão coloniza os sítios com recursos disponíveis, as flutuações podem ser grandes e levam a um aumento aleatório local do número de indivíduos de uma estirpe, tornando mais difícil a expansão de uma estirpe concorrente, podendo até levar à sua extinção. Por outro lado, essas flutuações podem levar à fixação de uma mutação deletéria se os efeitos da deriva genética forem mais fortes comparados com seleção. Deriva genética é usualmente mais forte que seleção natural se o número de indivíduos colonizadores for pequeno. Caso seja grande, o crescimento da colônia se aproxima do comportamento determinístico, logo, a deriva genética terá papel menor. O entendimento do processo de setorização é de importância prática, pois ajuda a entender a composição da população incipiente.

A adaptação é outro conceito fundamental em biologia evolucionária. Adaptação refere-se àquelas propriedades dos seres vivos que os tornam capazes de sobreviver e de se reproduzirem na natureza. Um exemplo muito interessante de adaptação é o veneno. Antes do surgimento do veneno, as espécies confiaram na velocidade, tamanho e força para capturar e matar suas presas. Entretanto, com o surgimento do veneno as regras mudaram um pouco - o pequeno pode vencer o grande, o lento pode derrotar o rápido. Darwin considerou a adaptação como o problema central que qualquer teoria da evolução tinha de resolver. Na teoria de Darwin, esse problema é solucionado pela seleção natural. A seleção natural produz evolução quando o ambiente muda; ela também produzirá modificações evolutivas em um ambiente constante, caso surja uma nova forma que sobreviva melhor do que a forma corrente da espécie, ou seja, uma mutação benéfica. A seleção natural pode fazer com que uma população se mantenha constante. Se o ambiente é constante, como placas contendo LB-Agar, e não surge uma forma superior na população, a seleção natural manterá essa população como está. Na natureza, não é esperado que a adaptação de um genótipo permaneça constante ao longo do tempo, por causa da dependência sobre as condições do meio ambiente. De fato, existe uma taxa de adaptação das mutações benéficas. Em um trabalho recente tal taxa foi estimada, indicando que a probabilidade de fixação das mutações benéficas é praticamente independente do grau de correlação seletiva [27], porém a taxa com que as mutações se fixam dependem fortemente do grau de heterogeneidade do meio.

A literatura recente mostra que mecanismos determinam a evolução de competições neutras

de populações assexuadas em expansão espacial [73, 123, 74]. Porém, resultados quantitativos à respeito da expansão espacial de populações em competição quando seleção natural é uma regra, ainda é um problema aberto no contexto da genética das populações. Motivados por isso, propomos um estudo sobre a dinâmica adaptativa da expansão espacial de duas populações da mesma espécie que competem, sendo que uma tem um custo de seleção em relação à outra. Os objetivos são: (i) determinar os padrões da adaptação Darwiniana de populações clonais se expandindo radialmente no espaço; (ii) explorar estatísticas que possam mostrar a assinatura do processo de adaptação em comparação com um modelo neutro; (iii) obter a diferença significativa do efeito seletivo para o qual neutralidade pode ser rejeitada.

5.1 Material e métodos

Para alcançar esses objetivos, elaboramos um plano experimental para competição de dois tipos de bactérias fluorescente *Escherichia Coli* em meio sólido, para acompanhar a dinâmica da expansão populacional. Ambas resistentes à antibiótico. A seleção natural é introduzida competindo um tipo selvagem desta bactéria contra um mutante deletério que apresenta um custo, denominado s . Os mutantes e seus respectivos custos são:

Gene	Genótipo	Custo(%)	Resistência
RPOB	R529H; CGT para CAT; 1586	26,2(4,9)	Rif
RPOB	R529H; CGT para CAT; 1586	14,6(1,2)	Rif
RPOB	R529H; CGT para CAT; 1586	9,6(1,2)	Rif
RPOB	R529H; CGT para CAT; 1586	6,5(1,3)	Rif

O padrão espacial da colônia microbial pode ser visualizado por duas fluorescências diferentes, um ciano e outro amarelo, que são expressos pela proteína de seus genes transportada sobre o plasmídeo.

Para realizar nossas experiências, as *E. coli* foram crescidas de um dia para o outro, entre 16 a 24 horas, em culturas líquidas separadas a 37°C e 230RPM (rotações por minuto) em meio rico em nutrientes do tipo LB, sem a adição de nenhum antibiótico. O resultado

deste *overnight* é aproximadamente 10^9 células/ml. Depois das culturas crescidas, eram feitas leituras da densidade óptica no espectrofotômetro de absorção molecular do volume 1ml , $950\mu\text{l}$ de LB mais $50\mu\text{l}$ de cultura, dentro de cuvettes de poliestireno, em comprimento de onda de 600nm . Em seguida, para simular a competição neutra eram feitas misturas de 50% de dois tipos selvagens de bactérias, uma fluorescente ciano e outra fluorescente amarelo e, também, eram combinados 50% do tipo selvagem com 50% do mutante, com um determinado custo, s , para simular a competição com seleção natural. Depois disso, eram feitas diluições sucessivas com tampão PBS $1\times$ para obter as proporções 10^8 , 10^6 , 10^5 e 10^4 células/ml dos dois tipos de células misturadas. Para inocular as células, fizemos gotas de diferentes tamanhos utilizando pipetas reguladas para $2\mu\text{l}$, $10\mu\text{l}$ e, também, palito. Finalmente pingamos as gotas sobre placas contendo o meio sólido LB-agar e crescemos em incubadora a 37°C por 168 horas. Ao fim deste período de crescimento bacteriano, o processo fica inviabilizado devido ao ressecamento do LB-agar. É esperado que o crescimento de uma colônia de bactérias, bem como o padrão de setorização, seja independente do crescimento de outras colônias numa mesma placa com LB-agar, caso o número de colônias seja pequeno. Logo, para um melhor aproveitamento de material experimental e tempo - crescemos 4 colônias de bactérias feitas pelo palito; 2 feitas pela pipeta regulada para $2\mu\text{l}$ e uma feita para $10\mu\text{l}$. Por fim, analisamos a distribuição espacial das colônias no estereoscópio. Definindo a densidade inicial de células, denotado por N_0 , nós esperamos que as frequências de setores, bem como sua média, variem como função de N_0 .

Para observar o padrão de setorização das células nós utilizamos uma lupa Zeiss stereo lumar V12 (Zeiss), com uma câmera CCD acoplada ao computador. A emissão de fluorescência amarela foi visualizada com 535nm (largura de banda 30nm) em cima da excitação em 500nm (largura de banda 20nm), para a emissão de fluorescência ciano foi visualizado em 470nm (largura de banda 30nm) em cima da excitação em 430nm (largura de banda 25nm). As imagens foram criadas pelo uso do programa ImageJ (<http://rsb.info.nih.gov/ij/index.html>). Essas foram extraídas utilizando resolução de $13,4551\mu\text{m}$ por pixel (ampliação 9,6) e foco variando no intervalo entre -3mm até 14mm , dependendo do tamanho da colônia.

5.2 Resultados e discussões

5.2.1 Expansão de estirpes neutras

Nós resumimos na figura 5.1 algumas imagens do estado final do "tecido" genético sobre o agar, formado pelo processo de colonização no fronte do poço gênico de dois tipos selvagens da bactéria *E. coli*, que se expandem em competição neutra pelos recursos disponíveis. Por fronte entendemos a região formada pelo habitat ocupado por bactérias aptas a transmitirem seus genes para geração seguinte. Notemos que atrás do fronte não existe atividade das bactérias de nenhuma das duas estirpes - não há nascimentos ou mortes, conseqüentemente nenhuma mutação. As imagens na figura 5.1 mostram que a distribuição de setores amarelos e cianos (em azul) da colônia madura (após 168h) é decomposto em duas regiões. Uma central, que exibe um denso granulado de células reminiscente da mistura homogênea inicial na proporção de 50 : 50 das duas populações. Essa região é conhecida pelo nome de "terra natal", em analogia ao nome de uma terra da qual um colono provém. Essa região é limitada por um anel granulado de bactérias, que foi formada na borda da gota derramada sobre o LB-agar, o fronte de expansão. A outra inicia-se a partir desse anel, em que a colônia segrega-se em pequenos domínios de uma única cor. Denominaremos esses domínios de "chamas". Após o fronte segregar em chamas monocromáticas muito cedo em nossas experiências, um processo de adensamento ocorre. Como a colônia cresce ainda mais, algumas das chamas são bloqueadas pelo fronte de colonização e outras dominam. Apenas poucos domínios sobrevivem e atingem a borda da colônia madura [73]. Com o adensamento, um grande número dessas chamas segregam e gradualmente vão coalescendo em poucos setores grandes que atingem a borda da colônia madura. Esses setores às vezes são visíveis a olho nu. Porém, os domínios geneticamente segregados são não morfológicos, ou seja, impossíveis de serem visto à luz branca. Além disso, a borda da colônia madura é fractal. Não existe nenhum indicativo de que a geometria da borda influencie a dinâmica de setorização. Entretanto, a área da colônia é bem aproximada pela quantidade $A = \pi R^2$, a área do círculo de raio $R = d/2$, em que d é o diâmetro da colônia. Logo temos aproximadamente $N_t \approx 2\pi\sqrt{A_t/\pi}$ células na borda da colônia na geração, $t > 0$.

De fato, setores surgem por causa do pequeno número de bactérias na borda da colônia, N_t , conhecidos por "pioneiros", que são os únicos hábeis em transmitir seus genes para a geração subsequente.

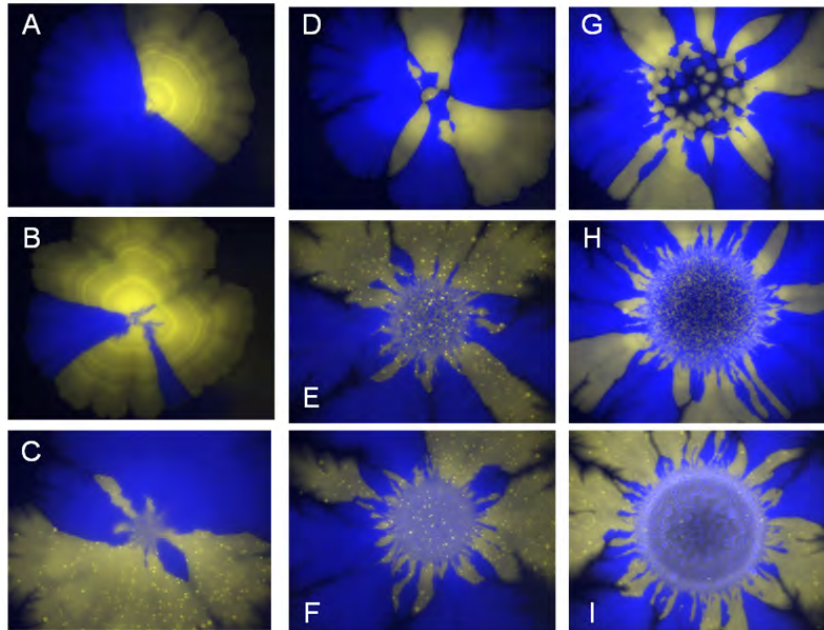


Figura 5.1 Imagens das colônias de bactérias fluorescentes ao fim do crescimento em competição neutra da mistura de fluorescência ciano (cor azul) e fluorescência amarela (cor amarelo), todas revelam setorização. Imagens feitas após pelo menos 168 horas. Os painéis A, B e C mostram a distribuição espacial depois de feito os inócuos com palito da mistura na proporção de 50 : 50 de bactérias transportando plasmídeos, tanto com fluorescência ciano, como com fluorescência amarelo; D, E e F inócuos feitos com pipeta regulada em $2\mu\text{l}$; G, H e I feitos com $10\mu\text{l}$. A concentração das colônias fundadores foi de 10^4 células/ml nos painéis A, D e G; 10^6 nos painéis B, E e H; 10^8 nos painéis C, F e I. A progressão dos pioneiros na borda do poço gênico revelou-se ser fractal em todos os casos. As imagens indicam que o número de setores no fim da dinâmica da expansão das duas estirpes fluorescentes, ciano e amarelo, é dependente do número de células inoculadas, N_0 , e da forma da gota do mixe de bactérias é feita nas placas contendo LB-agar.

Uma característica impressionante que percebemos na figura 5.1 são os diferentes interiores das colônias de caso para caso. Notamos que existem diferentes formas do processo de

adensamento das chamadas na formação da distribuição espacial das bactérias durante o processo de expansão espacial. De fato, existe a dependência da distribuição de frequências do número de setores na colônia madura com a forma com que os pioneiros são introduzidos sobre o LB-agar (pipeta e palito) e, também, sua concentração [127]. Podemos explicar essa dependência considerando um dado volume fixo do inócuo, por exemplo, feito pelo palito, em que o número de chamadas no interior de cada imagem cresce à medida que crescemos a concentração de células. À medida em que crescemos o número de células iniciais diminuimos a distância entre os mutantes, conseqüentemente maior é a competição entre populações devida à escassez de recursos. Logo, maior será o número de chamadas que ficarão de fora do fronte da expansão. Além disso, quando fixamos a concentração e crescemos o volume da gota contendo os primeiros colonizadores - aumentando uniformemente o número de células no fronte da expansão - notamos o aumento do número de chamadas.

Faremos uma ressalva antes de provarmos através de resultados experimentais a relação funcional entre o número de setores na borda da colônia madura e o modo de inocular. Os possíveis valores do número de setores na borda da colônia madura (mais de 168 horas de crescimento) resultante do processo de expansão da mistura inicial de duas estirpes na proporção 50 : 50 são: 1, 2, 4, 6, 8 e assim por diante. Isto é, não havendo extinção de uma estirpe implica em um número par de setores (uma única estirpe dominando absolutamente a borda da colônia, ou seja, um único setor). Logo, o espaço de variação do número de setores na borda da colônia madura é $S = \{1\} \cup \{2, 4, 6, \dots, 2s, \dots\}$, em que s é inteiro positivo. Mostramos na figura 2 a distribuição de frequências do número de setores da colônia madura para as diversas formas de se iniciar o processo de colonização. Primeiramente percebemos que, entre todas as réplicas, o número máximo de setores observado da colônia madura foi oito. Segundo, fixado o volume da gota, a probabilidade de extinção de uma das duas estirpes neutras depende do número inicial de células, N_0 . Quando utilizamos o palito para pingar a gota sobre o LB-agar, essa decresce tendendo a zero quando crescemos N_0 e, também, tende a zero nos outros volumes, $2\mu l$ e $10\mu l$. Além disso, vemos que alguns histogramas diferem significativamente uns dos outros. Entretanto, outros são estatisticamente iguais. Para testarmos a hipótese de igualdade entre histogramas adotamos o cálculo do p-valor para a distribuição qui-quadrado da

estatística $\chi^2 = n \sum_{k \in S} (F_{ki} - F_{kj})^2 / F_{kj}$, em que n é a soma do número de réplicas que compõem os dois histogramas (i e j), F_{ki} e F_{kj} são as frequências relativas acumuladas de setores.

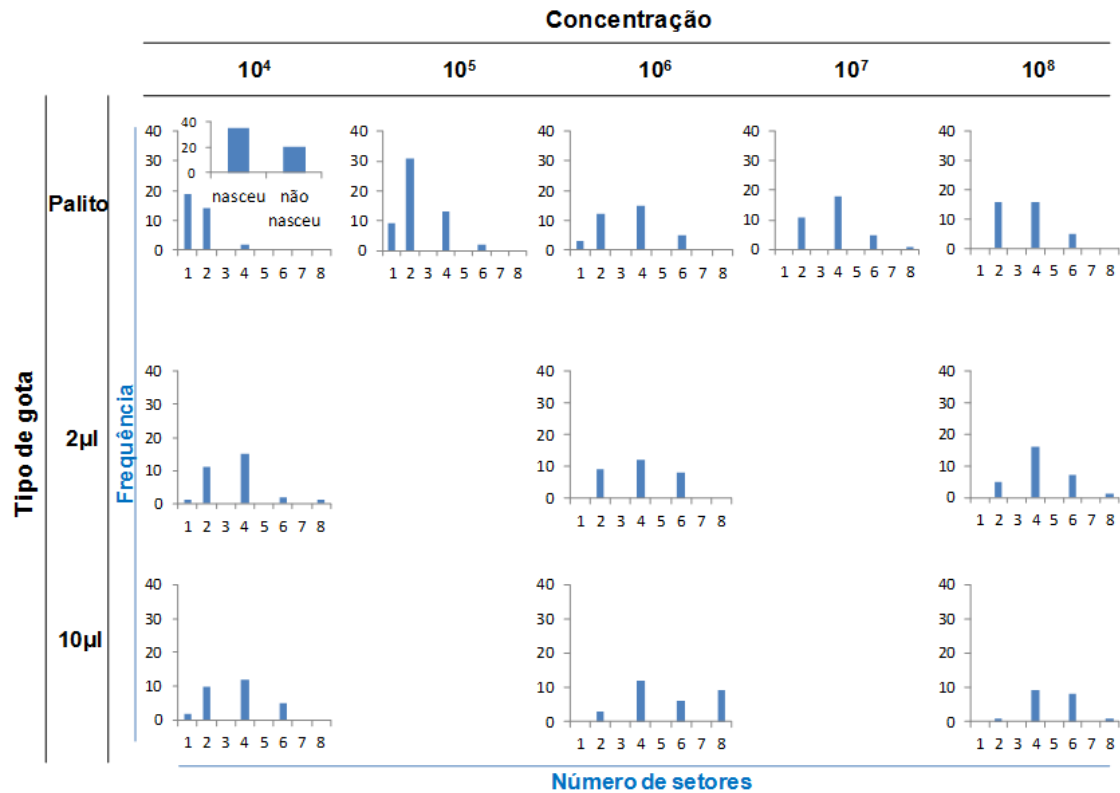


Figura 5.2 Distribuição do número de setores da colônia madura em função da forma de inocular e da concentração de células.

No caso particular de pingar a gota da mistura de bactérias com o palito e concentração 10^4 células/ml sobre o nutriente, observamos que em apenas 64% do total de 55 réplicas prosperaram colônias de bactérias. Este resultado possibilita estimar o número médio de células que colonizam a placa contendo LB-agar no momento de inoculamos. Notemos que é raro o fenômeno de haver uma única célula dentro do volume obtido de diversas diluições sucessivas, como de 10^4 células/ml. Logo, nesse caso, o número de células inoculadas sobre o Agar é uma variável aleatória com distribuição de Poisson, x , com média μ . Então $P(x = 0) = e^{-\mu} = 0,36$ resulta em $\lambda = 1$ células/palito em média. A estocasticidade do número de células no interior do volume gotejado sobre o agar é, de fato, uma fonte de variação relevante da média de setores na

borda da colônia madura quando a concentração de células é pequena e o volume grande. Por exemplo, quando regulamos a pipeta para $10\mu l$ e utilizamos a concentração de 10^4 células/ml temos, em média, 100 células misturadas na gota que vai sobre o agar. Esperamos 50 células mutantes com fluorescência ciano (FC) e outras 50 com fluorescência amarela (FA). Porém, normalmente ocorrem 99 células: 49FC e 50FA; ou 101: 52FC e 49FA; e assim por diante. O mutante com maior densidade populacional em concentrações tão pequenas terá vantagem em dominar o fronte da expansão conduzido pela deriva genética. Assim, um número maior de chamadas da estirpe menos densa fica de fora do fronte de expansão, diminuindo o número de setores no final da expansão.

Testamos a hipótese de igualdade entre as populações de setores com base nos histogramas na figura 5.2. Estão apresentados na figura 5.3 os p-valores obtidos da distribuição qui-quadrado da estatística χ^2 apresentada acima. Esse quadro foi elaborado em forma de matriz triangular inferior, com p-valores hachurados em cinza para destacar a igualdade entre as populações. Notamos nos casos dos inócuos feitos por palito a existência de igualdade entre os histogramas elaborados com as concentrações 10^6 , 10^7 e 10^8 células/ml; Para gota feita pela pipeta regulada para $2\mu l$, há igualdade entre os histogramas obtidos para concentrações 10^6 e 10^8 células/ml; As populações de setores formadas a partir de gotas de volume $10\mu l$ diferem significativamente. Esses resultados revelam, para o caso dos inócuos feitos com palito, a existência de um limiar de concentração a partir do qual a distribuição espacial dos mutantes no fim do processo de expansão espacial não se altera. Por outro lado, as populações de setores na borda das colônias maduras são estatisticamente iguais para as seguintes condições iniciais do processo de expansão: gota de $2\mu l$ e, também, de $10\mu l$ ambas contendo 10^4 células/ml contra palito contendo 10^6 , 10^7 e 10^8 células/ml; gota de $2\mu l$ contendo 10^8 células/ml contra palito contendo 10^7 células/ml; por fim, gota de $2\mu l$ contendo 10^6 células/ml contra gota $10\mu l$ contendo 10^4 células/ml.

Na figura 5.4 apresentamos a relação funcional entre a média de setores na borda da colônia madura e o logaritmo na base 10 do número de células das duas estirpes, N_0 , para cada tipo de gota (palito, $2\mu l$ e $10\mu l$). Para o caso dos inócuos feitos com palito (pontos em forma de dia-

		Palito					2 μ l			10 μ l		
		10 ⁴	10 ⁵	10 ⁶	10 ⁷	10 ⁸	10 ⁴	10 ⁶	10 ⁸	10 ⁴	10 ⁶	10 ⁸
Palito	10 ⁴											
	10 ⁵	0										
	10 ⁶	0	7,2E-07									
	10 ⁷	0	0	0,05256								
	10 ⁸	0	0	0,095731	0,101251							
2 μ l	10 ⁴	0	0	0,10038	0,243912	0,0856						
	10 ⁶	0	0	0,008534	0,02641	0,017349	6,26E-09					
	10 ⁸	0	0	0,000565	0,069052	0,00044	3,9E-07	0,075734				
10 μ l	10 ⁴	0	0	0,959192	0,088676	0,16766	0,00457	0,166549	0,000737			
	10 ⁶	0	0	1,2E-07	0	5,57E-08	0	1,67E-05	0	1,65E-06		
	10 ⁸	0	0	0	1,46E-08	0	0	0,002037	0,022395	2,78E-07	0	

Figura 5.3 p-valores do teste de hipótese de igualdade entre duas populações de setores na borda da colônia madura, resultante de processo de expansão de estirpes neutras para diferentes tipos de inócuos contendo os primeiros colonizadores. Utilizamos distribuição qui-quadrado da estatística $\chi^2 = n \sum_{k \in S} (F_{ki} - F_{kj})^2 / F_{kj}$ para os cálculos. O número de setores observados dentre todas as réplicas foram: 1, 2, 4, 6 e 8. Logo, os graus de liberdade para o teste são 4. O teste resulta em populações significativamente iguais quando p-valor > 5% (valores hachurados em cinza).

mantes), as populações de setores são estatisticamente diferentes para concentrações menores ou iguais 10⁶ células/ml e, como vemos pelo gráfico, as médias também são significativamente diferentes. Portanto, no caso do palito, mostramos que o número de setores como função do número de células é dependente do número de células, N_0 , até a amplitude de 10³ células. A partir daí, N_0 não interfere em nada na distribuição espacial das bactérias. Para esses três pontos a curva setores- $\log(N_0)$ é perfeitamente ajustada por uma lei logarítmica com expoente de mínimo-quadrado para N_0 medindo 0,8857, com coeficiente $R^2 = 1$. Esse ajuste também é feito para média de setores quando os inócuos são feitos com pipeta ajustada para 2 μ l, nesse caso o expoente é 0,2106 ($R^2 = 0,9891$). Finalmente, para os inócuos feitos com gota de 10 μ l a média de setores não é bem ajustada pela lei logarítmica, $R^2 = 0,4803$, sendo o valor do expoente igual a 0,3748. Isso pode ser indicativo da existência de um ponto de inflexão ou

meramente flutuação estocástica devido ao baixo número de réplicas.

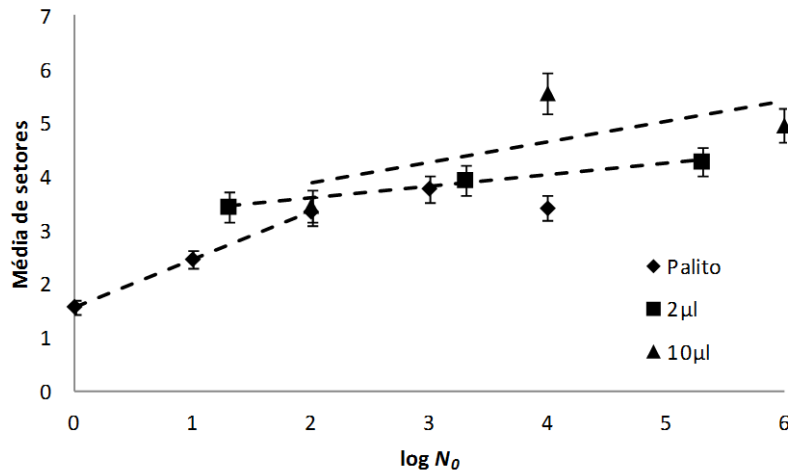


Figura 5.4 Média de setores como função do logaritmo do número de células misturadas - curva setores- $\log(N_0)$. Observamos em $\log(N_0) = 2$ (100 células) igualdade entre as médias de setores nos casos dos inócuos feitos por palito e pipeta regulada para 10 μl . Os pontos relacionados a 10.000 células (duas ordens de grandeza maior que o anterior) temos o resultado oposto: este indica distribuição espacial das estirpes dependente da distância entre os primeiros colonizadores sobre o nutriente LB-agar, isto é, para 10.000 mutantes colonizadores, aumentar o volume do inócuo implica em aumentar o número de setores.

5.2.2 Expansão de estirpes sob seleção natural

A adaptação é o fenômeno natural capaz de tornar um gene melhor ao longo das gerações, ou simplesmente adequado à vida em seu ambiente. Por isso, é importante compreendermos como o processo adaptativo do genoma responde às diferentes condições do ambiente. Para alcançar respostas quantitativas que indiquem os padrões da adaptação Darwiniana de populações clonais se expandindo radialmente sobre agar, exploramos a distribuição de frequências de setores da colônia madura e a relação setores- N_0 . Para mostrar a existência do processo de adaptação em populações diferentes se expandindo radialmente quando seleção natural atua,

exploramos estatísticas do número de setores na colônia madura para comparar com o modelo neutro. Quando o gene se expande em um processo de adensamento radial iniciado de uma mistura equilibrada de duas bactérias diferentes, uma contendo mutação deletéria em relação à outra estirpe, esperamos a extinção do gene deletério quando o custo de seleção é grande. Isso é explicado pela taxa de reprodução do mutante deletério, que é menor do que o seu ancestral. Logo, a seleção natural gradativamente restringirá o mutante deletério, bloqueando suas chamadas no interior da colônia, impedindo de participar do frente da expansão.

Em experiências laboratoriais normalmente são realizados diluições sucessivas até obtermos um pequeno número de células para compor o inócuo. Isto implicará em seleção natural fraca e forte deriva genética no frente da expansão dos genes em competição sobre meio sólido, possibilitando o gene deletério persistir e adaptar-se. Isto é comumente observado em experimentos realizados no campo da biologia evolucionária. Mostramos na figura 5.5, imagem A, como o gene deletério, com custo $s = 0,262$, se espalhou do inócuo de uma mistura inicial com 20 células, dentro do volume $2\mu l$, até a borda da colônia madura - isso é puro processo de deriva genética no frente da expansão; As imagens B, C e D são retratos do que normalmente se observa nas réplicas para este custo - extinção do gene deletério. As imagens E, F, G e H retratam distribuições espaciais quando o custo é pequeno, $s = 0,065$. Notamos que o pequeno custo de seleção não interfere na dinâmica de setorização das bactérias se comparado com o modelo neutro. Entretanto, a área ocupada pela mutação deletéria tende a ser menor na maioria das réplicas, como vemos nas imagens F, G e H.

Nosso sistema com seleção para a dinâmica de adensamento de colônias de *E. coli* em expansão apresenta resultados distintos daqueles obtidos através do modelo neutro. Na figura 5.6 apresentamos as distribuições dos setores da colônia madura como função da concentração e volume do inócuo quando a seleção natural está presente. Inicialmente notamos maior assimetria das distribuições do que aquelas obtidas através do modelo neutro, isso em todos os casos. O número de réplicas em que extinção ocorre é muito grande, mesmo para pequenos custos e grandes concentrações. Esse fato pode ser explicado devido ao custo de seleção ter sido medido em meio líquido. Aqui realizamos expansão de *E. coli* em competição com seleção somente

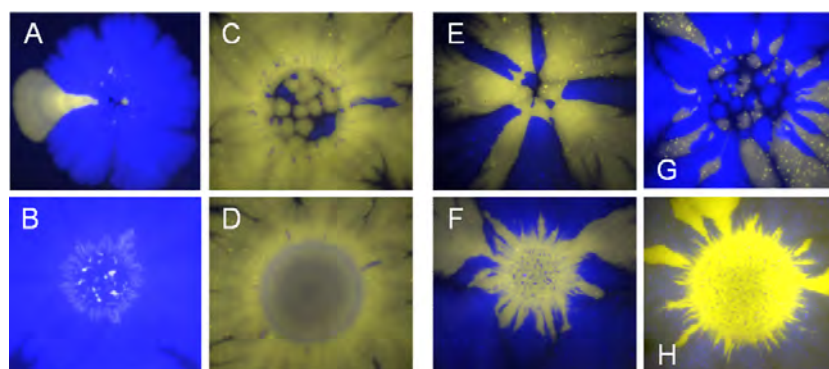


Figura 5.5 Imagens das colônias de bactérias fluorescente resultante do processo de expansão espacial da competição com seleção natural. Todas provenientes da mistura na proporção 50 : 50 de *E. coli* ciano fluorescente (cor azul) e de outra amarelo fluorescente (cor amarelo). Imagens feitas após pelo menos 168 horas de crescimento. Os painéis A, B, C e D mostram a distribuição espacial das estirpes na colônia madura quando existe um custo de seleção de 26,2% do mutante em relação ao tipo selvagem; O tipo selvagem aparece em cor azul nas imagens A e B; Por outro lado, o tipo selvagem aparece em amarelo nas imagens C e D. Os demais painéis, E, F, G e H, exibem resultados para o custo de seleção pequeno de 6,5%. O tipo selvagem nessas imagens possui fluorescência amarela somente em E. A distribuição espacial devido aos inócuos feitos com pipeta regulada em $2\mu l$ aparecem nas imagens A, B, E e F; regulada em $10\mu l$ estão exibidas nas imagens C, D, G e H. Concentrações de 10^4 células/ml em A, C, E e G; concentrações de 10^6 células/ml em B, C, E e G. O fenômeno mais interessante observado aqui é a persistência e adaptação da mutação deletéria, como mostrado na imagem A. Isso foi devido às condições iniciais, nesse caso 20 células diluídas em um volume de $2\mu l$, serem favoráveis para a deriva genética conduzir esse mutante até a borda da colônia madura, ou seja, fraca seleção e forte deriva genética.

em meio sólido, LB-agar. Logo, a média de setores diminui muito em relação àquelas obtida através do modelo neutro. Por outro lado, quando o custo de seleção é grande, $s = 0,262$, o número máximo de setores na borda da colônia madura é igual a 4 em baixas concentrações nos casos dos inócuos feitos pela pipeta regulada em $2\mu l$ e $10\mu l$. Ainda com esse custo, raramente dois ou mais setores são observados quando se utiliza o palito para se fazer o inócuo, sendo mais provável a extinção da mutação deletéria. Esse é um resultado muito interessante, porque mostra que existem condições iniciais que favorecem a mutação deletéria de tal forma

que tenha a chance de se fixar durante a expansão, quando o custo de seleção for grande. Esse fato tem aplicações práticas, principalmente no que diz respeito à resistência à antibióticos. Um tipo selvagem resistente a antibiótico pode adaptar-se ao longo das gerações como um gene não resistente, obrigando o desenvolvimento de novas drogas para combatê-lo.

O caso mais veemente de desvio da neutralidade ocorreu quando o custo de seleção é grande, 26,2%, independente do modo como os inócuos são pingados sobre o LB-agar. Isso se deve ao fato dos histogramas serem mais assimétricos que aqueles obtidos através do modelo neutro, devido ao grande número de extinções, fazendo com que a média de setores seja muito menor, e, também o número máximo de setores sendo somente 4. Por outro lado, quando o custo de seleção é pequeno, 6,5%, a distribuição espacial da colônia madura mostrou-se neutra quando a concentração de células é baixa, 10^4 células/ml, para pipeta regulada em $2\mu l$ e $10\mu l$. Quase não há extinção no caso de $2\mu l$. Isso pode ser explicado pela forte deriva genética e fraca seleção no fronte da expansão. Entretanto, com base na frequência de extinção do mutante, quando as concentrações dos inócuos são altas é observado que a dinâmica de expansão da competição se distânciada da neutralidade. Ainda com base na frequência de extinção do mutante, somente podemos concluir que a dinâmica de adensamento da expansão das bactérias em competição é não-neutra para o custo de seleção de 9,6%. No caso de $s = 0,146$ a dinâmica de adensamento pode ser considerada neutra somente quando fazemos nossos inócuos com gotas de $10\mu l$ e concentração de 10^6 células/ml.

Em nossas experiências a extinção é um fenômeno muito comum durante a expansão radial das bactérias, por isso decidimos analisar a distribuição dos tempos de extinção. Para nós, "tempo" de extinção é a menor distância euclidiana da borda do inócuo até o último descendente da mutação deletéria nascido. Como os diâmetros das colônias crescem linearmente no tempo, podemos associar, biunivocamente, a medida do comprimento de uma distância dentro da colônia com o tempo, desde que essa medida seja na direção do crescimento. Nas figuras 5.7 e 5.8 mostramos as frequências acumuladas dos tempos de extinção da mutação deletéria.

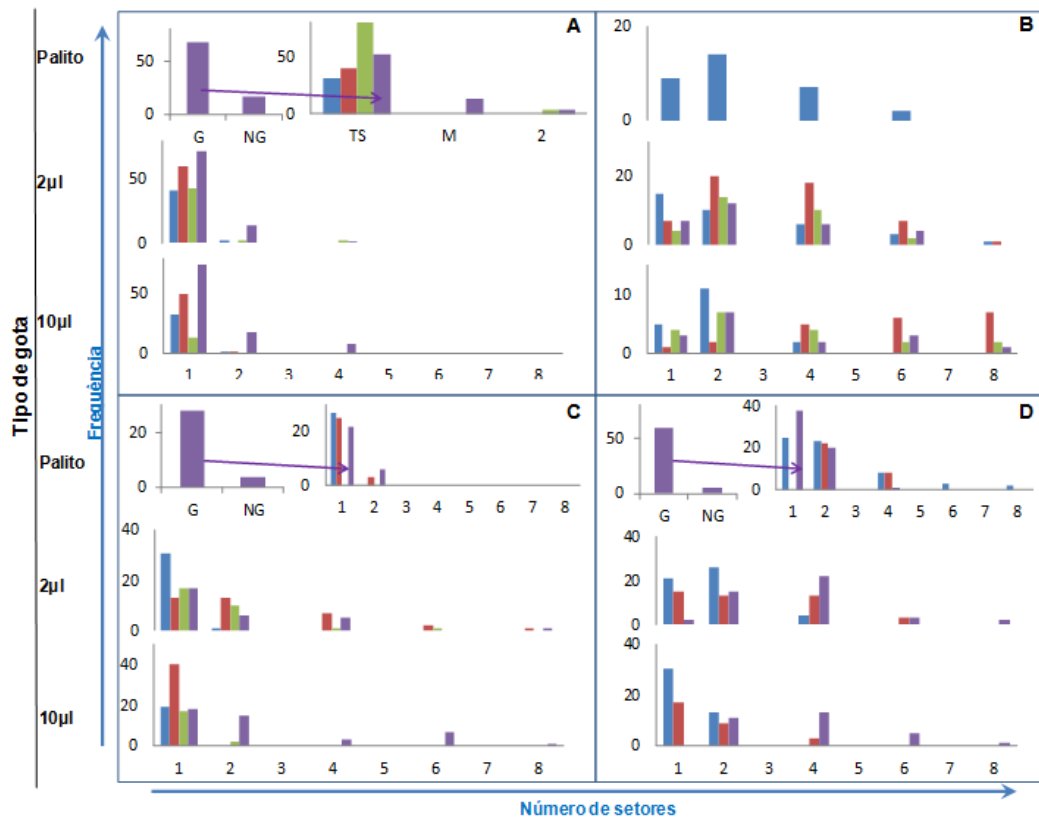


Figura 5.6 Distribuição de frequências do número de setores na borda da colônia madura quando seleção natural é uma regra. A seleção natural é simulada em nossa experiência fazendo a expansão espacial de dois tipos diferentes de *E. coli* inoculadas de um mistura na proporção de 50 : 50 sobre LB-agar, sendo que uma delas possui uma mutação deletéria, com um custo de seleção, s . No painel A o custo da mutante é de 26,2% (erro 4,9); em B o custo é 14,6% (erro 1,2); de 9,6% (erro 1,2) em C; em D $s = 0,065$ (erro 1,3). As cores das colunas representam diferentes concentrações: 10^8 células/ml em azul; em vermelho 10^6 células/ml; verde 10^5 células/ml; e 10^4 células/ml em roxo. Nos painéis A, C e D mostramos dois histogramas no caso de gotas feitas por palito; à esquerda mostramos a distribuição do número de inócuos que cresceram (G de growth) e não cresceram (NG de not growth), devido ao inócuo conter uma única célula em média nesse caso; à direita temos a distribuição dos setores daquelas que cresceram. No painel A a designação TS significa tipo selvagem, M para mutação deletéria e 2 para dois setores. O que percebemos aqui é que somente quando o custo de seleção é grande, como 26,2%, a distribuição espacial das bactérias se torna muito diferente daquelas obtidas pelo modelo neutro.

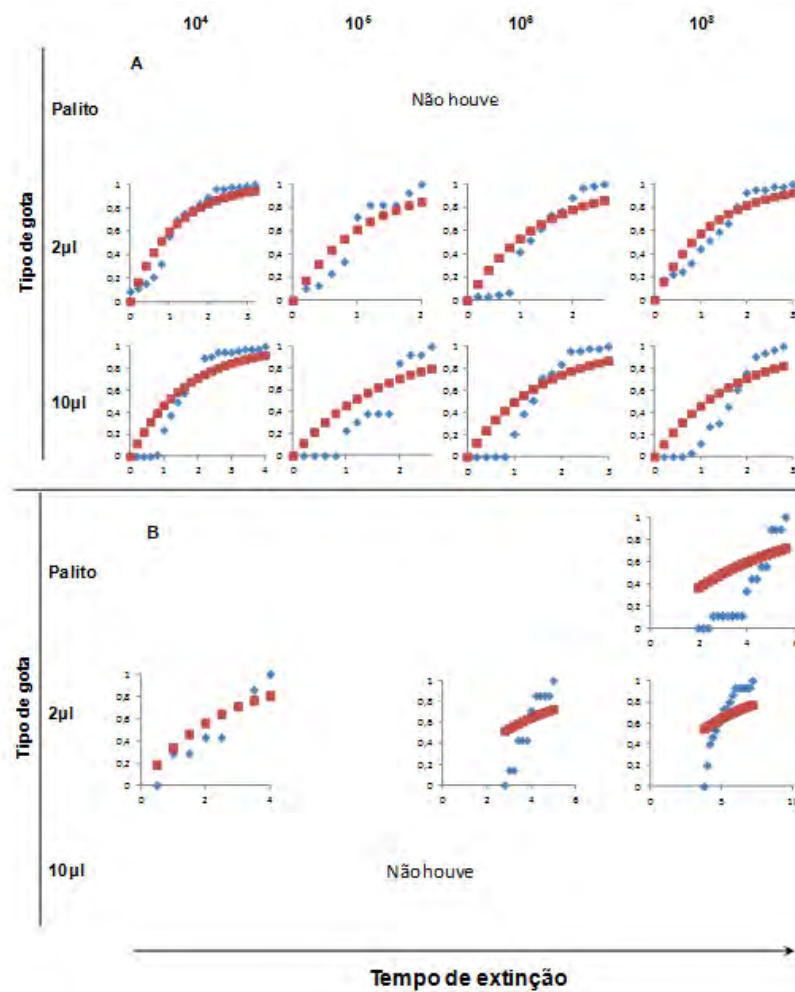


Figura 5.7 Distribuições de frequências acumuladas dos "tempos" de extinção da mutação deletéria (em milímetros) para as diversas formas de inocular os colonizadores sobre o agar. No painel A temos os tempos para o maior custo de seleção, 26,2%; B para o custo 14,6%. Os pontos em azul são os tempos de extinção observados e em vermelho o modelo exponencial, com média estimada pelo método da máxima verossimilhança.

Inicialmente observamos que há extinção somente em alguns casos, como mostrado na figura 5.6. Na literatura, a distribuição do tempo de falha ou tempo de vida de qualquer coisa é, geralmente, bem ajustado pelo modelo exponencial de probabilidade. Assim sendo, tentamos ajustar o modelo exponencial aos nossos dados observado. Todavia, fracassamos. Isso por causa das curvas, em todos os casos, surpreendentemente possuem forma de sigmoide. Essa inflexão das curvas acumuladas dos tempos de extinção pode ser explicada pelos processos de

ressecamento e endurecimento do LB-agar, que interfere na velocidade de crescimento da colônia, que é constante até um instante de tempo um pouco maior que a metade do tempo final, decrescendo até zero nos últimos momentos de crescimento.

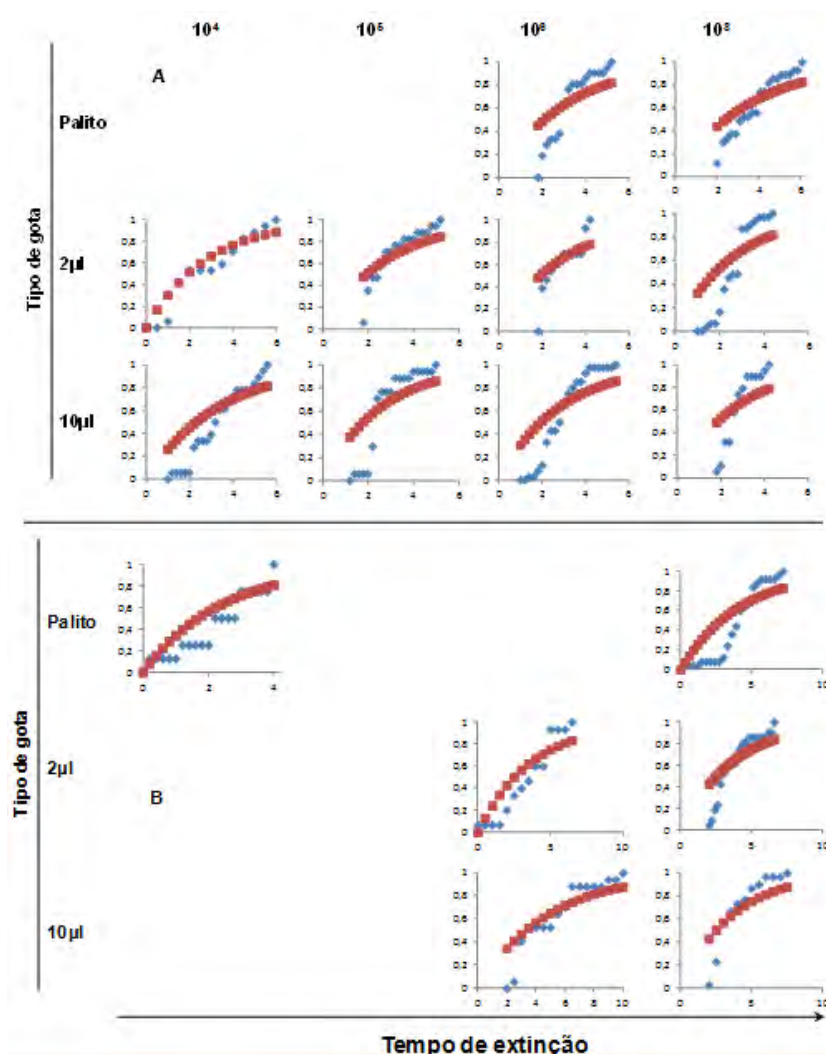


Figura 5.8 Distribuições de frequências acumuladas dos "tempos" de extinção da mutação deletéria (em milímetros) para as diversas formas de inocular os colonizadores sobre o agar. No painel A temos os tempos de extinção para o custo de seleção $s = 0,096$; já em B temos os tempos de extinção para o menor custo de seleção, $6,5\%$. Os pontos em azul são os tempos de extinção observados e em vermelho o modelo exponencial, com média estimada pelo método da máxima verossimilhança.

Exploramos também a relação entre o tempo de extinção e o recíproco do custo de seleção, $1/s$. Na literatura é conhecido que populações homogêneas interagindo em habitat unidimensional apresentam a curva extinção- $1/s$ linear. Assim, esperamos que os processos determinando a extinção de um mutante na dinâmica de adensamento durante expansão no plano atuem de forma diferente se comparado contra uma dimensão. Isto é, não linearidade nessa relação. Os processos são os de segregação e coalescência das chamadas, que gradativamente vão tornando mais densos os domínios monocromáticos em poucos setores que irão formar a colônia madura. Na figura 5.9 apresentamos a relação extinção- $1/s$ obtida de mistura na proporção 50 : 50 de dois tipos diferentes de E coli que se expandem espacialmente quando seleção natural é uma regra. Notamos em todos os casos a não linearidade das curvas, sendo pontos de inflexão os tempos de extinção obtidos do custo $s = 0,146$. Relembrando que em apenas alguns casos existe extinção. Para dois custos mais próximos da neutralidade, 0,096 e 0,065, os tempos de extinção crescem significativamente em todos os casos, podendo chegar a dois milímetros de diferença no caso de 10.000 de células ($10\mu l \times 10^6$ células/ml). De fato, dentro de cada caso, tipo de gota e concentração, todos os pontos diferem entre si significativamente. Adicionalmente mostramos que o tempo de extinção do mutante deletério, para o grande custo de seleção ($s = 0,262$), independe do número inicial de colonizadores. Devido ao baixo número de réplicas com custos 14,6% e 6,5% e poucas extinções, observamos grande variabilidade dos tempos de extinção. Os resultados sugerem existência de independência entre tempo de extinção e N_0 .

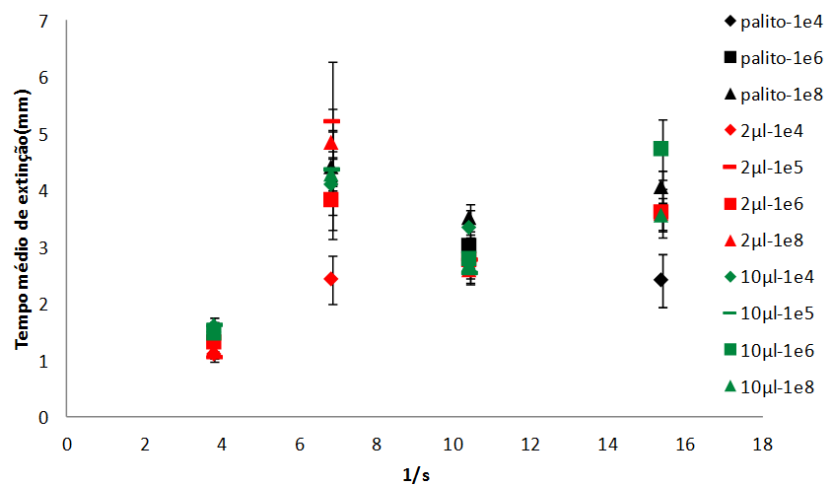


Figura 5.9 Relação entre tempo de extinção e o custo de seleção natural, s . Os nomes na legenda estão escritos inicialmente com o tipo de gota seguido pela concentração, por exemplo, $2\mu\text{l} - 1e4$ significa gota feito pela pipeta regulada em $2\mu\text{l}$ e concentração de 10^4 células/ml, ou seja, 20 colonizadores. A principal característica observada aqui é a independência do tempo de extinção da forma e concentração do inócuo quando o custo de seleção é grande, 26,2%.

CAPÍTULO 6

Conclusões

Nesta tese nos concentramos em compreender como os níveis de biodiversidade são gerados e mantidos em dois contextos distintos. No capítulo 3 mostramos os padrões espaciais de distribuição de espécies para uma comunidade neutra. Já o capítulo 4 esteve focado no nível de diversidade genética versus área e em sua dependência sobre o nível de similaridade entre habitats vizinhos.

Na primeira parte deste trabalho, investigamos um modelo neutro para comunidade que está estruturada em um relevo fragmentado, o que tem um grande apelo no contexto da biologia de conservação. Nesta linha de investigação, a grande maioria das descobertas recentes dizem respeito aos efeitos de distúrbios que causam mudanças no meio e como a dinâmica dos sistemas nos períodos transitórios afetam a origem e extinção de espécies. Entretanto, não é bem compreendido que fatores afetam a relação espécie-área em relevos fragmentados, especialmente numa análise de longo termo.

O objetivo chave nesta etapa do trabalho foi a construção de um modelo nulo para relevos fragmentados que sirva como ponto de referência para abordagens alternativas. Como previamente obtido em meio ambiente homogêneo, nós obtemos uma forte dependência do expoente espécie-área z , que caracteriza o regime de lei de potência encontrado em áreas pequenas e intermediárias, com a taxa de especiação. Essa dependência pode ser aproximadamente uma lei de potência $z \sim \nu^\delta$, com δ revelando uma fraca dependência com o parâmetro de fragmentação p .

Uma importante característica da influência da fragmentação sobre as curvas espécie-área é a observação do encurtamento do comprimento do intervalo de áreas em que o regime de lei de potência é verificado. Nesse sentido, o parâmetro de fragmentação p desempenha papel semelhante ao parâmetro demográfico α , que é uma função das taxas de nascimento e mortalidade, definido por O'Dwyer e Green em uma artigo recente que formula uma teoria de campo para

biogeografia [139]. No modelo deles, indivíduos são distribuídos sobre partes que são arranjadas em um espaço contínuo. De acordo com a teoria, α é crucial em determinar o intervalo de áreas em que a diversidade de espécies segue o regime de lei de potência e também suas declividades. Um pequeno valor de α resulta em um regime de lei de potência mais amplo e reduz o valor do expoente espécie-área z . Só para comparação, um aumento de α deve produzir um efeito similar ao de se reduzir p , ou crescer a fragmentação em nosso modelo. A dependência do expoente z com p também tem uma correspondência similar. Nós notamos que para um pequeno valor da taxa de especiação v , z também cresce com o aumento da fragmentação. Embora não devidamente explorado, os poucos resultados empíricos mostram comportamento equivalente [109, 112].

A topologia dos fragmentos e não apenas a perda de habitats, determina a forma da curva espécie-área, um fato que é corroborado em nossas simulações na figura 3.20. É mostrado que quando a fragmentação é aleatória, grandes níveis de biodiversidade são obtidos. Esse efeito é ainda mais proeminente quando baixos valores da taxa de especiação são considerados.

A regra do processo de dispersão para além dos vizinhos mais próximos em relevos fragmentados foi brevemente discutida. Foi evidente que o padrão clássico trifásico, observado em meio ambiente homogêneo, é recuperado para dispersão de longa distância. De acordo com os resultados, o tamanho da fase onde ocorre lei de potência é mais fortemente influenciado pela taxa de especiação do que pelo parâmetro p . A precisão dos dados não nos permitiu obter uma clara e precisa dependência do expoente z com o parâmetro p . Nós esperamos para grandes distâncias de dispersão que a dependência de z com o parâmetro de fragmentação p desapareça.

Esse trabalho tentou acoplar o estudo de dinâmicas evolucionárias de comunidades neutras com modelos de relevos através de investigação de padrões espaciais de longo termo de distribuição de espécies. Nós esperamos que nossa abordagem possa motivar novas investigações sob estruturas de relevos mais realistas e mais complexas de forma a melhorar nosso entendimento sobre a ação combinada entre mecanismos ecológicos e a topologia do relevo. Esse modelo nulo para relevos fragmentados pode também proporcionar uma orientação para determinar desvios da suposição de neutralidade em dados empíricos.

Já na segunda parte deste trabalho de doutoramento, propomos e investigamos um modelo

não-neutro para a geração e manutenção de biodiversidade que assume que o meio apresenta um certo grau de heterogeneidade.

A característica mais interessante dos resultados simulados é a corroboração de que a heterogeneidade pode afetar o padrão espacial da distribuição de diversidade. As observações empíricas para a relação espécie-área são mais compatíveis com os resultados de nossa modelagem para níveis baixo e intermediário de correlação espacial e pequenas taxas de mutação. Nessas circunstâncias, um cenário trifásico para a diversidade genética versus área é observada, que também tem forte suporte empírico no contexto das relações espécie-área. Em escalas intermediárias, e para nível de correlação espacial baixo e intermediário, o expoente da relação entre diversidade genética e área está dentro do intervalo de valores observados da relação espécie-área nas populações naturais [154, 8]. Para taxas de mutação alta e/ou com grande nível de correlação espacial, a relação entre diversidade genética com a área é melhor aproximada por um cenário bifásico. Nós observamos também uma dependência clara do expoente z com o nível de heterogeneidade do meio ambiente, que por sua vez, é regulado pelo parâmetro de correlação. Os resultados são qualitativamente similares em ambos os tipos de populações: sexuadas ou assexuadas.

De acordo com nossos resultados simulados, o parâmetro de correlação λ também exerce uma importante influência sobre a formação do tamanho do regime intermediário, que decresce com o aumento do nível de correlação entre habitats. Quanto maior for a epistasia, mais pronunciado é esse efeito. Uma observação é importante: em grandes escalas o grau de correlação tem um efeito atenuador sobre o nível de diversidade genética.

No contexto de meio ambiente com habitats correlacionados, nós inferimos principalmente o nível de diversidade- γ , que corresponde a estimar o número total de genótipos distintos no caso de populações sexuadas, ou número total de espécies em populações assexuadas, medidos através da relação entre diversidade genética como função da área total do sistema - a relação entre diversidade e área é elaborada por meio do crescimento do tamanho da área total. Não obstante, medimos a diversidade- α , em que o tamanho do sistema é mantido constante e a área amostral é aumentada de modo a se obter a dependência da diversidade S com a área. Vimos que estimativas da diversidade- α conduz a um efeito estranho, deformações nas curvas da relação

diversidade-área, que ocorrem devido à descontinuidade da pressão de seleção quando a borda que separa os habitats é ultrapassada. De modo a minimizar este efeito, formas alternativas para se definir as diferenças entre os habitats devem ser consideradas. Nós acreditamos que a adoção de habitats fragmentados, ao contrário de compactos como foi considerado aqui, pode pelo menos atenuar os efeitos da descontinuidade em escalas de tamanho intermediário e grande.

Um ponto sutil que merece atenção especial é a relação entre diversidade genética e diversidade de espécies. Nesta parte do trabalho, nenhuma tentativa de se fazer um mapeamento entre estas duas quantidades foi feita. Uma possibilidade alternativa é assumir mutações pontuais não como um evento instantâneo, mas como o início de um processo de especiação duradouro [159]. Nesse sentido, uma nova espécie pode ser interpretada como grupo de genótipos intimamente relacionados.

A mensagem que podemos deixar com essas contribuições é o melhor entendimento da geração e manutenção de diversidade na natureza em uma perspectiva evolucionária da relação entre diversidade e área.

Em se tratando do estudo da dinâmica adaptativa de populações em expansão espacial discutido no capítulo 5, notamos que os resultados observados a respeito do modelo nulo corroboram com aqueles descrito por Hallatschek 2007, mostrando que a deriva genética no fronte da expansão pode alterar a composição genética de populações microbiais. Em um processo de adensamento, pequenos domínios compostos por clones segregam radialmente e coalescem formando setores que formam a colônia enquanto cresce circularmente. Nos tempos iniciais do crescimento a área ocupada pela colônia é bem aproximada pela área do círculo, R^2 . No entanto, a borda da colônia é fractal no fim do crescimento. Isso se deve ao fato do padrão de setorização no final da colônia ser controlado pelo equilíbrio entre crescimento determinístico do diâmetro, dominando em grandes tempos, e a estocasticidade presente nos limites dos domínios que se aninham em tempos curtos.

Ainda explorando o modelo nulo conseguimos obter uma relação entre a média de setores e o número de células iniciais. Mostramos para um baixo volume da mistura de bactérias a existência de uma concentração limite na qual crescimento do número médio de setores se torna

constante. Nossos resultados indicam a existência de um regime linear da curva setor- $\log(N_0)$. Assim podemos inferir o passado de imigrações de dados genéticos de clones distribuídos no espaço a partir da fragmentação da colônia por meio de setores que se estabilizam durante a expansão do efeito inflacionário.

Nossos resultados do modelo com seleção natural demonstram que se o número de indivíduos for suficientemente baixo uma mutação deletéria, nesse caso o custo de uma resistência, pode se fixar durante o crescimento da colônia. Demonstram também que esse fenômeno é exacerbado com estrutura espacial. Nossas observações também viabilizaram a elaboração de estatísticas para testar neutralidade dos marcadores. Mostramos que o baixo número máximo de setores (igual a quatro) aliado a uma grande frequência de extinções, que torna a distribuição de setores mais assimétrica do que no modelo nulo - derrubando a média de setores - é assinatura de que neutralidade deve ser rejeitada. Adicionalmente, mostramos que os processos que favorecem a extinção de uma mutação deletéria em duas dimensões atuam de forma diferente se comparado com uma colônia que cresce em uma única dimensão. Isso foi possível perceber através da não linearidade da curva tempo-de-extinção- $1/s$ para qualquer que seja o número inicial de células. Por fim mostramos que para um grande custo de seleção o tempo de extinção é independente de N_0 .

Referências Bibliográficas

- [1] Arrhenius, O. Species and area. *Journal of Ecology* 9 (1921), 95-99.
- [2] Balmford, A. and Bond, W. Trends in the state of nature and their implications for human well-being. *Ecological Letters* 8 (2005), 1218-1234.
- [3] Balvanera, P., Aguirre, E. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38 (2006), 479-491.
- [4] Bank, C., Bürger, R. and Hermisson J. The Limits to Parapatric Speciation: Dobzhansky-Muller Incompatibilities in a Continent-Island Model. *Genetics* 191 (2012), 845-863.
- [5] Baker, J. M. Adaptive speciation: the role of natural selection in mechanisms of geographic and non-geographic speciation. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 36 (2005), 303-326.
- [6] Bar-Yam, Y. *Making Things Work: Solving Complex Problems in a Complex World*. Knowledge, Brookline, MA: 2005.
- [7] Bascompte, J., Solé, R. V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology* 65 (1996), 465-473.
- [8] Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. *Ecology*, Fourth Edition. Blackwell Publishing Ltd, Oxford: 2006.
- [9] Bell, G. The distribution of abundance in neutral communities. *American Naturalist* 155 (2000), 606-617.
- [10] Bell, G. Neutral Macroecology. *Science* 293 (2001), 2413-2418.

- [11] Bell, T., Newman, J., silverman, B., Turner, S., Lilley, A., The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature* 436 (2005), 1157-1160.
- [12] Bennett, A. F. e D. A. Saunders. Habitat fragmentation and landscape change. In N. S. Sodhi and P. R. Ehrlich (Eds), *Conservation biology for all*, 88-106. Oxford University Press: 2001.
- [13] Blythe, R. A., McKane, A. J. Stochastic models of evolution in genetics, ecology and linguistics. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* 7 (2007), 07018.
- [14] Bolnick, D. I. and Fitzpatrick, B. M. Sympatric Speciation: models and empirical evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (2007), 459-487.
- [15] Brown, J. H. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago: 1995.
- [16] Bulmer, M. G. On fitting the Poisson lognormal to relative abundance data. *Biometrics* 30 (1974), 101-110.
- [17] Bullini, L. Origin and evolution of animal hybrid species. *Trends in Ecology and Evolution*. v. 9, n. 11 (1994), 422-426.
- [18] Burch, C. L., Chao, L. Evolution by small steps and rugged landscapes in the RNA virus ϕ 6. *Genetics* 151 (1999), 921-927.
- [19] Burt, A. Perspective: sex, recombination and the efficacy of selection - was Weismann right? *Evolution* 54 (2000), 337-351.
- [20] Campos, P. R. A., de Oliveira, V. M., Rosas, A. Epistasis and environmental heterogeneity in the speciation process. *Ecological Modelling* 221 (2010), 2546-2554.
- [21] Campos, P. R. A., Coelho Neto, E. D., de Oliveira, V. M., Gomes, M. A. F. Neutral communities in fragmented landscapes. *Oikos* (2012), 1-12.
- [22] Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau,

- M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. & Naem, S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486 (2012), 59-68.
- [23] Cardinale, B. J. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472 (2011), 86-89.
- [24] Carlson A. e Hartman G. Tropical forest fragmentation and nest predation - an experimental study in an Eastern Arc montane forest, Tanzania. *Biodiversity Conservation* 10 (2001), 1077-1085.
- [25] Caswell, H. Community structure: A neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46 (1976), 327-354.
- [26] Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P. e Piazza, A. Demic expansions and human-evolution. *Science* 259 (1993), 639-646.
- [27] Chaves Filho, Valdemir L., de Oliveira, V. M., Campos, P. R. A. Adaptation of asexual populations in correlated environments. *Physica A* 389 (2010): 5725-5735.
- [28] Chalfoun, A. D., Thompson, F. R., Ratnaswamy, M. J. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16 (2002), 306-318.
- [29] Charpin III, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. and Diaz, S. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405 (2000), 234-242.
- [30] Chave, J., Leigh, E. G. A spatially explicit neutral model of beta-diversity in tropical forests. *Theoretical Population Biology* 62 (2002), 152-168.
- [31] Chave, J., Muller-Landau, H. C., Levin, S. A. Comparing classical community models: Theoretical consequences for patterns of diversity. *American Naturalist* 159 (2002), 1-23.
- [32] Chave, J., Norden, N. Changes of species diversity in a simulated fragmented neutral landscape. *Ecological Modelling* 207 (2007), 3-10.

- [33] Cody, M. L. Towards a theory of continental species diversities. *Ecology and evolution of communities* (ed. by M. L. Cody and J. M. Diamond), pp. 214-257. Harvard University Press, Cambridge, Mass: 1985.
- [34] Colegrave, N., Klatz, O., Bell, G. The ecology and genetic of fitness in chlamydomonas. viii. The dynamics of adaptation to novel environments after a single episode of sex. *Evolution* 56 (2002), 14-21.
- [35] Condit, R., S. P. Hubbell, J. V. LaFrankie, R. Sukumar, N. Manokaran, R. Foster, and P. S. Ashton. Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84 (1996), 549-562.
- [36] Connor, E. F., and McCoy, E. D. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist* 113 (1979), 791-833.
- [37] Corbet, A. S. The distribution of butterflies in the Malay Peninsula. *Proceedings of the Royal Society, London, Series A* 16 (1941), 101-116.
- [38] Currat, M., Excoffier, L., Maddison, W., Otto, S. P., Ray, N. Whitlock, M. C. e Yeaman, S. Comment on "ongoing adaptive evolution of ASPM, a brain size determinant in homo sapiens"and "microcephalin, a gene regulating brain size, continues to evolve adaptively in humans." *Science* 313, 172.
- [39] Damschen, E. I., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Tewksbury, J. J. and Levey, D. J. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* 313 (2006), 284-286.
- [40] Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray: 1859.
- [41] de Aguiar, M. A. M., Baranger, M., Baptestini, E. M., Kauffman, L. & Bar-Yam, Y. Global patterns of speciation and diversity. *Nature* 460 (2009), 384-387.
- [42] Dobzhansky, T and Pavlovsky, O. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* 11 (1957), 311-319.

- [43] Durrett, R. e S. A. Levin. Spatial models for species-area curves. *Journal of Theoretical Biology* 179 (1996), 119-127.
- [44] Elena, S. F., Lenski, R. E. Epistasis between new mutations and genetic background and a test of genetic canalization. *Evolution* 55 (2001), 1746-1752.
- [45] Etienne, R. S., Olff, H. A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecology Letters* 7 (2004), 170-175.
- [46] Etienne, R. S. A new sampling formula for neutral biodiversity. *Ecology Letters* 8 (2005), 253-260.
- [47] Etienne, R. S., Alonso, D., McKane, A. L. The zero-sum assumption in neutral biodiversity theory. *Journal of Theoretical Biology* 248 (2007), 522-536.
- [48] Ewens, W. The sampling theory of selectively neutral alleles. *Theoretical Population Biology* 3 (1972), 87-112.
- [49] Fahrig, L. Relative effects of habitat loss and fragmentation on species extinction. *Journal of Wildlife Management* 61 (1997), 603-610.
- [50] Fahrig, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34 (2003), 487-515.
- [51] Feder, J. L., Xie, X., Rull, J., Velez, S., Forbes, A., Leung, B., Dambroski, H., Filchak, K. E. and Aluja, M. Mayr, Dobzhansky, and Bush and the complexities of sympatric speciation in *Rhagoletis*. *PNAS* 102 (2005), 6573-6580.
- [52] Felsenstein, J. *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates: 2004.
- [53] Fisher, R. A. The wave of advance of advantageous genes. *Annals of Eugenics* 7 (1937), 355-369.
- [54] Fisher, R. A., Corbet A. S., Williams C. B. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12 (1943), 42-58.

- [55] Findlay, C. S., Houlihan, J. Anthropogenic correlates of species richness in southeastern Ontario wetlands. *Conservation Biology* 11 (1997), 1000-1009.
- [56] Fontana, W., Stadler, P. F., Bornberg-Bauer, E. G., Griesmacher, T., Hofacker, I. L., Tacker, M., Tarazona, P., Weinberger, E. D., Schuster, P. RNA folding and combinatorial landscapes. *Physical Review E* 47 (1993), 2083-2099.
- [57] Futuyma, D. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates (1998), p. 320.
- [58] Gascon, G., Lovejoy, T. E., Bierregaard Jr., R. O., Malcolm, J. R., Stouffer, P. C., Vasconcelos, H. L., Laurance, W. F., Zimmerman, B., Tocher, M., Borges, S. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91 (1999), 223-229.
- [59] Gaston, K. J. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405 (2000), 220-227.
- [60] Gavrilets, S., Vose, A. Dynamic patterns of adaptive radiation. *Proceedings of the Royal Society* 102 (2005), 18040-18045.
- [61] Gibbons, D. W., Reid, J. B. e Chapman, R. A. *The New Atlas of Breeding Birds in Britain and Ireland*, 1988-1991. T & A. D. Poyser, London: 1993.
- [62] Gibbs, J. P. Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology* 13 (1998), 263-268.
- [63] Gibbs, J. P. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biology and Conservation* 100 (2001), 15-20.
- [64] Gibbs, J. P., Stanton, E. J. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites, and flies. *Ecological Applications* 11 (2001), pp. 79-85.
- [65] Gillespie, J. H. Is the population size of a species relevant to its evolution? *Evolution* 55 (2001), 2161-2169.
- [66] Gleason, H. A. On the relation between species and area. *Ecology* 3 (1922), 158-162.

- [67] Gotelli, N. J. and Graves, G. R. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 1996.
- [68] Grapputo, A., Kumpulainen, T., Mappes, J., Parri, S. Genetic diversity in populations of sexual and sexual bag worm moths (Lepidoptera: Psychidae). *BMC Ecology* 5, 5.
- [69] Green, J. L., Bohannan, B. J. M., Whitaker, R. J. Microbial biogeography: from taxonomy to traits. *Science* 320 (2008), 1039-1043.
- [70] Gregory, R. Species abundance patterns of British birds. *Proceedings of the Royal Society* 257 (1994), 299-301.
- [71] Haila, Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12 (2002), 321-334.
- [72] Hailer, F., Kutschera, V. E., Hallström, B. M., Klassert, D., Fain, S. R., Leonard J. A., Arnason, U., Janke, A. Nuclear Genomic Sequences Reveal that Polar Bears Are an Old and Distinct Bear Lineage. *Science* 336 (2012), 344-347.
- [73] Hallatschek, O., Hersen, P., Ramanathan, S. e Nelson, D. R. Genetic drift at expanding frontiers promotes gene segregation. *PNAS* 50 (2007), 19926-19930.
- [74] Hallatschek, O. e Nelson, D. R. Life at the front of an expanding population. *Evolution* 64 (2009), 193-206.
- [75] Hairston, N. G. Species abundance and community organization. *Ecology* 40 (1959), 404-416.
- [76] Hannus, J. J., von Numers, M. Vascular plant species richness in relation to habitat diversity and island area in the Finnish Archipelago. *Journal of Biogeography* 35 (2008), 1077-1086.
- [77] Hargis, C. D., Bissonette, J. A., Turner, D. L. the influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology* 36 (1999), 157-172.

- [78] Harte, J., A. Kinzig, and J. Green. Self-similarity in the distribution and abundance of species. *Science* 284 (1999), 334-336.
- [79] Hewitt, G. The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature* 405, 907-913.
- [80] Hewitt, G. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* (1996) 58, 247-276.
- [81] Hill, M. F., Caswell, H. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. *Ecology Letters* 2 (1999), 121-127.
- [82] Holley, R. A. and Liggett, T. M. Ergodic theorems for weakly interacting systems and the voter model. *Annals of Probability* 3 (1975), 643-663.
- [83] Holt, R. D., Robinson, G. R. and Gaines, M. S. Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 76 (1995), 1610-1624.
- [84] Horner-Devine, M., Lage, M., Hughes, J. B. and Bohannan, B. J. M. A taxa-area relationship for bacteria. *Nature* 432 (2004), 750-753.
- [85] Hoshen, J. and Kopelman, R. Cluster multiple labeling technique and critical concentration algorithm. *Physical Review B* 14 (1976), 3438-3445.
- [86] Hubbell, S. P. Tree dispersion, abundance and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203 (1979), 1299-1309.
- [87] Hubbell, S. P. and Foster, R. B. Diversity of canopy trees in a neotropical forest and implications for the conservation of tropical trees. Pg. 24-41 in S. J. Sutton, T. C. Whitmore, and A. C. Chadwick, eds., *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Blackwell, Oxford: 1983. (Chap. 3).
- [88] Hubbell, S. P. Toward a theory of biodiversity and biogeography on continuous landscapes. Pg. 171-199 in G. R. Carmichael, G. E. Folk, and J. E. Schnoor, eds., *Preparing for Global Change: A Midwestern Perspective*. Academic Publishing, Amsterdam: 1995. (Cap. 1)

- [89] Hubbell, S. P. and Foster, R. B. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. Pg. 522-541 in A. Gentry, ed., *Four Neotropical Forests*. Yale University Press, New Haven, CT: 1990. (Chap. 3).
- [90] Hubbell, S. P. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs* 16 (1997), (Suppl.): S9-S21.
- [91] Hubbell, S. P. *The Unified Neutral Theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton: 2001.
- [92] Hughes, R. G. A model of the structure and dynamics of benthic marine invertebrate communities. *Marine Ecology-Progress Series* 15 (1984), 1-11.
- [93] Hutchinson, G. E. *A Treatise on Limnology*. New York: Wiley & Sons (1957). pp. 1015.
- [94] Kadmon, R & Pulliam, H. R. Island biogeography: effect of geographical isolation on species composition. *Ecology* 74 (1993), 977-981.
- [95] Kareiva, P. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 330 (1990), 175-190.
- [96] Karlin, S. and McGregor, J. Addendum to a paper of W. Ewens. *Theoretical Population Biology* 3 (1972), 113-116.
- [97] Kauffman, S. A., Levin, S. Towards a general theory of adaptive walks on rugged landscapes. *Journal of Theoretical Biology* 128 (1987), 11-45.
- [98] Kauffman, S. A., Weinberger, E. D. The NK model of rugged fitness landscapes and its application to the maturation of the immune response. *Journal of Theoretical Biology* 141 (1989), 211-245.
- [99] Kauffman, S. A. *The Origins of Order. Self-Organizaç o and Selection in Evolution*. Oxford University Press, New York: 1993.

- [100] Kauffman, S. A. *At Home in the Universe*. Oxford University Press, Oxford: 1995.
- [101] Kauffman, S. A. *Investigations*. Oxford University Press, Oxford: 2000.
- [102] Kemeny, J. C., and Snell, J. L. *Finite Markov Chains*. Van Nostand Reinhold, New York: 1960.
- [103] Kichler Holder, K., Bull, J. J. Profiles of adaptation in two similar viruses. *Genetics* 159, 1493-1404.
- [104] Kimura, M. (1983) *The Neutral Allele Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press.
- [105] Kingman, J. F. C. The coalescent. *Stochastic Processes and their Applications* 13 (1982), 235-248.
- [106] Korona, R. Genetic divergence and fitness convergence under uniform selection in experimental populations of bacteria. *Genetics* 143 (1996), 637-644.
- [107] Larsson, T. B. *Biodiversity evaluation tools for European forests*. Wiley-Blackwell, Oxford: 2001.
- [108] Laurance, W. F., Delamonica, P., D'Angelo S., Jerozolinski, A., Pohl, L., et al. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 85 (2001), 105-116.
- [109] Laurance, W. F. Long-term dynamics of a fragmented rainforest mammal assemblage. *Conservation Biology* 22 (2008), 1154-1164.
- [110] Law, B. S. e Dickman, C. R. The use of habitat mosaics by terrestrial vertebrate fauna: implications ofr conservation and management. *Biodiversity and Conservation* 7 (1998), 323-333.
- [111] Lawson, D., Jensen, H. J. The species-area relationship and evolution. *Journal of theoretical Biology* 241 (2006), 590-600.

- [112] Leidner, A. K., Haddad, N. M., Lovejoy, T. E. Does tropical forest fragmentation increase long-term variability of butterfly communities? *PLoS One* 5 (2010), e9534.
- [113] Lennon, J. L., Kunin, W. E. and Hartley, S. Fractal species distributions do not produce power-law species-area relationships. *Oikos* 97 (2002), 378-386.
- [114] Lenski, R. E., Travisiano, M. Dynamics of adaptation and diversification, a 10,000-generation experiment with bacterial populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91, 6808-6814.
- [115] Lomolino, M. V. The species-area relationship: new challenges for an old pattern. *Progress in Physical Geography* 25 (2001), 1-21.
- [116] MacArthur, R. H. On the relative abundance of species. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 43 (1957), 293.
- [117] MacArthur, R. H., e Wilson, E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17 (1963), 373-387.
- [118] MacArthur, R. H., e Wilson E. O. *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, NJ: 1967.
- [119] Macken, C. A., Perelson, A. S. Protein evolution on rugged landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 86 (1989), 6191-6195.
- [120] Magurran, A. E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ: 1988.
- [121] Mangan, S. A., Schnitzer S. A., Herre, E. A., Mack, K. M. L., Valencia, M. C., Sanchez, E. I., Bever, J. D.. 2010. Negative plant-soil feedback predicts tree-species relative abundance in a tropical forest. *Nature* 466 (2010), 752-756.
- [122] Mani, G. S., Clarke, B. C. C. Mutational order, a major stochastic process in evolution. *Proceedings of the Royal Society B* 240 (1990), 29-37.

- [123] Martens, E. A. e Hallatschek, O. Interfering Waves of Adaptation Promote Spatial Mixing. (2011) *Genetics* 189, 1045-1060.
- [124] Martín, H. G. and Goldenfeld, N. On the origin and robustness of power-law species-area relationships in ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103 (2006), 10310-10315.
- [125] May, R. M. Patterns of species abundance and diversity. Pg. 81-120 in M. L. Cody and J. M. Diamond, eds., *Ecology and Evolution of Communities* (1975). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.
- [126] Maynard Smith, J. Natural selection and the concept of protein space. *Nature* 225 (1970), 563-564.
- [127] McMurray, M. A. e Gottschling, D. E. An Age-Induced Switch to a Hyper-Recombinational State. *Science* 301 (2003), 1908-1911.
- [128] Melián, C. J., Alonso, D., Vázquez, D. P., Regetz, J., Allesina, S. Frequency-dependent selection predicts patterns of radiations and biodiversity. *Plos Computational Biology* 6 (2010), e1000892.
- [129] Moore, F. B. -G., Rozen, D. E., Lenski, R. E. Pervasive compensatory adaptation in *Escherichia coli*. *Proceedings of the Royal Society B* 267 (2000), 515-522.
- [130] Muneeppeerakul, R., Bertuzzo, E., Lynch, H. J., Fagan, W. F., Rinaldo, A. and Rodriguez-Iturbe, I. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi-Missouri basin. *Nature* (2008), 220-223.
- [131] Murray, J. D. *Mathematical biology*. Springer, Berlin: 2003.
- [132] Nee, S., R. M. May, and P. H. Harvey. 1994. The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 344 (1994), 305-311.
- [133] Nekola, J. C. and Peter, S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography* 26 (1999), 867-878.

- [134] Neto, E. D. C., Oliveira, V. M., Rosas, A., Campos, P. R. A. The effect of spatially correlated environments on genetic diversity-area relationships. *Journal of Theoretical Biology*, 288 (2011), 57-65.
- [135] Niemiller M. L., Fitzpatrick B.M., Miller B.T. Recent divergence with gene flow in Tennessee cave salamanders (Plethodontidae: Gyrinophilus) inferred from gene genealogies. *Molecular Ecology* 17 (2008), 2258-2275.
- [136] Nosil, P. and Flaxman, S. M. Conditions for mutation-order speciation. *Proceedings of the Royal Society B* 278 (2011), 399-407.
- [137] Notohara, M. The coalescent and the genealogical process in geographically structured populations. *Journal of Mathematical Biology* 29 (1990), 59-75.
- [138] Nowak, M. *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Harvard University, Cambridge, MA: 2006.
- [139] O'Dwyer, J. P. and Green, J. L. Field theory for biogeography: a spatially explicit model for predicting patterns of biodiversity. *Ecological Letters* 13 (2010), 87-95.
- [140] Orr, H. A. Fitness and its role in evolutionary genetics. *Nature Reviews Genetics* 10 (2009), 531-539.
- [141] Pastor, J., Downing, A., Erickson, H. Species-area curves and diversity-productivity relationships in beaver meadows of Voyageurs National Park, Minnesota, USA. *Oikos* 77 (1996), 399-406.
- [142] Pearson, S. M. and Gardner, R. H. Neutral models: useful tools for understanding landscape patterns. In: Bissonette, J. A. (ed.), *Wildlife and landscape ecology*. Springer: 1997, 215-230.
- [143] Perelson, A. S., Macken, C. A. Protein evolution on partially correlated landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 92 (1995), 9657-9661.

- [144] Phillips, P. C., Otto, S. P., Whitlock, M. C. Beyond the average, the evolutionary importance of gene interactions and variability of epistatic effects. In: Wolf, J. B., Brodie III, E. D., Wade, M. J. (Eds), *Epistasis and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, Oxford, pp. 20-38.
- [145] Phillips, B. L., Brown, G. P., Webb, J. K. e Shine, R. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439 (2006), 803.
- [146] Pigolotti, S. and Cencini, M. Speciation-rate dependence in species-area relationship. *Journal of Theoretical Biology* 260 (2009), 83-89.
- [147] Pither, J., Taylor, P. D. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos* 83 (1998), 166-174.
- [148] Plotkin, J. B., Potts, M. D., LESLIEA, N., Manokarane, N., LaFrankie, J. AND Ashton, P. S. Species-area Curves, Spatial Aggregation, and Habitat Specialization in Tropical Forests. *Journal of theoretical Biology* 207 (2000), 81-99.
- [149] Poli, R., Langdon, W. e N.McPhee. A field guide to genetic programming. Published via <http://lulu.com> and freely available at <http://www.gp-field-guide.org.uk> (2008) (with contributions by J. R. Koza).
- [150] Preston, F. W. The commonness, and rarity, of species. *Ecology* 29 (1948), 254-283.
- [151] Ramachandran, S., Deshpande, O., Roseman, C. C., Rosenberg, N. A., Feldman, M. W. e Cavalli-Sforza, L. L. Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa. *PNAS* 102 (2005). 15942-15947.
- [152] Ridley, M. *Evolution*, Third Edition. Blackwell Science Ltd (2004). 752 p.
- [153] Rosenberg, N. A., Pritchard, J. K., Weber, J. L., Cann, H. M., Kidd, K. K., Zhivotovsky, L. A. e Feldman, M. W. Genetic structure of human populations. *Science* 298 (2002), 2381-2385.

- [154] Rosenzweig, M. L. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge: 1995.
- [155] Rosenzweig, M. L. and Ziv, Y. The echo pattern of species diversity: pattern and processes. *Ecography* 22 (1999), 614-628.
- [156] Rosindell, J. and Cornell, S. J. Species-area relationships from a spatially explicit neutral model in an infinite landscape. *Ecological Letters* 10 (2007), 586-595.
- [157] Rosindell, J. Wong, Y., Etienne, R. S. A coalescence approach to spatial neutral ecology. *Ecological Informatics* 3 (2008), 259-271.
- [158] Rosindell, J. and Cornell, S. J. Species-area curves, neutral models and long distance dispersal. *Ecology* 90 (2009), 1743-1750.
- [159] Rosindell, J. Protracted speciation revitalizes the neutral theory of biodiversity. *Ecological Letters* 13 (2010), 716-727.
- [160] Rosindell, J., Hubbell, S. P., Etienne, R. S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution* 26 (2011), 340-348.
- [161] Roslin, T., Koivunen, A. Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. *Oecologia* 127. pp. 69-77, 2001.
- [162] Schluter, D. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (2001), 372-380.
- [163] Schluter, D. Evidence for Ecological Speciation and Its alternative. *Science* (2009), 737-741.
- [164] Schmiegelow, F. K. A., Mönkkönen, M. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* 12 (2002), 375-389.
- [165] Schrag, S. J., Perrot, V., Levin, B. R. Adaptation to fitness costs of antibiotic resistance in *Escherichia coli*. *Proceedings of the Royal Society B* 264 (1997), 1287-1291.

- [166] Slocumb, J., B. Stauffer, and K. L. Dickson. On fitting the truncated log-normal distribution to species-abundance data using maximum likelihood estimation. *Ecology* 56 (1977), 693-696.
- [167] Smith, V., Foster, B., Grover, J., Holt, R., Leibold, M., deNoyelles, F., Phytoplankton species richness scales consistently from laboratory microcosms to the world's oceans. *Proceedings of the Royal Society USA* 102 (12) (2005), 4393-4396.
- [168] Sousa-Neves, R., Rosas, A. An analysis of genetic changes during the divergence of drosophila species. *PLoS ONE* 5(2010), e10485.
- [169] Stukenbrock, E. H., Christiansen, F. B., Hansen, T. T., Dutheil, J. Y. and Schierup, M. H. Fusion of two divergent fungal individuals led to the recent emergence of a unique widespread pathogen species. *PNAS* v. 109, n. 27 (2012), 10954-10959.
- [170] Sugihara, G. Minimal community structure: An explanation of species abundance patterns. *American Naturalist* 116 (1980), 770-787.
- [171] Summerville, K. S., Crist, T. O. Effects of experimental habitat fragmentation on patch use by butterflies and skippers (Lepidoptera). *Ecology* 82 (2001), 1360-1370.
- [172] Swenson, J. J., Franklin, J. The effects of future urban development on habitat fragmentation in the Santa Monica Mountains. *Landscape Ecology* 15 (2000), 713-730.
- [173] Taylor, P. D., Merriam, G. Habitat fragmentation and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology* 11 (1995), 181-189.
- [174] Templeton, A. Out of Africa again and again. *Nature* (2002) 416, 45-51.
- [175] Tobler, W. R. A computer movie simulating urban growth in the Detroit region. *Economic Geography* 46 (1970), 234-240.
- [176] Tokeshi, M. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24 (1993), 111-186.

- [177] Turelli, M., Barton, N. H. and Coyne, J. A. Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (2001), 330-343.
- [178] Turner, M. G., Gardner, R. H. and O'Neil, R. V. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer: 2001.
- [179] Turner, W. R. and Tjorve, E. Scale-dependence in species-area relationships. *Ecography* 28 (2005), 721-730.
- [180] Venier, L., Fahrig, L. Habitat availability causes the species abundance-distribution relationship. *Oikos* 76 (1996), 564-570.
- [181] Via, S. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (2001), 381-390.
- [182] Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. and Maritan A. Patterns of relative species abundance in rainforests and coral reefs. *Nature* 450 (2007), 45-49.
- [183] Vuilleumier, F. Insular biogeography in continental regions. 1. The northern Andes of South America. *The American Naturalist* 104 (1970), 378-388.
- [184] Wakeley, J. *Coalescent theory, an introduction*. Roberts and Company Publishers: 2006.
- [185] Watson H. C. *Cybele Britannica, or British Plants and Their Geographical Relations*. Longman and Company, London, UK: 1859.
- [186] Watterson, G. A. Models for the logarithmic species abundance distributions. *Theoretical Population Biology* 6 (1974), 217-250.
- [187] Weiher, E. The combined effects of scale and productivity on species richness. *Journal of Ecology* 87 (1999), 1005-1011.
- [188] Weinberger, E. D. Local properties of Kauffmann's N-k model, a tunably rugged energy landscape. *Physical Review A* 44 (1991), 6399-6413.

- [189] Welch, J. J., waxman, D. The nk model and population genetics. *Journal of Theoretical Biology* 234 (2005), 329-340.
- [190] Werff, H. VAN DER. Species number, area and habitat diversity in the Galapagos Islands. *Vegetatio* 54 (1983), 167-175.
- [191] Wettstein, W., Schmid, B. Conservation of arthropod diversity in montane wetlands: Effect of altitude, habitat quality and habitat fragmentation on butterflies and grasshoppers. *Journal of Applied Ecology* 36 (1999), 363-373.
- [192] Whitlock, M. C., Phillips, P. C., Moore, F. B. G., Tonsor, S. J. Multiple fitness peaks and epistasis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 26 (1995), 601-629.
- [193] Whittaker, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30 (1960), 279-338.
- [194] Whittaker, R. H. Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* 147 (1965), 250-260.
- [195] Whittaker, R. H. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21 (1972), 213-251.
- [196] Whittaker, R. H. *Communities and ecosystems* MacMillian Publishing, New York: 1975.
- [197] Wiens, J. J. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58 (2004), 193-197.
- [198] Wiens, J. J., Donoghue, M. J. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19 (2004), 639-644.
- [199] Wiens, J. J., Graham, C. H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (2005), 519-539.

- [200] Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. e Losos, E. Quantifying threats to imperiled species in the united states. *BioScience* 48 (1998), 607-615.
- [201] Wilcox, B. A. In situ conservation of genetic resources: determinants of minimum area requirements. In *National Parks, Conservation and Development, Proceedings of the World Congress on National Parks*, J.A. McNeely and K.R. Miller, Smithsonian Institution Press (1984), 18-30.
- [202] Wilke, C. O., Campos, P. R. A., Fontanari, J. F. Genealogical process on a correlated fitness landscape. *Journal of Experimental Zoology* 294 (2002), 274-284.
- [203] Williams, C. B. An analysis of four years? captures of insects in a light trap. Part I. General survey: Sex proportion; phenology; and time of flight. *Transactions of the Royal Entomological Society*, London 89 (1939), 79-131.
- [204] Williams, C. B. An analysis of four years? captures of insects in a light trap. Part II. The effect of weather conditions on insect activity; and the estimation and forecasting of change in the insect population. *Transactions of the Royal Entomological Society*, London 90 (1940), 227-306.
- [205] Williams, C. B. *Patterns in the Balance of Nature and Related Problems of Quantitative Biology*. Academic Press, London: 1964. (Capítulos 2, 6 e 9).
- [206] Williamson, M. Relationship of species number to area, distance and other variables. A. A. Myers and P. S. Giller, eds., *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, New York (1988), 91-115.
- [207] With, K. A. and King, A. W. The effect of landscape structure on community self-organization and critical biodiversity. *Ecological Modelling* 179 (2004), 349-366.
- [208] Wolf, J. B., Brodie, E. D., Wade, M. J. *Epistasis and the Evolutionary Process*. Oxford University Press, USA: 2000.
- [209] Wright, S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the Sixth International congress on Genetics*, vol. 1 (1932), 356-366.

- [210] Yaacobi, G., Ziv, Y. and Rosenzweig, M. L. Habitat fragmentation may not matter to species diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 274 (2007), 2409-2412.
- [211] Zillio, T., Volkov, I., Banavar, J. R., Hubbell, S. P. and Maritan, A. Spatial scaling in model plant communities. *Physical Review Letters* 95 (2005), 098101.

