



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

Pós-Graduação em Física Aplicada

**Estudo dos efeitos da distribuição de recursos em  
um ecossistema sobre a biodiversidade**

Bárbara Bezerra de Carvalho Mendes

Dissertação de Mestrado

Recife - PE

28/02/2018

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

Bárbara Bezerra de Carvalho Mendes

**Estudo dos efeitos da distribuição de recursos em um  
ecossistema sobre a biodiversidade**

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

**Orientadora: Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira**

**Recife - PE  
28/02/2018**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE  
Nome da Biblioteca, Recife-PE, Brasil

M538e Mendes, Bárbara Bezerra de Carvalho  
Estudo dos efeitos da distribuição de recursos em um ecossistema sobre a  
biodiversidade / Bárbara Bezerra de Carvalho Mendes. – 2018.  
72 f. : il.

Orientadora: Viviane Moraes de Oliveira.  
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco,  
Programa de Pós-Graduação em Física, Recife, BR-PE, 2018.  
Inclui referências e anexo(s).

1. Competição 2. Diversidade 3. heterogeneidade espacial 4. Recursos  
I. Oliveira, Viviane Moraes de, orient.II. Título

CDD 530

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

**Estudo dos efeitos da distribuição de recursos em um ecossistema sobre a  
biodiversidade**

*Bárbara Bezerra de Carvalho Mendes*

Dissertação julgada adequada para obtenção do título de mestre em Física, defendida e aprovada por unanimidade em 28/02/2018 pela Comissão Examinadora.

Orientador:

---

Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira  
UFRPE

Banca Examinadora:

---

Prof. Dr. Jairo Ricardo Rocha de Oliveira  
UFRPE

---

Prof. Dr. Ramón Enrique Ramayo González  
UFRPE

Dedico esta, bem como todas as minhas demais conquistas, aos meus pais Francisco Mendes e Eliana Carvalho.

# Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus por todas as oportunidades de aprendizado, pela realização de mais uma etapa na minha carreira profissional, pois é a ele que entrego todos os dias minhas orações, pensamentos, desejos e decisões.

Agradeço imensamente a meus pais, Francisco Mendes Galindo e Eliana Bezerra de Carvalho Mendes, por todo o amor, cuidado, confiança, incentivo, paciência e principalmente por sempre apoiarem minhas decisões.

Muito obrigada a meus avós, tios, primos e a todos os meus familiares, por palavras de incentivo e pela contribuição que tiveram na minha formação como ser humano. Em especial agradeço a meu tio, Evandro Bezerra Cintra, pelo apoio e incentivo profissional.

Agradeço a todos os colegas de turma do mestrado, pelo companheirismo, amizade e por tudo o que aprendi com cada um deles. A amiga Gizele Andrade, pela parceria nos estudos durante a graduação e mestrado. Aos meus colegas de laboratório especialmente, Carlos Augusto Melo, Sara Lucia Castillo Daza e David Avellaneda, por me ensinarem e guiarem na realização das simulações computacionais.

A minha orientadora a professora Dra. Viviane Moraes de Oliveira, agradeço pela sua competência, organização, disponibilidade, compreensão e por todo o conhecimento que pude adquirir durante esse período de convivência sob sua orientação.

Agradeço aos professores da pós-graduação em Física Aplicada pelos cursos ministrados, conhecimentos compartilhados e pela colaboração na condução dos trabalhos. Obrigada também aos servidores do Departamento de Física pelo suporte dado sempre que foi necessário. A Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia de Pernambuco (FACEPE), pelo auxílio da bolsa de estudos concedida.

Por fim agradeço aos meus amigos que sempre estão ao meu lado, compartilhando dos melhores e piores momentos. Agradeço pela oportunidade de conhecer pessoas especiais e ter

feito novas amizades nesse período de estadia na residência de estudantes, em especial quero agradecer pela amizade e momentos compartilhados, a Ana Eugênia Vasconcelos, Isabela Ribeiro, Maria Eduarda Gomes, Alice Rocha e José Sampaio.

*E tudo quanto desejaram os meus olhos não lhes neguei, nem privei o meu coração de alegria alguma; mas o meu coração se alegrou por todo o meu trabalho, e esta foi a minha porção de todo o meu trabalho.*

- Eclesiastes 2:10

# Resumo

A competição é uma das formas mais importantes de interação entre os indivíduos, assim como o mutualismo e predação, e ocorre quando existe uma necessidade em comum por um recurso limitado. A teoria de competição afirma que, no equilíbrio, o número de espécies coexistentes que competem entre si não pode exceder o número de recursos limitantes em um ecossistema, conhecido como o *Princípio da Exclusão Competitiva*. Porém existe um enigma da biodiversidade para ecossistemas aquáticos, onde observa-se que uma quantidade limitada de recursos suporta a coexistência de uma grande variedade de espécies de fitoplâncton, chamado Paradoxo do Plâncton. Resultados experimentais mostram uma relação unimodal entre a diversidade das espécies e a quantidade de recursos. Nesse trabalho, nosso objetivo é estudar os efeitos da quantidade de recursos disponível em um ecossistema sobre a diversidade utilizando um modelo computacional com estrutura espacial. Investigamos como a distribuição dos recursos no ecossistema, assim como a quantidade disponível para cada um deles, afeta o equilíbrio do ecossistema. Notamos que o aumento da heterogeneidade espacial leva ao crescimento do número de espécies, até que este atinge um pico para um valor de heterogeneidade intermediário, e decresce para heterogeneidades maiores. Considerando que a variação na quantidade disponível para cada recurso afeta o número de espécies presentes no equilíbrio nós variamos essa quantidade a fim de observamos os efeitos causados sobre a diversidade das espécies. Observamos que para habitats com baixa heterogeneidade a diversidade cresce com o aumento da quantidade de recursos, e para habitats com alta heterogeneidade a diversidade decresce, enquanto que uma relação unimodal é observada para valores de heterogeneidade intermediários.

**Palavras-chave:** Competição, diversidade, heterogeneidade espacial, recursos.

# Abstract

Competition is one of the most important forms of interaction among individuals, as well as mutualism and predation, and occurs when there is a common need for a limited resource. Competition theory affirms that in equilibrium, the number of competing coexisting species can not exceed the number of limiting resources in an ecosystem, known as the *Principle of Competitive Exclusion*. However, there is a biodiversity riddle for aquatic ecosystems, where a limited amount of resources are found to support the coexistence of a wide variety of phytoplankton species, called the Paradox of the Plankton. Experimental results show a unimodal relationship between species diversity and the amount of resources. In this work, our main goal is to study the effects of the amount of resources available in an ecosystem on diversity using a computational model with spatial structure. We investigate how the distribution of resources in the ecosystem, as well as the quantity that is available to each one, affects ecosystem equilibrium. We note that the increase in spatial heterogeneity leads to the growth of the number of species until it reaches a peak for intermediate heterogeneity, and decreases for larger heterogeneities. Considering that the variation in the quantity available for each resource affects the number of species present in the equilibrium we vary this quantity in order to observe the effects caused on the diversity of the species. We observed that for habitats with low heterogeneity the diversity grows with the increase of the amount of resources, and for habitats with high heterogeneity the diversity decreases, whereas a unimodal relation is observed for values of intermediate heterogeneity.

**Keywords:** Competition, diversity, spatial heterogeneity, resources.

# Sumário

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Revisão da Literatura</b>	<b>4</b>
2.1	Diversidade e Heterogeneidade do habitat . . . . .	4
2.2	Modelos de Competição . . . . .	7
2.3	Relação Espécie-Área . . . . .	13
<b>3</b>	<b>Modelagem do Processo de Competição por Recursos</b>	<b>16</b>
<b>4</b>	<b>Efeito da variação da quantidade de recurso sobre a diversidade</b>	<b>22</b>
4.1	Evolução temporal da diversidade . . . . .	22
4.2	Relação entre diversidade e heterogeneidade do habitat . . . . .	24
4.3	Relação entre diversidade e a variação dos recursos . . . . .	25
4.4	Relação espécie-área . . . . .	28
4.5	Distribuição da abundância . . . . .	30
<b>5</b>	<b>Conclusões</b>	<b>40</b>
<b>A</b>	<b>Distribuição Final das Espécies</b>	<b>42</b>
<b>B</b>	<b>Evolução temporal das espécies com a quantidade de recursos variando em função da constante <math>QR = 0.1</math></b>	<b>51</b>
	<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>57</b>

# Lista de Figuras

2.1	Respostas previstas, observadas e simuladas de comunidades ecológicas à heterogeneidade ambiental. As respostas previstas (A-C) são baseadas no modelo gráfico do “tradeoff” heterogeneidade-área. As respostas empíricas (D-F) baseiam-se na análise da distribuição de aves reprodutoras na Catalonia com faixa de elevação como medida de heterogeneidade ambiental. As respostas simuladas (G-I) baseiam-se na análise de um modelo estocástico espacialmente implícito e dinâmico da comunidade. (Figura retirada e adaptada de [10]) . . .	6
2.2	Número médio de espécies $S$ em função do número de habitats $h$ para redes contendo (a) 3 recursos e (b) 10 recursos. (Figura retirada de [8]) . . . . .	7
2.3	(a) Variação temporal da abundância de três espécies competindo por três recursos. (b) Ciclo limite correspondente. (c) Oscilações de pequena amplitude com seis espécies competindo por três recursos. (d) Oscilações de grande amplitude com nove espécies competindo por três recursos. (Figura retirada e adaptada de [7]) . . . . .	11
2.4	Diversidade em função da concentração de nutrientes. Os círculos abertos indicam os ambientes homogêneos, e os círculos sólidos indicam os ambientes heterogêneos. (Figura retirada e adaptada de [22]) . . . . .	12
2.5	Número de espécies em função do número de recursos para redes contendo 4, 9, 16, 36, 100, 400 e 40000 habitats. (Figura retirada e adaptada de [8]) . . .	13
3.1	Representação de uma rede de lado $L = 8$ . Os vizinhos dos sítios em destaque, rosa e azul, estão numerados de 1 a 4. . . . .	16

3.2	Representação de uma rede de lado $L = 4$ dividida em $h$ regiões com a mesma área. Cada sítio contém três recursos, que estão representados por losangos de cores diferentes. O tamanho de cada losango está representando a quantidade do recurso. Na parte (a) a rede é homogênea, com $h = 1$ . Em (b) a rede é heterogênea, contendo quatro sub regiões de áreas iguais, com $h = 4$ . Na parte (c) a rede é totalmente heterogênea, com $h = 16$ . . . . .	17
3.3	Variação temporal da diversidade de espécies para os diferentes valores de heterogeneidade. . . . .	19
3.4	Diversidade de espécies em função do número de habitats, em que $h = 1, 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$ e $262144$ . . . . .	19
3.5	Relação espécie-área para três valores de heterogeneidade $h = 16, 1024, e 65536$ . 21	
4.1	Evolução do número de espécies no tempo para $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$ e $262144$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . . . . .	23
4.2	Relação espécie-heterogeneidade variando a quantidade de cada recurso em função da constante $QR$ . . . . .	24
4.3	Relação do número de espécies em função da abundância dos recursos com um número fixo de 10 recursos, para $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$ e $65536$ . . . . .	27
4.4	Relação espécie-área. Aqui utilizamos $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ e $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$ e $262144$ . . . . .	28
4.5	Distribuição de abundância das espécies para $h = 4$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . 31	
4.6	Distribuição de abundância das espécies para $h = 16$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . 32	
4.7	Distribuição de abundância das espécies para $h = 64$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . 33	
4.8	Distribuição de abundância das espécies para $h = 256$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . 34	
4.9	Distribuição de abundância das espécies para $h = 1024$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . 35	
4.10	Distribuição de abundância das espécies para $h = 4096$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . 36	
4.11	Distribuição de abundância das espécies para $h = 16384$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . . . . .	37

4.12	Distribuição de abundância das espécies para $h = 65536$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e 100. . . . .	38
4.13	Distribuição de abundância das espécies para $h = 262144$ e $QR = 0.1, 1, 10$ e 100. . . . .	39
A.1	Distribuição Final das Espécies para $h = 4$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	42
A.2	Distribuição Final das Espécies para $h = 16$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	43
A.3	Distribuição Final das Espécies para $h = 64$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	44
A.4	Distribuição Final das Espécies para $h = 256$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	45
A.5	Distribuição Final das Espécies para $h = 1024$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	46
A.6	Distribuição Final das Espécies para $h = 4096$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	47
A.7	Distribuição Final das Espécies para $h = 16384$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	48
A.8	Distribuição Final das Espécies para $h = 65536$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	49

A.9	Distribuição Final das Espécies para $h = 262144$ , com $QR = 0.1$ (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita). . . . .	50
B.1	Evolução temporal das espécies na rede para $h = 16$ e $QR = 0.1$ , com $t = 2 \times 10^5$ (em cima, à esquerda), $4 \times 10^5$ (em cima, à direita), $6 \times 10^5$ (no meio, à esquerda), $8 \times 10^5$ (no meio, à direita) e $1 \times 10^6$ (em baixo) passos de tempo.	52
B.2	Evolução temporal das espécies na rede para $h = 1024$ e $QR = 0.1$ , com $t = 6 \times 10^5$ (em cima, à esquerda), $12 \times 10^5$ (em cima, à direita), $18 \times 10^5$ (no meio, à esquerda), $24 \times 10^5$ (no meio, à direita) e $3 \times 10^6$ (em baixo) passos de tempo. . . . .	53
B.3	Evolução temporal das espécies na rede para $h = 4096$ e $QR = 0.1$ , com $t = 6 \times 10^5$ (em cima, à esquerda), $12 \times 10^5$ (em cima, à direita), $18 \times 10^5$ (no meio, à esquerda), $24 \times 10^5$ (no meio, à direita) e $3 \times 10^6$ (em baixo) passos de tempo. . . . .	54

# Lista de Tabelas

4.1	Valores do expoente $z$ para o regime de lei de potência obtido para áreas pequenas de redes heterogêneas. Com $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . . . . .	29
4.2	Valores do expoente $z$ para o regime de lei de potência obtido para áreas grandes de redes heterogêneas. Com $QR = 0.1, 1, 10$ e $100$ . . . . .	30

# Capítulo 1

## Introdução

Em Ecologia estuda-se as interações que ocorrem entre as espécies e seu ambiente, através de processos biológicos ou físicos, e tais interações refletem na distribuição e abundância das espécies [1]. Dentre tais interações, a competição é uma das formas mais importantes, assim como o mutualismo e predação [2]. Segundo Grover [3] a competição é o conjunto de interações mutuamente negativas entre dois ou mais indivíduos ou populações.

Para o caso de duas ou mais espécies competindo, as populações podem coexistir ou exclusão competitiva pode ocorrer. As espécies que possuem grandes abundâncias populacionais, são chamadas de competidoras dominantes, enquanto que as espécies que possuem tamanhos populacionais pequenos, são raras.

Teoria de competição afirma que, no equilíbrio, o número de espécies coexistentes que competem entre si não pode exceder o número de recursos limitantes em um ecossistema, conhecido como o Princípio da Exclusão Competitiva [3–7]. Mas existe um enigma da biodiversidade para ecossistemas aquáticos, em que uma quantidade limitada de recursos suporta a coexistência de uma grande variedade de espécies de fitoplâncton, chamado Paradoxo do Plâncton.

Muitos estudos recentes estão sendo realizados no sentido de compreender os processos responsáveis pela geração e manutenção da diversidade de espécies, assim como prever e controlar suas taxas de crescimento, reprodução e mortalidade. Tais investigações são realizadas por meio de experimentos com indivíduos mais simples como bactérias ou fitoplânctons, de-

vido a menor complexidade no controle desses tipos de indivíduos, assim como o menor tempo de crescimento e reprodução.

Além das investigações empíricas, estudos teóricos e computacionais também são realizados. É através do conhecimento adquirido nas análises experimentais, que são gerados os modelos matemáticos e computacionais para descrever os indivíduos, as espécies, suas interações, as competições, os recursos, a estrutura espacial, dentre outros fatores que compõem o ecossistema que se deseja estudar.

Recentemente, um modelo computacional com estrutura espacial foi introduzido para estudar o comportamento da diversidade em um ecossistema em que as espécies competem por recursos [8]. Este modelo tem como principal característica o pressuposto de que as espécies possuem necessidades e exigências diferentes para o consumo de determinado recurso. Com isso foi observada uma relação unimodal entre a variação do número de espécies e o aumento do número de recursos disponíveis.

Nesse sentido, o objetivo principal desse trabalho é estudar o comportamento apresentado pela diversidade de espécies, devido a abundância ou escassez de recursos, e como a distribuição espacial desses recursos afeta a biodiversidade do ecossistema.

Para isto utilizamos o modelo anterior, onde definimos a estrutura espacial, a heterogeneidade dos habitats e a competição das espécies por recursos limitantes. A estrutura espacial é formada por uma rede quadrada dividida em sítios, cada sítio possui um número fixo de recursos, de forma que a distribuição da quantidade de cada recurso varia de acordo com a heterogeneidade do habitat. Cada sítio pode ser habitado por apenas um indivíduo, onde os indivíduos podem se reproduzir e sua prole coloniza os sítios vizinhos adjacentes que estão vazios. Posteriormente introduzimos a variação da quantidade de cada recurso em função de uma constante.

No Capítulo 2, apresentamos uma revisão da literatura, onde destacamos os principais temas que fundamentam nosso estudo e mostramos alguns resultados que analisam o comportamento da diversidade de espécies influenciada por fatores como heterogeneidade e competição por recursos.

No Capítulo 3, descrevemos em detalhe o modelo de competição por recursos e apresen-

tamos os resultados obtidos para uma quantidade fixa de 10 recursos, onde a distribuição da quantidade de cada recurso varia de acordo com a heterogeneidade do habitat. No Capítulo 4, apresentamos os padrões de diversidade observados quando a quantidade de cada recurso no sistema é variada.

No Capítulo 5, apresentamos nossas conclusões.

# Capítulo 2

## Revisão da Literatura

Em Ecologia discute-se sobre os fatores que levam à coexistência das espécies e determinam a variação da riqueza das espécies em habitats distintos, e de que forma as interações influenciam na estrutura e funcionamento das comunidades [1].

Para entendermos a definição de ecossistema, é importante compreender como funcionam alguns níveis de organização das espécies. Define-se como população o conjunto de indivíduos da mesma espécie, que vivem em uma mesma área em um determinado tempo e possuem grande chance de cruzamento. As interações entre populações diferentes formam as comunidades, e a relação dessas comunidades com o ambiente abiótico é o que chamamos de ecossistemas.

Existem fatores importantes para compreensão da dinâmica de populações, que refletem no crescimento, sobrevivência e reprodução das espécies. Entre tais fatores temos a heterogeneidade do habitat e a competição por recursos, sendo este último fator o foco deste trabalho.

### 2.1 Diversidade e Heterogeneidade do habitat

Os estudos em ecologia ocorrem em amplas escalas que são importantes para previsões, manejo e controle, podendo ser escalas temporais, espaciais ou biológicas [9]. Sabemos que o ambiente físico de forma geral possui diferenças de solo, clima, umidade, fatores estes que

proporcionam condições adequadas para determinada espécie sobreviver, enquanto aumenta o índice de extinção de outras menos adaptadas às condições disponíveis.

Devido às diferenças que o ambiente proporciona surge a interação de populações distintas originando as comunidades, em que a disponibilidade de recursos é um fator determinante para a riqueza das espécies. O recurso é tudo aquilo que pode ser "consumido" pelas espécies, não necessariamente alimento, mas sim condições que favorecem seu crescimento, sobrevivência e reprodução. Além de materiais e energia, a definição dos recursos incluem espaço e abrigo [3].

Os habitats são considerados heterogêneos quando possuem distribuição e abundância de recursos em quantidades diferentes, de forma que o ambiente com heterogeneidade proporciona um aumento na diversidade das espécies. Allouche et al. [10] analisaram uma ampla base de dados com respeito aos pássaros na Catalonia com o objetivo de entender os efeitos causados na diversidade de comunidades ecológicas devido a heterogeneidade ambiental. Estes dados informavam sobre os padrões de riqueza das espécies, abundância e taxas de extinção.

Como resultados observaram que a heterogeneidade ambiental possui um efeito unimodal na riqueza das espécies, devido o fator limitante da área. Ambientes com heterogeneidade grande proporcionam a diminuição do tamanho das populações e o aumento na taxa de extinção das espécies [10], veja Figura 2.1.

Souza Júnior e colaboradores [8] introduziram um modelo de simulação computacional com estrutura espacial para abordar o impacto da heterogeneidade espacial nos padrões de biodiversidade de um ecossistema em que as espécies competem por recursos limitados. Investigaram sobre como a diversidade depende da heterogeneidade espacial para o número fixo de recursos, considerando que as espécies apresentam características e habilidades diferentes quanto a utilização de recursos, as quais são limitadas pela disponibilidade dos mesmos.

Os autores observaram uma relação unimodal entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade do habitat (veja Figura 2.2), este mesmo resultado também foi observado no trabalho de Yang [11]. Eles verificaram que apenas um pequeno número de espécies conseguiu sobreviver no habitat homogêneo. Já para o caso dos habitats heterogêneos melhores condições de sobrevivência foram favorecidas para um número maior de espécies.

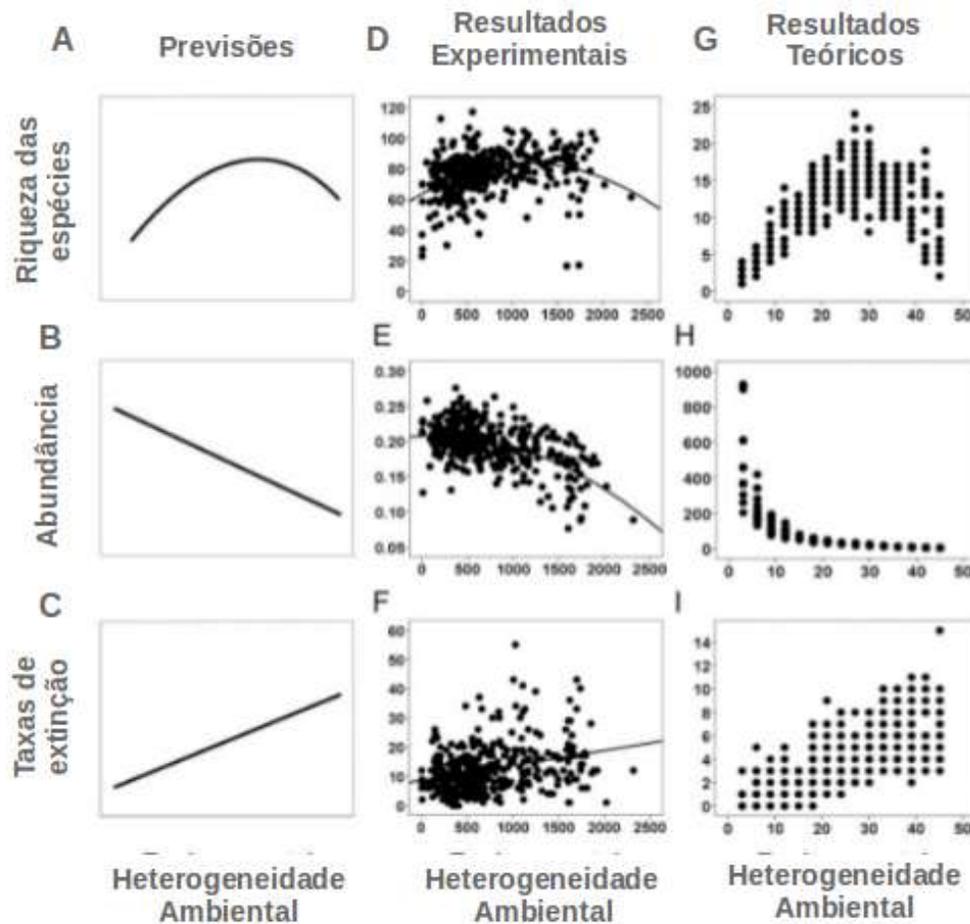


Figura 2.1: Respostas previstas, observadas e simuladas de comunidades ecológicas à heterogeneidade ambiental. As respostas previstas (A-C) são baseadas no modelo gráfico do “tradeoff” heterogeneidade-área. As respostas empíricas (D-F) baseiam-se na análise da distribuição de aves reprodutoras na Catalonha com faixa de elevação como medida de heterogeneidade ambiental. As respostas simuladas (G-I) baseiam-se na análise de um modelo estocástico espacialmente implícito e dinâmico da comunidade. (Figura retirada e adaptada de [10])

Destacou-se também que com o aumento da heterogeneidade do habitat, as áreas das sub-regiões diminuem. Conseqüentemente a diminuição dessas regiões, ocasionou uma diminuição no tamanho das populações e acarretou assim a extinção de espécies menos favorecidas na utilização de recursos.

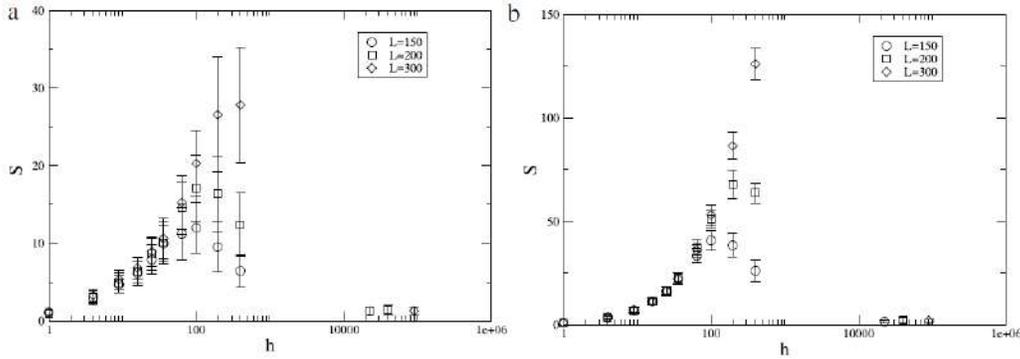


Figura 2.2: Número médio de espécies  $S$  em função do número de habitats  $h$  para redes contendo (a) 3 recursos e (b) 10 recursos. (Figura retirada de [8])

## 2.2 Modelos de Competição

A competição é uma das formas mais importantes de interação, assim como o mutualismo e predação [2]. Segundo Grover [3] a competição é o conjunto de interações mutuamente negativas entre dois ou mais indivíduos ou populações. Quando a competição ocorre entre indivíduos da mesma espécie, é chamada de competição intraespecífica. No caso da competição entre indivíduos de espécies diferentes, chamamos de competição interespecífica.

O modelo de competição interespecífica de Lotka-Volterra [9,12], foi proposto inicialmente por Lotka [13] nos Estados Unidos, e após um ano por Volterra [14] na Itália.

O modelo mostra os fatores que determinam o resultado de uma interação competitiva e é uma extensão da equação logística,

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

onde  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento,  $N$  é o tamanho da população,  $k$  é a capacidade de suporte, e o termo entre parêntesis representa a competição intraespecífica.

Acrescentando o termo de competição interespecífica, as equações 2.2 e 2.3 são obtidas, onde os índices 1 e 2 fazem referência a espécie 1 e espécie 2.

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

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

Reescrevendo as equações acima em termos da taxa intrínseca de crescimento  $r$ , da capacidade de suporte  $k$  e considerando  $c = \alpha_{12}$  e  $g = \alpha_{21}$ , obtemos as seguintes equações 2.4 e 2.5,

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

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

O termo de interação  $\alpha_{12}$  é conhecido como coeficiente de competição, com esta constante é possível medir o efeito competitivo per capita da espécie 2 sobre a espécie 1 ( $\alpha_{12}$ ) ou da espécie 1 sobre a espécie 2 ( $\alpha_{21}$ ).

Fatorando as equações 2.4 e 2.5, encontramos as equações que compõem o modelo logístico de competição de Lotka-Volterra,

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

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

As equações do modelo de Lotka-Volterra não são suficientes para a compreensão do comportamento das populações das espécies com relação ao mecanismo de utilização dos recursos. Grover [3] descreve em seu livro um modelo formal da dinâmica de consumo de recursos por equação diferencial, ilustrado pela equação 2.8.

$$\frac{dN}{Ndt} = \mu(R) + \text{outros termos} \quad (2.8)$$

onde a taxa per capita do crescimento da população é dada pela função de crescimento  $\mu$  em função da disponibilidade de recursos  $R$ , e os outros termos da equação podem ser considerados como as taxas de imigração e emigração.

A disponibilidade dos recursos para o consumo varia positivamente com o suprimento  $S$ , ou seja, a quantidade máxima de recursos disponíveis em um habitat, e varia negativamente com a função de crescimento da população da espécie. A equação 2.9 ilustra essa relação.

$$R = S - \mu(R) \quad (2.9)$$

Também pode ser descrita em termos de equação diferencial [3],

$$\frac{dR}{dt} = -\mu(R)QN + \text{outros termos} \quad (2.10)$$

observa-se que a disponibilidade de recursos decresce com o aumento da população. O termo  $Q$  indica a quota, é a quantidade de unidades de recursos que estão contidas em uma unidade de população.

Os recursos são entidades que favorecem o crescimento das populações e são consumidos durante o processo de desenvolvimento das populações [3]. Podem ser classificados como bióticos ou abióticos. Os recursos bióticos são aqueles capazes de se reproduzir, como exemplo, organismos ou partes de organismos. Já os recursos abióticos não possuem vida, os nutrientes minerais e substratos orgânicos, por exemplo.

A competição entre indivíduos ocorre quando existe uma necessidade em comum por um recurso limitado, em que esses recursos podem ser essenciais (que não podem ser substituídos) ou substituíveis.

Os estudos teóricos assumem que são as características fenotípicas das espécies que determinam seu consumo em relação aos recursos [15–18], ou seja, a competição por recursos dependerá da habilidade que a espécie possui em consumir ou adquirir determinado recurso, em que o recurso que o indivíduo consome melhor irá caracterizá-lo.

De acordo com a Lei do Mínimo de Liebig, o crescimento de uma espécie é determinado pelo recurso que é mais limitante, ou seja, o recurso em menor quantidade possui efeito limitante sobre a sua reprodução [3, 7, 19–21].

Para o caso de duas ou mais espécies competindo, as populações podem coexistir ou exclusão competitiva pode ocorrer. As espécies que possuem altas abundâncias populacionais, são chamadas de competidoras dominantes, enquanto que as espécies que possuem tamanhos populacionais pequenos, são raras.

Teoria de competição afirma que, no equilíbrio, o número de espécies coexistentes que competem entre si não pode exceder o número de recursos limitantes em um ecossistema, conhecido como o Princípio da Exclusão Competitiva [3–7]. Mas existe um enigma da biodiversidade para ecossistemas aquáticos, em que uma quantidade limitada de recursos suporta a coexistência de uma grande variedade de espécies de fitoplâncton, chamado Paradoxo do Plâncton.

Para estudar o Paradoxo do Plâncton, Huisman e Weissing [7] consideraram um ambiente estável e homogêneo, onde desenvolveram uma explicação para a biodiversidade por meio de um modelo de competição por recursos baseado em equações diferenciais e que não considera estrutura espacial. Dessa forma, eles observaram que a dinâmica de não-equilíbrio pode favorecer a coexistência de um grande número de espécies que competem por poucos recursos limitantes, como ilustrado na figura 2.3.

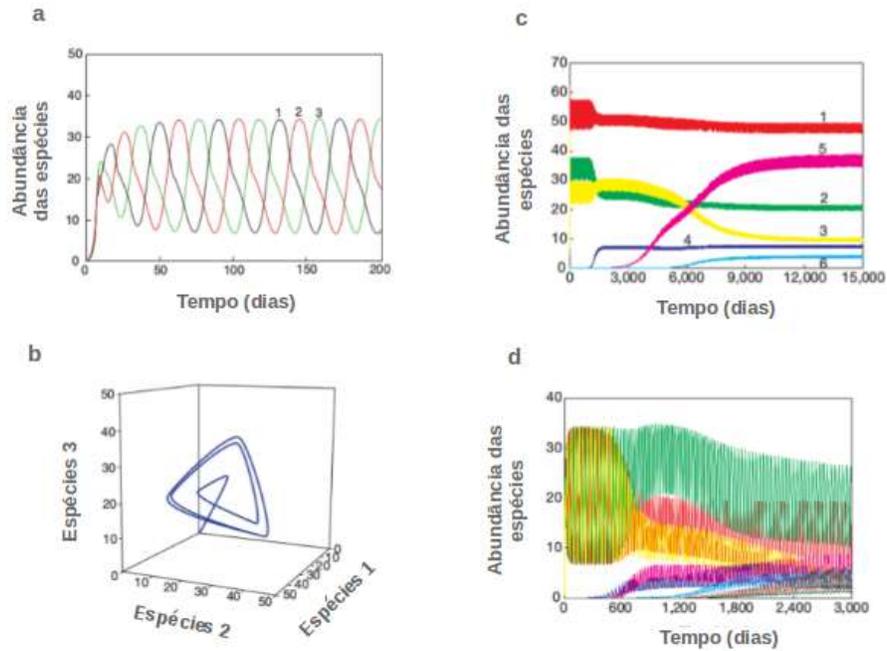


Figura 2.3: (a) Variação temporal da abundância de três espécies competindo por três recursos. (b) Ciclo limite correspondente. (c) Oscilações de pequena amplitude com seis espécies competindo por três recursos. (d) Oscilações de grande amplitude com nove espécies competindo por três recursos. (Figura retirada e adaptada de [7])

Segundo Kassen et al. [22] a diversidade de espécies na natureza está fortemente relacionada à sua produtividade. Esta relação varia conforme os seguintes padrões: a diversidade aumenta monotonamente com a produtividade, diminui monotonamente com a produtividade e pode estar relacionada de forma unimodal à produtividade, com o pico de diversidade ocorrendo para valores intermediários de produtividade.

Dessa forma os autores descreveram um mecanismo simples, incluindo heterogeneidade ambiental, com o objetivo de explicar e testar esses padrões utilizando culturas de laboratório da bactéria *Pseudomonas fluorescens*. Em que observaram o crescimento de culturas diversas em uma gama de concentrações de nutrientes, obtendo em seus resultados uma forte relação unimodal entre a diversidade e a produtividade em ambientes heterogêneos, ilustrada pela figura 2.4.

O modelo utilizado no trabalho de Souza Júnior e colaboradores [8] tem como principal característica o pressuposto de que as espécies possuem necessidades e exigências diferentes para determinado recurso, ou seja, determinada espécie pode consumir melhor um tipo

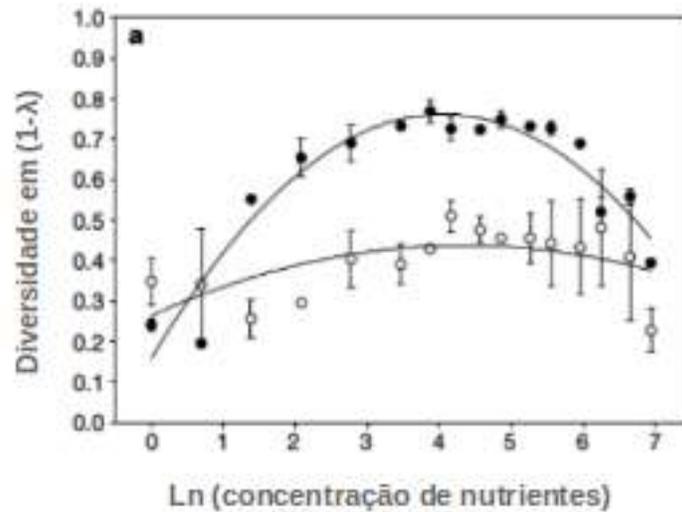


Figura 2.4: Diversidade em função da concentração de nutrientes. Os círculos abertos indicam os ambientes homogêneos, e os círculos sólidos indicam os ambientes heterogêneos. (Figura retirada e adaptada de [22])

de recurso em comparação com outra espécie que possui o mesmo recurso para consumo. Esse modelo dispõe de uma rede quadrada onde os indivíduos são dispostos e cada sítio é ocupado por apenas um indivíduo, os quais morrem a uma taxa fixa. Os sítios vazios podem ser recolonizados, à medida que os indivíduos vão reproduzindo, e isto vai depender de como estão sendo utilizados os recursos.

Utilizando este modelo os autores realizaram simulações em que o número de habitats varia. Analisaram como o número de espécies varia com o número de recursos disponíveis, e observaram também uma relação unimodal, ilustrada pela figura 2.5.

Na figura 2.5, é possível observar que quando se disponibiliza apenas um recurso, a espécie que tem a maior aptidão para o consumo desse recurso, desloca as outras, e ao aumentar o número de recursos é possível a coexistência de mais espécies. Observa-se também que aumentando a heterogeneidade em conjunto com o aumento dos recursos, o número de espécies cresce. Porém, como já discutido na seção anterior e observado na figura 2.2, quando a heterogeneidade é muito grande o número de espécies decresce.

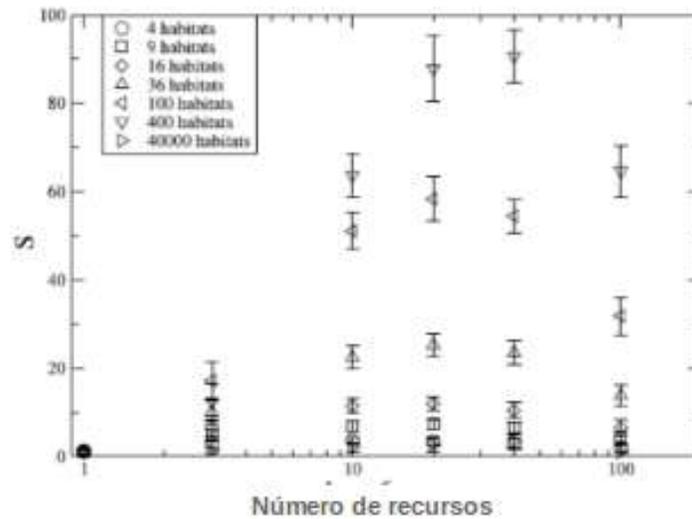


Figura 2.5: Número de espécies em função do número de recursos para redes contendo 4, 9, 16, 36, 100, 400 e 40000 habitats. (Figura retirada e adaptada de [8])

## 2.3 Relação Espécie-Área

A riqueza de espécies varia com o aumento ou restrição da área, diante disso a relação espécie-área tem sido uma ferramenta utilizada por conservacionistas para prever a extinção de espécies como resultado da destruição de habitats.

A relação espécie-área foi formalizada matematicamente em 1921 pelo químico sueco Olaf Arrhenius, e relaciona a riqueza das espécies  $S$  com a área  $A$  através de uma lei de potência dada pela equação 2.11 [23, 24],

$$S = cA^z, \quad (2.11)$$

onde  $c$  é o intercepto e  $z$  é uma constante que difere para áreas isoladas e contínuas, obtida pelo coeficiente angular da reta log-log linear. Esta relação é importante para compreender e descrever o comportamento das populações devido as variações no tamanho da área, além de ser bastante útil para prever extinções das espécies no mundo.

No trabalho de Kallimanis et al. [25] foram examinados os efeitos da área e heterogeneidade dos habitats na riqueza das espécies de plantas de áreas gregas protegidas. Através de uma

base de dados, analisaram 237 sítios, incluindo de 1 a 42 tipos de habitats diferentes contendo 5044 espécies. Ao testar esses efeitos independentemente, observaram que eles são fortemente correlacionados. Com isso, tentaram identificar de que forma esses efeitos interagem onde formularam um modelo matemático utilizando regressão múltipla para aplicar ao conjunto de dados [25], ilustrado pela equação 2.12.

$$S \sim a + b \log A + cH \log A \quad (2.12)$$

Aqui,  $S$  representa o número de espécies,  $A$  representa a área e  $H$  a heterogeneidade dos habitats. Este modelo matemático desenvolvido para testar a forma geral da relação espécie-área, de forma que a área e a heterogeneidade do habitat são correlacionadas, foi formulado utilizando uma abordagem logarítmica [26]. Ao aplicar o  $\log S$  na equação 2.12 a relação espécie-área também pode ser obtida na forma de lei de potência, dada pela equação 2.13.

$$S \sim S_0 A^{b+cH} \quad (2.13)$$

Ao comparar a relação espécie-área para os 237 sítios observaram que o crescimento da diversidade dos habitats afetou a inclinação da curva espécie-área. Observaram também que o aumento conjunto da área e da heterogeneidade, propicia o aumento do número de espécies encontradas [25].

Segundo o autor, o modelo pode ser obtido também intuitivamente observando o efeito da diversidade de habitat na inclinação da relação espécie-área de Gleason [26], dada pela função 2.14.

$$S = \alpha + \gamma \log A \quad (2.14)$$

Acrescentando os efeitos da heterogeneidade a inclinação ( $\gamma = \lambda + \mu H$ ) e substituindo na equação 2.14, obtêm-se novamente a equação 2.12.

No próximo capítulo, será descrito o modelo de competição por recursos estudado por métodos computacionais. Foram realizadas as investigações a respeito da competição das espécies por recursos, utilizando como ferramenta a relação espécie-área e o fator heterogeneidade do habitat.

# Capítulo 3

## Modelagem do Processo de Competição por Recursos

Neste capítulo, descrevemos as características do modelo estudado por métodos computacionais e a dinâmica utilizada nas simulações.

O ecossistema é representado por uma rede quadrada de lado  $L = 512$ , onde cada sítio pode ser habitado por apenas um indivíduo. A vizinhança é composta pelos quatro vizinhos mais próximos de um determinado sítio, aqueles que tem pelo menos um lado em comum com este sítio com condições de contorno periódicas. A figura 3.1 ilustra a vizinhança.

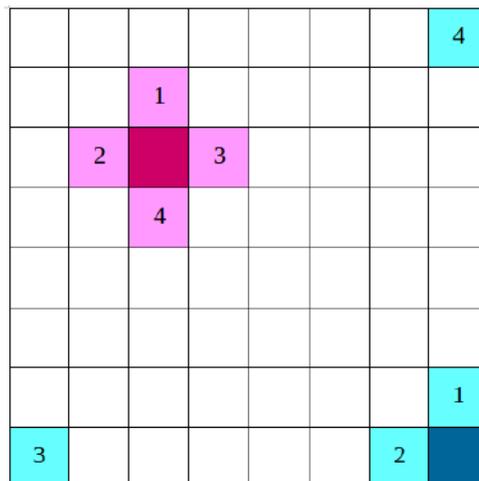


Figura 3.1: Representação de uma rede de lado  $L = 8$ . Os vizinhos dos sítios em destaque, rosa e azul, estão numerados de 1 a 4.

A quantidade de cada recurso no sítio  $i$  é obtida por meio de uma distribuição uniforme no intervalo entre  $[0, \dots, 1]$ , em que foram utilizados 10 recursos. Estes podem ser distribuídos com a mesma quantidade para todos os sítios da rede, neste caso a rede é caracterizada como homogênea. Os recursos também podem ser distribuídos em quantidades diferentes entre regiões diferentes, neste caso a rede é caracterizada como heterogênea. A figura 3.2, ilustra como pode ocorrer a distribuição dos recursos em uma rede de lado  $L = 4$ .

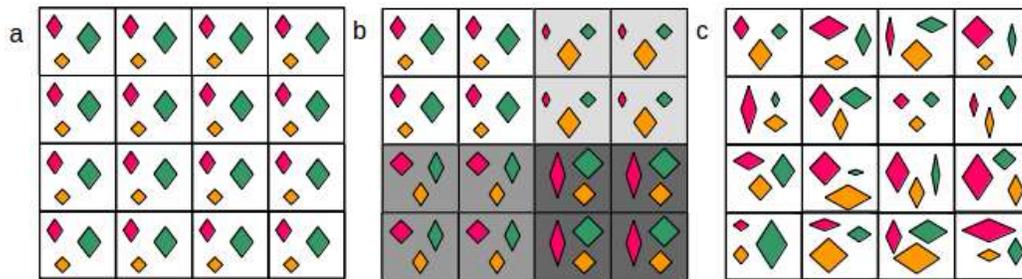


Figura 3.2: Representação de uma rede de lado  $L = 4$  dividida em  $h$  regiões com a mesma área. Cada sítio contém três recursos, que estão representados por losangos de cores diferentes. O tamanho de cada losango está representando a quantidade do recurso. Na parte (a) a rede é homogênea, com  $h = 1$ . Em (b) a rede é heterogênea, contendo quatro sub regiões de áreas iguais, com  $h = 4$ . Na parte (c) a rede é totalmente heterogênea, com  $h = 16$ .

Após a distribuição dos recursos, 1.000 espécies são distribuídas na rede de forma aleatória, onde todos os sítios serão colonizados. Cada espécie possui uma constante de meia saturação associada a cada um dos 10 tipos de recursos disponibilizados na rede. Essas constantes são determinadas de forma aleatória, através de uma distribuição normal de média 1 e variância 0,01. É a constante de meia saturação que define a aptidão e o desempenho da espécie em consumir determinado recurso.

A dinâmica é descrita a seguir:

- 1– Um sítio é sorteado aleatoriamente;
- 2– Se o sítio não estiver habitado, retorna-se para o item 1;
- 3– Verifica-se se o indivíduo do sítio sorteado sobrevive ou morre, com uma taxa de morte igual  $m = 0,01$ . Se o indivíduo morre, retorna-se para o item 1;
- 4– Verifica-se a existência de sítios vazios na vizinhança do sítio. Se não houver sítios vazios, retorna-se para o item 1;

5— Sorteia-se um vizinho entre os disponíveis, que poderá ser colonizado ou não, isto dependerá da probabilidade do indivíduo reproduzir. A probabilidade de reprodução é dada pela função,

$$f_{ki} = \min \left( \frac{R_{i1}}{K_{k1} + R_{i1}}, \frac{R_{i2}}{K_{k2} + R_{i2}}, \dots, \frac{R_{in}}{K_{kn} + R_{in}} \right), \quad (3.1)$$

onde  $R_{ij}$  é a disponibilidade do recurso  $j$  no sítio  $i$  em que o indivíduo se encontra, e  $K_{kj}$  é a constante de meia saturação da espécie  $k$  para o recurso  $j$ ;

6— Em seguida, a espécie irá reproduzir e ocupar o sítio vizinho com sua prole, com probabilidade igual a  $f_{ki}$ . Ocupando ou não o sítio vizinho vazio, retorna-se para o item 1, repetindo o ciclo. Um passo de tempo corresponde a repetir esse procedimento  $N = L \times L$  vezes.

De acordo com a Lei do Mínimo de Liebig, ilustrado na equação 3.1, o recurso em menor quantidade possui efeito limitante sobre a competição, determinando a sobrevivência e reprodução das espécies envolvidas [3, 7, 19–21]. A taxa de crescimento das espécies é dada pela combinação das equações de Monod, proposta inicialmente no estudo do crescimento de bactérias em substratos orgânicos, e determinada pelo recurso mais escasso de acordo com a função *min* [3, 19, 27].

Para obtenção dos resultados realizamos inicialmente 10 simulações independentes, com 1.000 espécies competindo por 10 recursos, em uma rede com lado  $L = 512$ .

Tendo conhecimento que a diversidade de espécies é dada pelo número médio de espécies em um determinado tempo e espaço, verificamos de início como a diversidade de espécies varia no tempo, comparando estes resultados para cada valor de heterogeneidade. A figura 3.3 ilustra a variação temporal do número de espécies,  $S$ , para as diferentes heterogeneidades.

Observamos que logo após iniciada a competição por recursos, nos primeiros passos de tempo o número de espécies sofre uma queda. Destacamos também que ocorre um decréscimo mais lento no número de espécies para valores intermediários de heterogeneidade.

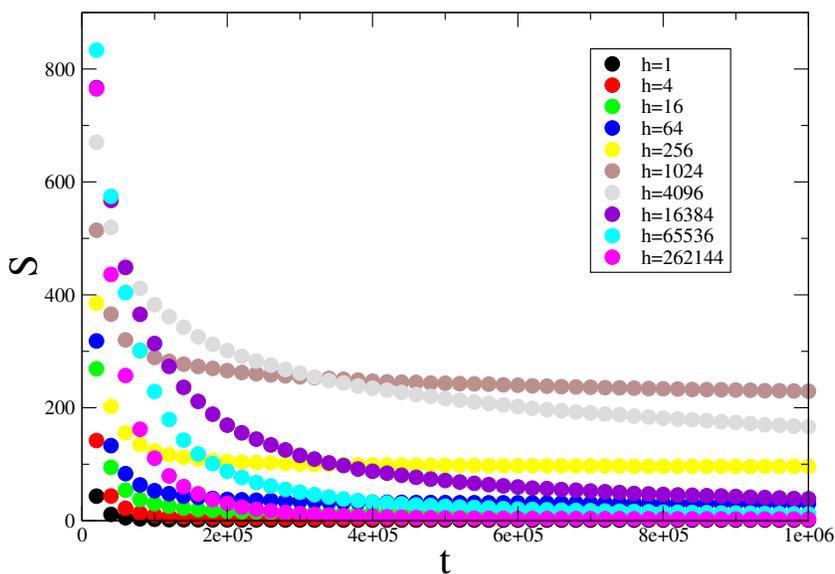


Figura 3.3: Variação temporal da diversidade de espécies para os diferentes valores de heterogeneidade.

A seguir, construímos a relação entre a diversidade de espécies e heterogeneidade do habitat, ilustrada na figura 3.4. A diversidade de espécies,  $S$ , é obtida contando-se o número de espécies sobreviventes após  $1 \times 10^6$  passos de tempo.

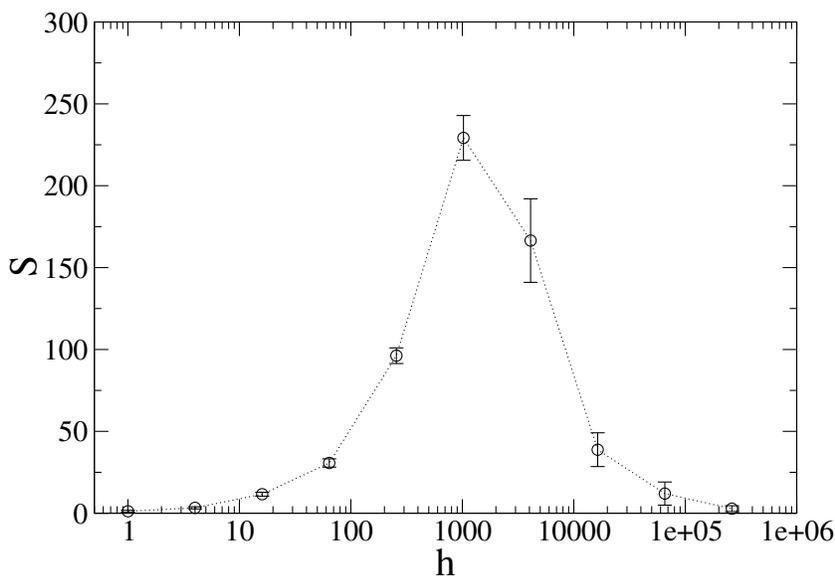


Figura 3.4: Diversidade de espécies em função do número de habitats, em que  $h = 1, 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$  e  $262144$ .

Notamos que ao aumentar a heterogeneidade com valores entre  $h = 1$  até  $h = 1024$  o número de espécies cresce. Após atingir esse pico de diversidade, o número de espécies

decrece para os valores de  $h = 4096$  até  $h = 262144$  que são as heterogeneidades maiores. Observamos assim uma relação unimodal entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade do habitat.

Isto pode ser explicado pelo fato que o número de espécies cresce inicialmente com a heterogeneidade do habitat devido ao surgimento de novos nichos onde espécies diferentes podem coexistir. À medida que a heterogeneidade aumenta, a área das sub-regiões diminui, e isso resulta na diminuição dos tamanhos das populações. Para valores muito grandes de heterogeneidade a área se torna um fator limitante para o crescimento das espécies, pois as populações se tornam menores e mais suscetíveis à extinção. Dessa forma, observamos um decréscimo da diversidade para valores grandes de heterogeneidade.

Em seguida construímos a relação espécie-área, que é uma maneira de analisar a diversidade em relação ao espaço. Para isso dividimos a rede de 262144 sítios em sub-regiões, de forma que as áreas das sub-regiões correspondem aos respectivos valores de  $A$ : 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536 e 262144. Para o cálculo do número médio de espécies em relação a área  $A$ , consideramos a quantidade de espécies final obtida após  $1 \times 10^6$  passos de tempo para cada uma das 10 simulações realizadas, com isso contamos a quantidade de espécies para cada sub-região e calculamos a média. Ou seja, para obter o valor médio de espécies  $S$  para a área da sub-região igual a  $A = 65536$ , a rede deve ser dividida em quatro sub-regiões com mesma área. Como realizamos 10 simulações independentes, a média é obtida a partir de 40 medições. A figura 3.5 retrata a relação espécie-área na escala log-log para três valores de heterogeneidade, a saber,  $h = 16$ , 1024, e 65536.

Percebemos que a medida que aumentamos a área o número de espécies cresce, devido ao espaço ser maior e possibilitar a reprodução e sobrevivência de mais espécies na rede. Observa-se para áreas pequenas que o número de espécies é pequeno e próximo entre os valores de  $h$  analisados, e a medida que a área das regiões aumenta observa-se para  $h = 1024$ , valor de heterogeneidade intermediário, a maior diversidade de espécies.

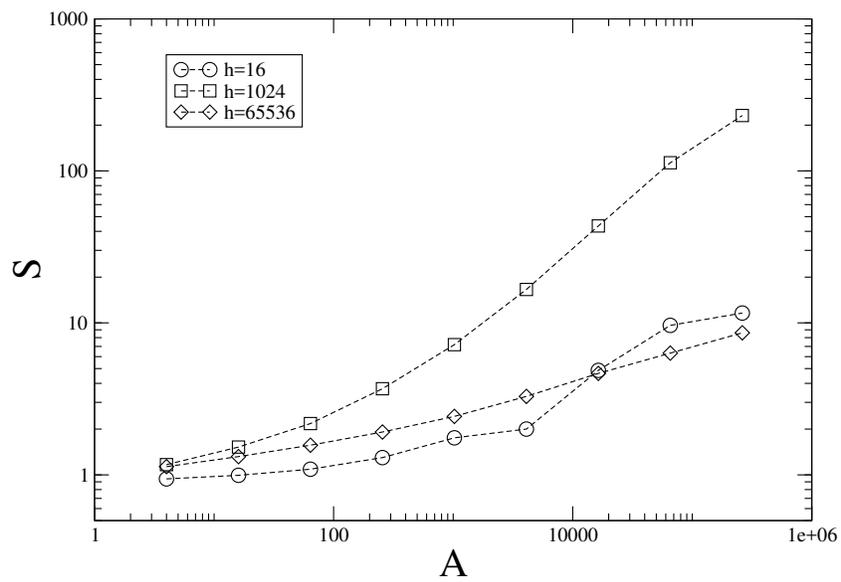


Figura 3.5: Relação espécie-área para três valores de heterogeneidade  $h = 16, 1024,$  e  $65536$ .

# Capítulo 4

## Efeito da variação da quantidade de recurso sobre a diversidade

Com o objetivo de estudar como a variação na quantidade disponível para cada recurso afeta o número de espécies presentes no equilíbrio nós variamos essa quantidade em função da constante  $QR$ , ou seja, multiplicamos o valor obtido para cada recurso através da distribuição uniforme no intervalo  $[0, \dots, 1]$  por  $QR$ . Atribuímos os seguintes valores para  $QR$ : 0.1, 1, 10 e 100. Realizamos 50 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros utilizado.

### 4.1 Evolução temporal da diversidade

Investigaremos agora como o número de espécies evolui no tempo para cada valor de heterogeneidade, onde variamos a quantidade de cada recurso em função da constante  $QR = 0.1, 1, 10$  e 100. Na Figura 4.1 apresentamos nossos resultados para cada valor de heterogeneidade estudado. Podemos observar que a quantidade de passos necessários para o sistema atingir o equilíbrio varia com  $h$  e com  $QR$ .

Para os valores de heterogeneidades baixas e intermediárias, foram necessários  $1 \times 10^6$  passos de tempo para o sistema alcançar o equilíbrio. Já para os valores de heterogeneidades altas, foram necessários  $2 \times 10^6$  passos de tempo para o sistema atingir o equilíbrio. Destacamos também três casos especiais para  $h = 4096, 16384$  e  $65536$ , onde o sistema necessitou

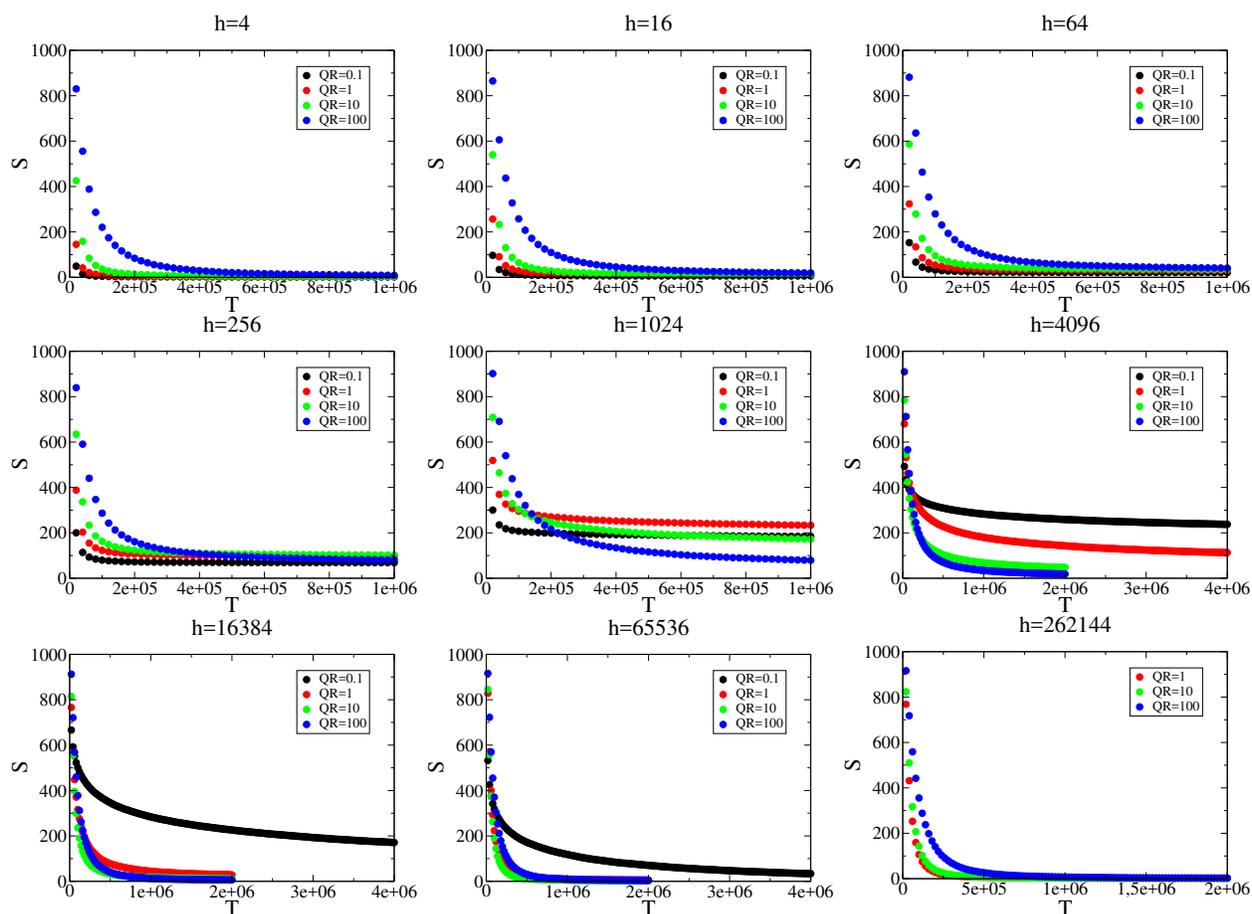


Figura 4.1: Evolução do número de espécies no tempo para  $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$  e  $262144$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

de um tempo maior igual  $4 \times 10^6$  passos de tempo para chegar ao equilíbrio, isto ocorreu para valores baixos de  $QR = 0.1$  e  $1$ .

## 4.2 Relação entre diversidade e heterogeneidade do habitat

Construímos a relação entre a diversidade de espécies e o número de habitats para cada valor da constante  $QR$ , a qual proporciona a variação na quantidade de cada recurso disponível para a competição das espécies. Na Figura 4.2 podemos visualizar uma relação unimodal para todos os valores de  $QR$ .

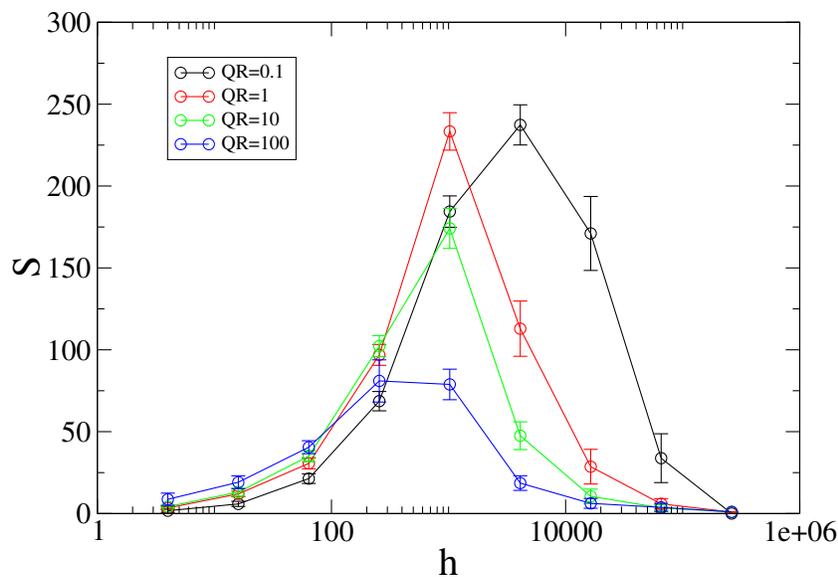


Figura 4.2: Relação espécie-heterogeneidade variando a quantidade de cada recurso em função da constante  $QR$ .

Observamos que o valor de  $h$  em que observa-se o pico de diversidade varia para cada valor de  $QR$ , isto acontece devido a variação da taxa de crescimento das espécies dada pela equação 3.1. Também chamada de *fitness*, a taxa de crescimento das espécies é dada pela combinação das equações de Monod e determinada pelo recurso mais escasso de acordo com a função *min*. As equações de Monod são proporcionais a disponibilidade dos recursos  $R_{ij}$ , de forma que ao variarmos a quantidade de cada recurso em função da constante  $QR$ , o *fitness* de cada espécie irá variar. Ou seja, ao considerarmos  $QR = 0.1$  diminuímos a disponibilidade dos recursos  $R_{ij}$ , levando a taxa de crescimento das espécies a diminuir. Enquanto que, ao considerarmos  $QR = 100$  a disponibilidade dos recursos aumenta, conseqüentemente a taxa de crescimento das espécies é maior.

Com isso, nota-se que para o valor de  $QR = 0.1$  a diversidade cresce até o valor de  $h = 4096$ , ou seja, para uma quantidade pequena de recursos a taxa de crescimento das espécies é menor e o crescimento ocorre mais lentamente. Neste caso, a área das sub-regiões torna-se limitante para o crescimento das espécies que possuem o maior *fitness* quando o valor de  $h$  é grande, então as espécies que são melhores competidoras começam a invadir as sub-regiões, enquanto que as espécies que possuem o *fitness* inferior são extintas. Temos que para  $QR = 1$  e  $QR = 10$  o pico de diversidade ocorre em  $h = 1024$ , heterogeneidade intermediária. E para uma quantidade 100 vezes maior, o pico de diversidade ocorre para  $h = 256$ , isto significa que aumentando a quantidade do recurso as espécies possuem o crescimento mais rápido, ou seja, um maior *fitness* e atingem o pico de diversidade em um ambiente com heterogeneidade mais baixa. Porém para  $QR = 100$  o número final de espécies é menor comparado aos outros valores da constante  $QR$ , para este caso a reprodução das espécies ocorre de maneira mais rápida e a medida que  $h$  cresce, a área das sub-regiões é reduzida, restringindo o aumento do número de espécies.

### 4.3 Relação entre diversidade e a variação dos recursos

A relação do número de espécies em função da constante  $QR$  para cada valor de heterogeneidade foi desenvolvida com o intuito de analisarmos como a diversidade das espécies se comporta com a variação da abundância dos recursos.

Na Figura 4.3 temos esta relação, para  $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$  e  $65536$ , em que utilizamos  $QR = 0, 1, 1, 10$  e  $100$ .

Foi possível perceber três comportamentos diferentes para a diversidade:

1– Para a situação onde os valores de heterogeneidade são pequenos, com  $h = 4, 16$  e  $64$ , observamos o crescimento do número de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso. Para valores de  $h$  pequeno, o espaço disponível para as espécies reproduzirem é maior, favorecendo assim este crescimento;

2– Para  $h = 256$  e  $1024$ , valores intermediários de heterogeneidade, observamos uma relação unimodal. Esta relação foi observada por Souza Júnior e colaboradores [8], ao relacionar o número de espécies em função da variação do número de recursos, veja figura 2.5. Kassen

et al. [22] também identificaram uma relação unimodal entre a diversidade de bactérias e a produtividade em ambientes heterogêneos, veja figura 2.4;

3– Para o caso onde os valores de heterogeneidade são grandes, com  $h = 4096, 16384$  e  $65536$ , e a área é um fator limitante, observamos o decrescimento do número de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso. O aumento do tamanho de cada recurso em um ambiente que possui a distribuição de recursos bem diversificada, devido os valores de  $h$ , favorece o crescimento de espécies generalistas, estas espécies tendem a invadir grande parte do espaço disponível e com isso as espécies com populações pequenas são extintas diminuindo a diversidade.

A distribuição final das espécies para cada valor de  $h$  e  $QR$  está ilustrada no Apêndice A, através dela podemos visualizar melhor o comportamento das espécies e os seus tamanhos populacionais.

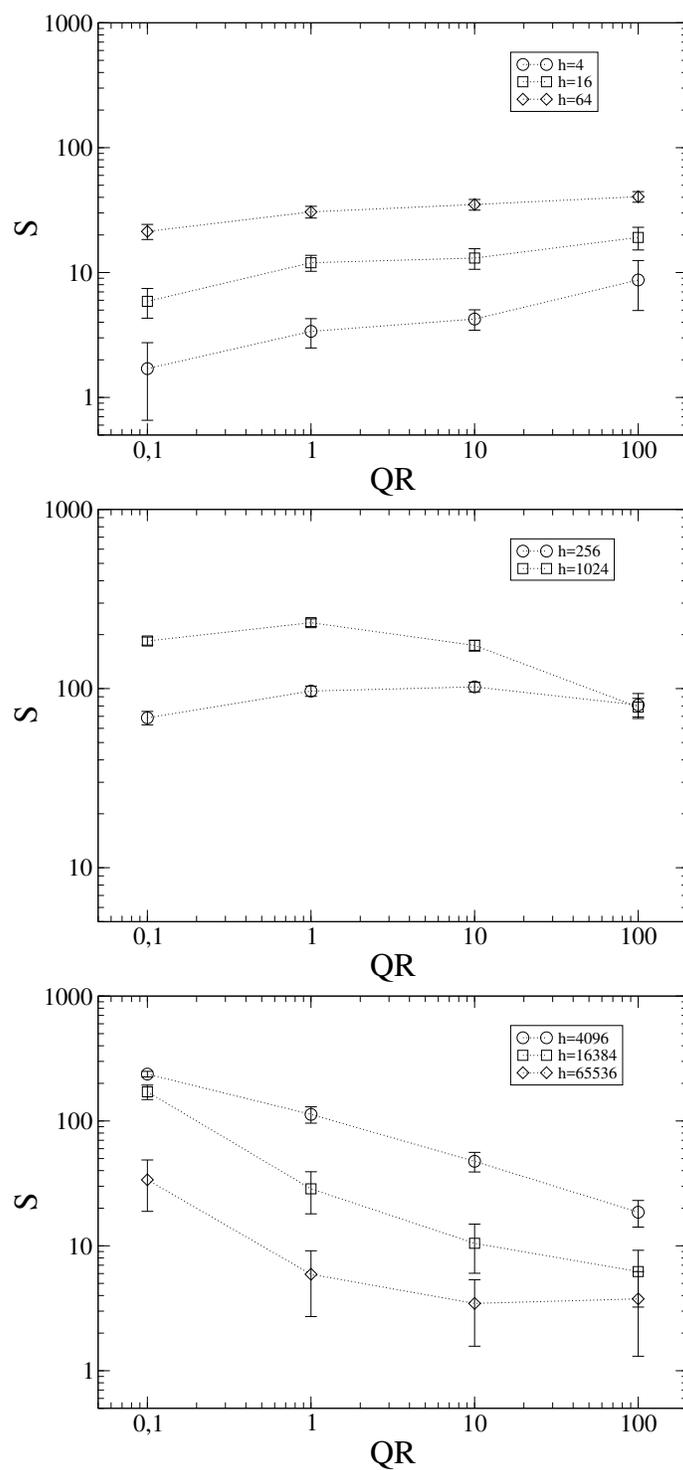


Figura 4.3: Relação do número de espécies em função da abundância dos recursos com um número fixo de 10 recursos, para  $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384$  e  $65536$ .

## 4.4 Relação espécie-área

Analisamos a relação espécie-área para os diferentes valores da constante  $QR$ . Construímos esta relação para cada valor de heterogeneidade, com  $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$  e  $262144$ . A Figura 4.4 ilustra esta relação.

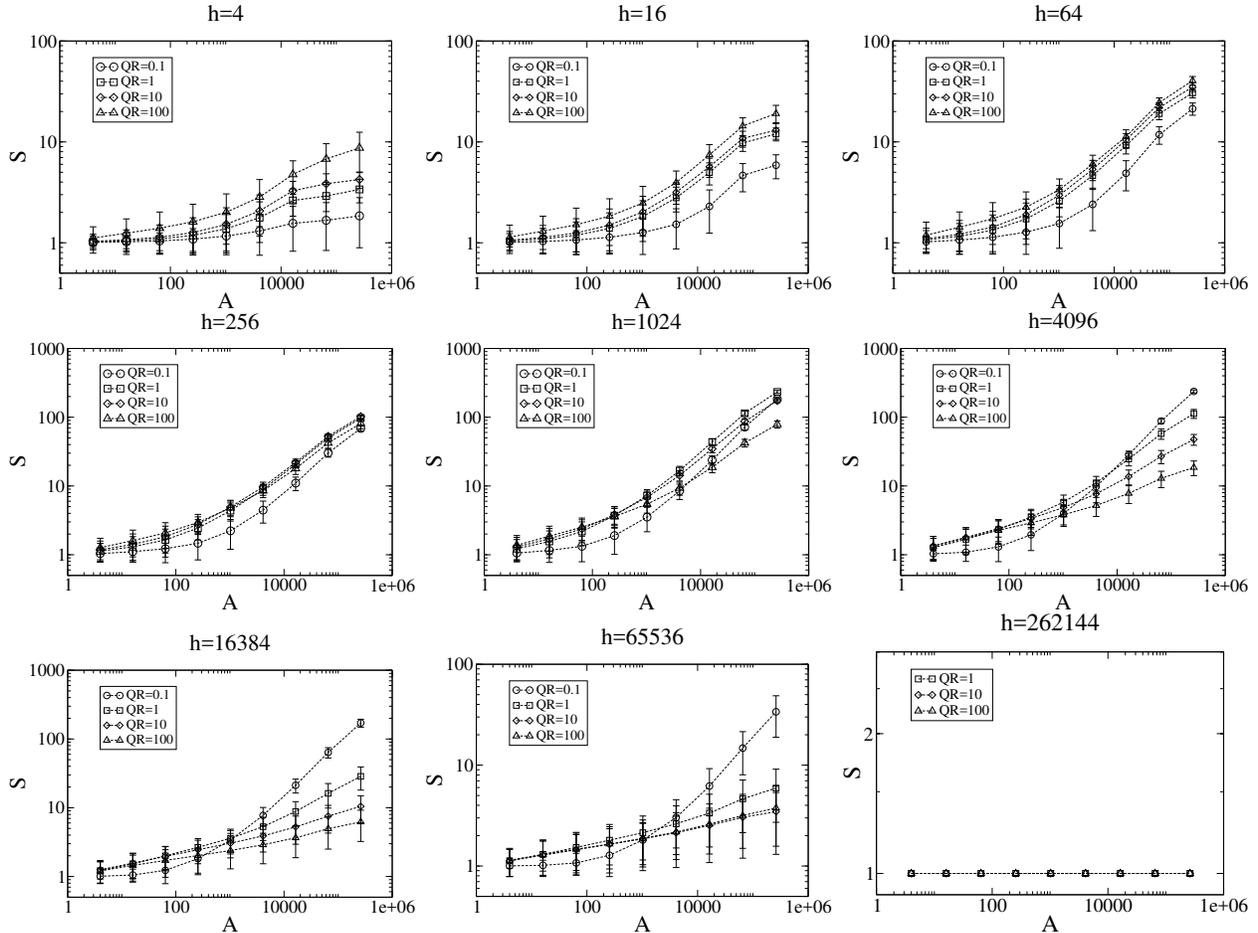


Figura 4.4: Relação espécie-área. Aqui utilizamos  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$  e  $h = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$  e  $262144$ .

Observamos que para valores de heterogeneidades baixas, com  $h = 4$  até  $h = 64$  o número de espécies cresce com  $QR$ , ou seja, o aumento dos recursos favorece a diversidade. Com o aumento de  $h$  notamos que as curvas se aproximam. Verificamos uma mudança de comportamento a partir de valores intermediários de  $h$ , em que a diversidade passa a diminuir com a quantidade de recurso.

Nesse caso, como observado na seção anterior (figura 4.3) quando a rede está com uma

Tabela 4.1: Valores do expoente  $z$  para o regime de lei de potência obtido para áreas pequenas de redes heterogêneas. Com  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

$h$	$z$ Áreas pequenas			
	$QR = 0.1$	$QR = 1$	$QR = 10$	$QR = 100$
4	$0.02554 \pm 0.00473$	$0.03542 \pm 0.00656$	$0.04732 \pm 0.00783$	$0.10385 \pm 0.00907$
16	$0.0394 \pm 0.00751$	$0.06867 \pm 0.01252$	$0.08237 \pm 0.01339$	$0.13664 \pm 0.01394$
64	$0.07339 \pm 0.01325$	$0.11336 \pm 0.01968$	$0.13127 \pm 0.0208$	$0.15155 \pm 0.01001$
256	$0.08211 \pm 0.01323$	$0.18384 \pm 0.02857$	$0.20242 \pm 0.02671$	$0.20071 \pm 0.0131$
1024	$0.13631 \pm 0.03179$	$0.26394 \pm 0.03341$	$0.25811 \pm 0.02357$	$0.25005 \pm 0.00787$
4096	$0.1507 \pm 0.0402$	$0.27832 \pm 0.02318$	$0.23463 \pm 0.00685$	$0.18699 \pm 0.00162$
16384	$0.13872 \pm 0.03997$	$0.19537 \pm 0.00608$	$0.16062 \pm 0.00063$	$0.122 \pm 0.0013$
65536	$0.05644 \pm 0.018931$	$0.14879 \pm 0.00769$	$0.10162 \pm 0.00264$	$0.10657 \pm 0.00389$

distribuição de habitats mais diversificada e a quantidade de cada recurso é pequena, possibilita que mais espécies especialistas sobrevivam. Ao aumentar a quantidade de cada recurso, a tendência é que as espécies generalistas sobrevivam e ocupem a maior parte do espaço, dessa forma diminuindo a diversidade. Para  $h = 262144$  temos um ambiente totalmente heterogêneo e observamos que para  $QR = 0.1$  as espécies não conseguem sobreviver, e para os outros valores de  $QR$  a diversidade é baixa.

Na Figura 4.4 se distinguem dois regimes em lei de potência em que  $S \sim A^z$  para áreas pequenas e áreas grandes, com exceção de  $h = 262144$ . Observa-se também três situações em que o comportamento se ajusta apenas a uma lei de potência para quando  $h = 65536$ , com  $QR = 1, 10$  e  $100$ . Os valores obtidos do expoente  $z$  para cada valor de heterogeneidade  $h$  são mostrados nas tabelas 4.1 e 4.2.

Tabela 4.2: Valores do expoente  $z$  para o regime de lei de potência obtido para áreas grandes de redes heterogêneas. Com  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

$h$	$z$ Áreas grandes			
	$QR = 0.1$	$QR = 1$	$QR = 10$	$QR = 100$
4	$0.07969 \pm 0.01101$	$0.16008 \pm 0.00547$	$0.18169 \pm 0.00977$	$0.26818 \pm 0.03031$
16	$0.32708 \pm 0.01081$	$0.34216 \pm 0.00857$	$0.33713 \pm 0.00336$	$0.42644 \pm 0.02297$
64	$0.49001 \pm 0.05104$	$0.48322 \pm 0.02277$	$0.44304 \pm 0.02409$	$0.47505 \pm 0.02269$
256	$0.6326 \pm 0.02119$	$0.56465 \pm 0.02121$	$0.55143 \pm 0.01851$	$0.52303 \pm 0.01878$
1024	$0.72483 \pm 0.01516$	$0.66638 \pm 0.01524$	$0.61478 \pm 0.02124$	$0.49468 \pm 0.01801$
4096	$0.7491 \pm 0.0149$	$0.5463 \pm 0.0144$	$0.44316 \pm 0.01043$	$0.31175 \pm 0.01273$
16384	$0.71767 \pm 0.01937$	$0.37965 \pm 0.01773$	$0.22585 \pm 0.00911$	$0.177 \pm 0.0077$
65536	$0.53634 \pm 0.0283$	$0.14879 \pm 0.00769$	$0.10162 \pm 0.00264$	$0.10657 \pm 0.00389$

## 4.5 Distribuição da abundância

Em seguida analisamos a distribuição de abundância, que consiste em relacionar o número de espécies que tem determinado tamanho populacional  $N$  em função do logaritmo natural desse tamanho  $\ln(N)$ .

Com a análise da distribuição de abundância podemos observar para cada valor de  $h$  como ficou a distribuição de tamanhos das espécies na rede após a competição. Por exemplo, se a predominância foi de espécies com populações pequenas ou grandes, e isto nos possibilita um melhor entendimento a respeito da diversidade das espécies quando variamos a quantidade de cada recurso pela constante  $QR$ . As Figuras 4.5 até 4.13 ilustram a distribuição de abundância para cada valor de heterogeneidade  $h$  e os respectivos valores da constante  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

Nas figuras 4.5 e 4.6 observamos a predominância de espécies com tamanhos populacionais grandes, em que o pico de diversidade encontra-se mais a direita do gráfico. O aumento no valor de  $QR$  leva a um alargamento da distribuição, de forma que espécies com tamanhos populacionais intermediários passam a coexistir com aquelas de tamanhos grandes. A medida que a heterogeneidade aumenta ilustrado nas figuras 4.7 até 4.9, notamos que o pico de diversidade vai se deslocando mais para esquerda e observa-se a predominância de populações com tamanho intermediário.

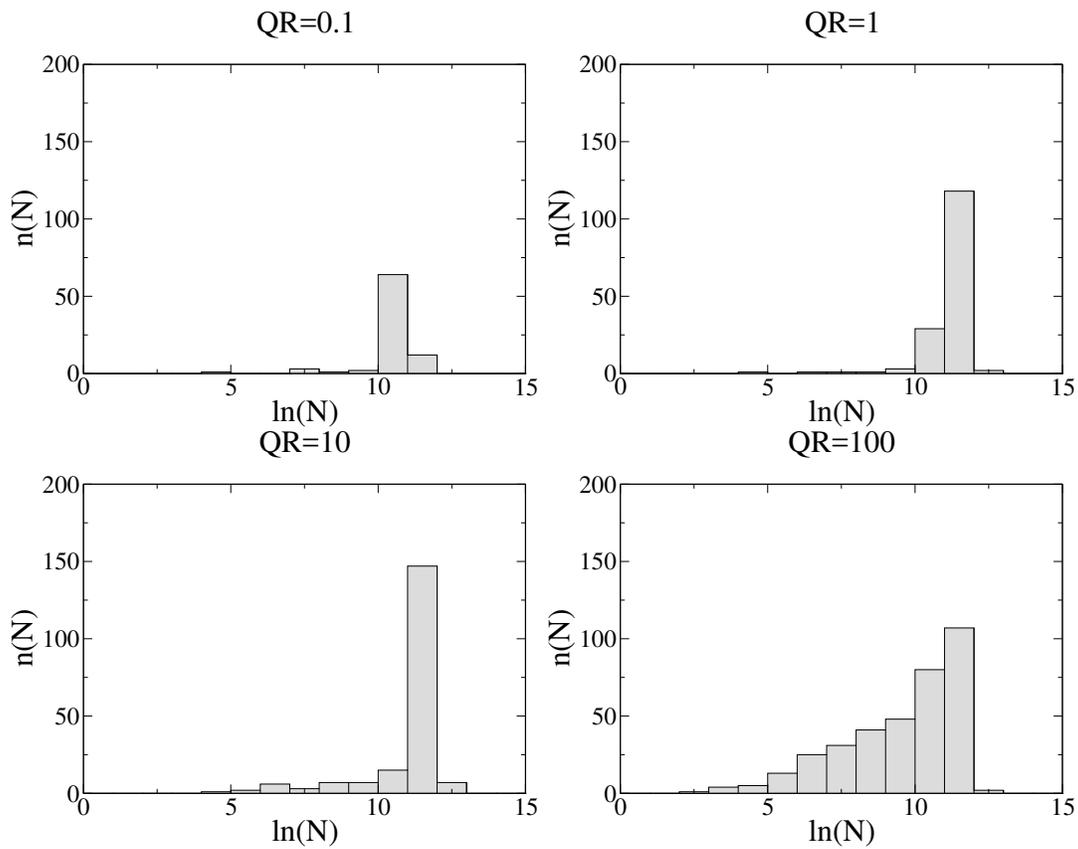


Figura 4.5: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 4$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

Observamos nas figuras 4.10 até 4.13 (para valores grandes de heterogeneidade) um alargamento cada vez maior na distribuição, indicando a coexistência de espécies com tamanhos populacionais pequenos a grandes. Também notamos a diminuição do número de espécies com o aumento de  $QR$ .

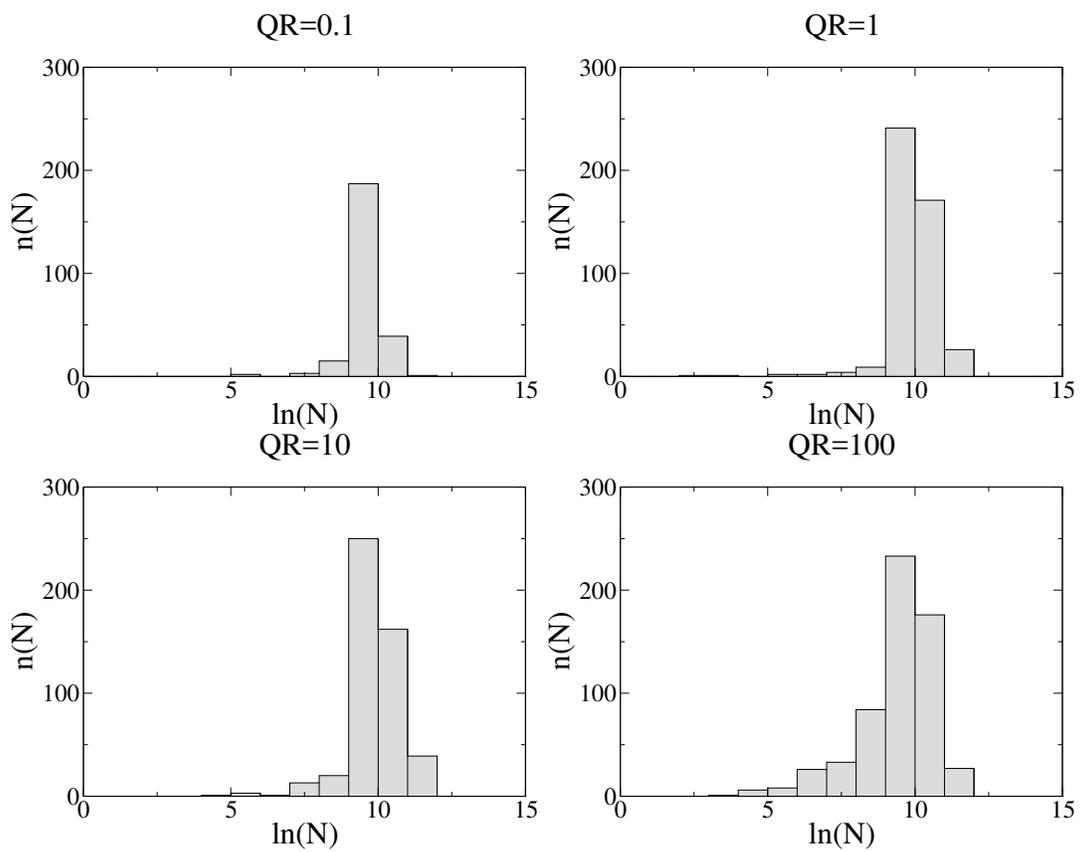


Figura 4.6: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 16$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

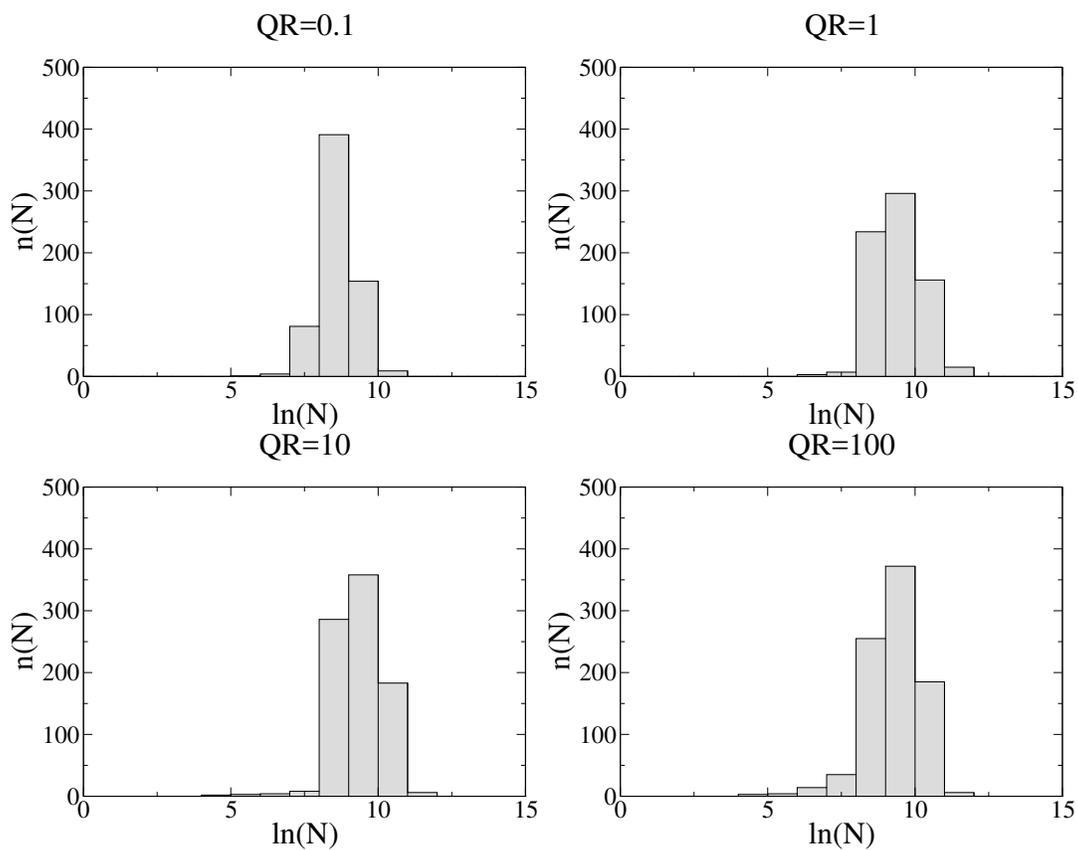


Figura 4.7: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 64$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

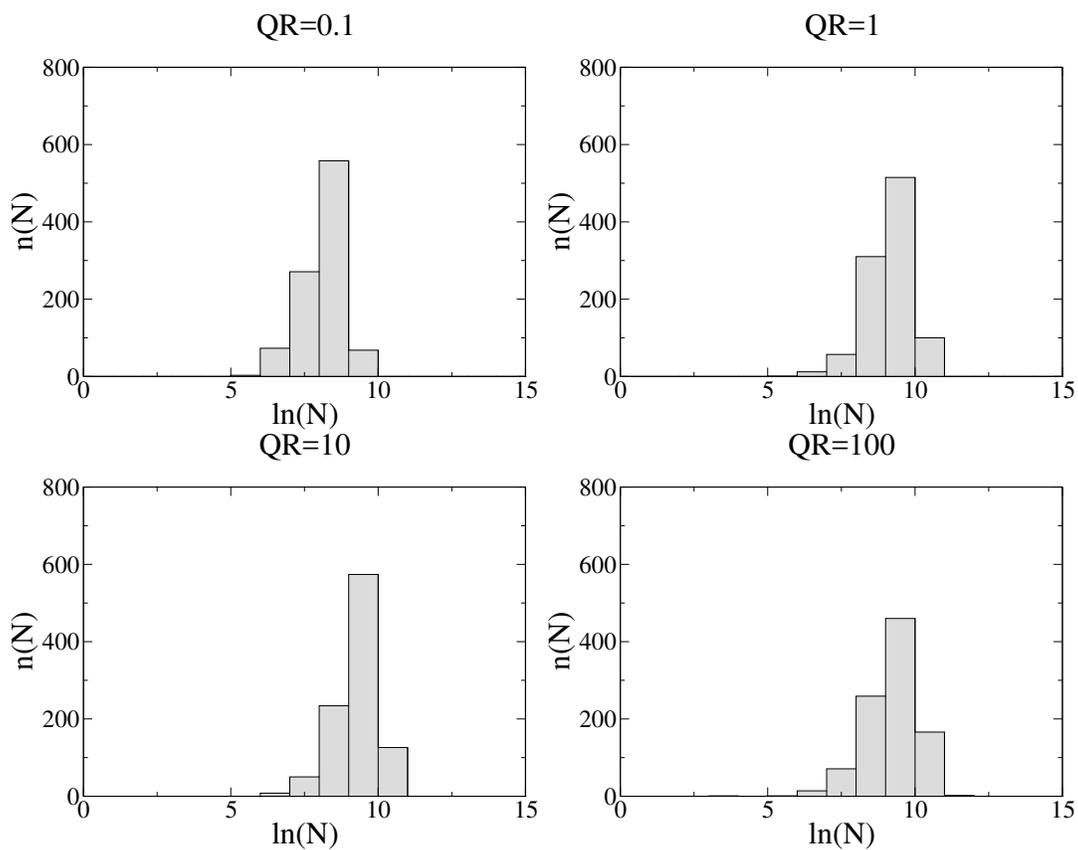


Figura 4.8: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 256$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

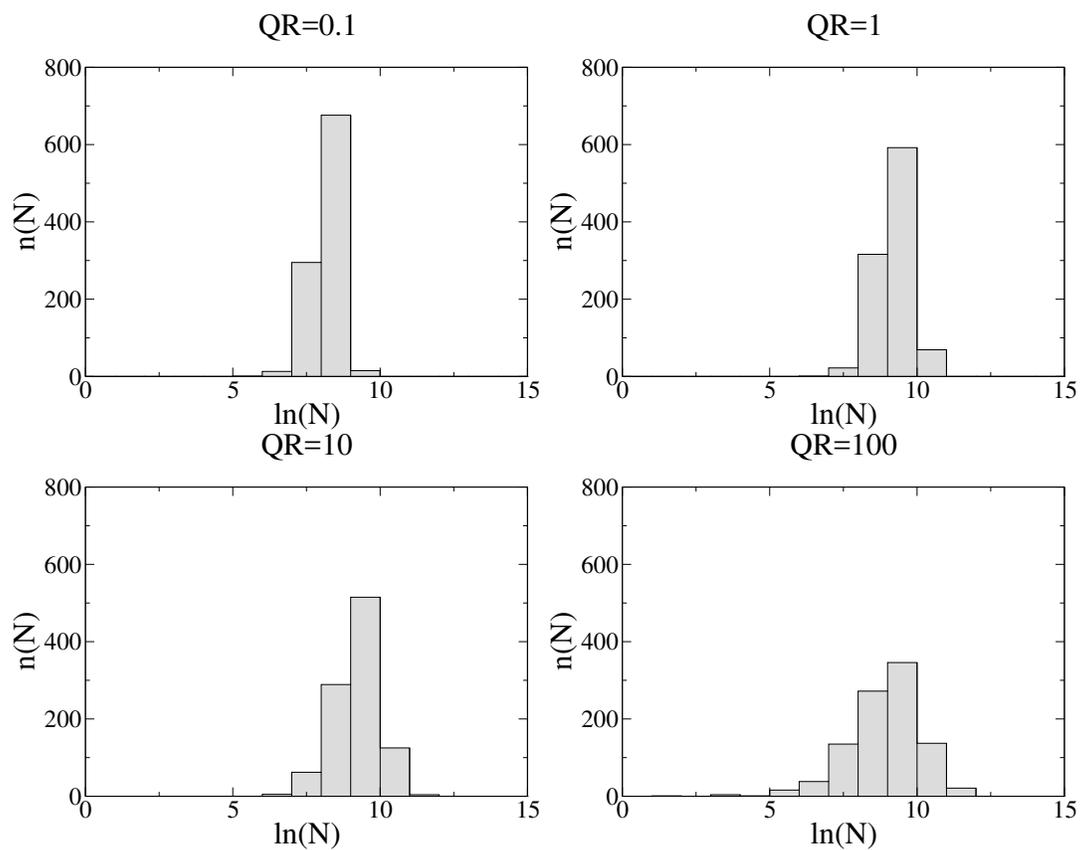


Figura 4.9: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 1024$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

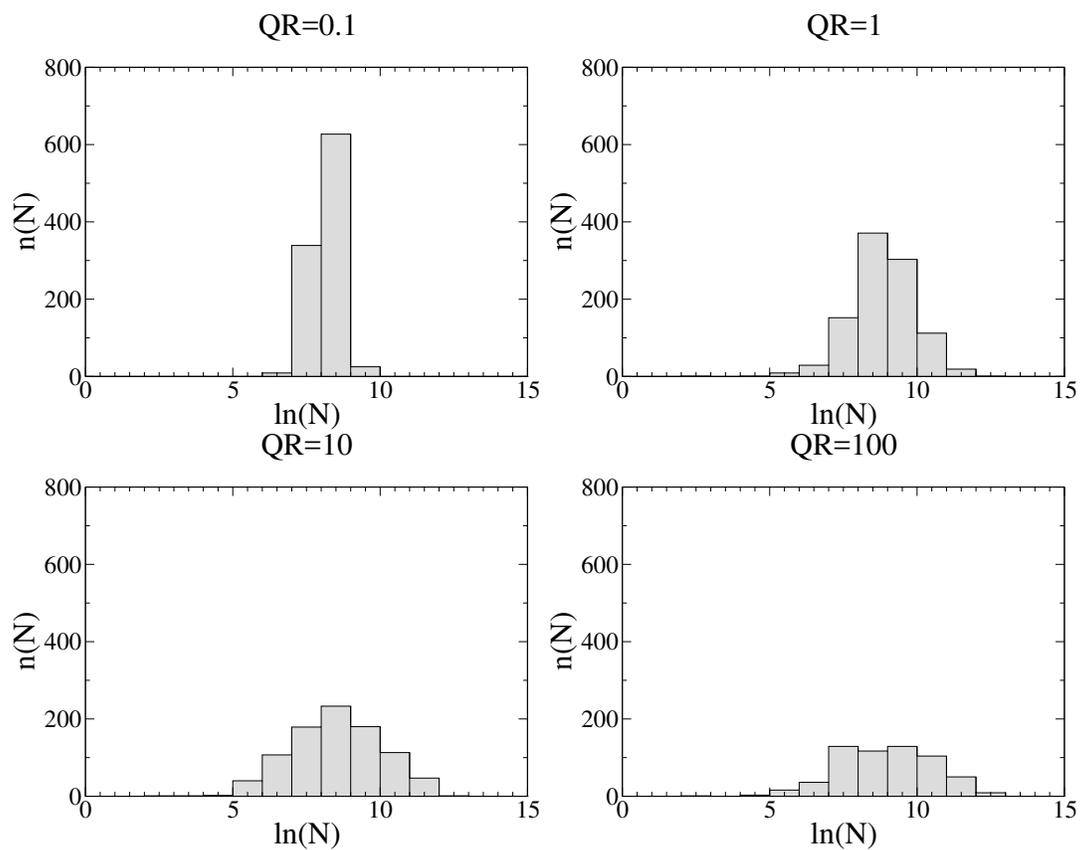


Figura 4.10: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 4096$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

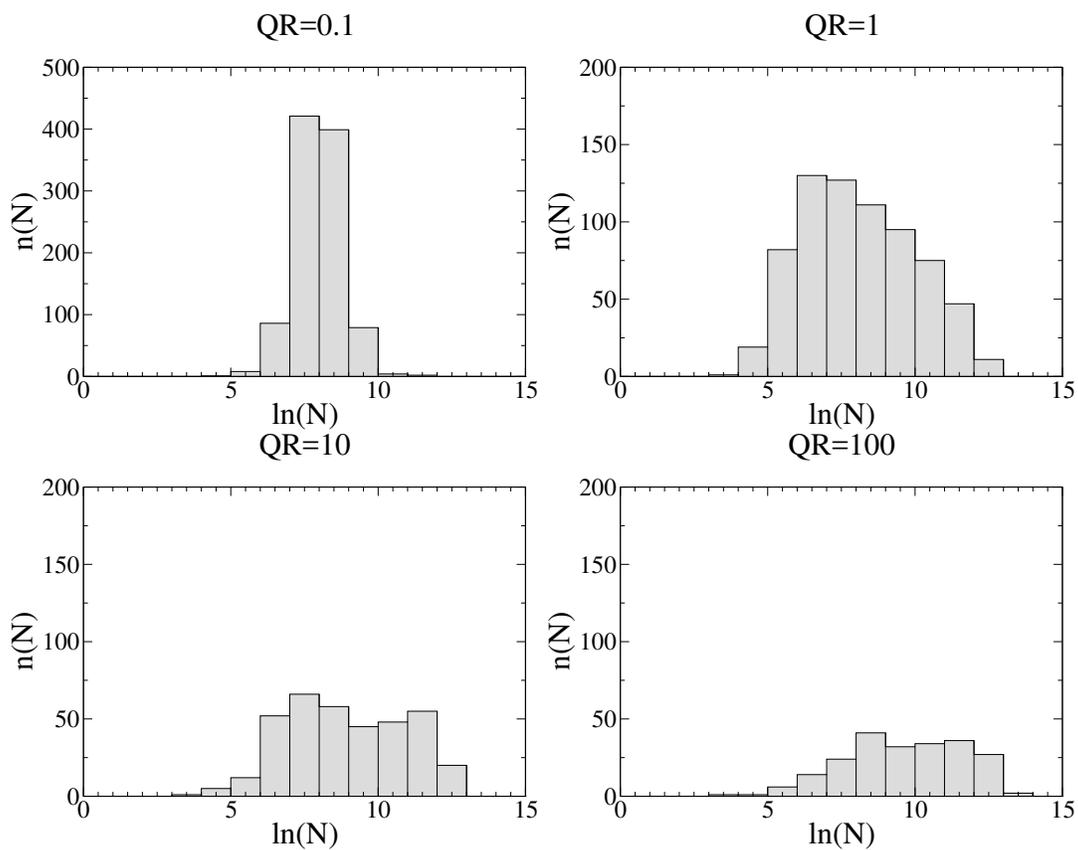


Figura 4.11: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 16384$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

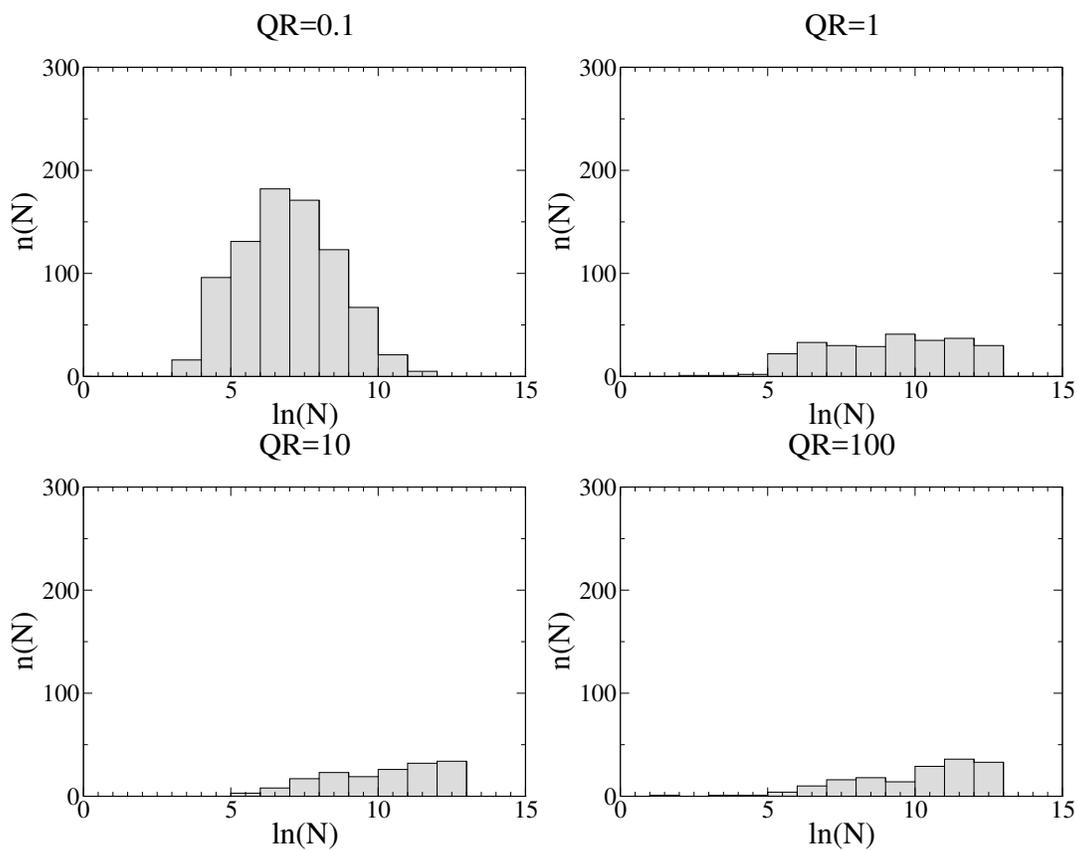


Figura 4.12: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 65536$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

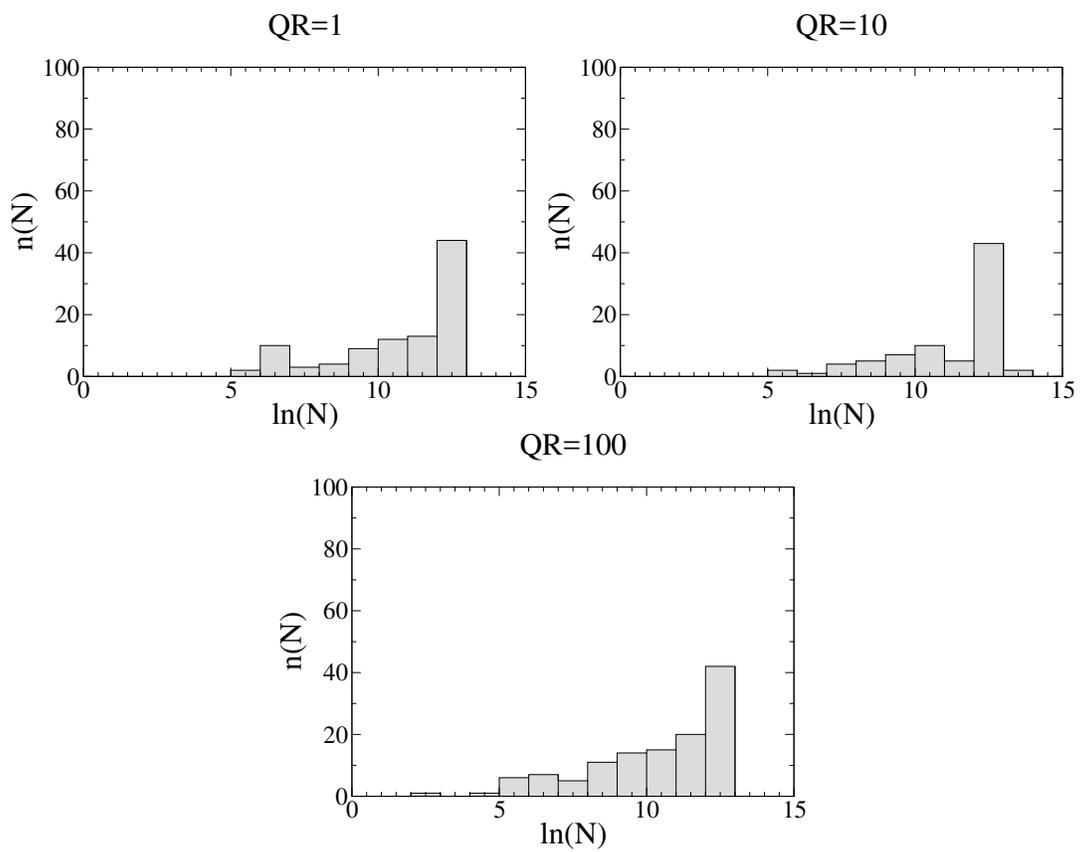


Figura 4.13: Distribuição de abundância das espécies para  $h = 262144$  e  $QR = 0.1, 1, 10$  e  $100$ .

# Capítulo 5

## Conclusões

Nosso objetivo principal foi estudar o comportamento da diversidade de espécies, devido a abundância ou escassez dos recursos, e dessa forma investigamos os efeitos causados à biodiversidade do ecossistema devido a distribuição espacial dos recursos. Analisamos os seguintes aspectos importantes: a evolução temporal, a relação entre a diversidade e heterogeneidade do habitat, a relação espécie e quantidade de recursos, a relação espécie-área e a distribuição de abundância, os quais proporcionam uma maior compreensão sobre a dinâmica de populações.

Para isto, um modelo computacional com estrutura espacial foi utilizado, o qual permitiu a definição da estrutura espacial e a interação dos indivíduos com o espaço e com os recursos. Foram definidos os parâmetros como taxa de morte, quantidade de recursos, competição e a heterogeneidade dos habitats.

Ao analisar os resultados obtidos para a relação entre a diversidade de espécies e a heterogeneidade dos habitats, independente do valor das constantes  $QR$  utilizadas, observamos uma relação unimodal. Os picos de diversidade ocorrem para os valores de heterogeneidades entre  $h = 256$  até  $h = 4096$ . Destacamos que, para uma quantidade 100 vezes maior de cada recurso, o pico de diversidade ocorre para  $h = 256$ , isto significa que aumentando a quantidade do recurso as espécies atingem o pico de diversidade em um ambiente com heterogeneidade menor, porém o número de espécies final é menor comparado aos outros valores da constante  $QR$ .

Quanto a relação do número de espécies em função da quantidade de cada recurso, foi possível perceber três comportamentos diferentes para a diversidade: para os valores pequenos de heterogeneidade, observou-se o crescimento da diversidade de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso; para os valores intermediários de heterogeneidade, observou-se uma relação unimodal; e para o caso onde os valores de heterogeneidade são grandes, observou-se o decréscimo da diversidade de espécies com o aumento da quantidade de cada recurso. Notamos que o aumento da quantidade de cada recurso em regiões que possuem a distribuição de recursos bem diversificada, favoreceu o crescimento de espécies generalistas, estas espécies tendem a ocupar grande parte do espaço disponível e dessa maneira as espécies que possuem populações pequenas, são extintas.

Verificamos na relação espécie-área, a existência de dois regimes em lei de potência em que  $S \sim A^z$  para áreas pequenas e grandes, com exceção de  $h = 65536$  e  $QR = 1, 10$  e  $100$ , onde observamos apenas um regime de lei de potência.

Vimos que, na relação espécie-área para os valores de  $h$  variando de  $h = 4096$  até  $h = 65536$  a maior diversidade ocorre com  $QR = 0.1$ , quando temos os recursos em menor quantidade. Nesse caso, observa-se que quando a rede possui uma distribuição de habitats mais diversificada e a quantidade de cada recurso é pequena, possibilita-se o crescimento e sobrevivência maior das espécies especialistas. Ao aumentar a quantidade de cada recurso, a tendência é que as espécies generalistas sobrevivam e ocupem a maior parte do espaço com suas populações, isto foi observado também através dos gráficos de distribuição de abundância.

Como perspectivas para trabalhos futuros, a inclusão no modelo de outros tipos de recursos como os recursos interativamente essenciais e os substituíveis, pode trazer novas análises e resultados com respeito a competição de espécies por recursos. A possibilidade de uma análise da variação da quantidade de cada recurso no tempo, pode tornar o modelo mais realístico.

# Apêndice A

## Distribuição Final das Espécies

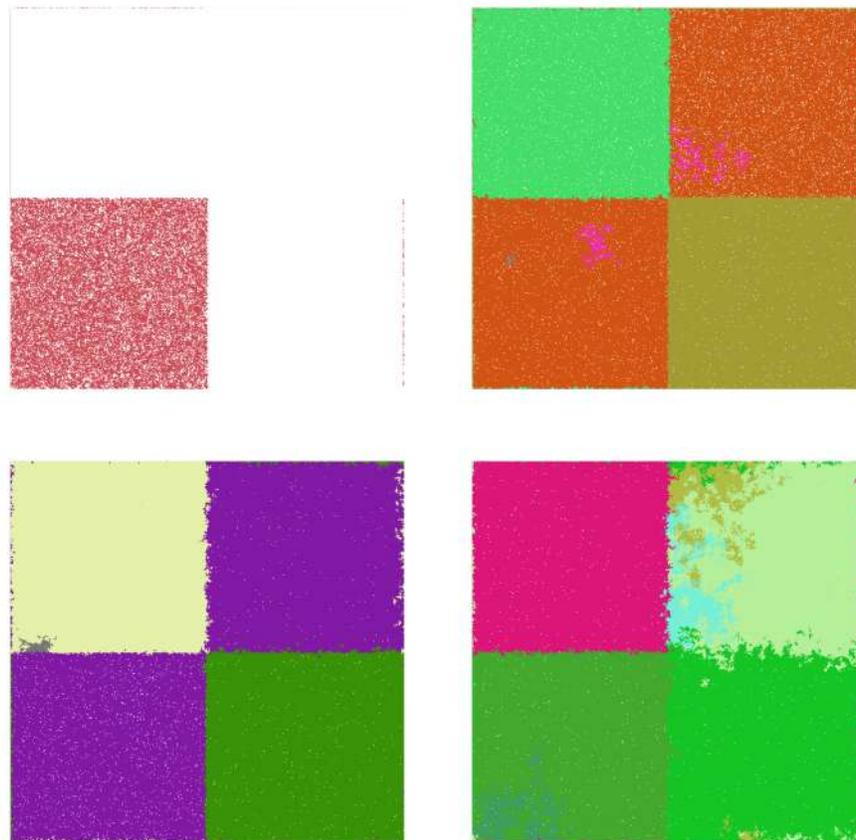


Figura A.1: Distribuição Final das Espécies para  $h = 4$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

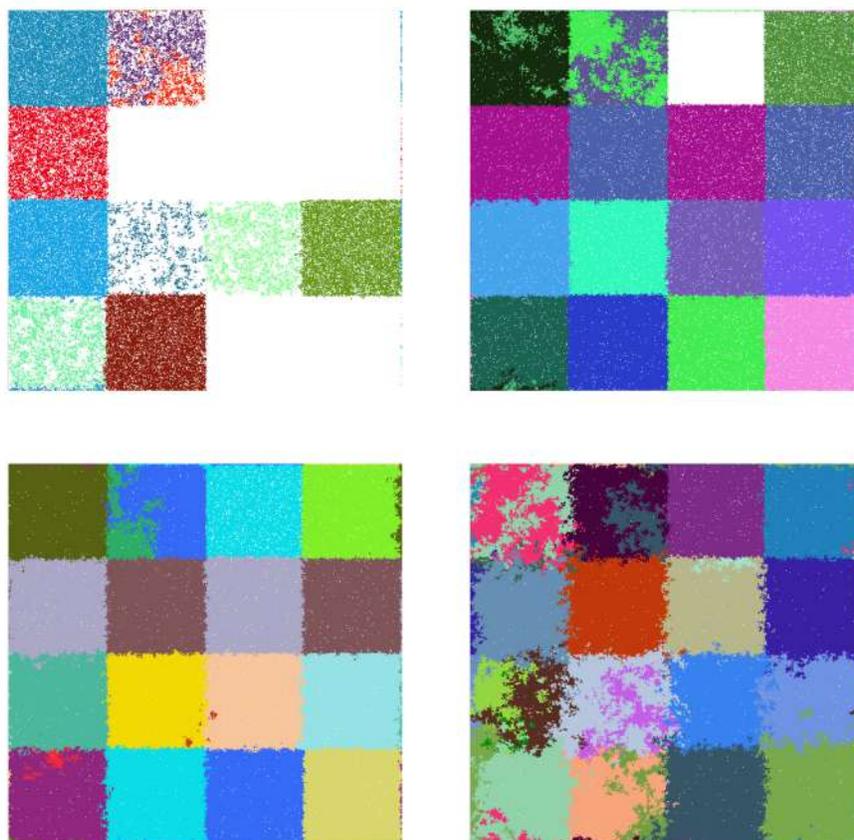


Figura A.2: Distribuição Final das Espécies para  $h = 16$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

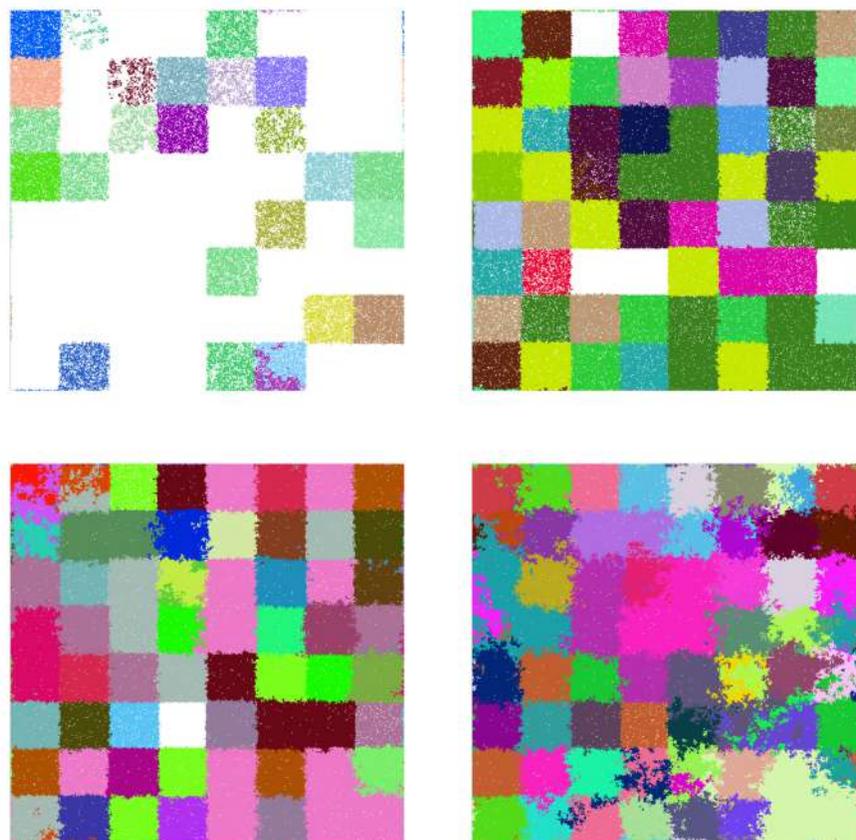


Figura A.3: Distribuição Final das Espécies para  $h = 64$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

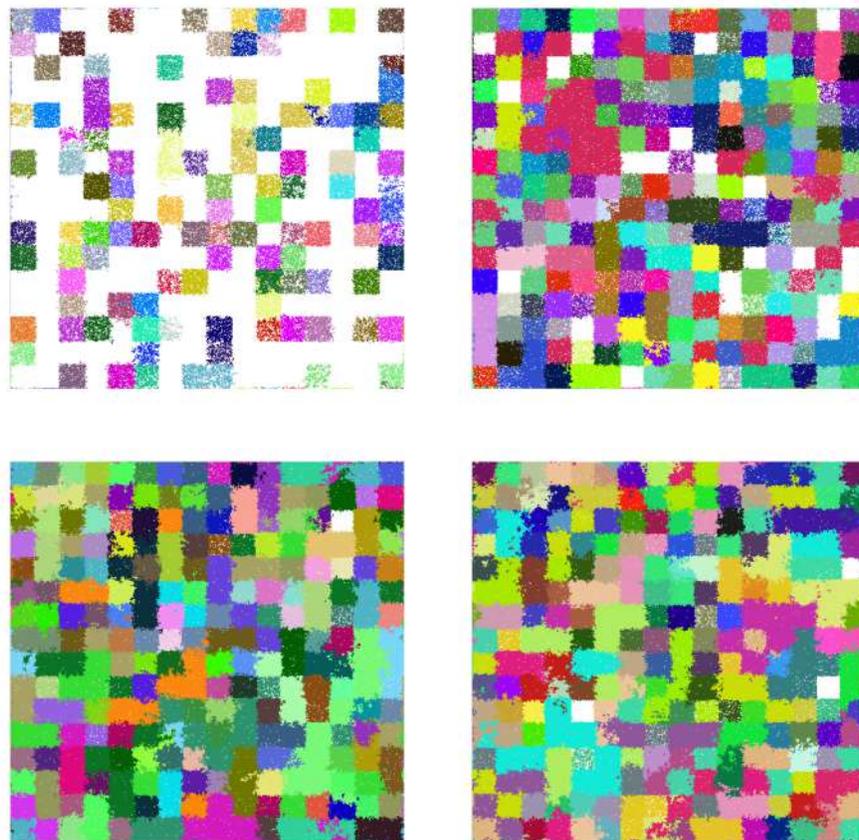


Figura A.4: Distribuição Final das Espécies para  $h = 256$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

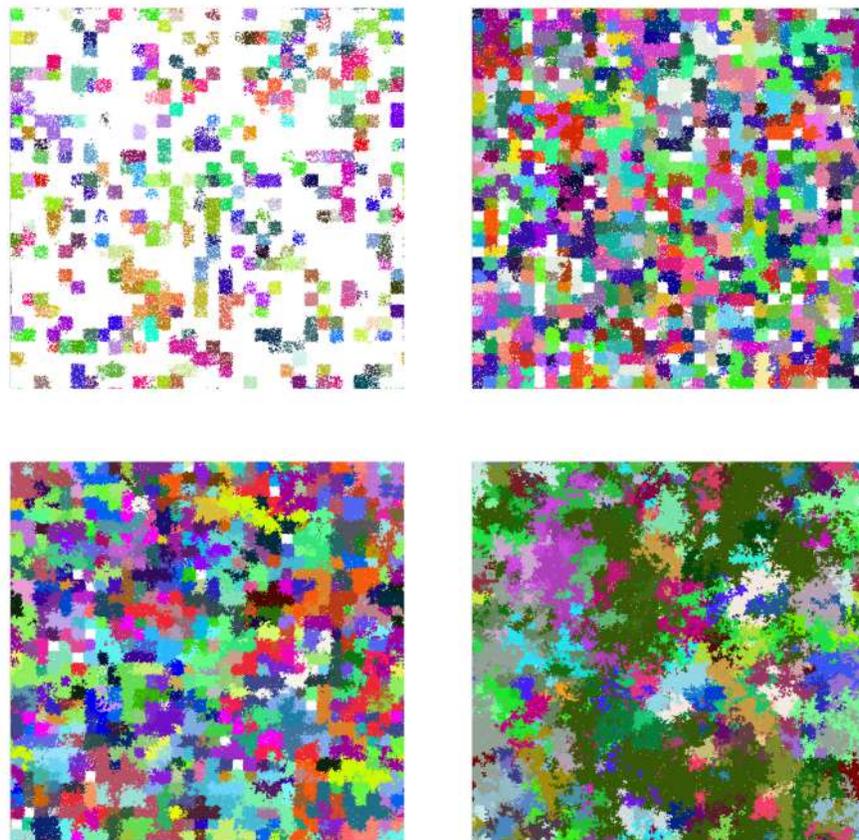


Figura A.5: Distribuição Final das Espécies para  $h = 1024$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

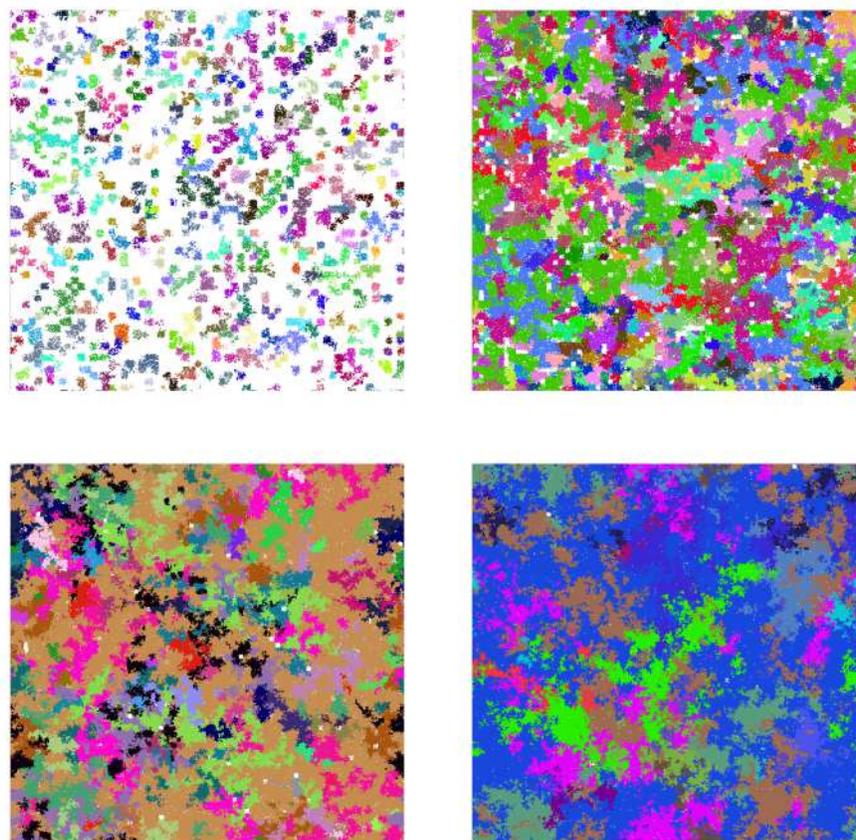


Figura A.6: Distribuição Final das Espécies para  $h = 4096$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

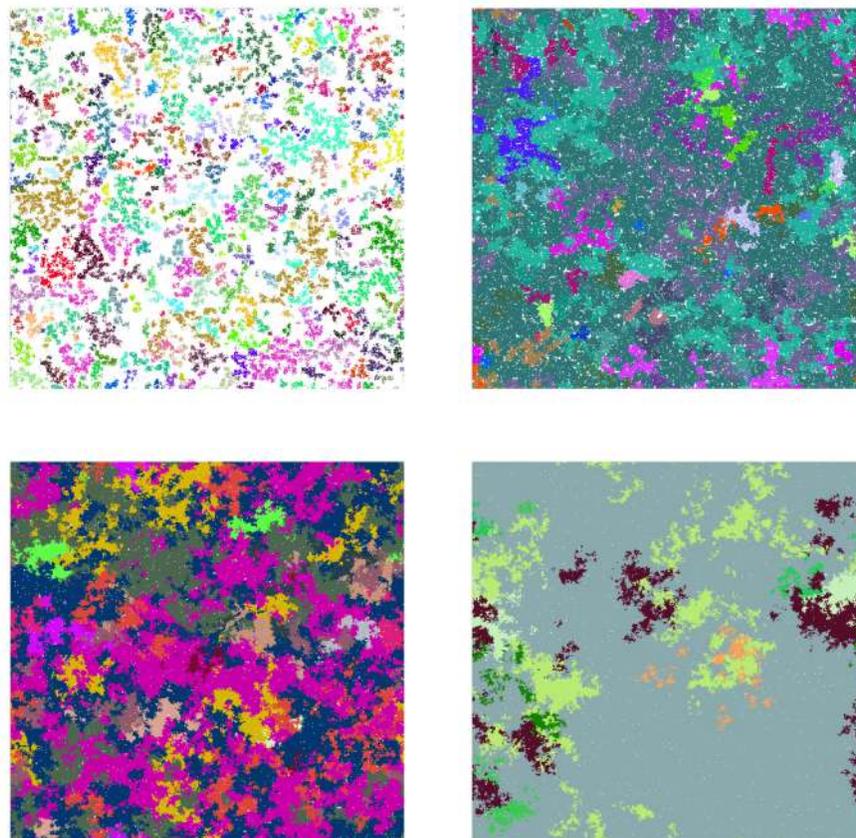


Figura A.7: Distribuição Final das Espécies para  $h = 16384$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

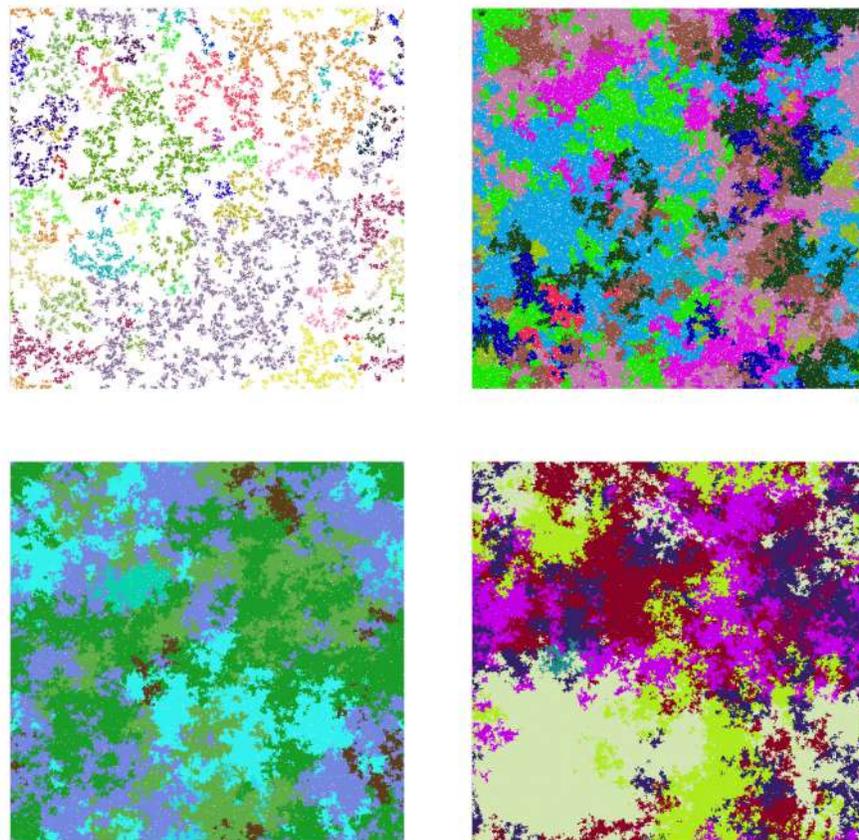


Figura A.8: Distribuição Final das Espécies para  $h = 65536$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

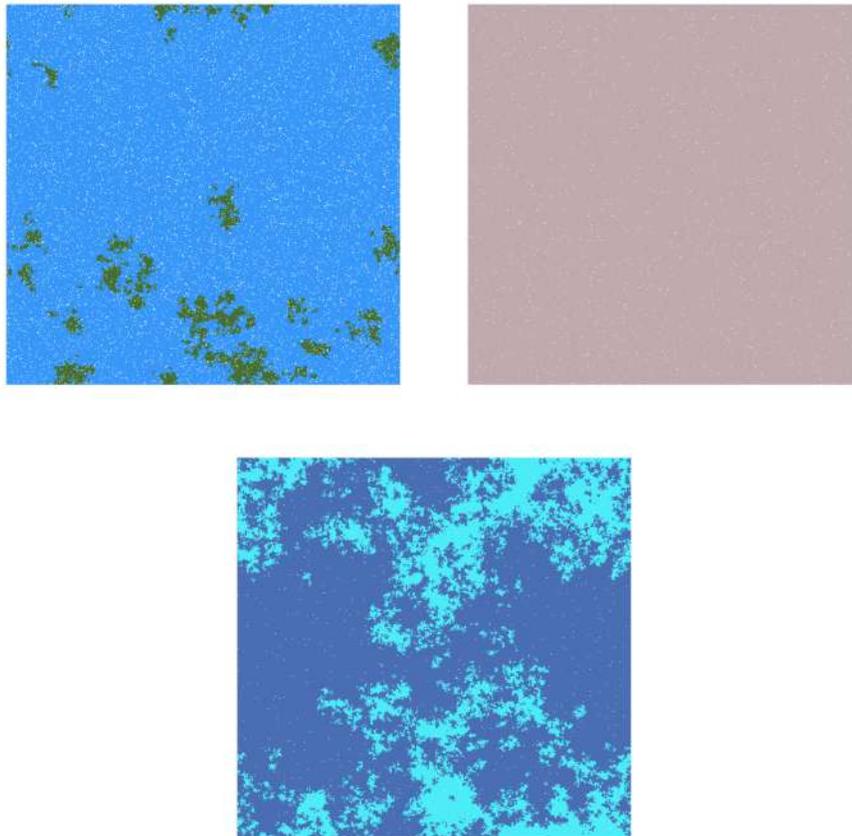


Figura A.9: Distribuição Final das Espécies para  $h = 262144$ , com  $QR = 0.1$  (em cima, à esquerda), 1 (em cima, à direita), 10 (em baixo, à esquerda) e 100 (em baixo, à direita).

## Apêndice B

Evolução temporal das espécies com a quantidade de recursos variando em função da constante  $QR = 0.1$

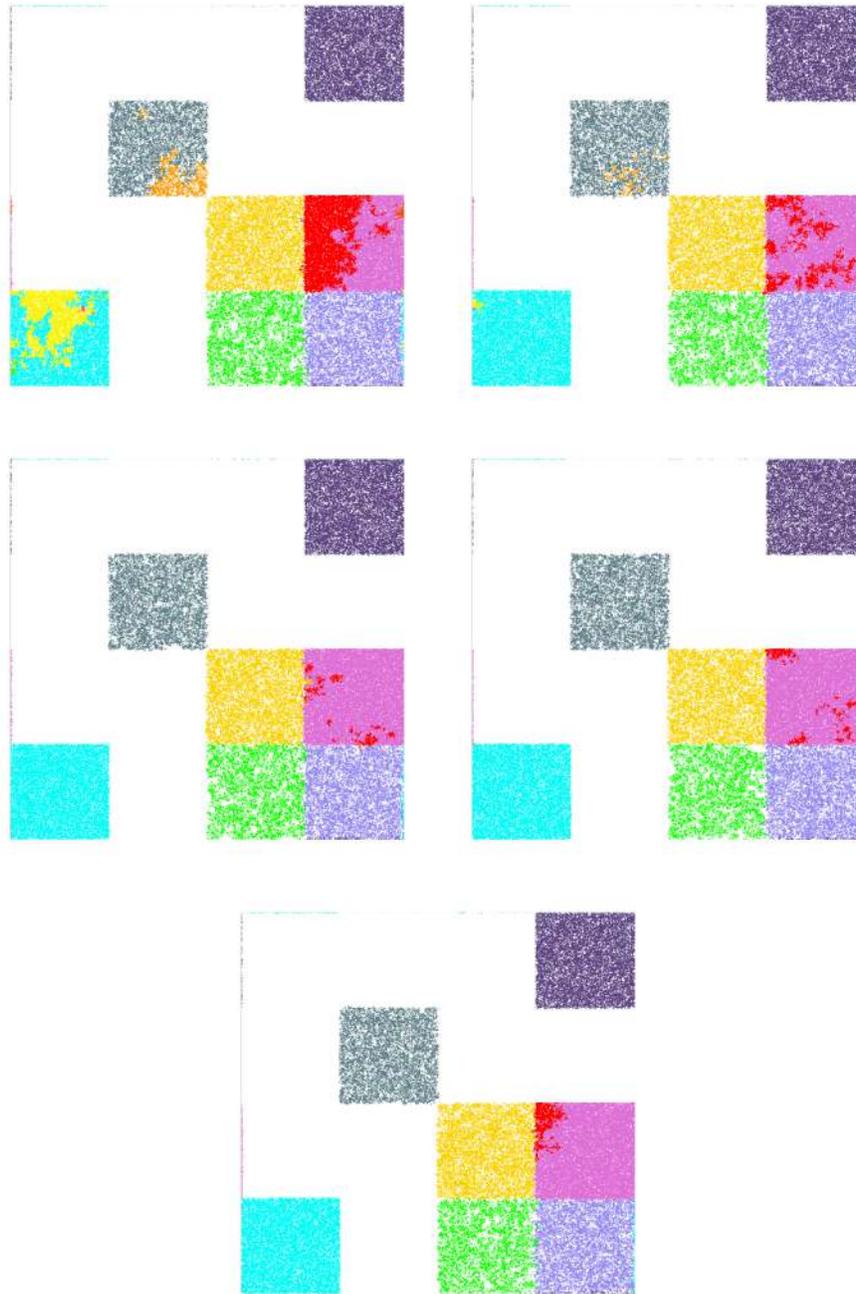


Figura B.1: Evolução temporal das espécies na rede para  $h = 16$  e  $QR = 0.1$ , com  $t = 2 \times 10^5$  (em cima, à esquerda),  $4 \times 10^5$  (em cima, à direita),  $6 \times 10^5$  (no meio, à esquerda),  $8 \times 10^5$  (no meio, à direita) e  $1 \times 10^6$  (em baixo) passos de tempo.

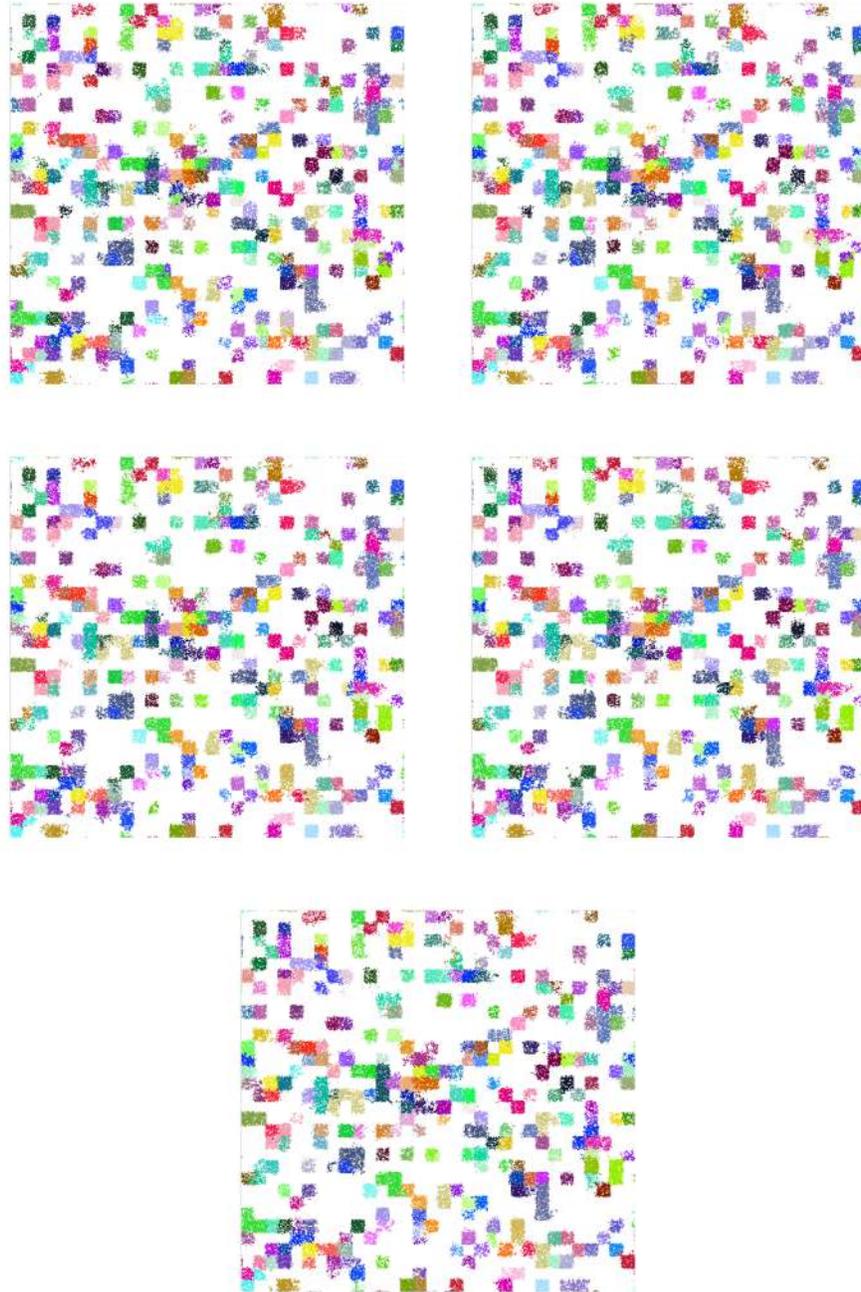


Figura B.2: Evolução temporal das espécies na rede para  $h = 1024$  e  $QR = 0.1$ , com  $t = 6 \times 10^5$  (em cima, à esquerda),  $12 \times 10^5$  (em cima, à direita),  $18 \times 10^5$  (no meio, à esquerda),  $24 \times 10^5$  (no meio, à direita) e  $3 \times 10^6$  (em baixo) passos de tempo.

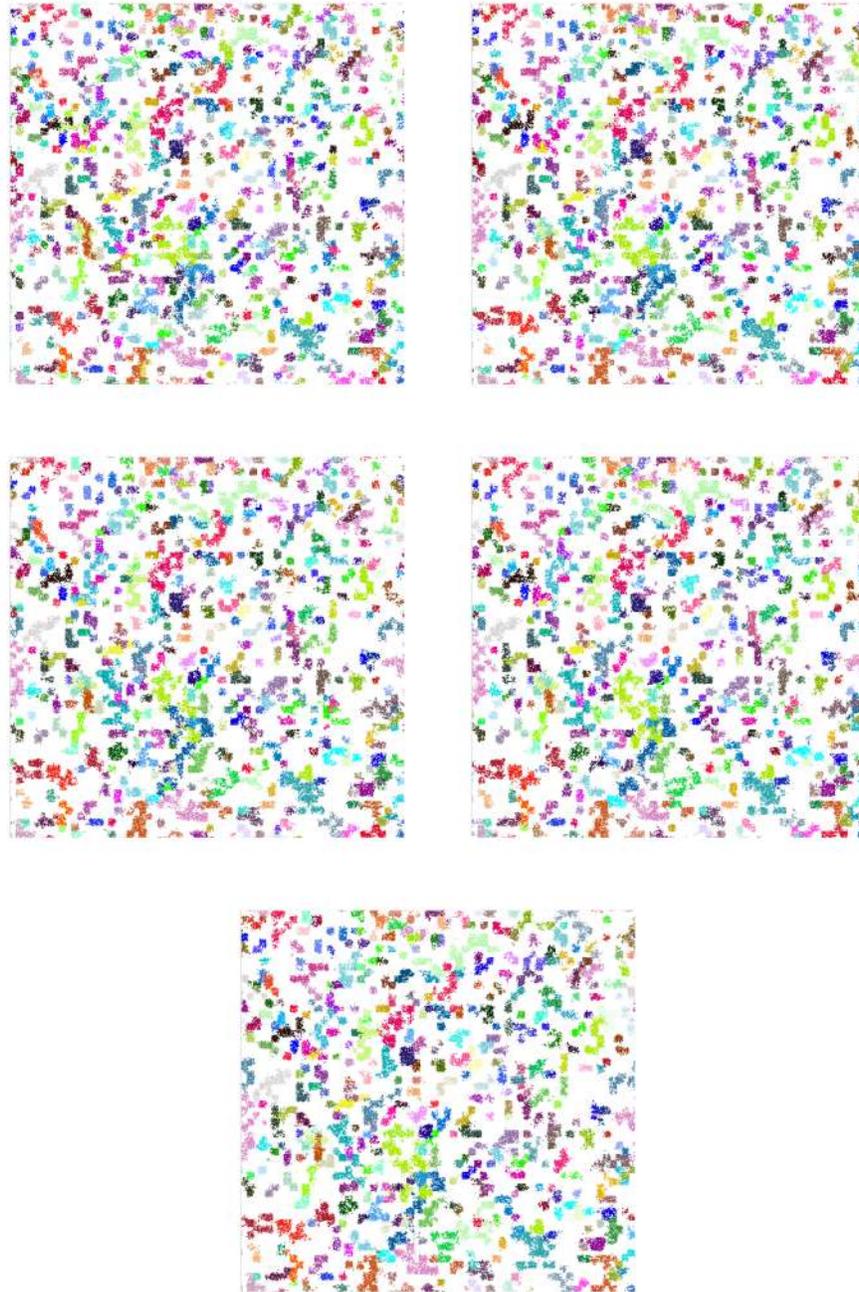


Figura B.3: Evolução temporal das espécies na rede para  $h = 4096$  e  $QR = 0.1$ , com  $t = 6 \times 10^5$  (em cima, à esquerda),  $12 \times 10^5$  (em cima, à direita),  $18 \times 10^5$  (no meio, à esquerda),  $24 \times 10^5$  (no meio, à direita) e  $3 \times 10^6$  (em baixo) passos de tempo.

# Referências Bibliográficas

- [1] PERONI, Nivaldo; MEDINA, H., Malva Isabel. *Ecologia de Populações e Comunidades*. Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2011.
- [2] DAJOZ, Roger. *Princípios de Ecologia*, 7<sup>a</sup> ed. Porto Alegre: Artmed, 2005.
- [3] GROVER, James P. *Resource Competition*, 1<sup>a</sup> ed. London: Chapman & Hall, 1997.
- [4] HARDIN, G. The competitive exclusion principle. *Science*, 131:1292–1298, 1960.
- [5] PHILLIPS, O. M. The equilibrium and stability of simple marine biological systems. i. primary nutrient consumers. *Am. Nat.*, 107:73–93, 1973.
- [6] ARMSTRONG, R. A.; MCGEHEE, R. Competitive exclusion. *Am. Nat.*, 115:151–170, 1980.
- [7] HUISMAN, J.; WEISSING, F. J. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402:407–410, 1999.
- [8] SOUZA JÚNIOR, M. B. de; FERREIRA, F. F.; OLIVEIRA, V. M. de. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. *Physica A*, 393:312–319, 2014.
- [9] TOWNSEND, Colin R.; BEGON, Michael; HARPER, Jonh L. *Fundamentos em Ecologia*, 3<sup>a</sup> ed. Porto Alegre: Artmed, 2010. (Cap. 1, 3, 6, 10).
- [10] ALLOUCHE, O.; KALYUZHNY, M.; MORENO-RUEDA, G.; PIZARRO, M.; KADMON, R. Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109:17495–17500, 2012.

- 
- [11] YANG, Z. et al. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. *Scientific Reports*, 5:15723, 2015.
- [12] GONZÁLES, Alberto. *Ecología Aplicada: diseño y análisis estadístico*. Bogotá: Universidad Jorge Tadeo Lozano, 2005.
- [13] LOTKA, A. J. *Elements of Physical Biology*. Waverly Press, Dover, New York, 1925.
- [14] VOLTERRA, V. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558–560, 1926.
- [15] ROUGHGARDEN, Theor J. *Ecological Genetics: The Interface*, volume 9. 1976.
- [16] SLAKIN, M. *Ecology*, 61:163–177, 1980.
- [17] CASE, T. J. Niche packing and coevolution in competition communities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 78:5021–5025, 1981.
- [18] DOEBELI, M. A quantitative genetic competition model for sympatric speciation. *J. Evol. Biol.*, 9:893–909, 1996.
- [19] TILMAN, David. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58:338–348, 1977.
- [20] TILMAN, David. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, N.J., 1982.
- [21] HUISMAN, J.; WEISSING, F. J. Biological conditions for oscillations and chaos generated by multispecies competition. *Ecology*, 82:2682–2695, 2001.
- [22] KASSEN, Rees et al. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406:508–512, 2000.
- [23] NEY-NIFLE, Muriel; MANGEL, Marc. Habitat loss and changes in the species-area relationship. *Conservation Biology*, 14:893–898, 2000.

- 
- [24] RICKLEFS, Robert E. *A Economia da Natureza*, 6<sup>a</sup> ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010.
- [25] KALLIMANIS, Athanasios S. et al. How does habitats diversity affect the species-area relationship? *Global Ecology and Biogeography*, 17:532–538, 2008.
- [26] GLEASON, H. A. Species and area. *Ecology*, 6:66–74, 1925.
- [27] LEGOVIĆ, T.; CRUZADO, A. A model of phytoplankton growth on multiple nutrients based on the michaelis-menten-monod uptake, droop's growth and liebigs law. *Ecological Modelling*, 99:19–31, 1997.