



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
DEPARTAMENTO DE FÍSICA

PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA APLICADA

**Modelagem de ecossistemas com  
competição por recursos em relevos  
fragmentados**

Raphael Jorge de A.G. Vieira

Dissertação de Mestrado  
RECIFE

21 de agosto de 2012

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO  
DEPARTAMENTO DE FÍSICA

Raphael Jorge de A.G. Vieira

**Modelagem de ecossistemas com competição por recursos em  
relevos fragmentados**

*Trabalho apresentado ao Programa de PÓS-GRADUAÇÃO  
EM FÍSICA APLICADA do DEPARTAMENTO DE FÍSICA  
da UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAM-  
BUCO como requisito parcial para obtenção do grau de  
Mestre em Física Aplicada.*

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

RECIFE

21 de agosto de 2012

*Dedico este trabalho a minha mãe e a Raquel.*

# Agradecimentos

-Teus, ó Senhor, são a grandeza, o poder, a glória, a majestade e o esplendor, pois tudo o que há nos céus e na terra é teu. Teu, ó Senhor, é o reino; tu estás acima de tudo. 1 Crônicas 29:11

-Agradeço a minha mãe (Inez). Mãe, terei em minha memória todos os dias de trabalho, todos os conselhos, todo o cuidado, todo o exemplo que a senhora sempre me deu e todo o amor concedido para que eu até aqui chegasse. Obrigado por me Ensinar a ser um homem com valores.

-Agradeço a minha noiva (em breve esposa) raquel pelo amor, paciência e apoio durante esses anos, sem você eu não teria conseguido. Te amo!

-Agradeço ao meu pai (Marcello) por sempre me ensinar a estudar e amar o que escolhi para seguir como profissão.

-Agradeço aos professores Pedro Hugo, Ailton Mâcedo, Adauto Ferreira e Anderson Barbosa, pelos excelentes cursos ministrados e exemplo profissional. Em especial agradeço a professora Viviane Oliveira, pela orientação durante esse período , pelo suporte dado, pelo exemplo de profissional, constante disposição e paciência nas correções, obrigado!

-Agradeço a todos os amigos da pós graduação, pelos momentos de descontração e pelo apoio. Em particular aos amigos: Cosmo, James, Daniel , Alvino e Maelyson.

-Aos servidores da UFRPE, em especial as secretário da Pós-Graduação em Física aplicada, Neto ,pela proatividade.

- A igreja em Recife, pelo amor, companheirismo e amizade.

*Porque dele e por ele, e para ele, são todas as coisas; glória, pois, a ele eternamente. Amém.*

— ROMANOS 11:36

# Resumo

Muitos fatores podem influenciar na perpetuação e desenvolvimento de um ecossistema, entre eles podemos citar a forma como é feita a alocação dos recursos e a heterogeneidade espacial. Com o melhor entendimento dos padrões como a relação espécie-área e a distribuição de abundância em um modelo onde as espécies interagem em ambientes com estrutura espacial, podemos obter um entendimento mais profundo dos processos que ocorrem em um ecossistema.

Neste trabalho nosso principal objetivo foi estudar o efeito da fragmentação sobre esses habitats e a influência sobre os padrões citados acima.

No modelo as espécies interagem em uma rede bidimensional. A distribuição das espécies é feita de forma aleatória sobre os sítios da rede. Após o sorteio de um dado sítio, identificamos os quatro vizinhos mais próximos, com o intuito de que a população daquele sítio se reproduza e ocupe um sítio não habitado com certa probabilidade, que irá depender da distribuição dos recursos naquela área e da forma como as espécies utilizam esse recurso. Quando estendemos esse modelo para habitats fragmentados, uma proporção de 5% , 15%, 25% e 35% dos sítios foi estabelecida como não disponível para a ocupação das espécies.

Os resultados obtidos nos mostram que a relação espécie-área apresenta um regime em lei de potência para áreas pequenas e outro para áreas grandes, e que para heterogeneidades pequenas e intermediárias o expoente da lei de potência cresce , decrescendo para heterogeneidades muito altas. Também observamos que o expoente para áreas grandes é sempre maior que para áreas pequenas e que a inclinação da reta cresce à medida que a área é mais fragmentada.

Também verificamos uma relação unimodal entre a diversidade e heterogeneidade, resultado compatível com os encontrados na literatura.

**Palavras-chave:** Rede fragmentada, relação espécie -área, heterogeneidade, competição por recursos

# Abstract

Many factors may influence the development and perpetuation of an ecosystem, among them we can mention how the allocation of resources is made and the spatial heterogeneity. With a better understanding of patterns such as species-area relationship and distribution of abundance in a model where species interact in environments with spatial structure, we can get a deeper understanding of the processes occurring in an ecosystem.

In this work, our main objective was to study the effect of fragmentation on these habitats and its influence on the patterns outlined above.

In the model species interact in a two-dimensional lattice. The distribution of species is taken at random on the lattice sites. After the selection of a given site, we identify the four nearest neighbors, in order that the population of this site reproduces and occupies a place not inhabited with certain probability, that will depend on the distribution of resources in that area and how species use these resources. When we extend this model for fragmented habitats, a proportion of 5%, 15%, 25% and 35% of the sites were established as unavailable for the occupation of the species.

The results show that the species-area relationship presents a power-law regime for small areas and another for large areas, and that for small and intermediate heterogeneities the power-law exponent grows, decreasing to very high heterogeneities.

We also observed that the exponent for large areas is always bigger than the one for small areas and that the slope of the line grows as the area is more fragmented. We also observed a unimodal relationship between diversity and heterogeneity, result in agreement with those found in the literature.

**Keywords:** Fragmented network, species-area relationship, heterogeneity, resources competition

# Sumário

<b>1</b>	<b>Introdução</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Revisão de literatura</b>	<b>3</b>
2.0.1	Competição por Recursos	4
2.0.2	Modelos de Metapopulação para uma e duas Espécies	6
2.0.3	Modelos de Metapopulação para várias Espécies	8
2.0.4	Teoria de Percolação	9
2.0.5	Relação Espécie X Área	11
<b>3</b>	<b>Modelagem em Habitats não Fragmentados</b>	<b>12</b>
3.1	Análise para diferentes graus de heterogeneidade	14
3.2	Relação Espécie-Área	16
3.3	Evolução das Espécies na Rede	19
3.4	Relação Diversidade-Heterogeneidade	21
3.5	Diagrama de abundância	22
<b>4</b>	<b>Modelagem em Habitats Fragmentados</b>	<b>24</b>
4.1	Análise para diferentes graus de heterogeneidade	25
4.2	Relação espécie Área	26
4.3	Evolução das espécies na rede	36
4.4	Relação Diversidade-Heterogeneidade	40
4.5	Diagrama de abundância	42
<b>5</b>	<b>Conclusões</b>	<b>58</b>



# Lista de Figuras

2.1	evolução da percolação na rede (figura adaptada bascompte e Solé, 1998) [19].	9
2.2	tamanho do habitat como função dos sítios destruídos para uma estrutura espacial(figura adaptada bascompte e Solé 1998)	10
3.1	Representação de uma rede 4x4	12
3.2	Representação de uma rede heterogênea, onde em cada sítio da rede foram distribuídas quantidades diferentes de recursos	12
3.3	Representação dos vizinhos mais próximos	13
3.4	Representação dos vizinhos mais próximos	13
3.5	fluxograma da dinâmica utilizada	14
3.6	(a) Rede completamente homogênea. (b) Rede com 4 regiões diferentes.	15
3.7	Número de espécies no tempo para 10 recursos limitantes	15
3.8	Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16 , (d) 25 , (e)100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i)10000, (j)62500 habitats.	17
3.9	Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede L=100 com 16 habitats para a) 20000 b)40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 120000 g)1000000 passos de tempo.	20
3.10	Diversidade como função da heterogeneidade para L=500 e 10 recursos	21
3.11	Número de espécies com população de tamanho igual a N, n(N) em função do log N para populações competindo por 10 recursos em redes com (a)1 (b) 4, (c) 16, (d) 25 , (f) 100 , (e)400, (g) 625 (h) 2500, (i) 10000, (j)62500 habitats .	23
4.1	Rede fragmentada composto de $A = (1 - p) \cdot (4 \times 4)$ sítios e $p = 25\%$ .	24

- 4.2 Gráfico do número médio de espécies em função do tempo para diferentes graus de heterogeneidade para  $L=500$  com probabilidade de fragmentação de a) 5% b) 15% c) 25% d) 35%. 26
- 4.3 Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 5% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats. 28
- 4.4 Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 15% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats. 30
- 4.5 Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 25% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats. 31
- 4.6 Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 35% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats. 32
- 4.7 Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats probabilidade de fragmentação de 5% para a) 20000 b) 40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g) 1000000 passos de tempo. 37
- 4.8 Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats com probabilidade de fragmentação de 15% para a) 20000 b) 40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g) 1000000 passos de tempo. 38
- 4.9 Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats com probabilidade de fragmentação de 25% para a) 20000 b) 40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g) 1000000 passos de tempo. 39
- 4.10 Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats com probabilidade de fragmentação de 35% para a) 20000 b) 40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g) 1000000 passos de tempo. 40
- 4.11 Diversidade como função da heterogeneidade para  $L=500$  com probabilidade de fragmentação de a) 5% b) 15% c) 25% d) 35%. 42

- 4.12 Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 5% para redes com (a) 1,(b) 4, (c) 16 , (d) 25 , (e)100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i)10000, (j)62500 habitats. 44
- 4.13 Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 15% para redes com (a) 1,(b) 4, (c) 16 , (d) 25 , (e)100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i)10000, (j)62500 habitats. 45
- 4.14 Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 25% para redes com (a) 1,(b) 4, (c) 16 , (d) 25 , (e)100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i)10000, (j)62500 habitats. 46
- 4.15 Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 35% para redes com (a) 1,(b) 4, (c) 16 , (d) 25 , (e)100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i)10000, (j)62500 habitats. 47
- 4.16 Posicionamento das espécies na rede no o último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ ,homogênea com probabilidade de fragmentação 35% . 48
- 4.17 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ ,com 4 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 49
- 4.18 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ ,com 16 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 50
- 4.19 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ ,com 25 regiões para probabilidade de fragmentação de 35% . 51
- 4.20 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ ,com 100 regiões para probabilidade de fragmentação de 35% . 52

- 4.21 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 400 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 53
- 4.22 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 625 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 54
- 4.23 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 2500 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 55
- 4.24 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 10000 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 56
- 4.25 Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 62500 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%. 57

# Lista de Tabelas

3.1	Valores do expoente $z$ para uma área subdividida , utilizando 10 recursos	18
4.1	Valores do expoente $z$ para uma área subdividida com 5% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.	29
4.2	Valores do expoente $z$ para uma área subdividida com 15% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.	33
4.3	Valores do expoente $z$ para uma área subdividida com 25% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.	34
4.4	Valores do expoente $z$ para uma área subdividida com 35% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.	35



# Introdução

No estudo da ecologia um dos principais objetivos é compreender a distribuição e abundância dos organismos e ecossistemas. Uma questão que tem sido discutida nos últimos tempos é por que alguns habitats comportam mais espécies que outros. Uma causa possível é a variabilidade do ambiente, pois ambientes heterogêneos, viabilizam a evolução e coexistência de tipos especializados diferentes [1].

A diversidade de espécies em comunidades naturais está relacionada à produtividade, que pode ser definida como o fluxo de energia através de um ecossistema. O padrão mais observado entre a diversidade e a produtividade é uma relação unimodal, de forma que a diversidade cresce com a produtividade, alcançando um valor máximo para diversidades intermediárias e diminui para produtividades muito altas [2]. A diversidade diminui para produtividades altas devido à exclusão competitiva [3].

Recentemente foi publicado um artigo em que as espécies interagem em um ambiente com estrutura espacial, onde a rede possui uma certa quantidade de recursos essenciais (recursos que não podem ser substituídos por outros e essa quantidade é distribuída de forma estocástica) [3]. Neste trabalho é observado um crescimento do número de espécies  $S$  com o aumento da área do habitat, podendo ser descrito por regimes em lei de potência na forma  $S \sim A^z$ . O expoente  $z$  da curva da relação espécie-área apresentou crescimento com o número de habitats. Também foi verificado que a heterogeneidade do habitat permitiu a coexistência de uma quantidade de espécies maior que o número de recursos limitantes.

Nesta dissertação temos como principal objetivo investigar os efeitos da fragmentação de habitats sobre os padrões de diversidade quando vários recursos limitantes são disponibilizados na rede.

No próximo Capítulo apresentamos uma revisão de literatura onde descrevemos alguns modelos utilizados para o estudos de ecossistemas que competem por recursos. No terceiro capítulo fazemos uma reprodução do modelo apresentado em [4] que considera um ecossistema

em que espécies competem por recursos em um ambiente com estrutura espacial.

No Capítulo 4 apresentamos os efeitos da fragmentação sobre o modelo do Capítulo 3, sendo nosso principal objetivo nesse capítulo o estudo da relação espécie-área e o diagrama de abundância. O Capítulo 5 apresenta as conclusões baseadas nos resultados relevantes obtidos nos capítulos anteriores.



## Revisão de literatura

O ambiente físico do mundo não é uniforme e devido ao aquecimento desigual da Terra cada região tem sua característica peculiar como: clima, umidade e característica do mar. Em uma escala menor, ainda podemos perceber essa diferença no solo de cada região, e observamos que o mesmo não é uniforme. Sendo assim cada indivíduo irá encontrar no mundo características particulares para que o recurso para a sobrevivência de cada um seja desenvolvido. As espécies apresentam habilidades diferentes para conseguir esses recursos. Habitat é o conjunto dos fatores físicos e químicos do ambiente de um dado local [5].

A aglomeração de indivíduos com características diferentes em determinados habitats gera a formação dos ecossistemas. Cada indivíduo poderá usar como fator para sua sobrevivência a relação de interdependência entre as espécies bem como as características daquela região que como foi citado acima são: clima, solo, umidade e etc. Esses fatores favoráveis à adaptação das espécies e sua perpetuação naquele dado contexto, é denominado de recurso. Segundo *Tilman* [6] “tudo que é consumido por uma espécie é um recurso para ela”. Quando falamos de “consumido“, não nos referimos apenas a comida, mas tudo que for favorável para a sobrevivência da espécie como: espaço, abrigo, água, luz, nutrientes e parceiros sexuais.

Sendo assim, o que tem levado as espécies à extinção? É de se esperar que todos os recursos disponíveis para as espécies não estejam presentes de maneira infinita no globo terrestre, então as espécies que melhor se adaptarem aos recursos disponíveis serão as que possuem maior poder de sobrevivência. Nesse contexto, *Liebig* afirmou que: “o potencial de um recurso para limitar o crescimento populacional depende de sua disponibilidade em relação à demanda“ [7], ou seja, esse recurso que chamamos de recurso limitante será o responsável por restringir o crescimento populacional. Se alguma substância está presente de maneira excessiva de modo a ser prejudicial, também será limitante para a sobrevivência da espécie.

A lei do mínimo de *Liebig* afirma que esse recurso limitante será responsável pelo crescimento da espécie ou não, onde cada espécie terá um *fitness* (adaptabilidade) para aquele dado

recurso, logo quanto maior a adaptabilidade da espécie, melhor competidor ela é para aquele dado recurso [8]. Esse valor é calculado da seguinte maneira:

$$f_i = \min \left( \frac{R_1}{K_{1i} + R_1}, \frac{R_2}{K_{2i} + R_2}, \dots, \frac{R_n}{K_{ni} + R_n} \right), \quad (2.1)$$

onde  $R_j$  denota a disponibilidade do recurso  $j$ .  $K_{ji}$  é a constante de meia saturação da espécie  $i$  para o recurso  $j$ .

A equação (2.1) nos mostra que o menor termo envolvido no lado direito da expressão será o *fitness* para aquela dada espécie, sendo assim, a aptidão das espécies depende do rendimento na utilização dos recursos e da quantidade de cada recurso disponível naquela área.

A constante de meia saturação é responsável pela adaptabilidade da espécie e é equivalente à concentração de recurso que produz metade da taxa máxima de crescimento da espécie. De acordo com a equação (2.1) quanto menor o valor de  $K_{ji}$  melhor será o *fitness* das espécies [9].

### 2.0.1 Competição por Recursos

As interações entre as espécies podem ser classificadas tanto pelo efeito de uma sobre a outra como através de outros mecanismos de interação. Uma das interações mais comuns na natureza é a competição, que pode ser definida como [10]: “os efeitos negativos que um organismo exerce sobre o outro, consumindo ou controlando o acesso a um recurso que está limitando o ambiente”. Para que ocorra a competição entre duas espécies é necessário que haja pelo menos um recurso limitante, que como vimos é um recurso em menor quantidade, fundamental para a sobrevivência das espécies e que a falta dele restrinja o crescimento das populações.

A competição pode ser dividida em alguns tipos. Uma delas é a intraespecífica, que ocorre entre indivíduos de uma mesma espécie, ou sendo mais preciso entre membros de uma mesma população em uma mesma área geográfica. Outra é a interespecífica, que ocorre entre organismos de espécies diferentes [11].

Para identificar se realmente duas espécies estão competindo por um recurso, *Wiens*, estabeleceu alguns critérios que estabelecem uma escala gradual para afirmar se duas espécies estão em competição, que são [12]:

-Quando a presença de uma espécie naquele contexto praticamente, anula a presença da

outra;

- Quando uma espécie é melhor competidor para o uso de um recurso limitante;
- Existência de competição intraespecífica;
- Uso do recurso por uma espécie dificulta o uso desse recurso para a outra.

É importante ressaltar que a competição por um recurso, pode prejudicar o mesmo organismo para competir por outro recurso. Foi mostrado que nas interações entre espécies de briozoários (animais coloniais modulares), parece haver uma interdependência entre espaço e alimento [13]. Então, uma colônia com escassez de alimento, terá uma dificuldade muito maior de competir por espaço. Entre as plantas com raízes, também foi observado esse efeito, se uma espécie invade a copa de outra e a priva de luz, a espécie perderá energia luminosa e conseqüentemente diminuirá a taxa de crescimento de suas raízes [14].

Alguns modelos têm sido propostos para descrever o comportamento das competições entre os organismos. Um modelo clássico foi proposto por Lotka nos Estados Unidos [15]. E quase que simultaneamente por Volterra [16] na Itália. Tal modelo ficou portanto reconhecido como o modelo de Lotka-Volterra.

O crescimento de duas espécies (a e b) pode ser definido pelo modelo logístico descrito abaixo [17]:

$$\frac{dN_a}{dt} = r_a N_a \left( \frac{k_a - N_a}{k_a} \right), \quad (2.2)$$

$$\frac{dN_b}{dt} = r_b N_b \left( \frac{k_b - N_b}{k_b} \right), \quad (2.3)$$

onde,  $N_a$  e  $N_b$  são os tamanhos das populações das espécies;  $t$  é o tempo;  $k_a$  e  $k_b$  são as capacidades de suporte do meio previstas pelo modelo logístico para as espécies e  $r_a$  e  $r_b$  são as taxas intrínsecas de crescimento per capita das espécies.

As duas espécies tem diferentes fitness (adaptabilidade) para os recursos e para crescerem usam diferentes quantidades desses recursos disponíveis. Sendo assim a utilização do recurso limitante, por cada espécie, será o fator determinante para o crescimento. O modelo de Lotka-Volterra, é um modelo determinístico, também baseado em equações diferenciais que inclui um novo termo, o coeficiente de competição  $\alpha_{ij}$  que tenta converter a diferença entre o uso específico dos recursos em uma unidade comum, adicionando o termo:  $\alpha_{ij} N_j$ . Então o modelo

de Lotka-Volterra para duas espécies é expresso por [17]:

$$\frac{dN_a}{dt} = r_a N_a \left( \frac{K_a - N_a - \alpha_{ab} N_b}{k_a} \right), \quad (2.4)$$

$$\frac{dN_b}{dt} = r_b N_b \left( \frac{K_b - N_b - \alpha_{ba} N_a}{k_b} \right), \quad (2.5)$$

onde  $\alpha_{ab}$  fornece o efeito da espécie  $b$  sobre a espécie  $a$  e  $\alpha_{ba}$  o efeito da espécie  $a$  sobre a  $b$ .

Quando  $\alpha_{ij} > 1 \rightarrow$  o efeito “per capita” da competição interespecífica é maior que o da intraespecífica. Se  $\alpha_{ij} < 1 \rightarrow$  o efeito da competição intraespecífica é mais importante e se  $\alpha_{ij} = 0 \rightarrow$  não há efeito da competição interespecífica [25].

Algumas possibilidades surgem quando tratamos de competição entre duas espécies ( $a$  e  $b$ ), esses resultados são:

- 1) A espécie  $a$  vence;
- 2) A espécie  $b$  vence;
- 3) Coexistência estável entre as espécies;
- 4) Equilíbrio estável.

## 2.0.2 Modelos de Metapopulação para uma e duas Espécies

As populações não podem se distribuir continuamente, pois só podem habitar ambientes que são propícios, ou seja, que possuem recursos suficientes para a sua sobrevivência. Sendo assim em cada parcela do habitat que seja favorável pode existir uma população local. Se observarmos as populações de cada parcela do habitat, iremos perceber que cada uma possui uma dinâmica própria. No decorrer do tempo haverão locais ocupados e desocupados pelas populações, mas como esses ambientes são próximos, os locais desocupados serão ocupados, via migração por outras populações. Levins introduziu o conceito das metapopulações que é o conjunto das populações.

As migrações entre habitats favoráveis dependem das condições de cada espécie, e da facilidade ou não de transporte entre habitats.

Levins usou o termo “metapopulação” para se referir a populações distintas ocupando pedaços de habitats do espaço geográfico que são ligados via migração. Este modelo de metapopulação descreve as mudanças na fração de sítios ocupados pelas populações de uma espécie como consequência da dinâmica de colonização. Essa dinâmica é simples, cada população ocupa um dado sítio, logo só haverá sítio vazio quando aquela dada população morrer, havendo uma relação apenas entre a taxa de colonização e a taxa de morte. Sendo  $V$  a fração de sítios ocupados por uma população, o modelo é dado por [18]:

$$\frac{dV}{dt} = cV(1 - V) - eV \quad (2.6)$$

onde  $c$  é a taxa de colonização e  $e$  a taxa de extinção. Na equação acima  $cV$  representa a taxa de produção de sítios ocupados,  $(1 - V)$  a fração de sítios vazios e  $eV$  a taxa que os sítios ocupados se tornam vazios. Na situação de equilíbrio, ou seja quando  $\frac{dV}{dt} = 0$  temos que:

$$V^* = 1 - \frac{e}{c}. \quad (2.7)$$

Podemos também utilizar o efeito de habitats destruídos, introduzindo uma variável  $D$  que descreve a fração de sítios que foram permanentemente destruídos e o novo modelo será descrito como [19]:

$$\frac{dV}{dt} = cV(1 - V - D) - eV. \quad (2.8)$$

Podemos observar que no equilíbrio a fração de sítios ocupados vai diminuindo à medida que aumentamos a fração de sítios destruídos. O limiar de extinção aparece quando a fração de sítios destruídos atinge o valor de:

$$D^* = 1 - \frac{e}{c}. \quad (2.9)$$

Se o modelo para uma única espécie não é capaz de ocupar todos os sítios, ou seja, restam alguns sítios vazios, é aceitável que surja uma espécie com menor poder de competição nesse espaço. Sendo assim podemos modelar equações para duas espécies em competição, onde obrigatoriamente uma tem melhor adaptabilidade que a outra [20].

Nee and May encontraram resultados interessantes para efeitos da destruição sobre as espécies. Eles perceberam que uma alta fragmentação pode resultar em um crescimento da abundância.

cia do competidor inferior, e o competidor superior será o primeiro a ser extinto [20]. Podemos perceber as duas situações descritas acima para o modelo presa-predador com efeito de fragmentação que é descrito abaixo:

$$\frac{dV_2}{dt} = c_2 V_2 (1 - V_2 - D) - e_2 V_2 - Y V_1, \quad (2.10)$$

$$\frac{dV_1}{dt} = c_1 V_1 (V_2 - V_1) - e_1 V_1, \quad (2.11)$$

onde  $V_2$  é a fração de sítios ocupados pela presa e  $V_1$  a fração de sítios ocupados pelo predador,  $c_1$ ,  $c_2$ ,  $e_1$  e  $e_2$  são as taxas de colonização e extinção de predador e presa, respectivamente, e  $Y$  o efeito do predador sobre a presa.

### 2.0.3 Modelos de Metapopulação para várias Espécies

Vimos anteriormente que o modelo prevê a coexistência entre duas espécies. A condição é que haja um competidor mais forte, mas com menor habilidade de dispersão que o competidor mais fraco [18]. A generalização desse modelo para  $n$  espécies é dado por:

$$\frac{dV_i}{dt} = c_i V_i \left( 1 - D - \sum_{j=1}^i V_j \right) - m_i V_i - \left( \sum_{j=1}^{i-1} c_j V_j V_i \right) \quad (2.12)$$

No equilíbrio:

$$V_i^* = 1 - D - \frac{m_i}{c_i} - \left( \sum_{j=1}^{i-1} V_j^* \left( 1 + \frac{c_j}{c_i} \right) \right) \quad (2.13)$$

Na primeira equação temos que o primeiro termo corresponde a taxa de colonização das espécies, o segundo a taxa de morte e o terceiro aos efeitos da competição sobre a espécie  $i$ . Nesta situação as espécies são distribuídas de tal forma que a melhor competidora recebe índice 1 e a pior índice  $n$ .

A dinâmica desse modelo é mais complexa e depende das condições iniciais, podendo a espécie superior, ou seja a mais abundante ser a mais suscetível a extinção. Foi observado que existe um certo tempo entre a introdução dos habitats destruídos e a extinção das espécies. *Tilman*, desenvolveu uma forma de calcular o número de espécies extintas para esse efeito.

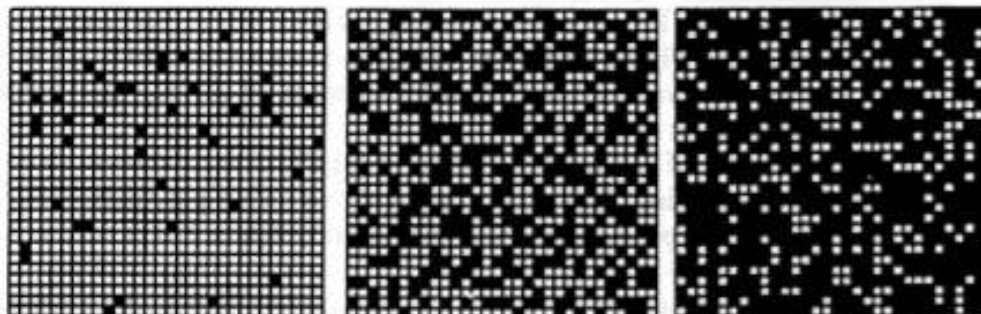
Pois a extinção vem a ocorrer entre 50 a 400 anos após a destruição dos habitats [21]. Podemos relacionar esse processo com o desmatamento das florestas e coral de recifes.

#### 2.0.4 Teoria de Percolação

Quando tratamos de fragmentação de habitats, uma pergunta surge naturalmente. Qual o limite de habitats destruídos para que haja espécies sobreviventes? Existe um limite de fragmentação para que as espécies possam se mover por toda a rede?

A teoria de percolação a princípio foi desenvolvida na Física para explicar a conectividade em espaços bidimensionais [22]. Ou seja se tivermos uma rede quanto de um material condutor devemos adicionar para que a corrente elétrica possa transitar? A intenção era de encontrar a menor quantidade necessária para que a eletricidade pudesse passar, pois diminuiria os custos. Sendo assim, nessa teoria temos apenas dois estados possíveis: há percolação, onde a eletricidade pode passar e não há percolação, situação na qual não existe material condutor necessária para a passagem da corrente [22].

Para entendermos essa teoria vamos imaginar que existe um quadrado com tinta branca, e vamos preenchendo aleatoriamente cada quadrado com tinta preta. Irá chegar um momento que teremos muitos caminhos formados por tinta preta de modo que possamos transitar por esse caminho, e se continuarmos irá chegar um momento em que toda a folha, ou maior parte dela estará preenchida com tinta preta. Situação que podemos visualizar na figura (2.1).



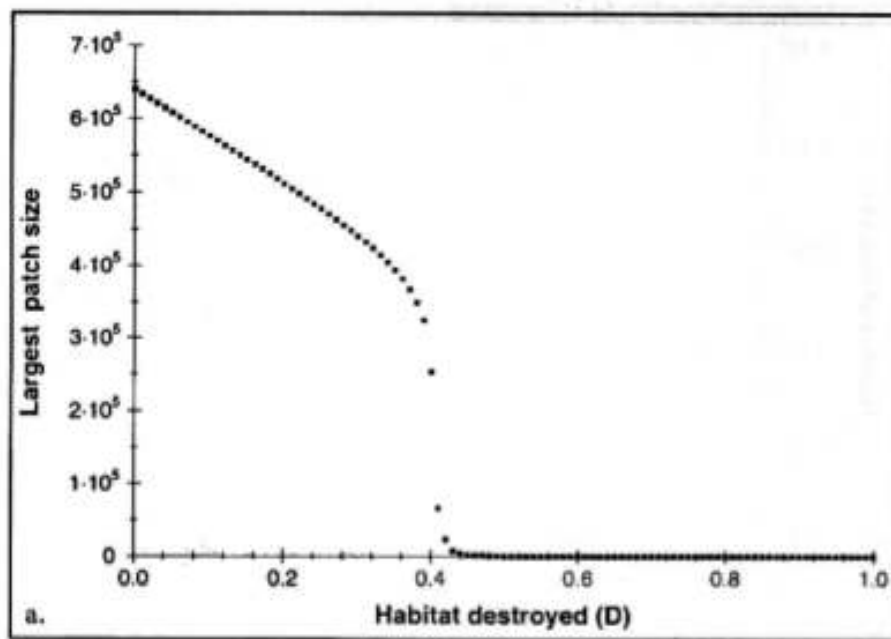
**Figura 2.1** evolução da percolação na rede (figura adaptada bascompte e Solé, 1998) [19].

Como a mudança de comportamento é rápido, considera-se que exista uma transição, que denomina-se transição de percolação. Na qual abaixo desse ponto crítico não ocorre percolação

, acima, ela ocorre.

A teoria de percolação vem sendo utilizada pelo ecólogos devido a questões similares a dos Físicos. Como por exemplo a que distância umas das outras e em que proporção deverão as árvores de uma floresta ser plantadas para diminuir a propagação do fogo? Os ecológos estão preocupados com os efeitos da percolação nos indivíduos devido a perturbações. A teoria também pode ser aplicada para se estudar os limites de fragmentação de um habitat para que uma dada espécie possa sobreviver.

(Bascompte e Solé, 1998) mostraram o efeito da percolação para uma metapopulação mostrando o limiar de percolação na qual se pode destruir os sítios de modo que ainda haja espécies sobreviventes como podemos ver na figura (2.2).



**Figura 2.2** tamanho do habitat como função dos sítios destruídos para uma estrutura espacial (figura adaptada bascompte e Solé 1998)

Esse resultado nos mostra que acima de 41% da rede fragmentada os sítios inabitáveis formam um aglomerado, dificultando a migração das espécies e a sua sobrevivência nos habitats que restaram [23].

Também podemos perceber que o intervalo entre o limiar de percolação e o sistema percolado ocorre bruscamente, (bascompte e Solé 1998) mostraram que a figura (2.5) tem o comportamento aproximado de uma função degrau.



### 2.0.5 Relação Espécie X Área

A relação espécie área é um dos padrões mais utilizados por cientistas para estudar e descrever o comportamento das populações. É de crítica importância para a predição das espécies em extinção em todo o mundo [24,25].

Muitas equações são utilizados hoje para descrever a relação espécie  $x$  área, as mais aceitas são as de curva exponencial e lei de potência. A curva proposta por Arrhenius, é dada por [26,27]:

$$S = cA^Z, \quad (2.14)$$

onde a variável  $S$  representa o número de espécies e  $A$  a área utilizada,  $c$  é um constante e  $Z$  obtemos pelo coeficiente angular da reta log-log linear.

Foi constatado empiricamente que os valores do expoente  $Z$  são aproximadamente constantes, sofrendo variação quando comparamos para áreas contíguas, onde seu intervalo fica entre 0.12 e 0.18 e para arquipélagos varia entre 0.25 e 0.35 [30].

## CAPÍTULO 3

# Modelagem em Habitats não Fragmentados

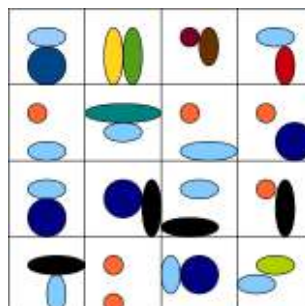
Neste capítulo temos por objetivo estudar um modelo de ecossistemas com estrutura espacial em que as espécies competem por recursos limitantes [4].

No modelo, consideramos uma rede de área  $A = LxL$ , composta por  $N$  sítios (figura 3.1).

1	2	3	4
5	6	7	8
9	10	11	12
13	14	15	16

**Figura 3.1** Representação de uma rede 4x4

Além disso, cada sítio é composto por um número inteiro  $n$  de recursos que representa a quantidade de recursos disponíveis para as espécies que ocupam aquela região. Os recursos são obtidos por meio de uma distribuição uniforme entre 0 e 1. No nosso caso, os recursos são distribuídos aleatoriamente, fazendo com que a quantidade de cada recurso seja diferente para cada área da rede, caracterizando uma distribuição heterogênea de recursos, ( figura 3.2).



**Figura 3.2** Representação de uma rede heterogênea, onde em cada sítio da rede foram distribuídas quantidades diferentes de recursos

Para cada sítio identificamos como vizinhos, todo aquele que tem pelo menos uma fronteira

em comum, ou seja, 4 vizinhos mais próximos. A representação dos vizinhos encontra-se nas figuras 3.3 e 3.4.

1	2	3	4
5		7	8
	sítio		12
13		15	16

**Figura 3.3** Representação dos vizinhos mais próximos

	2	3	4
5	6	7	8
	10	11	12
sítio		15	

**Figura 3.4** Representação dos vizinhos mais próximos

A colonização terá início sorteando com igual probabilidade um número entre 1 e  $N$  que corresponde ao sítio que começará a dinâmica. Após fazermos a escolha do sítio, se este estiver ocupado por uma espécie identificamos os 4 vizinhos mais próximos. Caso nenhum dos vizinhos esteja desocupado o indivíduo não poderá se reproduzir. Se houver vizinhos desocupados a espécie se reproduzirá com probabilidade  $f_i$  e sua prole ocupará um dos vizinhos aleatoriamente. Atribuímos uma taxa de morte  $m$  para o indivíduo. Para cálculo da reprodução das espécies utilizamos como probabilidade  $f_i$  a lei do mínimo dada pela equação:

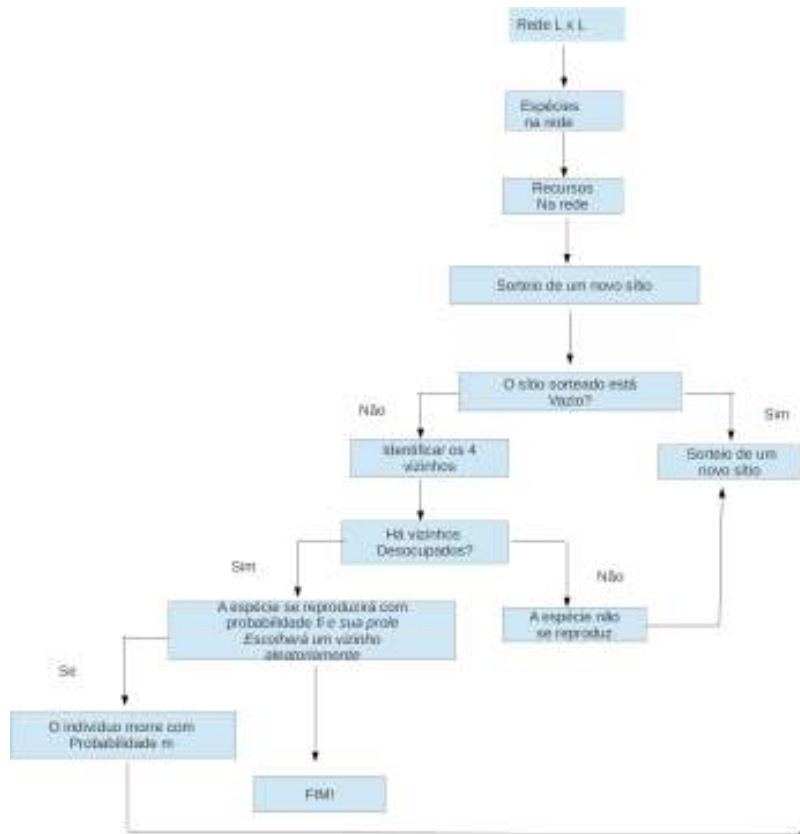
$$f_i = \min\left(\frac{R_1}{K_{1i} + R_1}, \frac{R_2}{K_{2i} + R_2}, \dots, \frac{R_n}{K_{ji} + R_n}\right) \quad (3.1)$$

onde  $R_j$  denota a disponibilidade do Recurso  $j$ .  $K_{ji}$  é a constante de meia saturação.

Um passo de tempo corresponde a visitar todos os sítios.

De acordo com a lei de Liebig sob condições de estado constante o recurso em menor quantidade tende a ter efeito limitante sobre a competição, sendo um dos fatores determinantes para a sobrevivência das espécies ali envolvidas [15].

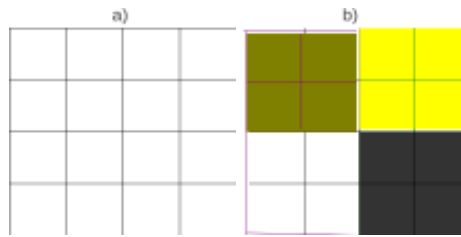
A figura 3.5 mostra um fluxograma da dinâmica descrita acima.



**Figura 3.5** fluxograma da dinâmica utilizada

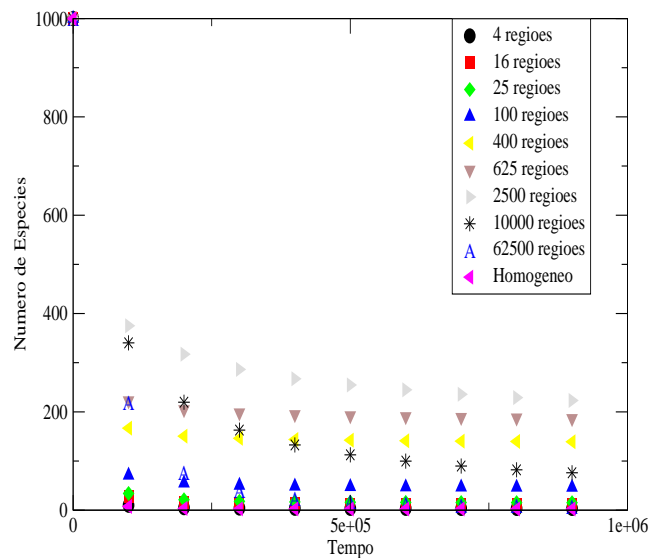
### 3.1 Análise para diferentes graus de heterogeneidade

Inicialmente analisamos o comportamento no tempo do número de espécies para  $1 \times 10^6$  passos de tempo para diferentes graus de heterogeneidades, onde fixamos a área em  $A = 250000$  subdividida em em 1,4,16,25,100,400,625,2500,10000 e 62500 regiões . Assim uma rede com 1 região é homogênea e quando aumentamos o número de regiões a heterogeneidade aumenta (ver figura 3.6).



**Figura 3.6** (a) Rede completamente homogênea. (b) Rede com 4 regiões diferentes.

A figura (3.7) nos mostra o número de espécies no tempo para essas regiões. Inicialmente observamos um decréscimo muito rápido, seguido de um decréscimo lento do número médio de espécies com o tempo. Notamos que redes com mais regiões permitem uma maior coexistência das espécies. Entretanto, existe um limite para esse comportamento com relação ao número de habitats, pois ao passo que as sub áreas se tornam muito pequenas para a sobrevivência das espécies observamos um decréscimo no número de espécies. Por exemplo quando a rede tem 62500 regiões O comportamento se aproxima ao de uma rede homogênea que apresenta o menor número de espécies no tempo.



**Figura 3.7** Número de espécies no tempo para 10 recursos limitantes

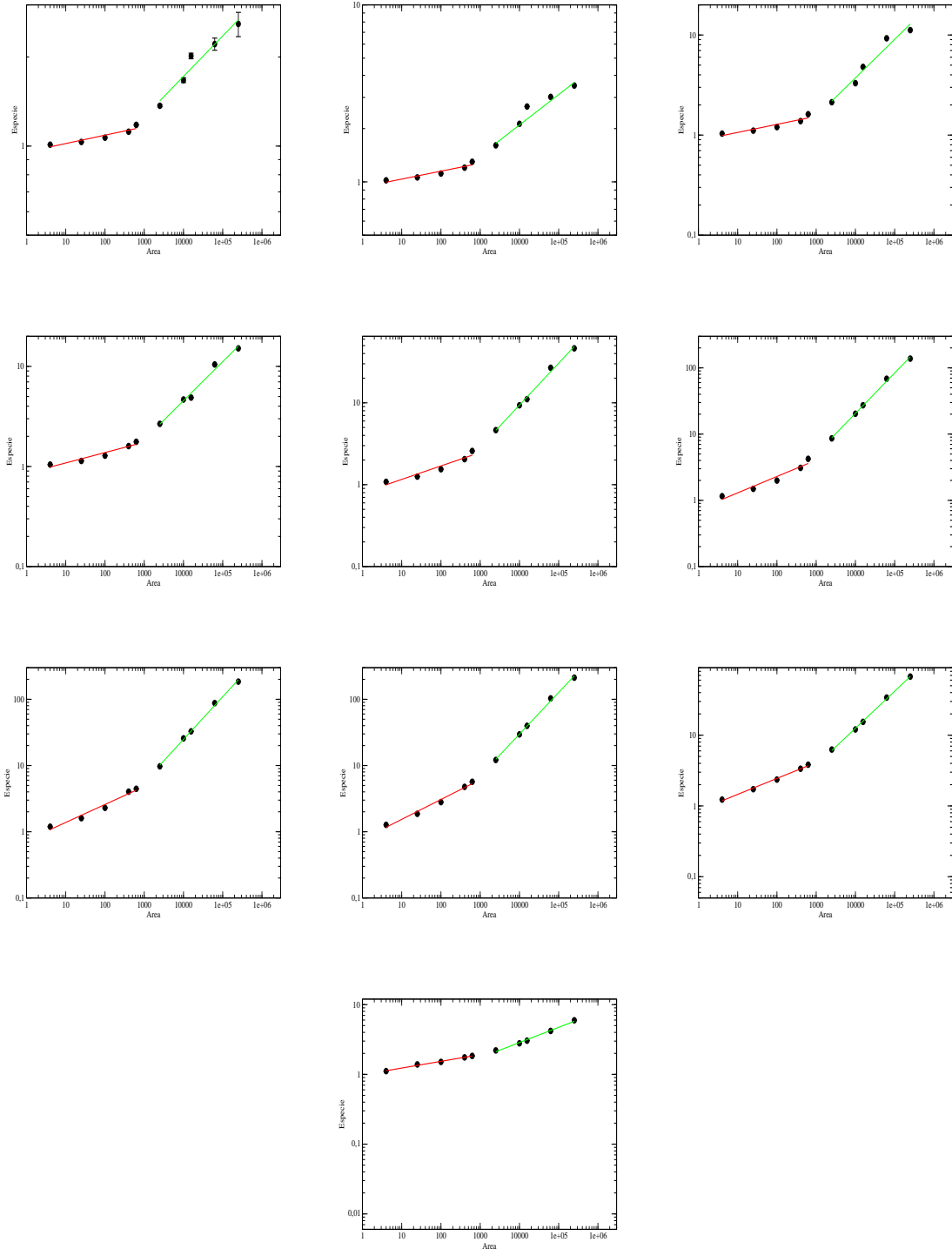
### 3.2 Relação Espécie-Área

A relação espécie-área é de fundamental importância para o entendimento dos padrões de biodiversidade e é de crítica importância para a predição de espécies em extinção em todo o mundo [9]. Vamos observar o comportamento das espécies em função do aumento da área.

Contamos o número de espécies sobreviventes até  $1 \times 10^6$  passos de tempo, competindo por 10 recursos limitantes. Para isso subdividimos uma rede com área  $A = 250000$  em sub-redes de áreas 4, 16, 25, 100, 400, 625, 2500, 10000 e 62500. Fizemos 50 simulações para cada valor de heterogeneidade e a diversidade é obtida tomando-se a média de todas as realizações. Ao calcularmos a diversidade na rede observamos um comportamento similar a uma clássica lei de potência que é dada na forma de  $S \sim A^z$ , onde  $S$  representa o número de espécies,  $A$  representa a área e  $z$  é o expoente. Quando plotamos o  $(\log S \times \log A)$  obtemos como boa aproximação uma relação linear [10].

Na figura (3.8) notamos dois regimes em lei de potência para áreas grandes e áreas pequenas. Percebemos que os valores do expoente  $z$  para áreas pequenas é sempre menor que os obtidos para áreas grandes. Também observamos o crescimento de  $z$  com o número de habitats, tanto para áreas grandes como para áreas pequenas.

Como mencionamos acima o expoente  $z$  cresce com o número de habitats. Porém é notado um declínio em seu valor quando os habitats começam a ficar muito pequenos (ver tabela 2.1). Esse resultado fica evidente, quando observamos uma notória diminuição da inclinação da reta a partir de 10000 regiões (figura 3.8). Isso se deve ao fato das sub-áreas ficarem muito pequenas, não permitindo a coexistência de muitas espécies, sobrevivendo apenas aquelas de melhor adaptabilidade.



**Figura 3.8** Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.

**Tabela 3.1** Valores do expoente z para uma área subdividida , utilizando 10 recursos

Número de habitats	Expoente z para 1ª lei	Expoente z para 2ª lei
homogêneo	$0.0283 \pm 0.0059$	$0.1383 \pm 0.0187$
4 habitats	$0.0446 \pm 0.0086$	$0.1166 \pm 0.0109$
16 habitats	$0.0805 \pm 0.0178$	$0.3637 \pm 0.0145$
25 habitats	$0.1035 \pm 0.0167$	$0.3895 \pm 0.0274$
100 habitats	$0.1646 \pm 0.0265$	$0.5123 \pm 0.0225$
400 habitats	$0.2472 \pm 0.0362$	$0.6104 \pm 0.0178$
625 habitats	$0.2714 \pm 0.0284$	$0.6441 \pm 0.0194$
2500 habitats	$0.2997 \pm 0.0229$	$0.6294 \pm 0.0185$
10000 habitats	$0.2255 \pm 0.0102$	$0.5235 \pm 0.0113$
62500 habitats	$0.0963 \pm 0.0054$	$0.2180 \pm 0.0115$

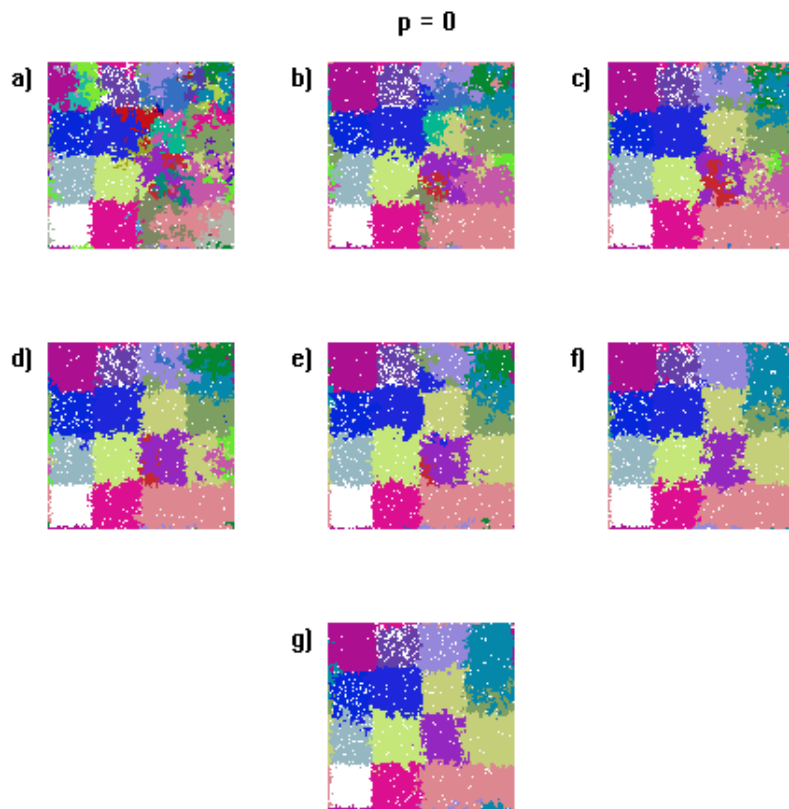


### 3.3 Evolução das Espécies na Rede

Na figura (3.9) apresentamos a evolução no tempo uma rede de área 10000 composta de 16 regiões com inicialmente 1000 espécies competindo por 10 recursos. Na figura cada cor represente uma espécie e a cor branca um espaço vazio.

Podemos perceber que a medida que o tempo passa, as espécies vão formando pequenas ilhas de modo a formarem um bloqueio de penetração em sua área delimitada, sendo assim elas podem coexistir com outras espécies de *fitness* diferente. Observamos que várias espécies que não conseguiram sobreviver a dinâmica . Podemos explicar isso, pensando que tais populações tiveram uma baixa adaptabilidade para os recursos limitantes que foram inseridos na rede. Então quando competiram com espécies de maior *fitness*, foram extintas.

Ao observarmos a evolução , também fica claro na figura desde o início uma grande área branca que representa que aquela fração da rede não foi ocupada por nenhuma espécie. Naquela região, havia uma pequena quantidade de recursos, assim as espécies não conseguiram sobreviver com essa baixa quantidade de recursos limitantes, levando-as a extinção.

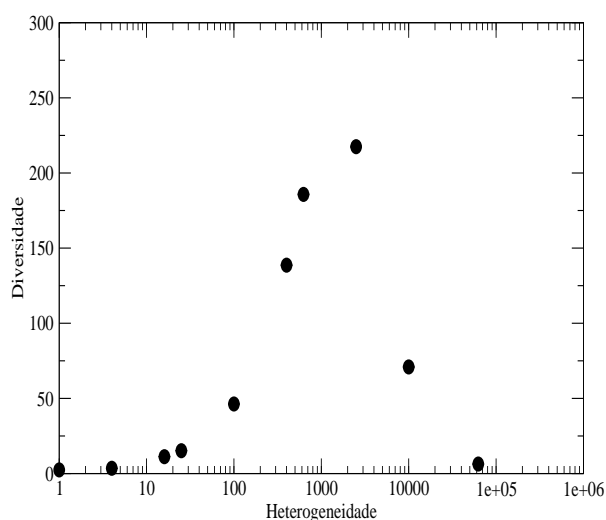


**Figura 3.9** Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats para a) 20000 b) 40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 120000 g) 1000000 passos de tempo.

### 3.4 Relação Diversidade-Heterogeneidade

Nessa seção vamos descrever o comportamento da relação entre a diversidade e heterogeneidade da rede. Para realizar essa simulação utilizamos uma rede de área 250000 com 1000 espécies competindo por 10 recursos limitantes. Na figura (3.10) observamos que o número de espécies cresce inicialmente com o aumento da heterogeneidade na rede, chegando a um valor máximo, após esse valor, ou seja quando o número de regiões se torna muito grande, a diversidade decresce, caracterizando uma relação unimodal.

É importante observarmos que a medida que aumentamos a diversidade a população começa a decrescer quando a área das sub-regiões se torna muito pequena, gerando uma diminuição das subpopulações, tornando-as mais suscetíveis à extinção



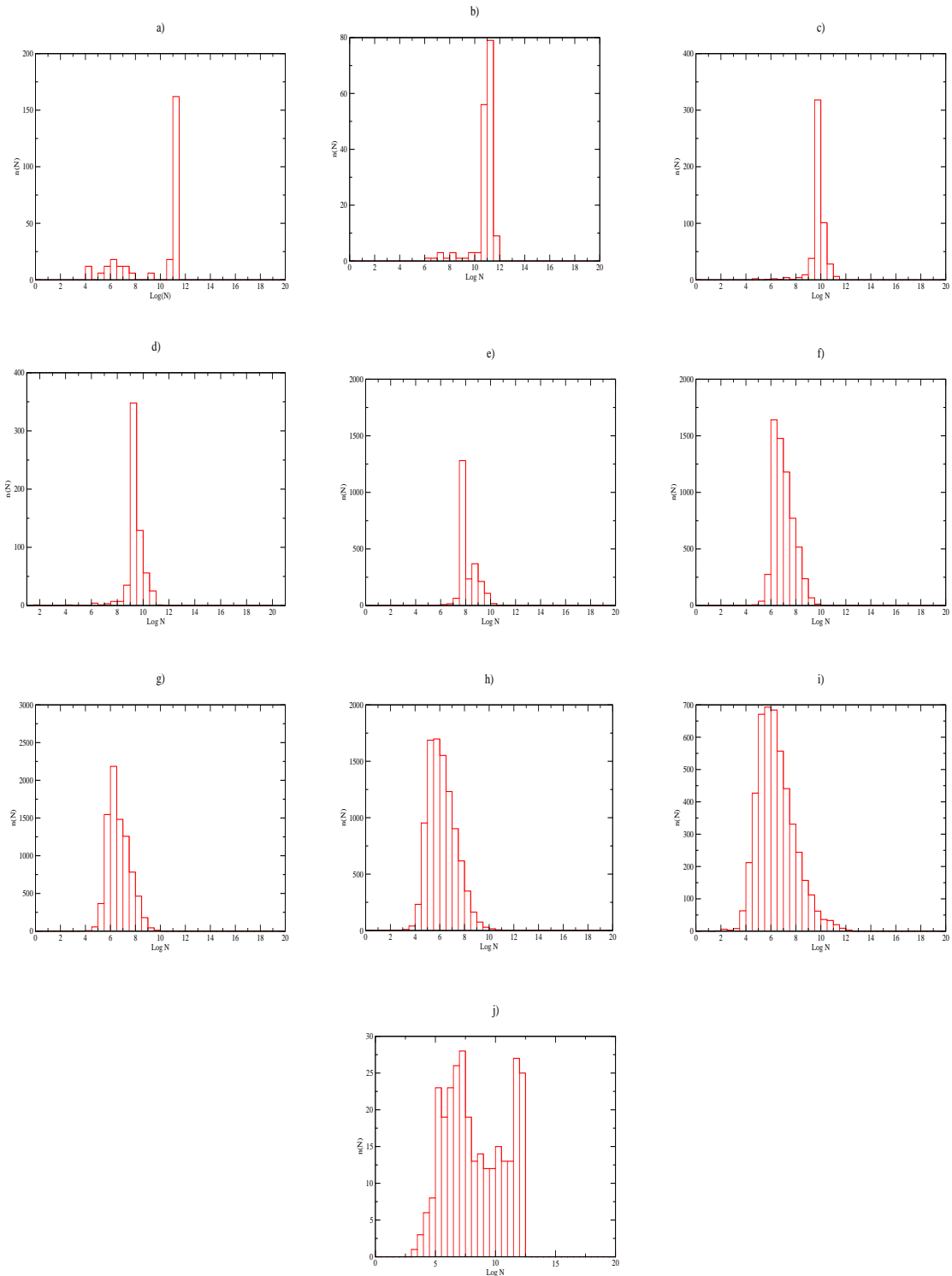
**Figura 3.10** Diversidade como função da heterogeneidade para  $L=500$  e 10 recursos

### 3.5 Diagrama de abundância

Apresentamos a distribuição de abundância da população para de tamanho  $L=500$  , onde as espécies competem por 10 recursos. Podemos perceber na figura (3.11) uma relação entre o valor da heterogeneidade e a distribuição de tamanho das populações. Observamos espécies com populações grandes até um determinado valor de subdivisões da rede, caracterizando uma relação unimodal. Entretanto a medida que aumentamos a heterogeneidade o tamanho das populações diminui.

Notamos que as espécies com tamanho grande de população, aparecem quando o número de habitats é pequeno. Como citamos acima o aumento das subdivisões causa a formação de várias sub áreas de tamanhos menores,formam-se ilhas de espécies de tamanho inferior, possibilitando a coexistência entre um maior número de espécies.

Quando a heterogeneidade é muito grande também percebemos a formação de um segundo pico com espécies de população grande, acabando com a relação unimodal [11].



**Figura 3.11** Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$  em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos em redes com (a)1 (b) 4, (c) 16, (d) 25 , (f) 100 , (e)400, (g) 625 (h) 2500, (i) 10000, (j)62500 habitats .

## Modelagem em Habitats Fragmentados

Nos últimos tempos as ameaças aos habitats naturais tem se intensificado, seja de forma direta ou indireta. Um dos maiores sujeitos dessa destruição tem sido o homem, movido pela ânsia de ocupação do espaço , sendo por queimadas , construções.

Neste capítulo iremos estudar por meio de simulações computacionais o impacto sobre a biodiversidade, devido a destruição de seus habitats naturais. Para isso iremos investigar o modelo do capítulo anterior usando a fragmentação de habitats com o objetivo de simular alguns habitats que sofreram destruição.

Assim como no capítulo anterior a rede é composta de uma área  $A = L \times L$  composto por  $N$  sítios , onde cada sítio é identificado por um número inteiro. Em seguida alguns são sorteados e marcados como sítios que não poderão ser colonizados. O número de sítios que não poderão ser colonizados será  $Nxp$  , onde  $p$  é uma proporção pré-definida. Assim a área habitável com a fragmentação será expressa por  $A = (1 - p).(L \times L)$  . Além disso cada sítio será composto por uma quantidade  $n$  de recursos disponíveis para aquela região. Os recursos também são obtidos por meio de uma distribuição uniforme entre 0 e 1 e de forma heterogênea como anteriormente. Aos sítios não colonizáveis atribuímos quantidade de recursos igual a zero (figura 4.1)

1	2	3	4
5	6	7	8
9	10	11	12
13	14	15	16

**Figura 4.1** Rede fragmentada composto de  $A = (1 - p).(4 \times 4)$  sítios e  $p = 25\%$ .

Para cada sítio define-se como vizinho aqueles que têm pelo menos uma fronteira em comum. Devido à fragmentação da rede, nem sempre todos os vizinhos são colonizáveis.

Introduzimos 1000 espécies na rede, que são caracterizadas por um conjunto de  $n$  constantes de meia saturação  $K_{ji}$ . O processo é iniciado sorteando um sítio entre 1 e  $N$  que corresponde ao sítio que dará início à dinâmica; caso o sítio sorteado seja não colonizável outro número é sorteado. Estando o sítio disponível para a colonização identificamos os quatro vizinhos mais próximos, caso nenhum dos vizinhos esteja desocupado ou não possa ser colonizado, o indivíduo que ocupa o sítio sorteado não poderá se reproduzir. Havendo vizinhos desocupados a espécie se reproduzirá com probabilidade  $f_i$  e sua prole ocupará um dos vizinhos aleatoriamente. Aos indivíduos atribuímos uma taxa de morte  $m$ .

Para o cálculo da taxa de reprodução das espécies utilizamos como probabilidade  $f_i$  a função dada por:

$$f_i = \min\left(\frac{R_1}{K_{1i} + R_1}, \frac{R_2}{K_{2i} + R_2}, \dots, \frac{R_n}{K_{ni} + R_n}\right), \quad (4.1)$$

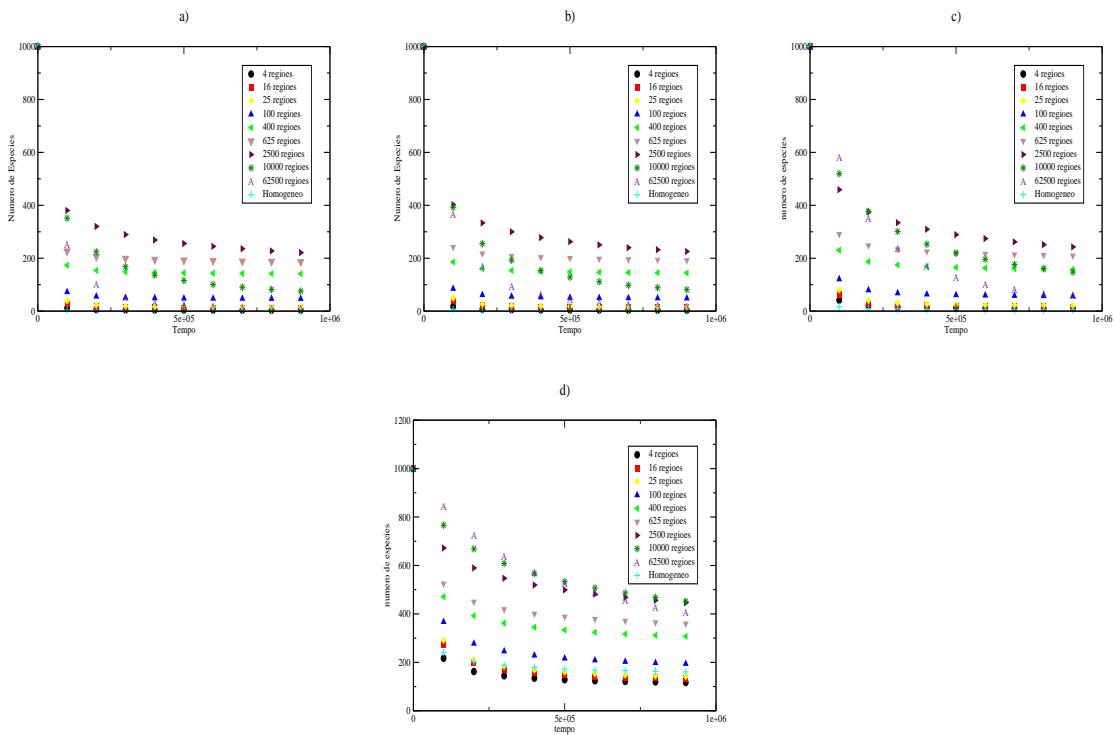
onde  $R_j$  denota a disponibilidade do Recurso  $j$ .  $K_{ji}$  é a constante de meia saturação.

Um passo de tempo corresponde a visitar todos os sítios.

## 4.1 Análise para diferentes graus de heterogeneidade

Na figura (4.2) apresentamos o comportamento do número de espécies no tempo para sistemas com  $L=500$  em que espécies competem por 10 recursos, onde 5%, 15%, 25% e 35% dos sítios não são colonizáveis. Assim como no capítulo anterior percebemos que até um certo limite do aumento da heterogeneidade há um crescimento do número de espécies e quando o número de subdivisões da rede fica muito grande e o espaço de cada habitat conseqüentemente se reduz, inicia-se uma diminuição no número de espécies.

Entretanto, podemos perceber que com o aumento da probabilidade de fragmentação há um aumento do número de espécies sobreviventes no último passo de tempo para todos os casos. Nesse capítulo, um dos nossos objetivos será buscar respostas mais claras para esse resultado.



**Figura 4.2** Gráfico do número médio de espécies em função do tempo para diferentes graus de heterogeneidade para  $L=500$  com probabilidade de fragmentação de a) 5% b) 15% c) 25% d) 35%.

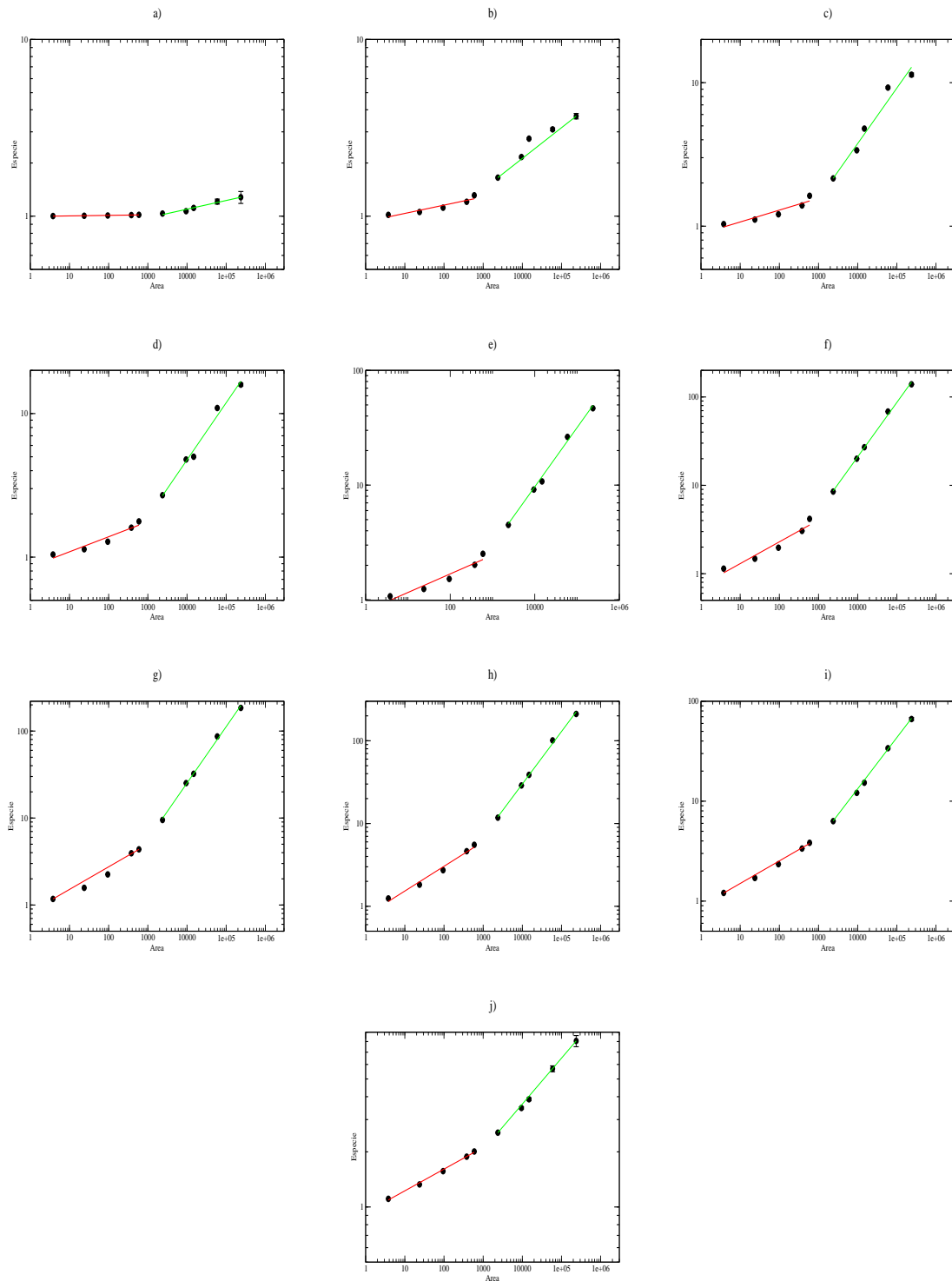
## 4.2 Relação espécie Área

Com o objetivo de obter a relação entre a diversidade e a área com a fragmentação, subdividimos uma rede de área  $A = (1 - p) \times 250000$ , onde  $p$  é a probabilidade de fragmentação, em sub-redes com  $A_s = 1, 4, 16, 25, 100, 400, 625, 2500, 10000$  e 62500 regiões. A diversidade foi obtida tomando a média para cada sub-rede. Para cada valor de heterogeneidade, obtivemos a relação entre a diversidade e a área utilizando 50 simulações. Os resultados são apresentados na figura (4.3). Assim como no capítulo anterior, observamos duas regiões em lei de potência, sendo uma para áreas pequenas e outra para áreas grandes. Notamos que o expoente  $z$  para a lei de potência  $S \sim A^z$  é sempre menor para áreas pequenas comparando com os obtidos para áreas grandes.

Notamos que os expoentes crescem com a heterogeneidade até o limite em que as sub-áreas ficam muito pequenas, assim eles começam a decrescer. Então até esse limite a reta aumenta sua inclinação.



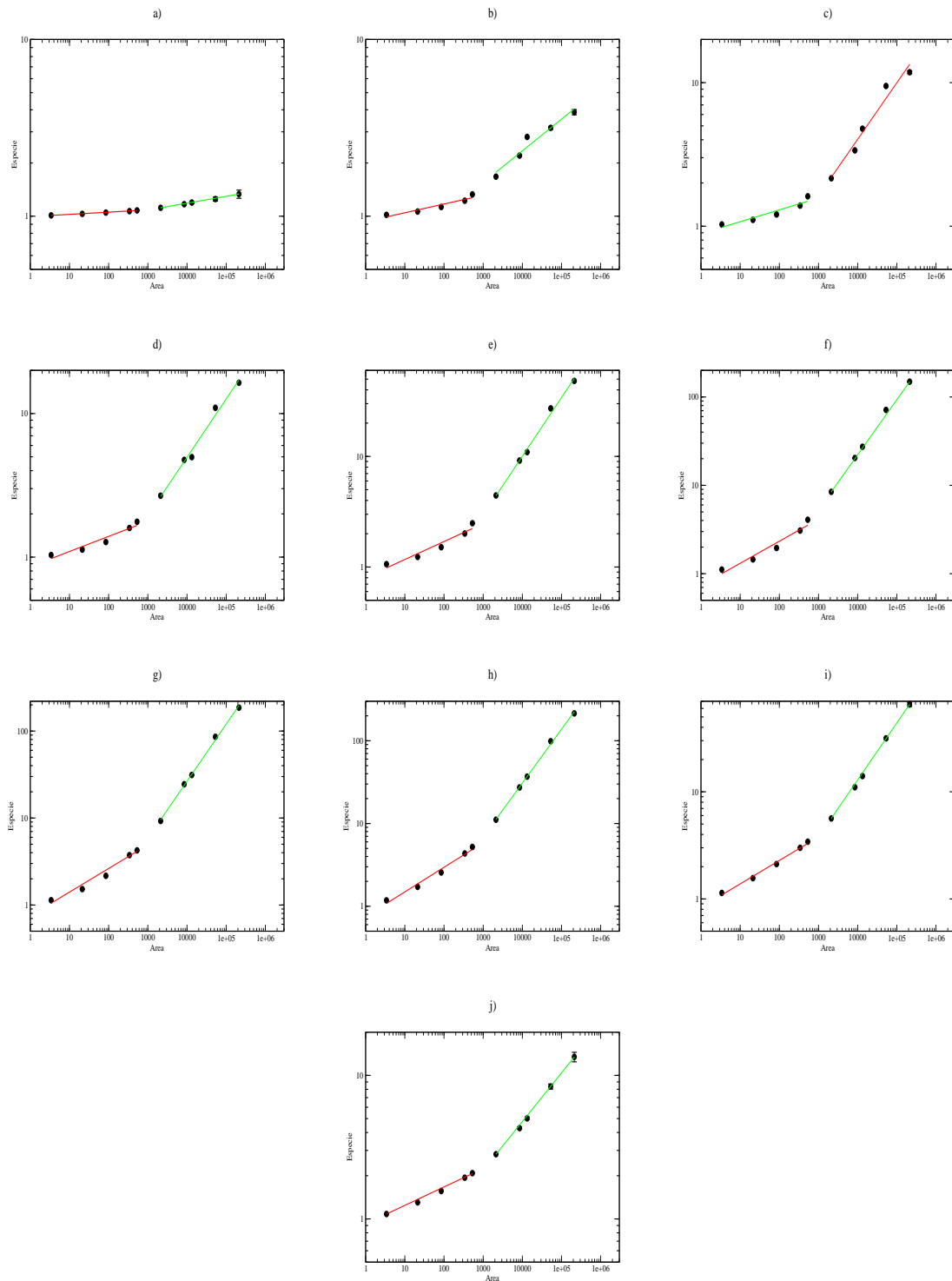
Observamos um comportamento diferente para o caso da rede homogênea. Quando a fragmentação é pequena, o expoente  $z$  se aproxima de zero tanto para a 1ª lei como para a 2ª lei de potência. Entretanto quando a fragmentação chega a 25%, estado que os sítios destruídos começam a se aglomerar, percebemos um comportamento similar para áreas pequenas, mas para áreas grandes há um crescimento rápido no número de espécies. Para o caso em que a rede está 35% fragmentada, percebemos um comportamento similar ao anterior, (ver tabela 4.4) e fica claro a tendência do aumento de  $z$  para áreas grandes com a fragmentação.



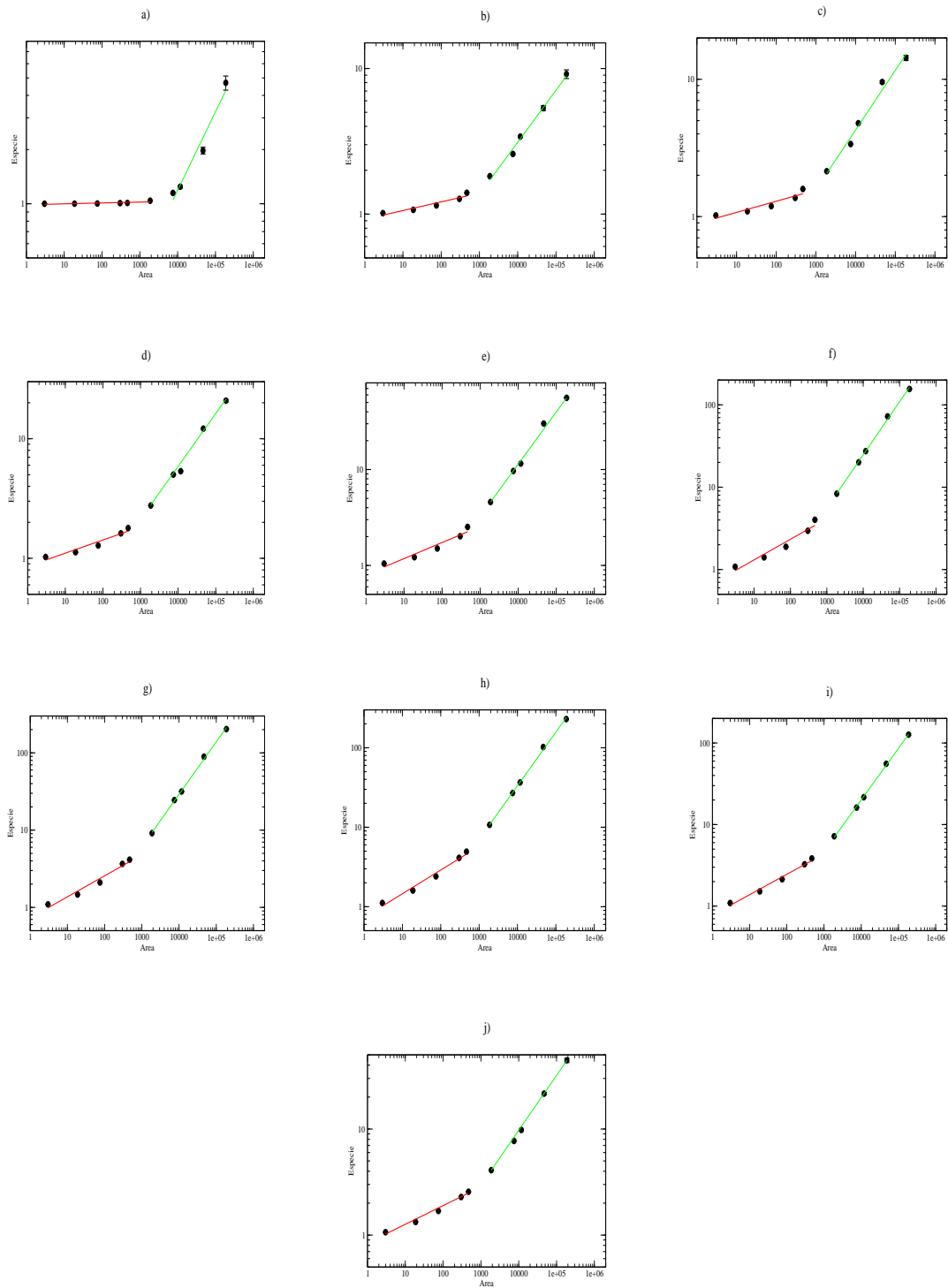
**Figura 4.3** Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 5% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.

**Tabela 4.1** Valores do expoente z para uma área subdividida com 5% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.

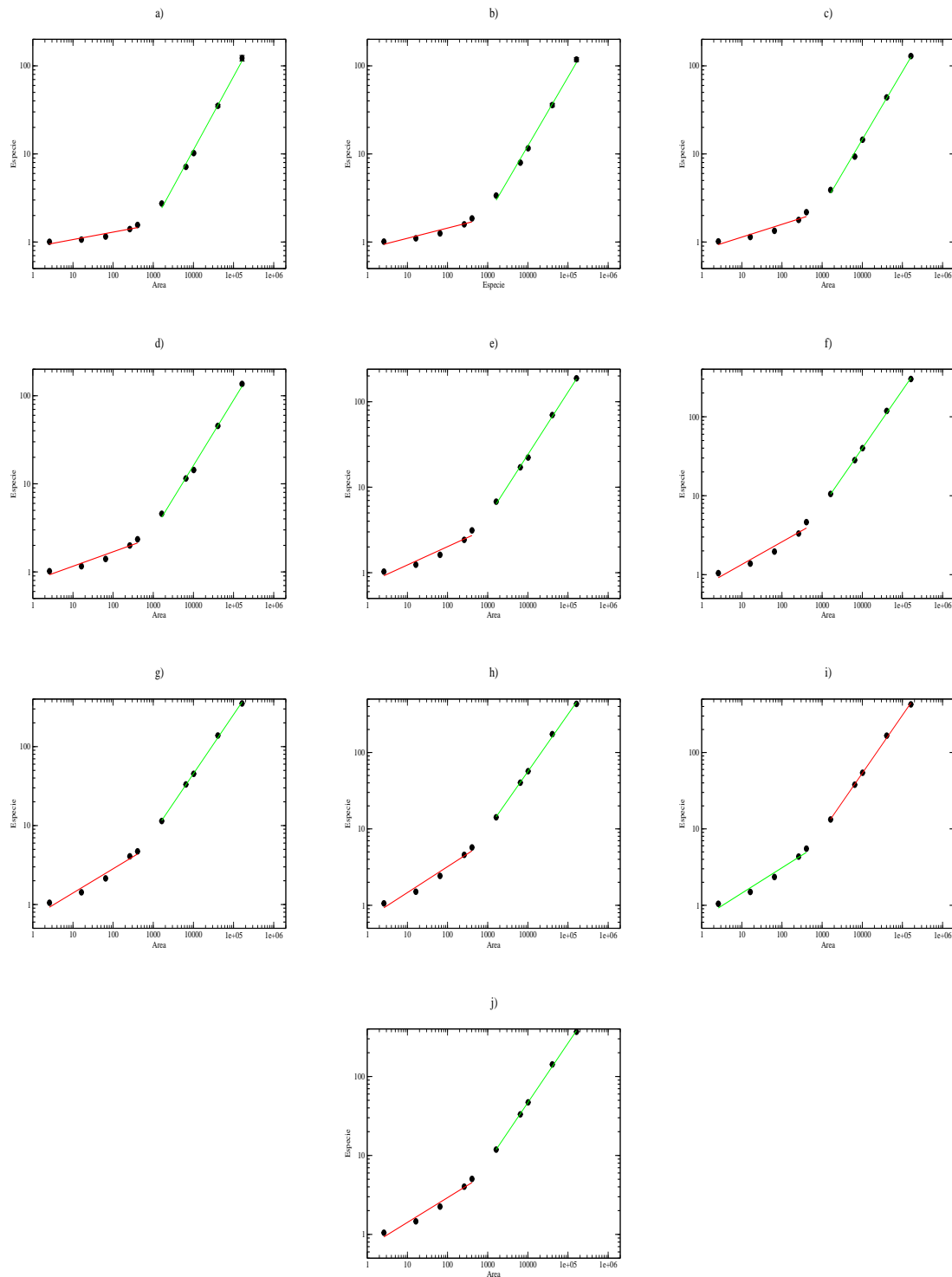
Número de habitats	Expoente z para 1ª lei	Expoente z para 2ª lei
homogêneo	0.0030±0.0004	0.0049±0.0005
4 habitats	0.0047±0.0009	0.1729±0.0026
16 habitats	0.0826±0.0172	0.3842±0.0044
25 habitats	0.1048±0.0791	0.3980±0.0285
100 habitats	0.1619±0.0259	0.5204±0.0216
400 habitats	0.2464±0.0358	0.6156±0.0174
625 habitats	0.2688±0.0282	0.6486±0.0190
2500 habitats	0.2987±0.0230	0.6342±0.0173
10000 habitats	0.2259±0.0006	0.5130±0.0008
62500 habitats	0.1164±0.0024	0.2503±0.0009



**Figura 4.4** Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 15% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.



**Figura 4.5** Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 25% de sítios não colonizáveis e redes com (a)1, (b) 4, (c) 16 , (d) 25 , (e)100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i)10000, (j)62500 habitats .



**Figura 4.6** Diversidade como função da área para competição por 10 recursos em habitats com 35% de sítios não colonizáveis e redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.

**Tabela 4.2** Valores do expoente z para uma área subdividida com 15% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.

Número de habitats	Expoente z para 1ª lei	Expoente z para 2ª lei
homogêneo	$0.0012 \pm 0.0007$	$0.0039 \pm 0.0042$
4 habitats	$0.0049 \pm 0.0009$	$0.1794 \pm 0.0025$
16 habitats	$0.0827 \pm 0.0166$	$0.3936 \pm 0.0044$
25 habitats	$0.1068 \pm 0.0152$	$0.4063 \pm 0.0277$
100 habitats	$0.1623 \pm 0.0250$	$0.5305 \pm 0.0227$
400 habitats	$0.2497 \pm 0.0337$	$0.6233 \pm 0.0347$
625 habitats	$0.2714 \pm 0.0259$	$0.6566 \pm 0.0181$
2500 habitats	$0.2971 \pm 0.0237$	$0.6568 \pm 0.0154$
10000 habitats	$0.2187 \pm 0.0115$	$0.5323 \pm 0.0022$
62500 habitats	$0.1284 \pm 0.0028$	$0.3389 \pm 0.0013$

**Tabela 4.3** Valores do expoente  $z$  para uma área subdividida com 25% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.

Número de habitats	Expoente $z$ para 1ª lei	Expoente $z$ para 2ª lei
homogêneo	$0.0050 \pm 0.0020$	$0.4360 \pm 0.0599$
4 habitats	$0.0599 \pm 0.0109$	$0.3570 \pm 0.0218$
16 habitats	$0.0811 \pm 0.0166$	$0.4339 \pm 0.0380$
25 habitats	$0.1100 \pm 0.0172$	$0.4423 \pm 0.0164$
100 habitats	$0.1676 \pm 0.0262$	$0.5436 \pm 0.0201$
400 habitats	$0.2507 \pm 0.0355$	$0.6446 \pm 0.0156$
625 habitats	$0.2719 \pm 0.0288$	$0.6743 \pm 0.0154$
2500 habitats	$0.2980 \pm 0.0251$	$0.6788 \pm 0.0156$
10000 habitats	$0.2502 \pm 0.0182$	$0.6314 \pm 0.0013$
62500 habitats	$0.1760 \pm 0.0134$	$0.5174 \pm 0.0010$



**Tabela 4.4** Valores do expoente z para uma área subdividida com 35% de sítios não colonizáveis , utilizando 10 recursos.

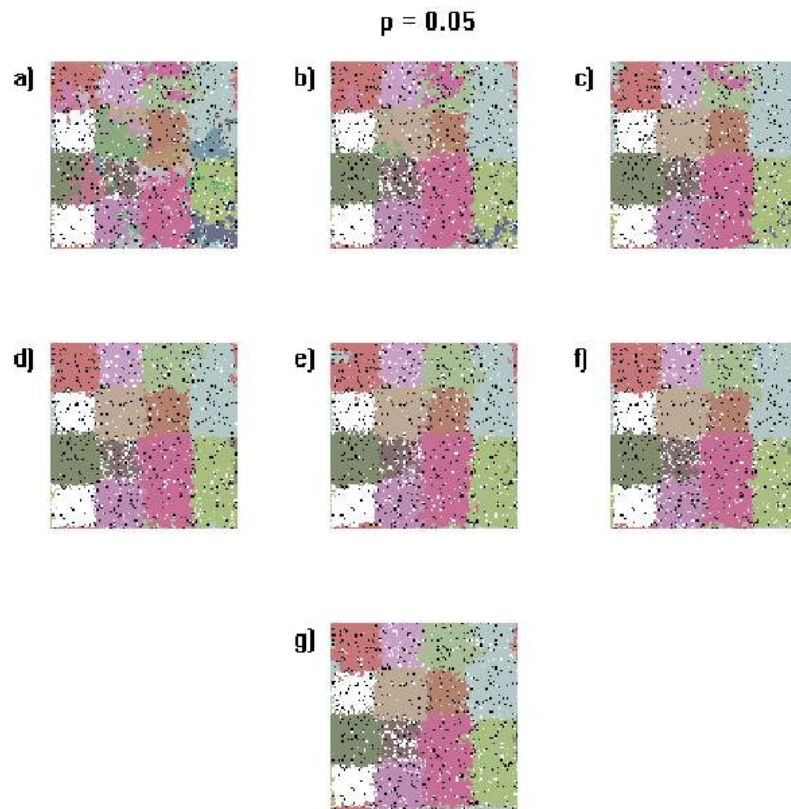
Número de habitats	Expoente z para 1ª lei	Expoente z para 2ª lei
homogêneo	0.0847±0.0017	0.8350±0.0306
4 habitats	0.1160±0.0217	0.7817±0.0316
16 habitats	0.1453±0.0266	0.7723±0.0239
25 habitats	0.1644±0.0272	0.7435±0.0277
100 habitats	0.2144±0.0332	0.7312±0.0197
400 habitats	0.2866±0.0413	0.7357±0.0119
625 habitats	0.3070±0.0358	0.7496±0.0130
2500 habitats	0.3392±0.0358	0.7499±0.0153
10000 habitats	0.3317±0.0349	0.7602±0.0014
62500 habitats	0.3137±0.0333	0.7529±0.0114

### 4.3 Evolução das espécies na rede

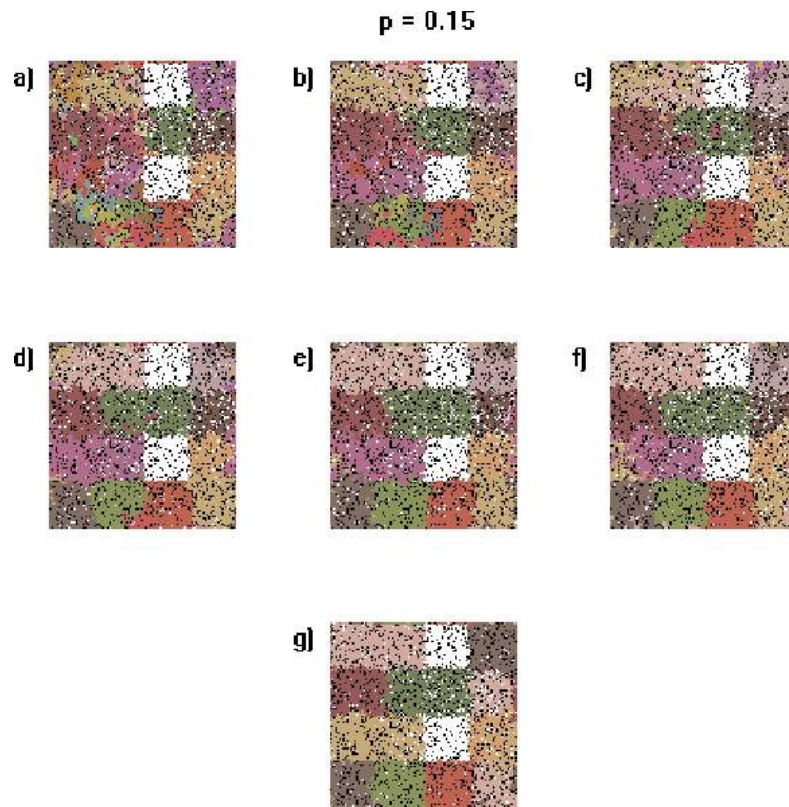
Ao observarmos os resultados para o número de espécies no tempo e relação espécie-área obtidos nesse trabalho, fica claro que à medida que aumentamos a porcentagem de fragmentação da rede, o número de espécies no último passo de tempo aumenta. As figuras (4.7) a (4.10) tem o objetivo de nos mostrar a configuração e arranjo das espécies, à medida que aumentamos a porcentagem de habitats que não podem ser ocupados. Cada cor representa uma espécie, a cor branca representa sítios que não foram ocupados e a cor preta sítios que não são colonizáveis.

As figuras foram obtidas para uma rede  $L=100$  com 1000 espécies inicialmente, competindo por 10 recursos até  $10^6$  passos de tempo para a área com em 16 regiões. Percebemos que, como a distribuição da fragmentação na rede, foi colocada de forma aleatória, a quantidade de lugares não habitáveis, se espalha por todo o espaço, não privilegiando nenhuma área específica.

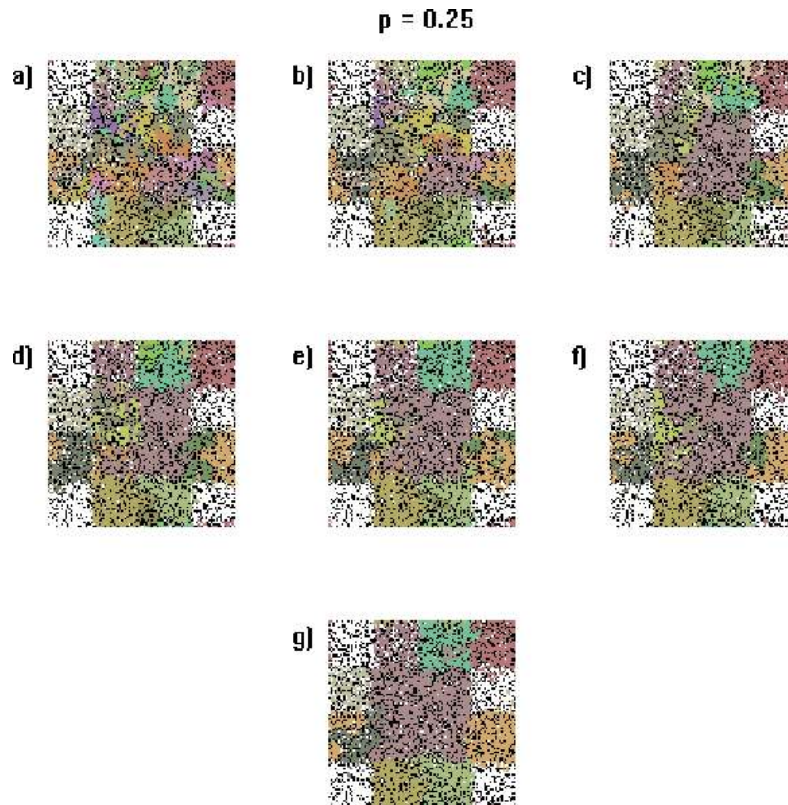
Sendo assim percebemos que o aumento da fragmentação faz com que as espécies fiquem “presas” sem poder sair de uma dada região e também não permite que outras espécies de maior adaptabilidade possam penetrar. Um aumento na probabilidade de fragmentação acarreta uma maior formação de pequenas ilhas que não podem ser penetradas, pois uma maior área será ocupada pelos habitats não ocupáveis, assim a extensão da fragmentação gera um aumento no número de espécies, ou seja, fica mais difícil a competição entre as espécies, já que as ilhas não ocupáveis impedem a locomoção das espécies e a ocupação em certas áreas para a competição.



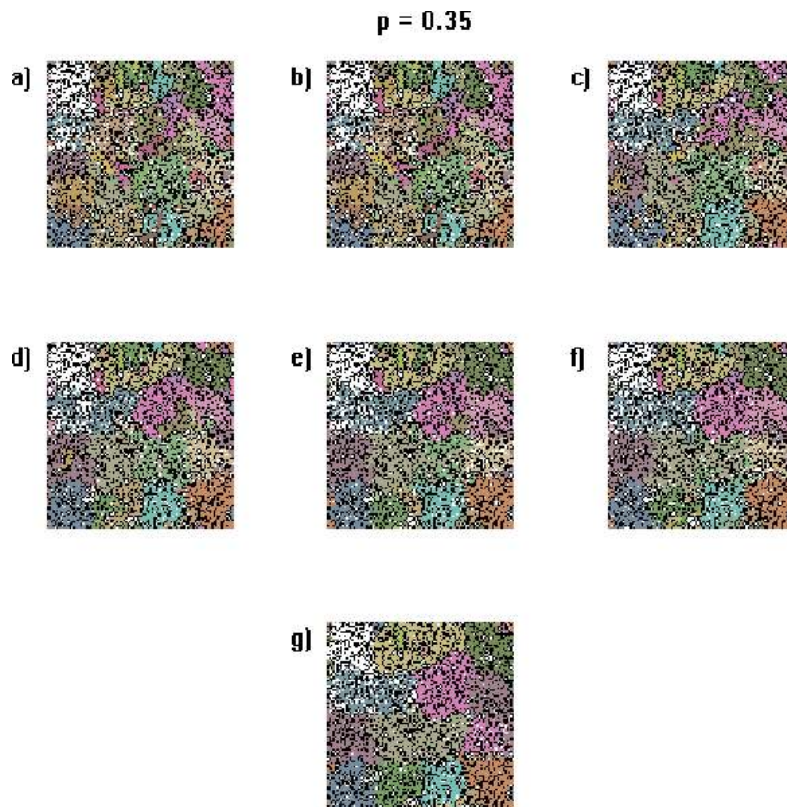
**Figura 4.7** Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats probabilidade de fragmentação de 5% para a) 20000 b)40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g)1000000 passos de tempo.



**Figura 4.8** Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats com probabilidade de fragmentação de 15% para a) 20000 b)40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g)1000000 passos de tempo.



**Figura 4.9** Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats com probabilidade de fragmentação de 25% para a) 20000 b)40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g)1000000 passos de tempo.



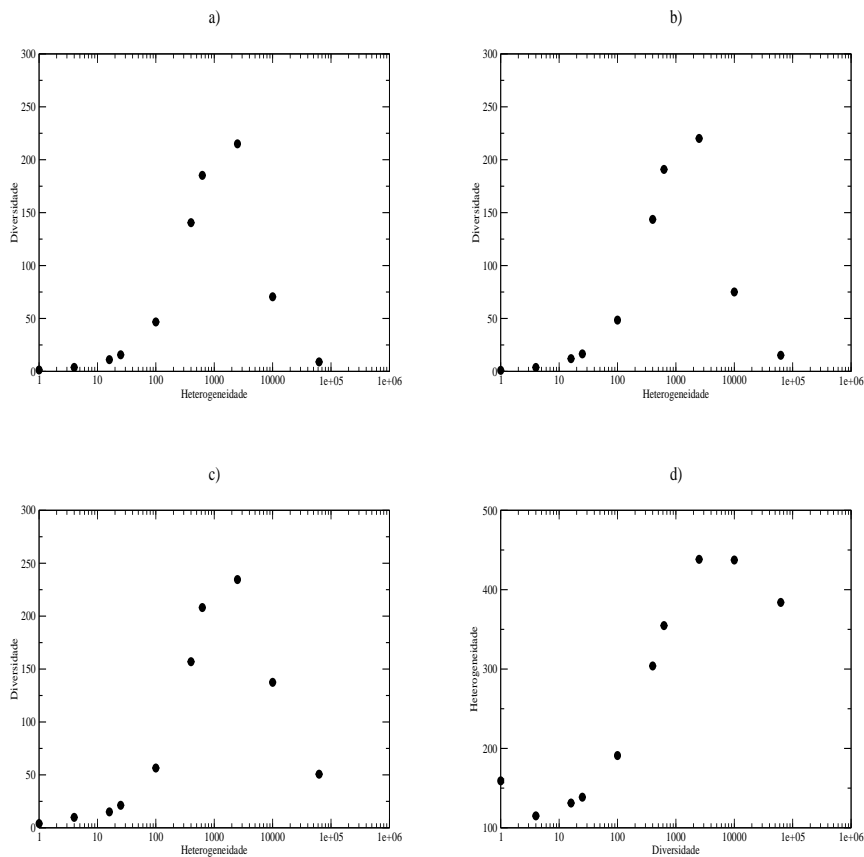
**Figura 4.10** Posicionamento das espécies na rede para 10 recursos em uma rede  $L=100$  com 16 habitats com probabilidade de fragmentação de 35% para a) 20000 b)40000 c) 60000 d) 80000 e) 100000 f) 12000 g)1000000 passos de tempo.

#### 4.4 Relação Diversidade-Heterogeneidade

Vamos apresentar o comportamento da relação entre a diversidade e heterogeneidade do habitat. A figura (4.11) descreve os resultados para 1000 espécies competindo por 10 recursos limitantes em uma área  $A = (1 - p) \times 250000$ , para os casos de fragmentação que foram discutidos nessa dissertação. Assim como no capítulo anterior, para o caso que não há fragmentação, observamos um aumento no número de espécies com a heterogeneidade atingindo um pico, correspondendo a heterogeneidades intermediárias e após esse ponto de diversidade máxima inicia-se um decréscimo do número de espécies para redes com maior heterogeneidade, caracterizando uma relação unimodal.

Foi observado que o decréscimo da diversidade após um certo valor de heterogeneidade,

é obtido devido à uma diminuição na área das sub-regiões, gerando uma queda no tamanho das subpopulações. A figura (4.11) nos mostra que para a rede com grande proporção de sítios não colonizáveis esse comportamento ainda é observado, mas o decréscimo da diversidade com a heterogeneidade é mais lento. Isso ocorre devido a formação de ilhas isoladas que não podem ser ocupados por outras espécies devido a fragmentação, como mencionamos acima.



**Figura 4.11** Diversidade como função da heterogeneidade para  $L=500$  com probabilidade de fragmentação de a) 5% b) 15% c) 25% d) 35%.

## 4.5 Diagrama de abundância

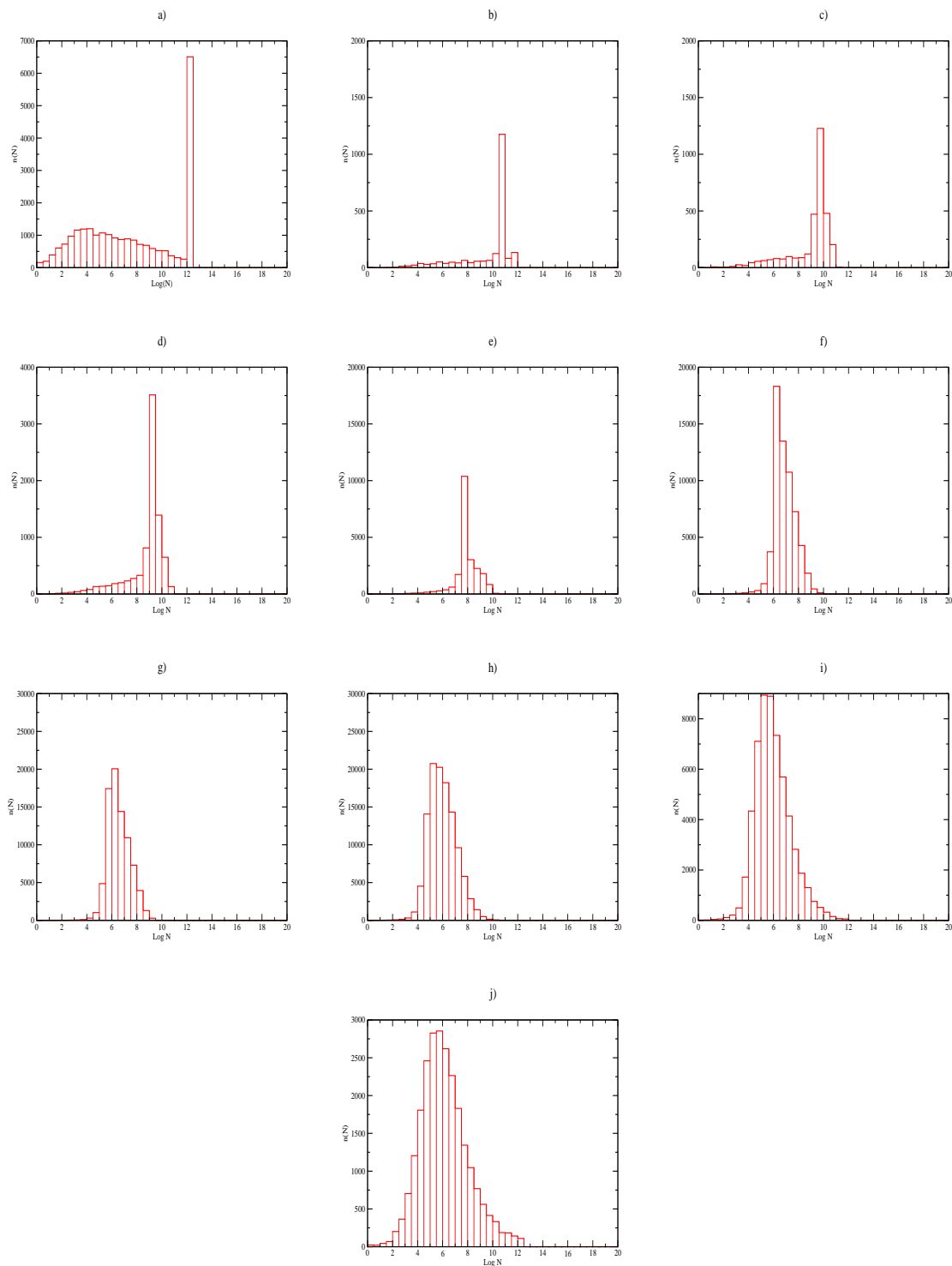
Vamos agora estudar o comportamento da distribuição de abundância para uma rede de área  $A = (1 - p)250000$ , onde as espécies competem por 10 recursos e  $p$  é a probabilidade de sítios não colonizáveis da rede ( veja figuras 4.12 a 4.15). Quando as redes se encontram com 5% e 15% de suas áreas não colonizadas, observamos um pico para espécies com tamanhos de populações grandes até um certo valor de heterogeneidade. Com o aumento das subdivisões na rede esse pico se desloca para a esquerda, ou seja para tamanho de populações menores. Esses resultados são similares aos obtidos no capítulo anterior.

Porém, quando analisamos os casos de 25% e 35% da rede não colonizada, percebemos um comportamento diferente dos encontrados até o momento, pois logo para o caso da rede homogênea notamos que a maior frequência das espécies se dá para as de tamanho pequeno de

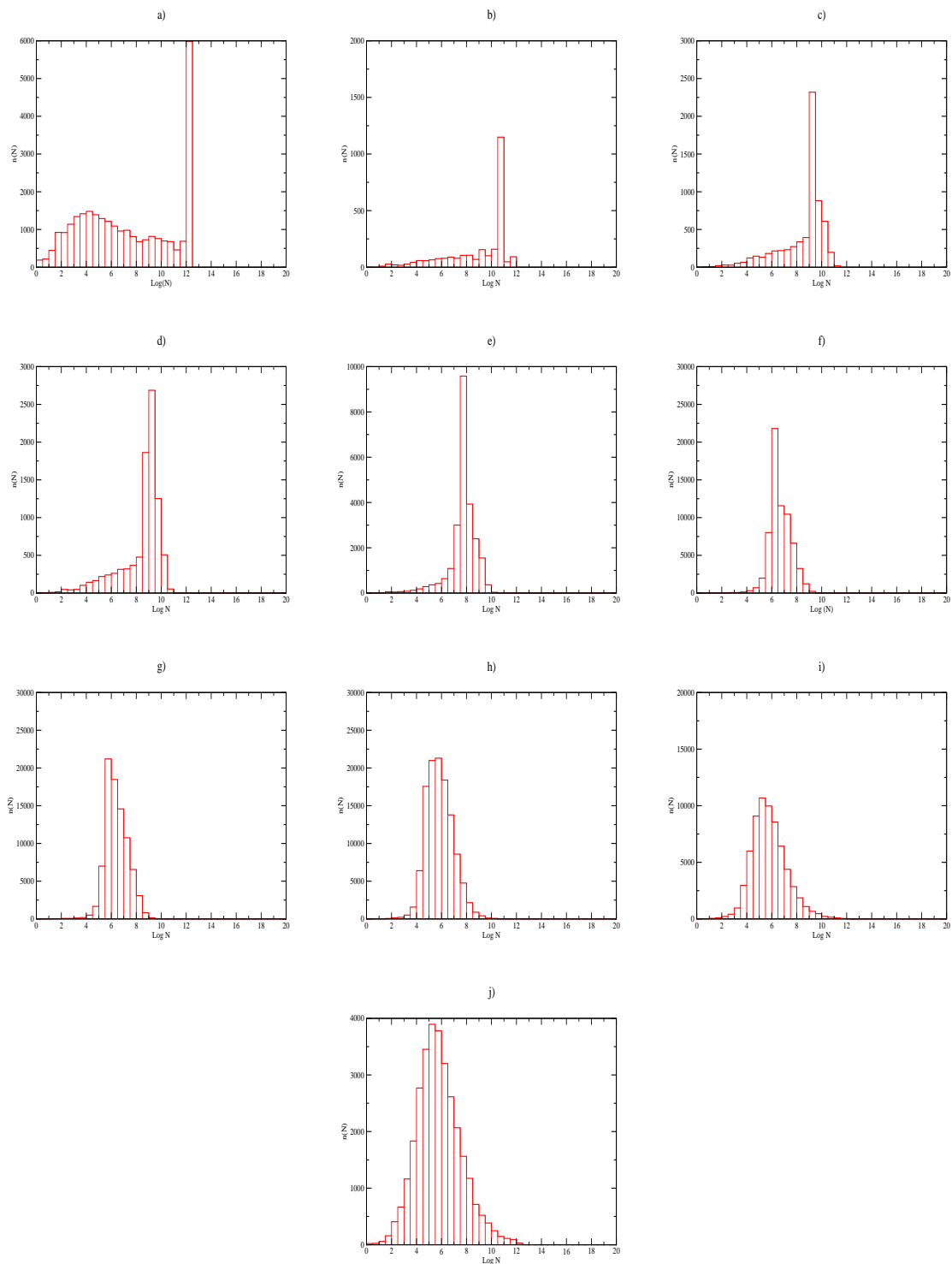


população e existe outro pico de espécies com tamanho elevado de população. Com o aumento da heterogeneidade da rede o pico para espécies de população grande se sobressai em relação ao pico relativo a espécies com tamanho de população pequena, à medida que também se desloca para a esquerda. Para valores grandes de heterogeneidade a distribuição apresenta apenas uma moda para valores intermediários do tamanho da população.

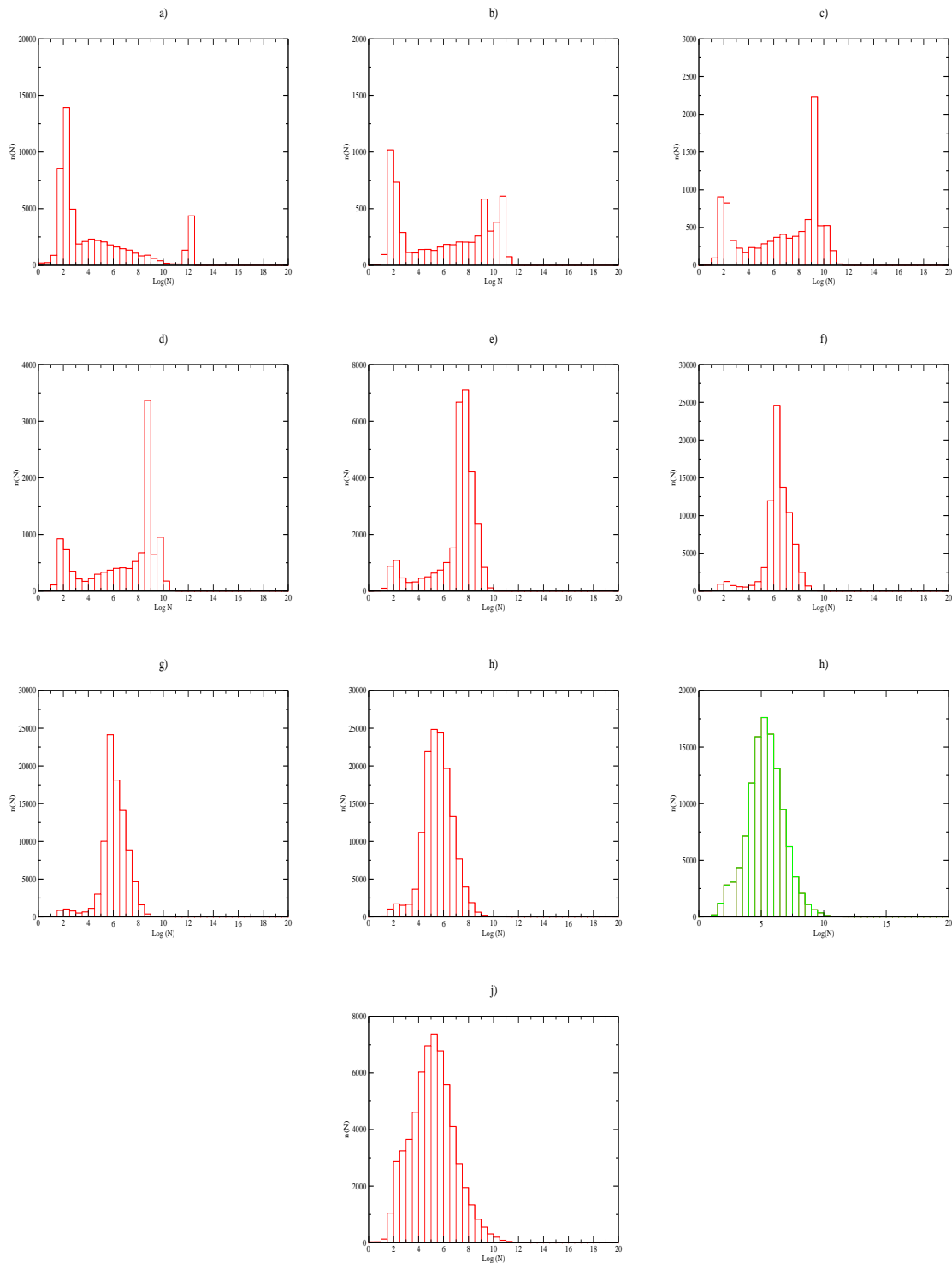
Para entender melhor esse comportamento apresentamos nas figuras (4.16) a (4.25) a configuração da rede após  $1 \times 10^6$  passos de tempo para o caso em que 35% dos sítios não são habitáveis. Verificamos que para uma rede homogênea (figura 4.16) uma única espécie (representada pela cor amarela) ocupa quase todos os sítios habitáveis da rede, enquanto várias outras ocupam pequenos aglomerados. Com o aumento da heterogeneidade, verificamos que o habitat é ocupado quase que inteiramente por uma espécie, mas ainda verificamos muitas espécies com populações pequenas. O tamanho das espécies que dominam os habitats também vai diminuindo com o aumento da heterogeneidade. Quando o número de habitats é muito grande, suas áreas se tornam muito pequenas e espécies com baixo valor adaptativo se tornam alvo fácil para espécies vizinhas com maior taxa de reprodução.



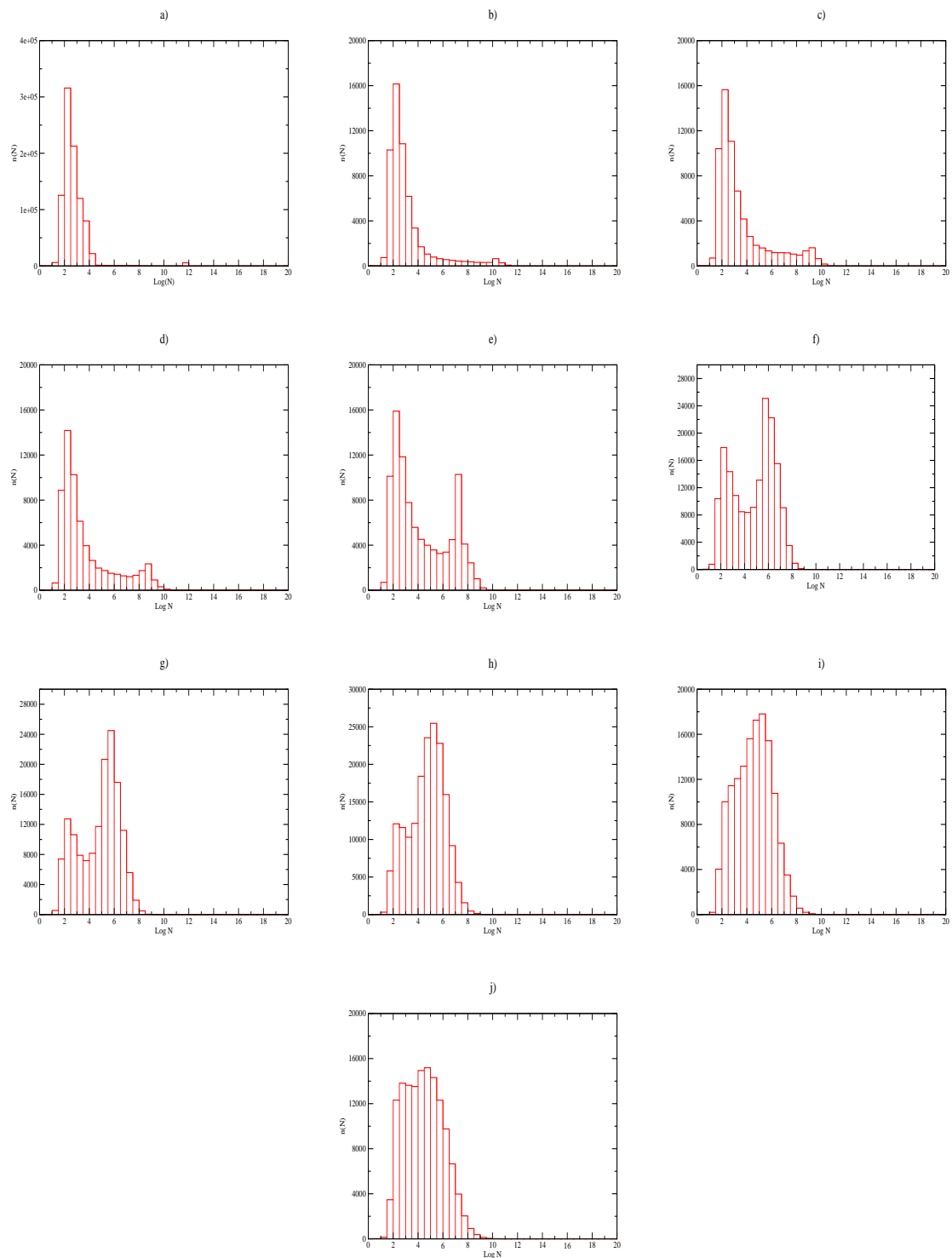
**Figura 4.12** Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 5% para redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.



**Figura 4.13** Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 15% para redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.

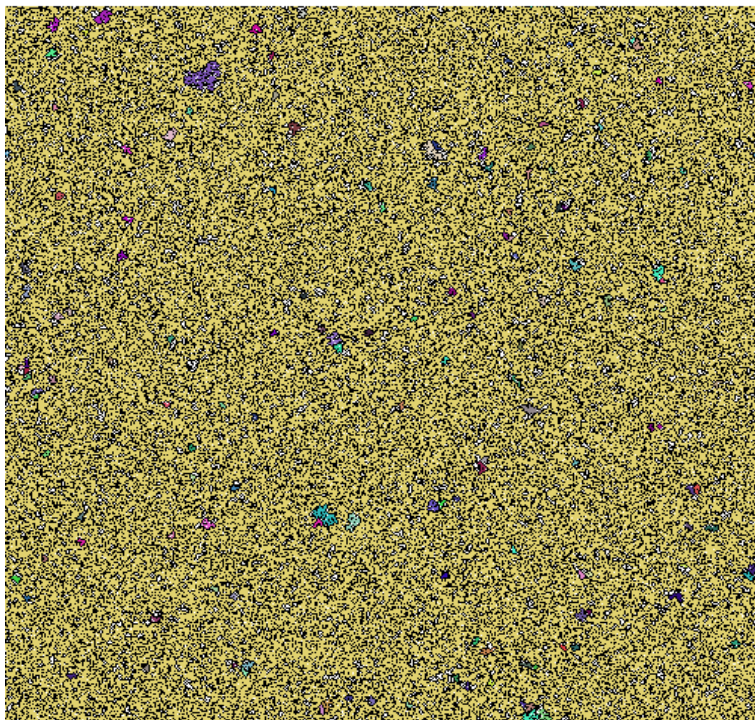


**Figura 4.14** Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 25% para redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400 (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.



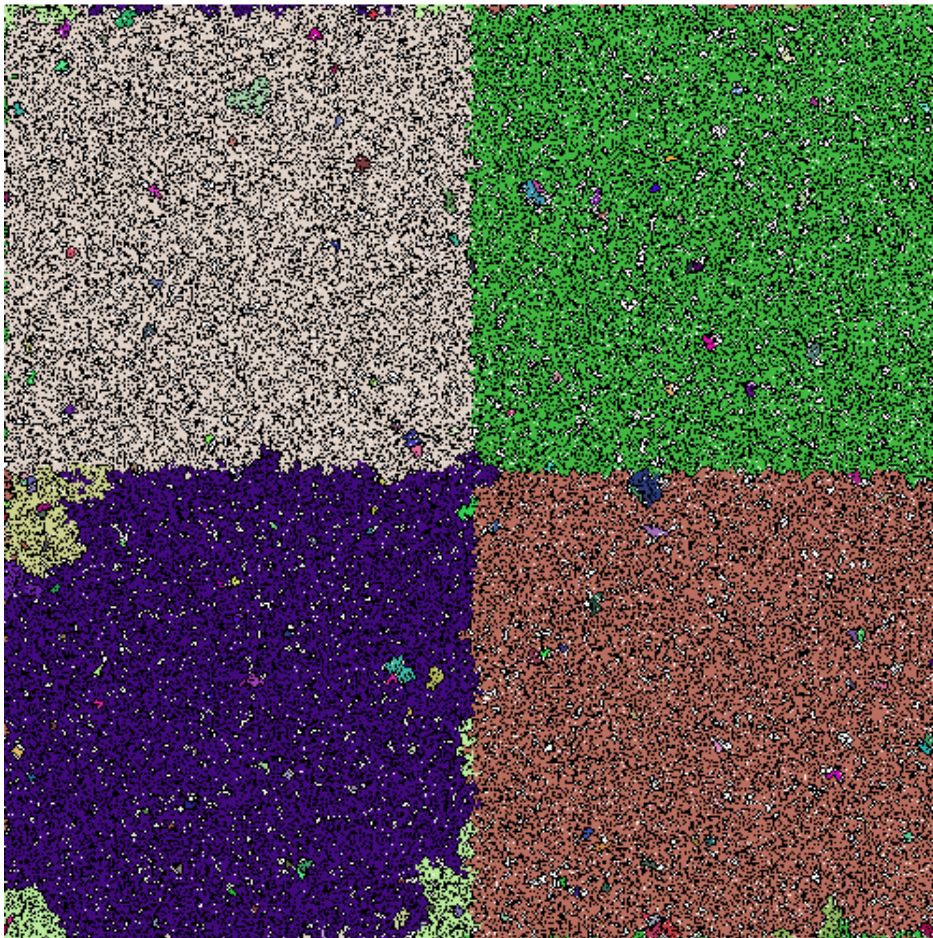
**Figura 4.15** Número de espécies com população de tamanho igual a  $N$ ,  $n(N)$ , em função do  $\log N$  para populações competindo por 10 recursos com probabilidade de fragmentação de 35% para redes com (a) 1, (b) 4, (c) 16, (d) 25, (e) 100, (f) 400, (g) 625, (h) 2500, (i) 10000, (j) 62500 habitats.

Homogêneo



**Figura 4.16** Posicionamento das espécies na rede no o último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , homogênea com probabilidade de fragmentação 35% .

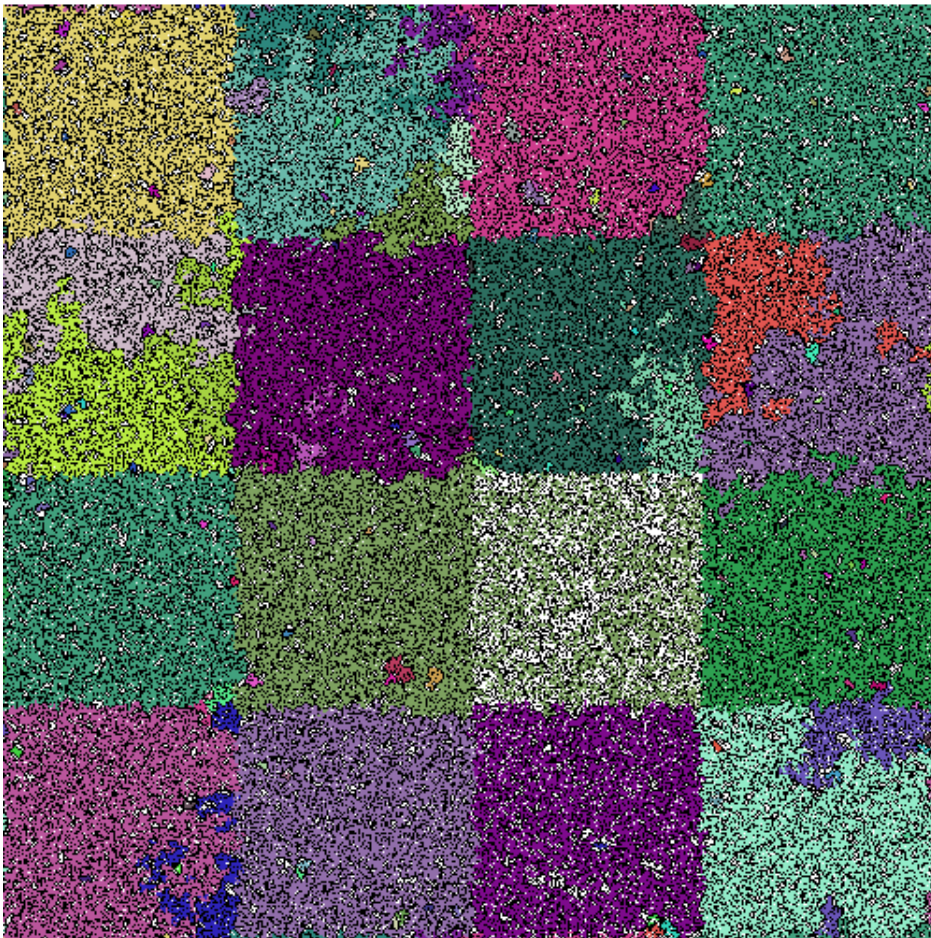
4 regiões



**Figura 4.17** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 4 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.



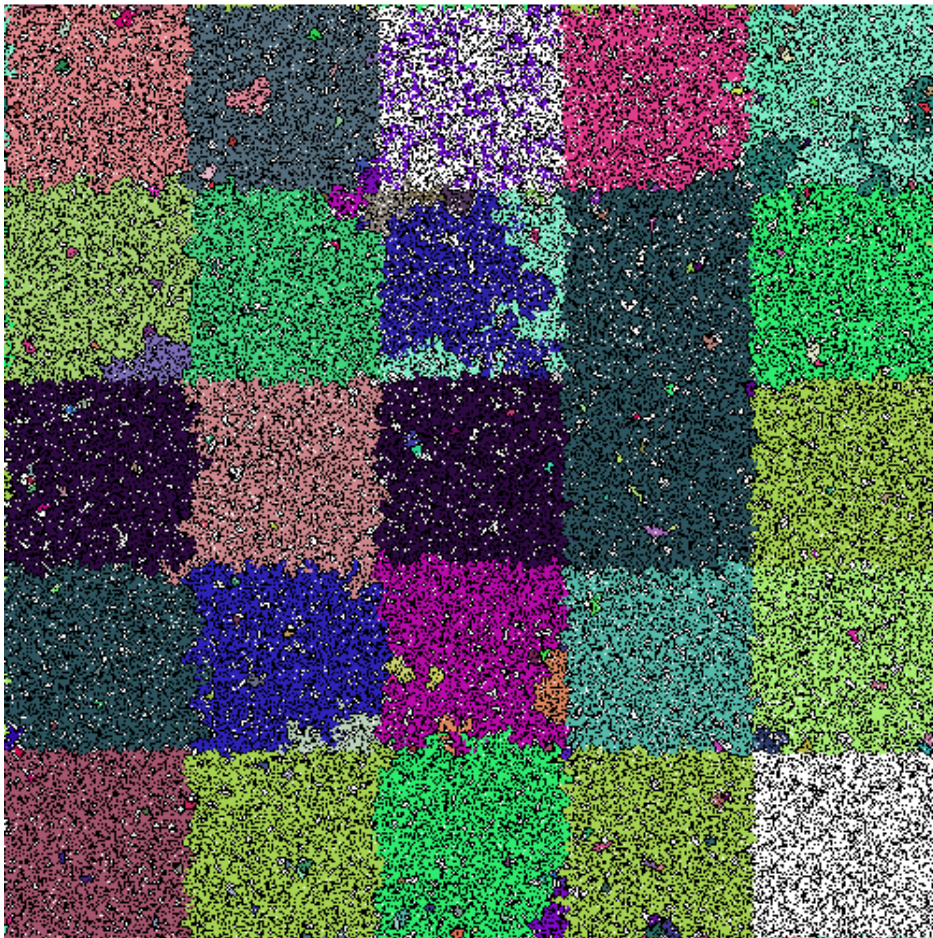
16 regiões



**Figura 4.18** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 16 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.



25 regiões



**Figura 4.19** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 25 regiões para probabilidade de fragmentação de 35% .

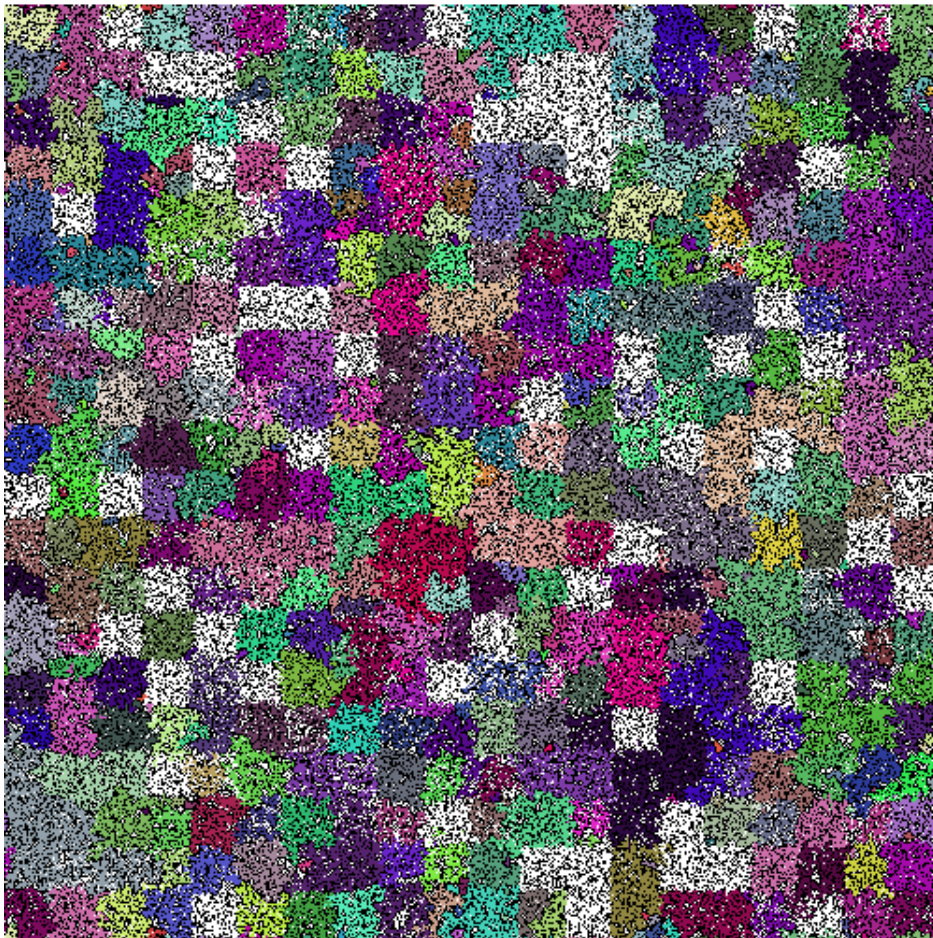
100 regiões



**Figura 4.20** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 100 regiões para probabilidade de fragmentação de 35% .



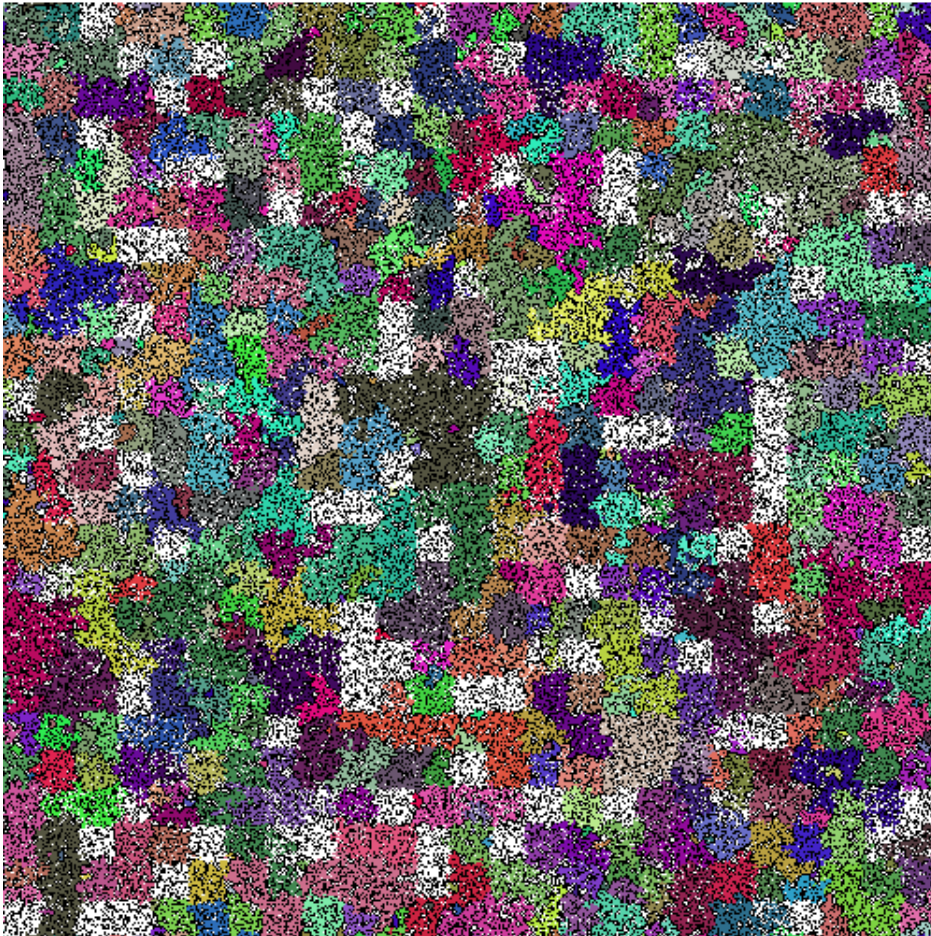
400 regiões



**Figura 4.21** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 400 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.



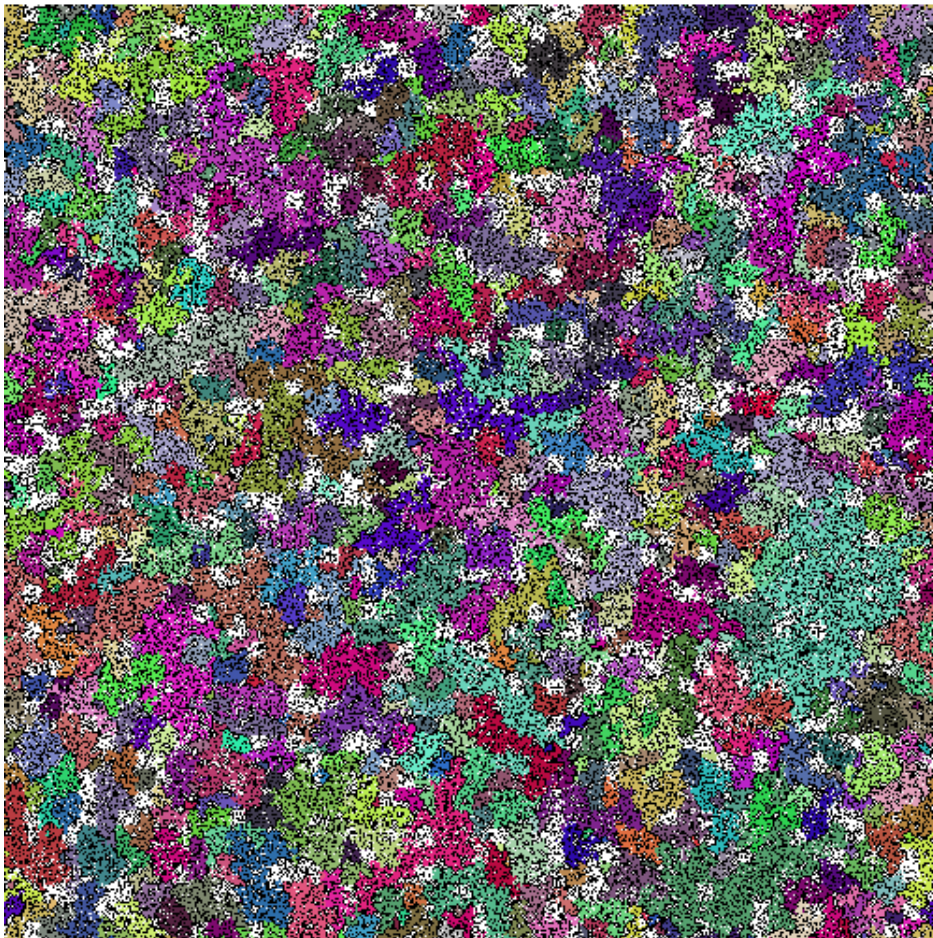
625 regiões



**Figura 4.22** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 625 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.



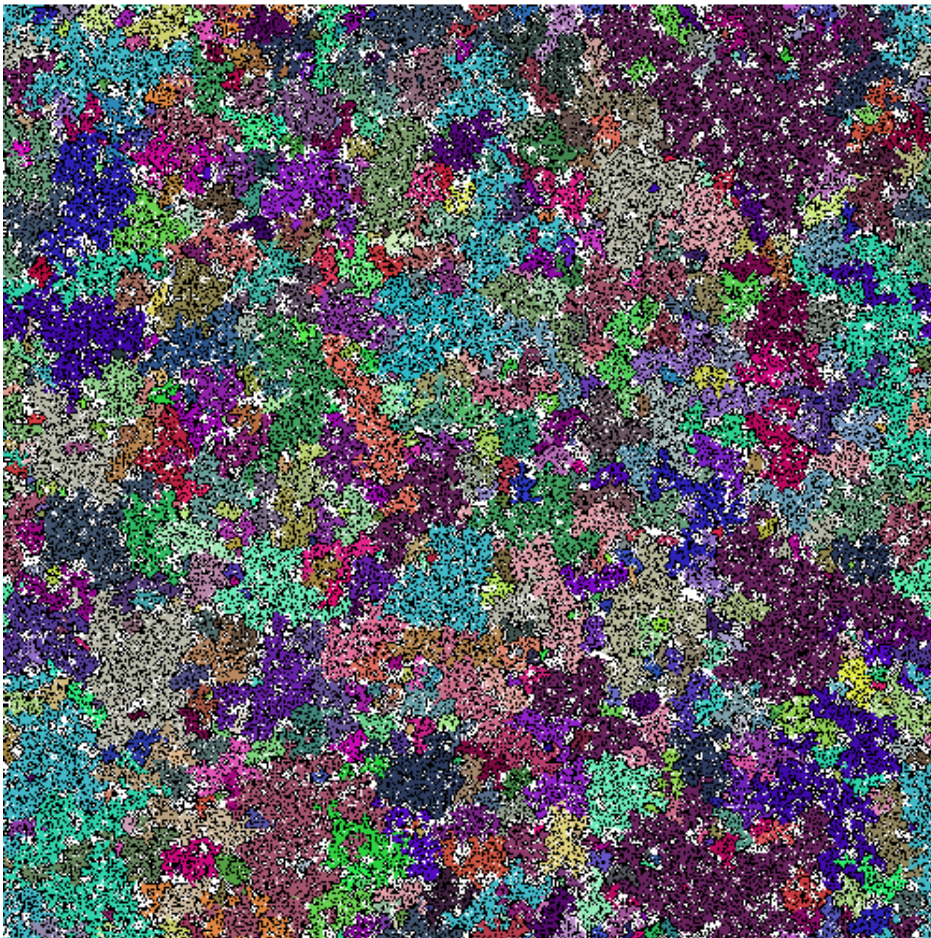
2500 regiões



**Figura 4.23** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 2500 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.



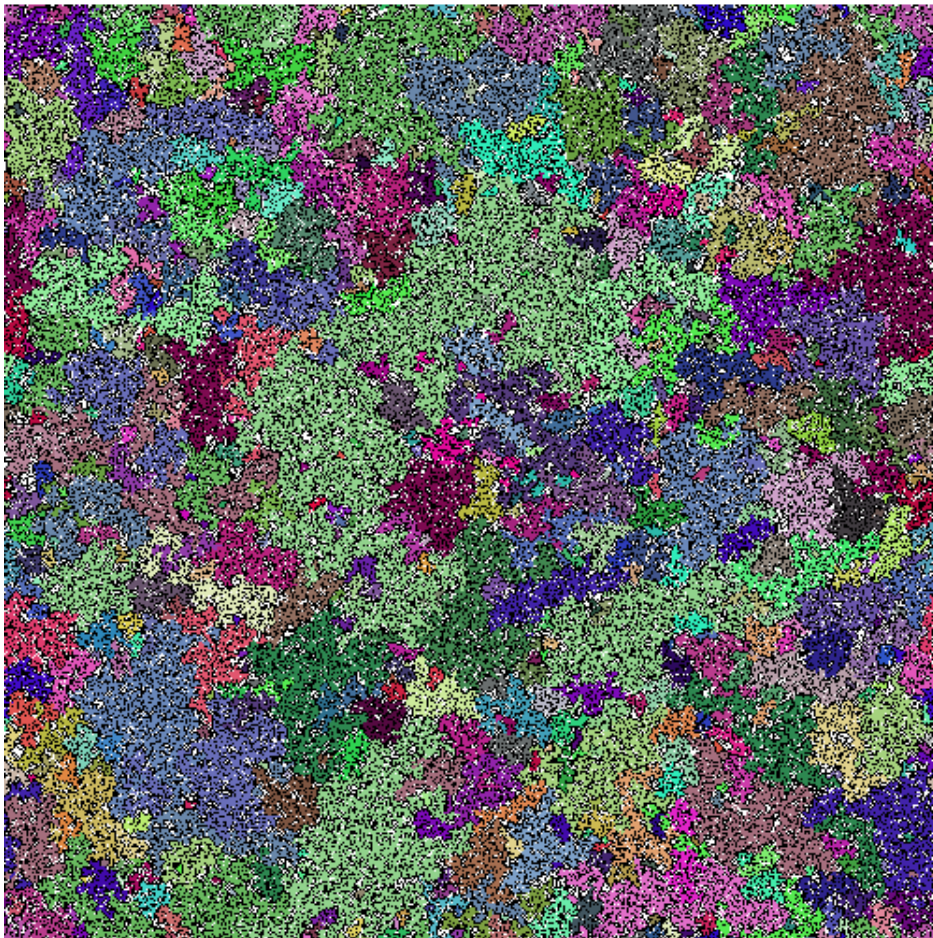
10000 regiões



**Figura 4.24** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 10000 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.



62500 regiões



**Figura 4.25** Posicionamento das espécies na rede no último passo de tempo para 10 recursos em uma rede  $L=500$ , com 62500 regiões para probabilidade de fragmentação de 35%.

## CAPÍTULO 5

# Conclusões

Neste trabalho, nosso principal objetivo foi estudar como o efeito da fragmentação pode influenciar no desenvolvimento da diversidade das espécies que competem por recursos limitantes. Para a análise dos padrões da diversidade, estudamos características determinantes como: relação espécie-área, distribuição do tamanho das espécies e a relação entre a diversidade e a heterogeneidade. Para o estudo dessa dinâmica utilizamos um modelo computacional com estrutura espacial com distribuição heterogênea de recursos.

Algumas questões foram cruciais no desenvolvimento desse trabalho, por exemplo: a influência da introdução da fragmentação pode influenciar na diversidade de espécies e a propagação de uma espécie de acordo com o aumento da fragmentação.

Utilizando simulações computacionais para responder a essas questões, foi verificado que quando todos os sítios são passíveis de colonização (onde não há sítios fragmentados) percebemos que o aumento da área gera um aumento na diversidade das espécies. Observamos dois regimes em lei de potência, para áreas grandes e áreas pequenas. Encontramos que para áreas pequenas, o aumento da área faz com que a diversidade cresça lentamente e para áreas grandes, o aumento da diversidade torna-se maior.

Também verificamos para o mesmo caso anterior que a diversidade cresce inicialmente com a heterogeneidade até valores intermediários e então se inicia um decréscimo à medida que as sub-áreas começam a ficar muito pequenas, caracterizando uma relação unimodal. Quando analisamos a relação entre o tamanho das populações e a heterogeneidade, observamos espécies de grandes tamanhos até um determinado valor de subdivisões da rede. O aumento da heterogeneidade, causa o surgimento de outros picos.

No estudo da rede com fragmentação, obtemos os resultados para as redes com 5%, 15%, 25% e 35% de habitats não ocupáveis. Para os dois primeiros valores de fragmentação observamos um comportamento semelhante ao caso em que não existe fragmentação, havendo um



pequeno aumento na diversidade das espécies e nos expoentes da curva espécie-área, tanto para áreas pequenas, como para áreas grandes . A tendência e padrão de aumento foi o mesmo que para o primeiro caso (sem fragmentação).

Entretanto com o aumento da fragmentação quando atingimos 25%, já podemos visualizar que os habitats não ocupáveis já começam a ficar próximos, formando locais isolados. Isso ocorre a partir dessa fragmentação apenas, devido a distribuição aleatória dos pontos não habitáveis. Então para 25% e 35%, encontramos um grande aumento na diversidade das espécies, gerado pela formação de ilhas fragmentadas impedindo a passagem das espécies, favorecendo espécies de menor *fitness*. A relação espécie-área, obedece o mesmo padrão para esse casos, onde para áreas pequenas o aumento sempre é mais lento que para áreas grandes, também observamos que os valores do expoente  $z$  crescem com o aumento da fragmentação.

Para o caso em que consideramos a rede homogênea desde a probabilidade de fragmentação zero até 15%, a inclinação na reta para áreas grandes e pequenas é praticamente igual a zero, entretanto a partir de 25% surgiu um aumento grande na inclinação da reta para áreas grandes, ficando mais evidente para o caso em que a rede está 35% fragmentada.

Outro resultado observado é que a relação entre a diversidade e a heterogeneidade, continua crescendo até diversidades intermediárias, porém o decréscimo é cada vez mais lento à medida que aumentamos a probabilidade de fragmentação.

Quando analisamos os diagramas de abundância das espécies, percebemos uma quantidade alta de populações de tamanho maiores até heterogeneidades intermediárias, até o caso que a rede se encontra 15% fragmentada. A partir de 0.25 de fragmentação o comportamento é inverso, onde as espécies de população menor são maioria, isso ocorre devido a formação de ilhas de espécies que não podem escapar devido a fragmentação. possibilitando a sobrevivência dessas populações de menor tamanho.

# Referências Bibliográficas

- [1] Dolph Schluter. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, 2000.
- [2] Rees Kassen, Angus Buckling, Graham Bell, and Paul B Rainey. Diversity peaks at intermediate productivity in a laboratory microcosm. *Nature*, 406(6795):508–512, 2000.
- [3] Michael Begon, Colin R Townsend, and John L Harper. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 2006.
- [4] Misael B de Souza Júnior, Fernando F Ferreira, and Viviane M de Oliveira. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 393:312–319, 2014.
- [5] Denise Marçal Rambaldi and Daniela América Suárez de Oliveira. Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas. 2003.
- [6] David Tilman. Resource competition and community structure. *Monographs in population biology*, 17:1–296, 1981.
- [7] Paulo Sergio Sena. A construção histórica de um modelo insustentável de uso do ecossistema tropical brasileiro. *Janus*, 1(1), 2008.
- [8] Justus Freiherr von Liebig. *Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie*. Vieweg, 1840.
- [9] Jef Huisman and Franz J Weissing. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402(6760):407–410, 1999.
- [10] P.C.D.F.C Luis Mauro gonçalves rosa. *Competição em comunidades em Vegetais: modelos e teorias*. Departamento de plantas Forrageiras e agrometeorologia,UFRGS, 2001.

- [11] M.C Gomes. *Interações entre espécies*. acessado 8-julho-2014, 2003.
- [12] John A Wiens. On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. *Ecological communities: conceptual issues and the evidence*, pages 439–458, 1984.
- [13] Michael Begon, Colin R Townsend, and John L Harper. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed, 2007.
- [14] Robert M Wilson. A prediction for the maximum phase and duration of sunspot cycle 22. *Journal of Geophysical Research: Space Physics (1978–2012)*, 93(A9):10011–10015, 1988.
- [15] Alfred J Lotka. *Elements of physical biology*. 1925.
- [16] Vito Volterra. Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 118:558–560, 1926.
- [17] Ricardo Motta Pinto-Coelho. *Fundamentos em ecologia*. Artmed, 2007.
- [18] David Tilman. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75(1):2–16, 1994.
- [19] Jordi Bascompte and Ricard V Solé. *Modeling spatiotemporal dynamics in ecology*. Springer New York:, 1998.
- [20] Sean Nee and Robert M May. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology*, pages 37–40, 1992.
- [21] David Tilman, Robert M May, Clarence L Lehman, and Martin A Nowak. *Habitat destruction and the extinction debt*. 1994.
- [22] Amnon Aharony and Dietrich Stauffer. *Introduction to percolation theory*. Taylor & Francis, 2003.
- [23] Jordi Bascompte and Ricard V Solé. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, pages 465–473, 1996.

- [24] Stina Drakare, Jack J Lennon, and Helmut Hillebrand. The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species–area relationships. *Ecology letters*, 9(2):215–227, 2006.
- [25] DD Kohn and DM Walsh. Plant species richness—the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology*, pages 367–377, 1994.
- [26] Even Tjørve, William E Kunin, Chiara Polce, and Kathleen M Calf Tjørve. Species–area relationship: separating the effects of species abundance and spatial distribution. *Journal of Ecology*, 96(6):1141–1151, 2008.
- [27] Olof Arrhenius. Species and area. *Journal of Ecology*, 9(1):95–99, 1921.
- [28] Katiane S Conceição and Viviane M De Oliveira. Habitat fragmentation effects on biodiversity patterns. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, 389(17):3496–3502, 2010.

Este volume foi tipografado em L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X na classe UFPETHesis ([www.cin.ufpe.br/~paguso/ufpethesis](http://www.cin.ufpe.br/~paguso/ufpethesis)).

Para detalhes sobre este documento, clique [aqui](#).