

Carlos Augusto Melo de Souza

Modelos de competição e predação em ambientes fragmentados

Recife

22 de Fevereiro de 2018



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

Modelos de competição e predação em ambientes fragmentados

Tese julgada adequada para obtenção do título de Doutor em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 22/02/2018 pela comissão examinadora

Área de concentração: Biometria e Estatística Aplicada

Orientador: Profa. Dra. Viviane Moraes de Oliveira

Recife

22 de Fevereiro de 2018

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

S729m Souza, Carlos Augusto Melo de
Modelos de competição e predação em ambientes
fragmentados / Carlos Augusto Melo de Souza. – 2018.
93 f.: il.

Orientadora: Viviane Moraes de Oliveira.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco,
Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada,
Recife, BR-PE, 2018.
Inclui referências.

1. Predação (Biologia) 2. Métodos de simulação 3. Modelos
biológicos 4. Simulação por computador 5. Diversidade biológica
I. Oliveira, Viviane Moraes de, orient. II. Título

CDD 574.018

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOMETRIA E ESTATÍSTICA APLICADA**

Modelos de competição e predação em ambientes fragmentados

Carlos Augusto Melo de Souza

Tese julgada adequada para obtenção do título de Doutor em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 22/02/2018 pela comissão examinadora

Orientador:

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

Banca examinadora:

**Prof. Dr. Jorge Gabriel Gomes de
Souza Ramos**
CCEN-DF/UFPB

Prof. Dr. Anderson L. R. Barbosa
Departamento de Física/UFRPE

Prof. Dr. Borko Stosic
DEINFO-UFRPE

Profa. Dra. Tatijana Stosic
DEINFO-UFRPE

Dedico este trabalho à minha família.

Agradecimentos

Agradeço a Deus pela conclusão deste trabalho.

Agradeço à minha esposa Giselle, por ter estado comigo em todos os momentos em que passei desenvolvendo este trabalho.

Agradeço à minha família, em especial à minha mãe Angélica Falcão, que sempre foi minha referência de caráter, ética e dedicação.

Agradeço à minha orientadora Professora Doutora Viviane Oliveira, por seu comprometimento e paciência na orientação deste trabalho.

Agradeço aos meus colegas de laboratório, Sara, Ronaldo, David, Júlio, Jefferson, Élder e Bárbara, pela amizade que foi construída e fortalecida ao longo deste período.

*“Ainda que eu tenha o dom de profecia, saiba todos os mistérios
e todo o conhecimento e tenha uma fé capaz de mover montanhas,
se não tiver amor, nada serei.”
(Bíblia Sagrada, 1 Coríntios 13:2)*

Resumo

Na presente tese, consideramos dois modelos de interações ecológicas: um de competição por recursos e um de predação. Estudamos os efeitos da fragmentação dinâmica em um ecossistema em que espécies competem por recursos e também o papel desempenhado pela heterogeneidade do habitat em um modelo de um predador e duas presas.

O modelo de competição tem como principal característica o fato que espécies diferentes possuem eficiências diferentes no uso dos recursos. Os indivíduos ocupam uma rede quadrada em que cada sítio só pode ser ocupado por um indivíduo, e estes morrem com uma taxa fixa. A heterogeneidade do habitat é introduzida através da distribuição dos recursos. Realizamos investigações sobre a relação entre a diversidade de espécies e a área do habitat, assim como com a heterogeneidade do habitat. Para realizar a fragmentação utilizamos um relevo gerado pelo Movimento Browniano Fracionário, que produz relevos em que a rugosidade pode ser controlada pelo parâmetro de Hurst, H . Observamos que a diversidade apresenta uma relação unimodal com a heterogeneidade espacial, onde um pico é observado para heterogeneidades intermediárias. Verificamos dois regimes em lei de potência para a relação espécie-área, um para áreas pequenas e outro para áreas grandes. Notamos que a fragmentação dinâmica gerada a partir de relevos muito rugosos permite a coexistência de um maior número de espécies quando comparamos com aquela gerada a partir de relevos suaves.

No modelo de predação, consideramos a interação de três espécies, uma do tipo predadora e duas do tipo presa. Nesse modelo, cada sítio da estrutura espacial em que as espécies estão inseridas só pode ter um de quatro estados possíveis, a saber, ocupado pela presa tipo 1, ocupado pela presa tipo 2, ocupado pelo predador ou vazio. As interações ocorrem localmente, em que um indivíduo que ocupa um sítio escolhido aleatoriamente só pode interagir com um dos quatro vizinhos adjacentes a ele. Como no caso da competição, a forma com que os recursos estão distribuídos, determina a heterogeneidade do ambiente. Nessa rede, cada sítio possui dois recursos apenas. A taxa de reprodução das espécies do tipo presa é calculada através de uma função de adaptabilidade aos recursos. Nosso objetivo nesse modelo é verificar a influência da heterogeneidade ambiental sobre o estado final. Observamos que a heterogeneidade ambiental favorece a coexistência das três espécies. Verificamos que para heterogeneidades intermediárias, a probabilidade de coexistência aumenta.

Palavras-chaves: presa-predador, heterogeneidade ambiental, competição por recursos, fragmentação dinâmica correlacionada.

Abstract

In this thesis, we consider two models of ecological interactions: one for competition and another for predation. We study the effects of dynamic fragmentation on an ecosystem in which species compete for resources and also the role played by habitat heterogeneity in one model in which a predator coexists with two prey.

The competition model has as main feature the fact that different species have distinct efficiencies in the use of resources. Each site of a square lattice can be occupied by only one individual, which dies with a fixed rate. Habitat heterogeneity is introduced through the distribution of resources. We investigate the relationship between species diversity and area, as well as habitat heterogeneity. To perform the fragmentation we use the Fractional Brownian Motion, which produces landscapes in which the roughness can be controlled by the parameter of Hurst, H . We observed that diversity presents a unimodal relationship with spatial heterogeneity, where a peak is observed for intermediate heterogeneities. We verified two power law regimes for the species-area relationship, one for small areas and another for large areas. We observed that the dynamic fragmentation generated from very rough landscapes allows the coexistence of a greater number of species when compared to that generated from smooth landscapes.

In the predation model, we consider the interaction of three species, one predator and two species of prey. In this model, each site of the spatial structure in which the species are inserted can only have one of four possible states, namely, occupied by prey type 1, occupied by prey type 2, occupied by predator or empty. Interactions occur locally, in which an individual occupying a randomly chosen site can only interact with one of the four neighbors adjacent to it. As in the case of competition, the way resources are distributed determines the heterogeneity of the environment. In this lattice, each site has only two resources. The reproduction rate of prey species is calculated through a resource adaptability function. Our goal in this model is to verify the influence of environmental heterogeneity on the final state of the system. We observed that environmental heterogeneity favors the coexistence of the three species. We verified that for intermediate heterogeneities, the probability of coexistence increases.

Key-words: prey-predator, environmental heterogeneity, resource competition, correlated dynamic fragmentation.

Lista de Figuras

Figura 1 – Desmatamento anual na Amazônia Legal (km^2). http://www.obt.inpe.br/OBT/noticias/estima-desmatamento-por-corte-raso-na-Amazonia-em-2017 acessado em 30/01/2018	2
Figura 2 – Ilustração do crescimento logístico para diferentes condições iniciais. A curva em verde, representa $N_0 = 5$. A curva em azul, representa $N_0 = 50$ e a curva em preto, representa $N_0 = 200$. Todas as curvas foram plotadas para a capacidade de suporte do meio com valor de $K = 100$ e taxa intrínseca de aumento natural com valor de $r = 0.05$	6
Figura 3 – Ilustração esquemática da distribuição de três recursos em uma estrutura espacial com 16 sítios feita por (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014). Na figura (a), a estrutura é homogênea com os três recursos distribuídos na mesma quantidade em cada sítio. Em (b), a estrutura é apresentada com quatro habitats distintos. Em cada habitat, os três recursos estão na mesma quantidade, mas em quantidades diferentes se comparados entre os habitats. Em (c), cada sítio possui quantidade diferente dos mesmos três recursos, tornando a estrutura totalmente heterogênea.	8
Figura 4 – Número médio de espécies como função do tempo para diferentes habitats, competindo por (a) 03 recursos e (b) 10 recursos. Figura retirada de (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014).	8
Figura 5 – Número médio de espécies como função do número de habitats para 1000 espécies competindo por (a) 03 recursos e (b) 10 recursos. Figura retirada de (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014).	9
Figura 6 – Número médio de espécie como função do tempo para diferentes habitats competindo por 10 recursos, para (a) 5%, (b) 15%, (c) 25% e (d) 35% de habitats destruídos. Figura retirada de (VIEIRA, 2012).	10
Figura 7 – Número médio de espécies como função do tempo para diferentes habitats competindo por 10 recursos e percentual de fragmentação $p = 10\%$. Figura retirada de (DAZA, 2016).	11
Figura 8 – Ilustração esquemática da vizinhança do sítio de número 6 para uma rede com $L = 4$	12

Figura 9 – Ilustração esquemática da vizinhança do sítio de número 4 para uma rede com $L = 4$	12
Figura 10 – Sequência de ampliações das porções de linha costeira estatisticamente auto-similar. A figura mostra uma sequência de ampliações de uma parte da imagem anterior. As partes menores mostram similaridades as partes maiores, mas não são idênticas. Figura retirada de (BARNSELEY et al., 1988)	13
Figura 11 – Ilustração de superfícies utilizadas nas simulações para implementação da fragmentação com $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9, 0.99$	14
Figura 12 – Ilustração esquemática de uma rede com $h = 1$ e dois recursos.	15
Figura 13 – Ilustração esquemática de uma rede com $h = 4$ e dois recursos.	15
Figura 14 – Número médio de espécies S como função do tempo para diferentes graus de heterogeneidade h com expoente de Hurst $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9, 0.99$ e fragmentação aleatória.	17
Figura 15 – Comparação da variação temporal da média das espécies em relação ao expoente de Hurst e a fragmentação aleatória para diferentes graus de heterogeneidade.	18
Figura 16 – Média do número de espécies como função da heterogeneidade h para todos os passos de fragmentação.	19
Figura 17 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.01$ e $h = 1024$	20
Figura 18 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.1$ e $h = 1024$	21
Figura 19 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.5$ e $h = 1024$	22
Figura 20 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.9$ e $h = 1024$	23
Figura 21 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.99$ e $h = 1024$	24
Figura 22 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para fragmentação aleatória e $h = 1024$	25

Figura 23 – Curva espécie-área de Rahbek para aves terrestres neotropicais. Figura retirada de (ROSENZWEIG, 1995).	26
Figura 24 – Relação espécie-área para diferentes graus de heterogeneidade para $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9$ e 0.99 e a fragmentação aleatória.	28
Figura 25 – Valor do expoente Z como função do grau de heterogeneidade h para $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9$ e 0.99 e o caso aleatório.	30
Figura 26 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 1$	32
Figura 27 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 4$	33
Figura 28 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 16$	34
Figura 29 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 64$	35
Figura 30 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 256$	36
Figura 31 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 1024$	37
Figura 32 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 4096$	38
Figura 33 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 16384$	39
Figura 34 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 65536$	40
Figura 35 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 262144$	41
Figura 36 – Oscilações estocásticas em redes de dimensões 30×30 , 50×50 , 100×100 e 200×200 , onde o eixo X representa a concentração de presas e o eixo Y a concentração de predadores. Figura retirada de (MORITA; TAINAKA, 2006).	45
Figura 37 – Variação do número de indivíduos no tempo para diferentes percentuais de fragmentação c_d . Figura retirada de (Szwabiński; Pękalski, 2006).	48
Figura 38 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● presa 1, ● presa 2.	52
Figura 39 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $k_{11} = 1$ e $k_{12} = 2$. (a) $h = 16$, (b) $h = 64$. ● presa 1, ● presa 2.	52
Figura 40 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $k_{11} = 9$ e $k_{12} = 10$. (a) $h = 16$, (b) $h = 64$. ● presa 1, ● presa 2.	53
Figura 41 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $h = 4096$, $k_{11} = 9$, $k_{12} = 10$ (a) e $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ (b). ● presa 1, ● presa 2.	53
Figura 42 – Estado final da rede para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ $h = 1$ (a) e $h = 4$ (b). ● presa 1, ● presa 2 e ● predador.	54
Figura 43 – Estado final da rede para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $h = 4096$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ (a) e $k_{11} = 9$, $k_{12} = 10$ (b). ● presa 1, ● presa 2 e ● predador.	56

Figura 44 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	58
Figura 45 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.02$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	59
Figura 46 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	60
Figura 47 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.04$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	61
Figura 48 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.05$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	62
Figura 49 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.06$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	63
Figura 50 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.07$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	64
Figura 51 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.08$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	65
Figura 52 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.09$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	66
Figura 53 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.1$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.	67
Figura 54 – Média do número de presas por habitat para $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ e 2 recursos.	69
Figura 55 – Estado final da rede para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ e 2 recursos.	70
Figura 56 – Média do número de presas por habitat para $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 9$, $k_{12} = 10$ e 2 recursos.	71

Figura 57 – Média do número de predadores por habitat para $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ e 2 recursos.	72
---	----

Lista de tabelas

Tabela 1 – Valores do expoente Z para dois regimes de lei de potência e expoente de Hurst $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9, 0.99$ e para o caso da fragmentação aleatória.	29
--	----

Sumário

1	Introdução	1
2	Competição	4
2.1	Introdução	4
2.2	Modelo	11
2.2.1	Estrutura Espacial	11
2.2.2	Dinâmica	15
2.3	Resultados	16
2.4	Conclusões	41
3	Presa Predador	43
3.1	Introdução	43
3.2	Modelo	49
3.3	Resultados	50
3.4	Conclusões	73
4	Considerações Finais	74
	Referências Bibliográficas	75

1 Introdução

A destruição de habitats é consequência de ações humanas e de variações ambientais no tempo e é tida como uma das principais causas da perda da biodiversidade (YIN; LEROUX; HE, 2017; JAGER; CARR; EFROYMSON, 2006; FOLEY et al., 2005). Por isso, existem muitas pesquisas sobre limiares ecológicos com foco nas respostas limiares da biodiversidade em relação à perda e fragmentação de habitat (ANDRÉN, 1994; BASCOMPTE; SOLÉ, 1996; FAHRIG, 2003; SWIFT; HANNON, 2010; RICHMOND et al., 2015)

Após a perda inicial de espécies devido à destruição do habitat, o processo de extinção das populações locais é acelerado pelo efeito de composição da perda e fragmentação do habitat (BASCOMPTE; SOLÉ, 1996; FAHRIG, 2003; SWIFT; HANNON, 2010), que eventualmente podem levar o ecossistema a um estado alternativo (SCHEFFER et al., 2001). Esse processo de destruição de habitats e fragmentação por ações humanas, foi identificado como a principal ameaça à diversidade (SCHNEIDER, 2001)

Existem várias similaridades entre os desmatamentos que ocorrem nas regiões tropicais e os que ocorreram nas regiões temperadas. Sendo a extração de madeira como um forte fator de destruição ambiental. Na amazônia brasileira, por exemplo, várias madeiras nobres, como o mogno, acapu e virola desapareceram de determinadas regiões devido a essa extração desse tipo de madeira para o mercado de marcenaria. (ARRAES; MARIANO; SIMONASSI, 2012; CASTRO, 2005).

A série histórica da taxa de desmatamento na amazônia brasileira mostra que em 1995 ocorreu a maior quantidade de destruição desse bioma (Figura 1), seguida por oscilações que são decorrentes de vários motivos tais como aumento da densidade populacional, incêndios, incentivos fiscais e atividades agropecuárias. Inúmeros prejuízos são causados com a perda desse bioma. Com as queimadas, gases são emitidos na atmosfera contribuindo para aceleração do efeito estufa, além da perda da biodiversidade e de redução da ciclagem da água. (ARRAES; MARIANO; SIMONASSI, 2012).

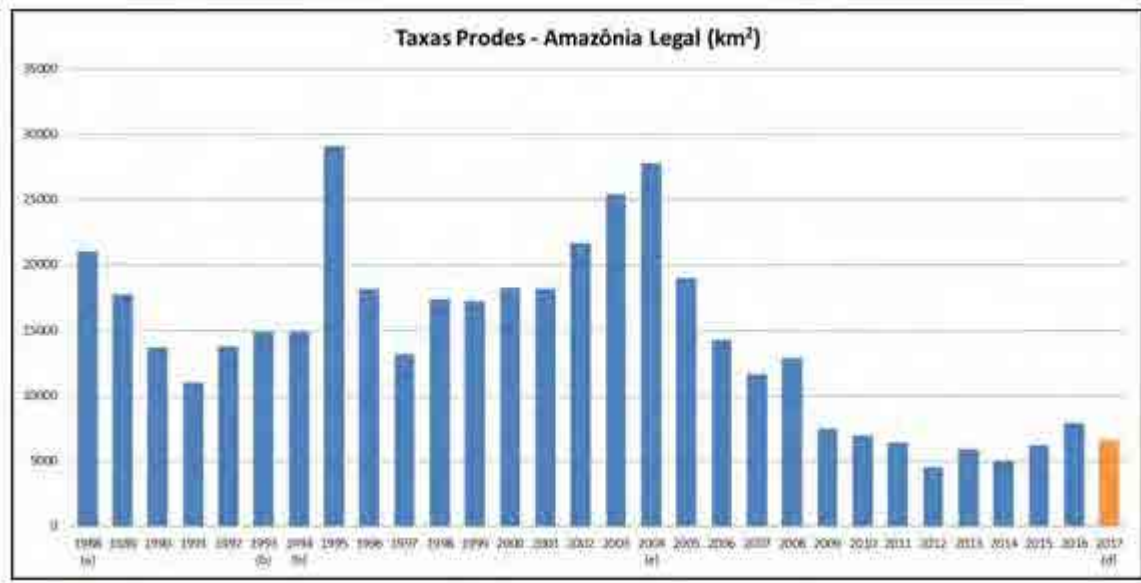


Figura 1 – Desmatamento anual na Amazônia Legal (km^2). <http://www.obt.inpe.br/OBT/noticias/INPE-estima-desmatamento-por-corte-raso-na-Amazonia-em-2017> acessado em 30/01/2018

O Brasil é o país com maior cobertura vegetal do Bioma Amazônia (LEMOS; SILVA, 2011). Assim, é de grande importância investigar os efeitos da fragmentação causados por contínuas destruições de regiões.

Os predadores podem ter efeitos profundos nas populações de presas (SCHNEIDER, 2001). Eles não apenas se alimentam de presas, mas também podem mudar o seu comportamento (KOSKELA et al., 1996; BROWN; LAUNDRÉ; GURUNG, 1999). A distribuição espacial das populações é de grande importância para o resultado de suas interações (SCHNEIDER, 2001).

A predação é considerada um fator que ameaça a sobrevivência de muitas espécies ameaçadas de extinção. A introdução de predadores em várias regiões tem causado muitos problemas para mamíferos, aves e répteis locais (SCHNEIDER, 2001; SINCLAIR et al., 1998). O aumento da predação também é discutido como um fator importante para o declínio da diversidade de vertebrados em muitas regiões alteradas pelo homem (OEHLER; LITVAITIS, 1996).

Nesta tese, será apresentado um estudo dos impactos da fragmentação no modelo de competição por recursos e o papel da heterogeneidade ambiental em um modelo de interação entre duas presas e um predador. Em um programa de computador, são feitas simulações dessas espécies interagindo em uma rede quadrada de largura $L = 512$.

No caso da competição por recursos, Capítulo 2, preenchamos a rede com 1000 espé-

cies e 10 recursos distintos, para que essas espécies utilizem esses recursos para fins de reprodução. Esses recursos são responsáveis pela heterogeneidade da rede através de sua distribuição. Assim, variamos a heterogeneidade h em 1, 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536 e 262144. De forma dinâmica, sítios são tornados inadequados para ocupação. A partir do passo de tempo $2 \cdot 10^5$, onde consideramos um passo de tempo o sorteio de N sítios da rede, aplicamos a primeira destruição de sítios, tornando 10% da área da rede inadequada. Daí em diante, a cada 10^5 passos de tempo, são destruídos 10% dos sítios. O processo segue até destruir 80% da área total da rede. Essa destruição é feita de forma correlacionada pelo método do movimento Browniano fracionário. O método gera uma superfície rugosa e nessa superfície, são aplicadas as destruições, dos sítios mais altos para os mais baixos. Percebemos que as superfícies mais rugosas conservam mais a diversidade.

No Capítulo 3, estudamos a interação entre duas presas e um predador na mesma rede e com as mesmas heterogeneidades utilizadas no Capítulo 2. Distribuimos as três espécies na rede através de uma distribuição de probabilidade uniforme $U(0, 1)$, de modo que as quantidades iniciais de cada espécie são aproximadamente as mesmas. Percebemos que a heterogeneidade ambiental favorece a coexistência das três espécies, mas até um limite, pois a configuração de extinção volta a surgir.

2 Competição

2.1 Introdução

As interações na natureza podem ser muito complexas. As espécies podem interagir de várias formas, das quais podemos destacar as três principais: a predação, a competição e o mutualismo (MURRAY, 2002).

Quando dois indivíduos de uma mesma espécie, ou de espécies diferentes disputam um recurso limitado, ou mesmo um recurso abundante, essas espécies estão em competição (ROCKWOOD, 2006; MURRAY, 2002). A competição pode ocorrer entre indivíduos da mesma espécie, que chamamos de competição intra-específica e com indivíduos de espécies diferentes, que chamamos de interespecífica. Não é simples identificar se existe competição entre duas espécies. Um dos critérios para detectar a competição é se a presença de uma espécie em um dado local, impede que outra ocupe esse mesmo local. O uso de um recurso por uma espécie dificulta o uso pela outra (COELHO, 2000).

Em (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010), recurso é definido como tudo que um organismo pode utilizar ou consumir para seu crescimento e manutenção, deixando menos disponível para outros organismos. Os recursos podem ser renováveis ou não renováveis. Os recursos não renováveis são recursos que não são regenerados, uma vez utilizados, tornam-se indisponíveis para outro. O espaço utilizado por um indivíduo torna-se indisponível para outro enquanto durar a ocupação. Já os recursos renováveis são constantemente regenerados, ou renovados. Nascimentos numa população de presas continuamente suprem as necessidades alimentares de seus predadores (RICKLEFS, 2013).

Quando o decréscimo de um recurso afeta o crescimento de uma população, este recurso é dito ser um recurso limitante. Os ecólogos acreditavam que as populações eram limitadas pelo único recurso que era mais escasso relativo à demanda. Este princípio foi chamado de lei do mínimo de Liebig. De acordo com essa lei, cada população cresce até que o suprimento do recurso limitante não mais satisfaça às necessidades da população. A lei de Liebig se aplica estritamente apenas aos recursos que tem uma influência independente na população (RICKLEFS, 2013).

A modelagem formal da dinâmica do consumidor de recursos é iniciada com a

seguinte equação:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = \mu(R) + \text{outros termos}, \quad (2.1)$$

onde N é a densidade da população, t é o tempo, ‘outros termos’ são todas as perdas e ganhos que afetam a população, incluindo imigração e emigração (GROVER, 1997). O termo $\mu(R)$ é uma função de crescimento, em que a de Monod é comumente utilizada, originalmente proposta para o crescimento de bactérias em substratos orgânicos:

$$\mu(R) = \frac{\mu_{\max} R}{K_{\mu} + R}, \quad (2.2)$$

onde μ_{\max} é a taxa máxima de crescimento per capita de uma população, R é o recurso disponível e K_{μ} é a quantidade de recurso necessário para que o crescimento populacional atinja metade de μ_{\max} (GROVER, 1997; JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014).

Vamos considerar a equação 2.1 da forma mais simples, em que levamos em conta apenas taxa de nascimento e morte e que esses são proporcionais à densidade da população N . Chamando b de taxa de nascimento e d de taxa de morte, a equação 2.1 se torna

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN \quad (2.3)$$

onde b e d são constantes positivas. A solução desta equação é

$$N(t) = N_0 e^{(b-d)t} \quad (2.4)$$

Desta forma, quando a taxa de nascimento b é maior do que a taxa de mortalidade d , a população terá um crescimento exponencial. Um decrescimento exponencial ocorre para $d > b$. Esse tipo de crescimento ocorre quando as populações são esparsas e não adensadas (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010). Desta forma, qualquer população com esse tipo de crescimento, iria consumir todos os recursos disponíveis. Assim, a taxa de crescimento tende a diminuir com o aumento da população devido a competição entre os indivíduos, chegando a zero, quando a população atinge a capacidade de suporte do meio. A constante redução da taxa de crescimento, faz com que a população apresente um padrão de crescimento logístico ((TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010)). Esse padrão de crescimento populacional, diminui a taxa de crescimento de uma população até ela atingir o valor zero, após a população atingir um número máximo de indivíduos, que é denominado de capacidade de suporte do meio.

Considerando $b - d = r$ e a constante redução da taxa de crescimento da população, a equação sugerida por Verhulst foi

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2.5)$$

onde r é a taxa intrínseca do aumento natural da população e K é denominada a capacidade de suporte do meio. Também são constantes positivas. A solução da equação 2.5, será

$$N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{[K + N_0(e^{rt} - 1)]} \quad (2.6)$$

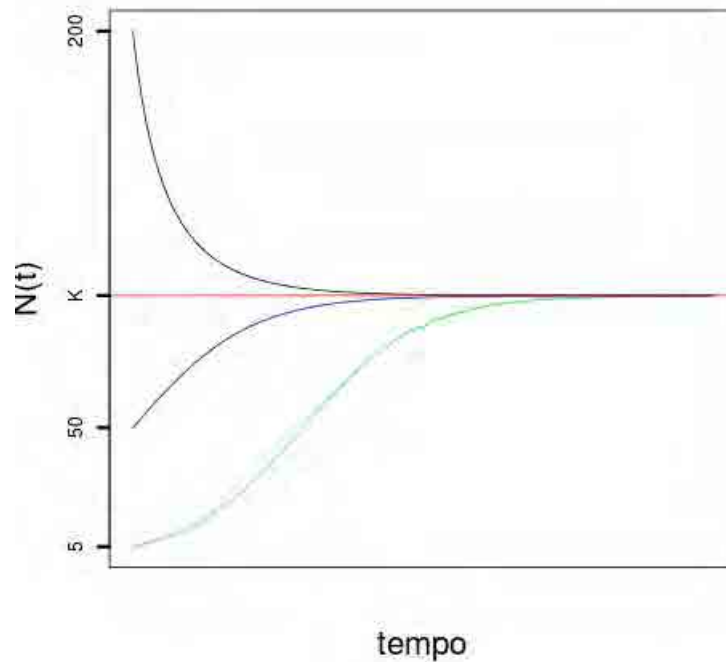


Figura 2 – Ilustração do crescimento logístico para diferentes condições iniciais. A curva em verde, representa $N_0 = 5$. A curva em azul, representa $N_0 = 50$ e a curva em preto, representa $N_0 = 200$. Todas as curvas foram plotadas para a capacidade de suporte do meio com valor de $K = 100$ e taxa intrínseca de aumento natural com valor de $r = 0.05$

A equação 2.5 considera apenas a competição intraespecífica. Ajustando a parte entre parênteses da equação 2.5, podemos incluir um termo que leve em conta a competição interespecífica. Considere duas populações distintas com tamanhos N_1 e N_2 , e capacidades de suporte e taxas de crescimento intrínsecas K_1, r_1, K_2, r_2 respectivamente.

$$\frac{dN_1}{dt} = rN_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1} - \frac{\alpha_{12}N_2}{K_1}\right) \quad (2.7)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = rN_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2} - \frac{\alpha_{21}N_1}{K_2} \right) \quad (2.8)$$

Os termos α_{12} e α_{21} são os coeficientes de competição e representam a influência da espécie 2 na espécie 1 e da espécie 1 na espécie 2 respectivamente. Se $\alpha_{12} < 1$, a espécie 2 tem efeito inibitório sobre a espécie 1, menor do que os indivíduos da própria espécie têm (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010). O mesmo ocorre para o caso contrário.

Como observamos nas equações 2.7 e 2.8, modelar a competição interespecífica através de equações diferenciais é bastante complexo. Se considerarmos mais espécies interagindo, seria necessário mais equações diferenciais, não lineares e acopladas. O que nos daria várias soluções possíveis e um demasiado trabalho para resolvê-las. É importante salientar que estas equações não levam em consideração a influência ambiental, apenas a capacidade de suporte do meio. Desta forma, neste trabalho implementamos um modelo de autômato celular, em que 1000 espécies interagem em uma estrutura espacial heterogênea.

A forma como os recursos estão distribuídos em uma estrutura espacial, define sua heterogeneidade (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014). A heterogeneidade ambiental é um dos pilares da ecologia e assume que em ambientes com habitats mais complexos fornecem mais possibilidades de exploração dos recursos e assim favorece a diversidade. As comunidades de plantas geralmente determinam a estrutura física dos habitats e influenciam não só as interações entre as espécies como também a distribuição delas (TEWS et al., 2004).

É natural inferirmos que ambientes mais heterogêneos acomodam mais espécies, pois possuem mais micro-climas, micro-habitats, mais esconderijos e assim por diante (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010). Os humanos estão modificando constantemente as paisagens naturais e algumas espécies de plantas e animais não conseguem sobreviver em cenários agrícolas, por exemplo (PARKER; NALLY, 2002).

Embora haja correlação positiva entre heterogeneidade ambiental e diversidade de animais, estudos empíricos e teóricos mostram resultados diferentes. Dependendo de alguns fatores como grupo taxonômico, estrutura da vegetação e escala espacial, a diversidade de espécies pode diminuir com o aumento da heterogeneidade (TEWS et al., 2004). Isto ocorre porque para alguns grupos taxonômicos, a heterogeneidade ambiental é visto como fragmentação (TEWS et al., 2004; OKLAND, 1996).

No trabalho de (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014), investigou-se a competição por recursos em uma estrutura espacial. Nessa estrutura foram criadas subestruturas representando habitats distintos de acordo com a distribuição dos recursos disponíveis (Figura 3). Os autores utilizaram 03 e 10 recursos distintos para isso.

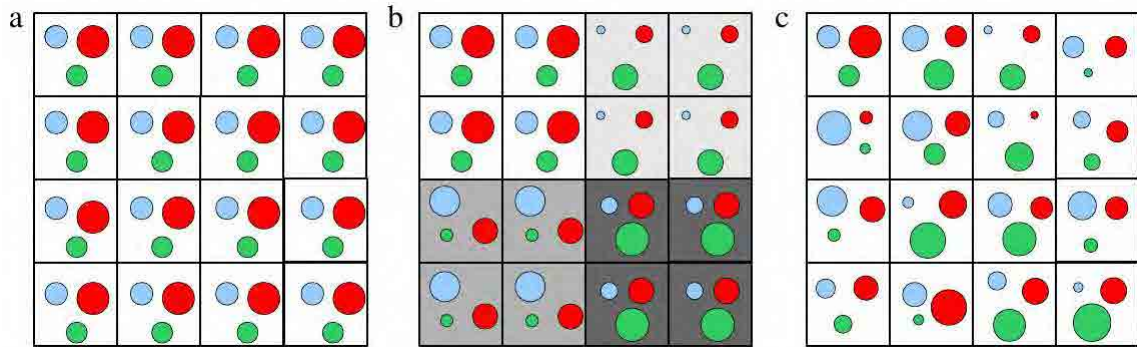


Figura 3 – Ilustração esquemática da distribuição de três recursos em uma estrutura espacial com 16 sítios feita por (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014). Na figura (a), a estrutura é homogênea com os três recursos distribuídos na mesma quantidade em cada sítio. Em (b), a estrutura é apresentada com quatro habitats distintos. Em cada habitat, os três recursos estão na mesma quantidade, mas em quantidades diferentes se comparados entre os habitats. Em (c), cada sítio possui quantidade diferente dos mesmos três recursos, tornando a estrutura totalmente heterogênea.

Em uma estrutura espacial com 250000 sítios e variando a quantidade de habitats bem como a quantidade de recursos, com 1000 espécies inicialmente, foi observado que ao aumentar a heterogeneidade e a quantidade de recursos, a diversidade também é favorecida (Figura 4).

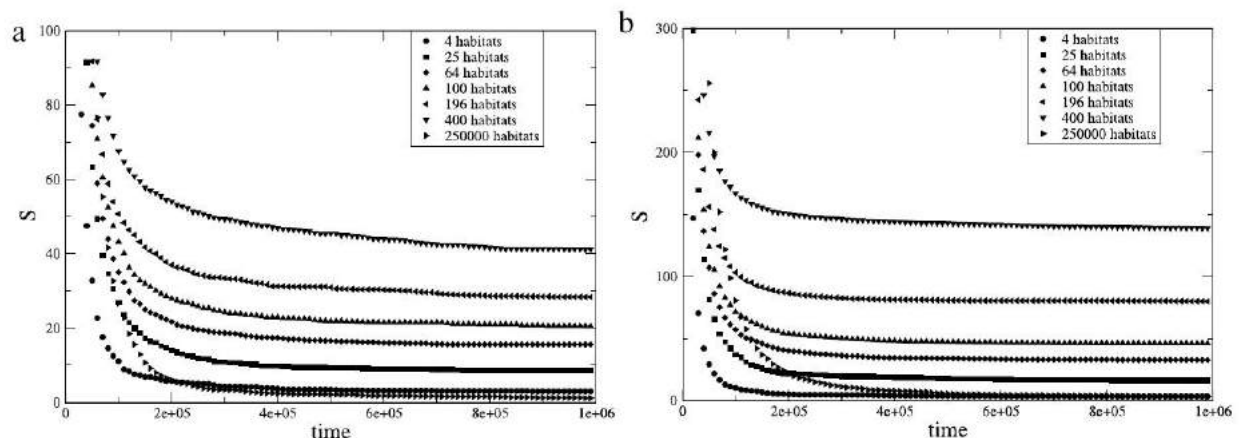


Figura 4 – Número médio de espécies como função do tempo para diferentes habitats, competindo por (a) 03 recursos e (b) 10 recursos. Figura retirada de (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014).

No trabalho de (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014), também é observado que com o aumento da heterogeneidade, a diversidade irá diminuir (Figuras 4 e 5). Os autores relatam que com o aumento da heterogeneidade, as áreas de cada habitat se

tornam cada vez menores, tornando inviável para a manutenção de espécies com o número menor de indivíduos e favorecendo espécies com números maiores de indivíduos.

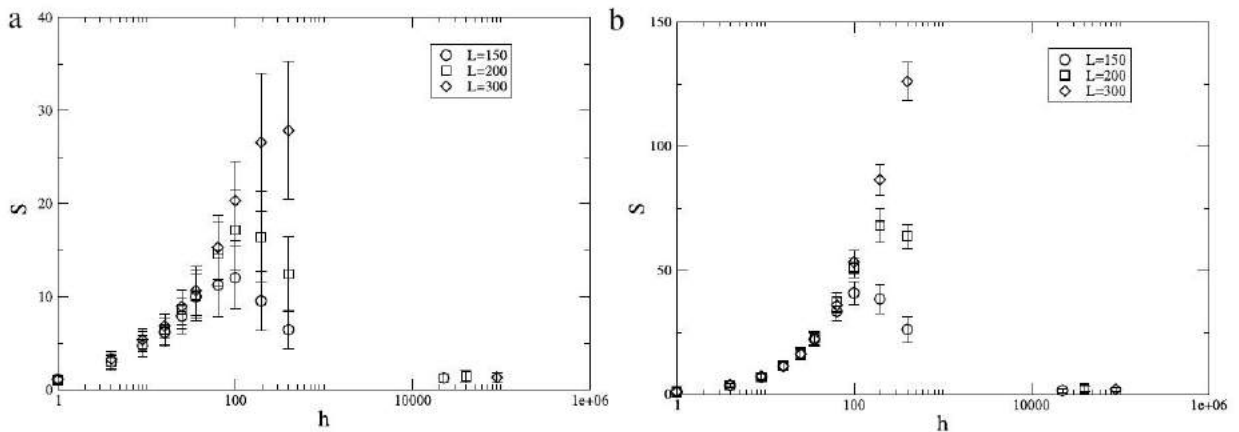


Figura 5 – Número médio de espécies como função do número de habitats para 1000 espécies competindo por (a) 03 recursos e (b) 10 recursos. Figura retirada de (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014).

A fragmentação pode levar a heterogeneidade ambiental a ter efeito negativo, causando a interrupção de processos biológicos fundamentais, como dispersão e obtenção de recursos. Nem todas as espécies sofrem com a fragmentação do ambiente. Os buracos nas florestas aumentam a heterogeneidade para as borboletas e aves, enquanto que para besouros, esses buracos são vistos como habitats destruídos (SAUNDERS; HOBBS; MARGULES, 1991).

O ambiente está em constante mudança, por diversos fatores. Esses ambientes, são geralmente uma fragmentação de habitats favoráveis e desfavoráveis. Esse processo causa lacunas entre ambientes, em que algumas espécies são fortes competidoras nessas regiões (TOWNSEND; BEGON; HARPER, 2010). (PAINE, 1979), observou a coexistência de duas espécies: uma alga parda, *Postelsia palmaeformis* e o mexilhão *Mytilus californianus*, na costa de Washington, Estados Unidos da América. A alga sobrevive pela aderência nas clareiras em rochas que as ondas criam nos bancos de mexilhões. Mas aos poucos, os mexilhões invadem as clareiras e as preenchem de modo gradual. Mas devido a ação das ondas, novas clareiras são criadas e a alga volta a se reestabelecer. Em um ambiente sem essa perturbação, não seria possível a coexistência das duas espécies. Os mexilhões levariam as algas à extinção.

Em seu trabalho de dissertação, (VIEIRA, 2012), investigou a competição de 1000 espécies por 10 recursos em uma rede quadrada de lado $L = 500$ com condições de contorno periódicas. Nessa rede foi variado a quantidade de habitats da mesma forma que foi feito em (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014). Também foi aplicada uma fragmentação

estática na estrutura espacial. Uma proporção dos sítios da rede eram tornados inabitáveis antes da dinâmica começar. Estes sítios eram escolhidos de forma aleatória. Foram utilizadas as proporções de 5%, 15%, 25% e 35%.

Foi observado por (VIEIRA, 2012) que ao atingir as proporções de 25% e 35% de sítios inabitáveis, ilhas são formadas, que por sua vez isolam as espécies que nelas habitam. A fragmentação estática, em que sítios são destruídos antes da dinâmica iniciar, mostrou-se favorável à conservação da diversidade (Figura 6).

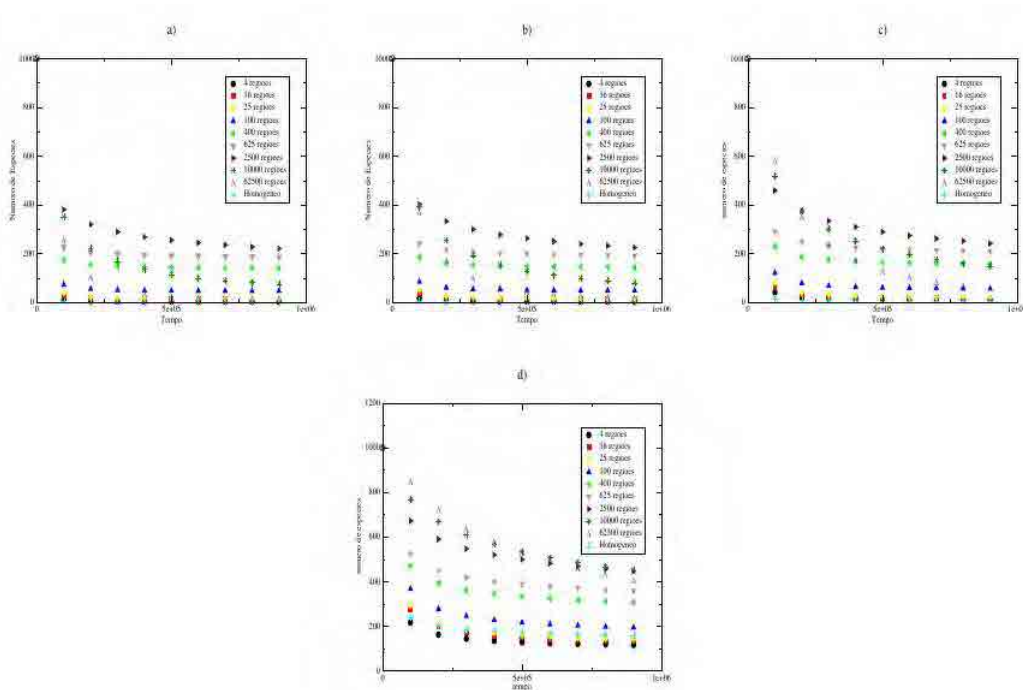


Figura 6 – Número médio de espécie como função do tempo para diferentes habitats competindo por 10 recursos, para (a) 5%, (b) 15%, (c) 25% e (d) 35% de habitats destruídos. Figura retirada de (VIEIRA, 2012).

O processo de fragmentação do ambiente existe naturalmente, mas é bem provável que o homem tenha intensificado esse processo pelo desmatamento para o cultivo das monoculturas, urbanizações, construção de indústrias, dentre outras. Muitos habitats naturais que eram quase contínuos foram transformados em paisagens semelhantes a um mosaico (RAMBALDI; OLIVEIRA, 2003). (DAZA, 2016), investigou a competição por recursos em uma estrutura espacial com fragmentação dinâmica do ambiente. Nesse trabalho 1000 espécies inicialmente evoluíram em uma rede quadrada com condições de contorno periódicas de largura $L = 512$, competindo por 10 recursos. A partir do passo de tempo 200000, uma proporção fixa p de sítios escolhidos aleatoriamente se tornaram inabitáveis. E a cada 100000 passos de tempo, essa mesma proporção foi destruída até completar 80% de sítios inabitáveis. Observou-se que a fragmentação dinâmica, não

favoreceu à diversidade, como ocorreu na fragmentação estática em (VIEIRA, 2012). Verificou-se uma queda maior na diversidade ao atingir as proporção de 70% e 80% de sítios inabitáveis (Figura 7).

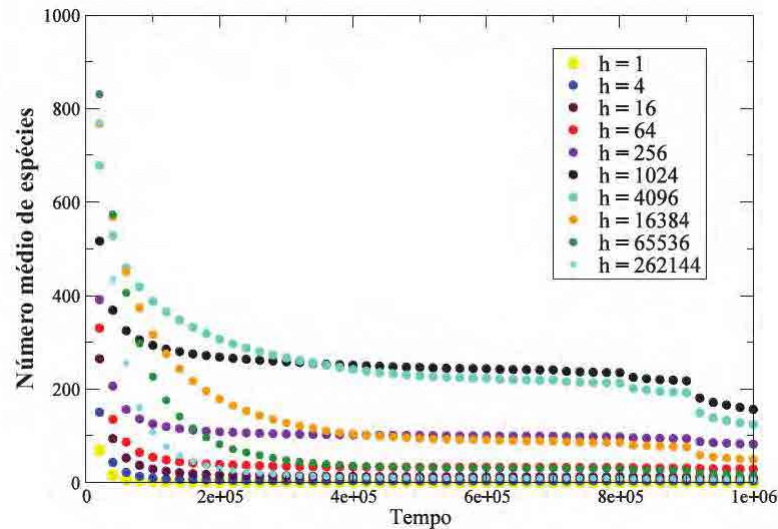


Figura 7 – Número médio de espécies como função do tempo para diferentes habitats competindo por 10 recursos e percentual de fragmentação $p = 10\%$. Figura retirada de (DAZA, 2016).

2.2 Modelo

2.2.1 Estrutura Espacial

Neste trabalho foram utilizadas redes quadradas de largura $L = 512$. Foi escolhido esse valor para a largura porque é um tamanho de rede viável para as simulações e menos sensível a perturbações. A heterogeneidade do ambiente varia de homogênea, em que todos os sítios são iguais, até uma rede totalmente heterogênea, em que cada sítio é um habitat diferente. As estruturas espaciais são construídas com condições de contorno periódicas. Essa forma foi escolhida porque consideramos a rede uma amostra do ambiente, em que esse apresenta um comportamento contínuo. A vizinhança escolhida para nosso modelo foi a de Von Neumann, isto é, a interação de um indivíduo que ocupa um dado sítio ocorre com um dos quatro vizinhos adjacentes ao sítio em questão como mostramos na Figura 8, onde os vizinhos do sítio de número 6 são os sítios 2, 5, 7 e 10. Caso o sítio em análise esteja em uma das bordas, a interação é feita como apresentado na Figura 9, que mostra os vizinhos do sítio número 4 que são 16, 3, 1 e 8.

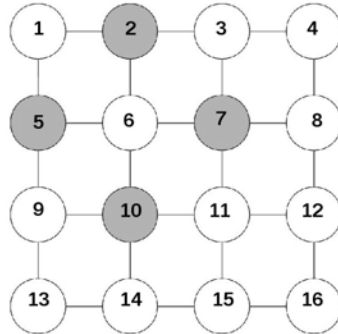


Figura 8 – Ilustração esquemática da vizinhança do sítio de número 6 para uma rede com $L = 4$.

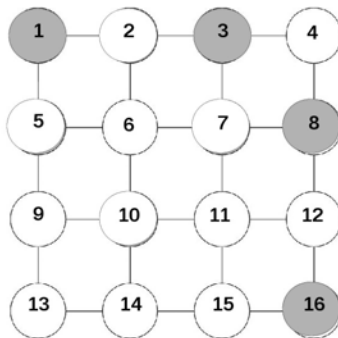


Figura 9 – Ilustração esquemática da vizinhança do sítio de número 4 para uma rede com $L = 4$.

Não é fácil descrever com a geometria Euclidiana formas naturais tais como linhas costeiras, montanhas e nuvens. Porém essas formas possuem uma notável simplificação sob mudanças de ampliação. Isso é chamado de auto-similaridade estatística (Figura 10), que pode ser quantificada por um número que concorda com nossa noção intuitiva de dimensão, mas necessariamente não precisa ser um número inteiro e chamamos de dimensão fractal. Essa auto-similaridade estatística é a qualidade essencial dos fractais na natureza (BARNSELEY et al., 1988).

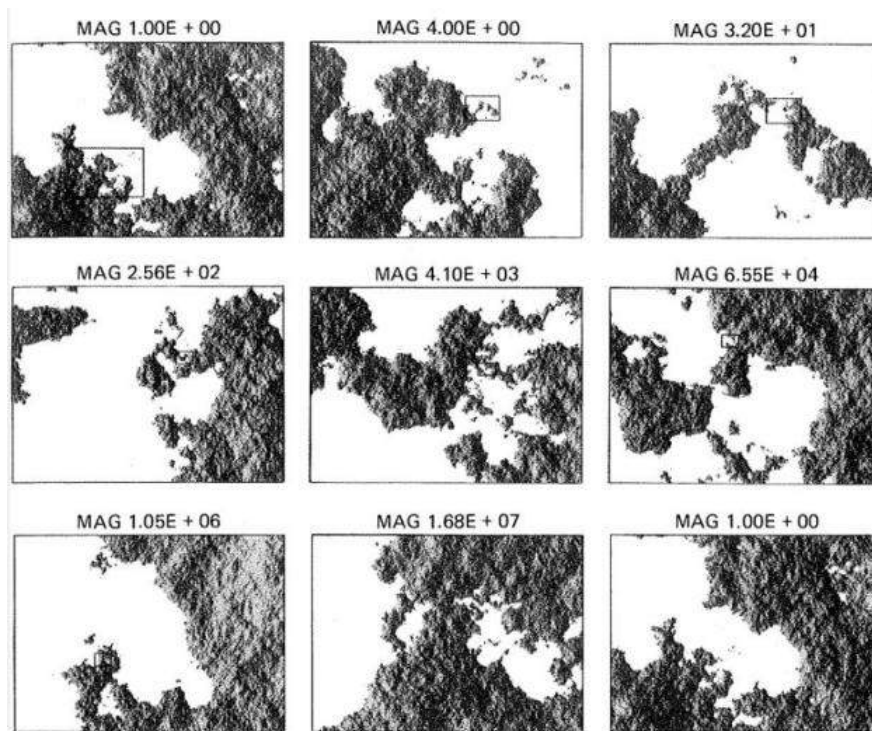


Figura 10 – Sequência de ampliações das porções de linha costeira estatisticamente auto-similar. A figura mostra uma sequência de ampliações de uma parte da imagem anterior. As partes menores mostram similaridades as partes maiores, mas não são idênticas. Figura retirada de (BARNSELEY et al., 1988)

As estruturas fractais são, em geral, um resultado de um procedimento de construção ou algoritmo, que é frequentemente recursivo e mais adequado para implementação em computadores. Foi utilizado o processo de movimento Browniano fracionário para construção de estruturas fractais. É um dos modelos matemáticos mais úteis para fractais aleatórios encontrados na natureza (BARNSELEY et al., 1988).

Um movimento Browniano fracionário, $V_H(t)$, é uma função de uma variável t , que usualmente é o tempo, e seus incrementos

$$V_H(t_2) - V_H(t_1) \quad (2.9)$$

tem distribuição Gaussiana com variância

$$\langle |V_H(t_2) - V_H(t_1)|^2 \rangle \propto |t_2 - t_1|^{2H} \quad (2.10)$$

onde a quantidade entre os $\langle \text{ e } \rangle$ denota médias de conjuntos em muitas amostras de $V_H(t)$ e o parâmetro H , expoente de Hurst, varia entre $0 < H < 1$ (BARNSELEY et al., 1988)

Este processo produz um relevo irregular, onde o expoente de Hurst determina a rugosidade deste relevo. Quanto mais próximo de zero for o expoente, mais irregular será a superfície, mais anti-correlacionada. Quanto mais próximo de um for o expoente, mais suave será a superfície, mais correlacionada. Quando o expoente for igual a meio, $H = \frac{1}{2}$, vai corresponder ao movimento Browniano. A Figura 11 ilustra cinco superfícies rugosas geradas com os valores de H que foram utilizados nas simulações.

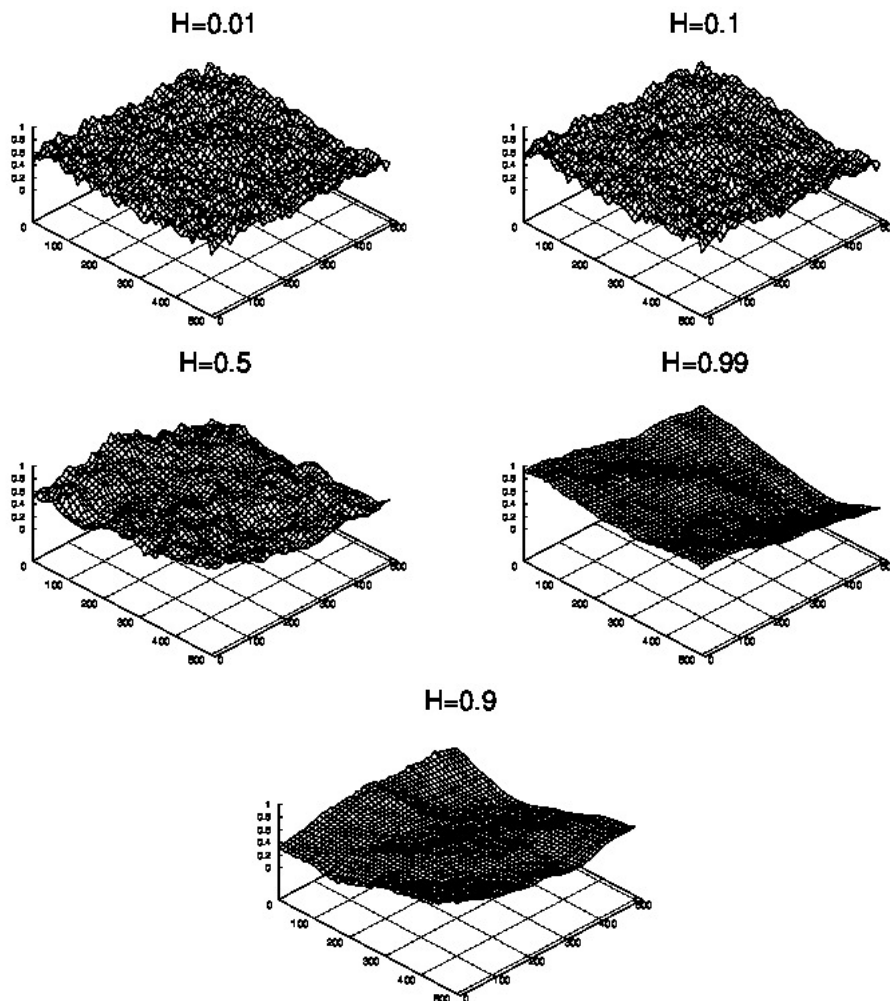


Figura 11 – Ilustração de superfícies utilizadas nas simulações para implementação da fragmentação com $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9, 0.99$.

Introduzimos a heterogeneidade h através da distribuição de recursos na rede. Utilizamos dez recursos distintos em cada sítio da rede. As quantidades destes recursos são obtidas através de uma distribuição de probabilidade uniforme entre zero e um ($U(0, 1)$). Desta forma, uma rede homogênea ($h = 1$) tem as mesmas quantidades de recursos em todos os seus sítios (Figura 12). Uma rede com quatro habitats ($h = 4$) é uma estrutura dividida em quatro partes iguais onde cada parte é homogênea, mas heterogênea entre as

outras (Figura 13). Assim, variamos a heterogeneidade h em 1, 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536 e 262144.

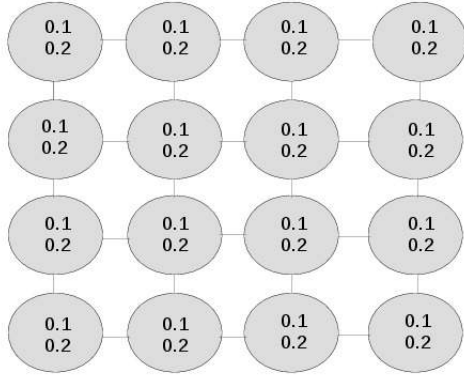


Figura 12 – Ilustração esquemática de uma rede com $h = 1$ e dois recursos.

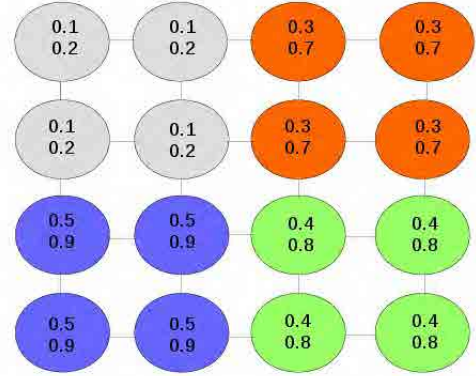


Figura 13 – Ilustração esquemática de uma rede com $h = 4$ e dois recursos.

2.2.2 Dinâmica

Nestas simulações iniciamos com 1000 espécies distintas distribuídas uniformemente nos $N = L \times L$ sítios. Cada espécie possui dez constantes de meia saturação, escolhidas por meio da distribuição de probabilidade Gaussiana com média 1 e variância 0.01, pois trabalhamos com dez recursos distintos. A constante de meia-saturação para um dado recurso representa a abundância necessária daquele recurso para que a espécie alcance metade de sua taxa de crescimento máxima. A taxa de reprodução de cada espécie é dada pela lei de Liebig

$$f_{ij} = \min \left(\frac{R_{1j}}{R_{1j} + K_{i1}}, \frac{R_{2j}}{R_{2j} + K_{i2}}, \dots, \frac{R_{10j}}{R_{10j} + K_{i10}} \right) \quad (2.11)$$

onde f_{ij} é a taxa de reprodução da espécie i no sítio j , R_{lj} é o recurso l disponível no sítio j e K_{il} é a constante de meia saturação da espécie i para o recurso l .

Desta forma, inicia-se a dinâmica com a escolha aleatória de um sítio da rede. Após a escolha, verifica-se o estado do sítio: se vazio, ou indisponível, escolhemos outro. Caso o sítio esteja ocupado por algum indivíduo, ele morre com probabilidade m . Se não morre, ele se reproduzirá, se houver um sítio vazio em sua vizinhança, com a probabilidade dada pela equação 2.11. Um passo de tempo é contado quando escolhemos $N = L \times L$ sítios. Foram realizadas 50 simulações de 10^6 passos de tempo para cada conjunto de parâmetros.

Foi realizada fragmentação dinâmica na estrutura. A cada 10^5 passos de tempo, 10% dos sítios com maior elevação, eram tornados inadequados para as espécies, isto é,

não poderiam ser ocupados. A primeira fragmentação ocorre após $2 \cdot 10^5$ passos de tempo, mas antes de cada fragmentação, as espécies eram contadas. O total de sítios inadequados, não colonizáveis, em cada simulação foi de 80%.

2.3 Resultados

Inicialmente investigamos como o número médio de espécies na estrutura varia com o tempo. Na Figura 14, verificamos que para todos os valores de h há um comportamento padrão de diminuir bruscamente nos primeiros passos de tempo seguido de um decréscimo mais lento. Observamos também que a diversidade média S aumenta com o aumento da heterogeneidade h , mas até o valor de $h = 1024$. A partir desse valor a diversidade cai. Este comportamento ocorre porque quando aumentamos a heterogeneidade, diminuimos a área de cada habitat, favorecendo espécies que tem maior número de indivíduos.

Nas Figuras 15 e 16 podemos verificar os efeitos da fragmentação no sistema. Observamos que a fragmentação exerce forte influência no decréscimo da diversidade quando os graus de heterogeneidade são iguais a $h = 256, 1024$ e 4096 . Isso ocorre porque nesses graus de heterogeneidade temos uma diversidade maior, porém muitas espécies com poucos indivíduos. A partir do momento em que tornamos sítios inabitáveis (fragmentação do ambiente), a área disponível para as espécies se torna cada vez mais escassa o que inviabiliza a manutenção de espécies mais fracas (menor adaptação e em menor número) restando espécies mais fortes (mais adaptadas ao ambiente e em maior número). Podemos observar ainda que ao aumentarmos o expoente de Hurst, a queda na diversidade fica mais acentuada. Isso acontece porque com o aumento do expoente a superfície fica mais suave, concentrando os pontos mais altos em regiões específicas (Figuras 17, 18, 19, 20 e 21). Dessa forma, ao eliminarmos esses sítios, acabamos por eliminar regiões inteiras, conseqüentemente, eliminamos várias espécies que estão nessas regiões. Na fragmentação aleatória (Figura 22), os sítios são eliminados ao acaso, com a mesma chance para cada um deles. Dessa forma, a probabilidade de se eliminar sítios próximos é menor, o que deixa os resultados mais próximos dos casos para o expoente de Hurst $H = 0.01$ e 0.1

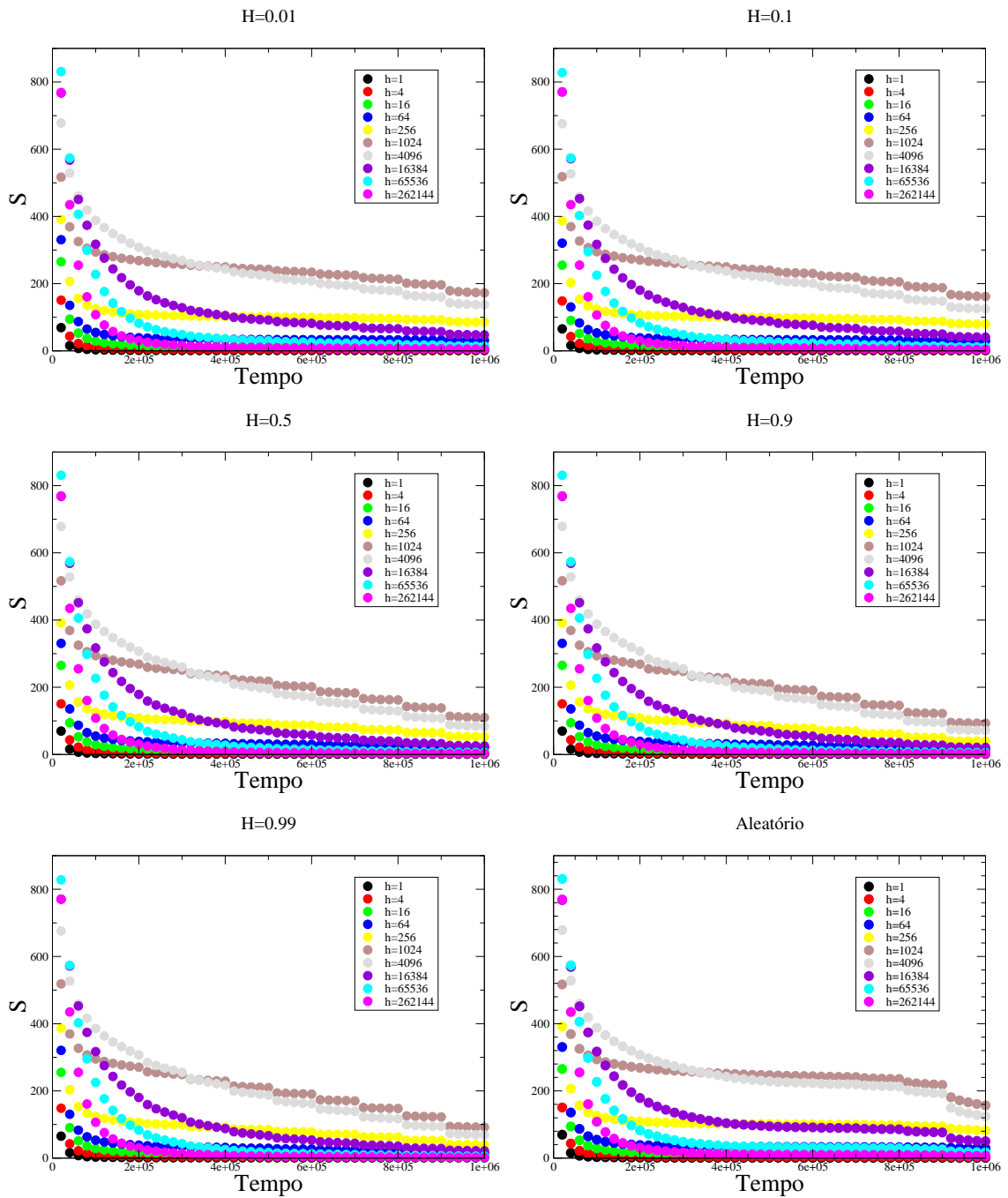


Figura 14 – Número médio de espécies S como função do tempo para diferentes graus de heterogeneidade h com expoente de Hurst $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9, 0.99$ e fragmentação aleatória.

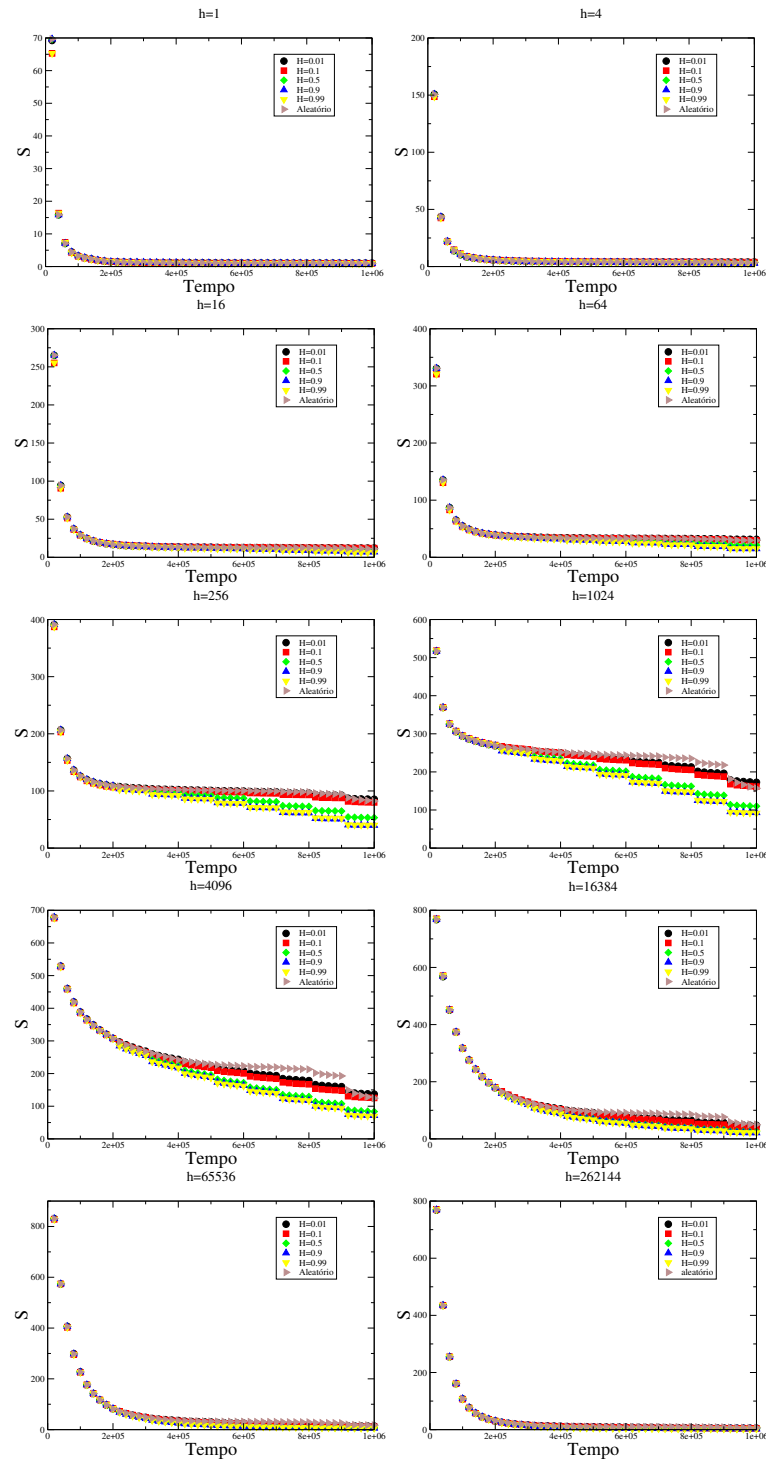


Figura 15 – Comparação da variação temporal da média das espécies em relação ao expoente de Hurst e a fragmentação aleatória para diferentes graus de heterogeneidade.

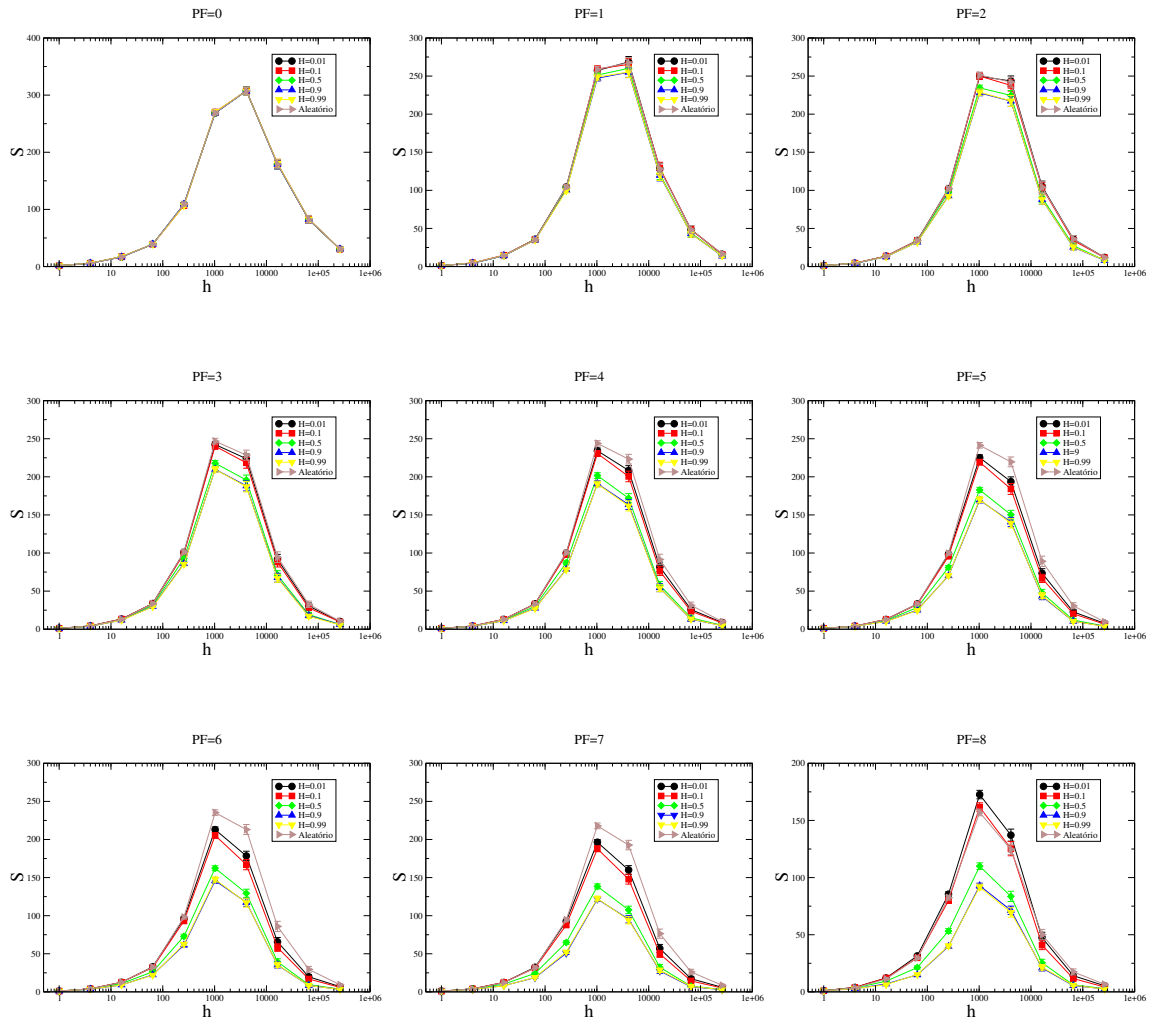


Figura 16 – Média do número de espécies como função da heterogeneidade h para todos os passos de fragmentação.

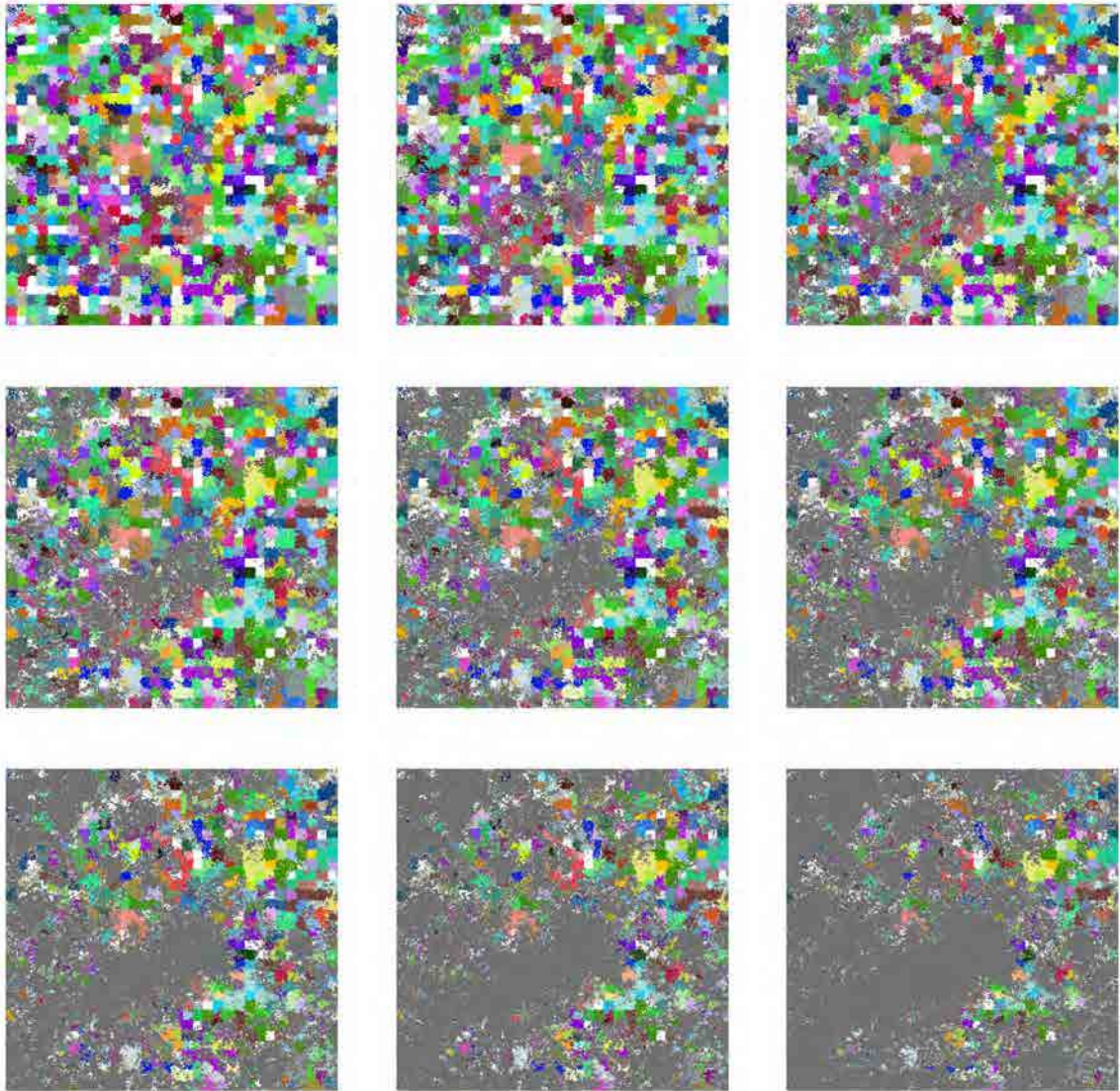


Figura 17 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.01$ e $h = 1024$.

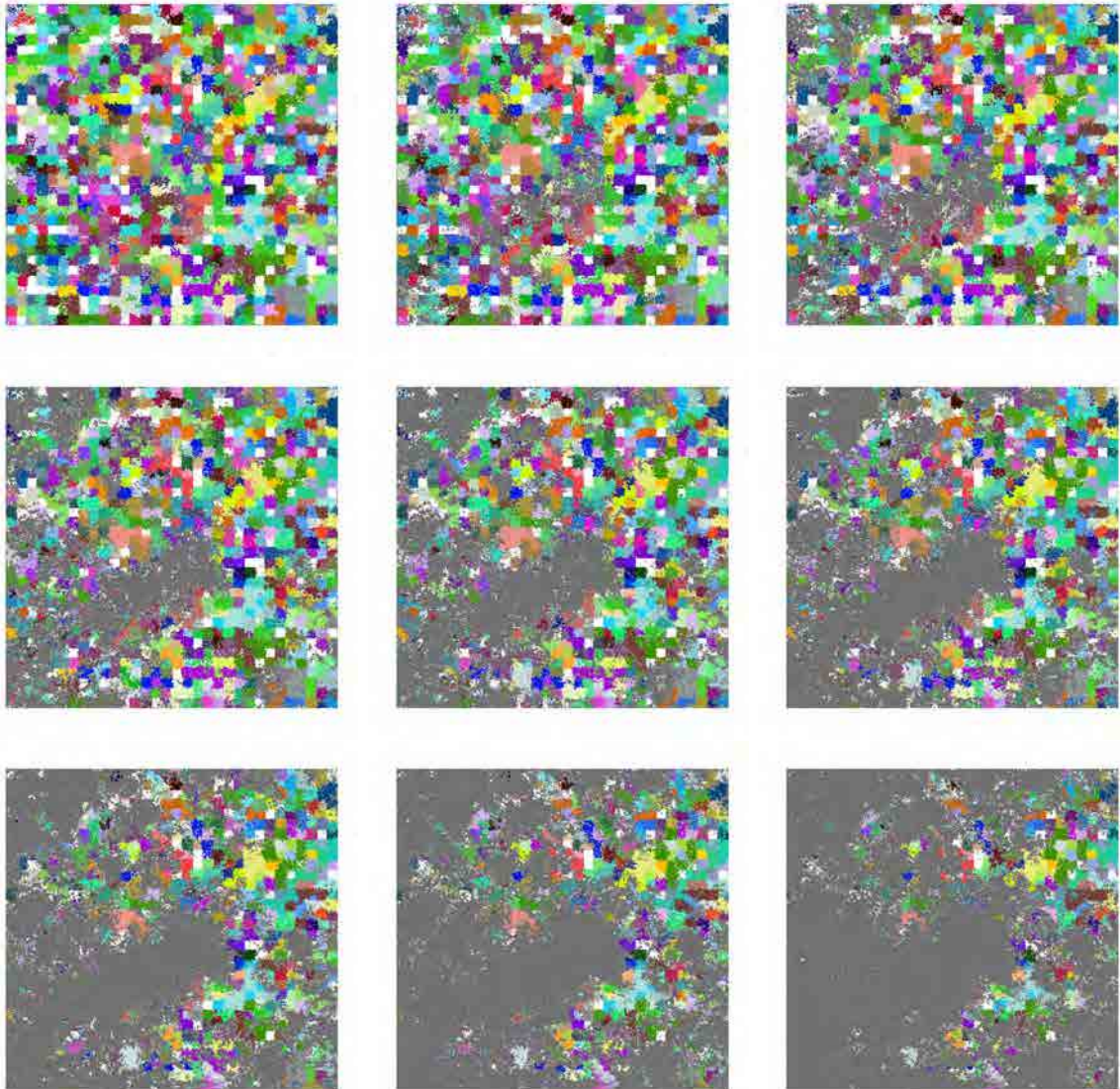


Figura 18 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.1$ e $h = 1024$.

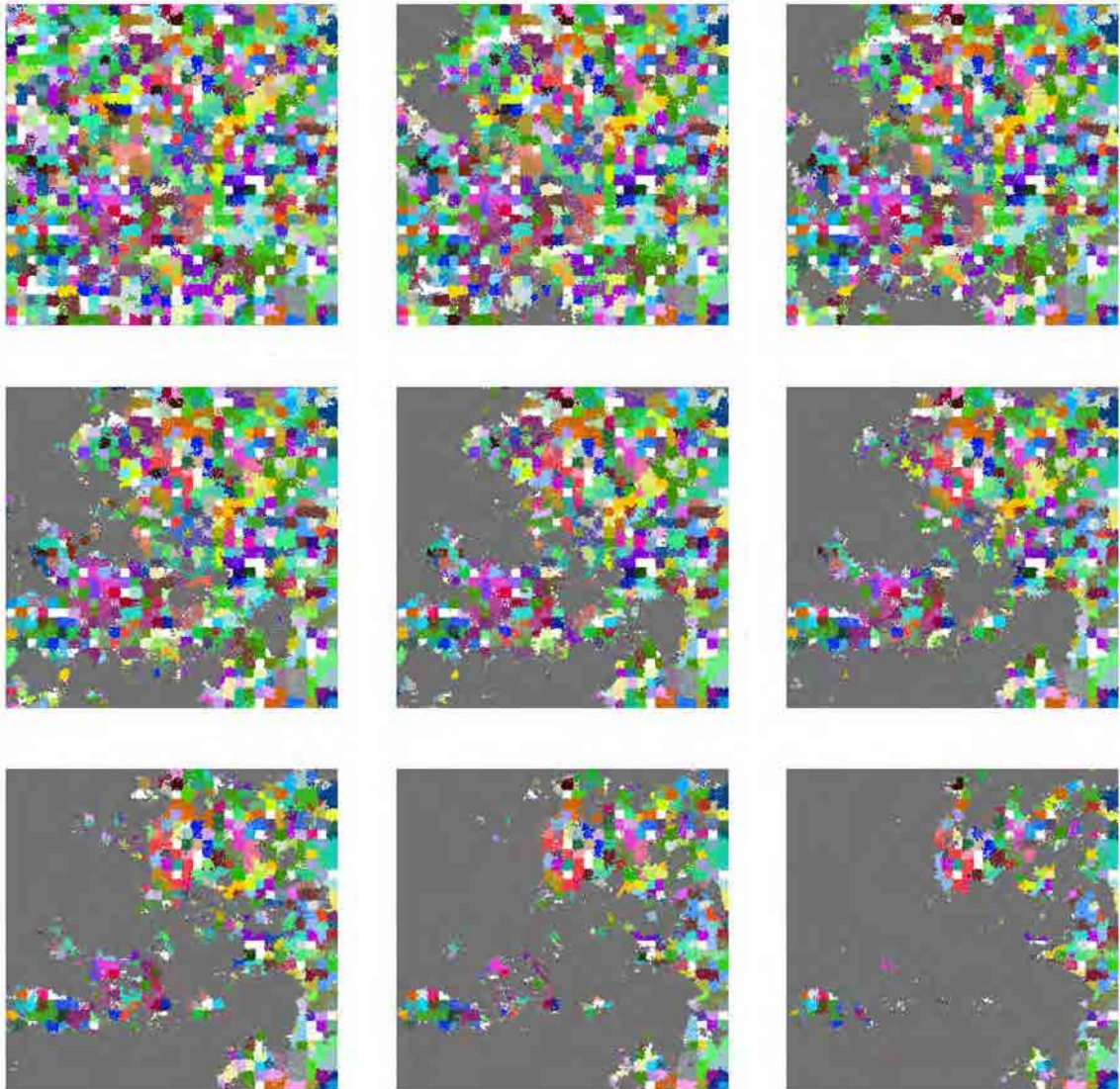


Figura 19 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.5$ e $h = 1024$.

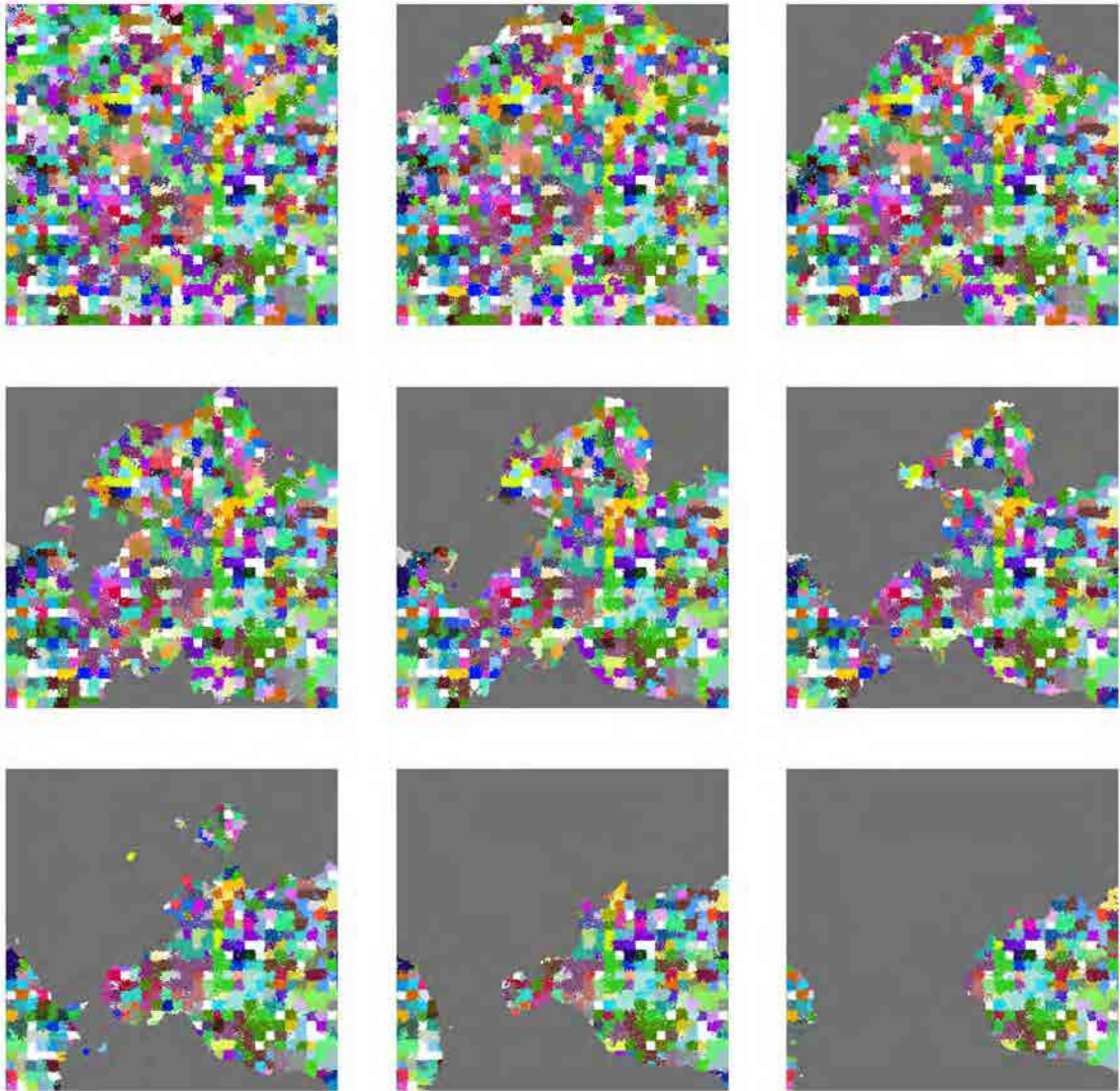


Figura 20 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.9$ e $h = 1024$.

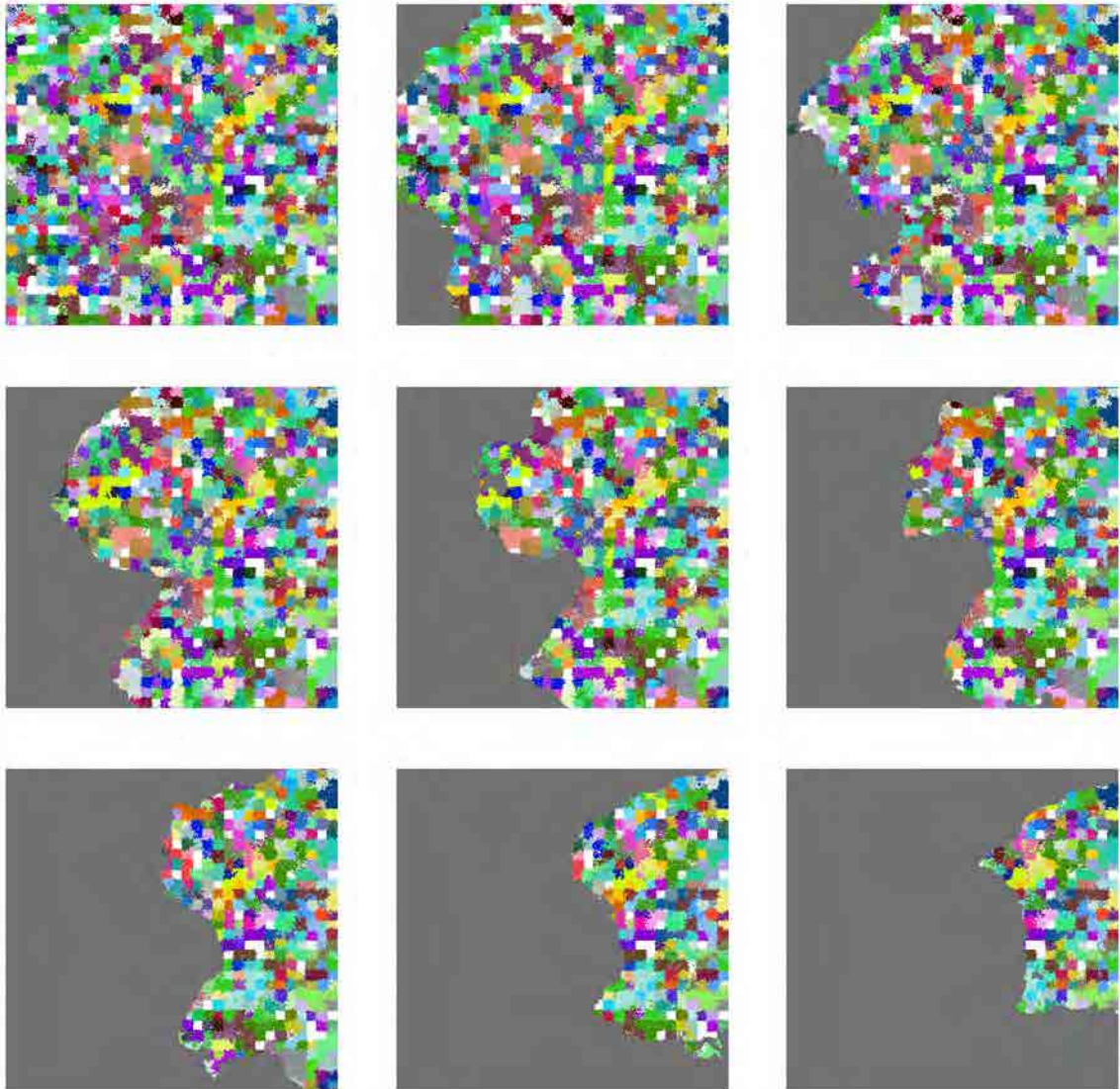


Figura 21 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para $H = 0.99$ e $h = 1024$.

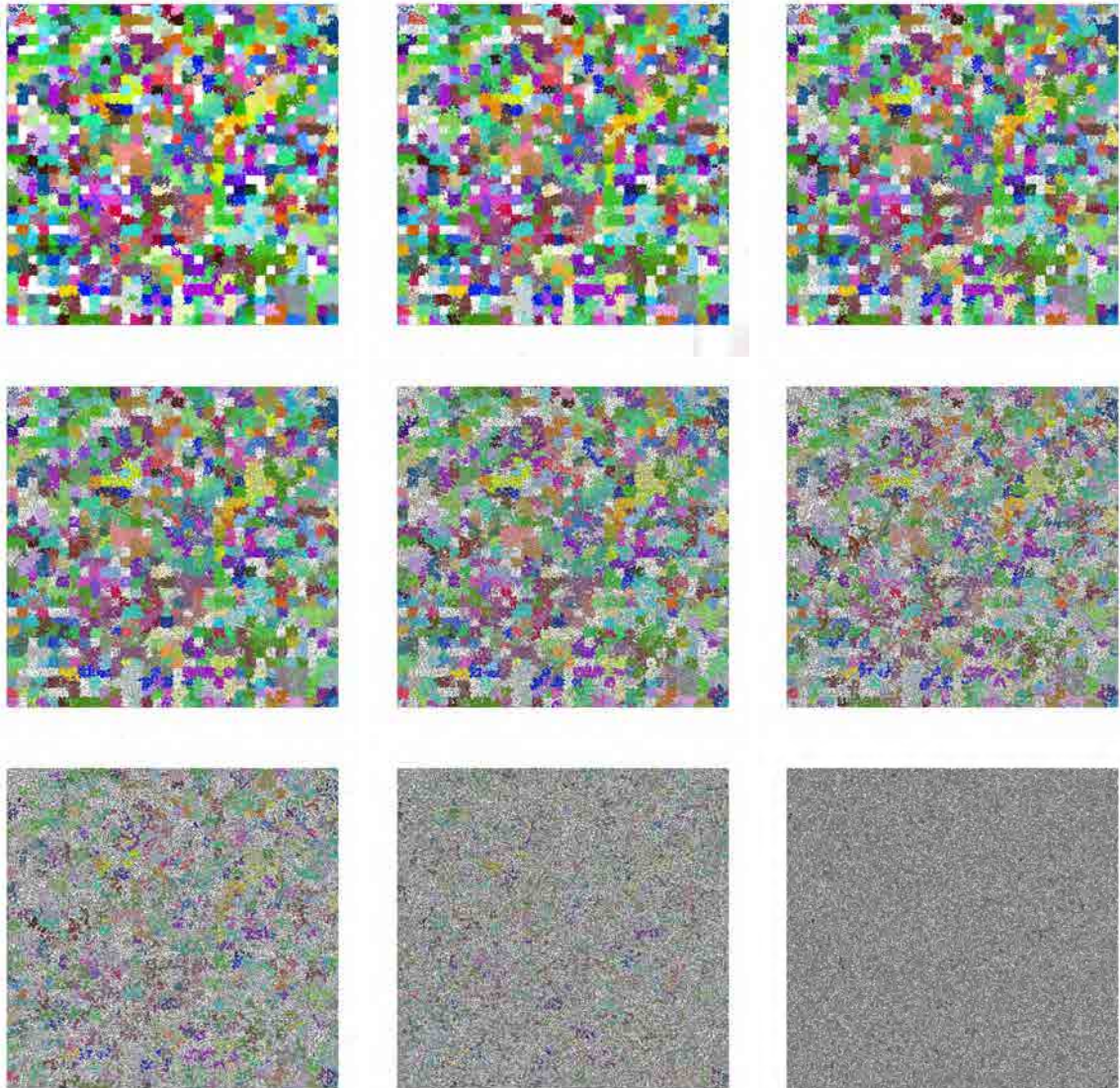


Figura 22 – Instantâneos da distribuição das espécies na estrutura espacial para os tempos de $t = 2 \times 10^5, 3 \times 10^5, 4 \times 10^5, 5 \times 10^5, 6 \times 10^5, 7 \times 10^5, 8 \times 10^5, 9 \times 10^5$ e 10^6 para fragmentação aleatória e $h = 1024$.

Intuitivamente concluímos que quanto maior a área, maior será a diversidade encontrada. Em 1847 Watson realizou os primeiros estudos que relacionavam a diversidade com a área (WATSON, 1847; WILLIAMS, 1943; SCHILLING; BATISTA, 2008). A partir dos trabalhos de Arrhenius (ARRHENIUS, 1921) e de Gleason (GLEASON, 1922; GLEASON, 1925), Preston (PRESTON, 1960) fez um estudo mais detalhado desta relação (ROSENZWEIG, 1995) e propõe que a diversidade varia com a área de acordo com uma lei de potência como mostra a expressão 2.12

$$S = cA^Z \quad (2.12)$$

onde S é o número de espécies, A representa a área, c é uma constante e Z varia entre 0 e 1.

Aplicando logarítmo na expressão 2.12 podemos reescrevê-la da seguinte forma

$$\ln(S) = \ln(c) + Z \ln(A) \quad (2.13)$$

Desta forma, podemos interpretar Z como a inclinação da curva de regressão da relação espécie-área e c como intercepto desta curva.

A Figura 23, nos mostra que o valor de Z nas retas de regressão para os diferentes tipos de biomas são similares, mas o valor de c não é. Isso nos mostra que precisamos dos dois parâmetros para descrever uma curva espécie área (ROSENZWEIG, 1995).

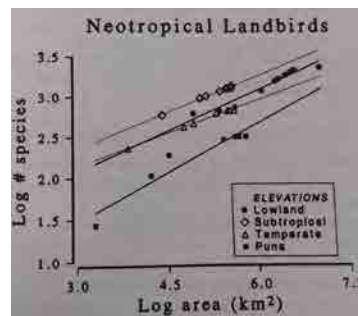


Figura 23 – Curva espécie-área de Rahbek para aves terrestres neotropicais. Figura retirada de (ROSENZWEIG, 1995).

Para estudar a relação espécie-área, em cada grau de heterogeneidade (h), a estrutura foi subdividida em áreas de tamanho $A = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536$ e 262144 . É importante ressaltar que a contagem é feita no estado final da dinâmica e como a rede tem 80% de sua área inabitável nesse estado, consideremos apenas 20% de cada subestrutura. Para cada tamanho de área, subdividimos a estrutura em parcelas de tamanhos iguais e contamos quantas espécies restavam em cada parcela da rede e o resultado foi dado pela média das cinquenta simulações. Por exemplo, para uma área de tamanho $A = 65536$, a estrutura espacial é dividida em quatro parcelas iguais, em seguida é feita a contagem das espécies em cada parcela de cada uma das cinquenta simulações. Desse modo, o número médio de espécies restantes para a área de $A = 65536$ é obtida pela média das 200 observações.

Verificamos os efeitos da fragmentação ao fazermos o estudo da relação espécie área. Para o ambiente homogêneo, $h = 1$ (Figura 24), observamos que para os expoentes

de Hurst com valor de $H = 0.01$ e $H = 0.1$, temos dois regimes de lei de potência, onde em áreas menores, Z , que neste caso representa a inclinação da reta de regressão, possui valor maior do que em áreas maiores. O contrário ocorre com os expoentes de Hurst $H = 0.9$ e $H = 0.99$. Nesses casos, Z é maior em áreas maiores. Quando $H = 0.5$, observamos que o Z tem o mesmo valor, tanto para áreas maiores quanto para áreas menores.

Ao aumentarmos a heterogeneidade para $h = 4$ (Figura 24), verificamos que o valor de Z para os expoentes de Hurst $H = 0.01$ e $H = 0.1$, passa a ter o mesmo valor, tanto para áreas pequenas quanto para áreas maiores. E para $H = 0.5$ verifica-se o maior valor de Z em áreas maiores.

Podemos observar que com o aumento da heterogeneidade h , passamos a ter dois regimes de lei de potência em que Z é menor para áreas menores e maior para áreas maiores, com um valor máximo em $h = 1024$ tanto para áreas menores quanto para áreas maiores. Podemos observar toda essa descrição com o auxílio da tabela 1 e Figuras 24 e 25. Ainda com a observação dessas Figuras, verificamos que o valor de Z é sempre maior para o caso da fragmentação aleatória, quando se trata de áreas menores e para áreas maiores, Z passa a ser maior com o aumento da heterogeneidade h . Isso se dá pelo fato de que na fragmentação aleatória, não existe preferência para tornar um sítio inabitável. Isso torna a fragmentação mais homogênea, propiciando a conservação de habitats que por sua vez aumenta o valor de Z na relação das espécies com a área.

Esse efeito da fragmentação na relação espécie área, no ambiente homogêneo, se dá pelo fato de quanto menor for o valor de H , mais dispersa será a fragmentação, o que nos mostra que para áreas menores será mais provável encontramos pequenas porções da rede habitadas. Enquanto que para valores de H maiores, a fragmentação será mais concentrada em regiões específicas, deixando uma pequena parcela da rede habitada. Isso irá mostrar que só encontraremos diversidade maior em parcelas maiores da rede.

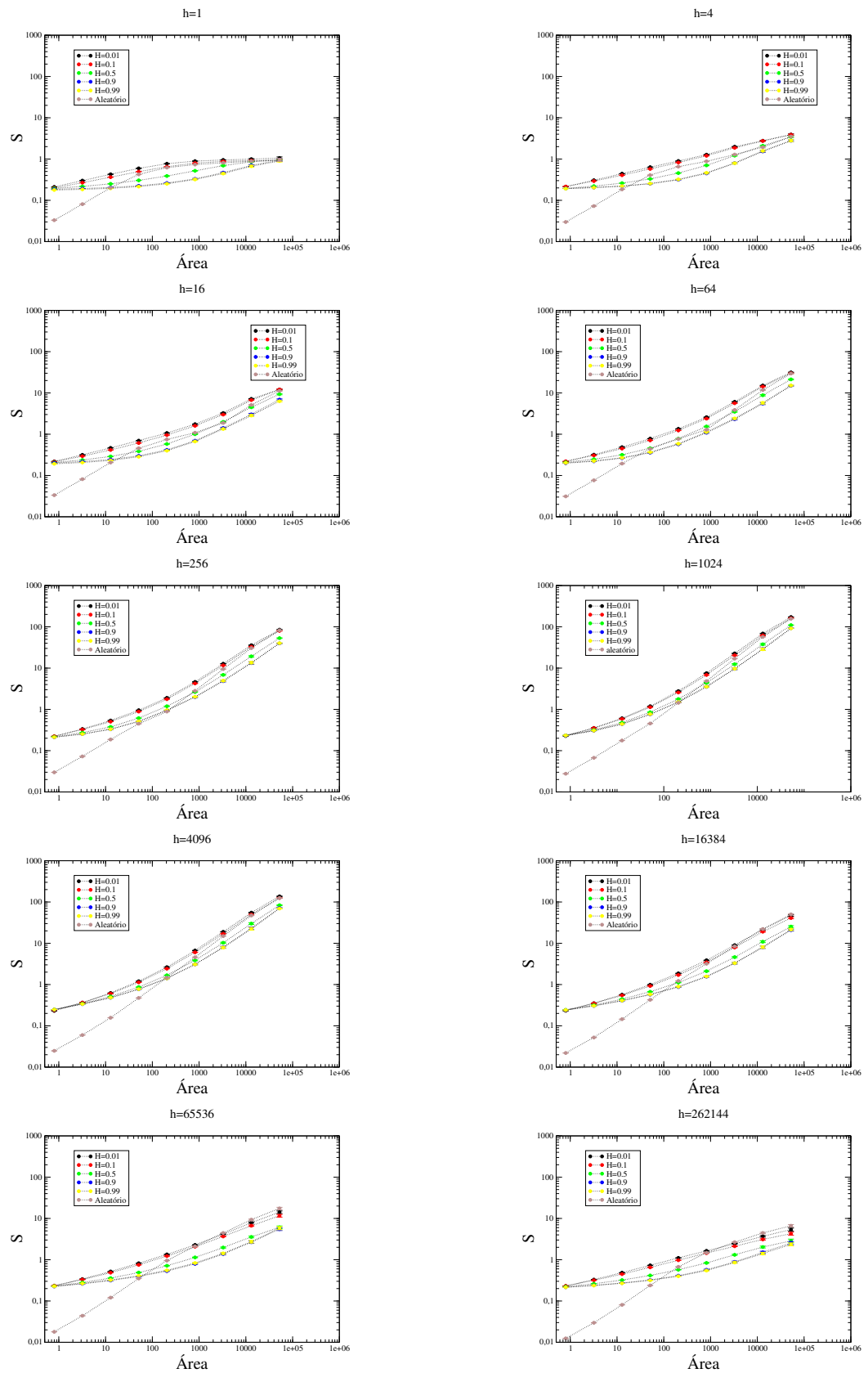


Figura 24 – Relação espécie-área para diferentes graus de heterogeneidade para $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9$ e 0.99 e a fragmentação aleatória.

h	z em pequenas áreas	z em grandes áreas
1	0.2359 ± 0.0078	0.0538 ± 0.0075
4	0.2638 ± 0.0022	0.2638 ± 0.0022
16	0.2857 ± 0.0047	0.4519 ± 0.0197
64	0.3278 ± 0.0135	0.5819 ± 0.0178
256	0.3857 ± 0.0232	0.6965 ± 0.0120
1024	0.4487 ± 0.0325	0.7556 ± 0.0135
4096	0.4380 ± 0.0271	0.7225 ± 0.0116
16384	0.3757 ± 0.0178	0.5909 ± 0.0105
65536	0.3172 ± 0.0089	0.4297 ± 0.0078
262144	0.2873 ± 0.0014	0.2873 ± 0.0014

(a) $H = 0.01$

h	z em pequenas áreas	z em grandes áreas
1	0.2160 ± 0.0024	0.0626 ± 0.0145
4	0.2653 ± 0.0046	0.2653 ± 0.0046
16	0.2683 ± 0.0105	0.4702 ± 0.0194
64	0.33091 ± 0.0183	0.5888 ± 0.0183
256	0.3695 ± 0.0272	0.6978 ± 0.0123
1024	0.4296 ± 0.0340	0.7572 ± 0.0116
4096	0.4152 ± 0.0283	0.7212 ± 0.0113
16384	0.3532 ± 0.0192	0.5817 ± 0.0115
65536	0.2967 ± 0.0126	0.4092 ± 0.0053
262144	0.2692 ± 0.0031	0.2692 ± 0.0031

(b) $H = 0.1$

h	z em pequenas áreas	z em grandes áreas
1	0.1563 ± 0.0074	0.1563 ± 0.0074
4	0.1528 ± 0.0162	0.3693 ± 0.0085
16	0.1841 ± 0.0219	0.5094 ± 0.0201
64	0.2348 ± 0.0298	0.6030 ± 0.0195
256	0.3036 ± 0.0366	0.6918 ± 0.0198
1024	0.3646 ± 0.0362	0.7505 ± 0.0164
4096	0.3428 ± 0.0277	0.7114 ± 0.0186
16384	0.2734 ± 0.0198	0.5692 ± 0.0185
65536	0.2036 ± 0.0149	0.3918 ± 0.0088
262144	0.1693 ± 0.0131	0.2961 ± 0.0075

(c) $H = 0.5$

h	z em pequenas áreas	z em grandes áreas
1	0.0607 ± 0.0098	0.2382 ± 0.0116
4	0.0851 ± 0.0143	0.4026 ± 0.0225
16	0.1284 ± 0.0217	0.5106 ± 0.0248
64	0.1865 ± 0.0306	0.5884 ± 0.0284
256	0.267 ± 0.0372	0.6763 ± 0.0292
1024	0.3353 ± 0.0352	0.7473 ± 0.0256
4096	0.3113 ± 0.0257	0.7105 ± 0.0285
16384	0.2306 ± 0.0154	0.5771 ± 0.0320
65536	0.1535 ± 0.0120	0.4255 ± 0.0270
262144	0.1144 ± 0.0108	0.3332 ± 0.0176

(d) $H = 0.9$

h	z em pequenas áreas	z em grandes áreas
1	0.0613 ± 0.0100	0.2368 ± 0.0108
4	0.0908 ± 0.0146	0.4008 ± 0.0238
16	0.1288 ± 0.0220	0.5026 ± 0.0226
64	0.1891 ± 0.0310	0.5860 ± 0.0265
256	0.2688 ± 0.0376	0.6762 ± 0.0283
1024	0.3358 ± 0.0354	0.7430 ± 0.0250
4096	0.3108 ± 0.0250	0.7057 ± 0.0286
16384	0.2335 ± 0.0160	0.5776 ± 0.0345
65536	0.1598 ± 0.0119	0.4258 ± 0.0283
262144	0.1097 ± 0.0105	0.3252 ± 0.0164

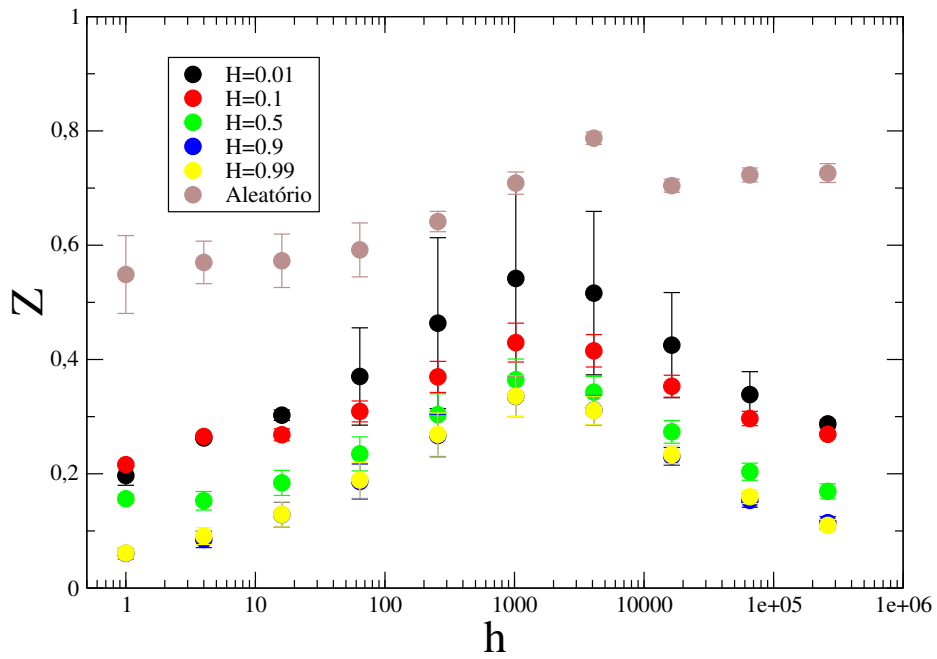
(e) $H = 0.99$

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

(f) Aleatório

Tabela 1 – Valores do expoente Z para dois regimes de lei de potência e expoente de Hurst $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9, 0.99$ e para o caso da fragmentação aleatória.

Áreas menores



Áreas maiores

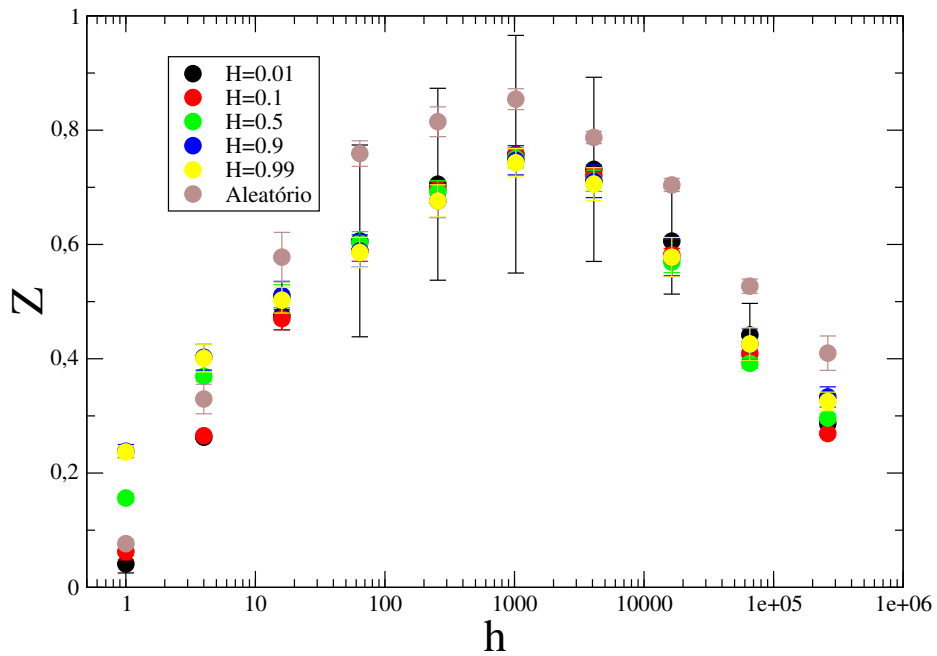


Figura 25 – Valor do expoente Z como função do grau de heterogeneidade h para $H = 0.01, 0.1, 0.5, 0.9$ e 0.99 e o caso aleatório.

Investigamos a distribuição dos tamanhos das populações para cada grau de heterogeneidade h e os expoentes de Hurst considerados (Figuras 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, e 35).

Podemos observar que quando a heterogeneidade $h = 1$, as espécies que sobrevivem são aquelas que tem o maior número de indivíduos. Isso quer dizer que em ambientes homogêneos, as chances são menores para as espécies com poucos indivíduos. Esse comportamento fica mais acentuado com o aumento do expoente de Hurst H .

No caso da fragmentação aleatória, ainda na figura 26, percebemos que a chance é maior para espécies com populações maiores, mas as espécies com populações menores têm chances maiores de sobreviver nesse tipo de fragmentação do que na correlacionada.

Ao aumentarmos a heterogeneidade h , para todos os tipos de fragmentação, observamos que as distribuições sofrem um deslocamento para a esquerda do histograma, mostrando que temos um maior número de espécies com menos indivíduos. Esse comportamento fica mais visível na heterogeneidade $h = 1024$, com os histogramas mostrando um pico mais a esquerda. Vale salientar que é nessa heterogeneidade que observamos a maior diversidade. Temos a ocorrência de um maior número de espécies, porém elas têm um menor número de indivíduos. Comparando as fragmentações, ao aumentarmos o expoente de Hurst, diminuímos as chances das espécies com menos indivíduos. Esse comportamento é devido a correlação na fragmentação. Quanto maior a correlação, mais concentrada será a fragmentação, eliminando regiões inteiras de uma só vez e as espécies que habitam nelas como consequência disso.

Aumentando ainda mais a heterogeneidade h , observamos que a largura dos histogramas aumenta e o pico decresce até a heterogeneidade $h = 16384$ (Figuras 32, 33). Ou seja, para esses valores de heterogeneidade as espécies com menos indivíduos passam a ter mais chance de sobreviverem.

Com $h = 65536$ e $h = 262144$, Figuras 34 e 35, observamos o surgimento de um pico na extremidade direita dos histogramas. Isso nos mostra que as espécies com mais indivíduos passam a ter mais chance novamente. E com o aumento de H , Figura 35, observamos que as espécies de tamanhos menores vão sendo extintas. Isso ocorre por conta da fragmentação ser mais concentrada para valores de H mais próximos de 1.

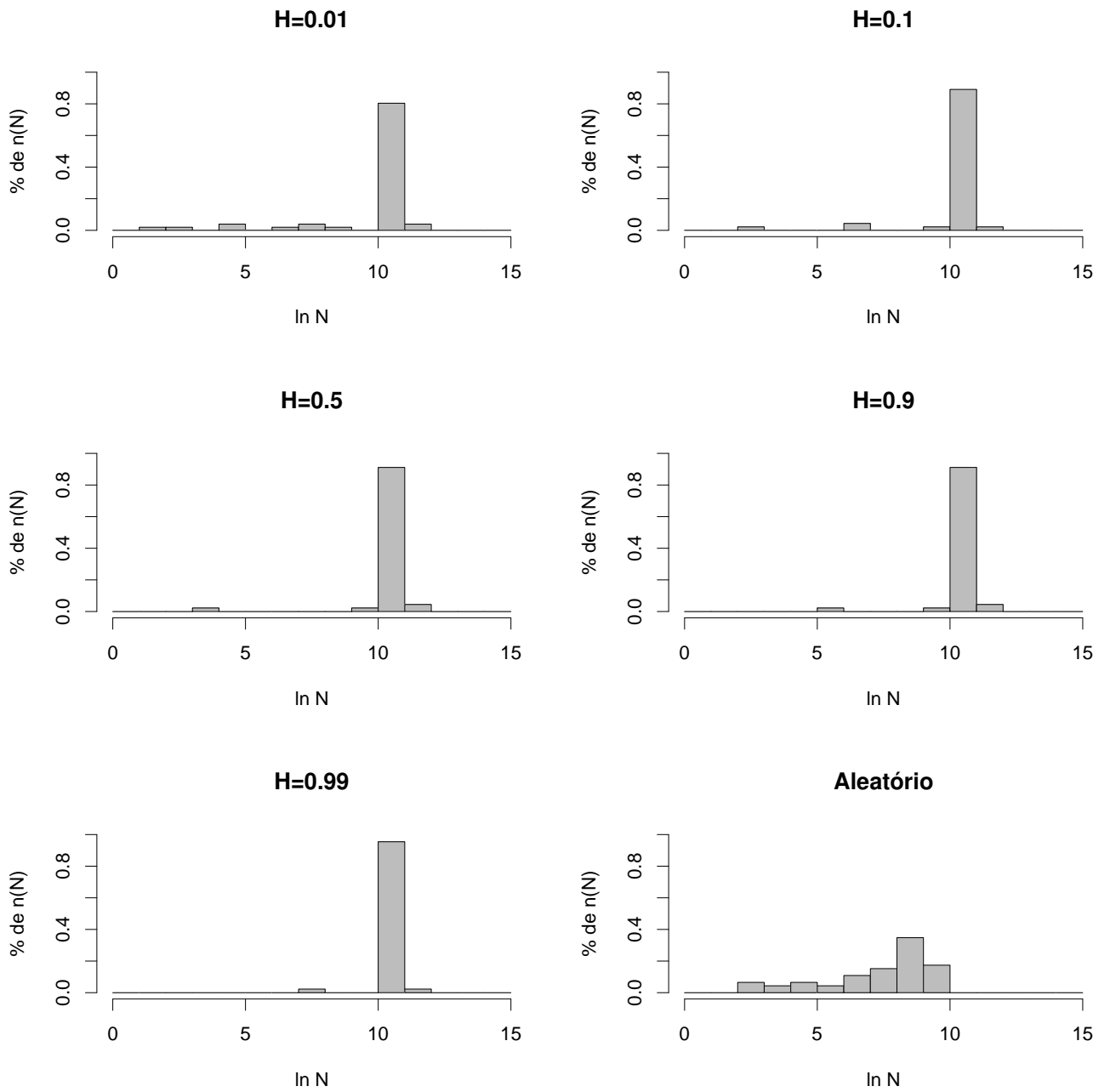


Figura 26 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 1$.

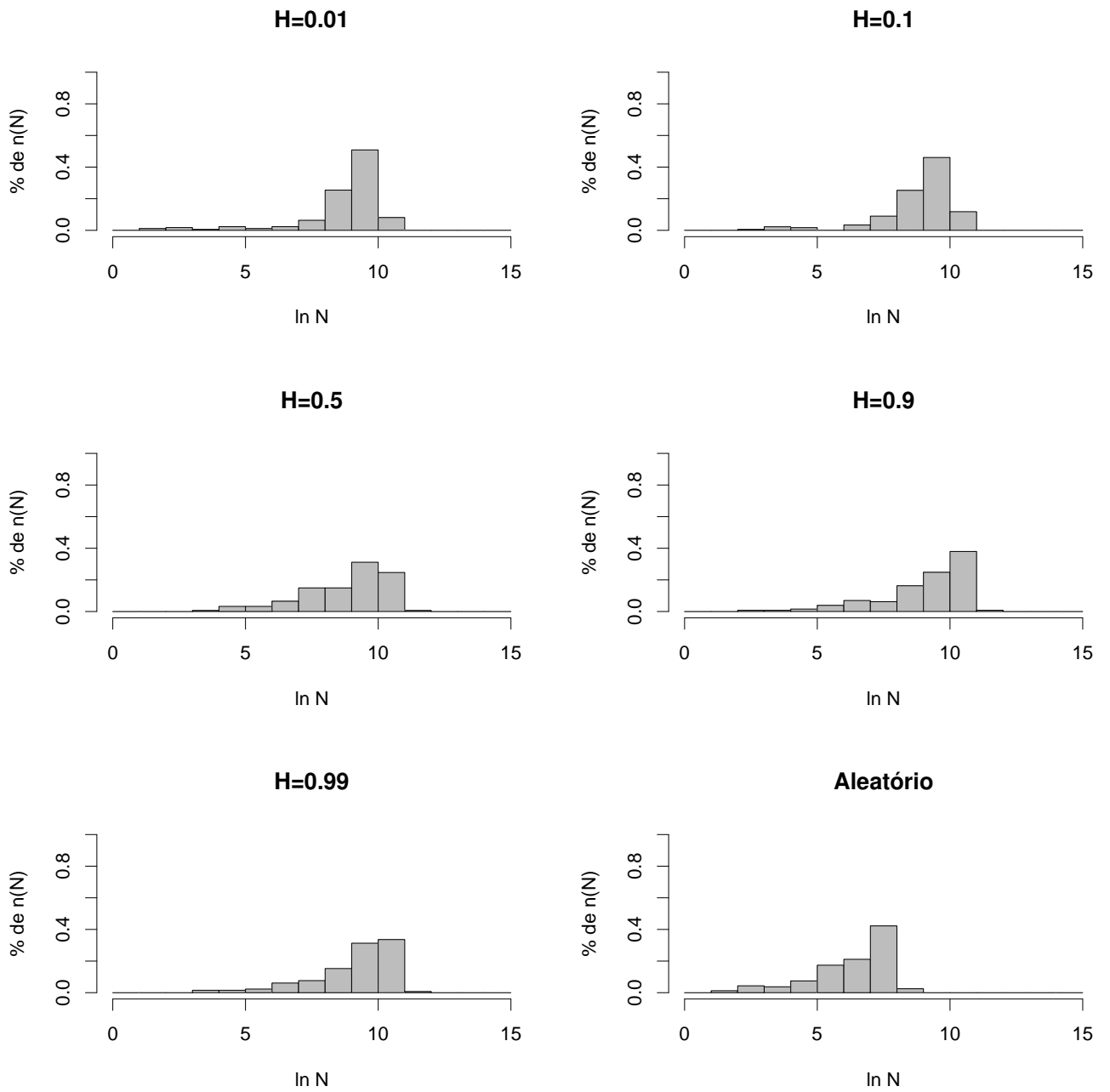


Figura 27 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 4$.

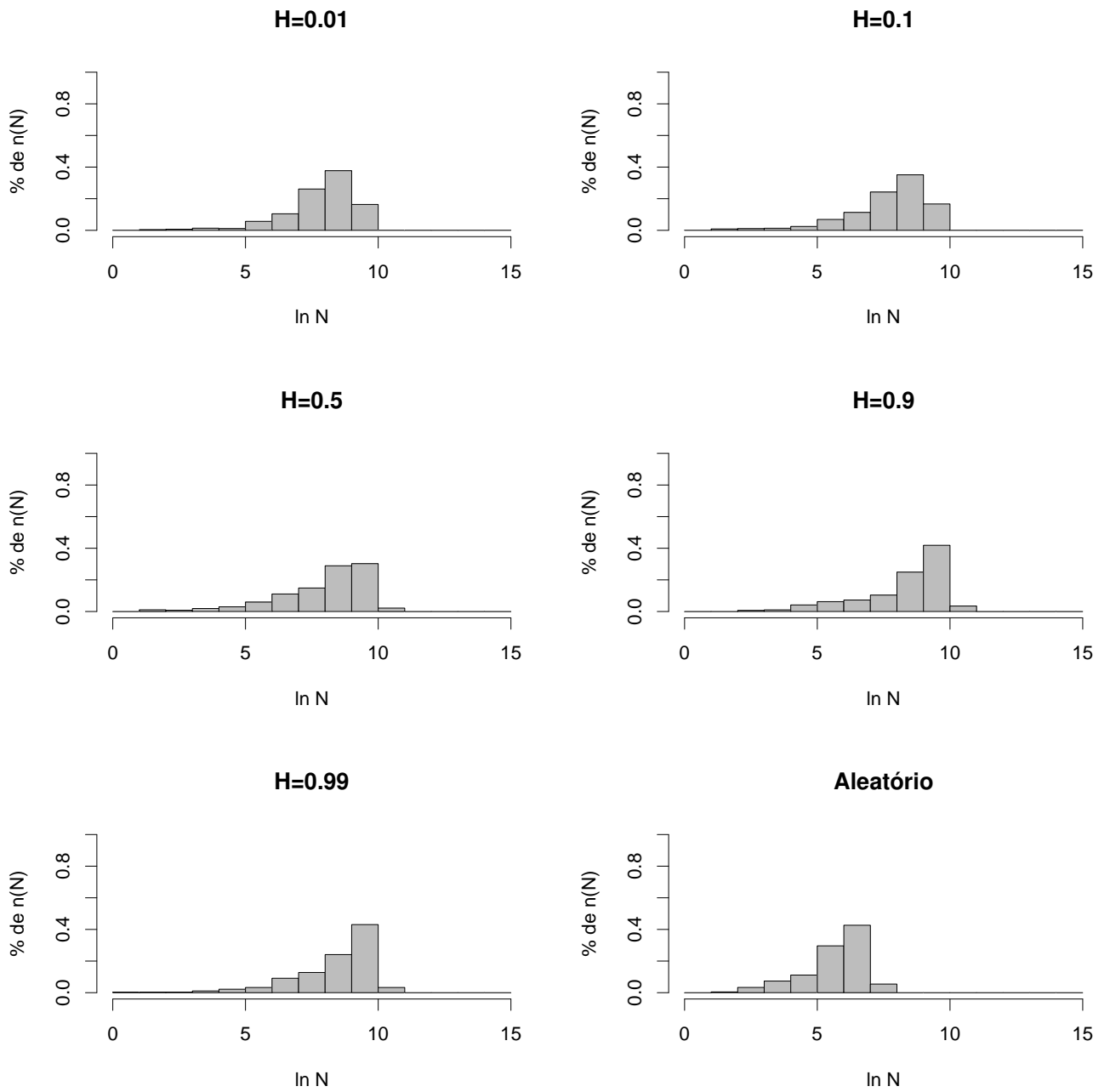


Figura 28 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 16$.

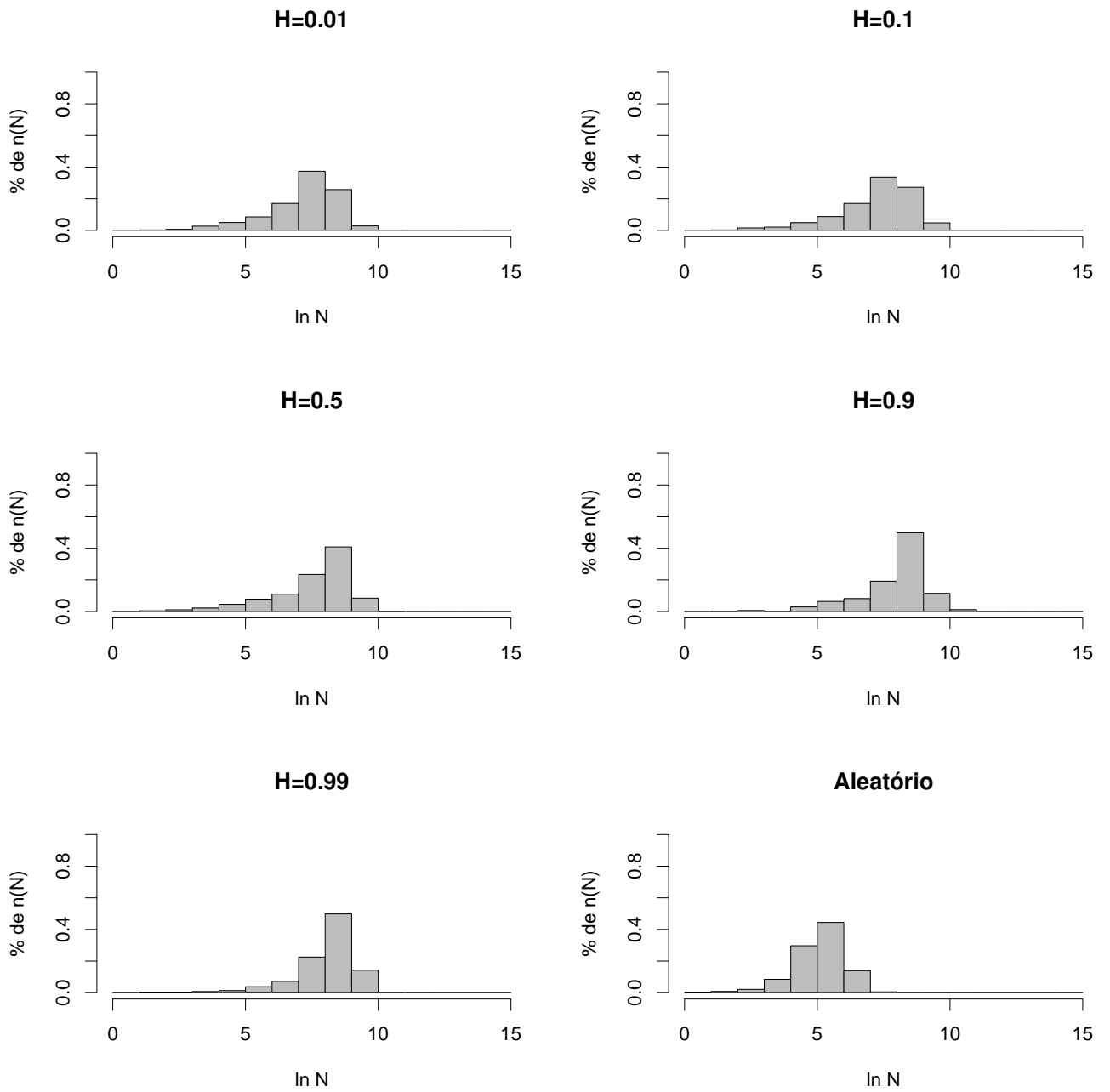


Figura 29 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 64$.

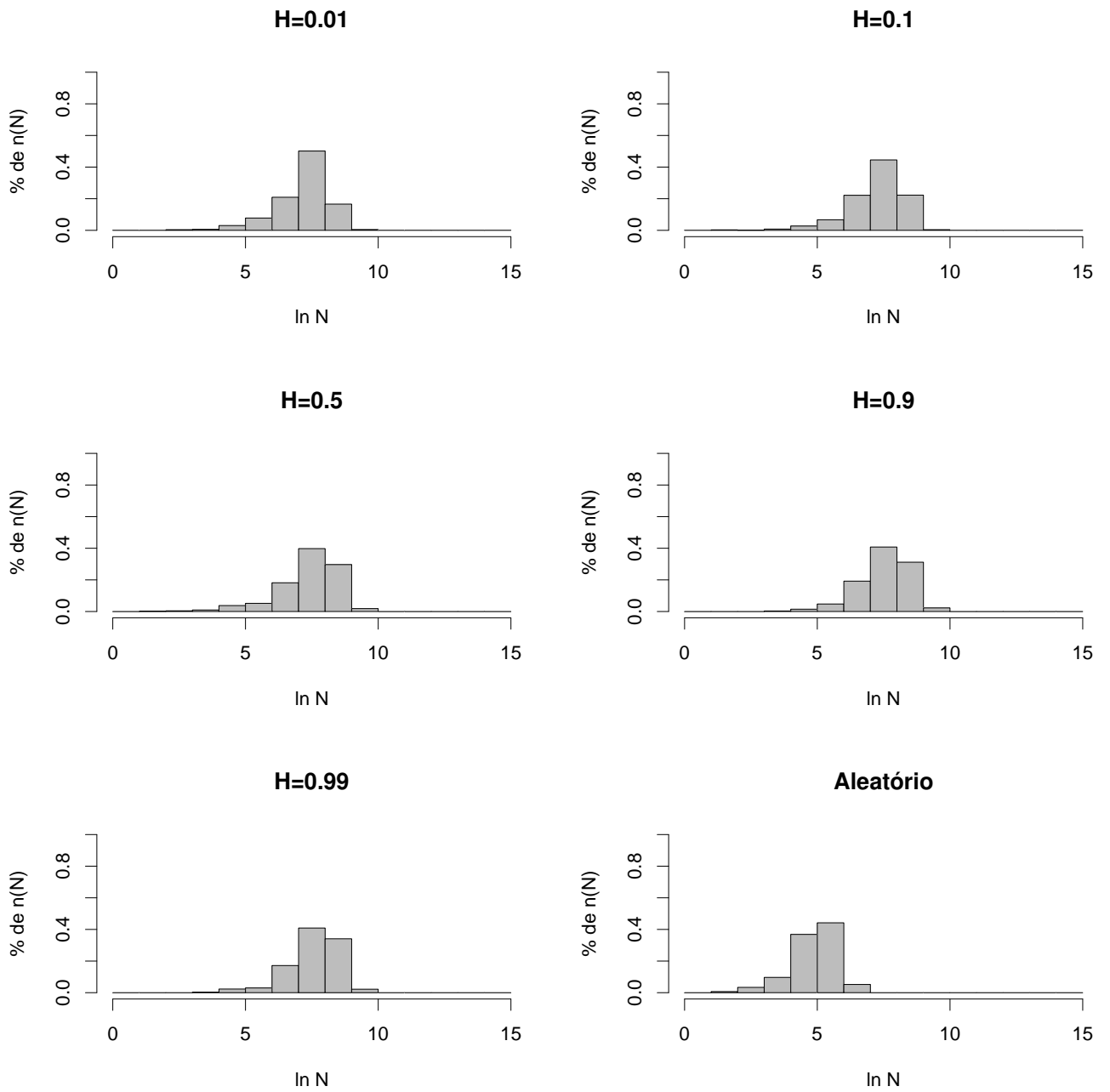


Figura 30 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 256$.

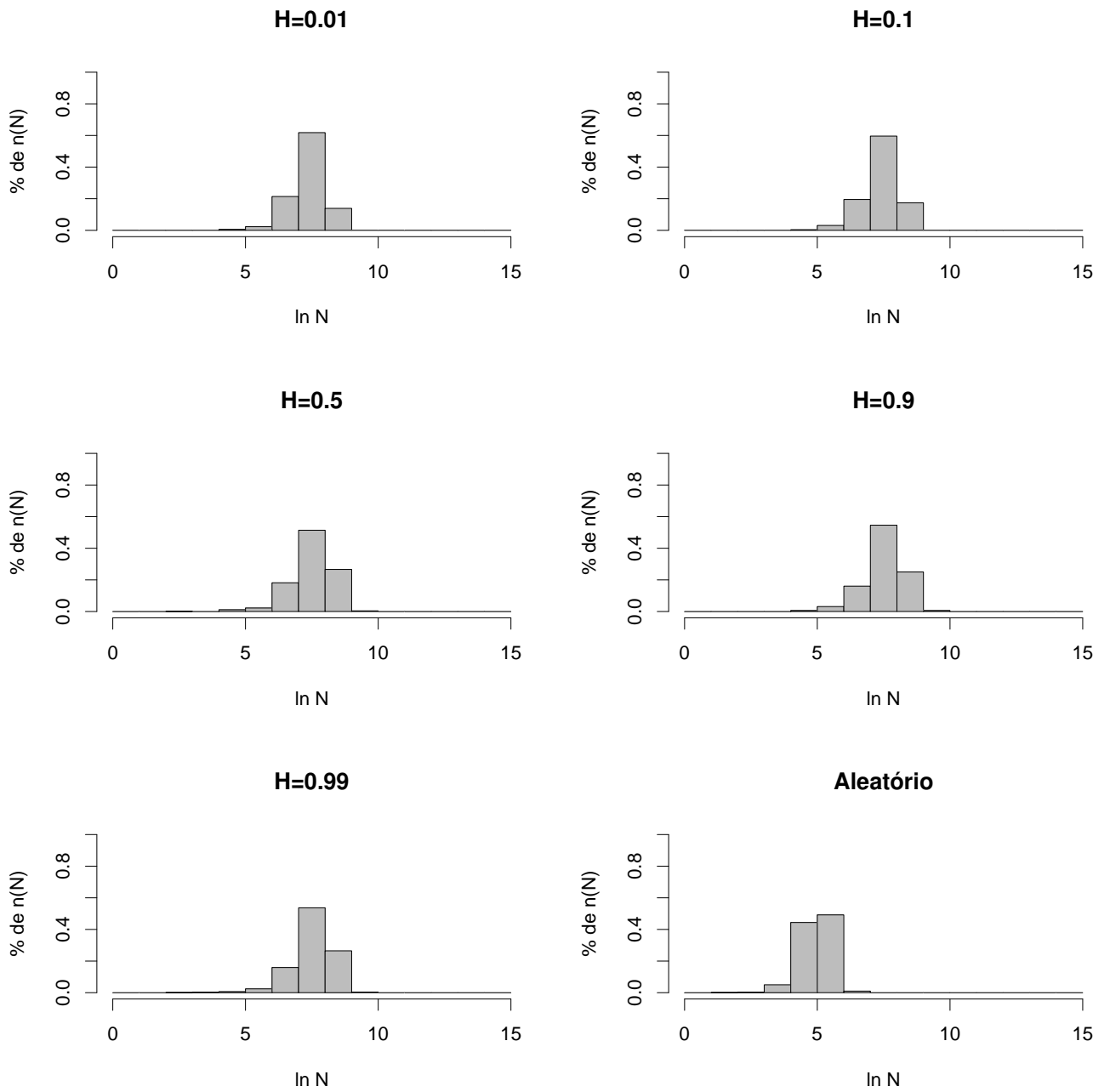


Figura 31 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 1024$.

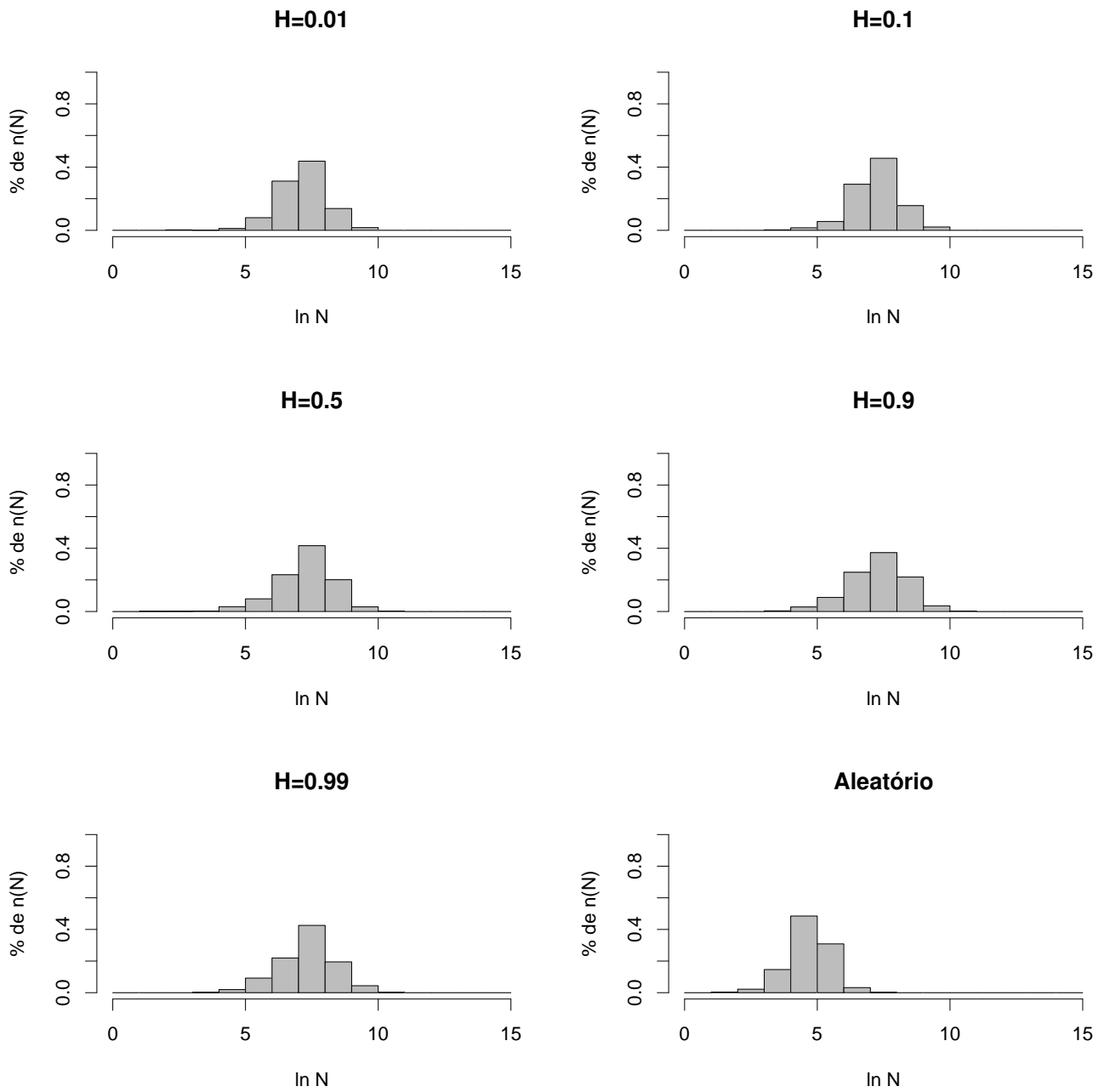


Figura 32 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 4096$.

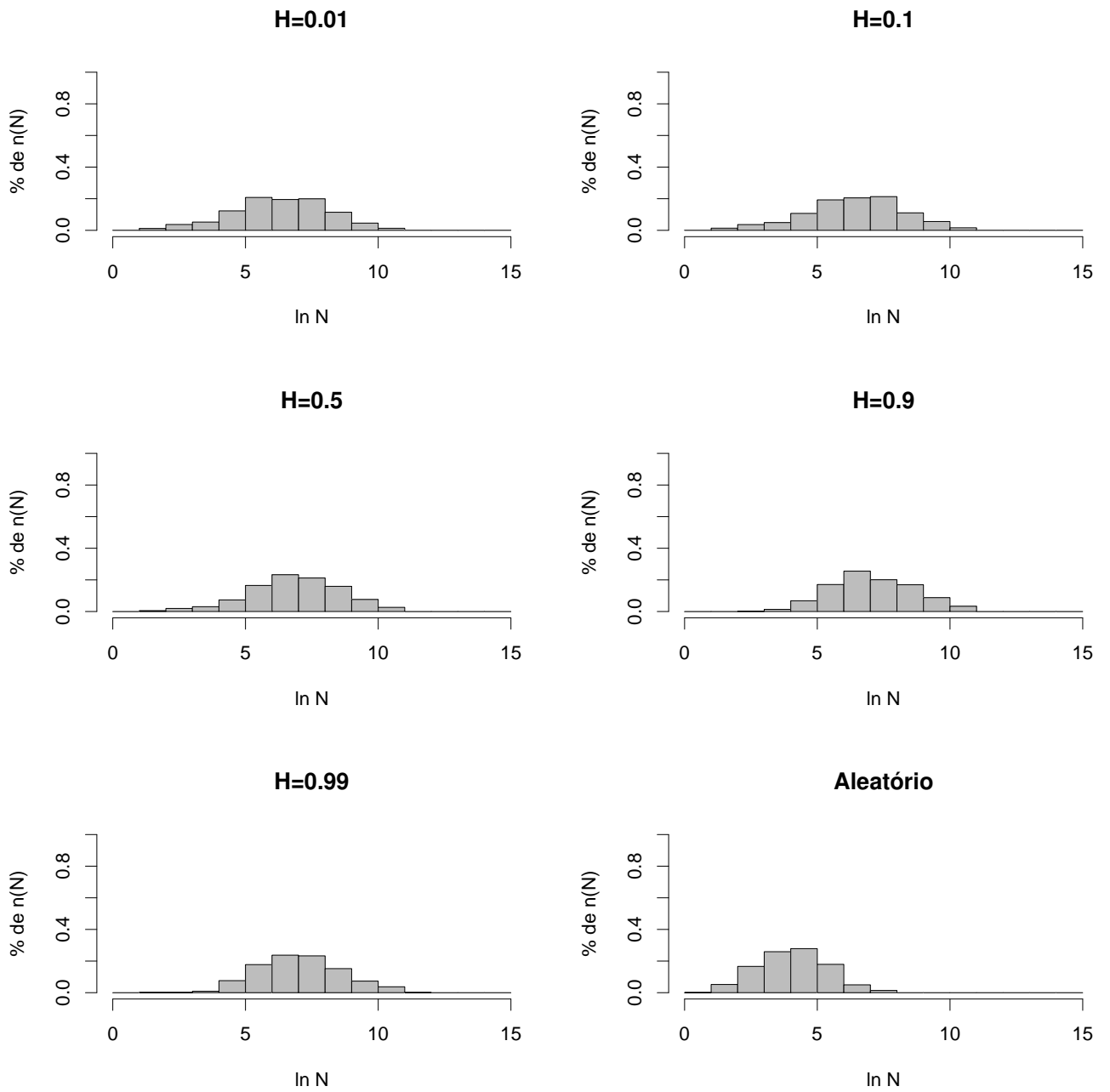


Figura 33 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 16384$.

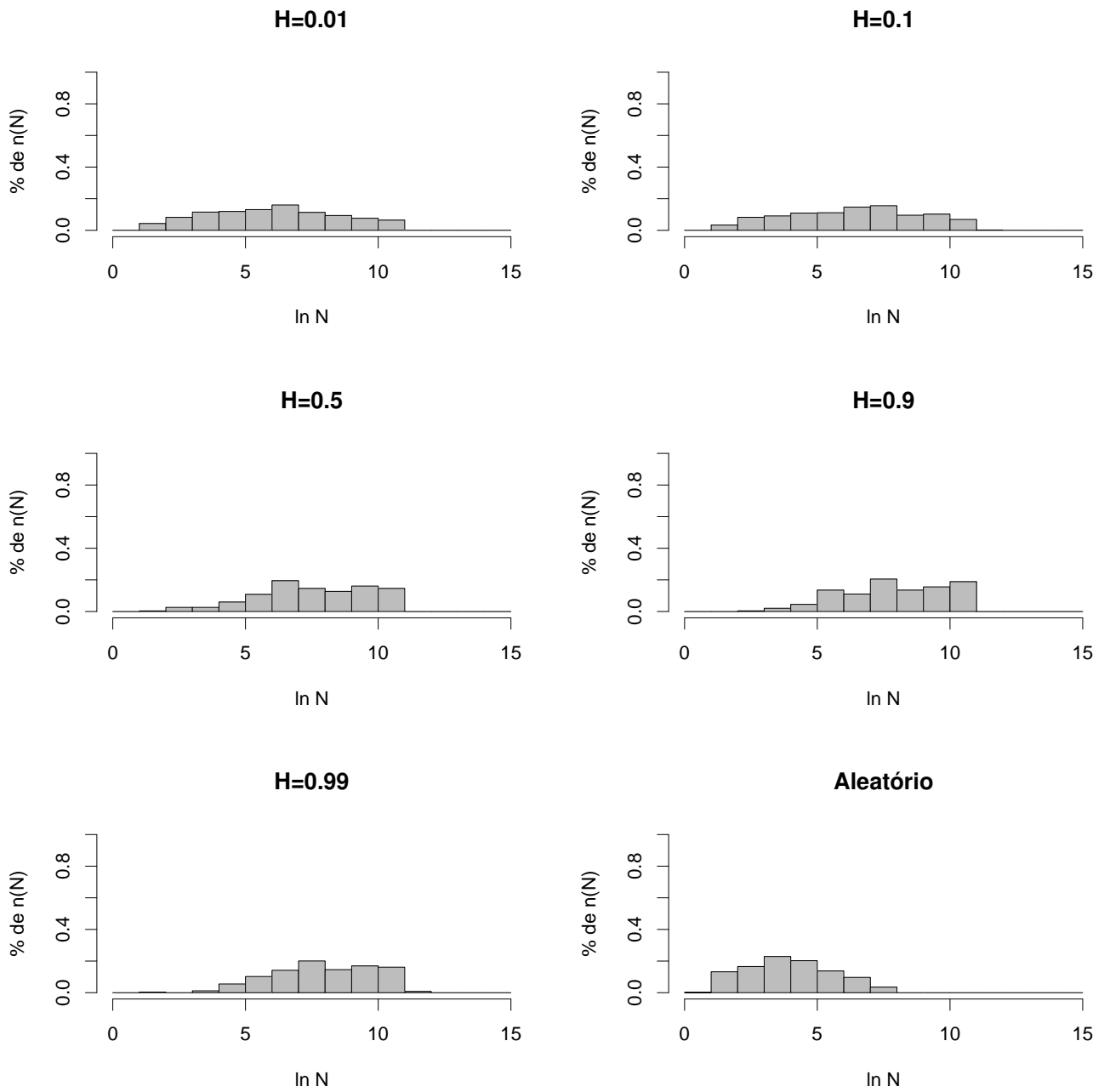


Figura 34 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 65536$.

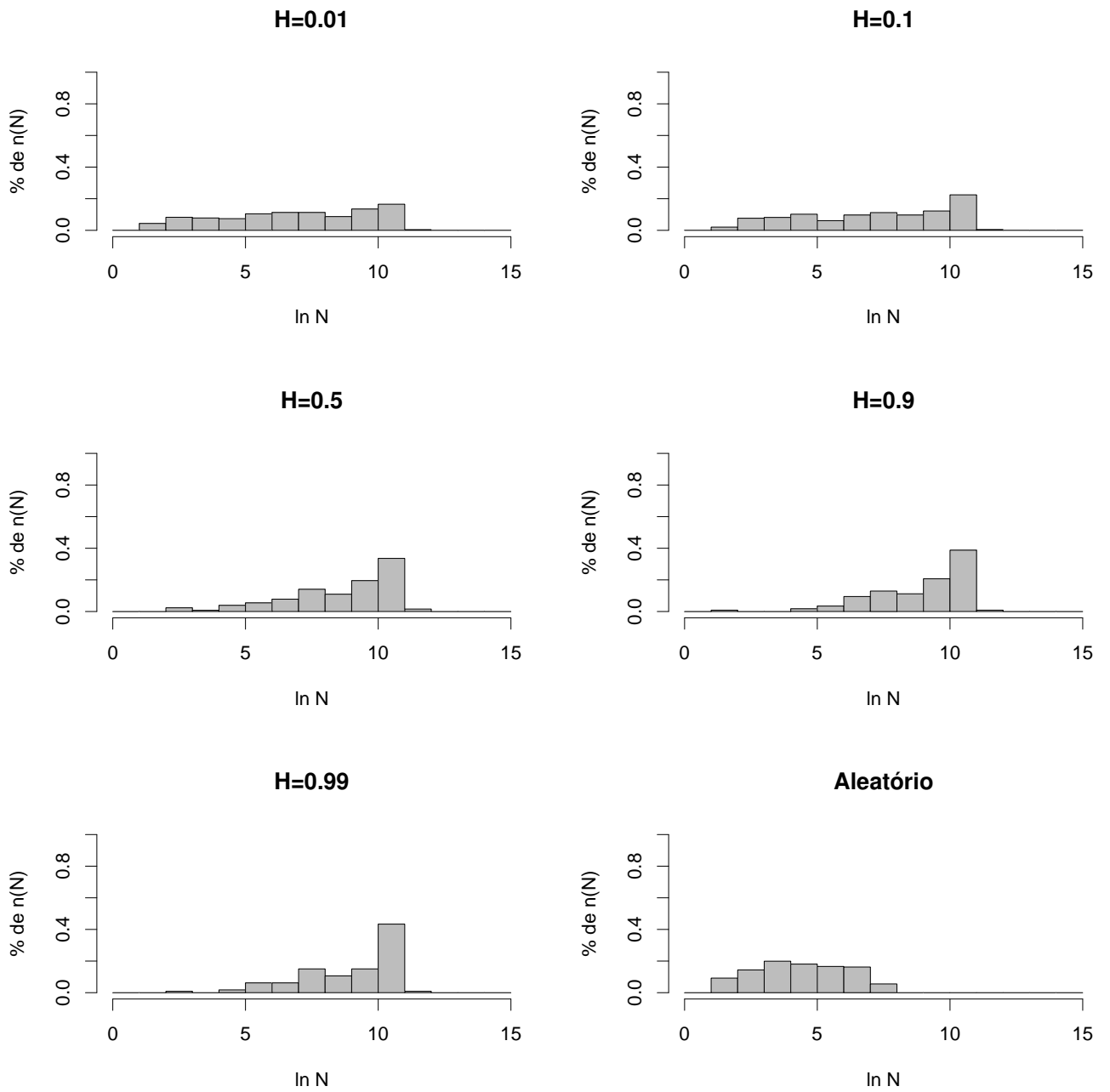


Figura 35 – Número de espécies de tamanho N como função do $\ln N$ para $h = 262144$.

2.4 Conclusões

Realizamos simulações computacionais de um modelo de competição em que 1000 espécies distintas competem por dez recursos em uma rede quadrada com condições de

contorno periódicas, onde consideramos a vizinhança de Von Neumann. Nesse modelo, aplicamos a fragmentação dinâmica de forma correlacionada, até atingir um total de 80% de sítios não habitáveis. Essa correlação foi introduzida pelo método FBM. Podemos observar que para as heterogeneidades h abaixo de 1024 as espécies que sobrevivem são as que possuem maior quantidade de indivíduos. Esse comportamento vai se modificando com o aumento de h , pois com o aumento do número de habitats, aumentam-se as chances de outras espécies sobreviverem. Ao atingir a heterogeneidade $h = 1024$, verificamos que as espécies sobreviventes possuem uma quantidade característica de indivíduos (Figura 31). Aumentando a heterogeneidade até $h = 262144$, onde cada sítio da rede é um habitat, observamos que tanto espécies com maior quantidade de indivíduos quanto com menor irão coexistir na estrutura espacial.

Outro ponto importante é a fragmentação. Observamos que mesmo em um ambiente homogêneo, a fragmentação anti-correlacionada, $H = 0.01$, permite a sobrevivência de espécies de tamanhos menores (Figura 26), pois com esse processo de fragmentação ilhas são formadas, onde abrigam e isolam espécies com menor número de indivíduos. Esse comportamento vai se modificando com o aumento de H até atingir o valor de $H = 0.99$, quando as espécies sobreviventes são as que possuem maior número de indivíduos. Nesse caso, o processo de fragmentação torna inabitável regiões inteiras, não permitindo a formação de ilhas e dificultando a sobrevivência de espécies com menor número de indivíduos. Esse comportamento vai se modificando até atingirmos a heterogeneidade $h = 1024$, onde o processo de fragmentação tem pouca influência no tamanho das espécies sobreviventes. Atingindo a heterogeneidade $h = 262144$, o processo de fragmentação influencia novamente no tamanho das espécies sobreviventes. Para as superfícies mais rugosas, sobrevivem espécies de tamanhos menores e maiores. E para superfícies mais suaves, as chances de sobrevivência são para as espécies com maior números de indivíduos (Figura 35).

3 Presa Predador

3.1 Introdução

Mais da metade das espécies que habitam a Terra, se alimentam de outros organismos para sobreviver, seja matando e depois consumindo, seja consumindo pastagem. A característica dessas espécies é que existe uma relação de exploração que prejudica o organismo com o qual eles interagem (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2011).

Nestes termos, a predação é caracterizada quando um organismo livre se alimenta de outro. Com essa definição, podemos considerar os herbívoros como predadores dos vegetais, os carnívoros como predadores dos herbívoros e, assim, os organismos que servem de alimento para outros são chamados de presa (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2011). Os fatores que determinam a busca por alimentos são diversos. Os organismos podem ser atraídos pelo odor do alimento, ou ao comer substâncias como açúcares que o estimulam a comer mais (DAJOZ, 2005).

Os predadores tem hábitos distintos em relação à busca por alimentos. Eles podem se mover em busca de suas presas ou esperar que elas fiquem ao seu alcance (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2011)

Os predadores tem um papel importante que é o de limitar o aumento indevido de uma determinada espécie. A introdução de predadores em determinados ambientes, torna possível o controle de outras espécies que servem de presas para esses predadores (DAJOZ, 2005)

Geralmente, predadores não mostram preferência a determinada presa, eles consomem pela disponibilidade. Verificamos que se um predador prefere uma presa mesmo que ela esteja escassa, dizemos que ele é um predador especialista (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2011).

Por outro lado, os predadores podem modificar seus hábitos alimentares, mostrando preferência por outras presas que varia dependendo de suas abundâncias relativas. Esse fenômeno conhecido como *switching* foi observado em insetos, peixes e aves (DAJOZ, 2005).

Algumas aves, por exemplo, não comem certo tipo de inseto, que é seu favorito, quando ele se torna raro e passa a se alimentar de outro. Mas o incorpora na sua dieta,

bruscamente, quando este se torna abundante novamente. Isso mostra como essas aves têm a aptidão de fazer uma imagem de busca e a selecionar presas pouco visíveis (DAJOZ, 2005).

O modelo presa-predador de Lotka-Volterra é um modelo de importância histórica na matemática de sistemas ecológicos. Em (KOT, 2001), vimos que o modelo surgiu em meados da década de 1920, quando Umberto D’Ancona, que era um biólogo marinho italiano, desenvolveu entre 1910 e 1923, uma análise estatística com dados sobre peixes vendidos nos mercados de Trieste, Fiume e Veneza. Com a suspensão da pesca em parte do mar Adriático, durante a Segunda Guerra Mundial, Umberto D’Ancona mostrou que houve um aumento na frequência relativa em algumas espécies (predadores) e redução da frequência relativa de outras espécies (presas). Com base nesses dados, Umberto D’Ancona propôs a Vito Volterra a questão para que ele modelasse o comportamento das presas e dos predadores. Então, Volterra encontrou um par de equações diferenciais para descrever o sistema. De acordo com (COELHO, 2000), Lotka propôs o modelo quase que simultaneamente nos Estados Unidos. Então, o modelo ficou conhecido como modelo de Lotka-Volterra.

Neste modelo, consideramos que tanto a concentração de indivíduos do tipo presa quanto do tipo predador sejam funções do tempo t e que seus crescimentos dependam de suas respectivas taxas de natalidade e mortalidade. Rotulando por x a população de presas e por y a de predadores temos, em sua forma mais simples,

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= ax - bxy \\ \frac{dy}{dt} &= -cy + dxy,\end{aligned}\tag{3.1}$$

onde a , b , c e d são constantes positivas. O parâmetro a é a taxa de crescimento das presas, c é a taxa de mortalidade dos predadores e b e d são as medidas de interação entre as duas espécies.

Esse sistema vem sendo explorado de várias maneiras. Em (MORITA; TAINAKA, 2006) foi estudada a interação presa-predador de duas formas. Através de interação local e de interação global. A interação local é feita apenas com pares de sítios adjacentes em uma estrutura espacial. A interação global é feita com teoria de campo médio.

Foi observado que as amplitudes de oscilação diminuem com o tamanho da rede como pode ser visto na figura 36. Há uma diminuição dos efeitos estocásticos no sistema quando o tamanho da rede aumenta.

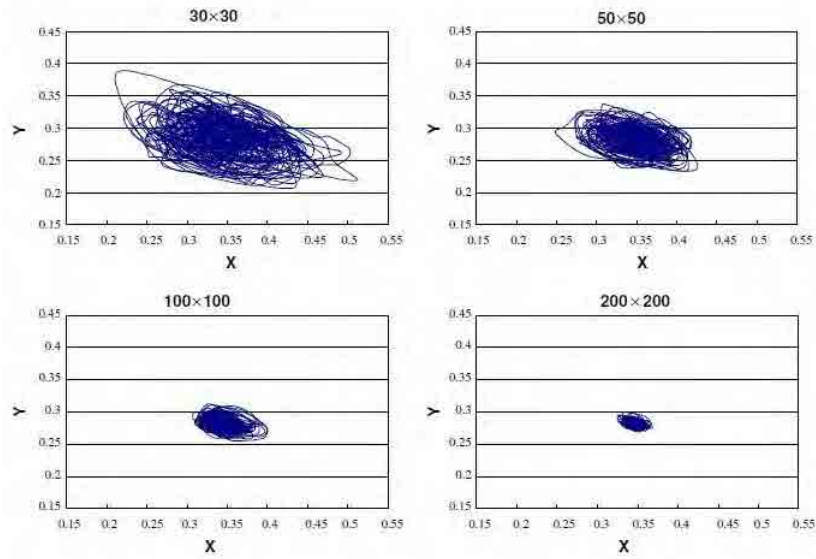


Figura 36 – Oscilações estocásticas em redes de dimensões 30×30 , 50×50 , 100×100 e 200×200 , onde o eixo X representa a concentração de presas e o eixo Y a concentração de predadores. Figura retirada de (MORITA; TAINAKA, 2006).

Em ecossistemas reais, onde muitas espécies estão presentes, os predadores têm a possibilidade de encontrar diferentes presas (AJRALDI; VENTURINO, 2008). Como foi mencionado anteriormente, os predadores podem modificar seus hábitos alimentares e mostrar preferência por outras presas que varia em função de sua abundância relativa. Esse fenômeno é chamado de *switching* (DAJOZ, 2005).

Esse efeito é inserido através das funções de Tansky (TANSKY, 1978),

$$\begin{aligned} K_1(x, y) &= \frac{a_1}{1 + \left(\frac{y}{x}\right)^n} \\ K_2(x, y) &= \frac{a_2}{1 + \left(\frac{x}{y}\right)^n}, \end{aligned} \quad (3.2)$$

onde x e y são as concentrações das duas espécies de presa e a_1 e a_2 são os termos de interação. Deste modo, passamos a ter mais uma equação no modelo de Lotka-Volterra (equação 3.3).

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \epsilon_1 x - K_1 z x \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon_2 y - K_2 z y \\ \frac{dz}{dt} &= -\epsilon_3 z + K_1 x z + K_2 y z, \end{aligned} \quad (3.3)$$

onde ϵ_1 é a taxa de reprodução da presa tipo 1, ϵ_2 é a taxa de reprodução da presa tipo 2, ϵ_3 é a taxa de mortalidade do predador e z representa a concentração de predadores. A equação 3.3 tem as características de *switching*. Quando uma população de uma espécie de presa fica rara, o predador passa a escolher a outra espécie de presa disponível. Aqui n é a intensidade do *switching*. Quanto maior o valor de n , mais rápido o sistema entra no seu estado de equilíbrio (TANSKY, 1978).

Nos estudos feitos por (BEAN et al., 2006), os autores afirmam que o comportamento do predador em deslocar a preferência de uma determinada presa por outra, funciona de maneira a estabilizar o sistema e garantir a coexistência e a competição permanente das espécies.

Ainda em (BEAN et al., 2006), é verificado que sem utilizar o efeito *switching*, uma das espécies de presa é extinta. E ao utilizar o efeito *switching*, o sistema converge assintoticamente para seu ponto de equilíbrio. Isto é, o sistema é estabilizado como um todo e garante a coexistência das três espécies. E a intensidade do *switching*, n , é responsável pela rapidez com que o sistema atinge a estabilidade. Quanto maior a intensidade do *switching*, mais rápido o sistema estabiliza.

Devemos levar em conta que fatores como heterogeneidade ambiental e variações locais de densidade populacional, entre outros não são considerados no modelo presa-predador de Lotka-Volterra. No entanto, esses fatores podem ser relevantes para a dinâmica do sistema (ARAUJO; AGUIAR, 2012). Quando utilizamos modelo de campo médio, não somos capazes de controlar variações ambientais, ou com quem a interação será feita. Com a modelagem utilizando estrutura espacial, podemos incluir parâmetros, de diversidade ambiental, por exemplo, como também a taxa de reprodução podendo variar de uma região para outra.

A heterogeneidade ambiental pode ser verificada através da inclusão de recursos na estrutura espacial (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014). Desta forma, as espécies do tipo presa terão, apenas, a quantidade de recurso que estiver disponível no sítio em que está inserida, para utilizar na sua perpetuação. A heterogeneidade ambiental é um fator que proporciona a diversidade das espécies (CAIN; BOWMAN; HACKER, 2011; JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014).

No modelo proposto em (JÚNIOR; FERREIRA; OLIVEIRA, 2014), as espécies competem por recurso em uma estrutura espacial. Nesse modelo, recursos são distribuídos nos sítios de uma rede quadrada com condições de contorno periódicas e as espécies utilizam esses recursos para sua perpetuação através da equação (3.4)

$$f_{ki} = \min \left(\frac{R_{i1}}{K_{k1} + R_{i1}}, \frac{R_{i2}}{K_{k2} + R_{i2}}, \dots, \frac{R_{in}}{K_{kn} + R_{in}} \right) \quad (3.4)$$

onde f_{ki} representa o *fitness* da espécie k no sítio i . R_{in} representa o recurso n no sítio i e K_{kn} representa a constante de meia-saturação da espécie k para o recurso n . A constante de meia-saturação reflete a quantidade de recurso que uma espécie precisa para atingir a metade de sua taxa de reprodução máxima. Assim, com uma constante de meia-saturação pequena, temos uma espécie que é uma boa competidora naquele recurso, enquanto que para valores grandes, a espécie não é uma boa competidora no determinado recurso. Os autores trabalharam com esse tipo de equação para a função de adaptação porque se trata de recursos essenciais e, de acordo com a Lei de Liebig, o recurso essencial com menor quantidade limita o crescimento de uma determinada espécie.

Simulações são feitas em habitats homogêneos e heterogêneos. É verificado que ao aumentar o número de recursos a coexistência das espécies passa a existir. Mas esse comportamento só é verificado em habitats heterogêneos.

Em (Szwabiński; Pękałski; Trojan, 2006), foi considerado um modelo de duas presas e um predador em uma estrutura espacial, onde as espécies do tipo presa competem entre si e existe um parâmetro de preferência do predador por uma das presas. Observa-se que para redes pequenas ($L = 50$), não obtém-se a coexistência das três espécies. Mas para tamanhos grandes de rede ($L = 200$), é possível obter a coexistência das três espécies. Em linhas gerais, o autor mostra que é possível obter coexistência com as simulações em uma estrutura espacial, mesmo que o resultado esperado tenha uma grande chance de ser a extinção de uma das presas. O autor acredita que a extinção é devido à competição entre as presas.

A destruição, ou fragmentação dos habitats são fatores significantes que causam extinção das espécies. Com a crescente devastação do meio ambiente devido às atividades humanas, o problema tornou-se ainda mais significativo (Szwabiński; Pękałski, 2006). Quando uma espécie se extingue, muitos estudos investigam sua origem. Na maioria dos casos, não se pode determinar a causa da extinção. Isto implica que a relação causal entre a extinção de espécies e destruição de locais de habitat é muito complexa (NAKAGIRI; TAINAKA; TAO, 2001).

Um modelo de presa-predador em uma estrutura espacial é estudado em (Szwabiński; Pękałski, 2006). Ele investiga os efeitos da fragmentação no sistema. O modelo considera uma espécie de presa e uma espécie predadora. Os recursos das espécies não são infinitos e eles podem morrer se os recursos acabarem. Os autores observam que a fragmentação causa a extinção do predador mais rápido que da presa, isto é, o predador sofre mais com

a fragmentação (figura 37). A fragmentação não é benéfica nem para o predador nem para a presa e diminui a chance de coexistência. Quando a fragmentação se torna muito grande, acaba por separar os indivíduos, criando pequenas populações que podem ser extintas mais facilmente.

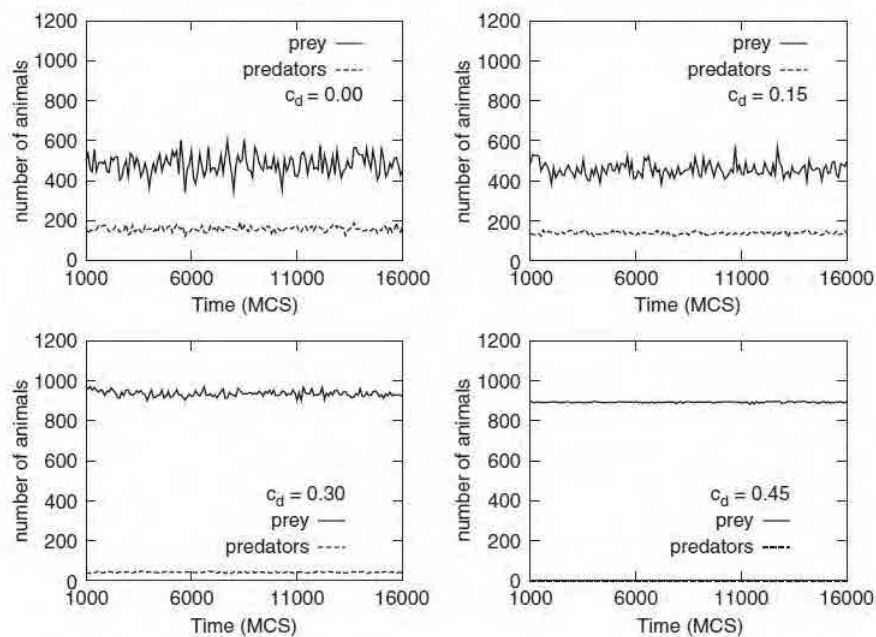


Figura 37 – Variação do número de indivíduos no tempo para diferentes percentuais de fragmentação c_d . Figura retirada de (Szwabiński; Pękalcki, 2006).

A relação entre a destruição de habitats e a extinção das espécies foi estudada por (NAKAGIRI; TAINAKA; TAO, 2001). Os autores consideram um modelo presa-predador e investigam a influência da fragmentação com modelo de campo médio e com simulações em uma rede. Os autores consideram que o predador, ao encontrar uma presa, consome e deposita sua prole no lugar da presa, e pode morrer com probabilidade d . A presa, ao encontrar um sítio vazio, se reproduz com probabilidade r . Na simulação na rede, um indivíduo só pode interagir com seu sítio adjacente. Existe um parâmetro p que é o percentual de barreiras que são colocadas entre dois sítios vizinhos, que impede a presa de se mover de um sítio para outro. Essa barreira não impede a mobilidade do predador.

Apesar de as barreiras não afetarem os predadores de imediato, eles sentem mais esse procedimento. Com o aumento do percentual de barreiras, a densidade de predadores vai diminuindo, até serem extintos quando p atinge um valor próximo de 0.5 que é o valor de transição de percolação. Já a densidade de presas não evolui dessa maneira. Ela vai aumentando com o aumento de p , até o valor próximo do valor de transição de percolação e, a partir desse ponto, passa a cair com o aumento de p . Os predadores são extintos

porque ficam isolados em pequenas regiões e conforme as regras de interação, com o passar do tempo eles morrem. Já as presas, mesmo quando p atinge o valor crítico, não seriam extintas, a menos que seja inserido um parâmetro de morte.

Ecologistas que estudam dinâmica de populações preferem não se preocupar com a possibilidade de mudança evolutiva que afetam seus organismos de estudo, pois o entendimento dos resultados de interações entre uma população de presas e predadores já é uma tarefa complicada (TURCHIN, 2003). Fazer a suposição de que os processos evolutivos são muito lentos em escalas ecológicas facilita enormemente a tarefa de modelar as oscilações populacionais comumente observadas. Mas um estudo realizado por (YOSHIDA et al., 2003) mostra uma evidência da hipótese de evolução rápida.

Em (YOSHIDA et al., 2003) foi observado que sob intensa predação, a população de presas sofre mutação e se torna resistente ao predador. Quando a maioria das presas são resistentes, o número de predadores cai. Embora a abundância de presas seja recuperada, devido à baixa pressão de predação, as presas mutantes não são resistentes a ponto de suportarem os predadores sobreviventes, pois estes passam a consumir as presas mutantes. Assim, a população de predadores volta a crescer dando início a um novo ciclo.

Neste trabalho, investigamos o papel da heterogeneidade ambiental no modelo de duas presas e um predador. Através da adição de recursos na estrutura espacial, variamos a heterogeneidade. As duas espécies do tipo presa utilizam esses recursos disponíveis para se reproduzirem. A taxa de reprodução das presas é dada pela equação de Monod (equação 3.4). Observamos que a heterogeneidade favorece a coexistência das três espécies e diminui a probabilidade de extinção. A partir de um limite, $h = 1024$, a extinção volta a ter chance de ocorrer.

3.2 Modelo

Através de simulação computacional, implementamos um modelo de duas presas e um predador em uma estrutura espacial igual a apresentada no capítulo 2. Também variamos a heterogeneidade h em 1, 4, 16, 64, 256, 1024, 4096, 16384, 65536 e 262144, mas neste caso, utilizando apenas dois recursos. Distribuimos as três espécies na rede de forma aleatória através de uma distribuição uniforme, de modo que as quantidades iniciais são aproximadamente as mesmas. Distribuimos dois recursos distintos em cada sítio da rede como mostrado nas Figuras 12 e 13. As constantes de meia saturação da presa tipo 1 variam no intervalo $1 \leq k_{11} \leq 9$ e $2 \leq k_{12} \leq 10$ com k_{12} sempre maior que k_{11} . As constantes de meia saturação da presa tipo 2 são, $k_{21} = k_{12}$ e $k_{22} = k_{11}$. Isso torna cada tipo de presa mais adaptada a um recurso e menos em outro. A taxa de reprodução da

presa i no sítio j , f_{ij} , é dada pela lei de Liebig (equação 3.5)

$$f_{ij} = \min \left(\frac{R_{1j}}{R_{1j} + K_{i1}}, \frac{R_{2j}}{R_{2j} + K_{i2}} \right). \quad (3.5)$$

A taxa de mortalidade das espécies do tipo presa, é fixada em $m_{pres} = 0.06$. A taxa de reprodução da espécie predadora, varia de $0.01 \leq r_p \leq 0.1$ em passos de 0.01 e sua taxa de morte tem valor fixo de $m = 0.01$.

Após o preenchimento da rede com as espécies, com os recursos e a determinação da vizinhança, procedemos com a dinâmica do modelo.

1. Escolhemos um sítio aleatoriamente da rede;
2. Se o sítio estiver vazio, voltamos ao passo 1;
3. Se o sítio estiver ocupado por uma das presas, ela morre com probabilidade m_p . Caso não morra, verificamos se existem sítios vazios na vizinhança. Se existir, a espécie se reproduz com probabilidade f_{ij} , referente à espécie i no sítio j , e coloca sua prole no sítio vazio. Caso exista mais de um sítio vazio na vizinhança, a escolha é feita aleatoriamente.
4. Se o sítio estiver ocupado por um predador, ele morre com probabilidade m . Caso não morra, escolhemos aleatoriamente um sítio de sua vizinhança e verificamos se o sítio escolhido está ocupado por uma das presas. Se estiver, o predador a consome e coloca sua prole no lugar com probabilidade r_p . Se o sítio escolhido estiver vazio ou ocupado por um predador, voltamos ao passo 1;
5. Contamos um passo de tempo depois de visitados N sítios.

3.3 Resultados

Nas Figuras 44 a 53 apresentamos os diagramas de fase para $0.01 \leq r_p \leq 0.1$, respectivamente e fixamos a taxa de mortalidade do predador em $m = 0.01$, a taxa de mortalidade das presas em $m_{pre} = 0.06$ e a rede com 2 recursos distintos em cada sítio. Cada cor representa um estado diferente. As representações são: verde para coexistência das três espécies; azul indica que restaram duas presas na rede; laranja uma das presas com o predador; cinza sobrevivência de uma presa apenas; vermelho a extinção das três espécies. A área de cada cor nos retângulos, indica a probabilidade de cada estado ocorrer. Quanto maior a área da cor, maior será a probabilidade de ocorrer aquele estado para o determinado conjunto de parâmetros. Podemos observar das Figuras 44, 45 e 57 que a

espécie predadora não consegue se manter na rede. Isso ocorre porque ele se reproduz com a mesma taxa que morre (Figura 44) e no caso da Figura 45, tem taxa insuficiente para sua manutenção na estrutura.

O comportamento apresentado nas Figuras 44 e 45 é aproximadamente igual. Para $h = 1$, temos uma grande região de extinção (cor vermelha) com uma pequena região do diagrama de fase em que a probabilidade de uma das presas se manter na rede (cor cinza) é maior. Três fatores importantes levam a este panorama: a extinção da espécie predadora é devido a sua taxa de reprodução ter o mesmo valor da taxa de morte impedindo, assim, que a espécie se mantenha. Para as espécies do tipo presa, o ambiente homogêneo não dá suporte para a coexistência das duas espécies, pois, como observamos no Capítulo 2, a espécie que melhor se adaptar ao ambiente, para o caso homogêneo, ficará na rede levando a outra a extinção. Por fim, os valores das constantes de meia saturação, na região que possuem valores mais altos, tornam as presas pouco adaptáveis aos recursos, levando a uma taxa de reprodução menor que a taxa de morte.

Ainda com relação às Figuras 44 e 45, aumentando a heterogeneidade de $h = 1$ para $h = 4$, a região de extinção diminui, levando as regiões em que observávamos maior probabilidade de ocorrência de uma presa apenas, para maior probabilidade de coexistência das duas presas no ambiente (cor azul). E a região em que a extinção era certa, ou quase certa, passa a ser menor, aumentando a probabilidade de duas presas coexistirem ou uma presa apenas. O que leva a este estado, é a heterogeneidade ambiental. Nesse caso, $h = 4$, a rede possui quatro ambientes distintos, dando a possibilidade das espécies do tipo presa procurarem as regiões em que melhor se adaptem e nelas permaneçam. Observamos também que mesmo nas regiões em que as constantes de meia saturação tem valores mais altos, a probabilidade de extinção diminui, devido a heterogeneidade ambiental que torna possível a escolha de uma região mais adequada para a espécie (Figura 38).

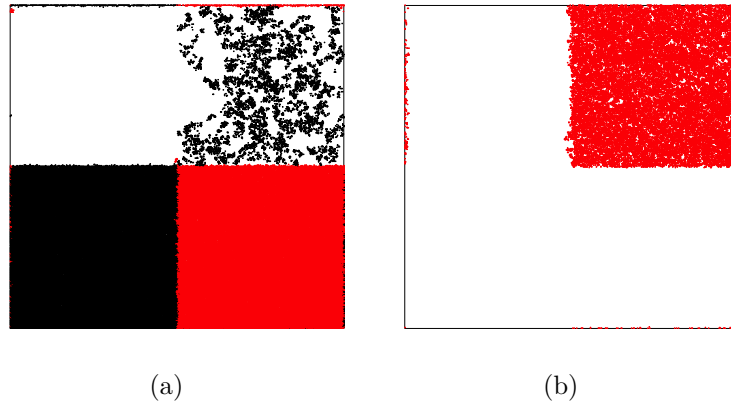


Figura 38 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● presa 1, ● presa 2.

Fazendo a heterogeneidade ambiental aumentar para $h = 16$, a região de extinção no diagrama de fase diminui ainda mais. A partir de $h = 64$, passa a não mais existir, mostrando que a heterogeneidade é um fator de extrema importância para a manutenção das espécies no meio. As Figuras 40, 54 e 56 mostram que apesar de as constantes de meia-saturação assumirem valores mais elevados, a heterogeneidade aumenta a probabilidade de sobrevivência das espécies, mesmo que seja em uma concentração menor. As Figuras 39 (a) e (b) mostram que as espécies do tipo presa habitarão as regiões que melhor se adaptarem e como as constantes de meia saturação assumem valores menores, a concentração de presas é maior quando comparado ao cenário apresentado na Figura 40.

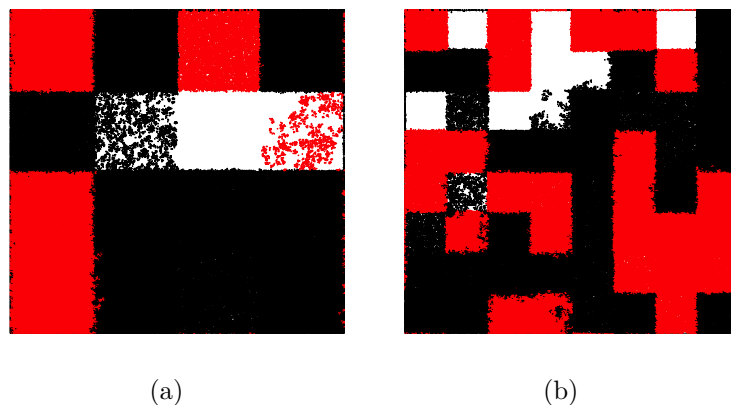


Figura 39 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $k_{11} = 1$ e $k_{12} = 2$. (a) $h = 16$, (b) $h = 64$. ● presa 1, ● presa 2.

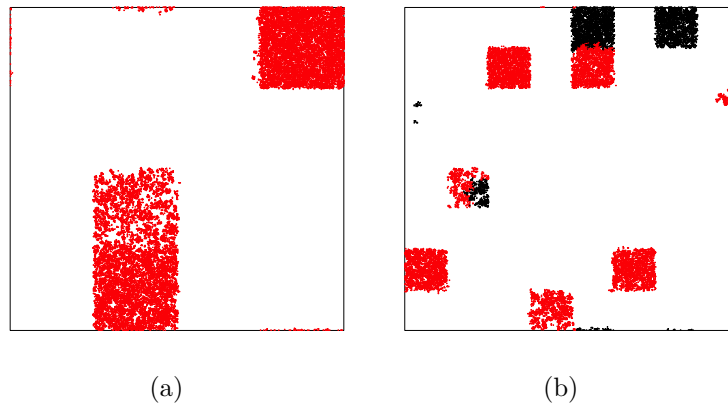


Figura 40 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $k_{11} = 9$ e $k_{12} = 10$. (a) $h = 16$, (b) $h = 64$. ● presa 1, ● presa 2.

Porém, continuando a aumentar a heterogeneidade, observamos que a probabilidade de extinção volta a surgir na região em que as constantes de meia saturação assumem valores maiores. Quanto maior a heterogeneidade, maior será a probabilidade de existirem habitats com recursos insuficientes para a manutenção das espécies que são pouco adaptáveis. Para o tamanho da rede que utilizamos, $L = 512$, o maior grau de heterogeneidade em que a extinção é pouco provável ou inexistente é $h = 4096$. A Figura 41 (a) mostra que quando o grau de heterogeneidade é $h = 4096$, teremos poucos habitats com recursos suficientes para as presas, que neste caso, estão com valores elevados de constantes de meias saturação. A Figura 41 (b) mostra que quando as presas tem constantes de meia saturação com valores baixos, elas são mais adaptáveis e a heterogeneidade não põe em risco sua manutenção no ambiente.

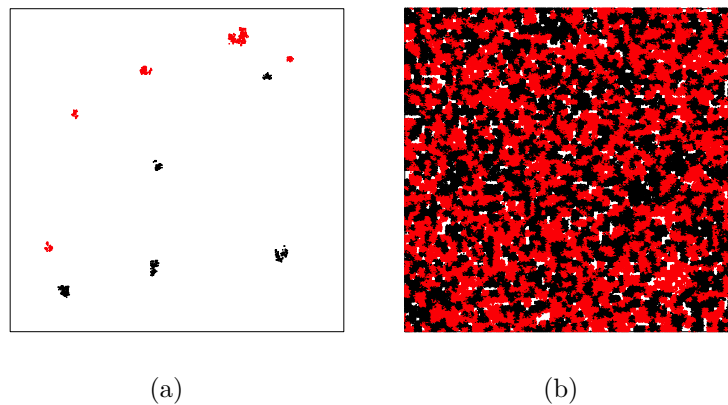


Figura 41 – Estado final da rede para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $h = 4096$, $k_{11} = 9$, $k_{12} = 10$ (a) e $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ (b). ● presa 1, ● presa 2.

Seguindo com a mesma análise, aumentando a heterogeneidade para $h = 65536$ e $h = 262144$, observamos que a região de extinção aumenta, porque aumentamos ainda mais o número de habitats tornando mais provável o surgimento de habitats com recursos insuficientes para as presas que possuem constantes de meia saturação com valores mais elevados e aqueles habitats com recursos suficientes não possuem área com tamanho mínimo para que uma população consiga escapar da extinção. Por isso, a probabilidade de sobrevivência das espécies do tipo presa, aumentam quando as constantes de meia saturação assumem valores mais baixos, pois, dessa forma, a taxa de reprodução será mais alta.

Com a taxa de reprodução no valor de $r_p = 0.03$, Figura 46, a espécie predadora terá maior probabilidade de sobreviver. Para o ambiente homogêneo, Figuras 46 e 42 (a), com as constantes de meia saturação com valores mais baixos, surge a probabilidade de o predador coexistir com uma das presas (cor laranja). Isso ocorre porque a taxa de reprodução da espécie predadora atinge um valor mínimo necessário para que ele consiga sobreviver, mas para uma oferta maior de presas. Por isso que apenas surge essa possibilidade para valores mais baixos das constantes de meia saturação. Vale salientar que a área que uma cor possui em um dado retângulo, indica a probabilidade de ocorrência do estado.

Quando $h = 4$, Figuras 46 e 42 (b), surge a probabilidade de ocorrer a coexistência das três espécies no ambiente. Novamente, ocorre que para as espécies de presas com constantes de meia saturação assumindo valores mais baixos, elas apresentam taxa de reprodução mais alta, aumentando a oferta de recursos para os predadores, que por sua vez, tem taxa de reprodução mais alta, aumentando suas chances de sobreviver no sistema.

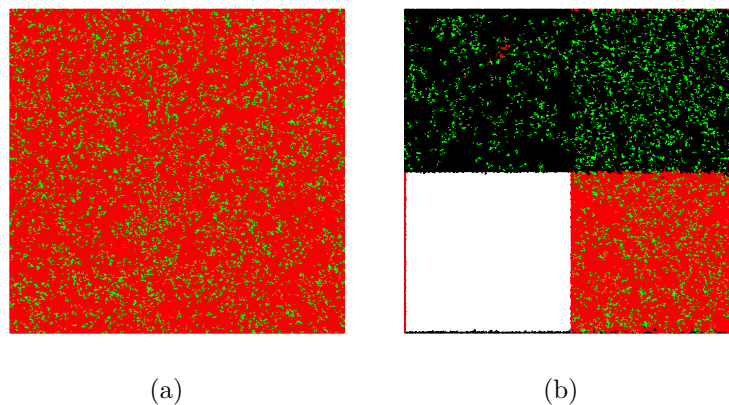
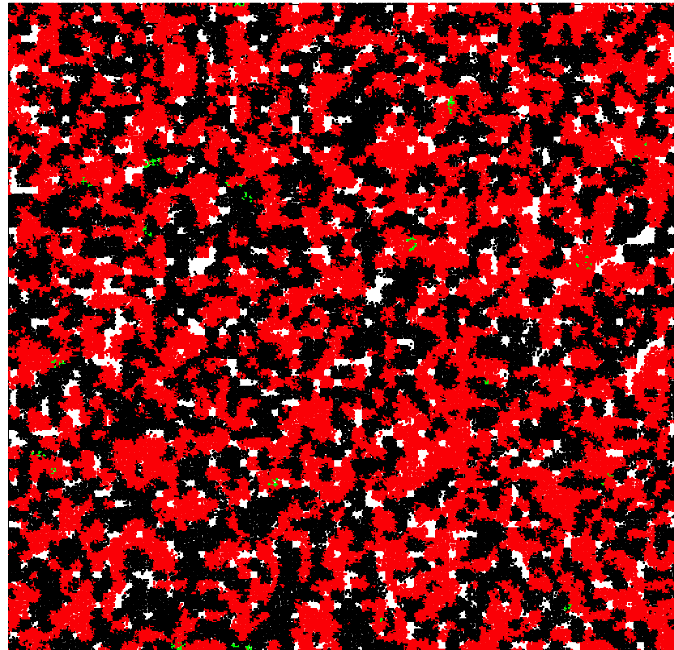
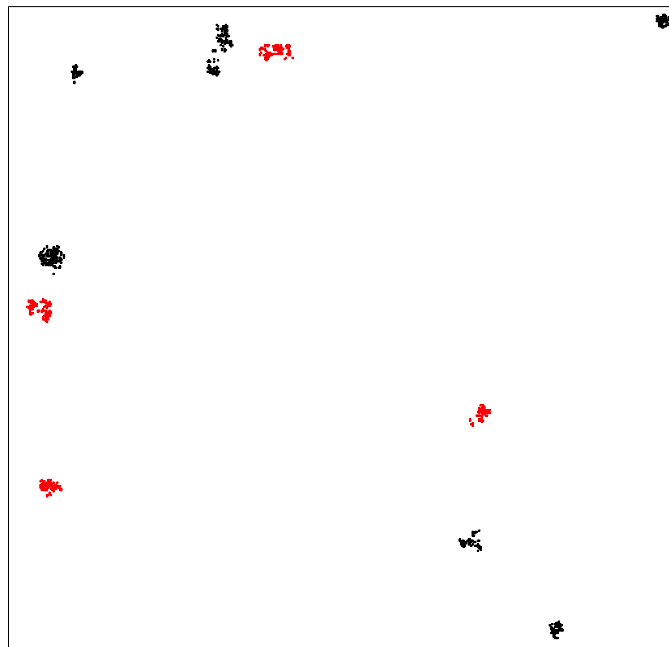


Figura 42 – Estado final da rede para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ $h = 1$ (a) e $h = 4$ (b). ● presa 1, ● presa 2 e ● predador.

Aumentando a heterogeneidade, a região de extinção vai diminuindo até não existir mais, em $h = 64$, que também é o grau de heterogeneidade em que surge a maior probabilidade de coexistência. A partir desse valor de h , a probabilidade de coexistência diminui. Para o valor de $h = 16384$, a região de extinção volta a surgir e quando $h = 65536$, não existe mais a possibilidade de coexistência das três espécies. O aumento da heterogeneidade favorece a diversidade, (Figura 43 (a)), mas como discutido anteriormente, esse aumento leva ao surgimento de habitats com recursos e área insuficientes para a manutenção das espécies do tipo presas. A espécie predadora diminui a probabilidade de sobrevivência com o aumento da heterogeneidade porque as espécies do tipo presa acabam ficando longe de seu alcance devido aos vários habitats existentes, e à diminuição dos tamanhos das populações de presas. A Figura 46 mostra que para $h = 4096$ e constantes de meia saturação com valores altos, $k_{11} = 9$ e $k_{12} = 10$, as duas espécies de presas tem uma probabilidade grande de sobreviver, mas em menor número, como mostra a Figura 43 (b).



(a)



(b)

Figura 43 – Estado final da rede para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, 2 recursos, $h = 4096$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ (a) e $k_{11} = 9$, $k_{12} = 10$ (b). ● presa 1, ● presa 2 e ● predador.

Das Figuras 47 a 53, observamos que com o aumento da taxa de reprodução dos predadores, as regiões de coexistência nos diagramas de fase aumentam. Isso ocorre porque com a taxa de reprodução mais alta, a espécie predadora terá maior probabilidade de se reproduzir e se manter no ambiente, mesmo com as espécies do tipo presa sendo menos hábeis aos recursos disponíveis.

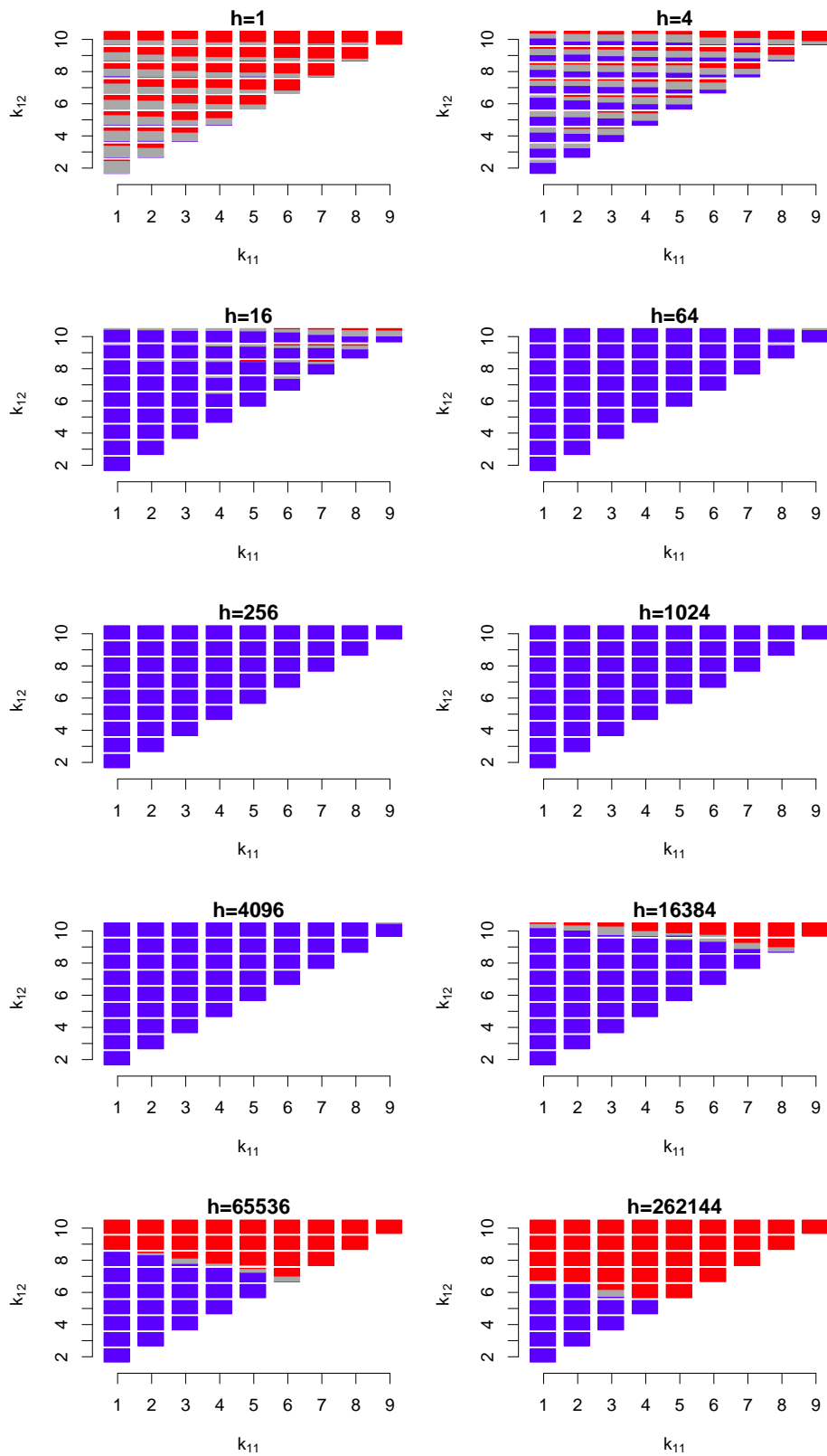


Figura 44 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.01$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

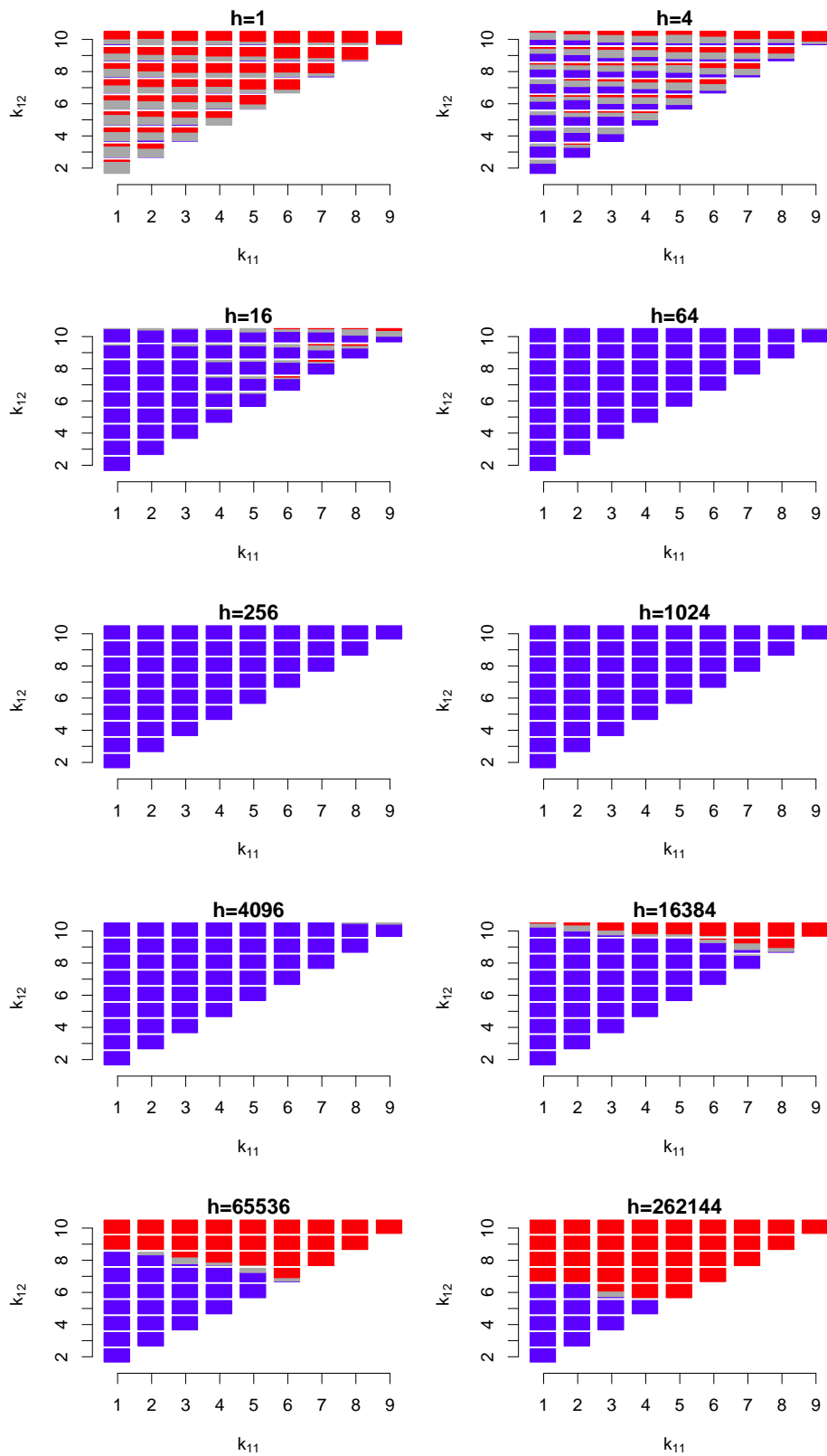


Figura 45 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.02$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

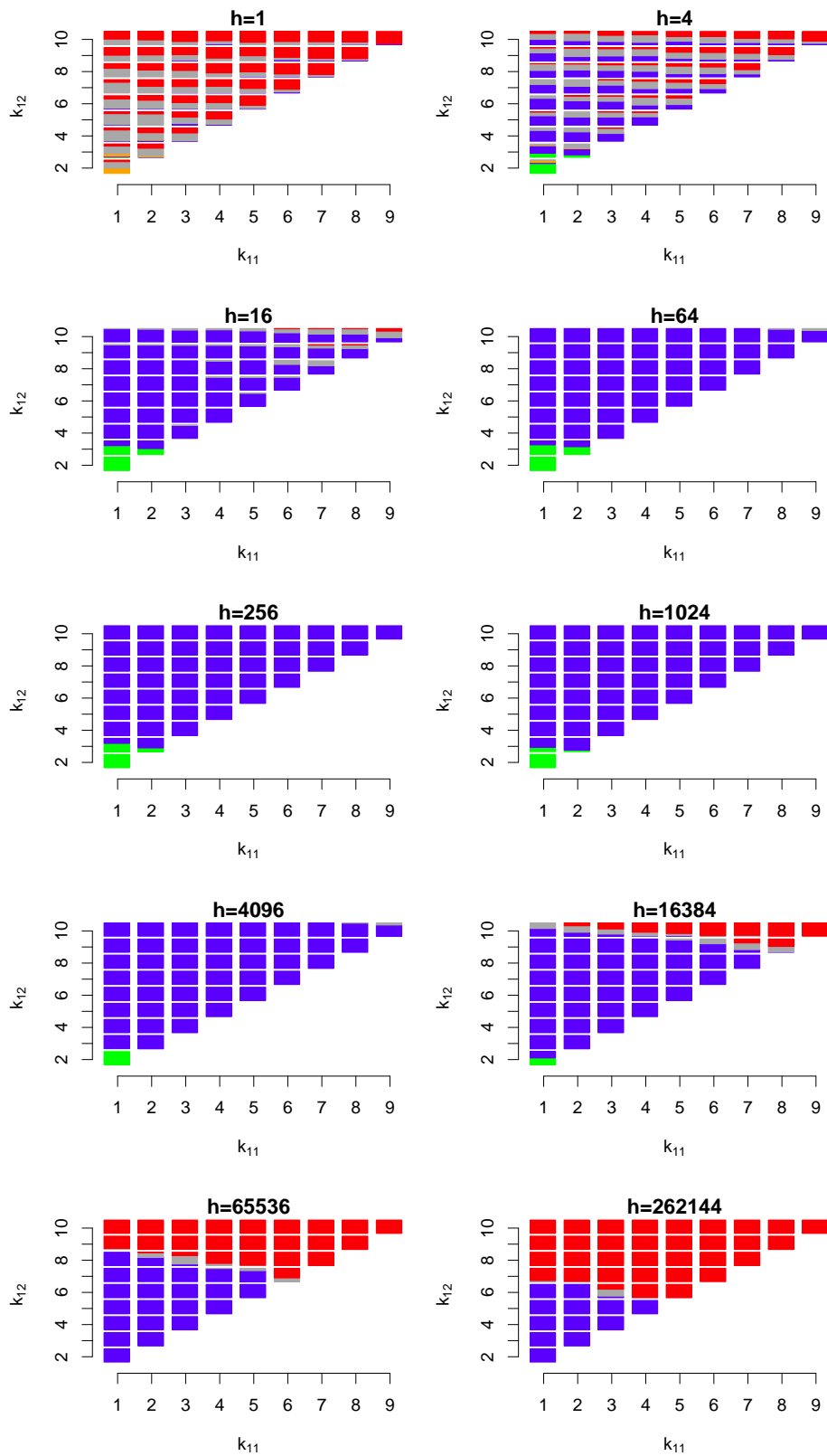


Figura 46 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

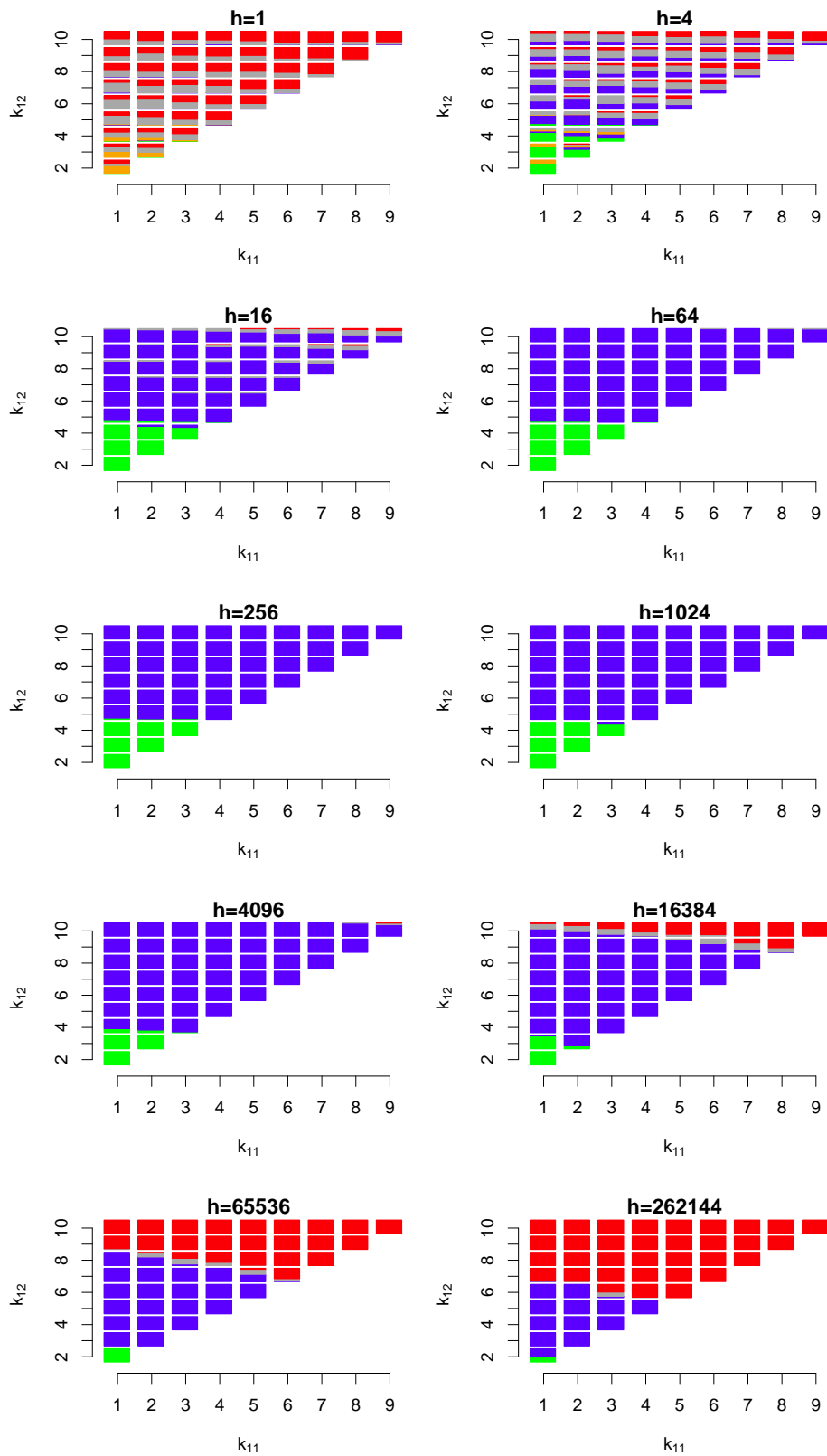


Figura 47 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.04$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

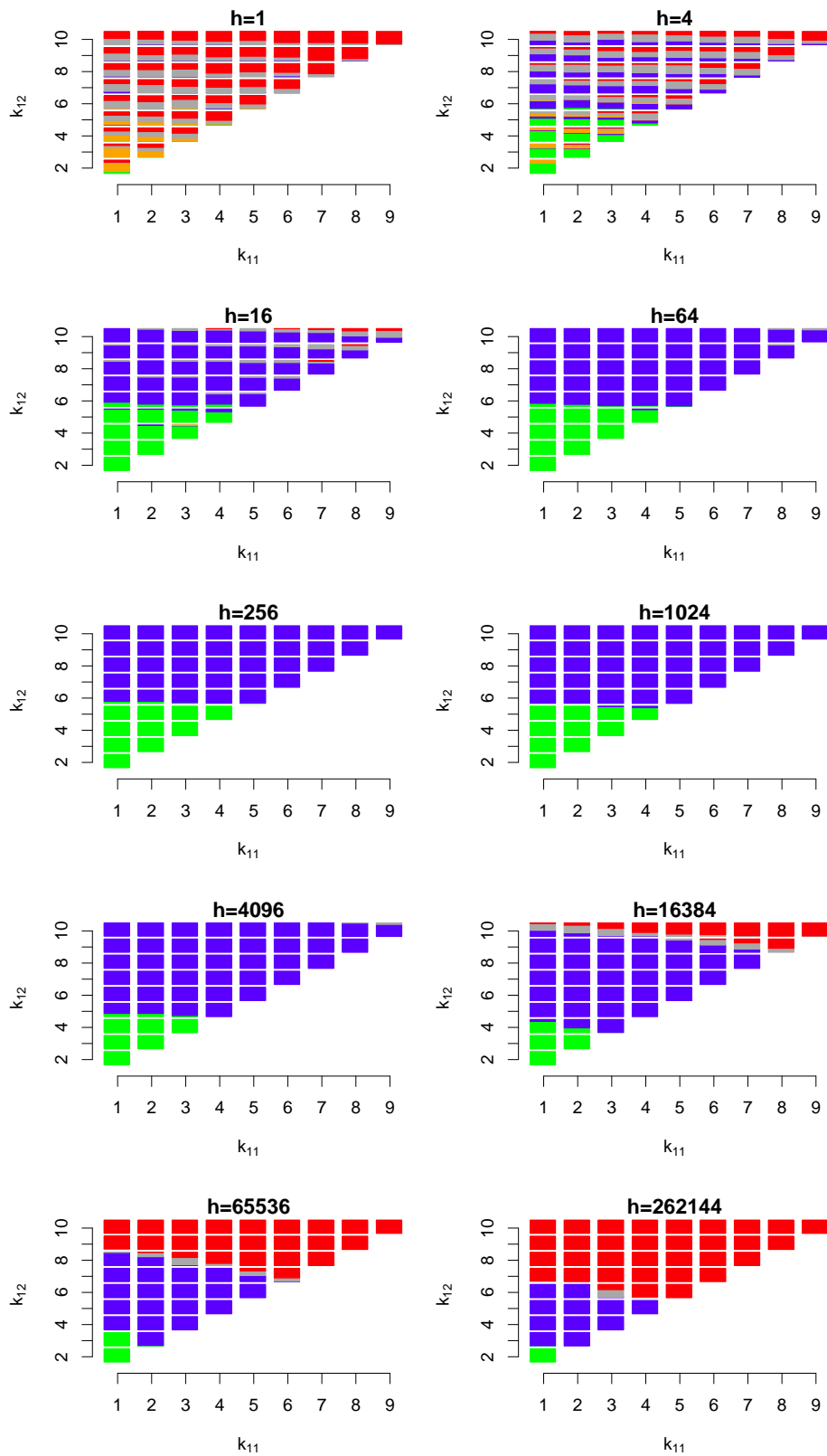


Figura 48 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.05$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

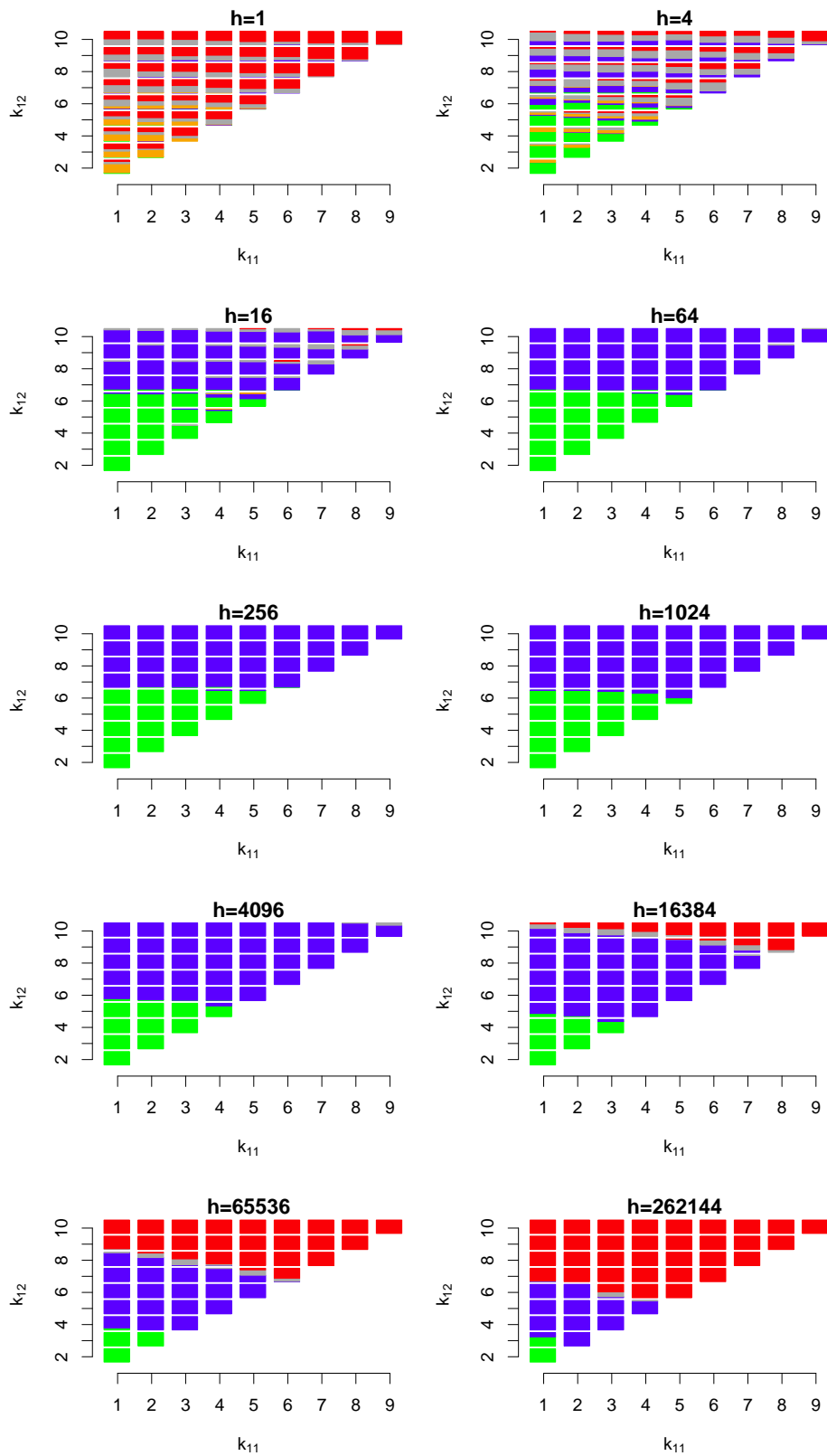


Figura 49 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.06$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

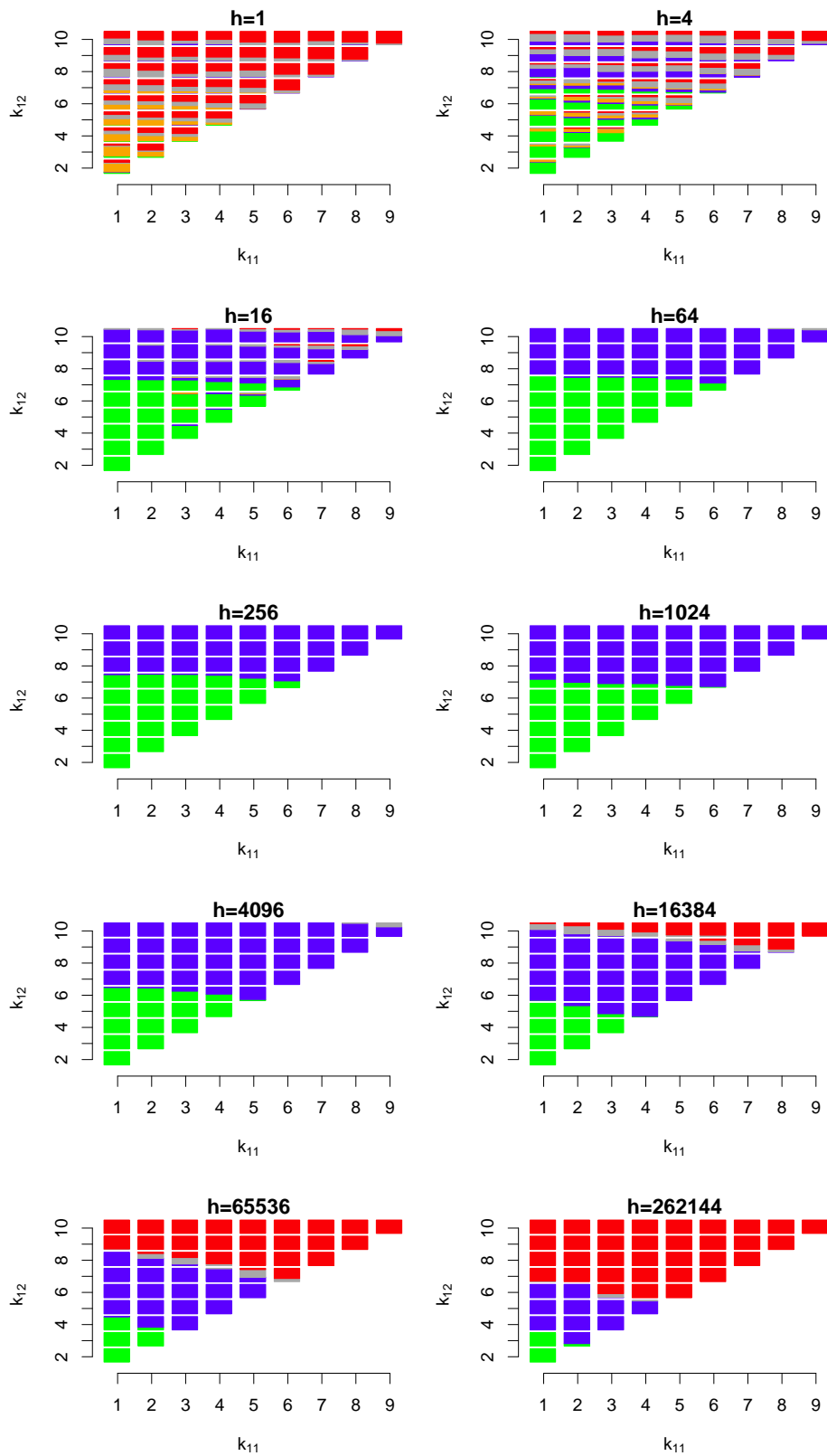


Figura 50 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.07$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

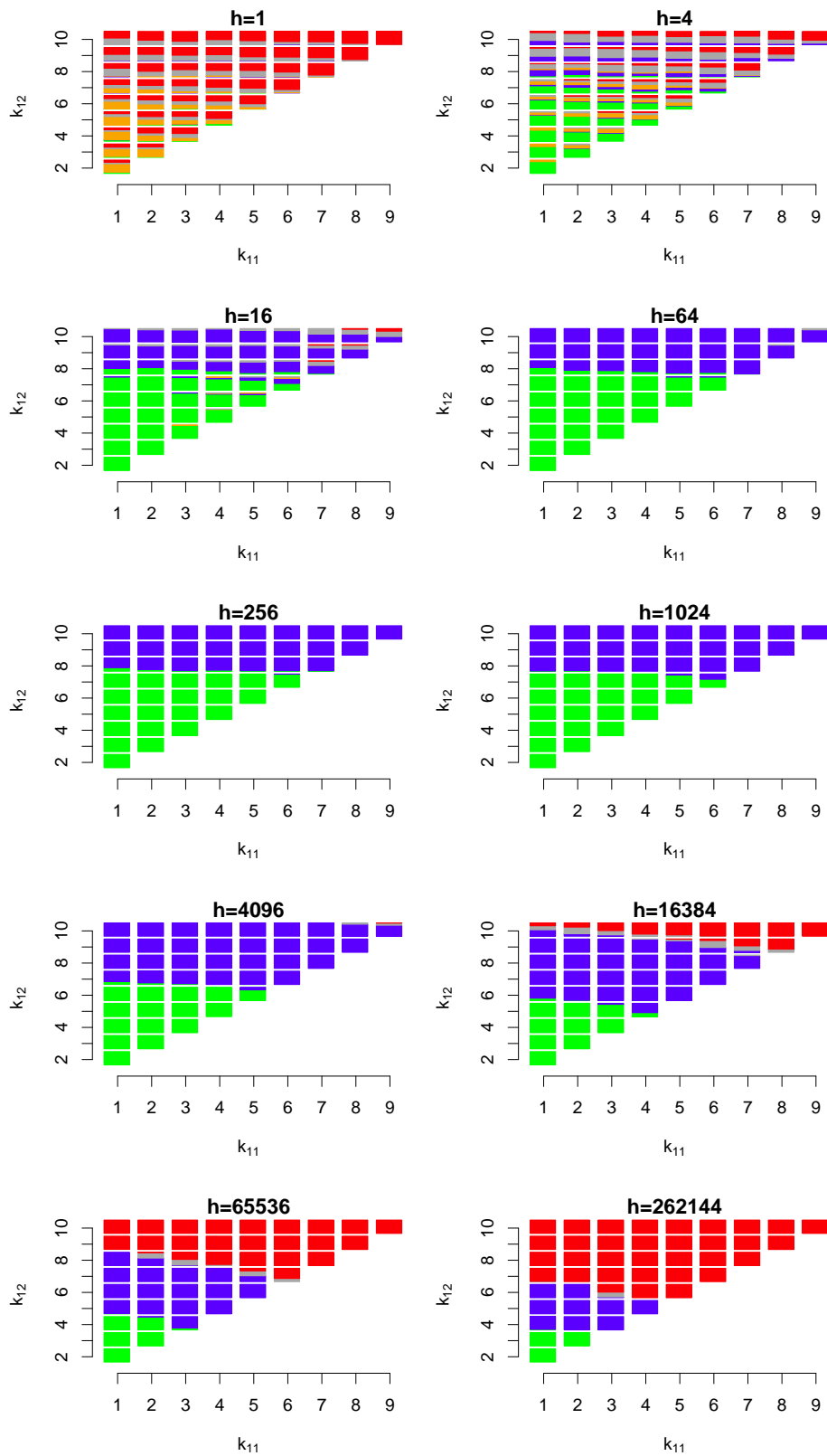


Figura 51 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.08$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

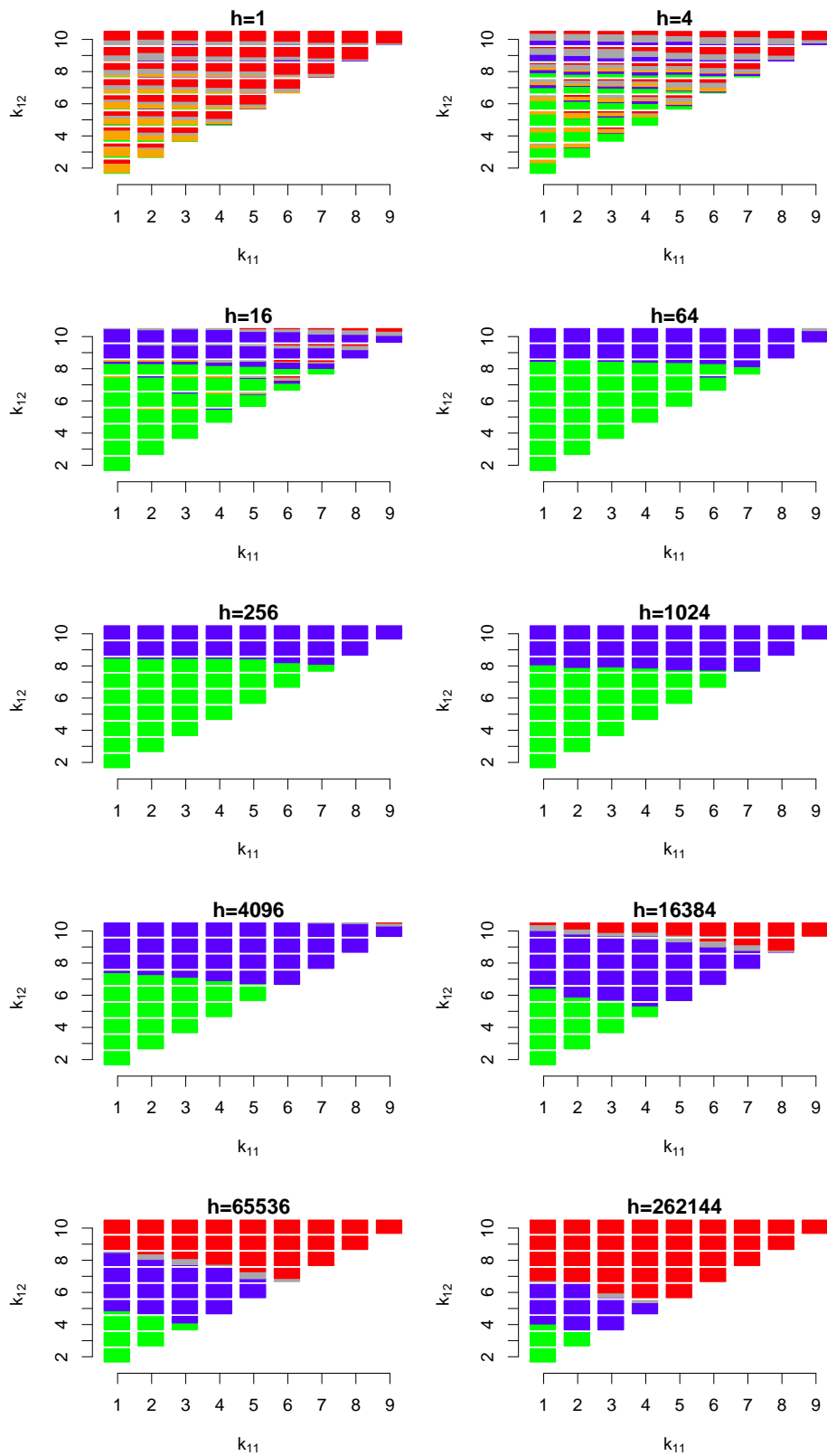


Figura 52 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.09$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

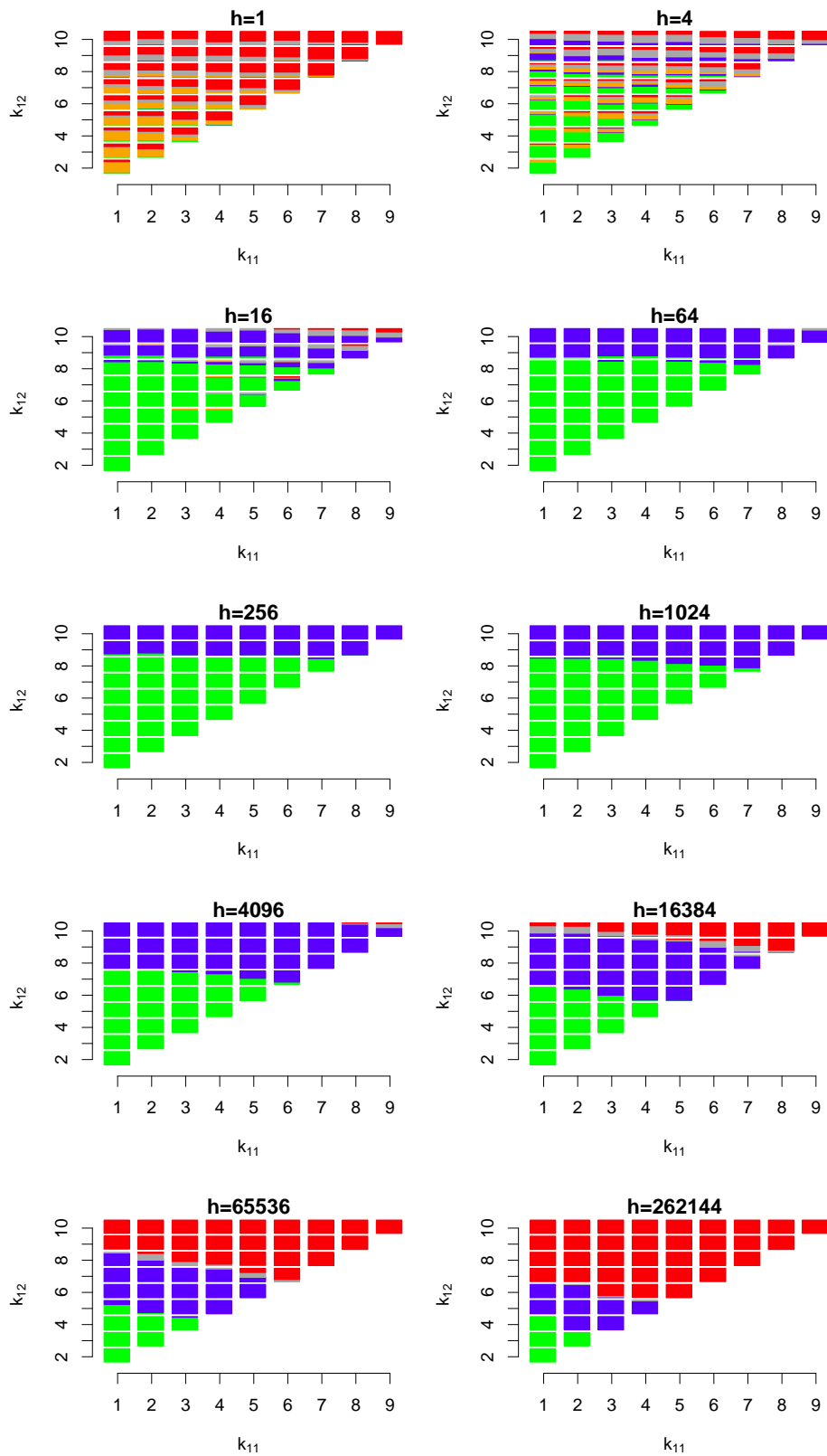


Figura 53 – Diagrama de fase Para $r_p = 0.1$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$ e 2 recursos. ● Coexistência das três espécies, ● Duas presas, ● Uma presa com predador, ● Uma presa, ● Extinção das três espécies.

A Figura 54 mostra a média da população de presas por habitats para taxa de reprodução do predador variando em $0.01 \leq r_p \leq 0.1$ e constantes de meia saturação com valores $k_{11} = 1$ e $k_{12} = 2$. Para qualquer valor de r_p estudado, existe uma tendência de a média da população de presas aumentar com o aumento da heterogeneidade h . Isso ocorre porque quando as presas possuem constantes de meia saturação com valores baixos, elas são adaptáveis a vários tipos de ambientes. Mesmo que o recurso disponível esteja em pouca quantidade, as presas serão capazes de sobreviver, mas se reproduzirão com probabilidade menor.

Quando as constantes de meia saturação aumentam para $k_{11} = 9$ e $k_{12} = 10$, Figura 56, o número médio das presas aumenta, mas passa a cair se h continuar aumentando. Nesse caso, as presas são menos adaptáveis ao ambiente. Será necessário uma quantidade de recursos maior para que elas consigam sobreviver. E com o aumento da heterogeneidade, surgirão mais habitats com menor quantidade de recursos, fazendo com que a probabilidade de sobrevivência caia, diminuindo a média da população de presas.

A população de predadores também cai com o aumento da heterogeneidade. A Figura 57 mostra que para $r_p = 0.01$ e $r_p = 0.02$ os predadores não conseguem sobreviver. A partir de $r_p = 0.03$, os predadores passam a ter probabilidade diferente de zero para sobreviver, mas baixando a média da população com o aumento do número de habitats. Os habitats que têm uma quantidade reduzida de recursos, servem de refúgio para as presas, pois, nesses ambientes, a probabilidade de reprodução das presas é menor. E em nosso modelo, o predador só ataca presas que estão em sítios adjacentes a ele. Assim, nessas regiões, os sítios ao redor do sítio do predador ficarão vazios (Figura 55), impedindo que os predadores ataquem as presas, causando a diminuição no número médio de predadores e até a extinção.

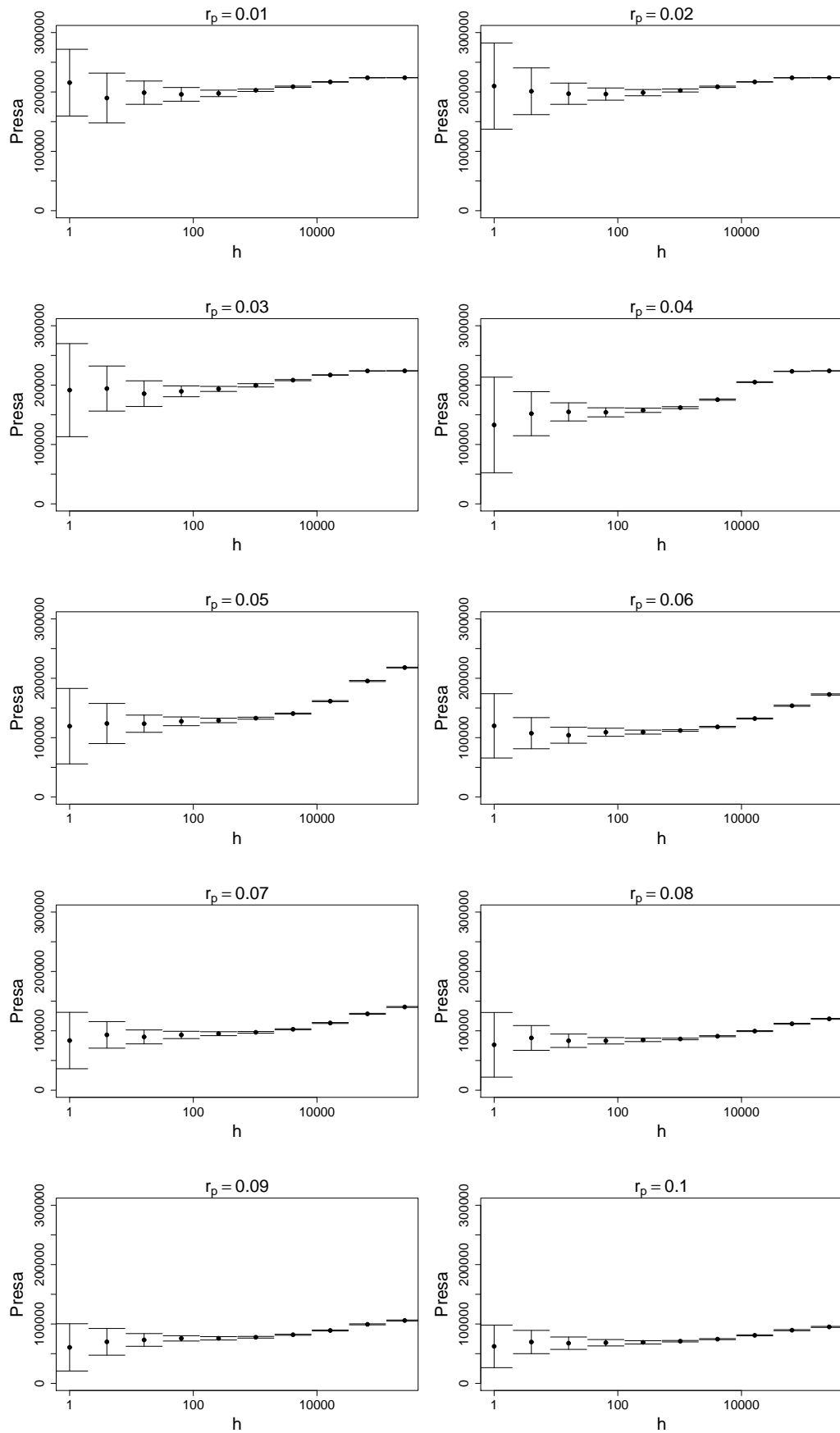


Figura 54 – Média do número de presas por habitat para $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ e 2 recursos.

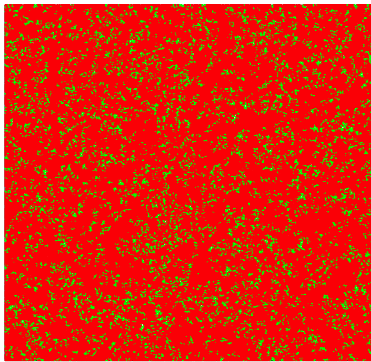
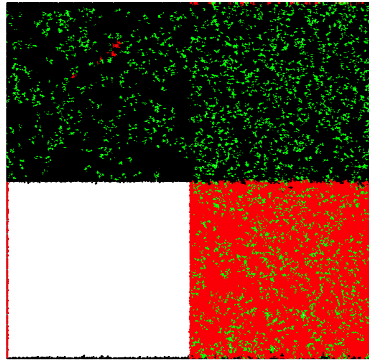
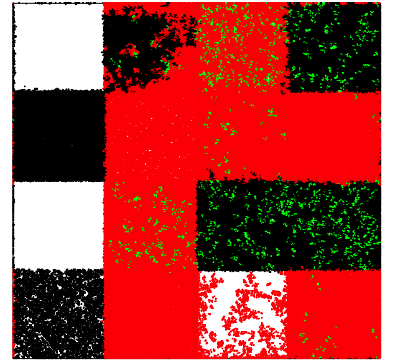
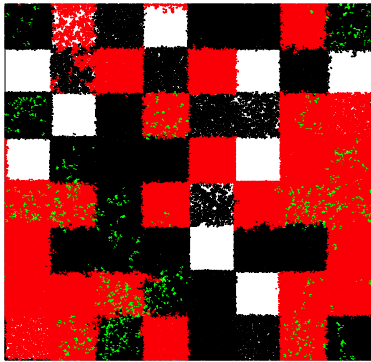
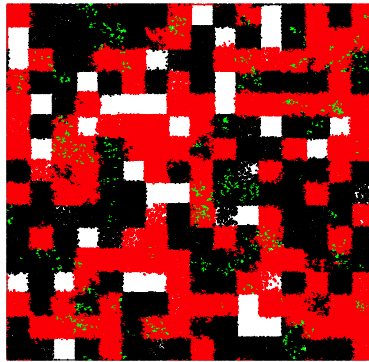
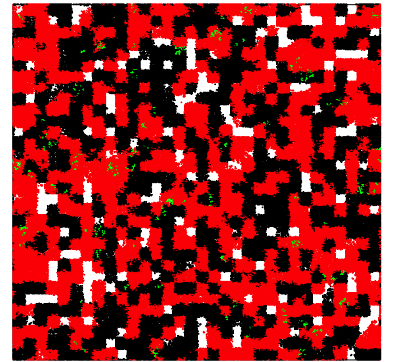
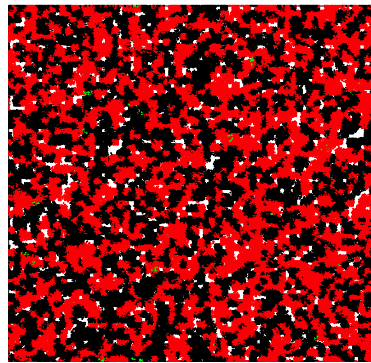
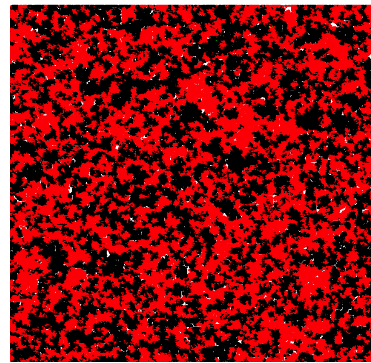
(a) $h = 1$ (b) $h = 4$ (c) $h = 16$ (d) $h = 64$ (e) $h = 256$ (f) $h = 1024$ (g) $h = 4096$ (h) $h = 16384$

Figura 55 – Estado final da rede para $r_p = 0.03$, $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ e 2 recursos.

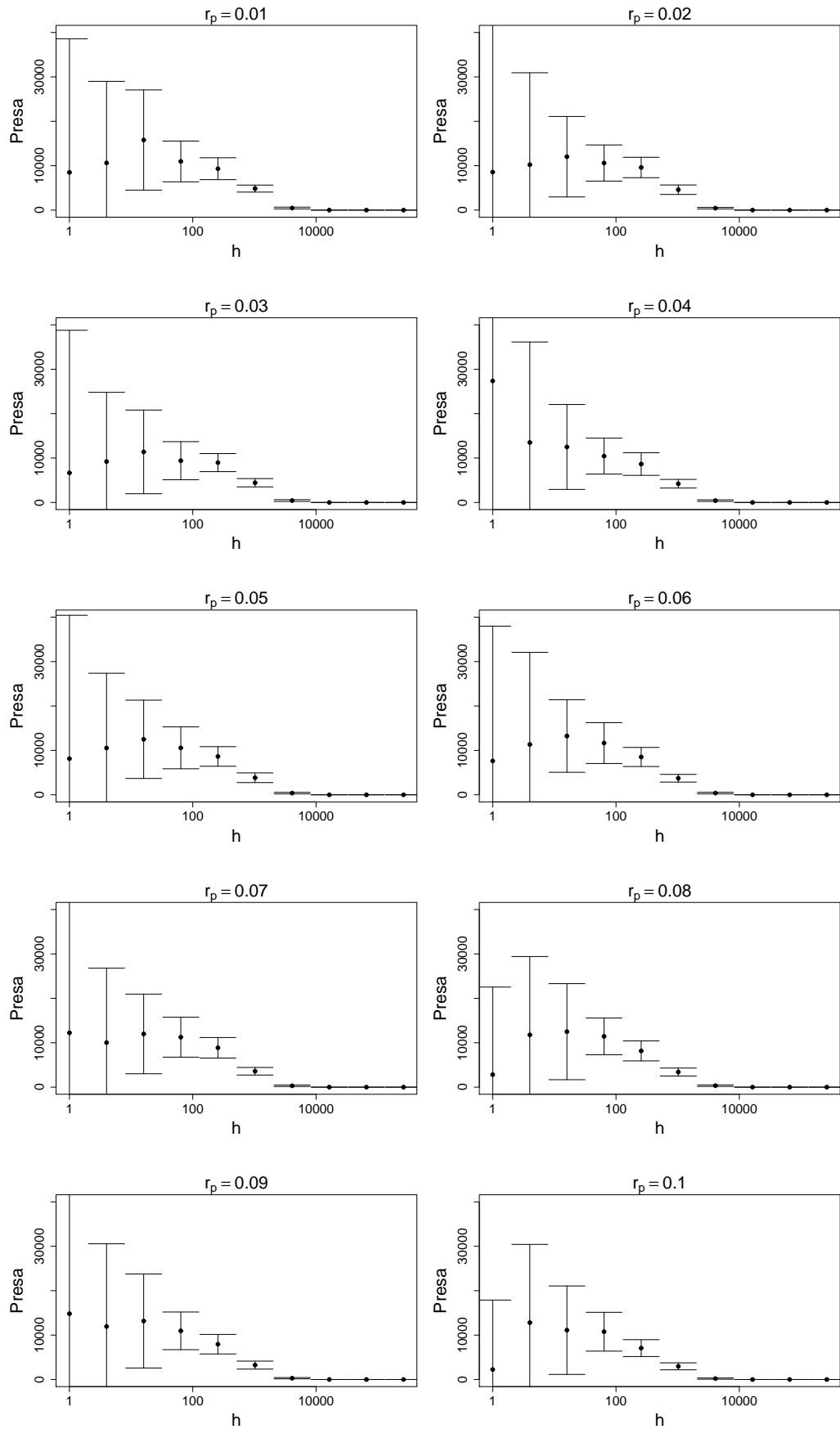


Figura 56 – Média do número de presas por habitat para $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 9$, $k_{12} = 10$ e 2 recursos.

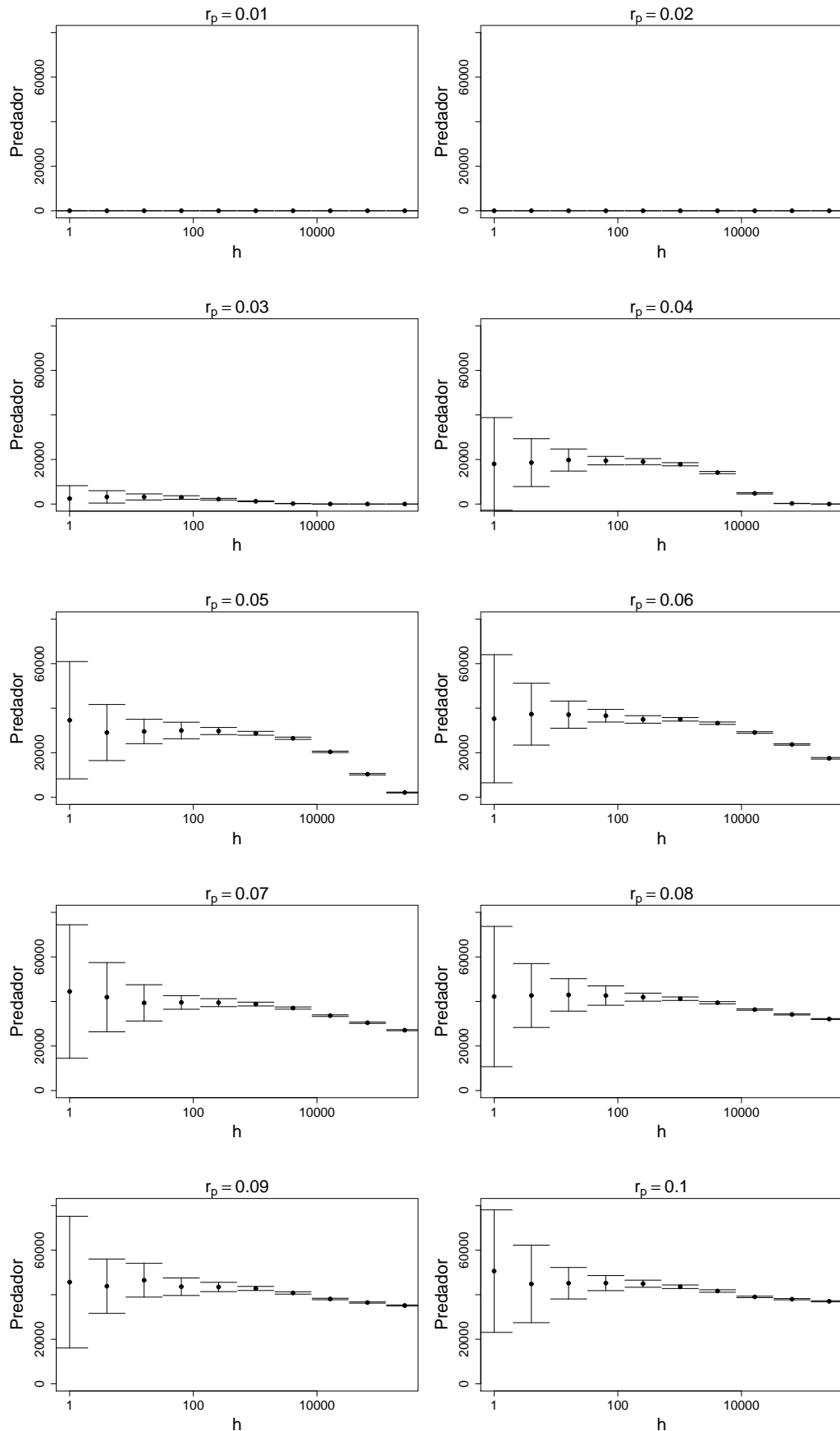


Figura 57 – Média do número de predadores por habitat para $m = 0.01$, $m_{pre} = 0.06$, $k_{11} = 1$, $k_{12} = 2$ e 2 recursos.

3.4 Conclusões

Realizamos simulações computacionais de um modelo de duas presas e um predador em uma rede quadrada com condições de contorno periódicas de largura $L = 512$ e utilizamos a vizinhança de Von Neumann para cada sítio. Variamos a heterogeneidade da rede, criando ambientes distintos com mesmo tamanho de área cada. Observamos que ao aumentarmos a heterogeneidade, favorecemos a coexistência das espécies, mas até um limite, pois a configuração de extinção volta a surgir com heterogeneidades maiores. Isso nos indica que existe um grau de heterogeneidade que aumenta a probabilidade de coexistência, que para nosso tamanho de rede está entre $h = 256$ e $h = 4096$. Também podemos concluir que a quantidade de recursos disponível em cada região influencia no estado final do sistema. Uma região com quantidade reduzida de recursos, tornará a probabilidade de reprodução das presas menor e como consequência, diminui a probabilidade de reprodução dos predadores também, levando as presas a reduzirem suas populações e em alguns casos, levando os predadores à extinção.

4 Considerações Finais

Neste trabalho investigamos dois modelos de interação ecológica em estruturas espaciais: um de competição por recursos e um de duas presas e um predador. No primeiro, investigamos os efeitos da heterogeneidade espacial gerada pela distribuição dos recursos e pela fragmentação correlacionada do ambiente. No segundo modelo, investigamos a influência da heterogeneidade ambiental sobre um sistema de duas presas e um predador.

No modelo de competição verificamos que a fragmentação, bem como a heterogeneidade do ambiente, influenciam no estado final do sistema. A heterogeneidade favorece a diversidade, enquanto que a fragmentação tem uma tendência de diminuir a quantidade de espécies. Porém, quando o relevo utilizado para realizar a fragmentação é muito rugoso, espécies ficam isoladas no ambiente devido à formação de ilhas. Essas áreas ficam inacessíveis para outras espécies, favorecendo a permanência de espécies com menor número de indivíduos nessas regiões. Para trabalhos futuros, propomos mudar a vizinhança, aumentando o raio de atuação. Isso dará a possibilidade de interações de longo alcance.

No modelo de duas presas e um predador, as espécies do tipo presa, competem por dois recursos em uma estrutura espacial. Os predadores utilizam as presas como recurso para fins de reprodução. Neste modelo observamos a influência da heterogeneidade do ambiente. Ao aumentarmos a heterogeneidade, as espécies do tipo presa se alojam nas regiões em que melhor se adaptam, facilitando a coexistência das três espécies no ambiente. Observamos também que a quantidade de recursos disponível no ambiente influencia na manutenção das espécies do tipo presa e por consequência na espécie do tipo predadora. Observamos um aumento da região de coexistência com o número de habitats, até valores intermediários de h , que para o tamanho de sistema que estudamos está entre $h = 256$ e $h = 4096$. Para valores maiores de h , a região de coexistência diminui. Propomos para trabalhos futuros a fragmentação estática do ambiente, em que um percentual dos sítios da rede se torne inabitável antes da dinâmica começar, bem como a fragmentação dinâmica, de forma similar a que foi realizada no capítulo de competição do presente trabalho.

Referências Bibliográficas

- AJRALDI, V.; VENTURINO, E. In: *A model of Switching Feeding Behavior for Predators with Prey Interspecific Competition*. [S.l.: s.n.], 2008.
- ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *OIKOS*, v. 71, p. 355–366, 1994.
- ARAUJO, S. B. L.; AGUIAR, M. A. M. de. O papel do espaço em modelos ecológicos. *Oecologia Australis*, v. 16(1), p. 117–126, 2012.
- ARRAES, R. de Albuquerque e; MARIANO, F. Z.; SIMONASSI, A. G. Causas do desmatamento no brasil e seu ordenamento no contexto mundial. *Revista de Economia e Sociologia Rural*, v. 50, p. 119–140, 2012.
- ARRHENIUS, O. Species and area. *Journal of Ecology*, v. 31, p. 179–187, 1921. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/2255763>>.
- BARNSLEY, M. F. et al. *The Science of Fractal Images*. [S.l.]: Springer-Verlag, 1988.
- BASCOMPTE, J.; SOLÉ, R. V. Habitat fragmentation and extinction thresholds in spatially explicit models. *Journal of Animal Ecology*, v. 65, p. 465–473, 1996.
- BEAN, S. P. et al. Co - existência de espécies em sistemas presa - predador com switching. *Tend. Mat. Apl. Comput.*, v. 7, n. 2, p. 317 – 326, 2006.
- BROWN, J. S.; LAUNDRÉ, J.; GURUNG, M. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, v. 80, p. 385–399, 1999.
- CAIN, M. L.; BOWMAN, W. D.; HACKER, S. D. *Ecologia*. [S.l.]: Artmed, 2011. 640 p.
- CASTRO, E. Dinâmica socioeconômica e desmatamento na amazônia. *Novos Caderno NAEA*, v. 8, p. 5–39, 2005.
- COELHO, R. M. P. *Fundamentos em Ecologia*. [S.l.]: Artmed, 2000. 252 p.
- DAJOZ, R. *Princípios de Ecologia*. 7. ed. [S.l.]: Artmed, 2005. 520 p.
- DAZA, S. L. C. *Estudo do Processo de Fragmentação Dinâmica em Redes Heterogê com Competição por Recursos*. Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Fevereiro 2016.
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, v. 34, p. 484–515, 2003.
- FOLEY, J. A. et al. Global consequences of land use. *SCIENCE*, v. 309, p. 570–574, 2005.

- GLEASON, H. A. On the relation between species and area. *Ecology*, v. 3, p. 158–162, 1922. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/1929150>>.
- GLEASON, H. A. On the relation between species and area. *Ecology*, v. 6, p. 66–74, 1925.
- GROVER, J. P. *Resource Competition*. 1. ed. [S.l.]: CHAPMAN & HALL, 1997. 342 p.
- HOLT, R. D. Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species. *American Naturalist*, v. 124, p. 377–406, 1984.
- JAGER, H. I.; CARR, E. A.; EFROYMSON, R. A. Simulated effects of habitat loss and fragmentation on a solitary mustelid predator. *ECOLOGICAL MODELLING*, v. 191, p. 416–430, 2006.
- JÚNIOR, M. B. de S.; FERREIRA, F. F.; OLIVEIRA, V. M. de. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. *Physica A*, v. 393, p. 312–319, 2014.
- KOSKELA, E. et al. Does risk of small mustelid predation affect the oestrous cycle in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*? *Anim. Behav.*, v. 51, p. 1159–1163, 1996.
- KOT, M. *Elements of Mathematical Ecology*. [S.l.]: Cambridge University Press, 2001. 464 p.
- LEMOES, A. L. F.; SILVA, J. de A. Desmatamento na Amazônia legal: Evolução, causas, monitoramento e possibilidades de mitigação através do fundo Amazônia. *Floresta e Ambiente*, v. 1, p. 98–108, 2011.
- MORITA, S.; TAINAKA, K. ichi. Undamped oscillations in prey - predator models on a finite size lattice. *Population Ecology*, v. 48, n. 2, p. 99 – 105, 2006.
- MURRAY, J. D. *Mathematical Biology I. An Introduction*. 3. ed. [S.l.]: Springer, 2002. 551 p.
- NAKAGIRI, N.; TAINAKA, K. ichi; TAO, T. Indirect relation between species extinction and habitat destruction. *Ecological Modelling*, v. 137, n. 2 - 3, p. 109 – 118, 2001.
- OEHLER, J. D.; LITVAITIS, J. A. The role of spatial scale in understanding responses of medium-sized carnivores to forest fragmentation. *Can. J. Zool.*, v. 74, p. 2070–2079, 1996.
- OKLAND, B. Ungulate forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea). *Biological Conservation*, v. 76, p. 297–310, 1996.
- OKSANEN, T.; OKSANEN, L.; GYLLENBERG, M. Exploitation ecosystems in heterogeneous habitat impact of small-scale heterogeneity on predator-prey dynamics. *Evolutionary Ecology*, v. 6, p. 383–398, 1992.
- PAINE, R. T. Disaster, catastrophe, and local persistence of the sea palm *Postelsia palmaeformis*. *SCIENCE*, v. 205, p. 685–687, 1979.
- PARKER, M.; NALLY, R. M. Habitat loss and the habitat fragmentation threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation*, v. 105, p. 217–229, 2002.

- PRESTON, F. W. Time and space and the variation of species. *Ecology*, Ecological Society of America, v. 41, n. 4, p. 611–627, 1960. ISSN 1939-9170. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.2307/1931793>>.
- RAMBALDI, D. M. cal; OLIVEIRA, D. A. S. de. *Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas*. [S.l.: s.n.], 2003. 510 p.
- RICHMOND, S. et al. Thresholds in forest bird richness in response to three types of forest cover in ontario, canada. *Landscape Ecol*, v. 30, p. 1273–1290, 2015.
- RICKLEFS, R. E. *A Economia da Natureza*. 6. ed. [S.l.]: Guanabara Koogan, 2013. 293-305 p.
- ROCKWOOD, L. L. *INTRODUCTION TO Population Ecology*. 1. ed. [S.l.]: Blackwell Publishing, 2006. 339 p.
- ROSENZWEIG, M. L. *Species diversity in space and time*. [S.l.]: Cambridge University Press, 1995. 12 p.
- SAUNDERS, D. A.; HOBBS, R. J.; MARGULES, C. R. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology*, v. 5, p. 18–32, 1991.
- SCHEFFER, M. et al. Catastrophic shifts in ecosystems. *NATURE*, v. 413, p. 591–596, 2001.
- SCHILLING, A. C.; BATISTA, J. L. F. Curva de acumulação de espécies e suficiência amostral em florestas tropicais. *Revista Brasil. Bot.*, v. 31, p. 179–187, 2008.
- SCHNEIDER, M. F. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. *Journal of Applied Ecology*, v. 38, p. 720–735, 2001.
- SINCLAIR, A. R. E. et al. Predicting effects of predation on conservation of endangered prey. *Conservation Biology*, v. 12, p. 564–575, 1998.
- SMITH, A. P.; QUIN, D. G. Patterns and causes of extinction and decline in australian conilurine rodents. *Biological Conservation*, v. 77, p. 243–267, 1996.
- SWIFT, T. L.; HANNON, S. J. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biol. Rev.*, v. 85, p. 35–53, 2010.
- Szwabiński, J.; Pękalski, A. Effects of random habitat destruction in a predator - prey model. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, v. 360, n. 1, p. 59 – 70, 2006.
- Szwabiński, J.; PEKALSKI, A.; Trojan, K. Competition and predation in a three species model. *International Journal of Modern Physics C*, v. 17, n. 11, p. 1629–1645, 2006.
- TANSKY, M. Switching effects in prey - predator system. *Journal of Theoretical Biology*, v. 70, n. 3, p. 263 – 271, 1978.
- TEWS, J. et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Jornal of Biogeography*, v. 31, p. 79–92, 2004.

- TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. *Fundamentos em Ecologia*. 3. ed. [S.l.]: Artmed, 2010. 576 p.
- TURCHIN, P. Evolution in population dynamics. *Nature*, v. 424, p. 303 – 306, 2003.
- VIEIRA, R. J. de A. G. *Modelagem de ecossistemas com competição por recursos em relevos fragmentados*. Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Física Aplicada, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Agosto 2012.
- WATSON, H. C. *Cybele britannica*. [S.l.]: Longman & co., 1847.
- WILLIAMS, C. B. Area and number of species. *Nature*, v. 152, p. 264–267, 1943.
- YIN, D.; LEROUX, S. J.; HE, F. Methods and models for identifying thresholds of habitat loss. *Ecography*, v. 40, p. 131–143, 2017.
- YOSHIDA, T. et al. Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator - prey system. *Nature*, v. 424, p. 303 – 306, 2003.