

**RONALDO JOSÉ DA SILVA**

**Modelagem de Interações Ecológicas em Ambientes com Estrutura  
Espacial**

**RECIFE-PE – MAIO/2019.**



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

**MODELAGEM DE INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM AMBIENTES  
COM ESTRUTURA ESPACIAL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada como exigência parcial à obtenção do título de Doutor.

**Área de Concentração:** Biometria e Estatística Aplicada

**Orientadora:** Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Viviane Moraes de Oliveira

**RECIFE-PE – MAIO/2019.**

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

S586m Silva, Ronaldo José da  
Modelagem de interações ecológicas em ambientes com  
estrutura espacial / Ronaldo José da Silva. – 2019.  
56 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, 2019.  
Inclui referências.

1. Predação (Biologia) 2. Ecologia 3. Análise espacial (Estatística)  
4. Correlação (Estatística) 5. População biológica 6. Recursos de  
redes de computadores I. Oliveira, Viviane Moraes de, orient.  
II. Título

CDD 519.5

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

**Modelagem de interações ecológicas em ambientes com estrutura espacial**

Ronaldo José da Silva

Tese julgada adequada para obtenção do título de Doutor em Biometria e Estatística Aplicada, defendida e aprovada por unanimidade em 29/05/2019 pela Banca Examinadora.

Orientador:

---

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Viviane Moraes de Oliveira  
Departamento de Física - UFRPE

Banca Examinadora:

---

---

Prof. Dr. Paulo Roberto de Araújo Campos  
Departamento de Física - UFPE

---

---

Prof. Dr. Pedro Hugo de Figueirêdo  
Departamento de Física - UFRPE

---

---

Prof. Dr. Anderson Luiz da Rocha e Barbosa  
Departamento de Física - UFRPE

---

---

Prof. Dr. Paulo José Duarte Neto  
DEINFO - UFRPE

À Deus.

## **Agradecimentos**

Gostaria de agradecer primeiramente à Deus, por proporcionar todas as oportunidades em minha vida, bem como me dar a força necessária para superar todos os obstáculos que apareceram durante a minha caminhada até aqui.

À minha família, por todo o apoio, por toda compreensão nos momentos de minha ausência, e por todo carinho nos momentos em que estávamos reunidos.

À minha orientadora, Professora Viviane Moraes de Oliveira, por toda a compreensão, por todo o seu profissionalismo, por todo o suporte oferecido, por todos os conhecimentos repassados, enfim, por toda a sua orientação no direcionamento da minha formação de professor e pesquisador.

Ao professor Paulo José Duarte Neto, por todas as suas valiosas sugestões para este trabalho surgidas durante as frutíferas discussões nos Seminários na Biometria, e por toda paciência e conhecimentos repassados durante os Estágios de Docência, os quais eu tive a oportunidade de realizá-los sob sua orientação.

Ao Técnico em Assuntos Educacionais do Programa de Pós-graduação em Biometria e Estatística Aplicada, Marco Antônio Gomes dos Santos, por todo seu profissionalismo, por toda amizade e por todo o suporte oferecido, desde de o início da minha jornada aqui na Biometria.

A todos os professores do Departamento, por todos os seus ensinamentos, que contribuíram significativamente na construção da minha carreira de professor e pesquisador.

A todos os alunos da Biometria, do Mestrado e do Doutorado, por toda a amizade e por todos os momentos de estudos e descontração durante toda a minha jornada no programa.

Ao colega de Doutorado e grande amigo Carlos Augusto Melo de Souza, por toda a amizade, ajuda e pelos bons momentos de descontração, tão importantes para fazer da caminhada nos estudos divertida e prazerosa.

A todos os professores, alunos e funcionários do Departamento de Física, pela acolhida, amizade e suporte oferecidos durante a minha jornada no Mestrado e no Doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelo suporte financeiro, que financiou o desenvolvimento da minha Tese no Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco, na pessoa da Magnífica Reitora Maria José de Sena, por todo o suporte oferecido aos discentes no desenvolvimento das pesquisas na Pós-Graduação.

Por fim, à todos que de alguma forma contribuíram para a minha caminhada até aqui.

Meu muito obrigado a todos vocês!

“A gravidade explica os movimentos dos planetas, mas não pode explicar quem colocou os planetas em movimento. Deus governa todas as coisas e sabe tudo que é ou que pode ser feito.”

Sir Isaac Newton.



## Resumo

A heterogeneidade dos ambientes exerce uma grande e decisiva influência sobre a dinâmica populacional das espécies. Neste trabalho, nosso objetivo foi investigar como a correlação espacial entre os recursos em um modelo espacial de rede influencia a dinâmica espaço-temporal de um sistema presa-predador, como também a dinâmica de espécies competidoras, que competem por recursos limitantes. A heterogeneidade do ecossistema é introduzida através da correlação entre os recursos da rede, com base em uma distribuição Gaussiana bivariada, para o modelo de predação e de competição. Um segundo modelo de predação, com distribuição fractal de recursos, gerada pelo movimento browniano fracionário, também foi investigado. No sistema presa-predador, com distribuição Gaussiana, verificamos, após as simulações computacionais, que a correlação entre os recursos da rede favorece a coexistência das duas espécies, para valores intermediários da probabilidade de reprodução do predador, uma vez que as áreas onde as duas espécies coexistem fica ampliada para valores intermediários do parâmetro de correlação. Para o relevo fractal, ao variarmos o valor do expoente de Hurst  $H$ , a área de coexistência das duas espécies fica ampliada, pois com a rede bastante homogênea, para  $H = 0.99$ , observamos a maior região com as duas espécies coexistindo ao longo do tempo. No sistema com competição, podemos observar que o número de espécies que sobrevivem no ecossistema aumenta gradativamente à medida que aumentamos a correlação entre os recursos, alcançando sua diversidade máxima bem próximo da correlação máxima da rede.

**Palavras-chave:** Predação, competição por recursos, correlação espacial, recursos.

## Abstract

The heterogeneity of an ecosystem has a great and decisive influence on the population dynamics of the species. In this work we aimed to investigate how the spatial correlation among the resources of a lattice model influences the space-time dynamics of a prey-predator system, as well as the dynamics of competing species that compete for limiting resources. The heterogeneity of the ecosystem is incorporated through the correlation among the resources, based on a bivariate Gaussian distribution, for the predation and competition model. A second predation model, with fractal distribution of resources, generated by the fractional Brownian motion, was also investigated. In the prey-predator system, with Gaussian distribution, we found after the computational simulations that the correlation among the resources favors the coexistence of the two species, for intermediate values of the probability of reproduction of the predator, since the areas where the two species coexist is extended to intermediate values of the correlation parameter. For the fractal landscape, when we vary the value of the Hurst exponent,  $H$ , the area of coexistence of the two species is enlarged, since when the resource distribution is very homogeneous, for  $H = 0.99$ , we observed the largest region with the two species coexisting over time. In the system with competition, we can observe that the number of species that survive in the ecosystem increases gradually as we increase the value of  $\lambda$ , reaching its maximum diversity very close to the maximum correlation of the network.

**Keywords:** Predation, resource competition, spatial correlation, resources.

## LISTA DE FIGURAS

- 1.1 Interações ecológicas fundamentais: à esquerda, guepardos (*Acinonyx jubatus*) caçando impalas (*Aepyceros melampus*); à direita, pássaros defendendo sua territorialidade com fins de reprodução.....p.21
- 1.2 Imagens de grandes predadores na natureza: à direita, uma leoa (*Panthera leo*) devorando sua presa; à esquerda, uma águia predando um peixe no rio.....p.22
- 1.3 Exemplo de Predadores: Primeiro, à direita um predador generalista, onça-pintada (*Panthera onca*), com uma dieta bastante ampla, indo desde pequenos roedores até carnívoros maiores; depois, à esquerda, um predador especialista, Lince canadense (*Lynx canadenses*), com uma dieta preferencial por lebres-alpinas (*Lepus americanus*). .....p.23
- 1.4 Um lobo-cinzento (*Canis lupus*) na vegetação do Parque Nacional de Yellowstone. Sua extinção no parque gerou profundas mudanças na estrutura do ecossistema. p.25
- 1.5 Solução geral da equação de Verhulst, com os parâmetros  $r = 0.8$ ,  $K = 8.0$ , para vários valores iniciais do número de indivíduos de uma determinada população. É visível como a capacidade  $K$  limita o número de indivíduos .....p.31
- 1.6 Modelo de Lotka-Volterra de competição interespecífica, onde podemos observar os estados possíveis.....38
- 1.7 Gráfico da curva espécie-área de Watson (1859) para uma população de plantas da Grã-Bretanha. A riqueza de espécies começou a ser quantificada no Condado de Surrey, até alcançar toda a extensão da ilha da Grã-Bretanha.....41
- 2.1 Rede composta por 36 sítios. Os sítios na cor verde representam a espécie presa, os pretos os predadores e os brancos representam os sítios vazios, disponíveis para serem ocupados por ambas as espécies. Na parte superior direita, vemos um sítio

(com uma presa) sorteado para ser atualizado (assinalado com um x), e um círculo demarcando seu raio de interação local com os quatro vizinhos mais próximos (completamente inseridos dentro do círculo).....	p.44
2.2 Relevo gerado para os valores do coeficiente de correlação $\lambda$ , utilizados nas simulações.....	p.45
2.3 Relevo gerado para os valores do coeficiente de correlação $\lambda$ , utilizados nas simulações.....	p.46
2.4: Diagrama de Fases para $\lambda=0$ (à esquerda) e $\lambda=0.25$ (à direita)..	p.46
2.5 Diagrama de Fases para $\lambda=0.50$ (à esquerda), $\lambda=0.75$ (à direita) e $\lambda=0.99$ (abaixo).....	p.47
2.6 Estado final da rede para $ka=5$ e $rp=0.01$ , onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede diminui ao aumentarmos o grau de correlação dos recursos presentes nos sítios.....	p.49
2.7 Evolução temporal das populações de presas para $rp=0.01$ , e $ka$ variado. Conforme aumentamos o valor de $\lambda$ de 0 à 0.99, a população final de presas diminui ao longo do tempo. As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.....	p.50
2.8 Estado final da rede para $ka=5$ e $rp=0.40$ , onde podemos observar populações de presas (em verde) isoladas em grupo, cercadas por populações de predadores (em preto).....	p.52
2.9 Evolução temporal das populações de presas e predadores. À esquerda, uma das simulações de $\lambda=0.25$ , $ka=9$ e $rp=0.40$ ; à direita, uma das simulações de $\lambda=0.99$ , $ka=7$ e $rp=0.40$ e, embaixo, uma das simulações de $\lambda=0.99$ , $ka=8$ e $rp=0.40$ .....	p.54

- 2.10 Estado final da rede para  $ka=9$  e  $rp=0.40$  (esquerda),  $ka=7$  e  $rp=0.40$  (direita) e  $ka=8$  e  $rp=0.40$ , onde podemos observar uma das simulações onde a presa prevaleceu na zona de transição do regime de coexistência para o de extinção das duas espécies do sistema.....p.55
- 2.11 Estado final da rede para  $ka=1$  e  $rp=0.30$ , onde podemos observar populações de presas (em verde) isoladas em grupos, cercadas por populações de predadores (em preto), porém com densidades maiores que as do caso  $rp=0.40$  (ver figura 2.8).....p.57
- 2.12 Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $rp=0.31$ , e variando-se o valor de  $ka$ , para  $\lambda=0$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.....p.59
- 2.13 Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $rp=0.31$ , e variando-se o valor de  $ka$ , para  $\lambda=0.25$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.....p.60
- 2.14 Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $rp=0.31$ , e variando-se o valor de  $ka$ , para  $\lambda=0.50$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.....p.61
- 2.15 Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $rp=0.31$ , e variando-se o valor de  $ka$ , para  $\lambda=0.75$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.....p.62
- 2.16 Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $rp=0.31$ , e variando-se o valor de  $ka$ , para  $\lambda=0.99$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.....p.63
- 2.17 Media Populacional em função do valor do coeficiente de correlação ( $\lambda$ ), para  $ka=8$  e  $rp=0.10$ . .....p.64

- 2.18 Estado final da rede para: à esquerda,  $\lambda=0$ ,  $Ka=6$  e  $rp=0.20$ ; à direita,  $\lambda=0.25$ ,  $Ka=6$  e  $rp=0.20$ . .....p.65
- 2.19 Estado final da rede para: à esquerda,  $\lambda=0.50$ ,  $Ka=6$  e  $rp=0.20$ ; à direita,  $\lambda=0.75$ ,  $Ka=6$  e  $rp=0.20$ .....p.65
- 2.20 Estado final da rede para  $\lambda=0.99$ ,  $Ka=6$  e  $rp=0.20$ .....p.66
- 2.21 Relevo gerado para os valores do expoente de Hurst ( $H$ ), utilizados nas simulações.....p.69
- 2.22 Diagrama de Fases para  $H=0.01$  (à esquerda),  $H=0.5$  (à direita) e  $H=0.99$  (abaixo).....p.70
- 2.23 Estado final da rede para  $ka=9$  e  $rp=0.01$ , para  $H=0.01$  (esquerda),  $H=0.5$  (direita) e  $H=0.99$  (abaixo). onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede aumenta ao aumentarmos o valor do expoente de Hurst.....p.71
- 2.24 Evolução temporal das populações de presas e predadores para  $H=0.01$ ,  $rp=0.01$ , e  $ka=9$ . Podemos observar que a população e presa extingui-se do sistema mesmo após a extinção do predador. .... p.72
- 2.25 Estado final da rede para  $H=0.01$ :  $ka=8$  e  $rp=0.10$  (esquerda) e  $ka=9$  e  $rp=0.10$  (direita), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede é reduzido.....p.73
- 2.26 Estado final da rede para  $H=0.5$ ,  $ka=9$  e  $rp=0.10$  (esquerda) e  $H=0.99$ ,  $ka=9$  e  $rp=0.10$  (direita), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede é reduzido.....p.74
- 2.27 Estado final da rede para  $H=0.01$ :  $ka=8$  e  $rp=0.20$  (esquerda) e  $ka=9$  e  $rp=0.20$  (direita), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede é reduzido.....p.75

2.28 Estado final da rede para  $H=0.5$ ,  $k_a=9$  e  $r_p=0.20$  (esquerda) e  $H=0.99$ ,  $k_a=9$  e  $r_p=0.20$  (direita), onde pode-se perceber populações de presa e predador coexistindo, porém com números de indivíduos bem reduzidos.....p.75

2.29 Estado final da rede para  $H=0.01$ :  $k_a=8$  e  $r_p=0.30$  (esquerda) ;  $k_a=9$  e  $r_p=0.30$  (direita), onde pode-se perceber populações de presa reduzidas, porém bem mais reduzida para  $k_a=9$ .....p.76

2.30 Estado final da rede para  $H=0.01$ ,  $k_a=1$  e  $r_p=0.40$  (esquerda) ;  $H=0.5$ ,  $k_a=1$  e  $r_p=0.40$  (direita) e  $H=0.99$ ,  $k_a=1$  e  $r_p=0.40$  (abaixo), onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.....p.77

2.31 Evolução temporal das populações de presas e predadores para os valores de  $H$  utilizados nas simulações: para  $r_p=0.10$ , e  $k_a=1$  (acima) e  $r_p=0.10$  e  $k_a=6$  (abaixo). Para  $k_a=1$ , a população de presa é maior para  $H=0.99$ , e a de predador para  $H=0.01$ ; para  $k_a=6$ , a população de presa é maior para  $H=0.01$ , e a de predador para  $H=0.99$ . As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.....p.79

2.32 Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.10$  (esquerda, em cima) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.10$  (direita, em cima),  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.10$  (centro, esquerda),  $H = 0.01$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.10$  (centro, direita),  $H = 0.5$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.10$  (em baixo, esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.10$  onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.....p.80

2.33 Evolução temporal das populações de presas e predadores para os valores de  $H$  utilizados nas simulações: para  $r_p=0.20$ , e  $k_a=1$  (acima) e  $r_p=0.20$  e  $k_a=6$  (abaixo). Para  $k_a=1$ , a população de presa é maior para  $H=0.99$ , e a de predador para  $H=0.01$ ; para  $k_a=6$ , a população de presa é maior para  $H=0.01$ , e a de predador para  $H=0.99$ . As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.....p.81

2.34 Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.20$  (esquerda, em cima) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.20$  (direita, em cima),  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.20$  (centro, esquerda),  $H = 0.01$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.20$  (centro, direita),  $H = 0.5$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.20$  (em baixo, esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.20$  onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo. ....p.82

2.35 Evolução temporal das populações de presas e predadores para os valores de  $H$  utilizados nas simulações: para  $r_p=0.30$ , e  $k_a=1$  (acima) e  $r_p=0.30$  e  $k_a=6$  (abaixo). Para  $k_a=1$ , a população de presa é maior para  $H=0.99$ , e a de predador para  $H=0.01$ ; para  $k_a=6$ , a população de presa é maior para  $H=0.01$ , e a de predador para  $H=0.99$ . As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.....p.83

2.36 Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$  (esquerda, em cima) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$  (direita, em cima),  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$  (centro, esquerda),  $H = 0.01$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.30$  (centro, direita),  $H = 0.5$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.30$  (em baixo, esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.30$  onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.....p.84

3.1 Esquematização da obtenção dos sítios correlacionados: Sorteamos um sítio de forma totalmente aleatória (sítio amarelo), atribuindo a ele 10 capacidades através de uma distribuição Normal padrão; depois, atribuímos aos seus vizinhos imediatos uma capacidade obtida através de uma Normal com média  $\mu=\lambda x_j$  e variância  $\sigma^2 = 1 - \lambda^2$ .....p.87

3.2 Número médio de espécies como função do tempo, para os diversos valores de  $\lambda$  utilizados nas simulações.....p.89

3.3 Número médio de espécies como função do valor do coeficiente de correlação dos recursos da rede ( $\lambda=0,0.1,0.2,0.3,0.4,0.5,0.6,0.7,0.8,0.9,0.99,0.999$ ).....p.90

3.4 Número de espécies de tamanho  $N$ , como função do  $\ln N$ , para os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$  iguais a 0,0.1,0.2,0.3,0.4 e 0.5.....p.92

3.5 Número de espécies de tamanho  $N$ , como função do  $\ln N$ , para os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$  iguais a 0.6,0.7,0.8,0.9,0.99 e 0.999.....p.93



3.6 Diversidade em função da área para os valores do coeficiente de correlação dos recursos da rede $\lambda=0,0.1,0.2,0.3,0.4,0.5,0.6,0.7,0.8,0.9,0.99$ e $0.999$ .....	p.95
3.7 Estado final da rede para $\lambda = 0$ .....	p.97
3.8 Estado final da rede para $\lambda = 0.1$ .....	p.97
3.9 Estado final da rede para $\lambda = 0.2$ .....	p.97
3.10 Estado final da rede para $\lambda = 0.3$ .....	p.97
3.11 Estado final da rede para $\lambda = 0.4$ .....	p.98
3.12 Estado final da rede para $\lambda = 0.5$ .....	p.98
3.13 Estado final da rede para $\lambda = 0.6$ .....	p.98
3.14 Estado final da rede para $\lambda = 0.7$ .....	p.98
3.15 Estado final da rede para $\lambda = 0.8$ .....	p.99
3.16 Estado final da rede para $\lambda = 0.9$ .....	p.99
3.17 Estado final da rede para $\lambda = 0.99$ .....	p.99
3.18 Estado final da rede para $\lambda = 0.999$ .....	p.99

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Valores do expoente  $z$  para o regime de potência obtido para os diversos valores do coeficiente de correlação  $\lambda$ .....p.96

Tabela 2: Valores do expoente  $z$  para os dois regimes de potência obtidos para os diversos valores do coeficiente de correlação  $\lambda$ .....p.96

## LISTA DE SÍMBOLOS

$k_a$  = Constante de meia-saturação da espécie presa.

$r_p$  = Probabilidade de reprodução da espécie predadora.

$m$  = Probabilidade de morte da espécie predadora.

$m_{presa}$  = Probabilidade de morte da espécie presa.

$\lambda$  = Parâmetro de correlação entre os recursos distribuídos na rede.

$H$  = Expoente de Hurst.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>Introdução</b> .....	<b>19</b>
1.1	Contexto biológico.....	22
1.2	Revisão da Literatura.....	29
1.3	Relação Espécie-Área.....	40
<b>2</b>	<b>Modelo espacial de interação presa-predador em relevos correlacionados</b> .....	<b>42</b>
2.1	O Modelo.....	42
2.2	Resultados.....	44
2.3	Relevo Fractal.....	66
2.4	Resultados.....	67
<b>3</b>	<b>Modelo espacial de competição por recursos em relevos correlacionados</b> .....	<b>86</b>
3.1	O Modelo.....	86
3.2	Resultados.....	88
<b>4</b>	<b>Conclusão</b> .....	<b>101</b>
<b>5</b>	<b>Referências Bibliográficas</b> .....	<b>104</b>

# 1 INTRODUÇÃO

A grande variedade de espécies de animais e plantas existentes nos mais diversos ecossistemas da Terra, bem como a variação do número de indivíduos no tempo e no espaço dessas espécies, é uma questão que tem intrigado a humanidade desde tempos remotos [1]. Os mecanismos que regulam a diversidade nas comunidades biológicas é um dos principais objetivos da Ecologia, desde os tempos dos trabalhos de Charles Darwin e Alfred Wallace [2-3], que se preocuparam em compreender o porquê de algumas espécies se limitarem e se adaptarem a alguns tipos de ambientes e não a outros, e propuseram que essa íntima relação indivíduo-habitat é o resultado de mudanças evolutivas ocasionadas pela seleção natural.

O nome Ecologia têm sua origem no grego, com a derivação do vocábulo *Oikos*, que significa casa. A expressão foi cunhada pelo zoólogo alemão Ernest Haeckel, em 1870. Porém, somente no fim do século XIX, quando os cientistas europeus e americanos passaram a se autodeclarar ecólogos, foi quando a palavra se tornou de uso geral [4]. Desde então, a ciência Ecologia passou por uma enorme transformação em seu corpo de conhecimento, chegando aos dias atuais como ferramenta essencial para compreendermos as mudanças que acontecem nos sistemas ecológicos e, conseqüentemente, com o mundo que nos cerca.

Nos últimos dois séculos, a população mundial tem crescido de forma bastante acelerada, passando de aproximadamente 1 bilhão de pessoas em meados do século XIX para os atuais 7,2 bilhões, de acordo com o relatório das Nações Unidas [5]. Como consequência, esse grande crescimento populacional tem causado grandes e profundas transformações no ambiente terrestre, com mudanças significativas sobre as terras cultiváveis, os rios e sistemas fluviais, a fauna e a flora, e todos esses componentes são essenciais para a humanidade suprir suas necessidades de alimentação, de consumo de água, entre outras.

Então atualmente, mais do que há dois séculos, é necessária uma sólida compreensão de como os sistemas ecológicos se estruturam e funcionam, para que a partir daí as políticas de manejo e preservação dos recursos naturais sejam elaboradas de forma mais eficiente. E, nessa frente de produção de conhecimentos

necessários para tal propósito, os ecólogos desenvolvem estudos sobre regulação populacional através das interações ecológicas, padrões de dispersão de organismos nos diferentes habitats, como o crescimento de plantas pode ser influenciado pelas características do solo, dinâmica populacional de patógenos, dentre várias outras questões de interesses semelhantes que vão formar o corpo de conhecimento necessário para que os danos ambientais causados pela marcha da humanidade sejam ao menos atenuados [4].

A distribuição e a abundância de uma espécie em seu habitat, depende de vários fatores, tais como sua história evolutiva, condições do ambiente, suas taxas individuais de mortalidade e natalidade, bem como sua rede de interações e as suas necessidades de recurso, bem como a forma como ela tem acesso a eles [6]. Esses recursos, de acordo com Tilman [7], é tudo que pode ser consumido por um organismo, e cujas quantidades podem ser reduzidas pela sua atividade. Todos esses fatores podem ser agrupados em quatro categorias, a saber: fatores geográficos, correlacionados com a latitude, independentes da latitude, e os fatores bióticos [6].

Os fatores bióticos dizem respeito aos vários atributos biológicos inerentes as comunidades ecológicas, que exercem grande influência sobre sua estrutura. Entre eles, destacamos a intensidade da força predatória, intensidade da competição, tanto intra como interespecífica, e a heterogeneidade espacial [8].

A predação é uma das interações entre espécies naturais mais fundamentais da natureza, uma vez que a maior parte das espécies ou se alimenta de outras espécies, ou serve de alimento para estas. Essa relação consumidor-recurso afeta de maneira significativa os ecossistemas, servindo como regulador populacional de organismos em níveis tróficos inferiores, bem como gerador de riqueza de espécies. Entender a dinâmica da predação pode ser um fator decisivo no desenho do mapa das complexas teias de interações observadas na natureza [9].

A competição, assim como a predação, também é um mecanismo de moldura das características de um ecossistema, uma vez que está diretamente ligada à saturação dos recursos disponíveis para os organismos, podendo assim ser uma redutora do número de espécies de uma comunidade. Uma interface entre a competição e a predação pode ser uma poderosa força que cria as condições necessárias para uma sucessão ecológica [6]. Essa “interação” entre as interações entre espécies tem construído a história da evolução da biodiversidade na Terra [10]. Na figura 1.1, vemos exemplos de predação e competição.



Figura 1.1: Interações ecológicas fundamentais: à esquerda, guepardos (*Acinonyx jubatus*) caçando impalas (*Aepyceros melampus*); à direita, pássaros defendendo sua territorialidade com fins de reprodução. Imagens retiradas de [11] e [12], respectivamente.

A heterogeneidade dos ambientes também é um forte mecanismo que cria diversidade nas populações interagentes de um ecossistema [8]. Habitats mais espacialmente heterogêneos supõe-se serem mais diversificados em espécies, uma vez que a variação dos fatores geográficos propicia uma maior variedade de sub-habitats, que irão se traduzir em uma maior oferta de recursos, como também esconderijos para presas escaparem de seus predadores, entre outras peculiaridades. Um estudo conduzido por Huffaker [13] demonstra a importância da diversificação do ambiente para a geração de diversidade. Em 1958, em seu experimento, ele colocou duas espécies de ácaros em contato (*Typhlodromus accidentalis*, predador e *Eotetranychus sexmaculatus*, presa) em um ambiente homogêneo controlado em laboratório. Nesta primeira fase, o ácaro predador levou a presa à extinção. Em uma sequência do estudo, Huffaker colocou novamente as duas espécies em contato, porém tornou o ambiente controlado mais heterogêneo em relação ao primeiro. Agora, a diversificação do ambiente permitiu que as duas espécies coexistissem ao longo do tempo, pois o habitat agora dava oportunidades para a espécie de ácaro predada criar estratégias para escapar do ácaro predador.

Esta Tese está organizada da seguinte maneira: No capítulo 1, fazemos as considerações iniciais, apresentando o campo de pesquisa no qual este trabalho está inserido, bem como descrevendo a motivação e a importância para fazê-lo. No capítulo 2, apresentamos duas investigações em um sistema presa-predador, o

primeiro com correlação espacial entre os recursos gerados por uma distribuição gaussiana bivariada, enquanto no segundo, utilizamos um relevo fractal para gerar essa distribuição, descrevendo o contexto biológico no qual ambas as modelagens absorvem suas premissas, apresentando em seguida os resultados obtidos e a conclusão do capítulo. De forma análoga ao segundo, no terceiro capítulo também descrevemos o modelo estudado, agora de competição por recursos, apresentado o contexto ecológico, para em seguida descrever os resultados obtidos e conclusão das análises feitas. No capítulo 4 apresentamos as conclusões finais sobre os resultados obtidos através dos dois modelos estudados e, no capítulo 5, elencamos as referências bibliográficas que serviram de alicerce para a nossa pesquisa.

## 1.1 Contexto Biológico

De todas as interações ecológicas, a predação é a mais fundamental e importante, uma vez que mais da metade das espécies da Terra se sustenta através do consumo de outros organismos para o sustento de sua reprodução [6]. De forma bem geral, podemos definir a relação de predação como aquela em que um organismo, chamado presa, é consumido por outro, chamado predador, no qual a presa ainda está viva quando é atacada pela primeira vez [9]. Na figura 1.2, podemos observar exemplos de predadores na natureza.



Figura 1.2: Imagens de grandes predadores na natureza: à esquerda, uma leoa (*Panthera leo*) devorando sua presa; à direita, uma águia predando um peixe no rio. Figuras retiradas de [4] e [6], respectivamente.



Podemos classificar os predadores de várias maneiras, mas, de acordo com [6], as duas principais são as seguintes:

- Classificação taxonômica - os predadores carnívoros consomem animais, os herbívoros consomem os vegetais e os onívoros consomem ambos;
- Classificação funcional - esta identifica quatro tipos principais: os predadores verdadeiros (matam suas presas imediatamente após o ataque), pastadores (consomem somente partes das presas atacadas), parasitoides e parasitos.

Também podemos classificar os predadores em especialistas e generalistas. Os primeiros têm uma dieta restrita, mostrando uma preferência por poucas espécies de presas. Já os generalistas possuem uma dieta bem ampla, alimentando-se de vários tipos de presas. Na figura 1.3 vemos exemplos desses tipos de predadores.



Figura 1.3: Exemplo de Predadores: À esquerda um predador generalista, onça-pintada (*Panthera onca*), com uma dieta bastante ampla, indo desde pequenos roedores até carnívoros maiores; à direita, um predador especialista, Lince canadense (*Lynx canadensis*), com uma dieta preferencial por lebres-alpinas (*Lepus americanus*). Figuras retiradas de [15] e [16], respectivamente.

A predação desempenha um importante papel dentro dos sistemas ecológicos, atuando na estabilização dos ecossistemas e na regulação das populações das espécies que são predadas [8]. Ao nível de populações, ela parece ser, à primeira vista, sempre nociva às presas, uma vez que elas são atacadas e mortas. Mas, ao analisarmos mais profundamente, percebemos que para os indivíduos sobreviventes, a predação pode ser positiva, pois pode haver uma diminuição na força da competição

intraespecífica, como também há uma resposta evolutiva mútua, pois tanto presas como predadores evoluem suas estratégias de defesa e ataque, respectivamente [6].

Dentro de uma comunidade, o predador desempenha um importante papel na dinâmica e abundância das populações existentes. Ele pode tanto ser um agente redutor como também ampliador da riqueza de espécies [9]. No primeiro caso, se a força da predação for muito alta, a espécie de presa pode ser extinta, diminuindo o número de espécies na comunidade. Por outro lado, o predador pode manter sobre controle a população de uma espécie competidora superior, permitindo dessa forma que outras menores possam coexistir, aumentando assim o número de espécies na comunidade.

Em um estudo experimental pioneiro, Paine [17] demonstra a influência da predação sobre a competição entre espécies de presa. Em 1966, ele observou que em um costão rochoso no estado de Washington, a zona entremaré abrigava diversas espécies de moluscos, cracas e outras espécies menores. Todos eles eram predados por uma estrela do mar. Em seu experimento, ele removeu esta estrela do mar de uma área da rocha, e deixou outra intacta, de mesmo tamanho, como controle. Na parte da remoção da estrela do mar, o número de espécies de presas diminuiu rapidamente, de 15 no início do experimento, para 8 no fim. Paine então concluiu que as estrelas do mar mantinham a diversidade, pois controlavam a população de algumas espécies, que eram competidoras superiores, permitindo que as competidoras menos eficientes coexistissem. Este é um exemplo do fenômeno da coexistência mediada pelo predador [18,19].

Os predadores, principalmente os do topo da cadeia alimentar, são considerados espécies-chaves nos sistemas biológicos da Terra [20,21], sendo suas atuações dentro deles indo, desde o papel de regulador de populações de outros animais e plantas, como dito anteriormente, até mesmo um inibidor do surgimento e propagação de doenças [22]. A supressão de uma espécie-chave de um ecossistema causa o que ecologistas chamam de cascata trófica, efeito indireto que um nível trófico exerce sobre outros níveis tróficos através de efeitos diretos sobre níveis tróficos intermediários [23-24]. No caso da predação, a cascata trófica funciona pelo mecanismo do controle topo-base, no qual o predador, ao se alimentar de uma espécie de um nível trófico imediatamente inferior, pode aumentar ou diminuir a densidade populacional de espécies basais (aquelas da base da cadeia alimentar).

Isto pode mudar profundamente a estrutura de uma comunidade. Um estudo clássico deste fenômeno na literatura é o caso do lobo-cinzento de Yellowstone [25-26].

O Parque Nacional de Yellowstone, localizado nos Estados Unidos, é o mais antigo do mundo de sua categoria, tendo sido inaugurado em 1872. Faz parte do chamado Grande Ecossistema de Yellowstone, um ecossistema de clima temperado. Entre os grandes predadores do parque, está o Lobo-cinzento (*Canis lupus*), que foi reintroduzido na área do parque em 1995, depois de estar ausente da região por quase 70 anos. Sua erradicação da área do Parque começou no final do século XIX e estendeu-se até a década de 1930 do século passado, quando ele foi extinto do ecossistema e de grande parte do território norte-americano [27], pois era considerado uma ameaça para humanos e rebanhos. Como era uma espécie-chave daquele ecossistema, sua supressão do habitat gerou consequências desestabilizadoras no parque, uma vez que ele mantinha sob controle diversas espécies de herbívoros que, agora livres da pressão predatória, aumentavam sua população livremente, causando profundas alterações na dinâmica populacional das vegetações que serviam como recurso para eles. Com a reintrodução do Lobo, as vegetações afetadas começaram a se recuperar, enquanto a própria dinâmica populacional dos herbívoros, agora sob o julgo predatório, começou a se modificar, inclusive com alterações comportamentais [28].



Figura 1.4: Um lobo-cinzento (*Canis lupus*) na vegetação do Parque Nacional de Yellowstone. Sua extinção no parque gerou profundas mudanças na estrutura do ecossistema. Figura retirada de [29].

Um caso semelhante ao de Yellowstone ocorreu na Venezuela. A construção de uma grande hidrelétrica, em 1986, inundou uma grande área de floresta intacta

para a formação do lago da barragem, que resultou na formação de várias ilhas de floresta tropical. Os predadores de topo, antes encontrados na região, desapareceram das ilhas, permitindo assim que as populações de herbívoros, antes com populações reguladas, aumentassem até cem vezes mais, trazendo efeitos catastróficos na vegetação das ilhas, aumentando drasticamente a mortalidade de árvores [30].

De uma maneira geral, vimos que a predação pode influenciar de maneira significativa a estrutura de comunidades ecológicas, embora saibamos que ela, assim como outras interações entre indivíduos, não é o único processo biológico atuante na formação de padrões espaciais e temporais nos ecossistemas [6]. Assim, compreender a natureza da predação, bem como os mecanismos que regem sua dinâmica é parte importantíssima na montagem de um mapa, o qual ajudará no entendimento de complexas cadeias de interações, e no seu uso no planejamento de políticas ambientais e tomada de decisões no futuro.

Todas as formas de vida existentes na natureza necessitam de recursos para a sua sobrevivência, crescimento e reprodução [64]. Na tarefa de obtenção dos recursos de que necessitam, as espécies entram em disputa com outros indivíduos (da mesma espécie ou não), reduzindo assim a quantidade e qualidade dos recursos para outras espécies, o que vai limitar o crescimento, a sobrevivência e a reprodução das espécies envolvidas. A essa disputa dá-se o nome de competição [8].

Essa competição pode se dar de forma indireta ou direta. No primeiro caso, uma espécie simplesmente reduz a quantidade de recurso disponível para os seus vizinhos. É a chamada "*competição por exploração*". No segundo, uma espécie interfere diretamente na obtenção do recurso por outra espécie, não permitindo assim o acesso, e garantido sua posse sobre o todo. Esse tipo de competição é conhecida como "*competição por interferência*". Keddy [64] define competição como sendo os efeitos negativos que um indivíduo causa em outro pelo consumo ou controle do acesso a um recurso que tem sua disponibilidade limitada.

A competição em uma comunidade pode ocorrer não apenas por alimento, mas também por fêmeas, por machos, por território, entre outros [6]. Os indivíduos de uma mesma espécie apresentam necessidades semelhantes de recursos para crescerem e se reproduzirem. Juntos, suas necessidades podem suplantar a disponibilidade do recurso no ambiente, o que os leva a competir por suas reservas. Esta é a chamada "*competição intraespecífica*". Quando os indivíduos são de espécies diferentes, temos a "*competição interespecífica*". Ambas as formas de competição são relações

ecológicas desarmônicas que atuam como fator limitante das populações envolvidas, influenciando dessa forma a dinâmica e abundância dessas populações, bem como fator evolutivo, uma vez que apenas os competidores mais bem adaptados conseguem competir de forma mais eficiente.

A competição, juntamente com a predação, é uma força que atua de forma bastante eficiente sobre indivíduos, populações e comunidades, moldando a distribuição e a riqueza das espécies presentes. Como dito anteriormente, as espécies, ao buscarem acesso aos recursos, diminuem sua disponibilidade para outros indivíduos, ou mesmo esgotam suas quantidades, e essa escassez pode determinar o aumento da intensidade da competição nas comunidades [8]. É o que Wilson e Tilman demonstram em um estudo [65] onde analisam a intensidade da competição por nutrientes do solo entre indivíduos da espécie vegetal *Schizachyrium scoparium*, tipo de gramínea nativa de Minnesota, local do estudo. Eles trataram durante três anos parcelas de solo arenoso, pobre em concentração de nitrogênio, com fertilizante rico neste componente. Depois, plantaram mudas de *S. scoparium* nas parcelas, onde observaram o crescimento da espécie sob três tratamentos, que continham diferentes níveis de fertilização. Após as análises, eles verificaram que os efeitos da competição foram maiores nas parcelas onde a concentração do nitrogênio era menor, o que corrobora a ideia inicial de que quanto maior a escassez de um recurso, maior é a competição para acesso a ele.

Em relação aos efeitos da competição de um organismo sobre outro, estes podem ser simétricos ou assimétricos. No primeiro caso, os efeitos negativos sobre ambas as espécies são equivalentes; no segundo, há claramente um competidor mais forte e um mais fraco, onde este último sofrerá todas as consequências da escassez de recurso para a sua sobrevivência, ou até mesmo não terá acesso a ele [64].

Na natureza, de maneira geral, há a predominância de assimetria na competição entre as espécies [6], gerando assim uma “hierarquia competitiva”, estando no topo os competidores mais fortes. Esse fato tem sua maior evidência na chamada exclusão competitiva, proposição na qual se afirma que duas espécies, ao utilizarem um recurso limitante de maneira semelhante, não podem coexistir de forma indefinida, mantendo-se constantes os demais fatores ecológicos. O competidor mais forte irá se sobressair na disputa, levando o mais fraco à extinção, ou mesmo forçando-o a se adaptar as novas condições, com mudanças comportamentais e alteração de nicho ecológico.

A teoria proposta acima, conhecida como Lei de Gause [66], foi proposta pelo ecólogo Russo Georgyi Frantsevich Gause, na década de 1930 do século passado, e publicada em seu livro “*The Struggle for Existence*”. Gause formulou sua teoria em diversas observações e, em 1934, realizou um estudo experimental de competição, no qual observou a dinâmica de três espécies de *Paramecium*, um tipo de protista unicelular, em um microcosmo, reproduzindo um ecossistema aquático dentro de tubos de ensaio. A dinâmica populacional das três espécies de *Paramecium* (*P. aurelia*, *P. bursaria*, *P. caudatum*) foi observada, e o seguinte padrão comportamental foi observado: quando cultivadas em isolamento, as populações das três espécies se estabilizaram, atingido uma capacidade de suporte do meio; quando cultivadas aos pares, elas competiram entre si, dando origem a diversos resultados: *P. aurelia* levou *P. caudatum* à extinção, uma vez que ambas se alimentavam de bactérias; *P. caudatum* e *P. bursaria* coexistiram, apesar de competirem, fato devido as espécies utilizarem diferentes recursos alimentares (bactérias flutuantes e células de levedura, respectivamente), e pelo fato de as capacidades de suporte das duas espécies terem sido simultaneamente reduzidas. Diversos outros experimentos [67–68], semelhantes ao de Gause, demonstraram o mesmo resultado: duas espécies competidoras, somente podem coexistir, se exploram nichos diferentes.

A competição, como dito anteriormente, desempenha um importante papel na dinâmica populacional das espécies em um ecossistema. No entanto, determinar quais são as condições que permitem que competidores coexistam, ou quais mecanismos levam à exclusão competitiva não é tarefa fácil [69]. A complexidade fica ainda maior quando levamos em consideração os efeitos do espaço na dinâmica da competição. Nessa tarefa investigativa, os modelos matemáticos desempenham um importante papel.

## 1.2 Revisão da Literatura

O estudo científico da dinâmica de populações, através de modelos teóricos, tem como objetivos principais entender como as populações evoluem temporal e espacialmente, e quais fatores influenciam decisivamente nessa evolução [31]. Os campos de aplicação são os mais diversos, tais como controle de pragas, estudo do impacto econômico causado pelo aumento na densidade populacional, efeitos da predação sobre a população de presas, mecanismos evolutivos pertinentes à competição de espécies, dentre várias outras [4]. E esses modelos levam em consideração desde parâmetros básicos de uma população, como taxas de crescimento, de morte, de migração etc., até parâmetros que representam processos metabólicos e evolutivos [4].

Um dos primeiros modelos teóricos para uma abordagem do estudo da dinâmica de populações de que se tem notícia é o modelo do matemático italiano Leonardo de Pisa [32]. Em 1202, Fibonacci, como era conhecido, resolveu em seu livro *Liber Abaci* um problema que tratava do crescimento de uma população hipotética de coelhos, cujo algoritmo se baseava nos seguintes pressupostos:

- Nenhum coelho morre no decorrer de um ano;
- Cada casal de coelhos fica fértil depois de dois meses;
- Cada casal gera um segundo casal por mês.

Obviamente, esse modelo desprezava questões básicas de genética, mas sua solução era bastante simples, como pode se ver em sua fórmula:

$$F(n) = \begin{cases} 0, & \text{se } n = 0; \\ 1, & \text{se } n = 1; \\ F(n-1) + F(n-2) & \text{em outros casos} \end{cases} \quad (1)$$

Dessa forma começando com um casal imaturo, ou seja,  $a_0 = 1$  e  $a_1 = 1$ , surgirá uma sequência, conhecida como sequência de Fibonacci, que é a seguinte:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, \dots \quad (2)$$

Obviamente, este modelo era demasiado simples, e ignorava uma questão primordial: a dinâmica de uma população é regulada, de forma geral, por fatores de aumento (nascimentos, imigrações, etc.) e de diminuição (morte de indivíduos, emigrações, etc.). Seguindo essa lógica, em 1798, o economista britânico Thomas Malthus propõe um modelo teórico em seu trabalho, onde ele defende que uma população de indivíduos crescerá em progressão geométrica, enquanto os meios (recursos) para a sua sobrevivência crescerá em progressão aritmética [33]. Seu modelo, ainda, considera apenas fatores de nascimento e morte, que são considerados proporcionais à população inicial  $N(t)$ , e é representado pela seguinte equação:

$$\frac{dN(t)}{dt} = aN(t) - bN(t) \quad (3)$$

Onde  $a$  e  $b$  são, respectivamente, as taxas de natalidade e mortalidade, ambas constantes positivas. A solução da equação é:

$$N(t) = N_0 e^{(a-b)t} \quad (4)$$

De onde podemos inferir que se:

$$a - b = \begin{cases} > 0, & \text{a população crescerá indefinidamente;} \\ < 0, & \text{a população entrará em extinção;} \\ 0, & \text{a população ficará em equilíbrio.} \end{cases}$$

Para tempos não muito grandes, o modelo proposto se ajusta estatisticamente bem em vários exemplos existentes na literatura. Porém, para tempos muito grandes, o modelo torna-se bastante irreal, uma vez que Malthus não levou em consideração que o sistema ecológico imporá limitações de água, alimento, espaço, o que obrigará a população a manter-se estável em um limite, que seria a capacidade suportada pelo meio físico. Embora bastante criticado à época exatamente por este motivo, o modelo



de Malthus foi o primeiro matematicamente consistente a analisar a dinâmica de uma população real.

Em 1838, o matemático belga Pierre François Verhulst propõe um modelo de crescimento, onde considera que um processo de limitação do ambiente deve atuar quando a população se torna muito grande [34]. Ele pressupõe que os recursos são limitados e que a taxa de crescimento é proporcional a população em cada instante, e não constante, como Malthus havia considerado. O modelo é representado pela equação:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right) \quad (5)$$

Nesta equação,  $r$  e  $K$  são constantes positivas e estão relacionadas, respectivamente, com o processo de crescimento e a capacidade suporte do meio. Verhulst batizou seu modelo, mais precisamente ao poder limitante do meio, de crescimento logístico. Na figura 1.5, vemos uma solução para a equação de Verhulst.

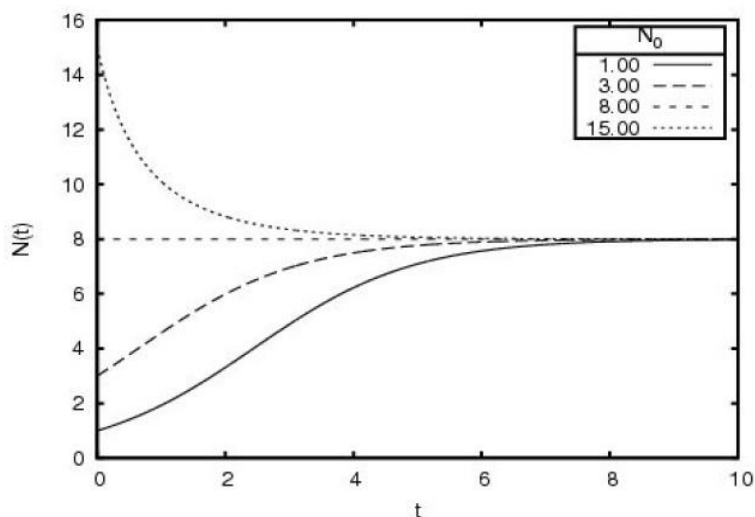


Figura 1.5: Solução geral da equação de Verhulst, com os parâmetros  $r = 0.8$ ,  $K = 8.0$ , para vários valores iniciais do número de indivíduos de uma determinada população. É visível como a capacidade  $K$  limita o número de indivíduos. Figura retirada de [35].

O modelo Logístico ainda é aplicado à previsões de populações, desde que não se observem perturbações ao longo do tempo, tais como guerras, epidemias, entre outras.

O primeiro modelo matemático que se propôs a estudar um sistema ecológico formado por duas populações, foi proposto em 1925, de forma independente pelo físico-matemático italiano Vito Volterra e o biofísico americano Alfred James Lotka [36,37]. Volterra desenvolveu o modelo, tomando como base os dados da pesquisa do zoologista Umberto D'ancona [38], que havia estudado estatisticamente o aumento na população de tubarões e a diminuição nas populações de outras espécies de peixes no Mar Adriático, durante a primeira guerra mundial. Lotka publicou a mesma modelagem feita por Volterra, em seu trabalho intitulado *Elements of Physical Biology*, descrevendo a interação entre uma população de presas e outra de predadores. O modelo de Lotka-Volterra, como ficou conhecido, é representado pelo par de equações diferenciais não-lineares de primeira ordem, descrevendo a relação entre presas e predadores da seguinte forma:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = aN - \alpha NP \\ \frac{dP}{dt} = -bP - \beta NP \end{cases} \quad (6)$$

Onde  $N(t)$  e  $P(t)$  representam, respectivamente, as populações de presas e predadores.

O modelo de Lotka- Volterra, junto de suas inúmeras variações existentes na literatura [39-41], é considerado como uma das mais importantes contribuições no estudo científico da dinâmica das populações. Porém, este modelo desconsidera completamente o papel do espaço na dinâmica de um sistema presa-predador, por considerar que as interações são suficientemente aleatórias. Assim, fatores como a heterogeneidade ambiental e as variações locais na densidade populacional não são levados em conta. No entanto, esses fatores podem desempenhar papel relevante na evolução do sistema ecológico, e devem ter seus efeitos avaliados, antes de se pensar em não incluí-los na análise [42].

Um exemplo de variação do modelo de Lotka-Volterra pode ser encontrado no artigo de Dubey [43], onde ele propõe um modelo matemático para analisar a

influência de áreas reservadas na dinâmica de um sistema presa-predador. No estudo, seu ecossistema é dividido em duas áreas, as quais são designadas área livre e área reservada. Não é permitido aos predadores entrarem na área reservada. Na modelagem,  $x(t)$  representa a população de presas na área livre,  $y(t)$  denota a população de presas na área reservada e  $z(t)$  representa a população de predadores em qualquer tempo  $t > 0$ . Também existem parâmetros que representam taxas de migração entre as duas áreas distintas do habitat. São eles:  $\sigma_1$  representa a taxa de migração da presa da área livre para a área reservada;  $\sigma_2$  representa a taxa de migração da presa da área reservada para a área livre. O crescimento das espécies em ambas as áreas segue o modelo logístico. A dinâmica do sistema é governada pelo sistema de equações diferenciais:

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right) - \sigma_1 + \sigma_2 y - \beta_1 xz, \quad (7)$$

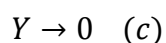
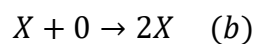
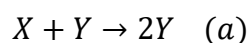
$$\frac{dy}{dt} = sy \left(1 - \frac{y}{L}\right) + \sigma_1 x - \sigma_2 y, \quad (8)$$

$$\frac{dz}{dt} = Q(z) - \beta_0 z, \quad (9)$$

Onde  $r$  e  $s$  representam, respectivamente, as taxas de crescimento da presa na área livre e na área reservada;  $K$  e  $L$  são suas respectivas capacidades de suporte;  $\beta_1$  representa a taxa de esgotamento da presa no encontro com o predador e  $\beta_0$  denota a taxa de morte do predador. No modelo,  $Q(z)$  representa a taxa de reprodução do predador, e é feita a análise para dois diferentes casos: no primeiro, a taxa de reprodução do predador é totalmente dependente da presa; no segundo, esta taxa é parcialmente dependente da presa. Nos dois casos, as análises são feitas utilizando a teoria de estabilidade de equações diferenciais ordinárias. Os resultados mostram que, na ausência do predador, a presa atinge densidade máxima em ambas as áreas. No caso em que a reprodução do predador é totalmente dependente, a densidade da presa decresce em comparação com o caso anterior. No caso de dependência parcial do predador, a densidade da presa decresce em relação ao caso 1, mas ela cresce em comparação ao caso 2, como também a densidade do predador cresce em comparação ao caso 2.

Até aqui, temos revisado estudos de dinâmica populacional, mais precisamente, dinâmica de interações do tipo presa-predador, com modelos baseados em equações diferenciais. Porém, outras abordagens podem ser adotadas, como por exemplo, modelos com estratégias baseadas em indivíduos (Individual Based Models – IBM) com autômato celular [44]. Os modelos com estrutura espacial baseados em autômatos celulares são amplamente utilizados em Ecologia [45].

Com esta metodologia, Morita e Tainaka [46] analisam a dinâmica de um sistema presa-predador em um modelo de rede, objetivando demonstrar oscilações sustentáveis existentes no sistema considerado. Neste estudo, o modelo apresentado simula um ecossistema contendo uma espécie de presa (representada por  $X$ ) e uma de predador (representado por  $Y$ ). Com  $0$  representando os sítios vazios, o resultado das interações segue a seguinte dinâmica:



O processo representado em (a) indica que a presa é consumida pelo predador (isto acontece com taxa 1); em (b), a presa se reproduz no sítio vazio com taxa  $r$ ; em (c), temos o processo de morte do predador, que ocorre com taxa  $m$ . Os métodos de interações na rede e de campo médio foram utilizados nas simulações. No primeiro caso as interações são locais, ou seja, apenas com os vizinhos mais próximos. No segundo, as interações são globais.

As análises realizadas indicam, como resultado, que se o número total de sítios  $N$  for muito grande, a dinâmica populacional obtida por ambos os métodos utilizados aproxima-se de um ponto de equilíbrio. Do contrário, com  $N$  pequeno, oscilações estáveis aparecem no sistema.

Em um estudo que visa analisar os efeitos da heterogeneidade ambiental sobre um sistema presa-predador, Lee [47] constrói um modelo de rede, o qual representa um ecossistema constituído de uma espécie de predador, uma de presa e grama (recurso), representando o primeiro nível trófico (produtor). Neste ambiente, presas e predadores movem-se aleatoriamente na rede e a grama cresce com uma certa

probabilidade. A heterogeneidade do ambiente é simulada através do modelo neutro [48-49].

Após as simulações, como principal resultado, foi verificado que para todas as combinações de concentrações iniciais das espécies, os coelhos e a grama sobreviveram, enquanto os lobos ficaram fortemente dependentes dos valores das concentrações iniciais. Cada sítio da rede tinha um valor  $h$ , que representava a distribuição espacial das propriedades do ambiente.

Com o objetivo de investigar as condições em que a coexistência entre presas e predadores persiste em um sistema consumidor-recurso, Droz e Pekalski [50] propõem um modelo de rede, onde presa e predador movem-se aleatoriamente em um ambiente que contém uma certa proporção de sítios que servem de refúgio para a espécie presa. Ambas as espécies possuem uma reserva de energia, que pode ser aumentada (pelo consumo de grama, no caso da presa ou de uma presa, no caso do predador) ou diminuída, se a cada passo de tempo as espécies não se alimentarem.

Com as análises, os autores mostram que os estados finais atingidos pelo sistema são dependentes da densidade inicial das populações de presas e predadores, como também da proporção e distribuição dos sítios-refúgio na rede.

Como dissemos, a predação desempenha um importante papel na estruturação dos ecossistemas da Terra. Portanto, identificar os mecanismos pelos quais esta interação ocorre facilitará o entendimento, não apenas da dinâmica populacional das espécies envolvidas, como também da dinâmica evolutiva dos organismos, já que esta é uma consequência, entre outros fatores, da pressão predatória [51].

Nesse contexto, modelos que investiguem o papel da predação sobre os organismos, bem como sobre as populações e, em último estágio, na comunidade, servirão para montar o complexo quebra-cabeça que é o cenário onde as cadeias alimentares estão inseridas.

Nessa temática, os estudos sobre a dinâmica da interação consumidor-recurso se alicerçam em dois objetivos: explicar sobre quais condições as populações das duas espécies persistem em uma coexistência ou são extintas [52-53], e inferir as causas em que possíveis oscilações, conjuntas ou não, são observadas no sistema [54]. Outros estudos sobre predação, com objetivos análogos, podem ser observados na literatura [55-61].

Ao longo dos dois últimos séculos, uma quantidade muito grande de estudos sobre os efeitos da competição sobre a dinâmica e abundância de populações ecológicas têm sido realizados. Esses estudos começam por volta de meados do século XIX, com a percepção de que todos os organismos tendem a se multiplicar exponencialmente até saturarem o ambiente, alcançando, assim a capacidade limite imposta pelos recursos ali disponíveis [64].

Um dos primeiros estudos científicos sobre competição, embora o foco não tenha sido essa interação, foi feito pelo economista britânico Thomas Malthus, em 1798, em seu trabalho *Essay on the Principle of Population* [33], onde ele defende a tese de que a população humana apresentaria um crescimento em progressão geométrica, enquanto os recursos disponíveis para sustentá-la apresentariam um crescimento em progressão aritmética. Assim, se não houvessem, segundo ele, mecanismos que restringissem o crescimento da população humana, o acesso aos recursos ficaria limitado, havendo o acirramento de uma competição para conseguir acesso a eles (dentro das peculiaridades da “*competição humana*”), reduzindo assim a densidade da espécie no planeta.

O papel da competição interespecífica entre organismos, e seus efeitos na dinâmica populacional das espécies envolvidas foi o tema do trabalho de A. J. Lotka e Vitto Volterra, em 1932 [70, 71]. No modelo proposto, a taxa de crescimento de uma população, definida como função da taxa intrínseca de reprodução, do número de indivíduos e do tempo, parte da seguinte equação logística:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right), \quad (10)$$

Onde o termo dentro dos parênteses representa a capacidade suporte do meio, que traduz-se na competição intraespecífica. Se a população é muito pequena, a taxa de crescimento é exponencial, como mostra a equação 13 :

$$\frac{dN}{dt} = rN \quad (11)$$

Por outro lado, se a população é muito grande, com  $N$  próximo de  $K$ , então a taxa de crescimento da população é próxima de zero. Para incluir a competição, adiciona-se

na equação 10 os efeitos de uma segunda população, onde dessa forma, a taxa de crescimento de ambas as populações fica limitada, por elas mesmas, e pela população competidora. Assim, obtém-se as equações abaixo:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[ \frac{(K_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2)}{K_1} \right] \quad (12)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left[ \frac{(K_2 - a_{22}N_2 - a_{21}N_1)}{K_2} \right] \quad (13)$$

A partir deste modelo, pode-se construir diagramas, conhecidos como isolinhas zeros, que são úteis na visualização da densidade de cada espécie do modelo. Para isso, tomamos as equações diferenciais nas equações 12 e 13, em condições de equilíbrio. Na figura 1.6, podemos observar os estados possíveis do modelo: exclusão da espécie 1 do sistema, exclusão da espécie 2 do sistema, coexistência estável das duas espécies no sistema, e um estado onde qualquer uma das duas espécies pode levar a outra à extinção.

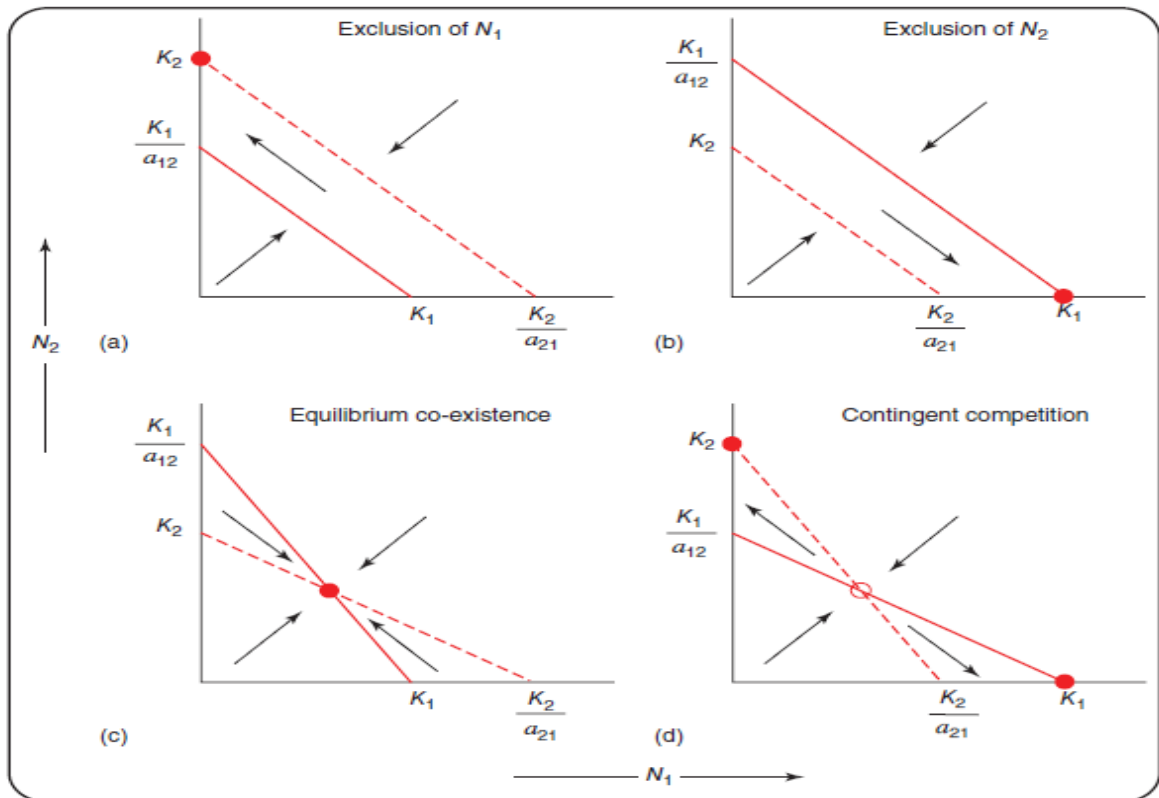


Figura 1.6: Modelo de Lotka-Volterra de competição interespecífica, onde podemos observar os estados possíveis. Figura retirada de [6].

O modelo de competição interespecífica de Lotka-volterra pode ser estendido para  $n$  espécies envolvidas, podendo descrever dessa forma uma comunidade inteira. Nesta situação, a equação 13 pode ser estendida para:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left[ \frac{(K_1 - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 - \dots - a_{1n}N_n)}{K_1} \right] \quad (14)$$

onde o coeficiente  $a_{1n}$  incluído, representa as  $n$  espécies que podem interagir com a espécie 1 da equação original (equação 13).

Em 1917, o botânico inglês Arthur G. Tansley conduziu um experimento pioneiro em ecologia vegetal [72]. Seu trabalho descreve a competição de duas espécies de gálio, *Galium hercynicum* e *Galio pumilum*. O primeiro cresce em solos ácidos, enquanto o segundo em solos calcários. No experimento, conduzido na Grã-Bretanha, Tansley cultivou ambas as espécies em solo ácido e calcário. Observou-se



que, cultivadas separadamente, ambas as espécies cresciam nos dois tipos de solos. Porém, quando cultivadas juntas, apenas *G. hercynicum* crescia de forma satisfatória no solo ácido, enquanto apenas *G. pumilum* crescia no solo calcário. Isso reside no fato de que, juntas, as espécies competiam, e em cada caso estudado, uma espécie era favorecida em detrimento da outra, que, desfavorecida, era excluída do local, exatamente como preveria mais tarde Gause em sua teoria da exclusão competitiva.

O experimento realizado por A. G. Tansley mostra que o resultado da competição depende do habitat onde ela ocorre, ou seja, o espaço exerce influência sobre as espécies competidoras, sendo um fator abiótico que tem um importante papel no mecanismo das interações ecológicas [73].

Diversos estudos têm demonstrado a importância do espaço na dinâmica das interações ecológicas [74-77], principalmente o papel desempenhado pela heterogeneidade do ambiente onde elas ocorrem. Para investigar essa importância, Souza Júnior, Ferreira e de Oliveira [78] propuseram um modelo para investigar os efeitos da heterogeneidade do habitat sobre a diversidade de espécies em um ambiente com competição por recursos. Neste modelo, 1000 espécies competiam, em uma rede quadrada contendo  $A = L \times L$  sítios ( $L = 500$ ), por  $n$  recursos distribuídos através de uma distribuição uniforme no intervalo  $[0,1]$ . A rede apresentava condições periódicas de contorno e as espécies competiam com diferentes habilidades para aproveitar os recursos alocados. Para estudar os efeitos da heterogeneidade, dividiu-se a rede em sub-regiões, onde a quantidade de recurso disponível ficava em quantidades diferentes quando considerávamos cada sub-região. O número de recursos por sítio também foi variado, sendo analisados os casos para 3 e 10 recursos.

Com as análises, verificou-se que os habitats com 10 recursos disponíveis continham mais espécies que os que apenas ofereciam 3 recursos, e que a divisão em sub-habitats atuava de maneira a incrementar a riqueza em espécies do ecossistema simulado.

Os estudos sobre a dinâmica populacional de espécies em competição têm sido uma área de investigação bastante ampla, não só para ecólogos, como também matemáticos e físicos. Porém, demonstrar os reais efeitos da competição sobre as espécies não é tarefa das mais fáceis. Para isso, precisamos manipular experimentalmente populações (para exemplos desses estudos, ver [79- 80]) ou atuar sobre as condições dos recursos do ambiente (ver [81]). Os estudos de modelagem, neste contexto, têm um papel fundamental, pois com premissas relativamente simples

sobre os ecossistemas [82-83], conseguem mostrar um panorama sobre os mecanismos e consequências da competição sobre a dinâmica populacional das espécies envolvidas.

### **1.3 Relação Espécie-Área**

Um dos principais objetivos dos estudos ecológicos é a compreensão de quais fatores atuam na regulação das populações biológicas e, dessa forma, de como esses fatores geram diversidade nas espécies [86]. Nesse contexto, a predação e a competição têm ocupado um papel de destaque em estudos que visam compreender como a diversidade se mantém nos ecossistemas. Como vimos, a predação e a competição são duas das mais estudadas relações ecológicas, e ambas desempenham um papel crucial na composição das espécies em uma comunidade, sendo um fator regulatório do aumento ou diminuição da biodiversidade nos diversos biomas terrestres [87,70,17,88,89].

Contudo, quantificar a biodiversidade não é tarefa simples, e uma das medidas de diversidade ecológica mais utilizadas para esse fim é a relação espécie-área, que determina a relação entre o número de espécies em um habitat e sua área. Essa relação tem sido amplamente estudada, desde o último século, e mostra que o número de espécies tende a aumentar conforme aumenta-se o tamanho da área amostrada, padrão observado nas mais diferentes escalas de espaço.

A primeira curva quantitativa da relação espécie-área foi apresentada em 1859, em um estudo com plantas na Grã-Bretanha [90]. Nesse estudo foi possível observar que o número de espécies de plantas crescia conforme a área considerada era aumentada (no caso, a área amostrada foi desde um pequeno pedaço de um Condado no sul da Inglaterra até englobar toda a Grã-Bretanha). Um gráfico com os resultados obtidos no estudo pode ser visto na figura 1.7.

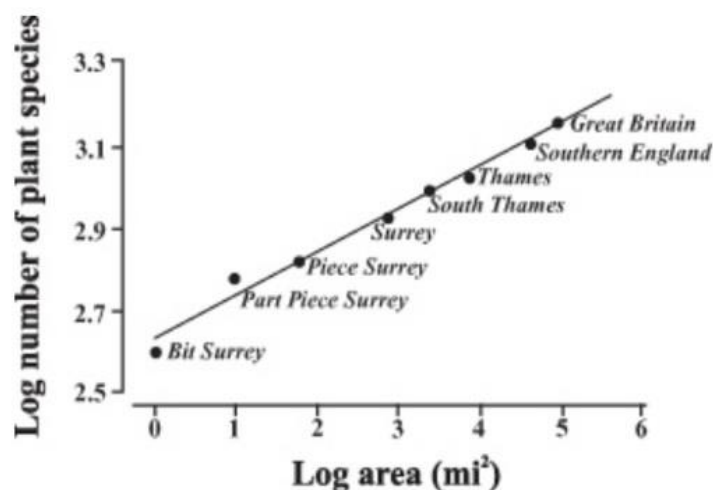


Figura 1.7: Gráfico da curva espécie-área de Watson (1859) para uma população de plantas da Grã-Bretanha. A riqueza de espécies começou a ser quantificada no Condado de Surrey, até alcançar toda a extensão da ilha da Grã-Bretanha. Imagem retirada de [91].

uma vez que o tipo de amostragem sofra modificações. Costuma-se generalizar a relação espécie-área como uma lei de potência [92]:

$$S = cA^Z \quad (15)$$

Onde a variável  $S$  representa o número de espécies observadas,  $A$  é o tamanho da área considerada,  $c$  é uma constante que mostra a diversidade para uma unidade de área, obtida empiricamente, e  $Z$  é o coeficiente log-log linear. O químico sueco Olaf Arrhenius, em 1921, foi o primeiro, em seus estudos, a formalizar o uso da relação espécie-área [economia da natureza] e, desde então, diversos estudos empíricos e teóricos sobre a relação vem sendo desenvolvidos [93-97]. Um estudo interessante [98] mostra que se analisarmos duas áreas geográficas distintas, ambas de uma mesma comunidade, mantendo-se uma razão constante de área entre elas, verifica-se que a razão entre o número de espécies encontradas com a relação espécie-área também mantém-se constante.

## 2 MODELO ESPACIAL DE INTERAÇÃO PRESA-PREDADOR EM RELEVOS CORRELACIONADOS

### 2.1 O Modelo

O nosso modelo é definido sobre uma rede bidimensional, composta por  $A = L \times L$  sítios, com condições periódicas de contorno, onde cada sítio representa uma região que pode ser ocupada por um predador, uma presa ou estar vazio. Os predadores se alimentam das presas, enquanto estas utilizam os recursos que estão disponíveis nos sítios para se reproduzirem. Os recursos são alocados na rede da seguinte forma: atribuímos a cada sítio  $S_i$  uma capacidade  $C_i$ , onde  $C_i = e^{-x_i}$ . Estimamos o valor de  $x_i$  da seguinte forma: primeiro, escolhemos um sítio de forma aleatória, e obtemos um valor  $x$  de uma distribuição normal padrão, ou seja,  $x \sim N(0,1)$ . Em seguida, obtemos os valores de  $x_i$  de uma distribuição Gaussiana de média  $\mu = \lambda x$  e variância  $\sigma^2 = 1 - \lambda^2$ . Ou seja,

$$P(x_i|x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi(1-\lambda^2)}} \exp\left[-\frac{1}{2} \frac{(x_i - \lambda x)^2}{1 - \lambda^2}\right] \quad (16)$$

onde  $\lambda$  é o parâmetro de correlação entre a capacidade dos sítios, e ele é definido no intervalo  $[0,1]$ . O processo para obter os  $x_i$ 's continua, tomando sempre como referência os valores obtidos para os vizinhos mais próximos. Quando todos os sítios recebem o valor de  $x_i$ , obtemos então o valor da capacidade de cada sítio como sendo igual a  $C_i = e^{-x_i}$ . Quando o valor do parâmetro de correlação  $\lambda$  é igual a zero, temos um relevo completamente descorrelacionado. Para  $\lambda$  igual a 1, temos um relevo completamente correlacionado, com todos os sítios apresentando a mesma capacidade. Para obtermos graus intermediários de correlação, variamos  $\lambda$  entre zero e um ( $0 < \lambda < 1$ ).

A dinâmica das interações se desenvolve da seguinte maneira: Consideramos inicialmente na rede a mesma proporção de presas, predadores e sítios vazios. Suas posições são definidas aleatoriamente;

- Sorteamos um sítio de forma aleatória. Se ele estiver vazio, nada acontece e sorteamos um outro sítio;
- Se o sítio contiver uma presa, ela morre com probabilidade  $m_{presa}$ . Se ela não morrer e houver sítios vazios em sua vizinhança, ela se reproduz com probabilidade  $r_1$  e coloca sua prole em um desses sítios vazios, que é escolhido de forma aleatória. A probabilidade de reprodução da presa é dependente da quantidade de recurso disponível no sítio onde ela se encontra, através da equação de Monod [62]:

$$r_1 = \frac{C}{k_a + C} \quad (17)$$

onde:

$C$  = capacidade do sítio;

$k_a$  = constante de meia-saturação da presa para a quantidade de recurso existente.

A constante de meia-saturação representa a quantidade de recurso necessária para a presa alcançar a metade da sua taxa máxima de crescimento.

- se o sitio contiver um predador, ele morre com probabilidade  $m$ . Se ele não morrer, um sítio em sua vizinhança é escolhido aleatoriamente e, se este contiver uma presa, ela será consumida pelo predador. Por fim, o predador se reproduzirá com probabilidade  $r_p$ , e colocará sua prole naquele sítio. Caso ele não se reproduza, o sítio ficará vazio.
- É definido um passo de tempo quando o processo é repetido  $A$  vezes.

Na figura 2.1, pode-se ver um exemplo do tipo de rede utilizada no modelo.

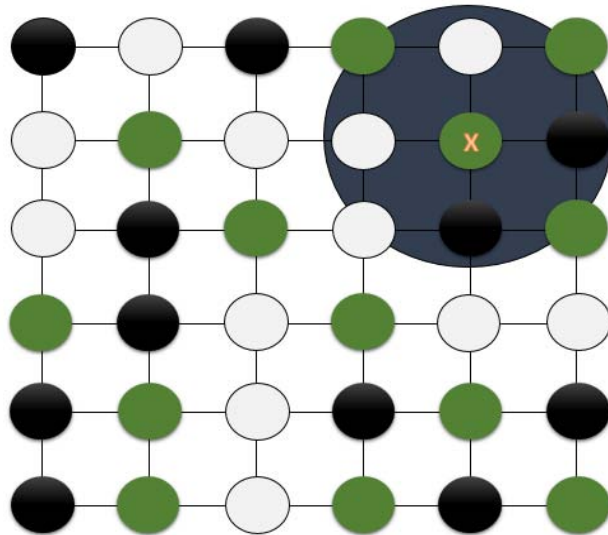


Figura 2.1: Rede composta por 36 sítios. Os sítios na cor verde representam a espécie presa, os pretos os predadores e os brancos representam os sítios vazios, disponíveis para serem ocupados por ambas as espécies. Na parte superior direita, vemos um sítio (com uma presa) sorteado para ser atualizado (assinalado com um x), e um círculo demarcando seu raio de interação local com os quatro vizinhos mais próximos (completamente inseridos dentro do círculo).

Nas simulações, os cinco parâmetros do modelo assumem os seguintes valores:

- $k_a$ : 1 a 9;
- $r_p$ : 0.01, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 e 0.9;
- $m$ : 0.01;
- $m_{presa}$ : 0.06;
- $\lambda$ : 0, 0.25, 0.50, 0.75 e 0.99.

## 2.2 Resultados

O nosso estudo tem por finalidade analisar como a heterogeneidade ambiental, aqui gerada através da correlação espacial entre os recursos disponíveis na rede para a presa, atua sobre a dinâmica espaço-temporal de um sistema presa-predador. O parâmetro  $\lambda$  controla o nível de heterogeneidade do sistema, indo desde um relevo completamente heterogêneo (descorrelacionado,  $\lambda = 0$ ), até um totalmente homogêneo (correlacionado,  $\lambda = 1$ ). Em todas as simulações realizadas, uma rede de

tamanho  $512 \times 512$  ( $N = 262144$ ) foi utilizada, e as médias foram obtidas a partir de 50 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros. Após as análises, verificamos que o sistema apresenta três estados finais, a saber:

- Extinção do predador, com a prevalência da espécie presa em toda a rede (1);
- Extinção das duas espécies (2), e;
- Coexistência das duas espécies ao longo do tempo (3).

O relevo gerado através da correlação dos recursos do ambiente pode ser visto nas figuras 2.2 e 2.3 (gerado em uma simulação), onde pode se observar a rede gerada para diversos valores de  $\lambda$  utilizados nas simulações. As capacidades em cada sítio representam a quantidade de recurso disponível para a espécie presa.

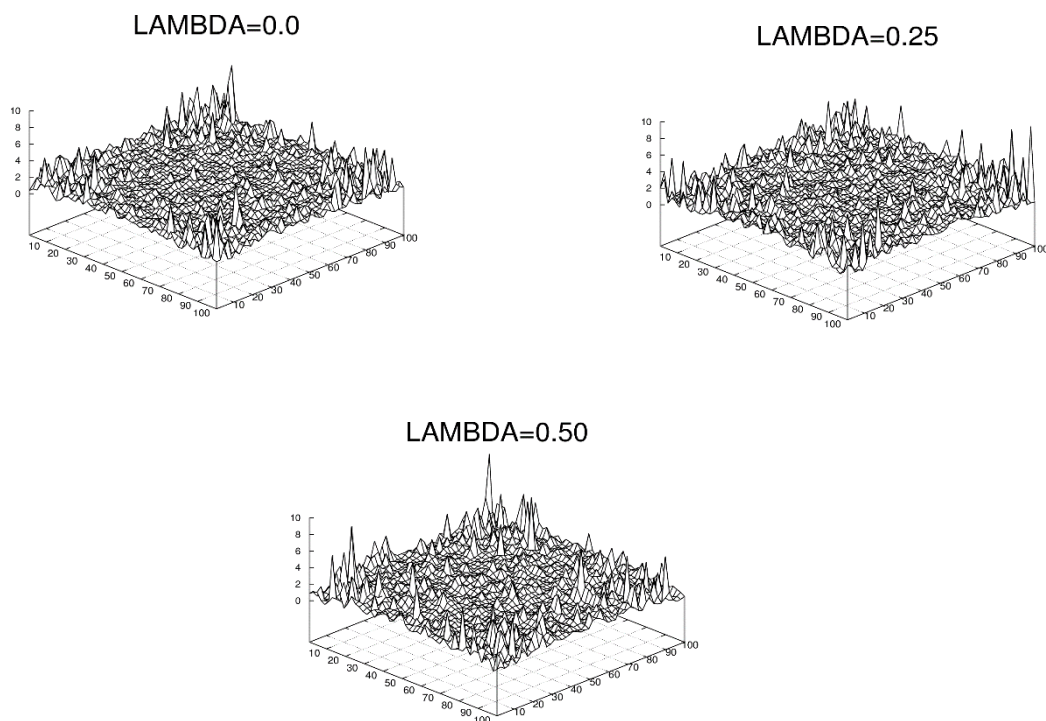


Figura 2.2: Relevo gerado para os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$ , utilizados nas simulações.

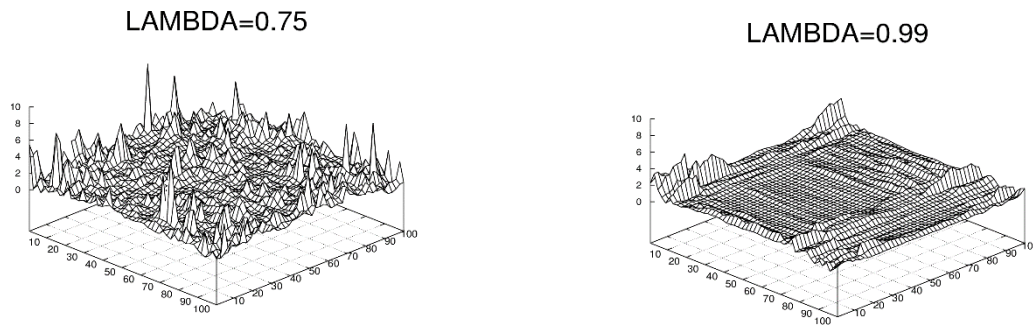


Figura 2.3: Relevo gerado para os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$ , utilizados nas simulações.

Nas figuras 2.4 e 2.5, podemos observar os diagramas de fase com os estados finais alcançados com cada conjunto de parâmetros para todos os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$  utilizados nas simulações. Cada regime no diagrama de fases é representado pelas seguintes cores: vermelho (■) representa a prevalência da presa no sistema; verde (■) a coexistência das duas espécies ao longo do tempo; e preto (■) significa a extinção de ambas as espécies do sistema.

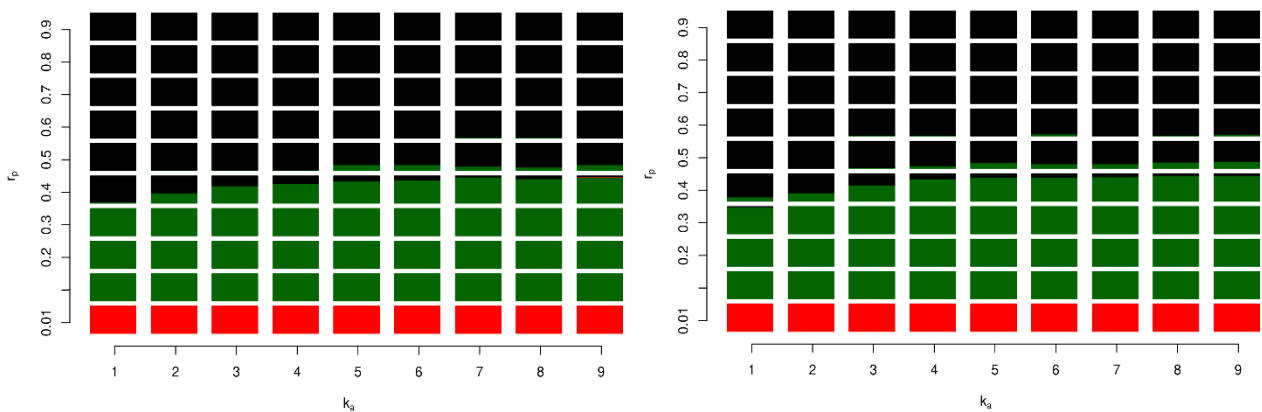


Figura 2.4: Diagrama de Fases para  $\lambda = 0$  (à esquerda) e  $\lambda = 0.25$  (à direita).



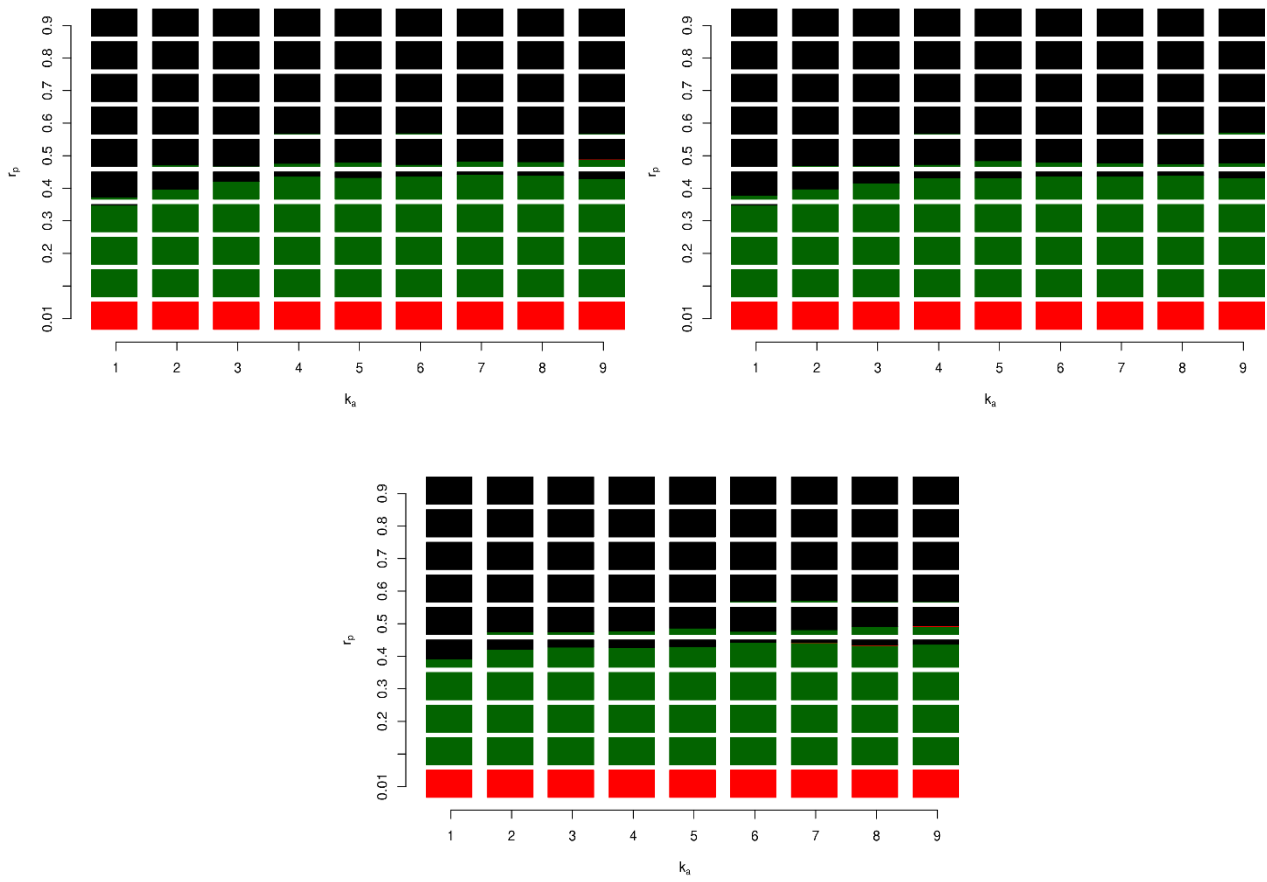


Figura 2.5: Diagrama de Fases para  $\lambda = 0.50$  (à esquerda),  $\lambda = 0.75$  (à direita) e  $\lambda = 0.99$  (abaixo).

Para todos os valores de lambda utilizados nas simulações, podemos observar que os estados finais alcançados se assemelham no geral: para uma baixa probabilidade de reprodução do predador igual a  $r_p = 0.01$ , apenas a presa prevalece, uma vez que o predador se reproduz de forma lenta, vindo a se extinguir, havendo a “liberação da presa” para colonizar toda a rede. Esse contexto se inverte para altas probabilidades de reprodução do predador ( $r_p = [0.5, 0.9]$ ), onde o regime de extinção das duas espécies prevalece para todos os conjuntos de parâmetros, fato devido à rápida reprodução do predador, que consome todas as presas da rede, vindo posteriormente a se extinguir por falta de recurso alimentar. Para as taxas de reprodução do predador no intervalo ( $r_p = [0.1, 0.3]$ ), observamos a prevalência do regime de coexistência das duas espécies, e depois, para uma taxa de reprodução

igual a ( $r_p = 0.4$ ), podemos observar a existência simultânea dos regimes de coexistência e extinção das espécies da rede, funcionando como uma zona de transição da coexistência para a extinção das duas espécies.

Para uma baixa probabilidade de reprodução do predador ( $r_p = 0.01$ ), em todas as simulações realizadas, a presa é a única espécie sobrevivente na rede, fato devido à lenta reprodução do predador, e também devido à sua probabilidade de morte ( $m = 0.01$ ). Dessa forma, sua chance de morrer é maior do que a de se reproduzir, visto que o predador ainda precisa do encontro com a presa para a reprodução. Este cenário se repete em todos os casos de correlação dos recursos da rede analisados. Porém, conforme aumentamos o grau de correlação dos recursos, o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede diminui, tendo um número máximo em  $\lambda = 0$ , e um número mínimo em  $\lambda = 0.99$ . Esta diminuição populacional deve-se ao fato de que, ao aumentarmos a correlação entre a quantidade de recursos em cada sítio da rede, estamos tornando-a gradativamente mais homogênea e, como a probabilidade de reprodução da presa é dependente da quantidade de recurso existente em cada sítio, em uma rede mais heterogênea ( $\lambda = 0$ ) há a chance de a presa atingir probabilidades maiores de reprodução, uma vez que temos diferentes quantidades de recursos em diferentes sítios da rede. Podemos observar este cenário na figura 2.6, onde está apresentado o estado final da rede com a distribuição da população de presas para os diferentes coeficientes de correlação dos recursos da rede, bem como na figura 2.7, onde pode-se observar a evolução do número de indivíduos ao longo do tempo.

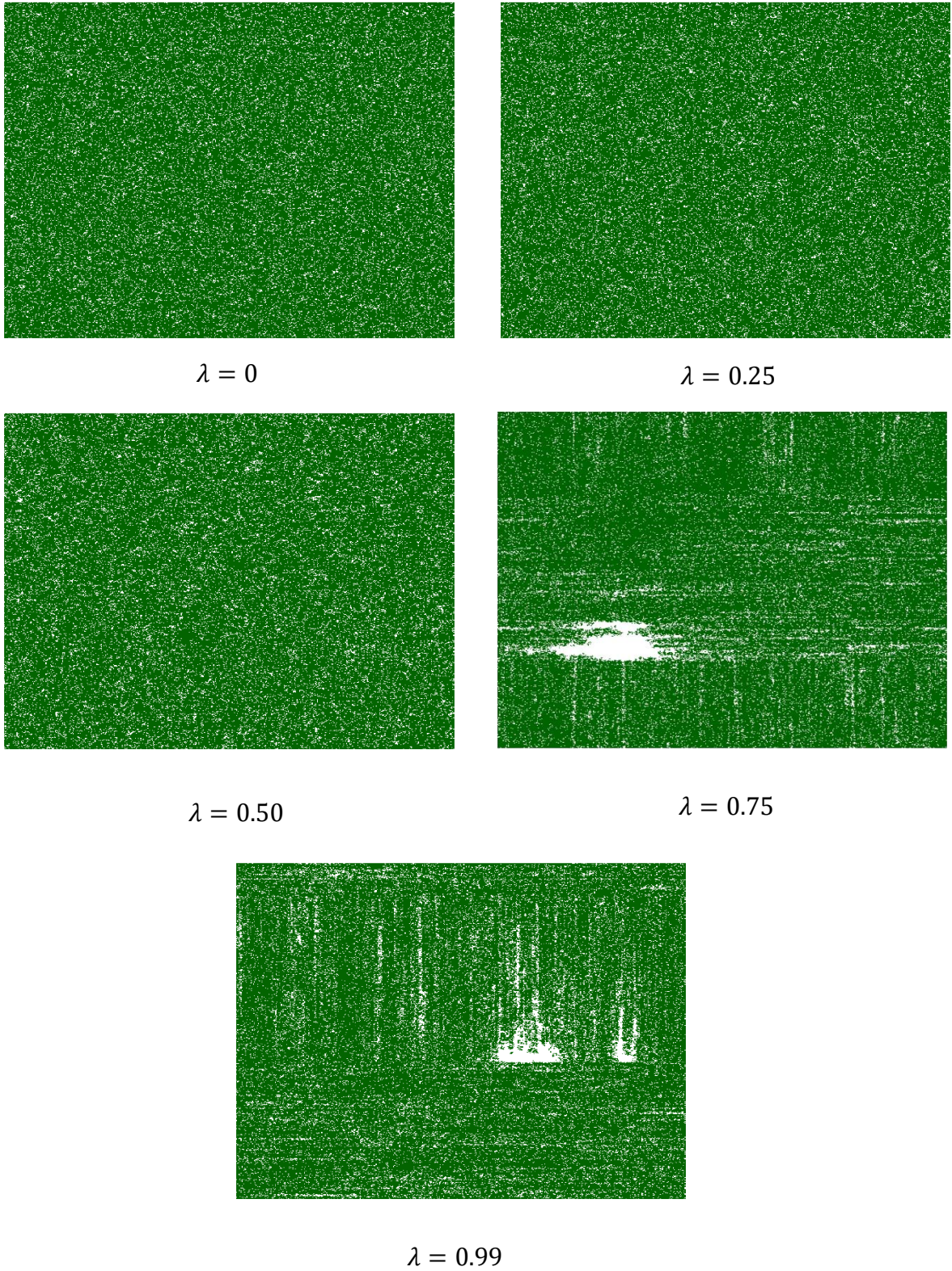


Figura 2.6: Estado final da rede para  $k_a = 5$  e  $r_p = 0.01$ , onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede diminui ao aumentarmos o grau de correlação dos recursos presentes nos sítios.

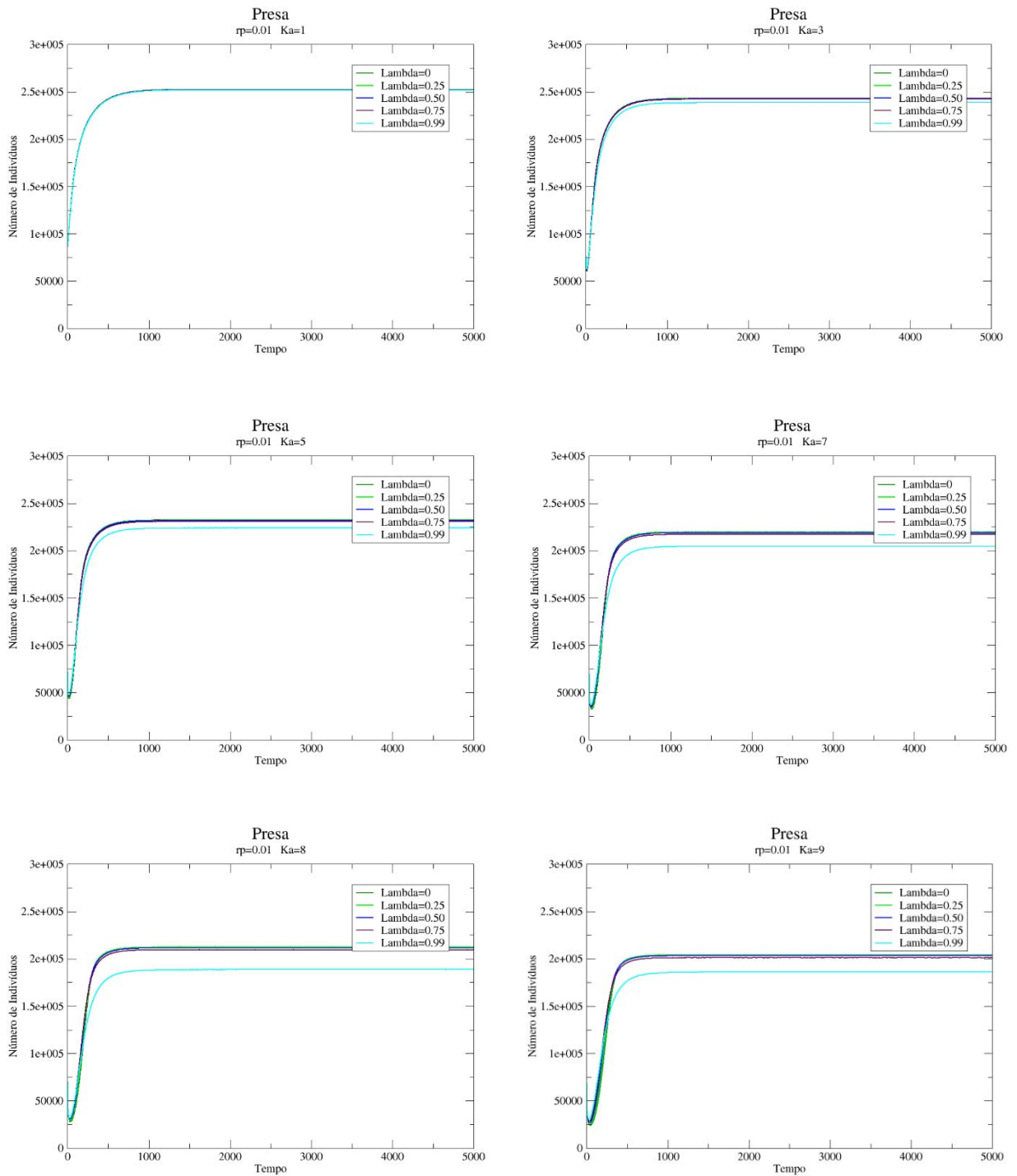


Figura 2.7: Evolução temporal das populações de presas para  $r_p = 0.01$ , e alguns valores de  $k_a$ . Conforme aumentamos o valor de  $\lambda$  de 0 à 0.99, a população final de presas diminui ao longo do tempo. As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.

Na zona de transição de regimes ( $r_p = 0.4$ ), podemos observar que, para todos os casos de correlação dos recursos da rede analisados, há uma diferença quanto ao percentual de simulações contendo o regime de extinção nas combinações de parâmetros utilizados ( $k_a; r_p$ ). Esse percentual é alto para altas probabilidades de reprodução da presa ( $k_a = [1,3]$ ) e diminui conforme diminuimos a probabilidade de reprodução da presa ( $k_a = [4,9]$ ). Esse cenário deve-se ao fato de que, para elevadas taxas de reprodução da presa, esta se reproduz de forma rápida, tornando-se mais abundante na rede, e o predador tem mais recurso alimentar a sua disposição. Dessa forma, o predador (que tem probabilidade de reprodução moderada nessa área de transição de regimes) consegue consumir todas as presas da rede, vindo a se extinguir posteriormente por falta de alimentação. Do contrário, para baixas taxas de reprodução da presa, esta se reproduz mais lentamente, fazendo com que sua abundância na rede seja menor, e deixando o predador com menor oferta de recurso alimentar. As presas que conseguem isolar-se na rede, longe do alcance do predador, mantêm ao longo do tempo uma população que coexiste com a do predador, baixando assim o percentual de simulações com o regime de extinção.

Ainda na zona de transição ( $r_p = 0.4$ ), podemos observar que, para altas probabilidades de reprodução da presa ( $k_a = [1,3]$ ), ao aumentarmos o grau de correlação dos recursos da rede (de  $\lambda = 0$  à  $\lambda = 0.99$ ), o percentual de simulações contendo o regime de extinção das duas espécies diminui. Este cenário deve-se ao fato de que, ao aumentarmos o grau de correlação dos recursos da rede, estamos aumentando a homogeneidade da rede e, assim, a distribuição de recursos para a presa vai ficando mais igualitária. Assim o predador, mesmo tendo uma probabilidade de reprodução moderada, não consegue eliminar todas as presas e, ao reduzir bastante a população de presas, tem a sua própria também reduzida, com a presa conseguindo manter uma população coexistindo com o predador ao longo do tempo. Já para baixas probabilidades de reprodução da presa ( $k_a = [7,9]$ ), ao aumentarmos o grau de correlação dos recursos da rede, o percentual de simulações contendo o regime de extinção das duas espécies aumenta. Esse aumento deve-se ao fato de que, com a maior homogeneidade da rede, a distribuição dos recursos fica mais igualitária, e a presa tem uma baixa probabilidade de reprodução em todos os sítios da rede, reproduz-se de forma lenta, vindo a ser completamente extinta da rede pelo predador, que posteriormente extingui-se por falta de alimento. Podemos observar, na

figura 2.8, o estado final dos sítios da rede na zona de transição de regimes ( $r_p = 0.40$ ) para os valores de correlação dos recursos da rede utilizados nas simulações.

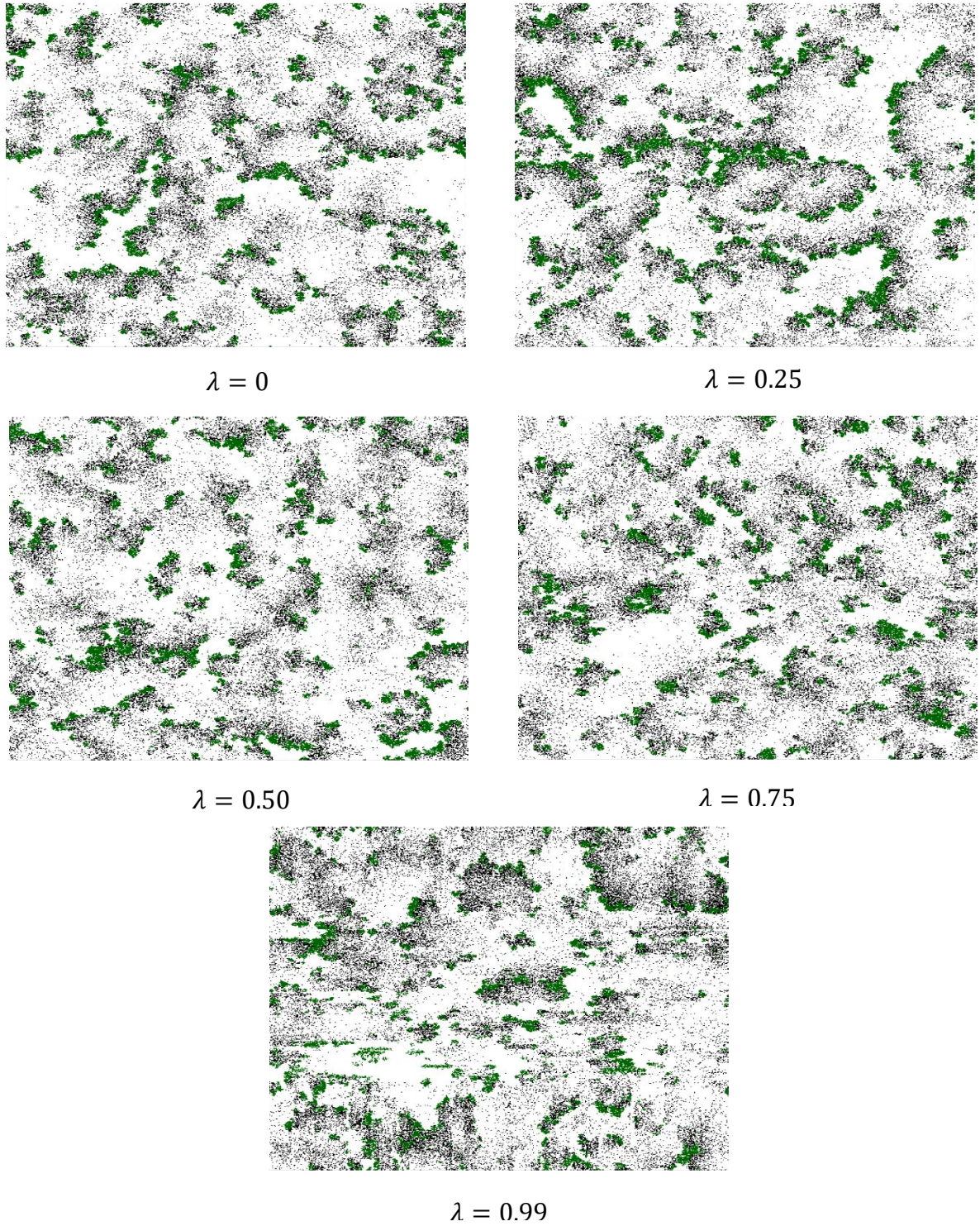


Figura 2.8: Estado final da rede para  $k_a = 5$  e  $r_p = 0.40$ , onde podemos observar populações de presas (em verde) isoladas em grupo, cercadas por populações de predadores (em preto).

Da figura 2.8 podemos concluir que, de maneira geral, a zona de transição de regimes ( $r_p = 0.40$ ) apresenta simulações com grupos de presas isoladas na rede, cercadas por grupos de predadores. Estes últimos, em algumas ocasiões, conseguem alcançar e eliminar totalmente esses grupos de presas, vindo a se extinguir posteriormente da rede por falta de recurso. Quando não conseguem eliminar totalmente esses grupos, as duas espécies então passam a coexistir ao longo do tempo. Há também, em raros casos, o cenário onde o predador morre antes de eliminar todos os grupos de presas, permitindo assim que a presa volte a colonizar o ecossistema. Isso ocorre somente para alguns valores de  $\lambda$ .

Podemos observar entre os valores do coeficiente de correlação analisados ( $\lambda = 0$  à  $\lambda = 0.99$ ) que, em dois casos ( $\lambda = 0.25$  e  $\lambda = 0.99$ ) o regime de prevalência da presa na rede aparece em algumas simulações na zona de transição dos regimes de coexistência para o de extinção das espécies ( $r_p = 0.40$ ). Para  $\lambda = 0.25$ , isso ocorre para  $k_a = 9$  e, para  $\lambda = 0.99$ , isso ocorre para  $k_a = 7$  e  $k_a = 8$ . No primeiro caso ( $\lambda = 0.25$ ), a distribuição de recursos da rede ainda é bastante heterogênea e, como a probabilidade de reprodução da presa é baixa, a presa se reproduz de forma lenta, o predador tem dificuldades de se alimentar, vindo a extinguir-se antes de alcançar as presas restantes na rede. Livre da pressão predatória, os indivíduos-presa restantes voltam a colonizar a rede. No segundo ( $\lambda = 0.99$ ), a rede agora é homogênea quanto à distribuição de recursos e, da mesma forma, a probabilidade de reprodução da presa é baixa para os valores da constante de meia saturação analisados ( $k_a = 7$  e  $k_a = 8$ ). Assim, com a igual distribuição de recursos nos sítios, todas as presas têm iguais chances de reprodução e, aquelas que ficam isoladas em sítios onde o predador não consegue alcançá-las, sobrevivem e voltam a colonizar a rede, depois da extinção do predador. Na figura 2.9 podemos observar a evolução temporal da população de presas nos três casos onde nas simulações houve a prevalência desta espécie na zona de transição dos regimes de coexistência para o de extinção das espécies do ecossistema e, na figura 2.10, o estado final da rede para as simulações onde a presa prevalece nos três casos citados.

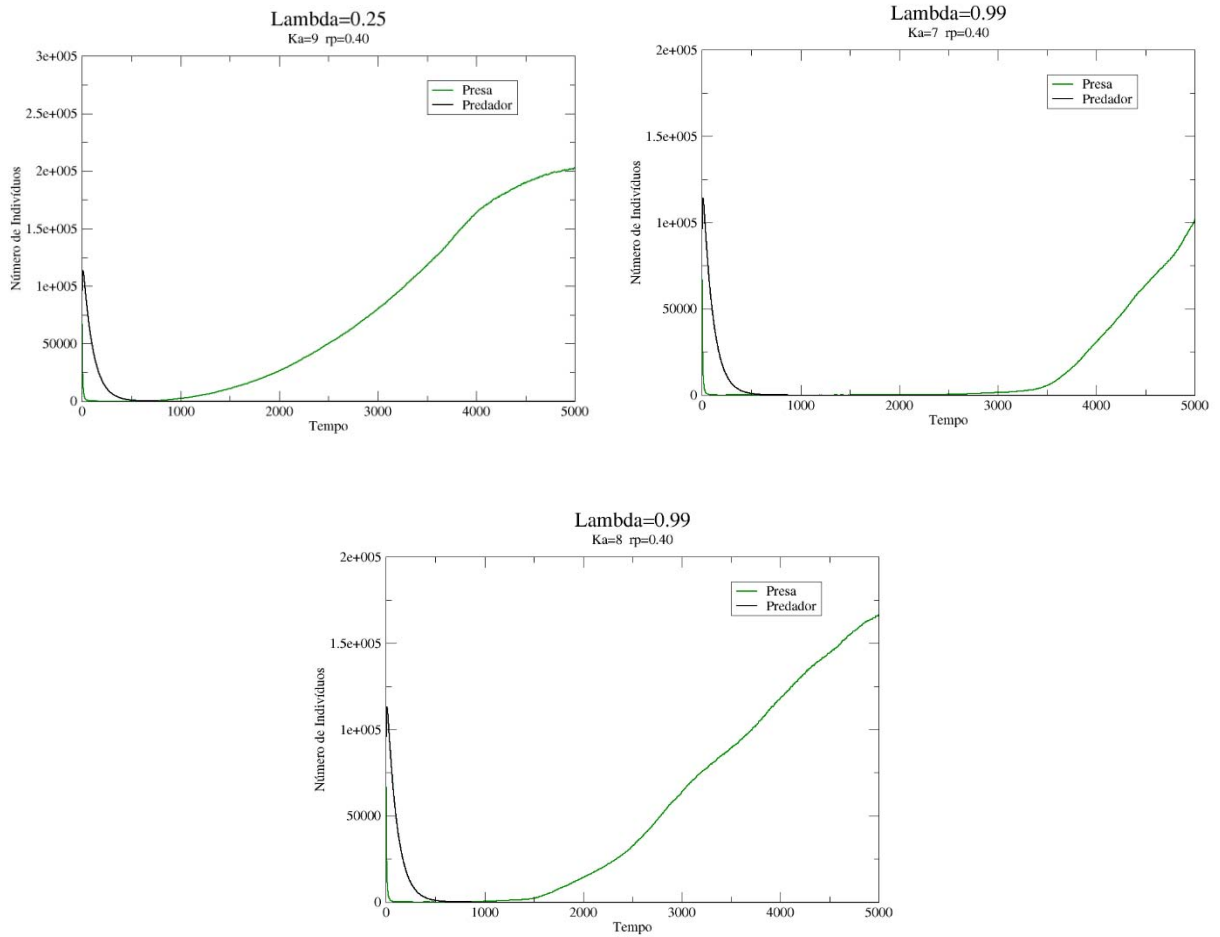


Figura 2.9: Evolução temporal das populações de presas e predadores. À esquerda, uma das simulações de  $\lambda = 0.25$ ,  $Ka = 9$  e  $r_p = 0.40$ ; à direita, uma das simulações de  $\lambda = 0.99$ ,  $Ka = 7$  e  $r_p = 0.40$  e, embaixo, uma das simulações de  $\lambda = 0.99$ ,  $k_a = 8$  e  $r_p = 0.40$ .



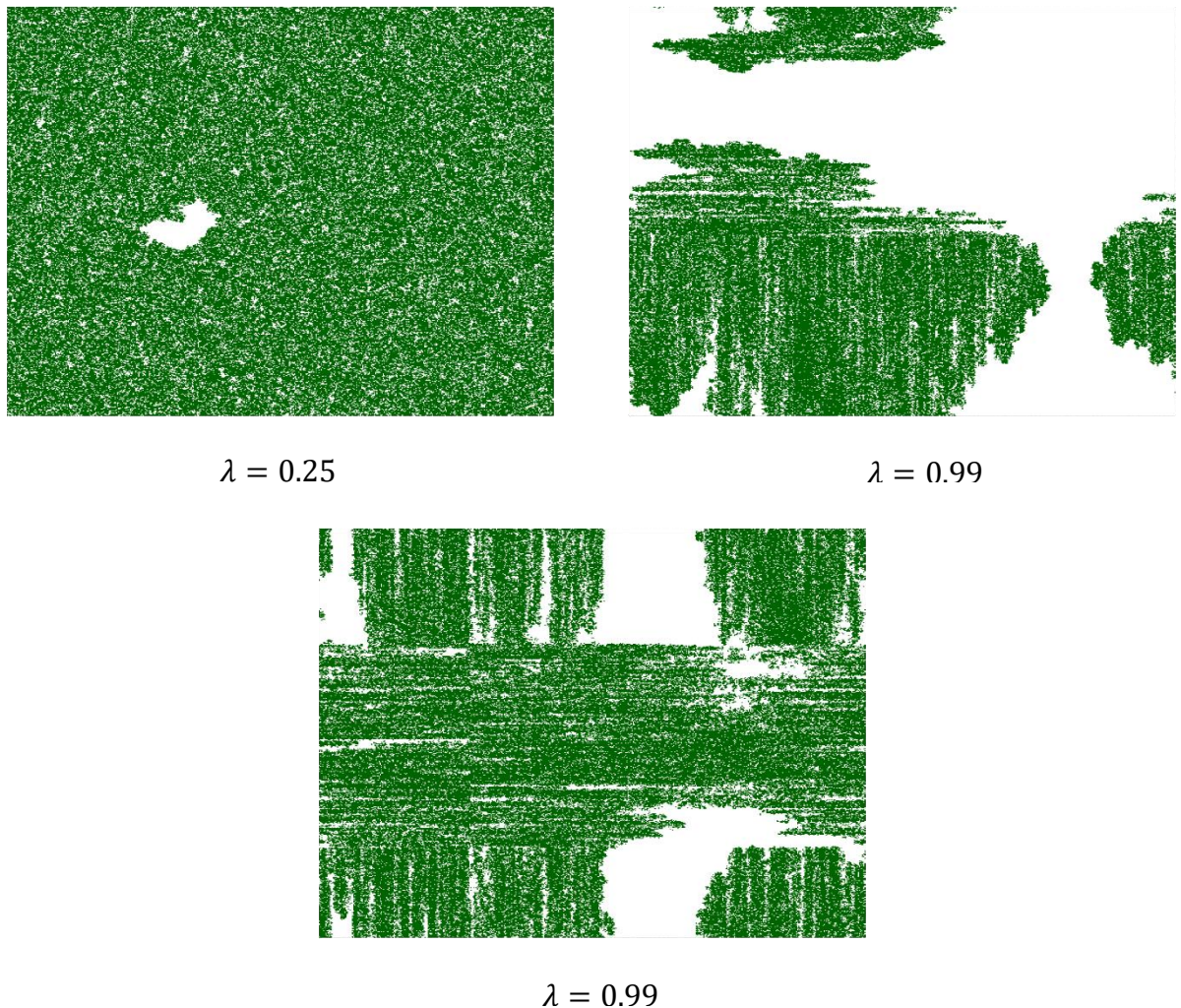


Figura 2.10: Estado final da rede para  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.40$  (esquerda),  $k_a = 7$  e  $r_p = 0.40$  (direita) e  $k_a = 8$  e  $r_p = 0.40$ , onde podemos observar uma das simulações onde a presa prevaleceu na zona de transição do regime de coexistência para o de extinção das duas espécies do sistema.

Para alguns casos do valor de correlação dos recursos da rede analisados, para o par de parâmetros ( $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$ ) o regime de extinção das duas espécies aparece em algumas simulações em meio ao regime mais provável de coexistência das duas espécies. Esse cenário ocorre para os casos  $\lambda = 0$ ,  $\lambda = 0.50$  e  $\lambda = 0.75$ . Neste caso, a presa tem uma alta probabilidade de reprodução ( $k_a = 1$ ), e o predador tem uma moderada probabilidade de se reproduzir, caso consiga se alimentar da presa. Aqui temos um cenário parecido com o caso da zona de transição dos regimes de coexistência para o de extinção das espécies ( $r_p = 0.40$ ), onde temos na maioria

das simulações grupos de presas isoladas na rede, cercadas por grupos de predadores (ver figura 2.8), porém com o diferencial de aqui as densidades populacionais de presas serem maiores, o que faz com que simulações com extinção das duas espécies apareçam apenas para um valor alto da probabilidade de reprodução da presa ( $k_a = 1$ ). Podemos observar este cenário na figura 2.11, com o estado final da rede para os parâmetros citados ( $k_a = 1$ ;  $r_p = 0.30$ ).

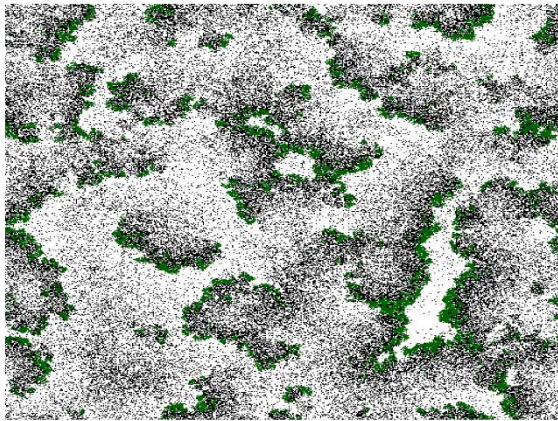
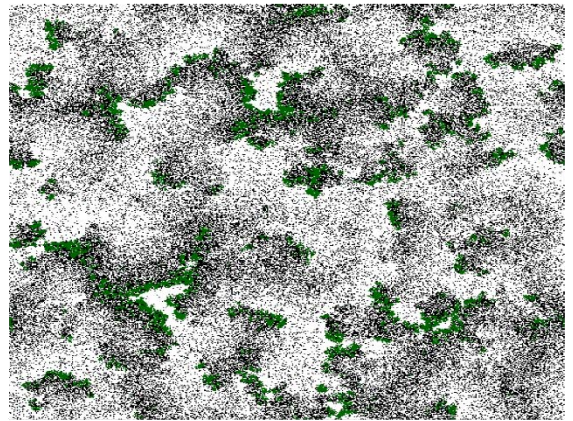
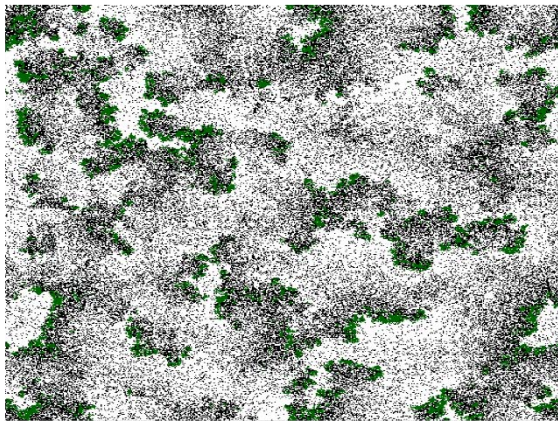
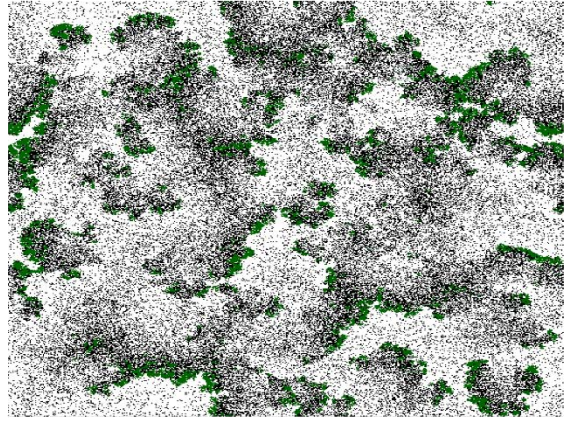
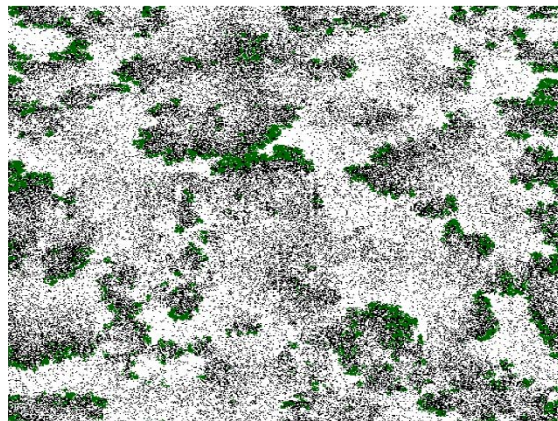

 $\lambda = 0$ 

 $\lambda = 0.25$ 

 $\lambda = 0.50$ 

 $\lambda = 0.75$ 

 $\lambda = 0.99$ 

Figura 2.11: Estado final da rede para  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$ , onde podemos observar populações de presas (em verde) isoladas em grupos, cercadas por populações de predadores (em preto), porém com densidades maiores que as do caso  $r_p = 0.40$  (ver figura 2.8).

Para todos os casos analisados do coeficiente de correlação dos recursos da rede, nas regiões de prevalência do regime de coexistência das duas espécies, para  $(r_p = 0.30)$ , podemos observar que, fixado o  $r_p$ , ao variarmos o valor da constante de meia saturação da presa ( $k_a$ ), notamos que a população absoluta de presas aumenta, enquanto a de predadores diminui. Isso se deve ao fato de que, ao aumentarmos o valor de  $k_a$ , a probabilidade de reprodução da presa diminui, fazendo com que a disponibilidade de recurso alimentar diminua para o predador, tendo como consequência a redução em sua população. Este cenário pode ser observado nas figuras 2.12 e 2.13 para os casos  $\lambda = 0$  e  $\lambda = 0.25$ .

Também observamos que, nas regiões de prevalência do regime de coexistência das espécies, para  $(r_p = 0.30)$ , para  $\lambda = 0.50$  e  $\lambda = 0.75$ , para uma probabilidade de reprodução do predador fixada, a população de presas aumenta, em detrimento da queda da população de predadores ao variarmos o valor da constante de meia saturação da presa, porém os números absolutos das populações de presas e predadores são menores do que nos dois casos analisados anteriormente ( $\lambda = 0$  e  $\lambda = 0.25$ ). Isto se deve ao fato de a distribuição de recursos na rede estar se tornando mais correlacionada (homogênea) e, dessa forma, como o predador está se reproduzindo de forma moderada, ele tende a consumir a presa com maior facilidade, diminuindo a população delas, uma vez que ela está se reproduzindo de forma mais lenta, e posteriormente a sua própria, fenômeno bem conhecido e descrito na literatura [13]. Esse fato pode ser observado nas figuras 2.14 e 2.15.

Para a correlação total da rede ( $\lambda = 0.99$ ), também podemos observar que, para os conjuntos de parâmetros nos quais o regime de coexistência é dominante ( $r_p = 0.30$ ), ao aumentarmos o valor da constante de meia-saturação da presa (baixando assim sua probabilidade de reprodução), a população de presas aumenta, enquanto a de predadores diminui. Porém, para este valor de correlação dos recursos da rede, as populações absolutas das duas espécies alcançam o valor mais baixo, em relação aos outros casos analisados ( $\lambda = 0$ ,  $\lambda = 0.25$ ,  $\lambda = 0.50$  e  $\lambda = 0.75$ ). Na figura 2.16, é possível observar este cenário.

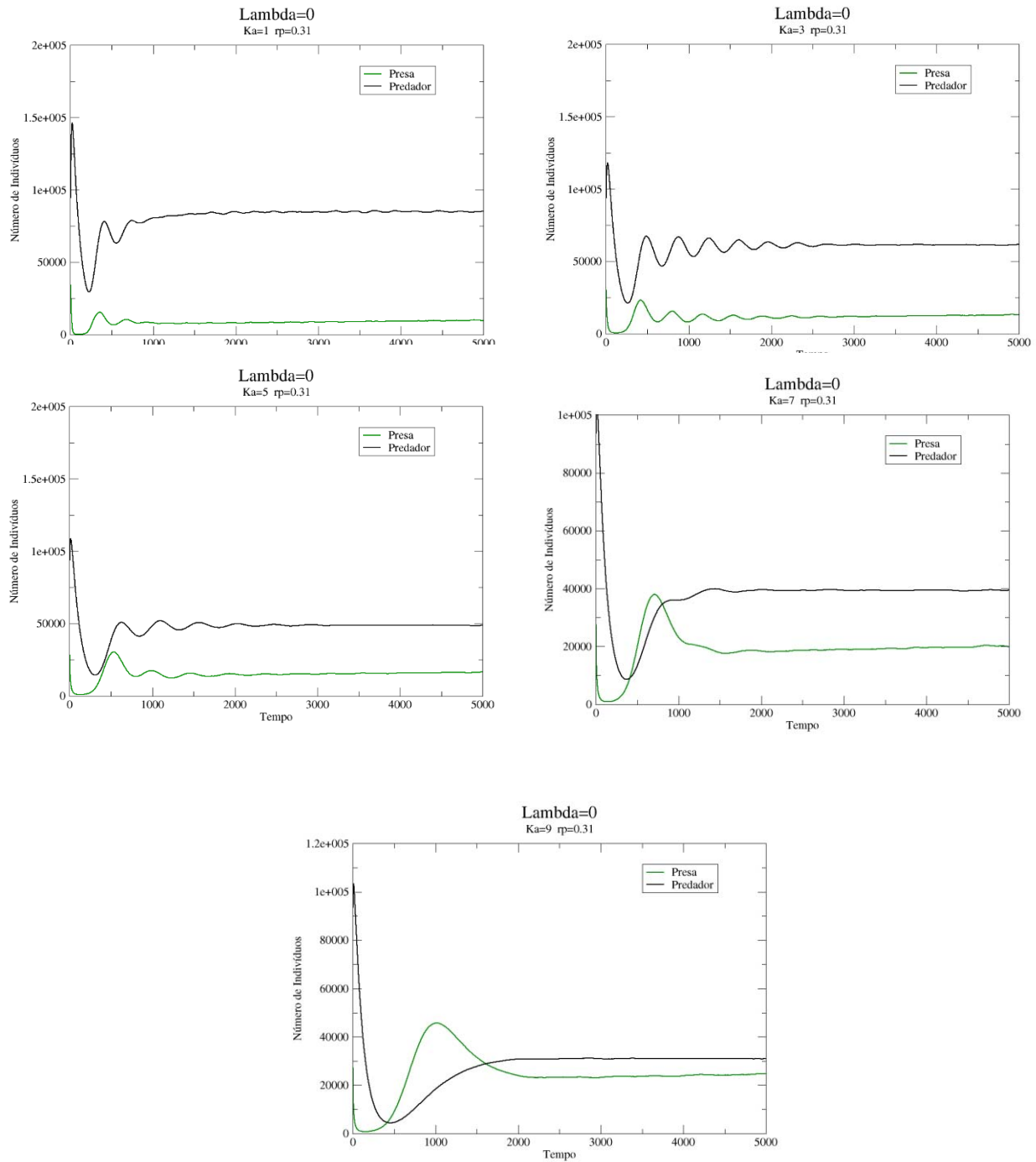


Figura 2.12: Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $r_p = 0.31$ , e variando-se o valor de  $Ka$ , para  $\lambda = 0$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.

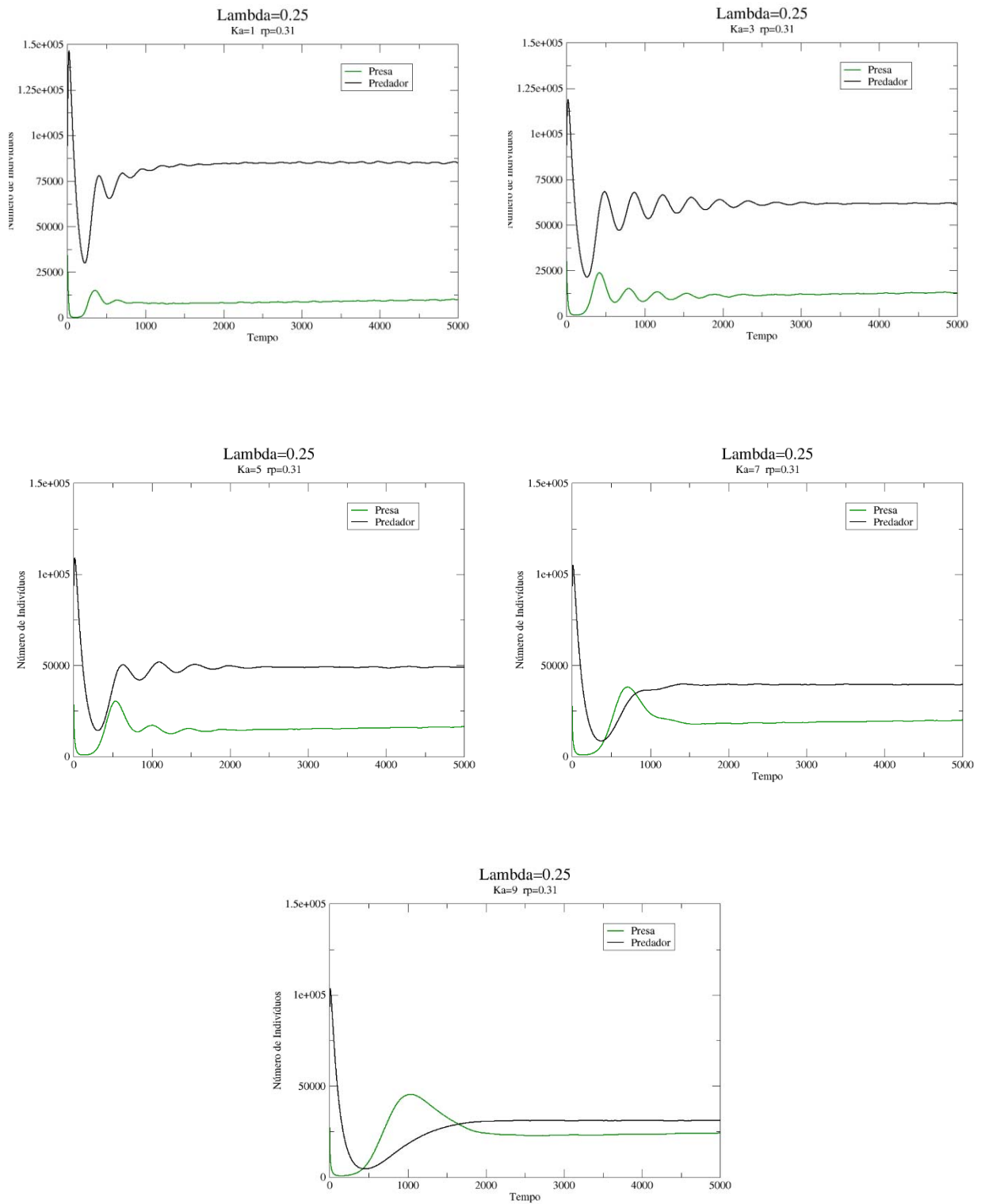


Figura 2.13: Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $r_p = 0.31$ , e variando-se o valor de  $Ka$ , para  $\lambda = 0.25$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.

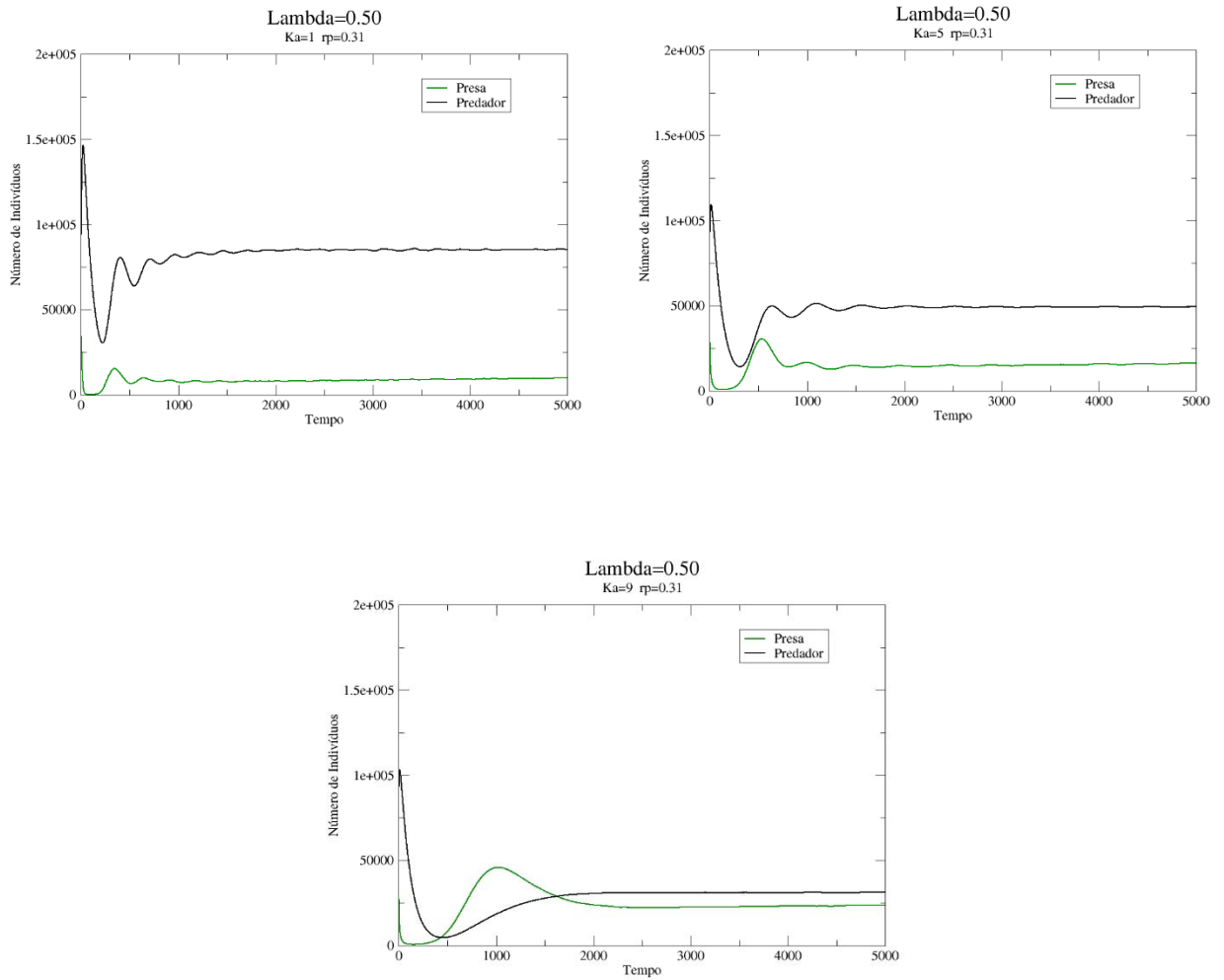


Figura 2.14: Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $r_p = 0.31$ , e variando-se o valor de  $Ka$ , para  $\lambda = 0.50$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.

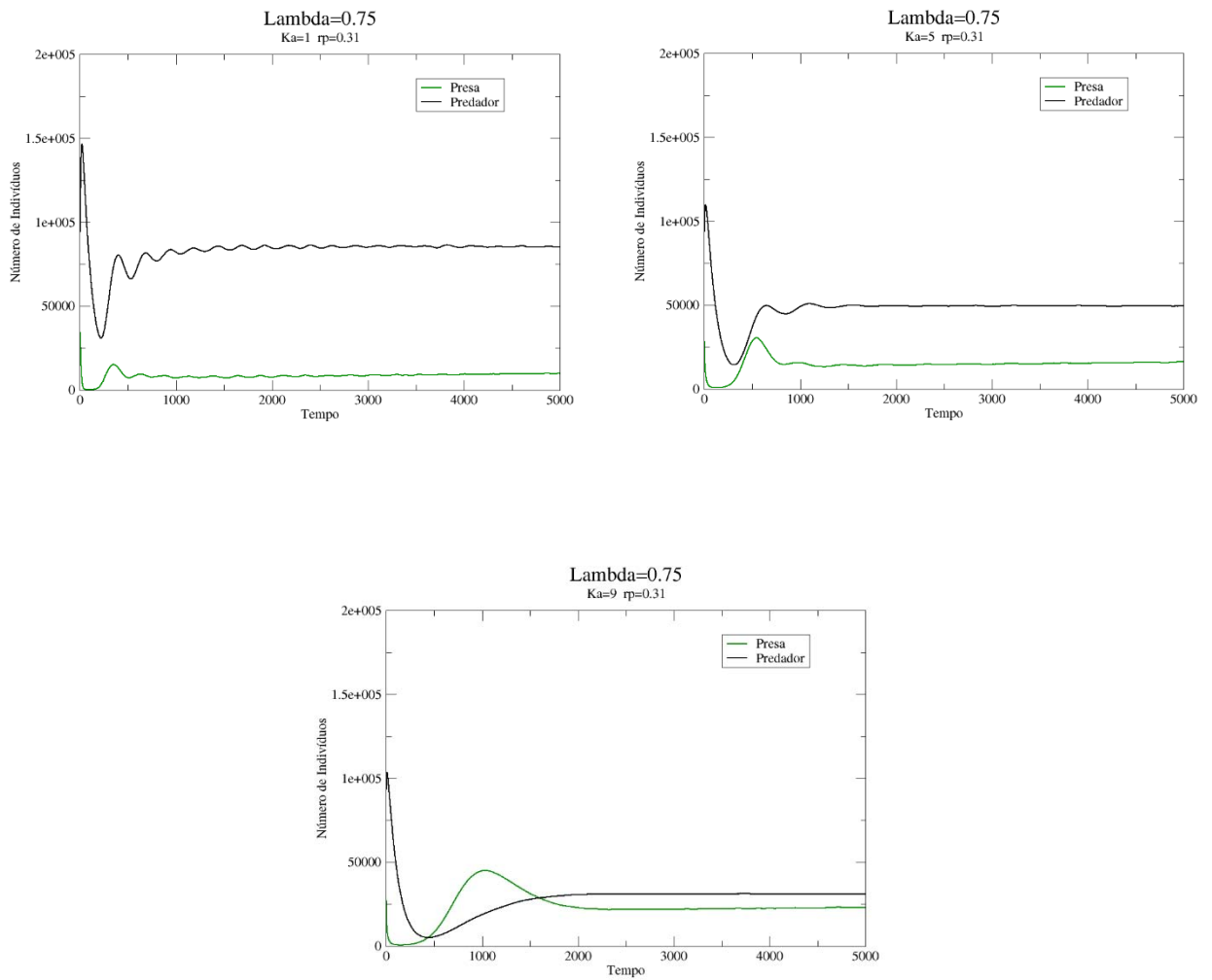


Figura 2.15: Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $r_p = 0.31$ , e variando-se o valor de  $Ka$ , para  $\lambda = 0.75$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.



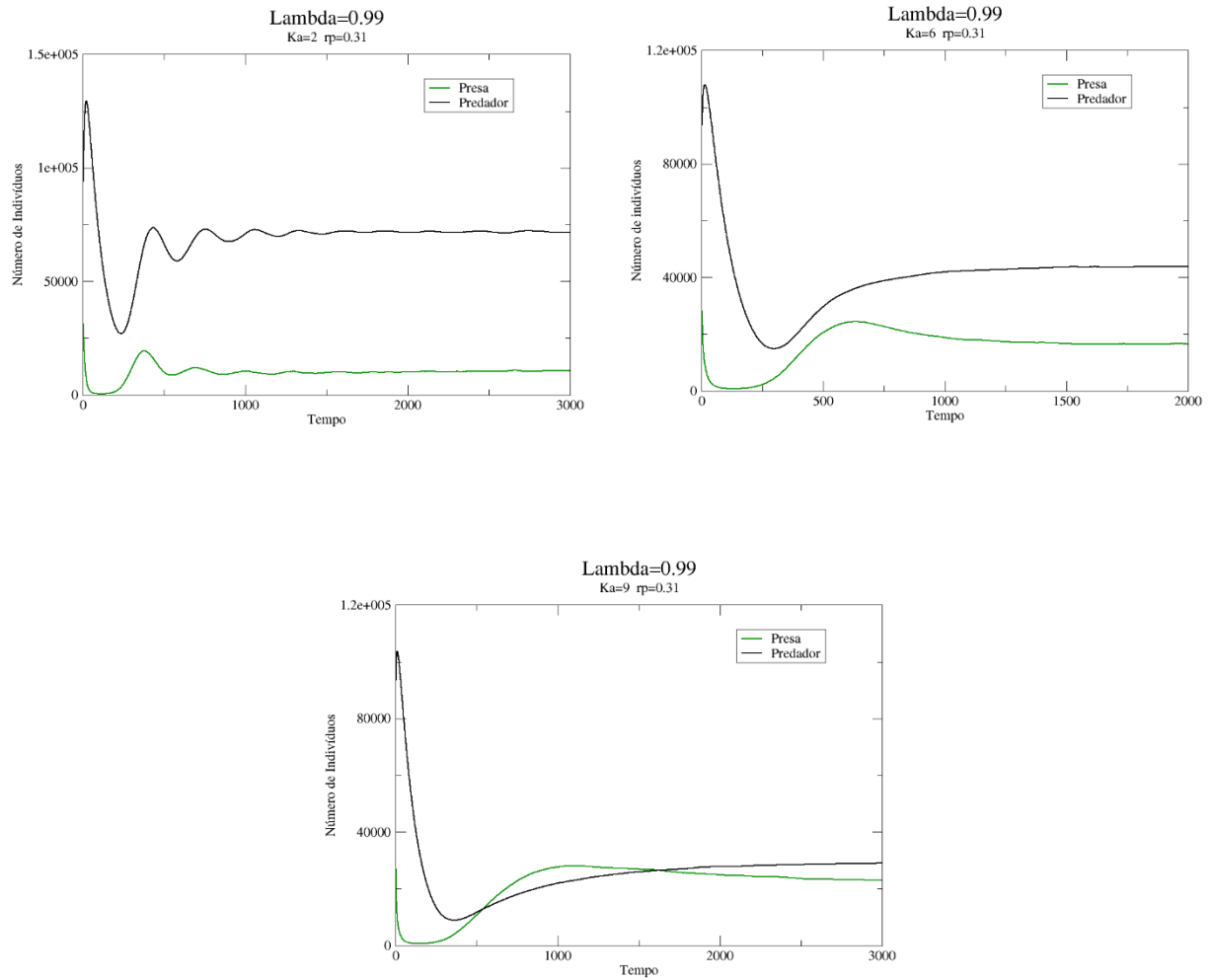


Figura 2.16: Evolução temporal das populações de presas e predadores. Fixado o  $r_p = 0.31$ , e variando-se o valor de  $Ka$ , para  $\lambda = 0.99$ , a população de predadores diminui e a de presas aumenta.

Na figura 2.17, podemos ver o comportamento médio da população de presas e predadores em função do coeficiente de correlação dos recursos da rede ( $\lambda$ ), para um conjunto de parâmetros do sistema ( $k_a = 8$  e  $r_p = 0.11$ ). Percebemos que, para o conjunto dado, a média populacional de presas tende a cair, conforme aumentamos o grau de correlação dos recursos da rede, enquanto a média populacional dos predadores tende a aumentar. Este cenário é esperado, uma vez que estamos passando de um sistema heterogêneo ( $\lambda = 0$ ), para um homogêneo ( $\lambda = 0.99$ ), o que permite, segundo a literatura, que o predador tenha uma maior facilidade em capturar a presa em ambientes mais homogêneos.

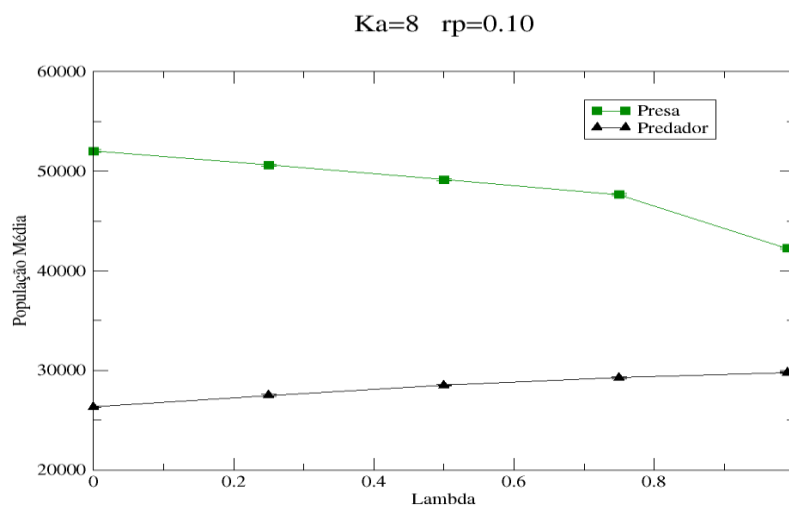


Figura 2.17: Média Populacional em função do valor do coeficiente de correlação ( $\lambda$ ), para  $Ka = 8$  e  $r_p = 0.10$ .

Como dito anteriormente, para um valor do coeficiente de correlação igual a  $\lambda = 0$ , temos um relevo descorrelacionado, ou seja, todos os sítios da rede possuem capacidades diferentes. E para  $\lambda = 0.99$ , temos um relevo correlacionado, ou seja, os sítios possuem quantidades de recurso muito próximas. Assim, no primeiro caso, temos uma rede heterogênea e, no segundo, uma rede quase homogênea. Nas figuras 2.18, 2.19 e 2.20, podemos observar um dos estados finais da rede para todos os valores do coeficiente de correlação dos recursos utilizados nas simulações ( $\lambda = 0, 0.25, 0.50, 0.75, 0.99$ ).

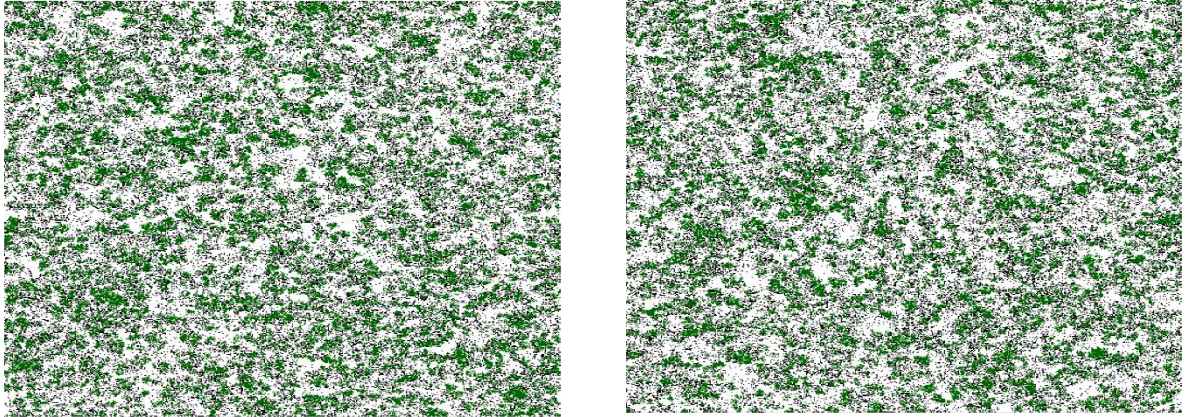


Figura 2.18: Estado final da rede para: à esquerda,  $\lambda = 0$ ,  $Ka = 6$  e  $r_p = 0.20$ ; à direita,  $\lambda = 0.25$ ,  $Ka = 6$  e  $r_p = 0.20$ .

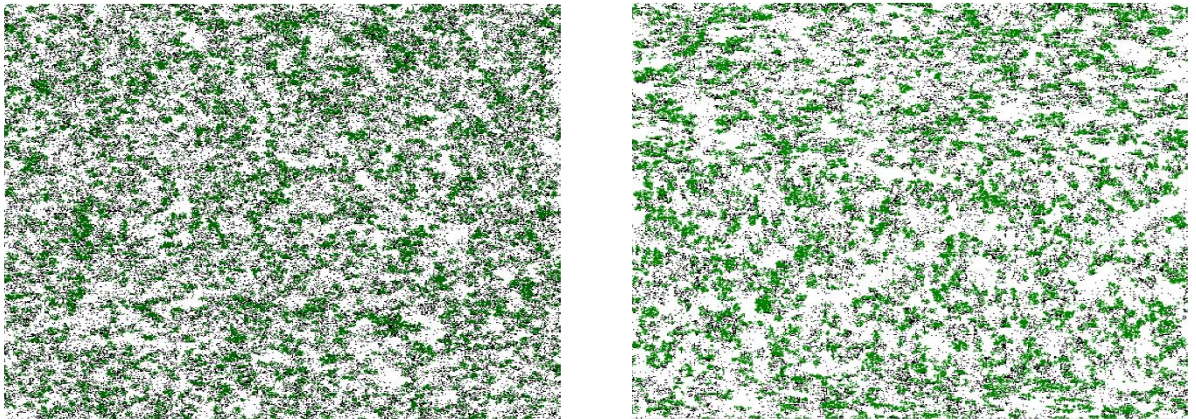


Figura 2.19: Estado final da rede para: à esquerda,  $\lambda = 0.50$ ,  $Ka = 6$  e  $r_p = 0.20$ ; à direita,  $\lambda = 0.75$ ,  $Ka = 6$  e  $r_p = 0.20$ .

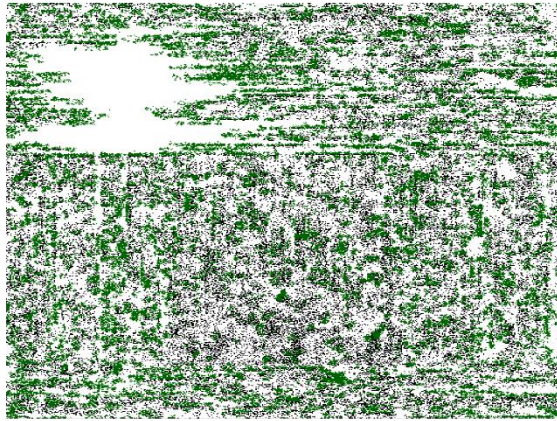


Figura 2.20: Estado final da rede para  $\lambda = 0.99$ ,  $Ka = 6$  e  $r_p = 0.20$ .

Nas redes apresentadas nas figuras 2.18, 2.19 e 2.20, também podemos notar que as populações de presas diminuem, conforme aumentamos o grau de correlação dos recursos da rede. Como já mencionado, em um sistema heterogêneo, as presas tendem a ter maiores oportunidades de sobrevivência, uma vez que a distribuição de recursos, por ser totalmente descorrelacionada, permite que a presa encontre várias regiões onde ela pode se adaptar, e se reproduzir de forma proveitosa, fato que fica mais difícil em uma rede correlacionada, pois a distribuição de recursos é bem homogeneizada.

### 2.3 Relevo Fractal

Com a finalidade de buscar uma melhor compreensão sobre os mecanismos que determinam a dinâmica populacional na interação presa-predador, realizamos um outro conjunto de simulações em um ecossistema diferente do primeiro caso analisado. Aqui, simulamos o movimento Browniano fracionário para a distribuição de recursos na rede.

Dá-se o nome de movimento Browniano a um processo estocástico, contínuo no tempo, que possui incrementos independentes com uma distribuição gaussiana. Foi descrito pela primeira vez pelo botânico Robert Brown, em 1828, enquanto estudava o movimento de grãos de pólen imersos em água [100]. Porém, somente em 1905, Albert Einstein elucida em seu artigo a verdadeira natureza desse movimento, o que representou um grande avanço para a Física e Química [101].

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

$$V_H(t_2) - V_H(t_1) \quad (18)$$

tem distribuição Gaussiana com variância

$$\langle |V_H(t_2) - V_H(t_1)|^2 \rangle \propto |t_2 - t_1|^{2H} \quad (19)$$

onde a quantidade entre os  $\langle \rangle$  denota médias de conjuntos em muitas amostras de  $V_H(t)$  e o parâmetro  $H$ , expoente de Hurst, varia entre  $0 < H < 1$  [99]. Utilizando este processo, produzimos um relevo irregular, no qual o expoente de Hurst determina a rugosidade do relevo: quanto mais próximo de zero estiver o expoente, mais irregular será a superfície (anti-correlacionada); mais próximo de 1, a superfície gerada será mais suave (correlacionada). Com um expoente igual a meio,  $H = 1/2$ , teremos um movimento Browniano.

O movimento Browniano fracionário tem sido aplicado em diversas áreas, tais como mercados financeiros, processos de difusão, e também como gerador de paisagens fractais [102,103,104], ferramenta muito usada em computação gráfica.

## 2.4 Resultados

O nosso estudo tem por finalidade analisar como a heterogeneidade ambiental, aqui gerada através da correlação espacial entre os recursos disponíveis na rede para a presa, atua sobre a dinâmica espaço-temporal de um sistema presa-predador. O

expoente  $H$ , como dito anteriormente, controla o nível de heterogeneidade do sistema, indo desde um relevo completamente heterogêneo (anticorrelacionado,  $H = 0.01$ ), até um quase totalmente homogêneo (correlacionado,  $H = 0.99$ ). Em todas as simulações realizadas, uma rede de tamanho  $512 \times 512$  ( $N = 262144$ ) foi utilizada, e as médias foram obtidas a partir de 50 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros. A dinâmica das interações, análoga à do modelo anterior, se desenvolve da seguinte maneira:

Consideramos inicialmente na rede a mesma proporção de presas, predadores e sítios vazios. Suas posições são definidas aleatoriamente.

- Sorteamos um sítio de forma aleatória. Se ele estiver vazio, nada acontece e sorteamos um outro sítio;
- Se o sítio contiver uma presa, ela morre com probabilidade  $m_{presa}$ . Se ela não morrer e houver sítios vazios em sua vizinhança, ela se reproduz com probabilidade  $r_1$  e coloca sua prole em um desses sítios vazios, que é escolhido de forma aleatória. A probabilidade de reprodução da presa é dependente da quantidade de recurso disponível no sítio onde ela se encontra, através da equação de Monod [62]:

$$r_1 = \frac{C}{k_a + C} \quad (17)$$

onde:

$C$  = capacidade do sítio;

$k_a$  = constante de meia-saturação da presa para a quantidade de recurso existente.

A constante de meia-saturação representa a quantidade de recurso necessária para a presa alcançar a metade da sua taxa máxima de crescimento.

- se o sitio contiver um predador, ele morre com probabilidade  $m$ . Se ele não morrer, um sítio em sua vizinhança é escolhido aleatoriamente e, se este contiver uma presa, ela será consumida pelo predador. Por fim, o predador se reproduzirá com probabilidade  $r_p$ , e colocará sua prole naquele sítio. Caso ele não se reproduza, o sítio ficará vazio.
- É definido um passo de tempo quando o processo é repetido  $A$  vezes.

Nas simulações, os cinco parâmetros do modelo assumem os seguintes valores:

- $k_a$ : 1 a 9;
- $r_p$ : 0.01, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 e 0.9;
- $m$ : 0.01;
- $m_{presa}$ : 0.06;
- $H$ : 0.01, 0.5 e 0.99.

Após as análises, verificamos que o sistema apresenta três estados finais, a saber:

- Extinção do predador, com a prevalência da espécie presa em toda a rede (1);
- Extinção das duas espécies (2), e;
- Coexistência das duas espécies ao longo do tempo (3).

O relevo rugoso gerado para cada valor do expoente  $H$  utilizado pode ser visto na figura 2.21.

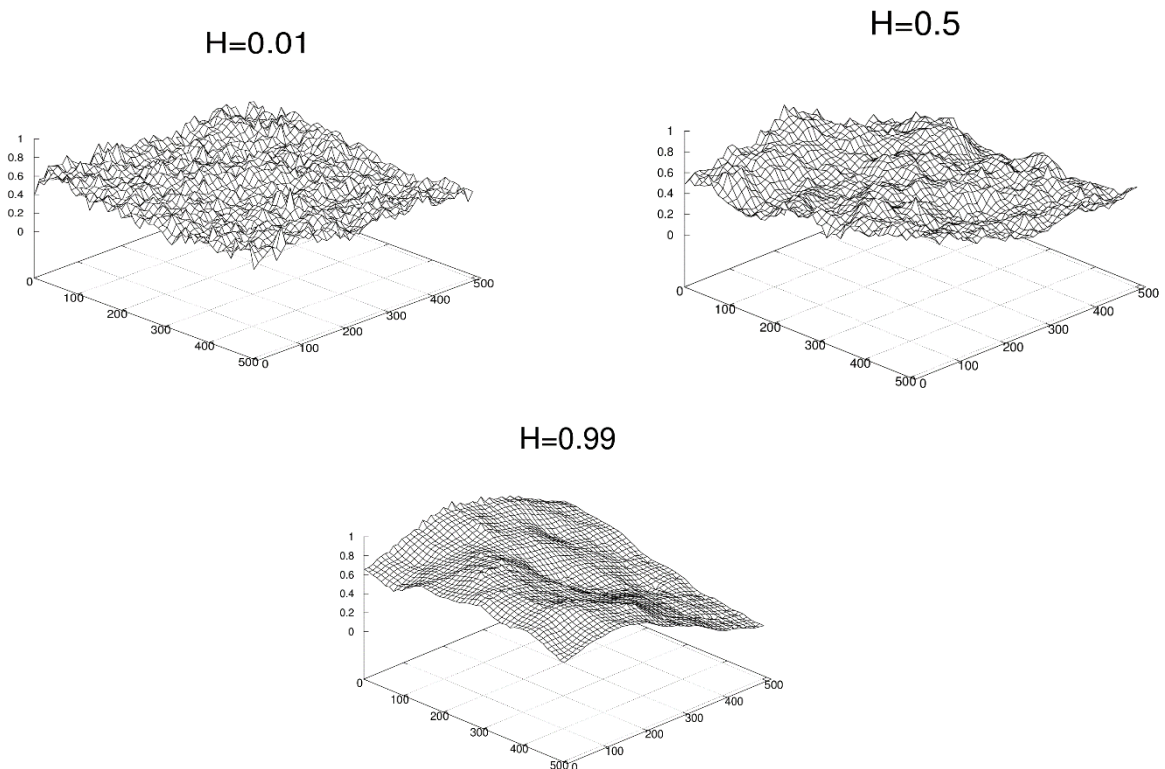


Figura 2.21: Relevo gerado para os valores do expoente de Hurst ( $H$ ), utilizados nas simulações.

Na figura 2.22 , podemos observar os diagramas de fase com os estados finais alcançados com cada conjunto de parâmetros para todos os valores do expoente de Hurst utilizados nas simulações. Cada regime no diagrama de fases é representado pelas seguintes cores: vermelho (■) representa a prevalência da presa no sistema; verde (■) a coexistência das duas espécies ao longo do tempo; e preto (■) significa a extinção de ambas as espécies do sistema.

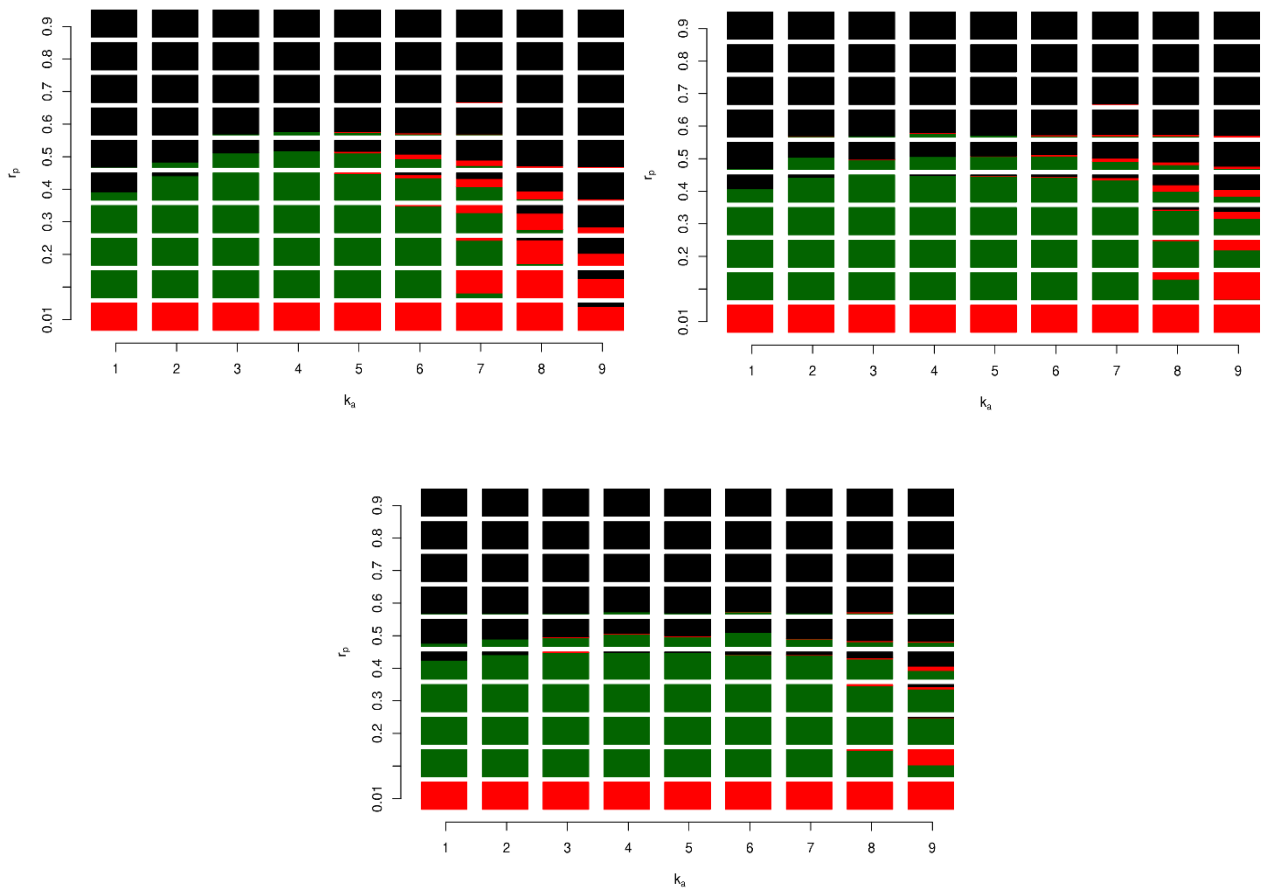


Figura 2.22: Diagrama de Fases para  $H = 0.01$  (à esquerda),  $H = 0.5$  (à direita) e  $H = 0.99$  (abaixo).

Para uma probabilidade de reprodução do predador igual à  $r_p = 0.01$ , apenas a espécie presa permanece no sistema, para os três casos do expoente de Hurst analisados. Com uma probabilidade de morte igual a  $m = 0.01$ , o predador morre mais rapidamente do que consegue se reproduzir, vindo dessa forma à extinguir-se do sistema. Uma exceção à essa regra ocorre para  $H = 0.01$ , onde, para uma constante



de meia-saturação da presa igual a  $k_a = 9$  (ver figura 2.22), figura o regime de extinção das duas espécies em algumas das simulações realizadas. Para este valor de  $k_a$ , a probabilidade de reprodução da presa é muito baixa, o que faz com que ela se reproduza lentamente e, como o ataque do predador não é a sua única forma de morrer, e também as quantidades de recursos geradas pelo relevo são pequenas, a presa não consegue se manter na rede, vindo a se extinguir do ambiente, mesmo com seu predador já extinto. Podemos observar esse fato na figura 2.23.

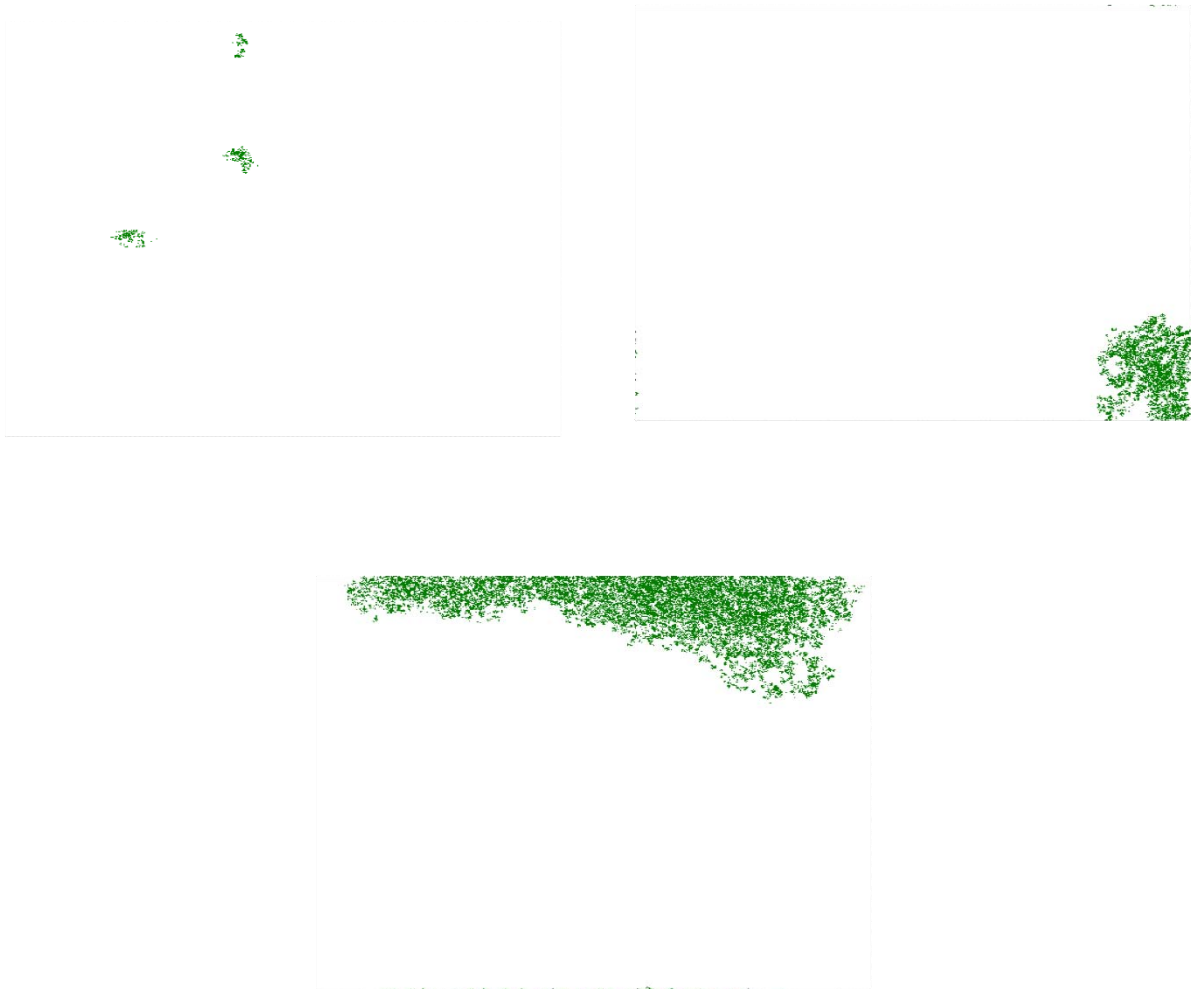


Figura 2.23: Estado final da rede para  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.01$ , para  $H = 0.01$  (esquerda),  $H = 0.5$  (direita) e  $H = 0.99$  (abaixo), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede aumenta ao aumentarmos o valor do expoente de Hurst.

Podemos observar, pela figura 2.23, que a população de presas sobreviventes na rede é pequena nos três casos analisados ( $H = 0.01, H = 0.5$  e  $H = 0.99$ ), porém é ainda menor para o caso  $H = 0.01$ , o que faz com que, pelas características descritas anteriormente, a presa venha a se extinguir da rede em algumas simulações para este valor do expoente de Hurst. Podemos ver um caso desses na figura 2.24.

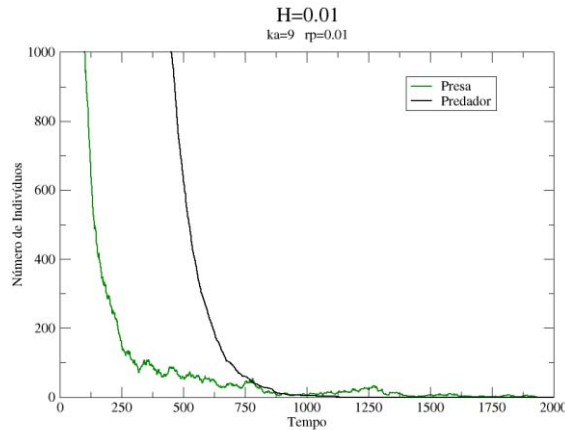


Figura 2.24: Evolução temporal das populações de presas e predadores para  $H = 0.01$ ,  $r_p = 0.01$ , e  $k_a = 9$ . Podemos observar que a população de presa extingui-se do sistema mesmo após a extinção do predador.

Para uma probabilidade de reprodução do predador igual a  $r_p = 0.10$ , podemos observar a prevalência do regime de coexistência das duas espécies nos três casos analisados do expoente de Hurst. Para os casos  $H = 0.5$  e  $H = 0.99$ , essa prevalência se dá para quase todos os valores da constante de meia saturação da presa, exceto para o caso  $k_a = 9$ , onde o regime de prevalência da presa é o dominante. Para  $H = 0.01$ , o regime de prevalência da presa domina o conjunto das simulações para baixas probabilidades de reprodução da presa (altos valores da constante de meia-saturação da presa,  $k_a = [7,9]$ ). Isso se deve ao fato de que, como a presa se reproduz mais lentamente, ela mantém uma população reduzida ao longo do tempo e o predador é extinto do sistema antes de alcançar as presas esparsas na rede. Podemos observar esse fato na figura 2.25.

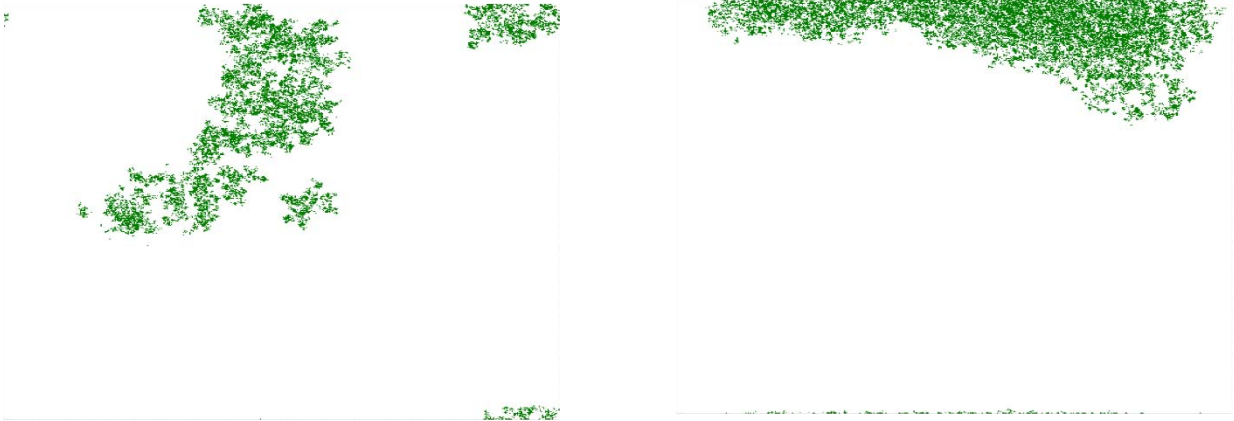


Figura 2.25: Estado final da rede para  $H = 0.01$ :  $k_a = 8$  e  $r_p = 0.10$  (esquerda) e  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.10$  (direita), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede é reduzido.

Para os casos  $H = 0.5$  e  $H = 0.99$ , a prevalência do regime de presa, como dito anteriormente, se verifica apenas para  $k_a = 9$ , por motivos análogos ao do caso  $H = 0.01$ , que se verifica para os valores de  $k_a$  iguais a 7, 8 e 9. A diferença ocorre no fato de que, para os primeiros casos, a distribuição de recursos permite que, mesmo para baixas probabilidades de reprodução da presa, ela consiga manter uma população persistente ao longo do tempo, suprindo assim a população de predadores com recurso, o que resulta na coexistência ao longo do tempo das duas espécies. Para o caso  $k_a = 9$ , podemos observar melhor, na figura 2.26, a semelhança do que ocorre para  $H = 0.01$ , só que nos casos  $H = 0.5$  e  $H = 0.99$ .

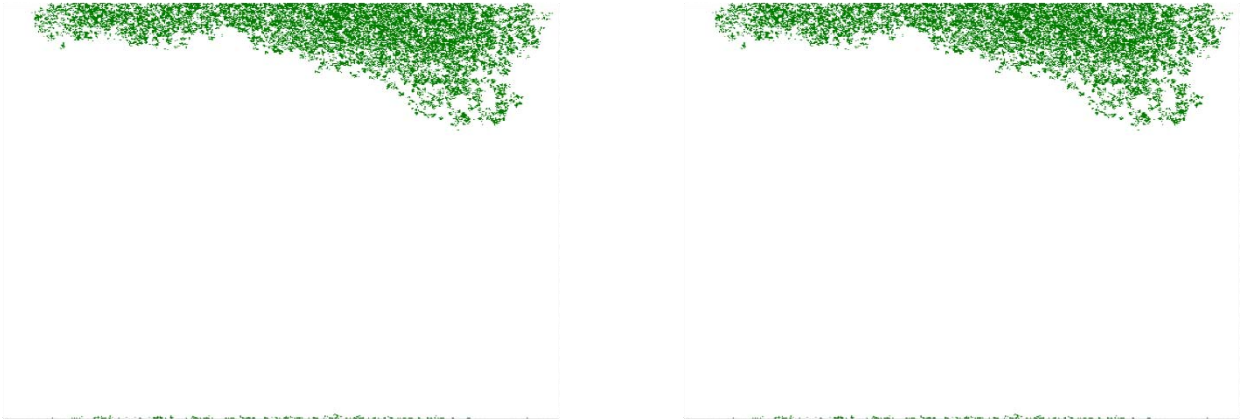


Figura 2.26: Estado final da rede para  $H = 0.5$ ,  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.10$  (esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.10$  (direita), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede é reduzido.

Para o caso de probabilidade de reprodução do predador igual a  $r_p = 0.20$ , podemos notar uma ampliação da área do regime de coexistência nos três casos analisados ( $H = 0.01, H = 0.5$  e  $H = 0.99$ ), em relação à  $r_p = 0.10$ . Para o valor do expoente de Hurst  $H = 0.01$ , para  $k_a = 8$ , temos o regime de prevalência da presa dominando o conjunto de simulações, e para  $k_a = 9$ , o regime de extinção é o que prevalece. Para esses dois valores de  $k_a$ , a probabilidade de reprodução da presa é baixa, o que faz com que as populações desta espécie sejam reduzidas ao longo do tempo e, como para  $k_a = 9$  a população de presa é menor do que para  $k_a = 8$ , para  $k_a = 9$  a população de presas é extinta da rede na maior parte do conjunto de simulações realizadas. Podemos observar as reduzidas populações de presas na figura 2.27. Para os valores  $H = 0.5$  e  $H = 0.99$ , o regime de coexistência das duas espécies ao longo do tempo prevalece nas simulações realizadas para todos os valores da constante de meia-saturação da presa, com a diferença de que, para  $H = 0.5$ , no caso  $k_a = 9$ , o regime de prevalência da presa figura no conjunto de simulações e, para  $H = 0.99$ , no mesmo valor da constante de meia-saturação, algumas simulações com o regime de extinção aparecem. Nesses dois casos ambas as populações, presa e predador, são reduzidas, porém, para  $H = 0.99$ , a população

de presas é um pouco maior, permitindo ao predador alimentar-se de todas as presas, vindo a extinguir-se por falta de recurso. Podemos observar esse contexto na figura 2.28.

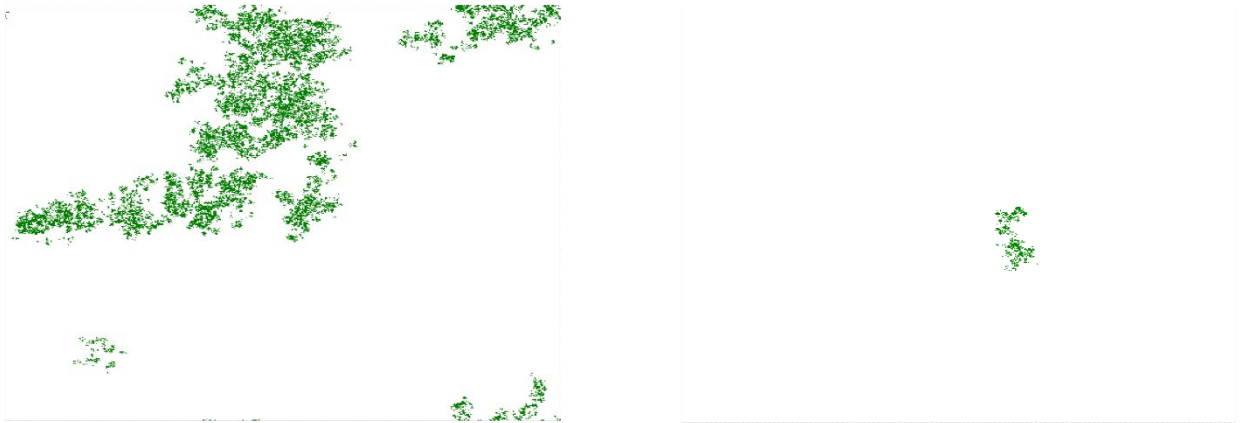


Figura 2.27: Estado final da rede para  $H = 0.01$ :  $k_a = 8$  e  $r_p = 0.20$  (esquerda) e  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.20$  (direita), onde pode-se perceber que o número de indivíduos da espécie presa sobreviventes na rede é reduzido.



Figura 2.28: Estado final da rede para  $H = 0.5$ ,  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.20$  (esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.20$  (direita), onde pode-se perceber populações de presa e predador coexistindo, porém com números de indivíduos bem reduzidos.

Agora, com o predador se reproduzindo com uma probabilidade de  $r_p = 0.30$ , o regime de coexistência da presa e do predador ao longo do tempo ainda é o dominante nas simulações realizadas, isso podendo ser verificado em todos os valores da constante de meia-saturação analisados (casos  $H = 0.5$  e  $H = 0.99$ ) e, para o caso  $H = 0.01$ , o regime de prevalência da presa é o dominante para  $k_a = 8$  e, para  $k_a = 9$ , o regime de extinção se sobressai sobre o anterior. Para esses valores de  $k_a$ , a probabilidade de reprodução da presa é baixa, fazendo com que sua população seja reduzida. No caso  $k_a = 9$ , como podemos observar na figura 2.29, essa população é ainda mais reduzida, fazendo com que na maioria do conjunto de simulações, a presa seja extinta da rede, mesmo com o predador já extinto.

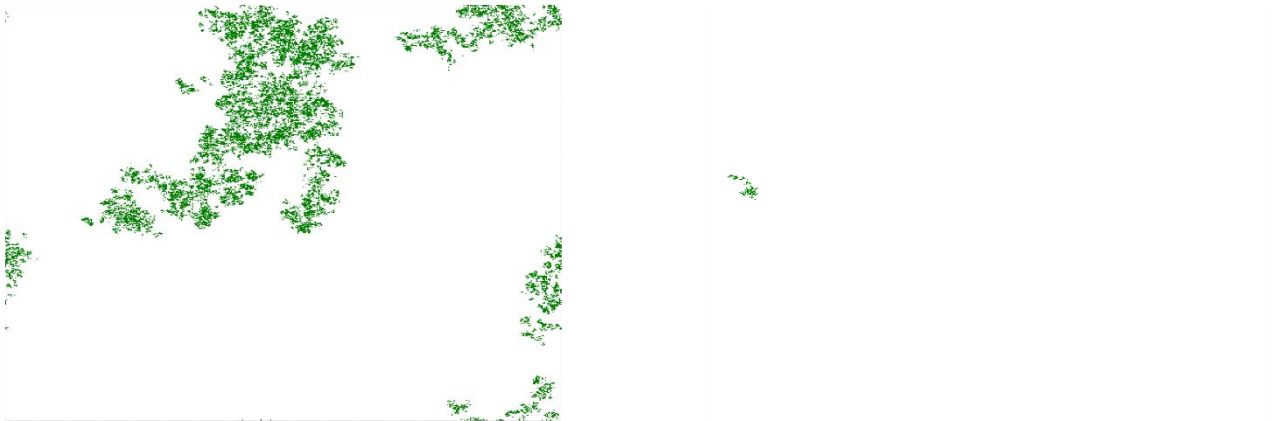


Figura 2.29: Estado final da rede para  $H = 0.01$ :  $k_a = 8$  e  $r_p = 0.30$  (esquerda) ;  $k_a = 9$  e  $r_p = 0.30$  (direita), onde pode-se perceber populações de presa reduzidas, porém bem mais reduzida para  $k_a = 9$ .

Para as probabilidades de reprodução do predador iguais a  $r_p = 0.40$  e  $r_p = 0.50$ , temos uma “área de transição” do regime de coexistência enquanto regime dominante, para um regime de extinção dominante no conjunto das simulações realizadas. Isto pode ser observado nos três casos analisados do expoente de Hurst.

Para  $r_p = 0.40$ , para uma alta probabilidade de reprodução da presa ( $k_a = 1$ ), como também para uma baixa probabilidade de reprodução ( $k_a = 9$ ) podemos observar que o regime de extinção é o dominante para os casos  $H = 0.01$  e  $H = 0.5$ , o que não ocorre para o caso  $H = 0.99$ , onde o regime de coexistência prevalece no conjunto de simulações realizadas. Como podemos observar na figura 2.30, esse contexto deve-se ao fato de que, para o caso  $H = 0.01$  e  $H = 0.5$ , as populações de presa estão esparsas em pequenos grupos na rede, cercadas de predadores, o que permite que, na maior parte das simulações, o predador consiga consumir todas as presas, vindo a morrer por falta de recurso. Já para  $H = 0.99$ , percebemos que as presas também estão em grupos espalhadas pela rede, porém com populações um pouco maiores, e com áreas mais livres da pressão predatória, o que permite que ela venha a coexistir com o predador ao longo do tempo na maior parte do conjunto de simulações realizadas.

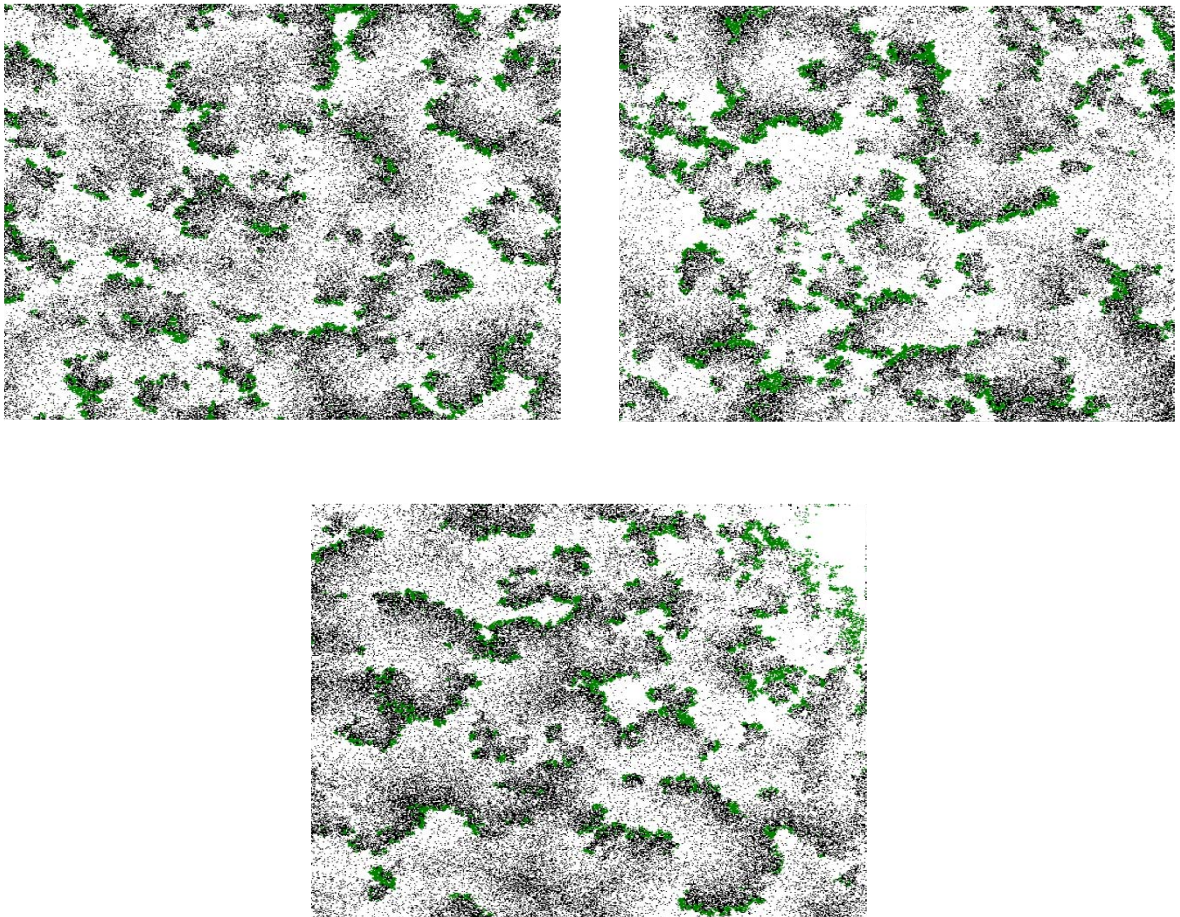


Figura 2.30: Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.40$  (esquerda) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.40$  (direita) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.40$  (abaixo), onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.

Para  $r_p = 0.50$ , podemos observar de fato a transição do regime de coexistência para o de extinção das duas espécies, fato observado nos três casos do expoente de Hurst analisados nas simulações. Essa transição é mais “suave” no caso  $H = 0.5$  e  $H = 0.99$ , e mais “abrupta” no caso  $H = 0.01$ , principalmente nos casos extremos do valor da constante de meia-saturação da presa ( $k_a = [1,2]$  e  $k_a = [7,9]$ ). Para este último caso do valor do expoente de Hurst, o relevo é bem heterogêneo quanto a distribuição de recursos, permitindo que haja regiões com grandes quantidades, como regiões de pouca quantidade, o que pode dificultar a reprodução da presa, permitindo que o predador venha a extinguí-la do ecossistema. Nos outros casos analisados do expoente de Hurst, o relevo tende a ser mais homogeneizado, com uma distribuição mais igualitária de recursos, o que permite a presa a coexistir com ao predador em uma parte do conjunto de simulações realizadas. Para os valores mais altos da reprodução do predador ( $r_p = [0.6; 0.9]$ ), apenas o regime de extinção é observado no sistema.

Ao analisarmos as populações absolutas de presas e predadores nas regiões onde as duas espécies coexistem ao longo do tempo na maior parte do conjunto de simulações realizadas para a dupla de parâmetros  $(r_p; k_a)$ ,  $r_p = [0.10, 0.30]$ , podemos observar que, para uma alta probabilidade de reprodução da presa, temos uma maior população absoluta de presa para o caso  $H = 0.99$ , e de predadores para o caso  $H = 0.01$ . Como a presa se reproduz de forma eficiente, o predador tem recurso alimentar abundante a disposição, principalmente no caso  $H = 0.01$ , pois para esse valor do expoente de Hurst, a distribuição de recursos é bastante heterogênea, propiciando à presa maiores oportunidades de recurso para a sua reprodução. Dessa forma, ela atinge uma população inicial alta, e decai pela pressão predatória, permitindo ao predador alcançar uma alta população final. Já no caso de uma baixa probabilidade de reprodução da presa, observamos uma maior população absoluta desta espécie para o caso  $H = 0.01$ , e de predadores para o caso  $H = 0.99$ . Como aqui a presa se reproduz de forma mais lenta, ela apresenta população inicial baixa, causando assim uma escassez de recurso ao predador, que tem sua população decaída ao longo do tempo, principalmente no caso  $H = 0.01$ , com a rede bastante heterogênea. Para esse valor do expoente de Hurst, a presa consegue atingir uma alta população final, pois a distribuição de recursos permite maiores oportunidades de reprodução. Podemos observar esses cenários nas figuras 2.31, 2.32, 2.33, 2.34, 2.35 e 2.36



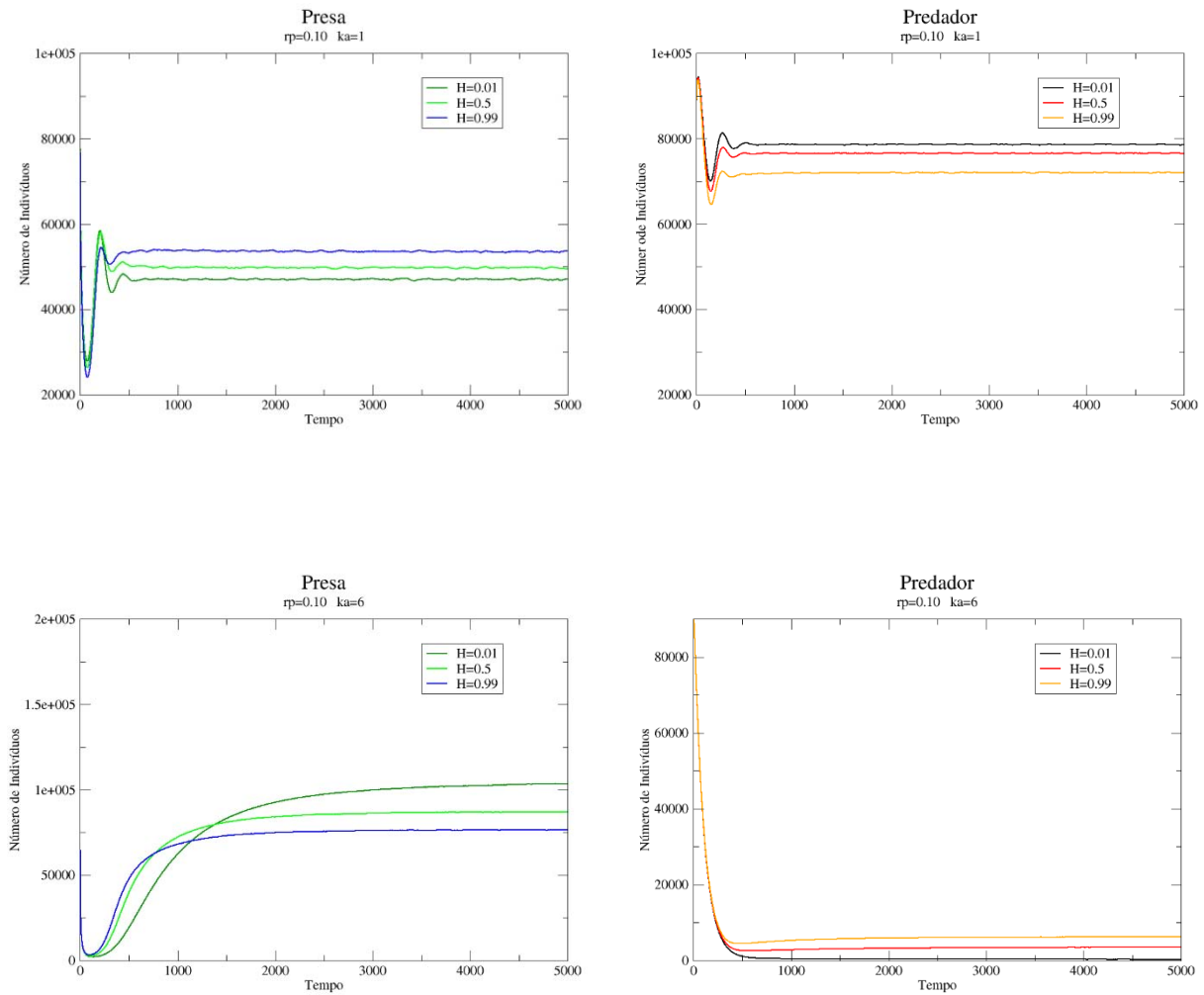


Figura 2.31: Evolução temporal das populações de presas e predadores para os valores de  $H$  utilizados nas simulações: para  $r_p = 0.10$ , e  $k_a = 1$  (acima) e  $r_p = 0.10$  e  $k_a = 6$  (abaixo). Para  $k_a = 1$ , a população de presa é maior para  $H = 0.99$ , e a de predador para  $H = 0.01$ ; para  $k_a = 6$ , a população de presa é maior para  $H = 0.01$ , e a de predador para  $H = 0.99$ . As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.

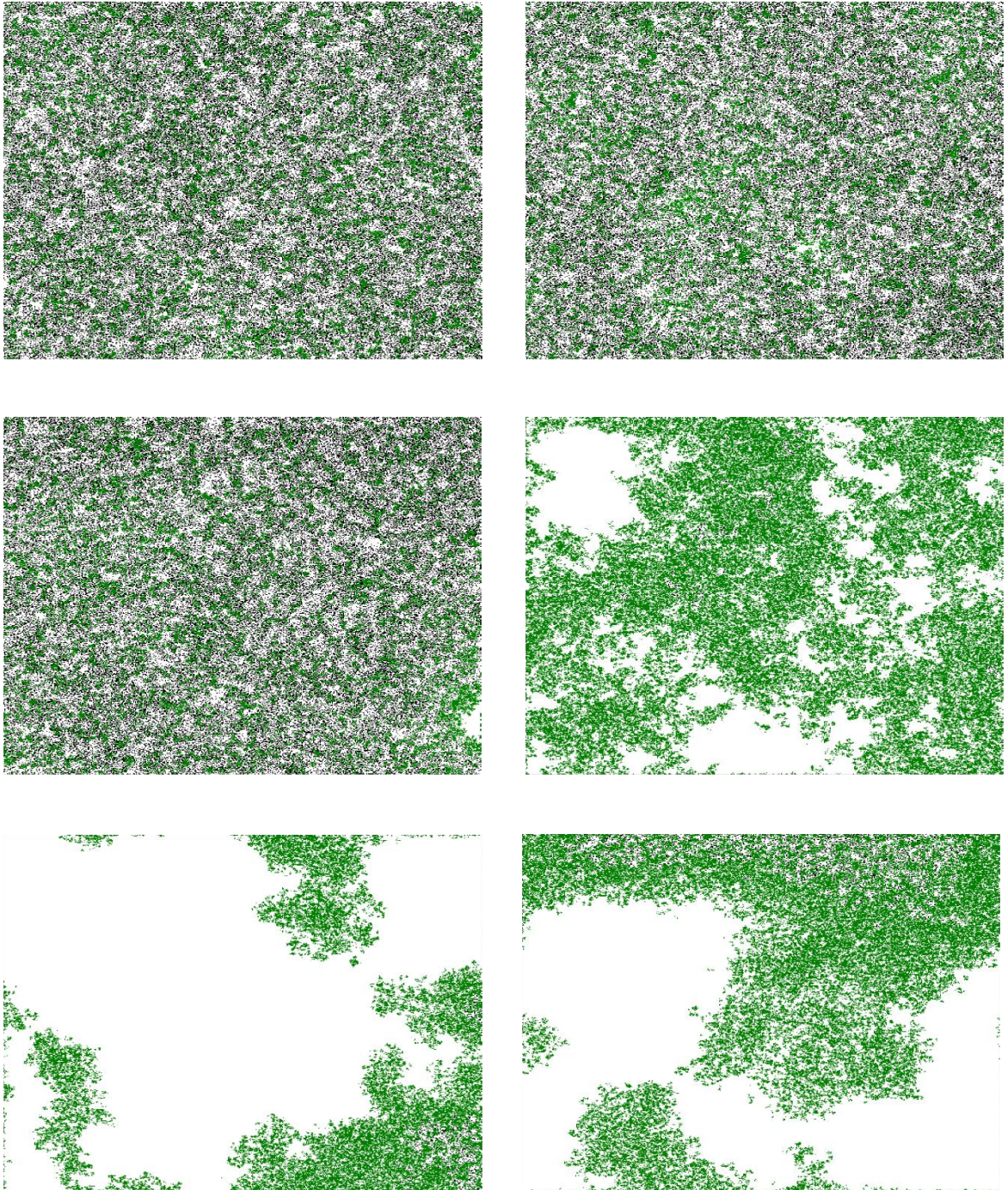


Figura 2.32: Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.10$  (esquerda, em cima) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.10$  (direita, em cima),  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.10$  (centro, esquerda),  $H = 0.01$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.10$  (centro, direita),  $H = 0.5$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.10$  (em baixo, esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.10$  onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.

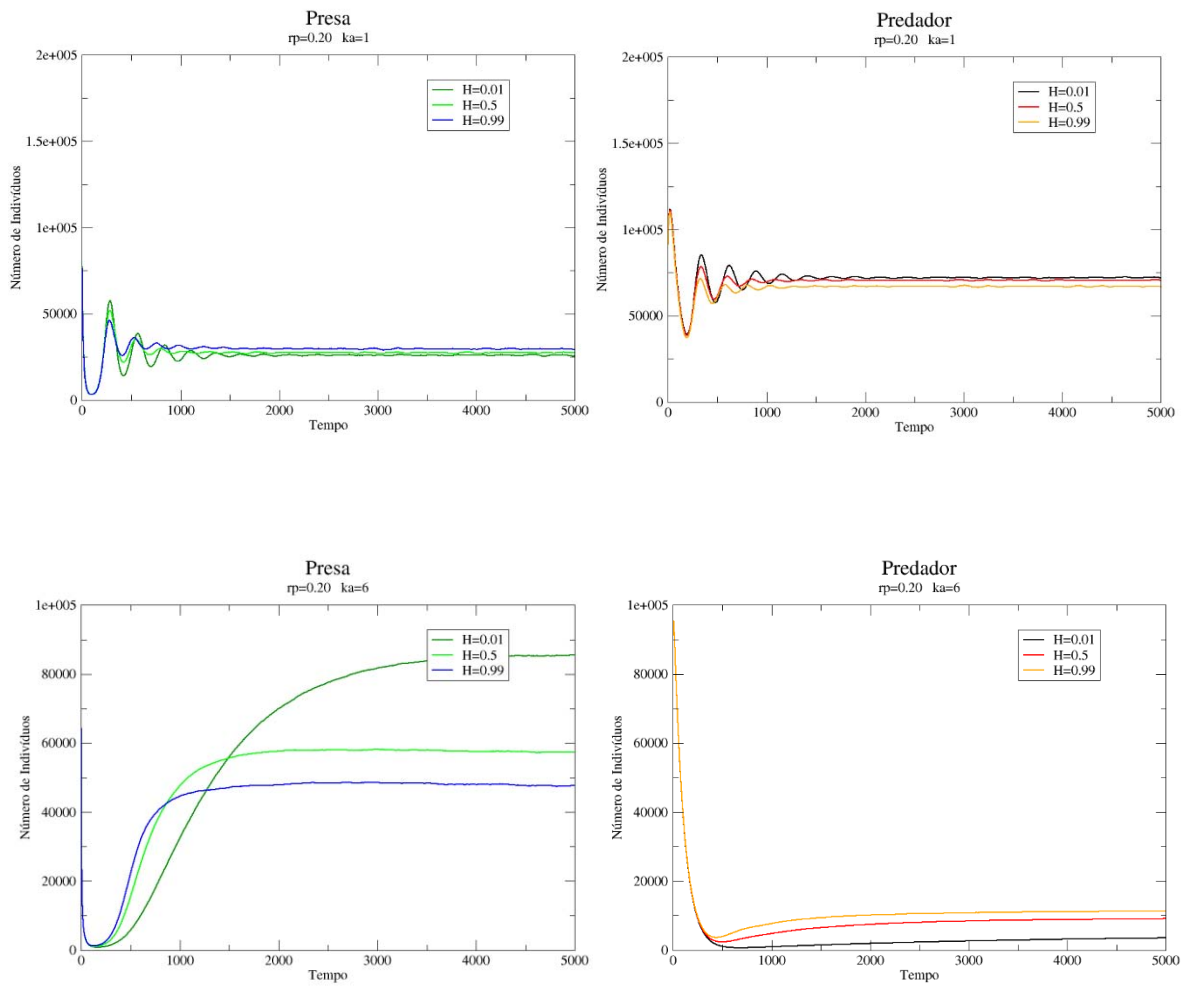


Figura 2.33: Evolução temporal das populações de presas e predadores para os valores de  $H$  utilizados nas simulações: para  $r_p = 0.20$ , e  $k_a = 1$  (acima) e  $r_p = 0.20$  e  $k_a = 6$  (abaixo). Para  $k_a = 1$ , a população de presa é maior para  $H = 0.99$ , e a de predador para  $H = 0.01$ ; para  $k_a = 6$ , a população de presa é maior para  $H = 0.01$ , e a de predador para  $H = 0.99$ . As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.

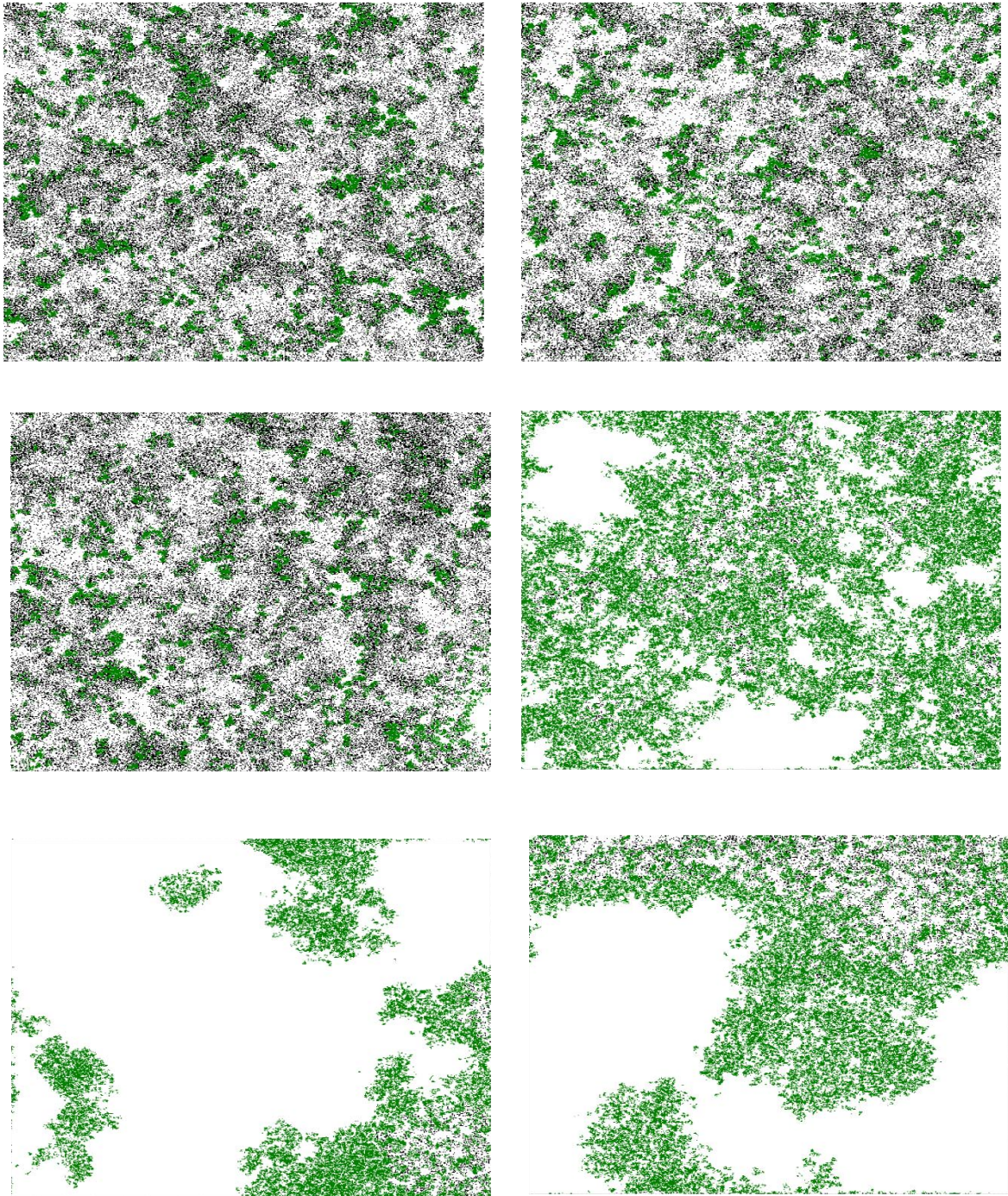


Figura 2.34: Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.20$  (esquerda, em cima) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.20$  (direita, em cima),  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.20$  (centro, esquerda),  $H = 0.01$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.20$  (centro, direita),  $H = 0.5$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.20$  (em baixo, esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.20$  onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.

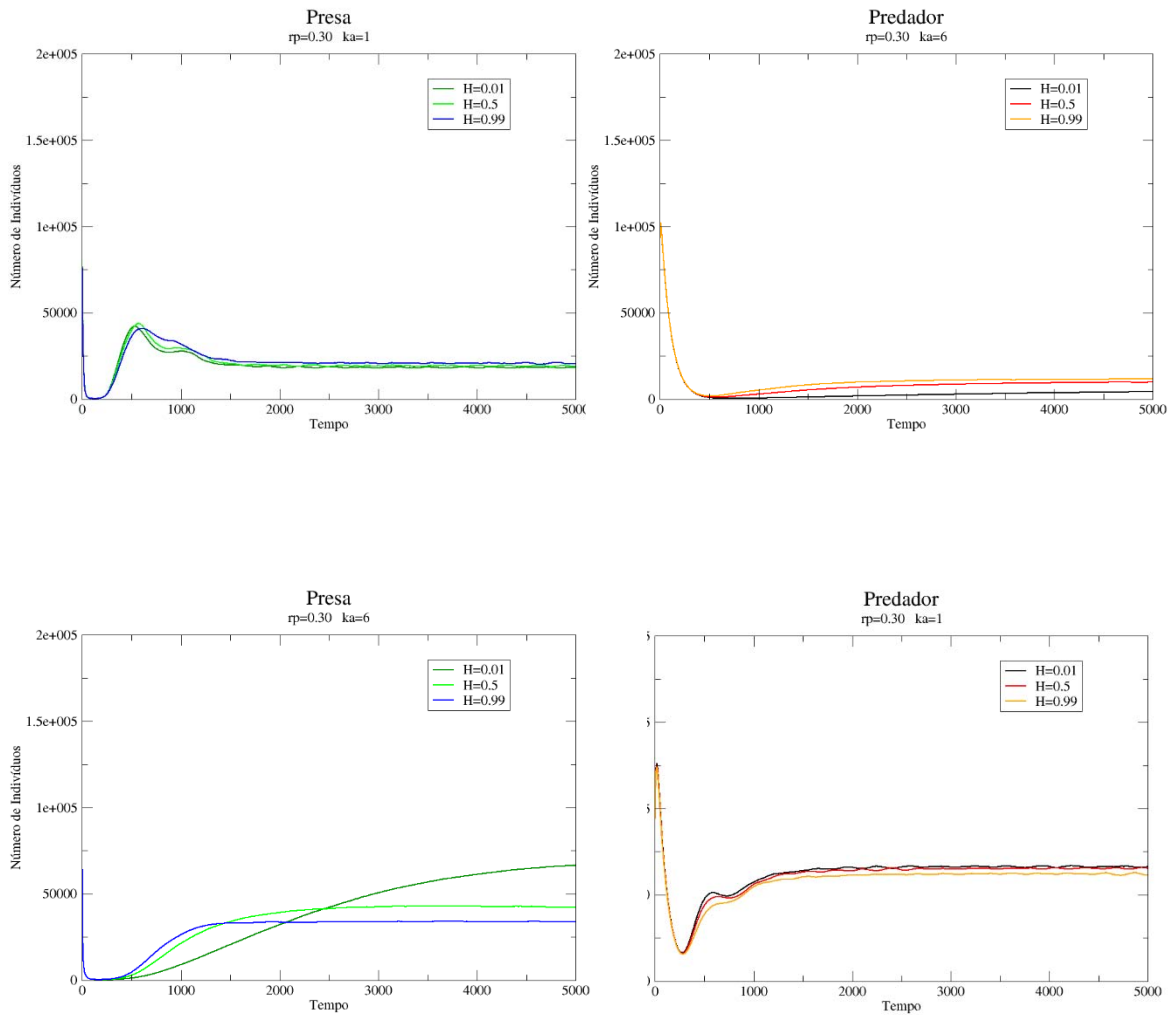


Figura 2.35: Evolução temporal das populações de presas e predadores para os valores de  $H$  utilizados nas simulações: para  $r_p = 0.30$ , e  $k_a = 1$  (acima) e  $r_p = 0.30$  e  $k_a = 6$  (abaixo). Para  $k_a = 1$ , a população de presa é maior para  $H = 0.99$ , e a de predador para  $H = 0.01$ ; para  $k_a = 6$ , a população de presa é maior para  $H = 0.01$ , e a de predador para  $H = 0.99$ . As séries temporais são uma média sobre as 50 simulações realizadas.

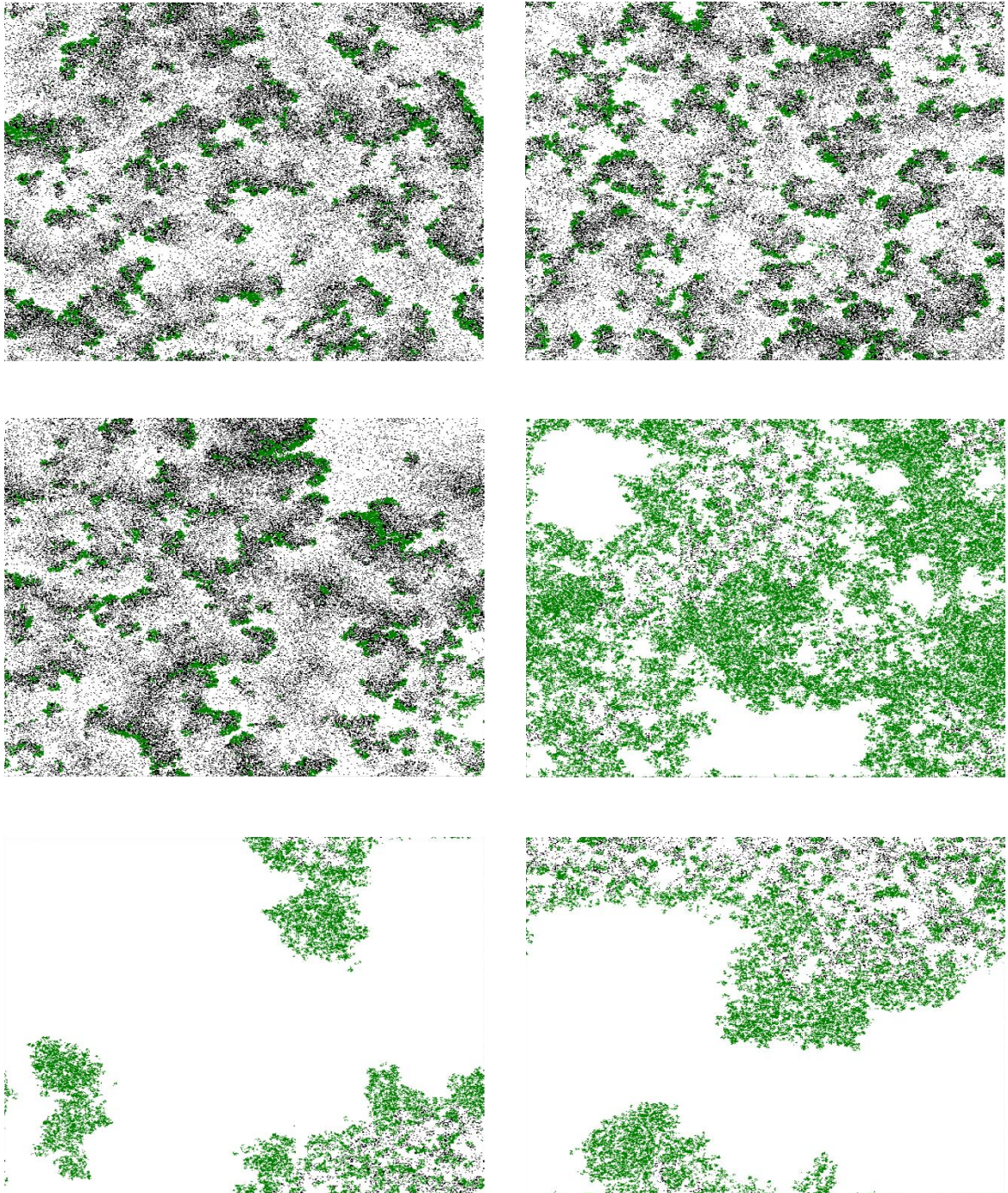


Figura 2.36: Estado final da rede para  $H = 0.01$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$  (esquerda, em cima) ;  $H = 0.5$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$  (direita, em cima),  $H = 0.99$ ,  $k_a = 1$  e  $r_p = 0.30$  (centro, esquerda),  $H = 0.01$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.30$  (centro, direita),  $H = 0.5$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.30$  (em baixo, esquerda) e  $H = 0.99$ ,  $k_a = 6$  e  $r_p = 0.30$  onde pode-se perceber populações de presa (em verde) e predadores (em preto) coexistindo.

Das figuras 2.32, 2.34 e 2.36, podemos observar que, para uma alta probabilidade de reprodução da presa ( $k_a = 1$ ), nos três casos do expoente de Hurst ( $H$ ) analisados, a presa consegue manter aglomerados populacionais por toda a rede, independentemente da probabilidade de reprodução do predador. Já para uma baixa probabilidade de reprodução da presa ( $k_a = 6$ ), as populações desta espécie tendem a aglomerar-se em regiões específicas da rede, onde a quantidade de recurso disponível é mais favorável à sua reprodução, causando uma queda acentuada na população do predador, devido à falta de recurso alimentar para esta espécie.

De maneira geral, podemos constatar que, para os valores do expoente de Hurst utilizados na simulações, temos uma maior riqueza em espécies para o valor  $H = 0.99$ , pois para essa distribuição de recursos da rede, figura a maior região de coexistência das duas espécies, em relação aos outros casos ( $H = 0.01$  e  $H = 0.5$ ). Para  $H = 0.01$ , o caso de distribuição de recursos mais heterogêneo, temos uma área de prevalência da presa para regiões de probabilidade baixa e mediana de reprodução do predador. Isto deve-se ao fato de que, nessas regiões, a presa está se reproduzindo de maneira lenta (o  $k_a$  é alto), deixando assim o predador sem abundância de recurso, causando uma diminuição acentuada em sua população, vindo em um número grande de simulações a se extinguir da rede. Para  $H = 0.5$ , temos um aumento da região de coexistência das duas espécies em relação ao caso analisado anteriormente ( $H = 0.01$ ), figurando o regime de prevalência da presa para casos muito altos da probabilidade de reprodução desta espécie.

### 3 MODELO ESPACIAL DE COMPETIÇÃO POR RECURSOS EM RELEVOS CORRELACIONADOS

#### 3.1 O Modelo

O nosso modelo é definido sobre uma rede bidimensional, composta por  $A = L \times L$  sítios, com condições periódicas de contorno, onde cada sítio representa uma região que pode ser ocupada por uma espécie ou estar vazio. Atribuímos a cada sítio  $S_i$ , 10 capacidades  $C_{ij}$ ,  $j = [1, \dots, 10]$ , que correspondem as quantidades de recurso disponíveis para a espécie que ocupará aquele sítio. Para cada recurso  $j$ , estimamos sua quantidade no sítio  $S_i$  da seguinte forma: primeiro, escolhemos um sítio de forma aleatória, e obtemos  $x_j$  de uma distribuição normal padrão, ou seja,  $x_j \sim N(0,1)$ . Em seguida, obtemos os valores de  $x_i$  de uma distribuição Gaussiana de média  $\mu = \lambda x_j$  e variância  $\sigma^2 = 1 - \lambda^2$ . Ou seja,

$$P(x_i | x_j) = \frac{1}{\sqrt{2\pi(1 - \lambda^2)}} \exp \left[ -\frac{1}{2} \frac{(x_i - \lambda x_j)^2}{1 - \lambda^2} \right] \quad (17)$$

Onde  $\lambda$  é o parâmetro de correlação entre a capacidade dos sítios, e ele é definido no intervalo  $[0,1]$ . Por fim, obtemos o valor das capacidades dos sítios como sendo igual a  $C_i = e^{-x_i}$ .

Quando o valor do parâmetro de correlação  $\lambda$  é igual a zero, temos um relevo completamente descorrelacionado. Quando  $\lambda$  é igual a 1, temos um relevo completamente correlacionado, com todos os sítios apresentando a mesma capacidade. Para obtermos graus intermediários de correlação, variamos  $\lambda$  entre zero e um ( $0 < \lambda < 1$ ). A figura 3.1 esquematiza a obtenção dos sítios correlacionados do modelo.



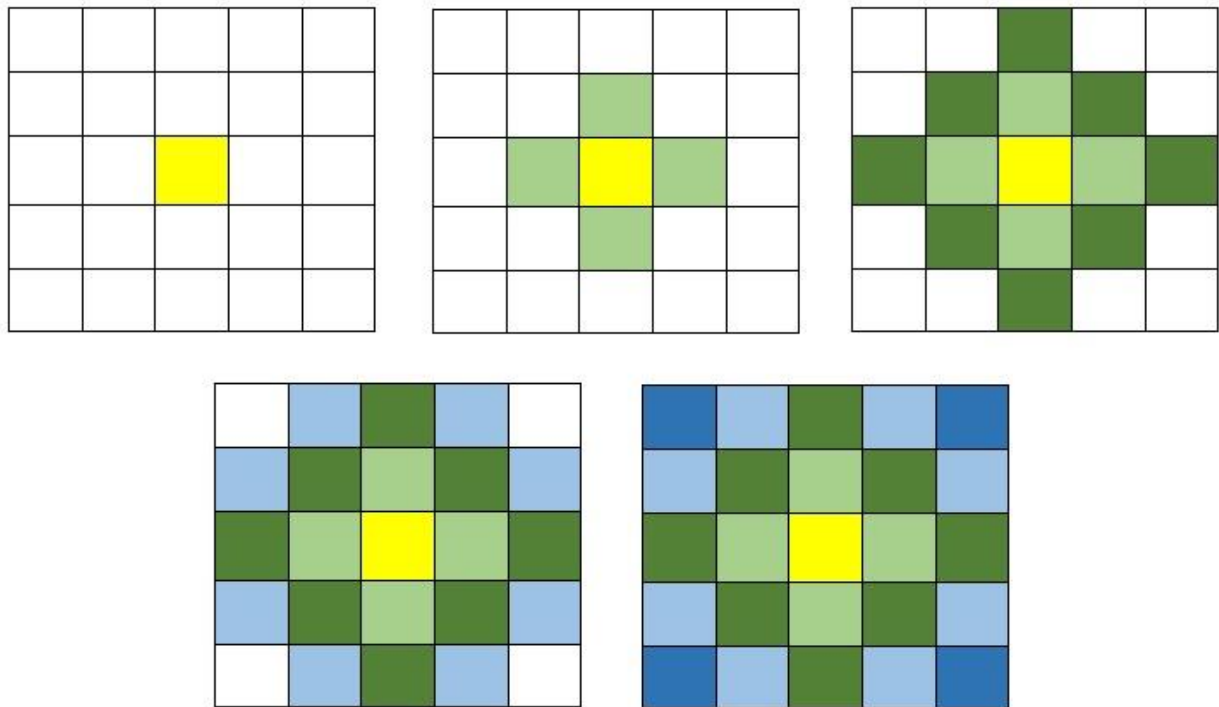


Figura 3.1: Esquemática da obtenção dos sítios correlacionados: Sorteamos um sítio de forma totalmente aleatória (sítio amarelo), atribuindo a ele 10 capacidades através de uma distribuição Normal padrão; depois, atribuímos aos seus vizinhos imediatos uma capacidade obtida através de uma Normal com média  $\mu = \lambda x_j$  e variância  $\sigma^2 = 1 - \lambda^2$ .

Cada espécie  $K$  que habita a rede é caracterizada por um conjunto de 10 constantes de meia-saturação  $K_{kj}$ . A constante de meia-saturação para um dado recurso representa a quantidade de recurso necessária para a espécie alcançar metade de sua taxa máxima de crescimento [85]. Para um pequeno valor de  $K_{kj}$ , temos uma espécie  $K$  como forte competidora pelo recurso  $j$ ; do contrário, um grande valor de  $K_{kj}$ , representa uma espécie  $K$  fraca competidora para um recurso (capacidade)  $J$ . Cada uma das dez constantes de meia-saturação é gerada através de uma distribuição Gaussiana de média 1 e variância 0.01.

Cada espécie apresenta habilidades diferentes em aproveitar os recursos, que são determinadas pelo fitness individual da espécie  $K$  no sítio  $i$ , dado por:

$$f_{ki} = \min\left(\frac{C_{i1}}{K_{k1} + C_{i1}}, \frac{C_{i2}}{K_{k2} + C_{i2}}, \dots, \frac{C_{in}}{K_{kn} + C_{in}}\right) \quad (18)$$

Cada termo no lado direito da equação acima corresponde a taxa de crescimento de uma espécie para um dado recurso, e o *min* da equação representa a função mínimo. As taxas de crescimento das espécies para cada capacidade dos sítios são determinadas pela equação de Monod, que foi proposta para o crescimento de bactérias [62]. No modelo, consideramos os recursos como essenciais, sendo assim, utilizamos a Lei de Liebig, que atrela a taxa de crescimento à disponibilidade da maioria dos recursos limitantes. Como diferentes espécies possuem diferentes conjuntos de constantes de meia-saturação, seus fitness são diferentes, o que resulta em diferentes taxas reprodutivas. Dessa forma, a equação de Monod e a Lei de Liebig são combinadas para então descrever a competição por recursos, quando estes são escassos.

A dinâmica construída no modelo é a seguinte:

- Escolhemos um sítio da rede de forma aleatória;
- O indivíduo de uma determinada espécie, ocupante do sítio sorteado, pode morrer com probabilidade  $m$ . Se ele morrer, seu sítio ficará vazio;
- Se ele não morrer, e em sua vizinhança imediata contiver ao menos um sítio vazio, o indivíduo então poderá se reproduzir, dando origem a outro indivíduo da mesma espécie, com probabilidade igual ao seu fitness, que é dado pela equação (18);
- O indivíduo gerado irá ocupar um dos sítios vazios adjacentes ao de seu progenitor, escolhido de forma aleatória.
- Conta-se um passo de tempo quando esse procedimento é repetido  $A$  vezes.

Vale salientar que a vizinhança considerada no modelo é a de Von Neuman, com os quatro vizinhos mais próximos sendo considerados.

## 3.2 Resultados

O nosso estudo tem por finalidade analisar como a heterogeneidade ambiental, aqui gerada através da correlação espacial dos recursos disponíveis em um modelo de rede, atua sobre a dinâmica espaço-temporal de espécies competindo por recursos. O parâmetro  $\lambda$  controla o nível de heterogeneidade do sistema, indo desde um relevo completamente heterogêneo (descorrelacionado,  $\lambda = 0$ ), até um totalmente homogêneo (correlacionado,  $\lambda = 1$ ). Em todas as simulações realizadas, uma rede de tamanho  $500 \times 500$  ( $N = 250000$ ) foi utilizada, e as médias foram obtidas a partir de 50 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros. Na figura 3.2, podemos ver a evolução temporal do número de espécies para cada valor do coeficiente de correlação dos recursos da rede utilizados nas simulações ( $\lambda = 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0.99, 0.999$ ). Podemos observar, no comportamento temporal das populações na rede, uma grande queda no número de espécies, quando então segue-se um comportamento de estabilidade, com as médias populacionais das espécies restantes na rede permanecendo constantes. No gráfico da figura 3.2, é possível notarmos que, ao aumentarmos o valor do coeficiente de correlação espacial ( $\lambda$ ), o número de espécies presentes na rede tendem a aumentar, com um gradativo incremento, atingindo uma maior riqueza de espécies para o valor do parâmetro de correlação  $\lambda = 0.99$ . Para uma rede totalmente homogênea ( $\lambda = 0.9999$ ), a riqueza de espécies sofre uma queda, o que pode ser constatado na figura 3.3.

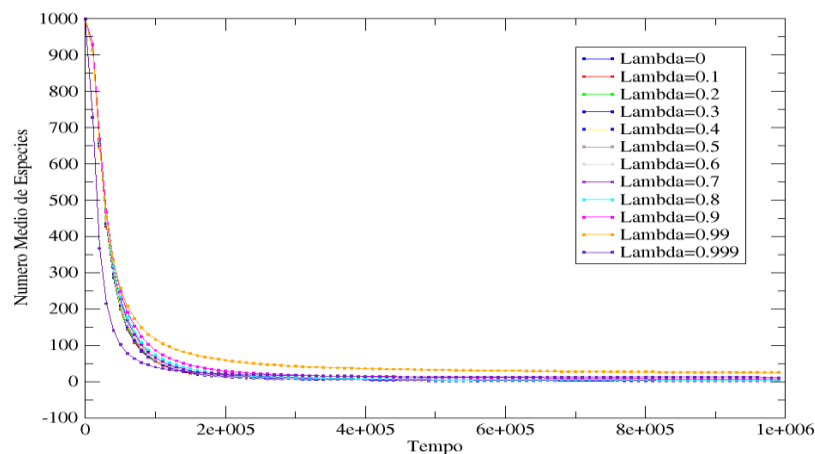


Figura 3.2: Número médio de espécies como função do tempo, para os diversos valores de  $\lambda$  utilizados nas simulações.

O número médio de espécies varia com o valor do coeficiente de correlação dos recursos da rede de acordo com a figura 3.3.

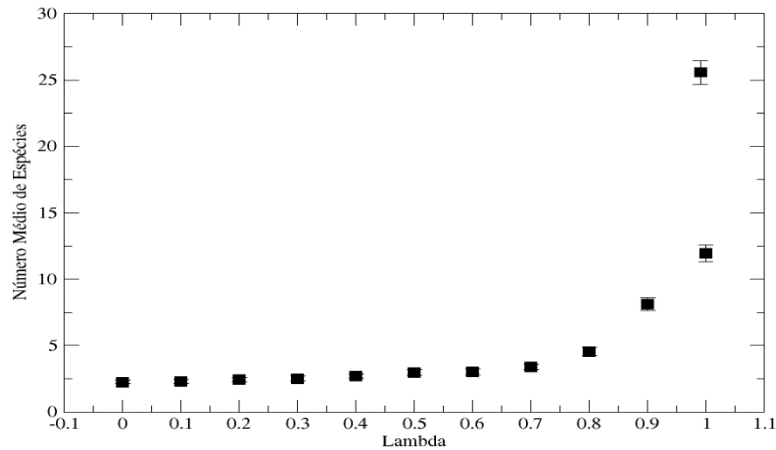


Figura 3.3: Número médio de espécies como função do valor do coeficiente de correlação dos recursos da rede ( $\lambda = 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0.99, 0.999$ ).

Podemos perceber, após a análise, que com o aumento do valor de  $\lambda$ , saindo de uma rede totalmente heterogênea ( $\lambda = 0$ ), até uma rede totalmente homogênea ( $\lambda = 0.9999$ ), o número de espécies presentes na rede sofre um gradativo aumento, alcançando uma maior diversidade de espécies para o valor de  $\lambda = 0.99$ , quando o número de espécies atinge um pico, com uma posterior queda acentuada para o próximo valor de  $\lambda = 0.999$ , o que é esperado, uma vez que para esse valor do coeficiente, a rede é homogênea, o que favorece a espécie mais adaptada, e que aproveita os recursos disponíveis em seu ambiente da melhor maneira possível [6].

Nas figuras 3.4 e 3.5, estão apresentadas as distribuições do tamanho das populações para o sistema com os diferentes valores do parâmetro de correlação dos recursos. Para o valor do parâmetro de correlação  $\lambda = 0$ , podemos notar, da figura 3.4, que das espécies restantes na rede, prevalecem aquelas com grande número de indivíduos, fato devido à heterogeneidade da rede, que propicia que populações com poucos indivíduos tenham menos chances de sobrevivência. Conforme aumentamos o grau de correlação dos recursos distribuídos na rede, o número de espécies com populações de tamanho intermediário vai crescendo na rede, uma vez que o aumento

da correlação entre os recursos vai tornando a rede mais homogeneizada, os números populacionais vão se tornando menores, com uma maior quantidade de espécies coexistindo no ecossistema, mesmo as fracas competidoras. No geral, com o aumento do nível de correlação dos recursos, vemos um gradativo aumento no número de espécies sobreviventes na rede, com um deslocamento à esquerda das populações presentes no histograma, o que se traduz em uma substituição da prevalência de populações grandes por populações com tamanhos intermediários. A partir do caso  $\lambda = 0.8$  (Figura 3.5), podemos observar melhor este cenário, com a rede ficando cada vez com mais populações, culminado no caso  $\lambda = 0.99$  (Figura 3.5), onde temos a maior riqueza em espécies de todos os casos analisados, ficando evidente o maior número de espécies sobreviventes na rede.

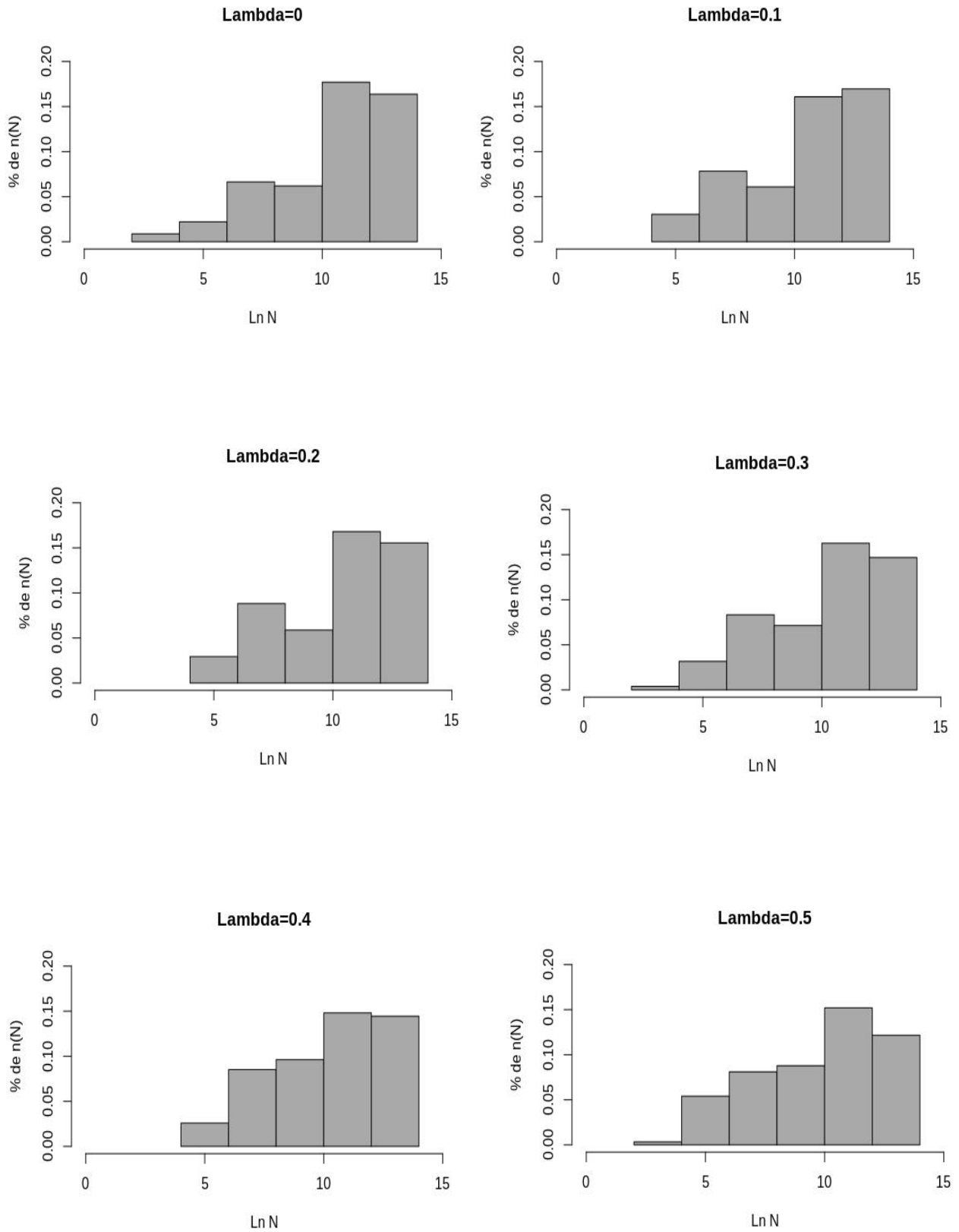


Figura 3.4: Número de espécies de tamanho  $N$ , como função do  $\ln N$ , para os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$  iguais a 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4 e 0.5.

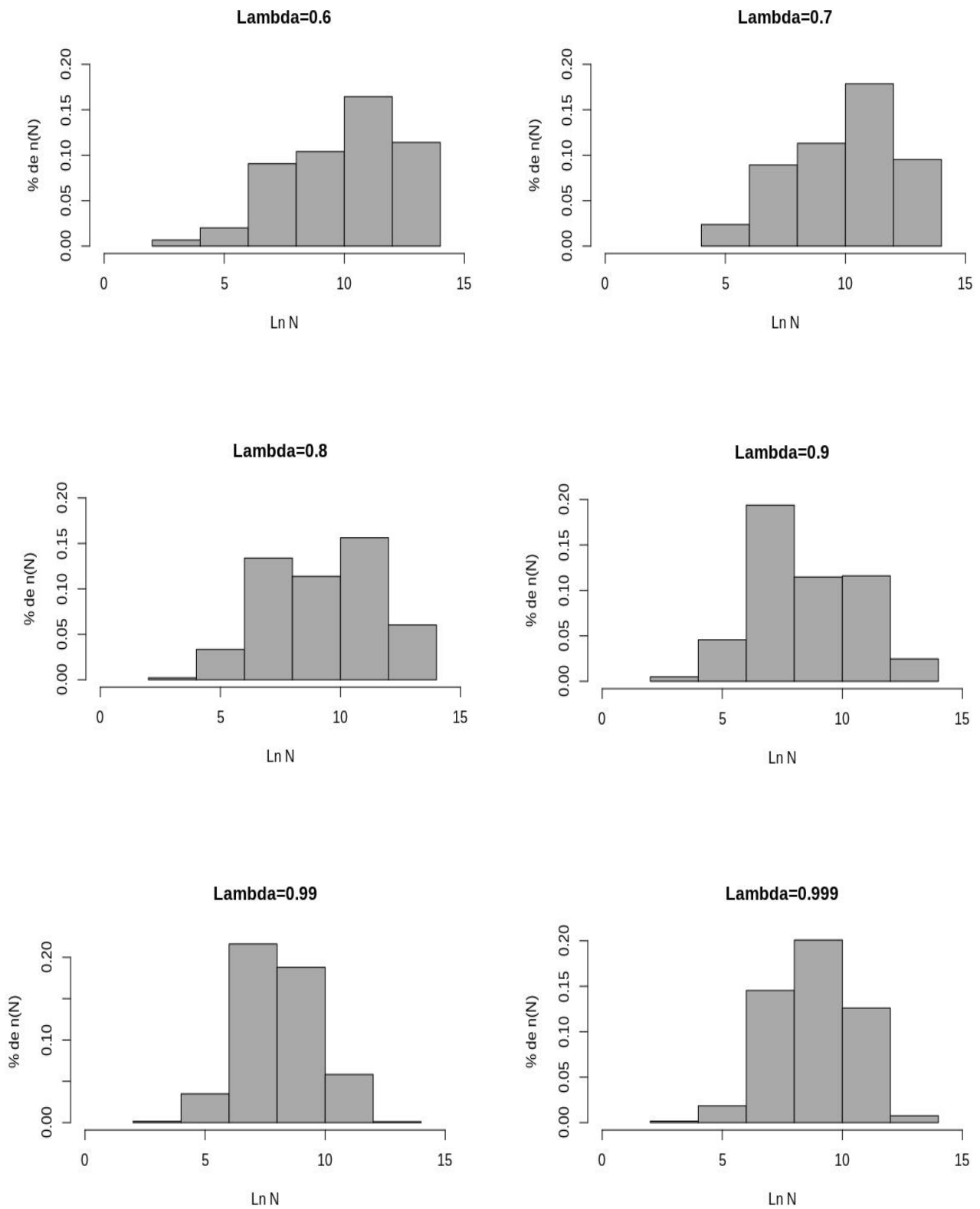


Figura 3.5: Número de espécies de tamanho  $N$ , como função do  $\ln N$ , para os valores do coeficiente de correlação  $\lambda$  iguais a 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0.99 e 0.999.

Para obter um indicador a mais de como a correlação dos recursos da rede influencia a diversidade, nós analisamos a relação entre o número de espécies e o tamanho da área da rede. Para isso, nós subdividimos cada uma das redes finais obtidas nas 50 simulações independentes realizadas (com  $1 \times 10^6$  passos de tempo cada) em subredes de tamanho  $A = 4,16,25,100,400,625,2500,10000,15625,62500$  e  $250000$ . Este processo se desenvolve da seguinte maneira: para obtermos, por exemplo, a média de espécies para uma área igual a 10 000, nós dividimos a rede final obtida em 25 subredes, e então contamos o número de espécies presentes em cada subrede obtida no processo, fazendo isso para todas as 50 simulações realizadas. A média final, para esse caso, será obtida com as 1 250 contagens obtidas no final.

Ao analisarmos a diversidade encontrada, podemos observar um comportamento do tipo lei de potência  $S \sim A^Z$  ( $S$  representa o número de espécies,  $A$  o tamanho da área considerada, e  $Z$  o expoente obtido), lei clássica para este tipo de estudo, onde podemos claramente perceber, para os valores do coeficiente de correlação dos recursos da rede iguais a  $\lambda = 0.9$ ,  $\lambda = 0.99$  e  $\lambda = 0.999$ , dois regimes distintos, um para pequenas áreas e outro para as grandes áreas. Este cenário pode ser observado na figura 3.6. Na tabela 1, podemos observar os valores do expoente  $Z$  obtidos para os valores de  $\lambda$  onde apenas um regime é encontrado. Já na tabela 2, podemos observar os valores de  $\lambda$  para os quais dois regimes foram encontrados, onde nota-se que os valores para pequenas áreas são sempre menores que os das grandes áreas. Pode-se observar também, em ambos os casos, que os valores de  $Z$  crescem em função do coeficiente de correlação do recursos  $\lambda$ , tanto para pequenas quanto para grandes áreas consideradas. Percebemos apenas um pequeno declínio no valor de  $Z$  para  $\lambda = 0.999$ , o que pode ser compreendido, uma vez que para esse grau de correlação da rede há um queda no número de espécies sobreviventes, como já mostrado anteriormente (figura 3.3).



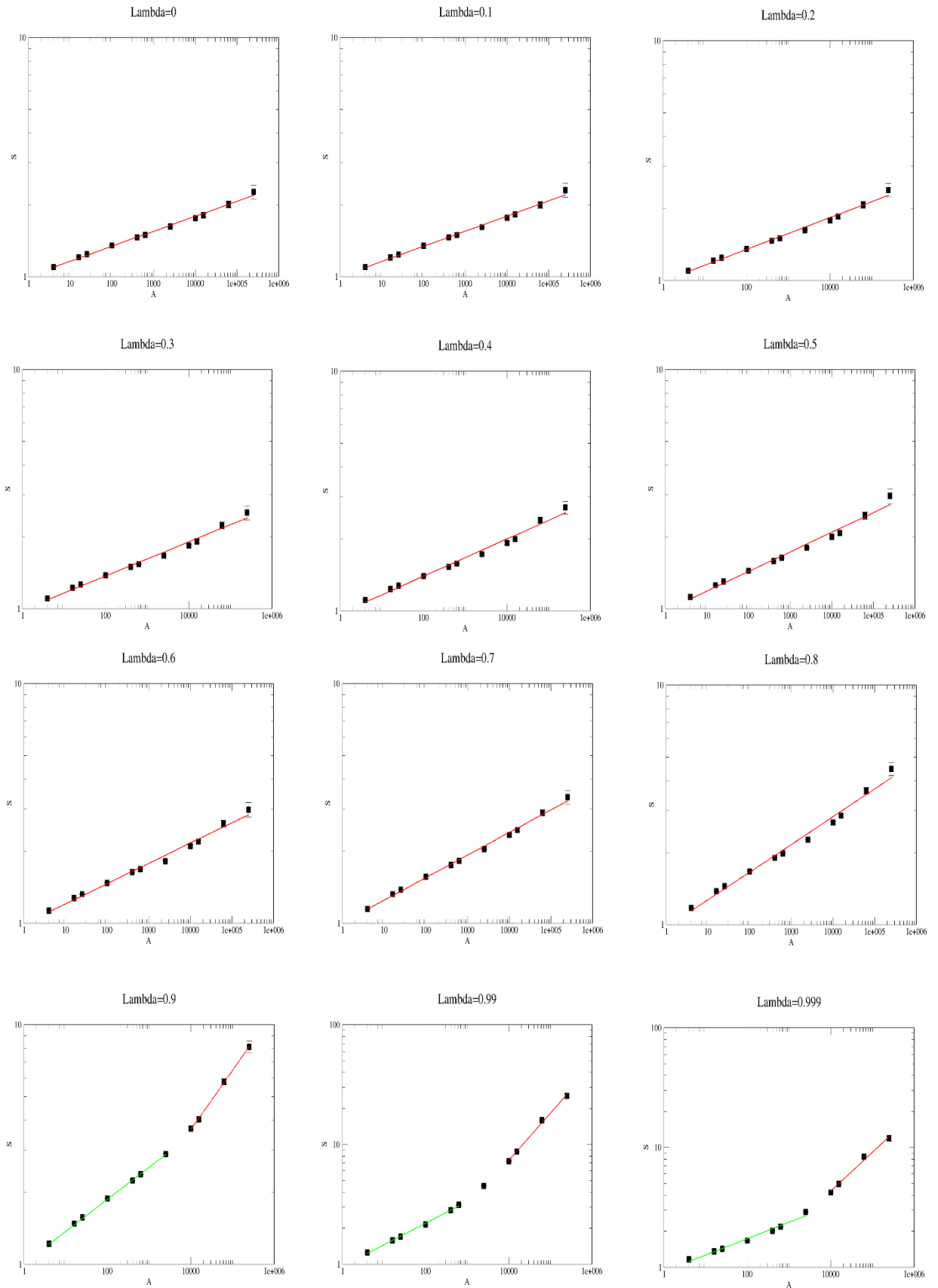


Figura 3.6: Diversidade em função da área para os valores do coeficiente de correlação dos recursos da rede  $\lambda = 0, 0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 0.99$  e  $0.999$ .

Tabela 1: Valores do expoente  $z$  para o regime de potência obtido para os diversos valores do coeficiente de correlação  $\lambda$ .

$\lambda$	$z$
<b>0</b>	$0.0626 \pm 0.0013$
<b>0.1</b>	$0.0636 \pm 0.0016$
<b>0.2</b>	$0.0663 \pm 0.0021$
<b>0.3</b>	$0.0715 \pm 0.0026$
<b>0.4</b>	$0.0778 \pm 0.0029$
<b>0.5</b>	$0.0823 \pm 0.0034$
<b>0.6</b>	$0.0849 \pm 0.0027$
<b>0.7</b>	$0.0943 \pm 0.0018$
<b>0.8</b>	$0.1160 \pm 0.0043$

Tabela 2: Valores do expoente  $z$  para os dois regimes de potência obtidos para os diversos valores do coeficiente de correlação  $\lambda$ .

$\lambda$	$z$ (pequenas áreas)	$z$ (grandes áreas)
<b>0.9</b>	$0.1338 \pm 0.0011$	$0.2477 \pm 0.0041$
<b>0.99</b>	$0.1801 \pm 0.0042$	$0.3954 \pm 0.0167$
<b>0.999</b>	$0.1374 \pm 0.0080$	$0.3273 \pm 0.0228$

Nas figuras 3.7, 3.8, 3.9, 3.10, 3.11, 3.12, 3.13, 3.14, 3.15, 3.16, 3.17 e 3.18, podemos observar o estado final da rede com as espécies sobreviventes, para todos os valores de  $\lambda$  utilizados nas simulações. Como dito anteriormente, ao aumentarmos o grau de correlação da rede, o número de espécies sobreviventes aumenta de forma gradativa, até o valor de  $\lambda = 0.99$ , com a máxima diversidade do sistema alcançada,

com uma posterior queda em  $\lambda = 0.999$ , onde a correlação máxima da rede é alcançada.

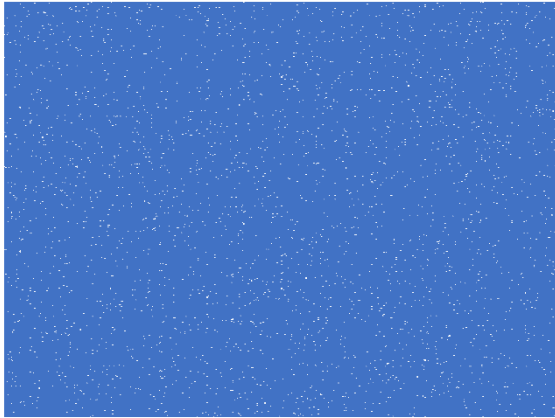


Figura 3.7: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0$

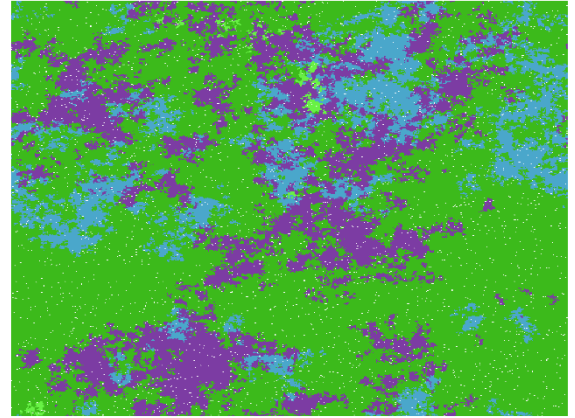


Figura 3.8: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.1$

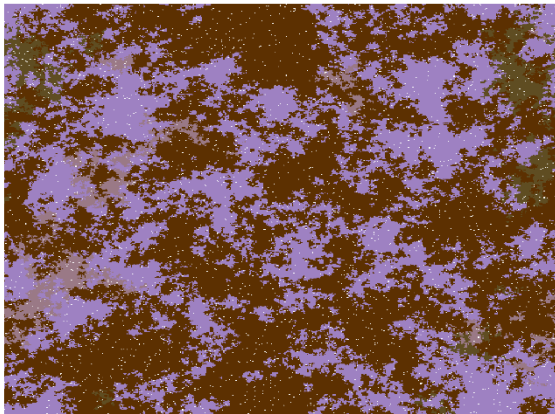


Figura 3.9: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.2$

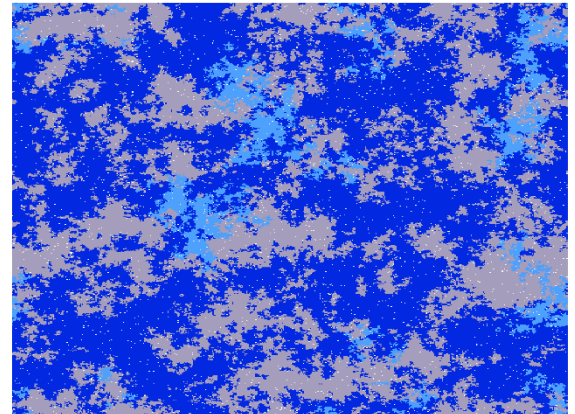


Figura 3.10: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.3$

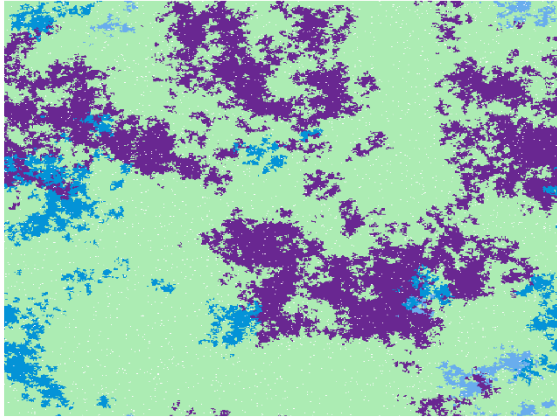


Figura 3.11: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.4$

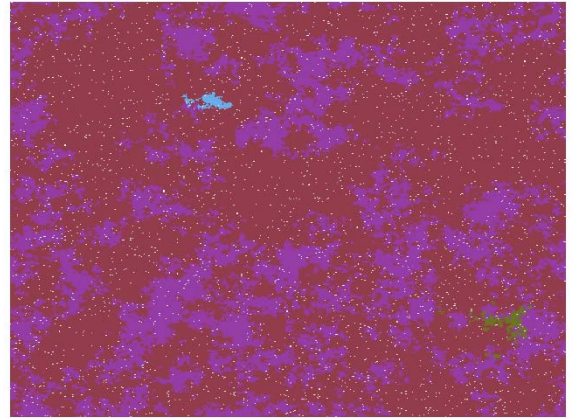


Figura 3.12: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.5$

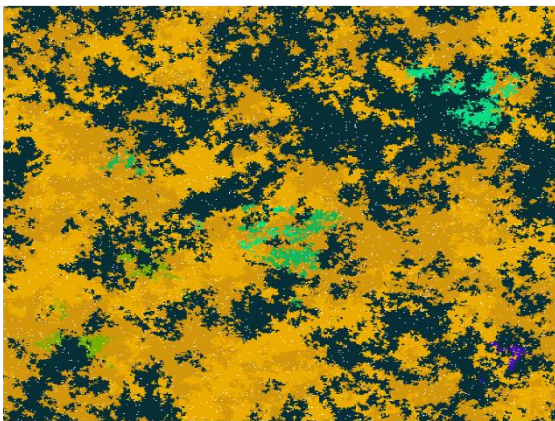


Figura 3.13: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.6$

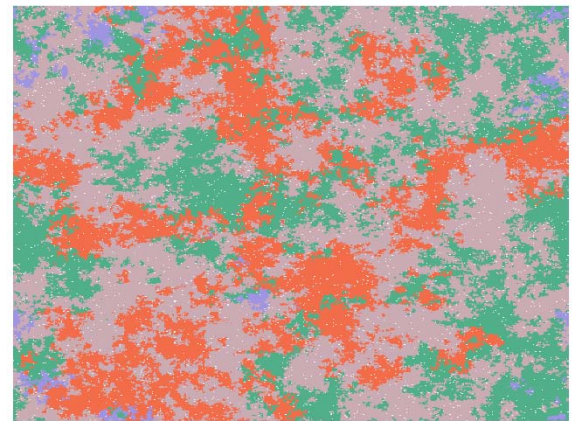


Figura 3.14: Estado final da rede para  
 $\lambda = 0.7$

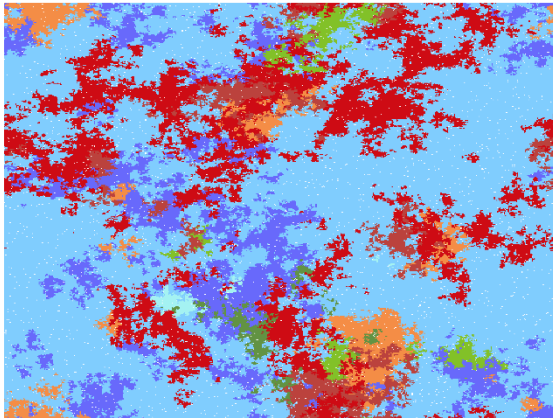


Figura 3.15: Estado final da rede para  $\lambda = 0.8$

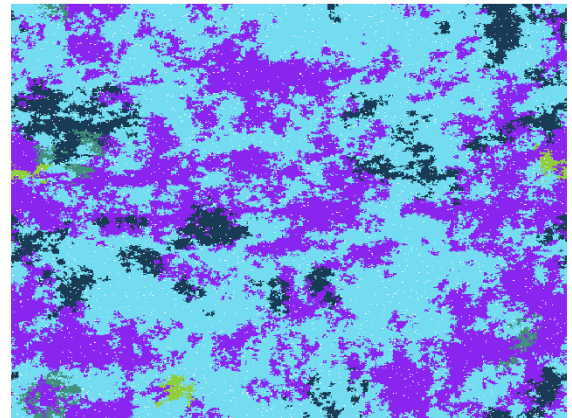


Figura 3.16: Estado final da rede para  $\lambda = 0.9$

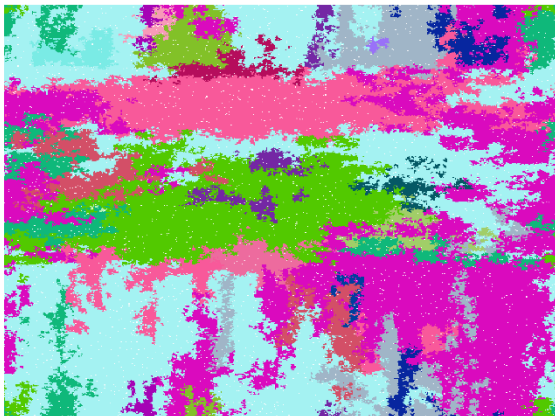


Figura 3.17: Estado final da rede para  $\lambda = 0.99$

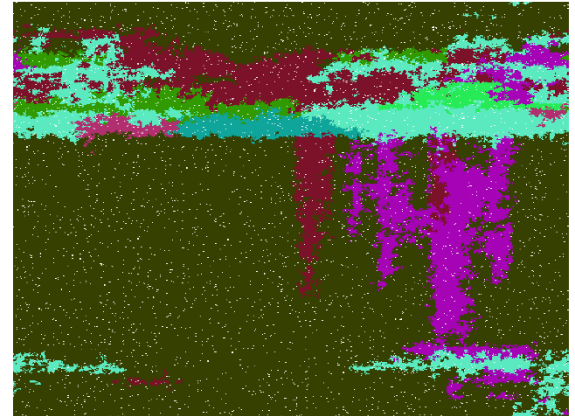


Figura 3.18: Estado final da rede para  $\lambda = 0.999$

Da análise dos resultados, pode-se concluir que a heterogeneidade introduzida no modelo de competição, através da correlação dos recursos distribuídos na rede, favorece a coexistência de um número cada vez maior de espécies, à medida que aumentamos este nível de correlação. Para uma rede homogênea ( $\lambda = 0$ ), observamos poucas espécies presentes na rede, com populações com um grande

número de indivíduos, cenário que vai se alterando com a variação de  $\lambda$ , culminando com um grande número de espécies sobreviventes, com populações com um número mediano de indivíduos. Este fato pode ser melhor observado nas figuras 3.16, 3.17 e 3.18.

## 4 CONCLUSÃO

Neste trabalho, apresentamos dois modelos de interações ecológicas em ambientes correlacionados. Primeiro, analisamos o papel da heterogeneidade, inserido no modelo através da correlação da quantidade de recursos disponíveis na rede para a presa, sobre a dinâmica espaço-temporal de um sistema presa-predador, onde a probabilidade de reprodução da presa é dependente da quantidade de recurso disponível no sítio onde ela se encontra. A correlação dos recursos da rede é feita utilizando uma distribuição gaussiana bivariada. Também analisamos um segundo modelo de predação, no qual a distribuição de recursos disponível para a presa é gerada através de um movimento Browniano fracionário, onde o expoente de Hurst controla a rugosidade do relevo.

Após as simulações em ambos os modelos de predação, as análises foram feitas sobre 50 simulações independentes, em uma rede contendo 262144 sítios. O parâmetro que controlava o nível de correlação dos recursos da rede, no primeiro modelo, era o  $\lambda$ , com o nível de correlação indo desde uma rede completamente descorrelacionada (para  $\lambda = 0$ ), até uma rede completamente correlacionada ( $\lambda = 0.9999$ ). No segundo modelo, o expoente de Hurst  $H$  controlava o nível de correlação dos recursos da rede, onde para  $H < 0.5$ , temos um relevo anticorrelacionado, para  $H = 0.5$  temos um relevo descorrelacionado e, para  $H > 0.5$ , um relevo correlacionado é gerado.

Feitas as análises, comprovamos de forma global que a heterogeneidade, da forma como nós a alocamos no primeiro modelo, favorecia a persistência da coexistência das duas espécies interagentes, presa e predador, para baixos valores de probabilidade de reprodução do predador  $r_p = [0.10, 0.30]$ . Esse cenário se repete para todos os valores do coeficiente de correlação dos recursos da rede utilizados no modelo.

Um diferencial ocorre para o valor do coeficiente de correlação igual a  $\lambda = 0.99$ , onde podemos observar o regime de extinção do predador, com a prevalência da presa, aparecer em algumas simulações para valores relativamente altos da probabilidade de reprodução do predador, fato possível pois a rede torna-se bastante homogênea para esse valor de  $\lambda$ , o que permite que pequenos grupos de presas

escapem do ataque dos predadores, isolando-se na rede, e voltando a colonizá-la após a extinção do seu predador.

No segundo modelo de predação, podemos observar de forma global, que a heterogeneidade alocada no sistema também favorece a persistência da coexistência das duas espécies para baixos valores da probabilidade de reprodução do predador  $r_p = [0.10, 0.30]$ . Para probabilidades intermediárias de reprodução do predador ( $r_p = 0.40$  e  $r_p = 0.50$ ), temos uma área de transição, onde o regime de extinção começa a figurar em algumas das simulações realizadas com o conjunto de parâmetros, sendo o regime dominante para uma alta probabilidade de reprodução da presa  $k_a = 1$ , para, a partir daí ( $r_p \geq 0.60$ ), o regime de extinção das duas espécies passa a prevalecer como regime dominante no conjunto das simulações realizadas. Podemos observar que a região de prevalência do regime de coexistência das duas espécies cresce, conforme aumentamos o valor do expoente de Hurst, atingindo um máximo para  $H = 0.99$ . Para  $H = 0.01$ , com a distribuição dos recursos bem mais heterogênea, temos uma área de prevalência do regime de presa, para baixas probabilidades de reprodução da presa  $k_a = [8, 9]$ , cenário que vai diminuindo conforme aumentamos o valor de  $H$ .

Após as simulações no modelo de competição por recursos, as análises foram feitas sobre 50 simulações independentes, em uma rede contendo 250000 sítios. De forma análoga ao modelo de predação, o parâmetro que controlava o nível de correlação dos recursos da rede era o  $\lambda$ .

Feitas as análises, comprovamos de forma global que a heterogeneidade, da forma como nós a introduzimos no modelo, favorecia a coexistência de um número cada vez maior de espécies no ecossistema, à medida que aumentávamos o grau de correlação dos recursos da rede, e dessa forma, a riqueza em espécies do ambiente era ampliada. Como a competição se dava por recursos limitantes, a correlação dos recursos dava oportunidades as espécies mais aptas a obter estes recursos, fato que é corroborado pelo pequeno número de espécies que sobrevivem no sistema. Como cada sítio da rede apresentava 10 diferentes capacidades (recursos) disponíveis para as espécies competidoras, uma grande diversidade de espécies consegue se adaptar melhor e, por conseguinte, conseguem sobreviver no sistema. Para uma rede totalmente descorrelacionada ( $\lambda = 0$ ), observamos o menor número de espécies



sobreviventes na rede. Observamos um pico no número de espécies sobreviventes na rede para um valor de lambda igual a  $\lambda = 0.99$ .

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- [1] Rosenzweig, M.L. **Species diversity in space and time**. Cambridge University Press, 1995.
- [2] Dawin, Charles. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life**. 1859.
- [3] Wallace, A.R. **On the Law Which has Regulated the Introduction of Species**. 1855.
- [4] Ricklefs, R. E. **A economia da natureza**. Guanabara, 6ª ed. Rio de Janeiro, 2011.
- [5] <https://news.un.org/pt/story/2017/06/158909>. **População Mundial atingiu 7,6 bilhões de habitantes**. Acessado em 14/05/19.
- [6] Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. Artmed, 4ª ed. Porto Alegre, 2007.
- [7] Tilman, D. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, Princeton, N.J., 1982.
- [8] Cain, M.L., Bowman, W.D., Hacker, S.D. **Ecologia**. Artmed, Porto Alegre, 2011.
- [9] Begon, M., Harper, J.L. **Fundamentos em Ecologia**. Artmed, Porto Alegre, 3ª ed. 2010.
- [10] Thompson, J. N. **The evolution of species interactions**. Science, 284, 1999.
- [11] <http://ispn4ecologia.blogspot.com/2014/11/interrelaciones-poblacionales.html>. Acessado em 15/05/2019.
- [12] <https://sobiologia-2012.blogspot.com/p/relacoes-ecologicas.html>. Acessado dia 22/07/2017.
- [13] Huffaker, C.B. **Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations**. Hilgardia, Vol. 27, nº 14, 1958.
- [14] <https://elhocino-adra.blogspot.com.br/las-naranjas-de-huffaker.html>. Acessado em 22/07/2017.
- [15] <http://1.bp.blogspot.com/> . Acessado em 17/07/2017.
- [16] Disponível em [www.ecologia.ib.usp.br](http://www.ecologia.ib.usp.br). Acesso em 08/02/2015.
- [17] Paine, R. T. **Food web complexity and species diversity**. *American Naturalist*, 100, 65–75, 1966.
- [18] Namba, T. Hashimoto, C. **Dispersal-mediated coexistence of competing species**. *Theoretical Population Biology*. Vol.66(1), pp.53-70, 2004

- [19] Abrams, P. A. **Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems?** Ecology. Vol.80(2), pp.608-621, 1999
- [20] Hunter, M. D., Varley, G. C., and Gradwell, G. R. **Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: A classic study revisited.** Ecology, 94, 9176-9181, 1997.
- [21] Jain S, Krishna S. **Large extinctions in an evolutionary model: The role of innovation and keystone species.** Proceedings of the National Academy of Sciences 99: 2055–2060, 2002.
- [22] Levi, T., Kilpatrick, A. M., Mangel, M., Wilmers, C. C. **Deer, predators, and the emergence of Lyme disease.** Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012.
- [23] Guariento, R.D. **O papel do comportamento na ocorrência de cascatas tróficas.** Oecologia Brasiliensis, 11: 590-60, 2007.
- [24] Knight, T. M., McCoy, M. W., Chase, J. M., McCoy, K. A. & Holt, R. D. **Trophic cascades across ecosystems.** Nature, 437, 03962, 2005.
- [25] Skinner, M. P. **The elk situation.** J. Mammal., 9 (1928), pp. 309–317
- [26] Rush, W. M. **The Northern Yellowstone Elk Study.** Montana Fish and Game Commission, Helena (1932).
- [27] Cook, R. S. **Ecological Issues on Reintroducing Wolves into Yellowstone National Park.** Denver (CO): National Park Service. NPS/NRYELL/ NRS-93/22.
- [28] Smith, D. W., Peterson, R. O., Houston, D. B. **Yellowstone after wolves.** BioScience, 53: 330 – 340, 2003.
- [29] <http://fastfoodcultural.com.br/lobos-de-yellowstone>. Acesso em 15/07/2017.
- [30] Terborgh, J., K. Feeley, M. Silman, P. Nunez and B. Balukjian. **Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands.** Journal of Ecology, 94 (2): 253-263, 2006.
- [31] Murray, J. D. **Mathematical Biology: An introduction.** Springer, 3<sup>a</sup> ed. New York, 2002.
- [32] Leonardo Fibonacci. **Liber Abaci.** L.E. Sigler, 1202.
- [33] Malthus, T. **An essay on the principle of population.** Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard. London, 1798.
- [34] Verhulst, P. F. **Notice sur la loi que la population poursuit dans son accroissement.** *Correspondance mathématique et physique*, 10:113-121, 1838.

- [35] Magalhães, M. L. A., Leite, N. M. G. **Equações diferenciais aplicadas à dinâmica populacional**. Congresso de Matemática Aplicada e Computacional, CMAC, Nordeste2012.
- [36] ] Lotka, A. J. **Undamped oscillations derived from the law of mass action**, 1920.
- [37] Volterra, V. **Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi**," *Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei* 2: 31–113.
- [38] Ancona, U. **Trattato di zoologia**, 1973
- [39] Takeuchi, Y., Du, N. H., Hieu, N. T. and Sato, K. **Evolution of predator–prey systems described by a Lotka–Volterra equation under random environment**. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 323: 938 – 957, 2006.
- [40] He, Q., Tauber, U. C. and Zia, R. K. P. **On the relationship between cyclic and hierarchical three-species predator-prey systems and the two-species Lotka–Volterra model**. *The European Physical Journal B*, 85: 141, 2012.
- [41] Al Noufaeya, K. S., Marchant, T. R., Edwards, M. P. **The diffusive Lotka–Volterra predator–prey system with delay**. *Mathematical Biosciences*, 270: 30–40, 2015.
- [42] Tilman, D. & Kareiva, P. **Spatial Ecology: The role of space in population dynamics and interspecific interactions**. Princeton University Press, New Jersey, 1997.
- [43] Dubey, B. A. **Prey-predator model with a reserved area**. *Nonlinear Analysis: Modelling and Control*. Vol 12, N° 4, 479 – 494, 2007.
- [44] Cardozo, G. O. **Dinâmica de Populações em Autômatos Celulares**. Tese de Doutorado, USP, São Carlos, 2006.
- [45] Bastos, R. R. **Autômatos Celulares e suas Aplicações no Meio Ambiente**. Dissertação de Mestrado, UFPEL, Pelotas, 2011.
- [46] Morita, S. Tainaka, K. **Umdamped Oscillations in Prey-predator Models on a Finite Size Lattice**. *Population Ecology*, 48:99 – 105, 2006.
- [47] Lee, S.H. **Effects of the heterogeneous landscape on a predator- prey system**. *Physica A*, 389: 259 – 264, 2010.
- [48] Chave, J. **Neutral theory and community ecology**. *Ecology Letters*, 7: 241 – 253, 2004.
- [49] With, K. A. **The Application of Neutral Landscape Models in Conservation Biology**. *Conservation Biology*, 11: 1069, 1997.

- [50] Droz, M., Pekalski, A. **Coexistence in a predator-prey system**. Physical Review E, Volume 63, 051909, 2001.
- [51] Yoshida, T., Jones, L. E., Ellner, S. P., Fussmann, G. F. & Hairston Jr, N. G. **Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator–prey system**. Letters to Nature, 424, 2003.
- [52] Boccara, N., Roblin, O., & Roger, M. **Automata network predator-prey model with pursuit and evasion**. Physical Review E, 50, 4531, 1994.
- [53] Rozenfeld, A. F., Albano, E. V. **Study of a lattice-gas model for a predator-prey system**. Physica A, Volume 266, 322 – 329, 1999.
- [54] Lipowski, A., Lipowska, D. **Nonequilibrium phase transition in a lattice prey–predator system**. Physica A, Volume 276, 456 – 464, 2000.
- [55] Lee, S-H. **Effects of the probability of a predator catching prey on predator-prey system stability**. Journal of Asia-Pacific entomology, 14, 159 – 162, 2011.
- [56] Wang, X., He, M., Kang, Y. **A computational predator-prey model, persuit-evasion behavior based on diferente range of vision**. Physica A, 301, 664 – 672, 2012.
- [57] Tveraa, T., Stien, A., Brøseth, H. & Yoccoz, N. G. **The role of predation and food limitation on claims for compensation, reindeer demography and population dynamics**. Journal of Applied Ecology, 51, 1264–1272, 2014.
- [58] Molina, M. M., Moreno-Armendáriz, M. A., Mora, J. C. S. T. **Analyzing the spatial dynamics of a prey-predator lattice model with social behavior**. Ecological Complexity, 22, 192 – 202, 2015.
- [59] Gauzens, B., Legendre, S., Lazzaro, X. and Lacroix, G. **Intermediate predation pressure leads to maximal complexity in food webs**. Oikos, 125: 595–603, 2016.
- [60] Mbava, W., Mugisha, J. Y. T., Gonsalves, J .W. **Prey, predator and super-predator model with disease in the super-predator**. Applied Mathematics and Computation, 297, 92 – 114, 2017.
- [61] Qamar, D. **Complexity and chaos control in a discrete-time prey-predator model**. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 49, 113 – 134, 2017.
- [62] Monod, J. **The growth of bacterial cultures**. Annual Review of Microbiology, 3: 371 – 394, 1949.
- [63] Silva, R. J. **Modelagem de um sistema presa-predador em ambientes heterogêneos**. Dissertação de Mestrado, 2014, UFRPE.

- [64] Keddy P.A. (2001) **Competition**, 2nd ed. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer.
- [65] Tilman, D. **Resource competition and community structure**. Princeton University Press, Princeton, N. J. 1982.
- [66] Gause, G. F. **The Struggle for existence**. Williams & Wilkins, Baltimore (reprinted 1964 by Hafner, New York). 1934.
- [67] Hardin, G. **The competitive exclusion principle**. *Science* 131, 1292 – 1297, 1960.
- [68] Armstrong, R. A., McGehee, R. **Competitive exclusion**. *American Naturalist*, 115, 151 – 170, 1980.
- [69] Grover, J. P. **Resource competition**. Chapman & Hall, London, 1997.
- [70] Lotka, A. J. **Elements of Physical Biology**. Waverly Press, Dover, New York, 1925.
- [71] Volterra, V. **Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically**. *Nature*, 118:558-560, 1926.
- [72] Tansley, A.G. **On competition between Galium sylvestre Poll. (G. asperum Schreb.) on different types of soil**. *Journal of Ecology*, 5, 173-179, 1917.
- [73] Wilson, S. D. and D. Tilman. **Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization**. *Ecology*, 74: 599 – 611, 1993.
- [74] Naeem S. **Patterns of the distribution and abundance of competing species when resources are heterogeneous**. *Ecology*, 71(4), 1422 – 1429, 1990.
- [75] Tilman, D. **Competition and biodiversity in spatially structured habitats**. *Ecology*, 75, 2 – 16, 1994.
- [76] Chesson, P. L. **Environmental variation and the coexistence of species**. *Community Ecology*, 240 – 256, 1986.
- [77] Xue, L. **Pattern formation in a predator-prey model with spatial effect**. *Physica A*, 391, 5987 – 5996, 2012.
- [78] Souza Júnior, M. B., Ferreira, F. F., de OLIVEIRA, V. M. **Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition**. *Physica A*, 393, 312-319, 2014.
- [79] ] Dunham, A. E. **An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus***. *Ecological monographs*, 50, 309 – 330, 1980.

- [80] Vitousek, P. M. **Biological Invasions and Ecosystem Processes: Towards an Integration of Population Biology and Ecosystem Studies**. *Ecosystem Management*, 183-191, 1990.
- [81] Tilman, D. **The importance of the mechanisms of interspecific competition**. *American Naturalist*, 129, 769 – 774, 1987.
- [82] Camargo-Gamboa, G., Huerta-Quintanilla, R., Rodríguez-Achach, M. **Ecological competition and the role of an apex predator**. *Physica A* 389, 4075 – 4080, 2010.
- [83] ] Wendykier, J., Lipowski, A., Luis Ferreira, A. **Coexistence and critical behavior in a Lattice model of competing species**. *Physical Review E*, 83, 031904, 2011.
- [84] Reichenbach, T., Mobilia, M. and Frey, E. **Noise and correlations in a spatial population model with cyclic competition**. *Physical Review Letters*, 99, 238105, 2007.
- [85] Karonen, I. **Stable trimorphic coexistence in a lattice model of spatial competition with two site types**. *Journal of Theoretical Biology*, 295, 77–85, 2012.
- [86] Terborgh, J. W. **Toward a trophic theory of species diversity**. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112 (37), 11415-11422, 2015.
- [87] Chesson, P. L., Warner, R. W. **Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems**. *American Naturalist*, 117, 923-943, 1981.
- [88] Menge, B. A., Sutherland, J. P. **Species diversity gradients: Synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity**. *American Naturalist*, 110 (973), 351-369, 1976.
- [89] Chesson, P., Kuang, J. J. **The interaction between predation and competition**. *Nature*, 456 (7219), 235-238, 2008.
- [90] Watson, H. C. **Cybele Britannica, or British plants and their geographical relations**. Longman and Company, London, United Kingdom, 1859.
- [91] Ladle, R. J., Whittaker, R. J. **Conservation Biogeography**. Wiley-Blackwell, ed. 1, 2011.
- [92] Arrhenius, O. **Species and area**. *Journal of Ecology*, 9, 95-99, 1921.
- [93] Tjorve, E., Tjorve, K. M. C., Sizingová, E., Sizing, A. L. **Great theories of species in space and why they were forgotten: the beginnings of a spacial ecology and the Nordic early 20th-century botanists**. *Journal of Biogeography*, 45, 530-540, 2018.

- [94] Lomolino, M. V. **The species-area relationship: new challenges for and old pattern.** Progress in physical geography, 25: 1-21, 2001.
- [95] Losos, J. B., Schluter, D. **Analysis of an evolutionary species–area relationship.** Nature, 408: 847-850, 2000.
- [96] Chisholm, R. A., Lim, F., Yeoh, Y. S., Seah, W. W., Condit, R., Rosindell, J. **Species-area relationships and biodiversity loss in fragmented landscapes.** Ecology Letters, 21, 804-813, 2018.
- [97] Connor, E. F., McCoy, E. D. **The statistics and biology of the species-area relationship.** American Naturalist, 113: 791-833, 1979.
- [98] Harte, J., Kinzig, A., Green, J. **Self-similarity in the distribution and abundance of species.** Science, 284, 334-336, 1999.
- [99] BARNESLEY, M. F. et al. **The Science of Fractal Images.** [S.I.]: Springer-Verlag, 1988.
- [100] Henriques, M.V. C. **Ondaletas e Movimento Browniano Fracionário: Aplicação à caracterização de poços de petróleo.** Dissertação de Mestrado, UFRN, 2008.
- [101] Einstein, A. **Investigations on the Theory of the Brownian Movement.** Dover Publications, New York, 1956.
- [102] CHIPPERFIELD, J. D.; DYTHAM, C.; HOVESTADT, T. **An updated algorithm for the generation of neutral landscapes by spectral synthesis.** PloS one, Public Library of Science, v. 6, 2011.
- [103] KING, A. W. et al. **Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of lacunarity thresholds.** Landscape Ecology, Springer, v. 14, n. 1, p. 73–82, 1999.
- [104] CAMPOS, P. R. et al. **Effect of landscape structure on species diversity.** 2013.