

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

Sara Lucia Castillo Daza

**Modelagem Computacional de Ecossistemas com Competição
por Recursos e Evolução em Ambientes Heterogêneos.**

Recife - PE

20 de Fevereiro de 2020



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

Sara Lucia Castillo Daza

**Modelagem Computacional de Ecossistemas com Competição por Recursos e Evolução
em Ambientes Heterogêneos.**

Tese julgada adequada para a obtenção do título
de Doutora em Biometria e Estatística Apli-
cada, defendida e aprovada por unanimidade em
20/02/2020 pela Comissão Examinadora.

**Área de concentração: Biometria e Es-
tatística Aplicada**

Orientadora: Profa. Dra Viviane Moraes de Oliveira

Coorientador: Prof. Dr. Anderson Luiz da Rocha e Barbosa

Recife - PE

20 de fevereiro de 2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

C352m Daza, Sara Lucia
Modelagem Computacional de Ecossistemas com Competição por Recursos e Evolução em Ambientes Heterogêneos
/ Sara Lucia Daza. - 2020.
125 f.

Orientadora: Viviane Moraes de Oliveira.
Coorientador: Anderson Luiz da Rocha e Barbosa.
Inclui referências e apêndice(s).

Tese (Doutorado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biometria e Estatística Aplicada, Recife, 2020.

1. Evolução. 2. diversidade. 3. competição. 4. heterogeneidade. 5. exponencial esticada. I. Oliveira, Viviane Moraes de, orient. II. Barbosa, Anderson Luiz da Rocha e, coorient. III. Título

CDD 519.5

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

**Modelagem Computacional de Ecossistemas com Competição por Recursos e Evolução
em Ambientes Heterogêneos.**

Sara Lucia Castillo Daza

Tese julgada adequada para a obtenção do título
de Doutora em Biometria e Estatística Apli-
cada, defendida e aprovada por unanimidade em
20/02/2020 pela Comissão Examinadora.

Orientadora:

Profa. Dra Viviane Moraes de Oliveira
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Coorientador:

Prof. Dr. Anderson Luiz da Rocha e Barbosa
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Jorge Gabriel Gomes de Souza Ramos
Universidade Federal da Paraíba - DF

Prof. Dr. Pedro Hugo de Figueiredo
Universidade Federal Rural de Pernambuco - DF

Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza
Universidade Federal Rural de Pernambuco - DB

Prof. Dr. Adauto José Ferreira de Souza
Universidade Federal Rural de Pernambuco - DF

Dedico este trabalho a meus queridos avós Antonio e Ana porque eles me ensinaram que diante qualquer adversidade você tem que se levantar e continuar na frente sem desistir.

Agradecimentos

Agradeço a Deus por me permitir chegar até onde estou e me dar essa força interna para continuar em frente. Ao amor da minha vida David Avellaneda por seu amor, paciência, por me ajudar quando as coisas não saía como esperava e por sua companhia nesta caminhada. À minha família e à família de meu namorado que mesmo estando longe, sempre acreditaram em mim e me brindaram alguma palavra de alento em tempos de tensão. Também quero agradecer a minhas primas Lorena e Gyna porque mais que primas são minhas grandes amigas que me enviaram sempre a melhor energia e torceram por mim.

Quero agradecer especialmente a minha orientadora a professora Viviane Moraes de Oliveira porque além de ser uma grande profissional que admiro muito é uma grande pessoa que se interessa pelo bem-estar de seus orientandos. Agradeço a ela e também ao meu coorientador o professor Anderson Luiz da Rocha e Barbosa pela paciência, dedicação e me orientar no desenvolvimento e finalização deste trabalho. Aos professores da pós-graduação em Biometria e Estatística Aplicada pelos conhecimentos transmitidos e pela colaboração na condução dos trabalhos dentro e fora da aula. Ao secretário e demais servidores pela disponibilidade e pelo suporte dado sempre que foi necessário. Aos colegas e amigos conhecidos durante o percurso do Doutorado, aos amigos que ganhei na minha estadia no Brasil e os amigos colombianos, pelos momentos compartilhados, risadas, ensinanças e a torcida.

À agência de fomento para a formação pessoal de nível superior no Brasil, CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pelo auxílio de bolsa de estudo concedida que em meu caso por ser estrangeira foi indispensável para minha permanência no país, facilidade de estudo e suporte financeiro a esta pesquisa.

*“A lei da mente é implacável.
O que você pensa, você cria;
O que você sente, você atrai;
O que você acredita
Torna-se realidade”*

Buda.

Resumo

Nesta tese estudamos um modelo de ecossistema com estrutura espacial em que as espécies competem por recursos e evoluem em um ambiente heterogêneo. A heterogeneidade ambiental é introduzida através da atribuição de recursos, que são distribuídos na rede por meio de um relevo fractal gerado através da simulação do movimento Browniano fracionário. Dessa forma, a rugosidade do relevo é controlada por meio do expoente de Hurst, H . Cada espécie é caracterizada por um conjunto de constantes de meia-saturação, que definem a eficiência da espécie no uso de cada recurso. Apenas uma espécie é introduzida inicialmente no sistema, e novas espécies são geradas a partir de mutações que ocorrem com probabilidade ν . O conjunto de constantes de meia-saturação que caracteriza a espécie mutante é obtido a partir do conjunto da espécie ancestral, em que uma das constantes é modificada e obtida através de uma distribuição normal em que o valor médio é igual ao da espécie ancestral e três valores diferentes para a variância são estudados. Na primeira parte do trabalho, estudamos o comportamento de padrões de diversidade apresentados pelo sistema. Observamos que a diversidade média apresentou um valor mais baixo para $H = 0.01$ (relevo muito rugoso) para o caso em que a probabilidade de mutação das espécies é mais baixa. Verificamos, também, que a relação espécie-área apresenta dois regimes em lei de potência em que $S \sim A^z$, onde os expoentes obtidos para áreas grandes são maiores que os obtidos para áreas pequenas. Também investigamos a relação entre o número médio de espécies e o expoente de Hurst, H . Para o valor de probabilidade de mutação mais alto, notamos que um valor mais alto de variância da distribuição das constantes de meia-saturação leva a uma menor diversidade. Já para o caso em que a probabilidade de mutação é menor, observamos um crescimento do número médio de espécies com H , e uma menor diversidade para o caso em que a variância da distribuição das constantes de meia-saturação é menor. Na segunda parte do trabalho fizemos um estudo mais estatístico, onde analisamos o comportamento

da distribuição das flutuações da evolução temporal da diversidade. Também estudamos a relação entre a diversidade e diferentes valores de probabilidade de mutação. Vimos que a distribuição exponencial esticada forneceu um bom ajuste do comportamento de distribuições de cauda pesada, como foram as distribuições dos histogramas de incrementos da diversidade. Encontramos um expoente de ajuste $\beta \approx 1$ indicando que o sistema possui memória para probabilidades de mutação baixas, e um expoente $\beta = 2$ para probabilidade de mutação mais altas, do qual inferimos que o sistema se comporta como um processo de Markov. Observamos, também uma mudança de comportamento na relação entre o expoente β e a probabilidade de mutação ν . Para valores de probabilidade de mutação baixos esta relação segue uma lei de potência. Para probabilidades de mutação altas β torna-se independente de ν . Percebemos que a mudança da flutuação na diversidade só depende da probabilidade de mutação.

Palavras-chave: Evolução, diversidade, competição, heterogeneidade, exponencial esticada.

Abstract

In this thesis we study an ecosystem model with a spatial structure in which species compete for resources and evolve in a heterogeneous environment. Environmental heterogeneity is introduced through the allocation of resources, which are distributed on the network through a fractal landscape generated through the simulation of the fractional Brownian movement. Thus, the roughness of the landscape is controlled by Hurst's exponent, H . Each species is characterized by a set of half-saturation constants, which define the efficiency of the species in the use of each resource. Only one species is initially introduced into the system, and new species are generated from mutations that occur with probability ν . The set of half-saturation constants that characterize the mutant species is obtained from the set of the ancestral species, in which one of the constants is modified and obtained through a normal distribution in which the mean is equal to that of the ancestral species and three different values for the variance are studied. In the first part of the work, we studied the behavior of diversity patterns presented by the system. We observed that the mean diversity presented a lower value for $H = 0.01$ (very rough landscape) for the case in which the probability of mutation of the species is lower. We also verify that the species-area relationship has two power law regimes in which $S \sim A^z$, where the exponents obtained for large areas are greater than those obtained for small areas. We also investigated the relationship between the mean number of species and the Hurst exponent, H . For the highest mutation probability value, we note that a higher value of variance in the distribution of the half-saturation constants leads to less diversity. For the case in which the probability of mutation is lower, we observed an increase in the average number of species with H , and less diversity for the case in which the variance of the distribution of the half-saturation constants is smaller. In the second part of the work we did a more statistical study, where we analyzed the behavior of the distribution of the fluctuations in the temporal evolution of diversity.

We also studied the relationship between diversity and different mutation probability values. We saw that the stretched exponential distribution provided a good fit of the behavior of heavy tail distributions, as were the distributions of the histograms of increments of diversity. We find an adjustment exponent $\beta \approx 1$ indicating that the system has memory for low mutation probabilities, and an exponent $\beta = 2$ for higher mutation probabilities, from which we infer that the system behaves like a Markov process. We also noticed a behavior change in the relationship between the β exponent and the ν mutation probability. For low mutation probability values this relationship follows a power law. For high mutation probabilities, β becomes independent of ν . We realized that changing the fluctuation in diversity only depends on the probability of mutation.

Keywords:: Evolution, diversity, competition, heterogeneity, stretched exponential.

Lista de Figuras

Figura 1	Teoria evolutiva baseada na descendência com modificação.	4
Figura 2	Trade-off no ciclo de vida das plantas	9
Figura 3	Rede de tamanho $N = 64$	12
Figura 4	Relevos obtidos através do método de sínteses espectral.	14
Figura 5	Representação da vizinhança de um sítio na rede.	16
Figura 6	Representação do processo de mutação no modelo.	16
Figura 7	Fluxograma da dinâmica do modelo computacional.	17
Figura 8	Valores dos parâmetros utilizados nas simulações.	18
Figura 9	Evolução temporal do número médio de espécies para cada valor do parâmetro H	20
Figura 10	Evolução temporal do número médio de espécies com seu respectivo desvio padrão para $\nu = 0.001$	21
Figura 11	Evolução temporal do número médio de espécies com seu respectivo desvio padrão para $\nu = 0.0001$	22
Figura 12	Evolução temporal do número médio de espécies para diferentes valores H , com probabilidade de mutação $\nu = 0.0001$	23
Figura 13	Distribuição das constantes de meia-saturação K_{jl} das espécies, para o caso em que a probabilidade de mutação $\nu = 0.0001$	24
Figura 14	Relação espécie-área nos cinco continentes para três espécies diferentes de vertebrados.	26
Figura 15	Definição da área para a contagem da diversidade média na rede de tamanho $N = 16384$	27
Figura 16	Relação espécies-área para cada nível de heterogenidade H e variância var	28

Figura 17	Relação espécies-área para $H = 0.01$	30
Figura 18	Relação espécies-área para $H = 0.5$	31
Figura 19	Relação espécies-área para $H = 0.99$	32
Figura 20	Relação espécies-área para $H = 0.99999$	33
Figura 21	Número médio do expoente z em função da probabilidade de mutação ν	34
Figura 22	Distribuição de abundância das espécies, quando $\nu = 0.001$	35
Figura 23	Distribuição de abundância das espécies, quando $\nu = 0.0001$	36
Figura 24	Relação da diversidade e o grau de correlação da distribuição dos recursos H	38
Figura 25	Procedimento para a construção dos histogramas da diversidade.	45
Figura 26	Histograma dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 64 \times 64$, probabilidade de mutação $\nu = 1 \times 10^{-3}$ e variância $var = 0.001$	46
Figura 27	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, $H = 0.01$, $var = 0.001$ e valores diferentes probabilidade de mutação ν	47
Figura 28	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, $H = 0.5$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν	47
Figura 29	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, $H = 0.01$, $var = 0.1$ e valores diferentes probabilidade de mutação ν	48
Figura 30	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, $H = 0.5$, $var = 0.1$ e valores diferentes probabilidade de mutação ν	48
Figura 31	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, $H = 0.01$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν	49
Figura 32	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, $H = 0.5$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν	50
Figura 33	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, $H = 0.01$, $var = 0.1$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν	51

Figura 34	Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, $H = 0.5$, $var = 0.1$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν	52
Figura 35	Relação do expoente β do ajuste e os diferentes valores de probabilidade de mutação ν usados na rede de tamanho $N = 256 \times 256$	54
Figura 36	$\tilde{S}$ em função da probabilidade de mutação ν , para cada tamanho de rede $N = L \times L$ geradas.	56
Figura 37	Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$ e $var = 0.001$	57
Figura 38	Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$, $var = 0.001$	58
Figura 39	Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.001$	59
Figura 40	Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.001$	60
Figura 41	Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$ e $var = 0.1$	61
Figura 42	Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$, $var = 0.1$	62
Figura 43	Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.1$	63
Figura 44	Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.1$	64
Figura 45	Tamanho médio da população das espécies em função da probabilidade de mutação ν	65
Figura 46	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$	77
Figura 47	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$	78
Figura 48	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$	79
Figura 49	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$	80
Figura 50	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$	81

Figura 51	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$	82
Figura 52	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$	83
Figura 53	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$	84
Figura 54	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$	85
Figura 55	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$	86
Figura 56	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$	87
Figura 57	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$	88
Figura 58	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$	89
Figura 59	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$	90
Figura 60	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$	91
Figura 61	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$	92
Figura 62	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$	93
Figura 63	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$	94
Figura 64	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$	95
Figura 65	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$	96
Figura 66	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$	97
Figura 67	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$	98

Figura 68	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$	99
Figura 69	Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$	100

Lista de Tabelas

Tabela 1	Tipos de mutações	6
Tabela 2	Valores do expoente z da relação espécie-área.	29

Sumário

1	Introdução	2
1.1	Objetivo da Tese	11
1.2	Estrutura da Tese	11
2	Modelo de Ecossistema	12
2.1	Modelo	12
2.2	Resultados	17
2.2.1	Evolução Temporal da Diversidade	19
2.2.2	Relação Espécie-Área	25
2.2.3	Distribuição de Abundância	34
3	Análise Estatística da Evolução Temporal da Diversidade de Espécies	40
3.1	Histogramas dos Incrementos da Diversidade	44
3.2	Diversidade de Espécies em Função da Probabilidade de Mutação	54
4	Conclusões e Perspectivas	66
	Referências Bibliográficas	70
A		76
A.1	Evolução temporal das espécies na rede.	76

CAPÍTULO 1

Introdução

A evolução pode ser definida como modificações que acontecem de maneira progressiva num determinado sistema até chegar a um estado final. Mas também, o significado varia dependendo do contexto em que esteja sendo abordado e das implicações que traz. Neste trabalho o enfoque de evolução é dado no sentido biológico e ecológico.

A evolução foi um tema de muita controvérsia em meados do séculos XIX e XX, devido a existência de diferentes formas de pensar e acreditar acerca da origem das espécies. Diversos precursores definiam a evolução como um processo transformista e o mais conhecido entre eles era o naturalista francês Jean-Baptiste de Lamarck, que argumentava que as espécies mudavam ao longo do tempo em outras espécies, e tinha como pressuposto que as linhagens de espécies persistiam indefinidamente, mudando de uma forma para outra no seu sistema, além disso, as linhagens não se ramificavam nem se extinguíam [1]. Para Lamarck a explicação de dita transformação era dada por dois mecanismos, uma força interna do organismo que levava a produzir uma prole levemente diferente, e a herança de caracteres adquiridos, que dependiam das mudanças do ambiente que alteram as necessidade do organismo [1].

Outras teorias evolutivas existiram antes de Lamarck, mas sempre faltavam evidências que corroboraram estas ideias, até que surgiu a teoria de Charles Darwin, que ajudou a entender a origem e evolução das espécies, pois seus estudos eram apoiados por observações de espécies de aves nas ilhas Galápagos, dando passo a sua teoria de seleção natural, exposta em sua obra “Origem das Espécies por Meio da Seleção Natural” publicado pela primeira vez em 1859 [2]. Na obra, argumentava que as espécies da terra são geradas a partir de um ancestral comum, e

apresentam modificações dadas pela seleção natural¹ [3]. Russel Wallace foi outro pioneiro na teoria da seleção natural, cujas investigações foram baseadas na coleta de espécies biológicas na América do Sul e no arquipélago Malaio [5], seus estudos impulsionaram a Darwin para levar a cabo a publicação de sua obra. No entanto, estas teorias careciam de informação ao explicar como certas características adquiridas da seleção natural eram transmitidas ao longo de gerações. Teorias de hereditariedade expostas por Gregor Mendel, e estudos de base molecular permitiram uma melhor compreensão da natureza da mutação e variação gênica [3, 5]. Além disso, o descobrimento da molécula do DNA no final da década de 1860 pelo químico suíço Friedrich Miescher, primeiro em identificá-la dentro dos núcleos dos glóbulos brancos humanos e que chamou de “nucleína” [6, 7], deu passo para nas décadas seguintes James Watson and Francis Crick em colaboração com outros cientistas formularem a descrição da estrutura complexa dupla-helicoidal da molécula do DNA, composta por grupos alternados de fosfato e açúcar, e cujas hélices são mantidas juntas por ligações de hidrogênio entre pares de bases orgânicas: Adenina com Timina e Guanina com Citosina [6, 8, 9]. O fato de conhecer o DNA e sua composição possibilitou a compreensão do mecanismo de transmissão de informação gênica e de doenças hereditárias [8].

Com os últimos aportes foi possível plantear o que se conhece como síntese evolutiva [5], que envolve os seguintes princípios fundamentais:

- Populações contêm variações genéticas que surgem através da mutação ao acaso (não dirigida adaptativamente) e recombinação [1, 3].
- As populações evoluem por modificações nas frequências gênicas trazidas pela deriva genética² [1], fluxo gênico³ e pela seleção natural.
- Variantes genéticas adaptativas apresentam pequenos efeitos fenotípicos individuais, sendo estes graduais.

¹Reprodução diferencial de genótipos de uma população biológica, onde as condições do ambiente lhes favorecem ou dificultam [3, 4].

²Mudança ao azar nas frequências gênicas de uma população [1, 4].

³Entrada de novos genes desde outras populações [4].

- A diversificação é dada pela especiação⁴, que ocasiona evolução gradual do isolamento reprodutivo entre populações [1, 10].
- Esses processos, continuados por tempo suficientemente longo, geram mudanças de tal magnitude que facultam a designação de níveis taxonômicos superiores (gêneros, famílias, etc).

Existiam outras teorias evolutivas que também se fundamentavam no fato da descendência com modificações, denominadas microevolução e macroevolução. A microevolução é basicamente aquelas mudanças que se apresentam de uma geração a outra [3]. A macroevolução é a variação que se dá em períodos longos de tempo, na que novas formas de vida surgem de linhagens antigas [3]. A Figura 1 mostra de maneira ilustrativa as ideias de evolução que por décadas foram discutidas.

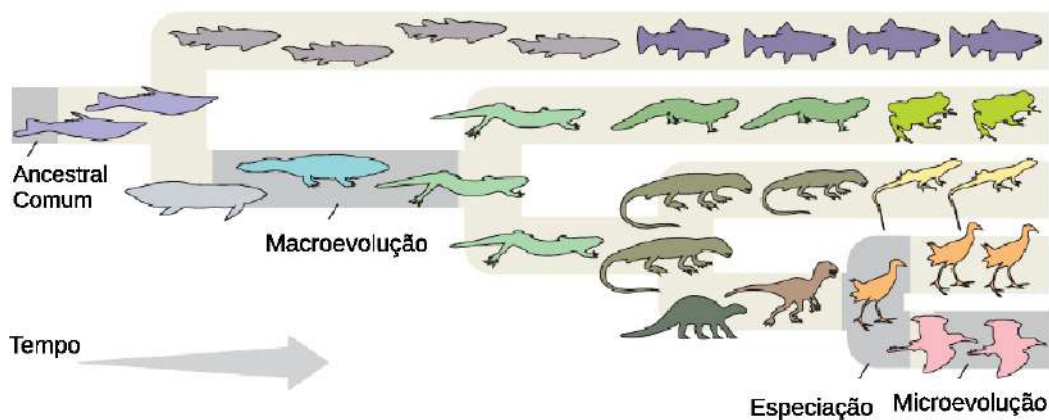


Figura 1: Teoria evolutiva baseada na descendência com modificação. (Figura adaptada e retirada de [3])

Como se falou anteriormente, a síntese evolutiva ou chamada também síntese moderna leva em consideração diferentes mecanismos evolutivos. Porém para o desenvolvimento de nosso trabalho teremos em conta a mutação.

A mutação é definida como uma fonte de variação genética que proporciona diferentes características necessárias para as mudanças evolutivas. A sua vez, dependendo das alterações que

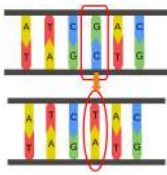
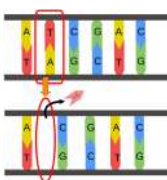
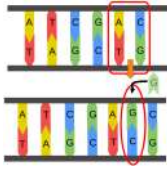
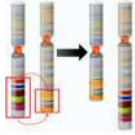
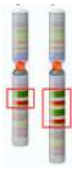
⁴Mecanismo pelo qual uma espécie evolui em outra o pela divisão de uma espécie em duas. Acontece pelo isolamento geográfico de populações pertencentes a uma mesma espécie, pela divergência de características como acasalamento ou uso do habitat e pelo isolamento reprodutivo [3,4].

aconteçam, já seja na sequência de pares da base de um gene ou na estrutura dos cromossomos, podem ser catalogadas como mutações genéticas (mutações pontuais) e mutações cromossômicas respectivamente [3]. Na Tabela 1 pode-se observar uma breve descrição da classificação que tem estes tipo de mutações.

Dependendo do ambiente e condições gênicas, as mutações podem tornar-se letais, deletérias causando prejuízo ao organismo e dificultando as adaptações a um determinado ambiente, neutras sem efeito algum no processo adaptativo ou podem ser benéficas proporcionando vantagem ao organismo para se adaptar mais facilmente [11].

Análises experimentais principalmente feitos com micro-organismos evidenciam com maior precisão os efeitos das mutações, já que em todos os casos a situação não é a mesma, pois dependendo das condições do ambiente, taxa de mutação, frequência e até o tipo de organismo, pode-se obter resultados favoráveis ou não. Por exemplo em [12] encontraram que taxas altas de mutação em bactérias *Escherichia coli* reduz as adaptações durante o processo evolutivo, fazendo que os organismos não prosperem a qualquer ambiente e produzindo um desequilíbrio de efeitos deletérios e benéficos segundo a taxa mutacional. Em outro estudo [13], observou-se que uma frequência alta de mutações acumuladas que alteraram o valor adaptativo foram benéficas. Outro trabalho feito com bactérias no intestino do rato, revelou que altas taxas de mutação benéficas permitem uma rápida adaptação, prevalecendo até atingir o limiar adaptativo e as bactérias mutantes que acumularam mutações que, embora neutras no intestino do rato, eram frequentemente deletérias em ambientes secundários [14].

Tabela 1: Tipos de mutações. (Tabela adaptada e retirada de [15], as figuras das mutações cromossômicas foram retiradas de [16])

Tipo de Mutação	Classificação	Descrição
Pontuais	Substituição	Uma base é adicionada incorretamente durante a replicação e substitui o par na posição correspondente na cadeia complementar. 
	Deleção	Um ou mais nucleótidos são retirados durante a replicação ou de outra forma excisados, causando alterações na composição da proteína. 
	Inserção	Um ou mais nucleótidos adicionais são inseridos durante a replicação do DNA. 
Cromossômicas	Translocação	Uma região de um cromossomo é anexada de forma aberrante a outro cromossomo. 
	Inversão	Uma região de um cromossomo é invertida e reinserida. 
	Deleção	Uma região de um cromossomo sofre uma perda na sua estrutura, ocasionando a ausência de todos os genes nessa área. 
	Duplicação	Uma região de um cromossomo é repetida, resultando num aumento na dosagem dos genes naquela região. 

Conhecer a origem das espécies e os processos evolutivos é tão importante como entender a maneira como estão organizadas e como interagem entre si e com seu ambiente. Uma dessas interações é a competição, que acontece quando organismos de uma mesma espécie ou espécies diferentes competem por recursos essenciais, ou seja, recursos que estejam sendo limitantes no ambiente para uma determinada espécie. Os recursos podem ser os componentes bióticos ou abióticos no ambiente, é tudo o que um organismo consome no seu crescimento e manutenção, de forma que, com o tempo vai tornando-se menos disponível para outros organismos [17]. A competição pode ser subdividida em dois tipos: competição intra-específica, que é observada entre seres da mesma espécie e competição interespecífica, que dá-se entre indivíduos de espécies diferentes provocando redução da fecundidade, crescimento e dificultando a sobrevivência das espécies no processo de exploração pelos recursos [17].

Quando duas espécies competem por um recurso em comum e uma delas é extinta, se conhece como *Princípio de Exclusão Competitiva* [17, 18]. O princípio estabelece que duas espécies não podem coexistir no mesmo ambiente onde utilizam os mesmos recursos ambientais, posto que haverá competição entre elas, podendo ocorrer a extinção ou migração de uma delas para outro ambiente. Embora na natureza existam espécies que podem coexistir quando houver recursos limitantes. Por exemplo, em [19] fizeram estudos de laboratório com duas espécies de diatomáceas de água doce (espécies de fitoplâncton), as quais competiam por recursos limitantes o fosfato e o silicato. No estudo observaram uma coexistência das espécies competidoras, só quando a taxa de crescimento de cada espécie foi limitada por um recurso diferente.

Outros estudos teóricos e experimentais tem sido feitos para compreender a competição entre espécies, onde além de considerar recursos limitantes ou o número de espécies, incluem distribuição espacial [20–22], já que um ambiente heterogêneo é um fator causal em sistemas ecológicos que junto com a dinâmica temporal contribuem no crescimento e regulação das populações, sucessão de comunidades e dinâmicas nas mudanças evolutivas [23].

A heterogeneidade do habitat é um assunto debatido na ecologia, posto que se assume que habitats estruturalmente complexos podem fornecer mais nichos e formas diversas de explorar os recursos no ambiente e desta forma aumentar a diversidade [24–26]. Além disso, uma área mais heterogênea proporciona condições adequadas para um número maior de espécies com

diferentes requisitos ecológicos, mas isto é aplicável nas teorias de diversidade de espécies baseados em nichos [27]. Estudos teóricos e empíricos mostram que a diversidade pode aumentar ou diminuir com a heterogeneidade. Por exemplo, no estudo feito em [26] investiga-se o impacto do nível de disponibilidade de recursos (posição da comunidade ao longo de um gradiente de severidade ambiental) na relação da diversidade e a heterogeneidade, num modelo espacial que incorpora uma troca entre habilidades de competição e tolerância ao estresse entre as espécies. Como resultado encontraram dois comportamentos diferentes na relação da diversidade e a heterogeneidade que depende da posição da comunidade ao longo do gradiente ambiental, um resultado positivo foi observado nos extremos do gradiente de severidade ambiental, enquanto que, nos níveis intermediários surgiu uma relação unimodal. Este efeito unimodal na relação da diversidade de espécies e a heterogeneidade também tem sido observado em [22, 27]. Outro estudo apresentado em [28] analisa a influência da heterogeneidade ambiental no comportamento e sucesso de reprodução de uma espécie de gaivota, onde como consequência da heterogeneidade no ambiente a espécie percorria maiores distâncias na procura de alimento, portanto ficavam mais tempo longe da comunidade, isto causava uma maior dispersão da espécie comprometendo a sua reprodução.

Apesar dos resultados que questionam o paradigma da heterogeneidade no ambiente, existem estudos que demonstram que a heterogeneidade do habitat e nos recursos, pode promover a coexistência entre espécies, especialmente se elas diferem de certas características físicas e metabólicas [29].

Na natureza existem condições que restringem uma determinada peculiaridade de certa espécie, denominados *trade-off*, estes tem sido muito investigados no contexto da história de vida pois permitem uma melhor compreensão da dinâmica ecológica evolutiva [30, 31]. Os *trade-offs* são geralmente concebidos como relacionamentos estáticos confiáveis: mais disso menos daquilo [31], por exemplo melhorar o desempenho de uma característica específica, implica uma diminuição do desempenho em outra [32]. Por isso, é possível evidenciar quão boa ou não, poder ser uma espécie num determinado ambiente, interação ou condição de estresse.

Uma variedade de *trade-offs* são evidenciados na natureza, tais como os interespecíficos considerados requisitos na coexistência de comunidades em pequenas escalas, exemplos de

trade-offs em escala local incluem: uso diferencial de recursos, susceptibilidade a predadores, e aptidão num ambiente temporalmente variável [33].

A Figura 2 mostra de forma ilustrativa a influência dos *trade-offs* no ciclo de vida das plantas, onde a atribuição de recursos limitantes a uma característica como o crescimento, tem uma consequência negativa para a defesa ou a reprodução que requerem o mesmo recurso [34].

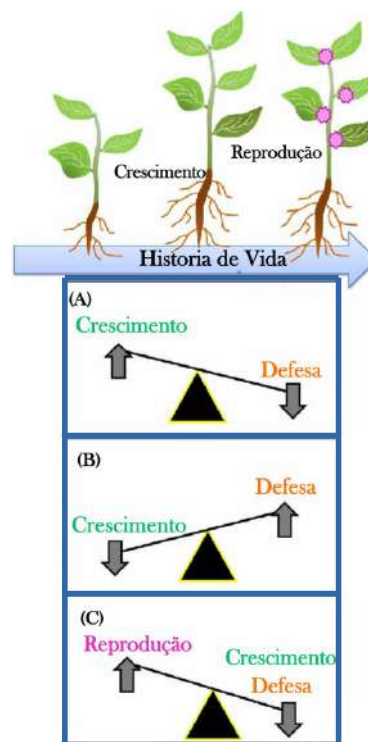


Figura 2: Trade-off no ciclo de vida das plantas. Em (a) o crescimento é uma atividade que demanda uma boa quantidade de recursos para se manter durante o processo, mas o aumento dos investimentos no crescimento pode comprometer as respostas de defesa a curto prazo. Em (b) um aumento na defesa, reduz a capacidade de crescimento que gera efeitos negativos no crescimento e na reprodução. Em (c) grandes investimentos em reprodução dificultam o processo de crescimento e defesa. Mesmo assim, as plantas são geralmente adaptadas para florescer e produzir frutos durante a maior parte do ano, dependendo do nível organizacional e fatores favoráveis. Mas este processo se pode ver comprometido, se estressores bióticos e/ou abióticos aparecerem durante a reprodução. Figura adaptada e retirada de [34])

Modelos teóricos e empíricos levam em consideração o uso de *trade-off*, sejam para aquisição e utilização de diferentes recursos, que interfere em processos de especialização e aptidão das espécies [30,35], para estudar processos de competição que permitem coexistência de espécies [20], nas análises com micro-organismos onde o potencial do *trade-off* nas qualidades no uso do recursos, permite a explicação de padrões da estrutura da comunidade microbiana,

diversidade, dinâmica temporal e impactos biogeoquímicos [36], para evidenciar as limitações dadas pelos *trade-offs* em características importantes de bactérias [37] ou para tolerar algum fator abiótico estressante como a temperatura, seca ou pH [33, 38]. No capítulo 2 explicamos o porque e como foi implementado o uso de *trade-off* em nosso trabalho.

Entender o comportamento evolutivo da diversidade de espécies, requer uma análise minuciosa das mudanças que acontecem com o passar do tempo, devido a que na maioria dos casos uma mudança no instante de tempo atual depende das alterações que aconteceram no passado. Para efetuar essas análises existem modelos estatísticos que permitem descrever estes tipos de comportamentos, como é o caso da distribuição exponencial esticada. A distribuição exponencial esticada manifesta-se em diferentes contextos matemáticos como a distribuição simétrica α -estável de Lévy, ou como o complemento da distribuição cumulativa de Weibull [39–41].

A função exponencial esticada foi introduzida em 1854 por Rudolf Kohlrausch para interpretar o relaxamento da carga em um frasco de Leyden [40, 42] e em 1970 Graham Williams e David C. Watts, desenvolveram uma expressão equivalente para descrever o espectro dielétrico de polímeros [43], de forma que, às vezes na literatura se costuma referir a esta função, como função Kohlrausch-Williams-Watts (KWW) [40, 44–46]. A KWW permite representar dados numéricos e experimentais de relaxamento em polímeros, colóides e vidro de *spin* [46]. Com o tempo, a função exponencial esticada demonstrou ser mais apropriada na modelagem dos processos associados com o relaxamento e decaimento do que a função exponencial padrão [47].

Cabe mencionar outras aplicações da função exponencial esticada no estudo de fenômenos físicos tais como: fenômenos de flutuação em sistemas complexos [48], dependência da concentração de coeficientes de difusão e viscosidade em polímeros [49], no decaimentos da luminescência em diodos emissores de luz [50], nas estatísticas de tempos de recorrência [51], nas análises de distribuições de intervalos de tempo num modelo de dobramento de proteínas [52], entre outros [39, 53]. Assim como existe uma variedade de usos nas ciências físicas, a função exponencial esticada também é utilizada em outras áreas como por exemplo: nas análises de estatísticas sócio-econômicas [54], no estudo da distribuição do tempo recorrente de guerras na antiga China [55], nas análises do “sucesso” de cientistas e músicos [56] e para quantificar as

curvas de sobrevivência e mortalidade de tiranossauros utilizando a função exponencial esticada modificada [57], que se desenvolveu também para quantificar demografia humana [41].

No capítulo 3 apresentamos a forma da função exponencial esticada que utilizamos para modelar o comportamento das flutuações temporais da diversidade apresentada pelo ecossistema que modelamos.

1.1 Objetivo da Tese

Com a necessidade de entender problemas de organização em ecossistemas ou simples curiosidade de entender como funcionam os processos evolutivos na natureza e as interações ecológicas, surge o interesse da utilização de modelos matemáticos ou computacionais, que junto com a experimentação proporcionam mais informação do comportamento de tais situações e são fundamentais na ecologia atual. Neste sentido, o objetivo de nosso trabalho é estudar o comportamento da diversidade de espécies num ecossistema modelado computacionalmente, com certas características tais como competição por recursos, heterogeneidade no ambiente dada pela correlação na distribuição dos recursos e probabilidade de acontecer mutação nas espécies.

1.2 Estrutura da Tese

Nosso trabalho está organizado da seguinte forma: no Capítulo 2 descrevemos a forma como foi construído nosso modelo computacional, para a modelagem do ecossistema com processos de mutação, competição e heterogeneidade no ambiente. Em seguida, mostramos os resultados e análises obtidos de alguns fatores importantes do contexto ecológico que ajudam a explicar o comportamento das espécies no ecossistema. No Capítulo 3 apresentamos um estudo diferente direcionado a uma análise mais estatística, onde analisamos as flutuações nos incrementos da diversidade de espécies, e o comportamento entre a diversidade e os valores de probabilidade de mutação considerados. Para este propósito, utilizamos o mesmo modelo computacional descrito no Capítulo 2, para obter os dados a ser analisados. Finalizando no Capítulo 4 se encontram nossas conclusões e perspectivas.

CAPÍTULO 2

Modelo de Ecossistema

Neste capítulo apresentamos em detalhe como foi realizada a modelagem de um ecossistema através de um modelo estocástico computacional, onde incluímos competição por recursos, heterogeneidade dada pela distribuição espacial dos recursos e processo de mutação. O capítulo está organizado em duas seções, onde apresentamos o nosso modelo e também os resultados obtidos e sua análise.

2.1 Modelo

Construímos uma rede quadrada de tamanho $N = L \times L$ com condições de contorno periódicas. Usamos este tipo de condições de contorno, devido a que nosso interesse é modelar um sistema que faz parte de um ecossistema maior, e a periodicidade garante que o sistema em questão tenha um comportamento contínuo ao longo de todo o ecossistema. A Figura 3 mostra de forma ilustrativa uma rede quadrada de lado $L = 8$.

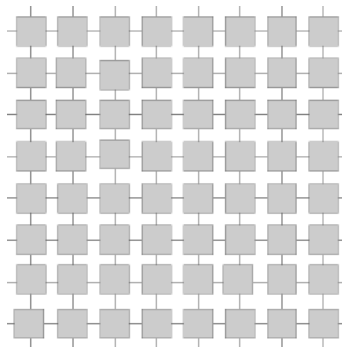


Figura 3: Rede de tamanho $N = 64$.

Distribuímos recursos espacialmente na rede através de relevos fractais, desta forma, estabelecemos a heterogeneidade no ambiente segundo o nível de correlação dos recursos.

Para a construção dos relevos, levamos em conta o movimento Browniano fracionário que é um dos modelos matemáticos mais adequados para estudar os fractais aleatórios encontrados na natureza (formas montanhosas e nuvens) [58]. O movimento Browniano fracionário é uma generalização de um processo aleatório $X(t)$, com incrementos Gaussianos e variância dada pela seguinte equação [58]

$$\text{var}((X(t_2) - X(t_1))) \propto |t_2 - t_1|^{2H}, \quad (2.1)$$

onde H tem um valor $0 < H < 1$ e é conhecido como expoente de Hurst. Uma característica que diferencia o movimento Browniano fracionário do movimento Browniano tradicional, é que o movimento Browniano fracionário possui infinitas correlações de longo prazo [59].

Para gerar o movimento Browniano fracionário usamos o método de síntese espectral descrito em [58], que consiste na representação espectral das amostras do processo $X(t)$. A densidade espectral do movimento Browniano varia com a frequência f de acordo com $S(f) \propto \frac{1}{f^\beta}$ onde $\beta = 2H + 1$ [60,61].

O movimento browniano fracionário pode-se comportar de três formas diferentes dependendo do valor do parâmetro H , que indica o nível de rugosidade no relevo:

- Se $H = 0.5$ a correlação de incrementos passados e futuros desaparece, comportamento que é característico do movimento Browniano ordinário. Neste caso se diz que o relevo é descorrelacionado
- Se $H < 0.5$ o relevo apresenta uma correlação negativa ou anticorrelação, ou seja uma tendência crescente no passado implica uma tendência decrescente no futuro e uma tendência decrescente no passado, provavelmente gera uma tendência crescente no estado futuro. Desta forma se tem maior rugosidade no relevo.
- Se $H > 0.5$ o relevo é correlacionado positivamente ou correlacionado, quer dizer que uma tendência crescente no passado implica uma tendência crescente no futuro, ou uma tendência decrescente no passado, gera também uma tendência decrescente no futuro. De modo que o relevo apresenta superfícies mais suaves.

A Figura 4 mostra de forma ilustrativa o comportamento dos relevos segundo o valor que definimos do parâmetro H em nosso modelo.

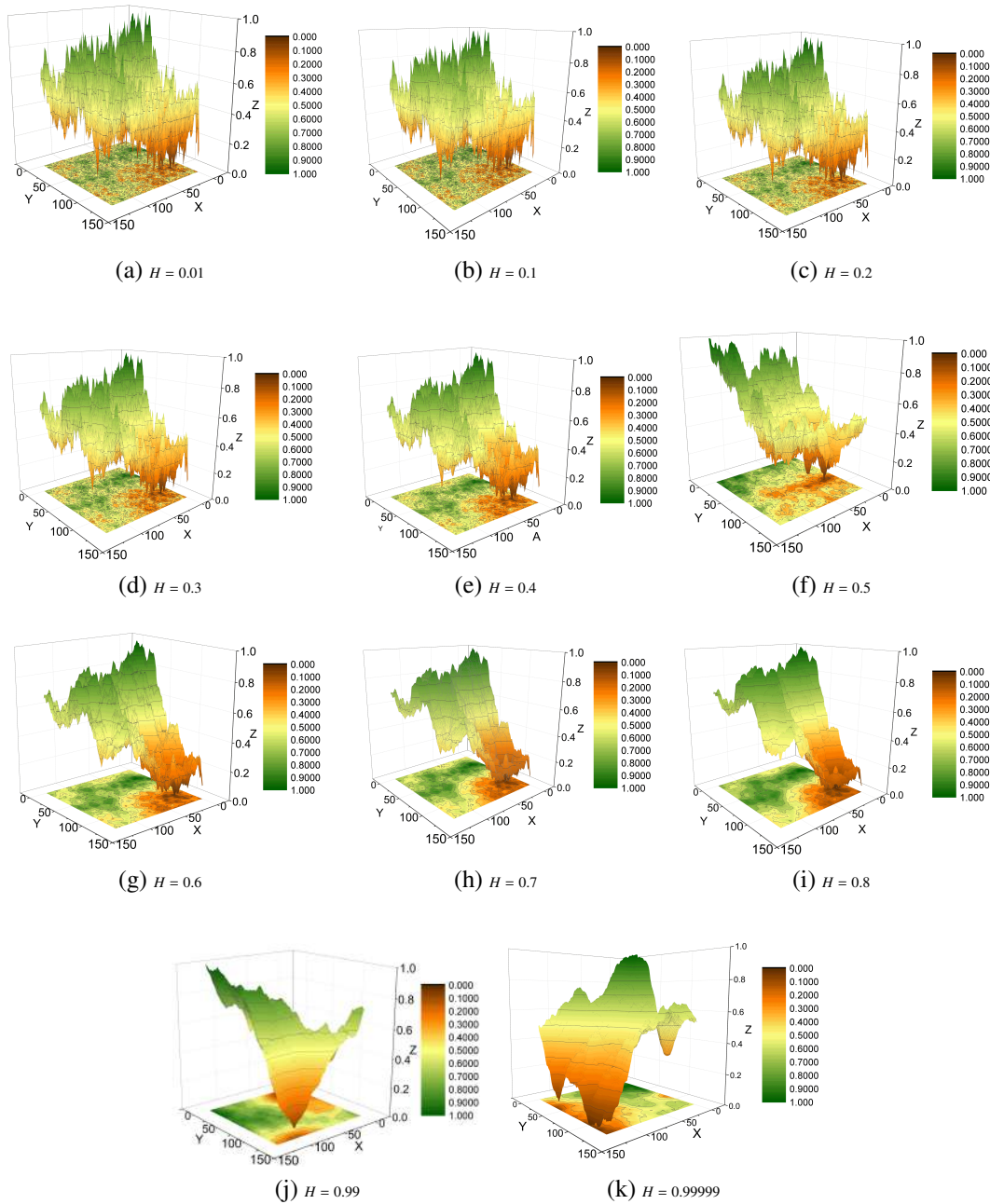


Figura 4: Relevos obtidos através do método de síntese espectral. A grade de cores indica as diferenças de alturas dos relevos, cores quentes representam quantidades menores de recurso e tonalidades próximas a cor verde representam quantidades maiores. O mapeamento da projeção de cada superfície permite exemplificar a maneira como são atribuídos os recursos a cada sítio na rede.

Então, temos recursos anticorrelacionados ($H < 0.5$), recursos descorrelacionados ($H = 0.5$) e recursos correlacionados ($H > 0.5$). Na rede a quantidade do recurso l disponível em cada

sítio i vai ser denotado como $R_{i,l}$.

Cada espécie é caracterizada por um conjunto de constantes de meia-saturação denotadas como $K_{j,l}$, onde o rótulo l representa o recurso (para nosso caso de estudo consideramos três recursos diferentes) e o rótulo j a espécie. A constante de meia-saturação para um dado recurso representa a quantidade de recurso necessária para que a espécie alcance metade de sua taxa de crescimento máxima. Assim, para cada espécie temos um número determinado de recursos e para um dado recurso corresponde uma constante de meia-saturação. Obtemos os valores desta constante $K_{j,l}$ por meio de uma distribuição gaussiana de média 1 e variância 0.01.

Os valores obtidos da constante de meia-saturação são limitados pela implementação de um *trade-off* definido como

$$\sum_{l=1}^n K_{j,l} = \lambda, \quad (2.2)$$

em que λ é uma constante e é igual ao número de recursos usados, j representa a espécie. O fato de usar o trade-off é para evitar o surgimento de espécies generalistas no uso de todos os recursos ao mesmo tempo.

Agora introduzimos uma única espécie na rede, distribuída nos N sítios. No primeiro passo da simulação escolhemos um sítio aleatoriamente. O indivíduo que ocupa o sítio morre com probabilidade $m = 0.01$, e se isso acontece, o sítio ficará vazio. Se o indivíduo não morre e se houver ao menos um sítio vazio na vizinhança (considerando os quatro vizinhos mais próximos do sítio como se mostra na Figura 5), o indivíduo se reproduzirá com uma probabilidade igual a

$$f_{ji} = \min \left(\frac{R_{i1}}{K_{j1} + R_{i1}}, \frac{R_{i2}}{K_{j2} + R_{i2}}, \dots, \frac{R_{il}}{K_{jl} + R_{il}} \right), \quad (2.3)$$

onde R_{il} é o rótulo da disponibilidade do recurso l no sítio i e K_{jl} é o rótulo da constante de meia-saturação da espécie j para o recurso l . A probabilidade de reprodução depende da forma em que o indivíduo aproveita os recursos para se reproduzir. A Equação 2.3 é baseada na equação de Monod que associa a taxa de crescimento com cada recurso. Ela foi inicialmente proposta para o crescimento de bactérias em substratos orgânicos [62].

O *min* que aparece na Equação 2.3 representa a função mínimo que faz referência a lei

de Liebig, também conhecida como lei do mínimo, que estabelece que a taxa de crescimento de um indivíduo depende da disponibilidade de recursos limitantes. Liebig implementou isto no crescimento de plantas que dependem dos nutrientes disponíveis só em quantidades mínimas [62, 63]. Estudos apresentados em [19, 22, 30, 64] também levam em consideração recurso limitantes e a constante de meia-saturação que influenciam a taxa de crescimento e reprodução das espécies.

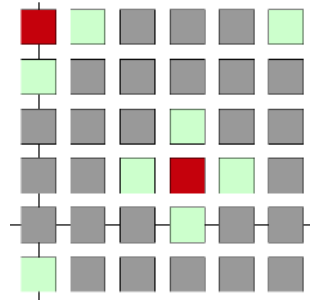


Figura 5: Representação da vizinhança de um sítio na rede. O quadrado na cor vermelha indica o sítio ocupado pelo indivíduo, e os quadrados em destaque com a cor verde são os sítios vizinhos próximos que podem ser ocupados pela prole do indivíduo.

Introduzimos agora o processo de mutação no modelo. Em cada passo de reprodução, o indivíduo sofre uma mutação com probabilidade ν . Caso ocorra a mutação, o conjunto de constantes de meia-saturação da prole é obtida a partir do conjunto de constantes de meia-saturação do pai, onde um dos valores do conjunto é modificado. O $K_{j,l}$ a ser modificado é escolhido com igual probabilidade e seu novo valor é obtido a partir de uma distribuição Gaussiana cuja média é igual ao valor atual. Estudamos três casos diferentes para o valor da variância dessa distribuição, a saber: 0.1, 0.01 e 0.001. Na Figura 6 mostramos de forma ilustrativa o processo de mutação descrito.

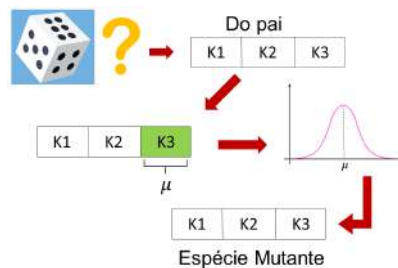


Figura 6: Representação do processo de mutação no modelo.

Após a modificação do valor da constante de meia-saturação escolhida durante o processo de mutação, aplicamos a condição dada na Equação 2.2 para o conjunto de constantes de meia-saturação do novo indivíduo, em que utilizamos λ igual ao número de recursos.

Um passo de tempo da simulação corresponde a fazer o procedimento descrito anteriormente N vezes. A Figura 7 apresenta o fluxograma da dinâmica do modelo.

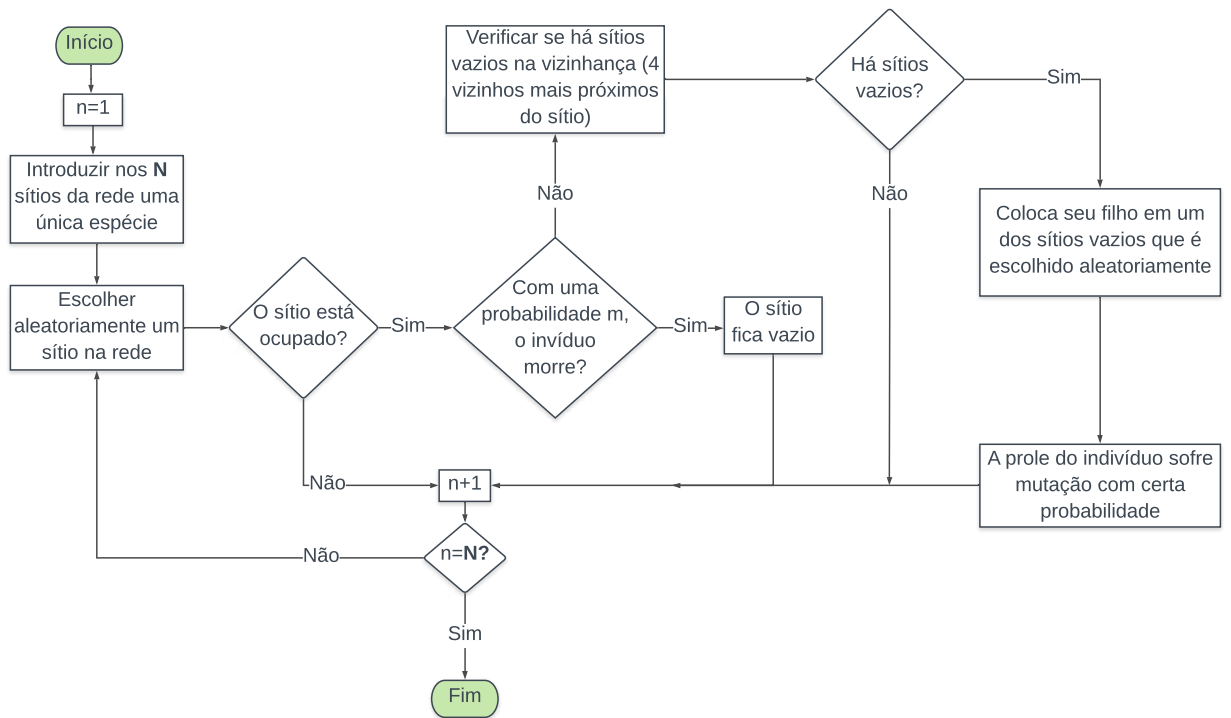


Figura 7: Fluxograma da dinâmica do modelo computacional.

2.2 Resultados

Para a obtenção dos resultados construímos uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, onde atribuímos 3 recursos a cada sítio na rede, cuja distribuição depende do valor do expoente de Hurst H , consideramos dois valores de probabilidade de mutação 0.001 e 0.0001. Escolhemos estes valores de probabilidade de mutação, porque se usamos valores mais baixos a estes, o gasto computacional aumenta devido a que a dinâmica do modelo vai-se tornando mais lenta. Efetuamos 20 simulações independentes para cada conjunto de parâmetros considerados no modelo, nas quais efetuou-se 2×10^6 passos de tempo para atingir um regime estacionário no

sistema. Porém para o caso em que a probabilidade de mutação e o valor da variância foram menores, aumentamos os passos de tempo para 2×10^7 para visualizar o regime estacionário. Na Figura 8 mostramos os valores dos parâmetros usados.

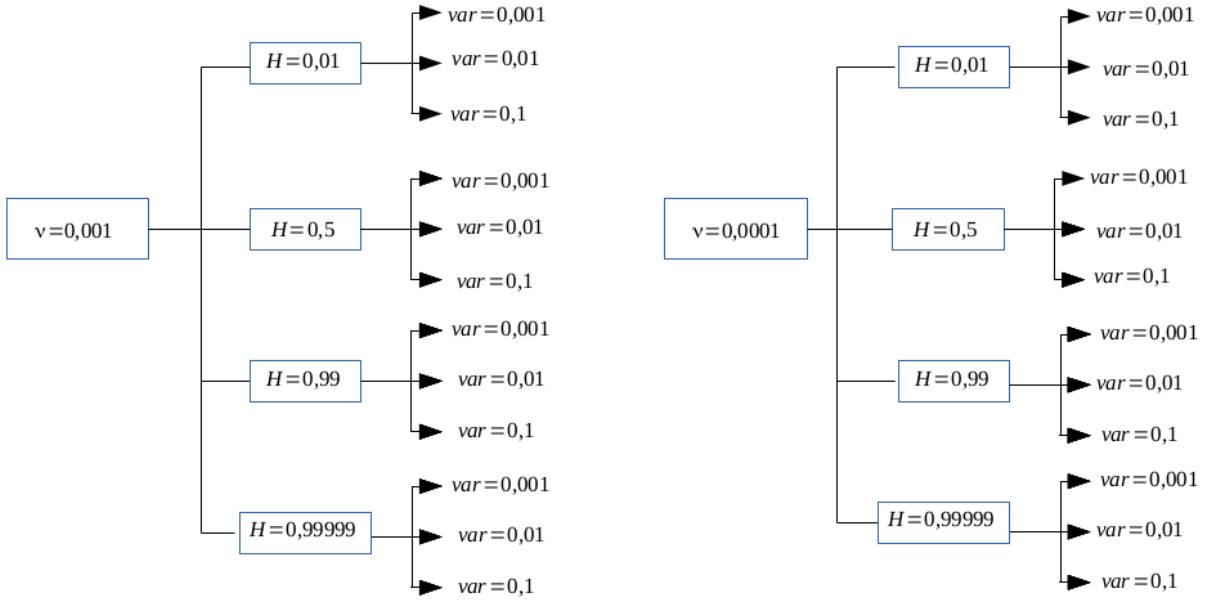


Figura 8: Valores dos parâmetros utilizados nas simulações, v é o rotulo da probabilidade de mutação, H é o grau de correlação dos recursos e var corresponde ao valor da variância da distribuição Gaussiana geradora de constantes de meia-saturação das espécies mutantes.

De nossas simulações analisamos alguns fatores importantes do contexto ecológico que nós ajudam a estudar a dinâmica de nosso modelo de ecossistema, tais como evolução temporal da diversidade de espécies, a relação espécie-área, distribuição de abundância e o número médio de espécies em relação a heterogeneidade dada pelo grau de correlação da distribuição dos recursos. Nossas análises foram realizadas no regime estacionário, no qual escolhemos um intervalo de 1×10^6 a 2×10^6 passos de tempo, e no caso onde o número de passos de tempo foi maior, consideramos os últimos 5×10^6 passos.

2.2.1 Evolução Temporal da Diversidade

A diversidade é definida como o número de espécies biológicas presentes num determinado ecossistema [65]. Por tal razão é um aspecto de interesse quando se estuda a evolução temporal da mesma, já que as espécies podem exibir comportamentos e mudanças diferentes ao longo do tempo, que são influenciadas pela competição, aproveitamento dos recursos ou condições no ambiente.

Em nosso modelo incluímos inicialmente uma única espécie na rede, mas com o tempo novas espécies foram surgindo como se evidencia na Figura 9, que apresenta a evolução temporal da diversidade para cada nível de heterogeneidade, dada pelo grau de correlação dos recursos H . Este surgimento de espécies novas foi dada pela ação da mutação no modelo, que permitia a geração de novas espécies na medida que o sistema evolui. Cada gráfico da Figura 9 representa a média das 20 simulações feitas para cada conjunto de parâmetros considerados. Na Figura 10 e Figura 11 pode-se visualizar o comportamento da evolução temporal da diversidade de espécies para cada caso analisado junto com seu desvio padrão.

As Figuras 9(a), 9(c) e 9(e) correspondem ao caso em que a probabilidade de mutação ν é igual a 0.001. Nestas se mostram pequenas flutuações recorrentes do número médio de espécies ao redor de um valor constante, que são persistentes em todo o processo evolutivo. No início do tempo se tem um crescimento mais rápido da diversidade, torna-se mais estável após instantes de tempo. Este comportamento é o mesmo para cada valor de H .

Nas Figuras 9(b), 9(d) e 9(f) se tem uma probabilidade de mutação ν igual a 0.0001, onde vemos que a diversidade média é menor comparada com os outros casos, devido a que é menos provável que uma mutação aconteça, ocasionando redução na geração de novas espécies. Observamos que flutuações do número médio de espécies também são presentes o tempo todo. Nos primeiros passos de tempo a diversidade média tem um crescimento mais lento, comparado com o caso em que a probabilidade de mutação é maior, logo em instantes de tempo posteriores o comportamento é mais estável.

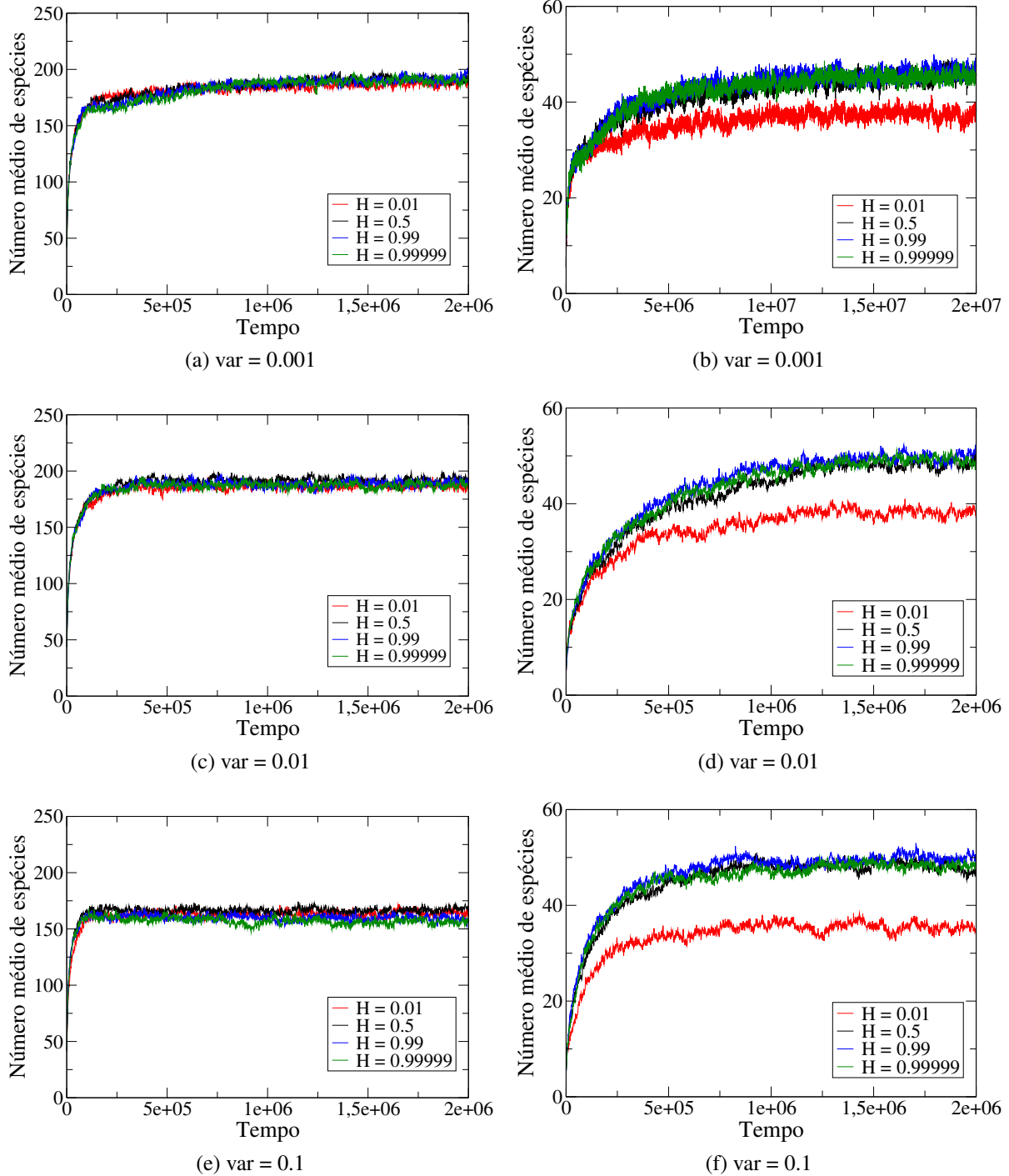


Figura 9: Evolução temporal do número médio de espécies para cada valor do parâmetro H . As figuras (a), (c) e (e) referem-se a uma probabilidade de mutação $\nu = 0.001$ e as figuras (b), (d) e (f) referem-se a probabilidade de mutação $\nu = 0.0001$.

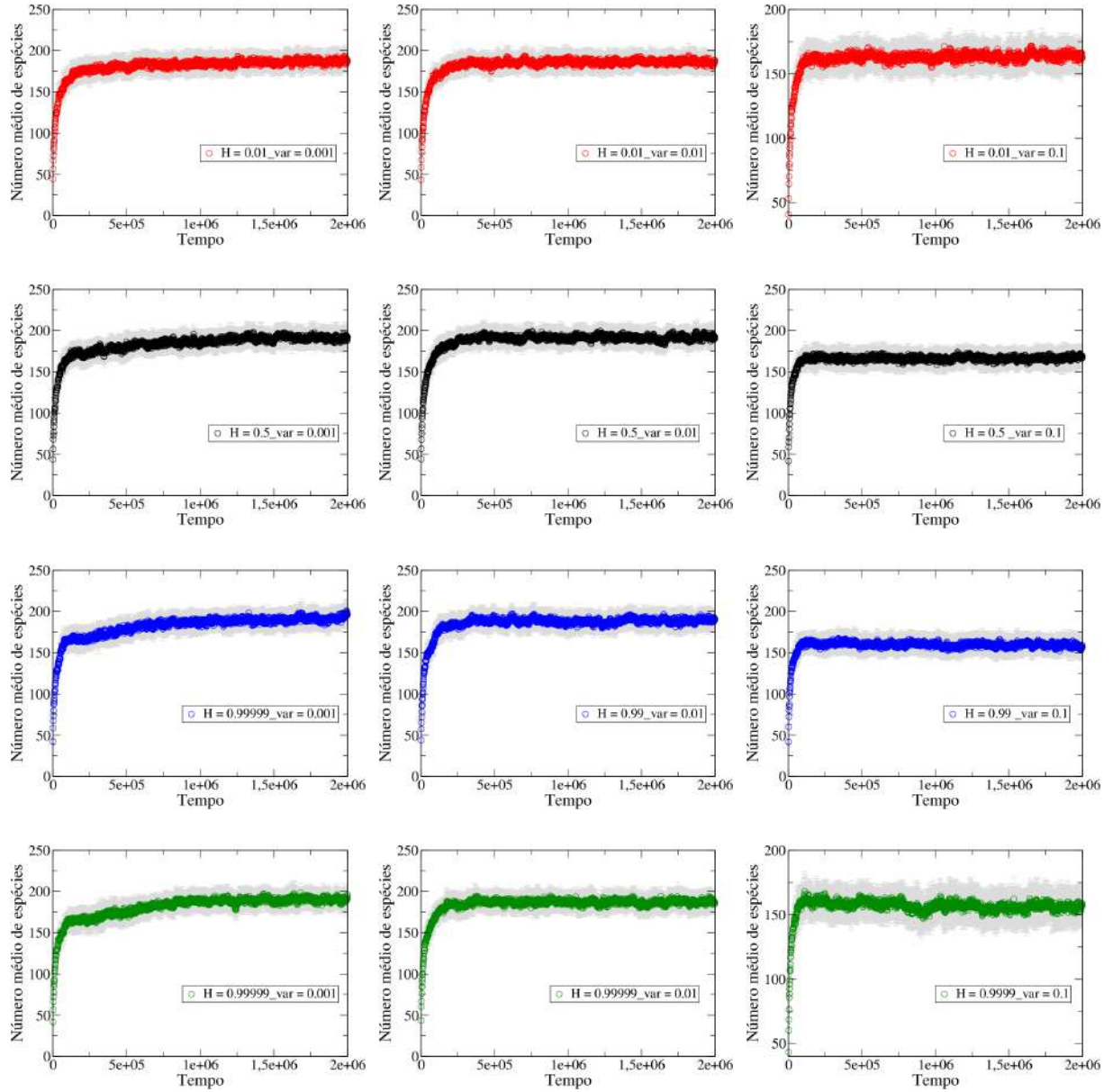


Figura 10: Evolução temporal do número médio de espécies com seu respectivo desvio padrão para $\nu = 0.001$. Cada gráfico corresponde ao comportamento obtido para cada nível de heterogeneidade, dada pelo grau de correlação dos recursos H e variâncias estudadas.

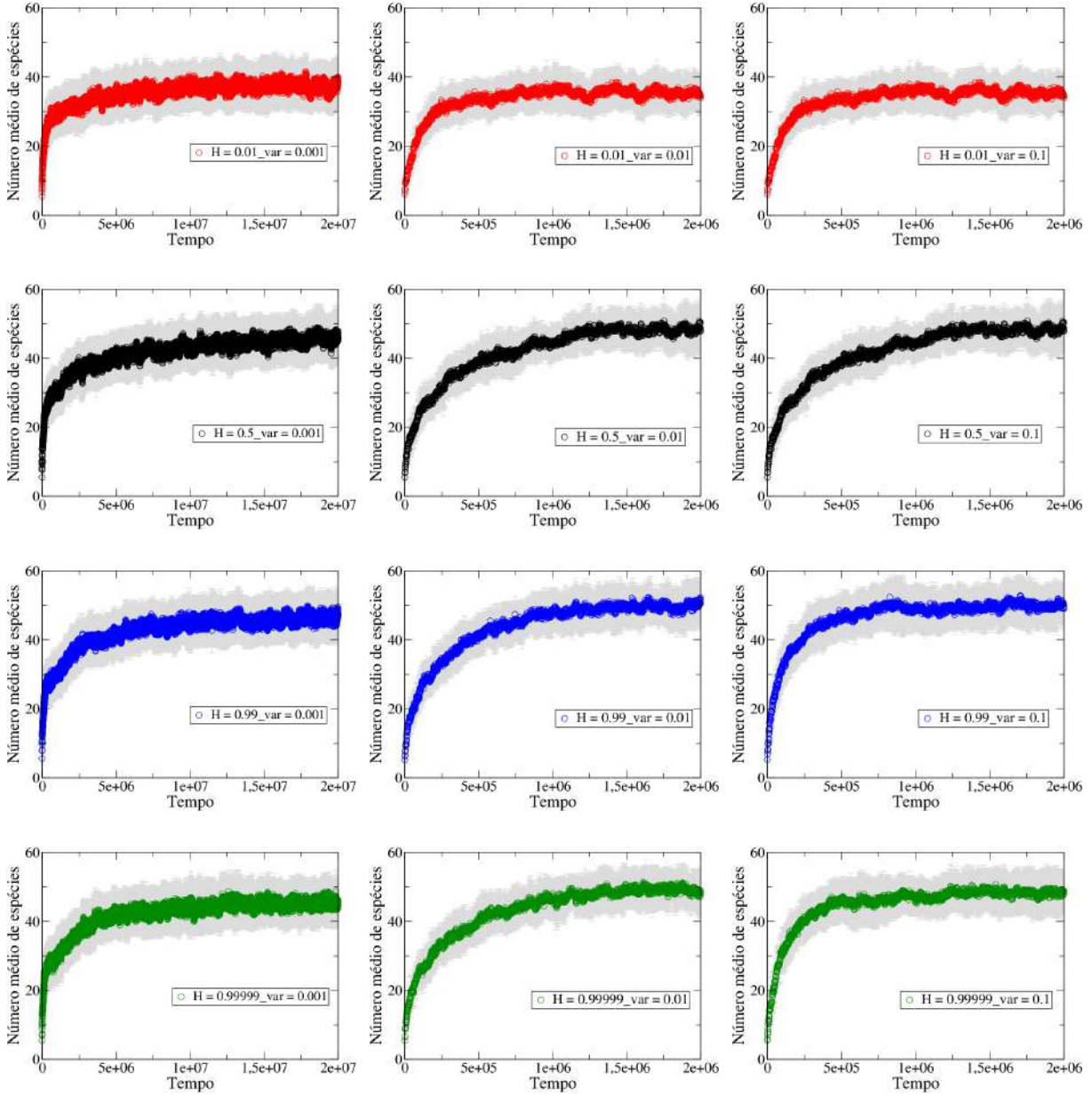


Figura 11: Evolução temporal do número médio de espécies com seu respectivo desvio padrão para $\nu = 0.0001$. Cada gráfico mostra o comportamento obtido para cada nível de heterogeneidade, dada pelo grau de correlação dos recursos H e variâncias estudadas.

Na Figura 9 para os casos em que a probabilidade de mutação é menor percebemos que o número médio de espécies é menor para $H = 0.01$ devido a que o ambiente possui uma distribuição de recursos muito heterogênea. Com base neste resultado analisamos a evolução temporal da diversidade para diferentes valores de H como se mostra na Figura 12, considerando como probabilidade de mutação $\nu = 0.0001$ e valor da variância da constante de meia-saturação

das espécies mutantes 0.1. Na figura se observa que quanto mais heterogênea seja a distribuição dos recursos (recursos anticorrelacionados $H = 0.01$) menos diversidade vamos encontrar nesses ambientes. Observamos um crescimento do número médio de espécies com H até $H = 0.99$, seguido de um decrescimento para $H = 0.99999$.

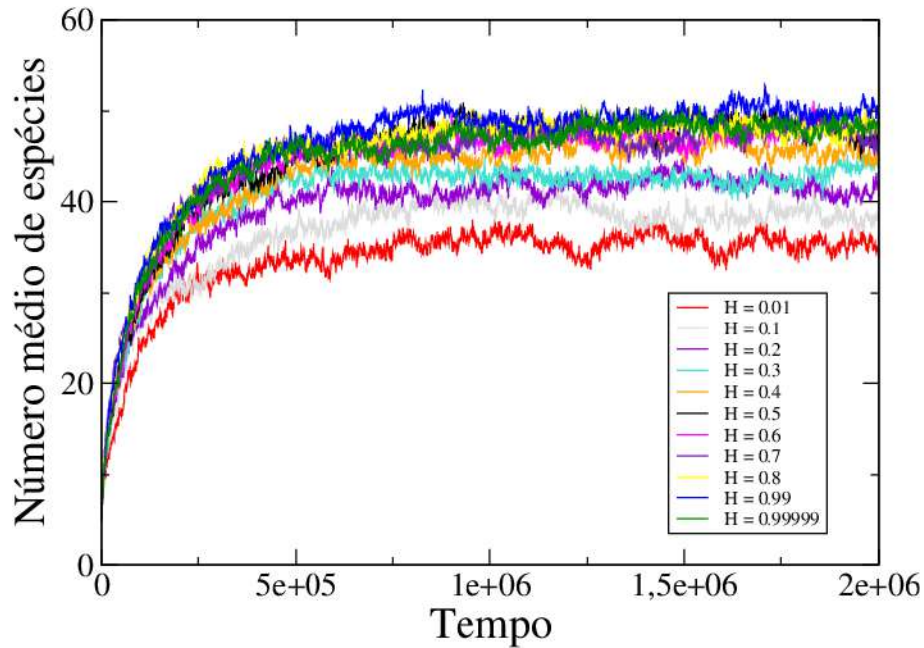


Figura 12: Evolução temporal do número médio de espécies para diferentes valores H , com probabilidade de mutação $\nu = 0.0001$ e valor da variância da constante de meia-saturação 0.1.

Por outro lado, analisamos de forma qualitativa o comportamento da constante de meia-saturação K_{ji} das espécies, já que segundo o comportamento da distribuição final desta constante (ver Figura 13), temos valores maiores de K quando a variância é maior, indicando a existência de mais espécies fracas que não apresentam uma forte competição entre elas e conseguem prevalecer independentemente das condições no ambiente (deixando claro que a competição das espécies no modelo é pelo espaço). Além disso, percebemos, por meio da distribuição dos valores das constantes de meia-saturação, que ambientes com heterogeneidade intermediária ($0.5 \leq H \leq 0.99999$) permitem a coexistência de espécies com taxas de reprodução mais baixas. Para ter uma melhor ideia do número de espécies que existem nestes ambientes e como elas estão dispersas na rede, no apêndice A apresentamos a distribuição das espécies na rede em intervalos de 200.000 passos de tempo, para todos os casos analisados. Nestas figuras podemos observar as espécies existentes representadas por cores diferentes, e como a medida que o tempo passa,

vão-se posicionando na rede segundo os critérios de nosso modelo. Também é possível apreciar a grande quantidade de espécies que surgem quando a probabilidade de mutação é maior.

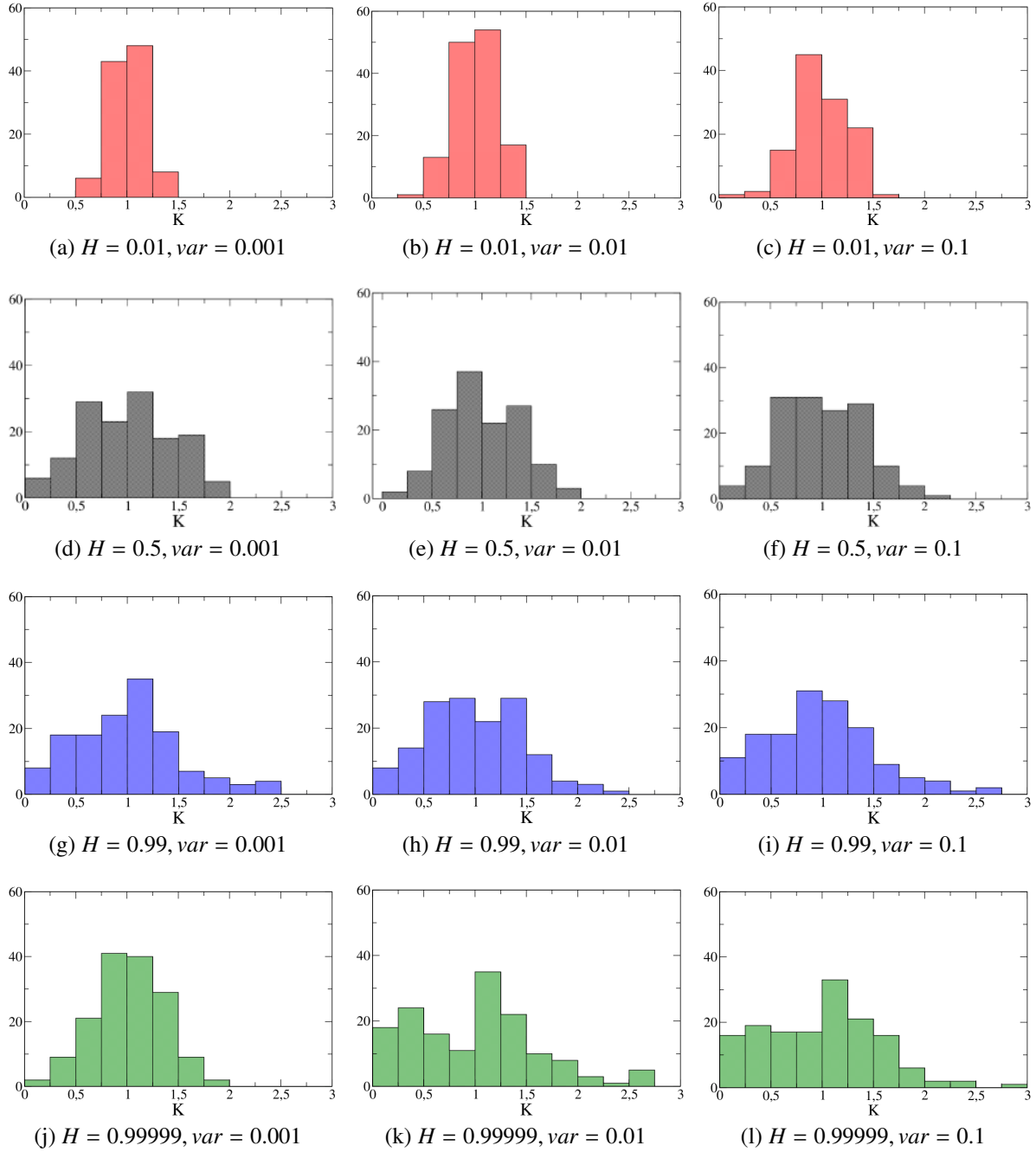


Figura 13: Distribuição das constantes de meia-saturação K_{jl} das espécies, para o caso em que a probabilidade de mutação $\nu = 0.0001$. Estas distribuições são o resultado de só uma simulação.

2.2.2 Relação Espécie-Área

A relação espécie-área é comumente usada para o estudo da biodiversidade e processos de conservação, já que através dela é possível conhecer como a riqueza de espécies se comporta, a medida que a área aumenta ou diminui. Além disso, serve como ferramenta para estimar a extinção de espécies dada pela perda de área ou mudanças climáticas [66–68]. Em 1859 H.C Watson obteve a primeira relação espécie-área para plantas de Grã-Bretanha [69], observando que com cada aumento na área a riqueza das espécies aumentava até atingir um número máximo delimitado com a área maior.

O químico sueco Olaf Arrhenius precursor da ecologia da paisagem em 1921 formalizou matematicamente a relação espécie-área, como uma função do tipo lei de potência que permite comparar a riqueza de espécies (S) com o tamanho da área (A) da seguinte forma [22, 69–71]

$$S = cA^z, \quad (2.4)$$

onde c é uma constante e z adota um valor no intervalo entre 0 e 1.

O comportamento da relação espécie-área e valores obtidos de z diferem segundo o tipo de espécie estudada na área [67], a contagem do número de espécies na área estabelecida [72], a escala da área (ilhas ou continentes) [73], ou se as áreas são contínuas ou isoladas [74], entre outros.

Na Figura 14 pode-se observar a relação espécie-área do estudo feito em [67] para três espécies diferentes de vertebrados, aves, anfíbios e mamíferos na escala de continentes. Para gerar esta relação, os autores definem o tamanho da área baseados no método de quadrados aninhados [72], que permite incluir uma série de quadrados de tamanhos diferentes, posicionados de tal forma que todos tenham um ponto em comum, assim a área amostrada de menor tamanho é incluída nas áreas sucessivamente maiores. Nesta relação se evidencia que as aves apresentam uma maior riqueza de espécies por área do que para mamíferos e para anfíbios.

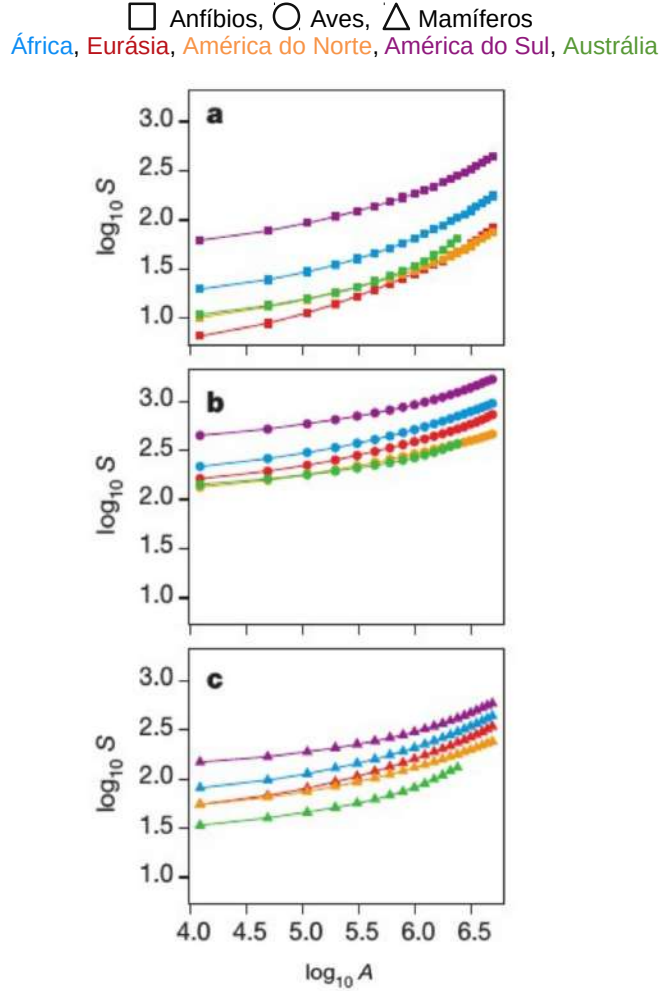


Figura 14: Relação espécie-área nos cinco continentes para três espécies diferentes de vertebrados, (a) anfíbios, (b) aves e (c) mamíferos. O S representa o número médio de espécies e A a área em km^2 . Figura adaptada e retirada de [67].

Em nosso modelo para construir a relação espécie-área temos em conta a quantidade de espécies obtidas após 2×10^6 ou 2×10^7 (para o caso em que foi necessário um tempo maior para que o sistema se estabilizara) passos de tempo de cada uma das 20 simulações. Com a finalidade de obter uma média do número de espécies em cada área, subdividimos a rede em sub-redes de menor área e contamos o número médio de espécies encontradas em cada uma delas. De modo que, para a rede de 16384 sítios, temos sub-redes de área $a = 4, 16, 64, 256, 1024, 4096$, como se observa na Figura 15, onde apresentamos algumas das áreas estabelecidas.

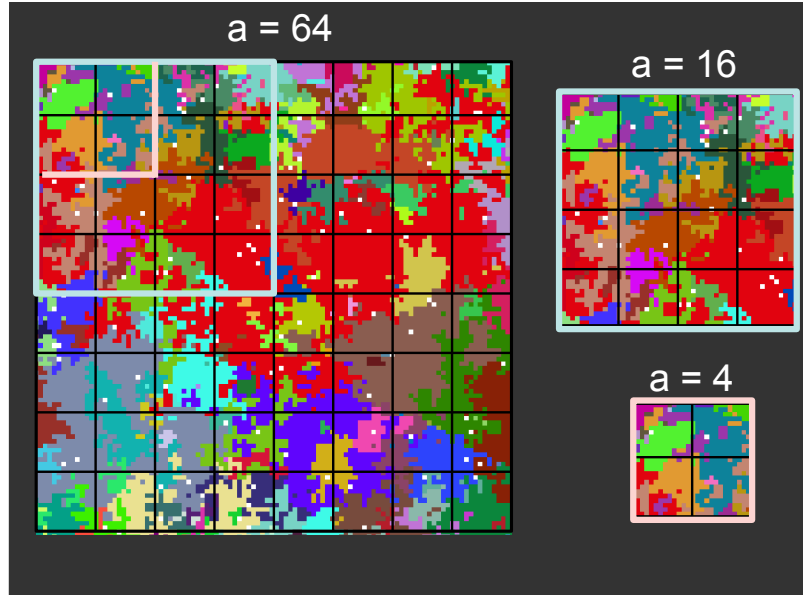


Figura 15: Definição da área para a contagem da diversidade média na rede de tamanho $N = 16384$, onde se mostram algumas das sub-redes definidas. A cor branca são sítios vazios e as demais cores representam as diferentes espécies.

Na Figura 16 se apresenta o comportamento geral da relação espécie-área na escala log-log sem nenhum tipo de ajuste, para cada valor de H onde cada caso possui os três valores de variâncias estudadas. Observa-se que quando a probabilidade de mutação é igual a 0.001 não há diferenças consideráveis entre cada caso analisado do número médio de espécies para áreas menores e maiores. Porém quando a probabilidade de mutação é 0.0001 se percebe que a medida que aumenta-se a área, o número médio de espécies é um tanto menor para ambientes com recursos anticorrelacionados (ver figura sobreposta da Figura 16).

Nas Figuras 17 até 20 a seguir, pode-se observar separadamente os ajustes estimados para cada relação espécie-área, correspondente as diferentes heterogeneidades dadas pelo grau de correlação dos recursos H . Nestas figuras se distinguem dois regimes em lei de potência em que $S \sim A^z$ para áreas pequenas e grandes. Vemos que para áreas grandes o número de espécies é maior quando a probabilidade de mutação é alta, independentemente da heterogeneidade do ambiente e do valor de variância utilizada. Em áreas pequenas observamos uma menor riqueza de espécies especialmente quando a probabilidade de mutação é baixa.

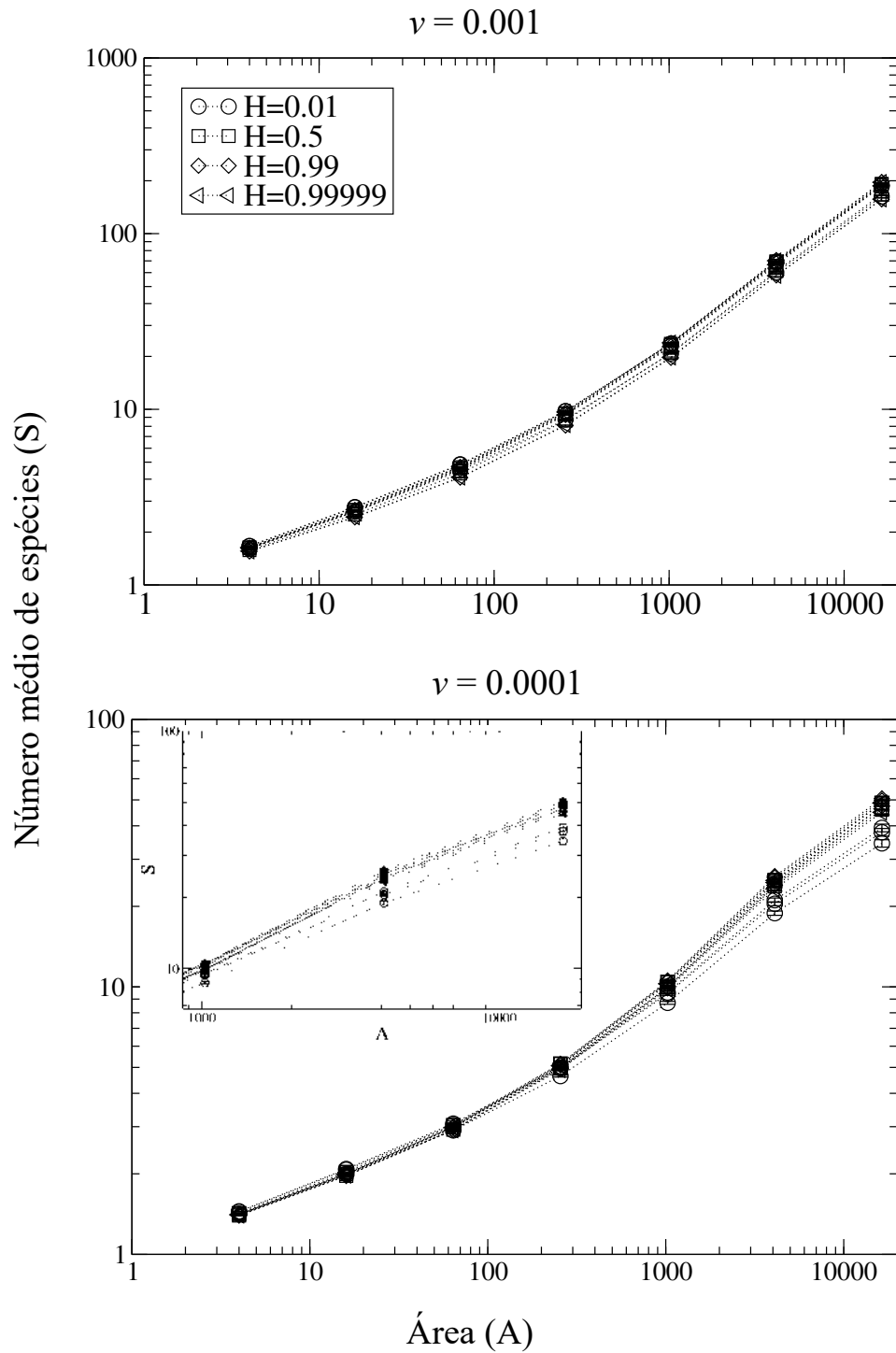


Figura 16: Relação espécies-área para cada nível de heterogeneidade H , todos eles como os três valores de variância utilizados e probabilidade de mutação $\nu = 0.001$ e $\nu = 0.0001$ respectivamente.

Dos ajustes feitos, obtivemos os valores do expoente z que se encontram registrados na Tabela 2. A partir destes valores calculamos o valor médio de z tanto para áreas pequenas como para áreas grandes. Notamos que os valores das inclinações dadas pelo expoente é maior para áreas grandes, quando as espécies tem uma maior probabilidade de mutação.

Tabela 2: Valores do expoente z .

H	Var	$\nu = 0.001$		$\nu = 0.0001$	
		z Área pequena	z Área grande	z Área pequena	z Área grande
0.01	0.001	0.41 ± 0.02	0.71 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.49 ± 0.01
	0.01	0.42 ± 0.02	0.71 ± 0.01	0.29 ± 0.01	0.50 ± 0.01
	0.1	0.40 ± 0.02	0.70 ± 0.01	0.28 ± 0.01	0.48 ± 0.01
0.5	0.001	0.42 ± 0.02	0.72 ± 0.01	0.30 ± 0.01	0.54 ± 0.02
	0.01	0.42 ± 0.02	0.72 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.02
	0.1	0.40 ± 0.02	0.71 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.02
0.99	0.001	0.42 ± 0.02	0.73 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.02
	0.01	0.41 ± 0.02	0.72 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.02
	0.1	0.39 ± 0.02	0.71 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.02
0.99999	0.001	0.42 ± 0.02	0.72 ± 0.01	0.29 ± 0.02	0.54 ± 0.01
	0.01	0.41 ± 0.02	0.72 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.01
	0.1	0.39 ± 0.02	0.71 ± 0.01	0.30 ± 0.02	0.55 ± 0.02
Valor médio de z		0.41 ± 0.01	0.72 ± 0.01	0.30 ± 0.01	0.54 ± 0.03

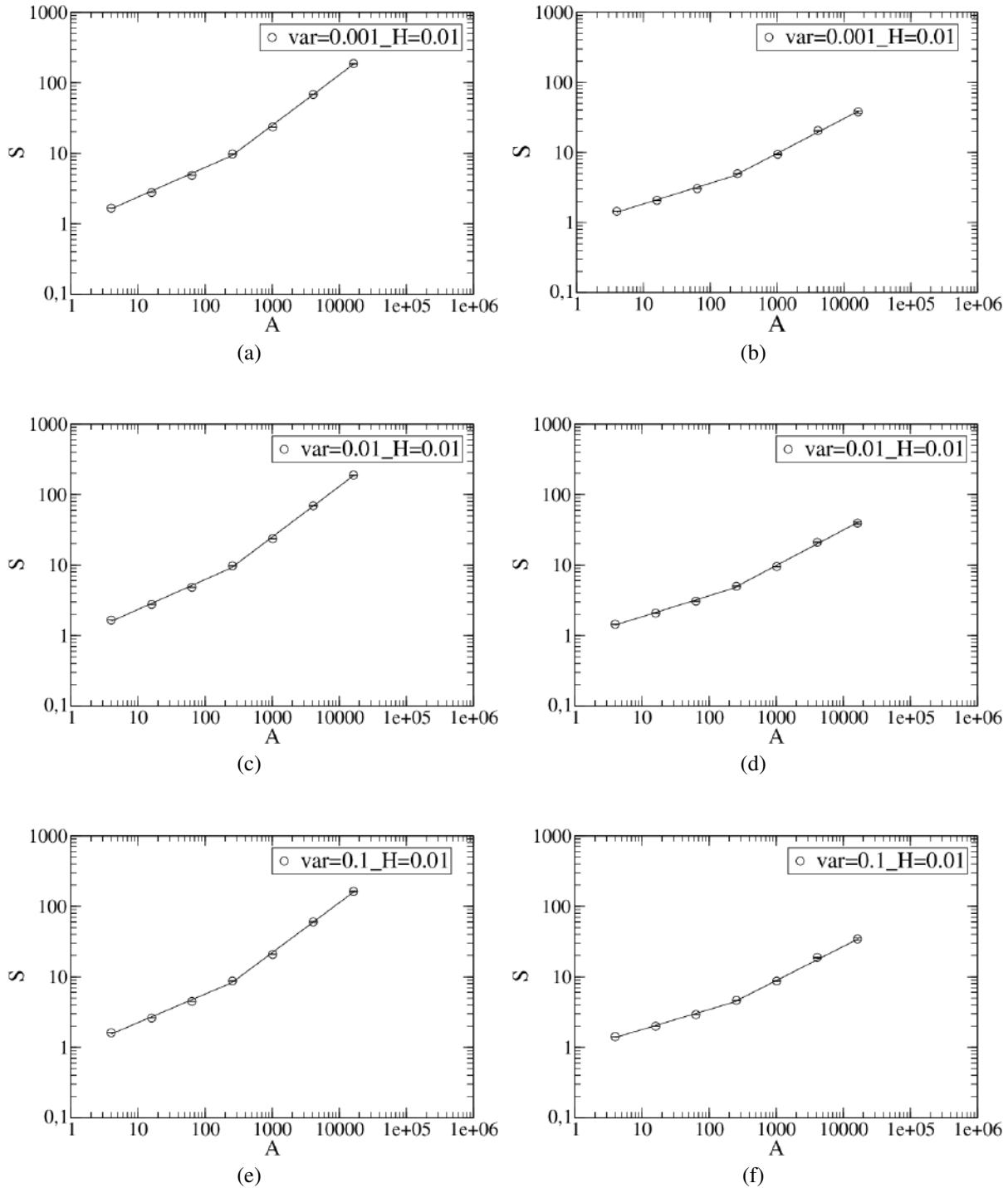


Figura 17: Relação espécies-área para $H = 0.01$. Em (a), (c), (e) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.001$ e em (b), (d) e (f) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.0001$.

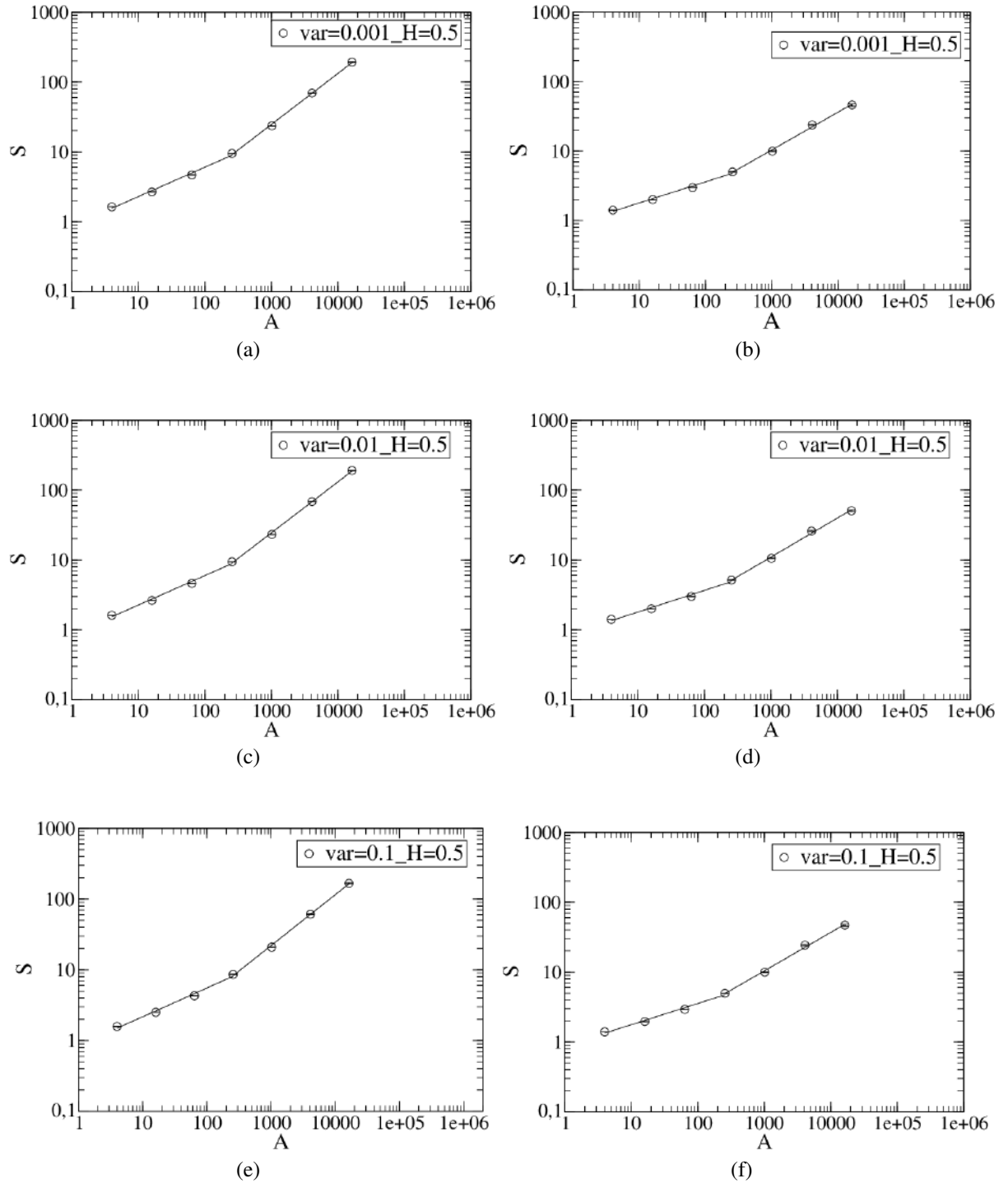


Figura 18: Relação espécies-área para $H = 0.5$. Em (a), (c), (e) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.001$ e em (b), (d) e (f) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.0001$.

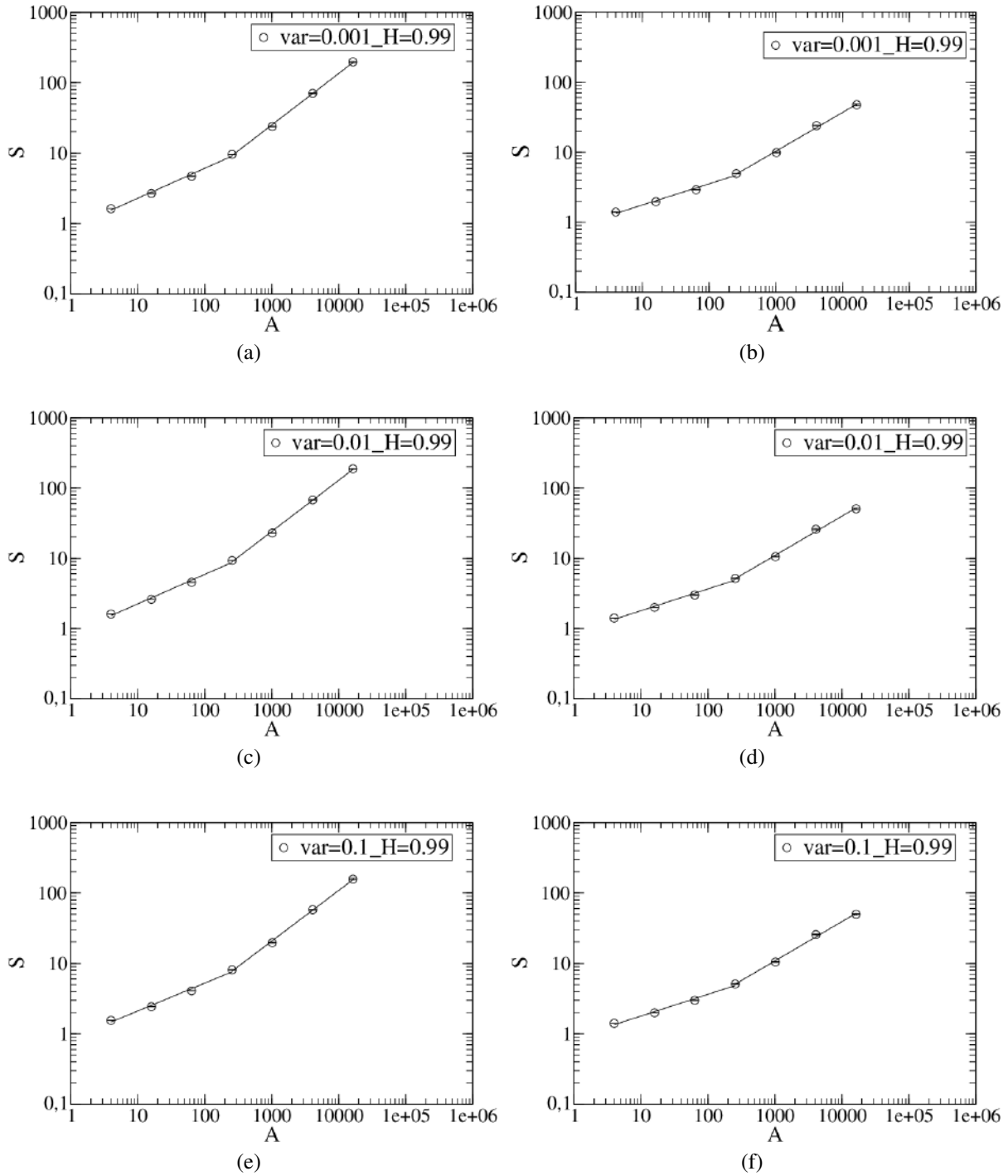


Figura 19: Relação espécies-área para $H = 0.99$. Em (a), (c), (e) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.001$ e em (b), (d) e (f) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.0001$.

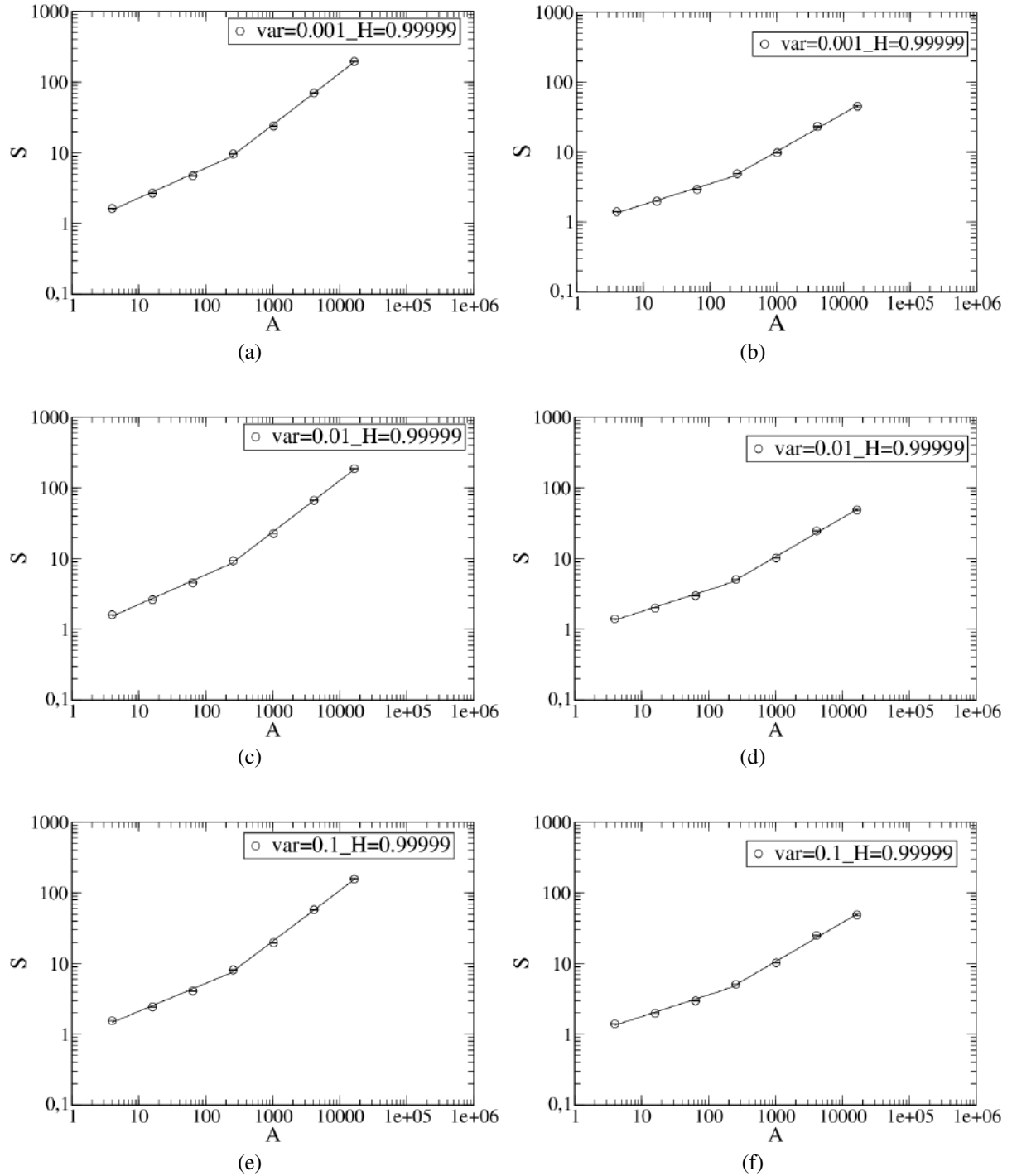


Figura 20: Relação espécies-área para $H = 0.99999$. Em (a), (c), (e) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.001$ e em (b), (d) e (f) a probabilidade de mutação é $\nu = 0.0001$.

Na Figura 21 é apresentado o comportamento do expoente z para diferentes valores de probabilidade de mutação ν . Na figura observamos um comportamento crescente de z tanto para

áreas pequenas como para áreas grandes, na medida que é o valor da probabilidade de mutação aumenta. Vemos também que para valores de probabilidade de mutação muito pequenos ou muito altos o valor do expoente z é invariante com o tamanho da área.

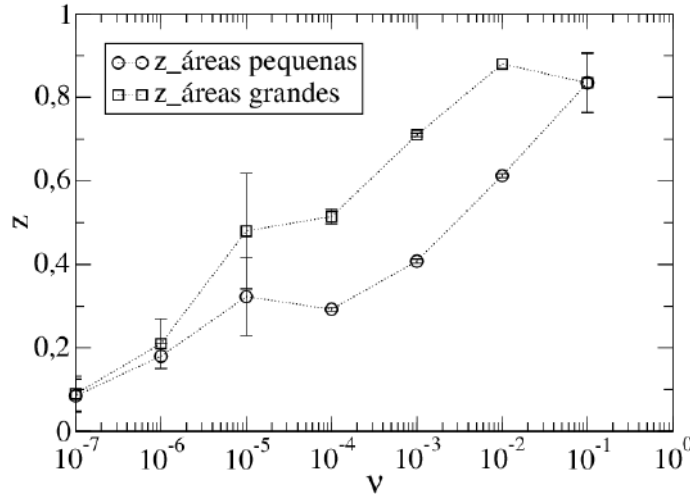


Figura 21: Número médio do expoente z em função da probabilidade de mutação ν .

2.2.3 Distribuição de Abundância

As distribuições de abundância das espécies são uma ferramenta bastante útil que permitem recompilar toda a informação recolhida de uma comunidade. Com estas é possível definir quão abundante ou rara é uma espécie, dependendo da quantidade de indivíduos que a compõe.

As Figuras 22 e 23 mostram os diagramas de frequência da abundância das espécies, para quando temos uma probabilidade de mutação $\nu = 0.001$ e para quando $\nu = 0.0001$ respectivamente. Estes gráficos estão organizados da esquerda para direita do menor valor de variância para o maior valor, para cada um dos ambientes diferenciados pelo grau de correlação dos recursos H .

Das distribuições da Figura 22, observamos a presença de espécies com populações de todos os tamanhos para todos os casos analisados. Também se notam dois picos, um para espécies com populações muito pequenas e outro para populações grandes.

Nas distribuições de abundância da Figura 23 visualizamos a presença de espécies com tamanhos populacionais pequenos, médios e grandes. Um pico para espécies grandes é observado.

Nota-se um pronunciamento deste pico com o aumento da variância e também com o aumento do grau de correlação da distribuição de recursos H .

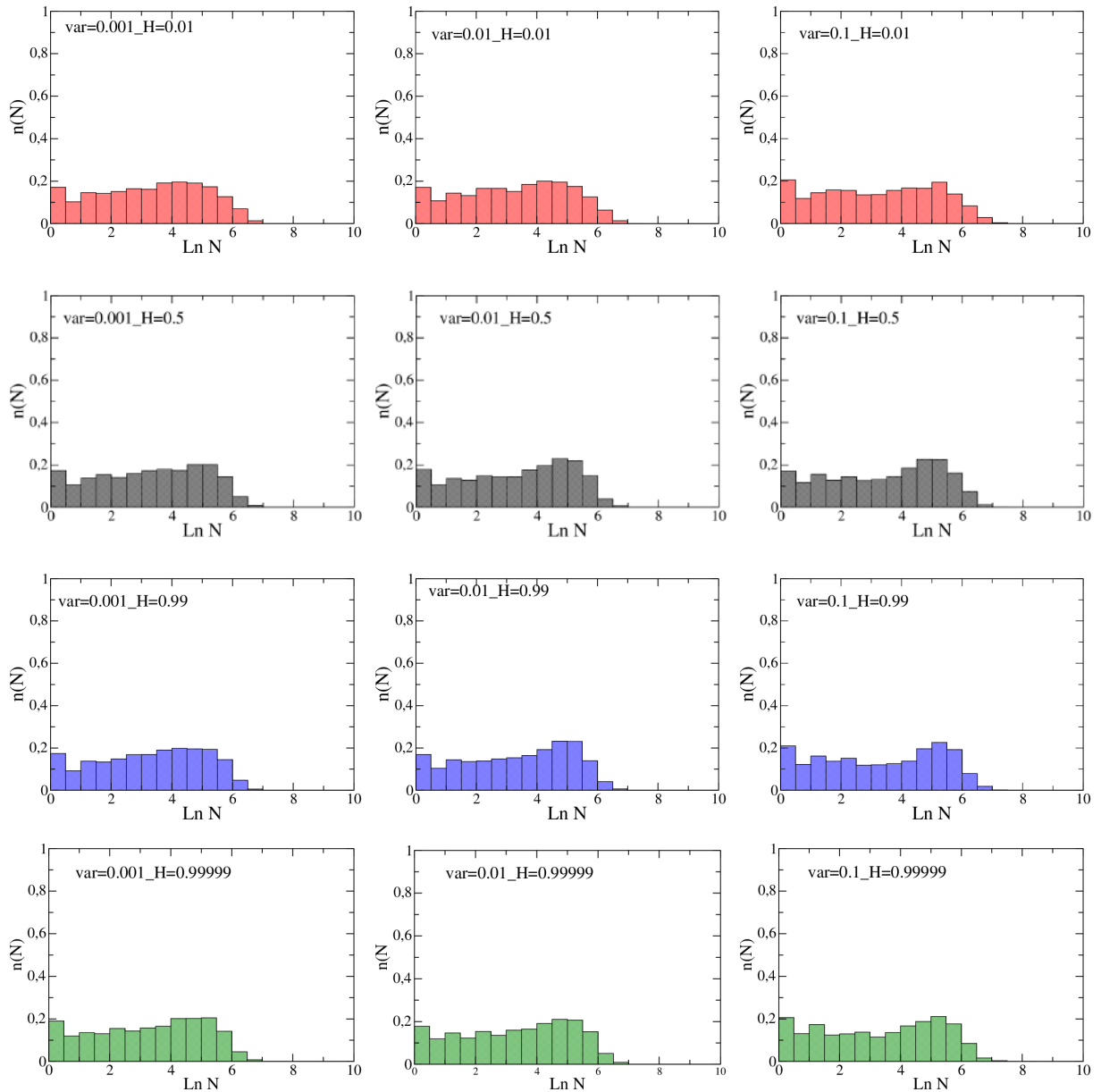


Figura 22: Número de espécies com tamanho de população $n(N)$ em função do logaritmo natural do tamanho da população (N), para o caso em que $\nu = 0.001$.

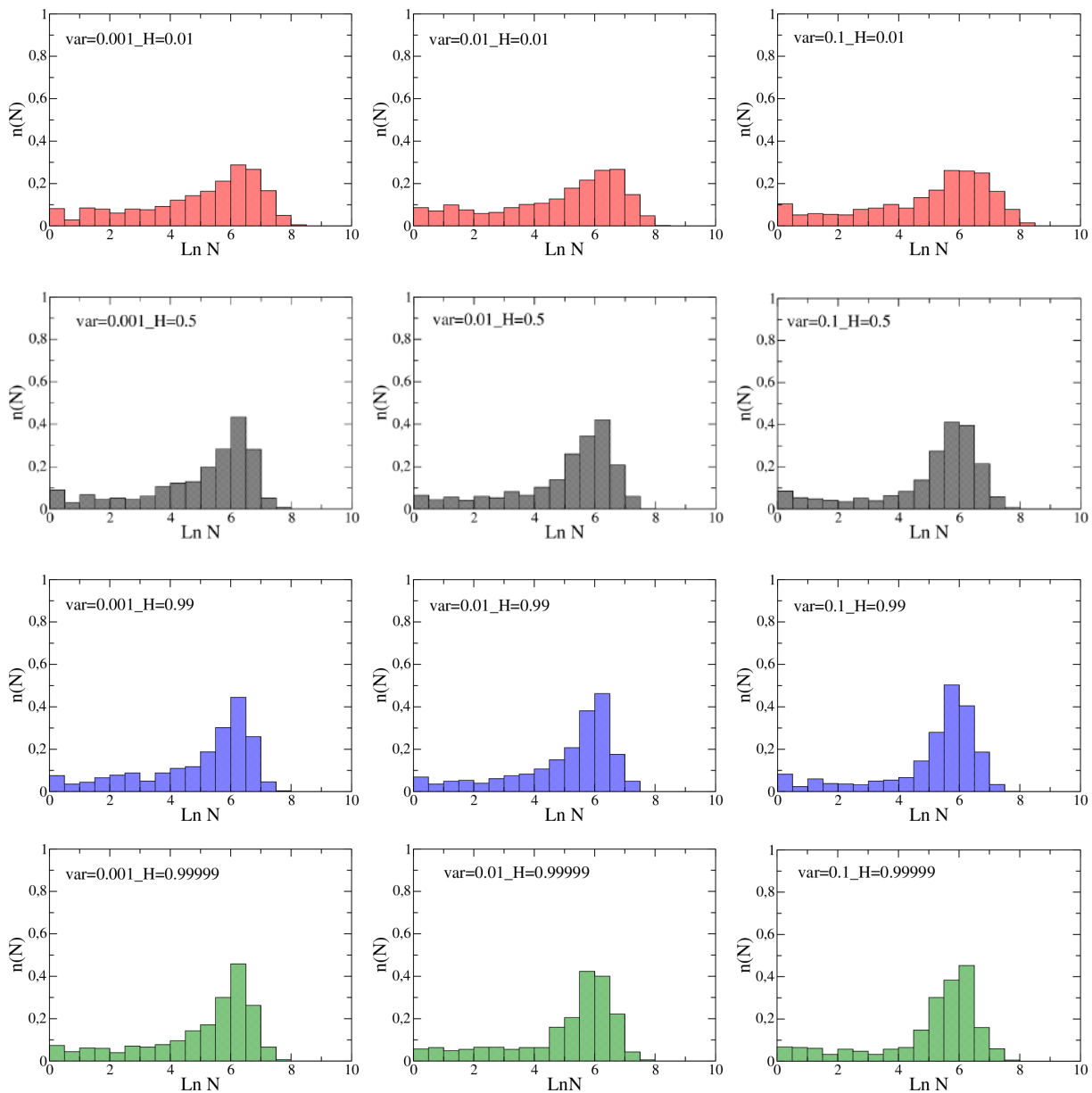


Figura 23: Número de espécies com tamanho de população $n(N)$ em função do logaritmo natural do tamanho da população (N), para o caso em que $\nu = 0.0001$.

Finalmente como parte das análises da diversidade de espécies, construímos a relação do número médio de espécies em função do grau de correlação da distribuição dos recursos dado pelo parâmetro H , exibida na Figura 24. Na figura apresentamos a relação para cada um dos valores de variância, organizadas de maior a menor valor e as figuras sobrepostas corresponde ao *zoom* da figura nos pontos em que $H \approx 1$.

Na Figura 24(a) observamos que o número médio de espécies é menor quando o valor de variância é 0.1, e um leve decrescimento da diversidade se dá neste caso quando o ambiente torna-se menos heterogêneo ($H \approx 1$) (ver Figura sobreposta da Figura 24(a)). A perda de diversidade pode ser causada pelo fato de que, como a taxa de mutação é maior, a geração de espécie é mais frequente e por conseguinte a geração de espécies com probabilidade de reprodução baixa pode aumentar, dado que no modelo variâncias maiores proporcionam valores da constante de meia-saturação mais altos. Dessa forma, espécies com conjuntos de constantes de meia-saturação mais baixas levam as outras à extinção. Para os casos em que o valor da variância é 0.01 e 0.001 a diversidade é maior independentemente do grau de correlação da distribuição dos recursos H .

Na Figura 24(b), o número médio de espécies é menor e aproximadamente o mesmo para ambientes com recursos anticorrelacionados ($H = 0.01$) sem importar o valor da variância. Visualizamos um aumento da diversidade para valores de variâncias maiores quando o ambiente possui recursos descorrelacionados e correlacionados. Na figura sobreposta da Figura 24(b), o número médio de espécies decresce para ambientes medianamente homogêneos ($H = 0.99999$).

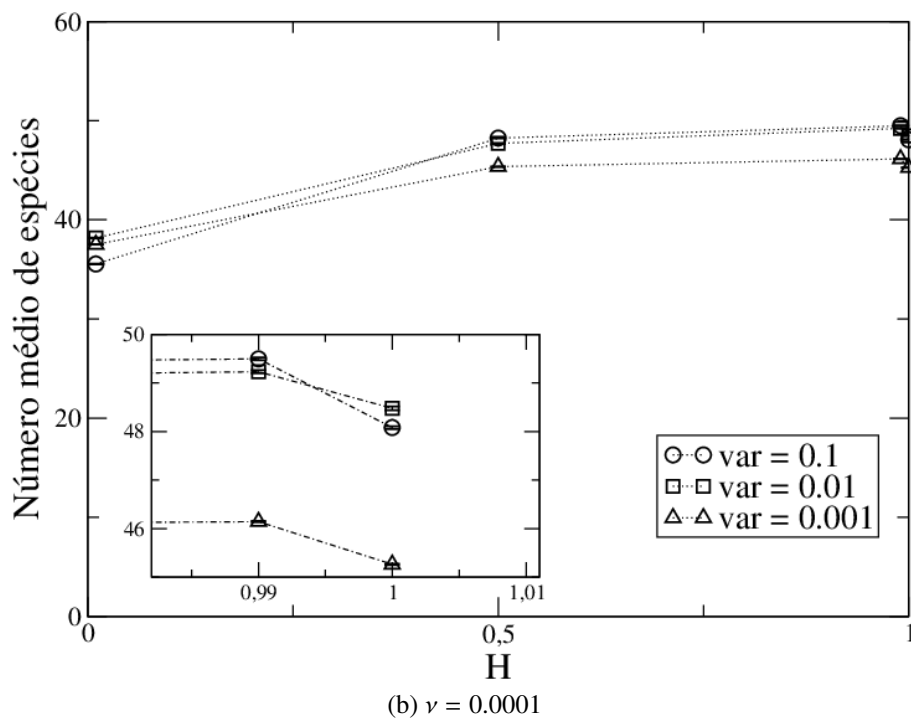
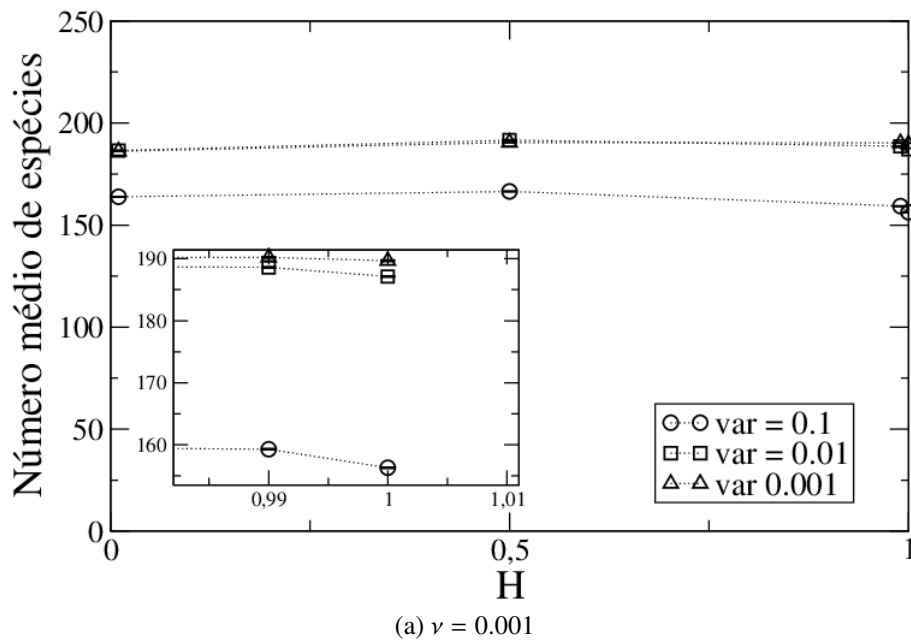


Figura 24: Número médio de espécies em função do grau de correlação H da distribuição dos recursos.

CAPÍTULO 3

Análise Estatística da Evolução Temporal da Diversidade de Espécies

Neste capítulo apresentamos uma abordagem estatística para entender o comportamento da distribuição das flutuações da evolução temporal da diversidade. Para isto começaremos mostrando algumas características da distribuição que utilizamos para modelar o comportamento dos dados da série temporal do processo evolutivo da diversidade de espécies. Em seguida descrevemos a maneira como foi construído nosso processo de análise e geração dos respectivos gráficos.

No capítulo 1 mencionamos que os processos evolutivos são sistemas que possuem memória, devido a que o presente depende de alguma situação do passado, e de fato os processos evolutivos numa determinada espécie dependem das características ou condições no instante de tempo anterior, dado que, qualquer fator que seja alterado, é condicionante para o processo evolutivo da espécie.

Para conseguir modelar o comportamento destes processos com memória usamos a distribuição exponencial esticada, por ser a melhor distribuição em proporcionar um ajuste adequado dos dados quando seguem este tipo de comportamento. Por exemplo, no estudo apresentado em [75], os autores estudaram a dinâmica comportamental e emocional de duas pessoas tentando resolver um conflito, onde vários grupos de duas pessoas foram convidadas a falar por um tempo específico, para tentar atingir algum consenso em relação a um assunto de discórdia. Os autores determinaram uma função densidade de probabilidade da duração de tempo

usado em cada estado comportamental exibido pelas pessoas, que foi dada pela exponencial esticada, indicando que a probabilidade de mudar de um estado de comportamento para outro em cada momento, depende da quantidade de tempo já utilizado nesse estado.

Em análises de flutuações também consideram a distribuição exponencial esticada como uma alternativa para o ajuste do comportamento dos dados, como o caso apresentado em [76, 77]. Em [76] usa-se um modelo estocástico hierárquico que incorpora teoria de turbulências para descrever as distribuições da flutuações de intensidade num laser de fibra aleatório. A partir da análise das séries temporais de máximas intensidades, e o uso dos incrementos que denota as flutuações de intensidades máximas de espectros ópticos sucessivos, conseguiram demonstrar três comportamento diferentes, o primeiro um comportamento gaussiano abaixo do limiar, o segundo uma mistura de distribuições com caudas que decaem exponencialmente próximas ao limiar e por último uma mistura de distribuições com caudas exponencialmente esticadas acima do limite.

Em [77] estuda-se o campo magnético escalar da superfície da terra, cujas medições são feitas por magnetômetros a profundidades do fundo oceânico por um período de vários dias. Os dados da série temporal do campo magnético foram analisados para extrair flutuações ambientais que variam lentamente. Os autores encontraram que as flutuações do campo magnético da Terra tinha possivelmente uma distribuição que não era gaussiana ou exponencial, mas uma distribuição aproximada pela exponencial esticada.

A função densidade de probabilidade da distribuição exponencial esticada é definida como [53, 75, 77]

$$f(x) = A e^{-B|x|^\beta}, \quad -\infty < x < \infty; \quad 1 < \beta < 2, \quad (3.1)$$

onde A e B são constantes positivas e o expoente β é diferente em cada caso. Em outras situações utiliza-se uma forma diferente da função exponencial esticada, na qual considera-se um parâmetro de relaxamento e $0 \leq \beta \leq 1$ [39, 47, 78, 79]. Para efetuar nossas análises adotamos a forma dada pela Equação 3.1.

Normalizando a Equação 3.1 podemos encontrar a constante A ,

$$\int_{-\infty}^{\infty} f(x) dx = 1,$$

de modo que

$$\begin{aligned} A^{-1} &= \int_{-\infty}^{\infty} e^{-Bx^\beta} dx \\ &= 2 \int_0^{\infty} e^{-Bx^\beta} dx, \end{aligned}$$

fazendo uma mudança de variável,

$$\begin{aligned} u = Bx^\beta &\implies du = \beta Bx^{\beta-1} dx \\ x = \frac{u^{\frac{1}{\beta}}}{B^{\frac{1}{\beta}}} &\implies dx = \frac{u^{\frac{1}{\beta}-1}}{\beta B^{\frac{1}{\beta}}} du, \end{aligned}$$

então

$$A^{-1} = \frac{2}{\beta B^{\frac{1}{\beta}}} \int_0^{\infty} e^{-u} u^{\frac{1}{\beta}-1} du,$$

usando a definição da função Gamma $\Gamma(z) = \int_0^{\infty} e^{-u} u^{z-1} du, R(z) > 0$, obtemos

$$\begin{aligned} A^{-1} &= \frac{2}{\beta B^{\frac{1}{\beta}}} \Gamma\left(\frac{1}{\beta}\right) \\ A &= \frac{\beta B^{\frac{1}{\beta}}}{2\Gamma\left(\frac{1}{\beta}\right)}. \end{aligned} \tag{3.2}$$

Para determinar a constante B é necessário calcular o menor momento não nulo da função densidade de probabilidade da distribuição exponencial esticada, que corresponde à variância σ^2 [53], de onde se tem

$$\sigma^2 = \frac{\Gamma\left(\frac{3}{\beta}\right)}{\Gamma\left(\frac{1}{\beta}\right) B^{\frac{2}{\beta}}},$$

isolando B ,

$$B = \left[\frac{\Gamma\left(\frac{3}{\beta}\right)}{\Gamma\left(\frac{1}{\beta}\right) \sigma^2} \right]^{\frac{\beta}{2}}. \quad (3.3)$$

Agora substituindo B na equação 3.2,

$$A = \frac{\beta}{2\sigma} \left[\frac{\Gamma\left(\frac{3}{\beta}\right)}{\Gamma\left(\frac{1}{\beta}\right)^3} \right]^{\frac{1}{2}}, \quad (3.4)$$

encontramos a forma final da constante A . Para mais detalhes das características estatísticas da distribuição exponencial esticada e dos processos matemáticos ver [53].

Para a obtenção de nossos resultados usamos o mesmo modelo computacional descrito no capítulo 2. Utilizamos redes de tamanhos diferentes em que consideramos como parâmetros de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.01$ e $H = 0.5$. Também optamos por usar como valores da variância para a geração das constantes de meia-saturação das espécies mutantes $var = 0.001$ e $var = 0.1$, e definimos valores diferentes para a taxa de mutação ν .

Como resultados obtivemos os histogramas dos incrementos da diversidade de espécies, gerados através da série temporal do processo evolutivo, e analisamos o comportamento que apresenta a diversidade de espécies em relação aos valores de taxa de mutação ν usados. Estes resultados podem ser visualizados na seções a seguir, onde fazemos uma descrição mais detalhada da maneira como foram construídos e mostramos os gráficos obtidos junto com sua respectiva discussão.

3.1 Histogramas dos Incrementos da Diversidade

Para obter os dados com os quais construímos os histogramas, efetuamos uma simulação com 1×10^5 passos de tempo (fazendo a contagem de um a um) para cada caso a ser analisado.

Nessas análises nosso interesse são as flutuações que acontecem passo a passo na evolução temporal da diversidade espécies, assim nas simulações não foi necessário definir uma maior quantidade de passos de tempo até a série chegar ao estado estacionário.

Geramos os histogramas seguindo o procedimento que se mostra na Figura 25, depois realizamos os ajustes dos gráficos usando a distribuição exponencial esticada.

Os gráficos apresentados na Figura 25 correspondem a série temporal da diversidade de espécies obtida quando consideramos uma rede tamanho $N = 64 \times 64$, probabilidade de mutação $\nu = 1 \times 10^{-3}$ e valor de variância para a geração das constantes de meia-saturação das espécies mutantes $var = 0.001$. O histograma com o ajuste dado pela distribuição exponencial esticada pode-se visualizar na Figura 26.

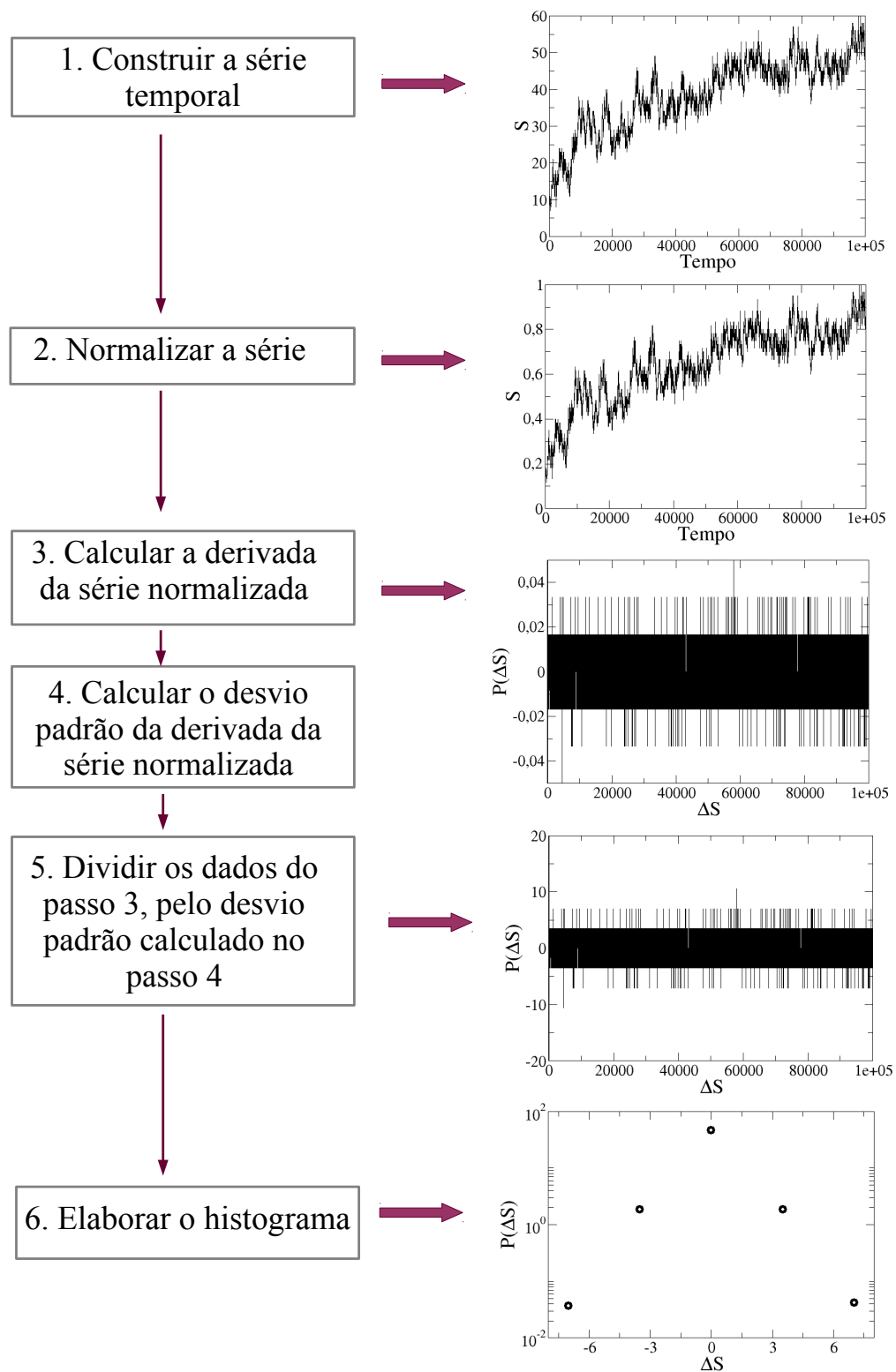


Figura 25: Procedimento para a construção dos histogramas dos incrementos da diversidade.

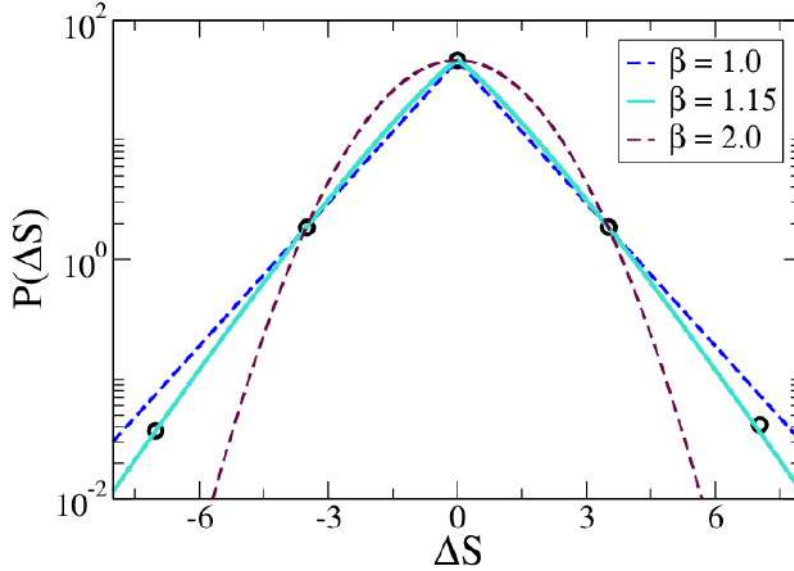


Figura 26: Histograma dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 64 \times 64$, probabilidade de mutação $\nu = 1 \times 10^{-3}$ e variância $var = 0.001$.

Na Figura 26 quando $\beta = 1.0$ o comportamento corresponde a uma distribuição exponencial padrão, para $\beta = 1.15$ pode-se visualizar um melhor ajuste dos dados regidos pela distribuição exponencial esticada, e com $\beta = 2.0$ o comportamento é característico de um distribuição gaussiana. Um comportamento similar para outro caso de estudo foi observado em [77], só que neste a função distribuição de probabilidade mostrava uma boa descrição pela exponencial esticada com $\beta < 1$.

As Figuras 27 até a 34 apresentam os diferentes histogramas na escala semi-log dos incrementos da diversidade de espécies, para cada tamanho de rede construída e valores de probabilidade de mutação considerados.

Nas Figuras 27 a 30 independentemente do grau de correlação da distribuição de recursos que se tenha no ambiente e do valor da variância usado na geração das constantes de meia-saturação das espécies mutantes, encontramos que para valores de probabilidade de mutação menores, o comportamento dos dados é ajustado pela distribuição exponencial esticada com valores do expoente $1 < \beta < 2$ e para valores de mutação maiores, o ajuste dos dados mostra um expoente $\beta = 2$, que segue um comportamento gaussiano.

Na Figura 28 não mostramos o comportamento para o caso de mutação $\nu = 1 \times 10^{-4}$, porque não havia um número de pontos suficiente e não foi possível fazer nenhum ajuste.

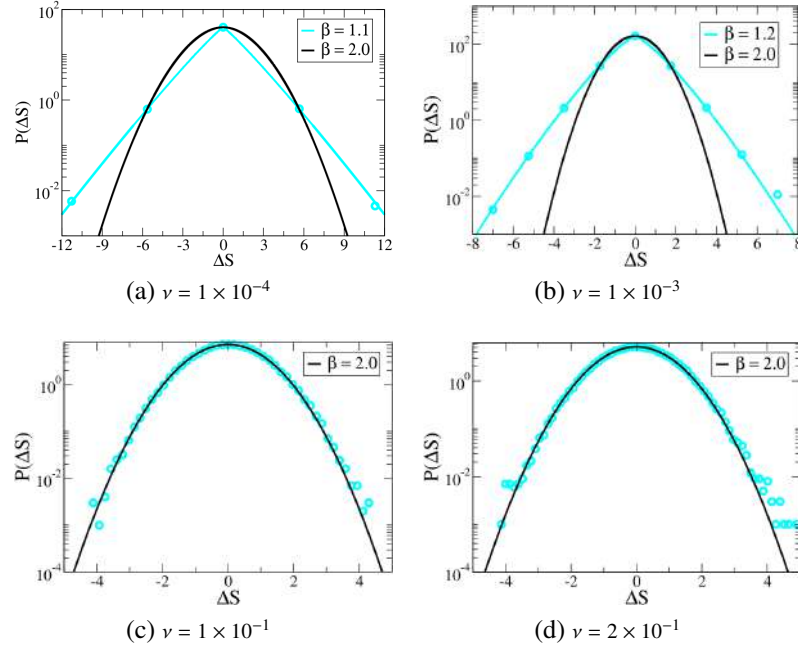


Figura 27: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.01$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν .

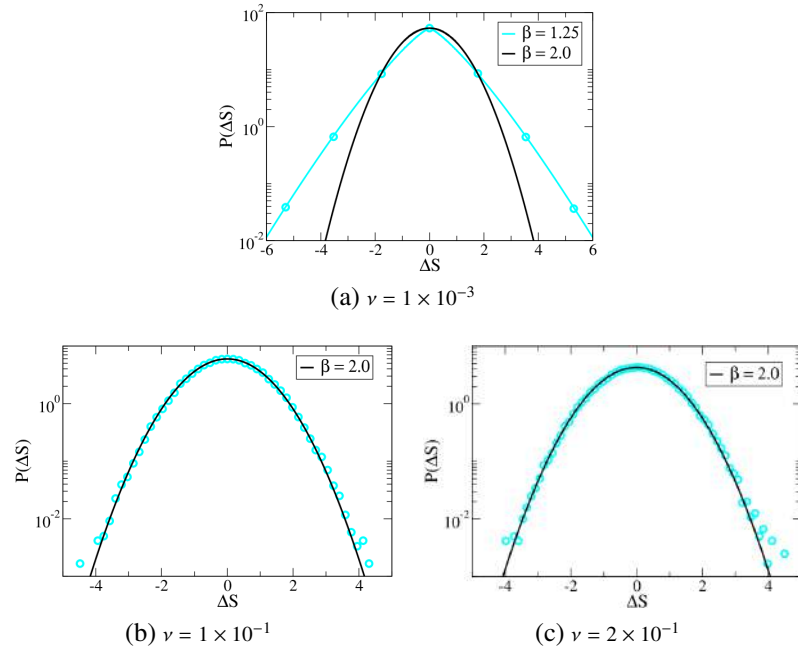


Figura 28: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.5$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν .

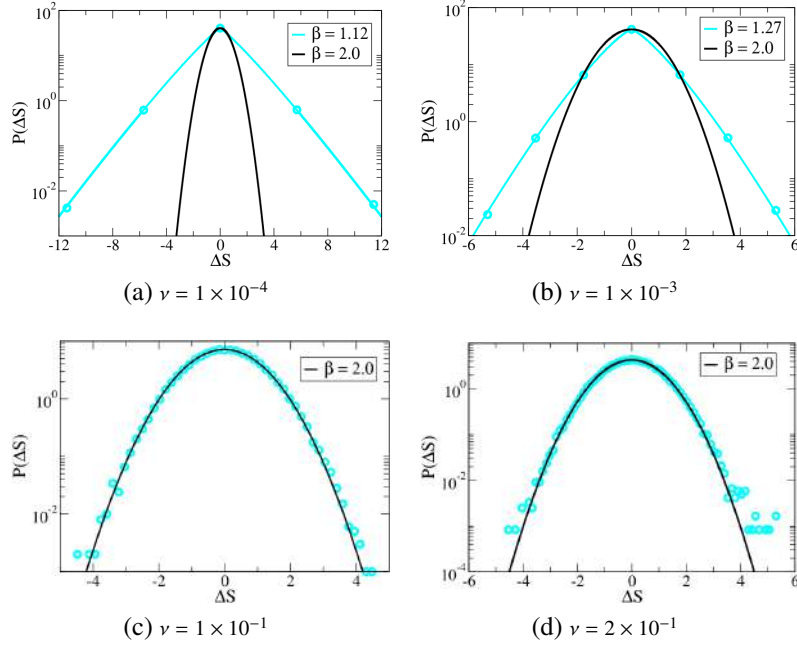


Figura 29: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.01$, $var = 0.1$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν .

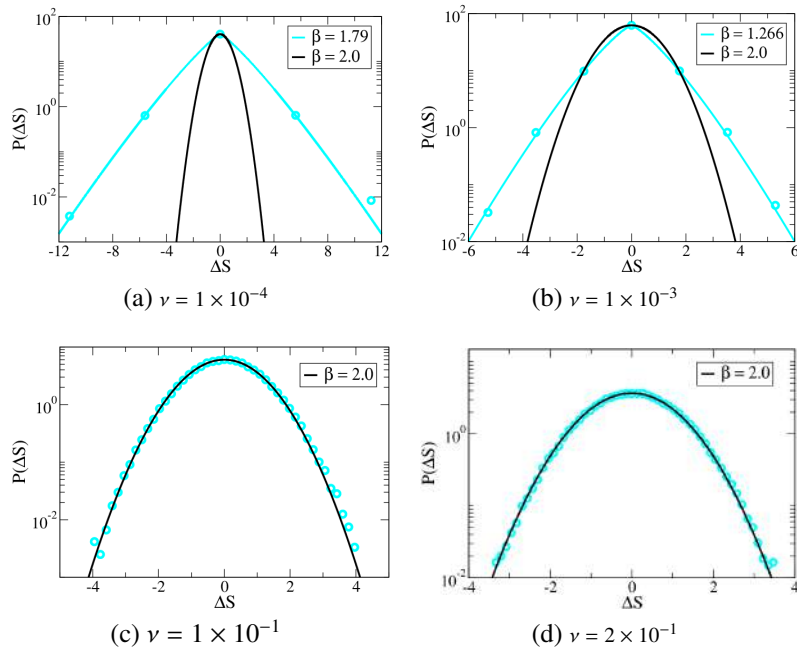


Figura 30: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 128 \times 128$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.5$, $var = 0.1$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν .

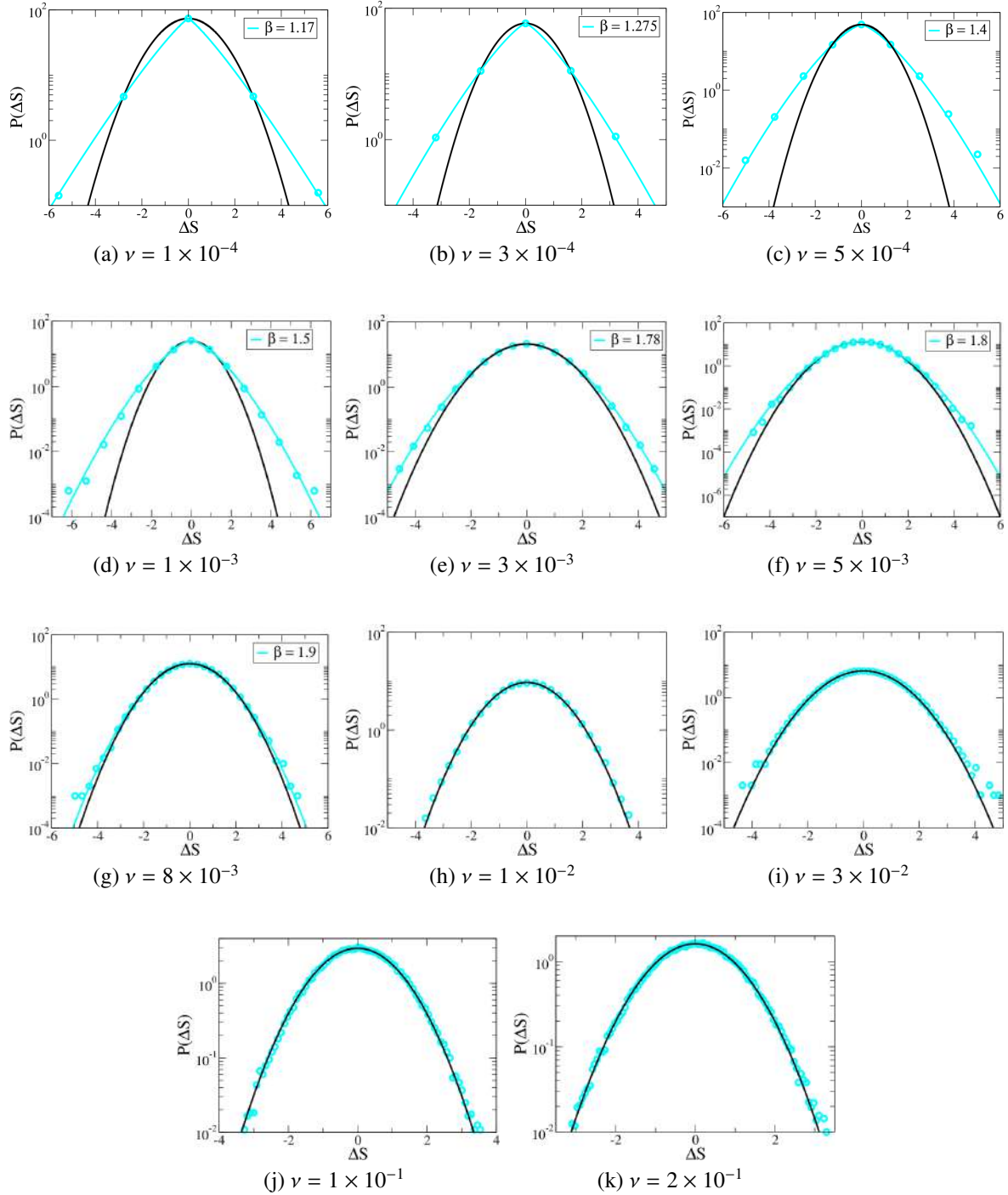


Figura 31: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.01$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν . A linha na cor preta corresponde ao ajuste com $\beta = 2.0$.

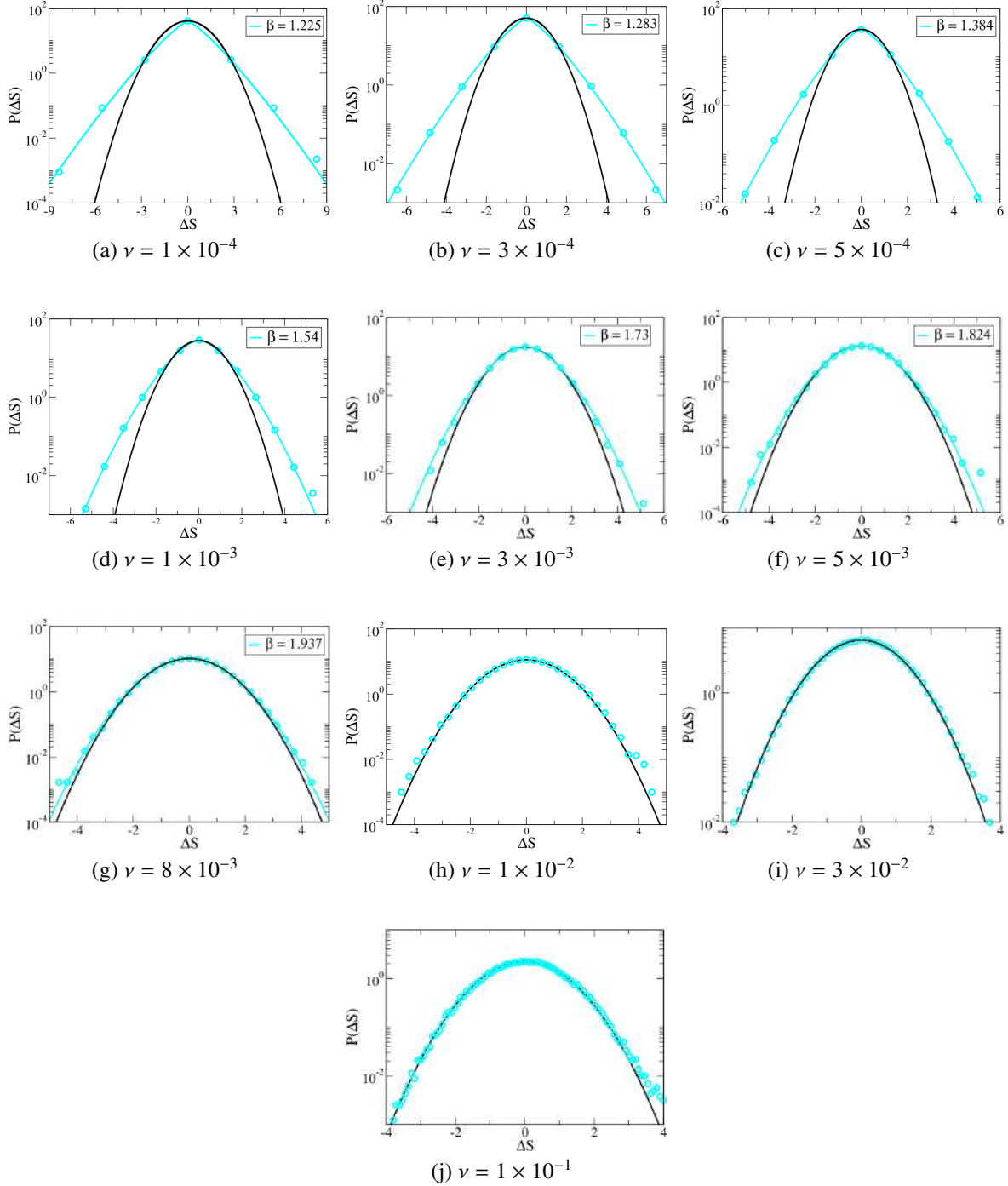


Figura 32: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.5$, $var = 0.001$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν . A linha na cor preta corresponde ao ajuste com $\beta = 2.0$.

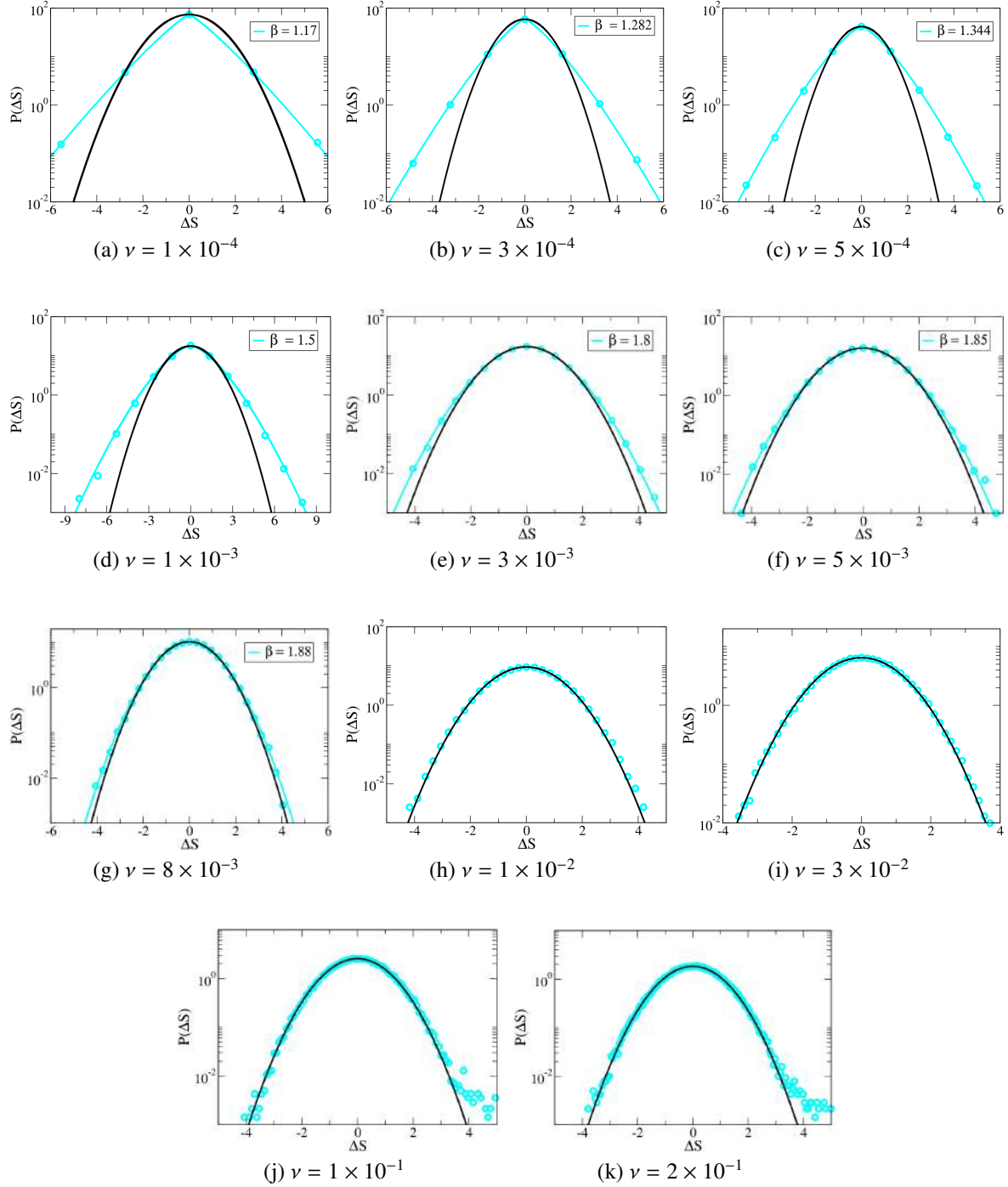


Figura 33: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.01$, $var = 0.1$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν . A linha na cor preta corresponde ao ajuste com $\beta = 2.0$.

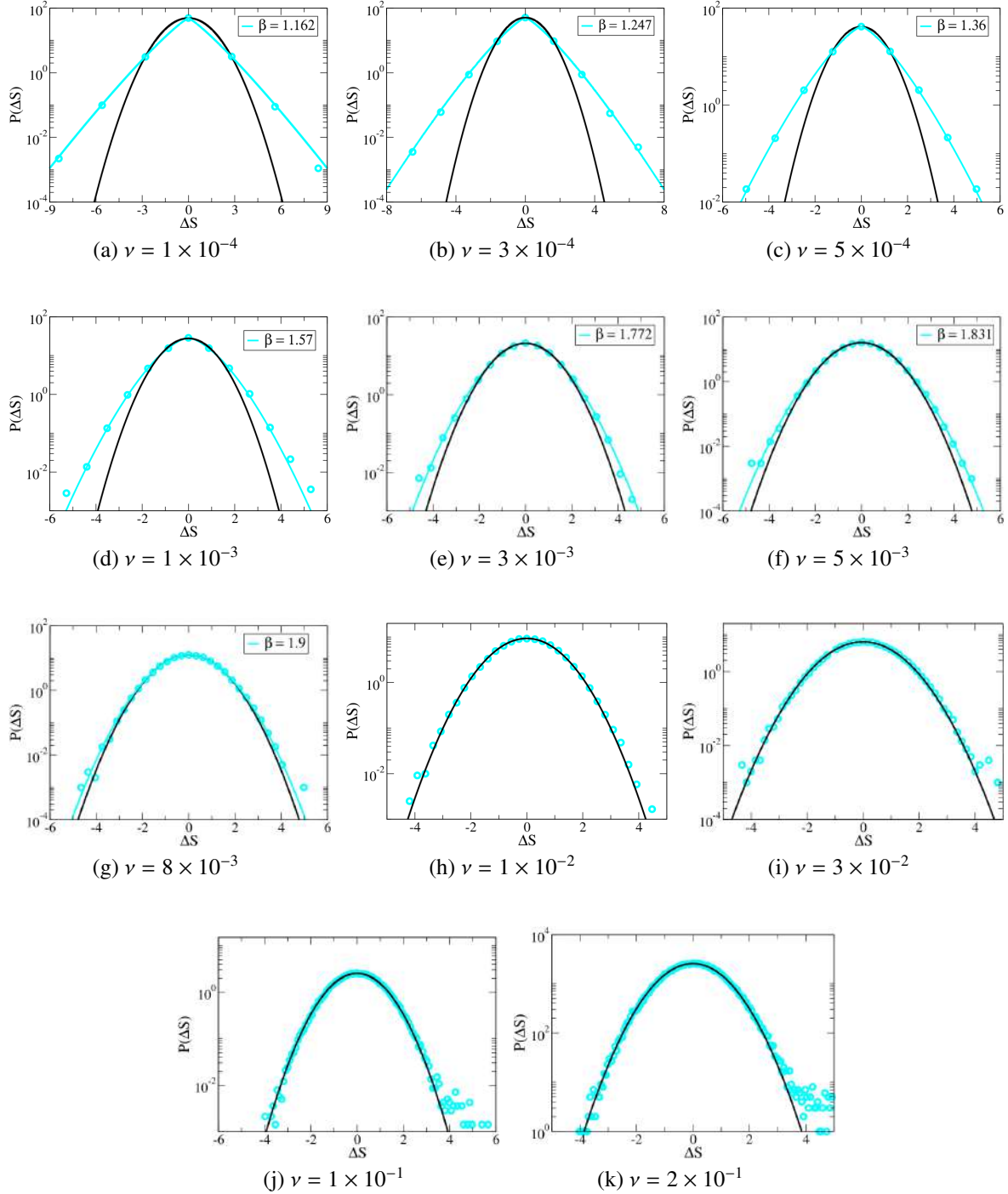


Figura 34: Histogramas dos incrementos da diversidade de espécies na escala semi-log, para uma rede de tamanho $N = 256 \times 256$, coeficiente de correlação da distribuição dos recursos $H = 0.5$, $var = 0.1$ e valores diferentes de probabilidade de mutação ν . A linha na cor preta corresponde ao ajuste com $\beta = 2.0$.

O comportamento observado nas Figuras 31 a 34 é similar aos histogramas construídos para a rede de tamanho $N = 128 \times 128$, já que, quanto menor a probabilidade de mutação utilizada no processo evolutivo, o ajuste dado pela distribuição exponencial esticada mostra valores do expoente $\beta \approx 1$. Com este resultado pode-se dizer que as espécies geradas são parecidas, ou seja nosso sistema não apresenta uma perda de memória. Por outro lado, quando aumentamos a probabilidade de mutação, vemos que $\beta = 2$, de forma que, as espécies que continuamente surgem pelo processo evolutivo, são cada vez mais diferentes. Então neste caso nosso sistema se comporta como um processo de Markov.

Na Figura 35 visualiza-se o comportamento apresentado pelo expoente β de ajuste em função dos diferentes valores de probabilidade de mutação ν , para a rede de tamanho $N = 256 \times 256$. Nesta Figura, encontramos dois regimes em lei de potência em que $\beta \sim \nu^\alpha$, cujo comportamento é similar mesmo variando o valor de H e a variância. No primeiro regime vemos que para valores de probabilidade de mutação menor, o expoente β apresenta um comportamento crescente a medida que aumenta o valor da probabilidade de mutação ν . Porém, para uma probabilidade de mutação alta, se observa uma mudança no comportamento, tornando-se uma relação constante entre β e ν .

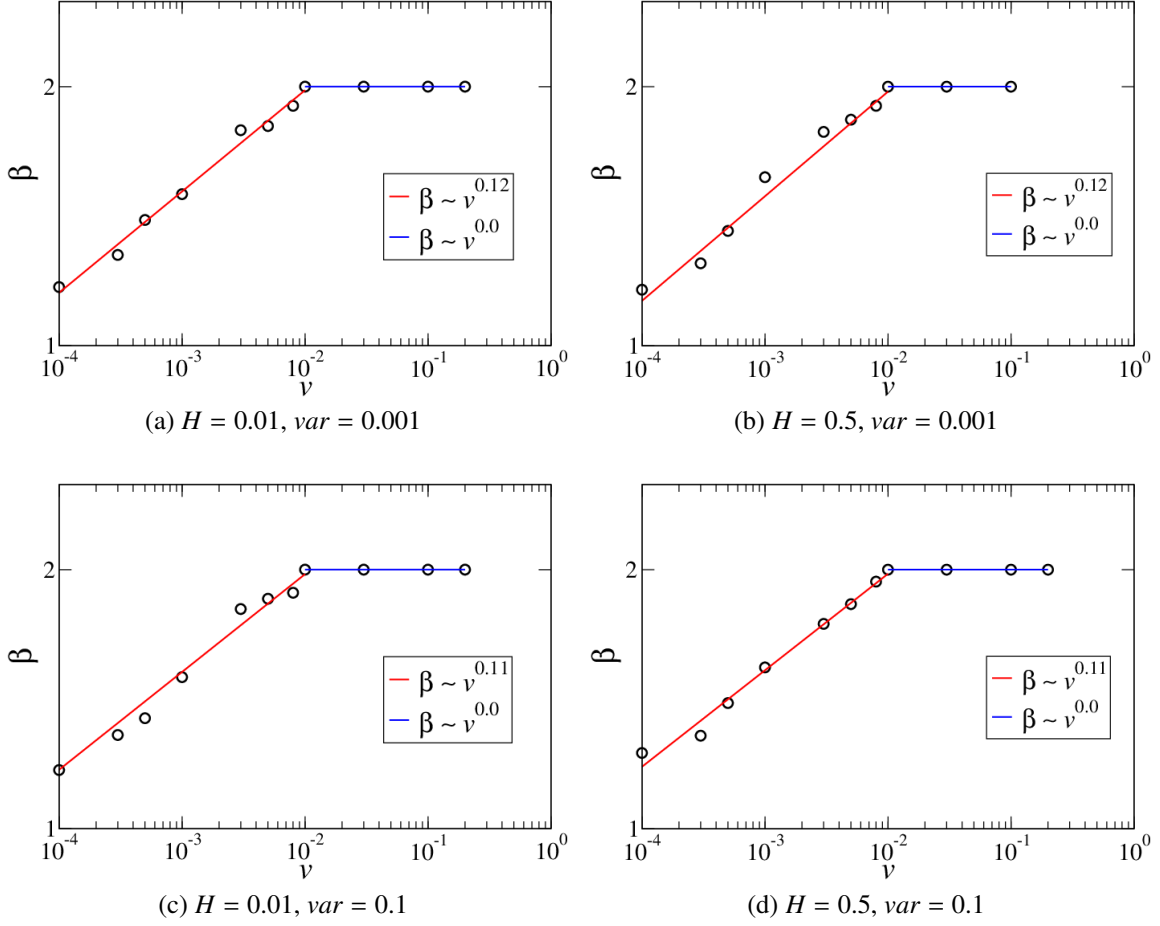


Figura 35: Relação do expoente β do ajuste e os diferentes valores de probabilidade de mutação ν usados na rede de tamanho $N = 256 \times 256$ na escala log-log.

3.2 Diversidade de Espécies em Função da Probabilidade de Mutação

Nesta seção analisamos a diversidade de espécies em relação à probabilidade de mutação. Para isto, realizamos o procedimento descrito a seguir.

1. Geramos redes de tamanho diferente $N = L \times L$, neste caso definimos $L = 64$ e $L = 128$, com $H = 0.01$, $H = 0.5$, $var = 0.001$, $var = 0.1$ para cada rede e consideramos diferentes valores de probabilidade de mutação.
2. Efetuamos 20 simulações independentes para cada valor de probabilidade de mutação, de

nossas simulações escolhemos uma amostra do número de espécies nos últimos 500000 passos de tempo.

3. De cada uma das 20 simulações calculamos a média do número de espécies no intervalo estabelecido.

4. Calculamos

$$\gamma_i = \frac{\overline{S}_i}{S_{max_i}}, \quad (3.5)$$

onde $\overline{S}$ é a média do número de espécies determinada no passo 3, S_{max} corresponde a o valor máximo na amostra e o subíndice i faz referencia a cada uma das 20 simulações.

5. Definimos um $\tilde{S}$ dado como

$$\tilde{S} = \sum_{i=1}^{20} \frac{\gamma_i}{N}, \quad (3.6)$$

que representa a média do calculo feito no passo 4. O N na Equação 3.6 corresponde ao total das simulações feitas.

As análises nesta seção foram efetuados quando as séries da evolução temporal da diversidade de espécies exibiam um comportamento estável. Percebemos que para probabilidades de mutação maiores da ordem dos 10^{-3} as séries convergem mais rápido ao equilíbrio, desta forma o número máximo de passos de tempo foi de 1×10^6 . Para os casos em que a probabilidade de mutação foi menor da ordem dos 10^{-4} tardavam mais para se estabilizar, de maneira que, foi necessário definir um total de 2×10^7 passos de tempo para estes casos.

A Figura 36 apresenta o comportamento de $\tilde{S}$, em função dos valores de probabilidade de mutação ν utilizados, para cada tamanho de rede gerada. Observamos um máximo para $\tilde{S}$ quando se tem valores muito pequenos de probabilidade de mutação, posteriormente um decrescimento no comportamento é evidenciado. Mas na medida que aumenta a probabilidade de mutação no sistema, o $\tilde{S}$ apresenta um suave crescimento.

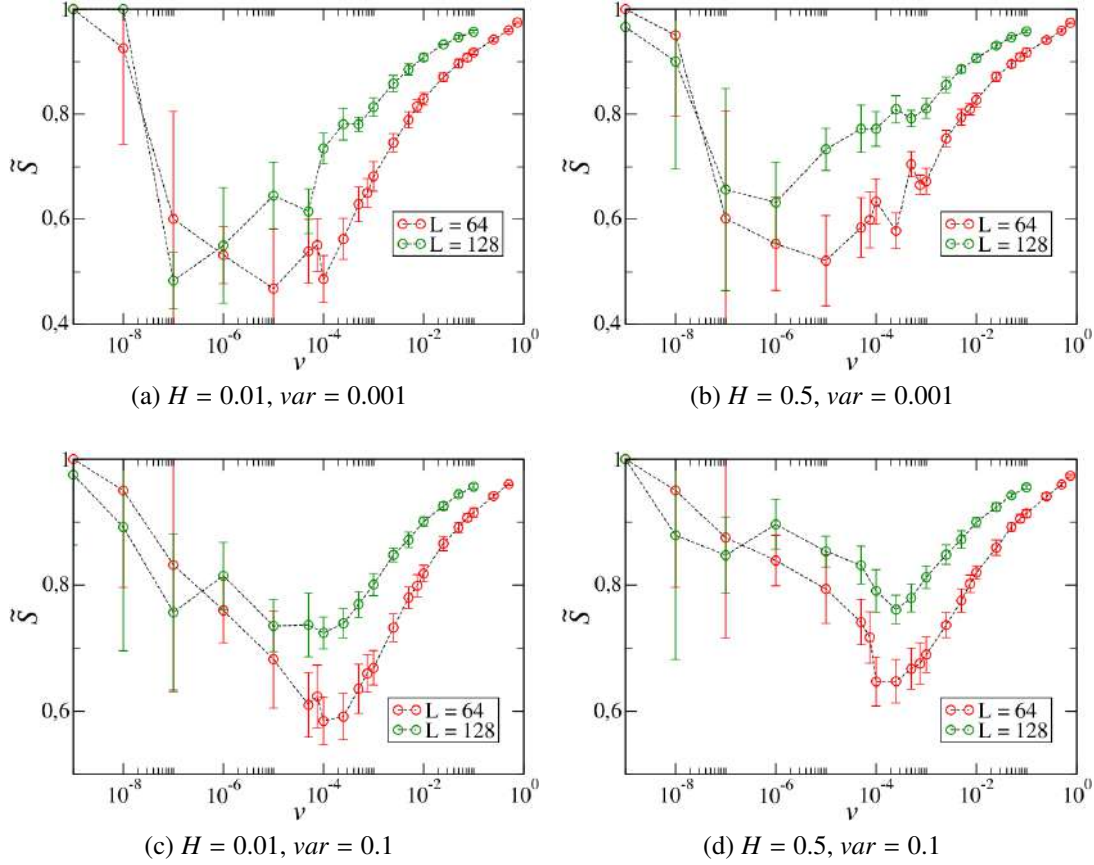


Figura 36: $\tilde{S}$ em função da probabilidade de mutação ν , para cada tamanho de rede $N = L \times L$ geradas.

O comportamento visualizado na Figura 36 aporta informação da variabilidade de espécies no sistema, já que para valores de probabilidade de mutação menores da ordem de 10^{-8} , é pouco provável gerar diferentes espécies novas. Por conseguinte o valor médio ($\bar{S}$) e o valor máximo (S_{max}) é o mesmo na Equação 3.5 e faz que $\tilde{S}$ seja igual ou próximo a um. No entanto, quando aumenta o valor de ν o sistema é muito variável, conforme se evidencia nas Figuras 37 até 44. Nestas figuras é possível diferenciar a mudança do comportamento da diversidade de espécies quando se tem pequenos a grandes valores de probabilidade de mutação. Lembrando que a cor branca representa os sítios vazios na rede e as demais cores representam as diferentes espécies.

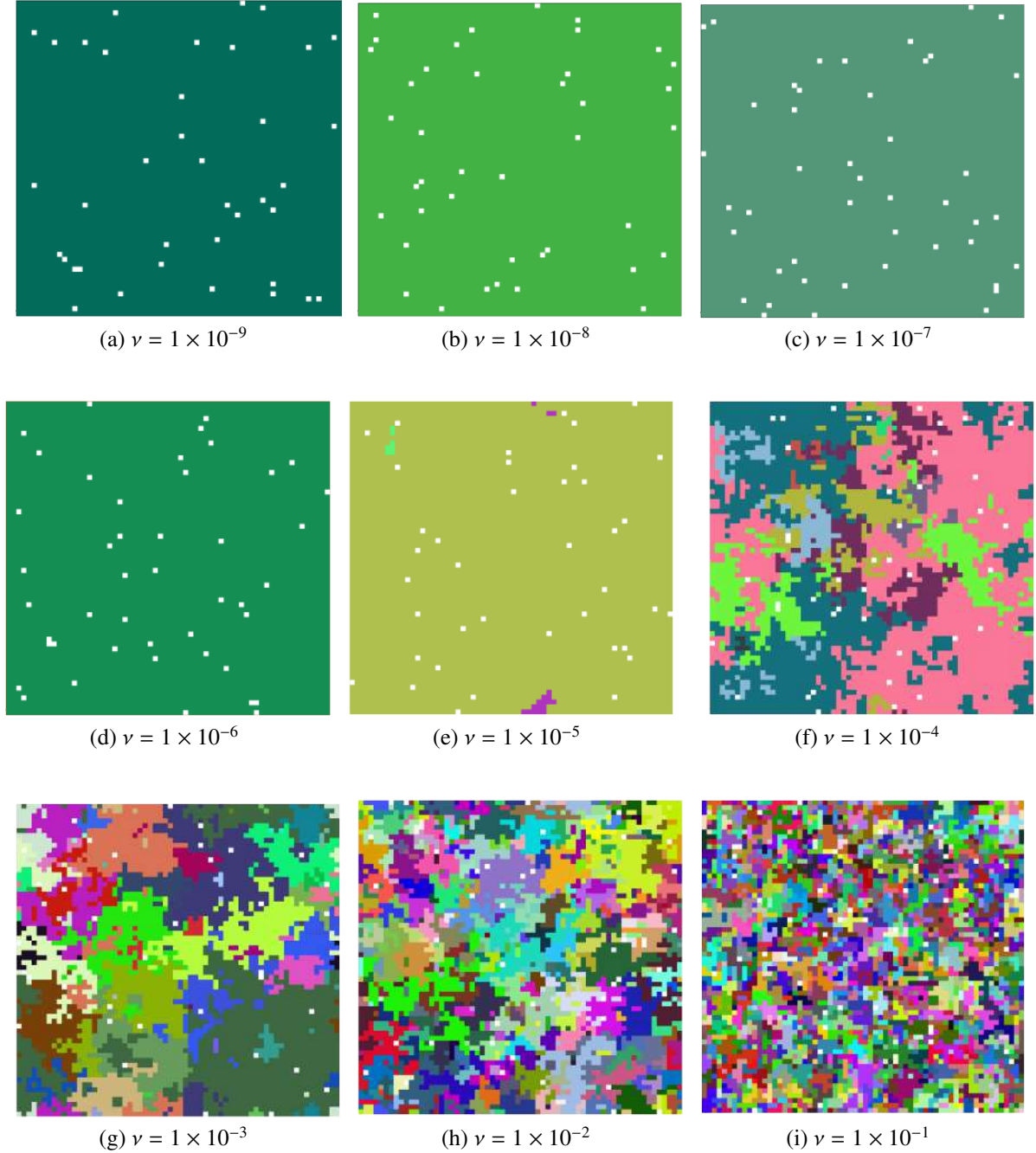


Figura 37: Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$ e $var = 0.001$.

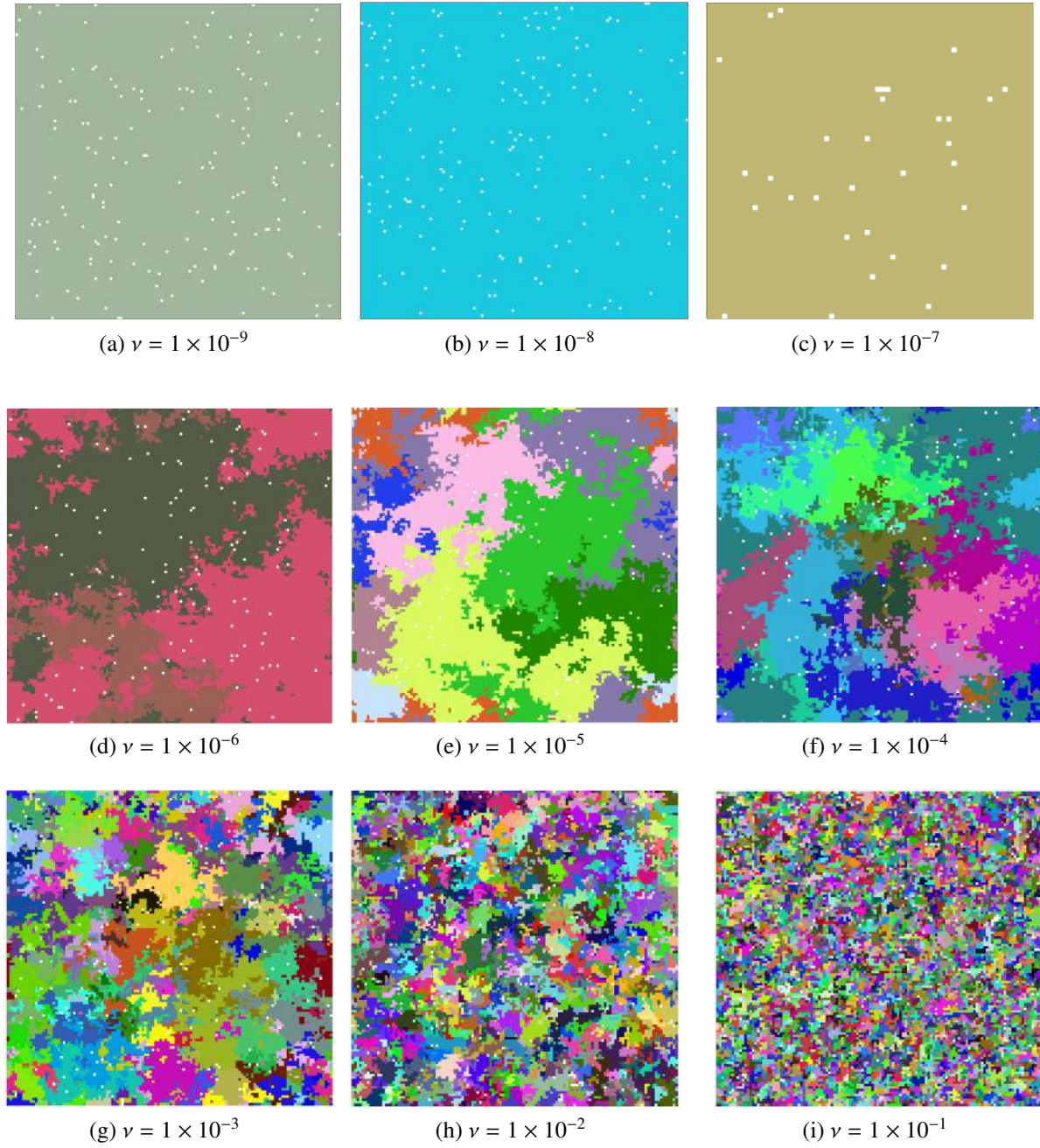


Figura 38: Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$, $var = 0.001$.

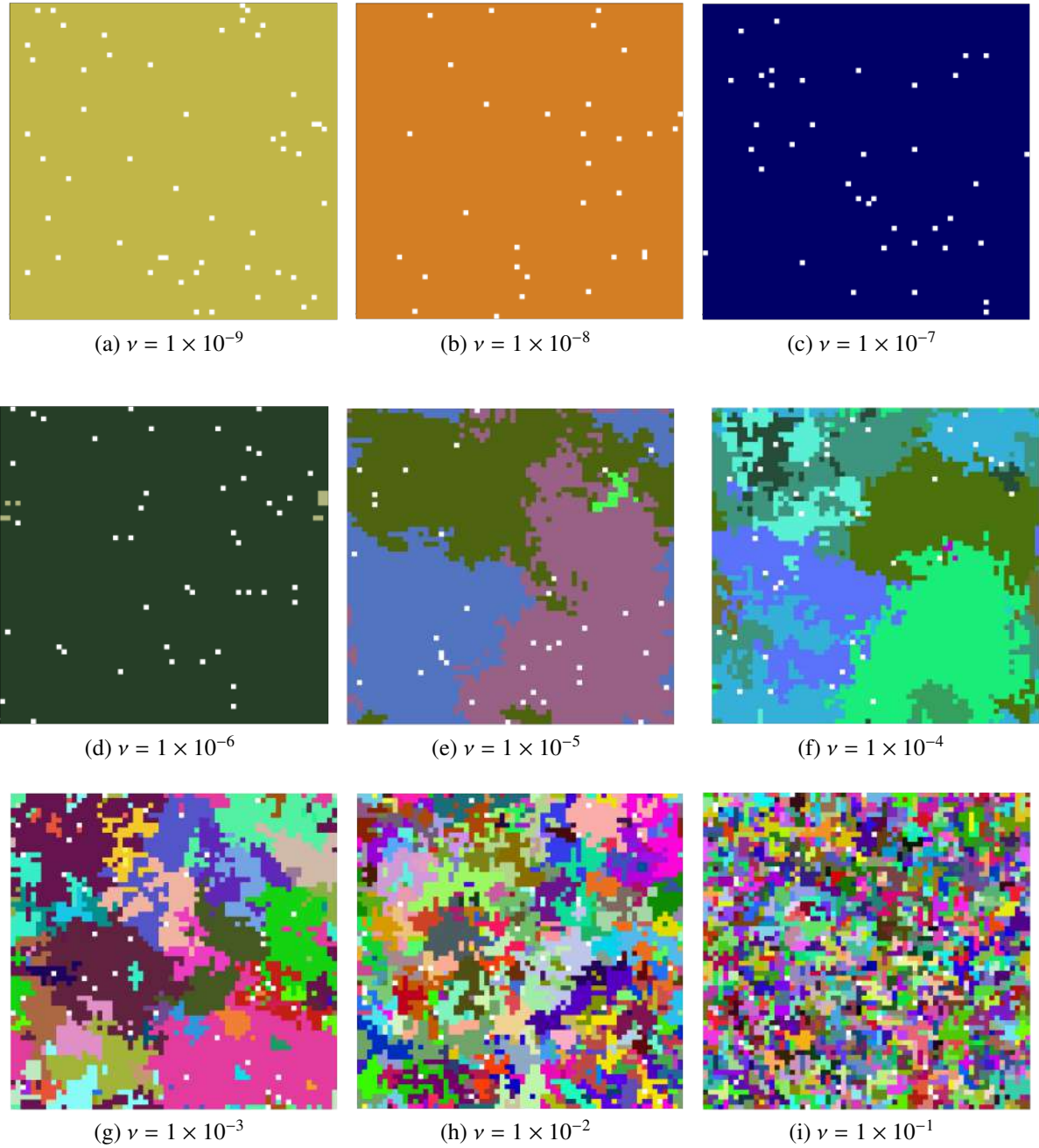


Figura 39: Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.001$.

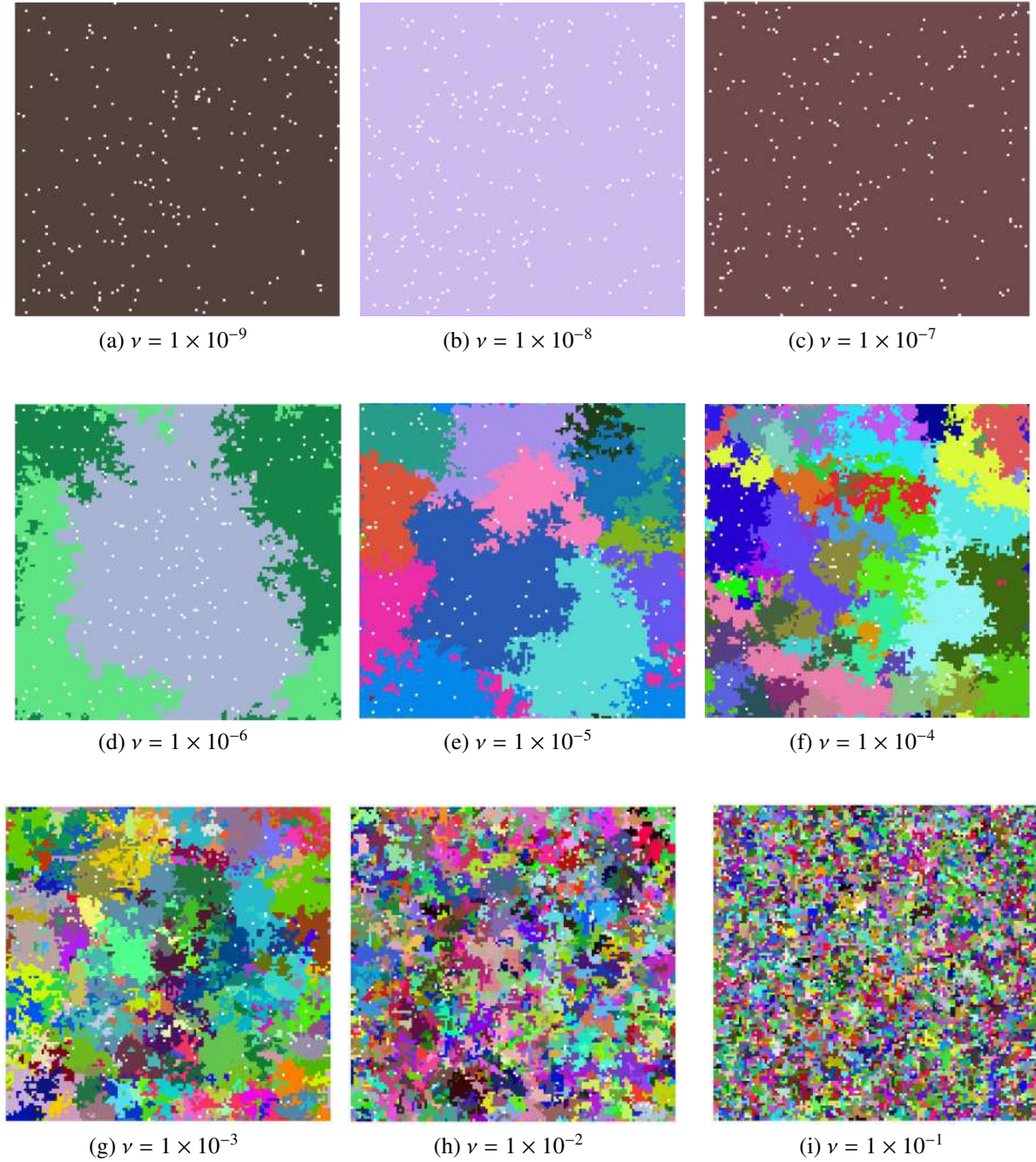


Figura 40: Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.001$.

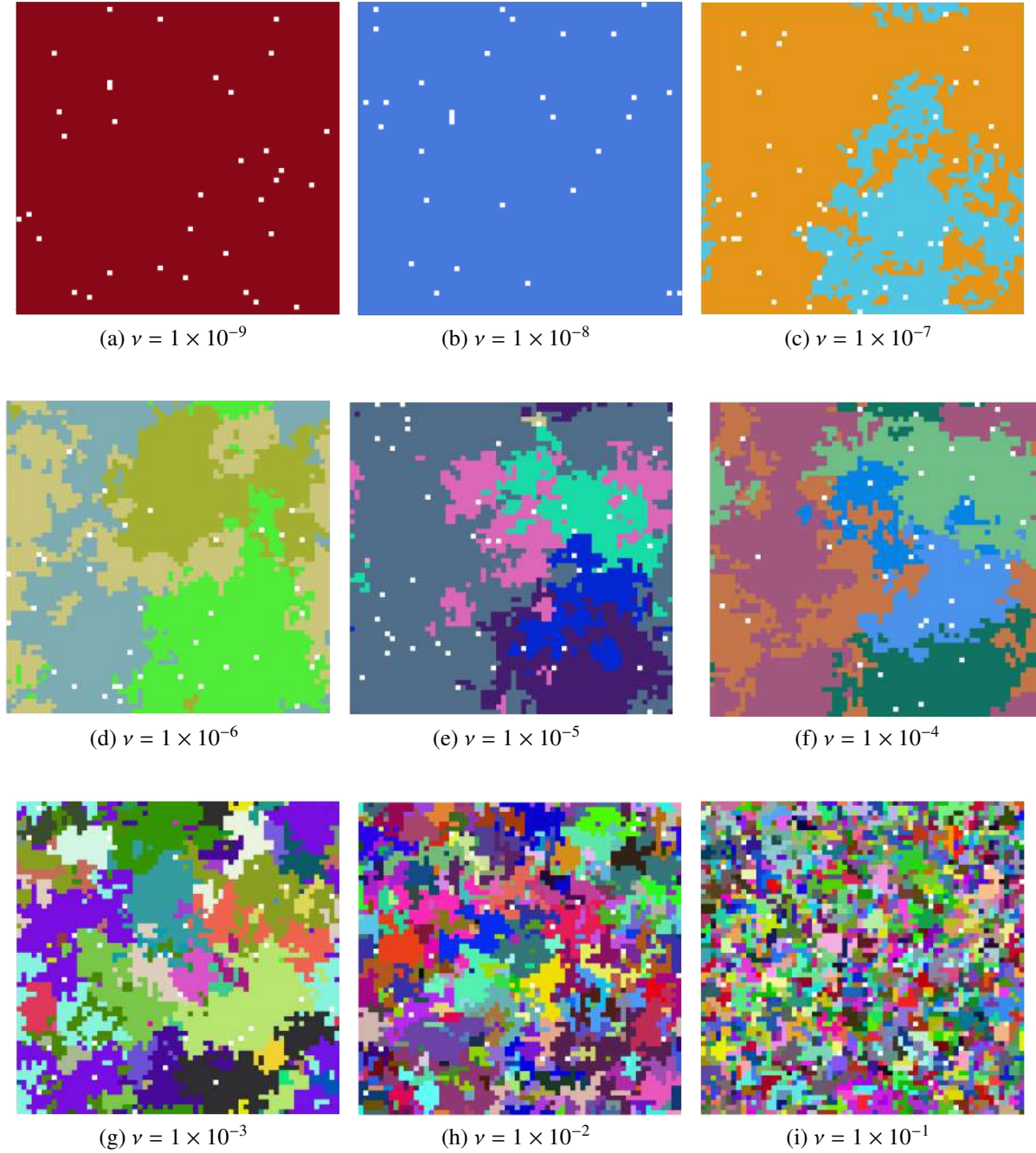


Figura 41: Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$ e $var = 0.1$.

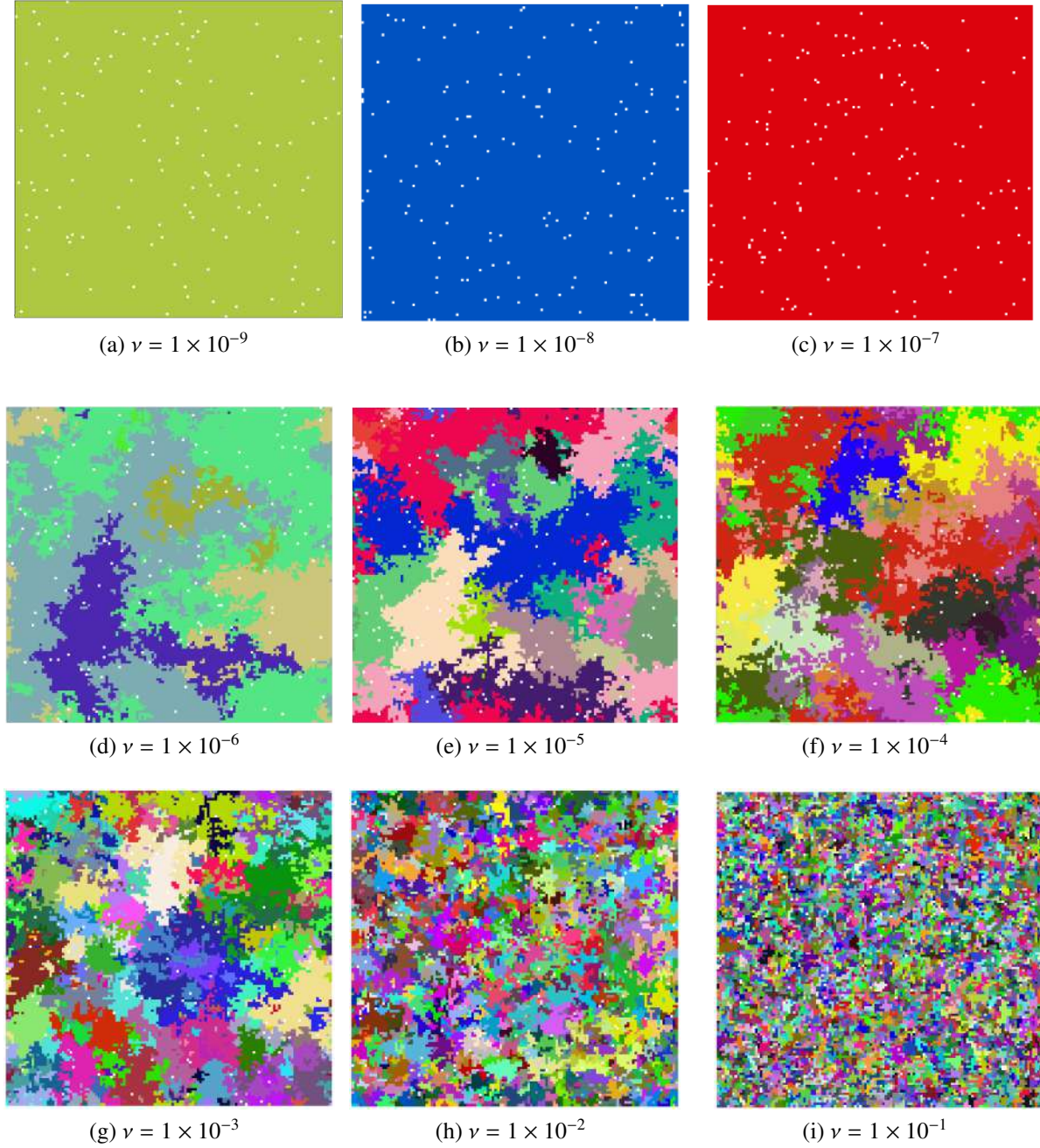


Figura 42: Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.01$, $var = 0.1$.

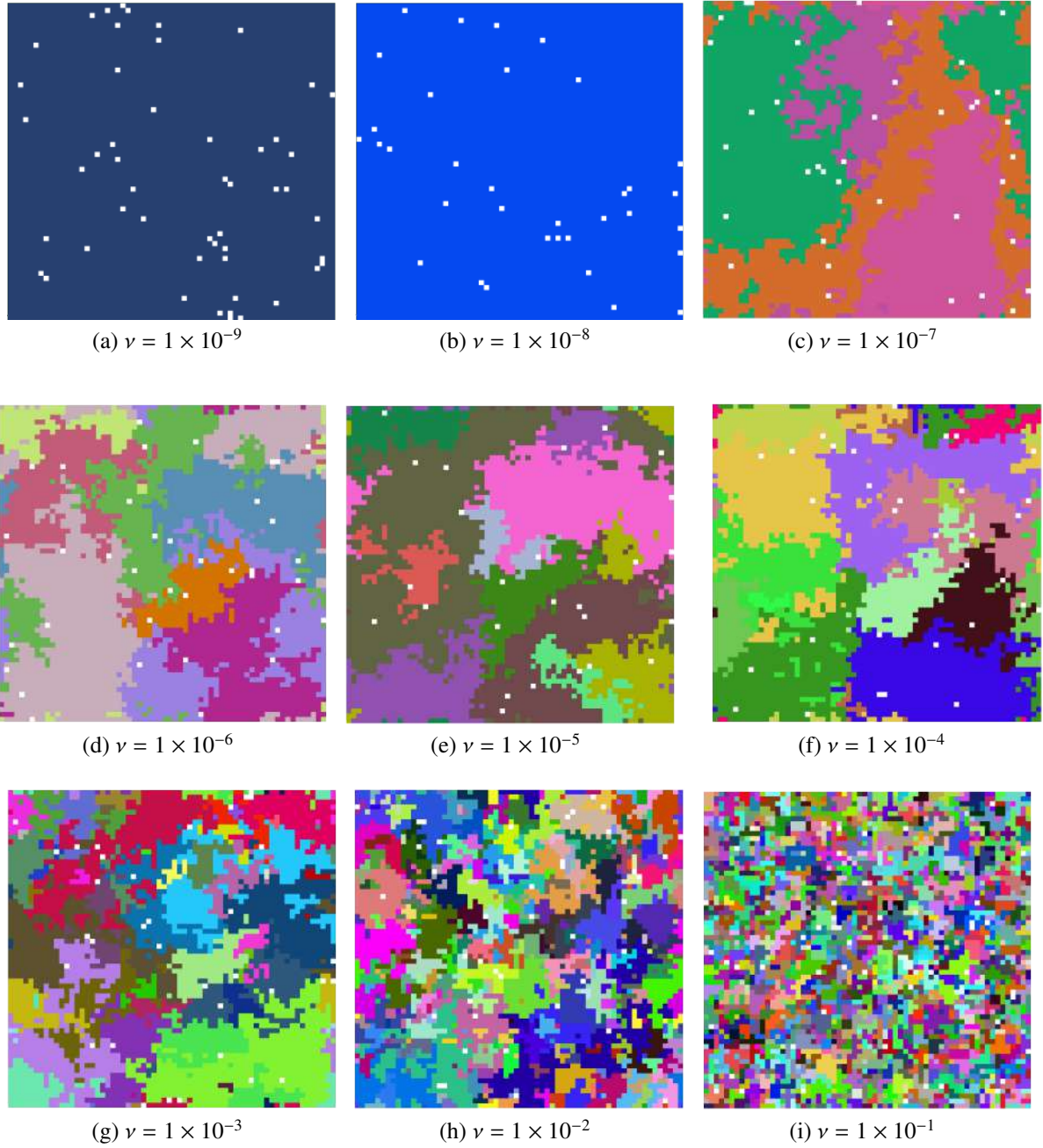


Figura 43: Estado final da rede de tamanho $N = 64 \times 64$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.1$.

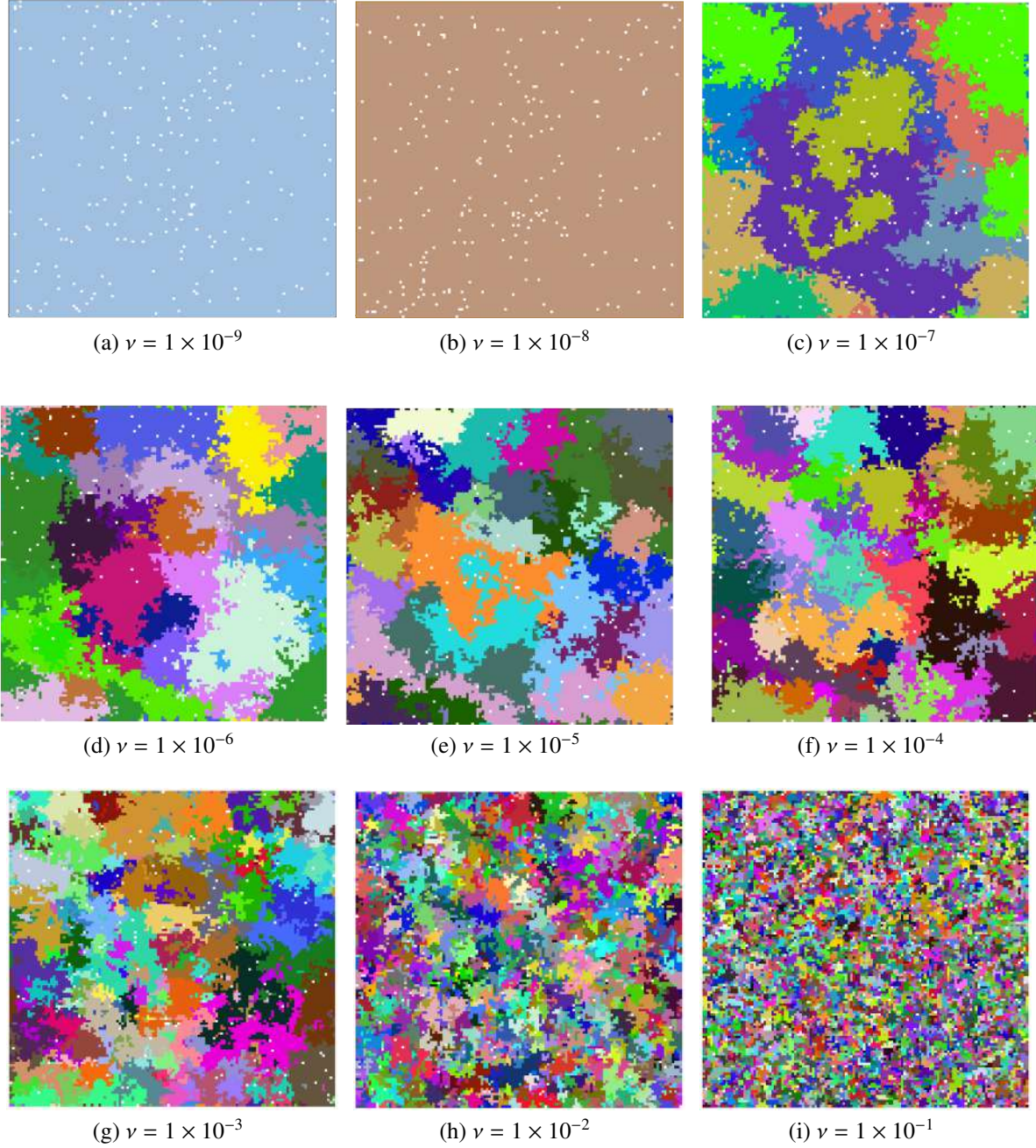


Figura 44: Estado final da rede de tamanho $N = 128 \times 128$ para diferentes valores de probabilidade mutação ν , $H = 0.5$ e $var = 0.1$.

Como um resultado adicional analisamos o comportamento entre o tamanho médio da população das espécies em função da probabilidade de mutação, como se evidencia na Figura 45. Para a construção destes gráficos efetuamos 20 simulações independentes para cada valor de probabilidade considerado, em seguida calculamos o tamanho médio da população de cada simulação, com a finalidade de obter a média do tamanho médio da população das 20 simulações. Nesta análise geramos redes de tamanho $N = L \times L$ com $L = 64, 128, 256$ e usamos os mesmos valores de H e variância definidos anteriormente.

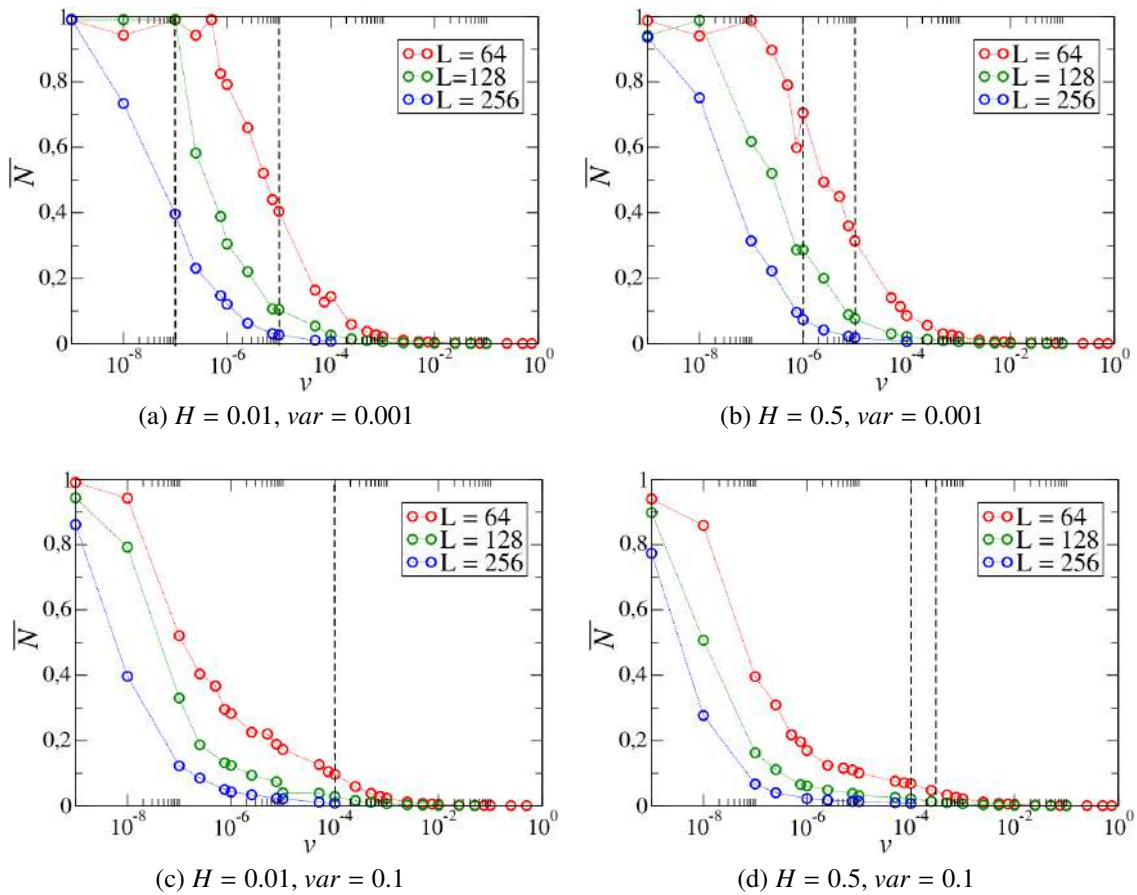


Figura 45: Tamanho médio da população das espécies em função da probabilidade de mutação ν , para cada tamanho de rede $N = L \times L$ geradas. A linha tracejada representa os pontos mínimos correspondentes a cada caso da Figura 36 onde acontece a mudança de comportamento nestes gráficos.

Na Figura 45 vemos que o tamanho médio da população das espécies diminui com o aumento da probabilidade de mutação. Nas Figuras 45(c) e 45(d) as curvas apresentam menos flutuação e um decrescimento mais rápido do tamanho médio da população das espécies é observado.

CAPÍTULO 4

Conclusões e Perspectivas

Neste trabalho investigamos o comportamento da diversidade de espécies num ecossistema, obtido por meio de um modelo estocástico computacional com estrutura espacial e heterogeneidade dada pela correlação na distribuição dos recursos, cuja correlação foi definida segundo o nível de rugosidade que apresentava o relevo fractal. Em nosso ecossistema as espécies competem por recursos limitantes e podem com certa probabilidade sofrer mutação. Nossa investigação foi dividida em dois estudos.

No primeiro estudo foi feita a modelagem do ecossistema. Neste inicialmente introduzimos uma espécie na rede e deixamos o sistema evoluir através da dinâmica de competição.

No comportamento observado da evolução temporal da diversidade, vimos que quando a probabilidade de mutação é igual a 0.001, a diversidade de espécies apresentou aproximadamente o mesmo valor para os diferentes níveis de heterogeneidade dados pelo grau de correlação H utilizados. Um comportamento diferente se observou quando a probabilidade de mutação foi igual a 0.0001, já que o valor da diversidade média para o caso em que o ambiente tinha uma distribuição de recursos anticorrelacionados ($H = 0.01$) apresentou um valor menor em comparação com os outros valores de H estudados.

Na relação espécie-área, visualizamos um pequeno aumento do número médio de espécies em áreas grandes, quando a probabilidade de mutação foi baixa, particularmente nos casos onde o ambiente não tinha recursos anticorrelacionados. Não se visualizou diferenças perceptíveis para o outro caso de mutação, a diversidade de espécies mostrava o mesmo comportamento nas diferentes configurações do ambiente tanto para áreas pequenas e grandes.

A partir das distribuições de abundância das espécies percebemos que, o fato de o ambiente ter uma distribuição de recursos descorrelacionados e correlacionados, e uma probabilidade de mutação menor, permitiu a presença de um maior número de espécies com grandes populações. No caso em que a probabilidade de mutação foi igual a 0.001, por causa da grande diversidade de espécies no ambiente, a existência de mais espécies com um tamanho de população consideravelmente grande se torna mais difícil. Porém, para todos os casos analisados, notamos a existência de espécies com tamanhos populacionais grandes, pequenos e intermediários.

Da relação da diversidade de espécies em função do parâmetro H , observamos que para uma probabilidade de mutação maior e um valor de variância maior (com a qual aparecem valores de constantes de meia saturação K mais altos), o número de espécies diminui quando o ambiente tem recursos correlacionados $H \approx 1$. Por outro lado, para uma probabilidade de mutação menor, observa-se um aumento da diversidade com H para valores maiores da variância das constantes de meia-saturação.

De nossos resultados é possível visualizar a influência que tem a heterogeneidade do ambiente estabelecida pelo grau de correlação da distribuição dos recursos, onde tivemos uma menor diversidade de espécies em ambientes altamente heterogêneos (anticorrelacionados com $H = 0.1$), especialmente quando a probabilidade de mutação das espécies foi baixa. De modo que, nossos resultados podem ser comparáveis com estudos empíricos e teóricos, onde a variação da quantidade de recursos, permite a coexistência de espécies especialistas [25] que levam a extinção as outras espécies, e dada a heterogeneidade no ambiente também produz maior competição pelos recursos afetando a aptidão das espécies [28].

No segundo estudo que realizamos, usamos o mesmo modelo computacional construído na primeira parte de nossa investigação, só que desta vez definimos como parâmetros na correlação da distribuição dos recursos $H = 0.01$, $H = 0.5$ e valores de variância na obtenção das constantes de meia saturação das espécies mutantes $var = 0.001$ e $var = 0.1$. Também consideramos diversos valores de taxa de mutação para obter diferentes comportamentos da diversidade de espécies em relação a estes.

Em nossa análise da distribuição dos incrementos da diversidade de espécies, encontramos que a distribuição exponencial esticada permite um bom ajuste para a análise de distribuições

de cauda pesada (eventos raros), como era o caso de nossas distribuições. Revelando que para valores de probabilidade de mutação muito pequenos o expoente de ajuste $\beta \approx 1$, indicando que o sistema possui memória. Por outro lado quando a probabilidade de mutação é grande o expoente $\beta = 2$, do qual inferimos que o sistema apresenta um comportamento característico de um processo de Markov, já que, as espécies no estado de tempo atual, não dependem do estado no tempo anterior. Por outro lado, da relação do expoente β com o valor da probabilidade de mutação ν , notamos a existência de dois regimes diferentes. Um crescimento de β com ν na forma de uma lei de potência é observado para pequenos valores de ν , enquanto verifica-se que β se torna independente de ν para $\nu \geq 10^{-2}$.

Finalmente dos resultados obtidos da análise da diversidade em função da probabilidade de mutação evidenciamos uma transição do comportamento entre a diversidade e os diferentes valores de probabilidade de mutação, destacando-se certos valores de probabilidade de mutação onde se apresenta uma mudança rápida do comportamento de $\tilde{S}$ que se torna crescente com o aumento da probabilidade de mutação.

Como uma continuação de nosso trabalho propomos como trabalhos futuros considerar no modelo outro tipo de interação entre espécies como é o caso das interações presa predador, assim como também adicionar alterações no ambiente dadas pela fragmentação.

Referências Bibliográficas

- [1] RIDLEY, M. **Evolução**. Porto Alegre: Artmed., 2006. (3. ed.).
- [2] DARWIN, C. R. **On the Origin of Species by Means of Natural Selection**. London: Jhon Murray., 1859. (1st. ed.).
- [3] HERRON, J. C.; FREEMAN, S. **Evolutionary Analysis**. USA: Pearson., 2013. (5th. ed.).
- [4] CRUZ, M. S. **Evolución: la base de la biología**. España: Proyecto Sur, 2002. ISBN 84-8254-139-0.
- [5] FUTUYMA, D. J. **Biologia Evolutiva**. Ribeirão Preto: FUNPEC-RP., 2002. (2. ed.).
- [6] PRAY, L. A. Discovery of dna structure and function: Watson and crick. **Nature Education**, v. 1, n. 1, 2008. Disponível em: <http://www.nature.com/scitable/topicpage/discovery-of-dna-structure-and-function-watson-397/>.
- [7] DAHM, R. Discovering dna: Friedrich miescher and the early years of nucleic acid research. **Human genetics**, v. 122, p. 565–81, 02 2008.
- [8] INSTITUTE, T. S. H. **James Watson, Francis Crick, Maurice Wilkins, and Rosalind Franklin**. Visitado 15/10/2019. Disponível em: <https://www.sciencehistory.org/historical-profile/james-watson-francis-crick-maurice-wilkins-and-rosalind-franklin>.
- [9] WATSON, J.; CRICK, F. Molecular structure of nucleic acids: A structure for deoxyribose nucleic acid. **Nature**, v. 171, p. 737–738, 1953.
- [10] RUNDLE, H. D.; NOSIL, P. Ecological speciation. **Ecology Letters**, v. 8, n. 3, p. 336–352, 2005.
- [11] EYRE-WALKER, A.; KEIGHTLEY, P. D. The distribution of fitness effects of new mutations. **Nature Reviews Genetics**, v. 8, p. 610–618, 2007.
- [12] SPROUFFSKE, K. et al. High mutation rates limit evolutionary adaptation in escherichia coli. **PLOS Genetics**, v. 14, n. 4, p. 1–31, 2018.
- [13] HALL, D. W.; JOSEPH, S. B. A high frequency of beneficial mutations across multiple fitness components in *Saccharomyces cerevisiae*. **Genetics**, v. 185, n. 4, p. 1397–1409, 2010.
- [14] GIRAUD, A. et al. Costs and benefits of high mutation rates: Adaptive evolution of bacteria in the mouse gut. **Science**, v. 291, n. 5513, p. 2606–2608, 2001.

- [15] CLANCY, S. Genetic mutation. **Nature Education**, v. 1, n. 1, p. 187, 2008.
- [16] SANTOS, V. S. dos. **Alterações cromossômicas estruturais: Genética**. Visitado 20/07/2019. Disponível em: <https://mundoeducacao.bol.uol.com.br/biologia/alteracoes-cromossomicas-estruturais.htm>.
- [17] BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia De Indivíduos a Ecossistemas**. Porto Alegre: Artmed., 2007. (4. ed.).
- [18] HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science**, v. 131, n. 3409, p. 1292–1297, 1960.
- [19] TILMAN, D. Ecological competition between algae: Experimental confirmation of resource-based competition theory. **Science**, v. 192, n. 4238, p. 463–465, 1976.
- [20] TILMAN, D. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. **Ecology**, v. 75, n. 1, p. 2–16, 1994.
- [21] CHESSON, P. General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. **Theoretical Population Biology**, v. 58, p. 211–237, 2000.
- [22] JÚNIOR, M. B. d. S.; FERREIRA, F. F.; OLIVEIRA, V. M. de. Effects of the spatial heterogeneity on the diversity of ecosystems with resource competition. **Physica A**, v. 393, p. 312–319, 2014.
- [23] PICKETT, S. T. A.; CADENASSO, M. L. Landscape ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. **Science**, v. 269, n. 5222, p. 331–334, 1995.
- [24] TEWS, J. et al. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: The importance of keystone structures. **Journal of Biogeography**, v. 31, p. 79–92, 01 2004.
- [25] STEVENS, R. D.; TELLO, J. S. Diversity begets diversity: relative roles of structural and resource heterogeneity in determining rodent community structure. **Journal of Mammalogy**, v. 92, n. 2, p. 387–395, 04 2011.
- [26] YANG, Z. et al. The effect of environmental heterogeneity on species richness depends on community position along the environmental gradient. **Scientific Reports**, v. 5, p. 15723, 10 2015.
- [27] ALLOUCHE, O. et al. Area–heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, National Academy of Sciences, v. 109, n. 43, p. 17495–17500, 2012. Disponível em: <https://www.pnas.org/content/109/43/17495>.
- [28] TREVAIL, A. M. et al. Environmental heterogeneity decreases reproductive success via effects on foraging behaviour. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 286, n. 1904, p. 20190795, 2019. Disponível em: <https://royalsocietypublishing.org/doi/abs/10.1098/rspb.2019.0795>.

- [29] ANDERWALD, P.; HALLER, R.; FILLI, F. Heterogeneity in primary productivity influences competitive interactions between red deer and alpine chamois. **PloS one**, v. 11, p. e0146458, 01 2016.
- [30] OLIVEIRA, V. M. de; AMADO, A.; CAMPOS, P. R. The interplay of tradeoffs within the framework of a resource-based modelling. **Ecological Modelling**, v. 384, p. 249–260, 2018. ISSN 0304–3800.
- [31] STEARNS, S. C. Trade-offs in life-history evolution. **Functional Ecology**, v. 3, n. 3, p. 259–268, 1989. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2389364>.
- [32] STEPHENS, P. R.; WIENS, J. J. Testing for evolutionary trade-offs in a phylogenetic context: ecological diversification and evolution of locomotor performance in emydid turtles. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 21, n. 1, p. 77–87, 2007.
- [33] KNEITEL, J. M.; CHASE, J. M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 69–80, 2004.
- [34] MORALES, M.; MUNNÉ-BOSCH, S. Oxidative stress: A master regulator of plant trade-offs? **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 12, p. 996–999, 2016.
- [35] ØSTMAN, B.; LIN, R.; ADAMI, C. Trade-offs drive resource specialization and the gradual establishment of ecotypes. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, n. 1, p. 113, 2014. ISSN 1471–2148.
- [36] LITCHMAN, E.; EDWARDS, K. F.; KLAUSMEIER, C. A. Microbial resource utilization traits and trade-offs: implications for community structure, functioning, and biogeochemical impacts at present and in the future. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p. 254, 2015. ISSN 1664–302X.
- [37] FERENCI, T. Trade-off mechanisms shaping the diversity of bacteria. **Trends in Microbiology**, v. 24, p. 209–223, 2016.
- [38] BESTELMEYER, B. T. The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical south american ant community. **Journal of Animal Ecology**, v. 69, n. 6, p. 998–1009, 2000. ISSN 00218790–13652656. Disponível em: <http://www.jstor.org/stable/2647160>.
- [39] WUTTKE, J. Laplace-fourier transform of the stretched exponential function: Analytic error bounds, double exponential transform, and open-source implementation “libkww”. **Algorithms**, v. 5, n. 4, p. 604–628, 2012. ISSN 1999-4893. Disponível em: <http://www.mdpi.com/1999-4893/5/4/604>.
- [40] CARDONA, M.; CHAMBERLIN, R.; MARX, W. The history of the stretched exponential function. **Annalen der Physik**, v. 16, n. 12, p. 842–845, 2007. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/andp.200710269>.
- [41] WEON, B. M.; JE, J. H. Theoretical estimation of maximum human lifespan. **Biogerontology**, v. 10, n. 1, p. 65–71, 2009. ISSN 1573-6768. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s10522-008-9156-4>.

- [42] KOHLRAUSCH, R. Theorie des elektrischen rückstandes in der leidener flasche. **Annalen der Physik**, v. 167, n. 1, p. 56–82, 1854. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/andp.18541670103>.
- [43] WILLIAMS, G.; WATTS, D. C. Non-symmetrical dielectric relaxation behaviour arising from a simple empirical decay function. **Trans. Faraday Soc.**, The Royal Society of Chemistry, v. 66, p. 80–85, 1970. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1039/TF9706600080>.
- [44] YOSHIOKA, S.; ASO, Y.; KOJIMA, S. Usefulness of the kohlrausch-williams-watts stretched exponential function to describe protein aggregation in lyophilized formulations and the temperature dependence near the glass transition temperature. **Pharmaceutical Research**, v. 18, n. 3, p. 256–260, 2001. ISSN 1573-904X. Disponível em: <https://doi.org/10.1023/A:1011082309058>.
- [45] TRZMIEL, J. et al. Properties of the relaxation time distribution underlying the kohlrausch-williams-watts photoionization of the DX centers in cd1-xMnxTe mixed crystals. **Journal of Physics: Condensed Matter**, IOP Publishing, v. 21, n. 34, p. 345801, 2009. Disponível em: <https://doi.org/10.1088%2F0953-8984%2F21%2F34%2F345801>.
- [46] JUND, P.; JULLIEN, R.; CAMPBELL, I. Random walks on fractals and stretched exponential relaxation. **Phys. Rev. E**, American Physical Society, v. 63, p. 036131, 2001. Disponível em: <https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.63.036131>.
- [47] ANDERSSSEN, R.; HUSAIN, S.; LOY, R. The kohlrausch function: properties and applications. **The ANZIAM Journal**, v. 2003, p. C800–C816, 08 2004.
- [48] MACÊDO, A. M. S. et al. Universality classes of fluctuation dynamics in hierarchical complex systems. **Phys. Rev. E**, American Physical Society, v. 95, p. 032315, Mar 2017. Disponível em: <https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.95.032315>.
- [49] PHILLIES, G. D. J.; PECZAK, P. The ubiquity of stretched-exponential forms in polymer dynamics. **Macromolecules**, v. 21, n. 1, p. 214–220, 1988. Disponível em: <https://doi.org/10.1021/ma00179a041>.
- [50] WEON, B. M.; LEE, J.-L.; JE, J. H. A unified decay formula for luminescence decays. **Journal of Applied Physics**, v. 98, n. 9, p. 096101, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1063/1.2126120>.
- [51] ALTMANN, E. G.; KANTZ, H. Recurrence time analysis, long-term correlations, and extreme events. **Phys. Rev. E**, American Physical Society, v. 71, p. 056106, May 2005. Disponível em: <https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.71.056106>.
- [52] TÜZEL, E.; ERZAN, A. Dissipative dynamics and the statistics of energy states of a hookean model for protein folding. **Journal of Statistical Physics**, v. 100, n. 1, p. 405–422, Jul 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1023/A:1018616417953>.
- [53] LUÉVANO, J.-R. Statistical features of the stretched exponentials densities. **Journal of Physics: Conference Series**, IOP Publishing, v. 475, p. 012008, dec 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1088%2F1742-6596%2F475%2F1%2F012008>.

- [54] Laherrère, J.; Sornette, D. Stretched exponential distributions in nature and economy: “fat tails” with characteristic scales. **Eur. Phys. J. B**, v. 2, n. 4, p. 525–539, 1998. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s100510050276>.
- [55] TANG, D.-H.; HAN, X.-P.; WANG, B.-H. Stretched exponential distribution of recurrent time of wars in china. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 389, n. 13, p. 2637 – 2641, 2010. ISSN 0378-4371. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378437110002165>.
- [56] Davies, J. A. The individual success of musicians, like that of physicists, follows a stretched exponential distribution. **Eur. Phys. J. B**, v. 27, n. 4, p. 445–447, 2002. Disponível em: <https://doi.org/10.1140/epjb/e2002-00176-y>.
- [57] WEON, B. M. Tyrannosaurs as long-lived species. **Scientific Reports**, v. 6, p. 19554, 01 2016.
- [58] PEITGEN, H. et al. **The Science of Fractal Images**. New York: Springer-Verlag, 1988.
- [59] FEDER, J. **Fractals**. New York: Springer US, 1988. (Physics of Solids and Liquids).
- [60] CAMPOS, P. R. A. et al. Effect of landscape structure on species diversity. **PLOS ONE**, Public Library of Science, v. 8, n. 6, p. 1–10, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066495>.
- [61] CLAUDINO, E. S.; GOMES, M.; CAMPOS, P. R. Extinction debt and the role of static and dynamical fragmentation on biodiversity. **Ecological Complexity**, v. 21, p. 150 – 155, 2015. ISSN 1476-945X. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1476945X14001548>.
- [62] GROVER, J. P. **Resource Competition**. London: Chapman & Hall, 1997. (1st. ed.).
- [63] RANA, S. V. S. **Essentials of Ecology and Environmental Science**. India: Prentice-Hall of India Pvt.Ltd, 2013. (5. ed.).
- [64] EDWARDS, K. F.; KLAUSMEIER, C. A.; LITCHMAN, E. Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton. **Ecology**, v. 92, n. 11, p. 2085–2095, 2011.
- [65] IBÁÑEZ-MARTÍ, J. J.; GARCÍA-ÁLVAREZ, A. Diversidade: Biodiversidad edáfica y geodiversidad. **Edafologia**, v. 9, n. 3, p. 329–385, 2002. Disponível em: <http://digital.csic.es/handle/10261/97637>.
- [66] HE, S. P. H. F. Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. **Nature**, v. 473, p. 368–371, 2011.
- [67] STORCH, D.; KEIL, P.; JETZ, W. Universal species-area and endemics-area relationships at continental scales. **Nature**, v. 488, p. 78–81, 2012.

- [68] KITZES, J.; HARTE, J. Beyond the species-area relationship: improving macroecological extinction estimates. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 5, n. 1, p. 1–8, 2014. Disponível em: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/2041-210X.12130>.
- [69] CAIN, M. L.; BOWMAN, W. D.; HACKER, S. D. **Ecologia**. Porto Alegre: Artmed, 2011.
- [70] RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010. (6. ed.).
- [71] ROSENZWEIG, M.; L, R. **Species Diversity in Space and Time**. Cambridge: University Press, 1995. ISBN 9780521499521.
- [72] SCHEINER, S. M. Six types of species-area curves. **Global Ecology and Biogeography**, v. 12, n. 6, p. 441–447, 2003. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1466-822X.2003.00061.x>.
- [73] CONCEIÇÃO, K. S.; OLIVEIRA, V. M. de. Habitat fragmentation effects on biodiversity patterns. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 389, n. 17, p. 3496–3502, 2010. ISSN 0378-4371. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378437110003754>.
- [74] ZHAO, J.-M.; ZHOU, L.-Z. Area, isolation, disturbance and age effects on species richness of summer waterbirds in post-mining subsidence lakes, anhui, china. **Avian Research**, v. 9, 2018.
- [75] KURT, L. et al. Behavioral and emotional dynamics of two people struggling to reach consensus about a topic on which they disagree. **PLOS ONE**, Public Library of Science, v. 9, n. 1, p. 1–15, 01 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084608>.
- [76] GONZÁLEZ, I. R. et al. Turbulence hierarchy in a random fibre laser. **Nature Communications**, v. 8, 05 2017.
- [77] DAYA, Z.; BIRSAN, M.; HOLTHAM, P. The magnitude and distribution of ambient fluctuations in the scalar magnetic field. **Proceedings of OCEANS 2005 MTS/IEEE**, v. 3, p. 2257–2262, 2005.
- [78] POTUZAK, M.; WELCH, R. C.; MAURO, J. C. Topological origin of stretched exponential relaxation in glass. **The Journal of Chemical Physics**, v. 135, n. 21, p. 214502, 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1063/1.3664744>.
- [79] MAURO, J. C.; MAURO, Y. Z. On the prony series representation of stretched exponential relaxation. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, v. 506, p. 75 – 87, 2018. ISSN 0378-4371. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378437118304795>.

APÊNDICE A

A.1 Evolução temporal das espécies na rede.

Neste apêndice, apresentamos a distribuição das espécies na rede a cada 200.000 passos de tempo. As figuras foram feitas tendo em conta uma simulação de cada caso analisado no capítulo 2. Com estas figuras é possível visualizar as espécies que existem no ambiente e quais espécies conseguem sobreviver até o ultimo passo de tempo. Nas figuras a cor branca representa os sítios vazios na rede e as demais cores representam as espécies.

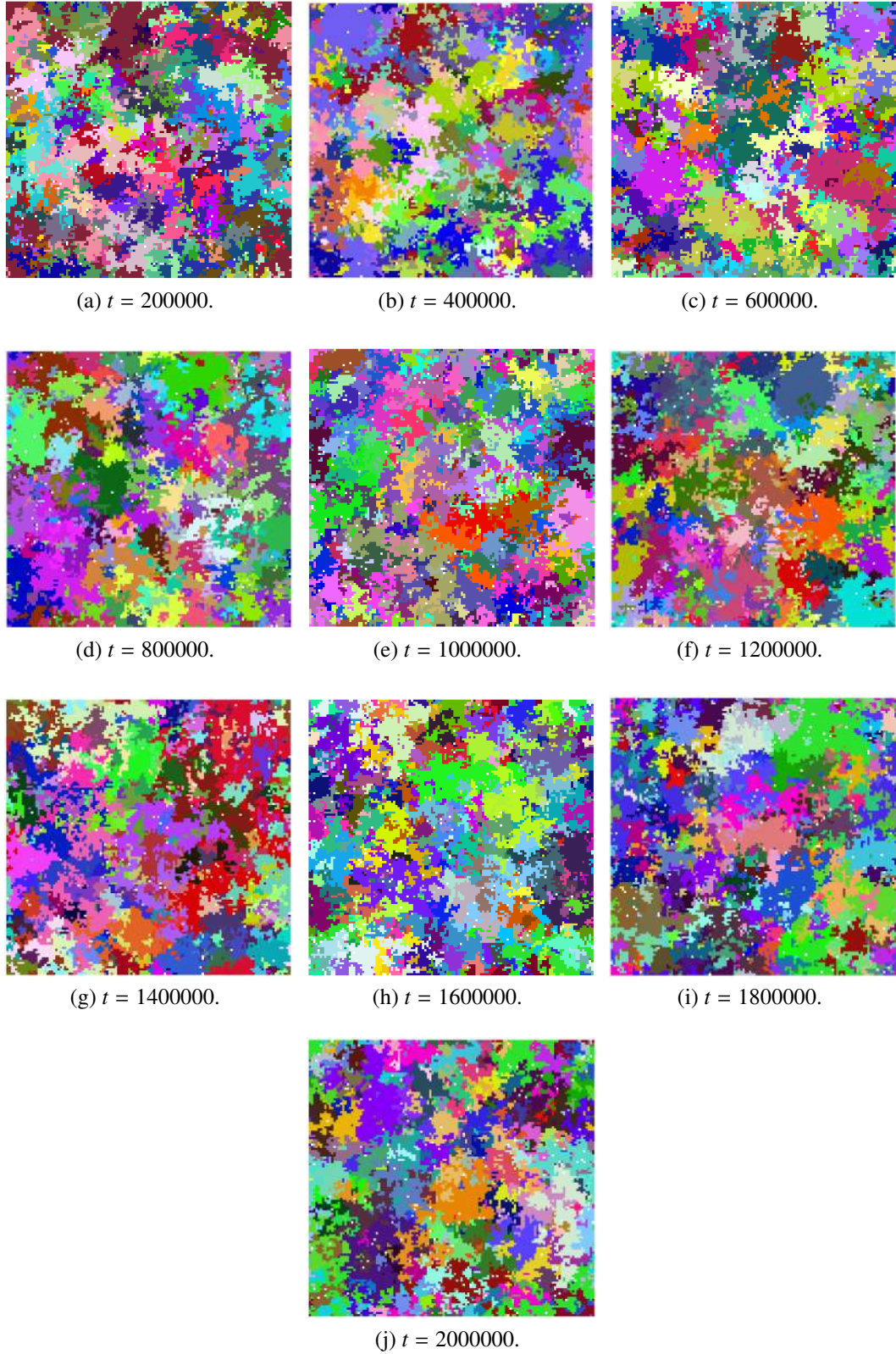


Figura 46: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$.

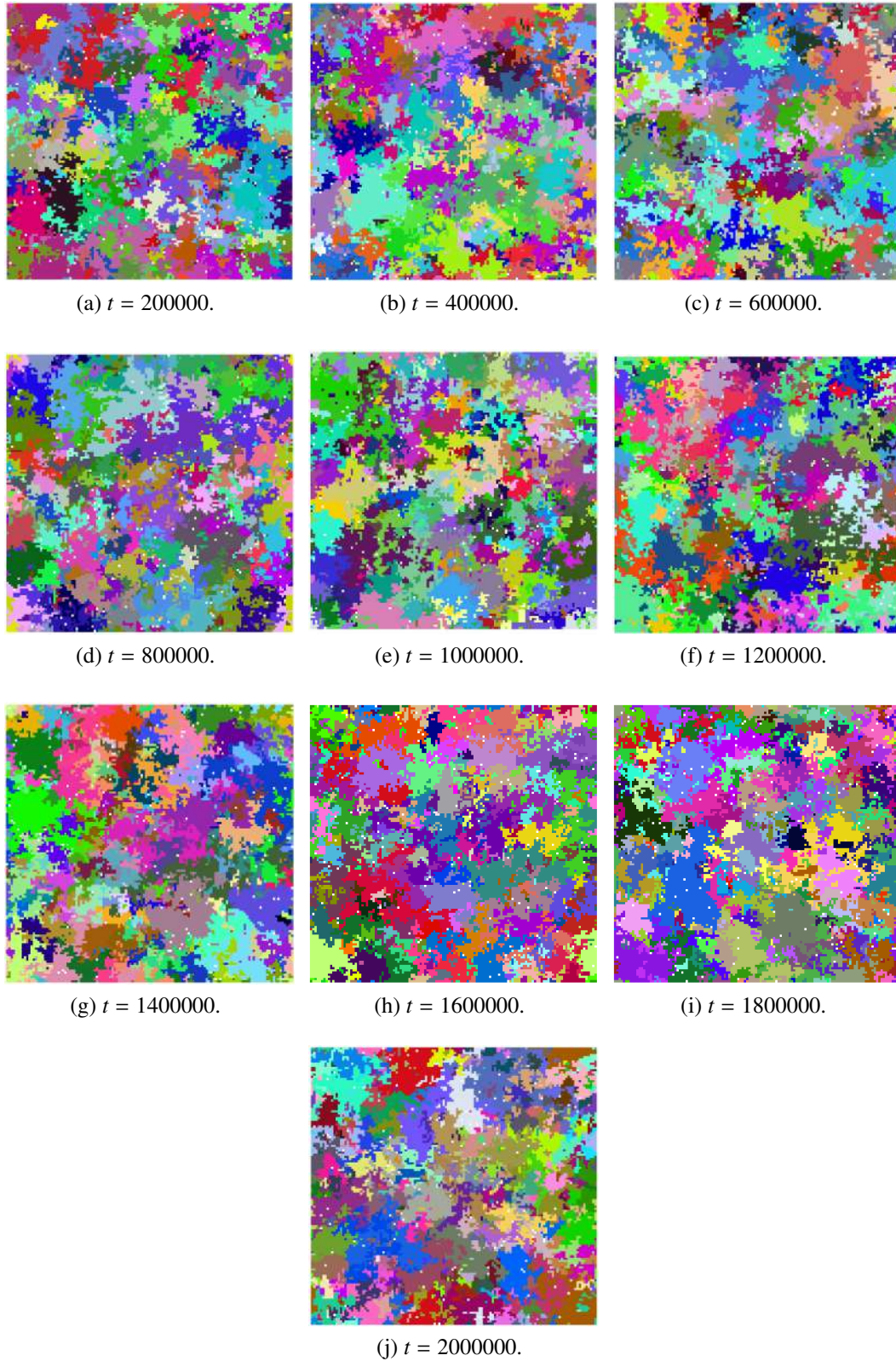


Figura 47: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$.

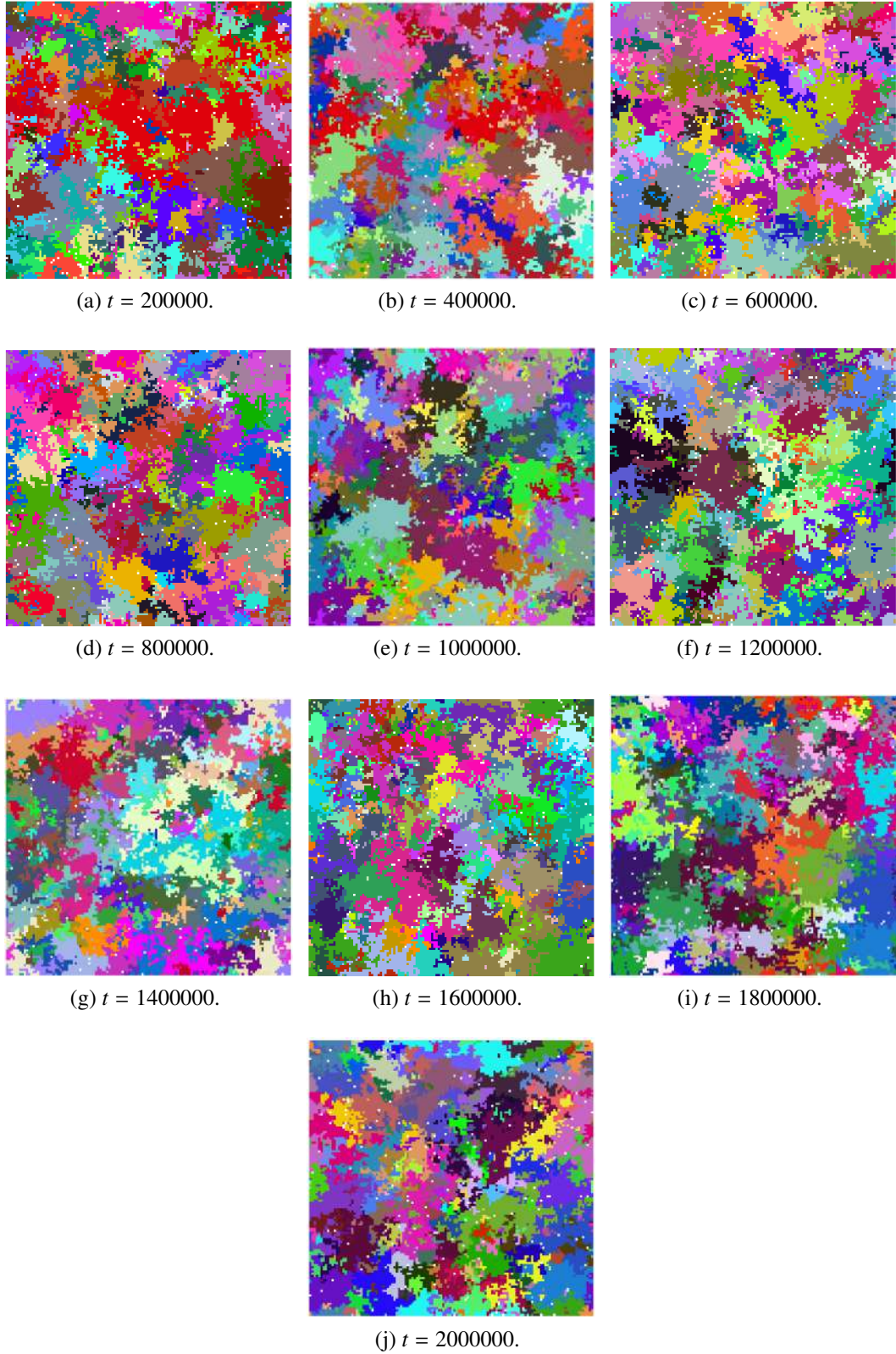


Figura 48: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$.

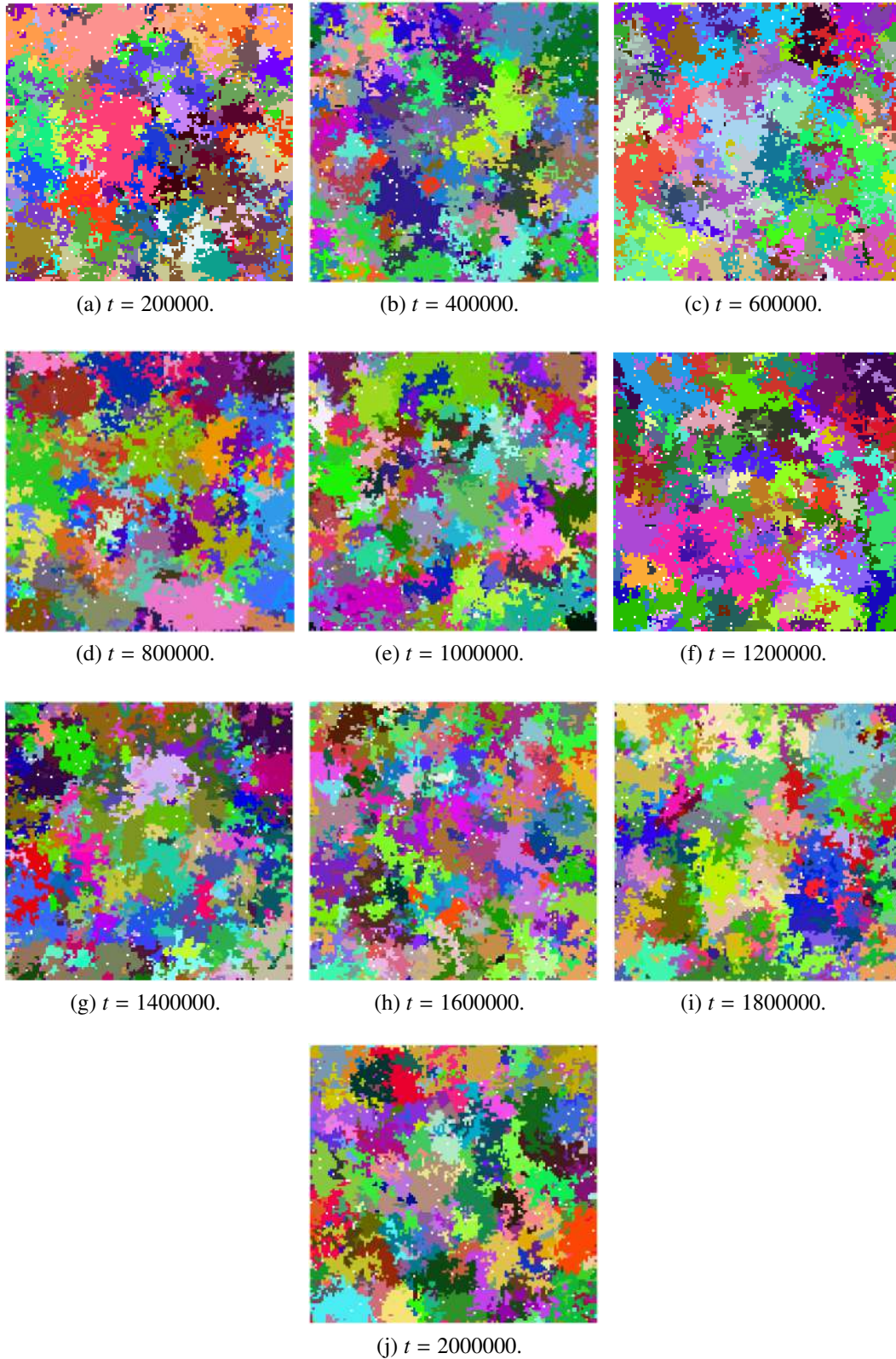


Figura 49: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$.

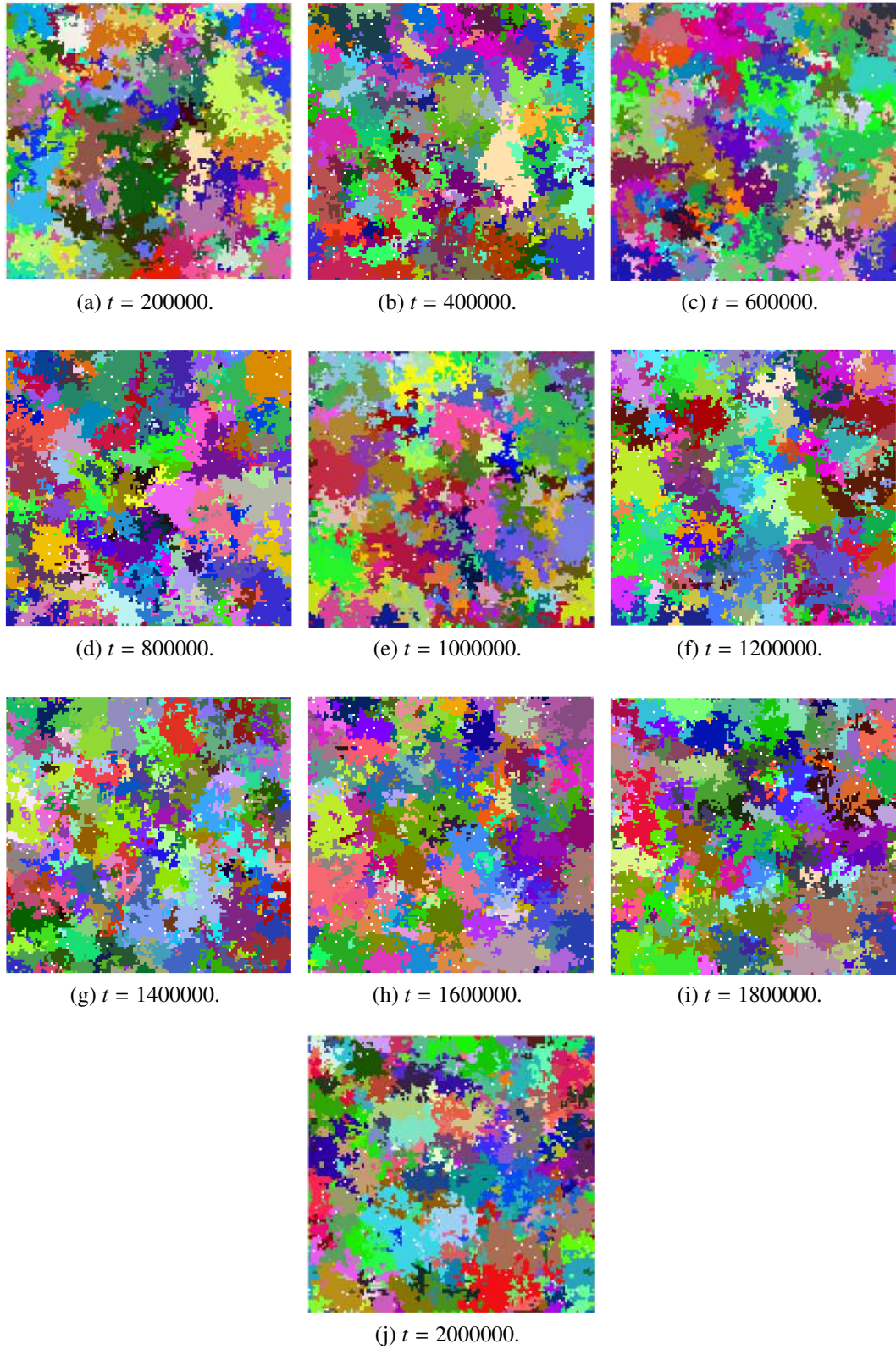


Figura 50: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$.

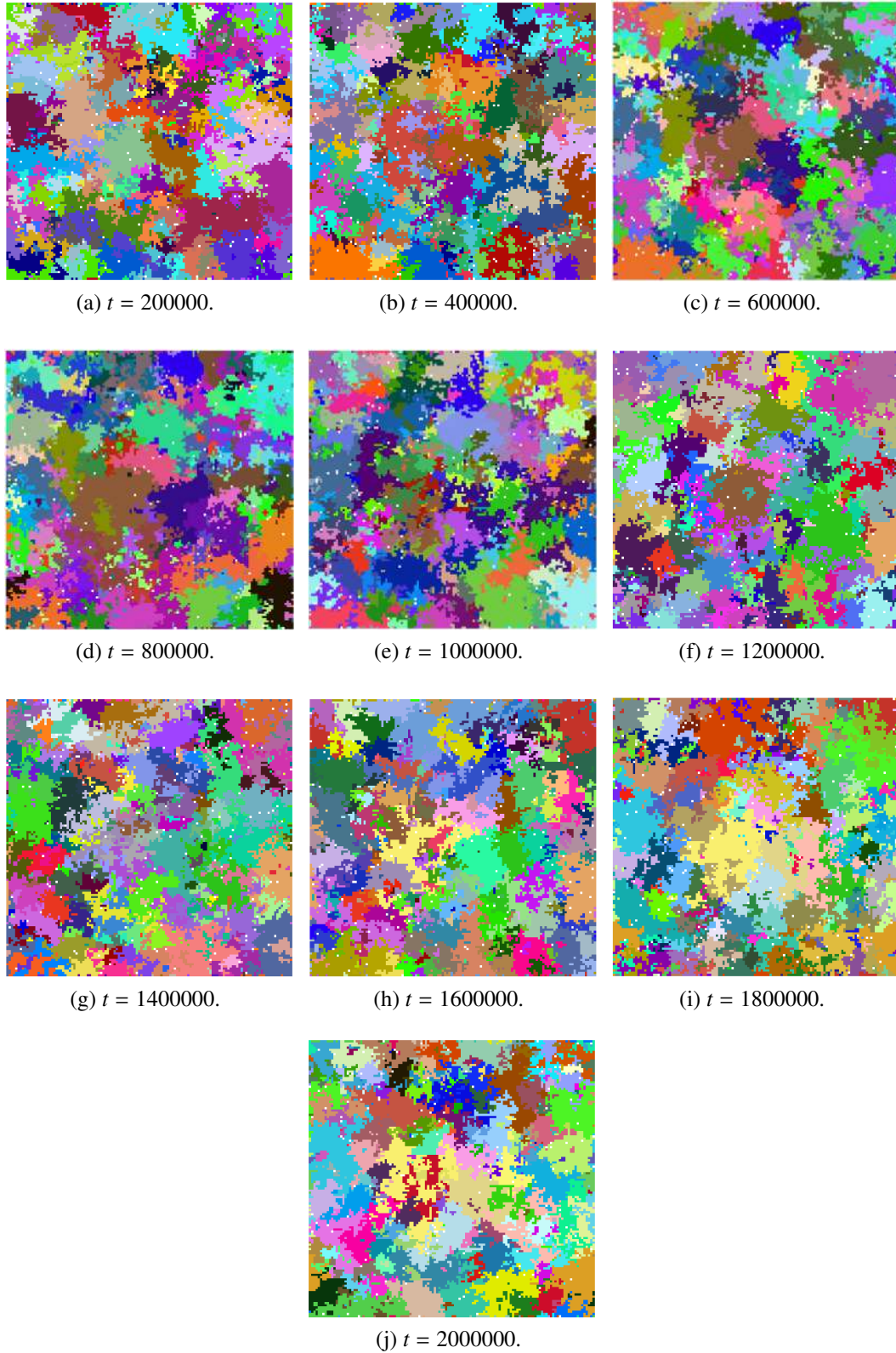


Figura 51: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$.

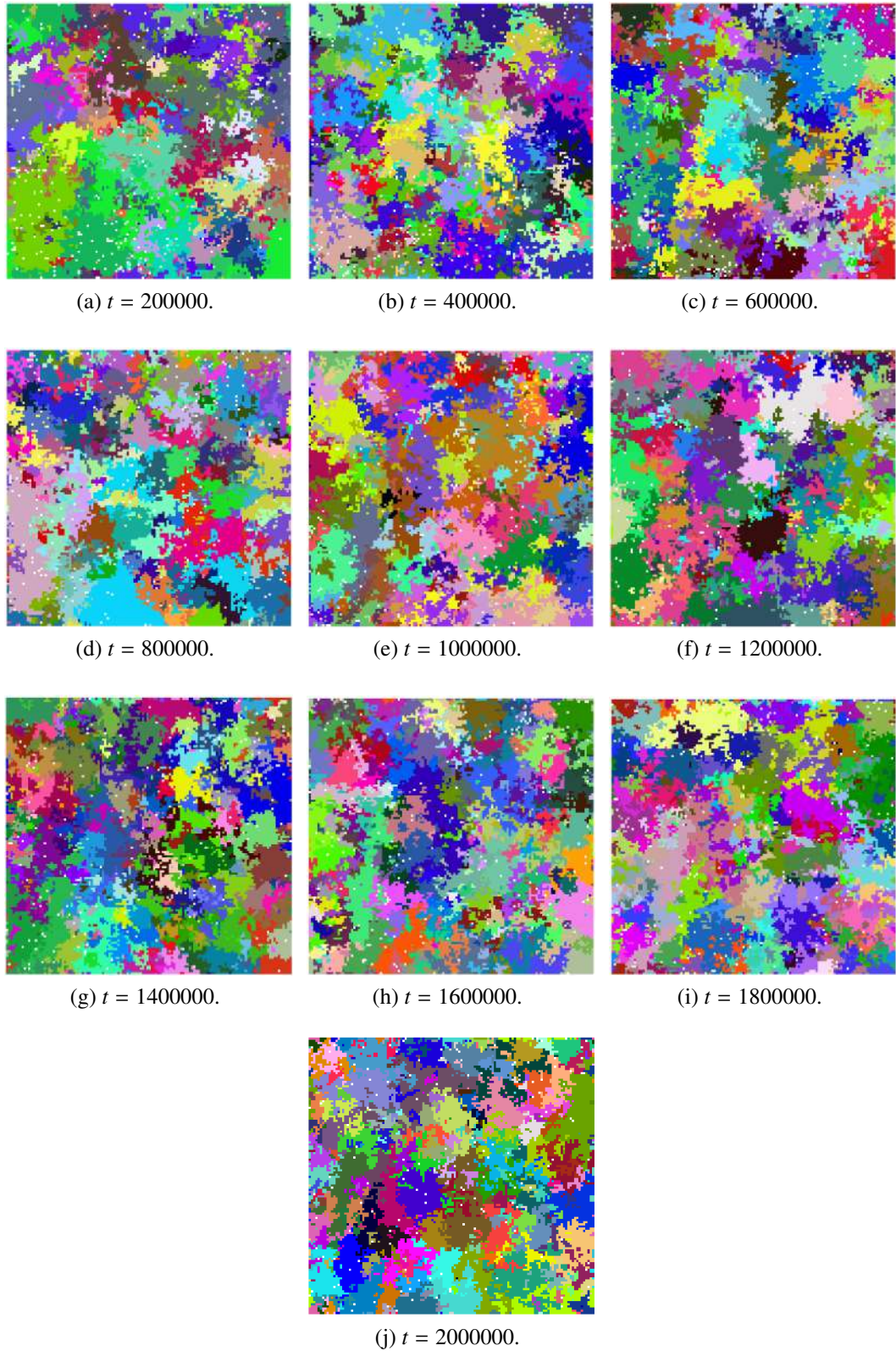


Figura 52: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$.

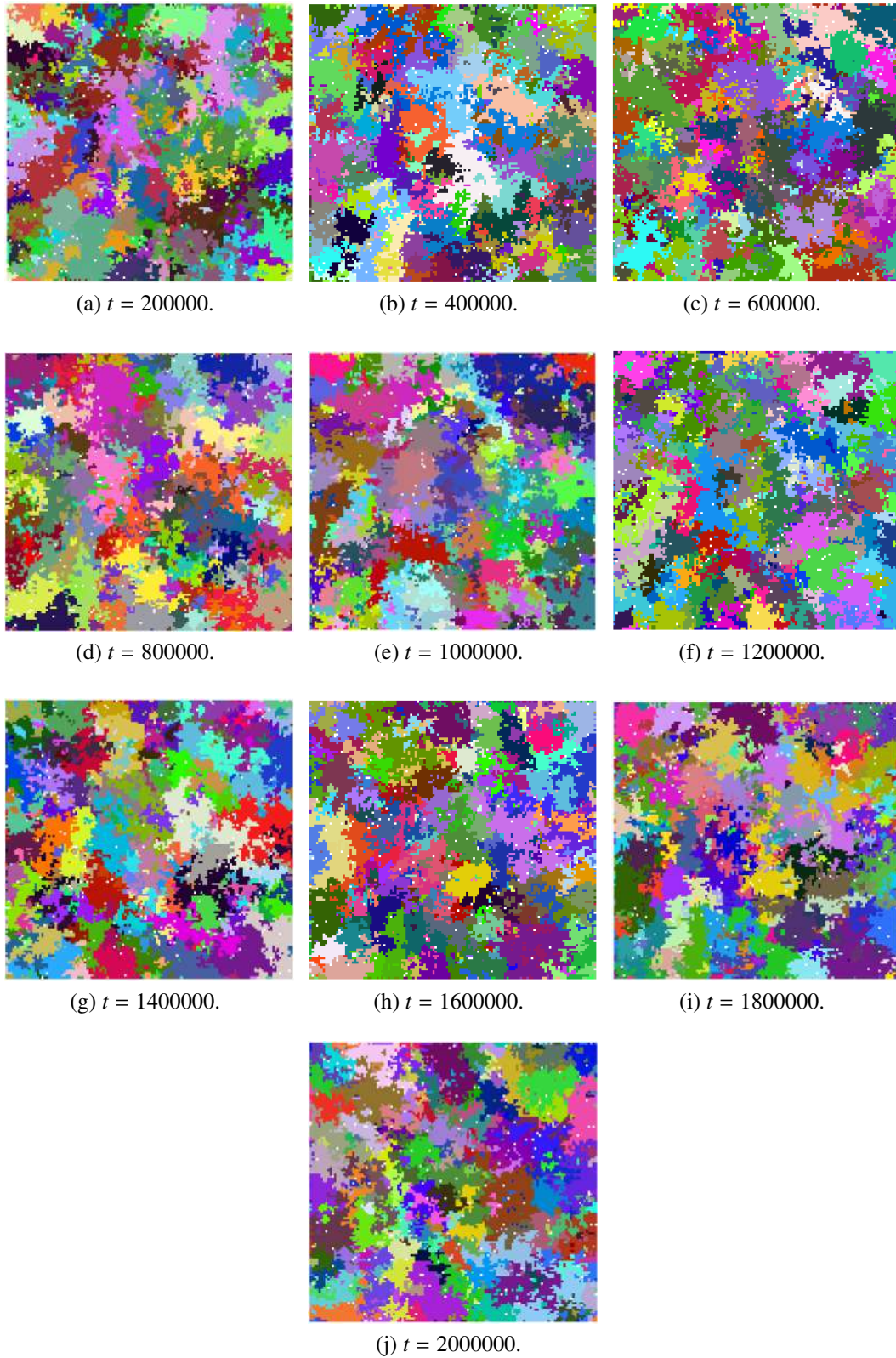


Figura 53: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$.

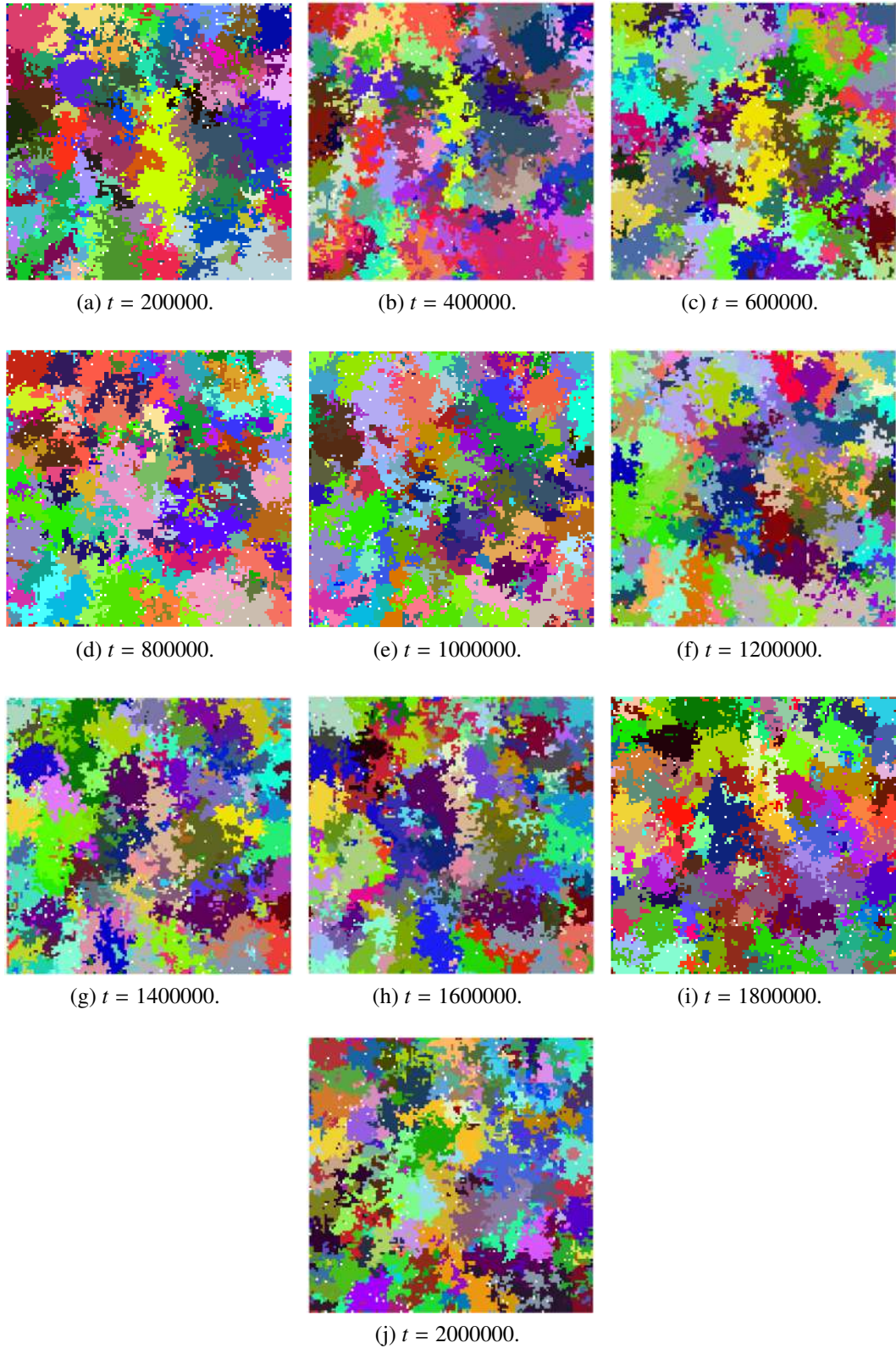


Figura 54: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$.

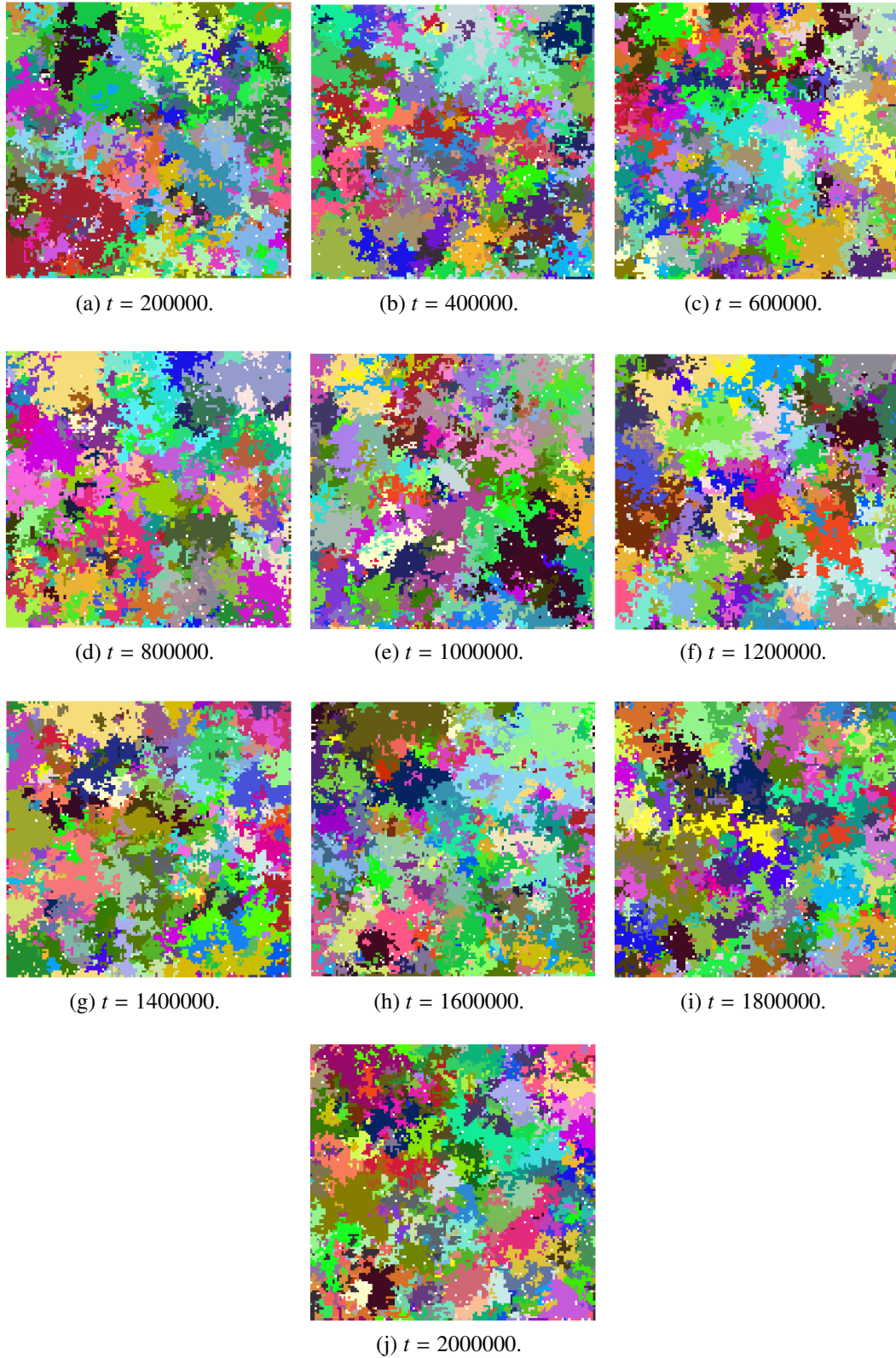


Figura 55: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.001$.

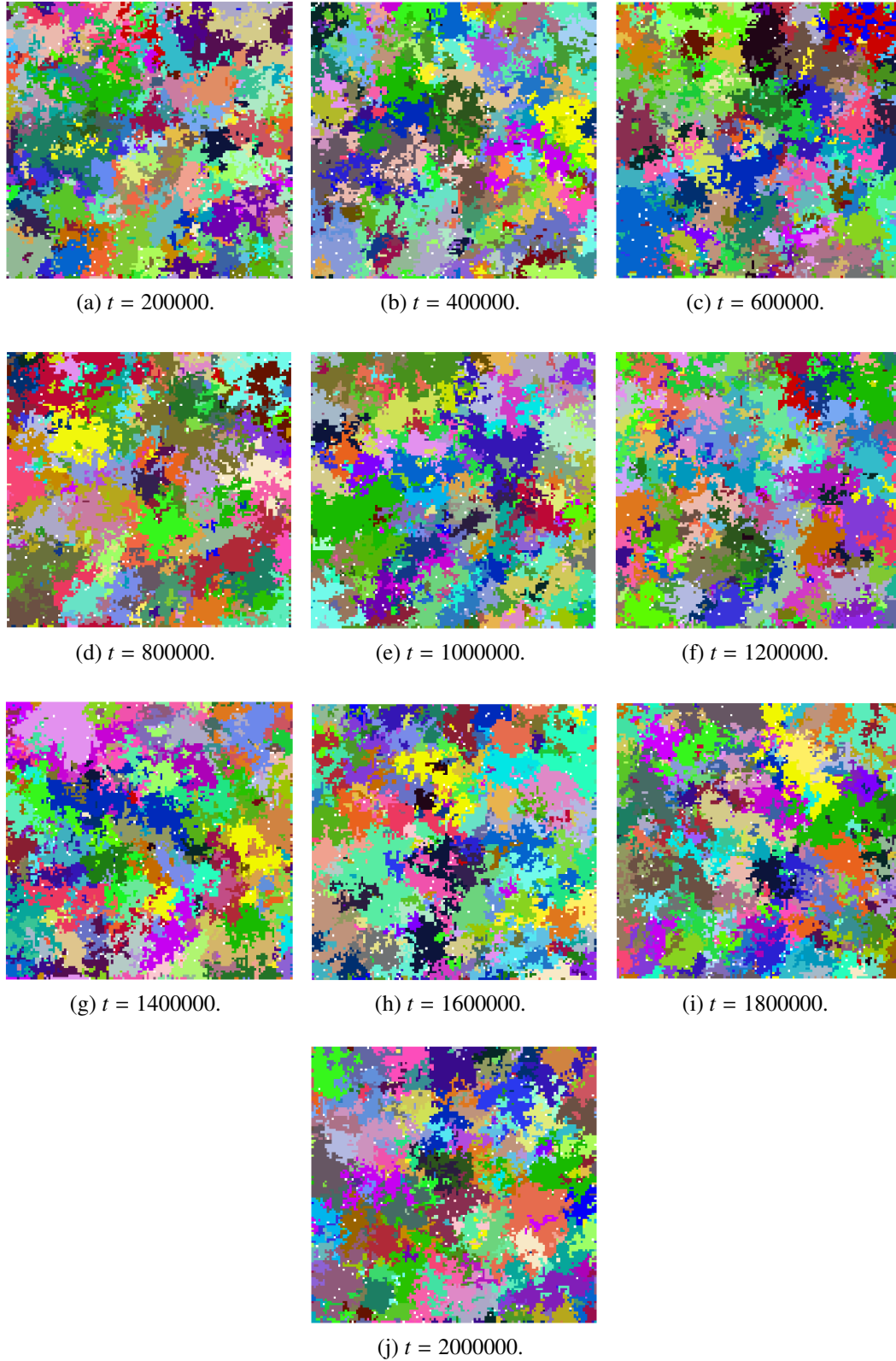


Figura 56: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.01$.

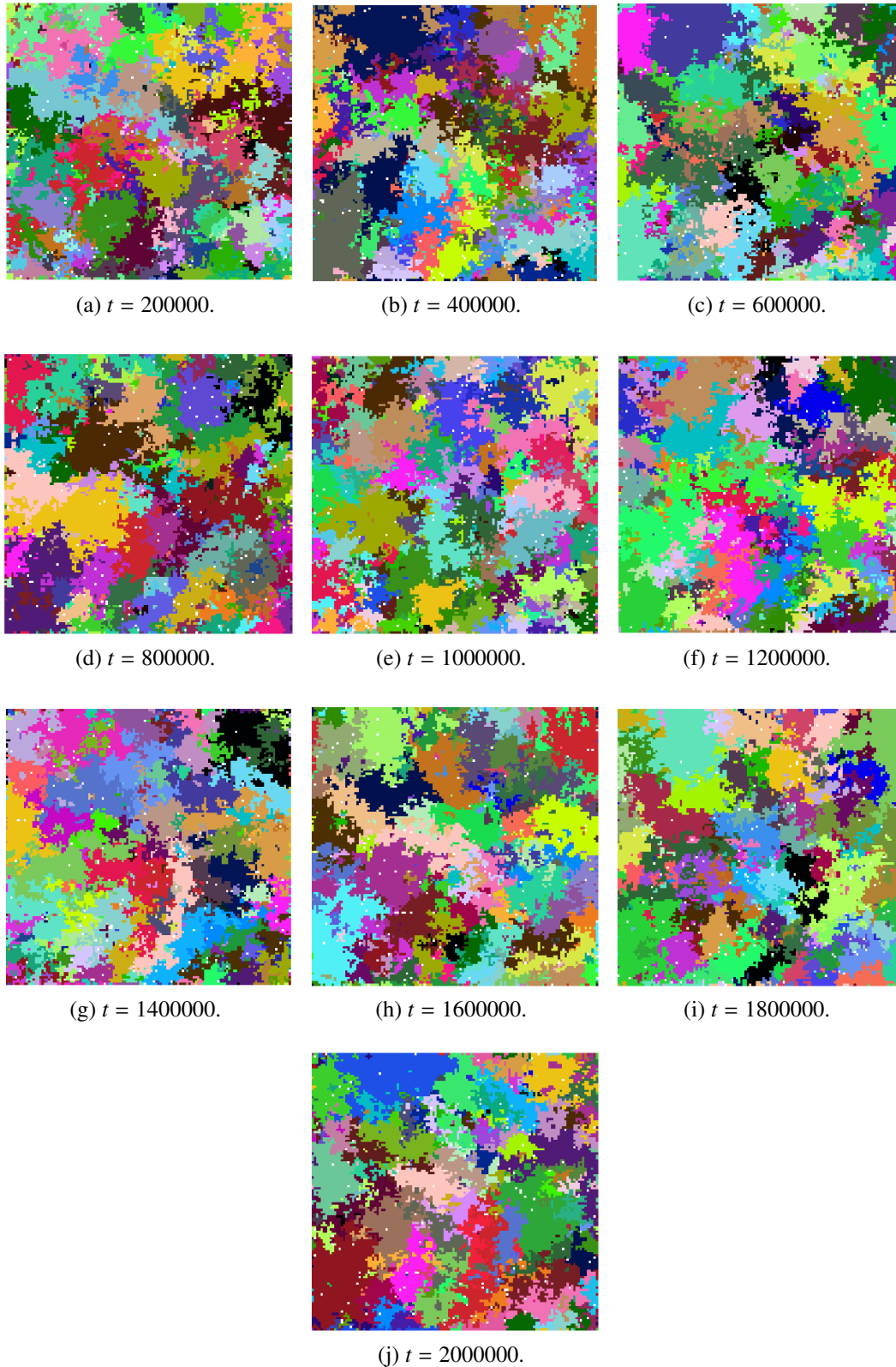


Figura 57: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.001$ e $var = 0.1$.

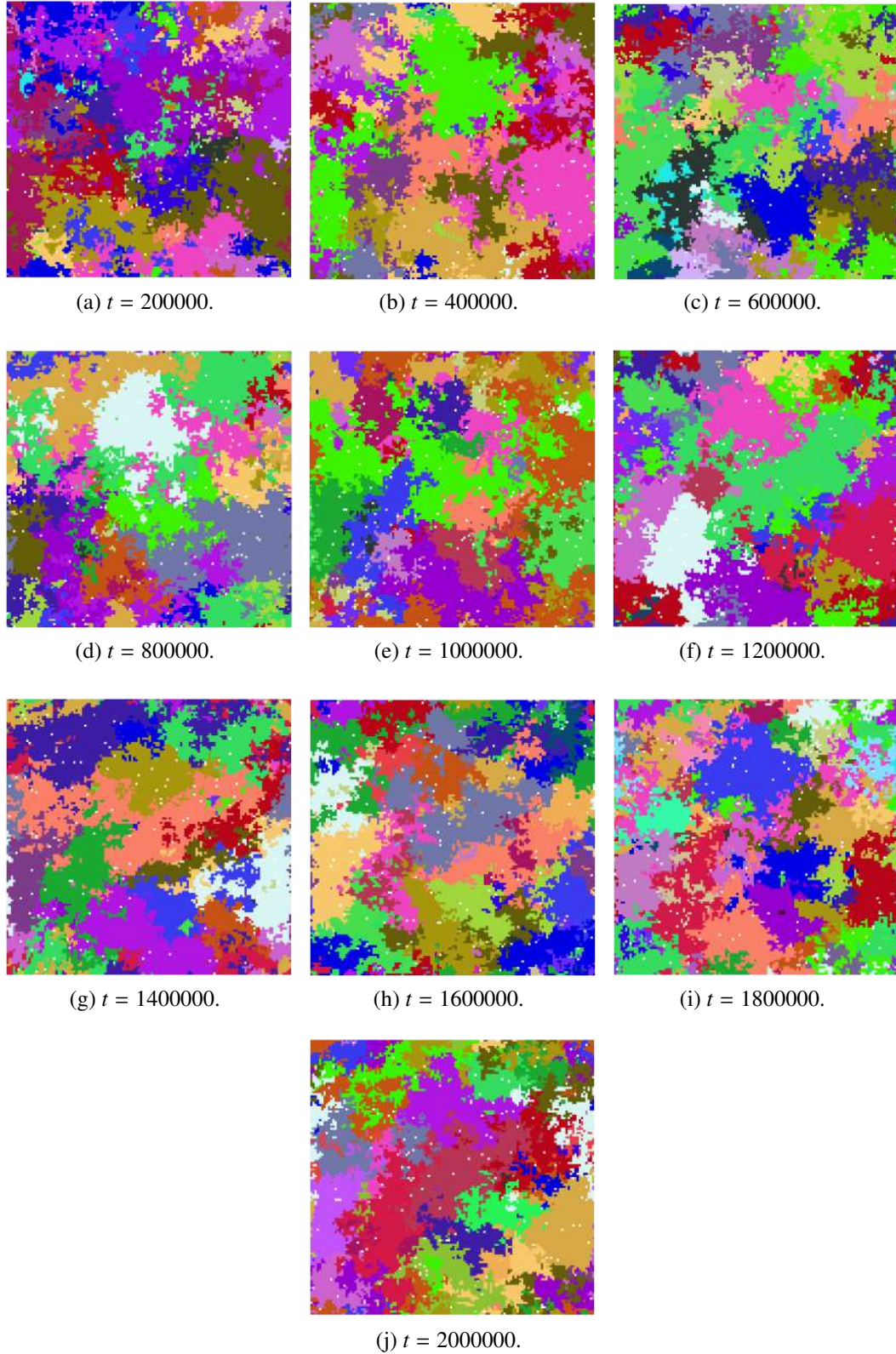


Figura 58: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$.

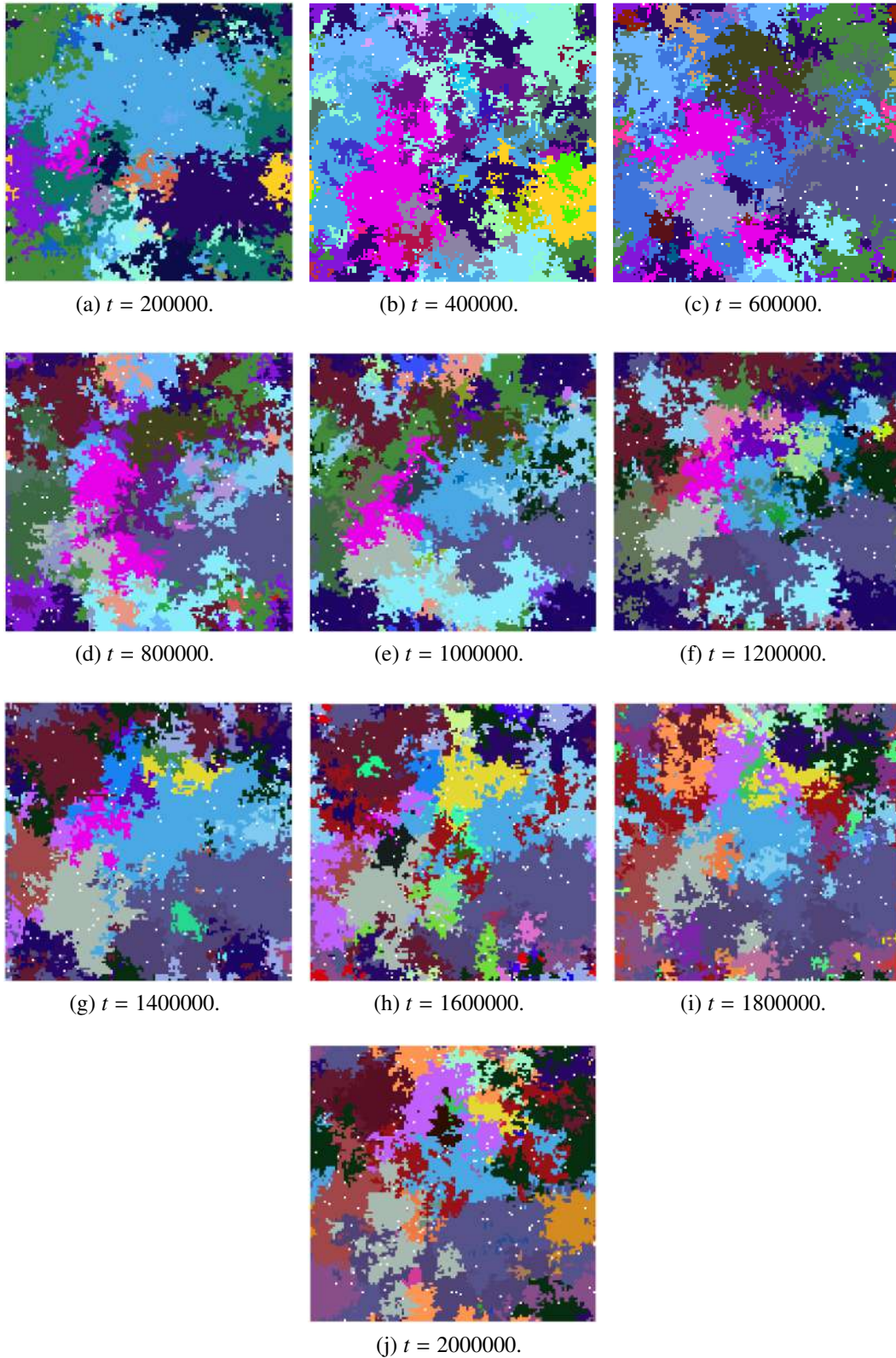


Figura 59: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$.

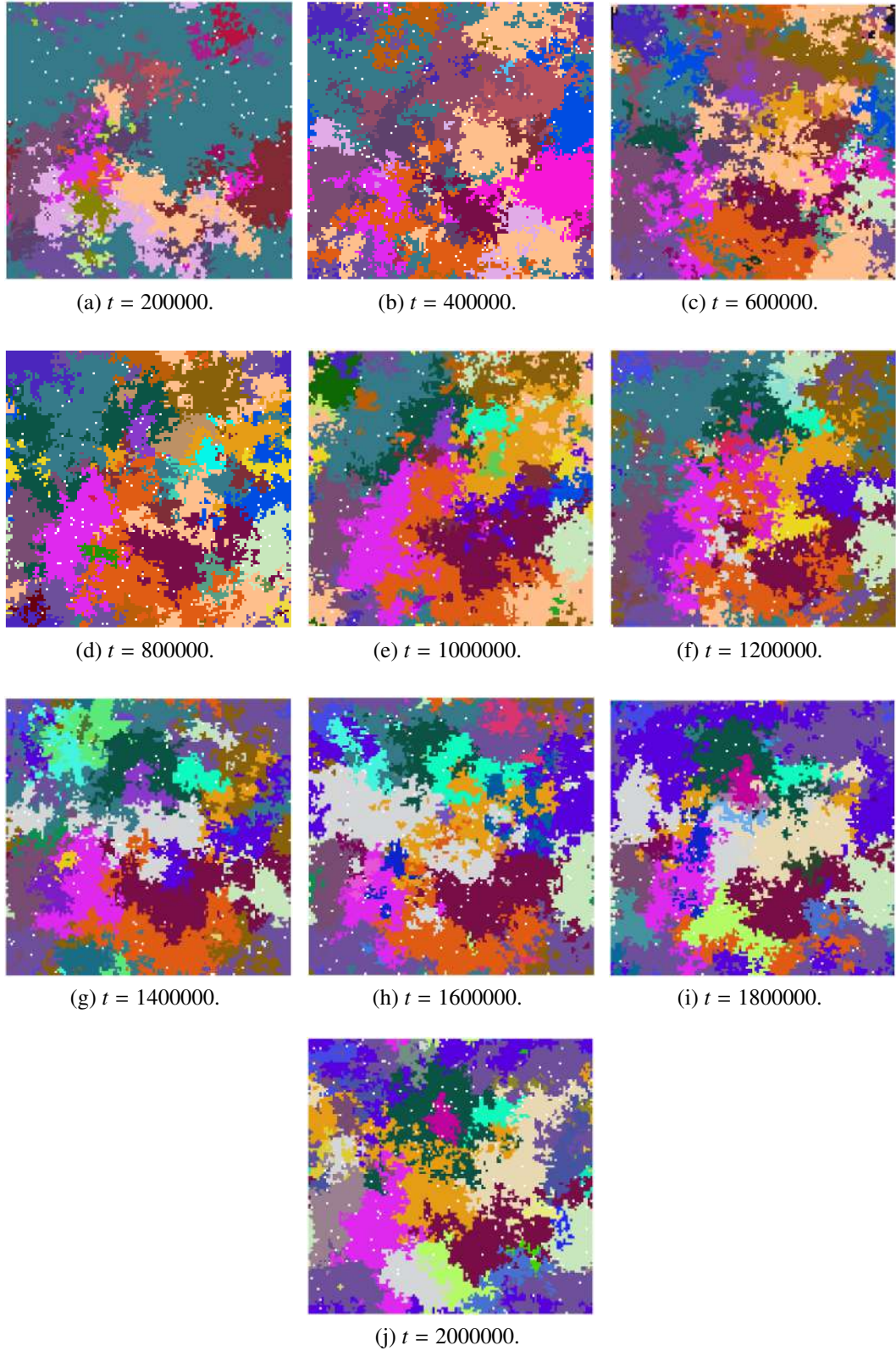


Figura 60: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.01$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$.

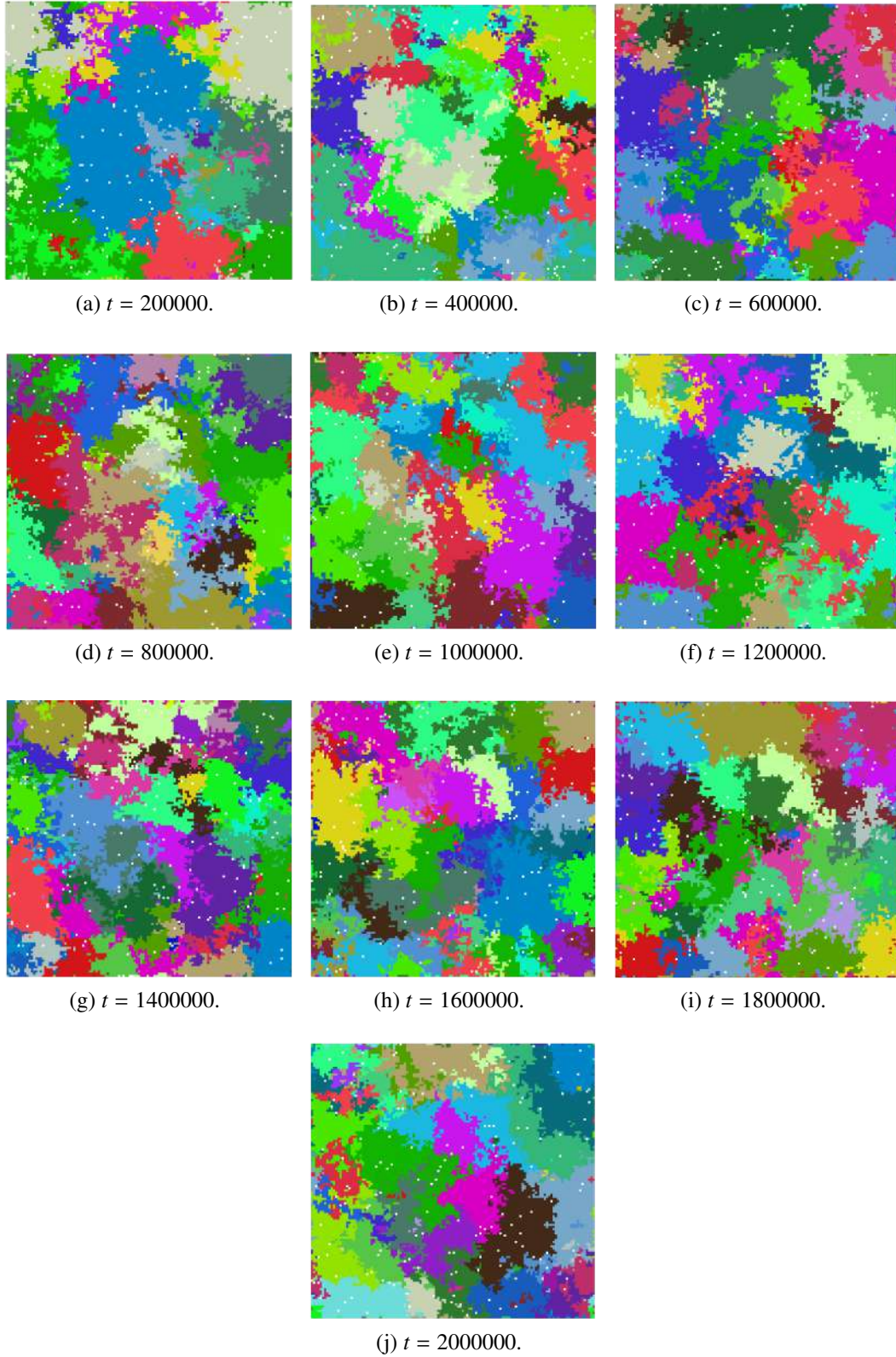


Figura 61: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$.

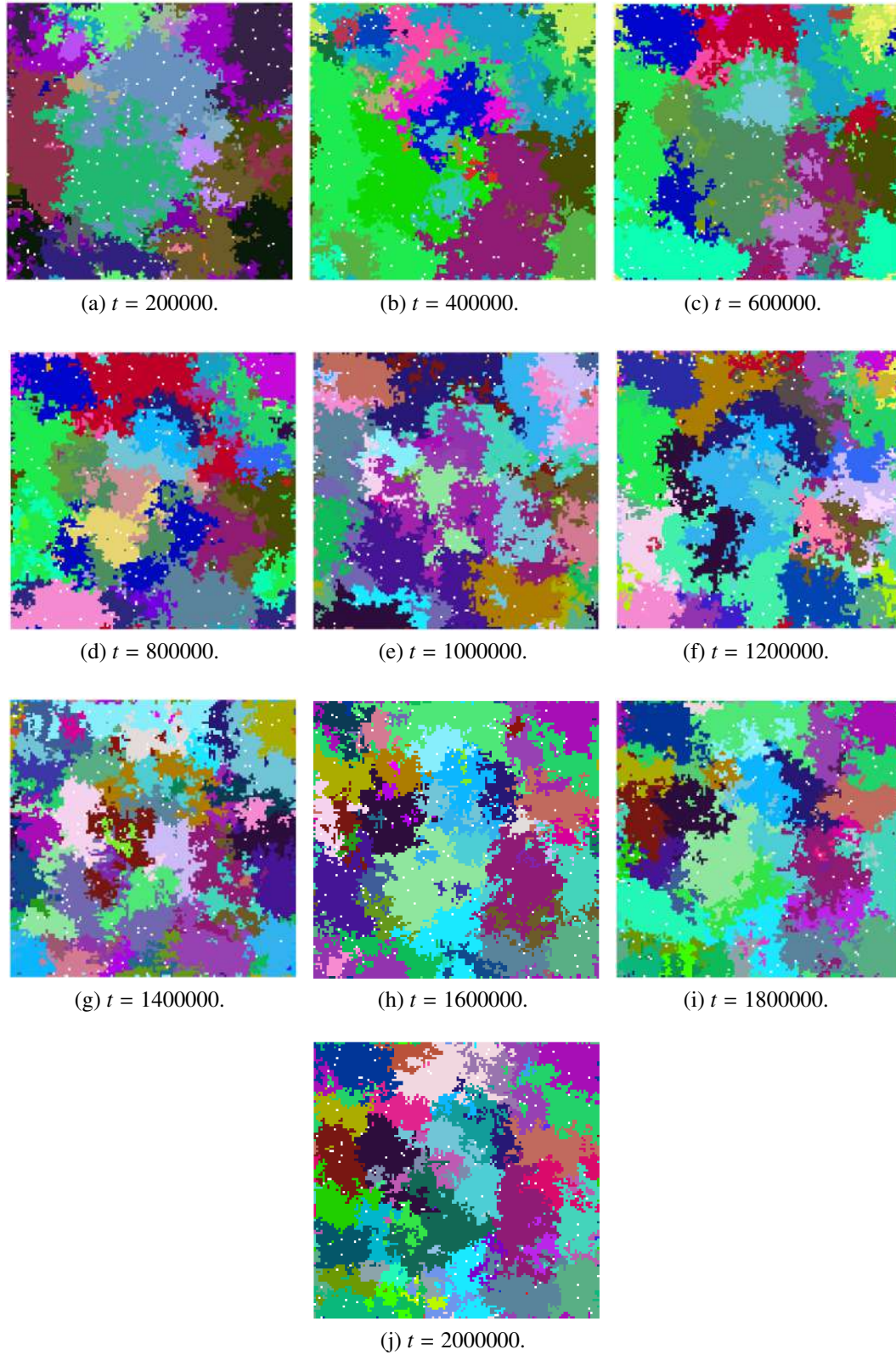


Figura 62: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$.

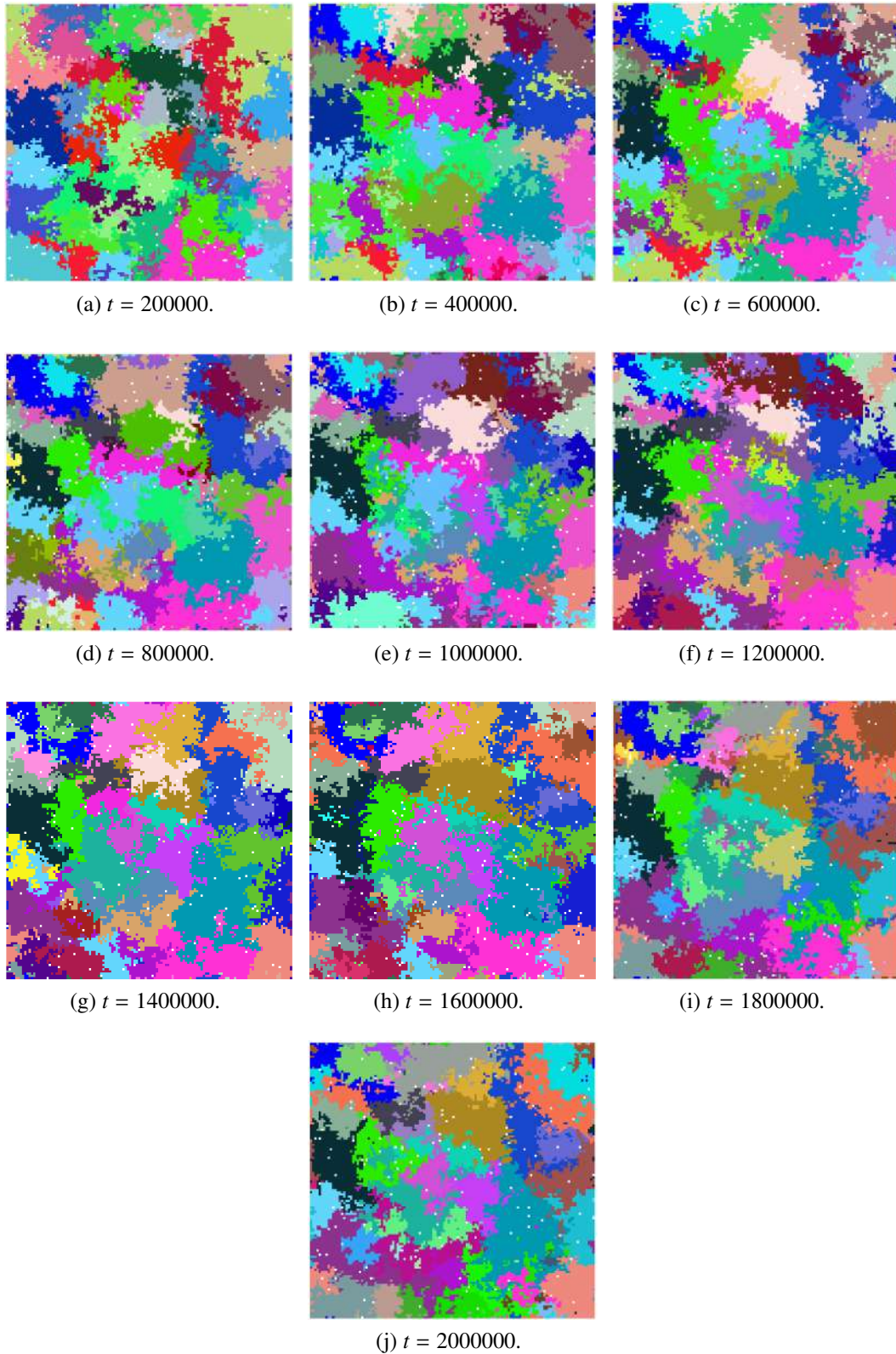


Figura 63: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.5$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$.

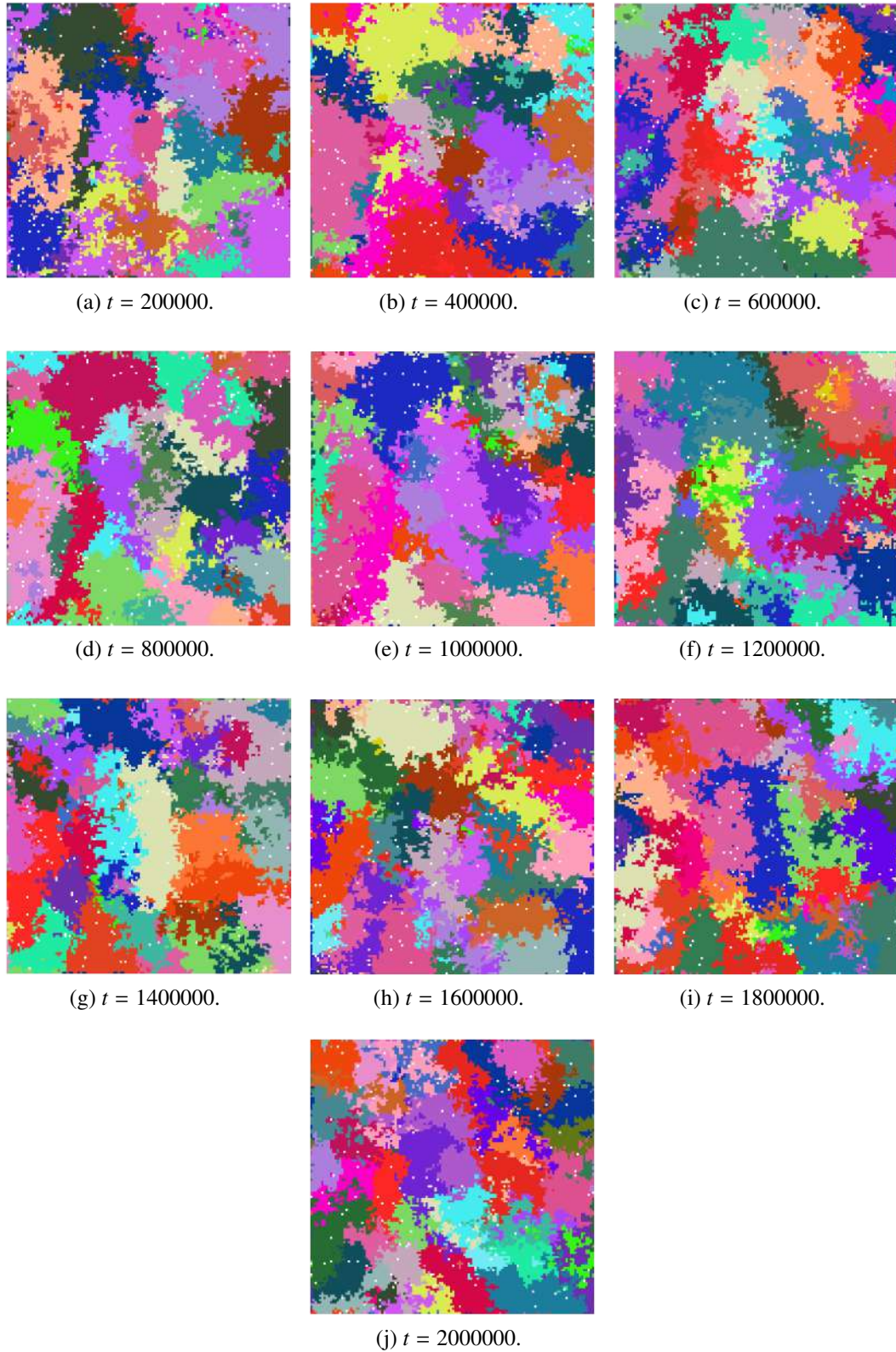


Figura 64: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$.

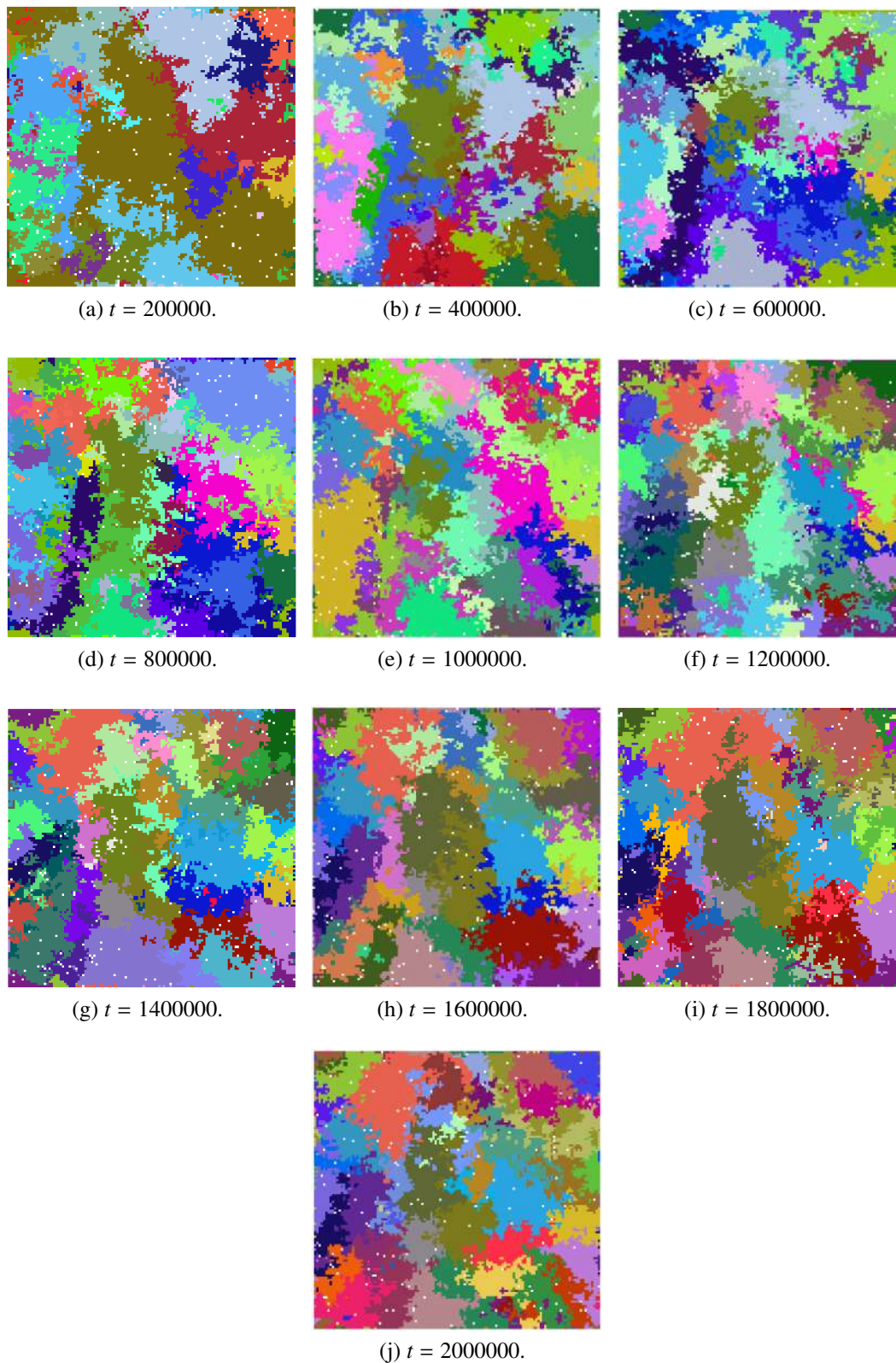


Figura 65: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$.

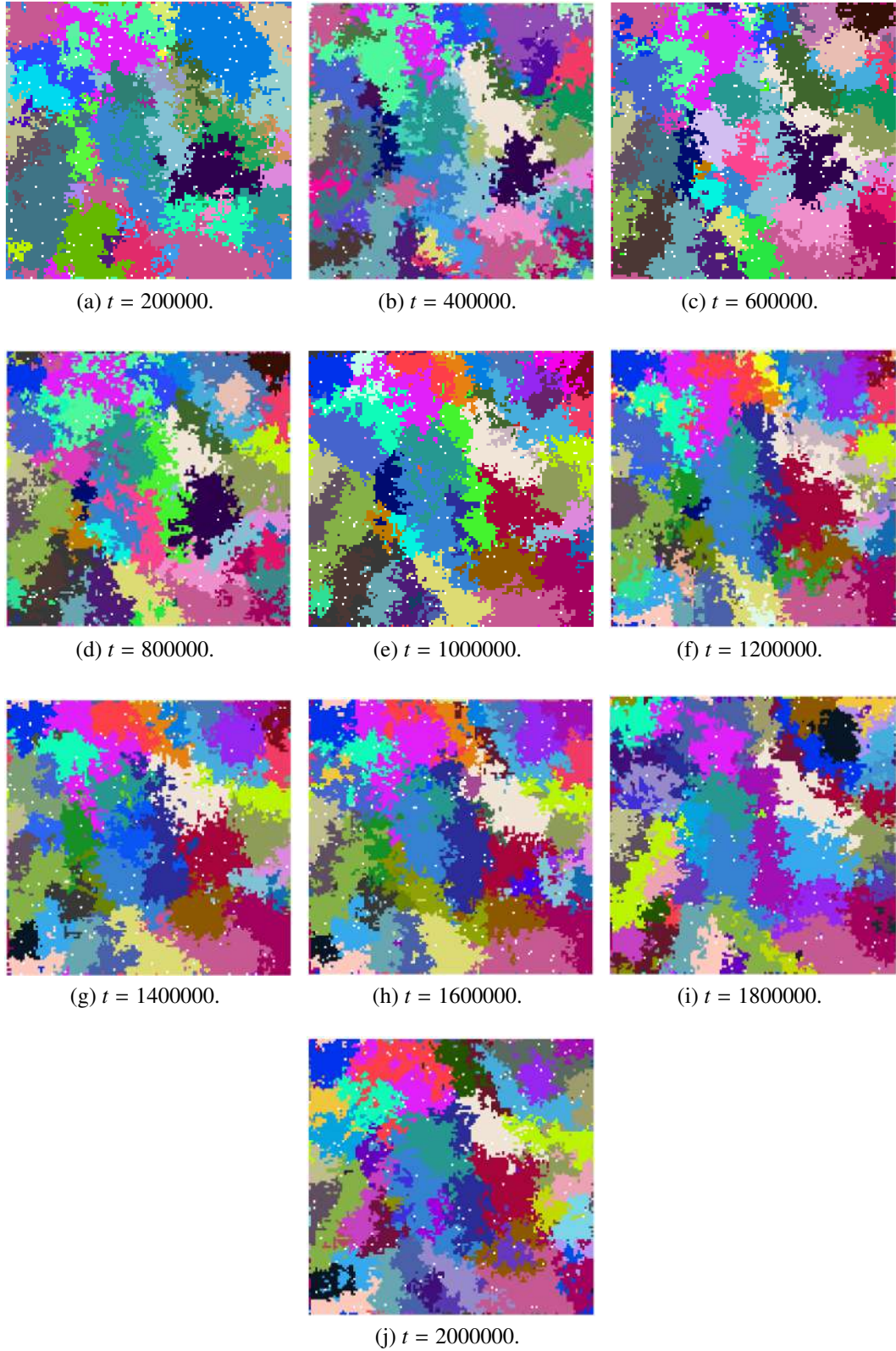


Figura 66: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$.

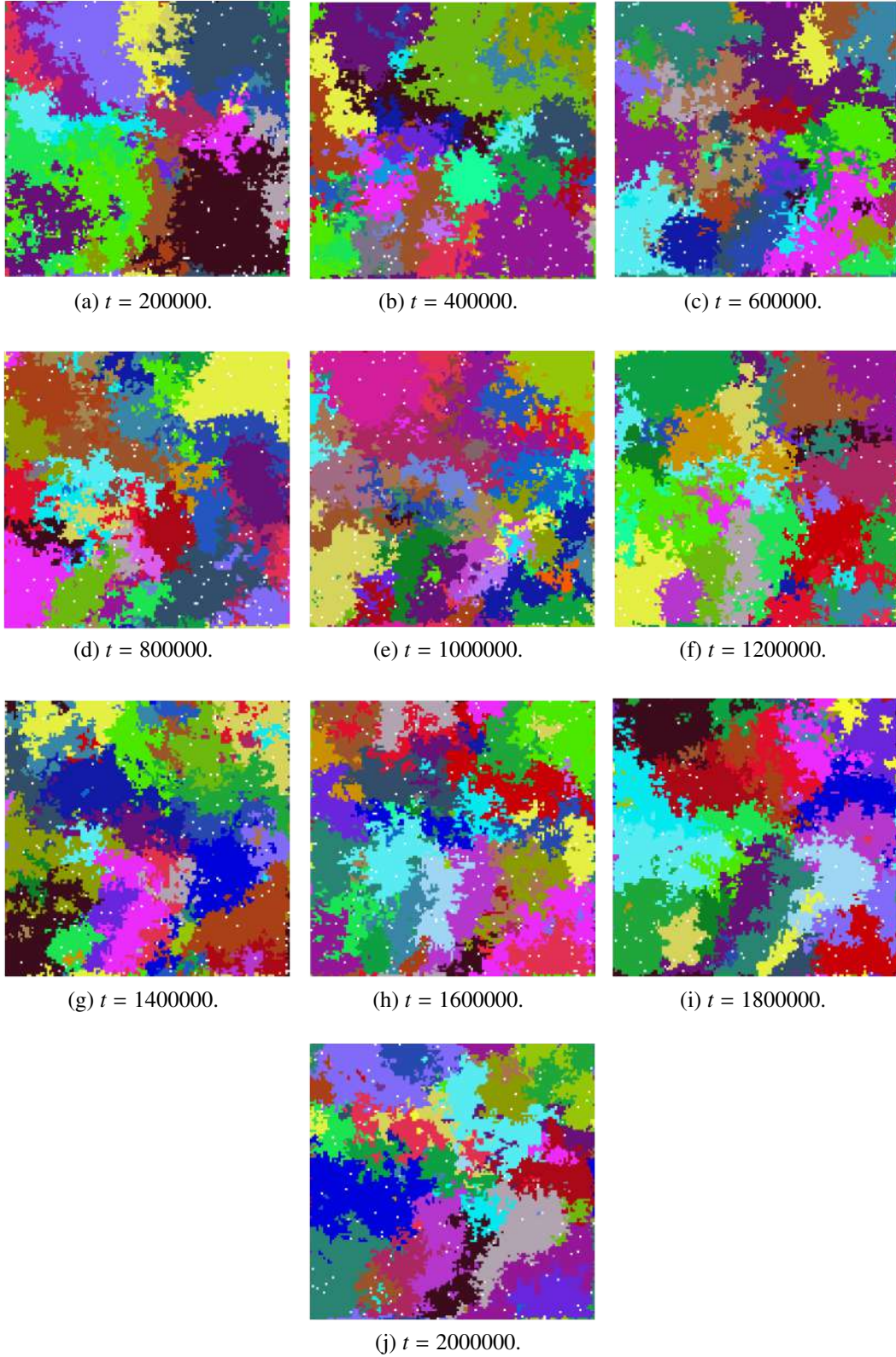


Figura 67: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.001$.

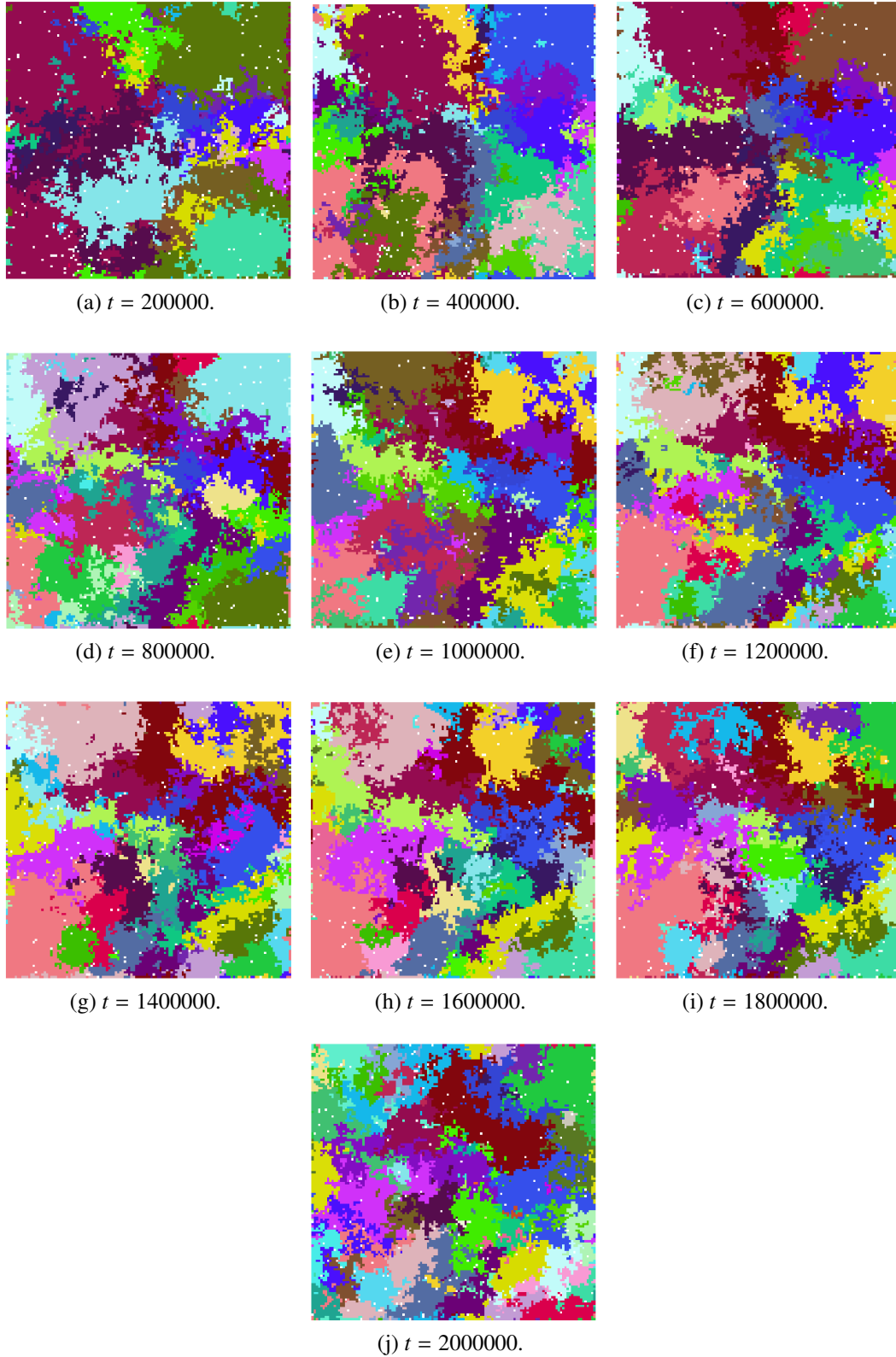


Figura 68: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.01$.

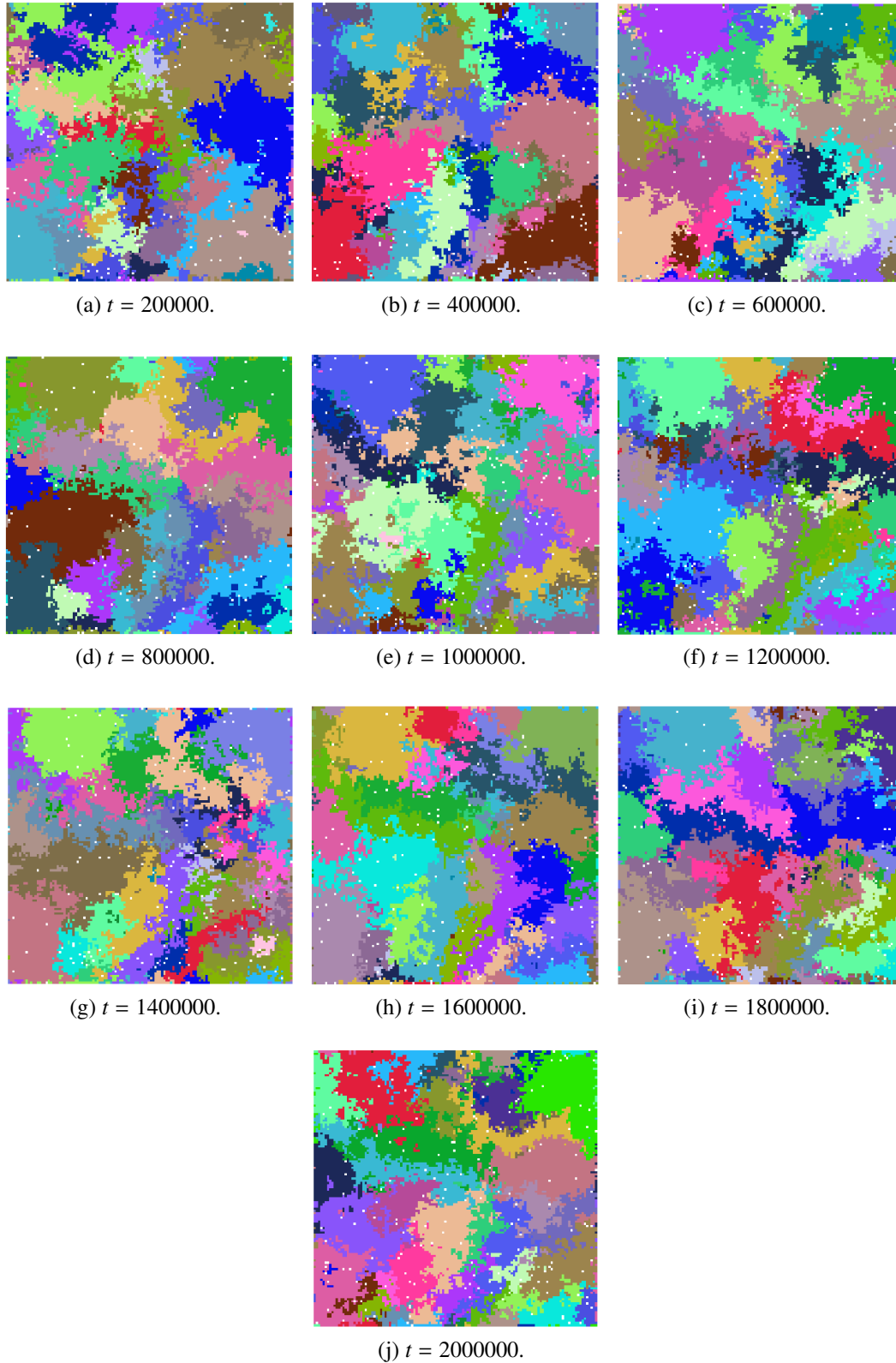


Figura 69: Evolução temporal das espécies na rede, para $H = 0.99999$, $\nu = 0.0001$ e $var = 0.1$.